

Vesijärven Enonselän ulappa-alueen eläinplanktonitutkimus 2019

Kirsi Kuoppamäki
Helsingin yliopisto, Ekosysteemit ja ympäristö -tutkimusohjelma

Tiivistelmä

Vuonna 2019 Enonselällä Lankiluodon syvännealueella eläinplanktonin biomassa muodostui enimmäkseen vesikirpuista. Biomassahuippu esiintyi keskikesällä, jolloin vesikirput säätelivät tehokkaasti kasviplanktonin määrää ja suodattivat parhaimmillaan jopa 40 % vesimassasta päivässä. Kesän loppua kohden tämä säätelykyky heikkeni, mikä näkyi veden kirkkauden heikkenemisenä ja levämäärän kasvuna samalla kun vesikirppubiomassa väheni ja yksilöiden, etenkin avainlaji *Daphnia* koko pieneni todennäköisesti kalojen saalistuksen voimistumisen vuoksi. Koko 2000-luvun mittaan havaittu suurten ja keskikokoisten vesikirppujen biomassan vähentyminen on kuitenkin viime vuosina tasaantunut ja kääntynyt jopa hienoiseen nousuun. Eläinplanktonin kannalta hapetuksen lopettamisella on ilmeisesti ollut suotuisa vaikutus, kun loppukesällä syvät, pimeät ja niukkahappiset vesikerrokset voivat tarjota etenkin vesikirpuille jälleen suojapaikan, jonne hakeutua vuorokauden valoisina aikoina pakoon kalojen saalistusta. Hapetus aiheutti niin voimakkaita virtauksia, että eläinplanktonin oli ilmeisesti vaikea pysytellä haluamallaan syvyydellä. Vaihtelut kalastossa, etenkin kuorekannoissa ovat Enonselällä näkyneet hyvin vesikirppuyhteisössä, joka on osoittautunut hyväksi kalaston indikaattoriksi. Vuonna 2019 leviä syövien vesikirppujen biomassan suhde kasviplanktonbiomassaan nousi verrattuna aiempiin vuosiin eli tilanne on kehittynyt parempaan suuntaan huolimatta siitä, että vesikirput olivat yhä selvästi pienempiä kuin vielä viitisen vuotta sitten, ennen poikkeuksellisen suuren kuoreen vuosiluokan syntymistä. Rehevässä Vesijärvessä eläinplanktonin mahdollisuudet säädellä kasviplanktonia ovat heikommat kuin esimerkiksi läheisessä niukkaravinteisessä Iso Tiilijärvessä, missä leviä laiduntavien vesikirppujen yksilökoko oli miltei kaksinkertainen ja biomassan suhde leväbiomassaan enimmillään jopa kymmenkertainen Vesijärveen verrattuna kesällä 2019. Vesijärven tilanne vaikuttaa kuitenkin hieman paremmalta kuin Vähä Tiilijärven, missä vesikirput olivat vieläkin pienempiä ja niiden biomassan suhde levämääriin alhaisempi. Pienikokoinen eläinplankton, kuten rataseläimet, alkueläimet ja pienet vesikirput kierrättävät vesipatsaassa tehokkaammin ravinteita takaisin levien käyttöön kuin suurikokoinen eläinplankton. Sellaisessa ekosysteemissä perustuottajien eli kasviplanktonin sitoma energia myös kanavoituu heikommin ravintoketjussa eteenpäin kuin sellaisessa, jossa eläinplanktonissa vallitsevat suuret leviä suodattavat vesikirput. Jälkimmäisen, tavoiteltavan tilanteen saavuttaminen tulee rehevöitymisen ja ilmastonmuutoksen vuoksi yhä haastavammaksi. Vesijärven pitkäaikainen eläinplanktonitutkimus on osoittanut, että se antaa sangen kustannustehokkaasti tietoa järven tilan kehityksestä ja kunnostustoimenpiteiden vaikuttavuudesta.

Johdanto

Eläinplanktonilla on merkittävä strateginen asema järviekosysteemin ravintoverkossa perustuottajien ja petojen välissä, missä se siirtää energiaa alemmilla tasoilta kasvi- ja bakteeriplanktonista ylemmille tasoille, kuten kaloihin. Kasviplanktonia eli järven tärkeintä perustuottajaryhmää laiduntamalla ja ravinteita kierrättämällä planktoniset eläimet säätelevät leväyhteisön määrää ja koostumusta. Ne ovat planktonia syövien kalojen ja poikasvaiheessa kaikkien kalalajien tärkeä ravinnonlähde. Valikoimalla suurikokoisimpia vesikirppuja ravinnokseen planktonia syövät kalat säätelevät voimakkaasti eläinplanktoniyhteisön rakennetta. Kun kaloja on vähän ja suurikokoiset laiduntajat vallitsevat eläinplanktoniyhteisössä, kasviplanktonin biomassa on ravinnetasoon nähden pienempi kuin jos vallitsevina ovat pienikokoinen äyriäisplankton ja rataseläimet (Mazumder 1994). Kun kalojen määrä kasvaa, pienikokoinen eläinplankton runsastuu suurikokoisen kustannuksella. Samansuuntainen vaikutus on myös ravinteisuuden lisääntymisellä (Hietala ym. 2004,

Vakkilainen ym. 2004; Hulot ym. 2014). *Daphnia*-suvun suurikokoiset vesikirput ovat tehokkaina laiduntajina ns. avainlajeja järviökosysteemissä, koska ne suodattavat suhteellisen valikoimattomasti monen kokoisia leviä (Gliwicz 2003). Niiden runsastuminen onkin yksi rehevöityneiden järvien kunnostuksen keskeisistä tavoitteista, johon pyritään säätelemällä kalaston rakennetta mm. hoitokalastuksella.

Eläinplanktonyhteisöä tutkimalla voidaan arvioida järvien hoitotoimenpiteiden vaikuttavuutta. Sen perusteella pystytään kustannustehokkaasti tekemään päätelmiä järven kalastosta, ravinteikkuudesta ja ekologisesta tilasta. Huolimatta näin merkityksellisestä roolistaan järven ”avainyhteisönä” eläinplankton ei kuulu vesipuitedirektiivin mukaisen ekologisen tilaluokittelun laatukriteereihin (Jeppesen ym. 2011). Vesijärven Enonselällä eläinplanktonyhteisöä on kuitenkin vaihtelevasti seurattu vuodesta 1991 (Luokkanen 1995) ja lisäksi sitä edeltävien 6 vuoden ajalta on saatu tietoa tutkimalla vesikirppujen jäänteitä sedimentissä (Nykänen ym. 2010). Pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita, jotta voidaan tutkia ekosysteemien vasteita paitsi kunnostustoimenpiteisiin myös erilaisiin häiriöihin kuten ravinnekuormitukseen ja ilmastonmuutokseen (Lindenmayer & Likens 2009). Tässä raportissa keskitytään tarkastelemaan Vesijärven eläinplanktonyhteisön tilaa erityisesti vuonna 2019 mutta samalla tehdään katsaus myös sen pitkäaikaiseen kehitykseen sekä vedenlaatuun.



Aineisto ja menetelmät

Eläinplanktonaineisto on kerätty Enonselän Lankiluodon syvänpisteeltä vuosina 1991-2019, paitsi vuonna 2014, jolloin ei ollut näytteenottoa. Kyseisen näytenpisteen vieressä pumpattiin pintavettä alusveteen vuosina 2010-2017. Vettä nostetaan metrin pituisella Limnos-noutimella (tilavuus 6.94 l) kokoomanäytteiksi 0-5, 5-10, 10-20 ja 20-30 m syvyyksiltä. Eläinplankton kerätään 50 µm planktonhaavilla ja säilötään etanoliin (lopullinen konsentraatio 70 %). Tätä ennen päällysvettä ja tuottavaa kerrosta edustavista 0-5 m ja 5-10 m näytteistä otetaan 1 litran osanäyte klorofylli a –pitoisuuden (chl a) määrittämistä varten. GF/C-lasikuitusuodattimelle kerätystä kasviplanktonista chl a uutetaan etanoliin ja määritetään spektrofotometrisesti (SFS 5772). Näytteenoton yhteydessä mitataan myös näkösyvyys secchi-levyllä sekä veden happipitoisuus ja lämpötila metrin välein pinnasta pohjaan (optinen YSI Pro ODO vuodesta 2011). Näkösyvyyden perusteella lasketaan tuottavan kerroksen syvyys yhtälöllä: $Z_{EU} = 3.22 * Z_{SD}^{0.83}$, jossa Z_{EU} = tuottava kerros ja Z_{SD} = näkösyvyys (French ym. 1982).

