

# Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton ja vedenlaatu vuonna 2022 sekä pitkällä aikavälillä



**TUTKIMUSRAPORTTI**

**2022**

Nro 697/22

## Tiivistelmä

Eläinplanktonyhteisöä tutkimalla voidaan kustannustehokkaasti tehdä päätelmiä järven kalastosta, ravinteikkuudesta ja ekologisesta tilasta sekä arvioida järvien hoitotoimenpiteiden, kuten kalaston säätelyn vaikuttavuutta. Siksi Vesijärven Enonselällä on tutkittu eläinplanktonyhteisön rakennetta ja biomassaa jo vuodesta 1991. Alku- ja keskikesällä 2022 eläinplankton, etenkin vesikirput säätelivät kasviplanktonia. Levämäärät lähtivät kuitenkin reippaaseen kasvuun elokuun lopulla, jolloin rihmamaiset, suurikokoiset ja siten morfologialtaan eläinplanktonille heikosti ravinnoksi kelpaavat piilevät runsastuivat huomattavasti. Samaan aikaan vesikirppujen ja niin ikään kasviplanktonia suodattavan *Eudiptomus*-hankajalkaisen biomassat voimakkaasti vähenivät. Viimeisellä näytteenotokerralla lokakuun puolivälissä biomassat olivat lähteneet jälleen kasvuun ja monilla varsin hyvänkokoisilla vesikirpuilla oli kestonunia, mikä on myönteinen asia seuraavaa kasvukautta ajatellen.

Vesikirppujen yksilökoko oli läpi kesän 2022 kohtalaisen suuri, mikä viittaa siihen että kuorekanta oli yhä pieni edelliskesänä heikon happitilanteen ja korkean lämpötilan aiheuttaman romahduksen jäljiltä. Kuore on Enonselän yksi merkittävimmistä eläinplanktonia ravinnokseen käyttävistä kaloista. Sen tiheyden muutokset ovat heijastuneet vesikirppuyhteisössä useita kertoja aiemminkin. Vesikirppujen yksilökoko toimii siis hyvänä indikaattorina ja täydentää koekalastuksen kautta saatavaa tietoa planktonsyöjäkalastosta, etenkin kuoreesta, jota verkko pyytää heikommin kuin muita kaloja.

Tehokkaasti ja suhteellisen valikoimattomasti leviä suodattavien suurten ja keskikokoisten *Daphnia*-vesikirppujen runsastuminen on yksi rehevöityneiden järvien kunnostuksen keskeisistä tavoitteista, johon pyritään säätelämällä kalaston rakennetta hoitokalastuksella. Vesijärvellä on havaittu sekä lyhyellä (kasvukauden aikana) että pitkällä aikavälillä (vuosien mittaan) miten etenkin *Daphnia* kykenee säätelämään kasviplanktonia. Hankajalkaisäyriäisiin verrattuna vesikirput lisäksi sitovat biomassaansa huomattavasti fosforia, joka on siten poissa levien käytöstä. Enonselällä 2010-luvulla vallinnut suurten ja keskikokoisten vesikirppujen aiempaan verrattuna lähes puolittunut biomassa on aivan viime vuosina lähtenyt kehittymään parempaan suuntaan. Samalla kokonaisfosforin pitoisuudet ovat olleet laskussa viimeisinä kolmena vuonna. Näiden lisäksi monet muut tekijät, kuten petokalojen osuus ja vesikirpuille suoja tarjoava uposlehtinen vesikasvillisuus vaikuttavat yhdessä monimutkaisten mekanismien ja takaisinkytkentöjen kautta järviökosysteemin tilaan ja kykyyn ylläpitää myönteinen kehitys. Niinpä tilannetta on tärkeää tutkia jatkossakin.

### **Vesijärven Enonselän ulapan eläinplankton ja vedenlaatu vuonna 2022 sekä pitkällä aikavälillä**

Tutkimusraportti nro 697/22, 31.10.2022

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

**Tilaaja:** Päijät-Hämeen Vesijärvisäätiö

**Kansikuva:** *Daphnia galeata* –vesikirppu 13.10.2022 Vesijärvestä otetussa planktonnäytteessä.

## SISÄLTÖ

1.	Johdanto	2
2.	Aineisto ja menetelmät	3
2.1	Näytteenotto	3
2.2	Eläinplanktonnäytteiden analysointi ja tulosten käsittely	3
2.3	Vedenlaatuaineiston käsittely	4
3.	Tulokset ja tulosten tarkastelu	4
3.1	Vuoden 2022 tilanne	4
3.2	Pitkän aikavälin kehitys	9
4.	Johtopäätökset	14
5.	Kirjallisuus	15

## 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 planktiset 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 eläinplanktoniyhteisön 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). Eläinplanktoniyhteisössä 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 eläinplanktoniyhteisössä, kasviplanktonin biomassa on ravinnetasoon nähden pienempi kuin jos vallitsevina ovat pienikokoinen äyriäisplankton ja rataseläimet (Mazumder 1994). Lisäksi verrattuna hankajalkaisäyriäisiin *Daphnia*, kuten monet muutkin vesikirput, sitovat biomassansa huomattavan paljon fosforia suhteessa tyypeen (Hessen ym. 2013). Niinpä kun fosforia saadaan vesikirppubiomassaan ja siten pois levien käytöstä, esimerkiksi sinileväkukintojen riski vähenee.

Eläinplanktoniyhteisöä 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 syvännepisteeltä vuosina 1991-2022 lukuun ottamatta vuotta 2014, jolloin ei ollut näytteenottoa. Näytteenottoajankohta on ollut aina aamupäivällä klo 9-12. Kuten lähes kaikkina aiempina vuosina, myös vuonna 2021 näytteitä haettiin kahden viikon välein kesäkuun alusta lokakuun puoliväliin, yhteensä kymmenen kertaa. 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 happipitoisuus ja lämpötila metrin välein pinnasta pohjaan (optinen YSI Pro ODO vuodesta 2011).

### 2.2 Eläinplanktonnäytteiden analysointi ja tulosten käsittely

Eläinplanktonnäytteet yhdistettiin kokoomanäytteiksi kahdesta vesikerroksesta: 0-10 m ja 10-30 m. Aluksi molemmat puolitettiin ja toinen puolikas arkistoiitiin talteen. Toinen puolikas analysoitiin ja sen jälkeen heitettiin pois. Näytteitä laimennettiin tarvittaessa osittamalla ne 1/4-, 1/8-, 1/16- ja/tai 1/32-osanäytteiksi. Lähinnä leväkukinnat olivat syynä ajoittain suureen ositusten tarpeeseen. Laimentaminen oli välttämätöntä, jotta näytteet pystyttiin analysoimaan käänteis- mikroskoopilla (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 (erikseen Calanoida ja Cyclopoida) mitattiin 3 yksilöä/kehitysvaihe 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. *Leptodora kindtii*- ja *Bythotrepes longimanus* -petovesikirput laskettiin ja mitattiin preparointimikroskoopilla (Leica S4E) koko puolikkaasta näytteestä.

