

## Vesijärven eläinplanktonin seurantatutkimus 1991-2016

Kirsi Kuoppamäki

Helsingin yliopisto, ympäristötieteiden laitos, Niemenkatu 73, Lahti, kirsi.kuoppamaki@helsinki.fi

**Tiivistelmä:** Eläinplankton on avainyhteisö, jonka rakenteen perusteella voidaan tehdä päätelmiä järven ravinteikkuudesta, kalastosta ja ekologisesta tilasta sekä arvioida kunnostustoimien kuten hoitokalastuksen vaikutuksia. Eläinplankton on keskeinen osa järven biogeokemiallisia kiertoja, joiden vasteet kuormituksen muutoksille osaltaan ohjaavat vaihtelevalla viiveellä järviekosysteemin tilaa. Vesijärven Enonselällä useita vuosia jatkunut vesikirppujen yksilökoon kasvu päättyi vuosina 2015-2016, kun vesikirppuja syövien kuoreiden kannat kasvoivat voimakkaasti. Tilannetta pahensi ilmeisesti se että eläinplanktonilla ei ollut mahdollista paeta saalistusta alusveden vähähappiseen vyöhykkeeseen. Enonselällä on aiemminkin havaittu miten planktonia syövien kalojen runsastuminen johtaa vesikirppujen koon pienenemiseen ja päinvastoin, kalakantojen väheneminen seurauksena vesikirppujen koko kasvaa. Vesikirppujen yksilökoko on ilmeisen hyvä mittari, jonka avulla saadaan tietoa planktonia syövien kalojen määrästä ja kalakantojen säätelyn tehokkuudesta.

*Daphnia*- ja *Bosmina*-vesikirppujen biomassojen pitkään kestänyt laskusuhdanne tasaantui viimeisinä kahtena vuonna, mutta niiden esiintymisen vuodenaikainen ajoitus muuttui vuonna 2016, jolloin vesikirppujen alkukesän biomassahuippu jäi pois. Levämäärät pysyivät koko kesän 2016 korkeina eikä syntynyt aiemmille vuosille tyypillistä keskikesän kirkasvetistä vaihetta. Heikentyneen laidunnuksen ohella typen ja fosforin pienentynyt pitoisuussuhde ilmeisesti suosi sinileviä, joita oli eläinplanktonnäytteissäkin erittäin runsaasti. Todennäköisesti kalojen saalistuksen lisäksi sinilevät heikensivät suurten vesikirppujen selviytymismahdollisuuksia. Järven tuottavuuden kasvaessa ja sinilevävaltaisuuden yleistyessä eläinplanktonin kyky säädellä kasviplanktonia vähenee, mikä johtaa eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassasuhteen pienenemiseen, kuten myös Enonselällä on viime vuosien kuluessa havaittu. Tällöin heikentyy myös se tehokkuus, jolla energiaa siirtyy ravintoverkossa alemmilla tasoilla ylemmille. Seurantajakson alhaisin eläinplankton:kasviplankton - biomassasuhte mitattiin vuonna 2016. Vaikka vesikirppujen biomassat kasvoivat loppukesällä, yhteisössä vallitsivat pienikokoiset yksilöt, joiden kyky säädellä kasviplanktonia on heikko. Vuonna 2016 myös *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko oli koko seurantajakson pienin.

Jatkossakin on tärkeää seurata mihin suuntaan eläinplanktoniyhteisön kehitys etenee: pystyvätkö suurikokoiset, kasviplanktonia tehokkaasti säätelevät vesikirput palautumaan ja voiko eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassasuhte kääntyä nousuun nykyisestä laskusuhdanteestaan? Eläinplanktonilla voi olla ratkaiseva merkitys, kun järviekosysteemin tilan muutos lähestyy kynnyksarvoja, joiden ylittyessä vedenlaatu voi nopeasti heilahtaa toiseksi. Suuret, tehokkaasti leviävä laiduntavat vesikirput edistävät järviekosysteemin joustavuutta eli kykyä vastaanottaa ulkoisia häiriöitä, keskeisesti kuormitusta.

### Johdanto

Järven ravintoverkon rakenne vaikuttaa keskeisesti energian ja aineiden kiertoon ja siten ekosysteemin tilaan. Laiduntava äyriäiseläinplankton säätelee kasviplanktoniyhteisön rakennetta ja biomassaa sekä siirtää perustuottajien sitomaa energiaa ylemmille ravintoverkon tasoille kaloihin, joille planktonäyriäiset ovat tärkeää ravintoa. Kalojen ja

selkärangattomien petojen saalistus säätelee äyriäisplanktonin kokojakaumaa, lajikoostumusta ja biomassaa (Brooks & Dodson 1965, Sarvala ym. 1998, Carpenter ym. 2001), mikä puolestaan heijastuu eläinplanktonin kasviplanktoniin kohdistamaan laidunnustehoon. Eläinplanktonilla on siis merkittävä strateginen asema

järviekosysteemin ravintoverkossa perustuottajien ja petojen välissä. Siitä huolimatta se ei kuulu vesipuitedirektiivin mukaisen ekologisen tilaluokittelun laatuksiteereihin. Eläinplanktonyhteisön rakenteen perusteella voidaan kuitenkin tehdä päätelmiä järven ravinteikkuudesta, kalastosta ja ekologisesta tilasta. Se on siis ”avainyhteisö” ja kustannustehokkaaksi osoitettu järven tilaa ilmentävä indikaattoriryhmä (Jeppesen ym. 2011).

Vesijärvelläkin eläinplanktonilla on havaittu olevan keskeinen rooli veden laadun kannalta niin ulappa-alueella (Anttila ym. 2013) kuin rantavyöhykkeessä (Vakkilainen 2005). Kun planktonia syöviä kaloja on vähän ja suurikokoiset laiduntajat vallitsevat eläinplanktonyhteisössä, kasviplanktonin biomassa on ravinnetasoon nähden pienempi kuin jos vallitsevina ovat pienikokoinen äyriäisplankton ja rataseläimet (Mazumder 1994), jotka tyypillisesti runsastuvat planktonia syövien kalojen runsastuessa. Sama vaikutus on myös ravinteisuuden lisääntymisellä (Hietala ym. 2004, Vakkilainen ym. 2004; Hulot ym. 2014). Eri eläinplanktonilajit varastoivat itseensä eri suhteessa ravinteita ja vaikuttavat myös käytettävissä olevien ravinteiden saatavuuden kautta kasviplanktoniin (Hessen ym. 2013). Eläinplankton on siis keskeinen osa järven biogeokemiallisia kiertoja, joiden vasteet kuormituksen muutoksille ohjaavat vaihtelevalla viiveellä järviekosysteemin tilaa. Runsaat, suurikokoisista yksilöistä koostuva eläinplankton parantaa järven resilienssiä eli joustavuutta, millä tarkoitetaan ekosysteemin kykyä vastaanottaa ulkoisia häiriöitä, esimerkiksi ajoittaista ravinnekuormitusta (Walker & Salt 2006). Eläinplankton toimii siis puskuroivana tekijänä. Muutokset eläinplanktonyhteisön rakenteessa voivatkin ennustaa muutoksia järviekosysteemin tilassa (Pace ym. 2013).

Vesijärven eläinplanktoniseuranta alkoi vuonna 1991 (Luokkanen 1995) ja sitä on sittemmin jatkettu vaihtelevalla intensiteetillä kulloinkin käytettävissä olevien resurssien mukaan useiden eri hankkeiden yhteydessä. Pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita, jotta voidaan arvioida ekosysteemien vasteita häiriöihin kuten ravinnekuormitukseen tai ilmastonmuutokseen sekä myös ekosysteemien

kunnostuksen vaikutuksiin (Lindenmayer & Likens 2009). Eläinplanktoniseuranta auttaa ymmärtämään ravintoverkon rakenteessa ja toiminnassa sekä järven tilassa tapahtuneita muutoksia ja siten arvioimaan myös kunnostustoimien kuten hoitokalastuksen vaikutuksia. Vesikirppujen yksilökoko on yksi keskeisimmistä mittareista, jonka avulla voidaan arvioida esimerkiksi planktonia syövien kalojen määrää ja tätä kautta kalakantojen säätelyn tehokkuutta.

Vuosien 1987-1993 ravintoverkkokunnostuksen eli tehokalastuksen jälkeen Vesijärven tilaan on pyritty vaikuttamaan jatkuvalla, vuosittaisella hoitokalastuksella. Lisäksi vuodesta 2010 alkaen Enonselän tilaa on koetettu parantaa mekaanisesti pumppaamalla pintavettä hapettomiin syvänealuesiin. Ns. hapetuksen perimmäinen tarkoitus on hillitä sisäistä ravinnekuormitusta varsinkin fosforin osalta ja siten vähentää järven tuottavuutta ja levämääriä. Laajanevan hapellisen elinympäristön voisi olettaa lisäävän eläinplanktonin määrää ja niinpä alusvedessä esiintyvien planktonäyriäisten biomassa voi kasvaa hapetuksen seurauksena, mutta päällysveden eläinplanktonyhteisön vasteista on varsin ristiriitaisia havaintoja (Field & Prepas 1997 ja siinä viitattu kirjallisuus). Jos järven tuottavuus alenee, heikkenevä ravintotilanne voi johtaa eläinplanktonbiomassan vähenemiseen. Fosforin puute rajoittaa varsinkin avainlaji *Daphnia*-vesikirpun kasvua, joka varastoi elimistöönsä huomattavan paljon fosforia suhteessa hiileen ja tyypeen, kun puolestaan leviää laiduntavat hankajalkaisäyriäiset pystyvät kasvamaan alhaisissakin fosforipitoisuuksissa (Hessen ym. 2013).

Veden sekoittamisen vaikutukset eläinplanktoniin voivat tulla muuttuvan ravintotilanteen lisäksi saalistuksen kautta: jos alusveden pimeä, niukkahappinen turvapaikka häviää, varsinkin suurikokoiset, hitaasti liikkuvat lajit, kuten *Daphnia*-vesikirput altistuvat kalojen saalistukselle (Sastri ym. 2014). Vesikerrosten sekoittaminen voi siis johtaa vesikirppuyhteisön yksilökoon pienenemiseen, jolloin tilanteesta hyötyvät rataseläimet ja kaloja tehokkaasti pakenevat lajit,

kuten hankajalkaisäyriäiset (Lydersen ym. 2008, Cantin ym. 2011). Sekä rataseläimet että hankajalkaisäyriäiset ovat heikompia laiduntajia kuin suhteellisen valikoimattomasti suodattavat vesikirput. Myös pienikokoiset vesikirput ovat heikompia laiduntajia kuin suurikokoiset, etenkin *Daphnia*-suvun lajit, jotka kykenevät suodattamaan vedestä monen kokoisia leviä. Näinollen hapetuksen seurauksena eläinplanktonin laidunnusteho saattaa heikentyä.

Tämän raportin tavoitteena on tarkastella Vesijärven Enonselän eläinplanktonyhteisön ja vedenlaadun kehitystä vuosina 1991-2016 ja arvioida kunnostustoimenpiteiden vaikutuksia niihin. Erikseen käsitellään järven planktonyhteisön ja fysikaalis-kemiallista tilaa kasvukaudella 2016, mihin Päijät-Hämeen Vesijärvi-säätiö myönsi

## Aineisto ja menetelmät

Eläinplanktonnäytteet on otettu Enonselän Lankiluodon syvännepisteeltä (suurin syvyys 31 m) metrin pituisella Limnos-noutimella (tilavuus 6.94 l) koko vesipatsaasta vuosina 1991-2016, paitsi vuonna 2014, jolloin ei ollut näytteenottoa. Kyseisen näytepisteen vieressä on pumpattu pintavettä alusvedeen vuodesta 2010. Näytteet yhdistettiin viiden metrin kokoomanäytteiksi (0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 25-30 m). Päälysvettä edustavista 0-5 m ja 5-10 m näytteistä otettiin molemmista 1 litran osanäyte klorofylli a – pitoisuuden määrittämistä varten. Klorofylli-a määritettiin laboratoriossa spektrofotometrisesti etanoliuuton jälkeen (SFS 5772). Eläinplanktonnäytteenoton yhteydessä mitattiin myös näkösyvyys Secchi-levyllä sekä veden happipitoisuus ja lämpötila YSI-mittarilla metrin välein pinnasta pohjaan (vuodesta 2011 käytössä on ollut optinen YSI Pro ODO). Lisäksi valon vertikaalinen väimäminen on mitattu 1990-luvun lopulta lähes vuosittain LiCor-valomittarilla. Alkukesällä 2016 sen kaapeli kuitenkin vaurioitui, minkä vuoksi valaistusmittauksia ei voitu tehdä. Vuoteen 2012 saakka 0-5 m ja 25-30 m näytteistä analysoitiin kokonaisfosforin ja –typen pitoisuudet. Helsingin yliopiston aineistoja on täydennetty

rahoitusta. Tämä raportti on tuotettu kyseisen projektin puitteissa.

Eläinplanktonin seurantatutkimuksen hypoteeseina on että 1) planktonia syövien kalojen väheneminen näkyy vesikirppujen yksilökoon kasvuna ja päinvastoin, 2) ravinnepitoisuuksien alenemisen ja vähenevän tuottavuuden myötä myös eläinplanktonin biomassa vähenee kun taas ravinteisuuden kasvaminen suosii pienikokoisia laiduntajia etenkin jos planktonia syöviä kaloja on runsaasti ja 3) vesikerrosten sekoittaminen lisää alusvedessä esiintyvien eläinplanktonlajien biomassaa sekä suosii hankajalkaisäyriäisiä, rataseläimiä ja pienikokoisia vesikirppuja suurikokoisten vesikirppujen kustannuksella, jolloin 4) vesikirppuyhteisön yksilökoko pienenee.

velvoitetarkkailun (Lahti Aqua, Lahti Energia) tuloksilla Hertta-tietokannasta.

