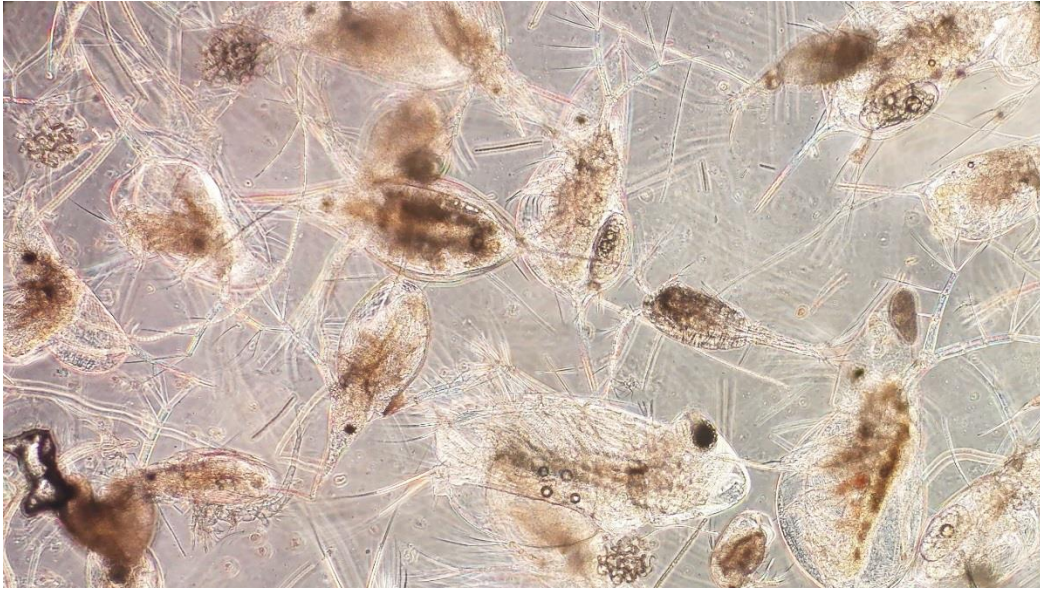


# Vesijärven Enonselän ulappa-alueen eläinplanktontutkimus

## Pelagial zooplankton community of Enonselkä Basin in Lake Vesijärvi

Kirsi Kuoppamäki  
Vesijärvisäätiö & Helsingin yliopisto



### Tiivistelmä (abstract in English below)

Enonselällä Lankiluodon syvännealueella laiduntavan äyriäiseläinplanktonin kokonaisbiomassa on vähentynyt koko 2000-luvun. Aivan viime vuosina laskusuhdanne on kuitenkin alkanut tasaantua. Eläinplanktonin biomassa on yleensä ollut suurempi päällyss- kuin alusvedessä, mutta 2010-luvulla tilanne on ollut ajoittain jopa päinvastainen, kun alusveden biomassat ovat olleet aiempaa suurempia. Kasvua selittävät lähinnä pienikokoiset vesikirput sekä Cyclopoida- ja *Limnocalanus marcurus* -hankajalkaisäyriäiset. Sen sijaan suurikokoisten laiduntavien vesikirppujen biomassa ja yksilökoko on pysynyt laskusuunnassa, joskin vuosina 2017-2018 alusvedessä oli nähtävissä hienoinen muutos parempaan suuntaan. Tämän planktonleviä säätelyä kykenevän ja siten vedenlaadun kannalta keskeisimmän vesikirppuryhmän heikentynyt tilanne on seurausta useiden tekijöiden erillis- ja yhteisvaikutuksista. Viime vuosina on korostunut etenkin runsaana esiintyvän kuoreen saalistus. Sen vaihtelut näkyvät hyvin vesikirppuyhteisössä, joka on osoittautunut hyväksi kalaston indikaattoriksi. 2010-luvulla vesikerrosten sekoittaminen on lisännyt kuoreen saalistuksen vaikutusta, kun vesikirput menettivät pimeän niukkahappisen alusveden piilopaikkansa. Sekoittaminen homogenisoi päällyss- ja alusveden eläinplanktonyhteisöjä, mikä on näkynyt mm. siten, että vesikirput eivät ole olleet suurempia alus- kuin päällyssvedessä kuten aiemmin. Kun kesäaikaisesta sekoittamisesta luovuttiin vuonna 2018, alusveden vesikirput erottuivat jälleen suurempina päällyssveden vesikirpuista. Sama tilanne vallitsi myös kesällä 2017, mikä johtui siitä että Lankiluodon syvänteen laite oli käynnissä vain heinäkuun kaksi viimeistä viikkoa, minkä jälkeen se pysähtyi koko loppuvuodeksi. Saalistuksen lisäksi vesikirppujen tilannetta on pahentanut heikentynyt ravinnonsaanti, koska kasviplanktonbiomassa on suurelta osin koostunut isoista, ravinnoksi kelpaamattomista kolonaalisista ryhmistä, kuten sinileivistä. Vesikirppujen tarvitsema hyvälaatuinen ravinto on laimentunut sekoittuneeseen vesimassaan, joten ne joutuvat käyttämään ilmeisesti normaalia enemmän energiaa löytääkseen ravintoa. Siinä missä suurten vesikirppujen biomassa on ollut laskusuunnassa, kasviplanktonin biomassa on pysynyt samalla tasolla ja viime vuosina jopa hieman kohonnut. Tämän seurauksena eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassasuhde on alentunut merkittävästi, joten Enonselän eläinplanktonin kyky säädellä kasviplanktonia on heikentynyt samoin kuin se tehokkuus, jolla energiaa siirtyy ravintoverkossa alemmilla tasoilla ylemmille.

## Abstract

The biomass of grazing crustacean zooplankton has been decreasing during the ongoing century in the pelagial of the Enonselkä Basin, though this trend has levelled off in the most recent years. Zooplankton biomass used to be higher in epilimnion than in hypolimnion, but during the 2010's an opposite pattern has been occasionally observed, as biomasses have increased in hypolimnion. Small-sized cladocerans and copepods (Cyclopoida, *Limnocalanus marcurus*) have increased in abundance. Instead, larger cladocerans have been decreasing in biomass and in body size, though the situation was slightly better in 2017-2018 in hypolimnion. There are several possible causes for the adverse development of this essential zooplankton group that is able to control phytoplankton. Since 2015, especially abundant populations of smelt, the most important planktivore fish in L. Vesijärvi, have exerted a major predation pressure on zooplankton. The fluctuations in smelt populations have been clearly detected in the cladoceran community during the whole study period, starting from late 1990's. Thus, cladocerans have been shown to be a good indicator of the fish community. Artificial mixing of water layers has obviously accelerated the top-down control of smelt, since increasing mixing depth is unfavourable to vertically migrating *Daphnia*, as it increases mortality accompanying a reduction in hypolimnetic refuge volume. Destratification has homogenised besides water layers also zooplankton community, evidenced as the body size of cladocerans, which has not been bigger in hypolimnion than in epilimnion like before the mixing was initiated. When summertime destratification was terminated in 2018, hypolimnetic cladocerans were again bigger than epilimnetic ones. The same was found also in summer 2017, when mixing was done only for the two last weeks in July due to technical failures of the mixing device. Besides being heavily preyed by fish, cladocerans have also suffered from low availability of high nutritional quality food (algae) that is diluted in the mixed water column instead of being in patches, which could be more easily consumed by cladocerans. The high proportion of large colonial inedible algae, such as Cyanobacteria, has also probably interfered the feeding of cladocerans. The biomass ratio between zooplankton and phytoplankton has significantly decreased during the 2000's. It suggests that zooplankton grazing cannot control phytoplankton as well as earlier and that the efficiency of the food web in transferring energy to higher trophic levels has decreased.

## Johdanto

Ravintoverkon rakenne ohjaa energian ja aineiden kiertoa ja vaikuttaa siten koko järviökosysteemin tilaan ja häiriöiden aiheuttamiin vasteisiin. Ihmistoiminnan aiheuttama rehevöityminen on merkittävin vesiekosysteemien tilaa heikentävä häiriö, jota on yritetty saada hallintaan jo vuosikymmeniä paitsi vähentämällä ulkoista kuormitusta myös vaikuttamalla ravintoverkon rakenteeseen. Rehevöitymisen hallintaan saaminen on haastavaa eikä ratkaisun avaimia ole helppo löytää, koska vesiekosysteemien toimintaan vaikuttaa niin monia järven sisäisiä ja ulkoisia tekijöitä ja toimijoita sekä ajallisesti että alueellisesti (Thornton ym. 2013, Le Moal ym. 2019). Järvissä ravintoverkkokunnostaminen on kuitenkin realistinen lähtökohta kunnostustoimenpiteille, koska rehevöitymisen

seurauksiin vaikuttavat enemmän sisäiset, valtaosin biologiset vasteet kuin esimerkiksi virtavesiekosysteemeissä, joiden tilaa ohjaavat enemmän myös fysikaaliset tekijät (Jarvie ym. 2013). Planktonia syöviä kaloja vähentämällä voidaan lisätä kasviplanktonia laiduntavan äyriäiseläinplanktonin biomassaa ja yksilökokoja, mitä kautta on mahdollista säädellä kasviplanktonyhteisöä (Brooks & Dodson 1965, Sarvala ym. 1998, Carpenter ym. 2001). Eläinplanktonilla on merkittävä strateginen asema järviökosysteemin ravintoverkossa perustuottajien ja petojen välissä. Tästä huolimatta se ei kuulu vesipuitedirektiivin mukaisen ekologisen tilaluokittelun laatuksiteereihin, vaikka ”avainyhteisönä” sen perusteella voidaan kustannustehokkaasti tehdä päätelmiä järven

ravinteikkuudesta, kalastosta ja ekologisesta tilasta (Jeppesen ym. 2011).

Vesijärvelläkin eläinplanktonilla on havaittu olevan keskeinen rooli veden laadun kannalta niin ulappa-alueella (Anttila ym. 2013) kuin rantavyöhykkeessä (Vakkilainen 2005). Osana järven biogeokemiallisia kiertoja eläinplankton on merkityksellinen tekijä rehevöityneen järven kunnostuksessa ja motivaatio kalaston säätelyyn. Kun planktonia syöviä kaloja on vähän ja suurikokoiset laiduntajat vallitsevat eläinplanktoniyhteisössä, kasviplanktonin biomassa on ravinnetasoon nähden pienempi kuin jos vallitsevina ovat pienikokoinen äyriäisplankton ja rataseläimet (Mazumder 1994), jotka tyypillisesti runsastuvat planktonia syövien kalojen runsastuessa. Sama vaikutus on myös ravinteisuuden lisääntymisellä (Hietala ym. 2004, Vakkilainen ym. 2004; Hulot ym. 2014). *Daphnia*-suvun suurikokoiset vesikirput ovat tehokkaita laiduntajina ns. avainlajeja järviökosysteemeissä, koska ne suodattavat suhteellisen valikoimattomasti monen kokoisia leviä (Gliwicz 2003). Eri eläinplanktonilajit varastoivat itseensä eri suhteessa ravinteita ja vaikuttavat myös käytettävissä olevien ravinteiden saatavuuden kautta kasviplanktoniin. *Daphnia*-vesikirput ovat avainlajeja tässäkin merkityksessä, sillä ne varastoivat elimistöönsä huomattavan paljon fosforia suhteessa hiileen ja tyypen (Hessen ym. 2013). Runsaat, suurikokoisista yksilöistä koostuva eläinplankton parantaa järven resilienssiä eli joustavuutta, millä tarkoitetaan ekosysteemin kykyä vastaanottaa ulkoisia häiriöitä, kuten ravinnekuormitusta (Walker & Salt 2006). Eläinplanktoniyhteisö toimii siis puskuroivana tekijänä. Sen rakenteessa tapahtuvat muutokset voivat ennustaa muitakin muutoksia koko järviökosysteemin tilassa (Pace ym. 2013).

Vesijärven Enonselän ulappa-alueen eläinplanktoniseuranta alkoi vuonna 1991 (Luokkanen 1995) ja sitä on sittemmin jatkettu vaihtelevalla intensiteetillä kulloinkin käytettävissä olevien resurssien mukaan useiden eri hankkeiden yhteydessä. Pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita, jotta voidaan arvioida ekosysteemien

vasteita erilaisiin häiriöihin kuten ravinnekuormitukseen, ilmastonmuutokseen ja ekosysteemikunnostukseen (Lindenmayer & Likens 2009). Eläinplanktoniseuranta auttaa ymmärtämään ravintoverkon rakenteesta ja toiminnasta sekä järven tilassa tapahtuneita muutoksia ja siten arvioimaan myös kunnostustoimien kuten hoitokalastuksen vaikutuksia. Vesikirppujen yksilökoko on yksi keskeisimmistä mittareista, jonka avulla voidaan arvioida esimerkiksi planktonia syövien kalojen määrää ja tätä kautta kalakantojen säätelyn tehokkuutta.

Vuosien 1987-1993 ravintoverkkokunnostuksen eli tehokalastuksen jälkeen Vesijärven tilaan on pyritty vaikuttamaan jatkuvalla, vuosittaisella hoitokalastuksella. Lisäksi vuosina 2011-2017 Enonselän tilaa on koetettu parantaa mekaanisesti pumppaamalla hapekasta pintavettä hapettomiin syvänealueisiin kesän kerrostuneisuuden aikana. Vesikerrosten sekoittamisen perimmäinen tarkoitus on hillitä sisäistä ravinnekuormitusta varsinkin fosforin osalta ja siten vähentää järven tuottavuutta ja levämääriä. Tällaisen kunnostuskeinon vaikutuksia eläinplanktoniin on tutkittu hyvin vähän (Visser ym. 2016), joten Vesijärvellä tehty tutkimus tuo arvokasta tietoa rehevöityneiden järvien hoidon suunnittelun tueksi. Laajanevan hapellisen elinympäristön voisi olettaa lisäävän eläinplanktonin määrää, joten alusvedessä esiintyvien planktonäyriäisten biomassa voi kasvaa hapetuksen seurauksena (Becker ym. 2006). Toisaalta päällysvedessä elävän yhteisön vasteista on varsin ristiriitaisia havaintoja (Field & Prepas 1997 ja siinä viitattu kirjallisuus).

Ekosysteemien aktiivisen kunnostuksen vaikutuksia on tärkeää tutkia, jotta saadaan empiiristä näyttöä onnistuneista ja vähemmän onnistuneista toimenpiteistä, joista voidaan arvioida mitkä keinot käytännössä osoittautuvat tehokkaimmiksi (Geist & Hawkins 2016). Esimerkiksi veden sekoittamisen vaikutukset ulappa-alueen eläinplanktoniin voivat tulla muuttuvan ravintotilanteen lisäksi saalistuksen kautta: jos alusveden pimeä, niukkahappinen turvapaikka häviää, varsinkin suurikokoiset, hitaasti liikkuvat lajit, kuten *Daphnia*-vesikirput altistuvat aiempaa enemmän kalojen saalistukselle (Sastri ym.

2014). Vesikerrosten sekoittaminen voi siis johtaa vesikirppuyhteisön yksilökoon pienenemiseen, jolloin tilanteesta hyötyvät rataseläimet ja kaloja tehokkaasti pakenevat lajit, kuten hankajalkaisäyriäiset (Lydersen ym. 2008, Cantin ym. 2011). Kerrostuneisuuden osittainen purkaminen voi kasvattaa mm. Cyclopoida-hankajalkaisten biomassaa (Becker ym. 2006), jotka eivät pääosin petoina kykene säätelemään leväbiomassaa. Vesikerrosten sekoittaminen voi näinollen johtaa eläinplanktonin laidunnustehon ja kasviplanktonin säätelyn heikkenemiseen.