Laboratoriossa eläinplanktonnäytteet yhdistettiin kokoomanäytteiksi kahdesta vesikerroksesta: 0-10 m ja 10-30 m, jotka puolitettiin. Toinen puolikas näyte on analysoitu ja sen jälkeen heitetty pois, toinen puolikas on arkistoitu talteen. Näytteitä laimennetaan tarvittaessa osittamalla ne 1/8-, 1/16- ja/tai 1/32-osanäytteiksi. Lähinnä leväkukinnat ovat syynä suureen ositusten tarpeeseen. Laimentaminen on välttämätöntä, jotta näytteet pystytään analysoimaan käänteismikroskooppilla. Runsaimpina esiintyviä vesikirppuja pyritään laskemaan vähintään 100 yksilöä/laji, mikä käytännössä tarkoittaa useiden osanäytteiden käsittelyä. Eläimet laskeutetaan planktonkyvetteihin ja lasketaan koko kyvetin alalta. Hankajalkaisia mitataan 3 yksilöä/kehitysvaihe (erikseen keiju- ja kyklooppihankajalkaiset) ja aikuisista lajikohtaisesti 3 koirasta ja 3 naarasta. Runsaimpina esiintyvien

vesikirppulajien pituudet mitataan 30 yksilöstä ja muita, vähälukuisempia lajeja mitataan niin monta kuin niitä on kaikissa laskeutetuissa osanäytteissä. *Leptodora kindtii*- ja *Bythotrepes longimanus* –petovesikirput lasketaan ja mitataan preparointimikroskoopilla koko puolikkaasta näytteestä.

Äyriäiseläinplanktonin lajikohtaiset biomassat lasketaan lajikohtaisilla pituus:hiilisisältö-regressioyhtälöillä huomioiden mahdolliset munat ja embryot (Vasama & Kankaala 1990, Luokkanen 1995, Anja Lehtovaaran julkaisematon aineisto). Rataseläinten hiilisisältö otetaan kirjallisuudesta (Latja & Salonen 1978, Telesh ym. 1998) ja alkueläinten biomassa arvioidaan tilavuuden perusteella. Tulokset lasketaan sekä erikseen 0-10 m ja 10-30 m syvyyksiltä että koko vesipatsaasta kahden vesikerroksen tilavuuksilla painottaen.

Äyriäisplanktonin ja laiduntavan vesikirppuyhteisön keskikoko lasketaan lajikohtaista yksilömäärää painottaen (ns. tiheyspainotettu keskipituus). Vesikirppujen laidunnusteho lasketaan yhtälöllä: $F = 11.695 * L^{2.48}$, jossa F = suodatusteho ml/eläin/päivä ja L = eläimen pituus, mm (Knoechel & Holtby 1986).

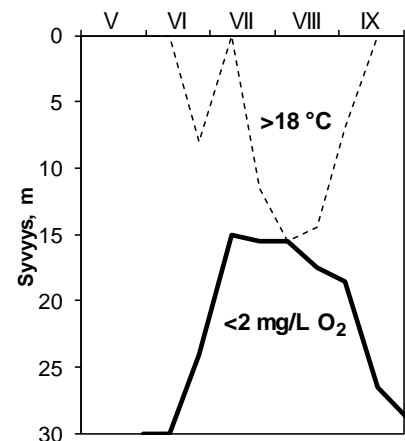
Näytteitä on analysoitu vuosilta 1991, 1993, 1994, 1997, 1999, 2001-2006, 2009, 2011, 2013 ja 2015-2019.

Tulokset

Veden lämpötila, happipitoisuus, kirkkaus ja kasviplanktonin määrä

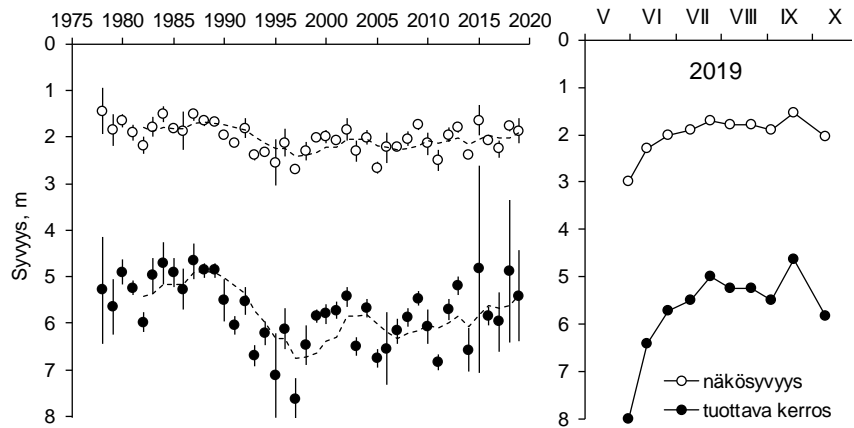
Vuonna 2019 vesi alkoi kerrostua kesäkuun lopulla ja harppauskerros asettui 15-20 m syvyydelle heinäkuun alkupuolelta elo- syyskuun vaihteeseen. Tuolloin 15 m syvemmät vesikerrokset olivat vähähappisia (<2 mg/l O₂) ja 20 m syvemällä oli käytännössä hapetonta (<1 mg/l O₂). Enonselän ulapan merkittävimmälle eläinplanktonia ravinnokseen käyttävä kalalle kuoreelle alin happipitoisuuden raja on 2 mg/l (Keskinen ym. 2012). Se on myös viileän veden kala, jolle korkein siedettävä lämpötilan raja on 18 °C (Lantry & Stewart 1993). Heinä-elokuun taitteessa olosuhteet saattoivat olla kuoreelle haastavat (Kuva 1). Tällainen tilanne voi puolestaan suosia eläinplanktonia, koska monet planktonäyriäiset kykenevät tulemaan toimeen vähähappisessa vedessä. Pimeä, heikkohappinen alusvesi tarjoaa niille suojapaikan, jonne vaeltaa pakoon kalojen saalistusta. Kalat etsivät ravintoa näkönsä avulla ja pyrkivät valikoimaan saaliikseen ensisijaisesti suurimpia vesikirppuja ja hankajalkaisia. Valaistu, tuottava vesikerros ulottui parhaimmillaan 8 metriin alkukesällä ja sittemmin noin 5 metriin (Kuva 2 oikealla).

Kuva 1. Lämpötila ja liuenneen hapen pitoisuus kasvukaudella 2019 isopleettikuvana, jossa katkoviivan yläpuolella lämpötila on korkeampi kuin 18 °C ja paksun mustan viivan alapuoliset vesikerrokset ovat vähähappisia (happea <2 mg/l) tai hapettomia.



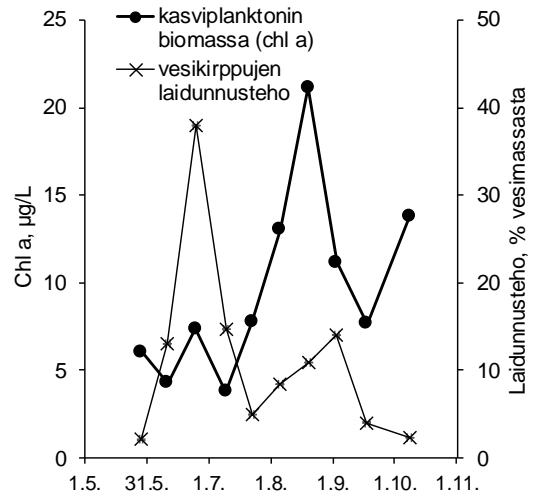
Veden näkösyvyys oli 2019 samalla tasolla, noin 2 m, kuin edeltävinä vuosina. Viimeiset kymmenen vuotta veden kirkkaus on ollut hieman heikkenemään päin (Kuva 2 vasemmalla). 1990-luvun puolivälin suuruiset näkösyvyudet pitävät yhä paikkansa Enonselän mittaushistorian ennätyksinä. Viimeisimpinä vuosina vaihtelu on ollut huomattavan suurta verrattuna aikaisempiin vuosiin eli kasvukauden sisällä on ajanjaksoja, jolloin vesi voi olla hyvinkin kirkasta ja toisaalta ajanjaksoja, jolloin vesi on sameampaa (kuten esim. alkukesällä vs. loppukesällä 2019; Kuva 2 oikealla).

Kuva 2. Näkösyvyys ja sen perusteella laskettu tuottavan kerroksen syvyys Enonselän Lankiluodon syvänpisteellä vuosina 1977-2019 (toukokuuhun keskiarvo \pm keskivirhe; vasemmalla) ja toukokuusta lokakuuhun 2019 (oikealla). Katkoviivat esittävät viiden vuoden liukuvia keskiarvoja. Huom! y-akselien arvot ovat käänteisessä järjestyksessä eli ylinnä arvo 0 vastaa veden pintaa.



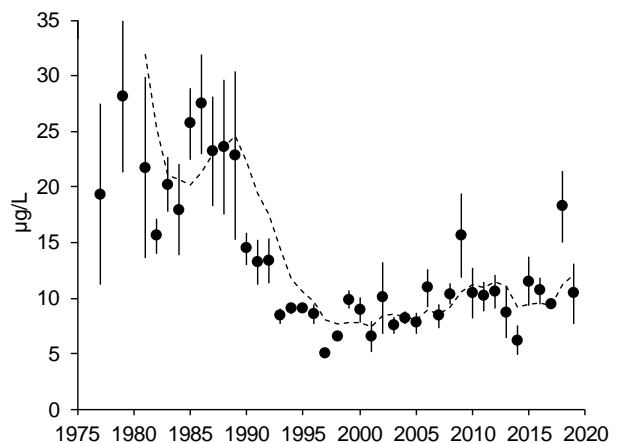
Loppukesän samennus johtuu suurelta osin kasviplanktonista, jonka biomassa klorofylli a -pigmentin (chl a) pitoisuuden perusteella alkoi alkukesän alhaisten lukemien ($<5 \mu\text{g/l}$) jälkeen heinäkuussa 2019 nousta ja elokuun lopulla mitattiin yli $20 \mu\text{g/l}$. Vesikirppujen laidunnusteho noudatteli levämääriin nähden peilikuvamaista kehitystä. Laidunnus oli voimakkainta keskikesällä, kesäkuun lopulla, jolloin vesikirput kykenivät laskennallisesti suodattamaan jopa 40 % vesimassasta päivässä, mutta heinäkuun kuluessa suodatusteho heikkeni samalla kun levien määrä puolestaan kasvoi (Kuva 3).

