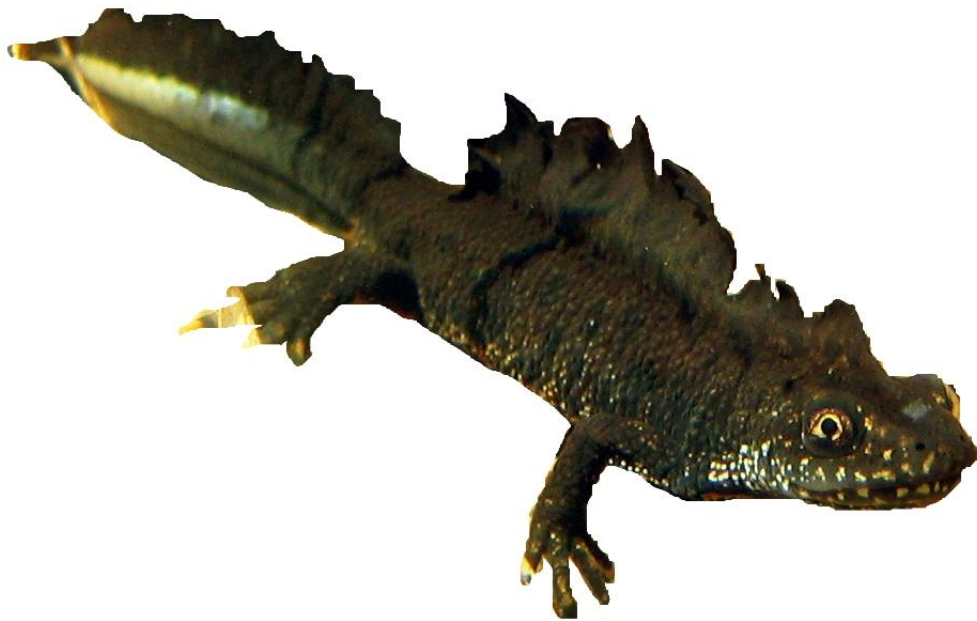


Suomen uhanalaisia lajeja:

Rupilisko
(*Triturus cristatus*)



Ville Vuorio
LIFE2004NAT/EE/000070
Pohjois-Karjalan ympäristökeskus 2008

1. JOHDANTO.....	3
2. TUTKIMUSMENETELMÄT	4
3. TUNNISTAMINEN, LEVINNEISYYS JA BIOLOGIA.....	4
3.1 Tunnistaminen.....	5
3.2 Levinneisyys.....	5
3.3 Elinympäristöt.....	6
3.4 Biologia	8
3.4.1 Elinkierto.....	8
3.4.2 Fysiologia ja ekologia	14
3.4.3 Morfologia	17
3.4.3.1 Luusto ja lihakset.....	17
3.4.3.2 Iho, aisti- ja sisäelimet	26
4. UHANALAISUUS JA SUOJELU.....	40
4.1 Ilmastonmuutos	43
4.2 Taudit	44
4.3 Otsonikato.....	45
4.4 Kemikaalit	46
4.5 Suojelutoimet.....	46
5. ESIINTYMÄT JA NIIDEN HOITOTARVE	47
5.1 Manner-Suomi.....	48
5.1.1 Pisa	50
5.1.2 Koli – Eno.....	51
5.1.3 Heinävaara	52
5.1.4 Öllölä	52
5.1.5 Tohmajärvi.....	55
5.1.6 Parikkala	56
5.2 Toteutetut suojelutoimet.....	56
6. SEURANTA JA TUTKIMUS.....	56
KIRJALLISUUSVIITTEET	59

1. Johdanto

Rupilisko, *Triturus cristatus* (Laurenti 1768), kuuluu sammakkoeläinten luokkaan, pyrstösammakoiden Caudata -lahkoon ja salamantereiden Salamandridae -heimoon. Sammakkoeläimet olivat ensimmäisiä maaselkärankaisia, ne nousivat maalle devonikaudella n. 350 miljoonaa vuotta sitten. Sammakkoeläimistä kehittyivät edelleen matelijat, linnut ja nisäkkäät. *Triturus*-suvun synty on ajoitettu noin 64 miljoonan vuoden päähän ja rupiliskon noin 24 miljoonan vuoden päähän. (Steinfartz *et al.* 2007) Suomessa asustaa kaksi *Triturus*-suvun edustajaa, rupilisko ja vesilisko (*T. vulgaris*, Linnaeus 1758).

Ahvenanmaalla rupilisko rauhoitettiin vuonna 1977 (Landskapslag om naturvård 41/77) ja Manner-Suomessa vuonna 1983 (Asetus matelijoiden ja sammakkoeläinten rauhoittamisesta 404/83). Vuosien 1985, 1990 ja 2000 uhanalaisuusarvioinneissa rupilisko luokiteltiin vaarantuneeksi lajiksi (Rassi *et al.* 1986, 1992 ja 2001). Vuonna 1997 rupiliskosta tuli luonnonsuojeluasetuksen (160/1997) mukainen erityisesti suojeltava laji. Luonnonsuojelulain (47§) mukaan erityisesti suojeltavaksi lajiksi voidaan asetuksella säätää sellainen uhanalainen eliölaji, jonka häviämishuhto on ilmeinen. Tällaiselle lajille on tarvittaessa laadittava suojelusuunnitelma lajin kantojen elvyttämiseksi. Rupilisko on myös luonnonsuojelulain (49§) tarkoittama luontodirektiivin IV a -liitteen laji, jonka lisääntymis- ja levähdyspaikkojen hävittäminen ja heikentäminen on kiellettyä suoraan ilman erityisiä rajauspäätöksiä.

Rupilisko on eurooppalainen laji. Sen levinneisyys ulottuu Uralilta Iso-Britanniaan ja Ranskaan. Pohjoisimmat havainnot ovat Ruotsin Lapista, eteläisimmät Kreikan eteläosista. Rupiliskon elämäntyyli alkaa munasta, joka on munittu vesikasvin lehden alapinnalle toukokuussa. Alkio kehittyy munan sisällä pari viikkoa, jonka jälkeen siitä kuoriutuu noin sentin mittainen toukka. Toukka kasvaa ja kehittyy kesän aikana lammessa niin paljon, että elokuun loppupuolella se on jo kahdeksan sentin mittainen ja valmiina muodonvaihdokseen. Muodonvaihdoksessa mm. ulkokidukset häviävät ja iho paksuntuu. Muodonvaihdoksen jälkeen alkaa ainakin kolmesta viiteen vuotta kestävä maanpäällisen elämän vaihe, jolloin esiaikuiset kasvavat ja mahdollisesti vaeltavat uusille alueille. Aikaisintaan kolmivuotiaina rupiliskot ovat sukukypsiä ja ne hakeutuvat alkukevästä sopiviin lisääntymislampiin puolisoa etsimään. Rupiliskot voivat elää yli 20-vuotiaiksi.

Rupiliskon elinympäristöt vaihtelevat elämänvaiheen ja vuodenajan, jopa vuorokauden ajan, mukaan. Lisääntymisaikana lampi on tärkeä elinympäristö. Lisääntymislampi on yleensä pienikokoinen ja kalaton. Toukat syövät aluksi levää ja vähitellen myös vesiselkärangattomia. Lisääntymislammen rannalta löytyy päiväpiiloiksi sopivia koloja lahoista maapuista, juurakoista tai kivien väleistä. Em. kolot sopivat myös rupiliskojen talvehtimispaikoiksi. Aikuiset yksilöt käyttävät ravinnokseen selkärangattomia eläimiä.

Käsillä oleva rupiliskon suojelusuunnitelma on tehty Pohjois-Karjalan ympäristökeskuksessa osana Viron ympäristöministeriön koordinoimaa EU:n LIFE Luonto-hanketta "Protection of *Triturus cristatus* in Eastern Baltic Region". Rupiliskon biologiaa kuvaavissa kappaleissa esitellään myös muiden sammakkoeläinten biologiaa soveltuvin osin, jotta kokonaiskuva rupiliskosta ja sen heimoveljistä säilyisi eheämpänä. Sammakkoeläimet ovat fysiologisesti ja morfologisesti hyvin lähellä toisiinsa, kuten myöhemmin käy ilmi. Myös niihin kohdistuvat globaalit uhat ovat samanlaisia lajista riippumatta. Sammakkoeläimiin ja erityisesti rupiliskoon kohdistuvien uhkien ymmärtäminen edellyttää niiden ekologian ja fysiologisten ominaisuuksien tuntemista, siksi suojelusuunnitelman biologia-osuus on laajahko. Rupiliskon suurin uhkatekijä on ollut maa- ja vesihabitaattien tuhoutuminen sekä kalojen istutukset. Ojitukset, turpeenotto ja lähteiden hyödyntäminen ovat tuhonneet rupiliskolle soveliaita elinympäristöjä. Tällä hetkellä suurimpia uhkia ovat ilmastomuutoksen mukanaan tuomat kuivat kesät ja leudot talvet. Kuivina kesinä lisääntymislammet kuivuvat ennen muodonvaihdosta, jolloin toukat menehtyvät veden puutteesta. Leudot talvet heikentävät horroksen laatua, jolloin talven aikana kuluu enemmän energiaa ja yksilöt ovat keväällä huonommassa kunnossa. Suomen rupiliskopopulaatioiden säilyminen edellyttää aktiivisia suojelutoimenpiteitä, joista tärkeimpiä ovat lisääntymislampien hyvästä kunnosta huolehtiminen, joidenkin lampien syventäminen

ja ojitamalla tuhottujen lampien ennallistaminen, ojitettujen soiden vesitalouden ennallistaminen sekä asianmukainen seuranta.

2. Tutkimusmenetelmät

Kesällä 2002 aloitettiin rupiliskopopulaatioiden etsiminen Pohjois-Karjalan alueella *Protection of the Great Crested Newt in the Eastern Baltic Region* LIFE-Starter rahoituksen voimin. Kartoitus tehtiin öiseen aikaan pullopyydyksiä käyttämällä, jolloin saatiin tietoa vain aikuisten yksilöiden esiintymisestä. Yhdessä yössä pystyi tällä menetelmällä kartoittamaan vain muutaman lammen. Maastokauden tuloksena löytyi 20 uutta rupiliskolampea. Näistä lammista tosin osassa on kaloja, joten ne eivät sovellu lisääntymiseen.

"Protection of *Triturus cristatus* in Eastern Baltic Region" -LIFE Luonto-hankkeen käynnistyttyä vuonna 2004 uusien rupiliskolampien etsintää jatkettiin. Nyt kartoitus tehtiin etsimällä rupiliskon munia systemaattisesti vesikasvillisuudesta ja pyydystämällä toukkia haavin avulla. Vuodesta 2005 vuoteen 2008 em. LIFE-hankkeen toimesta tehtiin lisääntymisen seuranta yhteensä 39 lammella, joista 28 voidaan luokitella lisääntymislammiksi. Vuonna 2006 uusien rupiliskolampien etsimistä jatkettiin. Tuloksena löytyi yhteensä 18 uutta lisääntymislampea Joensuusta ja Kontiolahdelta. Vuoden 2007 etsinnöissä löytyi 12 uutta lampea ja vuonna 2008 uusia lampia löytyi vielä 10, joten maastokauden 2008 jälkeen Manner-Suomesta tunnettiin 68 rupiliskon lisääntymislampea.

Lisääntymiskelpoisten rupiliskolampien etsimisessä käyttökelpoisimmaksi menetelmäksi valikoitui toukkien etsintä haavin avulla. Toukkien pyydystäminen haavin avulla tuottaa suoraan tietoa siitä, onko lampi sovelias lisääntymiselle. Lammessa tehtiin tietty määrä vakioituja haavinvetoja riippuen lammen koosta. Toukat ovat keskittyneet lammen pohjoisosan rantavyöhykkeen kelluslehtisen kasvillisuuden kohdille aivan rannan tuntumaan. Tämä alue pyrittiin haavimaan tarkemmin kuin lammen muut osat. Vakioitu haavin veto on kahden metrin mittainen ja J-kirjaimen muotoinen.

Rupiliskojen lisääntymistä voi seurata myös niiden muninnan perusteella. Rupiliskot valitsevat muninta-alustaksi veden alla olevan mielellään pehmeälehtisen kasvin, jonka lehden alapinnalle naaraat munivat. Lehti taitellaan munan suojaksi. Suosittuja munintakasveja Pohjois-Karjalassa ovat mm. rantaminttu ja rantalemmikki.

Rupiliskojen ja vesiliskojen pyydystäminen on luvanvaraista toimintaa, koska rupilisko ja vesilisko ovat luonnonsuojeluasetuksen mukaan rauhoitettuja lajeja. Luonnonsuojelulain 48 §:n mukaan alueellinen ympäristökeskus voi myöntää luvan rauhoitussäännöistä poikkeamiseen, jos lajin suojelutavo pysyy suotuisana. Rupiliskoa koskevat myös luontodirektiivin asettamat säännöt. Liitteen IV säännöksistä voidaan poiketa luontodirektiivin artiklan 16 mukaisesti yksittäistapauksissa. Rupiliskon suojeluhankkeelle myönnetyn luvan mukaan eläinten pyydystäminen ja vapauttaminen tehdään yksilöitä vahingoittamatta siten, että populaatioille ei aiheudu heikentymisvaaraa.

3. Tunnistaminen, levinneisyys ja biologia

Ensimmäisiä sammakkoeläimiä nousi maalle devonikaudella n. 350 miljoonaa vuotta sitten. Ne kehittyivät varsieväkalojen alaluokasta. Nykyisin sammakkoeläimiä, heimojen matosammakot (Apoda), pyrstösammakot (Urodela/Caudata) ja sammakot ja konnat (Anura/Gymnophiona) edustajia, tunnetaan noin 6000 lajia. Näistä Suomessa esiintyy viisi lajia: sammakko (*Rana temporaria*), viitasammakko (*Rana arvalis*), rupikonna (*Bufo bufo*), vesilisko (*Triturus vulgaris*) ja rupilisko (*Triturus cristatus*). Näistä rupilisko ja vesilisko kuuluvat salamantereiden heimoon, joka kehittyi n. 95 miljoonaa vuotta sitten. *Triturus*-suku syntyi n. 64 miljoonaa vuotta sitten ja suvun suuret edustajat, joihin rupiliskokin kuuluu, 24 miljoonaa vuotta sitten. (Steinfarzt *et al.* 2007)

3.1 Tunnistaminen

Suomessa elää kaksi pyrstösammakoihin kuuluvaa salamanterieläintä, rupilisko (*Triturus cristatus*) ja vesilisko (*T. vulgaris*). Kooltaan jopa 16 cm mittaiseksi kasvava rupilisko on vesiliskoa (enintään 10 cm) suurempi. Rupiliskon iho on kyhmyinen ja vesiliskon sileä. Rupiliskon kurkun pääväri on tumma ja vesiliskon vaalea. Rupiliskolla on selvä väriero mustan/mustanharmaaruskean selän ja keltaisen/oranssin vatsan välillä. Vatsassa on tummia täpliä. Vanhemmilla rupiliskoilla vatsapuolen tummien laikkujen osuus lisääntyy. Koiraiden pyrstö on naaraita leveämpi ja naarailta pyrstön alaosassa on keltainen/oranssi juova. Vanhoilla koirailta pyrstön keskellä on hopeanhohtoinen juova. Rupiliskolla on värikäs kutuasua, johon uroksella kuuluu kaksiosainen harja selässä ja pyrstössä. Vanhemmilla uroksilla harja on epäsäännöllisempi ja korkeampi. Tähän harjaan viittaa myös lajin tieteellinen nimi *Triturus*. Se tulee sanoista *Triton* ja *ura*. *Triton* on kreikkalaisen taruston jumala, vedenjumala Poseidonin poika. Tritonilla on ihmisen yläruumis ja kalan pyrstö. *Ura* on kreikkaa ja tarkoittaa häntää. Lajinimi *cristatus* tulee latinan *crista*-sanasta, joka tarkoittaa harjaa tai töyhtöä. Takajaloissa on viisi ja etujaloissa neljä varvasta.

Toukkavaiheessa rupiliskon ja vesiliskon erottaa koon ja pyrstön perusteella. Rupiliskon pyrstö päättyy jouhimaiseen mustaan piikkiin. Rupiliskon toukkien pyrstö on korkeampi suhteessa muihin ruumiiseen kuin vesiliskolla.

Sukupuolielinten lisäksi sammakkoeläinten sukupuolen voi määrittellä esim. koon, ihon kuvioinnin, rauhasten ja rakenteen sekä äänipussin ja yleisen värityksen perusteella. Jotkut erot säilyvät yksilöllä läpi koko elämän toisten kehittyessä gonadotrooppisten hormonien (sukupuolisoluja tuottavia elimiä stimuloiva) vaikutuksesta ainoastaan aktiiviseen lisääntymisaikaan. Salamantereiden heimossa edustajilla naaraat ovat yleensä hiukan uroksia isompia. Naaraat tarvitsevat suurempaa kokoa munien kehittymiseen. Naaraiden ruumiin koolla ja tuotettujen munien määrällä on positiivinen riippuvuusuhde. (Duellman *et al.* 1986) Erityisesti lammissa lisääntyvien salamantereiden uroksille kasvaa selvät evät tai harjat hännän ja selän päälle. Huomattavimmat harjat kasvavat *Triturus*-suvun edustajille. (Halliday 1977) *Triturus*-suvulla kutuasuaan liittyy lisäksi kirkkaat harjan värit. Värikäs kutuasua on tehokas visuaalinen ärsyke parittelukumppaneille.

3.2 Levinneisyys

Rupiliskot, kuten muutkin suvun *Triturus* 13 lajia, ovat levinneisyydeltään eurooppalaisia. Rupiliskon päälevinneisyysalue on Keski-Euroopassa, mutta se yltää idässä aina Uralille saakka. Pohjoisimpia asuinalueita on Ruotsin Lapissa Västerbottenin läänissä, läntisin Ranskassa ja eteläisin Kreikassa.

Suomessa lajia esiintyy Ahvenanmaalla ja Itä-Suomessa. Ahvenanmaalla on noin 20 rupiliskolampaa. Itä-Suomen lammista suurin osa on Joensuun ja Tohmajärven alueella. Lisäksi vanhastaan tunnetut esiintymät ovat säilyneet Nilsiässä ja Parikkalassa. Anttolasta vanhasta esiintymispaikasta rupiliskoa etsittiin elokuussa 2007 entisten tietojen perusteella, mutta yhtään toukkaa tai aikuista ei löytynyt.

Solantie (2007) selittää rupiliskon levinneisyyttä Suomessa ankarien sääolosuhteiden mukaan. Rupiliskon levinneisyys noudattaa Manner-Suomessa aluetta, jossa saadaan pysyvä lumipeite viimeistään tammikuussa ja jossa routakausi kestää enintään 145 vuorokautta. Paljas maa kovien pakkasten aikaan on tuhoisaa rupiliskoille, koska pakkas yltää tuolloin syvälle maahan ja voi tuhota horrostavat rupiliskot, jos niiden ruumiinlämpö laskee pakkasen puolelle. Suomen vahvin populaatio Öllössä sijoittuu ilmastollisesti alueelle, jossa pysyvä lumipeite saadaan viimeistään joulukuussa ja jossa routakausi kestää enintään 135 vuorokautta.

3.3 Elinympäristöt

Rupiliskojen elinympäristö vaihtelee vuodenajan ja yksilöiden kehitysvaiheen mukaan. Lammet ovat liskojen lisääntymis- ja toukkavaiheen elinympäristöjä. Rupiliskolammen tyypillisiä piirteitä ovat pieni koko, kalattomuus ja munintaan soveltuvan vesikasvillisuuden esiintyminen. Manner-Suomen lampien koko vaihtelee välillä 100 – 4100 m² ollen keskimäärin 1300 m². Lammet ovat matalia, 70 % niistä on syvyydeltään kaksi metriä tai sen alle. Lisääntymislammille on luonteenomaista suuret pinnanvaihtelut. Keväällä lumien sulettua vesi on korkeimmillaan ja laskee varsin nopeasti. Useat lisääntymislammet saattavat kuivua kokonaan eli lammen vedenpinta laskee kaksi metriä kesän aikana. Suomessa lammet ovat pääosin luonnontilaisia metsälampia, toinen suuri lampiryhmä ovat suolammet. Lisääntymislammissa on aina jonkin tasoista rehevyyttä, aivan karuisissa lammissa lisääntymistä ei ole havaittu. Lampia luonnehtii runsas ilmaversois- ja kelluslehtiskasvillisuus ja ne ovat pääosin matala- tai loivarantaisia. Joissain lammissa on myös lähdevaikutusta, jolloin lammet ovat hyvin kirkasvetisiä ja niissä on pohjaruusukekasvillisuuttakin. Suolammet ovat kaikki humuspitoisia. Lisääntymislampien rantoja leimaa myös ravinteisuus. Kivennäismaarannat ovat ainakin joltain osin vähintään lehtomaista kangasta, usein lehtoakin. Suorannoissa on havaittavissa lettoisia piirteitä. Maalle rupiliskot siirtyvät toukkavaiheen päätyttyä syksyllä. Tällöin etsitään sopivia koloja maa-aineksesta, kivien välistä, juurakoista ja maapuista. Rupiliskot talvehtivat yleensä lammen lähistöllä. Rupilisko tuntuu pystyvän lisääntymään monenlaisissa lammissa, joiden ympäristö on hyvinkin vaihteleva. Soveliain ympäristö on kuitenkin luonnontilainen metsä, jossa on runsaasti piilopaikkoja tarjolla maassa olevien lahopuiden alla ja sisällä, kaatuneiden juurakoiden ja kantojen onkaloissa. Myös kivien väleissä olevat kolot ja nisäkkäiden tekemät onkalot ovat sopivia ravinnonetsintä- ja piilopaikkoja rupiliskoille.

Keski-Euroopassa rupiliskot esiintyvät maatalousympäristön lammissa ja pihalammissa, koska luonnontilaiset lammet on hävitetty. Rupiliskon kannat esimerkiksi Tanskassa ovat laskeneet viimeisen 50 vuoden aikana lampien hävittämisen, saastumisen ja kalojen siirtelyn seurauksena. Elinympäristöt ovat pirstoutuneet voimakkaasti uusien teiden rakentamisen ja asutuksen leviämisen myötä. (Damm *et al.* 2006) Maatalousvaltaisessa ympäristössä rupilisko suosii lampia, joiden lähistöllä on niittyjä tai metsää. Rupiliskojen runsauteen myönteisesti vaikuttavat kelluslehtinen kasvillisuus ja lampea ympäröivät viljelemättömät sektorit. Rupiliskojen liikkuminen tapahtuu todennäköisesti näitä viljelemättömiä alueita pitkin. (Joly *et al.* 2001)

Sammakkoeläinten liikkuminen ja reittivalinnat vaihtelevat lajeittain, lajin sisäisesti alueittain sekä iän ja sukupuolen mukaan. Yleisesti voidaan kuitenkin todeta sammakkoeläinten välttelevän avohakkuualueita metsäisissä elinympäristöissä. (Patrick *et al.* 2006) Erityisesti täpläsalamanterin (*Ambystoma maculatum*) nuoret yksilöt välttelevät käsiteltyjä alueita. Metsänkäsittely voi katkaista lampien välisen yhteyden estämällä nuorten yksilöiden leviämisen lammesta toiseen. (Patrick *et al.* 2008)

Vahvimmat rupiliskokannat ovat sellaisilla alueilla, joissa on useita lampia toistensa lähistöllä. Rupilisko on verraten huono leviämään uusille alueille, seuraava lisääntymiseen sopiva lampi saattaa olla liian kaukana. Tällöin populaatioiden eristyneisyydestä tulee ongelma. Ongelmat kasvavat jos elinympäristössä tapahtuu epäsuotuisia muutoksia. Tällöin myös luontaiseen lisääntymiseen liittyvän satunnaisvaihtelun merkitys korostuu. Rupiliskon osalta on perusteltua puhua metapopulaatiosta, jolla tarkoitetaan paikallisten populaatioiden muodostamaa joukkoa. Paikallispopulaatiot elävät selvästi toisista erillään. Metapopulaation säilyminen ja kasvu riippuvat paikallispopulaatioiden sukupuuttoriskistä ja niiden välisestä muuttoliikkeestä. Kolonisaatiolla on erityinen rooli metapopulaation menestymisessä. (Hanski *et al.* 1997)

Lisääntymislammet ovat selvästi ympäristöstään erottuvia ja helposti ryhmiteltävissä erilaisten ominaisuuksiensa perusteella, joten niitä on käytetty metapopulaatiotutkimuksissa (ponds-as-patches). Marsh *et al.* (2001) kuvailee eri tutkimuksissa käytettyjä sammakkoeläinten metapopulaatioiden luonteenpiirteitä ja muistuttaa liiallisen yksinkertaistamisen mukanaan tuomista vaaroista.

Lampien pitäminen elinympäristölaikkuina korostaa niiden suurta merkitystä paikallispopulaatiolle ja se mahdollistaa lampiin perustuvan seurannan ja kantojen hoidon. Toisaalta lampien pitäminen elinympäristölaikkuina on monille lajeille liiallinen yksinkertaistus eikä se kerro koko kuvaa metapopulaatioiden rakenteesta ja toiminnasta. Marshin (*et al.* 2001) mukaan paikalliset sukupuutot ovat todennäköisesti seurausta deterministisistä tekijöistä (huonontunut habitaatin laatu) pikemminkin kuin stokastisista metapopulaatioprosesseista. Lampien isolaation vaikutukset korostuvat muuttuneessa, ei-luonnontilaisessa ympäristössä, josta niin paljon, että isolaation vaikutukset selittyvät enemmän terrestristen habitaattien esiintymisen kuin lampien esiintymisen kautta. Tämä on erityisen tärkeä tiedostaa, kun haetaan selityksiä paikalliselle populaation koon laskulle tai sukupuutolle. Sammakkoeläinten kanssa on oltava erityisen tarkkana, koska lajeja on helppo olla havaitsematta. Niiden lisääntymiskausi on lyhyt ja kannat vaihtelevat suuresti. Paikalliset sukupuutot eivät siten ole välttämättä lopullisia. Sen sijaan käyttämättömät habitaatit ovat tärkeitä lajin pitkän aikavälin säilymistä kannalta, jolloin pääpaino tulee olla habitaattien välisen yhteyden säilyttämisellä. Rowe *et al.* (2000) havaitsi pitkäikäisiä ja vakaita metapopulaatioita sellaisissa lammissa, jotka olivat yhteydessä muihin lampiin.

Rupiliskon suojeluhankkeen alkumetreillä tehtiin tutkimus tanskalaisista lisääntymislammista. Tulosten perusteella tyypillinen lammen koko oli 100-700 m², lampi oli yli ½ metriä syvä, rannan jyrkkyys vaihteli 20 ja 45 asteen välillä, lammissa oli munintaan sopivaa kasvillisuutta, kelluslehtisten vesikasvien peittävyys oli noin 50 %, yli metrin mittaisten kasvien, kuten pajujen, järviruo'on tai osmankäämien, peittävyys oli alle 10 %, lammen pohjamateriaalina oli hiekka tai savi, vesi oli kirkasta, lammen ympärillä oli ainakin viiden metrin levyinen viljelemätön kaistale eikä lammessa tullut olla kaloja. (Rannap *et al.* 2006) Suomalaiset lammet ovat hyvin samantyyppisiä, joskin isompia ja syvempiä. Suurin ero suomalaisten ja tanskalaisten lampien välillä on niiden alkuperä, suomalaiset lammet ovat luonnonlampia, Tanskassa suurin osa on ihmisten kaivamia.

Jehlen (2000) tulosten perusteella 50 % aikuisista rupiliskoista viettää aikaansa lammen läheisyydessä, enimmillään 15 m päässä vedestä. Kun elinpiiriä laajennetaan 50 m, niin tältä alueelta löytyy jo 95 % aikuisista. Rupiliskojen liikkumista seurattaessa nuorten aikuisten todettiin liikkuvan jopa 1290 metriä reilun vuoden aikana. (Kupfer 1998) Aikuiset ja nuoret aikuiset liikkuvat yhtä paljon. (Hayward *et al.* 2000) Rupiliskot ovat hyvin paikkauskollisia eläimiä, ne palaavat samalle lammelle lisääntymään vuodesta toiseen vaikka lammen laatu olisikin muuttunut lisääntymisen sopimattomaksi esim. kalojen siirtelyn tai avohakkuiden myötä. Sadan metrin säteellä tehtyjen avohakkuiden on todettu vaikuttavan negatiivisesti rupiliskojen aikuisten ja toukkien määriin. (Nilsson 1998, Kupfer *et al.* 2000)

Jehle *et al.* (2000) selvitti rupiliskon ja marmorivesiliskon (*Triturus marmoratus*) liikkumista heti lisääntymiskauden päätyttyä. Ensimmäisen yön aikana kummankin lajin yksilöt liikkuvat jopa toista sataa metriä. Suosittuja piilo- ja lepopaikkoja olivat nisäkkäiden tekemät kolot ja luolat. Ensimmäisen yön jälkeen kaikki rupiliskot liikkuivat ainostaan lyhyitä matkoja lähinnä maan alla. Tutkituista yksilöistä 64 % pysytteli 20 metrin säteellä lammesta. Keskimäärin rupiliskot liikkuivat noin viisi metriä tunnissa. Vauhdikkain yksilö eteni 28 metriä tunnissa. Tutkitut yksilöt valitsivat suojapaikoihin seuraavia kohteita: maassa olevien lehtien alla (44 %), pikkunisäkkäiden tekemät kolot (34 %), kasvillisuuden seassa maan pinnalla (13 %), maapuiden alla (6 %) ja kivikasoissa (5 %). Rupiliskojen reitinvalinnan kannalta merkitystä oli myös maanalaisella habitaattivalikoimalla, koloilla ja käytävillä.

Malmgren (2002) havaitsi eteläisessä Ruotsissa rupiliskojen suunnistavan maatalousympäristössä suoraan läheiseen metsikköön vältellen avoimia peltoaukeita. Ensimmäiset aikuiset yksilöt lähtivät lammesta 10. - 30. kesäkuuta ja viimeiset 19. heinäkuuta - 8. elokuuta kolmen vuoden tutkimuksen aikana. Ensimmäiset nuoret, juuri muodonvaihdoksen läpikäyneet, yksilöt lähtivät 18. kesäkuuta - 27. heinäkuuta ja viimeiset 21. lokakuuta - 3. marraskuuta. Nuoret yksilöt pystyvät seuraamaan aikuisten jättämiä kemiallisia jälkiä ja löytävät näin sopivia maaelinympäristöjä talvehtimiseen ja ravinnon hankintaan. (Hayward *et al.* 2000)

Skei *et al.* (2006) selvitti rupi- ja vesiliskon esiintymistä Keski-Norjan lammissa. Parhaiten rupi- ja vesiliskon esiintymistä selitti korkeus merenpinnasta ja veden ionikonsentraatio. Korkein esiintymistodennäköisyys oli lammissa, joissa veden pH oli 6,5.

Ruotsissa tehdyn tutkimuksen mukaan rupiliskolammissa on selvästi muihin saman alueen lampiin verrattuna suurempi vesikasvien lajilukumäärä. Muutamat kasvilajit esiintyivät usein yhdessä rupiliskojen kanssa, kuten uistinviita ja maksasammaliin kuuluva hetealvesammal. Rupiliskon esiintyminen lammissa kertoo myös lammen suuresta vesikasvimonimuotoisuudesta. Gustafson *et al.* (2006) toteaaakin, että rupilisko toimii myös tärkeänä monimuotoisuuden indikaattorilajina. Vesikasvillisuudella on merkittävä rooli rupiliskoille, niiden elinkierron eri vaiheissa. Vesikasvillisuus määrittää rupiliskojen ravinnokseen käyttämien vesiselkärangattomien määrää. (Oertli *et al.* 2002). Vesikasvit tarjoavat suojaisan paikan munien kehitykselle ja piilopaikkoja petojen varalle. Säännöllisesti kuivuvissa lammissa vesikasvillisuutta on vähemmän. (Nilsson 1998)

Pienet lammet ovat lajirikkaita habitaatteja sammakkoeläimille, mutta niiden vesimäärä voi vaihdella suuresti. Sammakkoeläinten elinkierto on sopeutunut tähän vuodenaikaiseen vaihteluun ja lampien mahdolliseen kuivumiseen, tosin ei liian aikaiseen kuivumiseen. Monien sammakkoeläinten toukkavaihe menee nopeasti ohi, jolloin lammen kuivuminen ei välttämättä ole lajille uhka. Kun lammissa on enää vähän vettä sammakkoeläinten välinen ja lajien sisäinen kilpailu kiihtyy, yksilöiden kasvu hidastuu ja kannibalismia rupeaa esiintymään. Tällöin yleensä isokokoiset toukat menestyvät. Tämä vahvimpien selviäminen saattaa edistää lisääntymiskykyä populaatiotasolla. (Griffiths 1997)

Lammen tuottavuus määrittyy lampeen tulevan auringon säteilyn, lämpötilan ja tarjolla olevien ravinteiden mukaan. Nuorissa lammissa, sukkession alkuvaiheessa, avoimuus suosii kasviplanktonia primaarituottajina, myöhemmin lampeen tulee makrofyyttejä ja lammen rakenne muuttuu kompleksisemmaksi. (Friday 1987) Myöhemmin muutamista makrofyyteistä tulee dominoivia ja makrofyyttidiversiteetti laskee erityisesti runsasravinteisissa lammissa. (Gustafson 2006)

Kun veden pH laskee alle viiden, rupeaa rupiliskon munissa esiintymään kehityshäiriöitä. (Griffiths *et al.* 1994)

Nilsson (1998) havaitsi erilaissiipisten (sudenkorentojen alalahko) esiintymisen korreloivat positiivisesti rupiliskojen esiintymisen kanssa.

3.4 Biologia

3.4.1 Elinkierto

Soidinmenot

Rupiliskot heräilevät horroksesta ensimmäisiin kevätsateisiin. Ne lähtevät talvehtimispaikoistaan liikkeelle yleensä kosteana kevät yönä, jolloin lämpötila on noussut nollan ja viiden asteen välille. (Malmgren 2007) Lampien rantojen auetessa jääpeitteestä saapuvat ensimmäisenä kookkaimmat koiraat. Naaraiden tultua lampeen alkavat soidinmenot. *Triturus*-lajeilla soidinmenoissa tärkeimmät tekijät ovat koiraiden värikäs kutuasua ja toistuvat samankaltaiset liikkeet, joita molemmat sukupuolet tekevät soidinmenojen aikana. Naaraiden on todettu olevan kiinnostuneempia koiraista, joilla on korkea harja. (Malmgren 2008) Soidinmenojen alussa rupiliskokoiras uiskentelee naaraan ympärillä näyttävään tapaan. Koiras näykkii naaraan kuonoa, ruumista ja kloaakkia. Lammen pohjalla koiras esittelee komeaa kutuasuaan naaraan silmien edessä. Koiras taivuttaa vartaloaan puoliympyrän muotoon, nostelee pyrstöään ja uiskentelee nopeasti edestakaisin. Naarailla on soidinmenojen aikana tärkeä rooli, koska koiras on riippuvainen naaraan antamasta palautteesta. Jos naaras ei reagoi koiraan liikkeisiin riittävän nopeasti, koiraan täytyy keskeyttää kosintamenot ja käydä pinnalla hengittämässä välillä. Tällä välin naaras on saattanut poistua paikalta. Naaraan hyväksyntään vaaditaan

usein tuntien, jopa kahden päivän mittainen koiraan kelpoisuuden esittely. Jos naaras hyväksyy koiraan tähänastisen esityksen soidinmenot etenevät soidintanssiin, jossa koiras väriseyttää taivutettua pyrstöä. Tällä liikkeellä koiras levittää feromoneja, joiden tarkoituksena on houkutelulla naarasta jatkamaan soidinmenoja. Joskus koiraat paukuttavat omaa pyrstöään ruumistaan vasten tehostaakseen feromonien leviämistä. Sen jälkeen koiras näykkii naarasta sieltä täältä. Vähitellen koiras nostaa pyrstöään, kunnes koiras seisoo lähes päällään pystyssä. Tässä vaiheessa, jos naaras pitää koirasta edelleen hyväksyttävänä parittelukumppanina, naaras tulee koiraan lähelle. Nyt koiras esittelee kloaakiaan naaraalle. Tämän jälkeen koiras lähtee hitaasti liikkeelle naaraan seurattessa perässä. Viimein naaras koskettaa koiraan kloaakia kuonollaan. Tämä toimii koiraalle merkinä siitä, että koiras voi laskea siittiökotelon lammen pohjalle. Kun siittiökotelo on lammen pohjalla, koiras ohjaa naaraan sen luo. Tarpeen vaatiessa koiras asettuu naaraan eteen poikittain, jotta naaras löytää ja ottaa tarjolla olevan siittiökapselin kloaakkiinsa. (Kinne 2006, Halliday 1977, Duellman *et al.* 1986)

Yleensä naaraiden panostus lisääntymiseen on suurempi, joten naaraiden oletetaan olevan tarkempia parittelukumppanin valinnassa. Naaraat pyrkivät suosimaan laadukkaita uroksia, kun taas uroksilla on tapana pyrkiä parittelemaan mahdollisimman monen kumppanin kanssa. (Duellman *et al.* 1986) Hallidayn (1977) mukaan *Triturus*-suvulla parittelukumppanin valinta muodostuu haju-, tunto- ja näköaistimukseen perustuvista ärsykkeistä. Naaraat voivat keskeyttää soidinmenot pakenemalla paikalta. Pakeneminen voi osoittaa, ettei naaras ole vielä fysiologisesti valmis paritteluun tai ettei naaras halua paritella kyseisen koiraan kanssa.