Eläinplanktonitutkimusta varten kukin 5 metrin kokoomanäyte suodatettiin 50 µm planktonhaavin läpi ja säilöttiin 70 % etanoliin. Laboratoriossa näytteet aluksi puolitettiin ja molemmat puolikkaat yhdistettiin kokoomanäytteiksi kahdesta vesikerroksesta: päällysvesi (0-10 m) ja alusvesi (10-30 m). Toiset puolikkaat analysoitiin ja heitettiin sen jälkeen pois, toiset puolikkaat arkistoitiin talteen. Laskettavat näytteet laimennettiin osittamalla ne 1/8-, 1/16- tai 1/32-osanäytteiksi, jotka laskeutettiin vähintään 4 tuntia planktonkyvetissä. Ajoittain runsaiden leväkukintojen vuoksi jopa 1/32-osanäytteitä on jouduttu jakamaan useaan kyvetiin, jotta eläinten määrittäminen, mittaus ja laskeminen onnistui.

Näytteet analysoitiin käänteismikroskoopilla 100x suurennoksella tunnistamalla ja laskemalla äyriäiset, rataseläimet ja alkueläimet, joista viimeksi mainitut runsaina esiintyessään laskettiin 20-30 näkökentästä, muut eläimet laskettiin koko kyvetin alalta. Samalla laskettiin mahdollisten munien tai embryoiden määrä. Hankajalkaisäyriäisiä mitattiin 3

yksilöä/kehitysvaihe (erikseen Calanoida ja Cyclopoida) sekä aikuisista hankajalkaista lajikohtaisesti kustakin 3 koirasta ja 3 naarasta. Runsaimpina esiintyvien vesikirppulajien pituudet mitattiin 30 yksilöstä ja muita, vähälukuisempia lajeja mitattiin niin monta kuin niitä oli laskeutetuissa osanäytteissä. Samalla laskettiin mahdollisten munien/embryoiden määrä. *Leptodora kindtii*- ja *Bythotrepes longimanus* – petovesikirput laskettiin ja mitattiin preparointimikroskoopin alla koko puolikkaasta näytteestä.

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

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

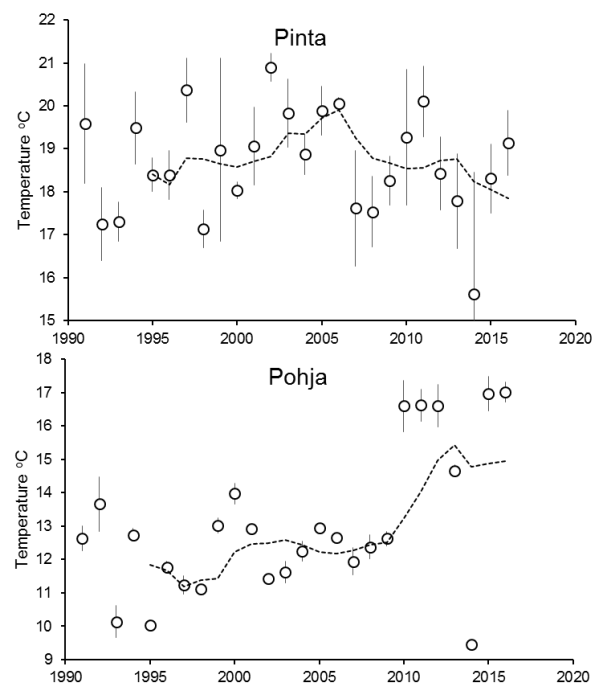
Eläinplanktonituloksille ei ole tehty tilastollisia analyysejä lähinnä aineiston epäyhtenäisyyden eli aikasarjassa olevien katkosten vuoksi. Vesijärven eläinplanktonnäytteitä on analysoitu vuosilta 1991, 1993, 1994, 1997, 1999-2006, 2009, 2011, 2013, 2015 ja 2016.

## Tulokset

### Lämpötila ja happi

Pintaveden lämpötila on kesän kerrostuneisuuskauden lopulla (heinäkuun lopulta elokuun puoliväliin) vaihdellut paljon vuosien välillä, etenkin 2010-luvulla (Kuva 1). Pohjanläheinen vesi oli noin 10-13 °C asteista vuoteen 2009 saakka mutta on ollut noin 17-asteista 2010-luvulla lukuun ottamatta vuosia 2013 (n. 14 °C) ja 2014 (n. 9 °C).

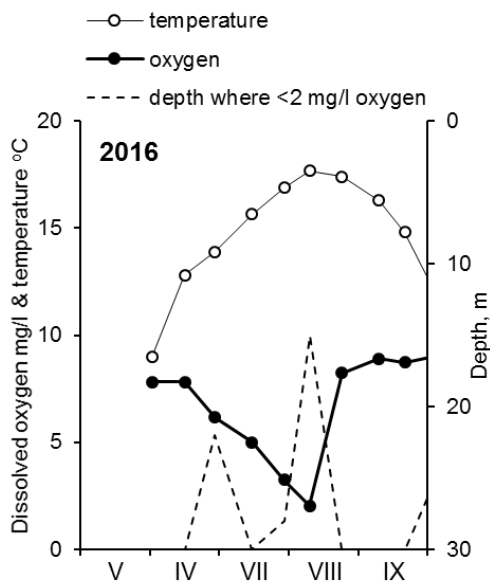
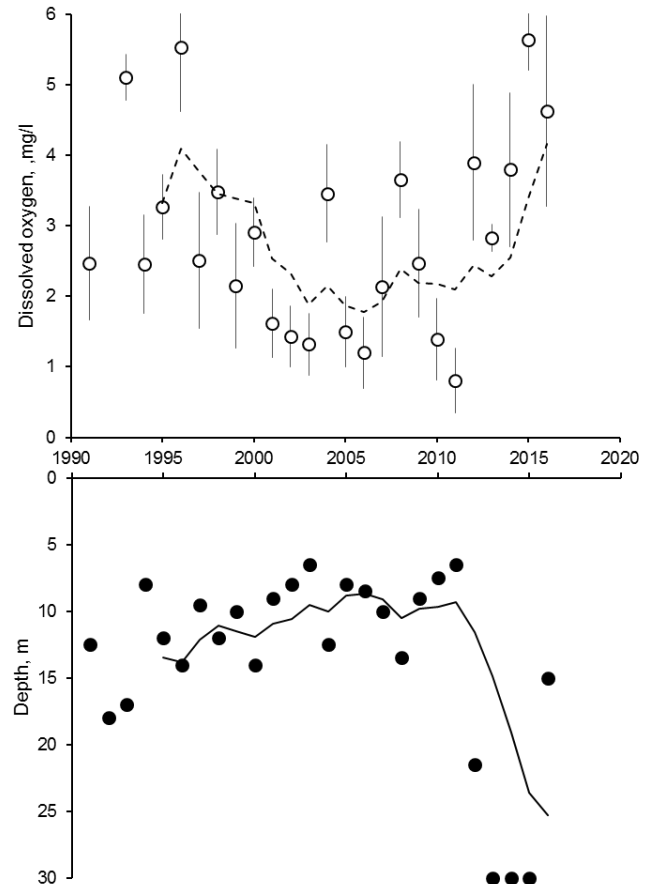
**Kuva 1.** Lankiluodon syvännepisteen pintaveden (0-5 m; ylhäällä) ja pohjanläheisen veden (25-30 m; alhaalla) lämpötilan keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) kesän kerrostuneisuuskauden lopulla heinäkuun lopulta elokuun puoliväliin vuosina 1991-2016. Aineistossa on yhdistettynä Helsingin yliopiston ja ympäristöhallinnon Hertta-tietokannan tulokset. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.



Alusvedessä liuenneen hapen pitoisuus alkoi vähentyä 1990-luvun puolivälissä, mutta tämä kehitys pysähtyi 2000-luvun alkuvuosina (Kuva 2). 1990-luvun mittaan myös vähähappisen ( $\leq 2$  mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>) vesikerroksen raja kohosi lähemmäksi pintaa ja 2000-luvulla se on kohonnut useana kesänä lähelle ylintä 10 m vesipatsasta ja toisinaan senkin yli.

**Kuva 2.** Ylhäällä alusveden (10-30 m) tilavuuspainotetun happipitoisuuden keskiarvo (+keskivirhe) kesän kerrostuneisuuskauden loppupuolella heinäkuun lopulta elokuun puoliväliin ja alhaalla vastaavana ajankohtana vähähappisen alusveden suurin paksuus eli se vesikerros, jonka alapuolella hapen pitoisuus on  $\leq 2$  mg/l (alhaalla) vuosina 1991-2015. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

Vuoden 2011 jälkeen happitilanne on kohentunut. Vuonna 2016 alusveden lämpötila kohosi kesän mittaan elokuun alkupuolelle, jolloin se oli enimmillään 17,6 °C ja jolloin happipitoisuuskin oli alimmillaan (Kuva 3). Tämän jälkeen lämpötila alkoi laskea ja happitilanne parani nopeasti.

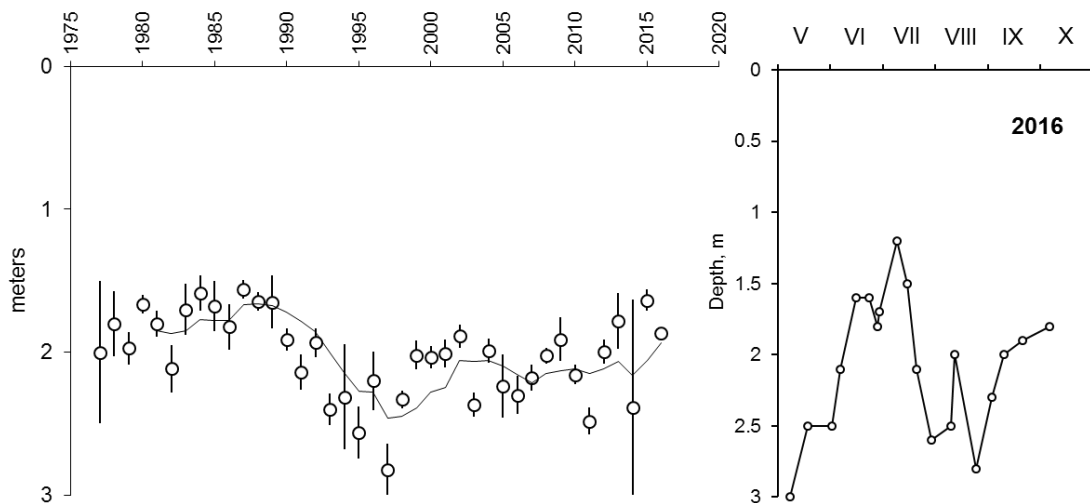


**Kuva 3.** Alusveden (10-30 m) tilavuuspainotettu lämpötila ja tilavuuspainotettu liuenneen hapen pitoisuus sekä se syvyys, jonka alapuolella happipitoisuus on alle 2 mg/l Lankiluodon syvänteessä kesäkuusta lokakuuhun 2016.

## Veden kirkkaus, ravinteisuus ja klorofylli-a

Veden kirkastuessa 1990-luvun alkupuolella näkösyvyys oli parhaimmillaan 3 m vuonna 1997 mutta lähti sen jälkeen heikkenemään ja on vaihdellut melkoisesti 2000-luvun mittaan (Kuva 4). Viimeisimpinä viitenä vuonna näkösyvyys on ollut vähemmän päin. Seurantajakson heikoin näkösyvyys mitattiin vuonna 2015. Vuonna 2016

tilanne oli varsin samankaltainen. Toukokuun alussa 2016 näkösyvyys oli 3 m mutta pieneni alkukesän mittaan voimakkaasti ja oli heikoimmillaan heinäkuun alussa, jolloin mitattiin vain 1.2 m. Sen jälkeen vesi alkoi kirkastua ja loppukesän tilanne oli kohtalainen (Kuva 4).



**Kuva 4.** Vasemmalla näkösyvyyden keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) kesä-syyskuussa vuosina 1990-2016 (viiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon) ja oikealla näkösyvyys toukokuusta lokakuuhun 2016 Lankiluodon syvännepisteessä.