Kuva 3. Kasviplanktonin biomassa klorofylli a -pitoisuutena mitattuna ja vesikirppujen laidunnusteho laskettuna prosentti-osuutena vesimassasta, jonka vesikirput voivat suodattaa päivässä vuonna 2019.



2000-luvulla klorofylli a -pitoisuus on ollut hieman kohoamaan päin, joskin vuosien välillä on vaihtelua. Vuosina 2009 ja 2018 se kohosi lähelle tasoa, joka Enonselällä vallitsi pahimmassa rehevöitymisvaiheessa 1970- ja 1980-luvuilla (Kuva 4). Vuonna 2019 pitoisuus oli alhaisempi ja asettui lähelle viime vuosien keskimääräistä tasoa.

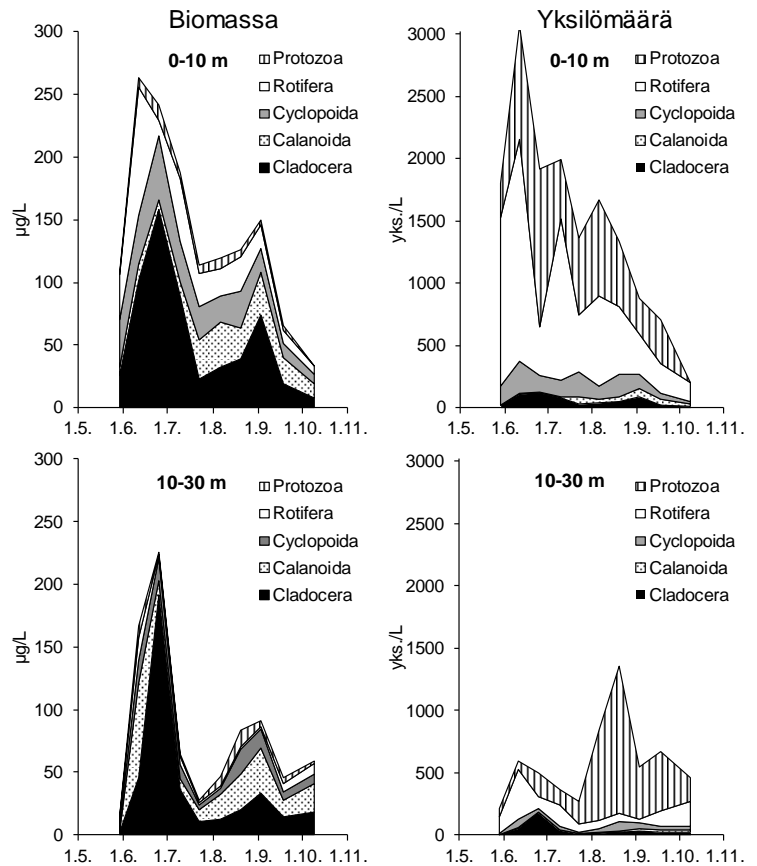
Kuva 4. Kasviplanktonin biomassa klorofylli a -pitoisuutena (kesä-syyskuun keskiarvo \pm keskivirhe) 1970-luvun puolivälistä vuoteen 2019. Katkoviiva esittää viiden vuoden liukuvaa keskiarvoa.



Eläinplanktonin biomassa ja yksilömäärät vuonna 2019

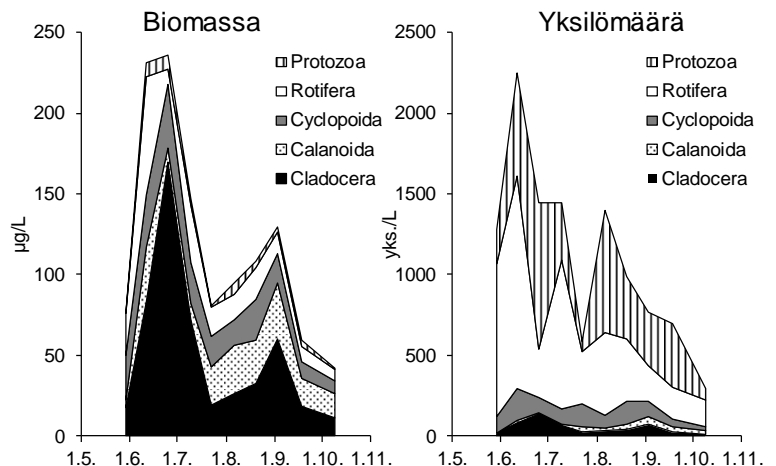
Kasvukauden 2019 biomassahuippu ajoittui kesäkuun puolivälistä heinäkuun alkuun sekä ylimmässä 0-10 m että syvemässä 10-30 m vesipatsaassa ja sen muodosti suurimmaksi osaksi vesikirput (Kuva 5). Toinen alhaisempi huippu esiintyi elo-syyskuun taitteessa, jolloin vesikirppujen lisäksi runsaana esiintyi myös keijuhankajalkaisiin lukeutuva *Eudiaptomus gracilis*. Kyklooppihankajalkaisia esiintyi varsin tasaisesti läpi kesän etenkin päällysvedessä. Yksilömäärillä mitattuna eläinplanktonyhteisössä vallitsivat rataseläimet ja alkueläimet, mutta pienen yksilökokonsa vuoksi niiden biomassa oli vaatimaton verrattuna äyriäiseläinplanktoniin eli vesikirppuihin ja hankajalkaisiin (Kuva 5). Rataseläimet olivat keskittyneet lähinnä päällysveteen ja olivat runsaimpia alku- ja keskikesällä, alkueläinten runsaus painottui loppukesään ja alkusyksyyn.

Kuva 5. Vesikirppujen (Cladocera), keijuhankajalkaisten (Calanoida), kyklooppihankajalkaisten (Cyclopoida), rataseläinten (Rotifera) ja alkueläinten (Protozoa) biomassat ja yksilömäärät 0-10 m (ylhäällä) ja 10-30 m (alhaalla) syvyyksillä vuonna 2019.



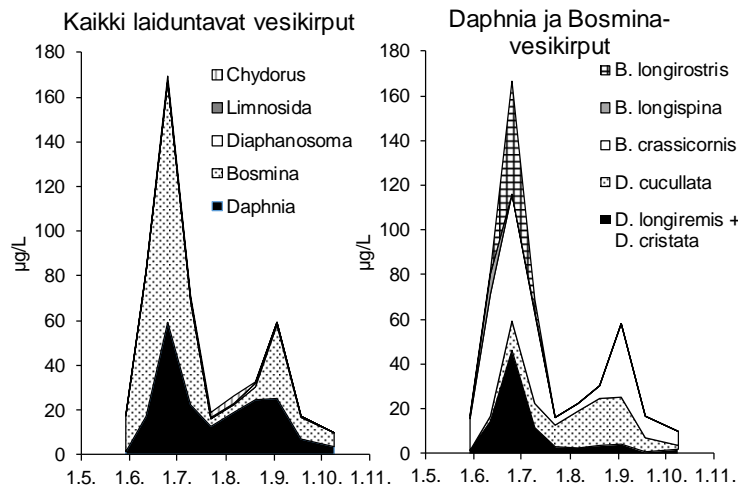
Kun biomassat ja yksilömäärät lasketaan tilavuuspainotetusti koko vesipatsasta kohden, ylimmän 10 m vesipatsaan aineisto korostuu, koska matalalla Enonselällä (keskisyvyys 6.8 m) 0-10 m syvän vesikerroksen tilavuus on 67 %. Keskikesällä valtaosan eläinplanktonbiomassasta koostui vesikirpuista. Loppukesällä hankajalkaisäyriäiset esiintyivät niiden kanssa yhtä runsaina (Kuva 6).

Kuva 6. Vesikirppujen (Cladocera), keijuhankajalkaisten (Calanoida), kyklooppihankajalkaisten (Cyclopoida), rataseläinten (Rotifera) ja alkueläinten (Protozoa) tilavuuspainotetut biomassat ja yksilömäärät koko vesipatsaassa vuonna 2019.