Hedelmöitys

Rupiliskokoiras laskee siittiökotelon lammessa kivelle, puulle tai kasville. Siittiökotelo on hyytelömäinen ja kartionmuotoinen. Sen koko vaihtelee salamantereilla kahdesta millimetristä kymmeneen. Koiraiden viemäriaukon alaosan rauhaset erittävät väritöntä hyytelömäistä massaa, josta muodostuu siittiökotelon tukirakenne. Viemäriaukon yläosan lantiorauhasista erittyy valkoista, polysakkarideja (monimutkaisia monosakkarideista eli sokereista koostuvia hiilihydraatteja) sisältävää ainetta, jonka sisällä sijaitsevat siittiöt. (Duellman *et al.* 1986) Naaras poimii siittiökotelon kloaakin lihaksilla kloaakin yläosassa sijaitsevaan erityiseen ruumiinonteloon, siittösäiliöön (engl. spermatheca). Kun siittiökotelo on naaraan viemäriaukossa fagosyytit (syöjäsolut) ja leukosyytit (veren valkosolut) hajottavat kotelon rakennetta, jolloin siittiöt ajautuvat siittiösäiliön tiehyisiin kiehkuroina. Siittiöt säilytetään täällä kunnes on ovulaation aika eli kun munasolut irtoavat. Joillakin lajeilla siittiöitä varastoidaan usean kuukauden ajan, tulisalamanterilla jopa kahden ja puolen vuoden ajan. Ovulaation aikana siittiökiehkurat hajotetaan tiehyiden seinämien lihaksilla. Munasolujen hedelmöittyminen tapahtuu kloaakissa. Siittiöiden kalvorakot tuottavat proteolyttisiä entsyymejä (proteiineja hajottavia), jotka hajottavat munasolun kuorta ja mahdollistavat siittiöiden tunkeutumisen munasoluun. Siittiöt tunkeutuvat munasoluun sen mahanpuoleiselta sivulta. Salamantereilla munasoluun saattaa tunkeutua useita siittiöitä, mutta ainoastaan yksi siittiö osallistuu alkionmuodotukseen. (Duellman *et al.* 1986)

Muninta

Munasolun ympärillä on ohut ja kestävä ruskuaiskalvo. Se on proteiinipitoinen, puoliläpäisevä munarauhasten tuottama kalvo, jonka ympärillä on sisäkkäisiä munanjohtimen erittämiä kapsелеita. (Lofts 1974) Salamantereilla sisin kapseli muuttuu nestemäiseksi muninnan jälkeen, jolloin ruskuaiskalvon sisällä oleva munasolu kelluu vapaasti kapselin sisällä. Sammakkoeläinten munien koko vaihtelee suuresti Kaakkois-Aasiassa asustavan *Ichthyophis glutinosus* -nimisen matosammakon 42 mm halkaisijaltaan olevista munista Saharan eteläpuolisessa Afrikassa asuvien kielettömien sammakoiden heimoon *Pipidae* kuuluvien pikkukynsisammakoiden noin 1,5 mm muniin. (Duellman *et al.* 1986)

Joidenkin *Triturus*-suvun edustajien munissa on havaittu melaniinia. Melaniini on pigmenttiaine, joka suojaa munia ultraviolettisäteilyltä. Runsaasti melaniinia sisältävät munat ovat lämpimimpiä, koska pigmentit imevät itseensä lämpöä auringon valosta. (Duellman *et al.* 1986)

Rupiliskonaaraat munivat seisovaan veteen. Munat (halkaisija n. 2 mm) asetellaan yksitellen vesikasvien lehdille, jotka taitellaan takajaloilla lopuksi munan suojaksi. Munien kiinnittäminen lehtiin suojaa munia syödyksi joutumiselta, UV -säteilyltä ja toisaalta se estää niitä tipahtamasta lammen pohjalle, jossa voi olla huonompi happitilanne. Yleensä rupiliskot valitsevat nuoria lehtiä munien suojaksi, koska ne tuottavat enemmän happea. (Nagl *et al.* 1997, Duellman *et al.* 1986, Winpenny 1951) Manner-Suomessa suosituimmat munintakasvit ovat rantaminttu ja –lemmikki, tosin aikaisin keväällä, kun em. kasvit eivät vielä ole tarpeeksi kookkaita, munintaan kelpaa jopa kevät tulvan alle jääneet puolukat tai edellisvuoden heinät. Naarat suosivat auringonpaisteista matalaa rantaa munintapaikkana. (Kinne 2006)

Munan kehitys

Sammakkoeläinten alkioiden ruskuaisessa, muutamia eläviä poikasia synnyttäviä lajeja lukuun ottamatta, on kaikki tarvittavat ravinteet munasta kuoriutumiseen saakka. Salamantereille kehittyvä munassa kolme paria kiduksia. Kidukset ovat pitkiä hapsumaisia muodostumia pään sivuilla. Ne kasvavat nopeasti kuoriutumisen jälkeen. Munat kehittyvät nopeammin lämpimässä vedessä ja niistä erittyy tyypillisiä aineenvaihduntajäämiä ammoniakkinä ja ureana. (Balinsky 1970)

Munanjakautuminen on sammakkoeläimillä holoblastinen (munasolu jakautuu täydellisesti), mutta toispuolinen. Jakautumisen alkuvaiheen jälkeen rakkulavaiheessa alkioon kehittyvä ontelo, blastoseeli. Tämän jälkeen solut alkavat erilaistua gastrulaatiovaiheessa. Seuraavaksi alkaa hermoston alkukehitys, neurulaatio. Hermoston kehityksen alkuvaiheessa sammakkoeläinten alkio on värekarvainen. Värekarvojen liike pitää alkion jatkuvassa liikkeessä, jolloin hapen saatavuus tehostuu. (Duellman *et al.* 1986) Tämän jälkeen tapahtuu nopeaa kasvua pään alueella mm. aistinratojen alueella. Seuraavaksi alkion ruumis suoristuu, pyrstö ja kidukset alkavat muodostua. Eturaajat ovat tässä vaiheessa melamaiset tyngät. Seuraavaksi alkaa takaraajojen kehitys. Viimeisenä alkioille kehittyvä ruuansulatuselimistö. Lopulta ruskuaispussin sisältö on käytetty ja edessä on kuoriutuminen. Rupiliskolla munavaihe muninnasta kuoriutumiseen kestää noin kaksi viikkoa, veden lämpötilasta riippuen. (Duellman *et al.* 1986)

Rupiliskon munista 50 % kuolee ennen kuoriutumista Macgregorin *et al.* (1990) mukaan. Griffithsin (1997) keräämien tietojen mukaan munista ja toukista jää henkiin 0 – 10 %. Korkea kuolleisuusaste johtuu homotsygotiasta eli sukulaisten keskenään pariutumisen aiheuttamasta geneettisen muuntelun pienemmisestä. (Macgregor *et al.* 1990)

Kuoriutuminen

Sammakkoeläimillä on kehittynyt kuoriutumiseen kaksi tapaa. Mekaanisesti kuoriutuminen tapahtuu vain Amerikassa esiintyvällä *Eleutherodactylus*-suvulla siten, että ruskuaispussiin tehdään aukko terävällä hampaalla. Em. poikkeusta lukuunottamatta sammakkoeläimet kuoriutuvat kemiallisesti alkion rauhasen tuottaessa proteaasientsyymejä, jotka pilkkovat gelatiineja ja muita proteiineja, mutteivät vaikuta ruskuaispussin polysakkarideihin tai alkion omiin proteiineihin. (Duellman *et al.* 1986, Miganti *et al.* 1955) Salamantereilla kuoriutumisprosessi on kaksiosainen. Ruskuaispussista kuoriutuminen tapahtuu jo munanjakautumisen neurulaatiovaiheessa. Munakapselista kuoriutuminen tapahtuu myöhemmin, eturaajojen kehittyessä, kun suu ja sisäelimet ovat jo olemassa. (Duellman *et al.* 1986, Salthe 1963) Rupiliskot ovat kuoriuessaan noin 10 mm pitkiä. (Dolmen 1983)

Toukkavaihe

Toukat ja aikuiset eroavat toisistaan hengityksen, liikkumisen ja ravinnon suhteen. Kun toukat ja aikuiset käyttävät hyväkseen kahta toisistaan riippumatonta resurssia, ne eivät joudu kilpailutilanteeseen toistensa kanssa ravinnosta tai elintilasta. Salamantereiden toukkien yleinen morfologia on samanlainen kuin aikuisten yksilöiden, mutta erojakin on: pienempi koko, ulkokidukset, pyrstössä oleva evä, hampaisto, alkeellinen kieli JA silmässä oleva kovakalvo. Lisäksi leuan lihaksisto ja leu-

ka ovat vielä huonosti kehittyneet, sieraimet ovat laajat ja liikkumattomat, silmäluomet puuttuvat sekä mykiö on kupera. (Duellman *et al.* 1986)

Salamantereiden rustoinen kallo on karkeatekoisempi kuin matosammakoilla, muttei niin tukeva kuin sammakoilla. Koko suulaki muotoutuu uudelleen muodonvaihdoksessa. Suulaen luutuminen, vannasluun, suulaenluu, alaleuanluun, kehäluun ja välileuanluun muodostuminen tapahtuu ennen kuin toukka aloittaa syömisen. Toukalla on yksinkertaiset, käpymäiset hampaat. (Duellman *et al.* 1986)

Salamantereiden toukkavaiheessa eri lajeilla on sopeumia kiduksissa, kiduskansissa ja pyrstön eväsä lajien elinympäristöjen mukaan. Seisovassa vedessä kehittyvät toukat ovat kyljistä litistyneempiä, niillä on korkeammat pyrstöevät sekä suuremmat tasapainoistimet ja kidukset virtavesien toukkiin verrattuna. Kidusten haarat ovat pitkiä ja kapenevia. Jokaisessa haarassa on kaksi riviä pitkiä hapsuja, jotka haarautuvat edelleen moniksi kohtisuoriksi hapsuiksi. Kidusten koko riippuu veden happipitoisuudesta, matalahappisissa lammissa tarvitaan isoja kiduksia. Suurilla kiduksilla on helpompi hengittää myös korkeammassa lämpötiloissa.

Lammissa asuvat toukat etsivät ruokaa pohjasta, jossa ne liikkuvat korkeaa pyrstöevää heiluttamalla. Korkea pyrstöevä mahdollistaa nopean kiihdytyksen. Virtavesien toukilla on matalammat pyrstöevät ja lihaksikkaammat pyrstöt. Virtapaikoissa liikkuminen tapahtuu yleensä pohjaa pitkin ryömimällä, pyrstöä käytetään tasapainon ylläpitoon ja nopeisiin uintipyrahdyksiin. Päässä sijaitsevat parilliset tasapainoistimet ovat sauvamaisia ulokkeita. Joillain lammissa asuvilla lajeilla ne häviävät jo ennen kuoriutumista, toisilla ne säilyvät kunnes eturaajat ovat täysin kehittyneet. Tasapainoistimet estävät toukkia uppoamasta pohjamutaan ja ne auttavat toukkia säilyttämään tasapainonsa ensimmäisten eturaajoilla tehtyjen liikkumisyritysten aikana. (Duellman *et al.* 1986)

Useimmat salamanteriheimon toukat syövät pieniä vesiselkärangattomia, tosin *Triturus*-suvun edustajat käyttävät myös leviä ravinnokseen. Toukkien kasvu riippuu ensisijaisesti lämpötilasta ja ravinnon saatavuudesta. Lammissa asuvilla toukilla on yleensä sigmoidinen kasvukäyrä (s:n muotoinen, jossa kasvu on aluksi hidasta, nopeutuu sitten voimakkaasti ja tasaantuu taas). Toukkavaiheen pituus vaihtelee sammakkoeläimillä runsaasti. Joillakin sammakoilla, esim. Pohjois-Amerikan *Scaphiopus*-suvulla, se kestää vain kaksi viikkoa, kun joillain salamantereilla siihen menee viisi vuotta. Rupiliskon toukkavaihe estää yhden kesän, noin kolme kuukautta. (Duellman *et al.* 1986) Toukat kasvavat nopeammin runsasravinteisissa kuin karuissa lammissa. Vastakuoriutunut toukka on noin 10 mm pituinen kuonosta pyrstön päähän mitattuna. Parin viikon ikäisinä ne ovat noin 17 mm pituisia. Neliviikkoisina ne ovat optimiolosuhteissa jo 35 mm pitkiä ja niiden takajalat alkavat muodostua. Toukkavaiheen lopussa, aikaisintaan kahden kuukauden kuluttua kuoriutumisesta, ne ovat 40-80 mm pitkiä, ympäristön lämpötilasta riippuen. (Kinne 2006, Dolmen 1983)

Rupiliskojen toukat viettävät päivisin aikaa lammen pohjoispäädyssä aivan rannan tuntumassa. Tällä alueella lammen vesi on lämpimintä, koska se saa eniten auringonpaistetta osakseen. Toukat liikkuvat kuitenkin koko lammen alueella syöden levää kivien ja rungonkappaleiden päältä. Toukat ovat päiväaktiivisiä. (Dolmen 1983) Griffithsin (1997) mukaan toukista muodonvaihdokseen selviytyy 0 – 10 %.

Muodonvaihdos

Muodonvaihdoksella tarkoitetaan alkion jälkeisiä nopeita muutoksia yksilön rakenteessa, fysiologiassa, biokemiassa ja käyttäytymisessä ennen aikuisvaihetta. Tärkeimmät muodonvaihdosta säätelevät hormonit ovat kilpirauhashormoneja. (Duellman *et al.* 1986)

Ihon värit ja muodot kehittyvät muodonvaihdoksessa. Pigmenttisolut ja niiden biokemialliset tuotteet, kudokset sekä endokriiniset (umpirauhasten erittämät) aineet vaikuttavat ihon kuviointiin ja väritykseen. Tosin ihon värityksen kehittyminen jatkuu vielä muodonvaihdoksen jälkeenkin kilpi-

rauhashormonien ja melanosyyttejä (ihon pigmenttisolu) stimuloivien hormonien vaikutuksesta. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläinten silmissä tapahtuu muutoksia toukkavaiheen lopussa ja rupiliskoilla uudelleen niiden palatessa maaelämävaiheesta lampiin lisääntymään. Sammakkoeläinten sauvasoluissa on kahdenlaisia näköpigmenttejä. Muodonvaihdoksessa prophyropsiini muuttuu rodopsiiniksi, punaiseksi näköpigmenttiä. Vielä keskeneräisessä muodonvaihdoksessa toukilla on verkkokalvolla molempia näköpigmenttejä. Pohjois-Amerikassa esiintyvällä *Notophthalmus*- ja meidän *Triturus*-suvulla rodopsiini muuttuu vielä takaisin prophyropsiiniksi esiaikuisten palatessa takaisin lampiin esiaikuisuuteen liittyvän maaelämäkauden jälkeen. Tämän muutoksen aiheuttaa aivolisäkkeen etulohkon erittämä prolaktiini-hormoni. Vesielämään palaamiseen liittyviä muutoksia kutsutaan näillä suvuilla toiseksi muodonvaihdokseksi. (Duellman *et al.* 1986)

Salamantereilla tapahtuu muodonvaihdoksessa muutoksia, jotka vaikuttavat liikkumismuotoon, aisteihin, hengitykseen ja syömiseen. Pyrstön evä imeytyy takaisin ruumiiseen, iho paksuuntuu ja ihorauhaset kehittyvät. Kidukset surkastuvat ja kidusraot sulkeutuvat, samalla kidushengitys loppuu keuhkojen kehittymisen myötä. Silmäluomet kehittyvät, sierainten sulkenut sidekudos korvautuu kehittyneemmällä läpällä, jonka toimintaa ohjaa sileä lihaskudos. Huulipoimut kutistuvat ja kita laajenee. Leuan luut ja hampaat kehittyvät. Kieli ja sen luusto kehittyvät. Virtsa- ja sukuelimissä tapahtuu kehitystä. Pronefros (alkeellinen munuainen, munuaisten ensimmäinen vaihe) häviää ja korvautuu kehittyneemmällä opistonefrosella tai mesonefrosella (esimunuainen). Sukurauhaset ja niihin liittyvät tiehyet kehittyvät. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläimillä orvaskesi muodostuu toukkavaiheessa kahdesta tai kolmesta solukerroksesta. Solukerrosten määrä kasvaa viiteen tai kuuteen muodonvaihdoksen edetessä. Toukkavaiheessa orvaskedessä on epiteelisolujen lisäksi erikoistuneita soluja. Tällaisia ovat mm. Merkelin solut, joissa on tuntoaistin reseptoreita. Merkelin solut säilyvät aikuisillakin. Leydigin solut erittävät limaa orvaskeden solujen väliin. Leydigin solut häviävät muodonvaihdoksessa. Toukkavaiheen orvaskedessä on myös kylkiviiva-aistiin erikoistuneita soluja. Jokaisessa kylkiviiva-aistin solussa on aistinkarvasoluja. Kylkiviiva-aisti on jo täysin kehittynyt munasta kuoriutumisen jälkeen. Muodonvaihdoksen lopussa ihossa on tapahtunut monia muutoksia, solujen muodostumisia ja surkastumisia, joiden seurauksena orvaskesi tulee kompleksisemmaksi. Hävitettävät solut tuhoetaan autolyysissä, lysosomeista (hajotukseen erikoistunut soluelin) vapautuvien hydrolyyttisten (veden avulla tapahtuva hajottaminen) entsyymien avulla. Kilpirauhashormoneilla on keskeinen merkitys ihon solujen muodostumiseen ja häviämiseen. Pään ja vartalon lihakset muotoutuvat uudelleen muodonvaihdoksessa. Salamantereiden toukilla oleva pyrstön evä surkastuu muodonvaihdoksessa. Raajojen kasvu on kaikilla sammakkoeläimillä jatkuva tapahtuma, jossa raajat kehittyvät raajasilmuista vähitellen. (Duellman *et al.* 1986)

Ruuan sulatuskanavan rakenne ei muutu salamantereiden muodonvaihdoksessa juurikaan. Suurin muutos ruuan sulatuskanavassa tapahtuu juuri ennen kuin nuori toukka aloittaa syömisen. Tällöin munan ruskuaisvarasto on käytetty loppuun ja ruuan sulatukseen liittyvä peristalttinen liike alkaa. Peristalttinen liike puristaa ruokapalaa ruuan sulatuskanavassa eteenpäin supistusrenkaan avulla. Salamantereiden toukkien mahassa valkuaisaineita hajotetaan pepsinientsyymien avulla. (Duellman *et al.* 1986)

Muodonvaihdoksen edetessä haima alkaa pienentyä rauhasrakkuloiden (avoeritteisen rauhasen rauhasstiehyen pohjukkaa ympäröivä erittävien solujen ryhmä) rappeutumisen ja elimistön kuivumisen myötä. Haiman absoluuttinen tilavuus voi pienentyä 80 %. Muodonvaihdoksen jälkeen haiman koko kasvaa jälleen, tällöin umpieritteinen osuus (normaalisti 2 %) suurenee suhteellisesti enemmän. Tyroksiini säätelee haiman kasvua. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläinten toukilla on alkeellinen munuainen, joka poistaa lähinnä vettä ja ammoniumia. Maaelämää viettävillä aikuisilla munuaisten tehtävänä on säilyttää vettä ja poistaa virtsaa. Munuai-

sen kehityksen rinnalla tapahtuu myös sukurauhasten kehitys ja erilaistuminen. (Duellman *et al.* 1986)

Toukkien alkeellinen munuainen muodostuu ruumiinontelon kattoon kehittyneistä jaokkeisesti munuaistiehyistä. Tämä alkumunuainen säilyy koko toukkavaiheen ajan, mutta häviää muodonvaihdoksessa. Alkumunuainen hävitetään autolyysissa ja fagosytoosissa. Kilpirauhashormonit säätelevät tapahtumaa. Salamantereilla keskimäinen ja takimmainen alkumunuainen erilaistuvat varsinaisiksi munuaisiksi. Sukupuolirauhaset muodostuvat vatsakalvon ontelossa alkumunuaisen läheisyydessä. Tällöin niihin liittyy kasvusoluja, joista kehittyy erilaistumisen kautta naaras- tai koirassukupuolirauhaset. Munuaistiehyistä kehittyy primaarinen virtsanjohdin (Wolffin tiehyt) ja Müllerin tiehyt, jotka molemmat päättyvät kloaakkiin. Toukkavaiheessa molemmat tiehyet ovat vielä läsnä. Muodonvaihdoksessa Müllerin tiehyt häviää uroksilta, kun naarailta siitä muodostuu munanjohdin. Virtsanjohdin säilyy molemmilla sukupuolilla. Naarailta primaarista virtsanjohdinta käytetään ainoastaan eritystehtävään, kun uroksilla niitä käytetään myös sukusolujen kuljetukseen. Sukurauhaset ja niiden tuotteet kehittyvät koko toukka-ajan salamantereilla. (Duellman *et al.* 1986)

Keltarauhashormoni säätelee hermoston muutoksia. Keskushermosto on jo hyvin kehittynyt toukkavaiheen lopulla. Muodonvaihdoksessa sen koko pienenee, mutta pikkuaivojen ja ydinjatkoksen seinämät paksuuntuvat, väliaivot laajentuvat ja lyhentyvät sekä *fossa rhomboidalis* pienenee. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläinten toukkavaiheessa silmät kasvavat. Uloimman ja sisemmän sarveiskalvon välissä on nestettä. Sarveiskalvot yhdistyvät muodonvaihdoksessa, jonka jälkeen silmälihakset kasvavat ja samalla kiinnittyvät kitaluuhun. Silmän ja sitä ympäröivien lihasten kasvun johdosta useimmilla sammakkoeläimillä on pullottavat silmät. Muodonvaihdoksessa salamantereilla ja useilla sammakoilla epidermaalisista laskoksista kehittyy myös ylä- ja alaluomet, vilkkuluomi, sidekalvon pussi, vilkkuluomen jänne sekä kyyneltiehyt. (Duellman *et al.* 1986)

Talvehtiminen

Aina toukat eivät välttämättä ehdi kasvaa ja kehittyä ensimmäisen kesän aikana muodonvaihdokseen saakka. Jos rupiliskolammessa on vettä vuoden ympäri, toukat voivat talvehtia lammessa. Tällöin niiden muodonvaihdos on seuraavana keväänä. Lammessa talvehtiminen voi johtua myöhäisestä muninta-ajankohdasta tai toukkien hitaasta kehittymisestä, joka johtuu kylmästä vedestä. (Griffiths 1997, Hagström 1972)

Neotenia

Neotenialla tarkoitetaan yksilön säilymistä toukkamuotoisena vaikka se onkin saavuttanut lisääntymiskyvyn. Salamantereiden kohdalla neotenia on toukkavaiheessa tapahtuvaa lisääntymistä, joka johtuu viivästyneestä hermoston kehityksestä. *Triturus*-suvulla esiintyy neoteniaa ankarissa ympäristöolosuhteissa. Sitä on tavattu ainakin Etelä-Ranskan kalkkikivitasangoilla ja Ruotsissa Västerbottenin läänissä 470 metriä meren pinnan yläpuolella. (Duellman *et al.* 1986, Dely 1967, Dolmen 1983)

Nuoret yksilöt

Muodonvaihdoksen jälkeen rupiliskot nousevat maalle, niiden terrestinen elämänvaihe alkaa. Tällöin niiden entinen päiväaktiivisuus päättyy ja niistä tulee yöaktiivisiä. Norjassa tehdyn tutkimuksen mukaan (Dolmen 1983) rupiliskot saavuttavat sukukypsyyden sitä aiemmin mitä etelämpänä ne ovat levinneisyysalueelle. Etelä-Norjassa sukukypsyys saavutetaan jo kaksi vuotiaana, mutta Keski-Norjassa siihen menee vähintään neljä vuotta. Ero johtuu ilmastollisista ja elinympäristöjen laatuun liittyvistä tekijöistä.

Terrestriset sammakkoeläimet ovat yleensä yöaktiivisia, jolloin ne luonnostaan välttävät korkeampia päivälämpötiloja ja pienempää ilmankosteutta. Päiväpiilopaikoissa on yleensä suurempi ilmankosteus. Tällaisia piilopaikkoja ovat kaikenlaiset kolot ja käytävät kivien välissä, lahopiissa, juurakoissa sekä maassa. (Duellman *et al.* 1986) Nuorista yksilöistä kuolee vuosittain 78 %. (Griffiths 1997)

3.4.2 Fysiologia ja ekologia

Vesitalous

Sammakkoeläinten iho on hyvin läpäisevä. Iholla on limaa erittäviä rauhasia. Ihon pinnan kohorakenne on tärkeä tekijä hydraatiossa, kosteuden lisäämisessä. Useimmilla vedessä elävillä sammakkoeläimillä on kokonaan sileä iho. Maalla ja puissa elävillä sammakkoeläimillä on yleensä epätasainen, rakeinen iho. Epätasaisen pintarakenteen ansiosta kostealla pinnalla ollessaan eläin pystyy imemään itseensä tehokkaammin vettä. Veden imeytymistä edistää sammakkoeläinten kyky litistää ruumiistaan, jolloin suurempi osa ruumiista on kosketuksissa alustaan. Veden imeytymistä ohjaavat monet hormonit, joista aivolisäkkeen takalohkon erittämän vasotosiinin merkitystä pidetään suurimpana. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläinten ruumiinpainosta 70-80% on vettä. Vesitasapainoa voidaan säädellä monilla keinoilla. Aikuiset sammakkoeläimet eivät juo vettä normaalista. Vettä juodaan ainoastaan laboratorioolosuhteissa fysiologisen stressin alaisena. Ruuansulatuskanavalla on pieni merkitys sammakkoeläinten vesitalouden kannalta. Osa saalistamisen mukana tulleesta vedestä imeytyy paksusuolesa, mutta suurin osa poistuu elimistöstä ulosteen mukana. Jos elinympäristön kosteus on suuri, keuhkojen kautta tapahtunut veden haihtuminen on merkityksetöntä, mutta kuivassa ympäristössä sen merkitys kasvaa. Vedessä asustavat sammakkoeläimet poistavat vettä munuaisten kautta laimeana virtsana. Terrestriset sammakkoeläimet tuottavat virtsaa tai virtsahappoa. Suurin osa vedenhukasta tapahtuu kuitenkin ihon kautta haihtumalla. Ruumiin sisällä tapahtuvan solujen energia-aineenvaihdunnan tuloksena syntyy aineenvaihdunnallista vettä. Näin tuotettu vesi päätyy plasmaa. Tällaisen aineenvaihdunnallisen veden osuus ruumiinpainosta on alle 0.01%. Vettä voidaan varastoida virtsarakossa ja imusuonistossa. Vesivarastoja käytetään kudoksissa korvaamaan haihtumalla, erittämällä tai hengityksessä menetettyä vettä. (Duellman *et al.* 1986)

Salamantereiden virtsarakko on pussimainen. Virtsarakon koko vaihtelee lajeittain, tulisalamanterillä (*Salamandra salamandra*) virtsarakossa voi olla nestettä 35% yksilön painosta, kun afrikkalaisella kynsisammakolla vastaava luku on vain 1%. Lajeilla, jotka asuttavat kuivia alueita, on suuri virtsarakko veden varastointia varten. Täysin vedessä elävillä lajeilla ei ole tarvetta säilöä vettä, joten niiden virtsarakkokin on pienempi. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläimillä verineste suodatetaan munuaisten suonikeräsissä. Paine-eron vaikutuksesta neste siirtyy munuaistiehyisiin. Tiehyiden sisäpinnat solut imeyttävät vettä ja liuenneita aineita takaisin verenkiertoon. Samalla erotellaan virtsa, joka pysyy munuaistiehyissä. Virtsasta poistetaan edelleen vettä proksimaalisessa tubuluksessa, jonka jälkeen neste etenee salamantereilla ripsimäiseen munuaissuppiloon ja muuttuu alkuvirtsaksi. Useimmat sammakkoeläimet ovat ureoteelisiä eli niiden typpiaineenvaihdunnan lopputuotteena on virtsaa, mutta varsinkin vedessä ollessaan ne pystyvät erittämään myös ammoniakkia. Aivolisäkkeen takalohko tuottaa osmoottiseen säätelyyn vaikuttavia arginiinivasotosiini- ja oksitosiinihormoneita. Näiden hormonien vaikutuksesta munuaistiehyiden läpäisevyys kasvaa, jolloin veden ja laimean virtsan diffundoituminen (lämpöliikkeestä johtuva aineiden sekoittuminen, jolloin väkevyyserot tasoittuvat) kiihtyy. (Duellman *et al.* 1986)

Elimistön kuivumisesta kärsivä sammakkoeläin on pulmallisessa tilanteessa. Veden etsiminen vaatii liikkumista, jolloin haihdunta kasvaa. Yksilö voi myös valita veden säästämisen pysymällä paikallaan, jolloin vedenhaihdunta pienenee, mutta tällöin kuivuuden jatkuessa, se ei enää säily hengissä. (Duellman *et al.* 1986)

Lämpötila

Sammakkoeläimet ovat ektotermisiä eli niiden ruumiinlämpö riippuu pelkästään ympäristön lämpötilasta, ne eivät pysty käyttämään omaa aineenvaihduntaa lämpötilansa nostamiseen. Aineenvaihdunnassa muodostuu vain vähän lämpöä ja sekin häviää saman tien ympäristöön. Jotkut lajit kuitenkin pystyvät säätelemään ruumiinlämpöä valikoimalla sopivan lämpöisen ympäristön. Ruumiinlämmön säätelyllä on vaikutusta ruuansulatukseen. Kun ruumiinlämpö nousee, kiihtyy myös ruuansulatus, joka puolestaan auttaa nuoria yksilöitä kasvamaan nopeammin. Nopea kasvu mahdollistaa rasvan kertymisen ruumiiseen, jolla on oleellinen merkitys horroksesta selviämiseen. Lämmönsäätelyn ohella sammakkoeläinten on huolehdittava myös ihon kosteudesta. Korkeammassa lämpötilassa haihduttaminen on nopeampaa. (Duellman *et al.* 1986)

Kaasujen vaihto

Sammakkoeläimet käyttävät hengityskaasujenvaihtoon kiduksia, keuhkoja, ihoa ja suunielua. Hengityksen nopeuteen vaikuttavat eläimen aktiivisuus, ihon pinta-ala ja ruumiin koko sekä ympäristötekijöistä lämpötila, ilmanpaine, kosteus ja valojaksoisuus. Veren hapenkuljetuskyky riippuu punasolujen absoluuttisesta määrästä ja tilavuudesta, punasolujen suhteellisesta osuudesta koko veren tilavuudessa, hemoglobiiniarvosta sekä veren pH:sta. Lisäksi hapen ja punasolujen sitoutuminen riippuu lämpötilasta ja paineesta sekä eläimen aktiivisuudesta. (Duellman *et al.* 1986)

Energia-aineenvaihdunta

Aerobinen aineenvaihdunta on käytössä hitaassa, pitkäkestoisessa liikkumisessa. Nopeassa, lyhytkestoisessa liikkumisessa energia saadaan pääosin anaerobisen aineenvaihdunnan tuloksena. Sammakkoeläimet pystyvät pitämään yllä nopeata liikkumista yhdestä kahteen minuuttia, jonka aikana anaerobinen maitohapon muodostuminen vastaa vähintään kahta kolmasosaa adenosiinitrifosfaatin tuotannosta. Adenosiinitrifosfaatti on soluissa oleva runsasenerginen yhdiste, jota käytetään energian siirtoon ja tilapäiseen varastointiin. Nopea liikkuminen on mahdollista myös alemmassa lämpötilassa, koska lämpötila ei vaikuta maitohapon muodostumiseen. Alemmissa lämpötiloissa tosin toimiminen kestää pidempään. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläinten aerobinen ja anaerobinen kapasiteetti ovat kääntäen verrannollisia eri lajeilla. Lajit, joilla on laaja-alainen kyky käyttää aerobisen aineenvaihdunnan tuotteita liikkumiseen, eivät tuota suuria määriä maitohappoa liikkumisessa. Lajeilla, jotka tuottavat enemmän maitohappoa, on suppeampi kyky aerobiseen aineenvaihduntaan liikkumisessa. Erot pohjautuvat entsyymitoimintaan, fosfofruktokinaasin ja maitohappodehydrogenaasin reaktionopeuteen. Lajit joiden pakeneminen perustuu liikkumisen nopeuteen käyttävät anaerobista aineenvaihduntaa. (Duellman *et al.* 1986)

Saalistus

Rupiliskolla näköaisti on tärkein tekijä ravinnon paikallistamisessa. Sammakkoeläimet, jotka havaitsevat saaliinsa näköaistin perusteella, käyttävät yleensä odottelua saalistustapanaan: kun saalis on havaittu, sammakkoeläin saattaa jahdata sitä hiukan ennen pyydystämistä. Rupiliskolla on myös kyky löytää saaliinsa pelkästään hajuaistin perusteella. Hajuaisti on tärkeä erityisesti saalista jäljitettäessä. Saaliin havaitseminen ja pyydystäminen on kuitenkin tehokkainta silloin, kun käytetään sekä näkö- että hajuaistia apuna. (Duellman *et al.* 1986, Margolis 1976)

Toukkavaiheen salamantereilla ja terrestristen salamantereiden vedessä tapahtuvan lisääntymisen aikana nielurangan toinen nielukaari (engl. hyobranchial apparatus) toimii toukilla kidusten tukena ja liikuttaa kidusfilamentteja sekä laajentaa ja supistaa poskionteloä syömisen aikana. Useimmat salamantereit hyökkäävät saalista kohti. Tällöin suuontelo laajenee ja samalla leuat aukenevat. (Duellman *et al.* 1986)

Terrestrisillä salamantereilla kielellä on tärkeä rooli saalistamisessa. Kieli on kiinnittynyt suun etuosaan ja se voidaan työntää ulos. Nielurangan toinen nielukaari toimii kielenulostyöntömekanismina ja hengityksen pumppumeکانismina (glottis eli kurkunpään aukko kiinni – nenänreiät kiinni – alaleukaa alas – ilmaa sisään – nenänreiät auki – glottis auki – alaleuka ylös – ilma keuhkoihin). (Duellman *et al.* 1986)

Kinnen (2006) havaintojen mukaan 8 cm esi aikuinen pystyy syömään 5 cm vesiliskon. Hän havaitsi myös 14 cm naarasrupiliskon syövän kerralla kokonaan noin 10 cm pitkän juotikkaan.

Viholliset ja puolustusmekanismit

Sammakkoeläimet ovat yleisiä saaliita monille selkärangkaisille. Yleensä sammakkoeläimiä on paljon, ne ovat pienikokoisia ja niillä on pehmeä iho. Vedessä olevat sammakkoeläinten munat ovat helppoja saaliita kaloille ja vesiselkärangattomille. Toukat ovat saaliita vesiselkärangattomille, kaloille, linnuille ja pienille nisäkkäille. (Duellman *et al.* 1986) Myös rupilisko on monien lintujen, nisäkkäiden ja kalojen ravintoa. Rupiliskojen toukkia saalistavat monet hyönteiset, juotikkaat, kalat ja myös aikuiset rupiliskot. (Kinne 2006)

Sammakkoeläimillä on monia keinoja välttää saaliiksi joutuminen. Saalistajaa voidaan paeta nopeasti ennen varsinaista hyökkäystä, hyökkääjältä voidaan piiloutua tai molempia keinoja voidaan yhdistää. Jos sammakkoeläin kohtaa saalistajan se voi reagoida jollain seuraavista tavoista: teeskennellä kuollutta, kasvattaa omaa kokoaan, muuttaa tyyppillistä muotoaan, näyttää saalistajalle huonosti sulavaa ruumiinosaa (esim. kookkaita rauhasia), näyttää aposemaattista väritystään (osoittaa värityksellään olevansa harmillinen tai varottava) tai hyökkäämällä saalistajan kimppuun. Aposemaattinen väritys on yleinen niillä sammakkoeläinlajeilla, joilla on ihossa myrkyllisiä aineita. Näiden varoituskärien vaikutus perustuu opittuun vastineeseen saalistajan puolelta. Yleiset värit ovat punainen, oranssi ja keltainen. (Duellman *et al.* 1986:246-258)

Triturus-suvulla on havaittu seuraavia keinoja välttää saaliiksi joutuminen: myrkylliset ihoeritteet, sylkiamylaasia tuottava korvanalussylikirauhanen, pyrstön ja ruumiin rauhaset, aposemaattinen väritys, jähmettyminen paikoilleen, ruumiin taivutus mutkalle, pyrstön ja rinnan kohotus sekä pyrstön läiskytys ja aaltoliike. (Duellman *et al.* 1986, Brodie 1983)

Kinnen (2006) mukaan vedessä ollessaan rupiliskot puolustautuvat nopeilla ja voimakkailla pyrstöniskuilla, joiden ansiosta ne samalla pakenevat kohti suojapaikkaa kivien alle, kasvillisuuden joukkoon tai pohjamutiin. Maalla rupiliskot puolustautuvat leikkimällä kuollutta. Ne kellahtavat kumoon ja pyörähtävät ympäri, jolloin niiden mahankuviointi tulee näkyviin. Kuolleen esittäminen voi jatkua toistakymmentä sekuntia, jolloin rupiliskot pitävät silmiä kiinni ja pidättävät hengitystä pyrstön ollessa mutkalla. Rupiliskot voivat erittää myrkyllisiä yhdisteitä rauhasistaan tai päästellä ääniä. Aikuiset rupiliskot kiemurtelevat hyökkäyksen kohteeksi joutuessaan ja ne voivat purra ahdistelijaa.