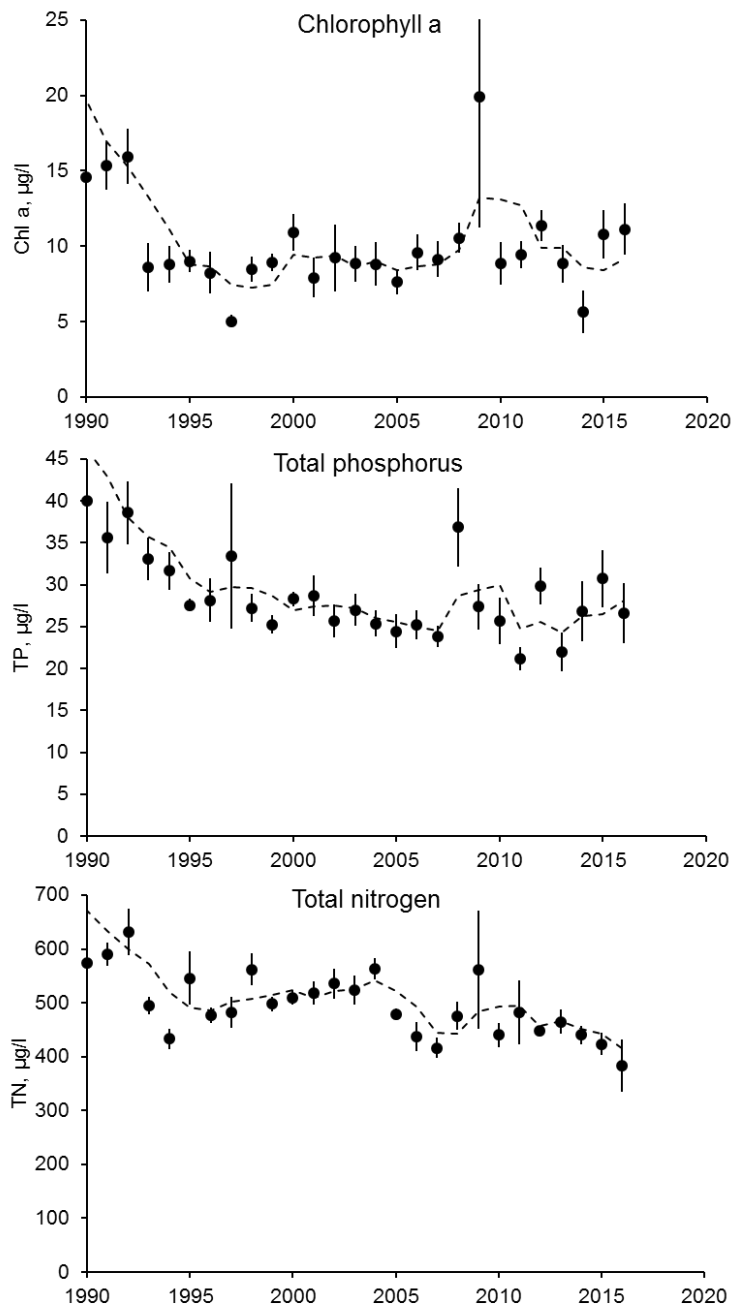
Enonselän päällysveden klorofylli a -pigmentin pitoisuuden perusteella arvioitu levämäärä notkahti vuonna 1993 ja ennätysalhaiset pitoisuudet mitattiin vuonna 1997 (Kuva 5). Sen jälkeen klorofyllipitoisuudet alkoivat hienoisesti kasvaa 2000-luvulle tultaessa, jolloin ne ovat kuitenkin pysyneet varsin samalla tasolla (noin 10  $\mu\text{g/l}$ ). Seurantajakson korkein klorofyllipitoisuus suhteessa fosforipitoisuuteen mitattiin vuonna 2009, jolloin Enonselällä oli loppukesällä voimakas leväkukinta. Alkukesän paljon alhaisemmat klorofyllipitoisuudet kasvattivat

hajonnan huomattavan suureksi (Kuva 5). Tämän jälkeen klorofylli on ollut aiempien vuosien tasolla, joskin vaihdellut melkoisesti vuosien välillä. Viimeisinä kahtena vuonna pitoisuudet ovat olleet kasvamaan päin.

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

tietokanta). Tämän jälkeen fosforimäärissä on ollut aiempaan verrattuna voimakkaampaa vuosien välistä vaihtelua. Viimeisimpinä kolmena vuonna ne ovat olleet jälleen kasvussa niin että viime vuosina kasvukauden keskiarvo on ollut 30 µg/l tuntumassa (Kuva 5).

Kokonaistyyppipitoisuus laski 1990-luvun alussa vielä fosforipitoisuuttakin voimakkaammin mutta alkoi vuosisadan vaihteessa jälleen nousta. Vuoden 2004 jälkeen tyyppipitoisuus notkahti mutta kohosi vuosina 2008-2009. Sitten tyyppipitoisuudet ovat olleet selkeästi laskusuunnassa (Kuva 5).



**Kuva 5.** Ylhäällä klorofylli a -pigmentin (Chlorophyll a), keskellä kokonaisfosforin (Total phosphorus) ja alhaalla kokonaistypen (Total nitrogen) pitoisuuksien kasvukauden (kesä-elokuu) keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) vuosina 1990-2016. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

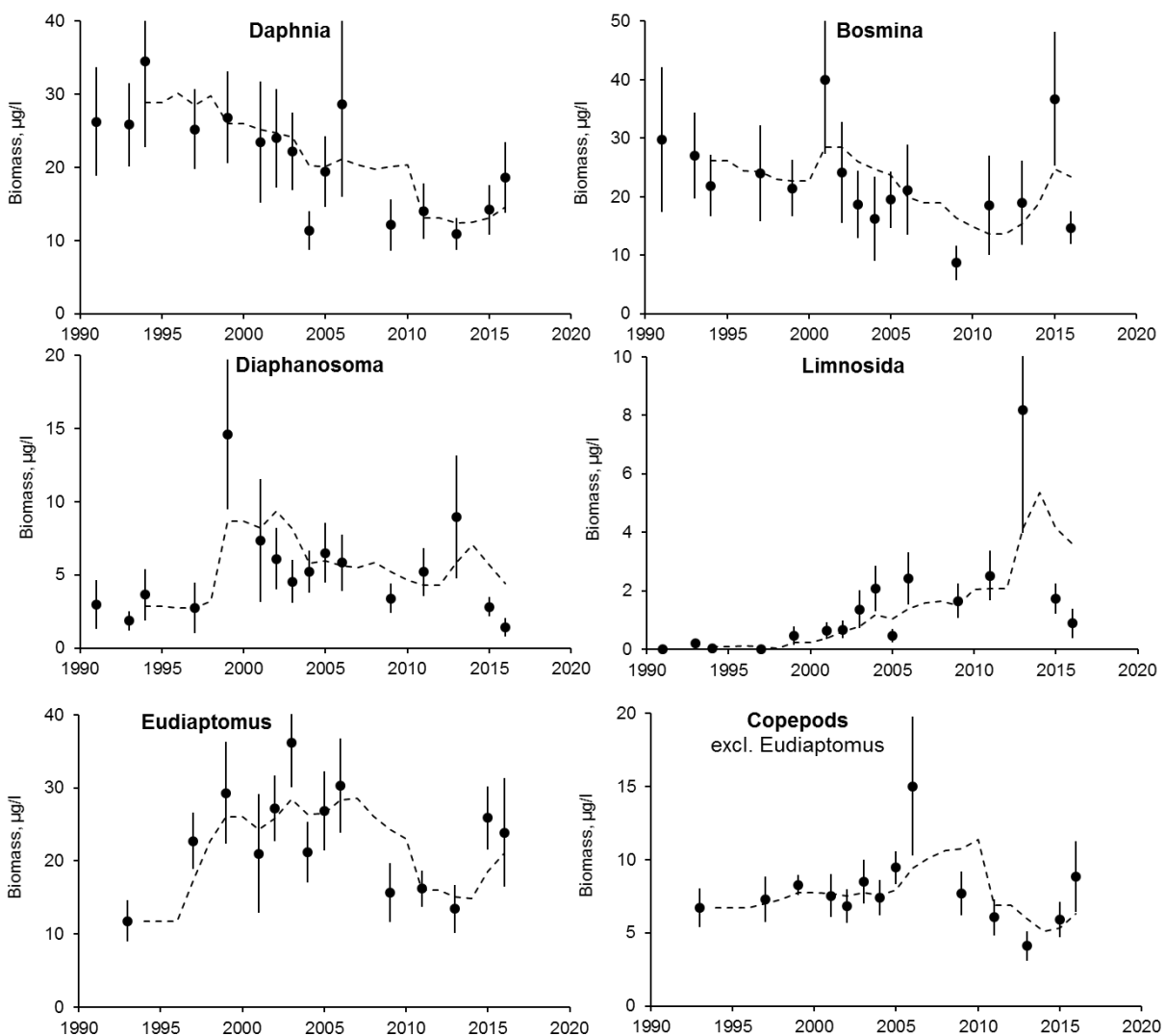
## Eläinplankton

Kasviplanktonia laiduntavista äyriäisistä Enonselällä tärkeimpiä ovat *Daphnia*- ja *Bosmina*-suvun vesikirput, myös ajoittain runsaana esiintyessään *Diaphanosoma brachyurum* – vesikirppu sekä 1.2 mm mittainen hankajalkaisäyriäinen *Eudiaptomus gracilis*. Kaikkiaan laiduntavia vesikirppuja Enonselällä esiintyy 11 lajia (Liite 1), joista *Chydorus sphaericus* on pienin (0.3 mm) ja *Limnoscida frontosa* suurin (jopa 1.4 mm).

*Daphnia*- ja *Bosmina*-suvun vesikirppujen biomassa on ollut pääsääntöisesti laskusuunnassa

tarkasteluajanjakson aikana, joskin kahtena viimeisimpänä vuonna laskusuhdanne näyttää olevan tasaantumassa (Kuva 6). Vuosien välinen vaihtelu on ollut kuitenkin varsin suurta, varsinkin *Bosmina*-vesikirppujen biomassojen osalta.

*Diaphanosoma* on ollut 2000-luvulla runsaampi kuin 1990-luvulla ja *Limnoscidan* biomassat kasvoivat melko tasaisesti 2000-luvun kuluessa. Kahtena viime vuonna näiden vesikirppujen biomassat kääntyivät laskusuuntaan..



**Kuva 6.** Kasviplanktonia suodattavan eläinplanktonin tilavuuspainotetun biomassan kasvukauden keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) vuosina 1991-2015: ylhäällä vesikirput *Daphnia*, *Bosmina*, *Diaphanosoma* ja *Limnoscida* sekä alhaalla *Eudiaptomus* ja muut hankajalkaisäyriäiset. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

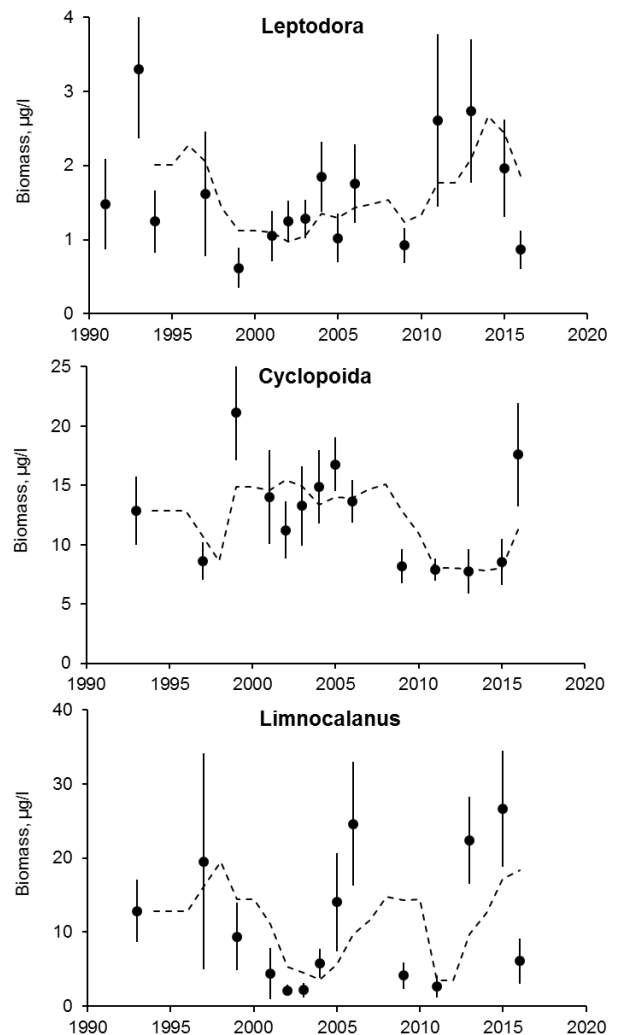


*Eudiaptomus*-hankajalkaisen biomassa väheni vuosina 2009, 2011 ja 2013 mutta kasvoi jälleen vuosina 2015-2016. Muiden leviä syövien hankajalkaisäyriäisten (eli lähinnä Cyclopoida-lahkon lajien toukkavaiheet) biomassat ovat pysyneet suhteellisen samalla tasolla koko seurantajakson ajan ja näyttävät olleen viime vuosina kasvamaan päin (Kuva 6).

Eläinplanktoniin lukeutuvista petoäyriäisistä *Leptodora kindtii* –vesikirppu (jopa >10 mm) on ollut 2000-luvulla runsas Enonselällä, erityisesti päällysvedessä, mutta sen biomassa notkahti vuonna 2016 (Kuva 7). Toinen petovesikirppu

*Bythotrepes longimanus* (1.5 mm, peräpiikin kanssa 5-6 mm) esiintyy ulapalla hyvin satunnaisesti. Vuoden 2016 näytteissä lajista havaittiin vain 2 yksilöä elokuussa.

Suurikokoista *Heterocope appendiculata* – hankajalkaisäyriäistä (lähes 2 mm) on havaittu harvalukuisena Enonselän planktonyhteisössä alkukesäisin. Sitä runsaampi hankajalkaisäyriäinen *Limnocalanus macrurus* (1.5-1.7 mm) on yleensä esiintynyt alusvedessä koko kesän tai niin kauan kuin alusvesi on pysynyt hapellisena. Sen biomassa on vaihdellut suuresti vuosien välillä ja jäi hyvin alhaiseksi vuonna 2016 (Kuva 7).