Tämä raportin tavoitteena on tarkastella Vesijärven Enonselän eläinplanktoniyhteisön ja vedenlaadun kehitystä vuosina 1991-2018 ja arvioida kunnostustoimenpiteiden vaikutuksia niihin. Vuosina 2017 ja 2018 eläinplanktonitutkimus tehtiin osana Ympäristöministeriön rahoittamaa PyhäVesi-hanketta. Näiden vuosien tilannetta tarkastellaan

## Aineisto ja menetelmät

Eläinplanktonnäytteet on otettu Enonselän Lankiluodon syvänpisteeltä (suurin syvyys 31 m) metrin pituisella Limnos-noutimella (tilavuus 6.94 l) koko vesipatsaasta vuosina 1991-2018, paitsi vuonna 2014, jolloin ei ollut näytteenottoa. Kyseisen näytepisteen vieressä on pumpattu pintavettä alusveteen vuodesta 2010. Näytteet yhdistettiin viiden metrin kokoomanäytteiksi (0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 25-30 m). Päälysvettä edustavista 0-5 m ja 5-10 m näytteistä otettiin molemmista 1 litran osanäyte klorofylli a – pitoisuuden määrittämistä varten. GF/C-lasikuitusuodattimelle kerätystä kasviplanktonista klorofylli-a uutettiin etanoliin ja määritettiin laboratoriossa spektrofotometrisesti (SFS 5772). Klorofyllin ja kasviplanktonseurannan tulosten perusteella laskettiin näiden välinen suhde vuosien 1991-2015 aineistosta, jotta klorofyllipitoisuudet saadaan muunnettua kasviplanktonbiomassaksi ja voidaan tutkia eläinplanktonin ja kasviplanktonin välistä biomassasuhdetta. Kasviplanktoniyhteisöstä saatuja tuloksia on nimittäin liian niukasti ja pääosin eri ajankohdilta kuin eläinplanktonituloksia.

lisäksi erikseen. Erikseen käsitellään järven planktoniyhteisön ja fysikaalis-kemiallista tilaa siltä osin kuin aineistoa on ollut käytettävissä.

Vesijärven eläinplanktonitutkimuksen hypoteeseina on että 1) kunnostustoimenpiteiden seurauksena järven ravinnepitoisuuden ja tuottavuuden tulisi vähentyä, minkä myötä myös eläinplanktonin biomassaa vähenee, 2) planktonia syövien kalojen väheneminen näkyy vesikirppujen yksilökoon kasvuna ja päinvastoin, 3) vesikerrosten sekoittaminen lisää alusvedessä esiintyvien eläinplanktonilajien biomassaa mutta suosii hankajalkaisäyriäisiä ja rataseläimiä sekä pienikokoisia vesikirppuja suurikokoisten vesikirppujen kustannuksella, jolloin 4) vesikirppuyhteisön yksilökoko pienenee etenkin silloin kun planktonia syöviä kaloja on runsaasti ja 5) tämä johtaa kasviplanktonin säätelyn heikkenemiseen.

Eläinplanktonnäytteenoton yhteydessä mitattiin myös näkösyvyys Secchi-levyllä sekä veden happipitoisuus ja lämpötila YSI-mittarilla metrin välein pinnasta pohjaan (vuodesta 2011 käytössä on ollut optinen YSI Pro ODO). Vuoteen 2012 saakka 0-5 m ja 25-30 m näytteistä analysoitiin kokonaisfosforin ja –typen pitoisuudet. Helsingin yliopiston aineistoja on täydennetty velvoitetarkkailun (Lahti Aqua, Lahti Energia) tuloksilla ympäristöhallinnon Hertta-tietokannasta.

Eläinplanktonitutkimusta varten kukin 5 metrin kokoomanäyte suodatettiin 50 µm planktonhaavin läpi ja säilöttiin etanoliin (lopullinen konsentraatio 70 %). Laboratoriossa näytteet yhdistettiin kokoomanäytteiksi kahdesta vesikerroksesta: päällysvesi (0-10 m) ja alusvesi (10-30 m). Kukin tällainen kokoomanäyte puolitettiin. Toinen puolikas näyte analysoitiin ja sen jälkeen heitettiin pois, toinen puolikas arkistoitettiin talteen. Laskettavat näytteet laimennettiin osittamalla ne tarvittaessa 1/8-, 1/16- ja/tai 1/32-osanäytteiksi, jotta eläinten määrittäminen, mittaus ja laskeminen onnistui. Lähinnä

leväkukinnat ovat olleet syynä suureen ositusten tarpeeseen.

Näytteet analysoitiin käänteismikroskoopilla 100x suurennoksella tunnistamalla ja laskemalla äyriäiset, rataseläimet ja alkueläimet, joista viimeksi mainitut 20-40 näkökentästä, muut eläimet laskettiin koko kyvetin alalta. Hankajalkaisäyriäisiä mitattiin 3 yksilöä/kehitysvaihe (erikseen Calanoida ja Cyclopoida) sekä aikuisista hankajalkaista lajikohtaisesti kustakin 3 koirasta ja 3 naarasta. Runsaimpina esiintyvien vesikirppulajien pituudet mitattiin 30 yksilöstä ja muita, vähälukuisempia lajeja mitattiin niin monta kuin niitä oli kaikissa laskeutetuissa osanäytteissä. *Leptodora kindtii*- ja *Bythotrepes longimanus* –petovesikirput laskettiin ja mitattiin preparointimikroskoopin alla koko puolikkaasta näytteestä. Runsaimpina esiintyviä vesikirppuja pyrittiin laskemaan vähintään 100 yksilöä/laji, mikä käytännössä tarkoittaa useiden osanäytteiden käsittelyä. Lisäksi laskettiin lisääntymisvaiheessa olevien naarasyksilöiden lukumäärä ja munien/embryoitten määrä sekä vesikirpuista että hankajalkaisäyriäisistä.

Äyriäiseläinplanktonin lajikohtaiset biomassat laskettiin pituus:hiilisisältö –regressioyhtälöistä huomioiden mahdolliset munat ja embryot (Vasama & Kankaala 1990, Luokkanen 1995, Anja Lehtovaaran julkaisematon aineisto). Rataseläinten hiilisisältö saatiin kirjallisuudesta (Latja & Salonen

1978, Telesh ym. 1998). Tulokset laskettiin erikseen päällysveden (0-10 m) ja alusveden (10-30 m) osalta sekä lisäksi koko vesipatsasta kohden painottaen näiden kahden vesikerroksen tilavuuksilla. Laiduntavan vesikirppuyhteisön keskikoko saatiin lajikohtaista yksilömäärää painottaen laskemalla ns. tiheyspainotettu keskipituus. Samalla tavoin laskettiin tiheyspainotettu keskipituus erikseen myös *Daphnia*- ja *Bosmina*-suvun vesikirpuille. Lisäksi veden lämpötila ja liuenneen hapen pitoisuus laskettiin eri syvyysvyöhykkeitä tilavuuspainottaen.

Vesijärven eläinplanktonnäytteitä on analysoitu vuosilta 1991, 1993, 1994, 1997, 1999-2006, 2009, 2011, 2013 ja 2015-2018.

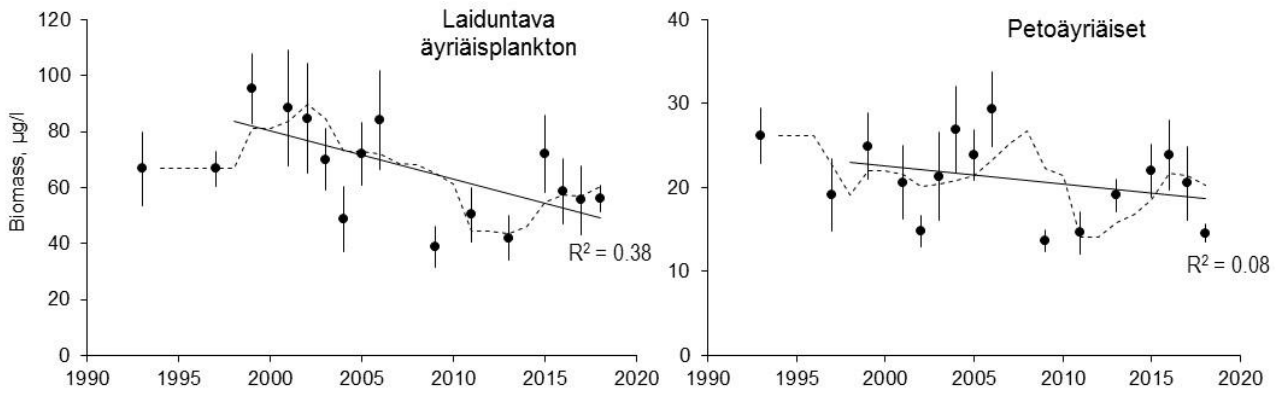
Aikasarjojen mahdollisia trendejä on testattu regressioanalyysillä ja kun niissä on havaittu äkillisiä heilahduksia aiempaa selvästi eri tasolle, ennen-jälkeen -vertailuja on tehty t-testillä sen jälkeen kun aineisto on havaittu normaalisti jakautuneeksi (SPSS statistical package, IBM Corp. 2016). Kun 2000-lukua ja 2010-lukua verrattiin keskenään, tarkastelusta jätettiin pois vuoden 2009 data, koska kyseinen vuosi on sekä vedenlaadun että eläinplanktonin osalta poikkeava pitkässä aikasarjassa. Mikäli parametrinen testin normaalisuusvaade ei täyttynyt, aineistolle tehtiin logaritmimuunnos.

## Tulokset

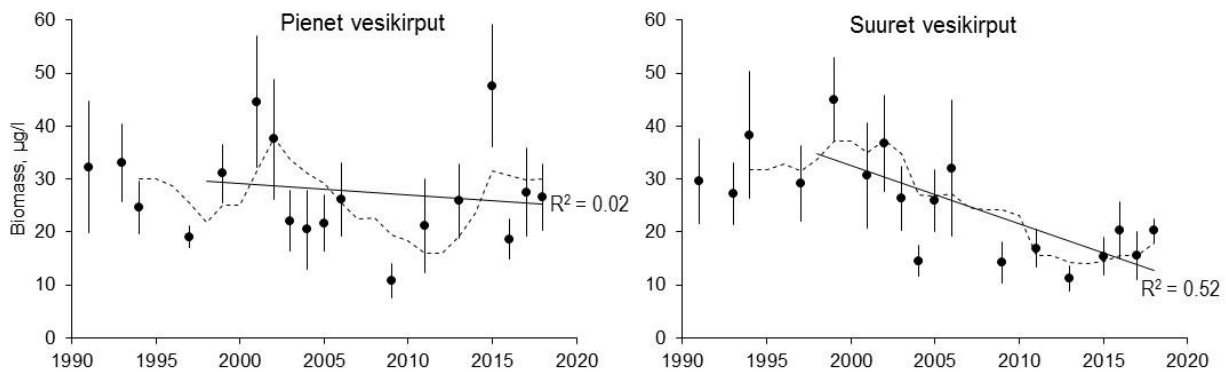
### *Eläinplanktonbiomassan tilavuuspainotettu biomassa koko vesipatsaassa*

Kasviplanktonia laiduntavan äyriäisplanktonin kokonaisbiomassassa on ollut suurta vuosien välistä vaihtelua mutta 2000-luvulla suuntaus on yleisesti ottaen ollut laskeva (Kuva 1). 2010-luvulla biomassa on ollut merkittävästi pienempi kuin 2000-luvulla ( $t = 5.565$ ,  $p = 0.003$ ). Sen sijaan petoäyriäisten biomassassa ei ole havaittavissa trendiä ajan suhteen (Kuva 1). Laiduntavan äyriäisplanktonin väheneminen on kuitenkin pysähtynyt kuluvalle vuosikymmenellä ja viime vuosina ollut hieman

kohoamaan päin varsinkin pienikokoisten (0.3-0.5 mm) vesikirppujen runsastumisen vuoksi (Kuva 2). Suurikokoisempien (0.5-1.3 mm) vesikirppujen biomassat ovat pienentyneet 2000-luvulla, etenkin 2010-luvulla, jolloin biomassat ovat olleet merkittävästi pienempiä kuin edeltävällä vuosikymmenellä ( $t = 2.731$ ,  $p = 0.041$ ). Aivan viime vuosina tämä suurten vesikirppujen laskusuhdanne on kuitenkin tasaantunut (Kuva 2).



**Kuva 1.** Koko eläinplanktonin sekä hankajalkaisäyriäisten ja vesikirppujen (erikseen pienet ja suuret lajit) tilavuuspainotetun biomassin keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) Vesijärven Enonselällä vuosina 1991-2018. Katkoviivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja ja yhtenäiset viivat biomassojen ja ajan lineaarista suhdetta 2000-luvulla ( $R^2$ -luku osoittaa selityksasteen).

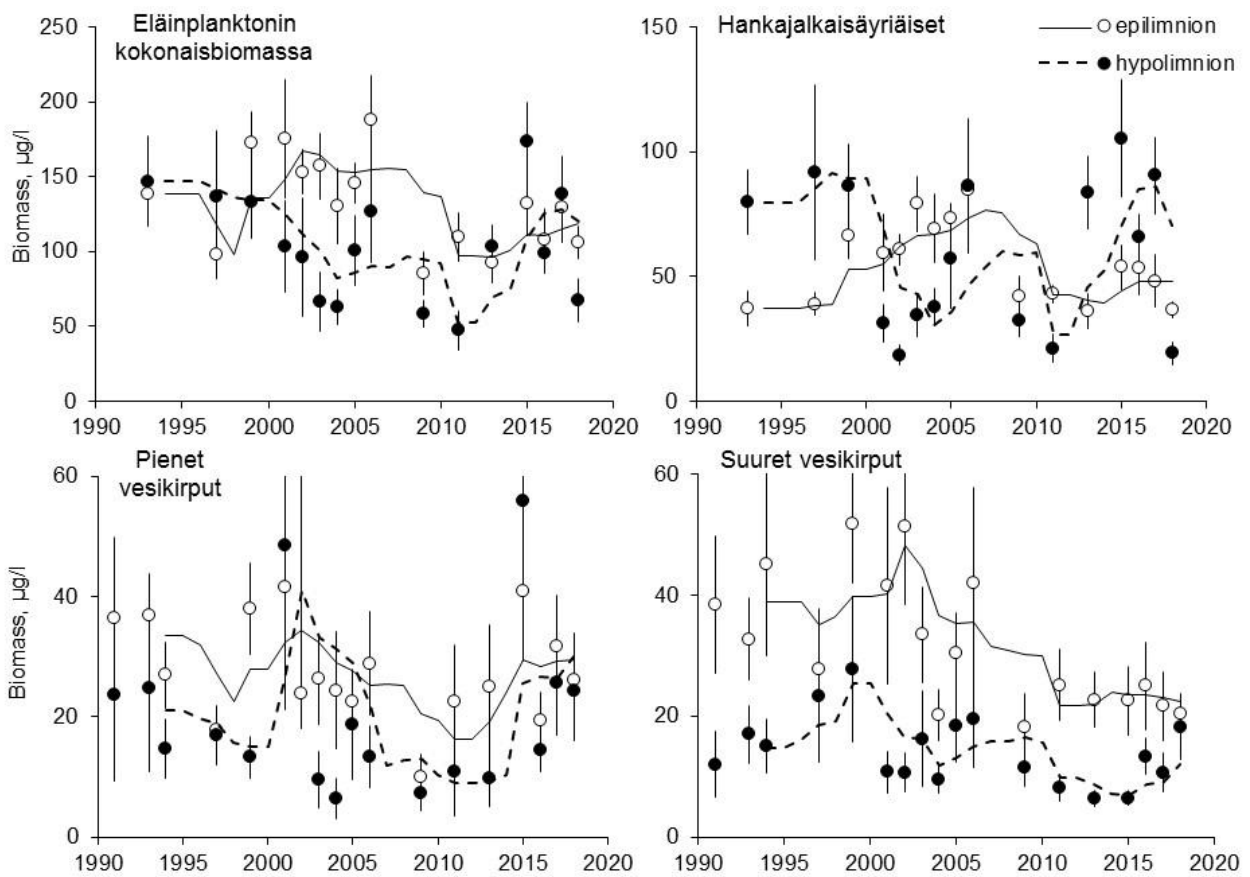


**Kuva 2.** Kasviplanktonia suodattavien suurten (vasemmalla) ja pienten (oikealla) vesikirppujen tilavuuspainotetun biomassin keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) Vesijärven Enonselällä vuosina 1991-2018. Katkoviivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja ja yhtenäiset viivat biomassojen ja ajan lineaarista suhdetta ( $R^2$ -luku osoittaa selityksasteen).