Monet bakteerit tarttuvat sammakkoeläimiin. Ne ovat peräisin yleensä saastuneesta vedestä tai ruuasta. Sienitartunnat leviävät sammakkoeläimiin rikkinäisen ihon tai sierainten kautta. (Duellman *et al.* 1986:243)

Populaatiobiologia

Lähes kaikilla sammakkoeläimillä muniin ja toukkiin kohdistuu suuri saalistuspaine. Toukkavaiheessa tapahtuvan kilpailun ja saalistuspaineen arvioidaan säätelevän eniten rupiliskopopulaatioiden kokoa. (Malmgren 2007) Toukkien selviytyminen on lisäksi riippuvaista tarjolla olevasta ruuasta, veden lämpötilasta ja lammen kuivumisesta. Keväinen veden jäätyminen hidastaa munien ja toukkinen kehitystä. Nollan alapuoliset lämpötilat tappavat munia ja toukkia. (Griffiths 1997). Nuorten aikuisten kuolleisuus vaihtelee enemmän kuin aikuisten. Tiedot rupiliskojen kuolleisuudesta elämänsä kierron eri vaiheissa vaihtelevat jonkin verran eri lähteiden mukaan. Griffiths (1997) on koon-

nut seuraavia hengissäsäilymisprosentteja: muna/toukkavaihe 0 – 10 %, nuoret yksilöt 22 % ja aikuiset 50 %. Käytännössä tämä tarkoittaa sitä, että lampeen munitusta 10 000 munasta 0 – 1000 kuoriutuu ja onnistuu elämään muodonvaihdokseen saakka. Ensimmäisen talven jälkeen hengissä on enimmillään 220 esiaikuista, toisen talven jälkeen 48 yksilöä ja kolmannen 11 yksilöä. Jos lisääntymisikä alkaisi Suomessa neljävuotiaana, niin 10 000 munasta sukukypsyyden saavuttaa kaksi yksilöä. Ja tämän jälkeen puolet aikuisista kuolee vuosittain.

Aikuisilla yksilöillä sukupuolijakauma oli 1:1. Hagströmin (1979) tutkimuksessa pyydystettyjen rupiliskojen iät vaihtelivat neljän ja 15 välillä. Urosten keskimääräinen ikä oli tutkituissa lammissa 8,3 vuotta ja naaraiden 7,9 vuotta. Lisääntyminen alkoi yleisesti viiden vuoden iässä, jolloin keskimääräinen lisääntyvä aikuinen on 7,8 – 9,5 –vuotias, kuolleisuusasteesta riippuen. Joidenkin yksilöiden, erityisesti naaraiden, on todettu pysyttelevän maalla koko lisääntymiskauden. Yleisesti ottaen kuitenkin molemmat sukupuolet ovat lammissa lisääntymiskauden aikana. Lisääntymiskautenaikin molemmat sukupuolet viettävät enemmän aikaa maalla kuin vedessä. Vedessäoloaika voi joi-nain vuosina olla vain muutaman päivän mittainen ja se tapahtuu kutuaikaan. Vaikka populaation sukupuolijakauma onkin tasainen, koiraat viettävät enemmän aikaa vedessä.

Yksilöiden koko muodonvaihdoksen aikana on suoraan verrannollinen niiden selviämismahdollisuuksiin ja kelpoisuuteen myöhemmässä elämässä. Vuosittain kuivuvissa lammissa luonnonvalinta suosii nopeasti kehittyviä yksilöitä. Kylmemmissä olosuhteissa toukat eivät ehdi kehittyä muodonvaihdokseen saakka, vaan talvehtivat lammissa. Lammissa talvehtivat yksilöt kasvavat talven aikana ja ovat muodonvaihdoksen aikana suurempia, kuin saman vuoden lajitoverit. Vaikka lammessa talvehtiminen lisää predaatoris riskiä, se kasvattaa yksilöiden kelpoisuutta myöhemmin. (Griffiths 1997, Verrell 1985)

Efektiivinen populaatiokoko kertoo populaatiossa lisääntyvien yksilöiden määrän, se on siis pienempi kuin populaation kaikkien yksilöiden lukumäärä. Efektiivinen populaatiokoko kuvaa perinnöllisessä mielessä tehokkaan eli lisääntyvän populaation kokoa. Se kertoo millä todennäköisyydellä sama geeni kahdella yksilöllä on peräisin samalta naaraalta ja samalta koiraalta. (Jehle *et al.* 2001)

Briggsin *et al.* (2006) mukaan elinkelpoinen populaatiokoko rupiliskolla on minimissään 500 lisääntymiskykyistä yksilöä. Tällöin sukupuutto- ja sisäsiirtoisuusriski ovat pieniä. Rupiliskon suoje-lun kannalta on oleellista huolehtia siitä, että lammet sijaitsevat ryhmissä, enintään muutaman sadan metrin päässä toisistaan. (Damm *et al.* 2006) Geneettinen pullonkaula tulee vastaan tilanteessa, jossa populaatioiden lisääntyvien yksilöiden määrä on laskenut hyvin pieneksi. Tämän johdosta populaatio menettää muuntelevuuttaan. (Jehle *et al.* 2001)

3.4.3 Morfologia

3.4.3.1 Luusto ja lihakset

Sammakkoeläinluokan eri lahoilla on paljon morfologisia eroja, jotka johtuvat kunkin lahon pitkästä evoluutiohistoriasta. Salamannerit eroavat muista sammakkoeläimistä (lahkot *Anura* – sammakot ja konnat sekä *Apoda* – matosammakot) siinä, että niillä on erilainen liikkumistapa, melko pieni pää, heikko vartalo, neljä raajaa ja pyrstö. Salamantereiden kallo on kapea ja siinä on paljon kaarimaisia rakenteita. Kallo on usealla liitoksella kiinni selkärangassa, joka tarjoaa lisätukea päälle erityisesti maalla liikuttaessa. Salamantereiden kieliluu ja sen rakenteet (engl. hyoid apparatus) mahdollistavat kielen työntämisen ulos suusta. Useimmat salamannerit yltyvät kielellään alaleuan reunan yli. Kun saalis on saatu suuhun, sitä ruvetaan jauhamaan hampailla ja kielellä. Salamantereilla on hyvin kehittyneet silmät ja nenän rakenteet. Ne eivät juuri pysty äänteleämään, joten myös niiden korvat ovat heikosti kehittyneitä. Salamannerit liikkuvat verraten kömpelösti, niiden päätuki-ranka on erilaistumaton. Vartalon lihaksisto on hyvin kehittynyt. Hartia- ja lantiovyöt eivät ole pitkälle kehittyneitä, varsinkin hartiavyö on heikosti kiinnittynyt päätukirankaan. Tämän ansiosta sa-

lamanerit pystyvät tarvittaessa liikkumaan nopeasti vedessä tekemällä vartalollaan aaltoliikettä, jolloin raajoja ei tarvitse käyttää ollenkaan. (Duellman *et al.* 1986)

Pääkallo ja kielen luut

Aivokoppa

Aivokoppa, jonka sisällä ovat aivot ja kuuloelimet, ulottuu nenän alueelta takaraivoon. Salamantereilla aivokoppa koostuu neljästä elementistä, joista aikuisilla enää vain kaksi voidaan erottaa toisistaan. Aivokopan etuosa koostuu silmä-ohimoalueesta (engl. orbitosphenoid / orbitotemporal). Kuuloalue (auditory capsule) koostuu suurimmaksi osaksi kuuloluista (engl. prootic). Aivokopan takaosaa kutsutaan takaraivoksi. (Duellman *et al.* 1986)

Kuuloelimet

Selkäränkaisilla kuuloelimenä toimii sisäkorvan simpukka, jossa sijaitsevat värähtelyyn reagoivat aistinsolut. Ääntä välittävä järjestelmä muodostuu kahdesta elimestä. Salamanteri-heimolla sisäkorvan kuulosimpukan keskipylyvä kehittyi toukkavaiheessa. Korva-aukkoja peittävä läppä, operculum, joka useilla sammakkoeläimillä toimii äänen välittäjänä toukkavaiheessa, häviää aikuisilta salamantereilta. Sen sijaan lapaluun ja selkärangan yläpuoliseen luuhun, *suprascapulaan*, kiinnittyneet lavankohottajalihakset parantavat kuuloa maaolosuhteissa. (Monath 1965, Duellman *et al.* 1986)

Silmän lihakset

Silmän pintaan kiinnittyvät silmänliikuttajalihakset, joita on salamantereilla kolmentyyppisiä: neljä suoraa ja kaksi vinoa lihasta sekä sisäänveto- ja silmäkohottajalihas. Neljä suoraa lihasta liikuttavat silmää vaaka- ja pystytasossa omiin akseleihinsa nähden. Vinot lihakset ovat kiinnittyneinä silmäkuopan etuosaan ja niillä silmämunaa voidaan kiertää. Sisäänvetolihas vetää silmämunaa keskeltä sisäänpäin, samalla silmäluomet sulkeutuvat. Silmämunan ja kitalaen yläosan välissä on ohut levymäinen lihas, joka kohottaa silmää ja samalla avaa suuta. (Duellman *et al.* 1986)

Niskan lihakset

Selkälihaksen jatke kiinnittää takaraivon päätukirankaan ja mahdollistaa pään sivusuuntaisen liikuttelun. Pintapuolella on *musculus interversarius capitis superior* (tästä eteenpäin latinan *musculus*, lihasta tarkoittava sana, lyhennetään *m.* ja monikossa *mm.*). Se on kiinnittynyt toiseen ja kolmanteen selkänikamaan ja ulottuu kuulokapselin posterolateraaliseen (takana sivulla) pintaan. *M. rectus capitis posterior* on kiinnittynyt kannattajanikamaan ja kallossa takaraivoon. *M. intertransversarius capitis inferior* on selkärangan alla olevan lihaksiston jatke, joka on kiinni toisessa ja kolmannessa selkänikamassa ja ulottuu takaraivon ventraaliosaan (vatsanpuoleinen). (Duellman *et al.* 1986)

Nenäontelo

Nenäonteloita suojaavat yläleuanluut, seulaluu, nenäluu, etummainen otsaluu, otsaluu ja kyynelluu. Nenäonteloiden välissä on paksu väliseinä. (Duellman *et al.* 1986)

Sierainlihakset

Salamantereilla sierainten sulkemista ja avaamista hoitavat kolme eri lihasta. Sieraimen takaosan reunaan kiinnittynyt lihas työntää nenän rustoa (engl. alary cartilage) eteenpäin. Rustoisen nenäontelon sieraimen takapuolelle kiinnittynyt lihas työntää nenän sisäpuolen ihoa kohti sierainta. Yläleukaan nenäontelon sivuun kiinnittynyt lihas työntää vinosti sieraimen takareunaa kiinni. (Duellman *et al.* 1986)

Kallon luut, dorsaaliosa (selänpuolinen)

Salamantereiden pääkallon takaosa koostuu viidestä luuparista: nenän alueella olevat etummainen otsaluu, nenäluu, kyynelluu sekä niiden takana olevat otsaluu ja pääläenluu. Näistä luista ainoastaan otsaluu ja pääläenluu esiintyvät kaikilla salamantereilla. Pääläenluut suojaavat kuuloaluetta. Niiden etupuolella sijaitsevat otsaluut peittävävät silmien etuosaa. Edellisten etupuolella sijaitsevat etummaisetsaluut ovat pieniä luuta, jotka muodostavat osan nenäontelon katosta. Varsinainen suoja

nenäontelolle muodostuu nenäluista. Rupiliskon etummaisessa otsaluussa on uurre, jossa kyynelkanava kulkee. (Duellman *et al.* 1986)

Ventraaliosa

Ventraalisesti eli vatsanpuolella salamantereilla on kolme luuta kallossa: parilliset vannasluut edessä ja kitaluun alapuolinen luu (engl. parasphenoid). Vannasluut ovat suuria kitalaen luita, jotka ovat lähellä yläleuanluita (maksilla) ja yläleuan etummaista luuparia, premaksillaa. Kitaluun alapuolinen luu suojaa aivokoppaa ventraalisesti ja se löytyy jokaiselta salamanterilta. (Duellman *et al.* 1986)

Lateraaliosa (kyljenpuoleinen)

Kaikilla salamantereilla esiintyvä suomumainen luu (engl. squamosal) liittyy joko pääläenluun taka-reunaan tai prootic -luuhun (engl. prootic bone) ja se suojaa quadrate -luuta sivusuunnassa. (Duellman *et al.* 1986)

Premaksilla

Premaksilla on parillinen yläleuan etuosassa oleva luu, joka koostuu kolmesta osasta. Pääosan siitä muodostaa *pars dentalis*, jossa on hammaskuopat. *Pars dentalis* haaroittuu dorsaalisesti ja siitä muodostuu nenäontelon etuosan tuki, *pars praenasalis*. Kolmas osa premaksillaa on *pars palatina*, ulkoneva luu *pars dentaliksen* vieressä kielen puolella. Se muodostaa etuosan suulaenluusta. (Duellman *et al.* 1986)

Maksilla

Useimmilla salamantereilla, mm. rupiliskolla, maksilla muodostaa yläleuan lateraalisesti. Pääosan maksillasta muodostaa *pars dentalis*. *Pars facialis* muodostaa nenäontelon sivuseinän. (Duellman *et al.* 1986)

Alaleuka

Salamantereiden alaleuka muodostuu kahdesta osasta, jotka peittävät Meckelin rustoa. Alaleuan takaosan sisäpuolella on *prearticular* -luu, johon kiinnittyy parentalihaksia. Alaleuan takaosassa Meckelin rusto voi luutua ja muodostaa nivelen. (Duellman *et al.* 1986)

Hampaat

Salamantereiden hampaat ovat lyhyitä ja hiippamaisia. Kaikki hampaat ovat keskenään samanlaisia ja ne voivat uusiutua. (Duellman *et al.* 1986)

Luuosat

Keskeinen elementti salamantereiden *suspensoriumissa* on *palatoquadrate*, luu joka on kohtisuorassa kallon pitkään akseliin nähden. *Suspensorium* tarkoittaa riippumista tai jonkin kannattelua. Tässä yhteydessä sillä tarkoitetaan lihasten, rustojen ja luiden muodostamaa kokonaisuutta, joka ripustaa ja tukee leukojen kiinnittymistä pääkalloon ja jonka avulla eliö pystyy avaamaan ja sulkemaan suutaan. Se koostuu kahdesta osasta, dorsaalisesta rusto-osasta, *pars quadrata* ja ventraalisesta luutu-neesta osasta. *Pars quadrata* on yhteydessä kuulokapseliin kolmen ruston avulla. Selänpuoleinen rusto (engl. otic process) sijaitsee kallon sivussa olevan suomumaisen luun (engl. squamosal) alapuolella ja se on yhteydessä *crista paroticaan*, sisäkorvan luuhun. Toinen rusto (engl. ascending process) on edellisen etupuolella ventraalisesti ja se on kiinnittyneenä sisäkorvan luustoon. Kolmas rusto (engl. basal process) kiinnittyy jo toukkavaiheessa pääkalloon ja pysyy kiinnittyneenä siihen useimmilla salamantereilla, mm. rupiliskolla, myös aikuisena. *Pars quadrata* on yhteydessä em. rustojen lisäksi myös ääntä välittävään elimistöön jänteen (engl. suspensorio-columella ligament) avulla. Aikuisilla salamantereilla *palatoquadraten* etuosan sivustalla on vielä neljäs rusto (engl. pterygoid process), joka ulottuu maksillan takaosaan. (Duellman *et al.* 1986:299)

Lihakset

Levator mandibulae -lihas muodostuu alaleuankaareen kiinnittyneistä kolmoishermon (viides aivohermo, jatkossa aivohermot lyhennetään muotoon C.N., cranial nerve, monikossa C.Nn., aivoher-

mot käsitellään myöhemmin) ohjaamista lihaksista, jotka ovat toisessa päässä kiinni pääkallossa. Nämä lihakset avaavat ja sulkevat alaleuan. *M. levator mandibulae* vastavaikuttajalihasena toimii *depressor mandibulae* -lihas, jota hermottaa kasvohermo (C.N. VII). *Depressor mandibulae* lihaksella avataan leuka. Se on kiinnittyneenä kuulokapselin lähelle, suomumaisen luun takaosaan ja pään ja hartian sisäpuoliseen kalvoon selänpuolella ja ulottuu alaleuan takaosaan, jossa se niveltyy *quadrata*-luuhun. (Duellman *et al.* 1986)

Hyobranchium

Hyobranchium koostuu luustosta, joka sijaitsee suun pohjalla. Se toimii kielen perusrakenteena. *Hyobranchiumiin* kuuluu lihaksia ja jänteitä, jotka ovat kiinnittyneinä alaleuassa, pääkallossa ja hartiavyössä. Hartiavyö on selkärankaisten eturaajoihin liittyvä luusto: solis-, korppi- ja lapaluu. Useimmilla aikuisilla salamantereilla *hyobranchium* koostuu osasta kieliluuta ja kahdesta ensimmäisestä nieluksista. *Copula* on *hyobranchiumin* keskeinen elementti, se sijaitsee keskellä ja siihen on kiinnittynyt muut *hyobranchiumin* osat. *Copulan* etuosassa sijaitsee yleensä parilliset sarvimaiset muodostumat, jotka ovat kielilihaksen sisällä. Suun pohjalla olevat lihakset osallistuvat kaa-sujen vaihtoon, saaliin pyydystämiseen, hienontamiseen ja nielemiseen. (Duellman *et al.* 1986)

Nielun lihakset

Tärkeimmät nielemisessä käytettävät lihakset ovat *dilatator laryngis*, *constrictor laryngis*, *intermandibularis*, *interhyoides*, *cephalodorsosubpharyngeus* ja *levator bulbi*. *Dilatator laryngis* ja *constrictor laryngis* ovat vastavaikuttajalihasia, jotka avaavat ja sulkevat nielua ja äänielintä. Lihaksia hermottaa kiertäjähermo. *Dilatator* on yksittäinen lihas, joka on kiinnittyneenä *hyobranchiumin* luustoon ja kannurustoon. Kannurusto on yksi kurkunpään rustoista. *Constrictoreita* on salamantereilla yleensä kaksi: *dorsalis* ja *posterior*. Tosin *dorsalis* on esim. rupiliskolla hävinnyt muodonvaihdoksen yhteydessä. *Dorsalis* säilyy monilla neoteenisillä (yksilöt säilyvät ulkoisesti toukkamuotoisina lisääntymiskyvyn saavuttamisen jälkeenkin) salamantereilla. Alaleuan haaran pinnalla on kalvomainen lihas, jonka etuosan muodostaa *intermandibularis* -lihas, jota hermottaa kolmoisherho. Kyseessä olevan kalvomaisen lihaksen takaosan muodostaa *interhyoides* -lihas, jota puolestaan hermottaa kasvohermo. *Intermandibulariksen* supistuminen nostaa poskiontelon pohjaa. *Interhyoideus* -lihaksen etuosan supistuminen puristaa *hyobranchiumin* luustoa ja suun takaosaa. *Interhyoideuksen* takaosan supistuminen puolestaan kutistaa nielua sekä painaa päätä alaspäin ja sivusuunnalle. *Levator bulbi* on levymäinen lihas, joka sijaitsee silmän ja suulaen välissä, sitä hermottaa kolmoisherho. Lihaksen supistuminen kohottaa silmää ja siten laajentaa suuonteloa. *Cephalodorsosubpharyngeus* -lihasta hermottaa kiertäjähermo. Lihas on muodostunut toukkavaiheen kiduslihaksista. Se on kiinnittyneenä takaraivon sivuille ja ulottuu sieltä kurkunpää etupuolelle. Lihaksen supistuminen supistaa nielua. (Duellman *et al.* 1986)

Rectus cervicis ja *geniohyoides*

Kieliluun ja kielen liikkeisiin vaikuttavat monet eri lihakset. *Rectus cervicilis* -lihasta hermottaa kolme ensimmäistä selkäydinhermoa. Lihaksen sisemmät osat ovat kiinni *copulan* selkäpuolella tai kieliluussa. *Rectus cervicilis* -lihaksen uloin osa on laaja levymäinen lihas, joka on kiinni kieliluun vatsanpuoleisessa osassa. Lihas vetää kieltä ja kieliluuta sisäänpäin. *Geniohyoides* -lihas on nauhamainen ja se sijaitsee *intermandibulariksen* sisällä. Joillakin salamantereilla, mm. rupiliskolla, *geniohyoideksella* on myös osa, joka liittyy *ceratohyalin* takaosaan ja *rectus cerviliksen* etuosaan. *Geniohyoides* -lihasta hermottaa kielenliikuttajahermo. Lihaksen supistuminen painaa alaleukaa alaspäin tai vaihtoehtoisesti koko päätä, jos leuat ovat kiinni sekä työntää kieliluuta eteenpäin. *Transversus ventralis* on syvä nielunlihas, jota hermottaa kiertäjähermo. Lihas on liittyneenä *ceratobranchialin* päähän ja keskisaumaan. (Duellman *et al.* 1986)

Subhyoideus ja *subarculis rectus I*

Kaksi syvää sisäelimiin liittyvää lihasta ovat yhteydessä kielen liikkeisiin. *Subhyoideus* -lihasta hermottaa kasvohermo. Lihas on liittyneenä *ceratohyalin* takaosaan ja toisesta päästä *intermandibulariksen* kalvojänteeseen. Lihaksen supistuessa *ceratohyalin* selänpuoleinen reuna taipuu sivuttain eteenpäin ja samalla kieli nousee. *Subarculis rectus I* -lihasta hermottaa C.Nn. IX ja X. Lihas täydentää *subhyoideuksen* toimintaa, se nostaa myös kieltä. Lihaksen supistuminen vetää ensimmäistä

ceratobranchialin takaosaa vatsanpuolelta ja samalla pakottaa nielukaaria kiertymään eteenpäin, jolloin kieli työntyy ulos. (Duellman *et al.* 1986)

Genioglossus ja *hyoglossus*

Kieli koostuu kahdesta lihaksesta, *genioglossuksesta* ja *hyoglossuksesta*, joita molempia ohjaa kielenliikuttajahermo. Kaksiosainen *genioglossus* on peräisin alaleuan yhteenkasvamisesta. Keskellä oleva lihassäikeiden kimppu on liittynyt kielen pohjaan, samaan sidekudokseen, joka yhdistää kieliin *basibranchialin* ja *rectus cerviciksen*. *Genioglossuksen* toinen osa on viuhkamainen lihassäikeiden ryhmä suun pohjalla, josta ne liittyvät kielen reunoihin. *Hyoglossuksen* lihassäikeet ovat liittyneet kieliin selänpuoleiseen pintaan, josta ne lähtevät kielen sisään. (Duellman *et al.* 1986)

Päätukiranka

Päätukirankan kuuluvat pääkallo, selkäranka, kylkiluut ja rintalasta. Päätukiranka muodostaa jäykän, mutta joustavan pitkittäisen tuen päälle ja sisäelimille. Päätukirankaan kiinnittyy raajojen tukiranka. Päätukiranka muodostuu yksittäisistä selkänikamista, jotka ovat poikkileikkaukseltaan renkaanmuotoisia. Nikamat ovat muodostuneet rustoisia ja kalvoista. Luutuminen alkaa mesenkyymistä kehittyvästä tupesta, joka paksuuntuu ja muuttuu solumaiseksi, kun siihen yhtyy sidekudoksen soluja. Selkänikamat muodostavat selkäydinreiän selkäytimelle. Nikamien kaarissa on ulokkeita, joihin lihakset ja sidekudos kiinnittyvät. Salamantereiden selkäranka koostuu viidestä vyöhykkeestä: kaula, vartalo, sakraalinen (ristiluuhun liittyvä), sakraalis-kaudaalinen ja kaudaalinen (pyrstöön liittyvä). Kaulan kohdalla on vain yksi selkänikama, pääkallon kannattajanikama, johon ei ole kiinnittynyt kylkiluita. Kannattajanikamassa on neljä kiinnittymiskohtaa, joista se on kiinni kallon takaosaan: kaksi kuppimaista kuoppaa, jotka liittyvät takaraivonluun nivelnastoihin. Em. kuoppien välissä vatsanpuolella on *tuberculum interglenoideum*, joka kulkee kallon niska-aukkoon ja kiinnittyy sen seinämiin. Vartalo-osuus on kannattajanikaman ja ristiluun välillä. Salamantereilajista riippuen se muodostuu 10-60 samanlaisesta nikamasta, joskin keskellä olevat nikamat ovat hiukan pidempiä. Jokaisessa nikamassa on kaksi liitoskohtaa, joilla se on kiinni etu- ja takapuolella oleviin nikamiin. Kylkiluut ovat kiinnittyneet näihin vartalonikasiin. Yhdessä nikamassa on kaksi kohtaa, joihin nikamanpuolelta haaroittuneet kylkiluut ovat kiinnittyneinä: vatsanpuoleinen diafyysi ja selänpuoleinen parapofyysi. Toisessa ja kolmannessa nikamassa on rustoisia lisäkkeitä, joihin on kiinnittyneinä hartiaivyöstä alkavia lihaksia. Sammakkoeläinten kylkiluut eivät yleensä ulotu selkäranganlihaksiston yli. Poikkeuksen tähän muodostavat *Triturus*- ja *Euproctus*-suvut. Sakraaliosa muodostuu laajeneesta vartalo-osan selkänikamasta ja kylkiluista, jotka tukevat lantiovyötä. Lantiovyö liittyy takaraajat selkärankaan. Lantiovyöhön kuuluvat istuin- (*os ischii*), suoli- (*os ilium*) ja häpyluut (*os pubis*) sekä ristinikamien yhteensulauma ristiluun. Sakraalis-kaudaaliosuudessa on 2-4 nikamaa, joissa ei ole kylkiluita. Tämän osuuden viimeinen nikama tukee kloaakin takaosaa ja se on myös salamantereiden ruumiin takareuna. Lajista riippuen salamantereiden pyrstössä on 20-100 nikamaa. Kaikissa pyrstön nikamissa on ventraalinen ontelo, joista muodostuu kanava pyrstön verisuonille. Useimmilla salamantereilla on valmius autotomiaan eli kyky itse irrottaa pyrstö vaaran uhatessa. Pyrstö katkaistaan nikamien välistä. Jos salamantereilla on paksu pyrstön tyvi (esim. *Desmognathus*), pyrstö katkaistaan ohuemmasta pyrstön päästä. Ohutpyrstöiset lajit voivat katkaista pyrstönsä aivan tyvestäkin (esim. *Chioglossa*). Iho katkeaa yhtä nikamanväliä taaempaa ruumiiseen nähden, jolloin tämä ihon osuus peittää haavan. Pyrstön uusiutuminen alkaa välittömästi katkaisun jälkeen. (Duellman *et al.* 1986)

Päätukirangan lihakset

Ruumiin selkäpuolen lihakset ovat muodostuneet pinnalla olevasta jaokkeellisesta lihaksesta nimeltään *m. dorsalis trunci*. Tämä lihas ja syvemmillä olevat johdannaiset on hermotettu selkäydinhermon sivuhaaroista. Syvemmissä osassa lihas jakaantuu kahtia: *m. interspinalis* sijaitsee selkärangan dorsaalipuolella. Sen lihassäikeet saavat alkunsa nikaman posterodorsaalista (takana selänpuolella) reunasta ja jatkuvat nikaman kaarien dorsaalipinnalla taaempaan nikamaan. *M. intertransversarius* sijaitsee kahden vierekkäisen poikittaisen haarakkeen välissä, josta se kiinnittyy ja liittyy seuraavaan nikamaan. Niskan alueella *m. intertransversarius* jakaantuu vielä kolmeen eri lihakseen,

jotka ovat kiinni kallon takaosassa: *mm. transversarius capitis superior, posterior ja inferior*. Näitä lihaksia käsiteltiin jo niskan lihasten yhteydessä. (Duellman *et al.* 1986)

Ruumiin vatsanpuolen lihakset jaotellaan kolmeen osaan: selkärangan ventraalisiin, kyljen ja vatsan lihaksiin. Näitä kaikkia hermottaa selkäydinhermo. Selkärangan ventraalisesti sijaitsevat lihakset ovat muodostuneet *m. pars subvertebralis* ja *transversalikselta*. Edellinen on kiinnittynyt perättäisten nikamien ventraalipuoleen. *Transversalis* on *subvertebraliksen* sivuilla. *Transversalis* on vertikaalisten lihassäikeiden kimppu, joka on kiinni kylkiluiden ventraalipinnoissa. Kyljen lihakset ovat muodostuneet kolmesta päällekkäisestä vinosta lihaksista. Päälimmäisin niistä on *m. obliquus externus*, jonka lihassäikeet ovat kiinni kylkiluissa dorsaalisesti ja viettävät takaviistoon seuraavaan kylkiluuhun. Tämän lihaksen alla on *m. obliquus internus*, jonka lihassäikeet viettävät etuviistoon eli suorakulmaisesti *externus* -lihakseen nähden. Lihaksen on kiinnittynyt vierekkäisiin seinämiin (engl. myosepta), jotka ovat kylkiluiden jatkeena. Kolmas ja syvin kyljen lihaksisto on *m. transversus*, jonka lihassäikeet kulkevat dorsoventraaliseen suuntaan muodostaen kylkiä seuraavan nauhan. Näiden vinojen lihasten ensisijainen tehtävä tukea sisäelimiä ja liikuttaa päätukiranka vatsan puolelta. Varsinaiset vatsalihakset koostuvat *m. rectus abdominikselta* ja sen johdannaisista. Nämä lihakset ovat hartia- ja lantiovyön välisellä alueella. Valkoinen jännesauma, *linea alba*, jakaa vatsalihakset vasempaan ja oikeaan puoleen. Päälimmäisenä lihaksena on *m. rectus abdominis superficialis*. Se on iso levymäinen lihas, joka peittää takaruumista vatsanpuolelta häpyluusta rintalastaan saakka. Lihaksen päällä on jänneuurteita (engl. tendinous inscriptions), jotka ovat kiinni ihossa kylkiluiden kohdalla. *M. rectus abdominis profundus* on myös kiinnittynyt etuosastaan rintalastaan. *Profundukselta* muodostuu myös niskan lihaksistoa. *Rectus abdominis* –lihasten pääasiallinen tehtävä on tukea sisäelimiä ja liikuttaa selkäranka ventraalisesti. (Duellman *et al.* 1986)

Raajat

Raajojen luusto koostuu hartia- ja lantiovyöstä sekä niihin liittyneistä raajojen luista. Hartia- ja lantiovyö ovat kiinni päätukirangassa. Hartiavyö sijaitsee pään takana. Salamantereilla se on kolmi- osainen: lapaluu, korppiluu ja etukorppiluu. Luut pystyvät liikkumaan toistensa päälle ventraalisesti. Eturaajat ovat kiinnittyneet lapaluun yläkuoppaan. Rintalasta on pieni, timantinmuotoinen, vatsanpuolella oleva rustoinen levy, johon korppiluun reuna on kiinnittynyt. Rintalasta tukee jonkin verran sisäelimiä ja siihen on kiinnittynyt lihaksia. (Duellman *et al.* 1986)

Eturaajojen luuston rakenne

Salamantereiden eturaajat koostuvat proksimaalisesta (lähempänä oleva) olkaluusta sekä distaalisisista (kauempana oleva) varttinä- ja kyynärluista. Yleensä näiden pitkien luiden päät eivät ole luutuneet. Nilkka koostuu luista ja rustoista. Varpaita on eturaajoissa neljä ja yleensä niissä on 1-2-3-2 tai 2-2-3-3 luuta alkaen ruumiinpuoleisesta varpaasta. (Duellman *et al.* 1986)

Hartiavyön ja eturaajojen lihakset

Hartianseudun ja eturaajojen lihakset voidaan jakaa kolmeen osaan: niihin, jotka liittyvät hartia- ja lantiovyön pääkalloon ja päätukirankaan sekä ojentaja- ja koukistajalihaksiin. (Duellman *et al.* 1986)

M. cucullaris on suurin hartia- ja lantiovyöhön kiinnittynyt lihas. Sitä hermottaa lisähermo (C.N. XI). *Cucullaris minor* –lihaksen takapää on kiinni pään dorsaalisessa kalvossa ja ulottuu lapaluun sekä etukorppiluun reunaan. *Cucullaris major* -lihaksen etureuna on kiinnittyneenä osittain myös pään dorsaalisessa kalvossa ja pääkallon posterodorsaalisessa reunassa ja ulottuu etukorppiluun reunaan lähelle hartianiveltä. *Cucullaris* -lihaksen supistuminen kääntää ja laskee päätä. Jos päähän kiinnittyneet vartalon lihakset ovat jännittyneet, niin *cucullariksensa* supistuminen vetää hartia- ja lantiovyötä päätä kohden. (Duellman *et al.* 1986)

M. thoraciscapularis on kiinni viidessä ensimmäisessä selkänikamassa ja jatkuu lapaluun keski-osaan. Lihaksen kiinnittää hartia- ja lantiovyön päätukirankaan. *Thoraciscapulariksensa* suoran osuuden supistuminen painaa lapaluuta alaspäin, jolloin hartia- ja lantiovyön vatsanpuoleiset osat laajenevat. Lihaksen vinot

säikeet puolestaan vetää lapaluuta takaisinpäin. Lihasta hermottavat selkäydinhermot 2-4 (jatkossa selkäydinhermot lyhennetään S.N. ja monikossa S.Nn., spinal nerve). (Duellman *et al.* 1986)

M. latissimus dorsi on kolmiomainen litteä lihas, joka sijaitsee hartian takana. Se on kiinni pään dorsaaliosassa kalvossa. Lihaksen säikeet kiinnittyvät pinnassa olevaan jänteeseen olkaluun päähän. Lihaksen supistuminen vetää eturaajaa taaksepäin. Lihasta hermottaa *dorsohumeralis* -hermo, joka on S.Nn. 3 ja 4 anastomoosi (yhdysshaara). (Duellman *et al.* 1986)

M. dorsalis scapulae on viuhkamainen lihas, joka on kiinnittyneenä rustoiseen *suprascapulaan* ja toisesta päästä jänteeseen olkaluun harjaan. Lihaksen supistuminen loitontaa olkavartta. Lihasta hermottaa S.N. 3. (Duellman *et al.* 1986)

M. subscapularis on kiinni etukorppiluun selänpuoleisessa osassa sekä olkavarressa. Sitä hermottaa S.N. 3. Lihas toimii yhdessä *m. latissimus dorsi*n kanssa ojentaen olkaluuta taaksepäin kylkeä kohti. (Duellman *et al.* 1986)

M. anconeus on olkavarren pääasiallinen ojentajalihas. Se on kiinni olkavarren selkäpuolella ja har- tiavyössä neljästä kohtaa. Toisesta päästä lihas on kiinnittynyt kyynärluun päähän. Lihasta hermot- taa S.N. 3 ja sen supistuminen ojentaa tai suoristaa kyynärpäähän niveltä. (Duellman *et al.* 1986)

Eturaajassa on vielä kolme ojentajalihasta edellisten lisäksi. Ne kaikki ovat kiinnittyneenä olkaluu- hun ja niitä hermottaa S.N. 3 tai S.Nn. 3 ja 4 anastomoosi. *M. extensor digitorum* on näistä kolmesta lihaksesta päällimmäisin ja merkittävin. Sen lihassäikeet kiinnittyvät toisesta päästä eturaajan var- paiisiin ja se ojentaa ranneniveltä ja siten koko kättä. *M. extensor antibrachii et carpi ulnaris* ja *ex- tensor antibrachii et carpi radialis* toimivat yhdessä kyynärvarren ojennuksessa. Ensin mainittu lihas on kiinni kyynärluun distaalipäässä ja viimeksi mainittu on kiinnittynyt värttinäluun distaali- päähän. Sormien liikuttamiseen on neljä eri lihasryhmää. Nämä lihakset ovat kiinni rannealueella ja sormien luissa. (Duellman *et al.* 1986)

