Anu Julmala-Jäntti

HELSINGIN YLIOPISTON
YMPÄRISTÖEKOLOGIAN LAITOKSEN
TUTKIMUKSIA JA RAPORTTEJA
59

Ristilimaskan (Lemna trisulca) ja pikkulimaskan (Lemna minor) välinen resurssikilpailu - esimerkkeinä typpi ja fosfori

RISTILIMASKAN (*LEMNA TRISULCA*) JA PIKKULIMASKAN (*LEMNA MINOR*) VÄLINEN RESURSSIKILPAILU – ESIMERKKEINÄ TYPPI JA FOSFORI

ANU JULMALA-JÄNTTI

HELSINGIN YLIOPISTO

YMPÄRISTÖEKOLOGIAN LAITOS

PRO GRADU – TUTKIELMA

1.4.2008

J6.9
JUL
TUL

LAHDEN TIEDEKIRJASTO
Lahti Science Library

HELSINGIN YLIOPISTO
HELSINGFORS UNIVERSITET
UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Biotieteellinen tiedekunta	Laitos Institution – Department Ympäristöekologian laitos	
TekijäFörfattare – Author Anu Julmala-Jäntti		
Työn nimi Arbetets titel – Title Ristilimaskan (Lemna trisulca) ja pikkulimaskan (Lemna minor) välinen resurssikilpailu – esimerkkinä typpi ja fosfori		
Oppiaine Läroämne – Subject Ympäristöekologia		
Työn laji Arbetets art – Level Pro gradu-tutkielma	Aika Datum – Month and year 1.4.2008	Sivumäärä Sidoantal – Number of pages 47

Tiivistelmä Referat – Abstract

Limaskojen suvun pikkulimaska (*Lemna minor* L.) ja ristilimaska (*Lemna trisulca* L.) ovat kautta koko Suomen rehevissä kasvuympäristöissä esiintyviä, alkuperäiseen kasvistoomme kuuluvia irtokellujia ja - keijujia. Ne esiintyvät monenlaisissa ympäristöissä pienistä ojista aina suuriin järviin, ja kasvutapansa johdosta ne ottavat lähes kaikki tarvitsemansa ravinteet suoraan vedestä ja reagoivat näin nopeasti veden laadun vaihteluihin. Limaskat voivat käyttää ravinteet vedestä niin tarkkaan, että erityisesti typpi ja fosfori saattavat tulla niiden kasvua rajoittaviksi ravinteiksi. Nopean kasvunsa ja helpon viljeltävyytensä ansiosta niitä käytetään usein esim. ekotoksikologisina koe-organismeina. Limaskojen perusekologiaa ei kuitenkaan ole paljoakaan tutkittu.

Vesikasviyhteisöissä pikkulimaska esiintyy paljon säännöllisemmin kuin ristilimaska, ja useissa järvissä pikkulimaska on ainoa limaskalaji. Kun pikkulimaska ja ristilimaska esiintyvät yhdessä, muodostaa pikkulimaska yleensä paksun mattomaisen kasvuston veden pintaan ristilimaskan esiintyessä vähälukuisempana alapuolisessa vesipatsaassa. Lahden Vesijärvessä tilanne on kuitenkin päinvastainen. Siellä ristilimaskakasvustot ovat runsaita, ja pikkulimaskan pintakasvustot ovat vähälukuisia. Vastaavasti noin 10 km:n päässä sijaitsevassa Hollolan Kutajärvessä pikkulimaska kasvaa laajoina peittävinä mattomaisina kasvustoina, eikä ristilimaskaa esiinny lainkaan. Työssäni pyrinkin hakemaan vastausta Lahden Vesijärvessä vallitsevaan poikkeavaan tilanteeseen tutkimalla näiden kahden limaskalajin välisiä vuorovaikutuksia ja etenkin resurssikilpailua typen ja fosforin suhteen.

Tutkimusmenetelmänä käytin Tilmanin mekanistisen kilpailumallin modifikaatiota. Lisäsin kilpailun kohteena olleen ravinteen kasvatusliuokseen yhdellä kertaa kokeen alussa (ns. panosviljelmä), minkä jälkeen hain sitä ravinteen kynnysarvoa, jonka alittuessa kasvin vähimmäistarve ravinteen suhteen ei enää tyydyty ja populaatio taantuu. Yksittäisten, ravinteiden käyttöön perustuvien laji- ja kantakohtaisten testikasvatusten perusteella valitsin kilpailukokeen ravinteeksi typen. Tein myös varjostuskokeen ja määritin ristilimaskan kasvun valovastekäyrän, jotta saisin selville lajin herkkyyden pikkulimaskakasvustojen aiheuttamalle varjostukselle.

Pääsääntöisesti ristilimaska oli pikkulimaskaa tehokkaampi typpiravinteen hyödyntäjä. Kilpailukokeessa Vesijärven pikkulimaska kykeni kuitenkin tehokkaampaan ravinteiden ottoon kuin ristilimaska. Vesijärven olosuhteista saattaakin löytyä ravinnekilpailun lisäksi jokin muu pikkulimaskan esiintymistä rajoittava tekijä, mikä näin estää pikkulimaskakantaa kehittymästä niin vahvaksi, että se kykenisi varjostuksen avulla haittaamaan ristilimaskan kasvua. Ristilimaska on erittäin hyvin sopeutunut kasvamaan alhaisissa valomäärissä. Pikkulimaskakasvuston tulisikin olla paksu ja hyvin peittävä voidakseen vaikuttaa merkittävästi inhiboiden ristilimaskan kasvuun. Kahden eri järven pikkulimaskapopulaation ravinteidenkäyttötehokkuudessa oli myös keskinäisiä eroja.

Avainsanat – Nyckelord – Keywords
Pikkulimaska, ristilimaska, typpi, fosfori, resurssikilpailu

Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited
Helsingin yliopisto, ympäristöekologian laitos

Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information

TIIVISTELMÄ 2
SISÄLLYS 3

1. JOHDANTO 4
1.1. Limaskakasvit 4
1.2. Kasvun minimitekijä 7
1.3. Kilpailu 8
1.4. Tilmanin mekanistinen kilpailukoe 9
1.5. Tutkimuksen tavoitteet 10

2. AINEISTO JA MENETELMÄT 12
2.1. Tutkimusalueen kuvaus 12
2.1.1. Lahden Vesijärven Kilpiäistenpohja 12
2.1.2. Hollolan Kutajärvi 13
2.2. Aineisto 14
2.3. Koejärjestelyt 14
2.3.1. Ylläpitokasvatus 14
2.3.2. Koeolosuhteet 16
2.4. Fosforinottokoe 16
2.5. Typenottokoe 18
2.6. Kilpailukoe 19
2.7. Varjostuskoe 20
2.8. Tilastolliset menetelmät 21

3. TULOKSET 21
3.1. Fosforinottokoe 21
3.2. Typenottokoe 27
3.3. Kilpailukoe 33
3.4. Varjostuskoe 36

4. TULOSTEN TARKASTELU 37

LIITE 1 42

KIRJALLISUUS 45

1. Johdanto

1.1. Limaskakasvit

Limaskakasvien heimo (Lemnaceae) muodostaa erityislaatuisen, morfologialtaan yksinkertaisten pienten vesikasvien ryhmän. Elomuodoltaan maailmanlaajuisesti levittäytyneet limaskat ovat irtokellujia ja –keijujia (Wetzel 2001). Limaskojen systematiikan tutkimus aloitettiin jo 1800- luvulla, jolloin mm. Schleiden (1839), Hegelmaier (1868) ja Thompson (1896, 1898) selkeyttivät taksonomiaa ja rajasivat sukuja ja lajeja. Viime vuosien tarkempi fylogeneettinen tutkimus on perustunut laajaan morfologiseen ja mikromolekyyliseen aineistoon, allotsyymeihin ja DNA-sekvensseihin (Les ym. 2002). Tutkimuksesta huolimatta limaskojen taksonominen luokittelu on edelleen monimutkaista ja lajienvälisten suhteiden ratkaiseminen hankalaa. Käytännön työssä limaskalajien tunnistaminen saattaa siis edelleen olla vaikeaa (Les ym. 2002).

Limaskojen (*Lemna*) suvun pikkulimaska (*Lemna minor* L.) ja ristilimaska (*Lemna trisulca* L.) ovat kautta koko Suomen rehevissä kasvuympäristöissä yleisinä esiintyviä, alkuperäiseen kasvistoomme kuuluvia monivuotisia ruohoja (Hämet-Ahti ym. 1998). Lajit esiintyvät monenlaisissa ympäristöissä pienistä lammikoista ja ojista aina suurienkin järvien tai murtovesien niihin osiin, missä kookkaat vesikasvit antavat niille suojaa veden liikkeitä vastaan. Ristilimaskaa, toisin kuin pikkulimaskaa, voidaan joskus tavata myös melko karuissakin vesissä (Piirainen ym. 1999, Hämet-Ahti ym. 1998). Pikkulimaska on muodoltaan pitkänpyöreä, hyvin pieni (2-5 mm), litteitä yksijuurisia versolevyjä muodostava, muutaman kappaleen rykelminä tavattava irtokelluja, joka kukkii Suomen olosuhteissa hyvin harvoin. Kasvi ei myöskään tuota Suomessa siemeniä, vaan lisääntyy versolevyn laitataskusta kehittyvien, myöhemmin irti kuroutuvien sivuversojen avulla. Ristilimaska on pikkulimaskaa selvästi kookkaampi irtokeijuja, jonka pitkulaiset (5-17 mm) yksijuuriset tai juurettomat

versot saattavat muodostaa kymmenien ristikkäin asettuneiden versojen keijuvia ketjuja (Hämet-Ahti 1998). Vedenalainen kasvutapa erottaa ristilimaskan selkeästi muista *Lemna*-suvun lajeista (Huebert ym. 1990). Myös ristilimaska lisääntyy Suomessa pääasiallisesti kasvullisesti (Hämet-Ahti 1998).

Suomessa tehtiin 1990-luvulla havaintoja uusista, limaskoihin (*Lemna*) kuuluvista tulokaslajeista. Pohjois-amerikkalaista alkuperää oleva itulimaska (*L. turionifera* Landolt) havaittiin itse asiassa ensimmäisen kerran jo v. 1966 Ahvenanmaalla ja v. 1973 Korppoossa, mutta tunnistettiin silloin virheellisesti pikkulimaskaksi ja nimettiin uudelleen vasta 1999 (Uotila 1999). Uudempia havaintoja lajista on Hailuodosta. Tulokaslajeihin kuuluu myös kupulimaska (*L. gibba* L.), joka kesällä 1997 aiheutti harvinaisen massaesiintymän Porvoonjoessa. Porvoonjoen kupulimaskan alkuperäksi arvellaan Pietarin aluetta Venäjällä, missä sitä on tavattu jo vuosikymmeniä. Toisena leviämisreittinä voidaan pitää Ahvenanmaata, mistä havaintoja lajista on jo 1900-luvun alusta (Uotila 1999). Sekä itu- että kupulimaska saattavat olla luultua yleisempiä eteläisessä Suomessa, mutta niiden tunnistaminen on vaikeaa (Uotila 1999).

Irtokellujina ja – keijujina limaskat ottavat lähes kaikki tarvitsemansa ravinteet suoraan vedestä ja voivat näin ollen hyötyä vesistöjen antropogeenisestä rehevöitymisestä (Wetzel 1983, Huebert & Shay 1991, Piirainen ym. 1999). Kasvutavaltaan limaskat siis poikkeavat useimmista muista suurista vesikasveista, jotka pohjaan juurtuneina tyydyttävät ravinnetarpeensa sedimentin ravinnevarastoista (Huebert & Shay 1991). Irtokellujat, kuten pikkulimaska, pystyvät hyödyntämään epäorgaanisen hiilen lähteenään ilmakehän hiilidioksidia, kun taas ristilimaskan kaltaiset irtokeijujat ovat riippuvaisia veteen liuenneesta epäorgaanisesta hiilestä. (Hillman 1961) Elintapojensa vuoksi limaskat reagoivat nopeasti vedenlaadun vaihteluihin, jolloin muutokset näkyvät mm. kasvien metaboliassa, koossa ja lisääntymisnopeudessa (Eloranta ym 1998). Varsinkin allikkojen kaltaisissa pienvesistöissä limaskat voivat käyttää ravinteet vedestä niin tarkkaan, että erityisesti typpi ja fosfori saattavat tulla niiden kasvua rajoittaviksi ravinteiksi

(Huebert & Shay 1991). Ominaisuuksiensa vuoksi limaskoja ja mm. niiden mineraaliravinnepitoisuutta voidaankin käyttää esim. arvioitaessa järven trofiatasoa tai veden laatua (Elster ym. 1995).

Limaskakasvustot ovat tärkeitä elinympäristöjä ja ravinnon lähteitä vesilinnustolle ja kalastolle (Les ym. 2002). Esimerkiksi Lahden Vesijärvessä särkien ravinnosta 14 - 67 % muodostui vuodenajasta riippuen ristilimaskasta. Voimakas ristilimaskakasvusto saattaakin suosia särkiä suhteessa petokaloihin ja vaikuttaa täten kalakantoihin (Horppila ym. 1999). Ristilimaskalla saattaa näin olla merkitystä järven koko ravintoverkolle ja sitä kautta vedenlaadulle ja esimerkiksi kasviplanktonin esiintymiselle. Kuten muutkin vesimakrofyyttien kasvustot, myös ristilimaskat tarjoavat suojapaikkoja kasviplanktonia laiduntavalle eläinplanktonille vähentäen näin niihin kohdistuvaa saalistusta. Tämä puolestaa lisää kasviplanktoniin kohdistuvaa laidunnuspainetta ja vähentää sen määrää. Limaskat myös vaikeuttavat valon tunkeutumista vesipatsaaseen ja vesipatsaassa, mikä suoraan heikentää kasviplanktonin elinolosuhteita ja voi vähentää kasviplanktonin esiintymistä. (Hietala ym. 2004). Näin ns. vaihtoehtoisten tasapainotilojen teorian mukaisesti järven vesi pysyy kirkkaampana (Scheffer ym. 2003).

Limaskat ovat pienen kokonsa, nopean suvuttoman lisääntymisensä, helpon viljeltävyytensä ja ravinteidenottotapansa ansiosta erinomaisia tutkimuksen koeorganismeja. Ominaisuuksiensa vuoksi niitä on käytetty ja käytetään esim. kasvifysiologisissa ja ekotoksikologisissa tutkimuksissa, mm. selvitettäessä UV-säteilyn ja otsonin aiheuttamia vaurioita kasveissa (Les ym. 2002, Wang 1986). Samat ominaisuudet, jotka tekevät limaskoista otollisia koeorganismeja, voivat toisaalta luonnossa johtaa ihmisen kannalta ei-toivottuun limaskojen massaesiintymiseen. Suuri limaskamassa saattaa haitata vesien virkistys- ja talouskäyttöä, esimerkiksi kalastusta ja vedenottoa. Runsas limaskakasvusto myös lisää järven rantavyöhykkeen metaanin tuottoa ja metaanivuota, ja näin limaskat voivat osaltaan vaikuttaa ilmastonmuutokseen (Kankaala ym. 2003). Kyky nopeaan lisääntymiseen ja suurien biomassojen tuottamiseen tarjonnee

limaskoille kuitenkin kehitysmaiden maataloudessa - esimerkiksi karjan rehuna - merkittäviä käyttömuotoja (Les ym. 2002). Niiden avulla voidaan vähentää maatalouden ravinnehävikkejä ja syntynyttä kasvibiomassaa voidaan käyttää myös lannoitteena. Koska limaskat ottavat tehokkaasti veteen liuenneita aineita, tarjoavat ne lisäksi luonnollisen tavan puhdistaa juomavettä ihmiselle haitallisista yhdisteistä (FAO 1999).