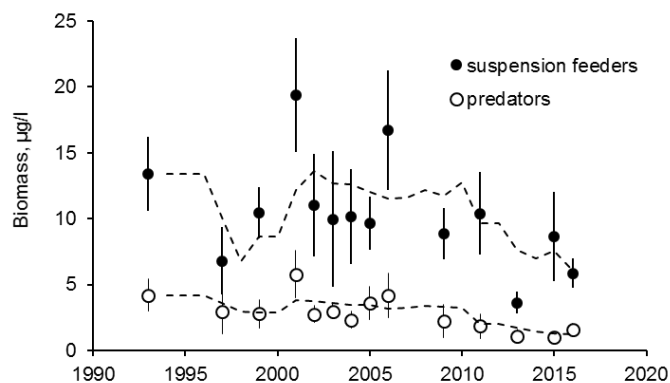


**Kuva 7.** Enonselän ulapan runsaimpien petoplanktonäyriäisten *Leptodora kindtii* –vesikirpun, Cyclopoida-hankajalkaisäyriäisten (aikuiset yksilöt ja kopepodiittivaiheet 4-5) sekä *Limnocalanus macrurus* – hankajalkaisäyriäisen tilavuuspainotetun biomassan kasvukautinen keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) vuosina 1991-2016. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

Lajistollisesti runsaslukuisin ryhmä Vesijärven ulapalla ovat rataseläimet, joita on tunnistettu vajaa 40 lajia (Liitte 1). Noin kolmasosa niistä on yleisiä ja ainakin ajoittain hyvin runsaslukuisia, tärkeimpinä *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* ja *Polyarthra vulgaris*. Valtaosa rataseläimistä on ns. mikro-suodattajia, jotka keräävät vedestä pienikokoisia leviä, bakteereja ja/tai detritusta. Niiden biomassassa on viime vuosina ollut vähenemään päin ja sama koskee petorataseläinten biomassaa (Kuva 8). Petoihin lukeutuvat *Asplanchna*-suvun lajit, *Ploesoma hudsonii* sekä osa *Synchaeta*-suvun lajeista.

Alkueläimistä Vesijärven tyyppilajistoa ovat ripsieläimet *Tintinnopsis lacustris* (syn. *Codonella cratera*) ja *Tintinnidium fluviatile*, joilla on putkimainen kuori, sekä *Epistylis rotans*, joka muodostaa useista yksilöistä koostuvia, n. 1 mm kokoisia kolonioita. *Vorticella*-ripsieläimiä voi ajoittain olla erittäin runsaasti, erityisesti

syanobakteerikukintojen aikana, jolloin niitä näkee kiinnittyneinä esim. *Anabaena*-rihmoihin. Lisäksi niitä näkee ajoittain kiinnittyneinä suurina kimppeina planktonäyriäisten kuorien pinnoille.

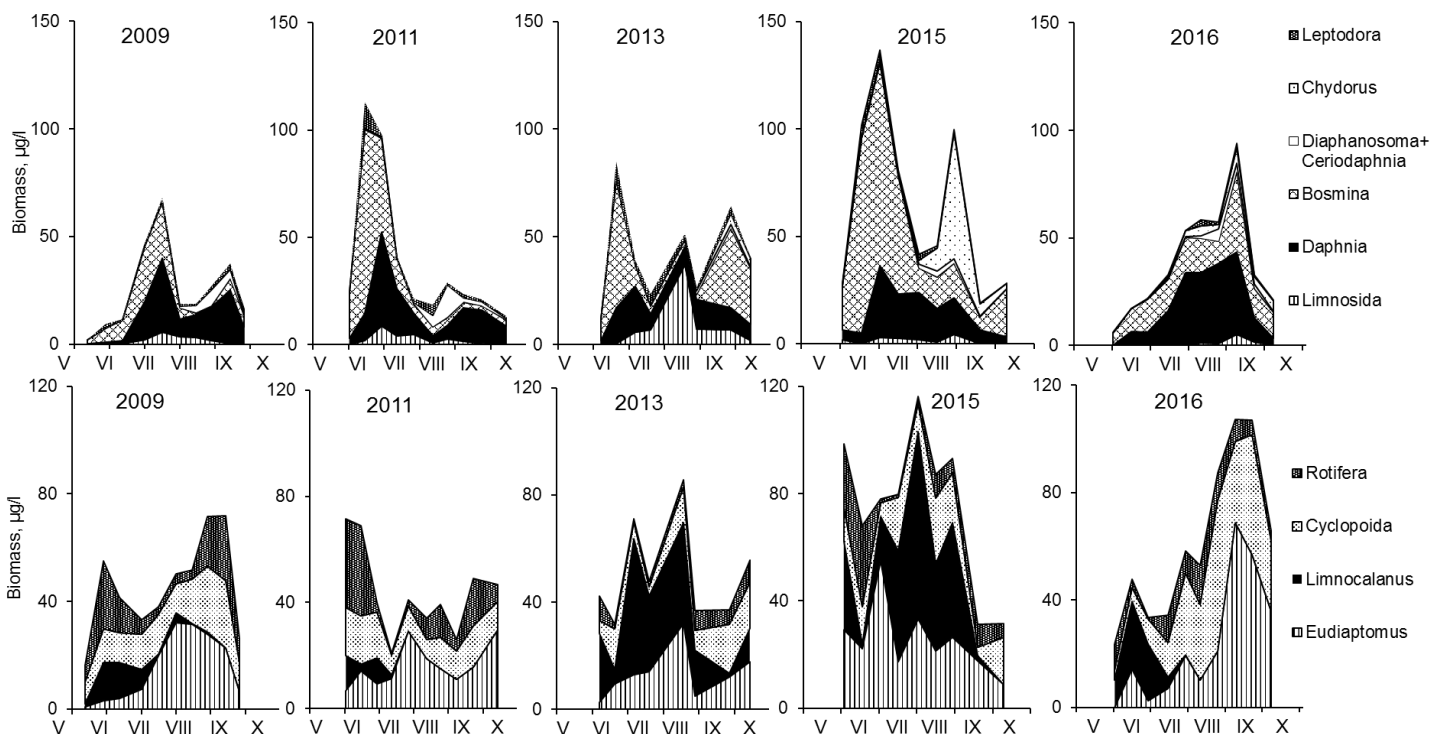


**Kuva 8.** Rataseläinten tilavuuspainotetun biomassan kasvukautinen keskiarvo (± keskivirhe) vuosina 1991-2016. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja. Kuvassa esitetään erikseen suodattavat rataseläimet (suspension feeders) ja pedot (predators).

### Eläinplanktonbiomassan vuodenaikainen kehitys

Vuonna 2016 *Bosmina*-vesikirppujen tyyppillistä alkukesän huippua ei havaittu ja lisäksi *Daphnia*-vesikirppujen biomassassa kasvoi hitaammin kuin edeltävinä vuosina (Kuva 9). *Daphnia*-biomassa kuitenkin kohosi kohtalaiseksi loppukesällä ja koska muiden vesikirppujen biomassat jäivät vuonna 2016 varsin alhaisiksi, *Daphnia* oli vesikirppuyhteisön vallitseva suku. Aluksi esiintyi runsaana *D. cristata*, mutta loppukesällä ja syksyllä se korvautui *D. cucullata* -lajilla. Viimeisillä näytteenottoeräillä *D. cucullata* -vesikirppujen joukossa esiintyi koiraita ja kestonumia (ephippia) kantavia naaraita, joten populaatio oli valmistautumassa talvehtimaan lepotilassa. Enonselällä ennen yleisenä esiintynyt *D. longiremis* oli käytännössä lähes kateissa vuosina 2015-2016 samoin kuin 2000-luvun mittaan runsastunut suurikokoinen *D. galeata* (0.8-1.0

mm). Vuonna 2016 myös suurikokoisia *Limnoscida frontosa* -vesikirppuja havaittiin vain hyvin vähän elo-syyskuun vaihteessa verrattuna edellisiin vuosiin (Kuva 9). Kuten *Daphnia*-vesikirput myös *Eudiaptomus*-hankajalkaisäyriäinen runsastui hitaasti kesällä 2016 mutta oli sittemmin varsin runsas, etenkin syyskuussa. *Limnocalanus macrurus* esiintyi vähälukuisena alkukesällä ja sen jälkeen hävisi eläinplanktonyhteisöstä. Cyclopoida-lahkon hankajalkaisäyriäisten biomassassa kasvoi loppukesää kohden ja oli suurempi kuin aiempina vuosina. Rataseläimiä esiintyi läpi koko kesän, mutta niiden biomassassa oli suhteessa äyriäisten biomassaan hyvin pieni kuten ennenkin (Kuva 9). Kesän 2016 erikokoisuus oli *Echlanis dilatata* -rataseläin, jota tavattiin runsaana (n. 50 yks./l) heinäkuussa, vaikka se on rantavyöhykkeen laji.

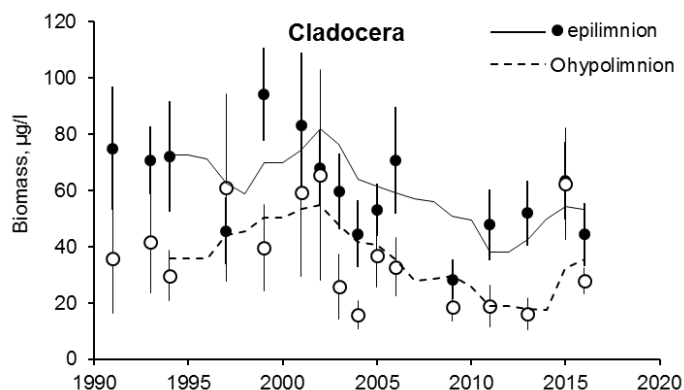


**Kuva 9.** Vesikirppujen (ylhällä) sekä hankajalkaisäyriäisten ja rataseläinten (alhaalla) tilavuuspainotetut biomassat vuosina 2009, 2011, 2013, 2015 ja 2016 esitettynä kumulatiivisesti ryhmittäin.

### Leviä laiduntavien vesikirppujen kehitys

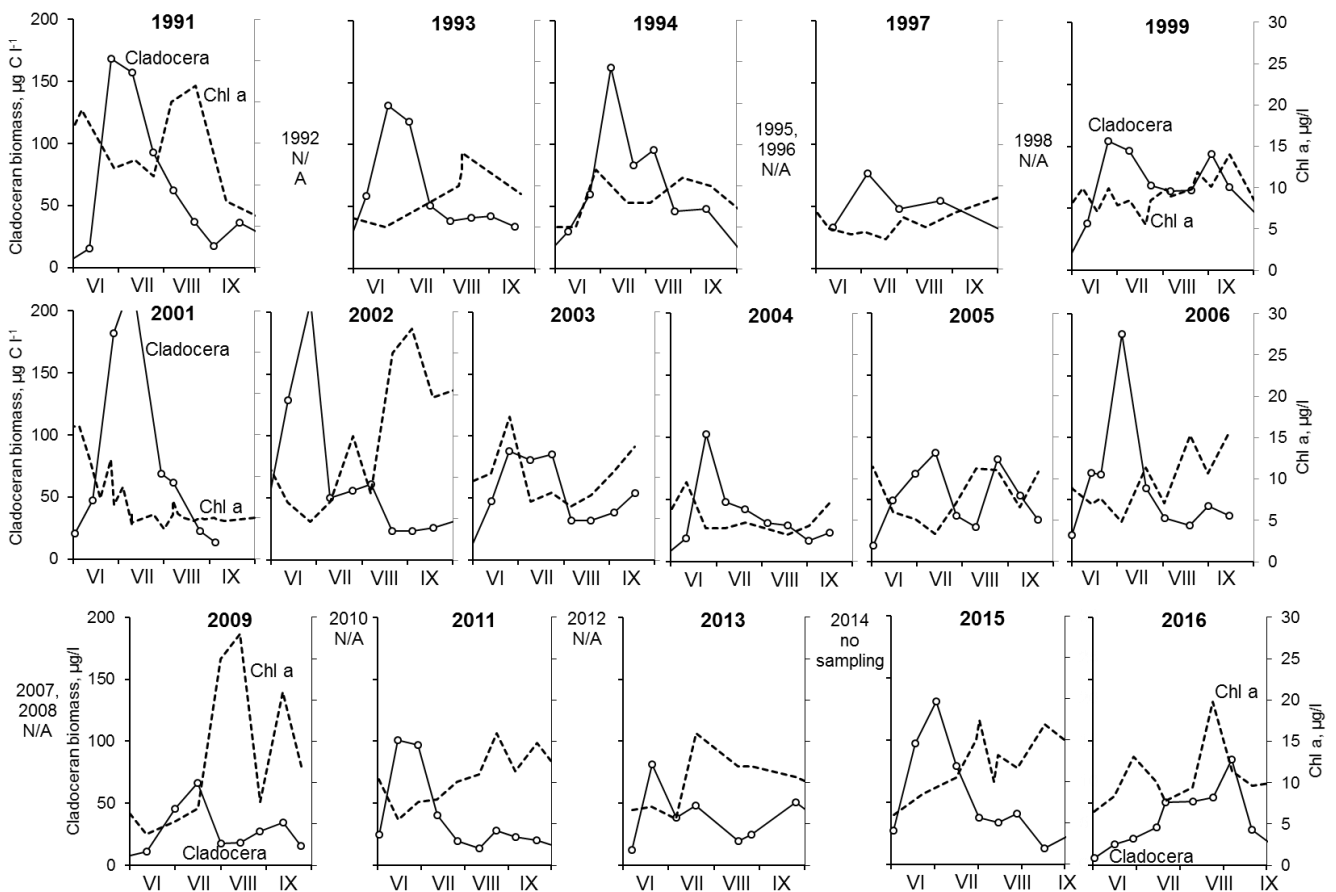
Kasviplanktonia laiduntavat vesikirput ovat olleet yleensä runsaampia päällys- kuin alusvedessä. Niiden kokonaisbiomassa pysyi päällysvessä kutakuinkin samalla tasolla 1990-luvulta 2000-luvulle mutta notkahti vuonna 2009 (Kuva 10). Sen jälkeen biomassa on kasvanut, joskaan ei yhtä suureksi kuin 2000-luvun alkupuolen parhaimpina vuosina. Alusvedessä vesikirppubiomassat olivat 2000-luvun alussa laskusuunnassa, mutta tilanne on tasoittunut viime vuosina.