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 (jolloin poikkeuksellisesti vain 5 näytettä), 1999, 2001-2006, 2009, 2011, 2013 ja 2015-2022 eli kolmen vuosikymmenen aikana 10 vuoden näytteet on jääneet käsittelemättä/noutamatta.

## 2.3 Vedenlaatuaineiston käsittely

Vuonna 2022 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 vedenlaatu tulokset. Vuonna 2022 ao. tulokset saatiin KVVY Tutkimus Oy:n kautta.

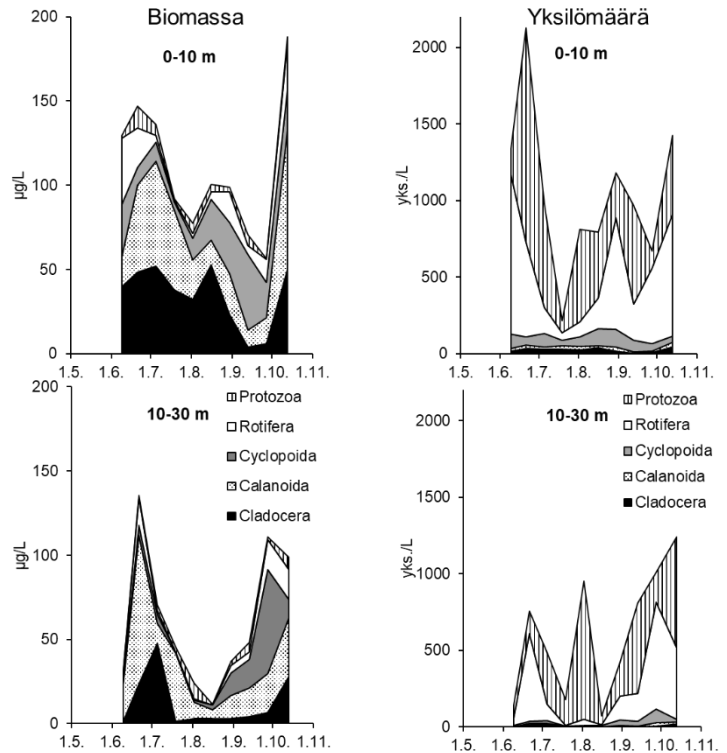
## 3. Tulokset ja tulosten tarkastelu

### 3.1 Vuoden 2022 tilanne

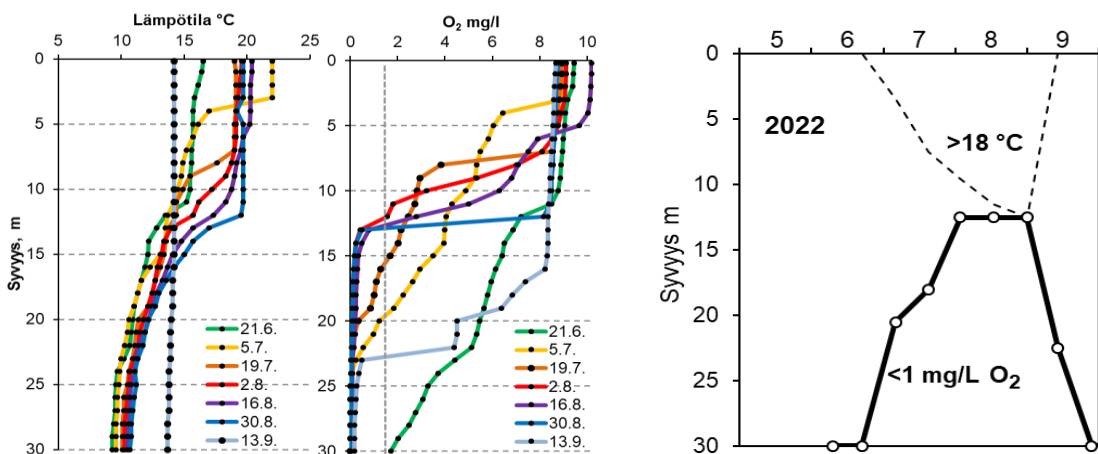
Vesikirput ja Calanoida-hankajalkaiset vallitsivat eläinplanktonyhteisössä lähes koko kesän, mutta syyskuussa niiden biomassat vähenivät voimakkaasti ja tilalle nousivat Cyclopoida-hankajalkaiset (Kuva 1). Lokakuun puolivälissä vesikirput ja Calanoida-äyriäiset jälleen runsastuivat, joten eläinplanktonitutkimuksen loppuessa eläinplanktonbiomassa oli voimakkaassa kasvussa (Kuva 1). Heinäkuun puolivälissä vesikirput käytännössä lähes hävisivät 10-30 m vesikerroksesta, ns. alusvedestä, mitä happitilanne tuskin selittää, sillä heinäkuun lopulla 10-20 m syvyydessä oli vielä riittävästi happea (Kuva 2). Monet vesikirput kykenevät selviytymään ainakin lyhytaikaisesti niukkahappisessa vedessä, koska niiden elimistössä on hemoglobiinia (Weider & Lampert 1985). Tämän ansiosta ne voivat hyödyntää vähähappisia, pimeitä vesikerroksia keskipäivällä piilopaikkana jonne paeta näkönsä avulla saalistavia kaloja. Elokuun lopulla vesikirppubiomassa romahti myös ylimmässä 0-10 m vesikerroksessa, ns. päällysvedessä, mikä saattaa viitata voimistuneeseen kalojen saalistukseen. Lokakuussa haetut viimeiset näytteet osoittivat jälleen runsastumisen merkkejä. Tuolloin joukossa oli kohtalaisesti koiraita ja hyväkokoisia kestromunallisia naaraita, jotka vaikuttavat siis suotuisasti eläinplanktonyhteisön kehittymiseen kesällä 2023.