1.2. Kasvun minimitekijä

Liebigin (1840) kasvun minimitekijälain mukaan kasvin kasvua rajoittaa kulloinkin se tekijä, jota tarpeeseen nähden on vähiten saatavilla. Vasta kun tämän resurssin – yleensä ravinteen - saatavuus nousee riittävälle tasolle, voivat muutkin saatavilla olevat resurssit edistää kasvua (Rubio ym 2003). Koska kaikkia eliöiden kuluttamia asioita voidaan pitää resursseina, voi kasvua rajoittava tekijä makroravinteen ohella olla jokin mikroravinne tai jokin muu eliöiden kasvuun vaikuttava tekijä kuten säteilyenergian määrä tai lämpötila (Tilman 1982). Makroravinteista todennäköisimpinä kasvua rajoittavina ravinteina pidetään fosforia ja typpeä (Harper 1992). Maakasvien selkeät kasvuvasteet typen saatavuuteen viittaavat sen erityisen tärkeään asemaan terrestristen ekosysteemien mineraaliravinteiden joukossa, kun taas makeanveden pelagiaalisten planktonyhteisöjen vasteet fosforilisäyskokeissa osoittavat fosforin yleensä olevan se ravinne, joka rajoittaa kasviplanktonin tuotantoa (Wetzel 2001). Typen ja fosforin saatavuus vaikuttaa suoraan kasvin kasvun ja biomassan tuotannon säätelyyn (Rubio 2003). Typpi on tärkeä rakenneosa kasvien tuottamissa valkuaisaineissa sekä klorofyllin keskeinen ainesosa. Fosforilla puolestaan on keskeinen rooli sekä solujen rakennusaineena että solujen sisäisessä energiansiirrossa (adenosiinitrifosfaatin eli ATP:n rakenneosana). Lisäksi molemmat ravinteet ovat tärkeitä nukleiinihappojen rakenneosia. (Rubio 2003).

1.3. Kilpailu

Kasvit elävät yleensä useiden lajien yhteisöinä, ja koska ne kaikki tarvitsevat kasvuunsa samoja perusresursseja kuten ravinteita, valoa ja tilaa, käydään näistä resursseista lajinsisäisen kilpailun ohella myös lajienvälistä kilpailua. Yhteisössä siis esiintyy lajien välistä vuorovaikutusta, jossa toinen laji pyrkii heikentämään toisen lajin menestymistä ja tuottavuuden tasoa (Silverton & Charlesworth 2001). Elinympäristön resurssien hyväksikäyttöön perustuvaa kilpailua kutsutaan epäsuoraksi resurssikilpailuksi erotuksena suorasta häirintäkilpailusta. Kilpailu ravinteista on tyypillisesti resurssikilpailua, ts. kilpailijan vaikutus tuntuu ravinteiden vähentyneenä saatavuutena. (Lampert & Sommer 1997). Resurssikilpailun vallitessa samasta resurssista kilpailevista kahdesta tai useammasta lajista menestyvin on se, joka pystyy käyttämään resurssin, esimerkiksi ravinteen, matalimmalle tasolle (Lampert & Sommer 1997). Näin laji, jolla on ravinteiden suhteen pienimmät vaatimukset, syrjäyttää kilpailussa lajit, joiden ravinnepitoisuusvaatimukset ovat korkeammat eli ravinnerajoitteisessa ympäristössä selviytyvät alhaisimmassa ravinnepitoisuudessa kasvamaan ja lisääntymään kykenevät lajit. (McIlraith 1998)

Pohjois-Amerikan vesikasviyhteisöjä tutkittaessa on havaittu, että pikkulimaska esiintyy vesissä paljon säännöllisemmin kuin ristilimaska (Keddy 1976). Useissa Keddyn (1976) tutkimissa järvissä esiintyi pelkästään pikkulimaskaa, muutamassa molempia lajeja, mutta missään järvessä ristilimaska ei esiintynyt ainoana limaskalajina. Lajien esiintyessä yhdessä pikkulimaska muodosti paksun mattomaisen kasvuston veden pintaan, ja ristilimaska esiintyi maltillisempana kasvustona alapuolisessa vesipatsaassa. Myös McIlraith ym. (1989) sai kenttäkokeissaan samansuuntaisia tuloksia. Ravinnerikkaissa koelammikoissa pikkulimaska haittasi ristilimaskan kasvua, mutta yhteisviljelmissä ristilimaskan ei havaittu vaikuttavan pikkulimaskan kasvuun eli lajienvälinen kilpailu oli asymmetristä.. Vähäravinteisemmissa lammikoissa molempien lajien suuri tiheys rajoitti toisen kasvua eli kilpailu oli selvemmin

symmetristä, ja ristilimaskakin havaittiin dominoivana lajina muutamissa vähemmän ravinteikkaissa koelammikoissa. (McIlraith ym. 1989).

1.4. Tilmanin mekanistinen kilpailukoe

Perinteiset kilpailukokeet ja matemaattiset kilpailumallit kertovat kilpailukokeen "voittajan" vasta kokeen päätyttyä. Tällaisia on esim. logistisen kasvun malliin perustuva Lotkan-Volterran malli, jossa kahden keskenään kilpailevan lajin osalta oletetaan, että lajinsisäinen kilpailu on tasaväkistä resurssikilpailua ja että lajienvälinen kilpailu voi sisältää myös symmetristä tai asymmetristä häirintäkilpailua (Begon ym. 1990). Tällaisilla lähestymistavoilla ei juurikaan saada lisätietoa lajienvälisestä kilpailusta, kuten esim. lajin fysiologisesta kyvykkyydestä käyttää tiettyä resurssia. Kilpailullinen kyvykkyys määritellään yksinkertaisesti kykynä sulkea kilpaileva laji pois elinympäristöstä (Lampert & Sommer 1997).

Tilmanin (1981) mekanistinen kilpailukoe-asetelma poistaa tämän ongelman. Asetelma liittää kilpailun ja lajidiversiteetin resurssien saatavuuteen ja niiden käyttöön (McIlraith ym 1989). Tilmanin (1981) kokeessa kilpailumekanismia eli resurssien hyödyntämistä voidaan käyttää ennustamaan kilpailun voittaja. Lajien vaikutusta niitä rajoittavaan resurssiin seurataan samanaikaisesti populaation tiheyden muutoksien kanssa (Begon ym. 1990). Alkuperäiseen Tilmanin (1981) kokeeseen osallistui kaksi piilevälajia, A ja B. Kumpaakin lajia viljeltiin aluksi yksittäin kasvatusliuoksessa, johon lisättiin jatkuvasti kyseistä kasvia rajoittavaa ravinnetta. Lajit saavuttivat kokeessa vakaan kantokyvyn rajan vaikuttaen samalla saatavilla olleen resurssin määrään, eli kasvit pitivät ravinnetta kuluttamalla sen konsentraation alhaisena (Begon ym. ym. 1990). Kun molempia lajeja kasvatettiin yhdessä, toinen lajeista (A) piti ravinnekonsentraation niin alhaisella tasolla, ettei B pystynyt kasvatusliuoksessa elämään ja lisääntymään eli laji A syrjäytti kilpailullisesti lajin B (Begon ym. 1990). Koe siis osoitti, että kaksi lajia voi esiintyä pysyvästi yhdessä vain, kun

niiden kasvua rajoittaa eri resurssi (Tillman 1977). Asetelmaa kutsutaan myös yhden resurssin malliksi, ja käytin sitä oman tutkimukseni esikuvana.

1.5. Tutkimuksen tavoitteet

Työssäni pyrin tutkimaan Lahden Vesijärvessä esiintyvien limaskojen välisiä vuorovaikutuksia ja etenkin resurssikilpailua. Vesijärvessä tilanne on päinvastainen kuin mitä Keddy (1976) ja McIlraith ym. (1989) kuvaavat. Vesijärvessä ristilimaska esiintyy massoittain, ja pikkulimaskaa esiintyy vain muutaman väriltään haalean verson ryhmittyminä siellä täällä veden pinnalla ristilimaskakasvuston yläpuolella. Vastaavasti noin 10 km:n päässä sijaitsevassa Hollolan Kutajärvessä pikkulimaska kasvaa laajoina peittävinä mattomaisina kasvustoina, eikä ristilimaskaa esiinny lainkaan (Venetvaara 1993). Kutajärven suurikokoinen, reheväkasvuinen ja väriltään tummanvihreä pikkulimaska poikkeaa ulkonäöltään Vesijärven pienikokoisemmasta ja hennosta, väriltään hailakan vihertävästä tai kellanrusehtavasta pikkulimaskasta. Pikkulimaska ja ristilimaska eivät eri vesikerroksissa kasvavina oletettavasti kilpaile keskenään tilasta, mutta ristilimaska sen sijaan vaikuttaa pikkulimaskaa paremmalta ravinnekilpailijalta, sillä sen ohuet, pinta-alaltaan suhteellisen suuret versot kasvavat kokonaan veden sisällä. Pinnalla kasvava pikkulimaska on oletettavasti ristilimaskaa paremmassa kilpailutilanteessa valon suhteen, ja paksuna mattona esiintyessään se vaikeuttaa valon tunkeutumista alapuoliseen veteen ja estää näin ristilimaskan kasvua (McIlraith 1989), tässä tilanteessa kyseessä on resurssikilpailun sijasta häirintäkilpailu. Päinvastaisessa tilanteessa pikkulimaskan puuttuminen rantavedestä voi luoda ristilimaskalle valoilmastoltaan suotuisat olosuhteet runsaaseen kasvuun.

Tutkimuksen hypoteesit ovat seuraavat:

1) Vesijärvessä ristilimaska on pikkulimaskaa tehokkaampi ravinteiden käyttäjä.
2) Ristilimaska kuluttaa ravinteet niin alhaiselle tasolle, että se estää pikkulimaskan kasvua.
3) Vesijärven ja Kutajärven ulkonäöltään toisistaan poikkeavat pikkulimaskat eroavat toisistaan myös ravinteidenkäyttötehokkuuden suhteen niin, että Kutajärven limaska on Vesijärven limaskaa tehokkaampi ravinteiden käyttäjä.
4) Kutajärven pikkulimaska menestyy paremmin kilpailussa Vesijärven ristilimaskaa vasten.
5) Ristilimaska on sopeutunut kasvamaan alhaisessa valossa.

Lähestymistapana tutkimuksessani käytin Tilmanin (1981) mekanistisen kilpailukokeen modifikaatiota. Tilman (1981) haki kullekin tutkittavalle kasvilajille kasvatusliuokseen jatkuvasti ravinteita lisäämällä ns. vakaan kasvun tilan, jossa kasvit pitävät biomassantuotannollaan ravinteen määrän vakaalla, alhaisella tasolla. Omassa kokeessani käytin jatkuvan kasvatuksen sijaan ns. panosviljelmää eli lisäsin ravinneresurssin pulssimaisesti kerralla kokeen alussa, ja annoin kasvien käyttää sen niin alhaiselle tasolle kuin ne kykenivät. Hain siis sitä ravinteen kynnysarvoa, minkä alittuessa vähimmäistarve ravinteen suhteen ei enää tyydyty, ja populaatio vähitellen häviää.

Ravinnekokeeni jakautuivat kahteen osaan. Tein ensin yksittäisten ravinteiden käyttöön perustuvat laji- ja kantakohtaiset testikasvatukset käyttäen minimiravinteena joko fosforia tai typpeä. Näin sain selville sen, mihin pitoisuuteen kukin laji ja kanta pystyy nämä pääravinteet käyttämään, ja mikä ravinne todennäköisesti on kullekin kasvun minimitekijä. Näiden kokeiden tulosten perusteella suunnittelin kokeet, joissa kilpailutin ristilimaskaa sekä Vesijärven että Kutajärven pikkulimaskaa vastaan. Tulosten analysoimiseksi

määritin kussakin kokeessa limaskojen kasvunopeudet sekä biomassan saannon kokeen lopussa.

2. *Aineisto ja menetelmät*

2.1. *Tutkimusalueen kuvaus*

2.1.1. *Lahden Vesijärven Kilpiäistenpohja*

Kymijoen vesistöön kuuluva Vesijärvi muodostuu Lahden kaupungin sekä Hollolan ja Asikkalan kuntien ympäröimistä neljästä Salpausselkien välisestä altaasta. Järven pinta ala on 109 km^2, ja sen keskisyvyys on 6,0 m. Rantaviivaa järvellä on 180 km, josta 45 % on metsätalouden, 33 % loma- asutuksen, 12,5 % muun asutuksen ja 9,5 % maatalouden käytössä (Kairesalo ym. 1998). Salmien ja matalikkojen erottamat altaat ovat Enon-, Kajaan-, Komon- ja Laitialanselkä, minkä lisäksi Vesijärveen kuuluu pienempiä lahtia eli Paimelanlahti, Vähäselkä, Kirkkolahti sekä Kilpiäistenpohjanlahti. Vesijärvellä tutkimukseni keskittyivät Kilpiäistenpohjanlahteen, joka sijaitsee Enonselän vieressä Vesijärven kaakkoisosassa. Tämän regressiorantaisen, matalan alueen maksimisyvyys on alle 3 m (Vakkilainen 2005). Veden kokonaisfosforipitoisuus litoraalissa on noin 60 $\mu g\ l^{-1}$, liukoisen reaktiivisen fosforin ja nitraattitypen pitoisuus noin 10 $\mu g\ l^{-1}$ ja pH 6.8 (Hietala ym. 2004). Kilpiäistenpohjan litoraalialueen makrofyyttikasvusto on runsas ja pohjasedimentissä on paljon orgaanista detritusta. Runsaimpia ilmaversoisia lajeja ovat järviruoko (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) sekä osmankäämi (*Typha latifolia* L.), pullosara (*Carex rostrata* Stokes) ja kurjenjalka (*Potentilla palustris* L.). Kelluslehtisistä lajeista runsain on ulpukka (*Nuphar lutea* L.). Irtokeijujista erityisen runsas on ristilimaska (*L. trisulca*). (Vakkilainen 2005).

2.1.2. Hollolan Kutajärvi

Kymijoen vesistöalueeseen kuuluva Kutajärvi sijaitsee Vesijärven länsipuolella Hollolan kirkonkylän läheisyydessä noin kymmenen kilometrin etäisyydellä Kilpiäistenpohjasta. Kutajärvi on arvokas lintukohde, joka kuuluu valtakunnalliseen lintuvesiensuojeluohjelmaan ja Natura 2000-verkostoon. Järvi kuuluu myös kansainvälisesti merkittävien kosteikko-alueiden ns. Ramsar-luetteloon. (Lammi ym. 1998) Järvi on todennäköisesti ollut alkujaan osa Vesijärveä, mutta kuroutunut eroon v. 1797 toteutetun Vesijärven vedenpinnan laskun yhteydessä. Järven pinta-ala on noin 162 ha, ja sen suurin syvyys on vain 1,3 metriä. Puolet Kutajärvestä on avoimien peltojen ympäröimää, ja neljäsosa rantaviivasta on rakennettua huvila-asutusta, loput rannoista ovat metsäisiä. Kutajärvelle ovat tyypillisiä laajat rantanevat sekä liejupohja. Järvi on ns. rehevä sammaljärvi, jonka pohjaa peittävät paikoin massiiviset sammalkasvustot, runsaimpana sirppisammal (*Drepanocladus tenuinervis* T. Kop.). (Venetvaara 1989) Myös Kutajärven litoraalialueen makrofyyttikasvusto on runsas ja samantyyppinen kuin Kilpiäistenpohjanlahdessa. Litoraalissa runsaina esiintyvät ulpukka (N. lutea), järvikorte (*Equisetum fluviatile* L.), uistinvita (*Potamogeton natans* L.) sekä järviruoko (*P. australis*) ja osmankäämit (*Typha* spp.) ja pikkulimaska (*L. minor*). (Venetvaara 1989).