**Kuva 10.** Kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen (Cladocera) kokonaisbiomassan kasvukautinen keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) päällysvessä (0-10 m; epilimnion) ja alusvedessä (10-30 m; hypolimnion) vuosina 1993-2016. Viiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon.



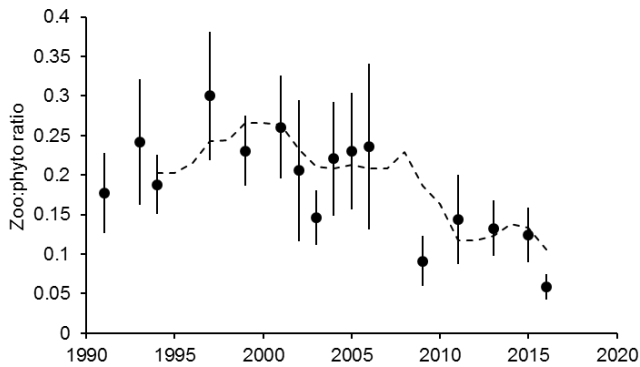
Vesikirppujen biomassahuippu on ajoittunut Vesijärvessä yleensä kesäkuun lopulle (Kuva 11), joskin vertailua vaikeuttaa useina vuosina suhteellisen harva näytteenotto, jonka vuoksi tämä maksimi saattaa jäädä näytteenottohetkien väliin ja siis havaitsematta. Eläinplanktonseurannan rajoittuminen vain yhteen näytepisteeseen luonnollisesti myös lisää epävarmuutta ja osaltaan myös todennäköisesti selittää aineistossa esiintyvää vaihtelua. Vesikirppujen alkukesän biomassahuipun aikaan kasviplankton on kasvukauden alhaisimmissa biomassalukemissa (puhutaan ns. kirkkaan veden vaiheesta, ”clear-water phase”), mistä levämäärät lähtevät yleensä

kasvamaan loppukesää kohten, varsinkin sen jälkeen kun vesikirppujen biomassa romahtaa tyypillisesti heinä-elokuun taitteessa (Kuva 11). Syksyllä vesikirpuilla saattaa esiintyä toinen, alkukesään verrattuna alhaisempi biomassahuippu. Useina vuosina vesikirppubiomassan ja klorofyllipitoisuuden kehityskulut ovat olleet kutakuinkin toistensa peilikuvia, mikä osoittaa vesikirppujen laidunnuksen säätelevän kasviplanktonin määrää Enonselällä. Vuosi 2016 oli sikäli poikkeuksellinen että vesikirppujen alkukesän maksimi jäi käytännössä pois ja ainoa biomassahuippu ajoittui elokuulle. Klorofyllipitoisuudet olivat varsin korkeita läpi koko kasvukauden, yleensä yli 10 µg/l.



**Kuva 11.** Kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen tilavuuspainotettujen biomassojen (yhtenäinen viiva) ja klorofylli a –pigmentin pitoisuuksien (katkoviiva) vuodenaikaiskehitys 1990-luvun alusta alkaen näihin päiviin. Vesikirppubiomassaan ei ole laskettu mukaan loppukesäisin leväkukintojen yhteydessä usein runsaslukuisena esiintyvän *Chydorus sphaericus* –lajin biomassaa, koska ao. laji on niin heikko laiduntaja ettei se käytännössä kykene vaikuttamaan levämääriin.

Kasviplanktoniin kohdistuvaa potentiaalista laidunnuspainetta voidaan tarkastella vesikirppujen ja kasviplanktonin biomassasuhteen avulla: mitä suurempi suhdeluku on, sitä voimakkaammin vesikirppujen voidaan olettaa säätelevän leväbiomassoja. Enonselällä tämä

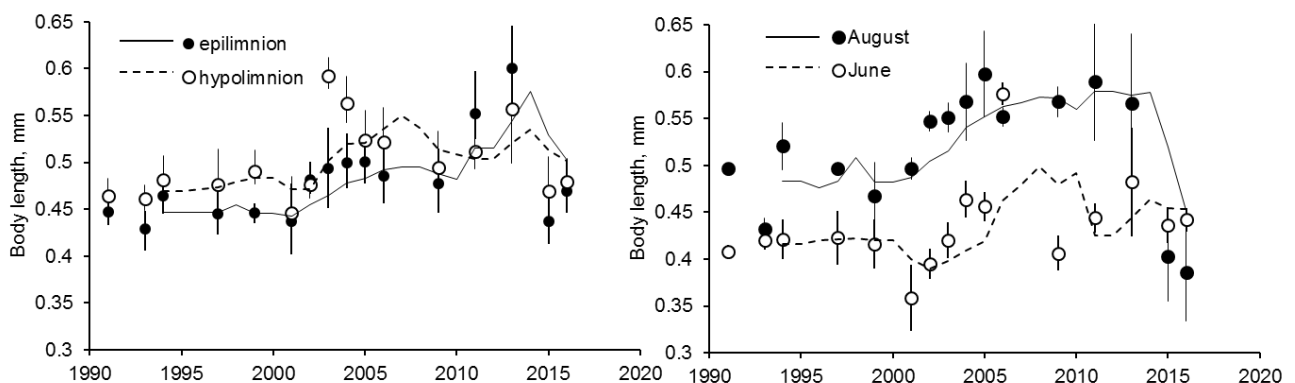


biomassasuhte kasvoi 1990-luvun mittaan mutta kääntyi laskuun 2000-luvulla ja on ollut alhainen viimeisimpinä neljänä tutkittuna vuonna, alhaisimmillaan vuonna 2016 (Kuva 12), jolloin kasviplanktonin biomassaa on siis ollut eniten suhteessa eläinplanktonin biomassaan.

**Kuva 12.** (A.) Leviä laiduntavien vesikirppujen biomassan suhde kasviplanktonin biomassaan (kasvukauden keskiarvo  $\pm$  keskivirhe) vuosina 1991-2016. Viiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon.

Kalojen saalistuspaineen voimakkuutta ilmentävä vesikirppujen pituus on ollut 2000-luvulla korkeampi kuin 1990-luvulla sekä päälly- että alusvedessä eli 2000-luvulla planktonia syövää kalaa on ilmeisesti ollut aiempaa vähemmän. Etenkin päällyvedessä yksilökoko on kasvanut 2000-luvun mittaan. Vuonna 2015 vesikirppujen koko kuitenkin romahti ja pysyi yhtä pienenä vuonna 2016 (Kuva 13). Enonselän vesikirppuyhteisössä on vallinnut kesäkuussa tyypillisesti pienet *Bosmina*-vesikirput, mikä heijastuu vesikirppuyhteisön pienemmässä yksilökoossa verrattuna loppukesään, jolloin

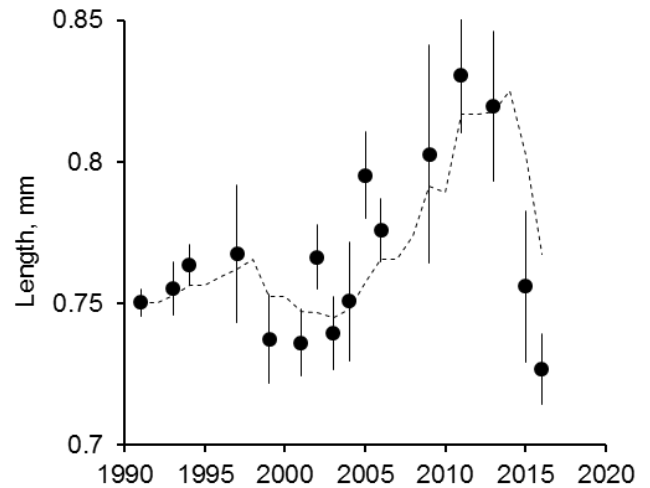
runsastuvat suurikokoisemmat *Daphnia*, *Limnosida* ja *Diaphanosoma*-suvun lajit. Vuodet 2015 ja 2016 olivat tässä suhteessa poikkeuksellisia, koska yksilökoko oli loppukesällä huomattavasti pienempi kuin vastaavana ajankohtana aiempina vuosina sekä päälly- että alusvedessä (Kuva 13). Syynä oli *Limnosidan* lähes täydellinen kato, *Diaphanosoman* olemattomat tiheydet (enimmilläänkin alle 10 yks./l) ja *Daphnia*-yhteisön koostuminen yksinomaan pienestä *D. cucullata* -lajista.



**Kuva 13.** Vasemmalla kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen tiheyspainotettu pituuden mediaani ( $\pm$  ylä- ja alakvartiili) päällyvedessä (epilimnion, 0-10 m) ja alusvedessä (hypolimnion, 10-30 m) sekä oikealla tiheyspainotettu pituus koko vesipatsaassa kesä- ja elokuussa vuosina 1991-2016. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja.

Aikuisten eli lisääntymisvaiheessa olevien (= embryoita tai (kesto)munia kantavien) *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko kasvoi 1990-luvun alkupuoliskolla, pieneni vuosisadan taitteessa ja kasvoi jälleen vuoden 2005 jälkeen, kunnes romahti vuosina 2015-2016 (Kuva 14).

**Kuva 14.** Aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoon keskiarvo ( $\pm$  keskivirhe) koko vesipatsaassa vuosina 1991-2016. Viiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon.



## Tulosten tarkastelu

Enonselällä useita vuosia jatkunut vesikirppujen yksilökoon kasvu päättyi vuonna 2015, kun kuorekanta kasvoi voimakkaasti ja siten eläinplanktoniin kohdistuva saalistus. Samalla syntyi voimakas syanobakteeri- ja piileväkukinta. Vuonna 2016 tilanne jatkui varsin samanlaisena. Vesijärven kalojen ravinnonkäyttötutkimusten mukaan (Malinen ym. 2014) kuoreen tärkeimpiä ravintokohteita ovat vesikirpuista *Daphnia* ja ajoittain *Bosmina*, *Limnoscida* ja petovesikirppu *Leptodora*. Kuoreiden saalistus säätelee ilmeisen voimakkaasti eläinplanktonyhteisöä myös vuonna 2016, jolloin *Bosmina*-vesikirppujen alkukesän maksimia ei päässyt syntymään, suurikokoiset *Daphnia*-lajit korvautuivat pienillä *D. cucullata* –lajin vesikirpuilla (n. 0.6 mm) ja lisäksi *Limnoscida*- ja *Leptodora*- vesikirppujen määrät olivat erittäin alhaisia.

Alhaalta tulevan, eläinplanktonin ravinnon kautta tapahtuvan säätelyn (bottom-up) ohella ylhäältä tuleva, etenkin kalojen saalistuspaine (top-down) säätelee voimakkaasti eläinplanktonyhteisön kehitystä. Ravinteisuuden kasvu suosii pienikokoisia laiduntavia planktonlajeja ja etenkin siinä tapauksessa jos samalla planktonia syövien kalojen määrä kasvaa ja tämän myötä suurikokoisten äyriäislaiduntajien määrä vähenee (Hulot ym. 2014; meta-analyysi, jossa on mukana

myös Vesijärvellä kerättyä aineistoa). Seurauksena voi syntyä kasviplanktonkukinta, jolloin eläinplanktonissa vallitsee tyypillisesti pienet vesikirput, kuten *Bosmina*- ja *Chydorus*-suvun lajit, jotka pystyvät valikoimaan sopivia pienikokoisia leväsoluja suurten levien seasta (Gliwicz 2003). Vesijärvessä kävi juuri näin loppukesällä 2015 eikä tilanne muuttunut olennaisesti vuonna 2016. Kuorekanta väheni heikon happitilanteen vuoksi myös vuosina 2002-2003, minkä jälkeen vesikirppujen yksilökoko alkoi kasvaa (ks. myös Vakkilainen & Kairesalo 2005), joten planktonia syövien kalojen määrä pysyi ilmeisen vähäisenä. Etenkin *Daphnia*-vesikirppujen koko kasvoi, minkä lisäksi vesikirppuyhteisön yksilökoon kasvua vauhditti myös isokokoisen *Limnoscida frontosa* –lajin runsastuminen. Tämän tutkimuksen ensimmäinen hypoteesi on saanut vahvistusta Vesijärven eläinplanktonseurannan myötä useaan kertaan: planktonia syövien kalojen väheneminen heijastuu vesikirppujen yksilökoon kasvuna – ja päinvastoin: etenkin kun kuore runsastuu, vesikirput pienenevät. Tämä yksilökoon pieneneminen voi jäädä lyhytaikaiseksi jos ylitiheä kuorekanta jää ohimeneväksi ilmiöksi ja mikäli suuret vesikirput ehtivät tuottaa lepomunia (ja/tai niitä on jo runsaasti sedimentissä) ja jos olosuhteet

lepomunista seuraavina vuosina kuoriutuville uusille sukupolville ovat otolliset.

Vesikirppujen yksilökoon kasvu kalakantojen säätelyn ansiosta on dokumentoitu lisäksi 1990-luvun alkupuolella, kun Enonselältä poistettiin vuosina 1989-1993 yli 1 milj. kg planktonia syövää kalaa osana järven kunnostustoimia. Tämä heijastui etenkin avainlaji *Daphnia*-vesikirppukoon kasvuna. Samaan aikaan vesi kirkastui kun levien määrä ja veden ravinnepitoisuudet vähenivät. Vesikirppujen biomassoissa ei kuitenkaan havaittu merkkejä vähenemisestä vaikka järven tuottavuus väheni. Eläinplanktonilla oli ilmeisen merkittävä rooli levämäärien säätelijänä ja se auttoi siten järven tilan kohentumisessa. (Anttila ym. 2013). Sittenmin useiden vuosien eläinplanktonseuranta on osoittanut kasvukauden tyypillisen vesikirppu- ja leväbiomassojen peilikuvamaisen kehityksen, mikä myös vahvistaa käsitystä eläinplanktonin keskeisestä roolista Vesijärven veden laadun säätelijänä.