M. pectoralis on pinnassa oleva, viuhkamainen lihas, joka alkaa *m. rectus abdominis* -lihaksen pei- tinkalvosta. Se peittää rinnan takaosan ja kiinnittyy olkavarteen. Lihasta hermottaa S.Nn. 4 ja 5. Lihas lähentää käsivartta vetäen sitä ruumista kohden ja taaksepäin. (Duellman *et al.* 1986)

M. procoracohumeralis saa alkunsa etukorppiluun dorsaalipinnasta ja se kiinnittyy lähelle olkaluun päätä. Se on vastavaikuttajalihas *m. latissimus dorsi*lle eli se koukistaa olkaniveltä, jolloin olkavart- ta vedetään eteenpäin. Lihasta hermottavat S.Nn. 2 ja 3. (Duellman *et al.* 1986:340)

M. supracoracoideus sijaitsee pinnalla *m. pectoralis* -lihaksen etupuolella. Lihas saa alkunsa korp- piluun rustosta. Sen viuhkamaiset lihassäikeet liittyvät jänteeseen, joka on kiinni olkaluun takaosa- sa. *Supracoracoideus* -lihas lähentää olkavartta, jolloin käsivarsi liikkuu kohti vartaloa. Lihasta hermottavat S.Nn. 2 ja 3. (Duellman *et al.* 1986)

M. coracobrachialis saa alkunsa korppiluun ventraaliosasta ja kiinnittyy olkavarren takapinnalle. Se koukistaa olkaniveltä, jolloin raaja liikkuu taaksepäin. (Duellman *et al.* 1986)

M. humeroantibrachialis on merkittävin kyynärnivelen koukistajalihas. Sitä hermottaa S.N. 4. Se on kiinni olkavarren koukistajapuolella ja toisesta päästään se on kiinni värttinäluun proksimaalisessa päässä. (Duellman *et al.* 1986)

Uloimpiin käsivarren koukistajiin kuuluvat *mm. flexor antibrachii et carpi radialis, flexor antibra- hii ulnaris, flexor carpi ulnaris* ja *flexor digitorum communis*, joita kaikkia hermottaa S.N. 4. Kaik- ki em. lihakset ovat kiinnittyneinä alkupäästään olkavarren sivunastaan. Kolme ensin mainittua li- hasta koukistavat ranneniveliä. *Flexor digitorum communis* on ohut levymäinen lihas, joka on dis- taaliosastaan kiinni kämmenessä, josta se jatkuu edelleen ulompiin sormiluihin. Lihaksen supistu-

minen koukistaa kättä. Sormien koukistamiseen ja ojentamiseen osallistuu lisäksi monia syvempiä lihaksia. (Duellman *et al.* 1986)

Eturaajan liikuttaminen

Eturaajan eteenpäin työntäminen alkaa olkaluun taaksepäin vetämisellä olka-, kyynär- ja rannenive-
liä koukistamalla. Olkaniveleen vaikuttavat *mm. latissimus dorsi, pectoralis, procoracohumeralis* ja *coracobrachialis*. Samanaikaisesti kyynär- ja ranneniveleihin vaikuttavat *mm. humeroantibrachialis, flexor antibrachii et carpi radialis, flexor carpi ulnaris* ja *flexor antibrachii ulnaris*. Näiden lihasten supistuminen yhdessä sormiin vaikuttavien lihasryhmien kanssa suoristaa eturaajan ja painaa sormet maata vasten, jolloin eturaajan ja maan välinen kitka kasvaa ja taaksepäin luiskahtamisen mahdollisuus pienenee. Tässä vaiheessa paino on eturaajalla, joka välittää takaraajoilta tulevan eteenpäin työntävän voiman maahan. Seuraavassa vaiheessa sormet nostetaan maasta ja olkavartta työnnetään eteen- ja ylöspäin, kun *dorsalis scapulae* ja *procoracohumeralis* –lihakset supistuvat. Kyynärpää ja ranne pysyvät aluksi koukistettuina, mutta *m. extensor digitorum communis* supistuminen oikaisee ranteen ja koko raajan. (Duellman *et al.* 1986)

Lantiovyön rakenne

Salamantereiden lantiovyö koostuu vatsanpuolella olevasta häpy- ja istuinluun muodostamasta levystä (engl. puboischiac plate) ja selänpuolella olevista parillisista nuijamaisista suoliluista, jotka ovat kiinnittyneet dorsaalisesti ristinikamaan. Ventraalisesti suoliluut liittyvät istuinluun takaosaan ja häpyluun etuosaan, jolloin niistä muodostuu lateraalinen lonkkamalja, johon reisiluun pää niveltyy. Istuinluut ovat pyöreitä luutumia *puboischiac* –levyn takaosassa. Levyn etuosassa on häpyrusto, jonka läpi kulkee *obturator* –hermo. Lantiovyön puoliskoja yhdistää symfyysi eli luuliitos. Rupiliskoilla (ja muilla salamantereilla lukuun ottamatta heimoja Sirenidae, Proteidae, Amphiumidae ja Plethodontidae) lantiovyöhön on liittynyt ypsilon-rusto, Y:n muotoinen rakenne, joka sijaitsee lantiovyön keskiviivalla, *poboischiumin* etupuolella. Ypsilon-rusto liittyy keuhkojen hydrostaattiseen toimintaan. *M. ypsiloideus anterior* –lihaksen supistuminen kohottaa ypsilon –rustoa, jolloin vartalon takaosa supistuu ja ilma siirtyy keuhkoissa eteenpäin, jolloin pää nousee vedessä ylöspäin. *M. ypsiloideus posterior* –lihaksen supistuminen supistaa rustoa, jolloin ilma liikkuu keuhkoissa taaksepäin, vähentäen pään nostetta, jolloin pää rupeaa uppoamaan. (Duellman *et al.* 1986)

Takaraajojen rakenne

Proksimaalisesti (lähempänä oleva, tässä tapauksessa lähempänä tukirankaa oleva) reisiluu liittyy lantiovyöhön lonkkanivelellä, joka on pallonivel. Sääressä on sääri- ja pohjeluu. Nilkka koostuu luista ja rustoista. Varpaita on viisi ja niissä on luita seuraavasti 1-2-3-3-2, kun aloitetaan ulommaisesta varpaasta. (Duellman *et al.* 1986)

Lantiovyön ja takaraajan lihakset

Lantiovyön seudulla olevat lihakset eivät ole yhteydessä päätukirangan lihaksiin, päinvastoin kuin hartian seudulla. Syynä tähän on lantiovyön tiukka kiinnittyminen päätukirankaan, jolloin lihaksista ei tarvita lisätukea lantion seudulle. Päätukirangan lihakset eivät myöskään tue lantiota tai takaraajojen liikkumista samalla tavalla kuin eturaajojen kohdalla. Takaraajojen lihaksisto voidaan jaotella karkeasti kahtia, niihin jotka ovat dorsaalisten ja ventraalisten lihasten johdannaisia. Dorsaalisten lihasten johdannaiset ovat yleensä koukistajia ja ventraalisten ojentajia, päinvastoin kuin eturaajassa. Reisiluu pystyy liikkumaan lonkkanivelessä laajasti. Polvinivelen ja nilkkojen liikkeet ovat rajoitetumpia. (Duellman *et al.* 1986)

Takaraajan ojentajat:

M. iliofemoralis on syvin reisilihas. Se saa alkunsa suoliluun takareunasta ja istuinluun dorsaaliosasta ja ulottuu reisiluun keskiosan taakse. Lihaksen supistuminen ojentaa lonkkaniveltä vetäen reittä taaksepäin. Lihasta hermottaa S.Nn. 16 ja 17. (Duellman *et al.* 1986)

M. ischiofemoralis on ventraalin lihaksiston johdannainen, se ojentaa lonkkaniveltä vetäen reittä taaksepäin. Tämä lyhyt lihas on kiinni istuinluun dorsaaliosassa ja toisesta päästään se on kiinnittynyt reisiluun päähän. Lihasta hermottaa S.Nn. 16 ja 17. (Duellman *et al.* 1986)

Mm. iliotibialis, iliofibularis ja *ilioextensorius* –lihakset vastaavat polven ojentumisesta. Niitä kaikkia hermottaa S.Nn. 16 ja 17. *Iliotibialis* -lihas saa alkunsa suoliluun dorsolateraaliosasta pinnasta, se kulkee reiden dorsaalipinnassa polven yli ja kiinnittyy sääriluuhun. *Iliofibularis* –lihas alkaa suoliluun lateraalipinnalta, *iliotibialiksen* takaa, se kulkee posterodorsaaliosasta reiden yli pohjeluun proksimaalipäähän. Yhdessä *iliotibialiksen* kanssa se ojentaa polvea ja säärtä. Kun ventraalinen koukistaja, *pubotibialis* –lihas, supistuu yhdessä *iliofibularis* –lihaksen kanssa, koukistuu sääri. *Ilioextensorius* –lihaksen supistuminen ojentaa polviniveltä samalla säärtä ojentaen. Lihas on kiinnittynyt suoli- ja sääriluuhun. (Duellman *et al.* 1986)

Mm. extensor digitorum communis, e. tarsi tibialis ja *e. cruris tibialis* saavat alkunsa reisiluun ulkosivunastasta ja ne ulottuvat polven yli. Niitä hermottaa S.Nn. 16 ja 17. *Extensor digitorum communis* on lihaksista päälimmäisin, se kiinnittyy jalan yläpintaan ja toimii tärkeimpänä jalan ojentajana. *Extensor tarsi tibialis* on pieni lihas, joka kiinnittyy sääriluun ventraalipintaan ja varpaiden rustoon. Lihaksen tärkein tehtävä on ulkorotaatio eli jalan kääntäminen siten, että varpaat osoittavat ulospäin. *Extensor cruris tibialis* kulkee sääriluun reunassa ja se ojentaa nilkkaa. (Duellman *et al.* 1986)

Varpaiden ojentajina toimii kompleksiset *extensores digitorum breves* –lihakset. Ne ovat kiinnittyneet nilkan osiin, joista lähtee jäniteitä kaikkiin varpaisiin. (Duellman *et al.* 1986)

Takaraajan koukistajat

M. puboischiofemoralis internus on iso ja voimakas lihas, joka saa alkunsa häpyluun dorsaaliosasta ja osittain istuin- ja suoliluusta. Se kiertyy häpyluun etupuolelta reiden pinnalle ja kiinnittyy reisiluun etuosaan. Lihaksen supistuminen koukistaa lonkkaniveltä liikuttaen reittä taaksepäin. Lihasta hermottavat S.Nn. 15 ja 16. *M. p. externus* saa alkunsa lantiovyön ventraalipinnasta ja se kulkee reisiluun ventraalipinnalla ja kiinnittyy reisiluun keskikohdalle. Lihaksen supistuminen koukistaa lonkkaniveltä ja liikuttaa reittä eteenpäin. Sitä hermottavat S.Nn. 15-17. (Duellman *et al.* 1986)

M. puboischiotibialis on kiinnittynyt jäniteellä lantiovyön anteroventraaliseen (päättä lähempänä oleva vatsanpuoleinen) nurkkaan ja se kulkee reiden ventrolateraalista sivua pitkin kiinnittyen sääriluun proksimaaliosaan. Lihaksen supistuminen lähentää takaraajaa koukistamalla polvea. (Duellman *et al.* 1986)

M. ischioflexoris on hihnamainen lihas, joka saa alkunsa istuinluun ventrolateraaliosasta nurkasta. Se kulkee reiden posteroventraalista (pyrstöä lähempänä oleva vatsanpuoleinen) pintaa ja kiinnittyy *flexor primordialis communis* –lihaksen kalvojänteeseen jalkapohjassa. (Duellman *et al.* 1986)

M. flexor primordialis communis on jalan tärkein koukistajalihas. Se saa alkunsa pohjeluun lateraalipinnasta ja reisiluun ulkosivunastasta. Lihas kulkee pohjeluun myötäisesti jalkapohjan kalvojänteeseen. Kalvojänne jakautuu distaaliosasta viiteen jäniteeseen, jotka kiinnittyvät varpaiden uloimpiin luhin. Lihaksen supistuminen koukistaa jalkaa ja kääntää sitä eteenpäin. Varpaiden koukistamiseen ja ojentamiseen liittyy lisäksi monia pieniä lihaksia, jotka saavat alkunsa sääri- ja pohjeluun distaaliosasta ja kiinnittyvät jalkapöytään. (Duellman *et al.* 1986)

M. flexor accessorius lateralis ja *m. f. a. medialis* hoitavat takaraajan pronatiota eli sisärotaatiota, jolloin jalka kääntyy siten, että varpaat osoittavat sisään päin. *Lateralis* –lihas saa alkunsa pohjeluun lateraaliosasta reunasta ja se kulkee vinosti jalkapöydän yli kiinnittyen jalkapohjan kalvojänteeseen. *Medialis* -lihas alkaa pohjeluun distaaliosasta ventromediaalisesti (keskitasossa vatsanpuolella) ja jalkapöydästä. Se kiinnittyy jalkapohjan kalvojänteeseen dorsaaliosasta. (Duellman *et al.* 1986)

M. interosseus cruris on ohut levymäinen lihas, joka liittyy yhteen sääri- ja pohjeluun sisäosistaan. Lihas toimii näiden kahden luun välisenä joustavana siteenä. (Duellman *et al.* 1986)

Takaraajan liike

Takaraajan eteenpäin suuntautuva liike alkaa siitä, kun jalkapohja koskettaa maata. Tällöin reisi liikkuu taaksepäin ja koko jalka koukistetaan. Reiden vetäminen sisäänpäin johtuu ventraalis-kaudaalisen *m. caudalifemoralis* ja ventraalisten reisilihasten *mm. iliofemoralis* ja *puboischiofemoralis* supistumisesta. Saman aikaisesti *m. ischioflexoris* koukistaa polvea ja nilkkaa. *M. flexor primordialis communis* painaa jalkaa ja varpaita maata vasten, jotta jalka ei lipeä taaksepäin. Näin reisi luu toimii vipuna, joka työntää vartaloa eteenpäin, reisiluun itsensä liikkua taaksepäin vaakasuorasti. Liikkuvan reiden vipuvoima välitetään maahan koukistuneesta raajasta, jossa sääri ja jalkapöytä toimivat staattisina tukipisteinä. Seuraavassa vaiheessa jalka nousee maasta, jolloin takaraaja oikaistaan eteenpäin seuraavasti: *m. puboischiofemoralis* supistuu reidessä, *mm. iliotibialis*, *ilioextensorius*, *iliofibularis*, *extensor tarsi tibialis* ja *extensor cruris tibialis* supistuvat, jolloin koko raaja suoristuu. Kun raaja on suoristunut suoraan kulmaan vartaloon nähden, koukistetaan polvea. Tämän jälkeen *m. extensor digitorum communis* oikaistaa raajan suoraan eteenpäin. Tämän jälkeen jalkapohja painetaan maahan ja otetaan uusi askel. (Duellman *et al.* 1986)

Pyrstön lihakset

Pyrstön lihakset muistuttavat vartalon lihaksia. Pyrstön etuosassa sijaitsee *m. iliocaudalis*, jonka lihassäikeet lähtevät kahdesta tai kolmesta ensimmäisestä pyrstönikamasta ja ne kiinnittyvät suoli-luuhun. Sitkeä sidekudos kiinnittää pyrstön nikamien ulokkeet ihoon ja jakaa pyrstön lihaksen oikeaan ja vasempaan puoleen. Selänpuolella pyrstön lihaksissa on syvä pitkittäisura, jossa sijaitsee iho-rauhasia. (Duellman *et al.* 1986)

Pyrstön neljännen ja viidennen nikaman ventraalipuolelta saa alkunsa kolme pyrstölihasta. *M. caudalifemoralis* kiinnittyy reisiluuhun. Lihaksella saadaan aikaan voimakas taaksepäin suuntautuva reiden liike, samalla kun pyrstöä koukistetaan. Kaksi muuta pyrstölihasta, *mm. caudalipuboischiotibialis* ja *ischiocaudalis*, ovat kiinni lantiovyössä ja reiden lihaksissa. Nämä lihakset keskittyvät pyrstön liikutteluun. (Duellman *et al.* 1986)

3.4.3.2 Iho, aisti- ja sisäelimet

Ihon rakenne

Sammakkoeläinten iho on hyvin läpäisevä, ne käyttävät ihoaan hengityksessä, suola-vesitasapainon ja jonkin verran ruumiinlämmön säätelyssä. Ihon läpi kulkeutuu helposti myös vierasaineita, erilaisia ihmisen tuottamia kemiallisia yhdisteitä, jotka vaikuttavat usein tuhoisasti yksilöihin. Sammakkoeläinten paljas iho altistuu myös suoraan UV-säteilylle, joka aiheuttaa solukuolemia ja mutaatioita. Näistä uhkatekijöistä ja niiden yhteisvaikutuksesta jatketaan Uhanalaisuus ja suojele – kappaleessa, ensin tutustutaan vielä lähemmin ihoon, sen eri osiin ja toimintaan.

Sammakkoeläinten, kuten kaikkien muidenkin selkärankaisten, ihon pinnalla on ektodermistä muodostunut epiteelisolukerros eli orvaskesi ja sen alla pääosin mesodermistä kehittynyt verinahka. Verinahan pigmenttisolut ovat peräisin ektodermin hermostopienasta, myös verinahan rauhaset ovat ektodermaalista alkuperää. Orvaskeden pinta, *stratum corneum*, koostuu kerroksesta suuria litteitä soluja. Aikuisilla sammakkoeläimillä se on kovettunut eli sarveistunut keratinosyyttien tuottaman runsaasti rikkiä sisältävän skleroproteiinin johdosta. *S. corneum* luodaan uudestaan noin kerran viikossa. Salamantereilla se repeää dorsaalisesti alkaen päästä ja jatkuu kohti ruumiin takaosaa. Useimmat sammakkoeläimet käyttävät raajojaan *s. corneumin* irrottamiseen ja yleensä irronneet palat syödään. *Stratum corneumin* ja sen alapuolella olevan *s. germinativumin* välissä on desmosomeja. Ne ovat kiekkomaisia soluja, joiden soluseinät ovat paksuuntuneet ja ne muodostavat solunsisäisen levyn. Desmosomien kohdalla solukalvoja liittävät lujasti toisiinsa solunulkoiset proteiinisäikeet. Orvaskeden pinnan uusiutuessa tämä desmosomikerros on täynnä alapuolisten solujen

erittämää limaa. Tällöin desmosomien väliset säikeet katoavat ja desmosomit liittyvät *stratum corneumiin*. *Stratum germinativum* on 4-8 solukerroksen paksuinen ja siinä on runsaasti mitokondrioita (soluelin, jossa tapahtuu soluhengitys, jonka tuloksena syntyy runsasenergistä adenosiniinifosfaattia) sisältäviä soluja. Orvaskeden ja verinahan välissä on tyvikalvo, joka säätelee aineiden kulkeutumista. Se on muodostunut laminiinista ja kollageenisäikeistä. Verinahka koostuu myös kahdesta kerroksesta. Ulompana on *stratum spongiosum*, joka koostuu sidekudoksesta, jossa on limittäisiä säikeitä ja mm. pigmenttipitoisia kromatoforeja eli värisoluja. Seuraava kerros on nimeltään *stratum compactum*, joka on muodostunut tiiviisti järjestäytyneistä kollageenisäikeistä. Näiden säikeiden välissä sijaitsee limaa ja toksiineja erittäviä rauhasia sekä hiussuonia, hermosyitä ja sileitä lihaksia. (Duellman *et al.* 1986)

Ihon rauhaset

Sammakkoeläimillä kaikki rauhaset ovat alveolaarisia eli niiden rauhasolujen väliin jäävä rauhaskammio on muodoltaan rakkulamainen. Rauhasia on kahta tyyppiä, granulo- ja limarauhasia. Limarauhaset ovat pienempiä ja ne ovat kokonaan verinahan *stratum spongiosum* -kerroksen sisällä. Ne erittävät mykopolysakkarideja, jotka pitävät ihon kosteana. Niitä on yleensä enemmän selänpuolella. Granulorauhaset ovat sijoittuneet tiettyihin ruumiinosiin, kuten päähän ja niskaan ja erityisesti salamantereilla pyrstön dorsaalipinnalle. Granulorauhaset rupeavat erittämään ainoastaan tietyn ärsykkeen saatuaan. Tällainen ärsyke voi olla humoraalinen eli elimistön nesteiden kautta välittyvä (hormonit, hiilidioksidi, happi ym.) tai se voi tulla sympaattisen hermoston kautta. (Sympaattinen hermosto on osa tahdosta riippumatonta hermostoa, esim. hengitys, verenkierto ja ruuansulatus. Sympaattinen hermosto valmistaa elimistöä aktiiviseen taistele tai pakene -tilanteeseen, se aktivoi lisämunuaisen ytimen tuottamaan adrenaliinia ja noradrenaliinia.) Granulorauhasten eritteissä monet peptidit (kahden tai useamman aminohapon muodostama yhdiste) ja alkaloidit (tyyppiä sisältävä orgaaninen yhdiste) ovat myrkyllisiä. Niitä käytetään hyväksi puolustuksessa. (Duellman *et al.* 1986) Myrkyllisten yhdisteiden erittämiskyky liittyy yhdessä aposemaattisen värityksen (eliön väritys viittaa myrkyllisyyteen: voimakkaat tai kirkkaat värit, vastavärit yhdessä) kanssa saalistuksen välttämiseen. (Brodie 1983) Vatsan väritys ja ihon myrkyllisyys toimii joillekin mahdollisista saalistajista, mutta ei esimerkiksi käärmeille tai kaloille, jotka kestävät rupiliskon toksiinit. (Howard *et al.* 1973)

Rupiliskon ihossa on tetrodotoksiinia ja 6-epitetrodotoksiinia. Ne ovat hermomyrkkijä, jotka ehkäisevät hermoston toimintaa. Tetrodotoksiinin vaikutus perustuu solukalvon natriumkanavien (hoitavat solujen ionitasapainoa ja solukalvon sähköisiä ilmiöitä) toiminnan ehkäisemiseen, jolloin solujen toimintapotentiaali estyy. Toimintapotentiaalit ovat keskeisiä hermoviestien ja muiden kudosten välisten viestien kuljettajia. Natriumkanavat ovat erityisen tärkeitä lihassolujen supistumisessa, kun natriumvirrat tyrehtyvät on seurauksena lihasten halvaantuminen. (Yotsu-Yamashita *et al.* 2007)

Kromatoforit ja pigmentti

Kromatoforit ovat eläinten värisoluja, jotka sisältävät väriainetta eli pigmenttiä. Sammakkoeläinten kromatoforit sijaitsevat orvaskedessä tai verinahassa. Orvaskeden kromatoforit ovat yleensä melanoforeja eli ruskeita tai punertavia. Ne ovat ohuita, pitkiä soluja, joiden haarakkeet ulottuvat soluväleihin. Orvaskeden melanoforit ovat yleisiä sammakkoeläinten toukkavaiheessa. Muodonvaihdoksen jälkeen ne häviävät tai niiden lukumäärä vähenee jyrkästi verinahan paksuuntuessa ja verinahan omien kromatoforien kehittyessä. (Duellman *et al.* 1986)

Sekä orvaskeden että verinahan melanoforit tuottavat eumelaniinia. Se on väriltään ruskeaa tai mustaa. Verinahan melonaforin ympärillä olevat solut ottavat vastaan melaniinia. Orvaskedessä sammakkoeläimillä on yleensä myös muunlaisia kromatoforeja. Ksantoforit ovat näistä uloimpia, keltaista, oranssia ja punaista tuottavia soluja. Guanoforit ovat ksantoforien alla. Guanoforit sisältävät valkoisia ja hopeanvärisiä heijastavia kiteitä, joiden heijastama valo pystyy läpäisemään guanoforit. Yhdessä nämä solut tuottavat hyvin kirkkaita värejä. Melanoforit sijaitsevat syvimmällä, tosin niiden haarat yltyvät aina guanoforien ja ksantoforien väliin. (Duellman *et al.* 1986)

Aistit

Kylkiviiva-aisti

Eliön ja ympäristön rajapinnalla oleva iho saa paljon ärsykeitä, jotka on välitettävä aivoihin, jotta eliö voi reagoida ärsykkeeseen tarkoituksenmukaisesti. Kylkiviiva-aistin rakenne ja sijoittuminen on samanlaisia kaikilla sammakkoeläinlajeilla. Se aistii veden virtauksen ja paineen. Elimet sijaitsevat pieninä ryhminä lateraalaisella tai dorsolateraalaisella pinnalla vartalon ja pään orvaskedessä. Jokainen kylkiviiva-aistin koostuu verinahassa sijaitsevasta päärynänmuotoisesta soluryhmästä, jossa on kolmenlaisia soluja: kuorisolut muodostavat reunukset, tukisolut sijaitsevat kuorisolujen sisällä ulottuen ihon pinnalle saakka ja aistinsolut, jotka sijaitsevat elimen kärjessä. Toukkavaiheessa aistinsolut ulottuvat ihonpinnan ulkopuolelle, mutta kasvun edetessä ne vetäytyvät hiukan sisäänpäin. Kylkiviiva-aistimen kärjessä on *cupula*, nauhamainen ohut uloke. *Cupulan* juuressa sijaitsee pitkä värekarvasolu, *kinocilium* ja lyhyempiä *stereocilioita*. Päässä sijaitsevia kylkiviiva-aistimia hermottaa naamahermo ja muita kiertäjähermo. Rupiliskolla kylkiviiva-aistimet ovat edellä kuvatun kaltaisia toukkavaiheessa. Juveniileilla (nuorilla, ei vielä sukukypsillä) terrestriä elämää viettävillä yksilöillä ne rappeutuvat. (Duellman *et al.* 1986)

Näkö

Kaloihin verrattuna terrestriä sammakkoeläimillä on tapahtunut edistystä silmän rakenteessa. Linssi on litistynyt ja se sijaitsee värikalvon takana, linssilihakset ovat kehittyneet, silmissä on suojaavia luomia ja rauhasia. Sammakkoeläinten silmien koko vaihtelee suuresti. Silmämuna on lähes pallomainen. Distaalisesti sitä peittää läpinäkyvä kudosis, sarveiskalvo. Muu osa silmämunasta on kovakalvon peitossa. (Duellman *et al.* 1986)

Salamantereilla silmäluomet kehittyvät muodonvaihdoksen aikana. Yläluomi on ihon poimu, joka liikkuu vain vähän. Alaluomi on liikkuvampi ja kehittyneempi. Sen yläosa on ohut, läpikuultava, N-muotoon poimuttunut vilkkuluomi, joka saa alkunsa toukkavaiheessa silmän etunurkassa olevasta erilaistumattomasta solukosta. Silmämunaa ympäröivä jänne on kiinni vilkkuluomen yläreunassa. Kun silmämunaa vedetään taaksepäin silmäkuoppaan, jänne vetää vilkkuluomen sarveiskalvon päälle. Vilkkuluomi vedetään pois ja alaluomi poimutetaan työntämällä silmämunaa ulospäin. Tämän toiminnon suorittaa *m. levator bulbi*, joka on kiinni alaluomessa posteroventraalisesti. Kyynelkanava johtaa silmän etureunasta nenäonteloon. (Duellman *et al.* 1986)

Linssi on iso ja litistynyt. Verkko- ja kovakalvon välissä olevassa silmän seinämän kalvossa on pigmenttiä. Silmän seinämän rengasmaisen paksunnon, sädekehä on kolmiomainen linssin lihasten kiinnityspaikka. Sädelihasten supistuessa linssi tulee kuperammaksi. Linssin ympärillä on pigmenttisoluja sisältävä värikalvo eli iiris. Sitä voidaan laajentaa tai supistaa värikalvon sileiden lihasten, *mm. dilatator pupillae* ja *shinctor pupillae*, avulla. Näin säädellään silmäterän eli pupillin kokoa ja verkkokalvolla tulevan valon määrää. Iiris koostuu kahdesta verkkokalvon kerroksesta ja sidekudoksesta. Iiriksen epiteelikerroksessa sijaitsevat pigmentit: melanoforit ja iridoforit. Salamantereilla iiris on musta tai tumman ruskea. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläimillä on neljänlaisia valoreseptoreita, kahdenlaisia sauvasoluja ja kahdenlaisia tappisoluja. Sammakkoeläimet ovat eläinkunnan ainoa ryhmä, jolla on vihreitä sauvasoluja. Tosin matosammakoilya ja joiltakin neoteenisilla tai maan alla eläviltä salamantereilta ne puuttuvat. (Duellman *et al.* 1986) Näköpigmentti on valoreseptorin valoa vastaanottava väriaine. Toukkavaiheessa ja akvaattisilla sammakkoeläimillä tärkein näköpigmentti on purppuraa vastaanottava porfyropsiini. Terrestriä sammakkoeläimillä pääasiainen näköpigmentti on sauvasolujen punaiseen reagoiva rodopsiini. Näköpigmentti muuttuu muodonvaihdoksen aikana. (Duellman *et al.* 1986)

Käpylisäke valoreseptorina

Tuataraliskolla on pääläella valoa aistiva elin, jota kutsutaan pääläensilmäksi tai parietaalisilmäksi. Samankaltainen käpylisäkkeeseen liittyvä elin (engl. pineal end organ) on myös joillain sammakkoeläimillä ja salamantereilla toukkavaiheessa. Salamantereilla ko. elin häviää kehityksen myötä. Tämä valoa aistiva elin näkyy pigmenttömänä täplänä pääläella silmien välissä. Ko. elin ja käpylisäke

syntyvät alkionkehityksen aikana väliaivojen katosta ja pääläen ihosta. Käpylisäke sijaitsee etuivojen takana väliaivoissa. Käpylisäke ja siihen liittyvä elin ovat rakenteeltaan onttoja. Niissä molemmissa on reseptorisoluja, joiden hienorakenne muistuttaa verkkokalvon reseptorisoluja. Käpylisäke ja siihen liittyvä elin vaikuttavat ihon pigmentteihin, vuorokausijaksoisuuteen ja suunnistamiseen auringon avulla. Käpylisäkkeen valoon reagoivien solujen toiminto estyy valossa ja aktivoituu pimeässä. Solujen aktivoituminen vapauttaa melatoniinihormonia. Melatoniinin erityös supistaa verinahassa sijaitsevia melanoforeja eli pigmenttisoluja, jolloin iho vaaleenee. (Duellman *et al.* 1986, Bagnara *et al.* 1970).

Haju

Sammakkoeläimillä on kaksi erilaista haistamiseen liittyvää järjestelmää, varsinainen ja täydentävä lisähajuaistin. Varsinaisen järjestelmän afferentit hermosyyt eli impulsseja keskushermostoa kohti tuovat hermosyyt saavat alkunsa hajuelimen hajuepiteelissä ja päättyvät postsynaptisiin (synapsirakon jälkeinen rakenne hermosolujen välisessä liittymässä, synapsi: kahden hermosolun liittymä) hajukäämin hermosoluihin. Lisähajuaistin afferentit hermosyyt saavat alkunsa Jacobsonin elimen aistiepiteelistä. Niistä muodostuu vomeronasaalihermo, joka päättyy toiseen hajukäämiin. (Duellman *et al.* 1986)

Hajuelin sijaitsee pääkallon kuononpuoleisessa päässä. Hajuelin koostuu pussimaisista rakenteista, joista suurin on *cavum principale*. Se aukeaa sieraimen etuosaan ja poskiontelon takaosaan, nenänieluaukon luokse. Pienempiä pussimaisia rakenteita sijaitsee ventraalisesti ja lateraalisesti. Kaikkia em. pusseja peittää värekarvaepiteeli, jossa on hengitykseen ja aistimiseen erikoistuneita värekarvoja. Hengitysepiteeli sijaitsee yleensä *cavum principalem* mediaali- ja lateraalipinnoilla. Epiteelin alla *lamina propria* sijaitsevat hermosyökimput yhdistyvät posteriorisesti ja niistä muodostuu hajuradan dorsaalinen osa. *Cavum principalem* pohjalla olevasta aistinepiteelistä, *eminencia olfactoria*, muodostuu hajuradan ventraaliosa. Kolmas aistinepiteelialue on Jacobsonin elin. Aistinepiteelin värekarvat ärtyvät kemiallisten aineiden vaikutuksesta. (Duellman *et al.* 1986)

Sammakkoeläinten kolmesta lahkosta salamantereiden hajuaisti on yksinkertainen. Salamantereilla on vain kaksi *cavum principalem*, jotka ovat sieraimen ja nenänieluaukon välissä. *Cavum principalem* on ventrolateraalinen laajentuma, *lateral diverticulum*, joka ulottuu nenänieluaukon taakse *sulcus maxillo-palatinus* -osana. *Lateral diverticulum* jaetaan anterolateraaliseen ja posterolateraaliseen osaan. Nenäkyynelkanava johtaa silmästä *lateral diverticulum* anterolateraaliseen osaan, jossa se avautuu Jacobsonin elimen aistinepiteelille. Posterolateraalinen osa, josta aistinepiteeli puuttuu, on yhteydessä nenäonteloon. Salamantereista kehittynein hajuaisti on terrestrisillä salamantereilla. (Duellman *et al.* 1986)

Kuulo

Selkärankaisten korva koostuu ulko-, väli- ja sisäkorvasta. Ulkokorvassa on tärykalvo, joka ottaa vastaan ilman värähtelyä. Välikorva on sammakkoeläinten luokasta ainoastaan sammakoiden ja konnien lahkossa. Sisäkorva on nesteiden täyttämä kalvojen muodostama sokkelo, joka koostuu perilymfajärjestelmästä. Perilymfajärjestelmän ontelo alkaa eteisikkunasta, jonka vieheen on kiinnittynyt kuulosimpukan keskipylyvä. Ontelosta johtaa tiehyt aivokopassa sijaitsevaan perilymfapussiin. Tiehyen haarat ulottuvat endolymfajärjestelmän pyöreään rakkulan *papilla amphibiorum* ja *p. basilaris* -kammioihin. (Duellman *et al.* 1986)

Endolymfajärjestelmässä on kaksi suurta rakkulaa, dorsaalinen *utriculus*, soikea rakkula ja ventraalinen *sacculus*, pyöreä rakkula. *Lagena* eli sammakkoeläinten kuulosimpukka on suora kalvopussi, joka sijaitsee soikean rakkulan posteroventraalisella pinnalla. Soikean rakkulan pinnalta lähtee kolme erisuuntaista kaaritiehyyttä, jotka päättyvät soikean rakkulan sisälle reseptorisoluja sisältävän kaaritiehiden tyven laajentuman, *cristae ampullae*, kautta. Endolymfaattinen tiehyt johtaa pyöreästä rakkulasta aivokopan perilymfapussiin. Sisäkorvan neuroepiteeliä hermottaa kuulohormoni (C.N. VIII) posterioriset haarat. Neuroepiteelin solut muistuttavat kylkiviiva-aistin soluja. Jokaisessa solussa monta *stereociliaa* ja yksi *kinocilium*. Neuroepiteelisoluja sijaitsee seuraavissa paikoissa: *cristae ampullae*, soikea ja pyöreä rakkula sekä *lagena*. (Duellman *et al.* 1986)

Papilla basilaris –kammiossa sijaitsevat karvasolut ovat ympyränmuotoisesti ontelossa, joka aukeaa pyöreään rakkulaan ja toisesta päästään ohueen kalvoon, joka erottaa sen perilymfajärjestelmästä. Jokaisessa solussa on useita *stereocilioita* ja yksi *kinocilium*. *P. basilarista* hermottavat vain afferentit hermosyyt, jotka tuovat impulsseja kohti keskushermostoa. (Duellman *et al.* 1986)

P. amphibiorum –kammio päättyy myös ohueen kalvoon, joka erottaa endolymfajärjestelmän perilymfajärjestelmästä. *P. amphibiorum* –kammio on hyvin erilainen eri sammakkoeläimillä kokonsa ja karvasolujen määrän sekä sijoittumisen suhteen. Värekarvojen kärjet ovat lähellä katekalvoa, joka on erillään aistimiseen kykenevästä pinnasta, neuroepiteelistä. Salamantereilla neuroepiteelissä on vain yksi pieni alue, jossa karvasoluja esiintyy. Sammakoilla ja konnilla niitä on kaksi. Kammiossa on afferentteja ja efferenttejä hermosyitä. (Duellman *et al.* 1986)

Sisäkorva toimii tasapainoainena ja se välittää ilman tai veden värähtelyitä aivoihin. Sisäkorvan reseptorielimissä on tyypillisesti neuroepiteelipintoja, joissa on aistinsoluja. Sisäkorvassa on myös mekaanisesti värähtelyä välittävää nestettä ja luutumia. *Stereociliat* reagoivat paineeseen, jonka sisäkorvan mekaaninen järjestelmä niille välittää. Mekaaninen järjestelmä toimii selektiivisesti, se ei päästä kaikkia ärsykeitä lävitseen. *Stereociliat* ovat endolymfaattisen nesteen sisällä, jota soikean ikkunan värähtely liikuttaa. Jos värähtely on peräisin maasta, ne välitetään toonisina (jatkuva toimintatilassa oleva) *opercularis*–lihaksen vasteina. *Opercularis*-lihas on kiinnittynyt hartiaavyöhön ja korvan *operculumiin*. (Duellman *et al.* 1986)