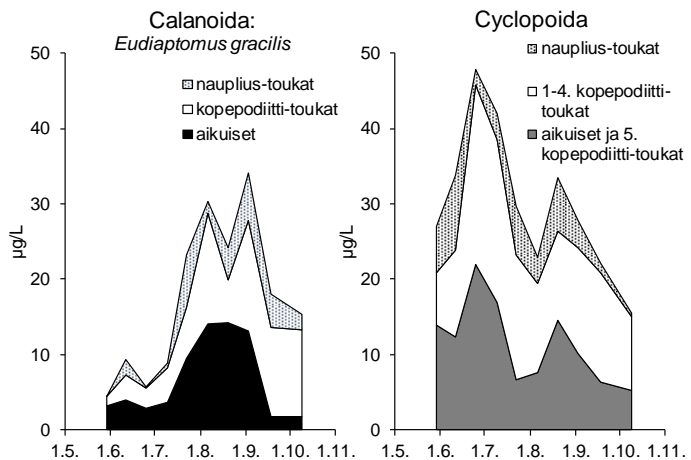
Kasviplanktonia laiduntavan vesikirppuyhteisön biomassan muodostivat käytännössä kaksi sukua: *Daphnia* ja *Bosmina* (Kuva 7). *Daphnia*-biomassahuippu syntyi keskikesällä lajeista *D. cristata* ja *D. longiremis*. Loppukesällä-alkusyksyllä vallitsi *D. cucullata*. *Bosmina crassicornis* oli sukunsa runsain edustaja, mutta kesäkuun lopulla myös pienikokoinen (0.3-0.4 mm) *B. longirostris* esiintyi runsaana (53 yks./l, 50 µg/l) etenkin 10-30 m syvyydellä.

Kuva 7. Kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen (vasemmalla) ja erikseen *Daphnia*- ja *Bosmina*-sukujen (oikealla) tilavuuspainotetut biomassat vuonna 2019.



Leviä laiduntavien *Eudiaptomus gracilis* -keijuhankajalkaisten biomassa oli suurimmillaan loppukesällä ja alkusyksyllä. Aikuisia yksilöitä oli eniten elokuussa (Kuva 8 vasemmalla). Kyklooppihankajalkaisten valtalajit olivat *Mesocyclops leuckarti* ja *Thermocyclops oithonoides*. Niiden biomassahuippu ajoittui kesä-heinäkuun taitteeseen ja elokuun lopulle. Silloin suuren osan biomassasta muodostivat aikuiset ja 5. kopepodiittitoukkavaiheen yksilöt, jotka ovat petoja eli hankkivat ravintonsa enimmäkseen muuta eläinplanktonia saalistamalla. Sitä nuoremmat kopepodiittitoukkavaiheet, jotka syövät lähinnä kasviplanktonia, muodostivat kesällä 2019 valtaosan kyklooppihankajalkaisten biomassasta. Molempien hankajalkaisryhmien nauplius-toukkien biomassaa oli tasaisesti koko kasvukauden ajan (Kuva 8).

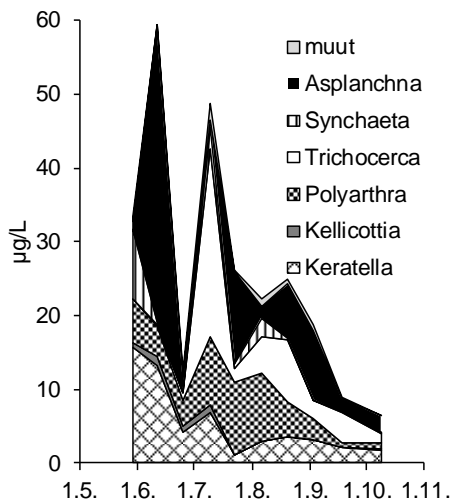
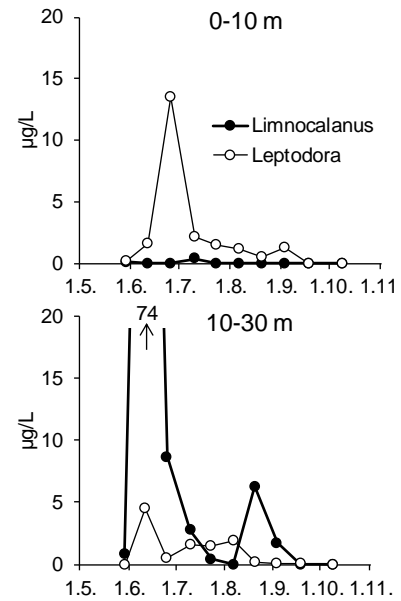
Kuva 8. *Eudiaptomus gracilis* -keijuhankajalkaisten (vasemmalla) ja kyklooppihankajalkaisten (oikealla) tilavuuspainotetut biomassat vuonna 2019.



Petoäyriäisplanktonin biomassaltaan merkittävimmät lajit ovat *Leptodora kindtii* -vesikirppu ja *Limnocalanus macrurus* -keijuhankajalkainen, joista jälkimmäisen toukkavaiheet tosin syövät enimmäkseen kasviplanktonia. *Limnocalanus* lisääntyy kevättalvella ja kesään mennessä toukkavaiheet ovat aikuistuneet, joten näytteenottokaudella toukokuusta lokakuuhun Vesijärven Vessä tavataan vain aikuisia, 1.6-1.7 mm mittaisia yksilöitä, jotka päivisin ovat kaikki pohjanläheisessä vedessä. Sieltä ne nousevat öisin 15-20 m syvyydelle (Saarinen 2004). Tämän vertikaalisen esiintymisensä vuoksi niitä on vain 10-30 m syvyydeltä kerätyissä

eläinplanktonnäytteissä, jotka haetaan aina aamupäivisin. *Limnocalanus*-biomassa oli suurimmillaan alkukesällä. Heinä-elokuun taitteessa laji käytännössä hävisi, kun pohjanläheinen vesi meni hapettomaksi. Se kuitenkin palasi elokuun lopussa mutta aiempaa vähälukuisempaan. *Leptodora*-petovesikirppu oli runsaimmillaan (14 µg/l, 1.3 yks./l) kesä-heinäkuun vaihteessa etenkin ylimmässä 10 m vesipatsaassa (Kuva 9).

Kuva 9. Petoäyriäisten *Leptodora kindtii* –vesikirpun ja *Limnocalanus macrurus* -keijuhankajalkaisten biomassa 0-10 m (ylhällä) ja 10-30 m (alhaalla) syvyydessä vuonna 2019.

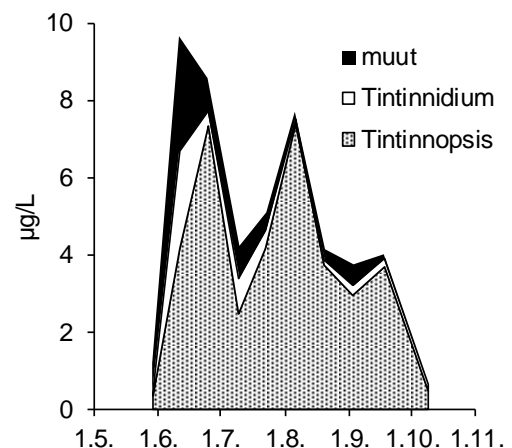


Valtaosin 0-10 m vesikerroksessa elävä rataseläinyhteisö koostui suurimmaksi osaksi kasvi- ja bakteeriplanktonista suodattamalla ravintonsa hankkivista lajeista, jotka kuuluvat viiteen eri sukuun *Keratella*, *Kellicottia*, *Polyarthra*, *Trichocerca* ja *Synchaeta* (useita lajeja kustakin suvusta). Alkukesällä vallitsi *Keratella*-suku, etenkin *K. cochlearis*, loppukesällä *Polyarthra*, etenkin *P. vulgaris*, ja *Trichocerca*, joista runsaimpina *T. porcellus* ja *T. rousseleti*. Kaikkien näiden rataseläinten koko vaihtelee n. 0.1 millimetristä 0.5 millimetriin. Alku- ja loppukesällä myös petorataseläimen *Asplanchna priodonta* biomassa oli kohtalaisen suuri (Kuva 10).

Kuva 10. Rataseläinten biomassa kumulatiivisesti suvuittain esitettynä 0-10 m vesikerroksessa vuonna 2019.

Alkueläinten osuus eläinplanktonnäytteissä on todennäköisesti huomattava aliarvio, koska näytteet kerätään haavikankaalla, jonka silmäkoko on 50 µm. Monet alkueläimet menevät siitä läpi. Toisekseen etanoli ei ole paras mahdollinen säilöntäaine ainakaan pehmeäkuorisille lajeille, jotka saattavat käsittelyssä rikkoutua. Enonselän näytteissä kuorellinen ripsieläin *Tintinnopsis lacustris* muodostaa valtaosan biomassasta ja jossain määrin myös toinen niin ikään kuorellinen *Tintinnidium fluviatile* (Kuva 11). Muista näytteissä esiintyvistä alkueläimistä valtaosa oli myös ripsieläimiä, kuten ripsikello *Vorticella* ja koloniaalinen *Epistylis rotans*.

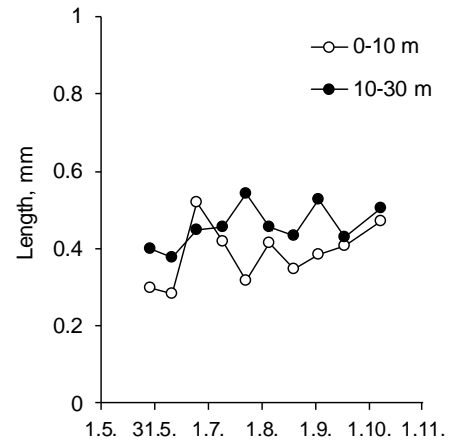
Kuva 11. Alkueläinten biomassa 0-10 m vesikerroksessa vuonna 2019.