1990-luvulla veden kirkastuminen edesauttoi myös uposlehtisten vesikasvien levittäytymistä lähes kaksinkertaisesti laajemmalle alueelle kuin aiemmin Enonselän matalilla  $\leq 5$  m pohjilla, joita onkin yli puolet (lähes 15 km<sup>2</sup>) koko Enonselän pinta-alasta (26 km<sup>2</sup>). Tämä osaltaan edisti veden kirkkaana pysymistä ja esti leväkukintojen syntymistä monin eri tavoin mm. tarjoamalla vesikirpuille suojapaikan, jonne paeta kalojen saalistusta (Vakkilainen 2005). Uposlehtisellä kasvillisuudella onkin ratkaiseva vaikutus matalien järvien tilaan lukuisten toisiaan vahvistavien mekanismien ansiosta, jotka liittyvät ravintoverkon vuorovaikutussuhteisiin (vesikasvit tarjoavat piilopaikan eläinplanktonille kalojen saalistukselta), ravinteiden kierto, allelopatiaan ja sedimentin resuspensoitumiseen (Jeppesen ym. 2007, Sondergaard 2007).

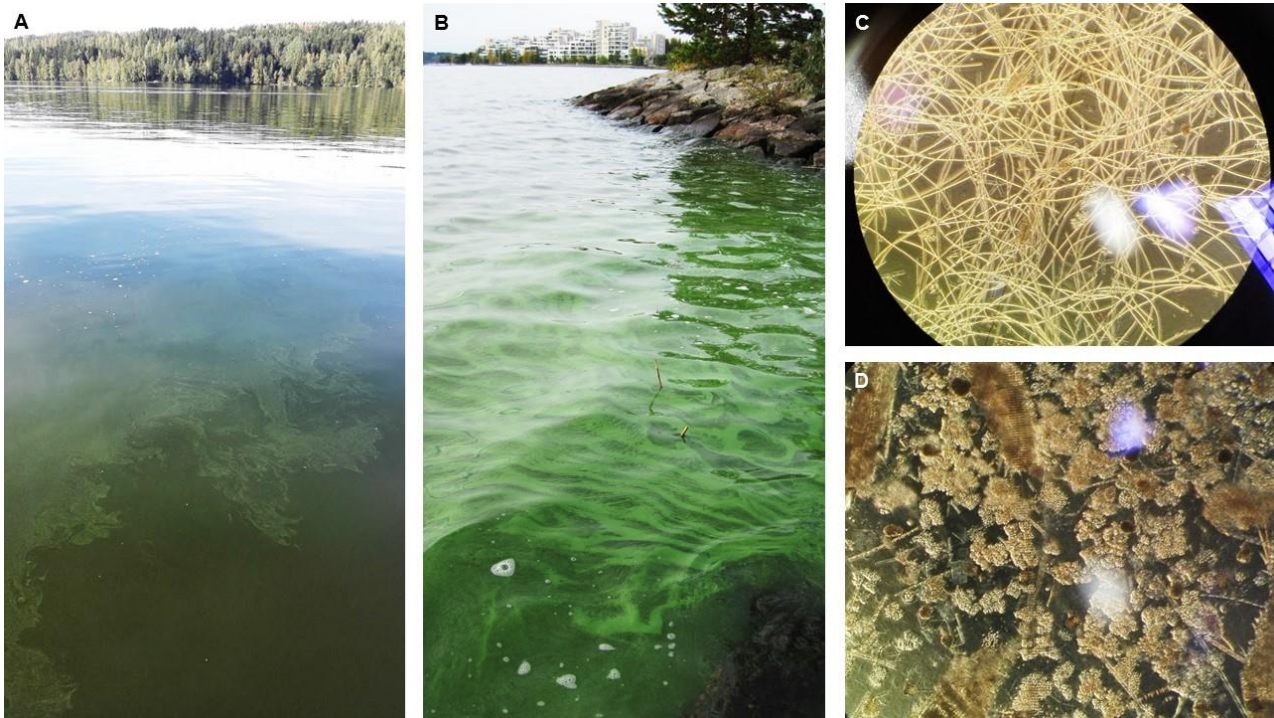
1990-luvun jälkipuoliskolla näkösyvyys heikkeni uudelleen, mihin oli syynä mm. vuosikymmenen puolivälissä aloitettu Enonselän eteläpään ranta-alueiden rakentaminen (Airamo 2008). Rakentamistoiminta aiheuttaa voimakasta kiintoaineksen ja ravinteiden huuhtoutumista

vesistöihin (Sillanpää 2013) ja hyvin lyhytaikaisellakin maankäytön muutosten aiheuttamalla häiriöllä voi olla pitkäaikainen vaikutus vesiekosysteemien biogeokemiallisiin kiertoihin (Carpenter ym. 2015). Näinollen Enonselän ulkoinen kuormitus mitä ilmeisimmin kasvoi, mitä edisti lisäksi Lahden keskusta-alueelta purkautuvien suurten kokoojahulevesiviemärien purkuaukkojen siirto aiemmin laskeutusaltaana toimineesta Pikku-Vesijärvestä ison Vesijärven puolelle vuonna 1996. Kuormituksen lisääntymisen seurauksena kohonnut tuottavuus johti lisääntyneeseen hajotustoimintaan ja siten alusveden happipitoisuuksien heikkenemiseen. Tilannetta pahensi osaltaan vuosituhannen taitteessa kasvanut sadanta ja muutama erittäin runsassateinen kesä (Ilmatieteen laitoksen tietokannan aineistot), jolloin rakennustyömailta pääsi todennäköisesti huuhtoutumaan hyvinkin runsaasti kiintoainetta, ravinteita ja muuta kuormitusta järveen. Niinpä Enonselällä etenkin tyypipitoisuudet alkoivat kohota ja fosforipitoisuuksien väheneminen pysähtyi. Vaikka samaan aikaan vesikirppujen yksilökoko jatkoi vielä kasvuaan, niiden biomassat alkoivat vähentyä ja etenkin *Daphnia*-suvun vesikirppujen biomassat vähenivät, mistä voidaan päätellä että eläinplanktonin kasviplanktoniin kohdistama säätelyvaikutus heikentyi.

Kun kasviplanktonbiomassa lisääntyi 2000-luvun alkupuolella ja kehittyi sinileväkukinnoiksi saakka, eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassojen suhde kääntyi laskusuuntaan. Tuottavuuden kasvaessa ja sinilevävaltaisuuden yleistyessä eläinplanktonin kyky säädellä kasviplanktonia vähenee, mikä johtaa eläinplankton : kasviplankton -biomassasuhteen pienenemiseen (Heathcote ym. 2016). Tämä kehityskulku antaa aiheen olettaa että se tehokkuus, jolla energiaa siirtyy Vesijärven ravintoverkossa alemmilta ravintoketjun tasoilta ylemmille, on viimeisimpien vuosien kuluessa heikentynyt. Paitsi kesällä 2015 myös kesällä 2016 Enonselällä oli sinileväkukintoja, jotka oli nähtävissä paitsi paljain silmin myös eläinplanktonnäytteissä (Kuva 15). Kesäheinäkuussa näytteet olivat täynnä *Planktothrix*-syanobakteerin pitkiä rihmoja, loppukesällä niiden

joukossa oli paljon *Anabaena*- ja *Aphanizomenon*-kolonioita. Elo-syyskuussa kasviplanktoissa erottui runsaana *Microcystis*-koloniat sekä lisäksi piilevät, jotka kuuluivat ilmeisesti *Aulacoseira*-sukuun. Myös loppukesän 2015 eläinplanktonnäytteissä oli runsaasti hyvin pitkiä, yli 100 µm mittaisia piilevärihmoja ja *Microcystis*-

syanobakteerin kolonioita. Yksi Lankiluodon syvännealueen erikoisuuksista kesällä 2016 oli *Euchlanis dilatata* –rataseläimet. Normaalisti tämä laji elää rantavyöhykkeessä, mutta sen tiedetään kuitenkin voivan esiintyä ulapalla sinileväkukintojen aikaan (Blomqvist ym. 1976).



**Kuva 15.** Leväkukintoja kesällä 2016 Enonselän nähtynä luonnossa (A) ulappa-alueella ja (B) ranta-alueella sekä mikroskoopin okulaarin kautta eläinplanktonnäytteessä (C) alkukesän *Planktothrix*-kukinta ja (D) loppukesän-alkusyksyn *Microcystis*-kukinta.

Veden sekoittamisen on havaittu lisäävän levämääriä ja kasvattavan klorofyllin ja fosforin pitoisuuksien suhdetta (Gauthier ym. 2014), mutta toisaalta päinvastaisiakin havaintoja on tehty (Lydersen ym. 2008). Vesijärvellä sinilevien runsastumisen yhtenä syynä on todennäköisesti typpipitoisuuden väheneminen ja fosforipitoisuuden pysyminen ennallaan tai hienoinen nousu viime vuosina. Niinpä pienentynyt typpi : fosfori -suhde suosii sinileviä, etenkin typen sitomiseen kykeneviä lajeja. Hapetuksen ei ole aiemminkaan osoitettu kykenevän vähentämään fosforin vapautumista sedimentistä kesäaikana (Gächter & Müller 2003). Suomalaisissa järvissä hapettomat syvänteet ovat niin pienialaisia että niiden osuus kesäisestä

sisäisestä fosforikuormituksesta on ilmeisen vähäinen suhteessa laajoilta matalilta hapellisilta alueilta tulevaan kuormitukseen (Horppila, J; esitelmä 8.12.2016, Suomen Akatemia).

Sedimentistä tulevan kuormituksen lisäksi lämpimässä alusvedessä hajotustoiminta kiihtyy ja siten myös hapenkulutus kasvaa (vrt. Liboriussen ym. 2009). Vesipatsaassa tapahtuva hajotustoiminnan voimistuminen tuo ravinteita levien käyttöön. Niinpä veden sekoituksen aiheuttamassa turbulentissa ympäristössä lisääntymään kykenevien kasviplanktonlajien voidaan olettaa runsastuvan. Tällaisia ovat tyypillisesti piilevät, jotka selviytyvät vaikka virtaukset veisivätkin ne ajoittain pimeään alusveteen. Vuosina 2015-2016 havaittujen



kukintojen perusteella turbulenssi ei haittaa sinilevienkään selviytymistä ja lisääntymistä. Leväkukinnat haittasivat ja hidastivat eläinplanktonnäytteiden laskentaa ja niin ne ovat todennäköisesti haitanneet myös suurikokoisten vesikirppujen ravinnonottoa. Koloniaalisten ja suurten rihmamaisten levien runsauden takia varsinkin suurikokoisten *Daphnia*-vesikirppujen ravinnonsaanti vähenee, koska isot leväkoloniat tukkivat vesikirppujen suodatusjärjestelmän, jonka puhdistamisessa vesikirpun energiankulutus kasvaa (Gliwicz 2003). Niinpä vesikirppujen tuotanto heikkenee ja kilpailuetu siirtyy pienemmille lajeille. *Daphnia*-vesikirpuilla soveliaan ravinnon saannin kynnysmäärä on lisäksi herkkä lämpötilalle: tietty määrä ravintoa riittää viileässä muttei lämpötilan noustessa kun aineenvaihdunta kiihtyy (DeMott 1989). Lämpötilan nousu saattaa osaltaan selittää Enonselän alusvedessä aiemmin runsaana esiintyneen *Daphnia longiremis* -lajin taantumisen. Lisäksi levien ravintoarvossa on voinut tapahtua epäedullisia muutoksia (vrt. Taipale ym. 2014). Tämän tutkimuksen toinen hypoteesi sai vahvistusta ainakin siltä osin että ravinteisuuden kasvaminen, tässä tapauksessa fosforipitoisuuden kasvu suhteessa typpipitoisuuteen suosii pienikokoisia laiduntajia etenkin kun planktonia syöviä kaloja eli kuoreita on runsaasti.

Vesikerrosten sekoittaminen voi olla myös yksi syy sille miksi suurikokoisten *Daphnia*-vesikirppujen biomassat ovat vähentyneet. Se nimittäin estää etenkin hitaasti liikkuvia planktonäyriäisiä kuten juuri *Daphnia*-vesikirppuja pysymästä haluamassaan syvyydessä, mikä voi lisätä niiden altistumista kalojen saalistukselle (Sastri ym. 2014). Vaikka kalojen määrä ei kasvaisikaan, niiden saalistuksella voi olla voimakkaampi säätelyvaikutus kuin jos vesikerroksia ei sekoiteta. Voidaan siis olettaa saalistuksella olevan keskeinen merkitys eläinplanktonyhteisön kannalta silloin kun vettä sekoitetaan pumppaamalla päällysvettä alusveteen. Päällysveden pumppaus syvänteisiin on lämmittänyt Enonselän alusvettä, kuten on havaittu myös muissa vastaavanlaisissa manipulaatioissa (Lydersen ym. 2008, Forsius ym.