Salamantereilla soikeaan ikkunaan kohdistunut paine aiheuttaa sisäkorvan nesteiden liikkumista siten, että ärsyke johdetaan pään läpi toisella puolella olevaan soikeaan ikkunaan. Tämä reitti alkaa perilymfaattisesta ontelosta. Sen jälkeen tulee endolymfaattinen pyöreä rakkula, josta ärsyke välitetään edelleen *papillae basilarikseen* ja *p. amphibiorumiin*. Jälkimmäisessä oleva kalvoikkuna johtaa perilymfaattiseen tiehyeseen ja edelleen aivokopan perilymfaattiseen pussiin. Tämän jälkeen matka jatkuu keskimmäistä aivokalvoa, lukinkalvoa, pitkin aivoselkäydinnesteeseen aivojen alitse vastakkaisen korvan samoihin rakenteisiin käänteisessä järjestyksessä, päättyen soikeaan ikkunaan. Salamantereit siis aistivat äänen molemmilla korvillaan. Salamantereiden pyöreän rakkulan kuuloalue on 20 – 450 Hz, habitaatista riippuen. Sisäkorvan *p. basilaris* ja *amphibiorum* –kammioiden sisäpinnalla sijaitsee katekalvo (*membrana tectoria*) ja sen vastakkaisella seinämällä ovat aistinsolut, *stereociliat* tyvilevyllä, *lamina basilaris*. Kun kammioon välitetään värähdyksiä tyvilevyn aistinsolut ärtyvät koskettaessaan katekalvoa. Kosketuksen aiheuttaa tyvilevyn taipuminen sisäkorvan nesteen liikkeen vaikutuksesta. *P. amphibiorumin* kuuloalue on salamantereilla 100 – 600 Hz. (Duellman *et al.* 1986)

Kaaritiehyiden tyven laajentuma, soikea rakkula, pyöreä rakkula ja *lagna* ovat myös tasapainoelimiä. Kaaritiehyissä nesteen virtausvastus liikuttaa värekarvoja, jolloin ne aistivat eläimen liikkeen muutokset. Soikean rakkulan pohjalla olevat aistinkarvasolut aistivat pään asennon. (Duellman *et al.* 1986)

Hermosto

Aivot

Etuaivojen etummainen osa, *telenkefalon*, koostuu parillisista hajukäämeistä (*bulbus olfactorius*) ja aivopuoliskoista. Hajukäämit sijaitsevat kummankin isoavopuoliskon otsalohkon alapuolella. Hajuhermo (C.N. I) lähtee salamantereilla hajukäämin anterolateraaliselta pinnalta. Aivopuoliskot voidaan jakaa dorsaaliin etuaivojen kuoreen, *palliumiin* ja ventraaliseen *subpalliumiin*. *Telenkefalon* toimii haistamiseen liittyvien aistinimpulssien vastaanottajana. Hajuhermosäikeet ja *talamuksesta* sekä väliaivoista tulevat hermosäikeet yhtyvät etuaivopuoliskojen välisen seinän ja aivojuovion, *striatum*, kohdalla. Etuaivojen taaempi osa, *dienkefalon*, koostuu *epitalamuksesta*, *talamuksesta* ja *hypotalamuksesta*. *Epitalamus* puolestaan koostuu hermosolun kiinnityspoimusta (engl. habenular ganglia), aivokammion katon suonipunoksesta ja käpylisäkkeestä. Kiinnityspoimuun yhdistyy hermosyitä *telenkefalonista*. *Fasciculus retroflexus* –hajuhermosäikeet lähtevät posteroventraalisesti

kiinnityspoimusta keskiaivojen kattoon. Käpyrauhanen on pieni elin *epitalamuksen* dorsomediaalisella (selänpuolella keskellä) pinnalla. Sen parietaalihermo (engl. parietal nerve) johtaa *epitalamuksen* takaosan alueelle keskiaivojen katon etupuolelle. *Dienkefalonin* lateraali- ja ventraaliseen kuuluu *talamuksesta*, joka toimii monien tuntohermoratojen väliasemana. *Hypotalamus* on tärkeä autonomisten toimintojen säätelykeskus. (Duellman *et al.* 1986)

Keskiaivot koostuvat yläosassa olevista näkökukkuloista (engl. optic lobes) ja pohjalla olevasta liikerataosasta. Liikeradat saavat hermosyitä aivojen kaikista ydinjatkeen (*medulla*) etupuolisista osista. Vartalon ja raajojen liikuttelun lisäksi liikerata-alueeseen on liittynyt kaksi silmälihasta. Tämän optisen alueen tehtävänä on eläimen liikkeiden visuaalinen kontrollointi, ruumiinasentojen hallinta ja silmien liikuttelu näkökentässä oleviin kohteisiin. (Duellman *et al.* 1986)

Taka-aivoihin kuuluvat pikkuaivot ja ydinjatke. Pikkuaivot koostuvat dorsaaleista ulokkeista ja lateraaleista korvakepareista. Väliaivot hoitavat liikkeiden koordinoinnin. Muihin selkärangaksiin verrattuna sammakkoeläimillä on heikosti kehittyneet väliaivot. Tämä johtunee siitä, että sammakkoeläinten liikkeet ovat varsin yksinkertaisia. Lateraalit korvakeparit ovat hyvin kehittyneet niillä sammakkoeläimillä, joilla on kylkiviiva-aisti. Pikkuaivojen ja ydinjatkeen välissä on *istmus*. Siihen päättyy lähes kaikki aivoihin tulevat afferentit hermosäikeet. Se toimii myös kolmoishermon (C.N. V) päätumakkeena. *Istmus* toimii myös leukalihaksiston pääasiallisena säätelijänä. Ydinjatke on litistynyt selkäytimen jatke. Sen ventromediaaninen osuus toimii liikkeiden kontrolloinnissa ja dorsolateraalinen osuus aistien hallinnassa. Näiden osuuksien välissä ydinjatkeessa on aistin- ja liikehermosyiden risteyskohta. Salamantereilla on tämän risteuksen etupuolella suuria Mauthnerin soluja, joiden aksonit (hermosolujen viejähaarakeet) ulottuvat pyrstön lihaksistoon saakka. Nämä hermosyyt säätelävät uintiliikkeitä. Sammakkoeläimillä kielenliikuttajahermo (*nervus hypoglossus*, C.N. XII) on yhdistynyt ensimmäiseen selkärangan hermoon. Päästä lähtee 11 aivohermoa. Niistä seitsemän (C.Nn. V-XI, kolmois-, loitontaja-, naama-, kuulo-tasapaino-, nielu-, kiertäjä- ja lisähermo) saapuvat ydinjatkeeseen, jonka eri osiin ne liittyvät affarenteilla ja efferenteilla hermosäikeillä. Salamantereilla kolmoishermon ja naamahermon aistintumakkeiden välissä on yhdysaara. Ydinjatke kontrolloi nielemistä, ruuansulatusta, sydämen lyöntejä, leuan liikkeitä ja joitain ruumiin liikkeitä. Kuulo-tasapainohermon (C.N. VIII, *nervus vestibulocochlearis*) syyt yhdistyvät ydinjatkeeseen dorsaalista ja ventraalista juuresta. Ne yhdistyvät ydinjatkeen hermosolukeskuksessa. Ydinjatke kulkee pääkallon niska-aukon kautta ulos ja muuttuu selkäytimeksi. (Duellman *et al.* 1986)

Aivohermot

C.N. I, Hajuhermo, *nervus olfactorius*

Hajuhermo lähtee etuaivojen hajulohkon, hajukäämin, ventrolateraalista nurkasta ja kulkee *fenestra olfactorian* läpi nenäonteloon, jossa se jakautuu *ramus profundus* ja *r. dorsalis* –säikeisiin ja useisiin pienempiin hajukuituihin. Ne välittävät hajuärsykeitä nenän limakalvoilta hajukäämiin. *R. dorsalis* menee varsinaiseen hajuaistimeen ja se on yhteydessä täydentävään lisähajuaistimeen aivoissa. *R. profundus* ulottuu posteriorisesti lisähajuaistimeen. *R. dorsalis* hermottaa nenän hajuepiteeliä. *R. profunduksen* päähaara hermottaa Jacobsonin elimen epiteeliä ja sen sivuhaara *r. medialis nasi* menee nenäontelon katon läpi kuonon ihon alueelle. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. II, Näköhermo, *nervus opticus*

Näköhermo lähtee *dienkefalonin* pohjalta, jossa se risteää vastakkaisen silmän näköhermon. Näin muodostuu näköhermojen risti, *chiasma opticum*. Risteuksen jälkeen hermo nousee *dienkefalonin* seinää pitkin näköhermokitkimpuna, *tractus opticus*. Suurin osa *tractus opticusesta* kulkee keskiaivojen katossa levynä. Pienemmät hermosyyt päättyvät *talamukseen*, *hypotalamukseen* ja keskiaivojen kattoon. Näköhermot tulevat ulos aivokopasta näkökapselissa olevasta aukosta. Hermoa peittää sidekudos. Hermon tehtävänä on välittää valoärsykeitä silmästä aivoihin. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. III, Silmän liikehermo, *nervus oculomotoris*

Silmän liikehermo lähtee liikkeelle keskiaivojen ventraalista pinnasta. Hermo tulee ulos kallosta *oculomotor foramen* –aukosta. Hermo koostuu suurimmaksi osaksi somaattisista efferenteistä her-

mosyistä, jotka hermottavat neljää silmälihasta. Silmäkuopassa hermo haarautuu: *ramus superior* hermottaa *rectus superior* –lihasta ja *ramus inferior* hermottaa *obliquus inferior*, *rectus inferior* ja *rectus anterior* –lihaksia. Haarautumiskohdan liepeillä on hermosäiekimppu, *ramus communicans*, joka on yhteydessä kolmoishermoon. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. IV, Telahermo, *nervus trochlearis*

Telahermo on somaattinen efferentti hermo, joka saa alkunsa keskiaivojen takaosasta ventromediaalisesti. Se kulkee dorsaalisesti etuaivojen ja keskiaivojen uurteessa, risteää vastakkaiselta puolelta lähteneen hermoparin kanssa ydinjatkeen anteriorisella kalvolla ja menee ulos kallosta *optic foramen* –aukosta. Telahermo hermottaa yhtä silmänliikuttajalihasta, *m. obliquus superior*. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. V, kolmoishermo, *nervus trigeminus*

Kolmoishermo saa alkunsa ydinjatkeen lateraalipinnalta ja poistuu kallosta isosta *prootic foramen* –aukosta, jonka jälkeen hermo jakaantuu Gasserin hermosolmussa. Ison haara, *ramus ophthalmicus profundus*, koostuu somaattisista afferenteista säikeistä, jotka vielä haaroittuvat kuuteen osaan. Nämä hermosäikeet hermottavat kuonon ihoa, päälakea, kasvonseutua ja silmää. Gasserin hermosolmun ventraalihaara yhdistyy naamahermon kanssa ja se hermottaa suunseudun kudoksia. Gasserin hermosolmusta haarautunut *ramus maxillo-mandibularis* haarautuu edelleen kahtia, jolloin muodostuu *r. maxillaris* ja *mandibularis*. *R. maxillaris* –hermokimpulla on kolme haaraa. Kaksi niistä hermottavat silmäterän ihoa ja ohimonseutua. Kolmas haara sisältää liikehermon, joka hermottaa silmälihasta, *m.levator bulbi*. *R. mandibularis* –haarassa on myöskin sekä somaattisia että liikehermoja ja sekin jakautuu kolmeen haaraan. Ensimmäinen näistä hermottaa *levator mandibulae* –lihasta, toinen leuan aluetta. Kolmas ja merkittävin haara jakautuu vielä kahtia: *r. mentales* ja *r. intermandibularis*. *R. mentales* hermottaa hampaiden seutua ja alaleuan etuosan ihoa. *R. intermandibularis* hermottaa leukoja sekä *intermandibularis*- ja *submentalis* –lihaksia. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. VI, loitontajahermo, *nervus abducens*

Somaattinen loitontajahermo saa alkunsa ydinjatkeen ventraalilta pinnalta. Se tulee kallosta ulos *optic foramen* -aukosta. Silmäkuopassa se jakaantuu kahtia. Molemmat haarat hermottavat silmänliikuttajalihaksia, *mm. rectus lateralis* ja *retractor bulbi*. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. VII, naamahermo, *nervus facialis*

Naamahermo saa alkunsa ydinjatkeen ventrolateraalilta pinnalta. Se poistuu kallosta aukosta, joka johtaa kitalaenluun (*palatoquadrate*) muodostamaan onteloon. Naamahermo ohittaa Gasserin hermosolmun etupuolelta, josta *ramus palatinus* jatkuu kitalakeen sitä hermottaen. *R. palatinus* yhdistyy kolmoishermon *r. ophthalmicus profunduksen* kanssa. *R. palatinus* hermottaa myös silmäkuopassa sijaitsevia Harderian rauhasia ja leukojen välissä olevaa rauhasta. Naamahermon valtaosa koostuu *truncus hyomandibularisesta*, jolla on kolme haaraa: *r. alveolaris* hermottaa kieltä ja suun pohjaa, *r. muscularis* hermottaa *depressor mandibulae* –lihasta ja *r. jugularis* hermottaa salamantereilla *subhyoides* –lihasta. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. VIII, kuulo-tasapainohermo, *nervus vestibulocochlearis*

Kuulo-tasapainohermo koostuu etupäässä somaattisista afferenteista hermosäikeistä. Se saa alkunsa ydinjatkeen lateraalipinnalta. Salamantereilla kuulo-tasapainohermo on läheisesti yhteydessä kasvohermoon korvaontelossa. Kasvo- ja kuulotasapainohermoilla on yhteinen *acoustico-facialis* –hermosolmu. Kuulo-tasapainohermo jakaantuu kolmeen haaraan, joista jokainen saapuu kuulokapseliin omasta aukosta. *Ramus anterior* hermottaa sisäkorvan rakkuloita sekä anteriorisen ja lateraalisen kaaritiehyiden tyven laajentumia. *R. posterior* hermottaa posteriorisen kaaritiehyiden tyven laajentumaa, *papilla lagenae* ja *p. amphibiorumia*. *R. medianus* hermottaa salamanterella sisäkorvan pyöreää rakkulaa. Sammakoilta ja matosammakoilta *r. medianus* puuttuu. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. IX, nieluhermo, *nervus glossopharyngicus*

Nieluhermo saa alkunsa ydinjatkeen lateraaliseinästä. Se poistuu kallosta korva-aukon takana olevasta aukosta. Hermo koostuu efferenteistä ja afferenteistä hermosyistä. Nämä syyt muodostavat

korvaontelossa *glossopharyngeal-vagus* –hermosolmun. Tästä yksi haara kulkee anteriorisesti ja se on yhteydessä kasvohermoon. Hermosolmusta haarautuu myös *ramus muscularis*, joka hermottaa *subarcualis rectus I* –lihasta. *R. pharyngeus* hermottaa dorsaalista posken limakalvoa ja *r. lingualis* kieltä. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. X, kiertäjähermo, *nervus vagus*

Kiertäjähermo saa alkunsa ydinjatkeen lateraaliseinästä. Se tulee kallosta ulos samasta aukosta kuin nieluhermo. Kallon ulkopuolella se muodostaa nieluhermon kanssa *glossopharyngeal-vagus* –hermosolmun. Kiertäjähermo käsittää etupäässä parasympaattisia sisäelimiä hermottavia efferenttejä hermosyitä. Kiertäjähermossa on myös liikehermoja, jotka hermottavat nielunpäättä ja kaulaa. *Ramus auricularis* hermottaa välikorvaa. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. XI, lisähermo, *nervus accessorius*

Lisähermo saa alkunsa ydinjatkeen lateraaliseinästä. Se hermottaa yhtä lihasta, *m. cullarista*, joka on hartiaseudun ripustinlihas. (Duellman *et al.* 1986)

C.N. XII, kielenliikuttajahermo, *nervus hypoglossus*

Kielenliikuttajahermo saa alkunsa ensimmäisestä ja toisesta selkäydinhermosta. Se hermottaa kielenlihaksia: *mm. geniophyoideus, genioglossus, hyoglossus* ja *rectus cervicis*. (Duellman *et al.* 1986)

Kylkiviiva-aistielimiä hermottaa aivohermojen haarat, jotka rupiliskolla degeneroituvat muodonvaihdoksessa, kun toukat siirtyvät maalle. Kuonon elimiä hermottaa kasvohermojen *ramus lateralis anterior* ja pään muita kylkiviiva-aistielimiä kiertäjähermosolmun *ramus lateralis posterior*. Em. hermot päättyvät samaan paikkaan kuin kuulo-tasapainohermo eli ydinjatkeen lateraalipintaan. (Duellman *et al.* 1986)

Selkäydin ja selkäydinhermot

Selkäydin

Selkäydin sijaitsee selkärangan sisällä, peräkkäisten nikamien muodostamassa selkärangan kanavassa. Selkäydin on salamantereilla kokonaan luuston suojaama. Selkäytimen dorsaalipinnassa on tummakkaita (keskushermoston harmaan aineen alue, jossa on hermosolukeskuksia ja hermohaarakkeita), johon somaattiset (liike – ja tuntohermot) afferentit (impulsseja keskushermostoa kohti tuova hermosyy) hermosyyt päättyvät. Selkäytimen ventraalipuolella kulkee sisäelinten efferentit hermosolut ja niiden alapuolella on vielä somaattiset efferentit solut. Ydinjatkeesta lähtevät hermosyiden viejähaarakkeet ulottuvat selkäytimen eri kohtiin. Salamantereiden Mauthnerin solut yltyvät koko selkäytimen pituudelta aina pyrstöön saakka. Ristiluun anteriorisella puolella selkäydin on samanlainen, lukuun ottamatta pieniä laajennuksia hartia- ja lantiopunoksessa. Salamantereilla ristiluun posteriorisella puolella selkäytimen koko pienenee. (Duellman *et al.* 1986)

Selkäydinhermot

Selkäydinhermot ovat selkärangaisilla osana ääreishermostoa, joka käsittää selkäytimestä haarautuvat hermot. Jokaista ruumiinosaa hermottaa selkäydinhermopari. Salamantereilla ensimmäinen selkäydinhermo (S.N. 1, spinal nerve) lähtee aina ensimmäisen nikaman aukosta. Aikuisilla sammakkoeläimillä S.N. 1 on ainoa selkäydinhermo, jolla ei ole dorsaalista juurta, koska ensimmäinen selkäydinhermo ja sen hermosolmu surkastuvat muodonvaihdoksen aikana. Kaikki muut selkäydinhermot alkavat kahdella juurella, dorsaalijuurella, jolla on suuri selkäydinganglio (juuren pullistuma, jossa on tuntohermosolujen solukeskuksia) ja ventraalijuurella, joka yhdistyy dorsaalijuuren selkäydinganglion reunaan. Tässä kohdissa on myös pieni selkäytimen dorsaalahaara, joka hermottaa vartalon dorsaalipuolen lihaksia ja ihoa. Jokainen ventraalinen selkäydinhermo hermottaa ventraalia ja lateraalista ihoa sekä lihaksia vartalossa ja raajoissa. *Ramus communicans* ulottuu jokaiseen ventraaliin sympaattisen hermoston haaraan. Selkäydinhermojen lukumäärä eri sammakkoeläinryhmissä vaihtelee 10 – 20 välillä. S.N. 1 hermottaa niskan lihaksistoa kaikilla sammakkoeläimillä. Salamantereilla S.N. 2 hermottaa pääasiallisesti hartiavyön lihaksia, mutta on yhteydessä myös S.N. 3:een. Rinnan seudulla olevat selkäydinhermot muodostavat hartiapunoksen eli hermojen ja suonten ver-

koston. Salamantereilla hartiapunos muodostuu pääosin S.N. 3 ja 4:sta. S.N. 3 hermottaa rinnan seudun lihaksia ja yhdistyneenä S.N. 4:ään, ne hermottavat eturaajan ojentajia. S.N. 4 haaroittuu *m. pectoralikseen* ja yhdistytyään S.N. 5:een se hermottaa eturaajojen koukistajia. Takaraajoja hermottavat selkäydinhermot sijaitsevat ristiluun seudulla. Lantiopunos muodostuu salamantereilla S.N. 16 ja 17:sta. S.N. 17 hermottaa *puboischiofemoralis* –lihasta, joka koukistaa lonkkaniveltä ja vetää raajaa taaksepäin. S.N. 16 ja 17 haarat liittyvät yhteen, jolloin niistä muodostuu reisihermo, joka hermottaa takaraajojen ojentajia. S.N. 7 – 9 ulottuvat *iliococcygeus* –lihaksen alapuolelle, jossa ne muodostavat *sciatic* -punoksen. Kyseiset hermot hermottavat takaraajojen ojentajia. *Sciatic*- ja lonkkapunoksen välissä olevat selkäydinhermot ovat samankaltaisia, ne hermottavat lateraalia ja ventraalia lihaksistoa ja ihoa. (Duellman *et al.* 1986)

Autonominen hermosto

Autonominen hermosto on samanlainen kaikilla sammakkoeläimillä. Se säätelee tahdosta riippumattomia toimintoja. Järjestelmänä se on lähes itsenäinen, se ottaa vastaan ja käsittelee sisäelimestä tulevia ärsykeitä sekä ohjaa tahdosta riippumattomien lihasten, rauhasien ja sydänlihaksen toimintaa. Autonominen hermosto on yhteydessä keskushermostoon. Autonominen hermosto koostuu parasympaattisesta ja sympaattisesta hermostosta. Sympaattinen hermosto parantaa eläimen selviytymistä taistele tai pakene –tilanteessa, jolloin se saa lisämunuaisen ytimen tuottamaan adrenaliinia ja noradrenaliinia. Tällöin sydämen lyöntitiheys kasvaa, suoliston peristaltiikka pidättyy ja suoliston sulkijalihaksen supistuvat. Parasympaattinen hermosto toimii sympaattisen vastavaikuttaja, se rauhoittaa elimistöä ja on aktiivisin elimistön ollessa lepotilassa. (Duellman *et al.* 1986)

Verenkierto ja hengitys

Veri

Sammakkoeläinten veri koostuu plasmasta, jossa on punasoluja, valkosoluja ja verihiutaleita. Valkosolut ja verihiutaleet pystyvät poistumaan verisuonista imusuonistoon. Aikuisilla salamantereilla verenmuodostus tapahtuu pernassa. Valkosolut muodostuvat maksassa. Punasolut ovat tumallisia ja ellipsinmuotoisia. Toukkien ja aikuisten hemoglobiini poikkeaa toisistaan. Aikuisilla hapen affiniteetti (sitoutumispyrkimys) on pienempi. Valkosolut muodostuvat agranulaarisista imusoluista ja monosyyteistä sekä granulaarisista basofiileistä, neutrofiileistä ja eosinofiileistä. Tavallisesti kaikki em. solut ovat tumallisia, mutta salamantereilla esiintyy myös tumattomia soluja. Valkosolujen suhde punasoluihin on 1:20-70. Verihiutaleet ovat tumallisia tai joillain salamantereilla tumattomia. (Duellman *et al.* 1986)

Sydän ja aortan kaaret

Sammakkoeläinten sydämessä on kaksi eteistä ja yksi kammio. Tosin *Siren*- ja *Necturus* -sukujen salamantereilla väliseinä jakaa kammion kahtia. Vasen eteinen on yleensä pienempi kuin oikea. Salamantereilla kammioiden välisessä väliseinässä on *fenestra* (ikkuna). Kammion *conus arteriosus* ottaa vastaan verta vasemmasta eteisestä. *Conus arteriosuksessa* on kierteinen läppä, josta veri etenee valtimorunkoon, *truncus arteriosus*. Valtimorungosta haarautuu aortan kaaret. Aortan kaaret ovat kehittyneet kuudesta verisuonikaaresta. Kaksi ensimmäistä surkastuvat alkionkehityksen aikana. Kolmannesta kaaresta kehittyy päänvaltimot. Neljäs kaari vie verta ruumiiseen, lukuun ottamatta nielua ja keuhkoja. Viides kaari yhtyy neljänteen kaareen salamantereilla. Kuudes kaari kehittyy keuhkovaltimoksi, joka vie verta keuhkoihin ja nieluun sekä iholle. Suurimmat muutokset tapahtuvat muodonvaihdokset aikana, kun salamanterit siirtyvät käyttämään hengityksessä keuhkoja kidusten sijaan. Toukilla kolmas, neljäs ja viides verisuonikaari toimittaa verta ulkokiduksiin. Aikuisille sammakkoeläimille jää jäljelle kolme aortan kaarta. Sydämen kudokset saavat ravinteita ja happea läpikulkevasta verestä. Sammakkoeläimillä veri lähtee liikkeelle sydämen kammion ja kulkeutuu päähän, ruumiiseen, iholle tai keuhkoihin. Veri palaa vasempaan eteiseen laskimonlaajennusta, *sinus venosus*, pitkin. Keuhkoista palaava veri tulee myös vasempaan kammioon keuhkolaskimo pitkin. Sydämen verenkierrossa on salamantereilla lajikohtaisia eroja. Rupiliskolla hapekas ja hapeton veri yhdistyvät vasemmassa eteisessä. (Duellman *et al.* 1986)

Verisuonet, valtimot

Kaulavaltimon alussa on laajentuma, jossa sijaitsee karotisrauhanen. Rauhasen tehtävänä on jakaa veri loivasti ulkonevaan ulkokaulavaltimoon. Ulkokaulavaltimo vie verta kielen lihaksille. Sisempi kaulavaltimo vie verta yläleukaan ja aivoihin. (Duellman *et al.* 1986)

Verta ruumiiseen kuljettavat verisuonikaaret yhdistyvät dorsaaliksi aortaksi salamantereilla sydämen etupuolella. Ihovaltimo vie verta kateenkorvalle ja korvan alueelle. Salamantereilla nieluvaltimo vie verta leuan ja kielen lihaksistoon. Takaraivo-selkärankavaltimo jakautuu salamantereilla useaan haaraan. Takaraivovaltimo vie verta nielun seinämiin, suulaen eri osiin ja nenäonteloon. Ruumiinonteloon verta vievä valtimo saa alkunsa dorsaalista aortasta. Kyseinen valtimo haaroittuu kolmeen päähaaraan: *gastro-linealis* toimittaa verta pernaan ja mahan dorsaaliin seinään, *duodeno-hepatic* toimittaa verta maksaan, pohjukaissuoleen, mahan ventraaliin seinämään ja sappirakkoon sekä *duodeno-pancreatic* toimittaa verta haimaan ja pohjukaissuoleen. Suolistoon verta vievä valtimo saa alkunsa myös dorsaalista aortasta. Se toimittaa verta ohutsuolen distaaliosiin ja paksusuoleen. Urogenitaalielimiin verta tuova valtimo haarautuu sukupuolirauhasiin, munanjohtimeen ja munuaisiin. Kummankin munuaisen dorsaalipinnalle tulee useita lyhyitä valtimoita dorsaalista aortasta. Munuaisten ventraalipuolelle verta tuo pinnallisempi munuaisvaltimo. Munanjohdinvaltimot ovat uroksilla pienemmät ja ne tuovat verta koirasten Müllerin tiehyisiin. Munarauhasen tulevat valtimot erkanevat dorsaalin aortan molemmilta puolilta ja vievät verta sukupuolirauhasiin ja rasvaelimeen. Olkapään alapuolinen valtimo haarautuu salamantereilla dorsaalista aortasta, sydämen posterioriselta puolelta. Valtimo ja sen haarat tuovat verta hartiasseudun lihaksille ja eturaajoille. *Epigastrium* -valtimo tuo verta ylävatsan keskiosaan. Lantionseudulla dorsaaliaortta jakautuu kolmeen haaraan, pyrstövaltimoon ja kahteen suolistovaltimoon. Suolistovaltimot toimittavat verta myös takaraajoille. Salamantereilla keuhkovaltimot kiertävät valtimorungon posterolateraalista puolelta keuhkoihin. Ennen keuhkoja keuhkovaltimot vievät vielä verta suunpohjaan, nieluun ja ruokatorveen. (Duellman *et al.* 1986)

Laskimot

Laskimoista sydämeen tuleva veri kulkee laskimolaajennuksen, *sinus venosus*, kautta oikeaan eteiseen. Salamantereilla laskimolaajennus on kolmiomainen ja se sijaitsee keskiviivan vasemmalla puolella. Ruumiista verta tuovia (engl. systemic veins) laskimoita on kolme kappaletta. *Postcaval* – laskimo yhtyy laskimolaajennuksen takaosaan ja parilliset *precaval* – laskimot yhtyvät laskimolaajennuksen lateraalinurkkiin. Sisäinen ja ulkoinen kaulalaskimo ja *subclavian* – laskimo yhtyvät *precaval* -laskimoon. Sisäiseen kaulalaskimoon yhtyy monia pienempi suonia, jotka tuovat verta niskan lihaksista, suulaesta, aivoista sekä silmän, nenän ja korvan alueelta. Ulkoinen kaulalaskimo kerää verta päästä, kielestä ja kilpirauhasesta. *Subclavian* – laskimo tuo verta eturaajan lihaksista ja ihosta. Salamantereilla on toukkavaiheessa lisäksi *postcardinal* – laskimot, jotka yhdistävät *postcaval*- ja *precaval* – laskimot. Näin ne tarjoavat verelle vaihtoehtoisen reitin munuaisista laskimolaajennukseen. *Postcaval* – laskimo saa alkunsa munuaisten posteriorisesta osasta, siihen liittyy useita suonia munuaisista ja sukupuolirauhasista. *Postcaval* -laskimo kulkee maksan läpi laskimolaajennukseen. Ventraalinen vatsalaskimo muodostuu lantionseudun laskimoiden liittyessä yhteen. Laskimo kulkee ventraalia keskiviivaa pitkin maksan läpi *postcaval* – laskimoon. Maksan kohdalla siihen yhtyy vielä vesikkeleitä (ks. imusuonisto) sappirakosta ja vatsan ja suoliston porttilaskimo. Salamantereilla takaraajojen ja pyrstön laskimot yhdistyvät parillisiksi Jacobsonin laskimoiksi. Ne laskevat munuaisten dorsalateraalille pinnalle, josta niihin yhdistyy monia vesikkeleitä. Keuhkolaskimot saavat alkunsa keuhkojen keskeltä ja laskevat vasempaan eteiseen. Ruokatorvesta keuhkolaskimoon yhtyy muutamia vesikkeleitä. (Duellman *et al.* 1986)

Imusuonisto

Imusuonisto kuljettaa verestä kudostesteeseen joutuneita proteiineja ja imusolmukkeista tulevia imusoluja takaisin verenkiertoon. Imusuonisto kuljettaa myös ravintoaineita ja rasvoja suoletta verenkiertoon. Sammakkoeläimillä imusuonisto ulottuu koko vartalon alueelle. Salamantereilla on hienorakenteinen vesikkeliverkosto vartalon sivuilla ja päässä, joka on yhteydessä toukilla *postcardinal* – laskimoon ja aikuisilla ihon verisuonistoon. Sisäelinten imusuonisto kulkee rinnakkain ruu-

ansulatuskanavan kanssa. Tämä imusuonisto on yhteydessä *subclavian* –laskimoon. Imuneste pumpataan verisuonistoon supistumiskykyisiä vesikkeliryppäistä (engl. lymph heart, lymfapussi). Näissä lymfapusseissa on myös läppäjärjestelmä, joka varmistaa imunesteen kulun oikeaan suuntaan. (Duellman *et al.* 1986)

Hengitys

Sammakkoeläimillä on monia tapoja hengittää. Toukkavaiheessa hengitys tapahtuu pääosin ulkoki-dusten kautta, mutta myös ihohengitystä esiintyy. Muodonvaihdoksen jälkeen useimmilla sammakkoeläimillä on keuhkot. Sisäistä hengitystä voi tapahtua myös nenänielupinnoilla. Terrestrisillä sammakkoeläimillä merkittävä osa hengityksestä tapahtuu myös ihon kautta. Rupiliskot hengittävät sierainten kautta. Salamannerit voivat sulkea sieraimet sileiden lihasten avulla. Ulkoisista sieraimista johtaa nenänieluaukko poskionteloon. Suussa ja nielussa on limakalvoa ja värekarvallista epiteeliä, jotka ovat yhteydessä verisuonistoon. Nielun pohjalla sijaitsee kurkunpään aukko, joka johtaa henkitorveen. Kurkunpää on kolmiomainen kammio, jota tukevat puoliympyränmuotoiset rustot. Etuosassa sijaitsee kannurusto, joka tukee kurkunpäättä. Terrestrisillä salamantereilla keuhkot ovat kartiomaisia pusseja muistuttavat parilliset elimet. Keuhkopussin kalvo on poimuttunut ja siitä muodostuu väliseinä, joka jakaa pitkittäin keuhkon kahteen osaan. Toisessa osassa on keuhkovaltimo ja toisessa keuhkolaskimo. Väliseinäessä on tiheä verisuonisto ja sileitä lihaksia, joita peittää ohut limakalvo ja värekarvallinen epiteeli. Sammakkoeläimet hengittävät pumppumekanismin avulla. Kurkun lihaksisto kohottaa ja painaa poskiontelon pohjaa. Kun sieraimet ovat auki ja poskiontelon pohjaa painetaan alas, ilmaa virtaa poskiontelon sisään. Sierainten sulkeminen ja poskiontelon pohjan kohottaminen ja kurkunpään aukon aukaisu painaa ilmaa keuhkoihin. Ilma tulee keuhkoista toimintojen vastakkaisella järjestyksellä. (Duellman *et al.* 1986)

Sukupuoli- ja virtsaelimet

Munuaiset

Aikuisilla sammakkoeläimillä munuaiset sijaitsevat dorsaalin aortan molemmilla puolilla. Ne kehittyvät toukkavaiheessa munuaissuppiloista (nefrostooma). Sammakkoeläimillä, matosammakoiden laukoa lukuun ottamatta, munuaissuppilon etuosa häviää muodonvaihdoksessa. Niiden munuaista kutsutaan esimunuaiseksi, mesonefrokseksi. Munuaiseen tulee useita valtimoita, jotka jakaantuvat edelleen erittäin moniksi munuaiskeräiksi. Jokaista kerästä ympäröi Bowmanin kotelo, jonka suuosat ovat maljamaisesti sulkeutuneita. Veressä olevat eritteet suodattuvat verestä munuaiskeräsen hiussuonten seinämien läpi Bowmanin koteloon ja edelleen munuaistiehyeen, josta virtsa päättyy primaariseen virtsanjohtimen (Wolffin tiehyt). Veri poistuu munuaisen porttilaskimosta ja päättyy sydämen alaonttolaskimoon (*inferior vena cava*). (Duellman *et al.* 1986)

Siittiörauhanen

Parilliset siittiörauhaset ovat kiinni munuaisissa mesorchium-kalvon avulla. Siittiörauhaset kasvavat lisääntymiskauden aikana. Salamantereiden siittiörauhaset muodostuvat lohkoista. Siittiöt kehittyvät siittiörauhasissa. Sperma kuljetetaan *vas efferentia* –tiehyitä (salamantereilla 4-12 kummassakin siittiörauhasessa) myöten munuaiseen ja edelleen primaariseen virtsanjohtimen, joka kuljettaa sperman kloaakkiin. (Duellman *et al.* 1986) Rupiliskojen ikä voidaan määrittää siittiörauhasten lohkojen lukumäärän perusteella. Esiikuisilla ja ensimmäistä kertaa kutemassa olevilla koirilla on yksi lohko. Tämän jälkeen lohkojen määrä kasvaa yhdellä joka toinen vuosi. (Dolmen 1983)

Munarauhanen

Parilliset munarauhaset ovat kiinnittyneet munuaisten mesiaalipintaan kannatinkalvolla. Munarauhanen koostuu ohuesta pussimaisesta sidekudoskalvosta, jonka sisällä sijaitsevat munarakkulat. Munasolun kypsyttyä sidekudoskalvo repeytyy ja munasolu siirtyy ruumiinontelon värekarvojen liikuttelemena eteenpäin kohti munanjohtimen päätä. Munanjohtimet sijaitsevat munuaisen rinnalla lateraalisesti. Munanjohtimen suppilo (*infundibulum*) on värekarvallinen. Munanjohtimen seinämissä on sileä, rengasmainen lihaskerros, jota peittää värekarvallinen epiteeli. (Duellman *et al.* 1986)

Virtsarakko

Virtsarakon ja kloaakin välillä on aukko, jota säätelee sulkijalihas. Virtsarakon sisäpinnan limakalvo koostuu sileästä epiteelistä, jonka alla on pitkittäisiä sileitä lihaksia. Sileitä lihaksia ympäröivät rengasmaiset lihakset, jotka pystyvät pullistumaan ja näin laajentamaan virtsarakkoa. Salamantereilla virtsarakko on lieriömäinen. (Duellman *et al.* 1986)