Vaikka järvi on rehevä, on sen veden laatu hyvä. pH on lähellä neutraalia, mutta varsinkin kesäaikana kasviplanktontuotanto nostaa pH-luvun emäksisen puolelle. Veden kokonaisfosripitoisuus on vaihdellut välillä 30-80 µg P l^{-1} ja kokonaistyppipitoisuus välillä 600-1800 µg N l^{-1}. (Venetvaara 1989).

2.2. *Aineisto*

Käytin tutkimuksessani kahta pikkulimaskakantaa (*L. minor*), joista toinen oli peräisin Vesijärven Kilpiäistenpohjasta ja toinen Kutajärvestä, sekä yhtä ristilimaskakantaa (*L. trisulca*) Vesijärven Kilpiäistenpohjanlahdesta. Keräsin kasvit syyskuun alussa vuonna 1999. Veden syvyys oli Vesijärven keräyspaikalla muutamasta sentistä noin kahteenkymmeneenviiteen senttimetriin. Paikka oli avoin ja kivikkoinen ranta, jossa ristilimaska oli selkeästi valtalaji ja kasvoi massamaisina esiintyminä kautta koko vesipatsaan. Vähälukuisempi pikkulimaska ei esiintynyt runsaana edes ilmaversoisten makrofyyttien tiheiden kasvustojen välisessä, tuulelta suojaisessa, seisovassa vedessä. Kutajärvestä keräsin pikkulimaskan aivan vesirajan tuntumasta. Paikalla vesi oli seisovaa, eivätkä tuuli tai aallokko päässeet sekoittamaan sitä. Pikkulimaska kasvoi alueella tiheänä, rehevän vihreänä mattona. Ristilimaskaa en havainnut järvessä lainkaan.

2.3. *Koejärjestelyt*

2.3.1. *Ylläpitokasvatus*

Laboratoriossa puhdistin ja erottelin keräämäni *Lemna*-versot muusta mukana seuranneesta kasvustosta mekaanisesti puutikun avulla nostaen ja siirsin ne järviveden asemesta ns. UTCC Hoaglandin E-ravinneliuoksen (Cowgill ym. 1989) laimennokseen; laimentamattomana Hoagland-ravinneliuos voi olla limaskoille jopa toksinen (Acreman 1994). Ennen varsinaisia kokeita testasin kaikilla keräämilläni limaskakannoilla erilaisia kasvatusliuosväkevyyksiä. Nämä kymmenen vuorokautta kestäneet kasvatukset tein 1,5 litran vetoisissa avonaisissa, loisteputkien alle (valon intensiteetti 21 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ ja lämpötila +18 ^{o}C) asetetuissa lasiastioissa. Tarkastelin silmämääräisesti kasvien (16 pikkulimaskan tai 16 ristilimaskan versoa aloitustiheytenä) vointia eli kokoa, väriä ja peittävyyttä. Vaikka sekä 1/4 että 1/8

laimennos osoittautui limaskojen kasvun kannalta hyväksi, valitsin kokeissa käytettäväksi 1/4 laimennoksen; näin pyrin varmistamaan ravinteiden riittävyyden tilanteessa, jossa kokeet kestäisivät pidempään kuin kymmenen vuorokautta. Limaskojen voinnin ohella tarkkailin leväkasvustojen mahdollista muodostumista. (Taulukko 1).

Taulukko 1. Limaskojen silmämääräisesti arvioitu vointi ravinneliuoksen laimennuskokeessa.

Kasvatusliuoksen väkevyys	Kasvien vointi
Hoagland 1/1	Kasvit vaalenivat 2 vrk:n kuluttua, ei lisääntymistä, pienikokoisia, levän räjähdysmäinen kasvu
Hoagland 1/2	Kasvit vihreitä, lisääntyvät, levää muodostuu vähemmän kuin 1/1 väkevyydessä
Hoagland 1/4	Kasvit voimakkaan vihreitä, "pulleita", lisääntyivät ja kasvoivat kokoa. Peittävä mattomainen kasvusto. Ei havaittavaa leväkasvustoa.
Hoagland 1/8	Kasvit vihreitä ja hyvinvoivia. Peittävyys saavutettiin hitaammin kuin 1/4 pitoisuudessa. Ei havaittavaa leväkasvustoa.

Kasvit saivat sopeutua kuuden viikon ajan Hoagland 1/4 -liuokseen. Tässä vaiheessa kasvatin limaskakantoja erillään toisistaan ja vaihdoin kasvatusliuoksen viikon välein. Kasvatusliuoksen vaihdon yhteydessä jatkoin kasvustojen mekaanista puhdistusta tavoitteenani mahdollisimman puhtaat pikkulimaska- tai ristilimaskakasvustot. Ensimmäiset viikot molemmat lajit taantuivat, ja tämä ns. lag-vaihe kesti noin neljä viikkoa, minkä jälkeen kasvustot alkoivat jälleen elpyä. Koko sopeuttamisjakson ajan Kutajärven pikkulimaska säilytti Vesijärven pikkulimaskaa selvästi suuremman kokonsa ja pysyi vehreämpänä.

2.3.2. *Koeolosuhteet*

Epäorgaanisen hiilen saannin varmistamiseksi lisäsin kaikissa ristilimaskakokeissa Hoagland 1/4 - liuokseen $NaHCO_3$:a. Liitteeseen 1 on koottu peruskasvatusliuoksen ja eri kokeissa käytettyjen koekasvatusliuosten yksityiskohtaiset valmistusohjeet. Kokeissa kasvatin limaskoja läpinäkyvissä, elintarvikemuovista valmistetuissa suorakaiteen muotoisissa kahdeksan litran vetoisissa altaissa, joissa oli neljä litraa kasvatusliuosta. Koeasetelmassa käytin kustakin kolmesta limaskakannasta kolmea rinnakkaista toistoa. Tein kaikki kasvatukset ikkunattomassa kasvatushuoneessa, jonka lämpötila oli + 18°C. Valaistuksen rytmityksenä käytin 16 h valoisaa ja 8 h pimeää, mikä kuvaa jatkuvaa valaistusta tai 12:12 rytmitystä paremmin niitä luonnonoloja, jotka limaskat kohtaavat Suomen leveysasteella. Valon lähteenä olivat loisteputket, ja valon intensiteetti oli 21 µmol $m^{-2}s^{-1}$. Mittasin intensiteetin LI-190 Quantum Sensor –anturilla, joka oli kytketty LI-1400 –tiedonkeräysyksikköön.

2.4. *Fosforinottokoe*

Fosforinottokokeessa muutin Hoagland 1/4 - ravinneliuoksen alkuperäistä fosforipitoisuutta 3.87 mg l^{-1} siten, että laskennallisesti kokeen loppupuolella päädyttäisiin tilanteeseen, jossa pitoisuus on niin alhainen, että fosforinpuutos alkaa vaikuttaa limaskojen kasvuun (Taulukko 1). Muiden ravinteiden osalta tavoitteena oli taata niiden riittävyys koko kokeen ajaksi.

Punnitukseni mukaan yhden ristilimaskaverson kuivapaino on keskimäärin 250 µg (N= 30, SE =34,07) ja pikkulimaskaverson keskimäärin 130 µg (N = 30, SE =18,45). Koska versojen fosforipitoisuus on 0,2 % kuivapainosta, sisältää ristilimaskan verso 0,50 µg fosforia ja pikkulimaskan 0,26 µg (Taiz & Zeiger, 1991). Näin ollen esimerkiksi 2000 ristilimaskaverson kasvattamiseen tarvitaan noin 1 mg fosforia ja pikkulimaskaverson 0,52 mg fosforia. Kasvatusliuoksen kokonaisfosforimääräksi valitsin 0,7 mg, joka laskennallisesti riittää tuottamaan

1400 ristilimaskan versoa ja 2700 pikkulimaskan versoa. Näin kasvit siis pystyvät käyttämään fosforin loppuun kohtuulliseksi muodostuvassa koeajassa, ja versomäärä on vielä manuaalisesti laskettavissa. Versomäärä on kuitenkin riittävä saamaan aikaan muutoksia ravinnemäärissä ja myös pienentämään "sattumalta" kuolleiden tai huonokuntoisten versojen merkitystä. Kasvatusliuoksen fosforipitoisuuden muuttaminen vaikutti väkisin myös alkuperäisen liuoksen muihin ravinteisiin, mutta fosforia lukuun ottamatta pyrin säilyttämään ravinnemäärät kutakuinkin samalla tasolla kuin alkuperäisessä Hoagland 1/4 - ravinneliuoksessa. Kaliumdivetyfosfaatti (KH_2PO_4) on Hoaglandin liuoksessa ainoa fosforin lähde, ja näin ollen fosforin määrää vähentäessäni vähensin tahtomattani myös kaliumin määrää. Korvasin kuitenkin menetetyn kaliumin kaliumhydroksidilla (KOH). Koeliuoksen yksityiskohtainen valmistusohje on esitetty liitteessä 1.

Aloitin 30 vrk kestäneet fosforinottokokeet kummallakin lajilla käyttäen 300 versoa. Kokeen kuluessa laskin versojen kokonaislukumäärät noin kolmen vuorokauden välein, jolloin pystyin konstruoimaan limaskoille kasvukäyrät ja määrittämään eksponentiaalisen vaiheen kasvunopeudet. Pyrin välttämään versojen ylenmääräistä käsittelyä, mutta laskemisen helpottamiseksi jouduin siirtelemään versoja hellävaraisesti puutikulla. Pinnalle tarttuneen levän poistamiseksi huuhtelin versot laskemisen yhteydessä yksittäin deionisoidulla vedellä. Kirjasin myös ylös silmämääräiset havainnot kasvien kunnosta ja levän esiintymisestä. Samassa yhteydessä otin sekoitetusta kasvatusaltaan vedestä happopestyllä ruiskulla 6 ml:n ravinnenäytteen, jonka suodatin ruiskusuodattimella (Sartorius, Minisart, 0.45 µm). Pakastin (-18 °C) suodoksen happopestyissä muovipulloissa myöhempää fosfaattifosforin pitoisuuden määritystä varten. Määritin pitoisuuden spektrofotometrisesti SFS 3025 – standardin mukaisesti (SFS 1986) Jenway 6405 UV/Vis spetrofotometrillä aallonpituudella 880 nm.

Kolme kertaa kasvatusjakson aikana jouduin poistamaan mekaanisesti levää vedestä ja kasvatusaltaiden reunoista. Poiston yhteydessä suodatin

kasvatusliuoksen 10 µm:n haavikankaan läpi, pesin kasvatusaltaat vesijohtovedellä ja huuhtelin ne deionisoidulla vedellä.

Lopettaessani kokeen huuhtelin versot mahdollisimman tarkasti levästä, kuivasin ne lämpökaapissa (60 °C, 48 tuntia) ja punnitsin koko kasvuston kokonaiskuivapainon loppusaannon selvittämiseksi.

2.5. Typenottokoe

Typenottokokeessa seurasin limaskojen kasvua suhteessa kasvatusveden pienenevään typpipitoisuuteen ja samoin kuin fosforikokeessa, pyrin takaamaan kasveille riittävän muiden ravinteiden saannin koko kokeen ajaksi. Typpi oli siis ainoa ravinne, jonka laskennallinen saanti oli rajallinen suhteessa kokeen kestoon, ja saatoin siis olettaa limaskojen kokeen edetessä kuluttavan typpivarantoja niin, että vähenevä typen määrä alkaa vaikuttaa kasvuun. Käyttämässäni Hoagland 1/4 -ravinneliuoksessa on typpeä 2,6 mg l^{-1}, ja toisaalta kasvien typpipitoisuus on 1,5 % kuivapainosta (Taiz & Zeiger, 1991). Laskiessani kokeessa käytettävää typpipitoisuutta käytin samoja mitattuja versokohtaisia kuivapainoja kuin fosforikokeessa (katso 2.4. Fosforinottokoe), ja näin ollen yhden ristilimaskan verson typpipitoisuudeksi tuli 3,75 µg ja pikkulimaskan 1,95 µg. Päädyin aloittamaan kokeen kokonaistypen osalta määrällä 7,5 mg eli konsentraatiolla 1875 µg l^{-1}. Laskennallisesti typpi riitti siis 2000 ristilimaskan ja noin 3850 pikkulimaskan versolle.

Kun muutin kasvatusliuosta typen osalta, muutin väistämättä kalsiumpitoisuuttakin, sillä Hoaglandin liuoksessa typpilähteenä on kalsiumnitraatti ($Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$). En kuitenkaan korvannut näin vähentynyttä kalsiumia, sillä liuokseen jäljelle jäänyt kalsiummäärä vastasi hyvin versojen kokonaistarvetta; kalsiumtarve kasveilla on keskimäärin 0,5 % kuivapainosta (Taig & Zeiger, 1991). Typpipitoisuutta pienentäessäni poistin liuoksesta myös kokonaan kaliumnitraatin (KNO_3), ja sen mukana poistuneen kaliumin – jota

kasvit sisältävät noin 0,1 % kuivapainostaan - korvasin kaliumhydroksidilla (KOH). Myös tässä kokeessa käyttämäni kasvatusliuoksen yksityiskohtainen ohje löytyy taulukossa 1.

Kokeen kesto oli 38 vrk, ja laskin kaikkien lajien versojen kokonaislukumäärän keskimäärin seitsemän vuorokauden välein ja kasvukäyrän perusteella selvitin limaskojen kasvunopeudet (katso 2.4. Fosforinottokoe). Laskennan yhteydessä huuhtelin versot jälleen yksittäin deionisoidulla vedellä pinnalle tarttuneen levän poistamiseksi. Kirjasin myös silmämääräiset havainnot kasvien kunnosta ja levän esiintymisestä. Tässä yhteydessä otin myös ravinnenäytteet vedestä samalla tavalla kuin fosforinottokokeessa ja pakastin ne myöhempää analysointia varten (katso. kohta 2.4.). Epäorgaanisen typen määritin spetrofotometrisesti Lachat Quikchem 8000 - automaattianalysaattorilla veden nitriitti- ja nitraattitypen yhteenlaskettuna pitoisuutena standardin mukaisesti (SFS3030).

Kolme kertaa kasvatusjakson aikana jouduin poistamaan leväkasvustoa vedestä ja kasvatusaltaiden reunoista. Puhdistuksen yhteydessä suodatin kasvatusliuoksen 10 µm:n haavikankaan läpi, pesin kasvatusaltaat vesijohtovedellä ja lopuksi huuhtelin ne deionisoidulla vedellä.

Samoin kuin fosforinottokokeessa huuhtelin versot kokeen lopussa mahdollisimman tarkasti puhtaaksi levästä, minkä jälkeen kuivasin (60 °C, 48 h) ja punnitsin ne saannon selvittämiseksi.

2.6. Kilpailukoe

Yksittäisten fosfori- ja typpikokeiden tulosten perusteella valitsin kilpailukokeessa tarkkailtavaksi resurssiksi typen. Kasvatusliuoksena kilpailukokeessa käytin samaa ravinneliuosta kuin typpikokeessa.