Eläinplanktonin yksilökoko vuonna 2019

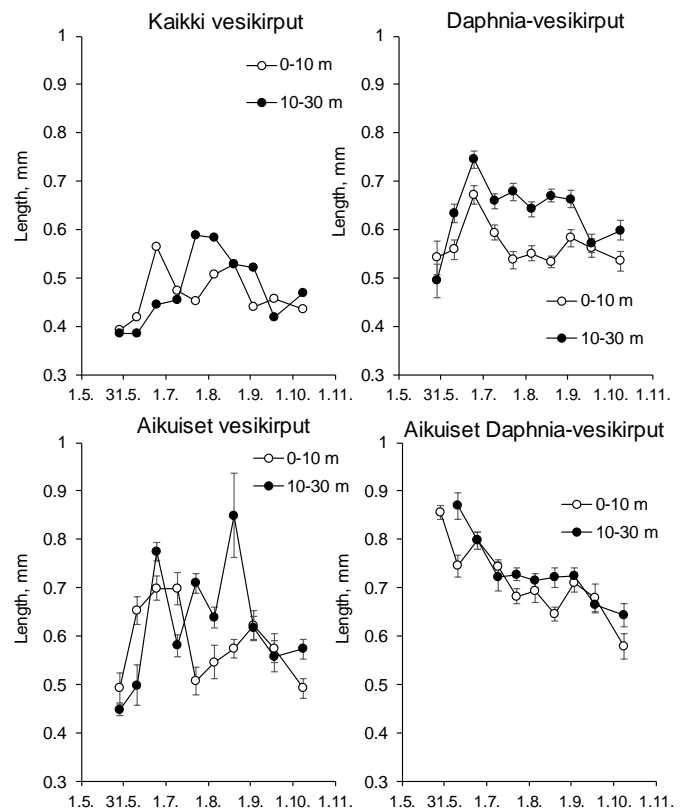
Koko äyriäiseläinplanktonin tiheyspainotettu keskikoko oli vajaasta 0.3 millimetristä suurimmillaankin vain 0.5 millimetriin ja vaihteli vain vähän kasvukauden mittaan. Keskikokoa pienensivät etenkin hankajalkaisten nauplius-toukat (0.2-0.3 mm) runsaina esiintyessään. Useimmilla näytteenottokerroilla äyriäiset olivat suurempia syvässä 10-30 m vesikerroksia kuin lähempänä pintaa ylimmässä 0-10 m vesikerroksessa (Kuva 12).

Kuva 12. Kaikkien planktonäyriäisten tiheyspainotettu yksilökoon keskiarvo päällysvedessä (0-10 m) ja alusvedessä (10-30 m) vuonna 2019.



Vesikirppuyhteisön tiheyspainotettu yksilökoko vaihteli 0.4 mm ja 0.6 mm välillä ja etenkin loppukesällä vesikirput olivat suurempia alus- kuin päällysvedessä. Tämä vesikerrosten välinen ero näkyy vielä selvemmin *Daphnia*-suvun vesikirppujen kuin koko yhteisön koossa (Kuva 13). Kun vesikirppujen pituusaineistosta jätetään huomiotta juveniilit eli nuoruusvaiheet, joita voi ajoittain olla huomattava osa populaatioista ja jotka aikuisia pienempikokoisina väistämättä alentavat keskimääräistä kokoa, saadaan tarkempi käsitys yhteisön yksilöiden koosta: kuinka suuriksi ne voivat/ehtivät kasvaa? Kesän alussa aikuiset vesikirput olivat pieniä, koska yhteisössä vallitsi silloin pienikokoiseksi jäävä *Bosmina*, mutta kun *Daphnia* runsastui, myös koko yhteisön keskikoko kasvoi. Kookkaimmat vesikirput löytyivät alusvedestä etenkin loppukesällä, jolloin päällysveden aikuiset yksilöt olivat selvästi pienempiä. *Daphnia*-suvun aikuisten vesikirppujen yksilökoko pieneni huomattavasti kesän mittaan (Kuva 13).

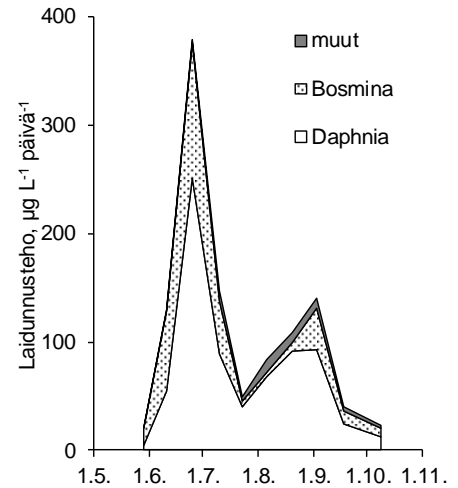
Kuva 13. Kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen tiheyspainotettu yksilökoon keskiarvo ja kaikkien *Daphnia*-suvun vesikirppujen yksilökoon keskiarvo \pm keskivirhe (yläkuvat) ja kaikkien vesikirppulajien aikuisten yksilöiden sekä erikseen aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoon keskiarvo \pm keskivirhe 0-10 m ja 10-30 m syvyyksillä vuonna 2019.



Vesikirppujen koko vaikuttaa suuresti niiden tehokkuuteen suodattaa vedestä kasviplanktonia. Yksilökoon ja suodatustehokkuuden välinen suhde ei ole lineaarinen (ks. sivu 3), joten esimerkiksi siinä missä alle puolimillinen juveniili *Daphnia* laiduntaa leviää alle 2 ml/yksilö/päivä, millin mittainen aikuinen vesikirppu

kykenee suodattamaan yli 10 ml päivässä. Pienikokoisina *Bosmina*-suvun vesikirppujen laidunnus on vaatimatonta *Daphnia*-sukuun verrattuna. Yksilöpituuksien ja tiheyksien perusteella laskettu laidunnusteho olikin suurimmillaan silloin, kun *Daphnia*-vesikirppuja oli runsaasti eli keskikesällä kesäkuun lopulla (Kuva 14).

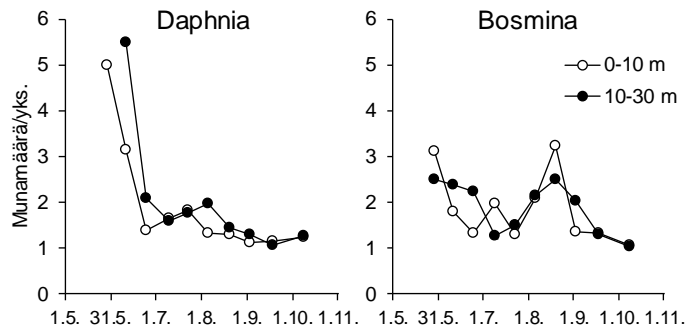
Kuva 14. Kasviplanktonia laiduntavien *Daphnia*-, *Bosmina*- ja muiden vesikirppujen tilavuuspainotettu laidunnusteho kumulatiivisesti esitettynä vuonna 2019.



Vesikirppujen muna- ja embryomäärät vuonna 2019

Vesikirppujen tuotantoa kuvastava lisääntymispotentiaali eli aikuisten yksilöiden munien ja embryoiden määrä oli suurimmillaan alkukesällä, mutta kesäkuun mittaan munamäärät vähenivät suuresti etenkin *Daphnia*-vesikirpuilla (Kuva 15). *Bosmina*-vesikirpuilla näytti olleen kaksi tuotantohuippua, joista toinen touko-kesäkuun vaihteessa ja toinen elokuussa (Kuva 15). Muiden kuin *Daphnia*- ja *Bosmina*-vesikirppujen tiheydet olivat vuonna 2019 niin alhaisia, että niiden munamäärät jätettiin tästä tarkastelusta pois.

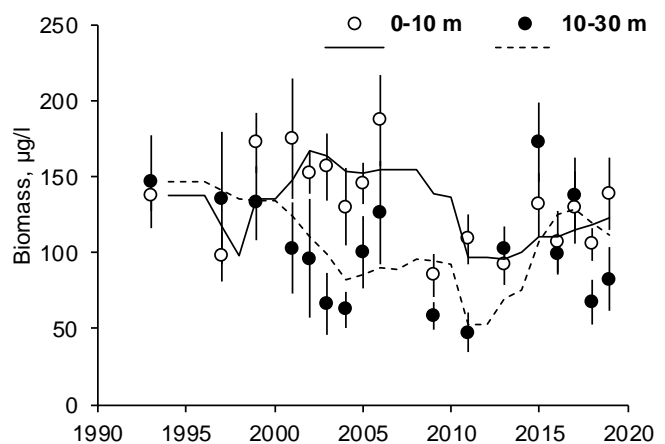
Kuva 15. Aikuisten, lisääntymisvaiheessa olevien *Daphnia*- ja *Bosmina*-vesikirppujen sikiökammioissa olevien munien ja embryoiden määrä/yksilö vuonna 2019.