2010, Cantin ym. 2011). Pieni muutos lämpötilassa tai muissa tekijöissä ei välttämättä aiheuta vielä juuri mitään muutoksia, mutta ns. kynnyksarvon ylittyessä eri tekijöiden vaikutukset erikseen ja yhdessä sekä vähäininkin lisäähäiriö voi aiheuttaa suuren muutoksen ja kokonaisen ekosysteemin tilan heilahduksen, jota on vaikea palauttaa (vrt. Scheffer & Carpenter 2003). Veden kohonnut lämpötila lisää eläinten liikkumisaktiivisuutta ja sitä kautta *Daphnia*-vesikirppuihin ja muuhun eläinplanktoniin kohdistuvaa saalistuspainetta (Riessen 2015), joten lämpimässä alusvedessä peto-saalis –vuorovaikutusten voidaan olettaa olevan voimakkaampia kuin viileässä alusvedessä. Vaikka alusveden lämpeneminen johti viileää vettä suosivien kalojen, kuten kuoreen, muikun ja siian taantumiseen 2010-luvun alussa (Malinen ym. 2014), se ei näyttänyt haitanneen *Limnocalanus macrurus* -petoäyriäistä, vaikka se on jääkauden reliktinä luokiteltu kylmän stenotermiksi (Roff & Carter 1972). Kesällä Vesijärven *Limnocalanus*-populaatio koostuu kuitenkin vain aikuisista yksilöistä, jotka ilmeisesti sietävät kohonnutta lämpötilaa. Lähinnä lajin yksilönkehityksen on esitetty olevan herkkä liian korkeille lämpötiloille (Roff & Carter 1972). Kolmas hypoteesi eli alusveden eläinplanktonbiomassan kasvaminen hapetuksen seurauksena sai vahvistusta mutta ei aivan yksiselitteisesti, koska eläinplanktonyhteisön rakenne vaihteli paljon eri vuosina. Alusveden eläinplanktonbiomassa kasvoi suurikokoisen (1.6 mm) *Limnocalanus macrurus* -petoäyriäisen runsastumisen ansiosta, mutta vaikutusta ei havaittu vuonna 2016, jolloin *Limnocalanus* käytännössä hävisi, vaikka hapetusta jatkettiin eikä alusveden olosuhteissa havaittu olennaisia muutoksia aiempiin vuosiin verrattuna. Hankajalkaisäyriäiset ja rataseläimet eivät oletetulla tavalla runsastuneet vesikirppujen kustannuksella, kuten mm. Lydersen ym. (2008) ja Cantin ym. (2011) ovat havainneet, joskin loppukesällä 2016 Cyclopoida-äyriäiset esiintyivät ennätyksellisen runsaina.

Alusveden *Limnocalanus*-äyriäisen ohella toinen peto, päällysvedessä esiintyvä *Leptodora kindtii* –vesikirppu runsastui 2010-luvun alkupuoliskolla mutta kuten *Limnocalanus*-biomassa myös

*Leptodora*-biomassa romahti vuonna 2016. Selkärangattomien petojen eläinplanktoniin kohdistuva saalistus siis ilmeisesti väheni sekä päällystettyä alusvedessä, mutta se ei johtanut vesikirppujen yksilökoon kasvamiseen, koska kuorekanta oli yhä sangen vahva (Malinen ym. 2016). Kuorekannat todennäköisesti estivät myös *Limnospira*-vesikirppua runsastumasta vuonna 2016. *Limnospira* on suurikokoisena kaikille planktonia syöville kaloille tärkeä ravintokohde (vrt. Alajärvi & Horppila 2004). *Limnospira* on ns. makrofiltraaja eikä siten kovin tehokas laiduntamaan pieniä leviä tai bakteereja vaan se käyttää ravinnokseen lähinnä suurehkoja leviä. Tämän vuoksi sen ei ole havaittu kilpailevan *Diaphanosoman* tai useimpien *Daphnia*-lajien kanssa, joiden seurassa se siten pystyisi hyvin esiintymään (Jensen ym. 2001), mikäli kalojen saalistuspaine tulevaisuudessa heikkenee – edellyttäen että se on kyennyt tuottamaan lepomunia, joista kanta voi taas elpyä.

Neljättä hypoteesia vesikerrosten sekoittamisen vesikirppuyhteisön yksilökokoja pienentävästä vaikutuksesta (vrt. Gauthier ym. 2014, Sastri ym. 2014) on vaikea hyväksyä tai hylätä, koska kalojen saalistuksen vaikutus vesikirppujen kokoon on niin suuri Enonselällä. Lisäksi vettä ei ole sekoitettu jatkuvasti vaan vain aika ajoin, joten siksi on vaikea tehdä pitkälle yleistettyjä johtopäätöksiä eläinplanktoniyhteisön vasteista vesikerrosten sekoittamiselle.

Enonselän kuormituksen voidaan olettaa vähenevän kun rakentamistyöt ranta-alueilla on saatu suurelta osin valmiiksi 2000-luvun mittaan. Toisaalta lisääntynyt päällystettyjen pintojen osuus ja uusi tehokas hulevesiviemärointi johtaa alueelle satavan veden pintavaluntana suoraan järveen, mikä ylläpitää ulkoista kuormitusta kaupunkialueilta. Sadannan on ennustettu kasvavan ilmastomuutoksen myötä (IPCC 2014) ja siten lisäävän hajakuormitusta pahentamalla järvien rehevöitymisongelmia (Moss ym. 2011, Carpenter ym. 2015). Lisääntynyt kuormitus yhdessä kohonneen lämpötilan kanssa haittaa kunnostustoimien mahdollisuuksia vakauttaa mahdollisesti saavutettu kirkasvetinen

järviekosysteemi (Sondergaard ym. 2007). Enonselän suurelta osin kaupungistuneelta valuma-alueelta on osoitettu aiheutuvan huomattavaa ravinteiden ja muiden haitallisten aineiden kuten metallien kuormitusta (Valtananen ym. 2014). Liikenne on merkittävä fosfori- ja muun kuormituksen lähde (Kuoppamäki ym. 2014). Fosforikuormituksen on osoitettu olevan tiiviisti kytköksissä ihmistoimintaan ja erityisesti valuma-alueen kaupungistumiseen, joten maankäytön ja kuormituksen välisen suhteen määrittäminen eri aikoina voi ennustaa vedenlaadun kehitystä (Carey ym. 2011). Toisaalta myös rakentamattomien alueiden fosforikuormituksen merkitys korostuu ilmastomuutoksen myötä kun kasvava sademäärä ja voimakkaiden sateiden runsastuminen huuhtoo aiempaa tehokkaammin maaperästä fosforia (Meier ym. 2012), joka on kerääntynyt sinne aikojen saatossa (ns. perintöefekti ”legacy effect”; Lürling ym. 2013, ks. myös Carpenter ym. 2015). Tärkeää on siis tehdä kaikki voitava ulkoisen kuormituksen vähentämiseksi pyrkien pidättämään ja suodattamaan valumavedet syntysijoillaan hyödyntäen mm. vihreää infrastruktuuria eli viherrakennetta (EC 2013). Samalla tulisi myös huolehtia siitä että vastaanottavassa vesistössä on mahdollisimman otolliset olosuhteet suurikokoiselle laiduntavalle eläinplanktonille, joka lisää vesiekosysteemin joustavuutta eli kykyä vastaanottaa ajoittain kasvavaa ulkoista kuormitusta (vrt. Walker & Salt 2006).

Enonselän kaltaisen rehevän järviekosysteemin ns. hystereettistä toimintaa luonnehtii ulkoisen ja sisäisen kuormituksen syklinen vaihtelu: ulkoisen kuormituksen kasvu lisää myös sisäistä kuormitusta, minkä seurauksena rehevöitymiskierre pääsee käyntiin kunnes ulkoinen kuormitus jälleen vähenee ja vaihtelevalla viiveellä seuraa myös sisäisen kuormituksen heikkeneminen (Andersen ym. 2008). Tällaisessa kierteessä olevan järven saaminen levävaltaisesta kirkasvetiseksi edellyttää voimakasta sekä ulkoisen että sisäisen kuormituksen vähentämistä (Andersen ym. 2008) ja juuri tässä järjestyksessä, sillä järven sisäiselle kunnostukselle ei ole perusteita niin kauan kun ulkoista kuormitusta ei ole saatu riittävästi vähennettyä (Gulati ym. 2012).

Suurissa järvissä ulkoisen kuormituksen vähentämisen lisäksi muita kunnostustoimia ei välttämättä tarvita eivätkä ne ole edes kustannustehokkaita, koska tällaiset järvet joka tapauksessa ennemmin tai myöhemmin toipuvat rehevöitymisongelmista kun ulkoinen kuormitus vähenee (Jeppesen ym. 2005). Ekosysteemin hystereettiselle toiminnalle on ominaista kynnysarvojen suuruuden vaihtelu, kuten Enonselälläkin havaittiin: kuormituksen kasvaessa sinileväkukinnat palautuivat alhaisemmassa fosforipitoisuudessa kuin missä ne 1990-luvun alussa hävisivät. Vastaavasti kymmeniä vuosia sitten kuormituksen kasvaessa ravinnepitoisuus on saattanut kasvaa hyvinkin korkeaksi ennen kuin levävaltaisuudesta tuli pysyvä tila (vrt. Scheffer & Carpenter 2003).

Eläinplankton on yksi niistä tekijöistä, joilla voi olla ratkaiseva merkitys, kun ollaan lähellä näitä kynnysarvoja, joiden ylittyessä järven tila voi nopeasti heilahtaa toiseksi, kuten kävi 1990-luvun alussa. Suurikokoisista vesikirpuista koostuva eläinplanktoniyhteisö pitää levämäärät alhaisina ja veden kirkkaana korkeammassa ravinnetasossa kuin pienistä vesikirpuista koostuva yhteisö. Suuria järviaineistoja tutkimalla on havaittu että tämä pätee varsinkin mesotrofisissa eli keskirehevissä järvissä mutta heikommin niukkaravinteisissa tai hyvin rehevissä järvissä (Jeppesen ym. 2003). Rehevöityminen johtaa eläinplanktonilaiduntajien heikompaan kykyyn hyödyntää kasviplanktonia ravinnokseen, kun suurikokoiset tai koloniaaliset sinilevät runsastuvat (Heathcote ym. 2016). Suuret vesikirput ovat toisaalta alttiita ajoittaiselle saalistuksen kasvulle esimerkiksi kun planktonia syövät kalat (Enonselän ulapalla keskeisesti kuore; Malinen ym. 2014) onnistuvat tuottamaan voimakkaan uuden vuosiluokan, kuten Vesijärvellä tapahtui loppukesällä 2015. Tilannetta pahentaa jos eläinplankton ei syystä tai toisesta pääse pakenemaan saalistusta suojapaikkoihin eli alusveden pimeään, vähähappiseen vyöhykkeeseen tai vesikasvien suojaan. Vähähappiset vyöhykkeet

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

Jatkossa on tärkeää seurata mihin suuntaan eläinplanktoniyhteisön kehitys etenee: pystyvätkö suurikokoiset, kasviplanktonia tehokkaasti säätelevät vesikirput palautumaan ja voiko eläinplanktonin ja kasviplanktonin biomassasuhde kääntyä nousuun nykyisestä laskusuhdanteestaan? Tällä hetkellä eläinplanktoniyhteisö ei vastaa tavoitetilaa, jossa suurikokoiset, tehokkaasti leviä laiduntavat vesikirput esiintyvät runsaina ja siten edistävät ekosysteemin joustavuutta eli kykyä vastaanottaa ulkoisia häiriöitä, keskeisesti kuormitusta. Vedenlaadusta ja eliöyhteisöistä kerätyt pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita kun pyritään ymmärtämään kunnostustoimenpiteiden ja erilaisten häiriöiden, kuten ilmastonmuutoksen ja maankäytön vaikutuksia järviökosysteemien toimintaan ja planktondynamiikkaan (Lürling ym. 2013). Suuri vuosien välinen vaihtelu järven tilaan vaikuttavissa niin sisäisissä kuin ulkoisissa tekijöissä myös korostaa pitkäjänteyden seurannan tärkeyttä: se auttaa asettamaan ajoittaiset ekosysteemin tilan heilahtelut mittasuhteisiinsa ja arvioimaan niiden merkitystä ja mahdollista pysyvyyttä. Eläinplanktonin merkityksen arvioiminen Enonselän tilaa ohjaavana tekijänä vaikeutuu osaltaan myös juuri tämän vuosien välisen voimakkaan vaihtelun vuoksi: kun tietoa eläinplanktoniyhteisöstä on vain osasta vuosista, selitettävyyden vaikeutuu. Pääpiirteissään järvessä tapahtuneet muutokset on kuitenkin varsin hyvin ymmärrettävissä ja selitettävissä eläinplanktonista kerätyn tiedon valossa.