Kussakin kokeessa, jotka tehtiin kolmella toistolla, kaksi eri limaskalajia kilpaili keskenään samasta resurssista eli epäorgaanisesta typestä. Ensimmäisessä kilpailuasetelmassa olivat mukana Vesijärven pikkulimaska ja ristilimaska ja toisessa Kutajärven pikkulimaska ja Vesijärven ristilimaska. Kasveja ei pyritty kokeissa pitämään keinotekoisesti erossa toisistaan, vaan niiden sijoittuminen toisiinsa nähden vastasi luonnollista kerrostunutta kasvutapaa, so. pikkulimaska kasvoi vedenpinnalla ja ristilimaska pinnan alapuolisessa vesipatsaassa.

Kokeen valaistusolot ja lämpötila säilytettiin samana kuin kasvien sopeuttamisvaiheessa (katso 2.3.2. Koeolosuhteet). Kasvatusastiat olivat samanlaiset kuin esikokeissa, ja kasvatusliuoksen tilavuus oli tässäkin kokeessa neljä litraa. Liuoksena käytin edelleen Hoagland 1/4 -liuosta (Taulukko 1). Ravinnepitoisuudet kasvatusliuoksessa olivat samat kuin typenottokokeessa eli epäorgaanista typpeä oli laskennallisesti riittävästi 2000 ristilimaskan versolle ja noin 3800 pikkulimaskan versolle.

Kilpailukoe kesti 17 vrk, ja aloitin sen 600 risti- ja pikkulimaskan versolla. Kokeen kuluessa laskin versojen lukumäärän 7 vrk:n välein ja määritin limaskojen kasvunopeudet samalla tavoin kuin fosforin- ja typenottokokeissa. Laskemisessa noudatin samaa ohjeistusta kuin aiemmissa kokeissa (katso kohdat 2.4. Fosforinottokoe ja 2.5. Typenottokoe). Otin myös vesinäytteet, analysoin kasvatusliuoksen epäorgaanisen typen pitoisuuden, arvioin versojen kuntoa silmämääräisesti sekä punnitsin ja kuivasin versot ja määritin saannon samoin kuin aiemmin olen esittänyt (katso 2.5. Typenottokoe).

2.7. Varjostuskoe

Varjostuskokeessa estin ensin valon pääsyn koealtaisiin läpinäkyvien muovireunojen kautta päällystämällä altaat mustalla muovilla. Säädin yläpuolelta tulevan valon määrää ns. neutraalisuodattimella eli valonläpäisevällä, vaalealla harsokankaalla. Kankaan määrä kokeissa vaihteli 1-15 kerrokseen.

Määritin valointensiteetin kussakin altaassa fotonivuon tiheytenä (µmol $m^{-2}s^{-1}$) (ks. 2.3.2.). Kokeessa käytetyt valointensiteetit olivat 21 µmol $m^{-2}s^{-1}$, 14 µmol $m^{-2}s^{-1}$, 11 µmol $m^{-2}s^{-1}$, 4,5 µmol $m^{-2}s^{-1}$ ja 2,7 µmol $m^{-2}s^{-1}$. Kullakin valotasolla tein kasvatuskokeen Vesijärven ristilimaskalla käyttäen kahta toistoa. Käytin alkuperäistä Hoagland 1/4 -ravinneliuosta ja pidin kasvatustilan lämpötilan + 18 °C:ssa eli samana kuin muissa kokeissa. Myös tässä kokeessa kasvatusliuoksen tilavuus oli neljä litraa.

Varjostuskoe kesti 26 vuorokautta, ja laskin sen kuluessa versojen kokonaismäärän keskimäärin seitsemän vuorokauden välein. Ravinnemittauksia kokeesta en tehnyt, vaan tarkasteluni kohteena oli ainoastaan kasvunopeus eri valaistustasoissa. Tulosten perusteella konstruoin kasvun valovastekäyrän.

2.8. Tilastolliset menetelmät

Tilastoanalyysit tein SPSS -tilasto-ohjelman avulla. Saantojen tilastollinen eroavuus todennettiin yksisuuntaisella varianssianalyysilla. Post hoc –testinä parittaisissa vertailuissa käytin Tukeyn testiä.

3. Tulokset

3.1. Fosforinottokoe

Kaikissa kokeissa liukoisen epäorgaanisen fosforin määrä nousi koetta aloitettaessa, kun lisättävät versot toivat mukanaan ravinteita alkuperäisestä kasvatusliuoksesta. Suurin nousu (201 µg P) verrattuna kasvittomaan kasvatusliuokseen (700 µg) tapahtui ristilimaskakokeessa, jossa aloitustilanteessa fosforin kokonaismäärä oli 901 µg ja fosforia näin riittävästi 1800 versolle. Vesijärven pikkulimaska nosti koetta aloitettaessa kasvatusliuoksen fosforin määrän 808 µg:aan eli ravinnetta oli 3080 verson

tarpeisiin. Kutajärven pikkulimaskan kokeessa fosforin määrä nousi 825 µg:aan, joka laskennallisesti riittää 3170 versolle. Kaikissa kokeissa epäorgaanisen fosforin pitoisuus alkoi laskea heti kokeiden käynnistyttyä, ja lasku jatkui kunnes pitoisuus saavutti määritysmenetelmän tarkkuusrajan (Kuvat 1,2 ja 3). Pikkulimaskakokeissa tähän kului 20 vrk ja ristilimaskakokeessa 26 vrk. Fosforin määrän lasku kiihtyi molemmissa pikkulimaskakokeissa yhdeksännen koepäivän jälkeen, jolloin epäorgaanista fosforista oli Vesijärven pikkulimaskakokeessa käytetty 25 % ja Kutajärven pikkulimaskakokeessa 15 %. Ristilimaskakokeessa epäorgaanisen fosforin määrä laski jyrkästi vasta 15. koepäivän jälkeen, jolloin ravinteesta oli käytetty jo 75 % (Kuvat 1 ja 2).

Sekä Vesijärven että Kutajärven pikkulimaskat aloittivat kasvunsa ilman selvää lag-vaihetta, ja kasvu jatkui kokeen loppuun asti eli senkin jälkeen, kun epäorgaanisen liukoisen fosforin määrä oli laskenut alle 10 µg. Eksponentiaalisen kasvun yhtälö kuvasi hyvin sekä Vesijärven (R^2 = 0,99) että Kutajärven pikkulimaskan (R^2 = 0,99) kasvua. Vesijärven pikkulimaskan spesifinen kasvunopeus oli 0,071 d^{-1} ja generaatioaika näin ollen 9,8 vuorokautta. Kutajärven pikkulimaskan kasvunopeus ja generaatioaika olivat vastaavasti 0,073 d^{-1} ja 9,5 vuorokautta. Pikkulimaskakantojen kasvunopeuksien välinen ero oli siis vain 3 %. (Kuvat 1 ja 2). Versojen kunto säilyi silmämääräisesti arvioituna hyvänä koko kokeen ajan, mutta kuudennentoista koevuorokauden jälkeen kummankin pikkulimaskakannan versokoko alkoi pienentyä.

Myös ristilimaska aloitti kasvunsa ilman lag-vaihetta ja kasvua kuvasi hyvin eksponentiaalinen kasvumalli (R^2 = 0,98). Samoin kuin pikkulimaskat, myös ristilimaska jatkoi kasvuaan koko kokeen ajan. Sen spesifinen kasvunopeus oli kuitenkin vain 0,027 d^{-1} eli noin 62 - 63 % alhaisempi kuin pikkulimaskoilla (kuva 3). Ristilimaskakasvustot olivat pitkiä, ja kokeen kuluessa ne vanhenivat alaosastaan. Kahdeksannestatoista päivästä eteenpäin kasvustot olivat levän mekaanisesta poistosta huolimatta leväkasvuston peittämiä.

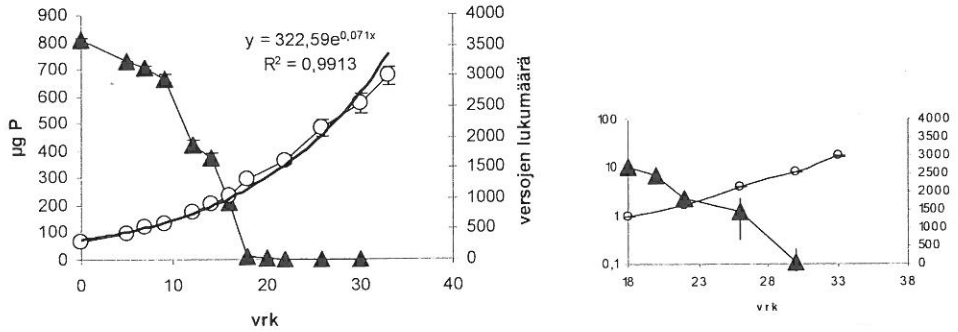
Kokeen lopussa Vesijärven pikkulimaskan versojen kappalemäärä oli keskimäärin 2996 (N = 3, SE = 263) eli hyvin lähellä laskennallista maksimisaantoa. Pikkulimaskojen versokohtainen kuivapaino oli 140 µg (N = 940, SE = 5,77) eli 10 µg suurempi kuin koetta suunniteltaessa määritetty paino (Kuva 4). Versojen kokonaisbiomassa oli kuivapainona mitattuna kokeen lopussa keskimäärin 419,4 mg (N = 3, SE = 20,54) (Kuva 4).

Kutajärven pikkulimaskan versolukumäärä jäi hiukan Vesijärven pikkulimaskaa alhaisemmaksi ja oli keskimäärin 2882 (N = 3, SE = 463,53) eli 288 versoa laskennallista saantoa pienempi. Kutajärven pikkulimaskat olivat kuitenkin hiukan Vesijärven limaskoja suurempia eli versokohtainen kuivapaino oli keskimäärin 143 µg (N = 343, SE = 6,93). Pikkulimaskakantojen välinen ero verson painossa ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevä (One-way Anova/Tukey P= 0,774). Kasvuston saavuttama kokonaisbiomassana kuivapainona ilmaistuna oli 413 mg (N = 3, SE = 77,88) eli 1,5 % alhaisempi kuin Vesijärven limaskalla tehdyssä kokeessa (Kuva 4), mutta ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä (p = 0,985).

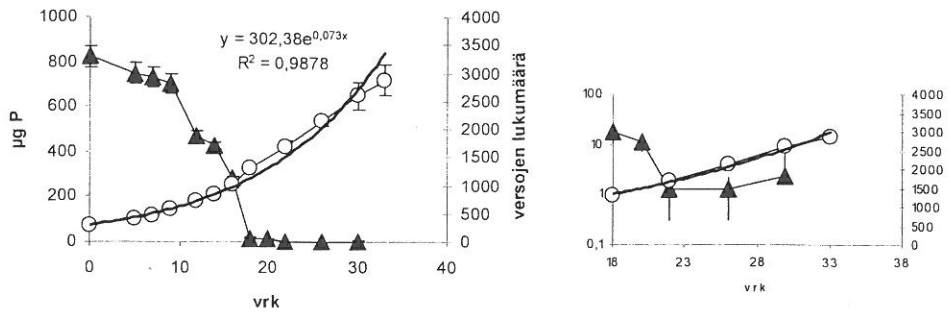
Ristilimaskan versot olivat selvästi pikkulimaskaa suurempia ja painoivat kuivapainona mitattuna keskimäärin 225 µg (N = 893, SE = 31,23) eli 25 µg vähemmän kuin koetta suunniteltaessa arvioitiin. Ristilimaskan versot olivat siis pikkulimaskaan verrattuna selvästi suurempia (p=0,001). Versojen maksimilukumäärä kokeen lopetushetkellä jäi kuitenkin vain 700:aan eli selvästi pienemmäksi kuin laskennallisesti arvioitu saanto 1800 versoa. Näin kasvuston kokonaisbiomassa oli kokeen lopussa vain 176,5 mg kuivapainoa (N = 3, SE = 1,5) eli alle puolet pikkulimaskojen saannosta (Kuva 4). Ero ristilimaska ja pikkulimaskakantojen välillä oli tilastollisesti merkitsevä (p= 0,002).

Fosforinottokokeessa päädyttiin siis tilanteeseen, jossa kaikki limaskakasvustot jatkoivat kasvuaan senkin jälkeen, kun fosforin määrä kasvatusliuoksessa oli jo alittanut mittaustarkkuuden rajan. Koska tulos viittaa siihen, että kaikki testatut

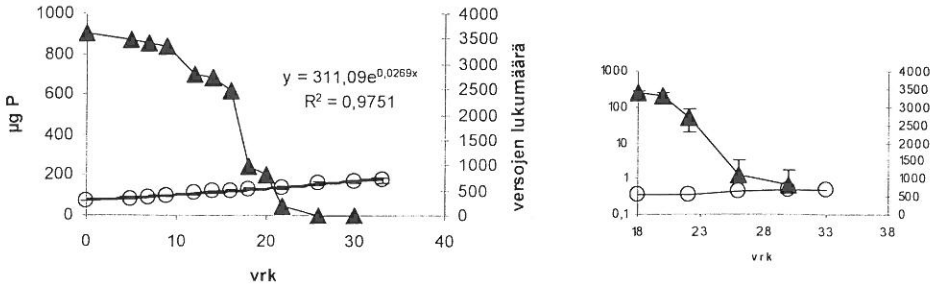
limaskakannat ovat fosforin suhteen hyviä kilpailijoita, päätin seuraavaksi testata limaskojen typenkäyttökyvyn.



Kuva 1. Vesijärven pikkulimaskan kasvu fosforinottokokeessa ilmaistuna versojen kokonaislukumääränä sekä kasvatusliuoksen epäorgaanisen fosforin määrän (µg P) muutokset. Kuvaajaan on piirretty myös aineiston sovitus eksponentiaalisen kasvun yhtälöön. Pienempi kuvaaja esittää tarkemmin kohtaa, jossa fosforin määrä kasvatusliuoksessa on alittanut rajan 10 µg. Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä. Umpinainen kolmio kuvaa ristilimaskaa ja avoin ympyrä pikkulimaskaa.

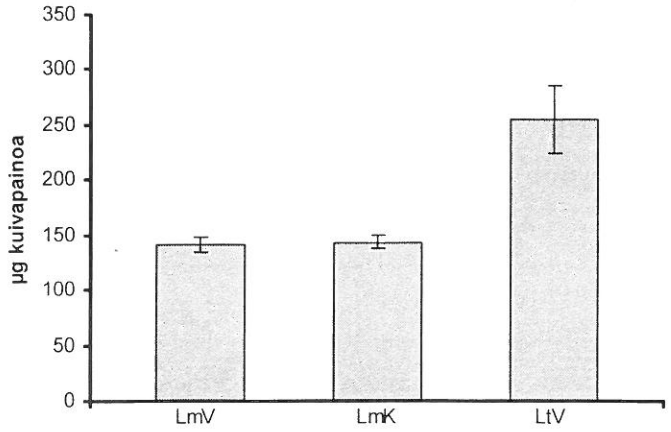


Kuva 2. Kutajärven pikkulimaskan kasvu fosforinottokokeessa ilmaistuna versojen kokonaislukumääränä (avoin ympyrä) sekä kasvatusliuoksen epäorgaanisen fosforin määrän (µg P) muutokset (tumma kolmio). Kuvaajaan on piirretty myös aineiston sovitus eksponentiaalisen kasvun yhtälöön. Pienempi kuvaaja esittää tarkemmin kohtaa, jossa fosforin määrä kasvatusliuoksessa on alittanut rajan 10 µg. Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä.