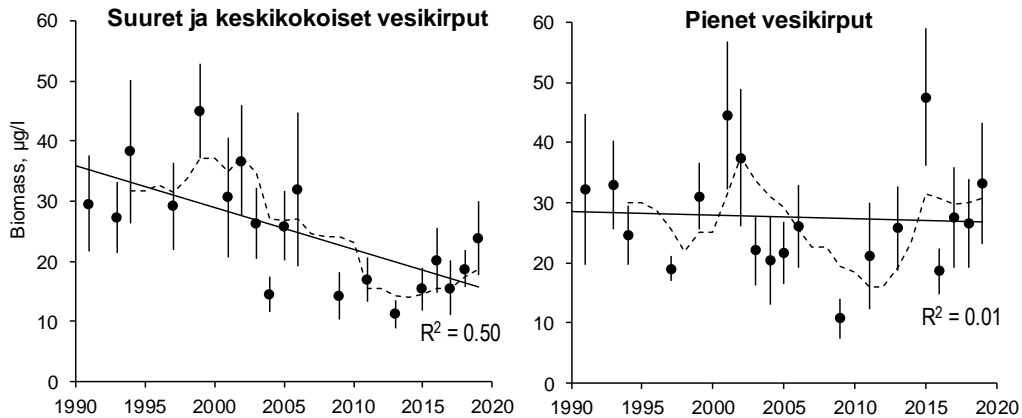
Eläinplanktonin biomassan pitkäaikainen kehitys

Eläinplanktonin kokonaisbiomassa oli vuonna 2019 ja sitä edeltävänä vuonna suurempi päällysveden 0-10 m syvyydessä kuin syvemässä 10-30 m vesikerroksessa, kuten se on yleensä aina ollutkin – lukuun ottamatta vuosia 2013 ja 2015-2017, jolloin tilanne oli jopa päinvastainen (Kuva 16). Tuo poikkeuksellinen jakso saattoi johtua hapetuksen aiheuttamasta vesikerrosten sekoittamisesta. Vaikka planktoneläimet liikkuvat aktiivisesti, pienikokoisina ne kuitenkin kulkeutuvat voimakkaiden virtausten mukana. Vuonna 2019 eläinplanktonbiomassaa oli etenkin päällysvedessä (0-10 m) enemmän kuin edeltävänä vuonna. Pitkään 2000-luvulla jatkunut kokonaisbiomassojen laskeva suuntaus ei ole enää viime vuosina jatkunut (Kuva 16).

Kuva 16. Eläinplanktonin kokonaisbiomassa (kesä-syyskuun keskiarvo ± keskivirhe) 0-10 m ja 10-30 m vesikerroksissa vuosina 1993-2019. Viivat esittävät viiden vuoden juoksevan keskiarvon.



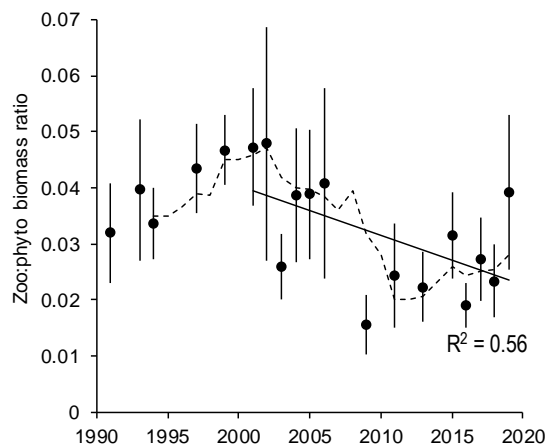
Eläinplanktonin kokonaisbiomassojen laskusuuntaus 2000-luvulla johtui lähinnä suurten ja keskikokoisten, eli yli puolen millin pituisten vesikirppujen vähenemisestä. Tämä kehityskulku alkoi taittua kuluneen vuosikymmenen puolivälissä ja myös vuonna 2019 se osoitti runsastuvan. Pienten (<0.5 mm) vesikirppujen biomassa on vuosien saatossa vaihdellut eikä ole osoittanut selkeää trendiä (Kuva 17).

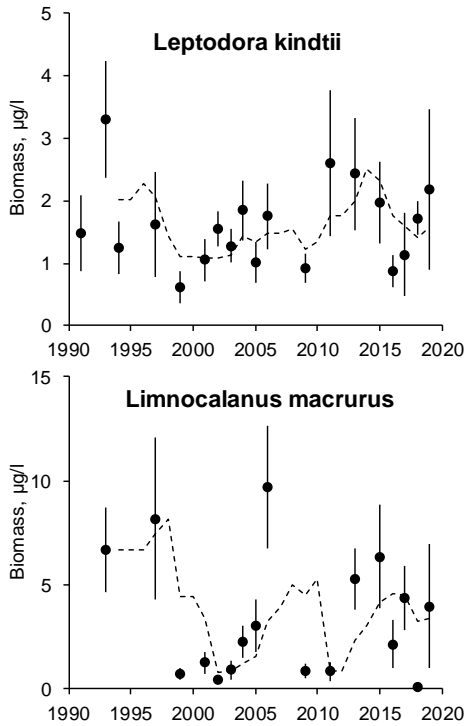


Kuva 17. Kasviplanktonia suodattavien keskikokoisten ja suurten (vasemmalla) sekä pienten (oikealla) vesikirppujen tilavuuspainotetun biomassin keskiarvo (\pm keskivirhe) Vesijärven Enonselällä vuosina 1991-2019. Katkoviivat esittävät viiden vuoden juoksevia keskiarvoja ja yhtenäiset viivat biomassojen ja ajan lineaarisuutta (R^2 -luku osoittaa selitysasteen).

Kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen biomassin ja levien biomassin välinen suhde on ollut laskusuunnassa 2000-luvulla, mutta vuonna 2019 tilanne näytti olevan paranemaan päin, kun tämä suhde oli noin puolitoistakertainen verrattuna edeltäviin kolmeen vuoteen (Kuva 18).

Kuva 18. Leviä laiduntavien vesikirppujen biomassin suhde kasviplanktonin biomassaansa (kesä-syyskuun keskiarvo \pm keskivirhe) 1991-2019. Katkoviiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon ja yhtenäinen viiva lineaarisen kehityksen ajan suhteen 2000-luvulla (R^2 -arvo osoittaa aineiston selitysasteen).





Enonselän ulapan tärkeimpien petoäyriäisten *Leptodora*-vesikirpun ja *Limnocalanus*-hankajalkaisen biomassoissa on ollut osin huomattavaakin vuosien välistä vaihtelua, jossa ei ole havaittavissa mitään kehityssuuntaa (Kuva 19). *Limnocalanus*-biomassan vuosien välinen vaihtelu selittyy enimmäkseen pohjanläheisen veden happipitoisuudella, koska sellaisina vuosina, jolloin alimmat vesikerrokset menevät täysin hapettomiksi, *Limnocalaus* häviää planktonnäytteistä.

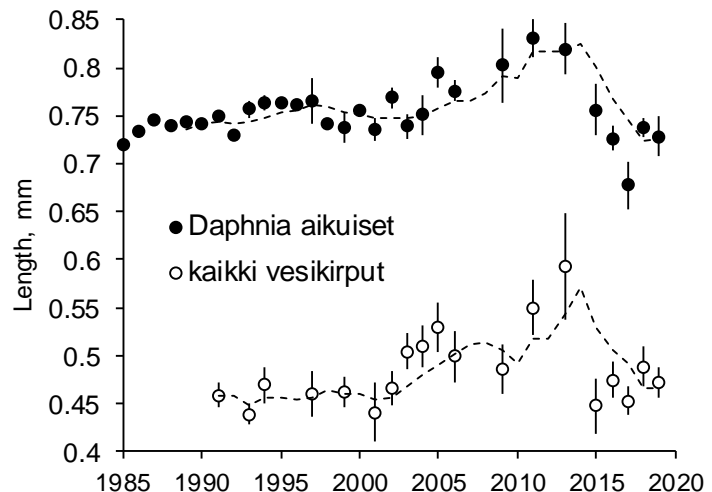
Kuva 19. *Leptodora kindtii* –petovesikirpun ja *Limnocalanus macrurus* –keijuhankajalkaisen biomassa (kesä-syyskuun keskiarvo \pm keskivirhe) 1991-2019. Katkoviiva esittää viiden vuoden juoksevan keskiarvon. *Limnocalanus* on aikuisena pääasiassa peto ja koska kasvukaudella Enonselällä käytännössä kaikki yksilöt ovat aikuisia, niiden biomassa edustaa *Leptodora*-ohella selkärankaisten petoäyriäisten runsautta.

Vesikirppujen yksilökoon pitkäaikainen kehitys

Kaikkien kasviplanktonia laiduntavien vesikirppujen tiheyspainotettu yksilökoko oli hieman pienempi vuonna 2019 kuin edellisenä vuonna mutta kuitenkin keskimäärin samalla tasolla kuin aiempina neljänä vuonna. Tosin vesikirput ovat viime vuosina olleet huomattavasti pienempiä kuin vielä 2010-luvun alkupuolella ja viime vuosikymmenellä (Kuva 20).