**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 2022.



Huolimatta mm. siitä että happitilanne oli alusvedessä heikko koko elokuun ajan (Kuva 2), siellä esiintyi suurikokoisia (1,5 mm) *Limnocalanus macrurus* –petohankajalkaisia läpi kasvukauden toisin kuin aiempina vuosina, jolloin ne ovat hävinneet viimeistään heinäkuussa (esim. Kuoppamäki 2022). *Limnocalanus* yhdessä toisen suurikokoisen (aikuisena n. 2 mm) ja rotevan petohankajalkaisen, enimmäkseen epilimnionissa esiintyvän *Heterocope appendiculatan* kanssa saattoivat saalistuksellaan osaltaan vaikuttaa vesikirppujen vähenemiseen. *Heterocope* (Kuva 3) on viime vuosina vähittäin yleistynyt vaikkei kovin runsas olekaan (vuonna 2022 enimmillään 1,5 yks./l, hiilibiomassana hieman yli 20 µg/l). Tämä saattaa osaltaan ilmentää Vesijärven ravinnetason alenemista (mistä lisää kohdassa 3.2), sillä se esiintyy lähinnä alhaisen trofiatason järvissä (Błędzki & Rybak 2016).



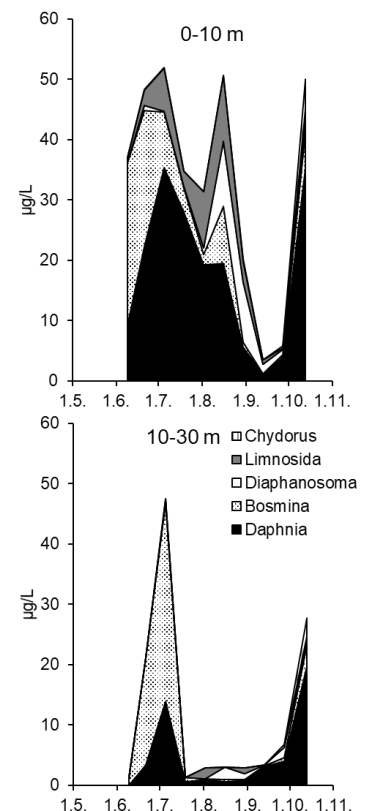
**Kuva 2.** Vasemmalla veden lämpötila ja liuenneen hapen (O<sub>2</sub>) pitoisuus pinnasta pohjaan kesäkuusta syyskuuhun ja oikealla kesäkuusta syyskuuhun (kuukaudet 5-9 vaakakselilla) syvydet, joiden yläpuolella lämpötila oli yli 18 °C ja joiden alapuoliset vesikerrokset ovat vähähappisia tai hapettomia.



**Kuva 3.** *Heterocope appendiculata* – petohankajalkainen (vasemmalla) ja kasviplanktonia laiduntava *Limnosida frontosa* –vesikirppu (oikealla) 5.7.2022 eläinplanktonnäytteestä otetussa valokuvassa.

Ratas- ja alkueläinten osuus eläinplanktonin biomassasta oli hyvin vähäinen, mutta yksilömäärillä mitattuna ne olivat vallitseva ryhmä (Kuva 1). Rataseläinten valtalajit olivat *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* ja *Polyarthra vulgaris*, alkueläimistä (yli 50 µm mittaisista, jotka jäävät planktonhaaville) runsaimpaimpia olivat *Tintinnopsis lacustris*, *Tintinnidium fluviatile* ja *Epistylis rotans*. Nämä kaikki lajit esiintyvät hyvin monentyyppisissä järvissä.

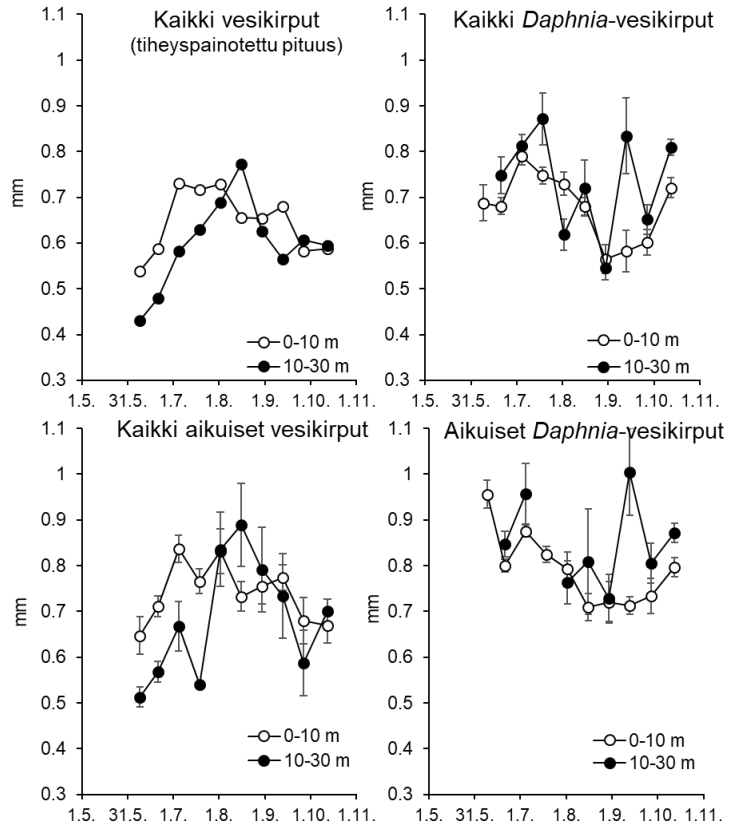
Kuten aiempinakin vuosina, *Bosmina* ja *Daphnia* olivat Vesijärven vesikirppuyhteisön vallitsevat suvut (Kuva 4). *Bosmina* on runsas alkukesällä ja vuonna 2022 etenkin alusvedessä muodosti selvän biomassapiikin, vallitsevana *B. longispina*. Päälyysvedessä runsain suvun edustaja oli *B. crassicornis*. *Daphnia* muodosti jälleen vuonna 2022 biomassahuipun keskikesällä, vallitsevana *D. cristata*. Usein toinen, matalampi maksimi esiintyy loppukesällä, mutta vuonna 2022 näin ei käynyt, koska aiemmin tuona ajankohtana runsain suvun laji, *D. cucullata* oli lähes hävinnyt Vesijärven eläinplanktonyhteisöstä. Suurikokoinen (aikuisena 1,1-1,3 mm) *Limnosida frontosa* (Kuva 3) muodosti kohtalaisen osuuden vesikirppubiomassasta heinä-elokuussa ja keskikokoiseksi kasvava *Diaphanosoma brachyurum* (aikuisena 0,7-1,0 mm) elokuussa (Kuva 4).



**Kuva 4.** Kasviplanktonia laiduntavien vesikirppusukujen biomassat 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä kesäkuun alusta lokakuun puoliväliin 2022.