## Kirjallisuus

- Airamo, R. 2008. Lahden Ankkuri - Rantakaupungin nousu tehtaan raunioista (An Anchor for Lahti - New Lakeside City Rises from Factory Ruins). Lahden kaupunki, 288 s.
- Alajärvi, E. & Horppila, J. 2004. Diel variations in the vertical distribution of crustacean zooplankton and food selection by planktivorous fish in a shallow turbid lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 89: 238–249.
- Andersen T, Carstensen J, Hernández-García E & Duarte CM. 2008. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 49-57.
- Anttila, S., Ketola, M., Kuoppamäki, K. & Kairesalo, T. 2013. Identification of a biomanipulation-driven regime shift in Lake Vesijärvi: implications for lake management. *Freshw. Biol.* 58: 1494-1502.
- Blomqvist, P., Grundström, R., Johansson, J.-Å., Kinsten, B., Pejler, B. and Persson, G., 1976. *Djurplanktonkompendium*. Department of Limnology, University of Uppsala, 67 pp.
- Brooks J.L & Dodson S.I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Cantin, A., Beisner, B.E., Gunn, J.M., Prairie, Y.T. & Winter, J.G. 2011. Effects of thermocline deepening on lake plankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68: 260-276.
- Carey, R.O., Migliaccio, K.W., Li, Y., Schaffer, B., Kiker, G.A. & Brown, M.T. 2011. Land use disturbance indicators and water quality variability in the Biscayne Bay Watershed, Florida. *Ecol. Ind.* 11: 1093-1104.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Pace, M.L., Bade, D., Cottingham, K.L., Essington, T.E., Houder, J.N. & Schindler D.E. 2001. Trophic cascades, nutrients and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.* 71: 163-186.
- Carpenter, S.R., Booth, E.G., Kucharik, C.J. & Lathrop, R.C. 2015. Extreme daily loads: role in annual phosphorus input to a north temperate lake. *Aquat. Sci.* 77: 71-79.
- DeMott, W. 1989. The role of competition in zooplankton succession. *Sivut* 195-252 teoksessa Sommer, U. (toim.) *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag.
- EC 2013. Green Infrastructure (GI) - enhancing Europe's natural capital. European Commission, COM(2013): 249.
- Field, K.M. & Prepas, E.E. 1997. Increased abundance and depth distribution of pelagic crustacean zooplankton during hypolimnetic oxygenation in a deep, eutrophic Alberta lake. *Can. J. Aquat. Sci.* 54: 2146-2156.
- Forsius, M., Saloranta, T., Arvola, L., Salo, S., Verta, M., Ala-Opas, P., Rask, M. & Vuorenmaa, J. 2010. Physical and chemical consequences of artificially deepened thermocline in a small humic lake – a paired whole-lake climate change experiment. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 14: 2629-2642.
- Gauthier, J., Prairie, Y.T. & Beisner, B.E. 2014. Thermocline deepening and mixing alter zooplankton phenology, biomass and body size in a whole-lake experiment. *Freshw. Biol.* 59: 998-1011.
- Gliwicz, M. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. *Excellence in Ecology* 12, International Ecology Institute, Germany.
- Gulati, R.D., Pires, L.M.D. & van Donk, E. 2012. Restoration of freshwater lakes. *Teoksessa: van Andel, J. & Aronson, J. (toim.) Restoration ecology: the new frontier*. *Sivut* 233-247. Blackwell.
- Gächter, R. & Müller, B. 2003. Why the phosphorus retention of lakes does not necessarily depend on the oxygen supply to their sediment surface. *Limnol. Oceanogr.* 48: 929-933.
- Heathcote, A.J., Filstrup, C.T., Kendall, D. & Downing, J.A. 2016. Biomass pyramids in lake plankton: influence of Cyanobacteria size and abundance. *Inland Waters* 6: 250-257.
- Hessen, D.O., Elser, J.J., Sterner, R.W. & Urabe, J. 2013. Ecological stoichiometry: an elementary approach using basic principles. *Limnol. Oceanogr.* 58: 2219-2236.
- Hietala, J., Vakkilainen, K. & Kairesalo, T. 2004. Community resistance and change to nutrient enrichment and fish manipulation in a vegetated lake littoral. *Freshw. Biol.* 49: 1525-1537.
- Horppila, J. esitelmä 8.12.2016, Suomen Akatemia: [www.aka.fi/globalassets/32akatemiaohjelmat/akva/seminaariesitykset-2016/horppila.pdf\\_aquadigm.pdf](http://www.aka.fi/globalassets/32akatemiaohjelmat/akva/seminaariesitykset-2016/horppila.pdf_aquadigm.pdf)
- 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.
- IPCC 2014. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. The Fifth Assessment Report (AR5)*.
- Jensen, T.C., Hessen, D.O. & Faafeng, B.A. 2001. Biotic and abiotic preferences of the cladoceran invader *Limnocalanus macrurus*. *Hydrobiologia* 442: 88-99.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Jensen, C., Faafeng, B., Hessen, D. O., Søndergaard, Ma., Lauridsen, T.,

- Brettum, P. & Christoffersen, K. 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems* 6: 313-325.
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T.A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L.S., Bjerring, R. & Amsinck, S.L. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia* 676: 279–297.
- Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K. (eds.) 1997. The structuring role of submerged macrophytes in lakes: 91-114. Springer-Verlag, New York.
- Jeppesen E, Søndergaard M, Jensen JP, Havens KE, Anneville O, Carvalho L, Coveney MF, Deneke R, Dokulil MT, Foy B, Gerdeaux D, Hampton SE, Hilt S, Kangur K, Köhler J, Lammens E, Lauridsen TL, Manca M, Miracle M, Moss B, Nøges P, Persson G, Phillips G, Portielje R, Romo S, Schelske CL, Straile D, Tatrai I, Villén E & Winder M 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747-1771.
- Kuoppamäki K., Setälä H., Rantalainen A.-H. & Kotze D.J. 2014. Urban snow indicates pollution originating from road traffic. *Environmental Pollution* 195: 56-63
- Latja R. & Salonen K. 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. *Verh. Int. Verein. Limnol* 20: 2556-2560.
- Liboriussen L., Søndergaard M., Jeppesen E., Thorsgaard I., Crüinfeld S., Jakobsen T.S. & Hansen K. 2009. Effects of hypolimnetic oxygenation on water quality: results from five Danish lakes. *Hydrobiologia* 625: 157-172.
- Lindenmayer, D.B. & Likens, G.E. 2009. Adaptive monitoring: a new paradigm for long-term research and monitoring. *TREE* 24: 482-486.
- Luokkanen, E. 1995. Vesikirppuyhteisön lajisto, biomassa ja tuotanto Vesijärven Enonselällä. Helsingin yliopiston Lahden tutkimus- ja koulutuskeskuksen raportteja ja selvityksiä 25, 53 s.
- Lürling, M. & de Senerpont Domis, L.N. 2013. Predictability of plankton communities in an unpredictable world. *Freshw. Biol.* 58: 455-462.
- Lydersen, E., Aanes, K. J., Andersen, S., Andersen, T., Brettum, P., Baekken, T., Lien, L., Lindstrøm, E.A. Løvik, J.E., Mjelde, M., Oredalen, T.J., Solheim, A.L., Romstad, R. & Wright, R.F. 2008. Ecosystem effects of thermal manipulation of a whole lake, Lake Breisjøen, southern Norway (THERMOS project). *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 12: 509-522.
- Malinen T., Vinni M., Ruuhijärvi J. & Ala-Opas P. 2014. Vesijärven Enonselän ravintoverkkotutkimuksen kalatutkimukset vuosina 2009-2013. Tutkimusraportti. Helsingin yliopisto, Ympäristötieteiden laitos.
- Mazumder A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- Meier, H.E.M., Muller-Karulis, B., Andersson, H.C., Dietrich, C., Eilola, K., Gustafsson, B.G., Höglund, A., Hordoir, R., Kuznetsov, I., Neumann, T., Ranjbar, Z., Savchuk, O.P. & Schimanke, S. 2012. Impact of climate change on ecological quality indicators and biogeochemical fluxes in the Baltic Sea: a multi-model ensemble study. *Ambio* 41: 558-573.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H. & Scheffer, M. 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters* 1: 101-105.
- Nykänen, M., Malinen, T., Vakkilainen, K., Liukkonen, M. & Kairesalo, T. 2010. Cladoceran community responses to biomanipulation and re-oligotrophication in Lake Vesijärvi, Finland, as inferred from remains in annually laminated sediment. *Freshw. Biol.* 55: 1164-1181.
- Pace, M.L., Carpenter, S.R., Johnson, R.A. & Kurtzweil, J.T. 2013. Zooplankton provide early warnings of regime shift in a whole lake manipulation. *Limnol. Oceanogr.* 58: 525-532.
- Riessen, H.P. 2015. Water temperature alters predation risk and the adaptive landscape of induced defenses in plankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 60: 20137-2047.
- Roff, J.C. & Carter, J.C.H. 1972. Life cycle and seasonal abundance of the copepod *Limnocalanus macrurus* Sars in a high arctic lake. *Limnol. Oceanogr.* 17: 363-370.
- Sarvala J., Helminen H., Saarikari V., Salonen S., & Vuorio K. 1998. Relations between planktivorous fish abundance, zooplankton and phytoplankton in three lakes of differing productivity. *Hydrobiol.* 363: 81-95.
- Sastri, A.R., Gauthier, J., Juneau, P. & Beisner, B.E. 2014. Biomass and productivity responses of zooplankton communities to experimental thermocline deepening. *Limnol. Oceanogr.* 59: 1-16.

- Scheffer, M. & Carpenter, S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TREE* 18: 648-656.
- Sillanpää, N. 2013: Effects of suburban development on runoff generation and water quality. Aalto University publication series, Doctoral dissertations 160/2013.
- SFS 5772 Veden a-klorofyllipitoisuuden määrittäminen. Etanoliiutto. Spektrofotometrinen menetelmä. 1993. 3 s.
- Sondergaard, Ma., Jeppesen, E., Lauridsen, T.L., Skov, C., van Nes, E.H., Roijacker, R., Lammens, E. & Portielje, R. 2007. Lake restoration: successes, failures and long-term effects. *J. Appl. Ecol.* 44: 1095-1105.
- Taipale, S., Brett, M.T., Hahn, M.W., Martin-Creuzburg, D., Yeung, S., Hiltunen, M., Strandberg, U. & Kankaala, P. 2014. Differing *Daphnia magna* assimilation efficiencies for terrestrial, bacterial, and algal carbon and fatty acids. *Ecology* 95: 563-576.
- 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. Reports from the Department of Ecological and Environmental Sciences, University of Helsinki, Lahti, No. 3. Yliopistopaino, Helsinki.
- Vakkilainen, K. & Kairesalo, T. 2005. Zooplankton community responses to the fish stock management of Lake Vesijärvi, southern Finland: changes in the cladoceran body size in 1999-2003. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 29: 488-490.
- Vakkilainen, K., Kairesalo, T., Hietala, J., Balayla, D., Bécares, E., van de Bund, W., van Donk, E., Fernández-Aláez, M., Gyllström, M., Hansson, L.-A., Miracle, M. R., Moss, B., Romo, S., Rueda, J. & Stephen, D. 2004. Response of zooplankton to nutrient enrichment and fish in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshw. Biol.* 49: 1619-1632.
- Valtanen, M., Sillanpää, N. & Setälä, H. 2014. The effects of urbanisation on runoff pollutant concentrations, loadings and their seasonal patterns under cold climate. *Water Air Soil Pollut* 225:1977.
- Vanderploeg, H.A., Ludsin, S.A., Cavaletto, J.F., Höök, T., Pothoven, S.A., Brandt, S.B., Liebig, J.R. & Lang, G.A. 2009. Hypoxic zones as habitat for zooplankton in Lake Erie: Refuges from predation or exclusion zones? – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381: S108–S120.
- Vasama A. & Kankaala P. 1990. Carbon-length regressions of planktonic crustaceans in Lake Ala-Kitka (NE Finland). *Aqua Fennica*, 20: 95–102.
- Walker, B. & Salt, D. 2006. Resilience thinking. Sustaining Ecosystems and people in a changing world. Island Press, 174 s.

**Taulukko 1.** Vesijärven Enoselän ulapalta touko-lokakuussa vuosina 2009, 2011, 2013, 2015 ja 2016 otetuissa näytteissä esiintyneet eläinplanktonit ryhmittäin. \*-merkintä nimen perässä tarkoittaa ko. taksonin olleen yleensä runsas/dominoiva. Muut esiintyvät lähinnä satunnaisesti. Ylivedetyt nimet tarkoittavat sitä että kyseisiä taksoneita ei havaittu vuonna 2016.

<b>ÄYRIÄISELÄINPLANKTON, Crustacea</b>	<b>RATASELÄIMET, Rotifera</b>	<b>ALKUELÄIMET, Protozoa</b>
<b>Vesikirput, Cladocera</b>		
Laiduntajat:	<del>Ascomorpha ecaudis</del>	Arcella
Bosmina crassicornis*	Ascomorpha ovalis	<del>Coleps</del>
Bosmina longispina	Ascomorpha saltans	Diffugia
Bosmina longirostris*	<del>Asplanchna brightwelli</del>	<del>Didinium</del>
Ceriodaphnia quadrangula	Asplanchna herricki	<del>Dileptus</del>
Chydorus sphaericus	Asplanchna priodonta*	Epistylis rotans*
Daphnia cristata*	Collotheca mutabilis	<del>Heliozoa</del>
Daphnia cucullata*	<del>Conochiloides natans</del>	<del>Lembadion</del>
Daphnia galeata	Conochilus unicornis*	<del>Strombidium</del>
Daphnia longiremis	Euchlanis dilatata	Strobilidium
Diaphanosoma brachyurum	Filinia longiseta	<del>Suctoria</del>
Limnospira frontosa	<del>Filinia terminalis</del>	Tintinnidium fluviatile*
Pedot:	Gastropus stylifer	Tintinnopsis lacustris*
Bythotrephes longimanus	Kellicottia bostoniensis	Vorticella
Leptodora kindtii	Kellicottia longispina*	
	Keratella cochlearis*	
<b>Soutajahankajalkaiset, Calanoida</b>	K. cochlearis var. tecta	
Laiduntajat:	<del>Keratella hiemalis</del>	
Eudiaptomus gracilis*	Keratella quadrata	
Pedot/laiduntajat:	Lecane spp.	
Heterocope appendiculata	Notholca acuminata	
Limnocalanus macrurus*	<del>Notholca squamula</del>	
	Ploesoma hudsonii	
<b>Kyklooppihankajalkaiset, Cyclopoida</b>	<del>Polyarthra dolichoptera</del>	
<del>Cyclops strenuus</del>	Polyarthra major	
Cyclops vicinus	Polyarthra remata	
Eucyclops serrulatus	Polyarthra vulgaris*	
<del>Megaecyclops viridis</del>	Pompholyx sulcata	
Mesocyclops leuckarti*	Synchaeta kitina*	
Thermocyclops oithonoides*	Synchaeta oblonga*	
	Synchaeta stylata*	
	<del>Trichocerca birostris</del>	
	Trichocerca capucina	
	<del>Trichocerca longiseta</del>	
	Trichocerca porcellus*	
	Trichocerca pusilla	
	Trichocerca rousseleti	
	Trichocerca similis	