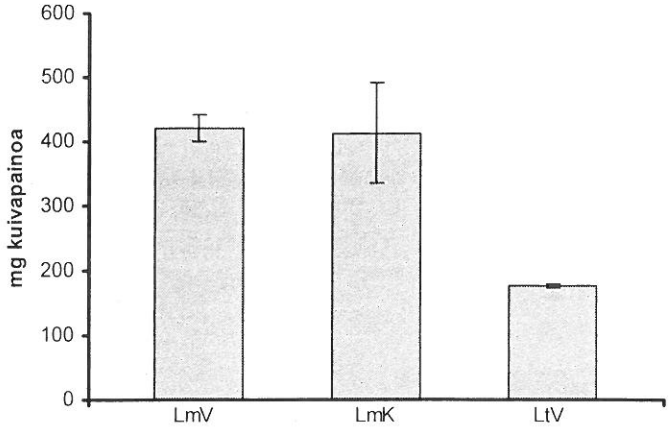


Kuva 3. Vesijärven ristilimaskan kasvu fosforinottokokeessa ilmaistuna versojen kokonaislukumääränä (avoin ympyrä) sekä kasvatusliuoksen epäorgaanisen fosforin määrän (µg P) muutokset (tumma kolmio). Kuvaajaan on piirretty myös aineiston sovitus eksponentiaalisen kasvun yhtälöön Pienempi kuvaaja esittää tarkemmin kohtaa, jossa fosforin määrä kasvatusliuoksessa on alittanut rajan 10 µg. Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä.

a.



b.



Kuva 4. Vesijärven (LmV) ja Kutajärven (LmK) pikkulimaskojen sekä Vesijärven ristilimaskan (LtV) a) versokohtaiset kuivapainot sekä b) kasvustojen kokonaisbiomassa kuivapainona ilmaistuna fosforinottokokeen lopussa. Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä.

3.2. Typenottokoe

Samoin kuin fosforinottokokeessa, myös typenkäyttökokeessa tarkasteltavan liukoisen epäorgaanisen ravinteen määrä nousi koetta aloitettaessa, kun kasvien mukana siirtyi varastoliuoksen ravinteita (Kuva 5). Vesijärven ja Kutajärven pikkulimaskakokeissa aloituspitoisuus 7500 µg N nousi 7890 µg:aan eli laskennallinen maksimisaanto kasvoi 3850:stä 4050:een versoon. Vesijärven ristilimaskakokeessa epäorgaanisen typen aloituspitoisuudeksi mitattiin vastaavasti 7760 µg, eli versojen teoreettinen maksimimäärä kasvoi näin ollen 2000:sta 2070:een. Toisin kuin fosforinottokokeessa kaikissa typenottokokeissa epäorgaanisen typen pitoisuus nousi ensimmäiseen aloituksen jälkeiseen näytteenottopäivään asti. Kutajärven pikkulimaskan kasvatusliuoksessa saavutettu maksimi oli 8620 µg (nousua alkuperäisen liuoksen typpimäärään 13 %), Vesijärven pikkulimaskalla 8619 µg (nousua 13 %) ja Vesijärven ristilimaskalla 8245 µg (nousua 9,0 %). Vesijärven pikkulimaskakokeessa epäorgaaninen typpi kului loppuun nopeammin kuin Kutajärven pikkulimaskakokeessa, ja käytännössä kaikki typpi oli käytetty, kun koe lopetettiin. Sen sijaan Kutajärven pikkulimaskakannalla tehdyssä kokeessa typpeä oli vielä koetta lopetettaessa jäljellä 2150 µg eli noin 1100 limaskan tarvetta vastaava määrä. Ristilimaskakokeessa epäorgaanisen typen määrä romahti määritysrajan alapuolelle 25. koepäivänä, eikä nitriitti-nitraatti – typpeä ollut kokeen loppuessakaan mitattavia määriä. Kaiken kaikkiaan typen määrä laski kaikissa kokeissa tasaisemmin kuin fosforipitoisuus fosforinottokokeessa. (Kuva 5).

Samoin kuin fosforinottokokeissa, myös kaikissa typenottokokeissa limaskat aloittivat kasvunsa ilman selkeää lag-vaihetta. Typpikokeissa kasvu kuitenkin laantui ja kääntyi jopa laskuun paljon ennen kokeen päättymistä (Kuva 4). Eksponentiaalisen kasvun yhtälö kuvasi erittäin hyvin kaikkien limaskakantojen kasvua (R^2 = 1,00), mutta kasvu oli eksponentiaalista ainoastaan 10 ensimmäisen koepäivän ajan. Tällöin Vesijärven pikkulimaskan spesifinen kasvunopeus oli 0,085 d^{-1} eli populaatio kaksinkertaistui 8,2 vuorokaudessa.

Kutajärven pikkulimaskan kasvunopeus ja generaatio-aika olivat vastaavasti 0,086 d^{-1} ja 8,1 vuorokautta. Typenottokokeessa molempien pikkulimaskakantojen kasvunopeus oli siis suurempi ja generaatio-aika lyhyempi kuin fosforinottokokeessa. Vesijärven pikkulimaska kasvoi 16 % ja Kutajärven pikkulimaska 15 % nopeammin typenottokokeessa kuin fosforinottokokeessa. Eksponentiaalisen kasvuvaiheen loppuessa versojen kokonaislukumäärä Vesijärven pikkulimaskakokeessa oli 1500 (N = 3, SE = 48,91), ja epäorgaanisen typen määrä oli laskenut 5860 µg:aan eli typestä oli käytetty ainoastaan 32 %. Tämän jälkeen kasvustot jatkoivat hidasta kasvuaan 18. päivään asti, jolloin saavutettiin kokeenaikainen maksimiversomäärä 1866 kpl (N = 3, SE = 19,34); tämä on noin 54 % alhaisempi kuin laskennallinen maksimi. Myös Kutajärven pikkulimaskan kasvun taittuessa epäorgaanista typpeä oli vielä runsaasti – 6740 µg – jäljellä. Versojen maksimimäärä 1715 (N = 3, SE = 358,6) saavutettiin kuitenkin vasta 25. koepäivänä, jolloin saanto oli vain noin 42 % laskennallisesta maksimista. (Kuva 5).

Ristilimaskan spesifinen kasvunopeus oli eksponentiaalisessa kasvuvaiheessa 0,048 d^{-1}. Kasvun taittuessa oli epäorgaanista typpeä vielä jäljellä 5790 µg ja versojen kokonaislukumäärä oli 1022 (N = 3, SE = 30,33), mikä on noin 51 % laskennallista versomaksimia vähemmän. Tämän jälkeenkin kasvustot kasvoivat edelleen hitaasti eikä kasvukäyrä kokeen kestäessä kääntynyt laskuun. Ristilimaskan maksimiversomäärä saavutettiin vasta kokeen lopussa 33. päivänä, jolloin versoja oli keskimäärin 1154 (N = 3, SE = 45,99) eli 44 % vähemmän kuin laskennallinen maksimi antoi odottaa. (Kuva 5).

Kaikissa typenottokokeissa nopean kasvun vaihe alkoi kokeen kuudentena päivänä, mihin asti typen määrä pysyi sangen tasaisena kaikissa koeyksiköissä eli vaihteli välillä 8,2 - 8,6 mg. Kun limaskojen kasvu kiihtyi, kiihtyi myös typen määrän väheneminen, mikä johti nopeasti sekä Vesijärven että Kutajärven pikkulimaskoilla kasvun taantumiseen. Kutajärven pikkulimaskalla kasvu taittui kasvatusliuoksen typpimäärän ollessa 4,5 mg ja Vesijärven pikkulimaskalla, kun

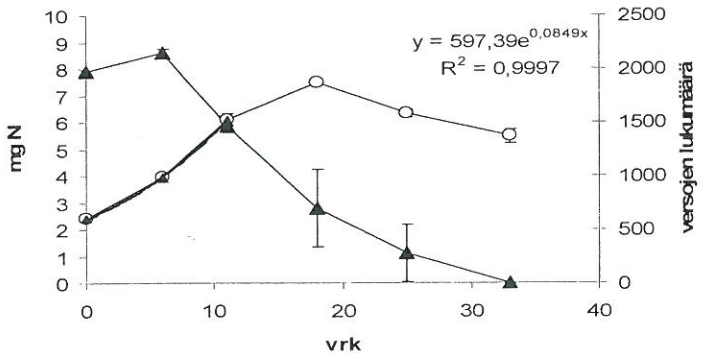
määrä oli 2,79 mg. Ristilimaskallahan kasvu jatkui kokeen loppuun saakka huolimatta typen määrän vähenemisestä alle määritysrajan.

Vesijärven pikkulimaskalla versojen ulkonäössä tapahtui selvä muutos 25. päivän jälkeen kasvustojen taantumisvaiheessa, jolloin osa versoista kellastui; tällöin kasvatusliuoksen epäorgaanisen typen määrä oli noin 1000 µg. Kokeen lopussa versoista jo noin puolet oli kellastuneita. Myös Kutajärven pikkulimaskakasvatuksiin ilmaantui kellastuneita versoja 25. koepäivän aikaan, jolloin kolmesta koealtaasta kahdessa noin neljännes versoista oli kellastuneita, mutta toisaalta kolmannessa versot säilyivät suurina ja vihreinä kokeen loppuun asti. Ristilimaskoilla silmämääräisesti arvioiden kasvustojen kunto säilyi hyvänä kokeen loppuun asti, ja versot olivat vihreitä ja jänteviä.

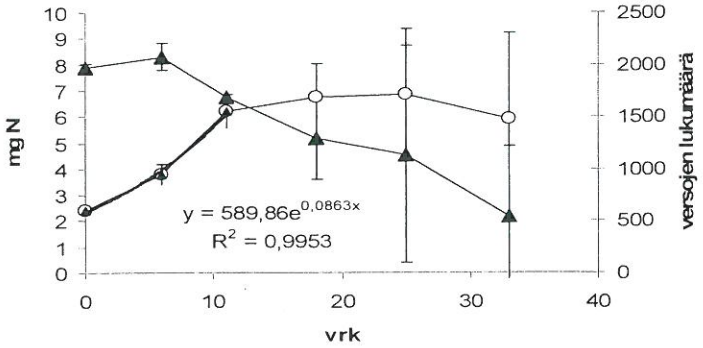
Vesijärven pikkulimaskan versokohtainen kuivapaino oli 144 µg (N = 4099, SE = 27,18) eli miltei sama kuin fosforinottokokeessa. Kasvuston taantumisesta johtuen versojen määrä kokeen lopussa oli vain 1366 kpl (N = 3, SE = 62,09) ja kasvuston kokonaisbiomassa näin ollen 199 mg (N = 3, SE = 49,89) (Kuva 5). Fosforinottokokeessa biomassa oli siis 52 % typenottokoetta korkeampi, mikä on tilastollisesti merkitsevä ero (p=0,002). Kutajärven pikkulimaskakokeessa versojen lukumäärä oli kokeen lopussa 1476 kpl ja versokohtainen kuivapaino tässä kokeessa 134 µg (N = 4422, SE = 7,21) eli hieman pienempi kuin Vesijärven pikkulimaskalla. Kasvuston kokonaisbiomassa oli tällöin 195 mg (N = 1154, SE = 101,12) eli noin puolet pienempi kuin vastaavassa fosforinottokokeessa. Pikkulimaskakantojen saavuttamat biomassat olivat siis yhtä suuret (p=0,769). Ristilimaskan versokohtainen kuivapaino oli 193 µg, eli versot olivat noin 28 % pikkulimaskan versoja suurempia. Kasvuston kuivapaino oli kokeen lopussa 218 mg (N = 3, SE = 11,37). Pikkulimaskoista poiketen ristilimaskan biomassa oli siis typenkäyttökokeessa 19 % suurempi kuin fosforinottokokeessa, mikä on myös tilastollisesti merkitsevä ero (p=0,002). (Kuva 6).

Typenottokokeessa siis limaskakasvustojen väliset erot kasvussa olivat selvempiä kuin fosforinottokokeessa (Kuva 7). Molempien pikkulimaskojen kasvu taantui eksponentiaalisen kasvun jälkeen ja kasvustojen kokonaisbiomassat jäivät alhaisemmiksi kuin fosforinottokokeessa, vaikka epäorgaanista typpeä oli vielä jäljellä mitattavia määriä. Fosforinottokokeesta poiketen ristilimaska selviytyi tässä kokeessa pikkulimaskoja paremmin, so. se jatkoi kasvuaan taantumatta ja saavutti hieman suuremman kokonaisbiomassan kuin fosforinottokokeessa. Huomioitavaa kuitenkin on, että kokeen lopetushetkellä - jolloin kasvustojen kokonaisbiomassa mitattiin - olivat molemmat pikkulimaskat jo ohittaneet kasvuhuippunsa. Fosforin- ja typenottokokeiden perusteella päättelin, että kilpailutilanteessa typpi on fosforia tärkeämpi ravinne, ja siksi valitsin typen lajien välissä kilpailukokeessa kasvua potentiaalisesti rajoittavaksi ravinteeksi.

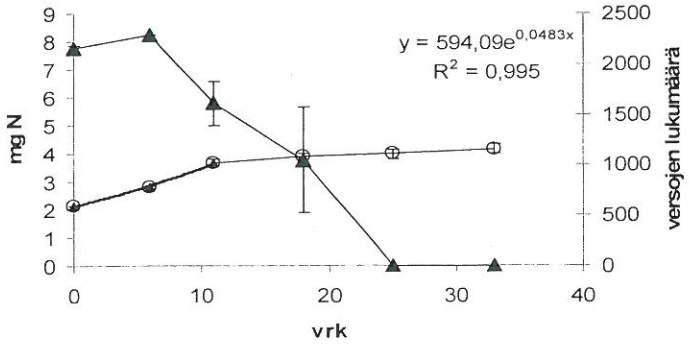
a.



b.



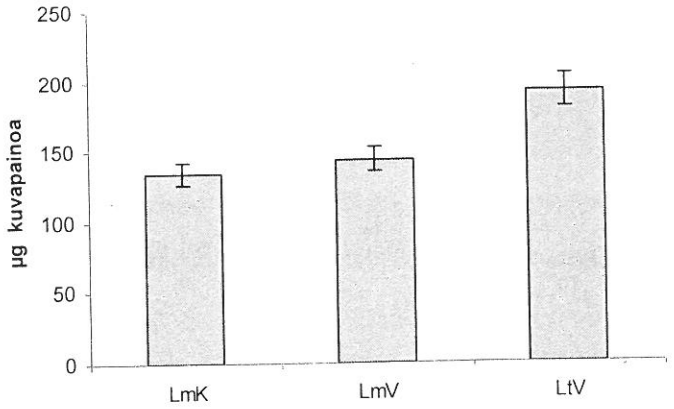
c.