Kloaakki

Kloaakki on suolen loppupää, johon aukeavat anteriorisesti ruuansulatuskanava, primaarinen virtsanjohdin ja munanjohdin dorsaalisesti sekä virtsarakko ventraalisesti. Ulointa kloaakin aukkoa säätelee sulkijalihas. Kloaakin sisäpinnassa on värekarvallinen epiteeli. Rupiliskonaarailla ja muilla salamantereilla, joilla on sisäinen hedelmöitys, kloaakin kattoon on muodostunut *spermatheca*, johon varastoidaan koiraiden tuottamaa spermaa hedelmöitystä odottamaan. (Duellman *et al.* 1986)

Rasvaelimet

Kaikilla sammakkoeläimillä on sukuruohasiin liittyneitä rasvaelimiä. Salamantereilla nämä rasvaelimet ovat pitkittäisinä muodostumina sukuruohasten ja munuaisten välissä. Ne ovat muodostuneet rasvakudoksesta, jonka soluissa on öljyvakuoleja. Rasvaelimet tuottavat ravintoaineita sukuruohasille. Niiden koko on suurimmillaan juuri ennen horrosta ja pienimmillään sulusolujen tuottamisen jälkeen. (Duellman *et al.* 1986)

Ruuansulatuskanava

Poskiontelo

Salamantereiden suussa on hampaita, kieli ja rauhasia. Suuta peittää värekarvallinen limakalvo lukuun ottamatta alueita, joissa rauhaset sijaitsevat. Toukkavaiheen salamantereilla suun rauhaset vielä puuttuvat. Intermaksillaariset rauhaset koostuvat alveolista eli rauhastiehyen pussimaisesta päästä, jonka kautta rauhaseritteet poistuvat sekä nenäonteloiden välistä tulevista tiehyistä. Rauhaserite on tahmeaa ja sitä eritetään kielelle, kun saalis on saatu suuhun, jolloin saalis ei pääse pakenemaan. Nenänieluaukon rauhaset aukeavat salamantereilla syvälle nenänieluaukkoon, lähelle hajuepiteeliä. Suuontelon takapuolella sijaitsee nielu. Sitä peittää värekarvallinen limaa erittävä epiteeli. Sulkijalihas erottaa nielun ruokatorvesta. Kurkunpään aukkoa avataan ja suljetaan lihaksilla. Kurkunpäästä avautuu henkitorvi ja pääsy keuhkoihin. (Duellman *et al.* 1986)

Ruokatorvi

Ruokatorvi on ohutseinäinen, lyhyt putki, joka johtaa nielusta mahaan. Ruokatorven molemmissa päissä on sulkijalihakset. Ruokatorven seinämissä on 6 - 8 laskosta. Epiteeli koostuu kuutiomaisista soluista, joiden joukossa on limaa erittäviä pikarisoluja. Epiteelin pinnalla on myös rauhasia, jotka erittävät limaa ja pepsinogeenia. Pepsinogeeni aktivoituu suolahapon vaikutuksesta proteiineja pilkkovaksi pepsiniiksi. (Duellman *et al.* 1986)

Maha

Maha sijaitsee ruumiin keskiviivan vasemmalla puolella. Mahan limakalvon ensimmäisellä kolmella neljänneksellä on paljon limaa erittäviä soluja. Lihaskerroksia on kaksi. Sisempi kerros muodostuu vahvoista vannemaisista lihaksista ja ulompi ohut kerros pitkittäisistä lihassäikeistä. Mahan posteriorisen osan ja pohjukaissuolen välissä sijaitsee mahanportin sulkijalihas. (Duellman *et al.* 1986)

Suolisto

Salamantereiden ohut- ja paksusuolen lihaksisto on samanlainen kuin mahassa. Ohutsuolen lyhyt alkuosa, pohjukaissuoli, saa alkunsa mahalaukusta. Maksaan kiinnittynyt sappirakko erittää sappea pohjukaissuoleen sappitiehyttä pitkin. Haima sijaitsee mahan ja pohjukaissuolen välissä. Haima erittää ruuansulatuseritteitä pohjukaissuoleen haimatiehyitä pitkin. Suolen seinämässä on rengaspoimuja, jotka suurentavat limakalvon pinta-alaa. Limakalvon pinnalla on vielä lukuisia nukkalisäkkeitä, jotka monikymmenkertaistavat limakalvon ravintoa imeyttävän pinta-alan. Pääosa ruuan-

sulatuksesta ja imeytymisestä tapahtuu ohutsuolessa. Paksusuolen limakalvossa ei ole suolinukkaa, mutta siinä on paljon limaa erittäviä pikarisoluja. Paksusuolessa ravintomassasta absorboidaan vettä ja suoloja. Paksusuoli päättyy kloaakkiin. (Duellman *et al.* 1986)

Ruuansulatus

Ruuansulatuksella tarkoitetaan ruoka-aineiden muokkaamista sellaiseen muotoon, että niitä pystytään käyttämään hyväksi soluaineenvaihdunnassa. Ruuansulatus alkaa saaliin pyydystämisestä ja päättyy hajotettujen aineiden imeytymiseen. Ruoka liikkuu ruuansulatuskanavassa lihastyöllä ja värekarvojen avulla. Suusta ruokatorveen ruoka liikkuu pääosin kielen nielemisliikkeen avulla. Ruokatorvessa ruoka etenee peristalttisen liikkeen avulla, jolloin rengasmaisen supistus etenee ja kuljettaa ruokaa eteenpäin. Supistajalihas päästää ruuan mahaan. Lihassupistelu kuljettaa ruokaa edelleen kohti mahanporttia. Mahassa myös käänteisvirtaus on mahdollista mahan lihasten supistellessa ja ruokatorven supistajalihaksen relaksaatiossa. Nielussa, ruokatorvessa ja ohutsuolessa olevien pikarisolujen erittämä lima voitelee ruokamassaa ja helpottaa sen etenemistä ruuansulatuskanavassa. Paksusuolen loppuosan erittämä lima muodostaa suurimman osan ulosteesta. (Duellman *et al.* 1986)

Ruuan pienentäminen alkaa suussa hampaiden avulla. Tällöin hienonnetaan erityisesti saaliiden pintarakenteita, kuten hyönteisten kitiiniä, jolloin saaliiden pehmeämmät osat siirretään eteenpäin. Ruokatorvessa eritetään pepsinogeenia ja limaa. Ruokatorvessa eritettävä lima on emäksistä. Tämä estää proteiinien hydrolyyttisen pilkkoutumisen (yhdisteiden hajoaminen siten, että vesimolekyyli osallistuu reaktioon) ennen mahalaukkuja. Mahalaukussa eritetään suolahappoa, joka estää bakteeritoimintaa, nopeuttaa elossa olevien saaliiden kuolemaa ja aloittaa luiden hajottamisen. Mahanportin alahainen pH muuttaa ruokatorvessa eritetyn pepsinogeenin pepsiniksi, joka aloittaa proteiinien pilkkomisen. Pohjukaissuolen eritteet neutralisoivat ruokamassaa. Ruuansulatus päättyy ohutsuolessa, jossa ruokamassaan sekoitetaan useita ruuansulatusentsyymejä. Erepsiini hydrolysoi peptoneita (proteiineista pilkkoutuneita vesiliukoisia osia, polypeptidejä) ja proteaaseja (proteiineja pilkkovat entsyymit) aminohapoiksi. Sappirakon erittämät sappisuolat pilkkovat rasvoja niin, että haimanesteet pystyvät pilkkomaan niitä edelleen. Pohjukaissuolen seinämän erittämä sekretiini saa aikaan haiman entsyymien erittymisen. Haiman trypsiini pilkkoo proteiineja ja amylaasi tärkkelystä sekä glykogeeniä yksinkertaisimmiksi sokereiksi. Lipaasi pilkkoo rasvoja rasvahapoiksi ja glyseroliksi. (Duellman *et al.* 1986)

Umpirauhaset

Umpirauhaset erittävät hormoneita, jotka vaikuttavat solujen toimintaan. Umpirauhasilla ei ole erityistiehyitä, vaan erite joutuu rauhassolusta ympäröivään kudostesteeseen tai suoraan vereen. Ne säätelevät eliöiden fysiologisia toimintoja ja käyttäytymistä. Soluissa on hormonimolekyylien vastaanottoa, joihin sitoutumalla hormonin vaikutus solussa käynnistyy. Sammakkoeläimillä on samat umpirauhaset kuin muillakin nelijalkaisilla eläimillä ja muutamia poikkeuksia lukuun ottamatta umpirauhasten eritteet ovat samoja kuin muillakin selkärangkaisilla. (Duellman *et al.* 1986)

Aivolisäke

Aivolisäke sijaitsee väliaivojen ventraalipinnalla. Se on kaksiosainen, etuosan muodostaa adenohipofyyysi ja takaosan neurohipofyyysi eli takalohko. Adenohipofyyysissa on kolme aluetta, välilohko, *pars intermedia*, etulohko, *pars distalis* ja varsiosa, *pars tubularis*, joka tosin puuttuu joiltain salamantereilta. Neurohipofyyysissä on kaksi aluetta: *pars nervosa* ja välialue. Aivolisäkkeen etulohkon toiminta on riippuvainen sen yhteyksistä hypotalamukseen. Aivolisäkkeen porttilaskimojärjestelmän kautta leviävät hypotalamuksen neurohormonit säätelevät aivolisäkkeen etulohkon hormoni tuotantoa. Etulohko tuottaa viittä eri hormonia. Follitropiini ja lutropiini ovat gonadotropiineja eli ne säätelevät sukupuolirauhasten toimintaa. Prolaktiini vaikuttaa mm. munanjohtimen toimintaan, melanoforien uudistumiseen ja toukkien kasvuun. Tyrotropiini säätelee kilpirauhasen toimintaa eli tyroksiinin määrää ja kortikotropiini vaikuttaa lisämunuaisen kuorikerrokseen, joka vaikuttaa hiilihydraattiaineenvaihduntaan lisäämällä sokerin määrää veressä. Välilohko erittää intermediiniä,

pigmenttisolujen toimintaa säätelevää hormonia. Takalohkon antidiureettisen hormonin, mesotosiinin, vaikutuksesta pääosa munuaisten alkuvirtsan vedestä siirtyy takaisin verenkiertoon. (Duellman *et al.* 1986)

Kilpirauhanen

Parilliset kilpirauhaset sijaitsevat kurkunpään kohdalla *m. sternohyoideus* –lihaksen dorsaalipinnalla. Kilpirauhasen rauhasrakkulat sijaitsevat myös kaulan lihaksistossa. Rauhasrakkulat rauhasepiteelin ympäröimiä pieniä onteloita, joihin varastoidaan kilpirauhashormoneja. Hormonit eritetään kaulalaskimoon. Rauhasrakkuloita hermottaa kielenliikuttajahermo. Kilpirauhanen erittää tyroksiinia ja trijodityroniinia. Niillä on erityistä merkitystä muodonvaihdoksen aikana. Kilpirauhasen vajaatoiminta ilmenee sammakkoeläimillä muodonvaihdoksen estymisenä. Aikuisilla sammakkoeläimillä kilpirauhashormonit vaikuttavat aineenvaihduntaan, ihoon ja hermoston toimintaan. (Duellman *et al.* 1986)

Lisäkilpirauhanen

Parilliset lisäkilpirauhaset sijaitsevat kaulalaskimon läheisyydessä. Ne ovat pieniä, pallomaisia rauhasia, joiden aktiivisuus vaihtelee vuodenajan mukaan. Lisäkilpirauhaset erittävät kalsitoniinia ja paratyriinia. Paratyriini säätelee kalsiumin ottoa soluihin. Kalsitoniinia eritetään veren kalsiupitoisuuden kasvaessa, jolloin se vähentää veren kalsium- ja fosfaattipitoisuutta estäen kalsiumin poistumista luukudoksesta. Kalsitoniini on paratyriinin vastavaikuttajahormoni. Talvisin rauhaset rappeutuvat. (Duellman *et al.* 1986)

Ultimobrankiaalielin

Ultimobrankiaalielimellä tarkoitetaan sammakkoeläimillä kaulassa sijaitsevaa umpirauhasta, joka tuottaa kalsitoniinia, kuten lisäkilpirauhanenkin. Ultimobrankiaalielin on erityisen aktiivinen muodonvaihdoksen yhteydessä. (Duellman *et al.* 1986)

Kateenkorva

Salamantereille kateenkorva muodostuu yksilönkehityksen aikana viidestä ensimmäisestä kidustaskusta. Aikuisilla ne sijaitsevat kaulassa. Kateenkorva erittää tymosiinia, jolla on merkittävä rooli immuunijärjestelmässä. (Duellman *et al.* 1986)

Käpylisäke

Käpylisäke aktivoituu pimeässä, jolloin se rupeaa tuottamaan melatoniinia, jota kertyy ihon melanoforeihin eli pigmenttisoluihin, jolloin iho vaalenee. Käpylisäke on kiinni väliaivojen katossa. (Duellman *et al.* 1986)

Haimasaarekkeet

Haimasaarekkeet ovat pieniä soluryhmiä haimakudoksessa. Ne kehittyvät toukkavaiheessa haimatiehyistä ja rupeavat toimimaan muodonvaihdoksen aikana. Haimasaarekkeet erittävät insuliinia, joka säätelee elimistön glukoositasapainoa mahdollistaen mm. sokereiden kertymisen soluihin. (Duellman *et al.* 1986)

Lisämunuainen

Pitkänomaiset lisämunuaiset sijaitsevat munuaisten ventromesiaalisella pinnalla. Lisämunuaisessa on kuorikerros ja ydinkerros. Kuorikerros erittää kortikosteroideja, joilla on suuri merkitys muodonvaihdoksen aikana. Ydinkerroksesta erittyy adrenaliinia ja noradrenaliinia. Molempia erittyy stressitilanteessa ja ne nostavat sydämen lyöntitiheyttä, vaikuttavat verisuonten poikkileikkaukseen ja tehostavat hengitystä. Verisuonistossa niiden vaikutus on vastakkainen: adrenaliini laajentaa ja noradrenaliini supistaa. Lisämunuaisen kuorikerroksen toimintaa säätelee aivolisäkkeen kortikotropiini ja ydinkerrosta sympaattinen hermosto. (Duellman *et al.* 1986)

Sukupuolirauhaset

Sukupuolirauhaset tuottavat ja erittävät hormoneja, joiden avulla säädellään lisääntymissykliä ja sekundaaristen sukupuoliominaisuuksien (muut kuin sukupuolielimiin liittyvät sukupuoliominaisuudet, esim. koiraiden kutuasun harja) kehitystä. Sukupuolirauhasten endokriinista toimintaa säätelee aivolisäkkeen gonadotropiinihormonit. Lutotropiini stimuloi koirilla testosteronin tuotantoa, joka puolestaan vaikuttaa siittiöiden ja sekundaarisen sukupuoliominaisuuksien kehitykseen. Munasolut tuottavat estrogeenia, joka vaikuttaa munasarjan pintakudoksen uudistumiseen ja munasolujen esiasteiden muodostumiseen. Munasolujen kypsymistä säätelee aivolisäkkeen erittämä hormoni, follitropiini. (Duellman *et al.* 1986)

4. Uhanalaisuus ja suojele

Suomen ensimmäisessä uhanalaisuusarvioinnissa (Rassi *et al.* 1986) rupilisko luokiteltiin vaarantuneeksi lajiksi, jonka populaatioiden säilyminen Suomessa on epävarmaa ja josta tulee erittäin uhanalainen, jollei uhkatekijöitä poisteta. Uhkatekijöiksi mainittiin esiintymien pienuus, joka altistaa lajin ympäristömuutoksille. Toisaalta rupiliskon leviämiskyky todetaan huonoksi, jolloin paikallinen häviäminen voi jäädä pysyväksi. Mahdollisiksi uhkatekijöiksi luetellaan myös lammikoiden kuivattaminen, veden likaantuminen, kalojen istutukset, maarakennus ja etenkin Ahvenanmaalla maansiirtotyöt. Seuraavassa, vuoden 1990, uhanalaisuusarviossa (Rassi *et al.* 1992) uhanalaisuusluokka säilyi vaarantuneena, joskin lajin levinneisyysalue oli Kaakkois-Suomessa osoittautunut hieman arvioitua laajemmaksi. Uhanalaisuuden syiksi arvioinnissa luetellaan ojitus, turpeenotto ja vesien rakentaminen. Uusimmassa vuoden 2000 uhanalaisuusarvioinnissa (Rassi *et al.* 2001) rupilisko on edelleen pysynyt vaarantuneena vaikka joitain uusia esiintymiä löydettiin Kaakkois-Suomessa, Anttolasta ja Nilsistä. Uhanalaisuuden syiksi luetellaan aikaisempaan tapaan ojitus, turpeenotto ja vesien rakentaminen.

Kannan kehityssuunnan syitä arvioitaessa tärkeimpänä tekijänä voidaan pitää elinympäristöjen tuhoutumista soiden ojitusten seurauksena. Ojitukset kuivattavat lampia, tuovat niihin lietettä ja muuttavat vedenlaatua. Myös kalojen istuttaminen tuhoaa rupiliskopopulaation muutamassa vuodessa kokonaan. (Savolainen *et al.* 1998) Lampien ympäristöjen hakkuut muuttavat maa- ja vesielinympäristöä epäsuotuisaan suuntaan, joskus jopa kokonaan lajin hävittäen. Tästä esimerkkinä on eräs lampi Tohmajärvellä, josta Alekski Päivärinta sai vuonna 2002 pullopyydyksiin 5 aikuista rupiliskoa. Yleisövihjeen mukaan lammessa oli 1990-luvun alussa runsaasti rupiliskoja. Vuonna 2003 lammen itäpuolinen rinne hakattiin aukoksi ja kulotettiin. Lampi oli rupiliskohankkeen seurannassa 2004-2008. Seurannan aikana lammesta ei löytynyt yhtäkään rupiliskoa. Lampi kuivui kokonaan joka kesä.

Suomen laajamittaiset soiden ojitukset ovat hävittäneet suolampia tai muuttaneet niitä rupiliskolle sopimattomaksi. Tuupovaarassa on hyvä esimerkkialue havainnollistamaan asiaa. Ko. alueelta löydettiin kesän 2007 aikana yleisövihjeen perusteella yksi rupiliskon lisääntymislampi. Lammen vesitalous oli säilynyt luonnontilaisena, vaikka alue laajemmin tarkasteltunakin olikin ojitettu intensiivisesti. Lampi haavittiin perusteellisesti ja tuloksena löytyi yksi rupiliskon toukka. Etsintää jatkettiin lähistön seitsemällä ojitetulla alueella olevalla lammella. Yhdestäkään ei löytynyt rupiliskoja, vaikka samaisen vihjeenantajan mukaan ainakin yhdessä niistä oli ollut paljon rupiliskoja ennen ojitusta. Ojitukset ovat tuhonneet keidassuovyöhykkeellä (rupiliskon levinneisyysalue kuuluu kokonaan keidassuovyöhykkeeseen Manner-Suomessa) 75 % alueen alkuperäisestä suoalasta (Virkkala *et al.* 2000). Kun kyseinen Tuupovaara-esimerkki oli vain muutaman neliökilometrin kokoinen, voidaan varovaisesti arvioiden ojitusten olettaa tuhonneen lukuisia lisääntymiseen soveliaita rupiliskolampia lajin levinneisyysalueella.

Suomessa ihmisen toiminta uhkaa edelleen rupiliskon elinympäristöjä monissa tapauksissa. Lampia ympäröivän metsän hakkuu muuttaa sekä maa- että vesielinympäristöä epäsuotuisaksi. Maelinympäristöstä häviää suojapaikkoja, veden pH muuttuu ja lampi rehevöityy lisääntyneiden ravinnevalumiin seurauksesta. Myös lähistöllä tehdyt ojitukset vaikuttavat lammen vesitalouteen tai veden laatuun. Lampia on myös kuivattu ja niitä on täytetty maa-aineksella ja jätteillä. Rupilisko on herkempi elinympäristössä tapahtuville muutoksille kuin vesilisko.

Seuraavassa arvioidaan rupiliskon uhanalaisuutta rupiliskon suojeluhankkeen aikana kertyneen tiedon valossa. Arvio tehdään Mannerkosken ja Rytjärin (2007) ohjeiden mukaan viittä eri kriteeriä arvioiden.

Kriteeri A, populaation pieneneminen.

Rupiliskopopulaatioiden pienenemisestä ei ole seurantatietoa. Tätä kriteeriä ei voida käyttää uhanalaisuutta arvioitaessa.

Kriteeri B, levinneisyysalue (B1) tai esiintymisalue (B2): Levinneisyysalue sisältää kaikki tunnetut nykyesiintymät pienimpänä mahdollisena monikulmiona, jonka kulmat eivät ylitä 180 astetta. Rupiliskon tapauksessa Ahvenanmaa ja Manner-Suomi mitataan erikseen ja lasketaan yhteen molempien alueiden pinta-ala, jolloin saadaan levinneisyysalueen pinta-ala Suomessa. Esiintymisalue sijaitsee levinneisyysalueen sisällä. SYKE:n EU:lle tehdyssä rupiliskon suojelutasoraportissa käytetään yhden km² ruutua, jonka keskellä sijaitsee yksi lampi. Tämän kokoisella alueella tapahtuu kyseisen lammen rupiliskojen lisääntyminen, ruokailu, saalistus ja talvehtiminen. Ainoastaan harhailijat tai muualle muuttajat liikkuvat pidemmälle, joten neliökilometrin kokoinen ruutu on varsin mielekäs mittakaava tässä suhteessa.

Kriteerin B1 mukaan rupiliskon levinneisyysalue on Hertta-tietokannan mukaan Ahvenanmaalla 3800 km² ja Manner-Suomessa LIFE Luonto-hankkeen kartoitusten perusteella 12 900 km². Tällöin rupiliskon levinneisyysalue on Suomessa yhteensä 16 700 km². Levinneisyysalueen luokittelun mukaan vaarantuneen lajin kriteeri (levinneisyysalue alle 20 000 km²) täyttyy. Kriteerissä B2 on myös esiintymisaluemääritys. Usein rupiliskolammet ovat lähellä toisiaan muutaman lammen ryppäinä, mutta jos jokaisella lammella annetaan esiintymisalue-arvoksi yksi km², niin tällöin esiintymisalueen kooksi tulee 27 km², koska Ahvenanmaalla on 27 lampea. Vastaava luku Manner-Suomessa on 68 km². Tällöin koko rupiliskon esiintymisalue on Suomessa 95 km², joka täyttää jo erittäin uhanalaisen lajin kriteerin näiltä osin. Jos jokaisen lammen ruutukokoa kasvatetaan 2 x 2 kilometrin mittaiseksi, niin silloin esiintymisalue myös nelikertaistuu 380 km²:ksi, joka edelleen sopii erittäin uhanalaisen lajin esiintymisalueen vaihteluväliin, 10 – 500 km². Kriteeriin B sisältyy myös lisäehto, jonka mukaan vähintään kaksi seuraavista kohdista täyttyy: a) esiintyminen on voimakkaasti pirstoutunut tai esiintymiä on tietty määrä kunkin uhanalaisuusluokan mukaan, b) jatkuva taantuminen levinneisyysalueessa, esiintymisalueessa, habitaattien määrässä/laadussa, esiintymien/paikallispopulaatioiden määrässä tai lisääntymiskykyisten yksilöiden määrässä ja c) erittäin suuret vaihtelut levinneisyysalueessa, esiintymisalueessa, esiintymien/paikallispopulaatioiden määrässä tai lisääntymiskykyisten yksilöiden määrässä.

Rupiliskon esiintyminen on nykytiedon valossa erittäin pirstoutunutta populaatioiden sisällä ja niiden välillä, jolloin kohdan a) ehdot täyttyvät. Kohta b) ei sovellu arviotavaksi, koska seurantatietoa ei ole olemassa. Rupiliskon suojeluhankkeen aikana seurattiin 39:ssä lammessa lisääntymistä laskemalla toukkia. Näistä vain seitsemässä havaittiin lisääntymistä joka vuosi. Suurikin toukkamäärä saattoi tipahtaa seuravana vuonna jopa nollaan. Osaselitys löytyy lampien kuivumisesta, seurannasta olleista lammista 12 kuivui ainakin yhtenä vuonna. Lisääntymismenestys vaihteli vuosittain suuresti. Se voi johtua lisääntymiskykyisten yksilöiden määrästä, joten viitteitä kohdan c) ehtojen täyttymiseen on, mutta varmuus puuttuu.

Kriteeri C, pieni ja jatkuvasti taantuva populaatio: Populaatiokoko määritellään lisääntymiskykyisten yksilöiden perusteella. Äärimmäisen uhanalaisilla lajeilla lisääntymiskykyisiä yksilöitä on alle 250, erittäin uhanalaisilla alle 2500 ja vaarantuneilla alle 10 000. Edellä mainitun pienen populaatiokoon lisäksi lajin on vielä täytettävä joko C1- tai C2-kriteeri. C1:n mukaan arvioitu jatkuva vä-

heneminen on äärimmäisen uhanalaisilla lajeilla 25 % kolmen vuoden tai yhden sukupolven aikana, erittäin uhanalaisilla 20 % viiden vuoden tai kahden sukupolven aikana ja vaarantuneilla 10 % kymmenen vuoden tai kolmen sukupolven aikana. C2:n mukaan a) lisääntymiskykyisiä yksilöitä suurimmassa paikallispopulaatiossa on äärimmäisen uhanalaisilla alle 50, erittäin uhanalaisilla alle 250 ja vaarantuneilla alle 1000 tai b) koko populaation yksilöiden osuus yhdessä paikallispopulaatiossa on äärimmäisen uhanalaisilla 90-100 %, erittäin uhanalaisilla 95-100 % ja vaarantuneilla 100 % tai c) erittäin suuret vaihtelut lisääntymiskykyisten yksilöiden määrässä.

Sukupolven määrittelyyn Mannerkoski ja Ryttäri (2007) antavat monta vaihtoehtoa. "Sukukypsyyssikä + 0.5 x (lisääntymisjakson pituus elämänkierrossa)" –kaavan mukaan päästään kymmeneen vuoteen ruotsalaiseen tutkimukseen nojaten (Hagström 1979). Sukupolven pituus kasvaa käyttämällä määritelmää "ikä, jolloin 50 % lisääntymisen tuotosta on saavutettu". Samaisen tutkimuksen mukaan rupiliskot saavuttavat pohjoisempaan sukukypsyyden myöhemmin. Suomen kohdalla voidaan sen olettaa olevan 5 vuotta. Vanhat rupiliskot tuottavat enemmän munia kuin nuoret, kirjallisuusviitteiden mukaan jopa 300 kpl. Jos ajatellaan rupiliskoja elävän 15-vuotiaiksi ja munan tuoton kasvan lineaarisesti, niin tällöin 12-vuotiaana on saavutettu tuo 50 %:n raja. Jos käytetään määritelmää "1/aikuiskuoletisuus + ensimmäisen lisääntymisen ikä" saadaan edelleen samaiseen tutkimukseen nojautuen sukupolviväliksi reilut kuusi vuotta.

Jos näistä määritelmistä valitaan pisin eli 12 vuotta, niin kriteerin C1 mukainen kolmen sukupolven mittainen tarkastelu ulottuu vuodesta 2008 vuoteen 1972. Hyvän kuvan suohabitaattien vähenemisestä saa, kun tarkastelee soiden ojitusta. Suomessa laajoja mittasuhteita saanut ojitus on tuhonnut alkuperäistä luontoa 1950-luvulta aina 1990-luvun loppuun. Huippuvuosina 1969 ja 1970 ojitettiin noin 3000 km² vuodessa. (Metsäntutkimuslaitos 1998). Suohabitaattien väheneminen on ollut siis voimakasta 1990-luvun loppuun saakka ojituksen aiheuttamien muutosten seurauksena, mutta rupiliskokannoista ei ole tältä ajanjaksolta seurantatietoja.

Myöskään rupiliskoja yksilömäärästä ei ole tarkkoja arvioita Suomesta. Kesän 2008 aikana rupiliskon suojeluhankkeessa tehtiin selvitys lisääntymiskäisten rupiliskoja määräästä muutamassa lammessa Öllölän alueella. Euroopassa käytetty pullopyydysmenetelmä ei kuitenkaan kyennyt antamaan kuvaa populaatiokoosta riittävällä tarkkuudella. Menetelmä perustuu pyynti-merkintä-pyynti tapaan, jossa merkintää vastasi mahakuvion kuvaaminen. Selvityksen aikana pyydettiin 106 yksilöä, mutta yhtäkään yksilöä ei saatu kiinni uudelleen. Selvityksen aikana sääolosuhteet olivat huonot, vesi pysyi kylmänä pitkälle kesään, kesäkuussa oli vielä pakkastakin, joka vaikutti rupiliskoja liikkumisaktiivisuuteen. Joten kohtaan C2 ei pysty nykytiedoilla ottamaan kantaa.

Kriteeri D, hyvin pieni ja rajoittunut populaatio: Lisääntymiskykyisten yksilöiden määrä on äärimmäisen uhanalaisilla lajeilla alle 50, erittäin uhanalaisilla alle 250 ja vaarantuneilla alle 1000 tai vaarantuneilla lajeilla populaation esiintymisalue on erittäin pieni, alle 20 km² tai niillä on korkeintaan viisi esiintymispaikkaa.

Rupiliskopopulaatiosta ei ole kokotietoja saatavilla.

Kriteeri E, häviämistodennäköisyys kvantitatiivisen aineiston perusteella.

Rupiliskoista ei ole riittävästi aineistoa analyysiin.

Nykyisin rupilisko luokitellaan vaarantuneeksi (Rassi *et al.* 2001) lajiksi. Lajin sijoittuminen korkeampaan uhanalaisuusluokkaan kertoo suuremmasta sukupuuttoriskistä. Mannerkosken ja Rytjärin (2007) mukaan vaarantuneeksi luokitellaan laji, johon kohdistuu luonnossa korkea häviämiskorkeus.

Nykyinen luokitus perustuu kriteereihin B1 + 2c ja C2a, jotka ovat hieman erilaisia kuin uudemmat edellä käsitellyt kriteerit. B1 tarkoittaa esiintymien voimakasta pirstoutumista ja 2c tarkoittaa habitaattien määrän/laadun jatkuvaa taantumista. C2a tarkoittaa, että missään paikallispopulaatioissa ei ole yli 1000 lisääntymiskykyistä yksilöä.

Rupiliskon suojeluhankkeen aikana kertyneiden maastohavaintoaineistoa käytettiin myös direktiivilajien suojelutasoraportoinnissa EU:lle. SYKE:n mukaan rupiliskon suotuisan levinneisyysalueen arvioitiin vastaavan lajin nykyistä kaksiosaista levinneisyyttä maassamme. Ahvenanmaalla ja Manner-Suomen osa-alueilla tunnetaan molemmissa useita populaatioita. Rupiliskon levinneisyystiedon laatua voidaan pitää kohtalaisena LIFE Luonto-hankkeen kartoitusten ansiosta. Vuoden 2008 loppuun mennessä oli rupiliskon suojeluhankkeen toimesta vierailtu yhteensä 350 lammessa, joista 68 lampea voidaan pitää lisääntymiseen soveliaina. Hankkeen seurannassa oli 39 lampea. Suomen vahvin rupiliskopopulaatio löytyy Öllölästä, joka sijaitsee Joensuun ja Tohmajärven alueella.

4.1 Ilmastonmuutos

Sammakkoeläimet ovat hyviä indikaattoreita ilmastonmuutoksen vaikutuksesta biodiversiteettiin. Ilmastonmuutoksella on potentiaalia tehdä kaikki muut sammakkoeläinten suojelutoimet turhiksi. Sen takia ilmastonmuutoksella on oltava merkittävä rooli sammakkoeläinten suojelutoimissa. (Pounds *et al.* 2007) Sammakkoeläinten sukupuuttoja ruvettiin havaitsemaan 1970-luvulla, 80-luvulla lajeja hävisi lisää ja 90-luvulla havahduttiin siihen, että kyse ei ole satunnaisista tapahtumista. (Stuart *et al.* 2004) Sammakkoeläimiä tunnetaan maailmassa 5 743 lajia. Näistä 165 arvioidaan jo kokonaan hävinneiksi, kolmasosa lajeista on uhanalaisia ja tällä hetkellä 2 468 lajin kannat ovat vähenemässä. Merkittävin yksittäinen tekijä kantojen vähenemiseen on elinympäristöjen häviäminen ja huonontuminen. (IUCN *et al.* 2006) Sammakkoeläinten kannat ovat pienentyneet myös suhteellisen koskemattomilla alueilla. Näillä alueilla ilmastonmuutoksella saattaa olla suoria ja epäsuoria vaikutuksia sammakkoeläinten kantoihin. (Pounds *et al.* 1999)

Ilmastonmuutos vaikuttaa ympäristön lämpötilaan ja kosteuteen, jotka puolestaan vaikuttavat suoraan sammakkoeläinten lisääntymisajankohtaan. Lauhkean vyöhykkeen lajisto saattaa olla suurimmassa vaarassa ilmaston edelleen lämmitessä, koska ko. alueen lajit ovat suurimman osan vuodesta inaktiivisia selviytyen näin kylmistä talvista tai kuumista kesistä. Keväen, pienikin lämpötilan nousu saa sammakkoeläimet päättämään horroksen aikaisemmin, jonka jälkeen ne suuntaavat kutupaikoille. Aikaisessa kutemisessa on kuitenkin riskinä loppukevään mahdolliset pakkaset, jotka voivat tuhota munat. Rupiliskon on jo todettu aikaistaneen kutuaan Englannissa. (AmphibiaWeb 2008, Beebee 1995)

Poikkeukselliset sääolosuhteet, etenkin kuivuuden lisääntyminen, näyttävät olevan merkittävä tekijä sammakkoeläinten vähenemisessä. Sammakkoeläinten sukupuuttojen ja vähenemisen taustoja selvittävien tutkimusten perusteella on havaittu ainakin seuraavaa: Brasiliassa vuosien 1979-82 poikkeukselliset pakkaset aiheuttivat viiden lajin häviämisen, Brasiliassa kuivat talvet ovat pienentäneet kantoja merkittävästi, Itä-Australiassa kuivat talvet ovat heikentäneet sademetsien joissa asuvien sammakkoeläinten kantoja merkittävästi, Pohjois-Amerikassa leopardisammakko hävisi kuivuuden takia, kuivien kausien pidentyminen on vähentänyt Puerto Ricossa useiden sammakoiden kantoja, Costa Ricassa yläkömetsien kuivuus (engl. dry mist) on pienentänyt sammakkoeläinkantoja ja lajilukumäärää. (AmphibiaWeb 2008 viitaten: Heyer *et al.* 1988, Weygoldt 1989, Ingram 1990, Lawrence 1996, Corn & Fogleman 1984, Steward 1995, Pounds *et al.* 1999)

Readingin (2007) mukaan ilmaston lämpeneminen on heikentänyt rupikonnanaaraiden kuntoa ja pienentänyt niiden kokoa. Leutojen talvien aikana naarailta kuluu horrostamisessa tai osittaisessa horrostamisessa enemmän energiavaroja kuin kylminä talvina. Energian poikkeuksellinen kuluminen heikentää yksilöiden kuntoa ja pienentää niiden kokoa, jotka puolestaan vaikuttavat siihen kuinka hyvin yksilöt saavat täydennettyä energiavarojaan seuraavana keväänä ja kesänä. Leutojen talvien aikaansaama naaraiden pienempi ruumiinkoko on pienentänyt munien lukumäärää. Ilmaston lämpeneminen on siis pienentänyt yksilöiden mahdollisuuksia selvitä hengissä talven yli.

Ilmastonmuutoksen aiheuttamat poikkeukselliset sääolosuhteet aiheuttavat monenlaisia ongelmia rupiliskoille:

- vähän lunta (esim. 2007) – vähemmän sulamisvettä keväällä – vähemmän vettä lammessa - lammen aikaisen kuivumisen riski kasvaa – toukkien kuolleisuus kasvaa
- vähän lunta alkutalvella kovien pakkasten aikaan – routa yltää syvälle maahan rupiliskojen talvehtimispaikkoihin – välitön kuolema
- viileä kesä (esim. 2008) – toukat kehittyvät hitaasti, ja talvehtivat lammessa – jos lampi jäätyy kokonaan, toukat kuolevat
- kuiva kesä (esim. 2007) – lammet kuivuvat nopeasti – toukat kuolevat, jos lampi kuivuu ennen muodonvaihdosta
- kuiva syksy (esim. 2008) – lammet kuivuvat syksyllä, kun lammessa on vielä myöhään munittut ja kuoriintuneet toukat
- lämmin talvi (esim. 2007) – horroksen laatu on heikompaa ja energiaa kuluu enemmän, jos lämpötila on suurempi – keväällä yksilöiden kunto on heikompi ja ruumiin koko pienempi, naaraat tuottavat vähemmän munia
- aikainen kevät - rupiliskot lopettavat talvehtimisen aikaisin keväällä ja siirtyvät lampiin - mahdollinen takatalvia aiheuttaa tuhoa munille ja mahdollisesti aikuisille

Yhteen vuoteen sattuvat useammat poikkeukselliset sääolot voivat olla yhteisvaikutuksiltaan tuhoisia, varsinkin kun uhkiin lisätään UV-B –säteily, taudit ja kemikaalit.