Aikuisten eli lisääntymisvaiheessa olevien (embryoita tai (kesto)munia sisältävien) *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoko kasvoi 1980-luvulta aina vuosisadan taitteeseen, minkä jälkeen tuli hienoinen notkahdus. Kasvu jatkui edelleen vuodesta 2005, kunnes vuodesta 2015 vesikirput ovat olleet huomattavan pieniä aiempaan verrattuna (Kuva 19). Tämä osuu yksiin poikkeuksellisen suuren kuoreen vuosiluokan syntymisen kanssa vuonna 2015. Kuoretta oli runsaasti sitä seuraavina vuosina (Malinen & Vinni 2018), mikä on todennäköinen syy siihen miksi vuonna 2017 aikuiset *Daphnia*-vesikirput olivat koko pitkän seurantajakson pienimpiä (Kuva 20). Kahtena viime vuonna tilanne on kuitenkin kääntynyt parempaan suuntaan.

Kuva 20. Aikuisten *Daphnia*-suvun vesikirppujen (vasemmalla) ja kaikkien leviä laiduntavien vesikirppujen (oikealla) yksilökoko (kesä-syyskuun keskiarvo \pm keskivirhe) 1991-2019. Katkoviivat esittävät viiden vuoden juoksevan keskiarvon.



Tulosten tarkastelu

Eläinplanktonin vuotuinen sukkessio oli vuonna 2019 saman tyyppinen kuin lukuisina aiempinakin vuosina eli biomassahuippu ajoittuu alku-keskikesään, minkä jälkeen biomassat lähes romahtavat, kunnes kohoavat hieman jälleen loppukesällä-alkusyksystä. (Tosin vuosi 2016 oli tässä suhteessa hyvin poikkeuksellinen, koska silloin biomassan keskikesän huippua ei esiintynyt lainkaan, mihin palataan tuonnempana.) Eläinplanktonin kokonaisbiomassa oli vuonna 2019 suurempi 0-10 m vesikerroksessa kuin sen alapuolella 10-30 m syvyydessä, mutta vesikirppuja oli yhtä paljon molemmissa vesikerroksissa. Koska leväravinto keskittyy ylimpään noin 10 m valaistuun vesikerrokseen, syvemmällä havaittu suuri vesikirppubiomassa koostuu todennäköisesti yksilöistä, jotka hakeutuvat sinne vuorokauden valoisaksi ajaksi (jolloin näytteet noudetaan) suojaan kalojen, etenkin kuoreen saalistukselta. Vesikirppujen vertikaalivaeltamisen syitä on toki muitakin kuin saalistus, kuten aineenvaihdunta, yksilökoon kasvun optimointi ja leväravinnon laatu (Wetzel 2001). Vuosina 2010-2017 Enonselän hapetus sekoitti vesikerroksia, minkä voi olettaa haittaavan vertikaalivaellusta ja siten heikentävän vesikirppujen kasvua ja selviytymistä. Hapetuksen vaikutuksia eläinplanktonin vaellukseen ei ole tiettävästi missään tutkittu. Vesijärven aineiston perusteella voidaan kuitenkin arvella, että hapetuksen aiheuttama turbulenssi on vaikeuttanut eläinplanktonin hakeutumista haluamaansa syvyyteen, koska useimpina hapetusvuosina biomassaa oli alusvedessä yhtä paljon tai jopa enemmän kuin päällysvedessä, toisin kuin yleensä muina vuosina, joilta eläinplanktonaineistoa on käytettävissä. Vuosina 2018-2019 kesähapetuksesta on luovuttu, jolloin vähähappinen, pimeä vesikerros on jälleen voinut tarjota vesikirpuille suojapaikkana loppukesän kerrostuneisuusvaiheen aikana. Vuonna 2019 vähähappinen vesikerros kohosi loppukesällä aina 15 m syvyydelle saakka, missä myös lämpötila läheni 18 °C. Tilanne on saattanut rajoittaa esim. kuoreen eläinplanktoniin kohdistamaa saalistusta, koska lämmin ja vähähappinen ympäristö voi aiheuttaa sille stressiä ja lisätä kuolevuutta (Malinen & Vinni 2018). Pitkällä aikavälillä tarkasteltuna suurten ja keskikokoisten vesikirppujen biomassa onkin lähtenyt kohoamaan hieman ja aikuisten *Daphnia*-vesikirppujen yksilökoon pieneminen ei enää ole jatkunut.

Enonselällä vesikirppujen yksilökoko heijastelee planktonia syövien kalojen määrää, mikä tuli erityisen selkeästi esille vuonna 2015, jolloin syntyi poikkeuksellisen suuri kuorekanta (Malinen & Vinni 2016) ja vesikirppujen koko putosi 75 % edellisvuodesta. Päinvastaista tapahtumakulkua todistettiin syksyllä 2002, kun kuorekanta ”romahti” alusveden heikon happitilanteen vuoksi (Malinen ym. 2007) ja vesikirppujen yksilökoko puolestaan kasvoi (Vakkilainen & Kairesalo 2005). Vesikirppujen yksilökoon kasvu kalakantojen säätelyn ansiosta on dokumentoitu myös 1990-luvun alkupuolella, kun Enonselältä poistettiin vuosina 1989-1993 yli miljoona kiloa planktonia syövää kalaa osana järven kunnostustoimia. Tämä heijastui etenkin avainlaji *Daphnia*-vesikirpun koon kasvuna (Nykänen ym. 2010, Anttila ym. 2013 ja tässä raportissa esitetty aineisto). Kalakantoja säätelemällä voidaan siis vaikuttaa eläinplanktonyhteisöön ja sitä kautta koko ravintoverkon toimintaan.

Kun vesikirppubiomassaa alku- ja keskikesällä 2019 oli kohtalaisen paljon ja niiden laskennallinen suodatusteho oli suurimmillaan, levämäärät klorofylli a –pitoisuuden perusteella mitattuna olivat alhaisempia ja vesi kirkaampaa kuin loppukesällä, jolloin vesikirppujen määrä romahti ja levämäärät kasvoivat samentaan vettä. Enonselän vesikirput pystyivät siis säätelemään levämääriä kesän alkupuoliskolla mutta tämä säätely heikkeni loppukesällä, kun vesikirppujen koko pieneni eikä *Daphnia* kyennyt kasvattamaan läheskään yhtä suurta biomassaa kuin alkukesällä. Aikuisten *Daphnia*-yksilöiden koon voimakas pieneminen ja siten laidunnustehokkuuden heikkeneminen loppukesää 2019 kohden johtuneet todennäköisesti suurelta osin kalojen saalistuksesta. Siihen vaikuttaa myös leväyhteisön muuttuminen entistä sinilevävaltaisemmaksi kesän loppua kohden, mikä hankaloittaa etenkin suurikokoisten, suhteellisen valikoimattomasti ravintoa suodattavien vesikirppujen ravinnonsaantia ja sitä kautta heikentää eläinplanktonin lisääntymiskykyä, mikä näkyi myös *Daphnia*-vesikirppujen munamäärien vähenemisenä. Sinilevät ovat lisäksi ravintoarvonsa vuoksi huonolaatuista eläinplanktonille (Taipale ym. 2019) ja niinpä esimerkiksi vuonna 2016, kun sinilevät vallitsivat kasviplanktonyhteisössä jo kesäkuun alusta, tyypillistä keskikesän vesikirppumaksimia ei

poikkeuksellisesti syntynyt. Sen sijaan havaittiin vain loppukesän alhainen biomassahuippu. Rungas kuorekanta myös osaltaan todennäköisesti esti keskikesän biomassahuipun kehittymisen.

Leviä niin ikään suodattava *Eudiaptomus*-hankajalkainen on runsas loppukesällä, mutta se on valikoiva laiduntaja, joka pystyy vesikirppuja paremmin etsimään levämassan seasta soveliaista ravintoa eikä koloniaalisten levien suuri määrä haittaa sitä yhtä paljon kuin suuria vesikirppuja. Tämän raportin laatimishetkellä vuoden 2019 kasviplanktonitietoja ei ole vielä käytettävissä. Eläinplanktonnäytteissä oli etenkin elokuussa 2019 varsin runsaasti sinileviä ja myös rihmamaisia piileviä (ks. kuva alla).