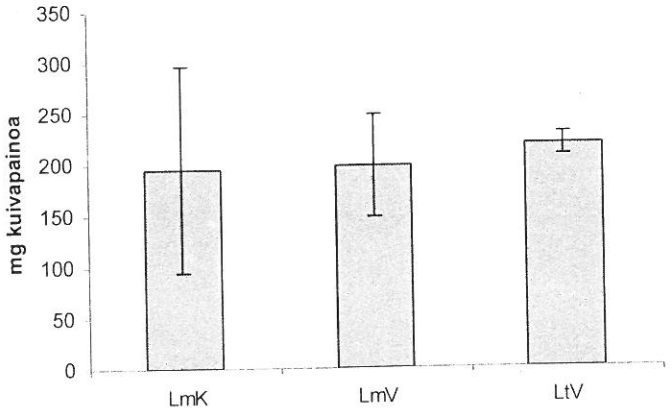
Kuva 5 a) Vesijärven ja **b)** Kutajärven pikkulimaskan sekä **c)** Vesijärven ristilimaskan kasvu typenottokokeessa ilmaistuna versojen kokonaislukumääränä (avoin ympyrä) sekä kasvatusliuoksen epäorgaanisen typen määrän (mg N) muutokset (tumma kolmio). Kuvaajaan on piirretty myös aineiston sovitus eksponentiaalisen kasvun yhtälöön. Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä.

LAHDEN TIEDEKIRJ
Lahti Science Library

a.



b.



Kuva 6. Vesijärven (LmV) ja Kutajärven (LmK) pikkulimaskojen sekä Vesijärven ristilimaskan (LtV) **a)** versokohtaiset kuivapainot sekä **b)** kasvustojen kokonaisbiomassat kuivapainona ilmaistuna typenottokokeen lopussa. Pystyjana kuvaa keskiarvon keskivirhettä.

3.3. Kilpailukoe

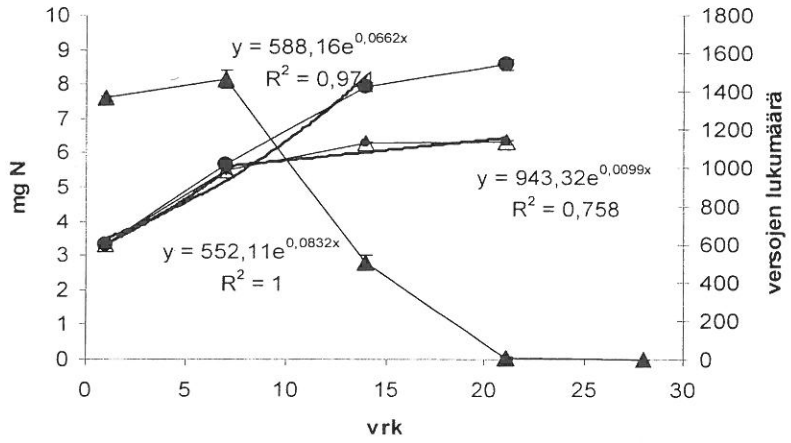
Samoin kuin fosforin- ja typenottokokeessa, myös molemmissa kilpailukokeissa versojen mukana siirtyi ravinteita, ja kasvatusliuoksen epäorgaanisen typen määrä kasvoi alkuperäisestä 7500 µg:sta. Vesijärven pikkulimaska-ristilimaska -kokeessa typen määrä kasvoi 90 µg ja Kutajärven pikkulimaska-ristilimaska -kokeessa 290 µg. Myös näissä kokeissa nitriitti-nitraatti–typen määrä nousi edelleen kokeen ensimmäisten päivien kuluessa. Suurimmillaan typenmäärät olivat kokeen 7. päivänä, jolloin Vesijärven pikkulimaska-ristilimaska -kokeessa pitoisuus oli 8141 µg ja Kutajärven pikkulimaska-ristilimaska -kokeessa 8158 µg. Molemmissa kokeissa typenmäärä laski mittaustarkkuuden alapuolelle kokeen 21. päivänä. (Kuva 7)

Vesijärven pikkulimaska-ristilimaska -kokeessa limaskojen kasvu lähti kiihtymään heti kokeen alusta lähtien, mutta typenmäärä kääntyi laskuun vasta 7. koepäivänä. Ristilimaskalla lisääntyminen oli eksponentiaalista vain ensimmäisen viikon ajan, ja sen kasvun hidastuessa kasvatusliuoksessa oli typpeä jäljellä 8141 µg eli määrä oli suurimmillaan. Pikkulimaskalla eksponentiaalinen kasvu jatkui pitempään eli 14. koepäivään asti. Vesijärven pikkulimaskan spesifinen kasvunopeus oli 0,088 d^{-1} (R^2 = 1) ja ristilimaskan 0,083 d^{-1} (R^2 = 1) eli pikkulimaska kasvoi noin 6 % nopeammin. Ensimmäisen koeviikon jälkeen ristilimaska kasvoi hitaasti (kasvunopeus 0,010 d^{-1}, R^2 = 0,76) kokeen loppuun eli 21. koepäivään saakka.(Kuva 7). Pikkulimaskan kasvun hidastuma 14. päivän jälkeen oli vähäinen, ja selvä kasvu jatkui kokeen loppuun saakka. Molempien lajien kasvustot pysyivät silmämääräisesti tarkasteltuna hyväkuntoisina koko kokeen ajan. Kokeen lopussa Vesijärven pikkulimaskan versomäärä oli 1543 kpl (N = 3, SE = 26,5), ja koko kasvuston biomassa 222 mg kuivapainoa (N = 3, SE = 6,66). Vastaavasti Vesijärven ristilimaskan versomäärä oli 1135 kpl (N = 3, SE = 13,5) ja kasvuston kokonaisbiomassa

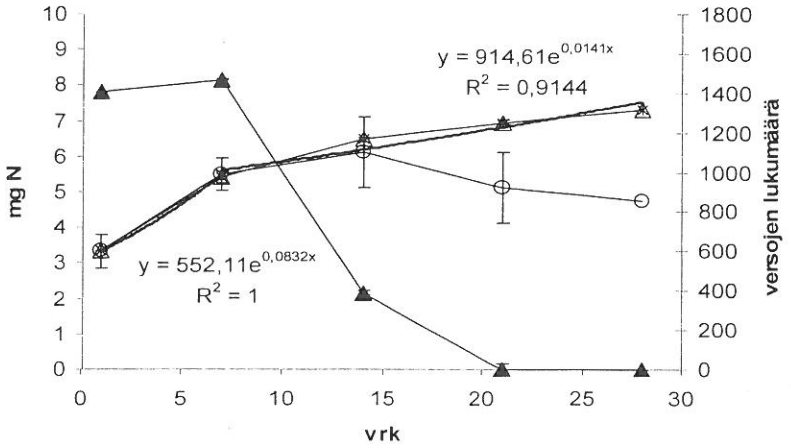
241,60 mg (N = 3, SE = 4,62). (Kuva 8). Kasvustojen välinen biomasssaero ei ollut tilastollisesti merkitsevä (p=0,410).

Myös Kutajärven pikkulimaska-ristilimaska -kokeessa molempien lajien kasvu käynnistyi ilman lag-vaihetta. Myös tässä kokeessa typen määrä kääntyi selvään laskuun kokeen 7. päivänä ja ristilimaska kasvoi eksponentiaalisesti vain ensimmäisen viikon ajan, jolloin sen spesifinen kasvukerroin oli 0,083 d^{-1} (R^2 = 1). Kasvu jatkui tämän jälkeen hidastuneena (kasvunopeus 0,014 d^{-1}; R^2 = 0,914) aina kokeen loppuun saakka. Eksponentiaalisen kasvun aikana kokeen ensimmäisellä viikolla Kutajärven pikkulimaskan spesifinen kasvunopeus oli sama kuin ristilimaskalla eli 0,083 d^{-1} (R^2 = 1). Myöhemmin pikkulimaskan kasvu hidastui ja kääntyi 14. päivän jälkeen laskuun; tällöin typen määrä oli 2160 µg N ja saavutettu versojen maksimimäärä 1102 (N = 3,SE = 82,64). Kokeen lopussa Kutajärven pikkulimaskan versomäärä oli vain 858 kpl (Kuva 7) ja kokonaisbiomassa näin ollen 115,1 mg (N = 3, SE = 33,23) (Kuva 8). Kutajärven pikkulimaskan versomäärä oli noin 44 % ja kasvuston kokonaisbiomassa 48 % pienempi kuin Vesijärven pikkulimaskalla (p=0,001). Ristilimaska saavutti tässä kokeessa 14 % suuremman versomäärän kuin kasvaessaan Vesijärven pikkulimaskan kanssa. Kokonaisbiomassa ristilimaskakasvustolla oli 281,32 mg (N = 3, SE = 2,12). Tämä on 14 % enemmän kuin sen kilpaillessa Vesijärven pikkulimaskan kanssa, mutta ero ei ole kuitenkaan tilastollisesti merkitsevä (p=0,08).(Kuva 8).

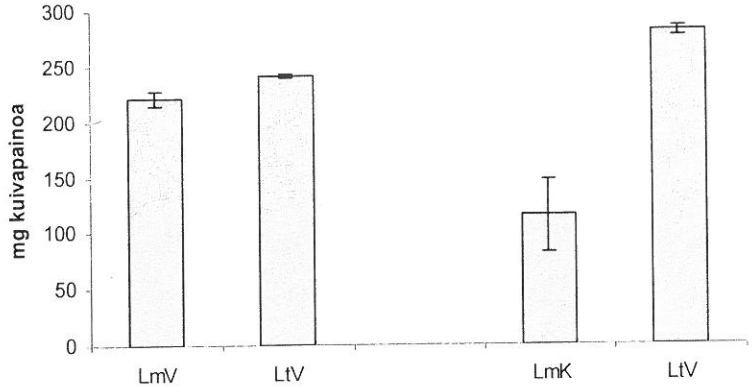
a.



b.



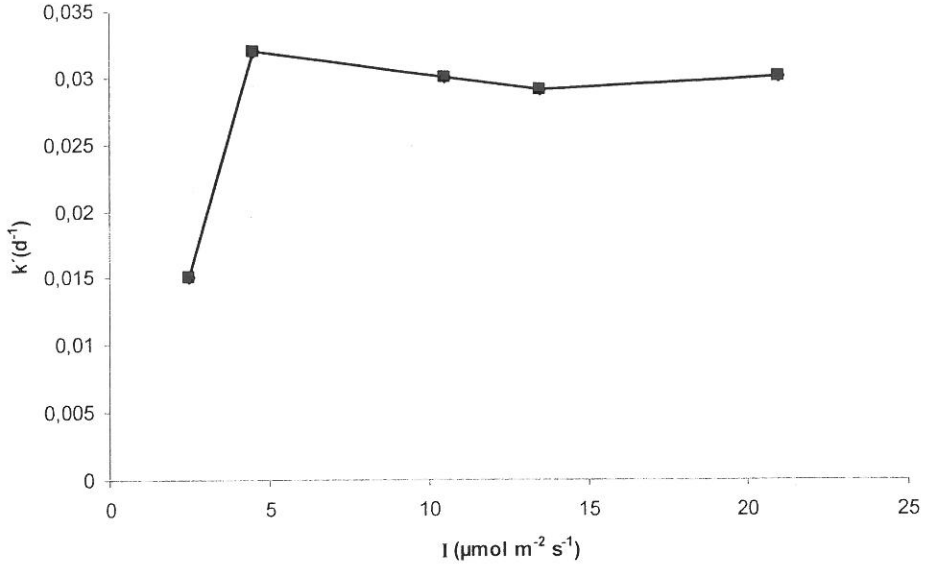
Kuva 7. a) Vesijärven pikkulimaskan (tumma ympyrä) ja ristilimaskan (avoin kolmio) sekä **b)** Kutajärven pikkulimaskan (avoin ympyrä) ja ristilimaskan kasvu kilpailukokeissa ilmaistuna versojen kokonaislukumääränä sekä kasvatusliuoksen epäorgaanisen typen määrän (mg N) muutokset (tumma kolmio). Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä.



Kuva 8. Vesijärven pikkulimaskan (LmV) ja Vesijärven ristilimaskan (LtV) (vasemman puoleinen pylväspari) ja Kutajärven pikkulimaskan (LmK) ja Vesijärven ristilimaskan (LtV) (oikean puoleinen pylsväspari) välisen kilpailukokeen kasvustojen kokonaisbiomassat kuivapainona ilmaistuna kilpailukokeen lopussa. Pystyjanat kuvaavat keskiarvon keskivirhettä.

3.4. Varjostuskoe

Ristilimaska pystyi kasvamaan kaikissa varjostuskokeessa käytetyissä valointensiteeteissä, ja työn perusteella pystyin konstruoimaan kasvun valovastekäyrän (Kuva 9). Kasvu oli selvästi hitainta (spesifinen kasvunopeus 0,0015 d^{-1}) alhaisimmassa käyttämässäni valointensiteetissä eli silloin, kun fotonivuon tiheys oli ainoastaan 2,7 µmol m^{-2} s^{-1}. Valonintensiteetin vaihdellessa välillä 4,5 ja 21 µmol m^{-2} s^{-1} kasvunopeus oli lähes vakio (spesifinen kasvunopeus keskimäärin 0,03 d^{-1}) eli ristilimaskan kasvu saturoitui hyvin alhaisessa valointensiteetissä. Silmämääräisesti tarkasteltuna kasvien fysiologisessa kunnossa ei ollut valointensiteetistä johtuneita eroja. Kokeen perusteella siis ristilimaska kestänee siis hyvin pikkulimaskan aiheuttamaa varjostusta.



Kuva 9. Ristilimaskan kasvun valovastekäyrä. Vaaka-akselilla on valointensiteetti (µmol m^{-2} s^{-1}) ja pystyakselilla spesifinen kasvunopeus (d^{-1}).

4. Tulosten tarkastelu

Aikaisemmissa tutkimuksissa on fosfori arvioitu todennäköisimmäksi limaskojen kasvua rajoittavaksi tekijäksi (Thomas ym., 1994). Toisaalta on havaintoja, että ainakin pikkulimaska pystyy käyttämään liukoisen fosforin niin alhaiselle tasolle, että pitoisuudet > 1 mg P l^{-1} eivät havaittavasti vaikuta lajin kasvunopeuteen (Lasfar ym., 2007). Ristilimaskalla on myös havaittu kyky käyttää solun sisäisiä fosforivarastoja turvaamaan kasvun jatkumista silloin, kun ravinteet on vedestä kulutettu loppuun. Kasvun taittumisen kannalta kriittinen piste tulee vastaan vasta, kun kasvin sisäiset varastot eivät enää riitä biomassan tuottamiseen eli kun kasvin sisäinen fosforitaso on pudonnut 13 %. (Huebert ym.1990). Omassa tutkimuksessani kaikki tutkitut limaskakannat olivat tehokkaita fosforin käyttäjiä ja kuluttivat fosforin hyvin alhaiseen pitoisuuteen

eli käytännössä analyyttisen määritysrajan alapuolelle. Kaikki limaskat kykenivät myös jatkamaan kasvuaan fosforiresurssien hupenemisesta riippumatta. Sellaista fosforin kynnysarvoa, jossa fosforin vähimmäistarve ei olisi enää tyydyttynyt ja populaatio olisi alkanut taantua, en käyttämälläni analytiikalla saanut esiin.

Yksittäiskasvatuksissa Vesijärven ristilimaska osoittautui kumpaakin pikkulimaskakantaa tehokkaammaksi typenkäyttäjäksi ja pystyi jatkamaan kasvuaan pitoisuuksissa, joissa pikkulimaskat olivat jo lopettaneet kasvunsa, ja kasvustot olivat taantumassa. Kilpailukoe Kutajärven pikkulimaskan kanssa vahvisti näkemystä ristilimaskan tehokkuudesta ravinnekilpailijana eli ko. kokeessa ristilimaska kasvoi vielä silloinkin, kun typen määrä oli laskenut analyysirajan alapuolelle, ja pikkulimaskakasvustot olivat jo kuolemassa. Tulos viitannee siihen, että järvessä, jossa ristilimaska ja pikkulimaska esiintyvät yhdessä, ristilimaska tehokkaampana ravinteenkäyttäjänä estää pikkulimaskan runsastumisen.