4.2 Taudit

Ilmastonmuutoksella on todennäköisesti myös epäsuoria vaikutuksia sammakkoeläinten populaatioihin. Paikalliset muutokset voivat heikentää sammakkoeläinten puolustuskykyä, jolloin taudinaiheuttajat toimivat tehokkaasti. Myös taudinaiheuttajat voivat hyötyä ilmastonmuutoksesta. Sammakkoeläinten taudinaiheuttajia ovat mm. *Batrachochytrium dendrobatidis* –sieni, ranavirus ja *Saprolegnia* sp. –sieni. (Daszak *et al.* 2003)

Batrachochytrium dendrobatidis –sieni, kytridiomykoositaudin aiheuttaja, hyötyy selvästi ilmaston lämpenemiseen aiheuttamista korkeammista yölämpötiloista ja kosteista päivistä. (Pounds *et al.* 2006) *B. dendrobatidis* kasvaa parhaiten 17-25 asteessa ja kuolee 30 asteessa. (Piotrowski *et al.* 2004) Sieni on todennäköisesti peräisin eteläisestä Afrikasta, josta se tavattiin ensi kerran vuonna 1938. Tauti rupesi leviämään afrikankynsisammakoilla käydyn kansainvälisen kaupan kautta kaikkiin maanosiin. Afrikankynsisammakkoa käytettiin raskaustestinä, koska raskaana olevan naisen virtsassa olevat gonadotrooppiset hormonit saavat afrikankynsisammakolla aikaan ovulaation. Afrikankynsisammakkoa on käytetty myös immunologisissa, alkionkehityksen ja molekyylibiologian tutkimuksissa ympäri maailmaa. (Weldon *et al.* 2004)

Tällähetkellä kytridiomykoositautia on löydetty 14 eri sammakkoeläin lahkosta, 93 eri lajista. (Daszak *et al.* 2003, Speare *et al.* 2008) Lähimmät *B. dendrobatidis* esiintymät ovat tällä hetkellä Saksassa, mutta ilmastonmuutoksen myötä lajit, loiset ja taudinaiheuttajan mukaanlukien, leviävät kohti pohjoista. (Speare *et al.* 2008) *B. dendrobatidis* selviää ja lisääntyy myös kylmissä olosuhteissa. Sitä on löydetty myös Yhdysvaltojen Kalliovuorilta, alueilta jotka ovat talvikuukausina lumen peitossa. (Daszak *et al.* 1999)

Ranavirukset kuuluvat Iridoviridae -heimoon. Ne aiheuttavat kuolleisuutta kaloissa, matelijoissa ja sammakkoeläimissä. Virusta on tavattu Australiassa, Euroopassa, Aasiassa ja Amerikassa. Ranaviruksen oireina esiintyy ihon punertumista, pistemäistä verenvuotoa iholla, haavaumia, verenvuotoa suusta, kloaakista, kuolioita raajoissa, velttoutta ja kuihtumista. Tautia esiintyy normaalista kesäkuusta elokuuhun. (Evara 2008b, Daszak *et al.* 2003) Elintarviketurvallisuusvirasto (Evara) keräsi kesällä 2008 havaintoja sammakoiden kuolleisuudesta Suomessa. Otoskoko jäi pieneksi, mutta saatujen tulosten perusteella ranavirusta ei vielä löydetty Suomessa. Lähimmät löydöt ovat Tanskasta. (Evara 2008a)

Saprolegnia –suvun sieniin kuuluva vesihome aiheuttaa kuolleisuutta sammakkoeläinten munissa ja sen oletetaan vaikuttaneen kahden sammakkolajin kantojen laskua Yhdysvalloissa. Kyseisissä tapauksissa kantojen pienentyminen on ollut seurausta vesihomeen, ilmastomuutoksen ja UV-B –säteilyn yhteisvaikutuksesta. (Daszak *et al.* 2003, Kiesecker *et al.* 2001)

4.3 Otsonikato

Otsonikadosta johtuvalla auringon ultraviolettisäteilyn (UV-säteily) lisääntymisellä on erityisen haitallisia vaikutuksia sammakkoeläimille, koska niillä ei ole ihon suojana karvoja, höyheniä tai suomuja. UV-säteily on ollut eliöiden merkittävä stressitekijä koko evolutionaarisen ajan. Luonnonkatastrofit, mm. tulivuorenpurkaukset, voivat aiheuttaa tilapäistä otsonikatoa. (Cockell 2001) UV-säteily on jaettu kolmeen ryhmään aallonpituuden mukaan. UV-A (315-400 nm) on pienenergistä säteilyä, joka ei absorboidu eliöihin tehokkaasti, eikä siten aiheuta suuria vaurioita. UV-B säteilyä (280-315 nm) sammakkoeläimet absorboivat tehokkaasti. UV-B –säteily hidastaa yksilöiden kasvua, tuhoaa immuunijärjestelmää, aiheuttaa solukuolemia ja mutaatiota. UV-C –säteily (alle 280 nm) on eliöiden kannalta vaarallisinta, korkeaan energista säteilyä, mutta UV-C imeytyy tehokkaasti otsonikerrokseen.

UV-B –säteily aiheuttaa sammakkoeläinten toukille vakavia soluvaurioita ihon verisuonettomassa kudoksetuksessa (lisätietoja kappaleesta Iho), joka lisää kuolleisuutta. UV-B –säteilyn vaikutuksesta epiteelisolut ja niiden tumat turpoavat. Turpoaminen johtaa solujen rikkoutumiseen, kun säteilylle altistuminen jatkuu. Samanlaisia soluvaurioita tulee myös kidusten epiteelisoluihin. (Nagl *et al.* 1997)

Alppivesiliskon toukkien on havaittu muuttavan uintikäyttäytymistään UV-B –säteilylle altistettuina ennalta arvaamattomaksi, jonka johdosta toukat saattavat päätyä kasvillisuuden sekaan tai syvemmälle lammessa, jossa säteilyn vaikutus pienenee merkittävästi. Alppivesiliskojen suojana, niiden luontaisessa ympäristössä – puurajan yläpuolella, on myös lampiin liuennut orgaaninen hiili. UV-säteilystä 90 % absorboituu (hiili sitoo säteilyn itseensä) tällaisissa humuspitoisissa olosuhteissa muutaman ensimmäisen sentin aikana. Kirkasvetisissä lammissa UV-B –säteily ulottuu pohjaan saakka. Tällaiset lammet eivät sovellu alppivesiliskoille. (Nagl *et al.* 1997) Myös Garcia *et al.* (2004) havaitsi kahden salamanterilajien toukkavaiheen muuttavan uintikäyttäytymistään UV –säteilylle altistettuna. UV –säteilyn lisääntyessä toukat hakeutuivat varjoisiin suojapaikkoihin ja syvemmälle vedessä. Myös toukkien pigmentin määrä lisääntyi eli ne muuttuivat tummemmiksi. UV –säteily aiheuttaa tumman melaniin leviämisen pigmenttisoluihin. Lisääntynyt pigmentaatio puolestaan suojaa UV-B –säteilyltä. (lisätietoja kappaleesta Kromatoforit ja pigmentti)

Yhdysvaltojen Oregonin vuoristolammissa UV-B säteilyn määrä noin puoliintuu puolen metrin syvyydessä ja metrin syvyydessä siitä on enää jäljellä noin viidesosa. Erittäin kuivat vuodet aiheuttavat lisääntymislampien veden pinnan laskua, joka altistaa sammakkoeläinten alkioita UV-B –säteilylle entistä enemmän. UV-B-säteilyn aiheuttamat muutokset alkioissa puolestaan lisäävät munakuolleisuutta aiheuttavan *Saprolegnia ferax* –taudin leviämismahdollisuuksia. (Kiesecker *et al.* 2001) Laboratorio-olosuhteissa UV-altistus aiheutti *Rana pipiens*:n toukissa jo 24 päivän kuluttua erilaisia takaraajojen epämuodostumia. (Ankley *et al.* 1998)

UV-säteilyn tiedetään muuttavan joitain kemikaaleja entistä toksisimmiksi. Tällaisia valotoksisia (UV-valon vaikutuksesta aktivoituva myrkyllisyys) yhdisteitä ovat mm. polysykliset aromaattiset hiilivedyt (PAH) (Bowling *et al.* 1983). UV-säteilyenergia siirtyy PAH-yhdisteeseen, jossa tapahtuu valotoksisia hapetus-pelkistysreaktioita, jotka aiheuttavat välittämästi solukuolemia. Erityisen ongelmalliseksi valotoksisen reaktion sammakkoeläimille tekee se, että monet hydrofobiset (vettä karttava) toksiinit kerääntyvät vesieläinten kudoksiin. Tämän jälkeen toksiset yhdisteet voivat vielä tulla entistä myrkyllisimmiksi valotoksisuudesta johtuen. (Huovinen 2000)

UV-B -säteilyn on todettu lisäävän kuolleisuutta sammakolla ja viitasammakolla, mutta eri ikävaiheessa. Molempien lajien toukilla UV-B -säteily vaikutti kumulatiivisesti ja riippui altistuksen määrästä. (Koponen 2007) UV-B -säteilyllä on todettu olevan tuhoisampia vaikutuksia kylmissä vesissä, aiheuttaen kehityshäiriöitä alkioille ja toukille. Kylmissä olosuhteissa sammakkoeläinten entsyymitoiminta hidastuu. Entsyymitoiminnan hidastuminen hidastaa myös fotolyaasi-entsyymien toimintaa. Fotolyaasi pystyy korjaamaan UV-B -säteilyn aiheuttamia DNA-vaurioita. Kehityshäiriöiden johdosta mm. toukkien kyky nopeisiin uintiliikkeisiin heikkenee. Kyky nopeisiin liikkeisiin on erittäin tärkeä ominaisuus saalistettaessa ja petoja paettaessa. (lisätietoja kappaleista Energia-aineenvaihdunta ja Viholliset ja puolustusmekanismit) Kylmissä ilmasto-olosuhteissa elävien sammakkoeläinten voidaan olettaa olevan suurimassa riskissä UV-B -säteilyn haittavaikutusten suhteen. (Van Uitregt *et al.* 2007)

4.4 Kemikaalit

Sammakkoeläimet ovat tärkeitä indikaattorilajeja elinympäristön kemikalisoitumisesta. Sammakkoeläimet altistuvat vierasaineille maalla ja vedessä, sammakkoeläimillä on merkittävä rooli ravintoketjussa, ne reagoivat herkästi vierasaineisiin ja toisaalta niiden toukkavaiheet osuvat yleensä samaan aikaan kun maataloudessa käytetään torjunta-aineita. Luonnonoloissa sammakkoeläimet altistuvat monille kemikaaleille samanaikaisesti, jolloin kemikaalien yhteisvaikutus tehostaa kemikaalien haittavaikutuksia. Esim. torjunta-aineet ja saalistus aiheuttavat ainoastaan pientä kuolleisuutta erikseen, mutta kun vierasaineet ja saalistus vaikuttavat samanaikaisesti, niin sammakkoeläinten kuolleisuus nousee jyrkästi. Luonnossa kyse on juuri monien tekijöiden yhteisvaikutuksesta, jolloin jo pienet, sinänsä vaarattomina pidetyt, vierasainepitoisuudet voivat nostaa kuolleisuutta jopa monikymmenkertaiseksi. (Rohr *et al.* 2006, Koponen 2007, Relyea 2003).

Monet tuholaismyrkyt aiheuttavat sammakkoeläinten toukilla kehityshäiriöitä. Atratsiini (Yhdysvalloissa eniten käytetty tuholaismyrkky) aiheuttaa *Rana pipiens* -lajin sukupuolielinten kehityshäiriöitä varhaisessa kehitysvaiheessa ja tuottaa hermafrodiitteja yksilöitä jo pieninä pitoisuuksina. Kemikaali aiheutti jopa oosyyttien eli munasolujen emosolujen kasvua hitaasti kehittyville koiraille. (Hayes *et al.* 2003) Methopreeni aiheuttaa samalle lajille tuokkavaiheessa merkittäviä kehityshäiriöitä pään alueella, päätukirangassa ja pyrstössä (Ankley *et al.* 1998) Samanaikainen UV-B- ja bisfenoli-A-altistus aiheuttaa suurina annoksina kehityshäiriöitä ja lisääntynyttä kuolleisuutta sammakon alkioissa. Viitasammakon varhaiset alkiovaiheet kestävät UV-B-säteilyä paremmin kuin sammakon, mutta myöhemmissä alkioiden kehitysvaiheissa tilanne kääntyy päinvastaiseksi. (Koponen 2007)

4.5 Suojelutoimet

Rupiliskojen elinympäristöjä on hoidettu rupiliskon suojeluhankkeen aikana, metsätalouden toimijoita on koulutettu ja maanomistajia on valistettu. Elinympäristöjen hoito on ollut etupäässä lampea ympäröivien istutuskuusten poistamista. Hankkeen aikana lammen rannalta kaadetut kuuset karsittiin ja rungot kasattiin useaan pinoon lammen lähistöllä tulvarajan yläpuolelle. Näin luotiin rupiliskolle uusia piilo- ja saalistuspaikkoja lammen rannoille. Myös lahoppuun määrää lisättiin kaulaamalla muutamia paksumpia kuusia. Kuusen poisto parantaa myös maaperän ominaisuuksia, koska kuusen hapan karike köyhdyttää maaperää ja muuttaa pintakerroksen rakennetta ja kemiallista koostumusta. Tällöin hajotustoiminta heikkenee, selkärangattomille on vähemmän ravintoa ja rupiliskoille vähemmän selkärangattomia. (Alanen *et al.* 1995). Hankkeen suojelutoimiin kuului myös kahden uuden lammen kaivaminen Värtsilään sellaisen lammen lähistölle, jossa ei ole hankkeen aikana havaittu lisääntymistä, mutta josta vielä vuonna 2000 löydettiin aikuisia yksilöitä (Karvonen 2000). Lisääntyminen ei ole onnistunut, koska lammessa on voimakas ruutanakanta.

Hankkeen aikana metsätalouden toimijoille ja maanomistajille järjestettiin koulutusta rupiliskoasiasta. Koulutuksen tavoitteena oli tutustuttaa osallistujat lajiin, sen elintapoihin ja elinympäristövaatimuksiin sekä miettiä yhdessä osallistujien kanssa sitä, miten rupiliskon voi ottaa huomioon metsätaloustoimenpiteissä.

Tulevaisuudessa suurin uhka niin rupiliskoille kuin muillekin sammakkoeläimille johtuu ilmastonmuutoksen ja otsonikadon suorista ja epäsuorista vaikutuksista sekä niiden yhdistelmistä. Ilmaston lämpeneminen huonontaa horrostamisen laatua, jolloin talven yli selvinneet yksilöt ovat huonokuntoisempia ja pienempiä. Tällöin ne ovat alttiimpia ilmaston lämpenemisen mukanaan tuomille uusille taudeille. Horrostamiseen kuluu leutoina talvina todennäköisesti enemmän energiaa, kuin kunnollisina talvina. Huono horrostaminen pienentää rupiliskojen kokoa ja näin siis vaikuttaa myös naaraiden munien lukumäärään. Jos kevät tulee aikaisin ja muninta alkaa, niin riskinä on myös huhtikuulla yllättävät pakkaset. Heikommat yksilöt ovat alttiita otsonikadon aiheuttamalle lisääntyneelle UV-B-säteilylle. Otsonikerroksen ohentuminen ja lisääntynyt UV-B-säteily aiheuttaa muutoksia munissa ja toukissa, joka puolestaan alentaa vastustuskykyä ja altistaa lajin taudeille. *Batrachochytrium dendrobatidis*-sieni ja muut taudinaiheuttajat leviävät pohjoisemmaksi ilmaston muuttuessa niille suotuisammaksi. Vähäisempi lumimäärä ja kuivat kesät vaikuttavat siihen, että lammissa on vähemmän vettä. Jo nyt seurannassa olevista lammista joka neljäs kuivui vuosittain. Jos lampi kuivuu, ennen kuin rupiliskot ehtivät muodonvaihdokseen saakka, koko sen vuotinen poikastuotanto tuhoutuu.

Tulevaisuudessa suojelutoimet tulee sovittaa myös ilmastonmuutoksen vaatimalla tavalla. Uusia lampia kaivettaessa tai entisiä kunnostettaessa on lampiin tehtävä riittävän syviä kohtia, koska UV-B säteilyn määrä noin puoliintuu puolen metrin syvyydessä ja metrin syvyydessä siitä on enää jäljellä noin viidesosa. (Kiesecker *et al.* 2001) Suolampien ennallistamisen tai kaivamisen puolesta puhuu se, että humuspitoinen vesi imee itseensä tehokkaasti UV-B säteilyä. (Wetzel 2001) Joissain tapauksissa voi olla myös mielekäästä kaivaa uusia lampia suon ja kivennäismaa rajalle. Näin luodaan lampi, joka tarjoaa suojapaikan lisääntyntä UV-B säteilyä vastaan. Suolammet ovat hyviä myös siinä mielessä, että ne ovat pysyviä lampia, kuivatkaan kesät eivät niitä kuivata. Lampia suunniteltaessa on otettava huomioon myös ilmansuunnat ja tehtävä myös varjoisia lampia, siten että vähintään lammen eteläreuna on suojainen. Näin varsinkin, jos lammesta ei voida tehdä syvää. Varjoisan lammen vesi lämpenee hitaammin ja myös haihtuu hitaammin. Lampien kuivuminen on jo nykyisin iso ongelma ja se tulee todennäköisesti vain pahenemaan.

Vastauksena ilmastonmuutoksen ja otsonikadon nostamille uusille lajisuojelukysymyksille on rupiliskoille oltava tarjolla monentyypisiä lisääntymishabitaatteja ja soveliaita maaelinympäristöjä lammen välittömässä läheisyydessä noin 50 metrin säteellä.

5. Esiintymät ja niiden hoitotarve

Rupiliskon elinympäristöjen kunnostamisen ja populaatioiden seurannan tavoitteena on lajin säilyminen elinvoimaisena osana suomalaista lajistoa. Paikallisella, metapopulaatiotasolla tämä tarkoittaa lampien olemassa olon turvaamista ja niiden välisten yhteyksien pitämistä ennallaan. Maisematasolla se tarkoittaa kunkin metapopulaation laitamilla olevien potentiaalisten, mahdollisesti entisten, elinympäristöjen kunnostamista rupiliskolle soveliaiksi. Käytännössä tämä tarkoittaa soiden ennallistamista ja lampien vesitalouden palauttamista kaivettuja laskuojia tukkimalla. Aluetasolla pitää pyrkiä myös toistensa lähellä olevien metapopulaatioiden välisten yhteyden luomiseen rupiliskolle soveliaita elinympäristö ennallistamalla.

Seuraavassa esitellään jokainen Manner-Suomen lisääntymislampi käymällä läpi mm. rupiliskojen suhteellinen kanta-arvio, lammen koko, rantatyyppi, uhkatekijät ja tarvittavat hoitotoimenpiteet. Lisäksi jokaisen populaation alueelta esitetään lukumääräisesti sellaisten LIFE Luonto-hankkeen aikana vierailtujen lampien lukumäärä, joilla on potentiaalia tulla rupiliskojen lisääntymislammiksi. Tällöin lammilta edellytetään kalattomuutta ja jonkin tasoista rehevyyttä. Tällaiset lammet ovat voineet muuttua hakkuiden tai ojitusten myötä, mutta oikeilla hoitotoimilla ne voivat toimia lisääntymislampina.

Hoitotoimet on tässä suunnitelmassa jaettu kahteen kiireellisyysluokkaan. Kiireellisintä hoitotarve on muutamassa lisääntymislammessa, niiden hoito on toteutettava ensimmäisen viiden vuoden ai-

kana. Toiseen kiireellisyysluokkaan kuuluvat lammet, jotka erilaisilla hoitotoimenpiteillä voivat tulevaisuudessa toimia mahdollisina lisääntymislampina. Näiden lampien hoitotöiden toteutusmahdollisuus tulee selvittää 5-10 vuoden aikana. Nämä lammet ovat erittäin tärkeitä lisähabitaatteja ilmastonmuutoksen vaikutusten pienentämisessä, habitaatteja joilla on merkittävä vaikutus populaatioiden elinkelpoisina säilymiselle. Rupiliskoille tulee tarjota erilaisia, toisistaan poikkeavia lisääntymislampimahdollisuuksia: tummavetisiä suolampia, syviä avoimia lampia ja varjoisia lampia rehevässä ympäristössä. Hoitotöiden kiireellisyydeltään toiseen luokkaan kuuluvat myös jo umpeenkasvaneet supat, pienet suolaikut ja kosteat painanteet, varsinkin sellaisilla alueilla, jossa rupiliskokanta on heikko. Lisäksi jokaisen populaation alueella on vielä käymättömiä lampia, ojitettuja soita ja painanteita, jotka karttatarkastelun perusteella voisivat olla mahdollisia lisääntymislampia tai niistä voisi tehdä sellaisia.

Yhtenä lajisuojelun keinona on myös lajin siirtoistutus. Englannissa on tehty Malmgrenin (2007) mukaan yli 200 rupiliskopopulaatioiden siirtoistutusta 1980-luvun alusta. Siirtoihin on ryhdytty, kun olemassa oleva lampi on suunniteltu hävitettäväksi rakentamisen alta. Siirtämisen pitkäaikaisia vaikutuksia on kuitenkin tutkittu varsin heikosti. Suomen oloissa tällaisiin siirtoihin ei ole toistaikseksi tarvinnut ryhtyä. Koko populaation siirtoa onkin pidettävä viimeisenä keinona populaation säilyttämiseksi. Lajin suojele onnistuu parhaiten paikan päällä lampia ja niiden lähiympäristöjä kunnostamalla.

Yhteenveto toimista, jotka heikentävät lajia:

lisääntymislammessa:

- kaikki toimet jotka vaikuttavat veden laatuun sadan metrin säteellä lammesta, kuten avohakkuu, maanmuokkaus, kulotus
- lammen kaivaminen kesällä
- koneilla ajaminen lammessa
- maa-aineksen tai jätteiden tuonti
- lannoitteet tai torjunta-aineet
- vapaana oleva karja
- jätevedet
- kalojen siirtäminen
- veden johtaminen pois lammesta

maaelinympäristössä:

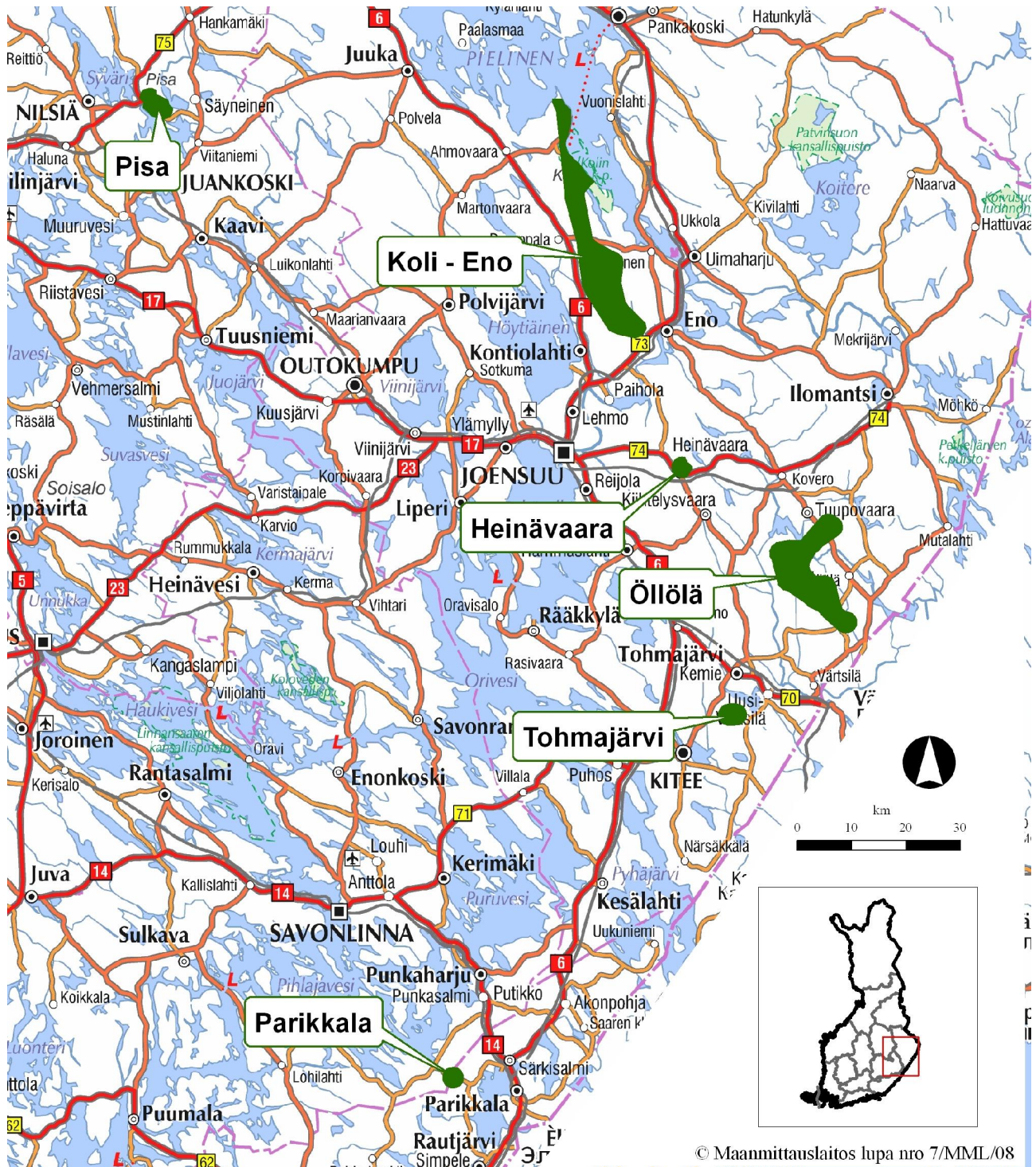
- raskailla koneilla ajaminen lammen lähellä 50 m säteellä
- lehti- ja lahoiden poisto lammen läheisyydestä
- lannoitteet ja torjunta-aineet
- öljyvuodot
- rakennusten ja teiden rakentaminen

5.1 Manner-Suomi

Manner-Suomessa on kuusi erillistä rupiliskopopulaatiota (kartta 1). Seuraavassa käsitellään jokainen alue populaatiossa. Samaan populaatioon lasketaan tässä yhteydessä sellaiset lisääntymislammet ja niiden rupiliskot, joiden välillä geenivaihto on mahdollista. Populaatioiden pinta-ala on tässä laskettu siten, että jokaisen lisääntymislammen ympärille on piirretty ympyrä, jonka säde on yksi kilometri. Näin laaja laskemistapa on rupiliskon tiedetyn liikkumissäteiden ylärajoilla. (vrt. Kupfer 1998) Toisiaan lähellä olevien lampien ympyrät ovat ja päällekkäisiä. Toisinaan lammet ovat kahden tai kolmen kilometrin päässä toisistaan, mutta tässä tarkastelussa ne on tulkittu kuuluviksi samaan populaatioon, koska aivan kaikkia lampia esiintymisalueella ole tutkittu.

Populaatiokohtaiseen taulukkoon on merkitty jokainen tunnettu lisääntymislampi järjestysnumeroin. Toinen sarake, kanta, ilmaisee lammessa havaittujen rupiliskotoukkien runsautta. Se on laskettu jakamalla haavilla pyydystettyjen toukkien lukumäärä tehdyillä haavinvedoilla. Eli se ilmaisee

montako toukkaa keskimääräisellä vakiovedolla (2 m pitkä, J-kirjaimen muotoinen) kustakin lam-
mesta on saatu. Käyntikerrat ilmaisevat montako kertaa kullakin lammella on suoritettu toukkien
pyydystämistä haavimalla. Haavin vetoja on tehty 10-50 lampea kohden. Koko lampi on aina kier-
rettyä haavien, mutta haaviminen on keskittynyt lampien pohjoispään aurinkorannalle, jossa toukat-
kin mielellään ovat. Lampityyppi ilmaisee luonnontilaisuuden ja sijainnin. Koko on saatu digitoi-
malla lampien rantaviiva joko peruskartalta tai ilmakuvista. Rantatyyppi kuvaa aivan lampien väli-
töntä rantaa. Lähiympäristöstä saa käsityksen millaisessa ympäristössä lampi sijaitsee. Uhkiin on
koottu nykytietämyksen mukaiset rupiliskokantoja suoraan tai epäsuoraan mahdollisesti pienentävät
tekijät. Toimenpiteisiin on merkitty uhkien poistamiseen tai pienentämiseen vaikuttavia tekijöitä.



Kartta 1. Manner-Suomen rupiliskopopulaatio.

Suojelusuunnitelmassa ehdotetut toimenpiteet tulee toteuttaa vuoteen 2015 mennessä. Alueelliset
ympäristökeskukset ovat vastuussa hoitotöiden toteuttamisesta. Seuraavaan taulukkoon on koottu

kiireellisyysluokan yksi eli lisääntymislampien vaatimat hoitotyöt. Taulukkoon on myös arvioitu kuluva työmäärä ja laskettu hoidon kustannukset rupiliskon suojeluhankkeessa kertyneiden kokemusten mukaan.

Taulukko 1. Hoitotöiden osalta kiireellisyysluokkaan yksi kuuluvien lampien lukumäärä, vaadittavat hoitotyöt ja niistä aiheutuvat kustannukset. Hoitotyöt tulee toteuttaa ensimmäisten viiden vuoden aikana.

hoitotyö	lukumäärä	työmäärä	kustannukset (vuoden 2007 mukaan)
syventäminen henkilötyönä	6 lampea	lapiolla 3 päivää	600 €
syventäminen konetyönä	1 lampi	1 päivä	500 €
kuusen poisto etelärannalta	4 lampea, n. 1 hehtaari	metsurin 2 päivän työ	500 €
pajun poistoa lammesta	1 lampi	1 päivä, metsuri	250 €
ojien tukkiminen	1 lampi	lapiolla 2 päivää	400 €
YHTEENSÄ			2250 €

Lisäksi jokaisen populaation alueella on vaihteleva määrä lampia, joissa lisääntyminen ei onnistu. Vuoden 2008 lopussa on Manner-Suomessa tiedossa 68 lisääntymiseen sopivaa lampea. Tämän lisäksi on tarkastettu 350 muuta lampea, joista ei ole löytynyt toukkia. Nämä 350 lampea voidaan jakaa neljään luokkaan rupiliskonäkökulmasta: kaloja, liian karuja, ojittamalla tuhottuja ja luonnon-tilaisia. Kalojen poistaminen on todettu rupiliskon suojeluhankkeen aikana erittäin vaikeaksi ilman kemikaalien käyttöä ja kemikaalien käyttö puolestaan riskeeraa kohtuuttomasti rupiliskoja. Etenkin ruutanoiden pois saaminen edellyttäisi lammen tyhjentämistä ja kaiken pohja-aineksen vaihtamisen, joka isoissa laskuojattomissa lammissa on erittäin vaikea tehtävä. Jos lampeen jää muutamakin ruutana, niiden kanta kasvaa entiselleen muutamassa vuodessa. Pohjois-Savossa on dokumentoitu hyvin kalojen istutuksen vaikutukset erään lammen rupiliskokantaan (Savolainen *et al.* 1998). Liian karut lammet eivät todennäköisesti ole koskaan kelvanneet rupiliskoille, joten ne eivät ole hoitotöiden kannalta mielenkiintoisia. Kolmantena ryhmänä on ojituksen myötä elinkelvottomiksi muuttuneet lammet. Ojittamalla on Suomessa tuhottu lukematon määrä lampia, myös rupiliskon levinneisyysalueella. Osa näistä lammista sijaitsee lähellä nykyisiä lisääntymislampia. Rupiliskon suojelun kannalta mielenkiintoisia ovat rehevämällä alustalla olevat lammet tai sellaiset suolammet, joiden rannalla on lettoisuutta. Tällaisia rupiliskolle potentiaalisia lampia on jokaisen tunnetun rupiliskopopulaation alueelle. Tällaisten hoitotöiden jälkeen rupiliskon lisääntymiseen mahdollisesti soveltuvien lampien lukumäärät on merkitty jokaisen osapopulaation tekstiin, ne kuuluvat siis hoitotöiden osalta kiireellisyysluokkaan kaksi. Neljäs lampiryhmä ovat rehevät luonnon-tilaiset lammet, joista ei ole havaittu lisääntymistä haavintavuonna. Tällaisia lampia tulee seurata jatkossa. Rupiliskon lisääntyminen ei aina onnistu, varsinkin jos lisääntyvien yksilöiden lukumäärä on pieni. Osa luonnon-tilaisista lammista tai niiden elinympäristöistä saattaa tarvita hoitotöitä. Niiden hoitotyöt kuuluvat kiireellisyysluokkaan kaksi.

Taulukko 2. Hoitotöiden osalta kiireellisyysluokkaan kaksi kuuluvien lampien lukumäärä, vaadittavat hoitotyöt ja niistä aiheutuvat kustannukset. Hoitotöiden toteuttamismahdollisuus tulee selvittää 5-10 vuoden aikana.

hoitotyö	lukumäärä	työmäärä	kustannukset (vuoden 2007 mukaan)
ojien tukkiminen ja lampien syventäminen konetyönä	28 lampea	28 päivää	28 000 €
uusien lampien kaivuu Parikkalaan	2 lampea	2 päivää	2 000 €

5.1.1 Pisa

Pisan rupiliskopopulaatio (9 km²) Pohjois-Savossa Nilsiä ja Juankosken kunnissa. Alueen toinen lampi on ollut tiedossa jo pitkään, mutta toinen löytyi vasta elokuussa 2007 rupiliskon suojeluhankkeen lampietsinnöissä. Hankkeen aikana alueella tehtiin uusien lampien etsintää vain yhden iltapäi-

vän aikana. Kummankaan lammen rupiliskokannoilla ei ole merkittäviä uhkatekijöitä. Mutta alueella on merkittävää tarvetta tehdä lisäinventointeja.

nimi	kanta	käynti- kerrat	lampityyppi	koko (m ²)	rantatyyppi	lähiympäristö	uhat	toimen- piteet
Pisa 1	0,4	4	laskuojallinen suolampi	4500	soinen	eri-ikäistä sekametsää	-	-
Pisa 2	0,33	1	kaivettu 1963	590	sora, nurmikko	piha, metsä	-	-

5.1.2 Koli – Eno

Kolin – Enon populaatio (128 km²) koostuu 12 lammesta. Lammet ovat pääosin luonnontilaisia metsä- tai suolampia. Lampi nro 2 sijaitsee kaavoitetulla alueella, johon tullaan rakentamaan loma-asutusta. Tällöin lampeen kohdistuva uhka tulee lähinnä lisääntyneestä liikkumisesta lammen rannalla. Lampi nro 6 sijaitsee ojitella suojuotilla, johon on istutettu koivua. Ojitukselta on jo kulunut sen verran aikaa, että ojat ovat alkaneet kasvaa umpeen luontaisesti. Kunnostusojitus voi muuttaa tai hävittää lammen hyvin runsaan kannan. Lampi ja sen lähiympäristö tulee säilyttää luonnontilaisena. Lammet 11 ja 12 sijaitsevat uraanivaltausalueella. Rupilisko kuuluu luonnonsuojelulain (49 §) tarkoitamiin luontodirektiivi IV liitteen lajeihin, joiden lisääntymis- ja levähdyspaikkojen hävittäminen ja heikentäminen on kielletty ilman erityistä rajauspäätöstä. Käytännössä tämä tarkoittaa sitä, että suon vesitalous on pidettävä luonnontilaisena.