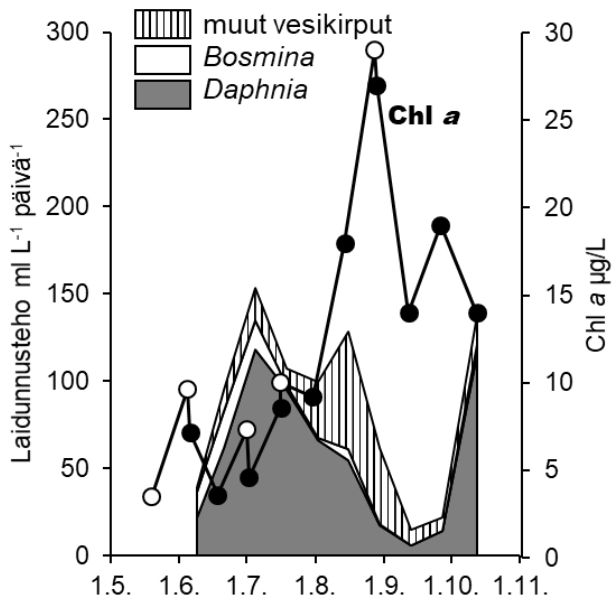
*Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko pieneni kesän mittaan (Kuva 5), mikä voisi viitata kalojen saalistuksen voimistumiseen, sillä alkukesään verrattuna lajistollisesti *Daphnia*-populaatioissa ei tapahtunut olennaisia muutoksia (*Daphnia*-lajeista lisää kohdassa 2.3). Toisaalta suuren *Limnosidan* selviytyminen loppukesällä ei tue todennäköisyyttä sille, että kalojen saalistuspaine olisi kasvanut ainakaan kovin voimakkaasti. Alkukesällä kaikkien aikuisten vesikirppujen yksilökoko oli suurempi päänalalla kuin alusvedessä, joten ainakin tuolloin planktonia syövien kalojen vaikutus oli ilmeisen vähäinen. Edelliskesäinen kuorekannan romahdus (Kuoppamäki 2022, YLE 2021)) todennäköisesti vielä vaikutti tilanteeseen.

**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 2022. Huom! y-akselin pienin arvo on 0,3 mm (vesikirpun koko ei voi olla 0,0 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). Vesikirpun koko 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 *Daphnia* nuoruvaiheen yksilö kykenee laiduntamaan leviä alle 2 ml vesivilavuudesta päivässä, 1 mm mittainen aikuinen suodattaa yli 10 ml päivässä. Vuonna 2022 Vesijärvässä esiintyi kohtalaisen suureksi kasvavaa *D. galeata* -lajia. Esimerkiksi 1,5 mm mittainen yksilö voi suodattaa laskennallisesti yli 30 ml, mikä on sata kertaa enemmän kuin mihin 0,2 mm kokoinen *Chydorus sphaericus* kykenee (Kuva 7).





**Kuva 6.** *Daphnia*-, *Bosmina*- ja muiden vesikirppujen laidunnusteho (vasen y-akseli) laskettuna tilavuuspainotetusti koko vesipatsaasta vuonna 2022 ja esitettyinä kumulatiivisesti vesikirppuryhmittäin rasteridiagrammina. Ryhmän "muut vesikirput" merkittävimmät lajit olivat *Limnospira frontosa* ja *Diaphanosoma brachyurum*. Viivadiagrammi näyttää kasviplanktonin biomassin klorofylli a – pitoisuutena (Chl a) mitattuna 0-5 m syvyydessä (oikea y-akseli). Mustat pisteet näyttävät tässä tutkimuksessa mitatut, valkoiset pisteet velvoitetarkkailun yhteydessä mitatut klorofyllitulokset.

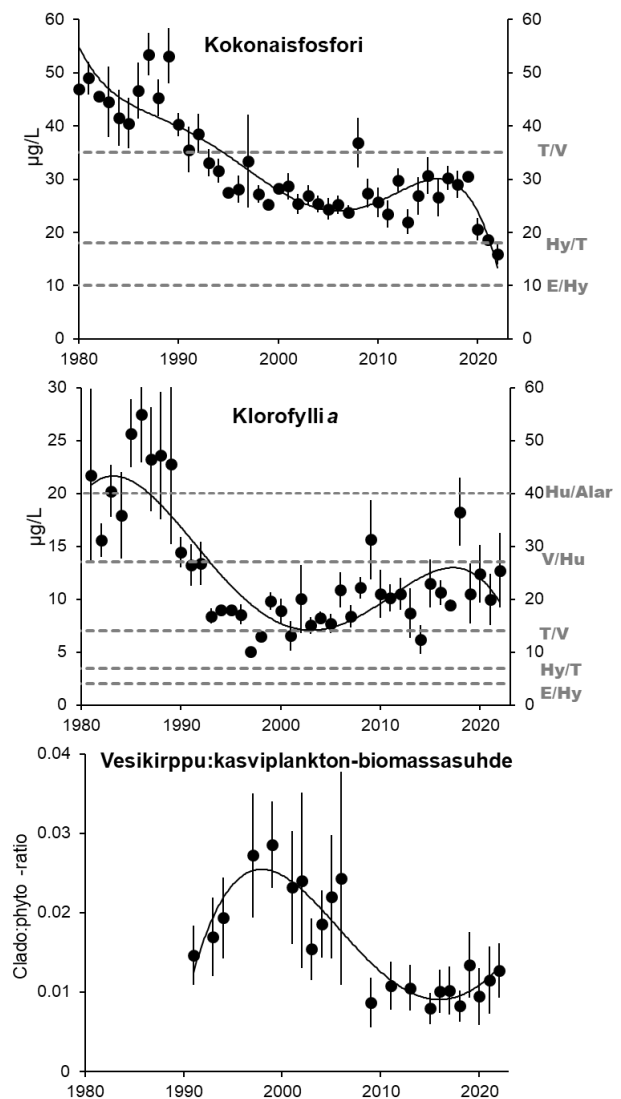


**Kuva 7.** Noin 1,5 mm mittainen *Daphnia galeata* ja sen vieressä ylhäällä oikealla 0,2 mm mittainen *Chydorus sphaericus* –vesikirppu syksyllä 2022 Vesijärven eläinplanktonnäytteestä otetussa valokuvassa.