### Eläinplanktonbiomassa eri vesikerroksissa

Eläinplanktonbiomassa on ollut yleensä suurempi päällyss- kuin alusvedessä, mutta vuosina 2013-2017 biomassaa oli yhtä paljon tai jopa enemmän alus- kuin päällyssvedessä (Kuva 3). Nämä erot vesikerrosten välillä eivät kuitenkaan olleet merkitseviä (t-testi;  $p > 0.05$ ). Kesällä 2018, jolloin Vesijärveä ei hapetettu, biomassaa oli jälleen korkeampi päällyss- kuin alusvedessä. Alusveden kokonaisbiomassan kohoamisen vesikerrosten sekoitusvuosina selittää suurelta osin hankajalkaisäyriäisten runsastuminen (Kuva 3). Etenkin *Limnocalanus macrurus* -petoäyriäinen on ilmeisesti hyötynyt hapekkaasta alusvedestä. Vuonna

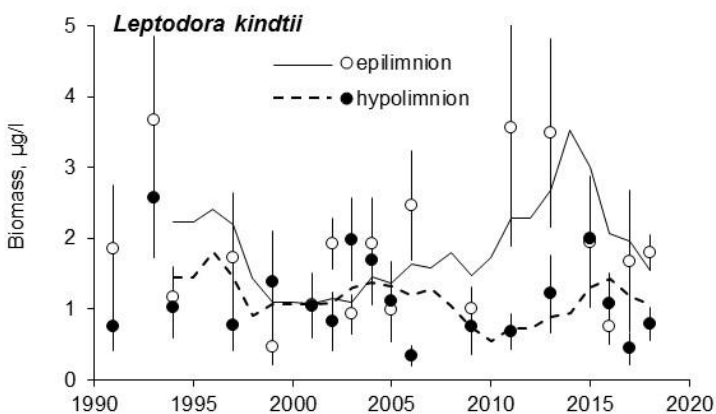
2018 sitä ei kuitenkaan ollut juuri lainkaan, ei edes alkukesällä, jolloin alusvesi oli hapekas. Suurikokoisena tämän lajin lähes täydellinen kato heijastui sekä hankajalkaisten että koko eläinplanktonin aiempia vuosia vähäisempään biomassaan alusvedessä. Viime vuosina pienikokoisten vesikirppujen, enimmäkseen *Bosmina*-suvun lajien biomassat ovat olleet kasvamaan päin niin alus- kuin päällyssvedessä. Sen sijaan suurikokoisten vesikirppujen biomassaa on laskenut koko tarkastelujakson ajan etenkin päällyssvedessä (Kuva 3).



**Kuva 3.** Koko eläinplanktonin sekä hankajalkaisäyriäisten ja leviä laiduntavien vesikirppujen (erikseen suuret ja pienet) biomassan keskiarvo ( $\pm$ keskivirhe) Vesijärven päällysvedessä (epilimnion) ja alusvedessä (hypolimnion) kesäkuusta lokakuuhun 1991-2018. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

Pienikokoisia vesikirppuja saalistava *Leptodora kindtii* –petovesikirppu (jopa >10 mm) runsastui 2000-luvulla erityisesti päällysvedessä mutta on viime vuosina vähentynyt. Toinen Vesijärven ulappa-alueen petovesikirppu *Bythotrepes*

*longimanus* (1.5 mm) esiintyy vain satunnaisesti eläinplanktonnäytteistä. Vuonna 2017 lajista havaittiin vain 2 yksilöä kesäkuun lopulla eikä vuonna 2018 yhtään.

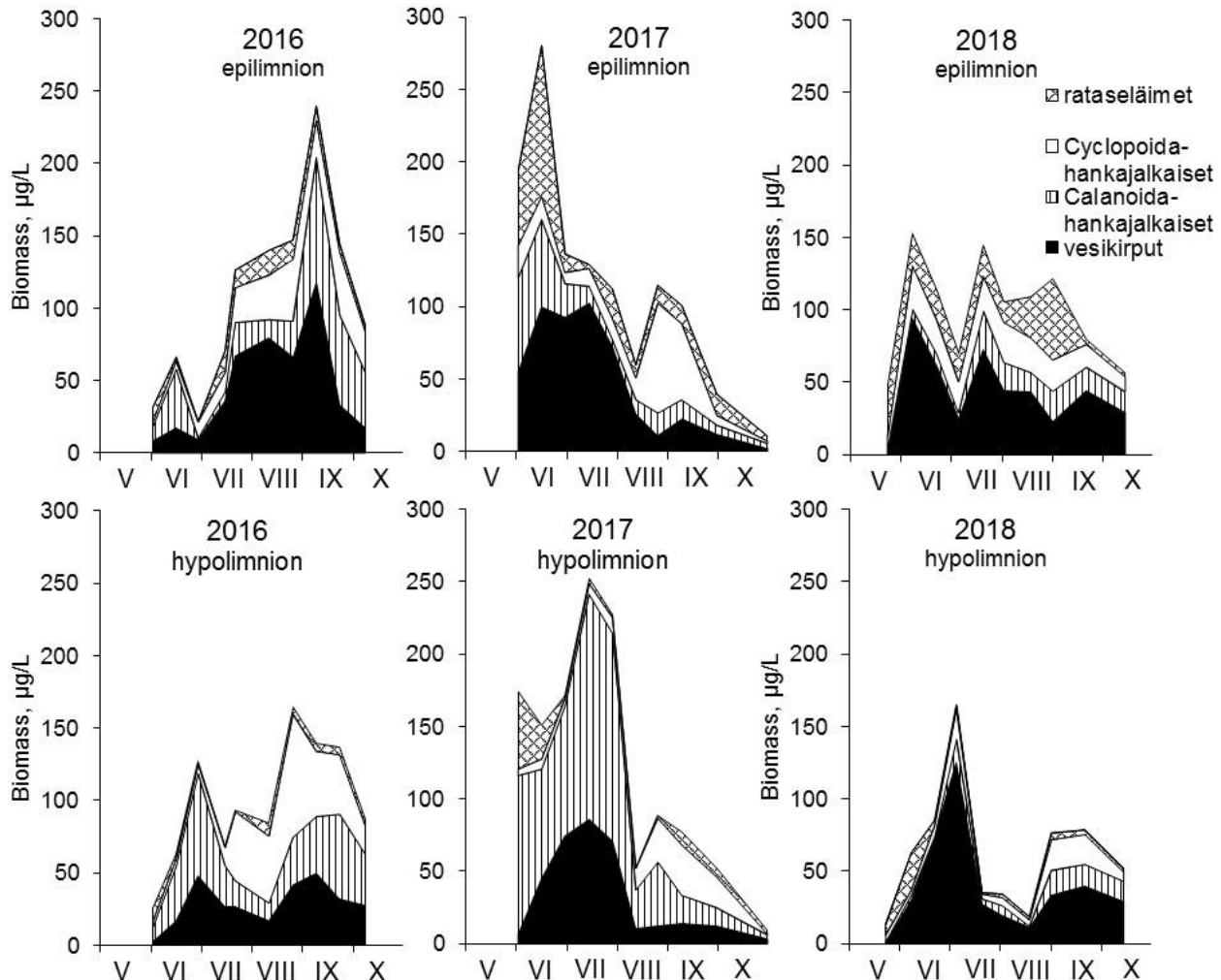


**← Kuva 4.** *Leptodora kindtii* –petovesikirppun biomassojen kasvukauden keskiarvo ( $\pm$ keskivirhe) päällysvedessä (epilimnion) ja alusvedessä (hypolimnion) vuosina 1991-2018. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

## Eläinplanktonyhteisön vuodenaikainen kehitys vuosina 2016-2018

Siinä missä vuonna 2016 alkukesän biomassa varsinkin vesikirppujen osalta lähti hyvin hitaasti kohoamaan, vuonna 2017 se oli suuri jo ensimmäisen näytteenoton aikaan kesäkuun alussa sekä päällys- että alusvedessä. Hyvin lämpimästä keväästä huolimatta vuonna 2018 alkukesän biomassat olivat alhaisia, mutta alkoivat kohota kesäkuun mittaan ja pysyivät koko loppukesän kohtuullisen runsaina toisin kuin vuonna 2017, jolloin Cyclopoida-hankajalkaisia lukuun ottamatta eläinplanktonbiomassa laski kohti loppukesää ja syksyä (Kuva 5). Vesikirppujen biomassahuippu siirtyi vuonna 2016 loppukesään mutta vuosina 2017 ja 2018 se ajoittui kesä-heinäkuulle, kuten

Vesijärvässä tyypillisesti aiemminkin. Calanoida-ryhmään lukeutuva *Limnocalanus* -petoäyriäinen muodosti kesä-heinäkuussa 2017 valtaosan alusveden biomassasta, joka siksi kohosi huomattavan korkeaksi (Kuva 5). Päällysveden Calanoida-biomassan muodostaa *Eudiaptomus gracilis* -äyriäinen, joka laiduntaa kasviplanktonia. Vesijärvässä rataseläinten biomassa on vähäinen verrattuna äyriäisplanktonin biomassaan. Tästä alkukesä 2017 oli poikkeus, kun suuria kolonioita muodostava *Conochilus hippocrepis* -laji esiintyi hyvin runsaana, mikä heijastuu poikkeuksellisen suurena rataseläinbiomassana (Kuva 5).

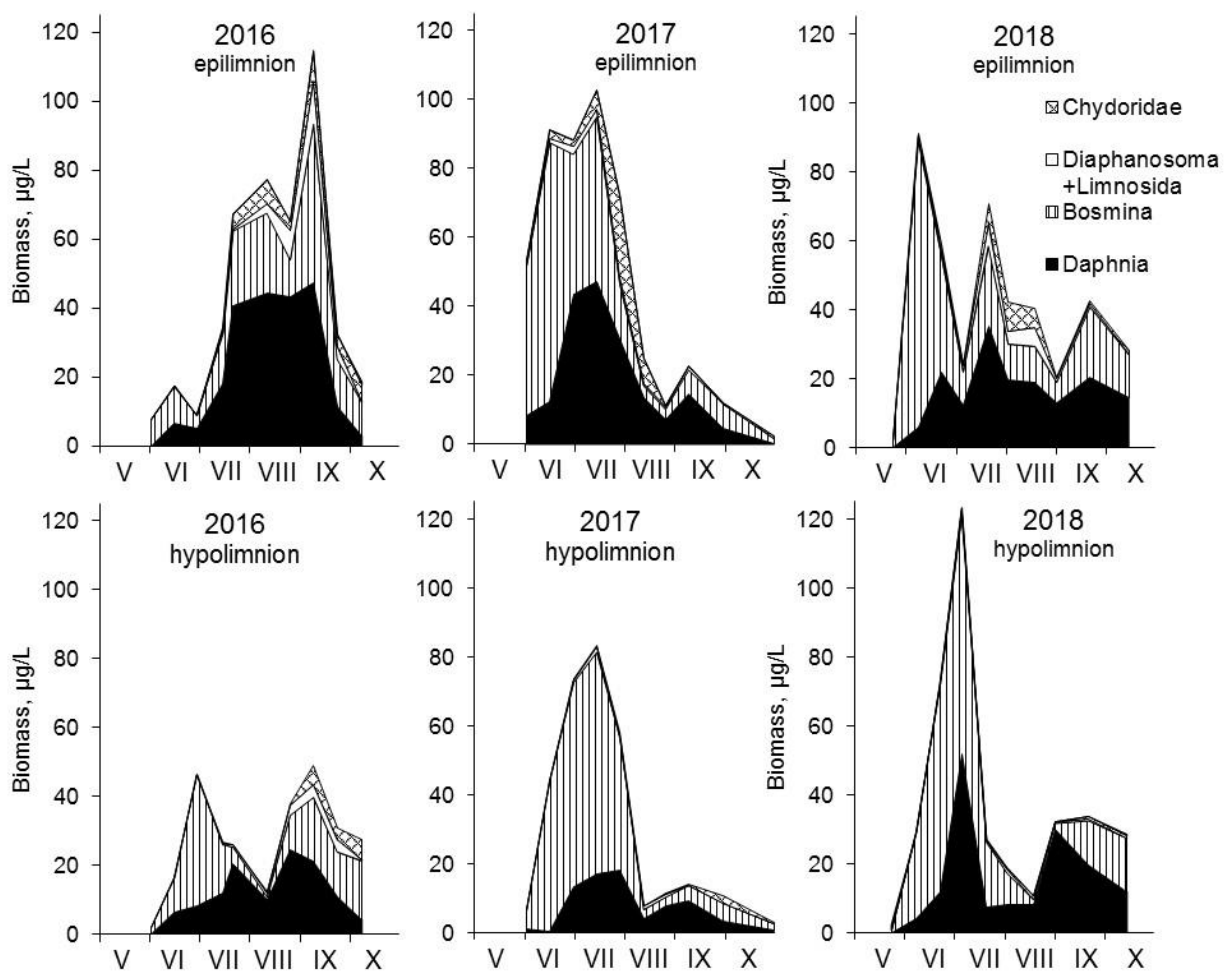


**Kuva 5.** Eläinplanktonin pääryhmien biomassat kasvukaudella vuosina 2016-2018 Vesijärven päällysvedessä (epilimnion) ja alusvedessä (hypolimnion).



Vesikirppuyhteisö muodostuu käytännössä lähes kokonaan kahdesta suvusta: *Bosmina* esiintyy runsaimpana alkukesällä ja *Daphnia* keski- ja loppukesällä (Kuva 6). *Bosmina crassicornis* on tyypillinen päällysveden laji, joka muodosti biomassahuipun kesäkuussa 2017-2018, mutta 2016 tämä huippu jäi pois. Alusvedessä elävät runsaina *B. longispina* ja *B. longirostris* etenkin vuosina 2017-2018. Pääasiassa alusvedessä esiintyvät myös *Daphnia cristata* ja vähäisemmässä määrin *D. longiremis*. *D. cucullata* vallitsee tyypillisesti päällysvedessä ja runsastuu

kohti loppukesää ja syksyä. Kesällä 2017 *Daphnia*-biomassahuippu jäi lyhytaikaisemmaksi kuin vuosina 2016 ja 2018 (Kuva 6). Loppukesällä *Chydorus sphaericus* esiintyy yleensä runsaana, mutta pienikokoisena (0.2-0.3 mm) sen biomassaa jää vaatimattomaksi. Loppukesän tyyppilajistoon kuuluvat *Diaphanosoma brachyurum* ja *Limnoscida frontosa* ovat n. 1 mm mittaisina suurikokoisia, mutta niiden yksilömäärät ovat niin pieniä, että näidenkin biomassaa jää vaatimattomaksi verrattuna *Daphnia*- ja *Bosmina*-biomassaan.



**Kuva 6.** Laiduntavien vesikirppusukujen biomassat kasvukaudella vuosina 2016-2018 Vesijärven päällysvedessä (epilimnion) ja alusvedessä (hypolimnion).

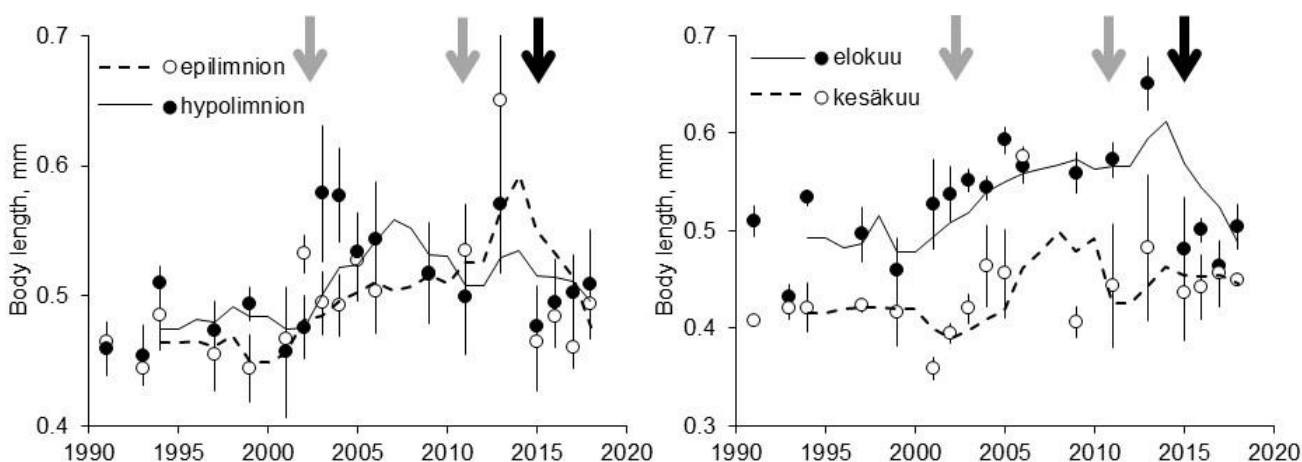
### Vesikirppujen yksilökoko

Kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen yksilökoko kasvoi 2000-luvun alkupuolelta alkaen sen tärkeimmän pedon eli kuoreen populaation

romahdettua ja kuorekannan toisen romahduksen jälkeen 2010-luvun taitteessa ne kasvoivat vieläkin entisestään (Kuva 7). Yksilökoko lähti kuitenkin

yrkästi jälleen pienemään, kun vuonna 2015 syntyi poikkeuksellisen suuri kuoreen vuosiluokka. Vesikirput ovat tyypillisesti olleet suurempia aluskuin päällysvedessä, mutta 2010-luvulla tilanne on kääntynyt ajoittain päinvastaiseksi, mikä viittaa siihen että sekoittaminen homogenisoi päälly- ja alusveden eläinplanktoniyhteisöjä. Kun kesäaikaisesta sekoittamisesta luovuttiin vuonna 2018, alusveden vesikirput erottuivat jälleen suurempina päällysveden vesikirpuista. Toisaalta sama tilanne vallitsi myös kesällä 2017, mikä johtui siitä että Lankiluodon syvänteen laite oli käynnissä vain heinäkuun kaksi viimeistä viikkoa, minkä jälkeen se pysähtyi koko loppuvuodeksi.

Vesikirpujen yksilökoko on pienempi alkukesällä kuin loppukesällä ( $t = 6.439, p < 0.001$ ). Tätä selittää lähinnä se, että pienikokoisen *Bosmina*-suvun lajit vallitsevat alkukesän yhteisössä (ks. edellinen kappale) kun taas loppukesällä valta-asemaan nousevat suuremmat *Daphnia* ja *Diaphanosoma* (vuonna 2016 myös 1.2 mm mittainen *Limnoscida frontosa*). Kuorekannan runsastumisen jälkeen loppukesänkin vesikirput ovat olleet pieniä mutta kuitenkin suurempia kuin alkukesän vesikirput (Kuva 7;  $t = 3.626, p = 0.036$ ).



**Kuva 7.** Vasemmalla kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen pituuksien mediaanista laskettu kasvukauden keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) päällysvedessä (epilimnion) ja alusvedessä (hypolimnion) sekä oikealla vastaavalla tavalla laskettu ja lisäksi tiheyspainotettu pituus koko vesipatsaassa kesä- ja elokuussa 1991-2018. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja, harmaat nuolet osoittavat kuorekannan romahdusten ajankohdat ja musta nuoli kuorekannan poikkeuksellisen suuren vuosiluokan syntymisen.

### Vesikirppujen ja kasviplanktonin suhde

Kasviplanktoniin kohdistuvaa potentiaalista laidunnuspainetta voidaan tarkastella vesikirppujen ja kasviplanktonin biomassasuhteen avulla: mitä suurempi suhdeluku sitä voimakkaammin vesikirppujen voidaan olettaa säätelevän leväbiomassoja. Enonselän eläinplanktonaineistosta on laskettu koko vesipatsaan biomassa painottaen tuloksia eri syvyyskerrosten tilavuuksilla. Kasviplanktonin biomassa on arvioitu klorofyllipitoisuuden perusteella, koska

mikroskooppisesti analysoituja näytteitä on otettu monena vuonna sangen vähän ja yleensä eri aikaan kuin eläinplanktonnäytteitä. Enonselän korofyllipitoisuuden suhde kasviplanktonbiomassaan on saatu laskemalla näiden välinen lineaarinen regressioyhtälö ( $R^2 = 0.38$ ) vuosien 1991-2015 aineistosta:

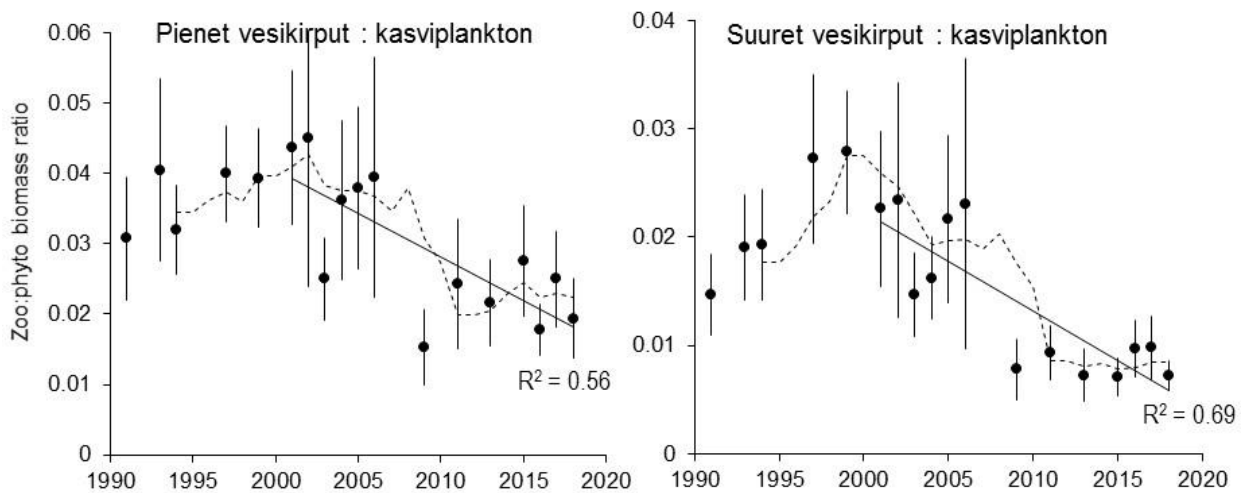
$$y = 184.42x + 93.19, \text{ jossa}$$

$$y = \text{klorofylli a -pitoisuus } (\mu\text{g/l})$$

$$x = \text{kasviplanktonbiomassa } (\mu\text{g/l})$$

Eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassasuhde kasvoi 1990-luvun mittaan mutta kääntyi laskuun 2000-luvulla laskettiinpa se kaikkien vesikirppujen tai vain suurten vesikirppujen biomassan perusteella (Kuva 8). Kun tarkasteluun otetaan mukaan vain suuret vesikirput, suhdeluku laskee jyrkemmin kuin jos mukaan lasketaan kaikki laiduntavat vesikirput paitsi *Chydorus sphaericus*. Ao. lajin merkitys kasviplanktonin laiduntajana on hyvin vähäinen ja se pystyy käyttämään ravinnokseen myös bakteereja, minkä vuoksi se jätettiin pois laskuista. 2010-luvulla

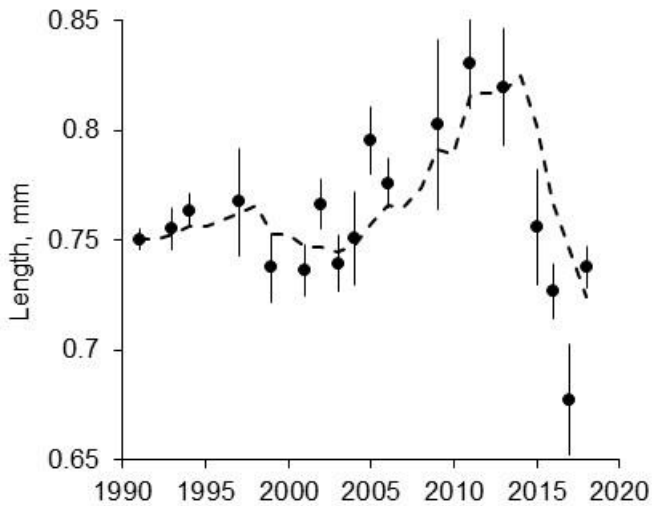
kasviplanktonin biomassaa on ollut suhteessa vesikirppujen biomassaan merkitsevästi enemmän 2000-lukuun verrattuna ( $t = 3.995$ ,  $p = 0.010$ ) huolimatta siitä että viime vuosina vesikirppujen biomassa on hieman jopa kasvanut alusvedessä (vrt. Kuva 3). Kuten kuvassa 8 olevista selityksasteistakin nähdään, suurten vesikirppujen ja kasviplanktonin biomassasuhteessa on tapahtunut vieläkin voimakkaampi notkahdus 2000-luvulta 2010 luvulle tultaessa ( $t = 7.166$ ,  $p = 0.001$ ).



**Kuva 8.** Leviä laiduntavien vesikirppujen biomassan suhde kasviplanktonin biomassaan (kesä-syyskuun keskiarvo  $\pm$  keskivirhe) 1991–2017. Vasemmalla kaikkien vesikirppujen (poislukien *Chydorus sphaericus*) ja oikealla suurten vesikirppujen biomassan perusteella laskettu suhde. Katkoviivat esittävät viiden vuoden juoksevan keskiarvon ja yhtenäinen viiva lineaarisen kehityksen ajan suhteen 2000-luvulla ( $R^2$ -arvo osoittaa aineiston selityksasteen).

Jos vesikirppujen pituusaineistosta jätetään huomiotta juveniilit eli nuoruusvaiheet, joita voi ajoittain olla huomattava osa populaatioista ja jotka aikuisia pienempikokoisina väistämättä alentavat keskimääräistä yhteisön kokoa, saadaan tarkempi käsitys siitä millainen kasvupotentiaali vesikirpuilla on ja erityisesti ”avainsuku” *Daphni*alla, joka on monia muita vesikirppuja tehokkaampi kasviplanktonin laiduntaja. Aikuisten

eli lisääntymisvaiheessa olevien (embryoita tai (kesto)munia kantavien) *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko kasvoi 1990-luvun alkupuoliskolla, pienehi hieman vuosisadan taitteessa ja kasvoi jälleen vuoden 2005 jälkeen, kunnes kuoreen runsastuttua vuonna 2015 *Daphni*at pienenevät ja vuonna 2017 mitattiin koko seurantajakson heikoin tulos (Kuva 9). Vuonna 2018 tilanne kuitenkin kääntyi parempaan suuntaan.



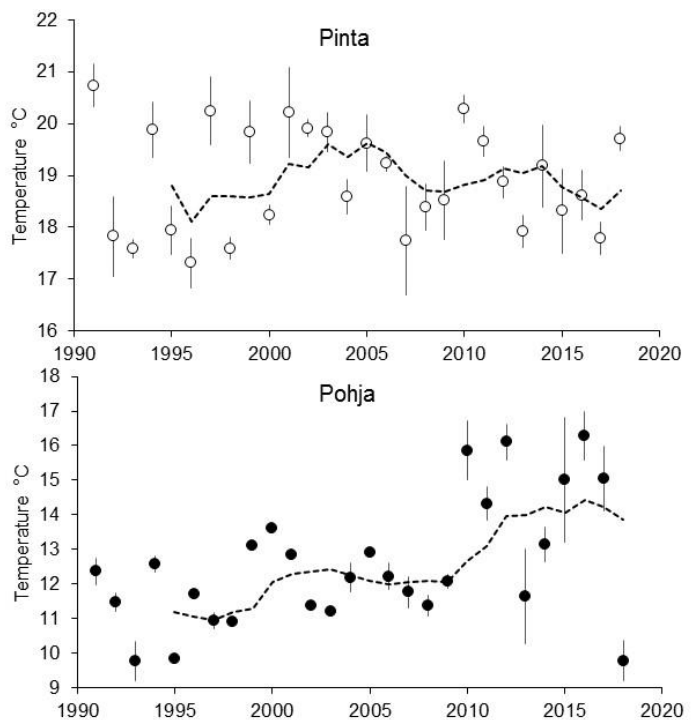
**Kuva 9.** Aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoon keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) koko vesipatsaassa vuosina 1991-2018. Viiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon.

## Eläinplankton tutkimuksen yhteydessä mitatut veden fysikaalis-kemialliset ominaisuudet ja leväbiomassa

### Lämpötila

Kesän kerrostuneisuuskauden lopulla (heinäkuun lopulta elokuun puoliväliin) pintaveden lämpötila on vaihdellut paljon vuosien välillä eikä selkeää trendiä ole havaittavissa. Sen sijaan pohjanläheinen vesi on ollut keskimäärin 4°C aiempaa lämpimämpää vuosina 2011-2017, jolloin vesikerroksia on sekoitettu (Kuva 10). Vuonna 2018 sekoitusta ei jatkettu, jolloin alusvesi oli huomattavasti aiempaa viileämpää, mitä edesauttoi myös vesikerrosten voimakas kerrostuminen hellekesän ansiosta. Siinä missä pintaveden lämpötila oli keskimäärin 20°C, alusvedessä se oli vain 10°C.

**Kuva 10.** Pintaveden (0-5 m; ylhäällä) ja pohjanläheisen veden (20-30 m; alhaalla) lämpötilan keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) kesän kerrostuneisuuskauden lopulla vuosina 1991-2018. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.



### Happipitoisuus

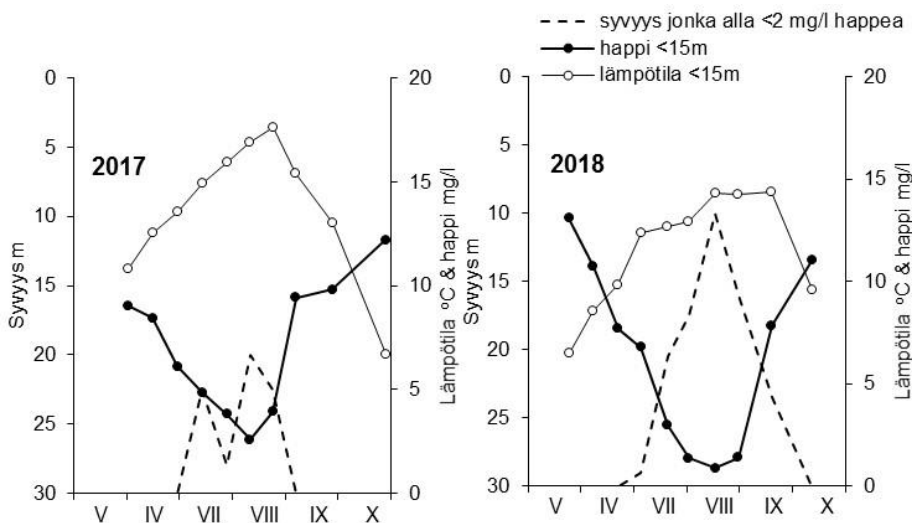
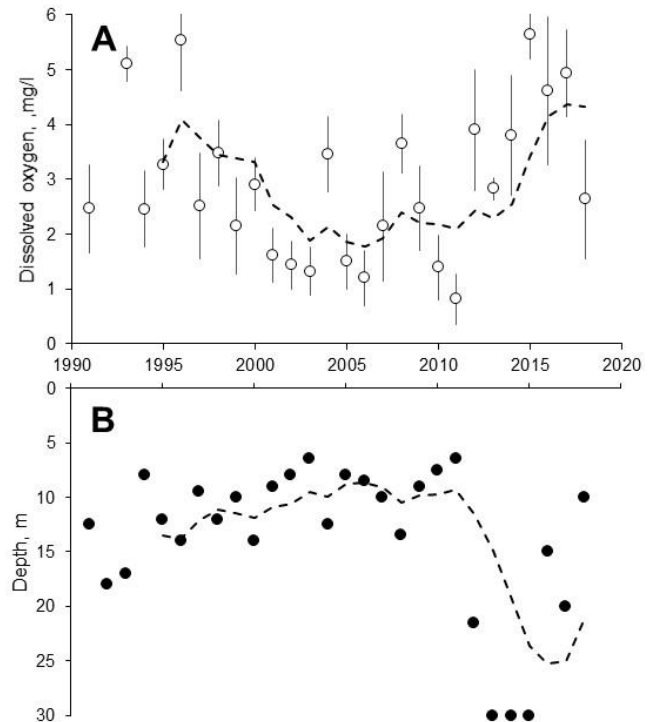
Alusvedessä liuenneen hapen pitoisuus alkoi vähentyä 1990-luvun puolivälin jälkeen, mutta tämä kehitys pysähtyi 2000-luvun alkuvuosina ja vuodesta 2012 happipitoisuus on kasvanut (Kuva

11A). Vuosituhannen taitteessa vähähappisen ( $\leq 2$  mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>) vesikerroksen raja alkoi kohota lähemmäksi pintaa ja 2000-luvulla tämä rajapinta on noussut useana kesänä lähelle ylintä 10 m

vesipatsasta ja toisinaan senkin yli. Vuosina 2012-2017 vähähappista alusvettä ei joko ole ollut tai se on kohonnut ylimmillään 15-20 m syvyyteen, mutta kesällä 2018, kun vettä ei enää sekoitettu, vähähappinen vesikerros on ollut ylimmillään n. 10 m syvyydessä (Kuva 11B). Vuonna 2017 alusveden happipitoisuus oli alimmillaan elokuun puolivälissä, jolloin myös lämpötila oli korkeimmillaan 17.9 °C (Kuva 12). Vähähappisen

vesikerroksen paksuus oli enimmillään kuitenkin vain 10 metriä, kun elokuussa 2018 se oli tuplasti sen verran. Alusveden tilavuuspainotetun happipitoisuuden kokonaistilanne ei kuitenkaan eronnut näiden kahden vuoden välillä (Kuva 12; t-testi  $p > 0.05$ ), vaikka kesä 2017 oli viileä ja vesikerroksia sekoitettiin mekaanisesti kun taas kesä 2018 oli helteinen eikä vesikerroksia sekoitettu.

**Kuva 11.** (A) Alusveden (15-30 m) tilavuuspainotetun happipitoisuuden keskiarvo ( $\pm$ keskivirhe) kesän kerrostuneisuuskauden loppupuolella heinäkuun lopulta elokuun puoliväliin ja (B) vastaavana ajanjaksona vähähappisen alusveden suurin paksuus eli se vesikerros, jonka alapuolella hapen pitoisuus on  $\leq 2$  mg/l vuosina 1991-2018. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

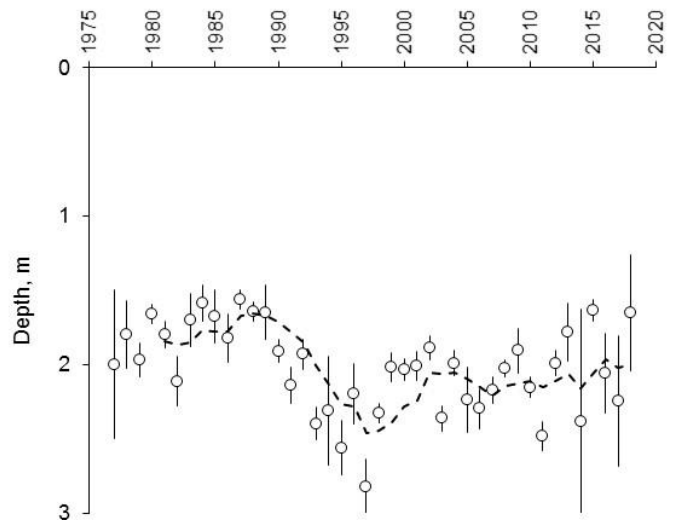


**← Kuva 12.** Alusveden (15-30 m) tilavuuspainotettu lämpötila ja liuenneen hapen pitoisuus sekä syvyys, jonka alapuolella happipitoisuus on alle 2 mg/l Lankiluodon syvänteessä kesäkuusta lokakuuhun vuosina 2017 ja 2018.

## Näkösyvyys

Veden kirkastuessa 1990-luvun alkupuolella kasvukauden keskimääräinen näkösyvyys oli parhaimmillaan 3 m vuonna 1997 mutta lähti sen jälkeen uudelleen heikkenemään ja on 2000-luvun mittaan pysynyt samalla tasolla (Kuva 13). Seurantajakson heikoin näkösyvyys mitattiin vuonna 2015 ja samalle tasolle keskiarvo asettui myös vuonna 2018, joskin vaihtelua oli enemmän.

**Kuva 13.** Näkösyvyyden keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) kesä-syyskuussa vuosina 1990-2018 (viiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon). Huom! mitä alempana vuosikeskiarvo on sitä suurempi näkösyvyys ja siis kirkkaampi vesi ja päinvastoin.



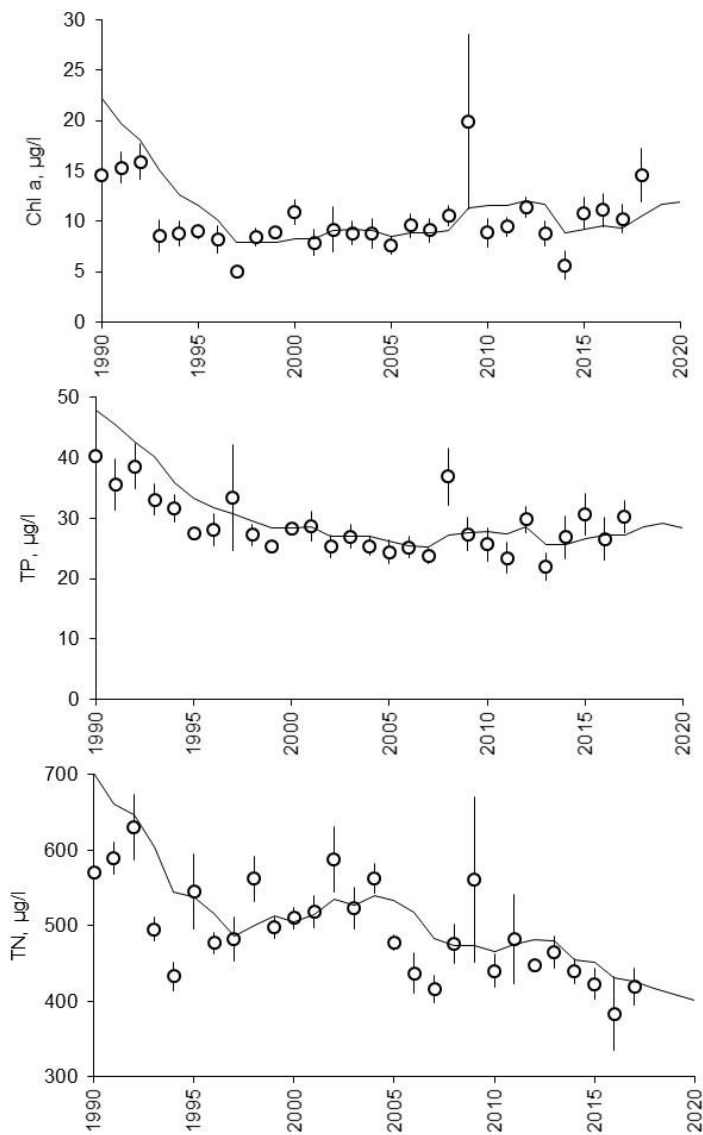
## Kasviplankton ja ravinteet

Enonselän päänlysveden klorofyllipitoisuuden perusteella arvioitu kasviplanktonin määrä vaihteli melkoisesti kasvukaudella 2017 ja oli alimmillaan heinä-elokuun taitteessa (Kuva 13), jolloin vesikirppujen biomassa puolestaan oli korkeimmillaan. Kesä-syyskuun keskiarvo oli samalla tasolla kuin edeltävinä kahtena vuonna ja koko 2000-luvulla keskimäärin (Kuva 14). Seurantajakson korkein klorofyllipitoisuus suhteessa fosforipitoisuuteen mitattiin vuonna 2009, jolloin Enonselällä oli voimakas leväkukinta loppukesällä. Samana vuonna alkukesän huomattavasti alhaisemmat klorofyllipitoisuudet kasvattivat keskiarvon hajonnan huomattavan suureksi (Kuva 14). 2010-luvulla levämäärissä ei ole tapahtunut suuria muutoksia, joskin vuonna 2018 ne olivat jälleen kohoamaan päin.

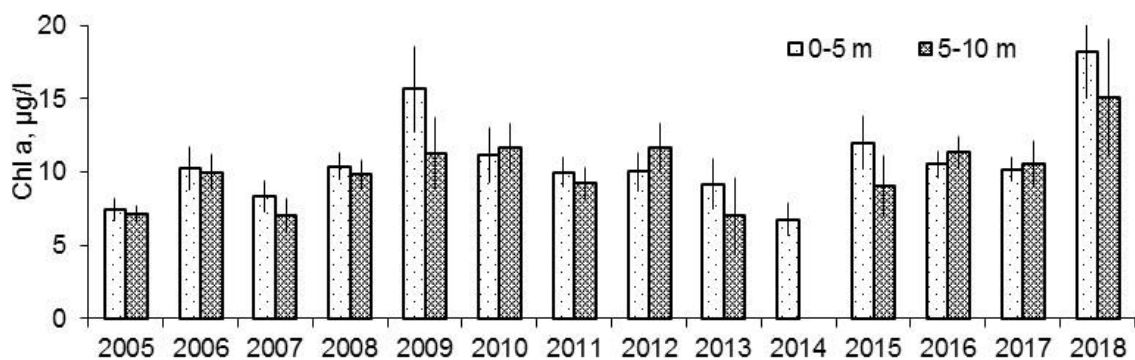
Pintaveden kokonaisfosforipitoisuus laski tasaisesti 1990-luvulla ja 2000-luvun alussa niin että se lähestyi 20  $\mu\text{g/l}$  pitoisuutta. Vuonna 2008 mitattiin kuitenkin huomattavan korkeita pitoisuuksia etenkin heinä-elokuussa (49 ja 57

$\mu\text{g/l}$ ; SYKE:n Hertta-tietokanta). Tämän jälkeen fosforimäärissä on ollut aiempaan verrattuna voimakkaampaa vuosien välistä vaihtelua. Viimeisimpinä kolmena vuonna ne ovat olleet jälleen kasvussa ja viime vuosina kasvukauden keskiarvo on ollut 30  $\mu\text{g/l}$  tuntumassa (Kuva 14). Kokonaistyyppipitoisuus laski 1990-luvun alussa vielä fosforipitoisuuttakin voimakkaammin mutta alkoi vuosisadan vaihteessa jälleen nousta. Vuoden 2004 jälkeen tyyppipitoisuus notkahti mutta kohosi vuosina 2008-2009. Sitten tyyppipitoisuudet ovat olleet laskusuunnassa (Kuva 14).

Velvoitetarkkailun klorofyllipitoisuudet mitataan vesipatsaasta, joka vastaa noin kaksi kertaa näkösyvyyttä (ns. tuottava kerros) ja on tyypillisesti 0-4 m tai 0-5 m kokoomanäyte. Eläinplankton-tutkimuksen yhteydessä on otettu näytteet klorofylli-a pitoisuuden mittaamista varten sekä 0-5 m että 5-10 m syvyydestä erikseen ja havaittu että syvemmässä vesikerroksessa on saman verran leviä kuin lähempänä pintaakin (Kuva 15).



**Kuva 14.** Ylinnä klorofylli a –pigmentin (Chlorophyll a), keskellä kokonaisfosforin (Total phosphorus) ja alimpana kokonaistypen (Total nitrogen) pitoisuuksien keskiarvo ( $\pm$ keskivirhe) kesä-elokuussa 1990-2017, klorofyllin osalta vuoteen 2018 asti. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

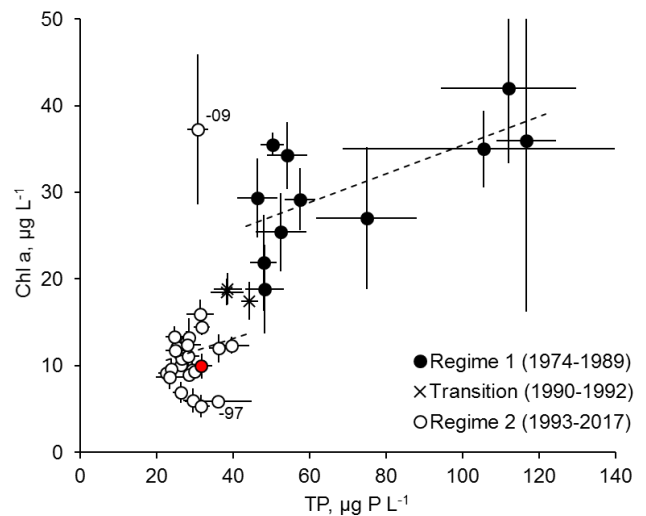


**Kuva 15.** Klorofylli a -pitoisuuksien keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) 0-5 m ja 5-10 m syvyydessä kesä-syyskuussa 2005-2018. Vuonna 2014 Helsingin yliopistolla ei ollut planktonitutkimusta Vesijärvellä, joten 5-10 m näytteitä ei ole otettu ja 0-5 m tulos perustuu pelkästään velvoitetarkkailun tuloksiin.

Vesijärven leväkukinnat syntyvät useimmiten loppukesällä heinäkuun lopulta elokuun puoliväliin. Tuona ajankohtana mitatun keskimääräisen klorofyllipitoisuuden suhde fosforipitoisuuteen on pysynyt varsin vakaana 1990-luvun alussa tapahtuneen ekosysteemin tilan heilahduksen jälkeen lukuun ottamatta vuotta 2009, jolloin Enonselällä oli paljon leväbiomassaa suhteessa fosforipitoisuuteen (Kuva 16). Tuo tilanne jäi kuitenkin poikkeukseksi eli tila palautui jo seuraavana vuonna. Vuodesta 1993 vuoteen

**Kuva 16.** Klorofylli *a* -pigmentin (Chl *a*) pitoisuuden suhde kokonaisfosforin (TP) pitoisuuteen (heinä-elokuun keskiarvo ± keskivirhe) ajanjaksoina, jolloin Vesijärven Enonselän ekologinen tila on ollut huono (1974-1989; Regime 1; mustat pallot) ja tyydyttävä (1993-2017; Regime 2; valkoiset pallot). Näiden kahden ekologisen tilan välinen vaihtuminen (Transition) 1990-1992 on esitetty tähdillä (vrt. Anttila ym. 2013). Vuoden 2017 tilanne on merkitty punaisella pallolla.

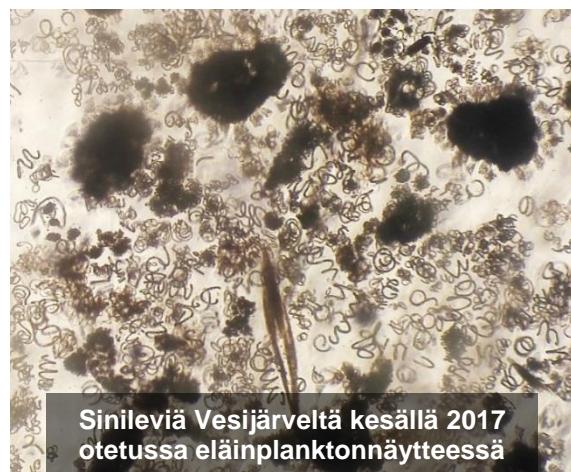
2017 fosforipitoisuus on selittänyt levämääriä hyvin huonosti ( $R^2 = 0.0099$ ; lineaarinen regressio), kun tuota edeltävänä ajanjaksona vuosina 1974-1989 levämäärät olivat varsin suorassa suhteessa fosforipitoisuuksiin ja ravinnetaso selitti kohtalaisesti klorofyllipitoisuuksia ( $R^2 = 0.4552$ ). Vuoden 2018 osalta tämä analyysi on vielä päivittämättä, koska tämän raportin kirjoittamishetkellä ei ollut käytettävissä kaikkia fosforituloksia.



## Tulosten tarkastelu

2000-luvulla eläinplanktonin, varsinkin suurikokoisten vesikirppujen biomassassa on vähentynyt huolimatta siitä että järven tuottavuus ei ole fosforipitoisuuksilla ja levämäärillä mitattuna pienentynyt. Toisaalta 1990-luvun alun kunnostuksen seurauksena vesi kirkastui kun levien määrä ja veden ravinnepitoisuudet vähenivät. Vaikka samaan aikaan järven tuottavuus väheni, eläinplanktonin biomassassa ei kuitenkaan havaittu merkkejä vähenemisestä. Tuottavuus ei ole säädellyt eläinplanktonia Vesijärvessä kuten tutkimuksen ensimmäinen hypoteesi esittää. 1990-luvulla eläinplanktonilla oli merkittävä rooli levämäärien säätelijänä ja se auttoi järven tilan kohentumisessa (Anttila ym. 2013). Monena vuonna havaittu vesikirppu- ja leväbiomassojen peilikuvamainen kehitys myös vahvistaa käsitystä eläinplanktonin tärkeästä roolista Vesijärven veden laadun säätelijänä. 2010-luvulla Enonselän vesikerrosten sekoittaminen on vähentänyt typpipitoisuuksia, mutta koska samaan aikaan fosforipitoisuus ei ole

vähentynyt vaan jopa hieman kohonnut, tyyppi:fosfori- suhde on pienentynyt. Se on ilmeisesti suosinut tyyppiä sitovia sinileviä, kuten *Anabaena*-suvun lajeja, joita havaittiin ajoittain runsaasti eläinplanktonnäytteissä viime vuosina (ks. kuva alla).



Esimerkiksi kesä-heinäkuussa 2016 yli 60 % kasviplanktonbiomassasta oli pitkiä rihmoja muodostavaa *Planktothrix agardhii* -syanobakteeria



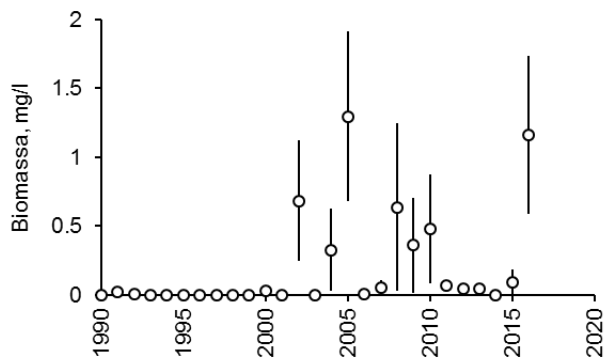
(SYKE:n Hertta-tietokanta), joka todennäköisesti haittasi vesikirppujen ravinnonottoa (siinä missä hankaloitti ja hidasti myös eläinplanktonnäytteiden analysoimista). *P. agardhii* sietää turbulenttia ympäristöä ja vesikerrosten sekoittamisesta tehdyn kirjallisuuskatsauksen mukaan sen onkin havaittu runsastuvan kun kerrostuneisuus mekaanisesti rikotaan (Visser ym. 2016).

Runsaslukuisten koloniaalisten ja suurten rihmamaisten levien takia varsinkin suurikokoisten *Daphnia*-vesikirppujen ravinnonsaanti vähenee, koska isot levät tukkivat vesikirppujen suodatusjärjestelmän, jonka puhdistamisessa vesikirpun energiankulutus kasvaa (Gliwicz 2003). Niinpä isojen vesikirppujen tuotanto vähenee ja kilpailuetu siirtyy pienemmille lajeille tai saman lajin pienempinä lisääntyville klooneille, jolloin aikuisten, lisääntymisiässä olevien vesikirppujen yksilökoko pienenee. Kun suuret koloniaaliset levät muodostavat kasviplanktonkukintoja ja samaan aikaan järvessä on runsaasti planktonia syöviä kaloja, suurikokoisten vesikirppujen määrä vähenee ja tilalle tulee pienikokoisia lajeja (Hulot ym. 2014). Tällaisia ovat tyypillisesti *Bosmina*- ja *Chydorus*-suvun lajit, jotka pystyvät valikoimaan sopivia pienikokoisia leväsoluja suurten levien seasta (Gliwicz 2003).

Kun kasviplanktonin määrä alkoi lisääntyä 2000-luvun alkupuolella ja kehittyi sinileväkukinnoiksi saakka, eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassojen suhde kääntyi laskusuuntaan. Tuottavuuden kasvaessa ja sinilevävaltaisuuden yleistyessä eläinplanktonin kyky säädellä kasviplanktonia vähenee, mikä johtaa eläinplanktonin ja kasviplanktonin välisen biomassasuhteen pienenemiseen (Heathcote ym. 2016). Tämä kehityskulku antaa aiheen olettaa että se tehokkuus, jolla energiaa siirtyy Vesijärven ravintoverkossa alemmilla ravintoketjun tasoilta ylemmille, on viimeisimpien vuosien kuluessa heikentynyt. Vesikerrosten sekoittaminen on ilmeisesti voimistanut tätä kehitystä, mikä tukee aiempia havaintoja kerrostuneisuuden purkamisen biologisista vaikutuksista (Sastri ym. 2014).

Sinilevävaltainen kasviplanktoniyhteisö on eläinplanktonille laadullisesti huonoa ravintoa,

kuten Vesijärvelläkin on osoitettu kesällä 2016. Silloin vesikirppujen syömän sinilevän ja sen määrän välillä oli negatiivinen suhde ja vain 10 % kasviplanktonbiomassasta oli hyvälaatuista mutta vesikirppujen ravinnossa sen osuus oli kuitenkin peräti puolet (Taipale ym., käsikirjoitus). Tämä osoittaa vesikirpun suuren tarpeen saada laadukasta ravintoa kasvaakseen, kuten on osoitettu aiemmissakin tutkimuksissa (esim. Persson ym. 2007). Tämä tarkoittaa myös sitä, että vesikirput joutuvat etsimään tarvitsemansa ravinnon suuren huonolaatuisen massan seasta, mikä vie energiaa pois kasvulta ja lisääntymiseltä. Lisäksi sekoittuneessa vesimassassa plankton homogenisoituu eikä pääse syntymään luontaista laikuttaista esiintymistä. Tämäkin osaltaan heikentää eläinplanktonin kykyä löytää ja hyödyntää soveliaista ravintoa. Näinollen vaikka rehevä järvi tuottaa paljon biomassaa, kasvamiseen tarvittavat välttämättömät rasvahapot ”laimenevat” suureen kasvibiomassaan (Taipale ym. 2016) ja sekoittuneeseen vesimassaan. Vesijärvessä kesällä 2016 ja useina aiempinakin vuosina runsaana esiintynyt *Planktothrix* (Kuva 17) on paitsi huonoa ravintoa myös tuottaa mikrokystiini-myrkkyä, jolle osa *Daphnia*-genotyypeistä on herkkiä mutta toisaalta osa pystyy sopeutumaan vedessä olevaan mikrokystiiniin (Chislock ym. 2013). Eläinplanktonnäytteiden perusteella kesällä 2017 Enonselällä oli yhä runsaasti isoja rihmamaisia leviä, mutta vasta syksyllä ilmestyi jälleen *Planktothrix*-rihmoja (Kuva 17) samoihin aikoihin kun vesikirppujen biomassa alkoi vähentyä. Hankala levätilanne ja ilmeisesti edelleen myös kohtalainen kuorekanta estivät suurikokoisia vesikirppuja runsastumasta ja yhteisön yksilökoko laski vuonna 2017. Tilanne näytti kohentumisen merkkejä kesällä 2018, jolloin isoja rihmamaisia leviä vaikutti olevan eläinplanktonnäytteissä vähemmän kuin edellisenä vuonna (tämän raportin kirjoittamishetkellä SYKE:n Hertta-tietokannassa ei ole vielä kasviplanktonituloksia vuodelta 2018). Samalla suurten vesikirppujen biomassat kääntyivät hienoiseen nousuun ja koko vesikirppuyhteisön, etenkin aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko kasvoi edellisestä vuodesta.



**Kuva 17.** Ylhäällä *Planktothrix agardhii* -biomassa (kesä-lokakuun keskiarvo ±keskivirhe) Enonselällä 1990-2016 (data: Hertta-tietokanta) ja oikealla → valokuva 6.9.2017 otetusta eläinplanktonnäytteestä, jossa näkyy pitkiä *Planktothrix*-rihmoja ja pieni *Daphnia*-vesikirppu.



Rihmamaisten levien runsaus ja hyvälaatuisen ravinnon vähäisyys voivat selittää miksi Vesijärven *Daphnia*-vesikirppujen biomassa on vähentynyt ja yksilökoko pienentynyt pitkällä aikavälillä, mutta esimerkiksi *Bosmina*-lajit eivät ole kärsineet tilanteesta vastaavalla tavalla. Tämän tutkimuksen kolmas ja neljäs hypoteesi saivat vahvistusta ainakin siltä osin että vesikerrosten sekoittaminen suosii pienikokoisia vesikirppuja suurikokoisten kustannuksella etenkin kun planktonia syöviä kaloja eli kuoreita on runsaasti, mutta todennäköisesti edellä kuvattu kasviplanktonyhteisön rakenteen vaikutus on osaltaan edesauttanut tätä kehitystä. Hankajalkaisäyriäiset ja rataseläimet eivät ole vedensekoittamisen seurauksena runsastuneet niin selkeästi vesikirppujen kustannuksella kuin mm. Lydersen ym. (2008) ja Cantin ym. (2011) havaitsivat. Tosin aika ajoin Cyclopoida-äyriäiset ovat esiintyneet hyvin runsaina, kuten esimerkiksi kasvukauden lopulla vuosina 2016 ja 2017, mutta kesällä 2018, jolloin vesikerroksia ei sekoitettu lainkaan, niiden määrä suhteessa muuhun eläinplanktoniin oli vähäinen. Cyclopoida-äyriäiset ovat aikuisina petoja ja niiden toukkavaiheet syövät leviä mutta valikoivasti eikä näillä ole käytännössä merkitystä levämäärien säätelyn kannalta.

Vuoden 2015 ennätysellisen uuden kuorevuosiluokan syntymisen aikoihin, kun vesikirppujen biomassat romahtivat, kehittyi myös voimakas syanobakteeri- ja piileväkukinta, joten Vesijärvellä saatiin todistaa klassista ns. top-down eli ravintoverkossa ylhäältä alaspäin etenevää vaikutusketjua: eläinplanktoniin kohdistuva saalistus vähensi ratkaisevasti etenkin suurten, leviä tehokkaasti laiduntavien vesikirppujen biomassaa niin että kasviplanktoniin kohdistuva säätely heikkeni ja levämäärät lähtivät kasvamaan. Tilanne on näyttänyt jatkuvan varsin samanlaisena, joskin viimeisinä kahtena vuonna suurikokoisten vesikirppujen biomassa on ollut hieman kohoamaan päin alusvedessä. Vesijärven kuoreen tärkeimpiä ravintokohteita ovat vesikirpuista *Daphnia* ja ajoittain myös *Bosmina*, *Limnosida* ja petovesikirppu *Leptodora* (Malinen ym. 2014). Suurikokoiset *Daphnia*-vesikirput kykenevät runsaslukuisina estämään kasviplanktonkukintojen, jopa sinilevien massaesiintymisen syntymisen silloin kun kalojen saalistuspaine on alhainen (Sarnelle 2007). Vesijärven kasviplanktonista on kerätty kuitenkin sen verran harva aineisto, että sen perusteella on hankala osoittaa tällaisia kehityskulkuja, joihin lisäksi toki vaikuttavat monet muutkin biologiset, kemialliset ja fysikaaliset tekijät.

Enonselällä kalojen, etenkin kuorekantojen vaihtelu on heijastunut selkeästi vesikirppujen yksilökokoon vaihteluna. Näinollen tuottavuus ei ole säädellyt eläinplanktonia kuten voisi olettaa. Vuoden 2015 ennätysuuren kuorevuosiluokan syntymiseen nähden päinvastaista tapahtumakulkua todistettiin syksyllä 2002, kun kuorekanta ”romahti” alusveden heikon happitilanteen vuoksi (Malinen ym. 2007). Sen jälkeen vesikirppujen yksilökoko kasvoi (Vakkilainen & Kairesalo 2005), joten voidaan olettaa, että tuolloin Enonselällä oli vain vähän planktonia syöviä kaloja. Vuosikymmenen lopulla yksilökoko ensin hieman notkahti, kun kuoreet runsastuivat hetkellisesti. 2010-luvun taitteessa kuorekanta jälleen romahti, minkä jälkeen

vesikirput jatkoivat taas kasvuaan. Vesikirppujen yksilökoon kasvu kalakantojen säätelyn ansiosta on dokumentoitu myös 1990-luvun alkupuolella, kun Enonselältä poistettiin vuosina 1989-1993 yli miljoona kiloa planktonia syövää kalaa osana järven kunnostustoimia. Tämä heijastui etenkin avainlaji *Daphnia*-vesikirpun koon kasvuna (Nykänen ym. 2010, Anttila ym. 2013 ja tässä raportissa esitetty aineisto). Vesijärvellä on siis osoitettu planktonia syövien kalojen vähenemisen näkyvän vesikirppujen yksilökoon kasvuna ja päinvastoin eli toinen hypoteesi saa näin tukea ja aineisto osoittaa, että vesikirppuyhteisö on hyvä kalaston indikaattori.



Kun vielä pohditaan suurikokoisten vesikirppujen vähenemistä ja pienenemistä, yksi mahdollinen lisätekijä voi olla mikromuovi, jota on havaittu Vesijärven eläinplanktonnäytteissä joka vuosi (ks. yllä oleva kuva). Vesijärven johdetaan kymmenissä viemäriputkissa hulevettä, jonka mukana kaupunkialueelta kulkeutuu paljon paitsi ravinteita ja metalleja (Valtanen ym. 2014), todennäköisesti myös muovia, jota löytyy nykyään kaikkialta ympäristössä (Andrady 2017). Se hajoaa pieniksi hiukkasiksi, jotka vastaavat eläinplanktonin ravinnokseen käyttämien ravintopartikkelien kokoa ja vesikirput voivat syödä

mikromuovia sitä enemmän mitä enemmän sitä on vedessä (Canniff & Hoang 2018). Vesijärven eläinplanktonnäytteissä esiintyy yleisesti erivärisiä, useimmiten kuitumaisia partikkeleita (Kuva 18), jotka mitä ilmeisimmin ovat muovia. Eläinplanktonille ravinnoksi soveliaan kokoiset partikkelit seuloutuvat näytteistä pois, koska eläinplankton kerätään 50 µm haavilla. Esimerkiksi *Daphnia galeata* -vesikirppu, jota esiintyy Vesijärvessäkin vähäisessä määrin, kykenee lisääntymään heikommin jos se saa ravintonsa mukana mikromuovia (Cui ym. 2017). Jopa ravintoon valikoivasti suodattavien

hankajalkaisäyriäisten on osoitettu nielevän mikromuovia, joka voi lisäksi siirtyä eläinplanktonin välityksellä ylemmille ravintoverkon tasoille (Setälä ym. 2014). Muovihiukkaset tuovat kylläisyyden tunteen mutta eivät anna energiaa kasvuun ja lisääntymiseen. Erityisesti nälkiintyneiden *Daphnia*-vesikirppujen kuolevuuden on osoitettu kasvavan silloin kun ne altistuvat mikromuoville (Jemec ym. 2016). Kuten edellä on jo mainittu, Vesijärven eläinplankton kärsii aika ajoin (ainakin sinileväkukintojen aikana) jo muutoinkin hyvälaatuisen ravinnon puutteesta (Taipale ym., käsikirjoitus), joten mikromuovin esiintyminen ja vaikutus eläinplanktoniyhteisöön ja muuhunkin eliöstöön voisi olla tutkimisen arvoinen asia myös Vesijärvellä.

Hapetus eli vesikerrosten sekoittaminen on homogenisoinut päällys- ja alusveden eläinplanktoniyhteisöjä, mikä näkyy mm. siinä että kuluvan vuosikymmenen alkupuolella vesikirput eivät olleet suurempia alus- kuin päällysvedessä kuten aiemmin. Tämä voi olla myös yksi syy sille miksi aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko pieneni niin voimakkaasti. Turbulenssi estää etenkin hitaasti liikkuvia planktonäyriäisiä kuten *Daphnia*-vesikirppuja pysymästä haluamassaan syvyydessä, mikä voi lisätä niiden altistumista kalojen saalistukselle (Sastri ym. 2014). *Daphnia* joutuu hakeutumaan päiväsaikaan syvempiin vesikerroksiin paitsi paetakseen kalojen saalistusta myös ultraviolettisäteilyä, mikä on yksi syy siihen että sen täytyy käyttää paljon energiaa liikkumiseen (Hansson ym. 2016). Tähänkin tarvittavaa energiankulutusta hapetus voi siis lisätä. Vesikerrosten sekoituksen ei ole havaittu vaikuttavan eläinplanktonin horisontaaliseen jakaumaan, mutta kalaparvien on osoitettu hajautuvan, kun ne yrittävät etsiä sopivaan lämpötilaan (Emily ym. 2017). Samalla planktonia syövät kalat kuitenkin pyrkivät myös aktiivisesti hakeutumaan sinne missä on eniten eläinplanktonia saadakseen kasvaneen energian tarpeensa täytettyä. Vaikka kalojen määrä ei kasvaisikaan, niiden saalistuksella voi olla voimakkaampi säätelyvaikutus kuin jos vesikerroksia ei sekoiteta. Vesijärvellä tämä oletamus sai vahvistusta kesällä 2017, jolloin hapetus rajoittui vain heinäkuun

kahteen viimeiseen viikkoon, ja kesällä 2018, jolloin ei hapetettu lainkaan. Tämän seurauksena vesikirppujen yksilökoko alusvedessä alkoi jälleen kasvaa ja ero päällysveden pienempiin vesikirppuihin oli selkeämpi kuin edellisinä kesinä, jolloin vesikerroksia sekoitettiin.

Päällysveden pumppaus syvänteisiin on lämmittänyt Enonselän alusvettä, kuten on havaittu myös muissa vastaavanlaisissa manipulaatioissa (Lydersen ym. 2008, Forsius ym. 2010, Cantin ym. 2011). Pieni muutos lämpötilassa tai muissa tekijöissä ei välttämättä aiheuta vielä juuri mitään muutoksia, mutta ns. kynnsarvon ylittyessä eri tekijöiden vaikutukset erikseen ja yhdessä sekä vähäinkin lisähäiriö voi aiheuttaa suuren muutoksen ja kokonaisen ekosysteemin tilan heilahduksen, jota on vaikea palauttaa (vrt. Scheffer & Carpenter 2003). Veden kohonnut lämpötila lisää eläinten liikkumisaktiivisuutta ja sitä kautta *Daphnia*-vesikirppuihin ja muuhun eläinplanktoniin kohdistuvaa saalistuspainetta (Riessen 2015), joten lämpimässä alusvedessä petosaalis –vuorovaikutussuhteen voi olettaa olevan voimakkaampi kuin viileässä alusvedessä. Lisäksi soveliaan ravinnon saannin kynnsymäärä on herkkä lämpötilalle: tietty määrä ravintoa riittää viileässä muttei lämpötilan noustessa kun aineenvaihdunta kiihtyy (DeMott 1989). Kasvanut energiantarve ja enimmäkseen heikkolaatuinen ravinto yhdessä kuoreen aiheuttaman voimakkaan saalistuspaineen kanssa voivat selittää miksi *Daphnia*-yksilökoko pieneni ja miksi esimerkiksi Enonselän alusvedessä aiemmin tyypillinen *Daphnia longiremis* on taantunut. Jos Vesijärveä ei enää jatkossa hapeteta kesän kerrostuneisuuskautena, tilanne saattaa eläinplanktonin osalta korjaantua paremmaksi.

Vaikka alusveden lämpeneminen johti viileää vettä suosivien kalojen, kuten kuoreen, muikun ja siian taantumiseen 2010-luvun alussa (Malinen ym. 2014), se ei näyttänyt haitanneen *Limnocalanus macrurus* -petoäyriäistä, vaikka se on jääkauden reliktiinä luokiteltu kylmän stenotermiksi (Roff & Carter 1972). Amerikan suurissa järvissä *L. macrurus* sietää korkeintaan 11-14 °C asteista vettä (Kane ym. 2004). Kuitenkin lähinnä lajin yksilönkehityksen on esitetty olevan herkkä liian

korkeille lämpötiloille (Roff & Carter 1972). Vesijärven *Limnocalanus*-populaatio koostuu kasvukaudella vain aikuisista yksilöistä. Lisääntyminen tapahtuu talven lopulla niin että syntyvät toukat voivat hyödyntää jo jään alla alkavaa kevätkukintaa (vrt. Roff & Carter 1972). Aikuiset ilmeisesti sietävät kohonnutta lämpötilaa. Toisaalta usean vuoden aineiston tarkastelu osoittaa että Vesijärvellä *Limnocalanus* häviää eläinplanktonnäytteistä siinä vaiheessa kun lämpötila nousee 16 °C asteen tuntumaan etenkin jos samaan aikaan happitilanne heikkenee. Kesällä 2017 alusvesi pysyi n. 15 °C asteisena ja hapellisenä aina heinäkuun lopulle saakka, jonne asti myös *Limnocalanus* esiintyi runsaana. Tämän jälkeen se hävisi, kun lämpötila nousi yli 16 °C ja vesi oli vähähappista 20 m syvyydestä pohjaan. Vuonna 2018 happi- ja lämpötila-olosuhteet olivat suuren osan kesää otolliset lajin esiintymiselle, mutta se oli käytännössä hävinnyt eläinplanktonyhteisöstä. Syynä saattaa olla edeltävän syksyn-alkutalven epäedullinen ravintotilanne, minkä takia vuosiluokka jäi niin heikoksi.

Enonselän kaltaisen rehevän järviökosysteemin ns. hystereettistä toimintaa luonnehtii ulkoisen ja sisäisen kuormituksen syklinen vaihtelu: ulkoisen kuormituksen kasvu lisää myös sisäistä kuormitusta, minkä seurauksena rehevöitymiskierre pääsee käyntiin kunnes ulkoinen kuormitus jälleen vähenee ja vaihtelevalla viiveellä seuraa myös sisäisen kuormituksen heikkeneminen (Andersen ym. 2008). Tällaisessa kiertessä olevan järven saaminen levävaltaisesta kirkasvetiseksi edellyttää voimakasta sekä ulkoisen että sisäisen kuormituksen vähentämistä (Andersen ym. 2008) ja juuri tässä järjestyksessä, sillä järven sisäiselle kunnostukselle ei ole perusteita niin kauan kun ulkoista kuormitusta ei ole saatu riittävästi vähennettyä (Gulati ym. 2012). Suurissa järvissä ulkoisen kuormituksen vähentämisen lisäksi muita kunnostustoimia ei välttämättä tarvita eivätkä ne ole edes kustannustehokkaita, koska tällaiset järvet joka tapauksessa ennemmin tai myöhemmin toipuvat rehevöitymisongelmista kun ulkoinen kuormitus vähenee (Jeppesen ym. 2005). Ekosysteemin hystereettiselle toiminnalle on ominaista kynnysarvojen suuruuden vaihtelu, kuten

Enonselälläkin havaittiin: kuormituksen kasvaessa sinileväkukinnat palautuivat alhaisemmassa fosforipitoisuudessa kuin missä ne 1990-luvun alussa hävisivät. Vastaavasti kymmeniä vuosia sitten kuormituksen kasvaessa ravinnepitoisuus on saattanut kasvaa hyvinkin korkeaksi ennen kuin levävaltaisuudesta tuli pysyvä tila (vrt. Scheffer & Carpenter 2003). Järvikunnostuksen tulee olla paitsi järven sisäistä hoitoa myös etenkin ympäröivältä valuma-alueelta maaekosysteemeistä järviökosysteemeihin ulottuvan kokonaisuuden hallintaa (Jarvie ym. 2013, Thornton ym. 2013, Le Moal ym. 2019).

Eläinplankton on yksi niistä tekijöistä, joilla voi olla ratkaiseva merkitys, kun ollaan lähellä näitä kynnysarvoja, joiden ylittyessä järven tila voi nopeasti heilahtaa toiseksi, kuten kävi 1990-luvun alussa. Suurikokoisista vesikirpuista koostuva eläinplanktonyhteisö pitää levämäärät alhaisina ja veden kirkkaana korkeammassa ravinnetasossa kuin pienistä vesikirpuista koostuva yhteisö. Suuria järviaineistoja tutkimalla on havaittu että tämä pätee varsinkin Vesijärven kaltaisissa mesotrofisissa eli keskirehevissä järvissä mutta heikommin niukkaravinteisissa tai hyvin rehevissä järvissä (Jeppesen ym. 2003). Rehevöityminen johtaa eläinplanktonlaiduntajien heikompaan kykyyn hyödyntää kasviplanktonia ravinnokseen, kun suurikokoiset tai koloniaaliset sinilevät runsastuvat (Heathcote ym. 2016). Vaikka Vesijärvi ei ole rehevöitynyt entisestään viime vuosina ravinnemäärillä mitattuna, olosuhteet ovat kuitenkin olleet otolliset koloniaalisten levien, mukaan lukien sinilevät, kuten *Planktothrix*, runsaille esiintymille.

Suuret vesikirput ovat alttiita ajoittaiselle saalistuksen kasvulle esimerkiksi kun planktonia syövät kalat (Enonselän ulapalla keskeisesti kuore; Malinen ym. 2014) onnistuvat tuottamaan voimakkaan uuden vuosiluokan, kuten Vesijärvellä tapahtui loppukesällä 2015. Tilannetta pahentaa jos eläinplankton ei syystä tai toisesta pääse pakenemaan saalistusta suojavaikkoihin eli alusveden pimeään, vähähappiseen vyöhykkeeseen tai vesikasvien suojaan. Vähähappiset vyöhykkeet voivat olla monille eläinplanktonlajeille tärkeitä

piilopaikkoja kalojen saalistukselta ja eräät vesikirput voivat selviytyä alle 1 mg/l happipitoisuudessa (Vanderploeg ym. 2009). Kun kuore edellisen kerran runsastui vuonna 2001, alusvesi ilmeisesti tarjosi vesikirpuille vähähappisen suojapaikan, koska silloin niiden yksilökoko ei pienentynyt yhtä voimakkaasti (Vakkilainen & Kairesalo 2005) verrattuna 2015-2016, jolloin alusvedestä puuttui vähähappinen pakopaikka vesikirpuille.

Jatkossa on tärkeää seurata mihin suuntaan eläinplanktonyhteisön kehitys etenee: pystyvätkö suurikokoiset, kasviplanktonia tehokkaasti säätelevät vesikirput vielä tulevaisuudessa palautumaan, kuten kesän 2018 aineisto antaa alustavasti aiheen olettaa. Tärkeää on myös tutkia kääntyykö eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassasuhde kääntyä nousuun ja jos näin käy niin millaisissa olosuhteissa edellytykset tälle toivottavalle kehityskululle syntyvät. Tällä hetkellä eläinplanktonyhteisö ei vastaa tavoitetilaa, jossa suurikokoiset, tehokkaasti leviää laiduntavat vesikirput esiintyvät runsaina ja siten edistävät ekosysteemin joustavuutta eli kykyä vastaanottaa ulkoisia häiriöitä, keskeisesti kuormitusta. Vedenlaadusta ja eliöyhteisöistä kerätyt pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita kun pyritään ymmärtämään kunnostustoimenpiteiden ja erilaisten häiriöiden, kuten ilmastonmuutoksen ja maankäytön vaikutuksia järviekosysteemien toimintaan ja planktondynamiikkaan (Lüring ym.