Kilpailukokeessa Vesijärven pikkulimaska kuitenkin poikkesi Kutajärven pikkulimaskasta, ja se kasvoi selvästi ristilimaskaa nopeammin olosuhteissa, joissa typen määrä oli selvästi laskenut ja painunut lähelle määritysrajaa. Ristilimaskan kasvunopeus voikin olla alhainen, vaikka ulkoiset olosuhteet näennäisesti olisivat lähellä optimaalista (McIlraith, 1988). Kilpailutilanteessa nopeammin kasvavalla lajilla voi olla etulyöntiasema esimerkiksi valon käytön suhteen, ja pikkulimaska saattaakin peittää tasaisena mattona koko veden pinnan (Barrat-Segretain, 1996). Tällaisessa tapauksessa valosta siis tulee kasvua rajoittava tekijä, ja ristilimaska menettää ravinnekilpailuetunsa. Näin siis pikkulimaskalla saattaa luonnossa olla selkeästi ristilimaskaa paremmat mahdollisuudet levittäytyä ja vallata itselleen elintilaa (Barrat-Segretain, 1996). Useimmissa tutkimuksissa onkin havaittu, että niissä ravinteikkaissa vesissä, joissa pikkulimaska ja ristilimaska esiintyvät yhdessä, pikkulimaska muodostaa veden pinnalle paksun mattomaisen kasvuston ja ristilimaska esiintyy harvalukuisempana alapuolisessa vesikerroksessa. Vähäravinteisemmissa

lammikoissa molemmat lajit voivat rajoittaa toisiaan, ja paikoin ristilimaskankin on havaittu saavuttavan dominoivan aseman (McIlraith ym., 1989).

Suoria, yksiselitteisiä vastauksia siihen, miksi Vesijärvessä ristilimaska on pikkulimaskaa yleisempi, ei kokeista siis saatu. Kasvun valovastekäyrä tosin osoitti, että Vesijärven ristilimaska on hyvin sopeutunut heikkoihin valaistusoloihin, eikä näin ollen helposti kärsine pikkulimaskan aiheuttamasta varjostuksesta. Jos pikkulimaskan populaatio ei jostain syystä pääse nopeasti kasvamaan tiheäksi, ja ristilimaska saa valoa enemmän kuin noin 5 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, voi ristilimaska rajoittaa pikkulimaskan kasvua kilpailemalla sen kanssa tehokkaasti ravinteista (McIlraith ym., 1989). Vesijärven Kilpiäistenpohjan avovesialueella tuuli ja veden sekoittuminen rikkovat pikkulimaskalauttoja, mikä vaimentaa asymmetrisen valokilpailun vaikutusta (Thomas, 1994). Vesijärvessä pikkulimaskan kasvulle suotuisimmat olosuhteet löytyvätkin aivan rannan tuntumasta, missä on irtokellujien ohella paljon muutakin vesikasvillisuutta.

Resurssikilpailun lisäksi lajien välisiin suhteisiin saattaa vaikuttaa myös suora häirintäkilpailu, kuten allelopatia. Kasvit siis voivat rajoittaa toistensa kasvua tuottamiensa kemiallisten yhdisteiden kautta. Elakovich ja Wooten (1991) ovat havainneet, että Kilpiäistenpohjassakin esiintyvällä ulpukalla (*Nuphar lutea*) on erittämiensä alkaloidien kautta pikkulimaskan kasvua estäviä allelopaattisia vaikutuksia, tosin vasta hyvin suurina pitoisuuksina (Gross, 2003). Vaikka selkeiden todisteiden löytäminen vesikasvien allelopatiasta näyttää tällä hetkellä hyvin hankalalta, monet kenttä- ja laboratoriotutkimukset viittaavat tämänkaltaisen vaikutussuhteen olemassaoloon (Gross, 2003). Vesikasvien välinen kilpailu ja allelopatian merkitys ovat nyt kiinnostuksen kohteena yleisemminkin, sillä tätä kautta toivotaan löytyvän ratkaisuja ihmiselle haitallisten vesikasvien kontrolloimiseen ja vesistöjen biologiseen, luonnonmukaiseen kunnostukseen (Barrat-Segratain, 1996).

Koetuloksia arvioitaessa on huomionarvoista mm. se, että limaskakasvustojen versot eivät välttämättä ole tietyllä ajanhetkellä samassa fysiologissa kehitysvaiheessa. Tämä johtuu limaskojen vegetatiivisesta lisääntymisestä, jolloin uusia tytärversoja syntyy populaatioon jatkuvasti toisten versojen samanaikaisesti vanhetessa ja kuollessa (Fiblin ym., 1985). Kasvustojen versojen ikä- ja kuntovaiheen määrittely käyttämissäni pitkähköissä kasvatuksissa oli hankalaa ja epävarmaa, siksi jouduin mm. biomassoja määrittäessäni ottamaan mukaan punnituksiin kaikki versot. Näin siis laskettu ja punnittu kokonaisversomäärä saattoi olla suurempi kuin kulloinkin elossa olleiden versojen määrä. Varsinkin ristilimaskan osalta tämä on saattanut jonkin verran vääristää tuloksia, sillä ristilimaskan pikkulimaskaa suuremmat versot saattoivat säilyä laskenta- ja punnitsemiskelpoisina pidempään.

Kutajärven ja Vesijärven pikkulimaskakantojen keskinäinen vertailu toi esille selkeitä, ehkä yllättäviäkin, eroavaisuuksia niiden välisessä ravinteidenkäyttötehokkuudessa ja kilpailukyvyssä ristilimaskan kanssa. Kutajärven pikkulimaska, joka omalla luontaisella esiintymispaikallaan oli erittäin reheväkasvuinen ja runsas, osoittautui laboratoriossa Vesijärven pikkulimaskaa selkeästi heikommaksi ravinnekilpailijaksi. Tiedetään, että limaskalajien sisällä on genotyyppistä vaihtelua, ja geneettiset erot voivat muuttuvissa ympäristöolosuhteissa vaikuttaa suoraan kasvin lisääntymisnopeuteen (Vasseur ym., 1995). On siis mahdollista, että Kutajärven ja Vesijärven eriydyttyä toisistaan noin 200 vuotta sitten, myös niiden pikkulimaskat ovat lähteneet geneettisesti eriytymään. Asiasta ei kuitenkaan ole mitään tutkimustuloksia. Yksi mahdollinen selitys Kutajärven ja Vesijärven pikkulimaskojen erilaisuuteen voi olla myös se, että kyseessä ovat kokonaan eri limaskalajit. Tällöin kysymykseen voisi tulla pikkulimaskan kanssa hyvin yhdennäköinen, tulokaslajeihin lukeutuva pohjoisamerikkalainen itulimaska (*L. turionifera*) (Uotila 1999). Kutajärvi on monien muuttolintujen keväinen pysähdyspaikka, joten tulokaslajien siirtymien järveen tätä kautta on mahdollista. Tehdyissä kasvillisuuskartoituksissa (Venetvaara ym., 1993) muita limaskalajeja pikkulimaskan ohella ei Kutajärvestä kuitenkaan ole löydetty tai tunnistettu,

enkä osannut ottaa tätä mahdollisuutta huomioon kerätessäni kenttämateriaalia työtäni varten.

Tutkimushypoteeseihini sain siis kokeitteni perusteella vastauksia, mutta vastaukset eivät olleet kaikilta osiltaan yksiselitteisiä. Ensimmäinen hypoteesini oli, että Vesijärven ristilimaska on pikkulimaskaa tehokkaampi ravinteiden käyttäjä ja toisessa hypoteesissa esitin, että ristilimaska voi kuluttaa ravinteet niin alhaiselle tasolle, että pikkulimaskan kasvu estyy. Fosforin suhteen kumpikaan tutkituista limaskoista ei ollut toista vahvempi, vaan molemmat kykenivät käyttämään epäorgaanisen fosforin hyvin tarkkaan.

Typen kohdalla ensimmäinen hypoteesi näyttäisi pääsääntöisesti käyvän toteen eli Vesijärven ristilimaska oli molempia pikkulimaskakantoja tehokkaampi ravinteiden käyttäjä. Toisen hypoteesin mukaisesti siis ristilimaskan olisi pitänyt kilpailukokeessa pystyä kuluttamaan veden ravinnepitoisuus niin alhaiselle tasolle, ettei pikkulimaska olisi kilpailussa menestynyt. Näin ei kuitenkaan käynyt, vaan kilpaillessaan typestä ristilimaskan kanssa Vesijärven pikkulimaska oli tehokkaampi ravinteen hyödyntäjä ja selviytyi kokeessa ristilimaskaa paremmin. Kolmannessa hypoteesissani esitin, että Vesijärven ja Kutajärven ulkonäöltään toisistaan poikkeavat pikkulimaskat eroavat toisistaan myös ravinteidenkäyttötehokkuutensa suhteen niin, että Kutajärven limaska on Vesijärven limaskaa tehokkaampi. Neljännen hypoteesin mukaisesti Kutajärven pikkulimaskan olisi pitänyt menestyä hyvin kilpailussa Vesijärven ristilimaskaa vastaan. Tulos oli hypoteeseihin nähden kuitenkin päinvastainen, eli Vesijärven pikkulimaska oli tehokkaampi epäorgaanisen typen hyödyntäjä, ja se pärjäsi paremmin resurssikilpailussa ristilimaskaa vastaan. Viidennessä hypoteesissani esitin, että valoilmastolla on suuri merkitys ristilimaskan kasvulle. Määrittämäni kasvun valovastekäyrä kuitenkin osoittaa ristilimaskan olevan hyvin sopeutunut erittäin alhaiseen valaistukseen. Jotta pikkulimaska voisi inhiboida ristilimaskan kasvua varjostuksen kautta, olisi pikkulimaskakasvuston oltava erittäin tiheä ja paksu.

HOAGLAND E - KASVATUSLIUOS

PERUSKASVATUSLIUOS			P-KOE-KASVATUSLIUOS			N-KOE-KASVATUSLIUOS		
Sisältö	Kanta-liuos	Käytä ml/l	Sisältö	Kanta-liuos	Käytä ml/l	Sisältö	Kanta-liuos	Käytä ml/l
MgSO4.7H2O	24.6 g / 100 ml	1.0 ml	MgSO4.7H2O	24.6 g / 100 ml	1.0 ml	MgSO4.7H2O	24.6 g / 100 ml	1.0 ml
Ca(NO3)2. 4H2O	23.6 g / 100 ml	2.3 ml	Ca(NO3)2. 4H2O	23.6 g / 100 ml	2.3 ml	Ca(NO3)2. 4H2O	11.8 g / 100 ml	2.3 ml
KH2PO4	13.6 g / 100 ml	0.5 ml	KH2PO4	1.2 g / 100 ml	1.0 ml	KH2PO4	13.6 g / 100 ml	0.5 ml
KNO3	10.1 g / 100 ml	2.5 ml	KOH	2.9 g / 100 ml	1.0 ml	KOH	1.0 g / 100 ml	1.0 ml
Mikroravinteet	Tauluk. Alla	0,5 ml	KNO3	10.1 g / 100 ml	2.5 ml	Mikroravinteet	Tauluk. alla	0,5 ml
.EDTA	Tauluk. Alla	20 ml	Mikroravinteet	Tauluk. alla	0,5 ml	Fe.EDTA	Tauluk. alla	20 ml
			Mikroravinteet	Tauluk. alla	0,5 ml			

Säädä pH 5.8 NaOH:n (nostaa) tai HCL:n (laskee) avulla.
Varsinaisen kaavan lisäksi lisättiin hiiltä ristilimaskaa varten: NaHCO3 4 ml/litra.

Varsinaisen kaavan lisäksi lisättiin hiiltä ristilimaskaa varten: $NaHCO_3$ 4 mg/litra.

Mikroravinneliuoksen valmistus:
(huom. Mikroravinteet liuotetaan litraan tislattua vettä)

Lisäineet	Kantaliuos
1. H_3BO_3	2.86 g/l
2. $MnCl_2.4H_2O$	1.82 g/l
3. $ZnSO_4.7H_2O$	0.22 g/l
4. $Na_2MoO_4.2H_2O$	0.09 g/l
5. $CuSO_4.5H_2O$	0.09 g/l

Fe.EDTA liuoksen valmistus
(huom, liuos valmistetaan 250 ml:aan tislattua vettä)

Lisäaineet	Kantaliuos
$FeCl_3 . 6H_2O$	0.121 g/250 ml
EDTA	0.375 g/250 ml

Kasvatusliemiä ei autoklavoitu, sillä puhtausasteen katsottiin olevan yhtenevä muiden koejärjestelyjen kanssa.

Liite 1. Taulukkoon on koottu eri kokeissa käytettävien kasvatusliuostenvalmistusohjeet.
Mikroravinne- ja Fe.EDTA – liuoksen valmistusohje on yhteinen kaikille eri kokeiden kasvatusliuoksille.

5. Kiitokset

Haluan kiittää Ph.D Anne Ojalaa kärsivällisestä ja innostavasta ohjaamisesta ja kannustamisesta työn ja perheen ohella tehdyn pro gradu - tutkielman tekemiseen. Erityiskiitokset osoitan vanhemmilleni Riitta ja Reijo Julmalalle, ilman heidän apuaan ei opiskelu olisi mahtunut lainkaan aikatauluuni. Kärsivällisyydestä ja kannustuksesta kiitän aviomiestäni Lasse Jänttiä ja lapsiani Jaakkoa, Tipiä ja Kallea.

6. *Kirjallisuus*

Acreman, J. 1994: Algae and cyanobacteria: isolation, culture and long-term maintenance. *Journal of Industrial Microbiology* 12:193-194.

Barrat-Segretain, M.H. 1996: Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123:13-37.

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990: *Egology. Individuals, populations and communities.* 2. painos. – Blackwell Scientific publications, Oxford. 945 s.

Cowgill, U.M. & Milazzio, D.P. 1989: *Aquatic Toxicology and Hazard Assessment.* – vol. 12 ASTM STP 1027:379-391.

Elakovich, S.D. & Wooten, J.W. 1991: Allelopathic potential of Nuphar lutea (L.) SIBTH. & SM. (Nymphaeaceae). *Journal of Chemical Ecology* 17:707-713.

Eloranta, P., Lahtinen, T. & Salonen, H. 1998: Effects of some environmental factors on the pigments of duckweed (Lemna minor L.). *Aqua Fennica* 18:75 – 84.

Elster, J., Kvet, J. & Hauser, V. 1995: Root lenght of duckweeds (Lemnaceae) as an indicator of water trophic status. *Ekologia* (Bratislava) 14: 43-59.

FAO 1999

Fiblin, G.J. & Hough, R.A. 1985: Photosynthesis, Photorespiration, and Productivity in Lemna mino L. *Limnology and Oceanography* 30:322-334.

Gross, E.M. 2003: Allelopathy of Aquatic Autotrophs. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22:313-339

Harper, D. 1992: *Eutrophication of freshwaters. Principles, problems and restoration.* – Chapman & Hall, Lontoo. 327 s.

Hietala, J., Vakkilainen, K. & Kairesalo, T. 2004: Community resistance and change to nutrient enrichment and fish manipulation in a vegetated lake littoral. *Freshwater Biology* 49:1525-1537.

Hillman, W.S. 1961: The Lemnaceae, or duckweed: a review of the descriptive an experimental literature. *Botanical Review* 27:221-287.