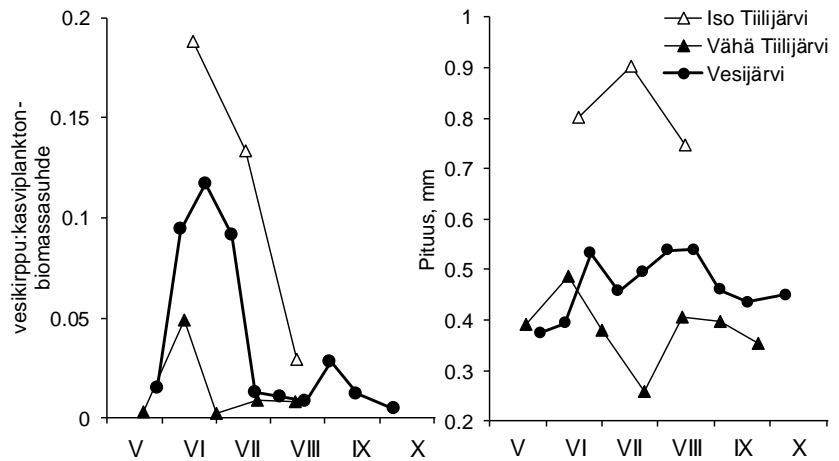


Kun klorofylli a -pitoisuus muunnetaan kasviplanktonbiomassaksi ja suhteutetaan eläinplanktonin kokonaisbiomassaan, alku- ja keskikesällä 2019 kasviplanktonia oli keskimäärin kymmenkertainen määrä eläinplanktoniin nähden. Loppukesällä ja syksyllä tämä suhdeluku nousi noin 30-kertaiseksi. Nämä ovat hyvin pieniä lukemia verrattuna esimerkiksi maaekosysteemeihin, missä monin verroin suurempi osuus biomassasta on sitoutunut kasvillisuuteen, joka suojautuu syömäksi tulemiselta monin keinoin. Vaikka kasviplanktonkin pystyy eri tavoin suojautumaan eläinplanktonin laidunnukselta esimerkiksi kasvattamalla vaikeasti käsiteltäviä suuria rihmamaisia tai pallomaisia kolonioita, kuten sinilevät, pääosin planktiset levät ovat kuitenkin helpommin syötäviä verrattuna maaekosysteemien kasveihin. Vesiekosysteemeissä eläinplankton pystyy säätelemään kasviplanktonia sangen tehokkaasti, mutta tämä säätely heikentyy rehevöitymisen ja todennäköisesti myös ilmastonmuutoksen myötä (Brookes & Carey 2011). Hyvänä verrokkina rehevälle Vesijärvelle toimii Hollolassa sijaitseva niukkaravinteinen Iso Tiilijärvi (kokonaisfosforia n. $5 \mu\text{g/l}$; vrt. Vesijärvi $20\text{--}30 \mu\text{g/l}$). Siellä kasviplanktonia (chl a -pitoisuus keskimäärin $2 \mu\text{g/l}$) oli alku- ja keskikesällä vain 5-kertaisesti eläinplanktonin kokonaisbiomassaan nähden.

Leviä laiduntavien vesikirppujen biomassan suhde leväbiomassaan oli Iso Tiilijärvessä kesällä 2019 enimmillään jopa kymmenkertainen verrattuna vastaavaan suhdeluukuun Vesijärvessä (Kuva 15) eli Iso Tiilijärven levälajisto on ilmeisen helposti ravinnoksi soveltuvaa ja vesikirput säätelevät tehokkaasti kasviplanktonia. Näin myös perustuotannon synnyttämä aine ja energia siirtyvät ravintoverkossa tehokkaasti ylemmille tasoille, kuten kaloihin. Lisäksi Iso Tiilijärven vesikirppuyhteisössä vallitsivat suurikokoiset, $0.9\text{--}1.2 \text{ mm}$ pituisiksi kasvavat *Holopedium gibberum* ja $0.6\text{--}0.8 \text{ mm}$ *Daphnia cristata* ja *D. longiremis* joiden ansiosta vesikirppujen yksilökoko oli keskimäärin yli puolitoista kertaa suurempi kuin Vesijärvessä (Kuva 20). Vähä Tiilijärvessä tilanne oli vuonna 2019 tältä osin vielä heikompi kuin Vesijärvessä: vesikirppujen ja levien

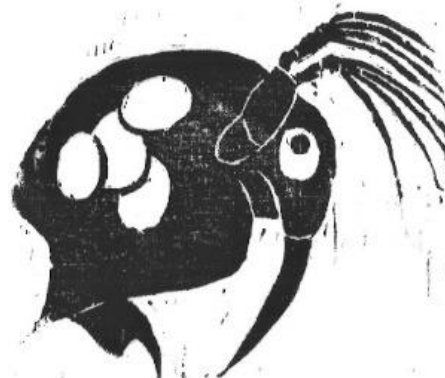
biomassasuhde oli hyvin alhainen ja vesikirppuyhteisö koostui erittäin pienikokoisista yksilöistä (Kuva 21), mikä viittaa siihen että järvessä on paljon planktonia syöviä kaloja.

Kuva 21. Leviä laiduntavien vesikirppujen biomassan suhde kasviplanktonin biomassaan ja vesikirppujen tiheyspainotettu yksilökoko Vesijärvässä, Vähä Tiilijärvessä (näytteet otettu koko vesipatsaasta) ja Iso Tiilijärvessä (0-10 m syvyydellä) vuonna 2019. Vesijärven aineisto on laskettu tilavuuspainotetusti koko vesipatsasta kohden.



Eläinplanktonin merkitystä Vesijärven ravintoverkossa voidaan tarkastella myös suhteessa kalojen määrään. Malinen ym. (2018) mukaan kalabiomassaa on ollut Enonselällä viime vuosina n. 40 kg/ha kesä-heinäkuun vaihteessa ja 87-96 kg/ha elokuun lopulla. Vastaavina ajankohtina eläinplanktonbiomassaa on ollut vastaavina ajankohtina noin 600 kg/ha ja 400 kg/ha eli 15 ja 5 kertaa enemmän kuin kalabiomassaa. Ekosysteemien toiminnan kannalta pieni ja paljain silmin näkymätön tai huonosti näkyvä osa on tärkeintä, sillä ekosysteemit toimivat ensisijaisesti kasvien, sienten, bakteerien ja selkärangattomien varassa (vrt. YLE 2020). Vesijärven ulapalla nuo tärkeimmät selkärangaiset ovat eläinplanktonia, jota tutkimalla saadaan arvokasta tietoa järven tilan kehityksestä ja tehtyjen kunnostustoimenpiteiden vaikuttavuudesta. Ravinteiden kierron kannalta ei ole yhdentekevää mistä eläinplanktonbiomassa muodostuu, sillä suurikokoisiin vesikirppuihin sitoutuu etenkin fosforia, joka on silloin poissa levien käytöstä. Pienikokoinen eläinplankton, kuten rataseläimet, alkueläimet ja pienet vesikirput kierrättävät vesipatsaassa tehokkaammin ravinteita takaisin levien käyttöön ja sellaisessa systeemissä energia kanavoituu heikommin ravintoketjussa eteenpäin kuin järvessä, jossa eläinplankton koostuu enemmän suurista leviä suodattavista vesikirpuista.

Vedenlaadusta ja eliöyhteisöistä kerätyt pitkät aikasarjat ovat korvaamattoman arvokkaita kun pyritään ymmärtämään kunnostustoimenpiteiden ja erilaisten häiriöiden, kuten ilmastonmuutoksen ja maankäytön vaikutuksia järvekosysteemien toimintaan ja planktondynamiikkaan (Lüring ym. 2013). Suuri vuosien välinen vaihtelu järven tilaan vaikuttavissa niin sisäisissä kuin ulkoisissa tekijöissä myös korostaa pitkäjänteisen seurannan tärkeyttä: se auttaa asettamaan ajoittaiset ekosysteemin tilan heilahtelut mittasuhteisiinsa ja arvioimaan niiden merkitystä ja mahdollista pysyvyyttä. Vesiekosysteemien vasteita kuormitukseen on yhä vaikea ennustaa ja riskien arvioimisen kehittämiseksi on peräänkuulutettu mm. pitkäaikaisten biologisten aineistojen aiempaa tehokkaampaa hyödyntämistä (Le Moal ym. 2019). Tähän haasteeseen Vesijärven eläinplanktonista kerätty pitkä aikasarja osaltaan vastaa.



Kirjallisuus

- Anttila, S., Ketola, M., Kuoppamäki, K. & Kairesalo, T. 2013. Identification of a biomanipulation-driven regime shift in Lake Vesijärvi: implications for lake management. *Freshw. Biol.* 58: 1494-1502.
- Brookes, J.D. & Carey, C.C. 2011. Resilience to blooms. *Science* 334: 46-47.
- French, R.H., Cooper, J.J. & Vigg, S. 1982. Secchi disc relationships. *Water Res. Bull.* 18: 121-123.
- Gliwicz, M. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. *Excellence in Ecology 12*, International Ecology Institute, Germany.
- Hietala, J., Vakkilainen, K. & Kairesalo, T. 2004. Community resistance and change to nutrient enrichment and fish manipulation in a vegetated lake littoral. *Freshw. Biol.* 49: 1525-1537.
- Hulot, F.D., Lacroix, G. & Loreau, M. 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123: 1291-1300.
- Jeppesen, E., 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.
- Keskinen, T., Lilja, J., Högmander, P., Holmes, J.A., Karjalainen, J. & Marjomäki, T., 2012. Collapse and recovery of the European smelt (*Osmerus eperlanus*) population in a small boreal lake – an early warning of the consequences of climate change. *Bor. Env. Res.* 17: 398-410.
- Knoechel, R. & Holtby, B.L. 1986. Construction and validation of a body-length-based model for the prediction of cladoceran community filtering rates. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1-16.
- Lantry, B.F. & Stewart, D.J. 1993. Ecological energetics of rainbow smelt in the Laurentian Great Lakes: An interlake comparison. *Trans. