

Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton vuonna 2023 ja pitkällä aikavälillä

Kirsi Kuoppamäki

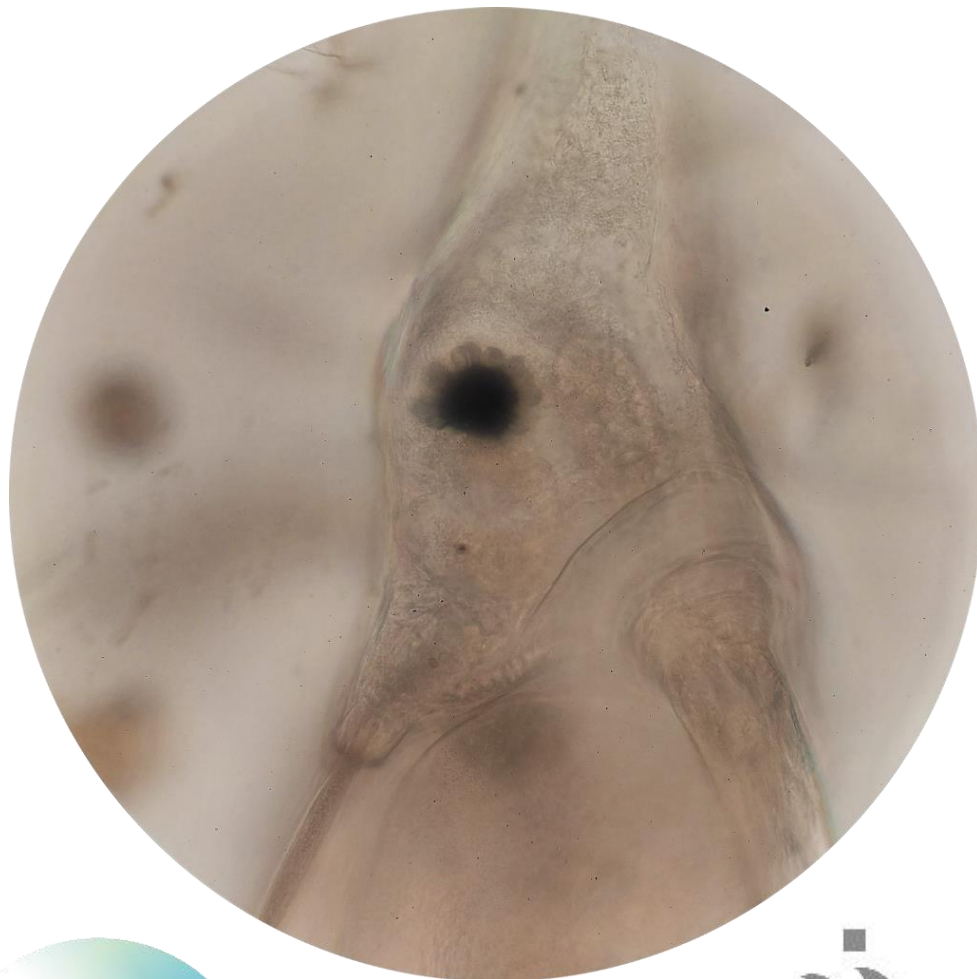
Kokemäenjoen vesistön vesiensuojeluyhdistys ry

&

Helsingin yliopisto

Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta

Ekosysteemit ja ympäristö –tutkimusohjelma (ECOENV)



UNIVERSITY OF HELSINKI

Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton vuonna 2023 ja pitkällä aikavälillä

Tiivistelmä

Eläinplanktonyhteisön kehityksen perusteella Vesijärven Enonselän tila vaikuttaa olevan kehittymässä myönteiseen suuntaan. Ulappa-alueella on kohtalaisesti keski- ja suurikokoisia kasviplanktonia ravinnokseen käyttäviä vesikirppuja, etenkin *Daphnia*-suvun lajeja sekä *Eudiaptomus*-hankajalkaisia. Yhteisössä on alkanut esiintyä lajeja, jotka eivät siedä hyvin voimakasta planktonia syövien kalojen saalistusta, mikä tyypillisesti kasvaa, kun järvi rehevöityy. Saatuja havaintoja tukee myös vedestä mitatun kokonaisfosforipitoisuuden voimakas väheneminen ja vesikirppubiomassan kasvu kasviplanktonbiomassaan suhteutettuna viime vuosina. Vastaavanlaisia ilmiöitä dokumentoitiin 1990-luvulla, jolloin Enonselän tila koheni ja aiemmin jokakesäiset sinileväkukinnat katosivat. Tehokkaasti ja suhteellisen valikoimattomasti leviä suodattavien suurten ja keskikokoisten *Daphnia*-vesikirppujen runsastuminen onkin yksi rehevöityneiden järvien kunnostuksen keskeisistä tavoitteista, johon pyritään säätelämällä kalaston rakennetta hoitokalastuksella. Kasvukauden sisällä on vuodesta toiseen nähty kuin kasviplanktonbiomassa on alhainen silloin kun sitä laiduntavaa eläinplanktonia on paljon – ja päinvastoin. Loppukesällä 2023 vesikirppujen yksilökoko lähti kuitenkin voimakkaasti pienenemään syksyä kohden, mihin melko todennäköinen syy oli kuorekannan vahvistuminen kahden katovuoden jälkeen.

Vesijärvellä on osoitettu, kuinka eläinplanktonyhteisöä tutkimalla voidaan kustannustehokkaasti tehdä päätelmiä järven kalastosta, ravinteikkuudesta ja ekologisesta tilasta sekä arvioida järvien hoitotoimenpiteiden, kuten kalaston säätelyn vaikuttavuutta. Vesikirppujen yksilökoko toimii siis hyvänä indikaattorina ja täydentää koekalastuksen kautta saatavaa tietoa planktonsyöjäkalastosta, etenkin kuoreesta, jota verkko pyytää heikommin kuin muita kaloja. Vesijärvestä vuosikymmenten saatossa kerätyt pitkät aikasarjat ovat auttaneet ymmärtämään monimutkaisia ulkoisesta ja sisäisestä kuormituksesta sekä ravintoverkon toiminnasta johtuvia syy-seuraussuhteita ja siten suuntaamaan vesiensuojelua ja kunnostustoimia. Eläinplanktonyhteisössä havaitut muutokset ovat heijastelleet ja tukeneet käsityksiä myös muutoksista esimerkiksi kalastossa ja ravinnetasossa. Nyt käynnissä olevaa Vesijärven tilan suotuisaa kehitystä onkin erityisen tärkeää seurata. Kerätyt aineistot tarjoavat arvokasta tietoa, jota voidaan hyödyntää myös muilla vastaavanlaisista rehevöitymishaitoista kärsivillä järvillä.

Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton ja vedenlaatu vuonna 2022 sekä pitkällä aikavälillä

Kokemäenjoen vesistön vesiensuojeluyhdistys ry, tutkimusraportti nro 2023/93

yhteistyössä:

Helsingin yliopisto, Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta, Ekosysteemit ja ympäristö -tutkimusohjelma

Tekijä: Kirsi Kuoppamäki, FT, Dos., ympäristöasiantuntija, tutkija
Kokemäenjoen vesistön vesiensuojeluyhdistys ry
Helsingin yliopisto, Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta

Tilaaja: Päijät-Hämeen Vesijärvisäätiö

Kansikuva: *Daphnia galeata* –vesikirppu 25.7.2023 Vesijärvestä otetussa planktonnäytteessä.
(Kuva: Kirsi Kuoppamäki, kuvan rajaamisessa pyöreäksi avusti Aino Vakkilainen)

SISÄLTÖ

1.	Johdanto	3
2.	Aineisto ja menetelmät	4
2.1	Näytteenotto	4
2.2	Eläinplanktonnäytteiden analysointi ja tulosten käsittely	4
2.3	Vedenlaatuaineiston käsittely	5
3.	Tulokset ja tulosten tarkastelu	6
3.1	Vuoden 2023 eläinplanktonyhteisö	6
3.2	Vuoden 2023 vesikirppuyhteisö	8
3.3	Pitkän aikavälin kehitys	9
4.	Johtopäätökset	14
5.	Kirjallisuus ja muut viitattut lähteet	14

1. Johdanto

Eläinplanktonilla on merkittävä strateginen asema järviekosysteemin ravintoverkossa perustuottajien ja petojen välissä, missä se siirtää energiaa alemmilla tasoilla kasvi- ja bakteeriplanktonista ylemmille tasoille, kuten kaloihin. Kasviplanktonia eli järven tärkeintä perustuottajaryhmää laiduntamalla ja ravinteita eri suhteissa sitomalla ja kierrättämällä planktoniset eläimet säätelevät leväyhteisön määrää ja koostumusta. Ne ovat planktonia syövien kalojen ja poikasvaiheessa kaikkien kalalajien tärkeä ravinnonlähde. Koska kalat etsivät ravintoa näkönsä avulla, ne valikoivat ensisijaisesti suurikokoisimpia vesikirppuja ja siten säätelevät tehokkaasti eläinplanktonyhteisön rakennetta (O'Brien 1987, Gliwicz 2003). Järven rehevöityessä planktonia syövät kalat, tyypillisesti särkikalat runsastuvat voimakkaasti, jolloin petokalat eivät enää pysty säätelemään niiden määrää. Ravintoverkon toiminnassa tapahtuvat muutokset (trophic cascade) kiihdyttävät järvessä tapahtuvia muutoksia monimutkaisten suorien ja epäsuorien mekanismien kautta (Carpenter 2003). Eläinplanktonyhteisössä pienikokoiset vesikirput ja rataseläimet runsastuvat, kun ravintokilpailussa vahvemmat suurikokoiset vesikirput saalistetaan pois. Samansuuntainen vaikutus on myös ravinteisuuden lisääntymisellä (Hietala ym. 2004, Vakkilainen ym. 2004; Hulot ym. 2014). *Daphnia*-suvun suurikokoiset vesikirput ovat tehokkaina laiduntajina ns. avainlajeja järviekosysteemissä, koska ne suodattavat suhteellisen valikoimattomasti monen kokoisia leviä (Gliwicz 2003). Niiden runsastuminen onkin yksi rehevöityneiden järvien kunnostuksen keskeisistä tavoitteista, johon pyritään säätelemällä kalaston rakennetta mm. hoitokalastuksella. Kun kaloja on vähän ja suurikokoiset vesikirput vallitsevat eläinplanktonyhteisössä, kasviplanktonin biomassa on ravintotasoon nähden pienempi kuin jos vallitsevina ovat pienikokoinen äyriäisplankton ja rataseläimet (Mazumder 1994). Lisäksi verrattuna hankajalkaisäyriäisiin *Daphnia*, kuten monet muutkin vesikirput, sitovat biomassaansa huomattavan paljon fosforia suhteessa tyypeen (Hessen ym. 2013) ja myös fosfori:hiili-suhde on sangen vakio ja korkea vaikka se voi kasviplanktonravinnossa vaihdella paljonkin (Gliwicz 2003). Niinpä kun fosforia saadaan vesikirppubiomassaan ja siten pois levien käytöstä, esimerkiksi sinileväkukintojen riski vähenee.

Eläinplanktonyhteisöä tutkimalla voidaan arvioida järvien hoitotoimenpiteiden vaikuttavuutta. Sen perusteella pystytään kustannustehokkaasti tekemään päätelmiä järven kalastosta, ravinteikkuudesta ja ekologisesta tilasta. Huolimatta näin merkityksellisestä roolistaan järven "avainyhteisönä" eläinplankton ei kuulu vesipuitedirektiivin mukaisen ekologisen tilaluokittelun laatukriteereihin (Jeppesen ym. 2011), ainakaan toistaiseksi. Vesijärven Enonselällä eläinplanktonyhteisöä on kuitenkin vaihtelevasti seurattu jo vuodesta 1991 (Luokkanen 1995, Vakkilainen & Kairesalo 2005, Anttila ym. 2013, Ruuhijärvi ym. 2020). Lisäksi sitä edeltävien 6 vuoden ajalta on saatu tietoa tutkimalla vesikirppujen jäänteitä sedimentissä (Nykänen ym. 2010). Pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita, jotta voidaan tutkia ekosysteemien vasteita paitsi kunnostustoimenpiteisiin myös erilaisiin häiriöihin kuten ravinnekuormitukseen ja ilmastonmuutokseen (Lindenmayer & Likens 2009).

Rehevöityneen Vesijärven Enonselän kunnostustoimien ansiosta sinileväkukinnat hävisivät 1990-luvulla ja vesi kirkastui ravintoverkon rakenteessa ja ravinnedynamiikassa tapahtuneiden monenlaisten muutosten myötä. Yksi keskeisistä tekijöistä oli vesikirppujen yksilökoon kasvu, mikä vahvisti niiden kykyä säädellä kasviplanktonia (Anttila ym. 2013). 2000-luvulla tilanne on kuitenkin heikentynyt uudelleen. Tämän tutkimuksen tarkoituksena on arvioida eläinplanktonin merkitystä osana Enonselän tilan kehitystä.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1 Näytteenotto

Eläinplanktonaineisto on kerätty Enonselän Lankiluodon syvänpisteeltä vuosina 1991-2023 lukuun ottamatta vuotta 2014, jolloin ei ollut näytteenottoa. Näytteenottoajankohta on ollut aina aamupäivällä klo 9-12. Kuten lähes kaikkina aiempina vuosina, myös vuonna 2023 näytteitä haettiin kahden viikon välein kesä-toukokuun vaihteesta lokakuulle, yhteensä kymmenen kertaa. Vuonna 1997 näytteitä haettiin poikkeuksellisesti vain 5 kertaa (11.6.-13.10.). Vettä on nostettu metrin pituisella Limnos-noutimella (tilavuus 6.94 litraa) kokoomanäytteiksi 0-5, 5-10, 10-20 ja 20-30 m syvyyksiltä. Ensin 0-5 m ja 5-10 m näytteistä on otettu 1 litran osanäyte klorofylli a -pitoisuuden (chl a) määrittämistä varten. Sen jälkeen loppu vesi on suodatettu 50 µm planktonhaavin läpi. Haaville kertynyt eläinplankton (ja muu seston) on huuhdottu 250 ml näytepurkkiin ja säilötty etanoliin (lopullinen konsentraatio 70 %).

Eläinplanktonnäytteenoton yhteydessä on aina mitattu myös näkösyvyys secchi-levyllä sekä veden lämpötila, happipitoisuus ja hapen kyllästysaste metrin välein pinnasta pohjaan (vuodesta 2011 käytössä on ollut optinen YSI Pro ODO).

2.2 Eläinplanktonnäytteiden analysointi ja tulosten käsittely

Laboratoriossa näytteet on yhdistetty kokoomanäytteiksi siten että eläinplankton on analysoitu erikseen kahdesta vesikerroksesta: 0-10 m ja 10-30 m, jotka yleisesti edustavat päällysvesi- ja alusvesikerroksia. Aluksi näytteet puolitettiin. Toinen puolikas arkistoiitiin talteen. Toinen puolikas analysoitiin ja heitettiin sitten pois. *Leptodora kindtii*- ja *Bythotrephes longimanus* -petovesikirput laskettiin ja mitattiin preparointimikroskoopilla (Leica S4E) koko puolikkaasta näytteestä. Sen jälkeen näytteitä laimennettiin tarvittaessa osittamalla ne 1/4-, 1/8-, 1/16- ja/tai 1/32-osanäytteiksi. Useimmiten leväkukinnat tai roskat olivat syynä ajoittain suureen ositusten tarpeeseen.

Laimentaminen oli välttämätöntä, jotta näytteet pystyttiin analysoimaan käänteismikroskoopilla (Olympus IX50). Runsaimpina esiintyviä vesikirppuja pyrittiin laskemaan vähintään 100 yksilöä/laji, mikä käytännössä tarkoittaa useiden osanäytteiden käsittelyä. Eläimet laskeutettiin planktonkyvetteihin ja laskettiin koko kyvetin alalta. Hankajalkaisia mitattiin 3 yksilöä/kopepodiittisvaihe, (erikseen *Mesocyclops/Thermocyclops* ja suuret Cyclopoida-toukat, *Eudiaptomus gracilis*, *Limnocalanus macrurus* ja *Hetercope appendiculata*) ja aikuisista lajikohtaisesti 3 koirasta ja 3 naarasta. Runsaimpina esiintyvien vesikirppulajien pituudet mitattiin 30 yksilöstä ja muita, vähälukuisempia lajeja niin monta kuin niitä oli kaikissa laskeutetuissa osanäytteissä. Alkueläimet (selvästi yli 50 µm pituiset/leveät) on laskettu näkökentittäin, yleensä 30 näkökenttää 1/8- tai 1/16-osanäytteestä, riippuen niiden runsaudesta. Tähän raporttiin otettiin mukaan myös sedimenttinäytteistä mitattujen *Daphnia*-vesikirppujen lepomunien eli ehippioiden pituuden perusteella muuntoyhtälön avulla (Jeppesen ym. 2002) laskettu aikuisten yksilöiden koko vuodesta 1985 (eli kuusi vuotta ennen kuin eläinplanktonnäytteenotto aloitettiin) vuoteen 2002.

Äyriäiseläinplanktonin lajikohtaiset biomassat laskettiin lajikohtaisilla pituus:hiili-regressioyhtälöillä huomioiden mahdolliset munat ja embryot (Vasama & Kankaala 1990, Luokkanen 1995, Anja Lehtovaaran julkaisematon aineisto). Rataseläinten hiilisisältö otettiin kirjallisuudesta (Latja & Salonen 1978, Telesh ym. 1998) ja alkueläinten biomassa arvioitiin tilavuuden perusteella. Tulokset laskettiin erikseen 0-10 m ja 10-30 m syvyyksiltä sekä lisäksi koko vesipatsaasta kahden vesikerroksen tilavuuksilla painottaen. Vesikirppujen laidunnusteho laskettiin yhtälöllä $F = 11.695 * L^{2.48}$, jossa F = suodatusteho ml/eläin/päivä ja L = eläimen pituus, mm (Knoechel & Holtby 1986).

Eläinplanktonnäytteitä on analysoitu vuosilta 1991, 1993, 1994, 1997, 1999, 2001-2006, 2009, 2011, 2013 ja 2015-2023 eli kolmen vuosikymmenen aikana 10 vuoden näytteet on jääneet käsittelemättä resurssipulan vuoksi.

2.3 Vedenlaatuaineiston käsittely

Vuosina 2022-2023 Eurofins mittasi eläinplanktonnäytteenoton yhteydessä otetut klorofylli *a* -näytteet. Sitä ennen ne on käsitelty Helsingin yliopiston laboratoriossa, missä vettä on suodatettu 300-1000 ml GF/C-lasikuitusuodattimen läpi. Suodattimet on säilötty pakastimeen ja 2 kk kuluessa näytteenotosta niille kertyneestä kasviplanktonista on uutettu klorofylli etanoliin lämpöhauteessa (75 °C 5 min) ja määritetty spektrofotometrisesti (SFS 5772). Saatuja tuloksia on täydennetty ympäristöhallinnon Hertta-tietokannasta haetulla aineistolla. Samasta lähteestä on haettu myös muut vedenlaatutulokset, joista eläinplanktontulosten ohien on otettu tarkasteltaviksi mm. kokonaisravinnepitoisuudet.

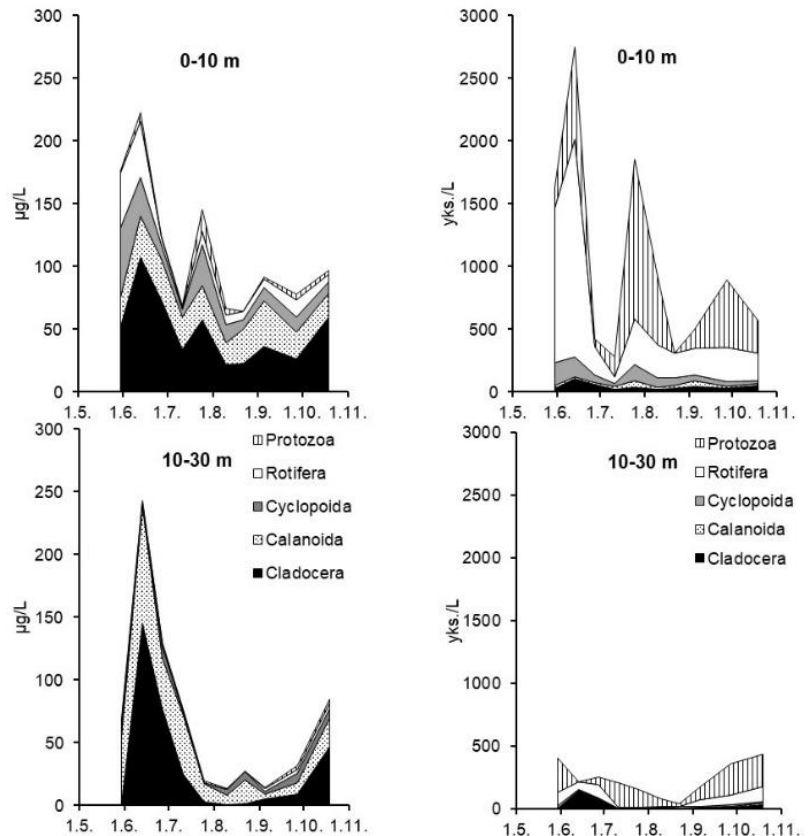
3. Tulokset ja tulosten tarkastelu

3.1 Vuoden 2023 eläinplanktonyhteisö

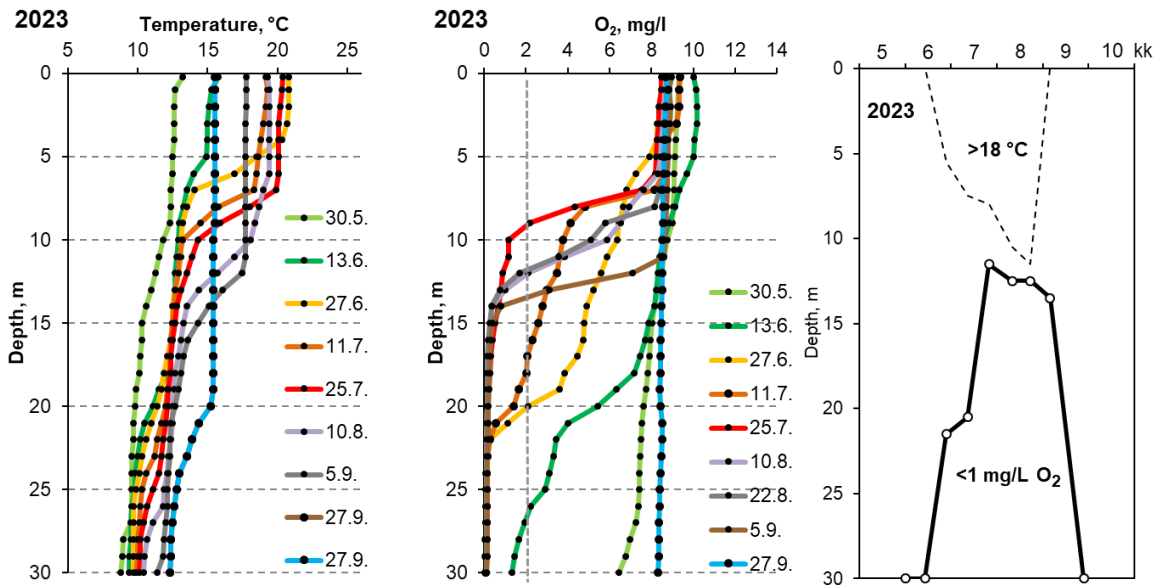
Päällisvedessä eli ylimmässä 10 metrin vesipatsaassa vesikirput (Cladocera) vallitsivat eläinplanktonyhteisöä biomassalla mitattuna, jonka huippu, 106 µg/l hiilipitoisuutena (103 yks./l) oli kesäkuun puolivälissä (Kuva 1). Seuraavaksi runsaimmat ryhmät olivat hankajalkaisäyriäiset, joiden biomassaa oli varsin tasaisesti läpi koko kasvukauden: Calanoida noin 25 µg/l ja Cyclopoida noin 20 µg/l. Calanoida-soutajahankajalkaiset olivat lähes kaikki kasviplanktonia suodattavaa, aikuisena 1,2 mm pituista *Eudiaptomus gracilis* -lajia (12-45 yks./l, 16-37 µg/l). Samaan ryhmään kuuluva suurempi (2 mm) *Heterocope appendiculata* -petoäyriäinen esiintyi näytteissä vain satunnaisesti harvalukuisena.

Rataseläinten (Rotifera) biomassa oli suurimmillaan (noin 45 µg/l; 1500 yks./l) toukokuun lopulta kesäkuun puoliväliin ja ne runsastuivat hiukan uudestaan syksyllä (Kuva 1). Alkueläinten biomassa oli muihin ryhmiin verrattuna hyvin vaatimaton.

Kuva 1. Vesikirppujen (Cladocera), keijuhankajalkaisten (Calanoida), kyklooppihankajalkaisten (Cyclopoida), rataseläinten (Rotifera) ja alkueläinten (Protozoa) biomassat (vasemmalla) ja yksilömäärät (oikealla) 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä vuonna 2023.



Kuten päällisvedessä myös alusvedessä 10-30 metrin syvyydessä vesikirput oli merkittävin ryhmä, mutta niiden biomassa oli lähes olematon heinäkuun lopulta syyskuulle (Kuva 1), mihin oli todennäköisin syy tuona ajankohtana vallinnut heikko happitilanne. Pahimmillaan vesikerros, jossa oli yli 1 mg/l liuenutta happea, oli vain 1-3 m paksuinen (Kuva 2). Monet vesikirput kykenevät kuitenkin selviytymään ainakin lyhytaikaisesti niukkahappisessa vedessä, koska niiden elimistössä on hemoglobiinia (Weider & Lampert 1985). Tämän ansiosta ne voivat hyödyntää vuorokauden valoisana aikana vähähappisia, pimeitä vesikerroksia piilopaikkana jonne paeta näkönsä avulla saalistavia kaloja. Eräät vesikirput voivat selviytyä jopa alle 1 mg/l happipitoisuudessa (Vanderploeg ym. 2009).



Kuva 2. Vasemmalla veden lämpötila ja liuenneen hapen (O_2) pitoisuus pinnasta pohjaan kesäkuusta syyskuuhun. Oikealla kesäkuusta syyskuuhun (kuukaudet 5-9 vaaka-akselilla) syvyudet, joiden yläpuolella lämpötila oli yli $18\text{ }^\circ\text{C}$ ja joiden alapuoliset vesikerrokset ovat vähähappisia tai hapettomia.

Calanoida-hankajalkaiset olivat alusvedessä vesikirppujen jälkeen seuraavaksi runsain ryhmä (Kuva 1). Elokuun loppupuolelle saakka ne olivat käytännössä lähes yksinomaan *Limnocalanus macrurus* –lajin yksilöitä (1-7 yks./l, 7-92 $\mu\text{g/l}$), joka on kookas (Vesijärven näytteissä aikuisena 1,5-1,8 mm) viileässä alus- ja välivedessä viihtyvä jääkauden reliktiäyriäinen. Alkukesällä 2023 kaikilla yksilöillä oli runsaasti lipidi- eli rasvavarastoja (Kuva 3), jollaiset ei aiempina vuosina ole herättäneet huomiota. Syyskuussa *Limnocalanus*-äyriäiset katosivat näytteistä.

Rataseläinten (Rotifera) biomassa oli suurin toukokuun lopulta kesäkuun puoliväliin ja alkueläinten (Protozoa) biomassa erottui lähinnä keskikesällä, vähäisessä määrin myös syksyllä. Nämä kaksi ryhmää vallitsivat eläinplanktonyhteisöä yksilömäärillä mitattuna niin ylimmässä 10 metrissä kuin sen alapuolella (Kuva 1). Rataseläinten valtalajit olivat *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* ja *Polyarthra vulgaris*. Alkueläimiä edusti lähinnä kaksi ripsieläimiin (Ciliata) kuuluvaa lajia, *Tintinnopsis lacustris* ja *Tintinnidium fluviatile*, jotka kuorellisina säilyvät etanoliin säilötyissä näytteissä ja jotka ovat riittävän suuria (yli 50 μm) jäädäkseen planktonhaaville. Myös kolonioita muodostavaa *Epistylis rotans* –ripsieläin oli ajoittain kohtalaisen runsas. Nämä kaikki lajit esiintyvät hyvin monen tyypissä järvissä.

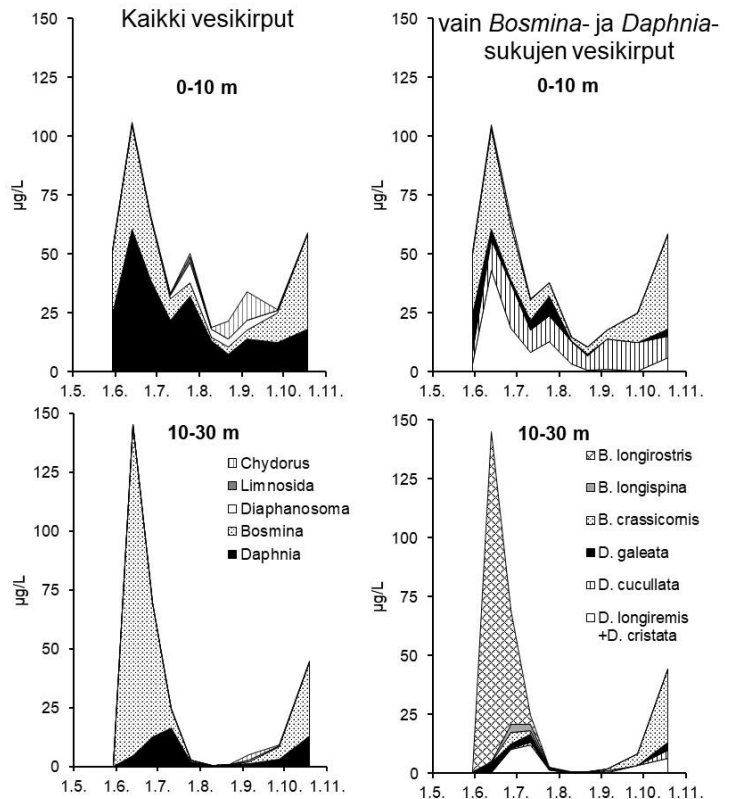


Kuva 3. *Limnocalanus macrurus* –hankajalkaisia, joilla oli suuria keltaisia lipidi- eli rasvavarastoja keskiruumiissaan etenkin alkukesällä 2023, kuten tässä 30.5.2023 otetussa näytteessä.

3.2 Vuoden 2023 vesikirppuyhteisö

Vesikirput, etenkin *Daphnia*-suvun lajit ovat järvissä yleensä kasviplanktonin säätelyn kannalta merkittävin eläinplanktoniryhmä. Kuten aiempinakin vuosina, *Bosmina* ja *Daphnia* olivat Vesijärven vesikirppu-yhteisön vallitsevat suvut. Muista suvuista biomassaan vaikuttivat eniten *Diaphanosoma brachyurum* ja *Chydorus sphaericus* mutta kuitenkin sangen pienillä osuuksilla lähinnä loppukesällä-syksyllä ja käytännössä vain ylimmässä 10 metrin vesipatsaassa (Kuva 4).

Kuva 4. Kasviplanktonia laiduntavien kaikkien vesikirppusukujen (vasemmalla) ja erikseen vain *Bosmina*- ja *Daphnia*-sukujen vesikirppujen (oikealla) biomassat 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä kesäkuun alusta lokakuun loppupuolelle 2023.

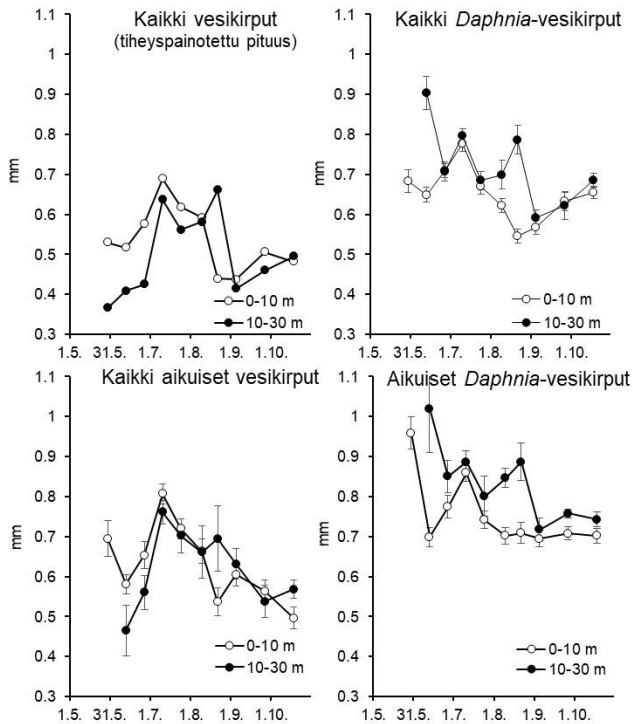


Daphnia-suvun biomassa oli suurimmillaan kesäkuun puolivälissä (60 µg/l; 63 yks./l) ja toinen, pienempi huippu (26 µg/l) oli heinäkuun lopulla (Kuva 4). *Daphnia*-biomassaa oli kuitenkin kohtalaisesti läpi koko kesän ylimmässä 10 metrin vesipatsaassa. Alkukesällä *D. cristata* ja vähäisessä määrin *D. longiremis* olivat suvun valtalajeja, muutoin runsaimpina esiintyi *D. cucullata*. Kohtalaisen kokoisen (aikuisena 1,2 mm) *D. galeata* -lajin osuus biomassasta oli vähäinen mutta sitä havaittiin etenkin alku- ja keskikesällä sekä syksyllä (Kuva 4).

Bosmina oli runsain suku kesäkuun lopulla, jolloin se muodosti etenkin 10-30 metrin syvyydessä huomattavan biomassahuipun (Kuva 4). Tämä huippu muodostui käytännössä yksinomaan *B. longirostris* -lajista. Sitä ei esiintynyt 10 metriä ylemmissä vesikerroksissa, missä sukua edusti puolestaan *B. crassicornis*. Se muodosti syys-lokakuussa *Bosmina*-vesikirppujen toisen biomassassahuipun sekä pinta- että alusvedessä.

Leptodora kindtii -petovesikirppu oli erittäin harv alukuinen (enimmillään 0,5 yks./l, hiilibiomassa 7 µg/l) vuonna 2023.

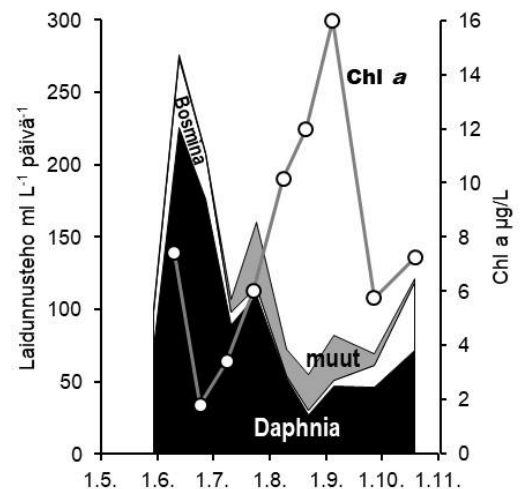
Kaikkien vesikirppujen lajikohtaisesti tiheyspainotettu keskimääräinen yksilökoko oli alkukesällä pieni, mitä selitti lähinnä *Bosmina*-vesikirppujen runsaus. Suvun lajit eivät aikuisenakaan kasva kuin korkeintaan vain noin 0,6 mm mittaiseksi. Tämä näkyy alkukesän tilanteessa etenkin alusvedessä, missä oli tuolloin *B. longirostris* -lajin biomassahuippu (Kuva 4) ja missä vesikirppujen yksilökoko oli selvästi pienempi kuin päällysvedessä (Kuva 5). Vesikirppuyhteisön keskikoko kasvoi kesän loppua kohden sekä päällysvettä että alusvedessä ja pieneni syksyllä alkukesän mittoihin. Aikuisten yksilöiden koko pieneni tasaisesti keskikesästä kohti syksyä. *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko oli suurempi alusvedessä kuin päällysvedessä ja oli suurimmillaan kesän alussa (Kuva 5).



Kuva 5. Ylhäällä kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen tiheyspainotettu yksilökoon keskiarvo ja kaikkien *Daphnia*-suvun vesikirppujen yksilökoon keskiarvo (\pm keskivirhe) ja alhaalla kaikkien aikuisten vesikirppujen yksilöiden sekä erikseen aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoon keskiarvo (\pm keskivirhe) 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä vuonna 2023. Huom! y-akselin pienin arvo on 0,3 mm (vesikirpukoko ei voi olla 0 mm).

Kasviplanktonin säätelyn kannalta olennainen tekijä, vesikirppujen laidunnustehokkuus eli suodatusteho (engl. filtering rate, grazing rate) oli korkeimmillaan heinäkuusta elokuun puoliväliin, jolloin se lähti voimakkaasti heikkenemään ja samalla kasviplanktonin määrä lähti kasvuun (Kuva 6). Vesikirpukoko vaikuttaa suuresti kykyyn suodattaa vedestä kasviplanktonia, sillä yksilökoon ja suodatustehokkuuden välinen suhde ei ole lineaarinen (Knoechel & Holtby 1986). Esimerkiksi siinä missä 0,4 mm mittainen *Bosmina* tai *Daphnia* nuoruusvaiheen yksilö kykenee laskennallisesti laiduntamaan leviä alle 2 ml vesitiilavuudesta päivässä, 1 mm mittainen aikuinen *Daphnia* suodattaa yli 10 ml päivässä.

Kuva 6. *Daphnia*-, *Bosmina*- ja muiden vesikirppujen laidunnusteho (vasen y-akseli) ylimmässä 10 m vesipatsaassa (0-10 m) vuonna 2023 ja esitettynä kumulatiivisesti vesikirppuryhmittäin rasteridiagrammina. Ryhmän "muut vesikirput" merkittävimmät lajit olivat *Limnospira frontosa* ja *Diaphanosoma brachyurum*. Viivadiagrammi näyttää kasviplanktonin biomassan klorofylli *a* -pitoisuutena (Chl *a*) mitattuna 0-10 m syvyydessä (oikea y-akseli). Klorofyllipitoisuus on 0-5 m ja 5-10 m näytteistä mitattujen pitoisuuksien keskiarvo.



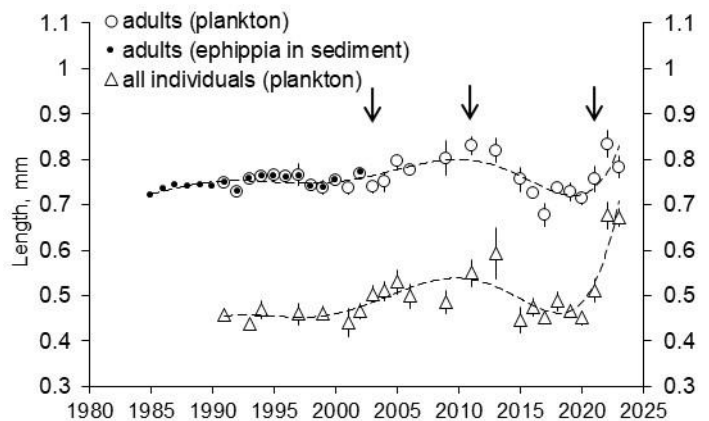
3.3 Pitkän aikavälin kehitys

Rehevöityneen järven kunnostuksessa tavoitteena on paitsi ravinnetason alentaminen myös ravintoverkon rakenteen muuttaminen sellaiseksi, että se voi tukea tavoiteltua kehitystä, käytännössä estää leväkukintojen syntyminen tai ainakin vähentää niiden esiintymistä. Eläinplanktonbiomassan suhde kasviplanktonbiomassaan tyypillisesti vähenee rehevöitymisen myötä, mutta ravintoketjukunnostuksen avulla tilannetta voidaan kohentaa etenkin keski- ja

runsasravinteisissa järvissä (Yan & Pollard 2018). Suuri- tai edes keskikokoisten *Daphnia*- ja muiden vesikirppujen esiintyminen on yksi keskeisistä tekijöistä, jotka voivat edistää tällaista kehityskulkua (Fu ym. 2021).

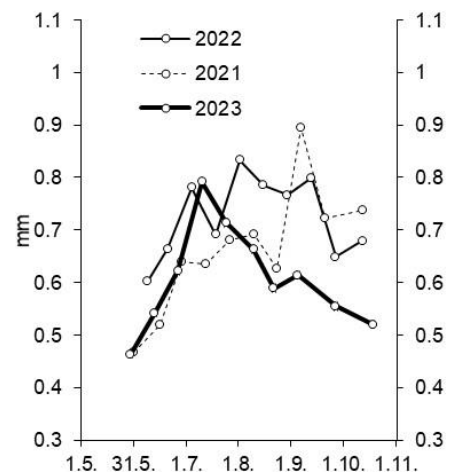
Planktonia syövien kalojen, viimeisinä parina vuosikymmenenä etenkin kuorekantojen vaihtelut ovat heijastuneet selkeästi vesikirppujen yksilökokoon. Aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen koko lähti kasvamaan vuosina 1988-1993 toteutetun tehokalastuksen myötä ja reagoi herkästi kuorekantojen romahduksiin (Kuva 7; ks. myös Anttila ym. 2012, Nykänen ym. 2010). Hellekesinä kun lämmin, yli 18 °C asteinen vesipatsas ulottuu vähähappiseen tai hapettomaan vesikerrokseen, viileää hapekasta vettä vaativan kuoreen elinolosuhteet käyvät ylivoimaisiksi (Ruuhijärvi ym. 2020). Vesijärvessä tällaisia tilanteita on dokumentoitu ainakin vuosina 2002, 2010-2011 ja 2021 (vrt. Kuva 7). Viimeisin kuoreiden joukkokuolema pääsi myös uutisotsikoihin (Etelä-Suomen Sanomat 2021, YLE Uutiset 2021).

Kuva 7. Aikuisten *Daphnia*-suvun vesikirppujen yksilökoko sedimentistä mitattujen ehippiao- eli lepomuna-subfossiilien pituuden perusteella laskettuna (mustat pisteet), planktonnäytteistä mitattujen aikuisten (valkoiset pisteet) ja kaikkien *Daphnia*-yksilöiden (valkoiset kolmiot) pituuden kesä-syyskuun vuosikeskiarvo (\pm keskivirhe) vuosien 1985 ja 2022 välillä (Kuoppamäki & Ketola, julkaisematon aineisto). Kehityskulkua havainnollistava käyrä on piirretty aineistolle sovitetun polynomiyhtälön perusteella. Huom! y-akselin pienin arvo on 0,3 mm (vesikirppu ei voi olla 0 mm). Nuolet osoittavat ajankohdat, jolloin Enonselän kuorekanta on romahtanut tai merkittävästi vähentynyt.

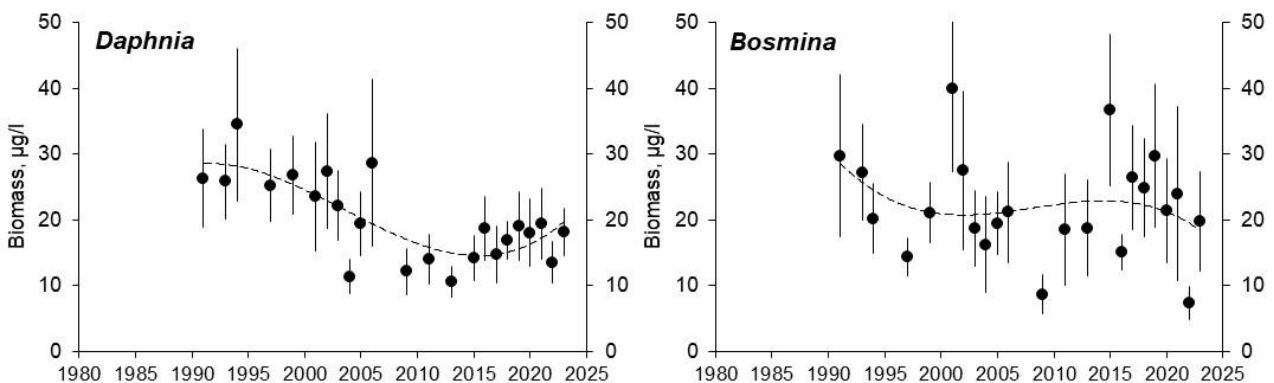


Vuonna 2021 tapahtunut kuoreiden romahdus näkyi jo samana kesänä vesikirppujen yksilökoon kasvuna ja vaikutus näkyi yhä vuonna 2022, mutta siinä missä vuonna 2023 koko kasvoi edellisvuosien tapaan alkukesän mittaan, heinäkuussa se lähti voimakkaasti pienenemään sykyä kohti (kuva 8). Siihen todennäköinen syy on kuorekannan vahvistumisen vuoksi kasvanut saalistuspaine, jota muidenkin kalojen etenkin nuorten, kesänvanhojen yksilöiden aiheuttama saalistus aiheutti. Vesijärvessä havaitut eläinplanktonin, etenkin vesikirppuyhteisön merkittävät vasteet planktonsyöjäkalakantojen vaihtelulle osoittavat miten nopeasti ja joustavasti eläinplankton kykenee sopeutumaan muuttuviin tilanteisiin ravintoverkossa. Koska vesikirppujen yksilökoko seurailee vahvasti kala- ja etenkin kuorekantojen suuruutta, sitä voidaan käyttää hyvänä planktonia syövien kalojen runsauden indikaattorina. Varsinkin kuoreenpopulaatioiden seurannassa tämä on etu, sillä koekalastuksessa käytettävät verkot pyytävät heikosti kuoretta verrattuna muihin kaloihin, kuten ahveneen ja antavat siten aliarvion kuoreen todellisesta määrästä (Ruuhijärvi & Ala-Opas 2018).

Kuva 8. Kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen koko vesipatsaaseen (0-30 m) tilavuuspainotettu ja lajeittain tiheyspainotettu yksilökoon keskiarvo vuosina 2021, 2022 ja 2023. Huom! y-akselin pienin arvo on 0,3 mm (vesikirpukoko ei voi olla 0 mm).



Mitä enemmän järvessä on planktonia ravinnokseen käyttäviä kaloja sitä vähemmän on siis suurikokoisia vesikirppuja (Vakkilainen ym. 2004). Ilmiö on dokumentoitu laajasti ympäri maailmaa etenkin vesistöjen rehevöitymisen yhteydessä, mutta toisaalta vähemmän on kerätty aineistoja, joissa havaittaisiin päinvastainen kehitys eli vesikirppukoon kasvu ja suurten vesikirppujen runsastuminen planktonsyöjäkalojen vähentyessä (Gliwicz 2003). Tässä mielessä Vesijärveltä kerätyt havainnot ovat jo sinänsä arvokkaita. Viime vuosien heikko kuorekanta voi osaltaan selittää *Daphnia*-biomassan hienoista runsastumista viime vuosina (Kuva 9). Vesijärven eläinplanktonnäytteisiin ilmestyi 2000- ja 2010-lukujen taitteessa *D. galeata*, joka oli aluksi hyvin satunnainen laji. Se on yhä varsin harvalukuinen verrattuna Vesijärven muiden ulappa-alueiden *Daphnia*-lajeihin (*D. cucullata*, *D. cristata* ja *D. longiremis*) mutta on viime vuosina vähitellen runsastunut. Vuonna 2023 niiden biomassa oli suurimmillaan 16 µg/l (lähes neljä yksilöä litrassa). Tietävästi *D. galeata* suosii rehevähkötä järviä, joissa on vähän planktonia syöviä kaloja (Błędzki & Rybak 2016). Laji on itse asiassa voinut olla arvioitua runsaampikin, sillä se on saattanut toisinaan sekoittaa eläinplanktonnäytteiden analysoinnin yhteydessä Vesijärven yleensä suvun runsaimpaan *D. cucullata* -lajiin, joka muistuttaa *D. galeataa* ulkonäöltään ja jonka kanssa tämä pystyy muodostamaan hybridejä (Błędzki & Rybak 2016). Etenkin juveniili- eli nuoruusvaiheet voivat olla joskus hankalia tunnistaa, jos pienet lajimäärityksen kannalta keskeiset tuntomerkit eivät näy. Joka tapauksessa *D. galeata* -vesikirpuna esiintyminen ja vähittäinen runsastuminen on Vesijärven tilan kehityksen kannalta positiivinen.

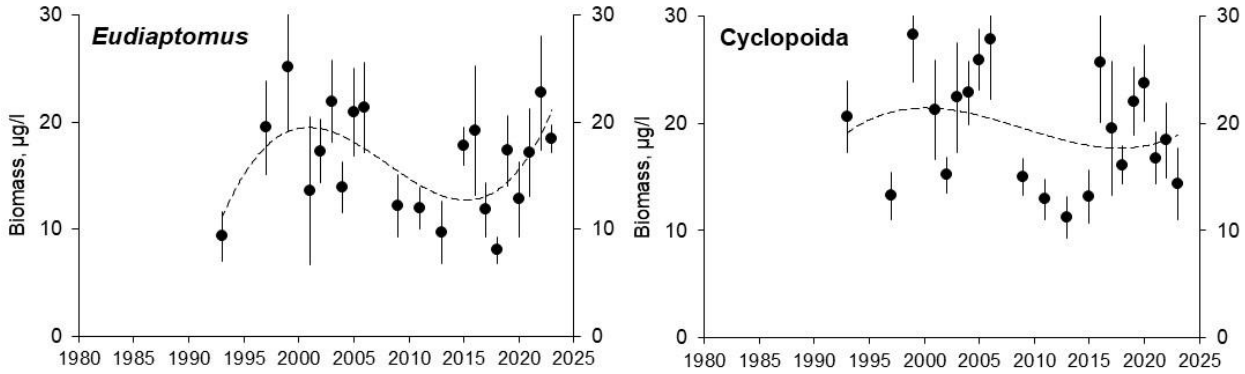


Kuva 9. *Daphnia*- ja *Bosmina*-sukujen vesikirppujen biomassin koko vesipatsaaseen (0-30 m) tilavuuspainotettu vuosittainen kasvukauden keskiarvo (\pm keskivirhe) vuosien 1991 ja 2023 välillä. Kehityskulkua havainnollistavat käyrät on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella.

Daphnia-vesikirppujen ohella Vesijärven toinen vallitseva vesikirppusuku *Bosmina* kuuluu kuoreiden ravintokohteisiin ainakin ajoittain (Ruuhijärvi ym. 2020), mutta niiden biomassin ja kuorekannan vaihteluiden välillä ei näytä olevan yhteyttä (Kuva 9). Vesijärvessä särjen tiedetään syövän tehokkaasti *Bosmina*-vesikirppuja (Horppila ym. 2000), mutta särkikannat ovat pysyneet maltillisina ulappa-alueella (Ala-Opas ym. 2022). *Bosmina*-biomassassa on ollut huomattavaa vuosien välistä vaihtelua ja hajonnat vuosien sisällä ovat suuria (Kuva 9) voimakkaan kasvukaudenaikaisen populaatiotiheyden ja -biomassan vaihtelun vuoksi (Kuva 4).

Planktonia syövien kalojen saalistus säätelee toki muutakin eläinplanktonia kuin vesikirppuja. Esimerkiksi soutajahankajalkaiset *Eudiaptomus gracilis* ja *Heterocope appendiculata* reagoivat myös voimakkaasti kalojen läsnäoloon (Santoja ym. 2017). Viime vuosina *Eudiaptomus*-biomassa on kasvanut vieläkin selkeämmin (Kuva 10) verrattuna *Daphnia*-biomassaan (Kuva 9). Näitä biomassin muutoksia voi selittää lisäksi kasviplanktonravinto: kun ravintoarvoltaan laadukasta kasviplanktonia on runsaasti, myös eläinplanktonin määrä kasvaa kun planktonäyriäiset pystyvät

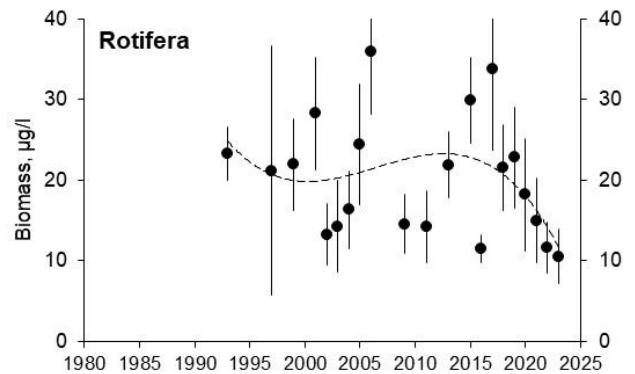
lisääntymään tehokkaasti. *Heterocope* on petoäyriäinen, jota esiintyy Vesijärven ulappa-alueen eläinplanktonnäytteissä vain satunnaisesti, mutta ranta-alueilla se voi olla toisinaan hyvinkin runsas (Kuoppamäki ym. julkaisematon aineisto). Cylopoida-hankajalkaiset pystyvät mm. uintitapansa vuoksi välttämään kalojen saalistuksen kohteeksi joutumisen. Niiden biomassassa on ollut ajoittain voimakasta vuosien välistä vaihtelua vailla selkeää kehityssuuntaa (Kuva 10) tahi yhteyttä kalakantojen vaihteluihin.



Kuva 10. *Eudiaptomus gracilis* -soutajahankajalkaisen ja Cyclopoida-kyklooppihankajalkaisten biomassan koko vesipatsaaseen (0-30 m) tilavuuspainotettu vuosittainen kasvukauden keskiarvo (\pm keskivirhe) vuosien 1991 ja 2023 välillä. Kehityskulkua havainnollistavat käyrät on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella.

Rataseläimet ovat pienikokoisina vähemmän alttiita kalojen saalistukselle ja kun äyriäisplanktoniin kohdistuu voimakas saalistuspaine, ne tyypillisesti runsastuvat (Vakkilainen ym. 2004). Niiden biomassa onkin viime vuosina ollut Vesijärvessä selkeästi laskusuunnassa (Kuva 11). Rataseläinten kyky säädellä kasviplanktonia on heikko, sillä ne suodattavat vain hyvin pieniä kasviplanktonsoluja ja monet lajit käyttävät ravinnokseen myös bakteeriplanktonia, kuten *Keratella cochlearis*, joka on yksi Vesijärven runsaslukuisimmista rataseläinlajeista.

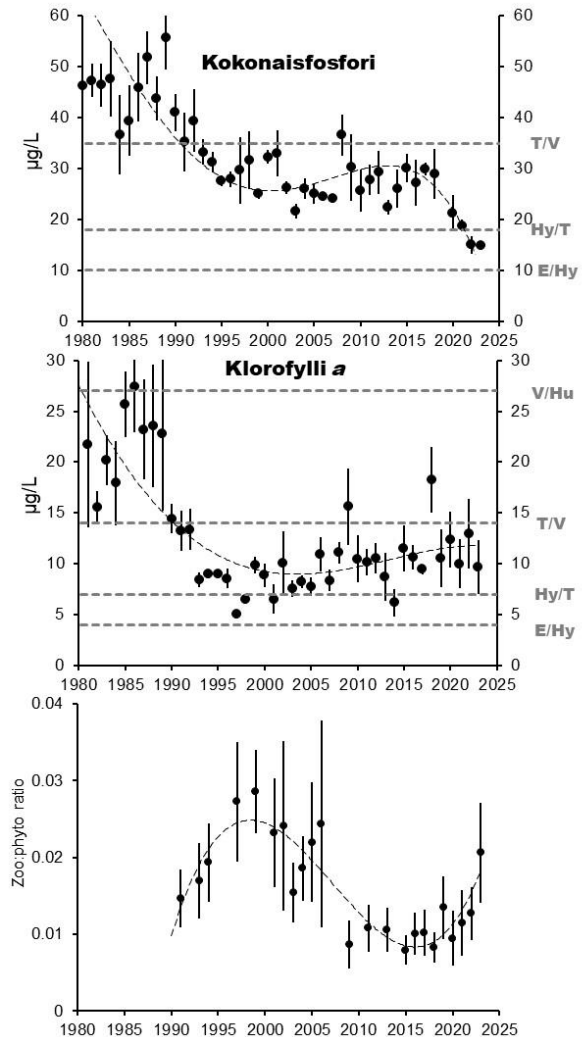
Kuva 11. Rataseläinten biomassan koko vesipatsaaseen (0-30 m) tilavuuspainotettu vuosittainen kasvukauden keskiarvo (\pm keskivirhe) vuosien 1991 ja 2023 välillä. Kehityskulkua havainnollistava käyrä on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella.



Yleisesti ottaen eläinplanktonyhteisön perusteella Vesijärven tilassa on siis nähtävissä suotuisa kehityssuuntaus: ulappa-alueella esiintyy kohtalaisen kokoisia kasviplanktonia suodattavia vesikirppuja ja *Eudiaptomus*-hankajalkaisia. Vesijärveen vaikuttaa vakiintuneen *Daphnia galeata*, joka voi saavuttaa jopa lähes 3 mm pituuden (Błędzki & Rybak 2016) mutta on Vesijärvessä suurimmillaan ollut hieman reilu 1,1 mm eli kuitenkin ulappa-alueen vesikirpuksi kookas. Se suosii järviä missä planktonia syövien kalojen saalistus on heikko (Błędzki & Rybak 2016).

Myönteisen eläinplanktonin kehityksen lisäksi myös Vesijärven kokonaisfosforin pitoisuudet ovat viime vuosina olleet voimakkaassa laskusuunnassa (Kuva 12). Klorofylli *a* -pitoisuuksien perusteella kasviplanktonin määrä ei ole kuitenkaan selkeästi vähentynyt, mutta vuosien 2009 tai 2018 kaltaisia suuria määriä ei viime vuosina ole enää mitattu (Kuva 12). Kun suhteutetaan keskikokoisten (0,5-1,0 mm) ja suurten (yli 1 mm) vesikirppujen biomassa kasviplanktonin biomassaan, havaitaan siinäkin positiivinen kehitys viime vuosina, jolloin tämä suhdeluku on ollut kasvamaan päin (Kuva 12). Kehityskulku muistuttaa suuntausta, joka havaittiin 1990-luvulla. Silloin Vesijärven tilassa tapahtui ravintoverkkokunnostuksen ja muiden kunnostustoimien ansiosta merkittävä muutos parempaan ja esimerkiksi aiemmin jokakesäiset sinileväkukinnat katosivat (esim. Anttila ym. 2013, Kairesalo & Vakkilainen 2004, Keto 2005). Eläin- ja kasviplanktonin biomassasuhde notkahti voimakkaasti vuosien 2006 ja 2009 välillä. Loppukesän 2009 suuret sinileväkukinnat osaltaan varmasti selittävät sen vuoden tilannetta. Koska vuosien 2007 ja 2008 eläinplanktonnäytteitä ei ole analysoitu, on vaikea arvioida mikä on voinut aiheuttaa näin suuren tasoeron. Näytteet on tuolloin haettu mutta resurssien puutteessa ne ovat jääneet käsittelemättä.

Kuva 12. Kokonaisfosfori- ja klorofylli *a* -pitoisuuden sekä suurten ja keskikokoisten vesikirppujen biomassa kasviplanktonbiomassa vuosittaisena kasvukauden keskiarvona (\pm keskivirhe). Vesikirppu:kasviplanktonbiomassasuhteessa on käytetty klorofyllipitoisuuden perusteella arvioitua kasviplanktonbiomassaa. Kehityskulkua havainnollistavat käyrät on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella. Harmaat katkoviivat osoittavat ekologisen tilan luokittelussa käytettyjä vähähumuksisten suurten järvien raja-arvoja. Järvien tilasta käytetyt lyhenteet: E = erinomainen, Hy = hyvä, T = tyydyttävä, V = välttävä



Nähtäväksi jää voiko *Daphnia*-vesikirppujen ja *Eudiaptomus*-hankajalkaisten biomassa kasvava suuntaus jatkua ja pystyykö *D. galeata*, joka voi saavuttaa suuren yksilökoon, yhä runsastumaan. Tällainen kehitys olisi kasviplanktonin säätelyn kannalta toivottavaa. Toisaalta jos suurikokoiset vesikirput tulevat vallitseviksi ja planktonia syövät kalat onnistuvat kasvattamaan jälleen suuren populaatiokoon, ne voivat hyvin tehokkaasti poistaa planktonyhteisöstä isot vesikirput, mistä nähtiin viitteitä jo loppukesällä 2023. Uposlehtisen vesikasvillisuuden esiintyminen Enonselän laajoilla matalilla alueilla tarjoaa vesikirpuille paikan jonne suojautua kalojen saalistukselta, minkä ansiosta järvessä voi esiintyä suuriakin vesikirppuja kaloista huolimatta (Vakkilainen 2005). Toisaalta jopa syvissäkin järvissä vesikasvillisuuden edes vähäisellä lisäyksellä voidaan edistää eläinplanktonin biomassa (Fu ym. 2021). On kuitenkin odotettavissa, että ajallista vaihtelua tulee olemaan jatkossakin eikä ns. pysyvää tilaa kannata dynaamisen, yhä reheväkässä järviökosysteemissä odottaa. Lisäksi ilmastonmuutoksen aiheuttamat sään ääri-ilmiöt, kuten hellekesät ja toisaalta ulkoista kuormitusta voimistavat rankkasateet (Pfleiderer ym. 2019) ja talviset vesisateet yleistyvät (Ruosteenoja ym. 2016), mikä tuo omat haasteensa järvien tilan kehitykseen. Pitkään jatkuneesta rehevöitymiskehityksestä

toipuminen takaisin niukkaravinteisemmaksi vesistöksi vie joka tapauksessa vastaavasti pitkään, vuosikymmeniä. Vesijärvestä vuosikymmenten saatossa kerätyt pitkät aikasarjat ovat auttaneet ymmärtämään monimutkaisia ulkoisesta ja sisäisestä kuormituksesta sekä ravintoverkon toiminnasta johtuvia syy-seuraussuhteita ja siten suuntaamaan vesiensuojelua ja kunnostustoimia. Eläinplanktonyhteisössä havaitut muutokset ovat heijastelleet ja tukeneet käsityksiä myös muutoksista esimerkiksi kalastossa ja ravinnetasossa. Nyt käynnissä olevaa Vesijärven tilan suotuisaa kehitystä onkin erityisen tärkeää seurata. Kerätyt aineistot tarjoavat arvokasta tietoa, jota voidaan hyödyntää myös muilla vastaavanlaisista rehevöitymishaitoista kärsivillä järvilla.

4. Johtopäätökset

Enonselällä on osoitettu planktonia syövien kalojen, etenkin kuoreen säätelevän voimakkaasti eläinplanktonyhteisöä, mikä on heijastunut kasviplanktonin määrään ja siten vedenlaatuun. Vesikirppujen yksilökoko toimii hyvänä planktonsyöjäkalaston indikaattorina ja siten täydentää koekalastuksella saatavaa tietoa kalayhteisöstä. Nähtäväksi jää elpyykö Enonselän kuorekanta ja kuinka voimakkaasti vai kykenevätkö petokalat pitämään kuoreiden määrän maltillisena. Vai tapahtuuko kenties jälleen uusia kuoreen joukkokuolematapauksia tulevina hellekesinä ja voiko kuoreen tilalle ulapalle tulla jokin toinen kalalaji, pahimmassa tapauksessa särki, joka on vähintään yhtä tehokas saalistamaan eläinplanktonia. Vesijärvi on dynaaminen, yhä rehevätkö ekosysteemi, jonka ravintoverkossa muutoksia tulee varmasti jatkossakin niin lyhyellä kuin pitkälläkin aikavälillä. Pitkäaikaisesta rehevöitymiskehityksestä toipuminen vie väistämättä vuosikymmeniä. Enonselän ulappasysteemissä on potentiaalia rakenteeseen, jossa eläinplanktonyhteisössä vallitsevat suuri- ja keskikokoiset vesikirput ja siten yhä korkeahkosta ravinnetasosta huolimatta on mahdollista vaikuttaa kalojen ja eläinplanktonin kautta planktonlevien määrään ja vedenlaatuun. Kun fosforipitoisuus vähenee, levien aiheuttama samennus vähenee ja vesi pysyy kirkaana, jolloin Enonselän laajoilla matalilla alueilla voidaan saada ylläpidettyä uposlehtistä vesikasvillisuutta, joka tarjoaa eläinplanktonille suojapaikan kalojen saalistukselta vuorokauden valoisina aikoina. Syntyy itse itseään ruokkiva myönteinen kehityssuunta. Toisin sanoen nämä tekijät yhdessä tukevat toisiaan ja siten monien monimutkaisten mekanismien kautta parantavat kohentuneen ekosysteemin tilan joustavuutta, ns. resilienssiä, jolloin todennäköisyys heilahdukselle takaisin esimerkiksi sinilevävaltaisuuteen vähenee.

5. Kirjallisuus ja muut viitattut lähteet

- Ala-Opas, P., Ruuhijärvi, J. & Kulo, K. 2022. Vesijärven koekalastukset 2022. Luonnonvarakeskus.
- 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.
- Błędzki, L.A. & Rybak, J.I. 2016. *Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe*, Springer.
- Carpenter, S.R. 2003. Regime shifts in lake ecosystems: pattern and variation. *Excellence in Ecology 15*, International Ecology Institute, Germany.
- Etelä-Suomen Sanomat 2021. Vesijärven Enonselällä parveilee liki 10 000 lokin joukko - syynä luultavasti joukkokuolema. www.ess.fi/paikalliset/4226890 (sivustolla vierailtu 7.12.2023)
- Fu, H., Özkan, K., Yan, G., Johansson, L.S., Søndergaard, M., Lauridsen, T. & Jeppesen, E. 2021. Abiotic and biotic drivers of temporal dynamics in the spatial heterogeneity of zooplankton communities across lakes in recovery from eutrophication. *Sci. Tot. Env.* 778: 146368.
- Gliwicz, M. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. *Excellence in Ecology 12*, International Ecology Institute, Germany.
- 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.
- 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.
- Horppila, J., Ruuhijärvi, J., Rask, M., Karppinen, C., Nyberg, K. & Olin, M. 2000. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagial zones of a large lake. *J. Fish Biol.* 56, 51-72.
- 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.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Amsinck, S., Landkildehus, F., Lauridsen, T. & Mitchell, S.F. 2002. Reconstructing the historical changes in *Daphnia* mean size and planktivorous fish abundance in lakes from the size of *Daphnia ephippia* in the sediment. *Journal of Paleolimnology* 27, 133-143.
- Jeppesen, E., Noges, P., Davidson, T.A., Haberman, J., Noges, 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.
- Kairesalo, T. & Vakkilainen, K. 2004. Lake Vesijärvi and the City Lahti (southern Finland): comprehensive interactions between the lake and the coupled human community. *SILnews* 41, 1-5.
- Keto, J., Tallberg, P., Malin, I., Vääränen, P. & Vakkilainen, K. 2005. The horizon of hope for L. Vesijärvi, southern Finland: 30 years of water quality and phytoplankton studies. – *Verh. Int. Verein. Limnol.* 29: 448-452.
- Knoechel, R. & Holtby, B.L. 1986. Construction and validation of a body-length-based model for the prediction of cladoceran community filtering rates. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1-16.
- Kuoppamäki, K. 2022. Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton ja vedenlaatu 2022. KVVY Tutkimus Oy, tutkimusraportti 347/22.
- Latja R. & Salonen K. 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 20: 2556-2560.
- 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.
- 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.
- O'Brien, W.J. 1987. Planktivory by freshwater fish: thrust and pary in the pelagia. Teoksessa Kerfoot, W.C. & Sih, A. (toim.) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. Univ. Press of New England.
- Pfleiderer, P., Schleussner, C.-F., Kornhuber, K., & Coumou, F. 2019. Summer weather becomes more persistent in a 2 °C world. *Nat. Clim. Chang.* 9, 666-671.
- Ruosteenoja, K., Jylhä, K. & Kämäräinen, M. 2016. Climate projections for Finland under the RCP Forcing scenarios. *Geophysica* 51, 17-50.
- Ruuhijärvi, J., Malinen, T., Kuoppamäki, K., Ala-Opas, P. & Vinni, M. 2020. Responses of food web to hypolimnetic aeration in Lake Vesijärvi. *Hydrobiologia* 847: 4503-4523.
- Santonja, M., Minguéz, L., Gessner, M.O. & Sperfeld, E. 2017. Predator-prey interactions in a changing world: humic stress disrupts predator threat evasion in copepods. *Oecologia* 183, 887-898.
- SFS 5772. Veden a-klorofyllipitoisuuden määrittäminen. Etanoliuutto. Spektrofotometrinen menetelmä. Suomen standardoimisliitto SFS.
- Telesh I.V., Rahkola M. & Viljanen M. 1998. Carbon content of some freshwater rotifers. *Hydrobiologia*, 387/388: 355-360.
- Vakkilainen, K. 2005. Submerged macrophytes modify food web interactions and stability of lake littoral ecosystems. University of Helsinki. <http://um.fi/URN:ISBN:952-10-2751-7>
- Vakkilainen, K., Kairesalo, T., Hietala, J., Balayla, D., Bécares, E., van de Bund, W., van Donk, E., Fernández-Aléiz, 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.
- 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.
- Vanderploeg, H.A., Ludsin, S.A., Cavaletto, J.F., Höök, T.O., 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.
- Weider, L.J. & Lampert, V. 1985. Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: respiration rates, hemoglobin content and low-oxygen tolerance. *Oecologia* 65: 487-491.
- Yan, L.L. & Pollard, A.I. 2018. Changes in the relationship between zooplankton and phytoplankton biomasses across a eutrophication gradient. *Limnol. Oceanogr.* 63: 2493-2507.
- YLE Uutiset 2021. Lähes kymmentuhatta loppia ahmii helteen tappamia pikkukaloja Lahdessa – biologin mukaan järvessä on poikkeuksellisen paha happikato. <https://yle.fi/uutiset/3-12023326> (sivustolla vierailtu 7.12.2023)