Hoitotöiden toiseen kiireellisyysluokkaan Kolin – Enon populaation alueella kuuluu 11 lampea. Näissä lammissa ei ole havaittu lisääntymistä. Ne sijaitsevat lähellä tunnettuja lisääntymislampia ja niiden kunnostaminen parantaa merkittävästi rupiliskojen elinoloja alueella. Kyseiset lammet ovat kärsineet ojituksista, ne ovat kuivuneet ja alkaneet kasvaa umpeen.

nimi	kanta	käynti- kerrat	lampityyppi	koko (m ²)	ranta- tyyppi	lähiympäristö	uhat	toimen- piteet
Koli – Eno 1	0,2	1	luonnontil. metsälampi	3300	metsä, niitty	eri-ikäistä metsää, lehtoa, niitty	-	-
Koli – Eno 2	0,2	1	luonnontil. suolampi	1800	suo, ki- vennäis- maa	harju, p-alue	ra- ken- tami- nen	tiedotus
Koli – Eno 3	1,2	1	luonnontil. korpilampi	730	suo, korpi	luonnontil. metsää, korpi	-	-
Koli – Eno 4	0,75	1	luonnontil. suolampi	940	suo	luonnontil. metsää, lettoa	-	-
Koli – Eno 5	0,65	1	luonnontil. suolampi	2000	suo	eri-ikäistä männikköä	-	-
Koli – Eno 6	2	1	suolampi	460	ojitettu suo, let- toa	eri-ikäistä se- kametsää	kun- nos- tuso- jitus	ojien tukki- minen
Koli – Eno 7	0,07	1	luonnontil. metsälampi	340	luonnon- til. kuu- sikko	luonnontil. kuusikko, leh- toa	-	-
Koli – Eno 8	0,13	1	kaivettu ?	430	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Koli –	0,36	5	luonnontil.	2100	suota	eri-ikäistä	-	-

Eno 9			metsälampi			metsää		
Koli – Eno 10	0,55	1	luonnontil. metsälampi	530	kiven- näismaa	nuorta metsää, ojitettua suota, teitä	-	-
Koli – Eno 11	0,1	1	suolamparei- ta	1000	suo	eri-ikäistä metsää, aukko- ja	uraa nival- taus	?
Koli – Eno 12	0,4	1	suolampi	100	ojitettu suo	ojitettu suo, vanha pelto	oji- tus, uraa ni	ojien tukki- minen

5.1.3 Heinävaara

Heinävaaran populaatio (3 km²) koostuu kahdesta vierekkäin olevasta lammesta. Lammet löytyivät liskohankkeen lampietsinnöissä elokuussa 2006. Tuolloin kuivan kesän jälkeen molemmissa lammissa oli vettä jäljellä enää puolisen metriä muutaman aarin alalla. Lampien lähellä on luonnontilaistuvaa, lahopuustoista kuusikkoa, joka tarjoaa hyviä lepo- ja ravintopaikkoja rupiliskoille. Molempien lampien suurin uhkatekijä on kuivuus. Lampia pitäisi syventää, jotta viimeiset vedet säilyisivät kauemmin. Syventäminen tarkoittaa kuivana kesänä noin metrin halkaisijaltaan olevaa noin metrin syvyistä kuoppaa lammen syvimmissä kohdassa. Kaivaminen käy parhaiten lapiolla henkilötyönä.

nimi	kanta	käynti- kerrat	lampityyppi	koko (m ²)	ranta- tyyppi	lähiympäristö	uhat	toimen- piteet
Heinä- vaara 1	0,05	1	luonnontil. metsälampi	1500	kiven- näismaa	hiekkakuoppa, iäkäs kuusikko	kuivu- minen	syven- täminen
Heinä- vaara 2	4	1	luonnontil. metsälampi	800	kiven- näismaa	hiekkakuoppa, iäkäs kuusikko	kuivu- minen	syven- täminen

5.1.4 Öllölä

Öllölän populaatio (92 km²) sijaitsee Joensuun ja Tohmajärven alueilla. Alueen rupiliskokanta on Manner-Suomen vahvin, se koostuu yhteensä 46 lisääntymislammesta. Osa lampien välittömästä lähiympäristöstä hoidettiin rupiliskon suojeluhankkeessa vuosien 2005-2008 aikana. Öllölän lammissa merkittävin uhkatekijä on lampien kuivuminen. Lampien syventäminen tuo jonkin verran helpotusta tilanteeseen. Rupiliskon suojeluhankkeen aikana viiden lammen pohjalle kaivettiin kuoppa jolloin vesi on pysynyt lammessa muutamia päiviä, jopa viikkoja pidempään. Jo muutamalla päivällä on ratkaiseva merkitys muodonvaihdoksen loppupuolella oleville yksilöille, kaikki yksilöitä se ei välttämättä riitä pelastamaan, koska kehitysvauhdissa on paljon yksilöllisiä eroja. Suurin ero johtuu pitkästä muninta-ajasta.

Hoitotöiden osalta kiireellisyysluokan kaksi lampia on Öllölän populaation alueelta löytynyt 17 kappaletta. Kyseiset lammet ovat sijaitsevat populaation kannalta ratkaisevilla tyhjillä välialueilla. Niiden kunnostaminen parantaa populaation sisäisiä yhteyksiä merkittävästi ja tarjoaa samalla uusia lampia lisääntymiseen. Valtaosa näistä lammista on kärsinyt ojituksista. Kunnostustyöt ovat siis pääosin ojitettujen soiden ennallistamista ja liettyneiden ja umpeenkasvaneiden lampien syventämistä.

nimi	kanta	käynti- kerrat	lampityyppi	koko (m2)	ranta- tyyppi	lähiympäris- tö	uhat	hoito- tarve
Öllölä 1	0,39	5	luonnontil. metsälampi	2100	kiven- näismaa	nuorta seka- metsää	kuivu- minen	syven- täminen
Öllölä 2	0,27	5	luonnontil. metsälampi	660	kiven- näismaa, kivikko	nuorta seka- metsää	-	-
Öllölä 3	0,23	5	luonnontil. metsälampi	550	kiven- näismaa	eri-ikäistä metsää, auk- koja	-	-
Öllölä 4	0,04	5	luonnontil. suolampi	100	suo	nuorta seka- metsää	kuivu- minen	syven- täminen
Öllölä 5	0,03	1	luonnontil. suo/metsälam- pi	4100	suo, ki- vennäis- maa, ki- vikko	räme, aukko, taimikko, männikkö	-	-
Öllölä 6	0,5	5	luonnontil. metsälampi	1700	kiven- näismaa	mänty- taimikko	kuivu- minen	syven- täminen
Öllölä 7	0,03	1	osittain täy- tetty suolam- pi	600	suo, ki- vennäis- maa	eri-ikäistä sekametsää	tie- me- nee yli, um- peen- kasvu	syven- täminen
Öllölä 8	0,09	5	luonnontil. metsälampi	1500	kiven- näismaa	nuorta seka- metsää, auk- ko	-	-
Öllölä 9	0,03	5	luonnontil. metsälampi	940	kiven- näismaa	nuorta seka- metsää, auk- ko	-	-
Öllölä 10	1,11	5	luonnontil. metsälampi	880	kiven- näismaa	varttunut kuusikko	-	-
Öllölä 11	0,25	1	luonnontil. metsälampi	420	kiven- näismaa	nuorta sekä- metsää, suo	-	-
Öllölä 12	1,01	5	kaivettu?	730	kiven- näismaa	istutus- koivikko, sekametsä	-	hoidettu 2005
Öllölä 13	0,33	5	luonnontil. metsälampi	460	kiven- näismaa	istutus- koivikko, sekämetsä, taimikko	kuivu- minen	syven- täminen
Öllölä 14	0,5	5	luonnontil. metsälampi	3500	kiven- näismaa	nuorta seka- metsää, vart- tunut kuusik- ko	-	-
Öllölä 15	1,67	5	luonnontil. suppalampi	140	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 16	0,1	1	metsälampi	1400	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-

Öllölä 17	0,55	1	metsälampi	360	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 18	0,05	1	metsälampi	710	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 19	0,1	1	metsälampi	2500	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 20	0,18	5	luonnontil. metsälampi	1200	kiven- näismaa	nuorta sekä- metsää, män- tytaimikkoa	-	-
Öllölä 21	0,67	5	luonnontil. metsälampi	4100	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä, auk- koa	-	-
Öllölä 22	0,01	5	kaivettu	1800	kiven- näismaa	mänty- taimikko, aukko	-	-
Öllölä 23	1,2	1	laskuojalli- nen metsä- lampi	1500	kiven- näismaa	iäkäs kuusik- ko	-	-
Öllölä 24	0,11	5	luonnontil. metsälampi	220	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	hoito 2005
Öllölä 25	0,15	5	luonnontil. metsälampi	240	kiven- näismaa, kivikko	nuorta kuu- sikkaa	-	hoito 2005
Öllölä 26	0,17	1	luonnontil. metsälampi	3700	kiven- näismaa, kivikko	taimikkoa, aukkoa	-	-
Öllölä 27	0,14	1	luonnontil. metsälampi	430	kiven- näismaa, kivikko	taimikko, luonnontil. metsä	-	-
Öllölä 28	0,08	1	luonnontil. metsälampi	1900	kiven- näismaa	luonnontil. metsä	-	-
Öllölä 29	0,03	5	luonnontil. metsälampi	1000	kiven- näismaa, suo	varttunut kuusikko	-	hoito 2005
Öllölä 30	0,09	5	luonnontil. metsälampi	3700	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä ja kuusikkaa	kuivu minen	hoito 2005, syven- täminen
Öllölä 31	0,01	5	luonnontil. metsälampi	590	kiven- näismaa, kivikkoa	varttunutta kuusikkaa	-	-
Öllölä 32	0,04	5	luonnontil. suppalampi	210	kivikkoa, kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	hoito 2005
Öllölä 33	0,08	5	luonnontil. metsälampi	2100	kiven- näismaa	varttunutta kuusikkaa	-	hoito 2005
Öllölä 34	0,27	5	luonnontil. metsälampi	1500	kiven- näismaa	varttunutta kuusikkaa	-	hoito 2005
Öllölä 35	0,32	5	luonnontil. metsälampi	630	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	hoito 2005
Öllölä 36	0,14	5	luonnontil. metsälampi	350	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	hoito 2005
Öllölä 37	0,13	5	luonnontil. metsälampi	560	kivikkoa, kiven-	nuorta män- nikköä	-	-

				näismaa				
Öllölä 38	0	1	luonnontil. metsälampi	20	kiven- näismaa	taimikkoa	kuivu - minen	
Öllölä 39	0,73	1	luonnontil. metsälampi	300	kiven- näismaa	taimikkoa, aukkoa	-	-
Öllölä 40	0,17	1	luonnontil. metsälampi	350	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 41	0,8	1	luonnontil. metsälampi	70	kiven- näismaa	kuusikko, suo	-	-
Öllölä 42	0,2	1	luonnontil. metsälampi	50	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 43	1,3	1	luonnontil. metsälampi	350	kiven- näismaa, kivikko	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 44	0,34	1	luonnontil. metsälampi	400	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 45	0,22	1	luonnontil. metsälampi	300	kiven- näismaa	nuorta män- nikköä	-	-
Öllölä 46	0,05	5	luonnontil. metsälampi	100	kiven- näismaa, luhta	nuorta män- nikköä	-	-

5.1.5 Tohmajärvi

Tohmajärven populaatio (6 km²) löytyi rupiliskon suojeluhankkeen kartoituksissa elokuussa 2007. Tiivis viiden lammen ryhmä muodostaa melko vahvan itsenäisen ja eristyneen populaation. Neljän lammen rannalla on nuorta istutuskuusikkoa, joka kasvaessaan tulee varjostamaan näitä suhteellisen pieniä lampia selvästi. Kuusen harvennus lampien rannoilta, etenkin eteläpuolelta, on tarpeellinen lähivuosien hoitotyö. Lampi 4 on kauttaaltaan pajujen peitossa. Pajukkoa tulee poistaa lammen keskeltä.

nimi	kanta	käynti- kerrat	lampityyppi	koko (m2)	ranta- tyyppi	lähiympäris- tö	uhat	hoito- tarve
Tohma- järvi 1	1,2	1	luonnontil. metsälampi	470	kiven- näismaa	nuorta kuu- sikkaa, lehto	istu- tuskuu- set	kuusen poisto
Tohma- järvi 2	0,03	1	luonnontil. metsälampi	230	kiven- näismaa	nuorta kuu- sikkaa, lehto	istu- tuskuu- set	kuusen poisto
Tohma- järvi 3	0,8	1	luonnontil. metsälampi	400	kiven- näismaa	nuorta kuu- sikko, lehtoa	istu- tuskuu- set	kuusen poisto
Tohma- järvi 4	0,6	1	luonnontil. ?	530	luhta, kiven- näismaa	nuorta kuu- sikkaa, lehto	istu- tuskuu- set, um- peen- kasvu	kuusen ja paju- jen poisto
Tohma- järvi 5	0,35	1	70-luvun sorakuoppa	910	sora- kuoppa, räme	sorakuoppa, räme	-	-

5.1.6 Parikkala

Parikkalan rupiliskolampi (laskennallinen koko 3 km², johtuen 1 km säteestä lammen ympärillä) on ollut tiedossa vuodesta 1988. Se on kaivettu alun perin kasvihuoneiden kasteluvesilammeksi. Rupiliskon suojeluhankkeessa lammella vierailtiin elokuussa 2007. Tällöin etsittiin toukkia haavimalla myös tunnetun lammen lähiympäristöstä, mutta haavituista lammista löytyi vain vesiliskoja tai ruutananoita. Tunnetun lammen läheisyyteen olisi lajin suojelun kannalta mielekästä kaivaa kaksi uutta lampea.

nimi	kanta	käyntikerrat	lampityyppi	koko (m ²)	ranta-tyyppi	lähiympäristö	uhat	hoitotarve
Parikkala 1	0,25	1	kaivettu	210	piha	piha, pelto	-	-

5.2 Toteutetut suojelutoimet

Tunnettuja rupiliskolampia on suojeltu Natura-alueina ja erityisesti suojeltavien lajien rauhoituspäätöksillä. Naturaan kuuluu 28 lampea. Nämä lammet kuuluivat LIFE Luonto-hankkeeseen, jonka aikana 16 lammella tehtiin hoitotöitä. Hoitotyöt käsittivät kuusten harventamista lampien ympäristöstä. Osa kuusista karsittiin ja kasattiin. Näin luotiin rupiliskolle uusia ravinnonhankinta- ja piilopaikkoja. Hankkeen aikana kaivettiin kaksi uutta lampea Tohmajärven Patsolaan vanhan rupiliskolammen viereen. Patsolan vanhasta lammesta viimeiset rupiliskohavainnot ovat vuodelta 2000, jolloin lammesta pyydystettiin kahdeksan aikuista. Entisessä lisääntymislammessa on vahva ruutanakanta. Rupiliskon suojeluhankkeen aikana lammessa tehtiin lisääntymisen seuranta vuosina 2004-2008, mutta yhtenäkin vuonna lisääntyminen ei lammessa onnistunut.

Hankkeen aikana syvennettiin viittä lampea lapiotyönä. Kuivuneiden tai kuivumassa olevien lampien syvintä kohtaa syvennettiin noin 50 cm yhden neliömetrin alueelta. Syventämisellä oli välitöntä vaikutusta toukkien elämään, kymmenet toukat selvisivät muodonvaihdokseen saakka jo syventämisvuonna.

Tärkeä rupiliskon suojelutoimi on myös lajista ja sen elintavoista ja –ympäristöstä tiedottaminen. Tätä työtä kohdistettiin rupiliskon suojeluhankkeen aikana erityisesti maanomistajille ja metsätalouden toimijoille, jotta he voisivat ottaa rupiliskot huomioon jo metsänhoidon suunnitteluvaiheessa. Hankkeen aikana tuli ilmi kaksi tapausta, jossa hakkuut uhkasivat rupiliskolampea ja sen ympäristöä. Toisessa tapauksessa lammelle saatiin tehtyä 40-50 metrin suojavyöhyke ja toisessa tapauksessa lampi ja sen lähiympäristö rauhoitettiin perustamalla kooltaan viiden hehtaarin suuruinen erityisesti suojeltavan lajin suojelualue.

Lajin suojelutoimia on tähän asti tehty rupiliskon suojeluhankkeen toimesta. Hoitotöiden tarve kuitenkin jatkuu hankkeen päätyttyäkin. Em. hankkeessa hoitotöiden pääpaino oli lampien välittömän lähiympäristön hoidossa. Jatkossa hoitotyöt tulevat keskittymään enemmän uusien elinympäristöjen luomiseen soita ja lampia ennallistamalla. Näillä töillä on eniten merkitystä ilmastonmuutokseen sopeutumisessa.

6. Seuranta ja tutkimus

Rupiliskon suojeluhankkeen aikana rupiliskoja lisäntymismenestystä seurattiin 39 lammella vuosina 2004-2008. Näistä lammista seitsemällä on kalakanta, ruutananoita tai ahvenia ja haukia. Kalalammilla lisääntyminen ei onnistunut yhtenäkin vuonna seurantajakson aikana. Lisääntyminen keskittyi siis 32 lampeen, joista vain seitsemällä lisääntyminen onnistui joka vuosi. Jäljelle jää 25 lampea, joissa lisääntyminen onnistui joinain vuosina hyvin ja toisina vuosina toukkatuotto oli nollassa. Näistä 25 lammesta 12 kuivui loppukesällä kokonaan vähintään kerran tarkastelujakson aikana. Vuosittain lisääntyminen onnistui 20-22 lammella. Kuivuvat lammet ovat merkittävässä osassa Manner-Suomen kokonaispopulaation kannalta. Hyvinä vuosina lisääntyminen oli niissä jopa run-

sasta eli lammesta laskettiin yli 50 toukkaa. Nämä lammet ovat myös herkimpiä ilmastonmuutoksille, ne ovat matalia, niiden valuma-alue on suppea ja ne kuivuvat helposti.

Rupiliskopopulaation kehityksen systemaattinen seuranta on välttämätöntä. Lajien kannat ovat muualla vähenneet nopeastikin ja niin voi käydä meilläkin, ilmastonmuutos ja otsonikato uhkaavat sammakkoeläimiä maailmanlaajuisesti. Tämän takia on ymmärrettävä kuinka ilmastonmuutos vaikuttaa ekosysteemeihin ja sammakkoeläimiin. Lampien kuivumiseen varautuminen, UV –säteilyn ja tautidynamiikan sekä niihin liittyvien mekanismien selvittäminen on rupiliskon kannalta elintärkeää. Näin voidaan saada selville avaintekijät, joiden avulla tilannetta voidaan edelleen paremmin ymmärtää. Suojelutoimissa tärkeää osaa näyttelee myös yleisen tietoisuuden lisääminen ilmastonmuutoksen vaikutuksesta sammakkoeläimiin. Lajitasolla populaatioiden muutoksen sietokykyä tulee vahvistaa elinympäristöjä ennallistamalla ja elinympäristöjen laatua parantamalla. (Pounds *et al.* 2007)

Rupiliskon seurantaohjelmassa ovat mukana kaikki Manner-Suomen tunnetut rupiliskolammet (taulukko 3.). Seurannan aikana kaikissa tunnetuissa lammissa tehdään ensin 20 haavintaa vakioidulla menetelmällä ja lasketaan pyydetyt toukat. Jos toukkien ei ole saatu, tehdään vielä 30 haavinvetoa. Myös lähellä olevia lampia kierretään ja uusia yleisövihjeitä tarkistetaan mahdollisuuksien mukaan. Uusien lampien etsiminen keskitetään erityisesti tunnettujen paikallispopulaatioiden välialueille. Seurannassa käytetään liitteenä 1 olevaa lampikohtaista lomaketta.

Intensiiviseen lammen kokonaispopulaatio- ja lisääntymiselvitykseen valitaan muutama edustava lampi ja muutama lampi, jossa lisääntyminen ei aina onnistu. Kaikki intensiivisessä seurannassa olevat lammet ovat kalattomia. Keväällä kutuaikaan näistä lammista lasketaan kaikki aikuiset yksilöt, kuvataan mahat, määritetään yksilöiden sukupuoli, pituus ja paino sekä tehdään havainnot yksilöiden kunnosta tai poikkeavuuksista. Loppukesästä ennen muodonvaihdosta kaikki lammet, siis myös aiemmin keväällä käydyt, kierretään ja tehdään lisääntymisseurannat eli lasketaan toukat vakioiduin menetelmin. Seuranta toteutetaan kahtena vuotena peräkkäin, tämän jälkeen on kolmen vuoden tauko, sitten taas kaksi vuotta seuranta, kolme vuotta taukoa jne. Peräkkäisiä seuranta-vuosia on hyvä olla kaksi, koska varsinkin pienissä lammissa, joissa on vähän lisääntyviä yksilöitä, lisääntymismenestys voi vaihdella suuresti vuosittain.

Taulukko 3. Rupiliskon suojelutoimet 2009 -2019.

vuosi	toimenpide
2009	hoitotarpeen selvitys kiireellisiksi tiedetyissä kohteissa
2010	hoidon aloittaminen
2011	-kaikkien tunnettujen lampien lisääntymisen inventointi -lisääntyvien yksilöiden laskenta -hoitotarpeen selvitys kaikissa lammissa ja niiden lähiympäristössä -tehtyjen hoitotoimien onnistumisen arviointi
2012	-niiden lampien inventointi, joissa ei edellisvuonna ollut lisääntymistä -hoidon aloittaminen kiireellisimmissä kohteissa
2013	raportointi komissiolle luontodirektiivin toimeenpanosta / rupiliskon suojelutaso
2014	hoitotöiden aloittaminen paikallispopulaatioiden välialueilla
2015	hoitotöitä
2017	-kaikkien tunnettujen lisääntymislampien inventointi -lisääntyvien yksilöiden laskenta -tehtyjen hoitotöiden onnistumisen arviointi
2018	niiden lampien inventointi, joissa ei edellisvuonna ollut lisääntymistä
2019	raportointi komissiolle luontodirektiivin toimeenpanosta / rupiliskon suojelutaso

Seurannan tuloksia arvioidaan seuraavien tekijöiden summana:

- lampien lukumäärä, jossa lisääntyminen onnistui kussakin osapopulaatiossa
- lisääntymiskykyisten yksilöiden lukumäärän vaihtelut

-maaelinympäristön laatu lammen välittömässä läheisyydessä ja siinä tapahtuneet muutokset

Seurannasta tehdään yhteenveto aina perättäisten seurantavuosien perusteella. Yhteenvedossa arvioidaan rupiliskon suojelutasoa, kannankehitystä, uhkia ja muutostarpeita seurannan tai suojelutoimien suhteen.

Hoitotyöt

Kaikkien suomalaisten lisääntymislampien inventoinnissa selvitetään lopullisesti kaikkien kohteiden lähiympäristöt ja niiden hoitotarve. Tarve selviää peruskarttojen ojitustilannetta ja ilmakuvia tarkastelemaala ja kohteet varmistetaan maastokäynnein. Hoidettavien kohteiden on oltava ensimmäisessä vaiheessa 500 metrin säteellä tunnetusta rupiliskolammesta ja kakkosvaiheessa kilometrin säteellä. Jokaisen populaation lähiympäristön 500 m ja 1000 m vyöhykkeillä hoitotarpeen kartoitus on saatu alulle vuoteen 2010 mennessä ja hoitotyöt aloitettu 2012 ykkösvyöhykkeellä, kohteissa joilla arvioidaan olevan kiireellisintä hoitotarvetta

Tutkimustarve

Rupiliskoa on Suomessa tutkittu erittäin vähän. Sen talvehtimisekologiasta ei ole kirjallisuutta saatavilla juuri ollenkaan. Suomelle ominaiset metsäiset elinympäristöt ovat rupiliskojen kannalta vähän tutkittu alue, koska rupiliskon levinneisyysalueelta metsät on hävitetty ja rupilisko asuttaa maanviljelysalueiden lampia. Suomalainen populaatiokoko on edelleen arvoitus ja maaelinympäristöpreferensseistä ei ole suomalaista tutkimustietoa.

KIRJALLISUUSVIITTEET

- Alanen, A., Leivo, A., Lindgren, L. & E. Piri (1995). Lehtojen hoito-opas. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Sarja B nro 26. Metsähallituksen monistamo, Vantaa. 128 s.
- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation (2008). Berkeley, California. <amphibiaweb.org>. 25.1.2008.
- Ankley, G. T., Tietge, J. E., DeFoe, D. L., Jensen, K. M., Holcombe G. W., Durhan E. J. & S. A. Diamond (1998). Effects of ultraviolet light and methoprene on survival and development of *Rana pipiens*. Environmental Toxicology and Chemistry 17:2530-2542.
- Asetus 404/83. Asetus matelijoiden ja sammakkoeläinten rauhoittamisesta, annettu 26.4.1983.
- Beebee, T. J. C. (1995). Amphibian Breeding and Climate. Nature 374:219-220.
- Bell, G. & J. H. Lawton (1975). The ecology of the eggs and larvae of the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Linn.). Journal of Animal Ecology 44:393-424.
- Bowling, J. W., Leverage, G. J., Landrum, P.F. & J. P. Giesy (1983). Acute mortality of anthracene contaminated fish exposed to sunlight. Aquatic Toxicology 3:79-90.
- Briggs, L., Rannap, R., Pappel, P., Bibelriether, F. & A. Päivärinta (2006). Monitoring methods for the great crested newt *Triturus cristatus*. Project report "Protection of *Triturus cristatus* in the Eastern Baltic region." Tallinna-Odense. 16 s.
- Cockell, C. S. (2001). A photobiological history of the Earth kirjassa Ecosystems, evolution and ultraviolet radiation. Toim. C. S. Cockell & A. R. Blaustein, sivut 1-35. Springer, New York.
- Corn, P. S., and J. C. Fogleman (1984). Extinction of Montane Populations of the Northern Leopard Frog (*Rana pipiens*) in Colorado. Journal of Herpetology 18:147-152.
- Damm, N., Briggs, L., de Vries, W. & F. Bibelriether (2006). Action Plan for *Triturus cristatus* in Vejle County.
- Daszak, P., Berger, L., Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., Green, D. E. & R. Speare (1999). Emerging Infectious Diseases and Amphibian Population Declines. Emerging Infectious Diseases 5:735-748.
- Daszak, P., Cunningham, A. A. & A. D. Hyatt (2003). Infectious disease and amphibian population declines. Diversity and Distributions 9:141-150.
- Dolmen, D. (1983). Growth and size of *Triturus vulgaris* and *T. cristatus* (Amphibia) in different parts of Norway. Holarctic ecology 6:356-371.
- Duellman, W. E. & L. Trueb (1986). Biology of Amphibians. The John Hopkins University Press. Baltimore and London. 670 pages.
- Evira (2008a). Sammakoiden kuolinsyitä selvitetiin kyselyn avulla. Tiedote 3.10.2008. http://www.evira.fi/portal/fi/el_intauti- ja_elintarviketutkimus/ajankohtaista/?id=1400 (28.11.2008)
- Evira (2008b). Virukset sammakoiden kuolleisuuden aiheuttajina – RANA-projekti. http://www.evira.fi/portal/fi/el_intauti- ja_elintarviketutkimus/tieteellinen_tutkimus/kaynnissa_olevat_tutkimushankkeet/uudet_irdovirust

[au-](#)

[dit kasvavana uhkana euroopan luonnonkaloille ja vesiekosysteemeille rana /virukset samma koiden kuolleisuuden aiheuttajina rana-projekti/](#) (28.11.2008)

Garcia, T. S., Stacy, J. & A. Sih (2004). Larval salamander response to UV radiation and predation risk: color change and microhabitat use. *Ecological Applications* 14:1055-1064.

Griffiths, R. A. (1997). Temporary ponds as amphibian habitats. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 7:119-126.

Gustafson, D. H., Petterson, C. J. & J. C. Malmgren (2006). Great crested newts (*Triturus cristatus*) as indicators of aquatic plant diversity. *Herpetological journal* 16:347-352.

Hagström, T. (1972). Vattenövervintring hos västsvenska salamanderlarver. *Fauna flora* 67:261-263.

Hagström, T. (1979). Population ecology of *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* (Urodela) in SW Sweden. *Holarctic ecology* 2:108-114.

Hanski, I. & D. Simberloff (1997). The metapopulation approach: its history, conceptual domain, and application to conservation. Sivut 5-26 teoksessa Hanski, I. & M. E. Giplin (toim.) *Metapopulation biology*. Academic Press, San Diego, California.

Hayes, T., Haston, K., Tsui, M., Hoang A., Haeffele, C. & A. Vonk (2003). Atrazine-Induced Hermaphroditism at 0.1 ppb in American Leopard Frogs (*Rana pipiens*): Laboratory and Field Evidence. *Environmental Health Perspectives* 111:568-575.

Hayward, R., Oldham, R. S., Watt, P. J. & S. M. Head (2000). Dispersion patterns of young great crested newts (*Triturus cristatus*). *Herpetological Journal* 10:129-136.

Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. Dacruz, and O. L. Peixoto (1988). Decimations, Extinctions, and Colonizations of Frog Populations in Southeast Brazil and Their Evolutionary Implications. *Biotropica* 20:230-235.

Huovinen, P. (2000). Ultraviolet radiation in aquatic environments. Underwater UV penetration and responses in algae and zooplankton. *Jyväskylä studies in Biological and Environmental Science* 86. 52 s.

Ingram, G. J. (1990). The mystery of the disappearing frogs. *Wildlife Australia* 27:6-7.

IUCN, Conservation International, and NatureServe (2006). *Global Amphibian Assessment*. <www.globalamphibians.org>. 25.1.2008.

Jehle, R. (2000). The terrestrial summer habitat of radio-tracked Great Crested Newts (*Triturus cristatus*) and Marbled Newts (*T. marmoratus*). *Herpetological Journal*. 10(4):137-142.

Jehle, R. & W. Arntzen (2000). Post-breeding migrations of newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*) with contrasting ecological requirements. *Journal of Zoology* 251:297-306.

Jehle, R., Arntzen, J. W., Burke, T., Krupa, A. P. & W. Hödl (2001). The annual number of breeding adults and the effective population size of syntopic newts (*Triturus cristatus*, *T. marmoratus*). *Molecular Ecology* 10:839-850.

Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A. & O. Grolet (2001). Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15:239-248.

- Karvonen, E. (2000). Rupiliskokartoituksen muistiinpanot, Pohjois-Karjala.
- Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R. & L. K. Belden (2001). Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 410:681-684.
- Kinne, O. (2006). Successful re-introduction of the newts *Triturus cristatus* and *T. vulgaris*. *Endangered species research* 1:25-40.
- Koponen, P. S. (2007). Role of chemical exposure and UV-B radiation in specific life stages of anurans: survival and physiological responses. University of Joensuu, PhD Dissertations in Biology. 85 sivua.
- Kupfer, A. (1998) Wanderstrecken einzelner Kammmolche (*Triturus cristatus*) in einem Agrarlebensraum. *Zeitschrift für Feldherpetologie* 5:238-242.
- Kupfer, A. & S. Kneitz (2000). Population ecology of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape: dynamics, pond fidelity and dispersal. *Herpetological Journal* 10:165-172.
- Landskapslag om naturvård (41/77) 23.5.1977.
- Laurance, W. F., K. R. McDonald, and R. Speare (1996). Epidemic disease and the catastrophic decline of Australian rainforest frogs. *Conservation Biology* 10:406-413.
- Luonnonsuojeluasetus 14.2.1997/160.
- Macgregor H.C., Sessions S.K. & Arntzen J.W. (1990). An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. *Journal of Evolutionary Biology* 3:329–373.
- Malmgren, J. C. (2002). How does a newt find its way from a pond? Migration patterns after breeding and metamorphosis in great crested newts (*Triturus cristatus*) and smooth newts (*T. vulgaris*). *Herpetological Journal* 12:29-35.
- Malmgren, J. C. (2007) Åtgärdsprogram för större vattensalamander och dess livsmiljöer (*Triturus cristatus*). Naturvårdsverket Report No 5636. 61 s.
- Malmgren, J. C. & M. Enghag (2008). Female preference for male dorsal crests in great crested newts (*Triturus cristatus*). *Ethology Ecology & Evolution* 20:71-80.
- Mannerkoski, I. & T. Rytteri (toim.) (2007). Eliölajien uhanalaisuuden arviointi. Maailman luonnonsuojeluliiton (IUCN) ohjeet. Suomen ympäristökeskus. Helsinki. 143 s.
- Marsh, D. M. & P. C. Trenham (2001). Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation biology* 15:40-49.
- Monath, T. (1965). The opercular apparatus of salamanders. *Journal of Morphology* 116:149-170.
- Nagl, A. M. & R. Hofer (1997). Effects of ultraviolet radiation on early larval stages of the Alpine newt, *Triturus alpestris*, under natural and laboratory conditions. *Oecologia* 110:514-519.
- Nilsson, J. (1998). Miljökravsanalys och populationskattningar av större vattensalamander (*Triturus cristatus*) vid Nordupplandskusten. Examensarbete i naturvårdsbiologi. Institut för genetik, Uppsala universitet. 27 s.

- Patrick, D. A., Hunter Jr., M. L. & A. J. K. Calhoun (2006). Effects of experimental forestry treatments on a Maine amphibian community. *Forest Ecology and Management* 234:323-332.
- Patrick, D. A., Calhoun, A. J. K. & M. L. Hunter Jr. (2008). The importance of understanding population structure when evaluating the effects of silviculture on spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*). *Biological Conservation* 141:807-814.
- Piotrowski, J. S., Annis, S. L. & J. E. Longcore (2004). Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* 96:9-15.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L. and J. H. Campbell (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. & B. E. Young (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease by global warming. *Nature* 439:161-167.
- Pounds, A., Carnaval, A. C. O. Q. & S. Corn (2007). Climate change, biodiversity loss and amphibian declines. Sivut 19-20 teoksessa Gascon, C., Collins, J. P., Moore, R. D., Church, D. R., McKay, J. E. & J. R. III Mendelson (eds). *Amphibian Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Amphibian Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 64pp.
- Rannap, R. & L. Briggs (2006). The characteristics of great crested newt *Triturus cristatus*' breeding ponds. Tallinna. 29 s.
- Rassi, P., Alanen, A., Kemppainen, E., Vickholm, M. & R. Väisänen (1986). Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö, osa II, Suomen uhanalaiset eläimet. Komiteamietintö 1985:43. Valtion painatuskeskus, Helsinki. 466 s.
- Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T. & Mannerkoski, I. (toim.) (2001). Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. 432 s.
- Rassi, P., Kaipainen, H., Mannerkoski, I. & Ståhls, G. (toim.) (1992). Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö. Komiteamietintö 1991:30. Ympäristöministeriö. Helsinki. 328 s.
- Reading, C. J. (2007). Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia* 151:125-131.
- Relyea, R. A. (2003). Predator cues and pesticides: a double dose of danger for amphibians. *Ecological Applications* 13:1515-1521.
- Rohr, J. R., Sager, T., Sesterhenn, T. M. & B. D. Palmer (2006). Exposure, Postexposure, and Density-Mediated Effects of Atrazine on Amphibians: Breaking Down Net Effects into Their Parts. *Environmental Health Perspectives* 114:46-50.
- Rowe, G., Beebee, T. J. C. & T. Burke (2000). A microsatellite analysis of natterjack toad, *Bufo calamita*, metapopulations. *Oikos* 88:641-651.
- Savolainen, E. & R. Savolainen (1998). Rupiliskon ja vesiliskon esiintyminen ja elintavat Pohjois-Savossa. *Kulumus* 13:3-19.

- Skei, J. K., Dolmen, D., Rønning, L. ja T. H. Ringsby (2006). Habitat use during the aquatic phase of the newts *Triturus vulgaris* (L.) and *T. cristatus* (Laurenti) in central Norway: proposition for a conservation and monitoring area. *Amphibia-Reptilia* 27:309-324.
- Solantie, R. (2007). Talvi-ilmastosta kriittinen rupiliskoille. (käsikirjoitus)
- Speare, R. & L. Berger (2008). Global distribution of chytridiomycosis in amphibians. World Wide Web - <http://www.jcu.edu.au/school/phtm/PHTM/frogs/chyglob.htm>. 8.12.2008.
- Steinfartz, S., Vicario, S., Arntzen, J. W. & A. Caccone (2007). A Bayesian Approach on Molecules and Behavior: Reconsidering Phylogenetic and Evolutionary Patterns of the Salamandridae with Emphasis on *Triturus* Newts. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 308B:139-162.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. ja R. W. Waller (2004). Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306:1783-1786
- Stewart, M. M. (1995). Climate Driven Population Fluctuations in Rain-Forest Frogs. *Journal of Herpetology* 29:437-446.
- Van Uitregt, V. O., Wilson, R. S. & C. E. Franklin (2007). Cooler temperatures increase sensitivity to ultraviolet B radiation in embryos and larvae of the frog *Limnodynastes peronii*. *Global Change Biology* 13:1114-1121.
- Verrell, P. A. (1985). The emergence of postmetamorphic smooth newts from a pond in southern England. *British Journal of Herpetology* 6:430-432.
- Virkkala, R., Korhonen, K. T., Haapanen, R. & K. Aapala (2000). Metsien ja soiden suojelutilanne metsä- ja suokasvillisuusvyöhykkeittäin valtakunnan metsien 8. inventoinnin perusteella. Suomen ympäristö 395, Luonto ja luonnonvarat. 49 s.
- Weldon, C., du Preez, L. H., Hyatt, A. D., Muller, R. & R. Speare (2004). Origin of the Amphibian Chytrid Fungus. *Emerging Infectious Diseases* 10:2100-2105.
- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Third Ed. Academic Press, San Diego. 1006 sivua.
- Weygoldt, P. (1989). Changes in the Composition of Mountain Stream Frog Communities in the Atlantic Mountains of Brazil Frogs as Indicators of Environmental Deteriorations. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 24:249-256.
- Yotsu-Yamashita, M., Mebs, D., Kwet, A. & M. Schneider (2007). Tetrodotoxin and its analogue 6-epitetrodotoxin in newts (*Triturus* spp.; Urodela, Salamandridae) from southern Germany. *Toxicon* 50:306-309.