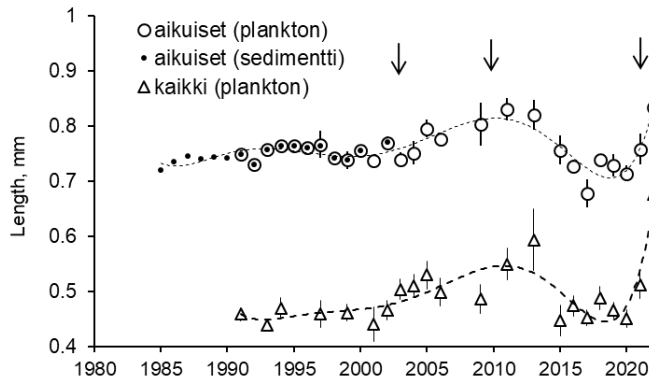
### 3.2 Pitkän aikavälin kehitys

Rehevöityneen järven kunnostuksessa tavoitteena on paitsi ravintetason alentaminen myös ravintoverkon rakenteen muuttaminen sellaiseksi, että se voi tukea tavoiteltua kehitystä. Parhaimmillaan saavutetaan ekosysteemi, joka pystyy ylläpitämään hyvää vedenlaatua huolimatta ulkoisista häiriöistä, kuten ilmastonmuutoksen ja ihmistoiminnan aiheuttama kuormitus. Eläinplanktonbiomassan suhde kasviplanktonbiomassaan vähenee rehevöitymisen myötä, mutta biomanipulaation kautta 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). Vuosituhannen taitteeseen asti Vesijärvenkin ravintetaso ja sen myötä kasviplanktonin määrä vähenivätkin selvästi samalla kun myös suurten (yli 1mm) ja keskikokoisten (0,5-1,0 mm) vesikirppujen biomassa hieman kohosi suhteessa kasviplanktonbiomassaan (Kuva 8). Sitten tilanne lähti kehittymään heikompaan suuntaan siten että 2010-luvulla tämä biomassasuhde oli noin puolet siitä mitä se oli vielä 2000-luvun puolivälissä. Olisi kiinnostavaa tutkia mitä tapahtui ilmeisessä taitoskohdassa vuosina 2007 ja 2008, joka jakaa vesikirppujen ja kasviplanktonin biomassasuhdeaineiston kahtia (Kuva 8) (silloin eläinplanktonnäytteitä ei voitu resurssien vähyyden vuoksi analysoida vaikka ne kyllä haettiin ja ovat yhä varastoituina tallessa). Lisäksi kyseisen taitoskohdan jälkeen vuonna 2009 kokonaisfosforipitoisuus ja levien määrä oli huomattavan koholla (Kuva 8) ja Vesijärven oli merkillepantava loppukesän sinileväkukinta (Etelä-Suomen Sanomat 2009).

**Kuva 8.** Kokonaisfosfori- ja klorofylli a -pitoisuuden sekä suurten ja keskikokoisten vesikirppujen biomassan suhde kasviplanktonbiomassaan 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, Alar = huonon luokan alaraja



2010-luvun puolivälissä yksinomaan eläinplanktonia syövien kuoreiden populaatio kasvoi poikkeuksellisen suureksi, mitä pintaveden pumppaaminen pohjanläheisiin vesikerroksiin (ns. hapetus) mitä todennäköisimmin edisti (Ruuhijärvi ym. 2020). Niinpä eläinplanktoniin kohdistuva saalistus kasvoi voimakkaasti ja seurauksena oli vesikirppujen yksilökoon huomattava pieneneminen. Koskaan muulloin Vesijärven eläinplanktonitutkimuksen kuluessa ei ole havaittu niin pienikokoisiksi jääneitä aikuisvaiheen *Daphnia*-vesikirppuja (Kuva 9).



**Kuva 9.** Aikuisten *Daphnia*-suvun vesikirppujen yksilökoko sedimentistä mitattujen ehippion- eli lepomuna-subfossiilien pituuden perusteella laskettuna (=sedimentti; mustat pisteet), planktonnäytteistä mitattujen aikuisten (=plankton; valkoiset pisteet) ja kaikkien *Daphnia*-yksilöiden 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 0,4 mm (eikä 0,0 mm koska vesikirppu ei voi olla sen kokoinen). Nuolet osoittavat ajankohdat, jolloin Enonselän kuorekanta on romahtanut tai olennaisesti vähentynyt kuoreelle epäedullisen happi- ja lämpötilanteen vuoksi

2020-luvulle tultaessa kehityskulku näyttää jälleen osoittavan myönteistä kehitystä: viimeisinä kolmena vuonna kokonaisfosforin pitoisuus alkaa olla jo hyvää ekologista tilaa osoittavalla tasolla, mutta siihen nähden yhä koholla olevat levämäärät osoittavat välttävää tilaa. Suuri- ja keskikokoisten vesikirppujen biomassa on yhä liian alhainen suhteessa kasviplanktonbiomassaan (Kuva 8). Vaikka vuonna 2022 mitattiin valtaosan kesää hyvinkin alhaisia klorofyllipitoisuuksia ja vesikirput selvästi säätelivät levämääriä, loppukesällä ja syksyllä tilanne kääntyi päinvastaiseksi (Kuva 6). Etenkin piileviä oli tuolloin erittäin runsaasti (Kuva 10), niin paljon että ne hankaloittivat eläinplanktonnäytteidenkin analysointia. Syksyn piileväkukinta selittää osaltaan klorofyllipitoisuuden vuosikeskiarvon suuruuden (Kuva 8).

**Kuva 10.** Piileviä ja kaksi Cyclopoida-hankajalkaista 27.9.2022 otetussa eläinplanktonnäytteessä. Runsa kasviplanktonmäärä hankaloittaa äyriäislajien tunnistamista ja pienien eläinten, kuten rataseläinten havaitsemista. Kuvasta löytyy yksi Keratella cochlearis –yksilö.

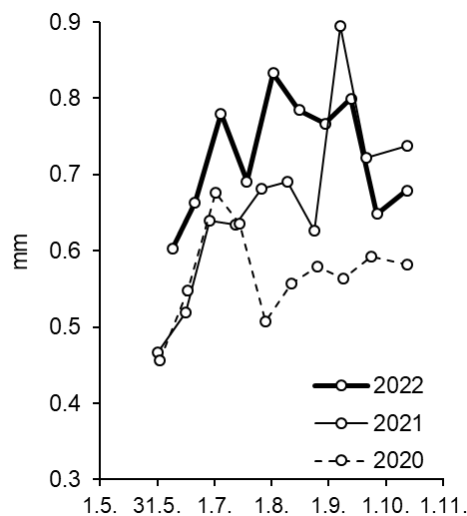




Vesijärvestä koottu aineisto toisaalta kuitenkin osoittaa sekä lyhyellä (kasvukauden mittaan; esim. Kuva 6) että pitkällä aikavälillä (vuosien mittaan; Kuva 8), kuinka vesikirppujen biomassa on ollut suuri ja suurten yksilöiden ollessa runsaslukuisia, klorofylli *a* -pitoisuus on ravinnetasoon nähden alhainen. Kun taas vesikirppubiomassa vähenee ja yksilökoko pienenee, levämäärät lähtevät herkästi kasvuun, kuten kävi myös vuonna 2022. Tilanteeseen vaikuttaa myös eläinplanktonin ravintotilanteen heikkeneminen: vaikka piilevät ovat sinänsä ravintoarvoltaan laadukkaita (Taipale ym. 2020), kookkaat rihmamaiset piilevät runsaana esiintyessään haittaavat vesikirppujen suodatusta.

Planktonia syövien kalojen, viimeisinä parina vuosikymmenenä etenkin kuorekantojen vaihtelut ovat heijastuneet hyvin selkeästi vesikirppujen yksilökokoon. Aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen koko lähti kasvamaan vuosina 1988-1993 toteutetun tehokalastuksen myötä ja reagoi herkästi kuorekantojen romahduksiin vuosina 2002, 2010 ja 2021 (Kuva 9, ks. myös Anttila ym. 2012, Nykänen ym. 2010). Vuonna 2021 tapahtunut romahdus näkyi jo samana kesänä vesikirppujen yksilökoon kasvuna ja vaikutus näkyi yhä vuonna 2022 (Kuva 11 ja Kuoppamäki 2022). Vesijärvestä havaitut eläinplanktonin, etenkin vesikirppuyhteisön merkittävät vasteet planktonisyöjäkalakantojen vaihtelulle osoittavat miten nopeasti ja joustavasti eläinplankton kykenee sopeutumaan muuttuviin tilanteisiin ravintoverkossa. Koska vesikirppujen yksilökoko seuraa 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 ahveneeseen ja antavat siten aliarvion kuoreen todellisesta määrästä (Ruuhijärvi & Ala-Opas 2018).

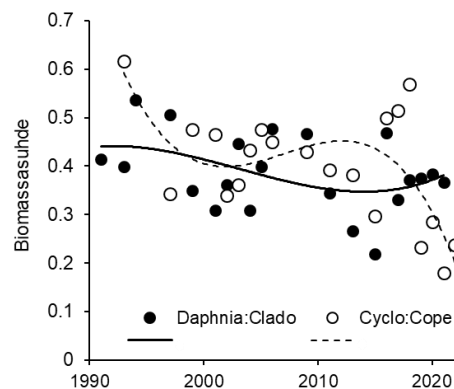
**Kuva 11.** Kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen aikuisvaiheen yksilöiden tiheyspainotettu ja koko 0-30 m vesipatsaaseen tilavuuspainotettu pituuden keskiarvo kasvukaudella vuosina 2020, 2021 ja 2022. Huom! y-akselin pienin arvo on 0,3 mm (eikä 0,0 mm, jonka kokoinen vesikirppu ei voi olla).



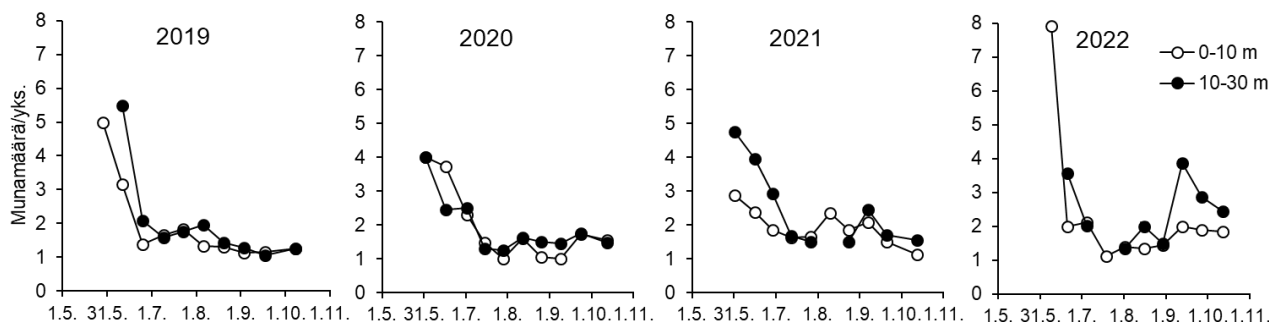
Paitsi kalaston eli ravintoverkossa ylhäältä alaspäin (top-down) heijastuvat vaikutukset myös järven ravinteisuuden eli ravintoverkossa alhaalta ylöspäin (bottom-up) siirtyvät vaikutukset muokkaavat eläinplanktoniyhteisön rakennetta. Rehevöitymisen myötä *Daphnia*-vesikirppujen biomassa vähenee suhteessa koko vesikirppuyhteisön biomassaan ja Cyclopoida-hankajalkaisten biomassa puolestaan kasvaa suhteessa kaikkien hankajalkaisten biomassaan (Jeppesen ym. 2000). Niinpä järven toipuessa ja ravinnetason pienentyessä voidaan olettaa tapahtuvan päinvastaisia muutoksia (Jeppesen ym. 2005). Vesijärvestä kävikin näin vuosituhannen taitteessa, mutta sittemmin kehityskulku kääntyi uudelleen heikompaan

suuntaan, etenkin 2010-luvulla (Kuva 12). Viime vuosina tilanne näyttää etenevän jälleen vähitellen hieman parempaan suuntaan.

**Kuva 12.** Daphnia-vesikirppujen ja kaikkien vesikirppujen (Daphnia:Clado) sekä Cyclopoida-hankajalkaisten ja kaikkien hankajalkaisten (Cyclo:Cope) tilavuuspainotettu biomassasuhde koko vesipatsaassa (0-30 m) vuosien 1991 ja 2022 välillä. Kehityskulkua havainnollistavat käyrät on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella.



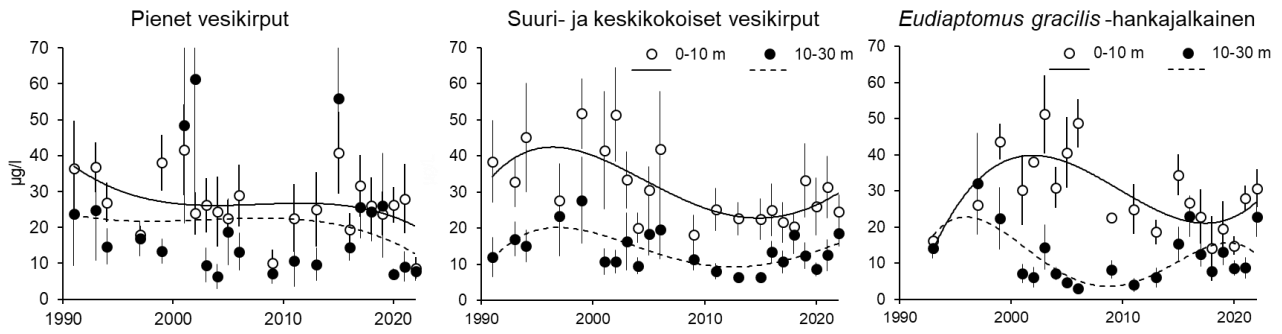
Edellä jo viitattiin kasviplanktonin ravintoarvoon, joka vaihtelee paitsi levien morfologian myös eläimille välttämättömien rasvahappojen koostumuksen mukaan, mikä vaikuttaa mm. eläinplanktonin kykyyn lisääntyä (Taipale ym. 2020). Vesijärvessä vesikirppujen lisääntymispotentiaali munamäärillä mitattuna on suurimmillaan alkukesällä, jolloin ilmeisesti myös kasviplanktonin koostumus on ravintoarvoltaan hyvä. Vesikirppuyksilöiden munien määrä tyypillisesti laskee kesän mittaan niin että siinä missä alkukesällä *Daphnia*lla voi olla jopa 8 muna/yksilö, loppukesällä-syksyllä määrä on vain 1 muna/yksilö (Kuva 13). Viimeisinä kahtena vuonna kasvukauden lopulla tilanne näyttää olleen kuitenkin näiltä osin parempi ja hieman yllättäen kuitenkin vuoden 2022 piileväkukinnasta huolimatta etenkin alusvedessä esiintyi yksilöitä, joilla saattoi olla jopa 6-8 muna/yksilö.



**Kuva 13.** Daphnia-vesikirppujen munien keskimääräinen lukumäärä yksilöä kohti kasvukauden aikana 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä vuosina 2019-2022. Aineistossa ei ole mukana kestromunat.

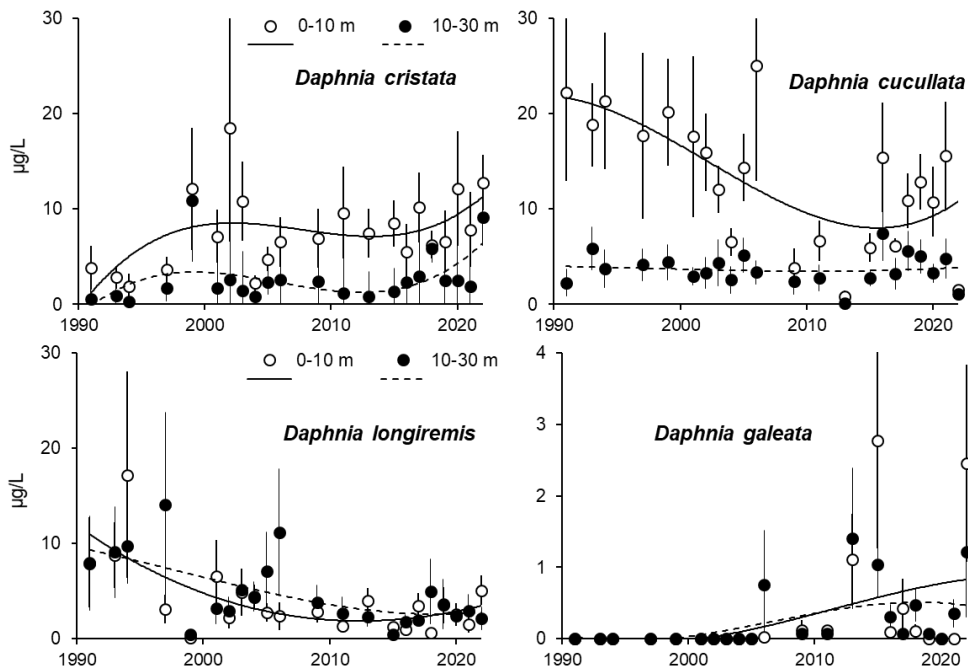
Pienten vesikirppujen biomassoissa ei ole ollut merkittäviä muutoksia ajan suhteen ja vuosien välinen vaihtelu on ollut huomattavaa johtuen etenkin siitä, että toisinaan kuten vuosina 2001, 2002 ja 2015 *Bosmina*-vesikirput ovat kasvattaneet alusvedessä erittäin korkeita biomassoja (Kuva 14) ilmeisesti erinomaisen ravintotilanteen ansiosta. Päällisvedessä kasviplanktonia laiduntavien suuri- ja keskikokoisten vesikirppujen ja *Eudiaptomus gracilis* -hankajalkaisäyriäisen biomassat putosivat 2010-luvulla lähes puoleen siitä mitä ne olivat vielä vuosituhannen vaihteessa, mutta viime vuosina tilanne on kääntynyt hienoisesti parempaan suuntaan (Kuva 14). Vuosien sisäinen hajonta on etenkin pienten vesikirppujen osalta suurta, koska biomassat vaihtelevat huomattavasti kasvukauden mittaan: esimerkiksi *Bosmina* kasvattaa tyypillisesti biomassahuipun alkukesällä ja on sen jälkeen vähälukuinen.





**Kuva 14.** Kasviplanktonia laiduntavien pienten, suuri- ja keskikokoisten vesikirppujen ja *Eudiaptomus gracilis* -hankajalkaisen biomassan vuosittainen kasvukauden keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) vuosien 1991 ja 2022 välillä 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä. Kehityskulkua havainnollistavat käyrät on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella.

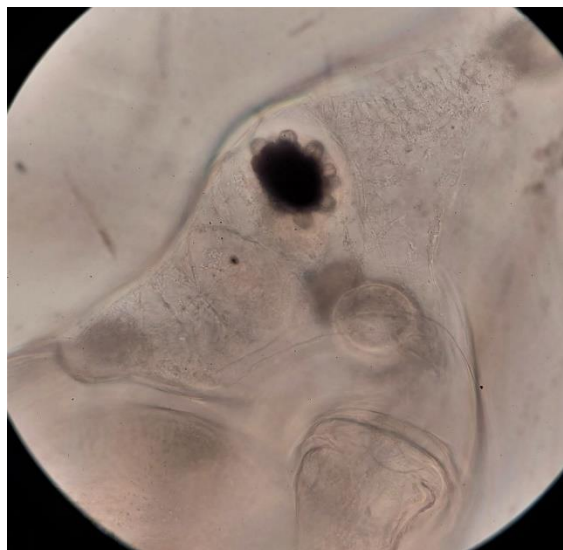
1990- ja 2000-luvulla *Daphnia*-lajeista runsain *D. cucullata* on hieman vähentynyt 2010-2020 -luvuilla ja vuonna 2022 se puuttui lähes täydellisesti eläinplanktonyhteisöstä (Kuva 15). *D. cristata* puolestaan on vuosien mittaan hieman kasvattanut biomassaansa. Sen kanssa helposti risteytyvä (Błędzki & Rybak 2016) ja morfologialtaan hyvin samankaltainen *D. longiremis* on jonkin verran vähentynyt. 2000-luvulla Vesijärveen on ilmestynyt varsin suureksi kasvava laji *D. galeata*, jonka runsausdenvaihtelu on kuitenkin ollut huomattavan suurta (Kuva 15). Vuonna 2022 *D. galeata* esiintyi harvalukuisena eläinplanktonnäytteissä läpi kasvukauden. Myös se pystyy muodostamaan hybridejä *D. cucullata* ja *D. longiremis* -lajien kanssa (Błędzki & Rybak 2016). Kullakin kolmella lajilla on silti omat suhteellisen selkeät yksityiskohdat, joiden perusteella ne pääsääntöisesti pystytään näytteitä analysoitaessa erottamaan (Kuva 16).



**Kuva 15.** Vesijärven Enonselän ulapalla esiintyvien neljän *Daphnia*-lajin biomassan vuosittainen kasvukauden keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) vuosien 1991 ja 2022 välillä 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä. Kehityskulkua havainnollistavat käyrät on piirretty aineistolle sovitettujen polynomiyhtälöiden perusteella.

Nähtäväksi jää pystyykö *D. galeata* jatkossa kasvattamaan populaatiokokoaan ja voisiko siitä tulla yksi Enonselän vallalajeista, mikä olisikin levien säätelyn kannalta toivottavaa. Toisaalta jos

suurikokoiset vesikirput tulevat vallitseviksi ja sitten planktonia syövät kalat onnistuvat kasvattamaan suuren populaatiokoon, ne voivat hyvin tehokkaasti poistaa planktoniyhteisöstä isot vesikirput. Błędzkin ja Rybakin (2016) mukaan *D. galeata* esiintyy järvissä, missä kalojen saalistus ei ole kovin vahvaa. Näin ollen on odotettavissa, että ajallinen vaihtelu tulee jatkossakin olemaan suurta eikä pysyvää tilaa kannata dynaamisen, rehevähkön järviökosysteemin osalta odottaa. 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 syvässäkin järvissä vesikasvillisuuden edes vähäisellä lisäyksellä voidaan edistää eläinplanktonin biomassaa (Fu ym. 2021).



**Kuva 16.** Lähikuva *Daphnia galeata* -vesikirpusta 16.8.2022 otetussa eläinplanktonnäytteessä. Lajin tunnistaa mm. pikkusilmästä, joka näkyy ison silmän alapuolella mustana pisteenä. Muilta Enonselän ulapalla esiintyvillä *Daphnia*-lajeilla ei ole pikkusilmää.

#### 4. Johtopäätökset

Enonselällä on osoitettu planktonia syövien kalojen, etenkin kuoreen säätelevän voimakkaasti eläinplanktoniyhteisöä, mikä on heijastunut kasviplanktonin määrään. Vesikirppujen yksilökoko toimii hyvänä planktonisyöjäkalaston indikaattorina ja voi 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. Vesijärvi on dynaaminen, yhä rehevä ekosysteemi, jonka ravintoverkossa muutoksia tulee varmasti jatkossakin niin lyhyellä kuin pitkälläkin aikavälillä. Rehevöitymisestä toipuminen vie väistämättä aikaa. Enonselän ulappasysteemissä on potentiaalia rakenteeseen, jossa eläinplanktoniyhteisössä vallitsevat suuri- ja keskikokoiset vesikirput ja siten yhä korkeahkosta ravinnetasosta huolimatta on mahdollista vaikuttaa kalojen ja eläinplanktonin kautta planktonlevien määrään ja vedenlaatuun. Näin etenkin jos Enonselän laajoilla matalilla alueilla saadaan ylläpidettyä uposlehtistä vesikasvillisuutta, joka tarjoaa eläinplanktonille suojapaikan kalojen saalistukselta. Fosforipitoisuuden väheneminen viimeisten kolmen vuoden aikana vaikuttaa suotuisasti madaltuvaan rehevyystasoon ja veden kirkkauteen, jota suurikokoisista vesikirpuista muodostuva eläinplanktoniyhteisö edesauttaa säätelämällä kasviplanktonia. Kun levien aiheuttama samennus vähenee ja vesi pysyy kirkkana, myös uposlehtinen kasvillisuus saa valoa kasvaakseen. Nämä tekijät yhdessä tukevat toisiaan ja siten monien monimutkaisten mekanismien kautta parantavat kohentuneen ekosysteemin tilan resilienssiä ja todennäköisyyttä heilahdukselle takaisin esimerkiksi sinilevävaltaisuuksiin vähenee.

## 5. Kirjallisuus

- 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.
- Etelä-Suomen Sanomat 2009. [www.ess.fi/paakirjoitus-mielipide/614959](http://www.ess.fi/paakirjoitus-mielipide/614959)
- 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.
- 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., Søndergaard, M., Lauridsen, T. & Landkildehus, F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshw. Biol.* 45: 201-218.
- 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.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., ym. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshw. Biol.* 50: 1747-1771.
- 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 2021. 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 parry in the pelagia. *Teoksessa Kerfoot, W.C. & Sih, A. (toim.) Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. Univ. Press of New England.
- Ruuhijärvi, J. & Ala-Opas, P. 2018. Vesijärven kalataloudellinen tarkkailu - koekalastukset vuodelta 2017. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- 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.
- SFS 5772. Veden a-klorofyllipitoisuuden määrittäminen. Etanoliiuutto. Spektrofotometrinen menetelmä. Suomen standardoimisliitto SFS.
- Taipale, S., Kuoppamäki, K., Strandberg, U., Peltomaa, E. & Vuorio, K. 2020. Lake restoration influences nutritional quality of algae and consequently Daphnia biomass. *Hydrobiologia* 847: 4539-4557.
- 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://urn.fi/URN:ISBN:952-10-2751-7>
- Vakkilainen, K., Kairesalo, T., Hietala, J., Balayla, D., Bécarea, 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.
- 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 2021. <https://yle.fi/uutiset/3-12023326>