Huebert, D.B. & Shay, J. 1991: The effect of external phosphorus, nitrogen and calcium on growth of Lemna trisulca. *Aquatic Botany* 40:175-183.

Huebert, D.B., McIlraith, A.L., Shay, J.M. & Robinson, G.G.C. 1990: Axsenic culture of Lemna trisulca. *Aquatic Botany* 38:295-301.

Hämet-Ahti, L., Suominen, J., Ulvinen, T. & Uotila, P. 1998: *Retkeilykasvio.* – Luonnontieteellinen keskusmuseo.Kasvimuseo, Helsinki. 656s.

Kairesalo, T., Laine, S., Malinen, T. Suoraniemi, M. & Keto, J 1998: *Life of lake Vesijärvi: From succesful biomanipulation to sustainable management.* Markprint Oy, Lahti. 92s.

Keddy, P.A. 1976: Lakes as islands: The distributional ecology of two aquatic plants, Lemna minor L. and Lemna trisulca L.. *Ecology* 57:353-359.

Käki, T., Ojala, A. & Kankaala, P. 2001: Diel variation in methane emission from stands of Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. and Typha latifolia L. in a boreal lake. *Aquatic Botany* 71:259-271.

Lammi, E., Saikko, P., & Vauhkonen, M. 1999: Hollolan Kutajärven pesimälinnusto. Biologitoimisto Jari Venetvaara Ky.

Lampert, W. & Sommer, U. 1997: *Limnoecology - the ecology of lakes and streams.* – Oxford University Press, USA. 382 s.

Lasfar, S., Monette, F., Millette, L. & Azzour, A. 2007: Intrinsic growth raet: A new approach to evaluate the effects of temperature, photoperiod and phosphorus-nitrogen concentration on duckweed growth under controlled eutrophication. *Water Research* 41:2333-2340.

McIlraith, A.L., Robinson, G.G.C. & Shay, J.M. 1989: A field stydy of competition and interaction between Lemna minor and Lemna trisulca. *Canadian Journal of Botany* 67:2904 -2911.

Piirainen, M., Piirainen, P. & Vainio, H. 1999: *Kotimaan luonnonkasvit.* WSOY, Porvoo. 511s.

Rubio, G., Zhu, J. & Lynch, J 2003: A critical test of two prevailing theories of plant response to nutrient availability. *American Journal of Botany* 90:143-152.

Suomen standardisoimisliitto 1986: SFS 3025 standardi veden fosfaatin määritykseen. 10s.

Suomen standardoimisliitto : SFS satandardi veden typen määritykseen

Seppänen, H. 1985: *Sovellettu limnologia II.* – Otakustantamo, Espoo. 224 s.

Silverton, J. & Charleworth, D. 2001: *Introduction to Plant Population Biology.* 4. painos - Blackwell Science, Oxford. 347 s.

Thomas, J.D. & Daldorph, P.W.G. 1994: The Influence of nutrient and organic enrichment on a community dominated by macrophytes and gastropod molluscs in a eutrophic drainage channel: relevance to snail control and conservation. *The Journal of Applied Ecology* 31:571-588.

Tilman, D., Mattson, M., & Langer, S. 1981: Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography* 26:1020 – 1033.

Tilman, D. 1977: Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58:338-348.

Tilman D.1982: *Resource Competition and Communitu Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 312s.

Uotila, P. 1999: Itulimaska (Lemna turionifera) Suomessakin. *Lutukka*15:61-63.

Uotila, P. 1999: Kupulimaska (Lemna gibba) Suomessa ja kupulimaskan massaesiintyminen Porvoonjoessa. *Lutukka* 15:35-42.

Vakkilainen, K. 2005: Submerged macrophytes modify food wed interactions and stability of lake littoral ecosystems. Yliopistopaino, Helsinki.43s.

Wang, W. 1986: Toxicity tests of aquatic pollutants by using common duckweed. – *Environmental Pollution (series B)* 11:1-14.

Vasseur, L. & Aarssen, L.W. 1992: Phenotypic plasticity in Lemna minor (Lemnaceae). *Plant Systematic Evolution* 180:205-219.

Venetvaara, L. & Lammi, E. 1993: *Vesijärven Laasonpohjan ja Hollolan Kutajärven kasvillisuuskartoitus kesällä 1989.* – Vesi- ja ympäristöhallitus, Helsinki. 52 s.

Wetzel, R.G. 1983: *Limnology* 2.painos. – Saunders College Publishing, USA. 767 s.

HELSINGIN YLIOPISTON YMPÄRISTÖEKOLOGIAN LAITOKSEN TUTKIMUKSIA JA RAPORTTEJA (1.-17. RAPORTTEJA JA SELVITYKSIÄ)

No. 1 1999 TURPEINEN RIINA: Mikrobiston vaikutus arseenin metylaatioon ja liikkuvuuteen maaperässä sekä mikrobiston arseeniresistenttiys. (pro gradu)

No. 2 2000 RAILO HELENA: Kaatopaikkojen ympäristövaikutukset, esimerkkinä Pasilan kaatopaikka. (pro gradu)

No. 3 2001 ONKILA HANNU: Tuhkan ja sen sisältämän kadmiumin vaikutukset metsämaan änkyrimato-populaatioihin. (pro gradu)

No. 4 2001 TÖRN ANNE: Kohotetun hiilidioksidipitoisuuden ja typpilannoituksen vaikutukset ombrotrofiseen suokasvillisuuteen. (pro gradu)
Effects of elevanted CO2 and increased N deposition on ombrotrofic bog vegetation

No. 5 2001 HOVI SANNA: Valuma-alueen metsätaloustoimenpiteiden vaikutukset pieniin järviin - paleo-limnologinen selvitys. (pro gradu)

No. 6 2001 ANTTILA SAKU: Päällyslevästön biomassan kertyminen eri ravinnetasoilla sekä vaikutukset veden ravinnepitoisuuksiin. (pro gradu)

No. 7 2002 KOSKINEN SARI: Hiilidioksidialtistuksen vaikutukset järvikortteen (Equisetum fluviatile) ja järvikaislan (Schoeneplectus lacustris) aerobiseen ja anaerobiseen hajoamiseen. (pro gradu)

No. 8 2002 KORKAMA TIINA: Maaperän hajottajaeliöyhteisön vuorovaikutussuhteet ja hajotustoiminta lyijyllä saastuneessa maassa. (pro gradu)

No. 9 2002 LEHTIMÄKI ELENA: Auringonkukan vaikutus atratsiinin ja simantsiinin hajoamiseen kaupunkimaaperässä. (pro gradu)

No. 10 2003 KAJALA SAIJA: Rihmamaisten syanobakteerien ja niiden toksiinien ravintoketjuvaikutukset. (pro gradu)

No. 11 2003 TAHVANAINEN JUULIA: Elisa-konsernin ympäristökuormitustekijöiden nykytilan kartoitus.. (pro gradu)

No. 12 2003 SUSILUOTO SANNAMAIJA: Comparison of drought avoidance and tolerance strategies in Eucalyptus microtheca. (pro gradu)

No. 13 2003 KUUKKA HANNA: Särjen ravinnon käytön vaikutus vedenlaatuun ja kasviplanktoniin. (pro gradu)

No. 14 2003 FLYKT ENNI: Mineraaliöljy- ja bioöljypohjaisten hydrauliikkaöljyjen vaikutukset boreaalisen metsämaan hajottajaravintoverkkoon. (pro gradu)

No. 15 2003 HOLMA ANNE: Tuhkan ja typen vaikutukset kuusen (Picea abies L. Karst) ektomykorritsaan. (pro gradu)

No. 16 2003 LATTUNEN PETRA: Yritysten ympäristöjärjestelmät – erilaisten indikaattorimenetelmien vertailu. (pro gradu)

No. 17 2003 TAIPALE SAMI: Lipidimarkkerit kompostin mikrobisukkession määrityksessä. (pro gradu)

No. 18 2003 KÄKI TIINA: Boreaalisen järven rantavyöhykkeen metaaniemissiot sekä niiden suhde ympäristöoloihin ja kasvillisuuden kehitykseen. (lis.tutkimus)

No. 19 2004 JÄRVI ANNE: Populaatiotiheyden vaikutus pentakloorifenolin myrkyllisyyteen änkyrimadolla. (pro gradu)

No. 20 2004 HÖLSÄ JENNI: Kompostin sieniyhteisön kehittyminen ja karakterisointi molekyylibiologisin menetelmin (pro gradu)

No. 21 2004 MÄKINEN JUSSI: Vesijärven kilpiäistenpohjan ekologinen tila ja hoitosuunnitelma (pro gradu)

No. 22 2004 LÖNNGREN HANNA: Ympäristöasioiden hallinta kaupunkikuntien toimintayksiköissä – Tapaustutkimuksena Hyvinkään kaupungin tilapalvelu (pro gradu)

No. 23 2004 HUOTARI JUSSI : *DAPHNIA LONGISPINA* ja *D. PULEX*- vesikirppujen lisääntyminen simuloiduissa ilmastonmuutos olosuhteissa: ekosysteemitason co_2-altistus (pro gradu)

No. 24 2004 SAARINEN TUOMAS: Petoäyriäisen merkitys Vesijärven ulappavyöhykkeen eläinplanktonyhteisössä (pro gradu)

No. 25 2004 VAKKILAINEN KIRSI: The role of zooplankton in controlling phytoplankton biomass in lake littoral (lis.tutkimus)

No. 26 2004 HAGNER MARLEENA: Koivutisle torjunta-aineena: vaikutukset lehtokotiloon (Arianta arbustorum) ja maaperään (pro gradu)

No. 27 2004 JÄRVINEN KIRSI: Vesikasvien pintojen ja pehmeiden pohjien päällys- ja pohjaeläimistöt matalien järvien tilan kuvaajina (pro gradu)

No. 28 2004 SUUTARI MILLA: Kasviplanktonin ravinnerajoitteisuus Lahden Vesijärvessä kesällä 2000 (pro gradu)

No. 29 2005 VAURAMO SAARA: Decomposition of chitinase transgenic silver birch (Betula pendula) leaf litter and effects on decomposer populations in a field trial (pro gradu)

No. 30 2005 IKONEN SUVI: Kasvukauden aikaiset muutokset ravinnonkäytössä kahdessa jäännehalkoisjalkaisen populaatiossa (pro gradu)

No. 31 2005 PARTANEN PASI: Bakteeridiversiteetin määrittäminen molekyylibiologisin menetelmin kompostointiprosessin eri vaiheissa (pro gradu)

No. 32 2005 MÄNTYLÄ MINNA: Humuskuormituksen vaikutus nuottaruohon (Lobelia Dortmanna L.) fotosynteesiaktiivisuuteen sekä sedimentin happioloihin ja bakteerien entsyymiaktiivisuuksiin (pro gradu)

No. 33 2005 TAIPALE TIINA: Lahopuu luonnonmetsäsukkessiossa (pro gradu)

No. 34 2006 VALENTINI MARCO: The assessment of toxicity in lead contaminated soils (master science thesis)

No. 35 2005 AALTONEN HERMANNI: Kohonneiden alailmakehän otsoni- ja hiilidioksidipitoisuuksien vaikutukset maaperän mikrobiyhteisön rakenteeseen (pro gradu)

No .36 2006 ENBERG EIJA: Ympäristö- ja laatujärjestelmän liittäminen yhteiseksi toimintajärjestelmäksi julkisen hallinnon organisaatiossa, Kymenlaakson sairaanhoitopiirin kuntayhtymässä (pro gradu)

No. 37 2006 NIITTYMIES HEIDI: Ympäristövaikutukset ja –vastuu: esimerkkinä suolakyllästämön alue (pro gradu)

No. 38 2006 KOSKINEN KAISA: Öljyvuotojen puhdistus tupasvillan avulla ja öljyn bioremediaatio Itämeren rannikkoalueilla (pro gradu)

No. 39 2006 KAUPPI SARI: Öljyllä pilaantuneen maan biologisen hajotuksen tehostaminen (pro gradu)

No. 40 2006 PASANEN TIINA: Koivutisle lehtokotiloiden (Arianta arbustorum) karkotteena ja sen käytön ympäristövaikutukset maaperässä ja vesieliöissä

No. 41 2006 KARJALAINEN ANNE-MARI: Ecotoxicity and Bioavailability of CCA in Soils at an Old Wood Impregnation Site (pro gradu)

No. 42 2007 LJUNGBERG REETTA: Vuollejokisimpukan elinympäristövaatimukset ja liikkuminen Nummenjoen yläosassa

No. 43 2007 HANNULA EMILIA: The effect of diesel and its removal on the population dynamics of the bacteria in the Baltic Sea (pro gradu)

No. 44 2007 PELTOMAA ELINA: Kasviplanktonin vuotuiset ja vuosienväliset vaihtelut pienessä humuspitoisessa metsäjärvessä vv. 1990-2003 (pro gradu)

No. 45 2007 FINGERROOS TERO: Biosensoribakteerin käyttö raskasmetallin pitoisuuden määrityksessä maaperästä – lyijyn ekotoksisuus suhteessa sen biosaatavuuteen (pro gradu)

No. 46 2007 TORKKELI MINNA: Lyijysaastumisen vaikutukset maaperäekosysteemin toimintaan ja eliöyhteisön rakenteeseen entisellä ampumarata-alueella (pro gradu)

No. 47 2008 VUORIMAA PAULA: Torjunta-aineiden esiintyminen pohjavedessä–vertailua kaupunkien ja kuntien välillä (pro gradu)

No. 48 2008 ANTTILA JARNA: Ekologinen riskinarviointi: lyijyn biosaatavuuden määritys ampumaradan lyijyllä pilaantuneesta maasta (pro gradu)

No. 49 2008 SWANSON SAARA: Yksittäisen sateen vaikutus ekosysteemin liuenneen orgaanisen hiilen (DOC) määrään (pro gradu)

No. 50 2008 PELTONEN SANNA: Lahden ekologinen verkosto ja sen merkitys kaupungissa esiintyville nisäkkäille (pro gradu)

No. 51 2008 RANTANEN MARI: Lyijyn vaikutukset typen transformaatioihin havumetsäekosysteemissä (pro gradu)

No. 52 2008 TOLONEN IRMA: Monimuotoiset luontokohteet tiivistyvässä kaupunkiympäristössä - kaupunkiekologinen tarkastelu lehtojen merkityksestä (pro gradu)

No. 53 2008 RISTOLA JUHA-PEKKA: Lahden kaupungin kehittymisen vaikutus alueensa pohjavesien laatuun (pro gradu)

No. 54 2008 JÄÄSKELÄINEN VIRPI: Polyaromaattisten hiilivety-yhdisteiden vaikutukset kaupunkiekosysteemissä – fenantreeni ja pyreeni malliaineina (pro gradu)

No. 55 2008 VÄRTTÖ HEIDI: Kasviplanktondynamiikka suhteessa fysikaalis-kemiallisten tekijöiden vaihteluihin eri vesikerroksissa Vesijärven Enonselällä (pro gradu)

No. 56 2008 TOIVAINEN KATRI: Metallien toksisuus vesiselkärangattomilla – kudospitoisuusperusteinen tarkastelu

No. 57 2008 MARI VESA: Elektrokineettisen käsittelyn optimoiminen öljyllä pilaantuneen maan puhdistamiseksi

No. 58 2008 MIA SUONTAUS: Biologisten ja kemiallisten lisäaineiden vaikutus kompostin mikrobistoon-kokeellinen tutkimus plfa-menetelmällä (pro gradu)

LAHDEN [illegible]
Lahti Science Library