2013). Suuri vuosien välinen vaihtelu järven tilaan vaikuttavissa niin sisäisissä kuin ulkoisissa tekijöissä myös korostaa pitkäjänteisen seurannan tärkeyttä: se auttaa asettamaan ajoittaiset ekosysteemin tilan heilahtelut mittasuhteisiinsa ja arvioimaan niiden merkitystä ja mahdollista pysyvyyttä. Vesiekosysteemien vasteita kuormitukseen on yhä vaikea ennustaa ja riskien arvioimisen kehittämiseksi on peräänkuulutettu mm. pitkäaikaisten biologisten aineistojen aiempaa tehokkaampaa hyödyntämistä (Le Moal ym. 2019). Tähän haasteeseen Vesijärven eläinplanktonista kerätty pitkä aikasarja osaltaan vastaa. Saatavilla olevan tiedon ja tähänastisen tarkastelun valossa vaikuttaa siltä että Vesijärven eläinplanktonin kehitystä ohjaa etenkin kalasto ja samalla vahvasti myös saatavilla oleva ravinto ja kasviplanktonyhteisön rakenne. Vesikerrosten sekoittaminen ei näytä vieneen tilannetta eläinplanktonin kannalta ainakaan parempaan suuntaan. Kuten Thornton ym. (2013) toteavat, yhden oireen hoitaminen, kuten vähähappisen alusveden hapettaminen voi johtaa muihin oireisiin, kuten levämäärien kasvuun. Vesijärven eläinplanktonitutkimuksen tulokset viittaavat siihen että seurauksena voi olla myös ravintoketjun toiminnan heikkeneminen siinä merkityksessä että energiaa siirtyy heikosti trofiatasolta toiselle, kun eläinplanktonlaiduntajien kyky hyödyntää ja toisaalta myös säädellä ravintokohdettaan kasviplanktonia heikentyy.

## Kirjallisuus

- Alajärvi, E. & Horppila, J. 2004. Diel variations in the vertical distribution of crustacean zooplankton and food selection by planktivorous fish in a shallow turbid lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 89: 238–249.
- Andersen T, Carstensen J, Hernández-García E & Duarte CM. 2008. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 49-57.
- Andrady, A.L. 2017. The plastic in microplastics: A review. *Marine Pollution Bulletin* 119: 12-22.
- Anttila, S., Ketola, M., Kuoppamäki, K. & Kairesalo, T. 2013. Identification of a biomanipulation-driven regime shift in Lake Vesijärvi: implications for lake management. *Freshw. Biol.* 58: 1494-1502.
- Blomqvist, P., Grundström, R., Johansson, J.-Å., Kinsten, B., Pejler, B. and Persson, G., 1976. *Djurplanktonkompendium*. Univ. Uppsala, 67 pp.
- Brooks J.L & Dodson S.I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Canniff, P.M. & Hoang, T.C. 2018. Microplastic ingestion by *Daphnia magna* and its enhancement on algal growth. *Sci. Tot. Env.* 633: 500-507.
- Cantin, A., Beisner, B.E., Gunn, J.M., Prairie, Y.T. & Winter, J.G. 2011. Effects of thermocline deepening on lake plankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68: 260-276.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Pace, M.L., Bade, D., Cottingham, K.L., Essington, T.E., Houser, J.N. & Schindler D.E. 2001. Trophic cascades, nutrients and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.* 71: 163-186.
- Chislock, M., Sarnelle, O., Jernigan, L.M. & Wilson, A.E. 2013. Do high concentrations of microcystin prevent

- Daphnia* control of phytoplankton? *Water Res.* 47: 1961-1970.
- Cui, R., Kim, S.W. & An, Y.-J. 2017. Polystyrene nanoplastics inhibit reproduction and induce abnormal embryonic development in the freshwater crustacean *Daphnia galeata*. *Nature Scientific Reports* 7: 12095.
- DeMott, W. 1989. The role of competition in zooplankton succession. Sivut 195-252 teoksessa Sommer, U. (toim.) *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag.
- Emily, H., Hrabik, T., Li, Y., Lawson, Z.J., Carpenter, S.R. & Vander Zanden, M.J. 2017. The effects of experimental whole-lake mixing on horizontal spatial patterns of fish and zooplankton. *Aquat. Sci.* 79: 543-556.
- Field, K.M. & Prepas, E.E. 1997. Increased abundance and depth distribution of pelagic crustacean zooplankton during hypolimnetic oxygenation in a deep, eutrophic Alberta lake. *Can. J. Aquat. Sci.* 54: 2146-2156.
- Forsius, M., Saloranta, T., Arvola, L., Salo, S., Verta, M., Ala-Opas, P., Rask, M. & Vuorenmaa, J. 2010. Physical and chemical consequences of artificially deepened thermocline in a small humic lake – a paired whole-lake climate change experiment. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 14: 2629-2642.
- Gauthier, J., Prairie, Y.T. & Beisner, B.E. 2014. Thermocline deepening and mixing alter zooplankton phenology, biomass and body size in a whole-lake experiment. *Freshw. Biol.* 59: 998-1011.
- Geist, J. & Hawkins, S.J. 2016. Habitat recovery and restoration in aquatic ecosystems: current progress and future challenges. *Aquatic Conserv.* 26: 942-962.
- Gliwicz, M. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. Excellence in Ecology 12, International Ecology Institute, Germany.
- Gulati, R.D., Pires, L.M.D. & van Donk, E. 2012. Restoration of freshwater lakes. Teoksessa: van Andel, J. & Aronson, J. (toim.) *Restoration ecology: the new frontier*. Sivut 233-247. Blackwell.
- Hansson, L.-A., Bianco, G., Ekvall, M., Heuschele, J., Hylander, S. & Yang, X. 2016. Instantaneous threat escape and differentiated refuge demand among zooplankton taxa. *Ecology* 97: 249-285.
- Heathcote, A.J., Filstrup, C.T., Kendall, D. & Downing, J.A. 2016. Biomass pyramids in lake plankton: influence of Cyanobacteria size and abundance. *Inland Waters* 6: 250-257.
- Hessen, D.O., Elser, J.J., Sterner, R.W. & Urabe, J. 2013. Ecological stoichiometry: an elementary approach using basic principles. *Limnol. Oceanogr.* 58: 2219-2236.
- Hietala, J., Vakkilainen, K. & Kairesalo, T. 2004. Community resistance and change to nutrient enrichment and fish manipulation in a vegetated lake littoral. *Freshw. Biol.* 49: 1525-1537.
- Hulot, F.D., Lacroix, G. & Loreau, M. 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123: 1291-1300.
- Jarvie, H.P., Sharpley, A.N., Withers, P.J.A., Scott, J.T., Haggard, B.E. & Neal, C. 2013. Phosphorus mitigation to control river eutrophication: murky waters, inconvenient truths and “postnormal” science. *J. Env. Qual.* 42: 295-304.
- Jensen, T.C., Hessen, D.O. & Faafeng, B.A. 2001. Biotic and abiotic preferences of the cladoceran invader *Limnoscira frontosa*. *Hydrobiol.* 442: 88-99.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Jensen, C., Faafeng, B., Hessen, D. O., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Brettum, P. & Christoffersen, K. 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems* 6: 313-325.
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T.A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L.S., Bjerring, R. & Amsinck, S.L. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia* 676: 279–297.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K. (eds.) 1997. The structuring role of submerged macrophytes in lakes: 91-114. Springer-Verlag, New York.
- Jeppesen E, Søndergaard M, Jensen JP, Havens KE, Anneville O, Carvalho L, Coveney MF, Deneke R, Dokulil MT, Foy B, Gerdeaux D, Hampton SE, Hilt S, Kangur K, Köhler J, Lammens E, Lauridsen TL, Manca M, Miracle M, Moss B, Nøges P, Persson G, Phillips G, Portielje R, Romo S, Schelske CL, Straile D, Tatrai I, Villén E & Winder M 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747-1771.
- Jemec, A., Horvat, P., Kunej, U., Bele, M. & Krzan, A. 2016. Uptake and effects of microplastic textile fibers on freshwater crustacean *Daphnia magna*. *Env. Poll.* 219: 201-209.
- Kane, D.D., Gannon, J.E. & Culver, D.A. 2004. The status of *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanoida: Centropagidae) in Lake Erie. *J. Gt. Lakes Res.* 30: 22-30.
- Le Moal, M., Gascuel-Oudou, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Étrillard, C., Moatar, F., Pannard, A., Souchu, P., Lefebvre, A. & Pinay, G. 2019. Eutrophication: A new wine in an old bottle? *Sci. Tot. Env.* 651: 1-11.
- Latja R. & Salonen K. 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. *Verh. Int. Verein. Limnol* 20: 2556-2560.
- Liboriussen L., Søndergaard M., Jeppesen E., Thorsgaard I., Crünfeld S., Jakobsen T.S. & Hansen K. 2009. Effects of hypolimnetic oxygenation on water quality: results from five Danish lakes. *Hydrobiologia* 625: 157-172.
- Lindenmayer, D.B. & Likens, G.E. 2009. Adaptive monitoring: a new paradigm for long-term research and monitoring. *TREE* 24: 482-486.
- Luokkanen, E. 1995. Vesikirppuyhteisön lajisto, biomassa ja tuotanto Vesijärven Enonselällä. Helsingin yliopiston Lahden tutkimus- ja koulutuskeskuksen raportteja ja selvityksiä 25, 53 s.

- Lüring, M. & de Senerpont Domis, L.N. 2013. Predictability of plankton communities in an unpredictable world. *Fresw. Biol.* 58: 455-462.
- Lydersen, E., Aanes, K. J., Andersen, S., Andersen, T., Brettum, P., Baekken, T., Lien, L., Lindstrøm, E.A., Løvik, J.E., Mjelde, M., Oredalen, T.J., Solheim, A.L., Romstad, R. & Wright, R.F. 2008. Ecosystem effects of thermal manipulation of a whole lake, Lake Breisjøen, southern Norway (THERMOS project). *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 12: 509-522.
- Malinen, T., Tuomaala, A., Antti-Poika, P. & Salonen, M. 2007. Vesijärven Enonselän ulappa-alueen kalayhteisön kehitys vuosina 2002-2006. Tutkimusraportti, Helsingin yliopisto.
- Malinen T., Vinni M., Ruuhijärvi J. & Ala-Opas P. 2014. Vesijärven Enonselän ravintoverkko-tutkimuksen kalatutkimukset vuosina 2009-2013.
- Mazumder A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- Nykänen, M., Malinen, T., Vakkilainen, K., Liukkonen, M. & Kairesalo, T. 2010. Cladoceran community responses to biomanipulation and re-oligotrophication in Lake Vesijärvi, Finland, as inferred from remains in annually laminated sediment. *Freshw. Biol.* 55: 1164-1181.
- Pace, M.L., Carpenter, S.R., Johnson, R.A. & Kurtzweil, J.T. 2013. Zooplankton provide early warnings of regime shift in a whole lake manipulation. *Limnol. Oceanogr.* 58: 525-532.
- Riessen, H.P. 2015. Water temperature alters predation risk and the adaptive landscape of induced defenses in plankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 60: 20137-20147.
- Roff, J.C. & Carter, J.C.H. 1972. Life cycle and seasonal abundance of the copepod *Limnocalanus macrurus* Sars in a high arctic lake. *Limnol. Oceanogr.* 17: 363-370.
- Sarnelle, O. 2007. Initial conditions mediate the interaction between *Daphnia* and bloom-forming cyanobacteria. *Limnol. Oceanogr.* 52: 2120-2127.
- Sarvala J., Helminen H., Saarikari V., Salonen S., & Vuorio K. 1998. Relations between planktivorous fish abundance, zooplankton and phytoplankton in three lakes of differing productivity. *Hydrobiol.* 363: 81-95.
- Sastri, A.R., Gauthier, J., Juneau, P. & Beisner, B.E. 2014. Biomass and productivity responses of zooplankton communities to experimental thermocline deepening. *Limnol. Oceanogr.* 59: 1-16.
- Scheffer, M. & Carpenter, S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TREE* 18: 648-656.
- Setälä, O., Fleming-Lehtinen, V. & Lehtiniemi, M. 2014. Ingestion and transfer of microplastics in the planktonic food web. *Env. Poll.* 185: 77-83.
- SFS 5772 Veden a-klorofyllipitoisuuden määrittäminen. Etanoliiuutto. Spektrofotometrinen menetelmä. 1993.
- Taipale, S.J., Aalto, S.L., Galloway, A.W.E., Kuoppamäki, K., Nzobeuh, P. & Peltomaa, E. (käsikirjoitus). Differing eutrophication and browning influence on *Daphnia* nutritional ecology. Lähetetty arvioitavaksi *Inland Waters -lehteen*.
- Taipale, S., Vuorio, K., Strandberg, U., Kahilainen, K.K., Järvinen, M., Hiltunen, M., Peltomaa, E. & Kankaala, P. 2016. Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption. *Env. Int.* 96: 156-166.
- Telesh I.V., Rahkola M. & Viljanen M. 1998. Carbon content of some freshwater rotifers. *Hydrobiologia*, 387/388: 355-360.
- Thornton, J.A., Harding, W.R., Dent, M., Hart, R.C., Lin, H., Rast, C.L., Rast, W., Ryding, S-O. & Slawski, M. 2013. Eutrophication as w 'wicked' problem. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 18: 298-316.
- Vakkilainen, K. 2005. Submerged macrophytes modify food web interactions and stability of lake littoral ecosystems. Reports from the Department of Ecological and Environmental Sciences, University of Helsinki, Lahti, No. 3. Yliopistopaino, Helsinki.
- Vakkilainen, K. & Kairesalo, T. 2005. Zooplankton community responses to the fish stock management of Lake Vesijärvi, southern Finland: changes in the cladoceran body size in 1999-2003. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 29: 488-490.
- Vakkilainen, K., Kairesalo, T., Hietala, J., Balayla, D., Bécares, E., van de Bund, W., van Donk, E., Fernández-Aláez, M., Gyllström, M., Hansson, L.-A., Miracle, M. R., Moss, B., Romo, S., Rueda, J. & Stephen, D. 2004. Response of zooplankton to nutrient enrichment and fish in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshw. Biol.* 49: 1619-1632.
- Valtanen, M., Sillanpää, N., Setälä, H., 2014. The effects of urbanisation on runoff pollutant concentrations, loadings and their seasonal patterns under cold climate. *Water Air Soil Pollut.* 225:1977.
- Vanderploeg, H.A., Ludsin, S.A., Cavaletto, J.F., Höök, T., Pothoven, S.A., Brandt, S.B., Liebig, J.R. & Lang, G.A. 2009. Hypoxic zones as habitat for zooplankton in Lake Erie: Refuges from predation or exclusion zones? – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381: S108–S120.
- Vasama A. & Kankaala P. 1990. Carbon-length regressions of planktonic crustaceans in Lake Ala-Kitka (NE Finland). *Aqua Fennica*, 20: 95–102.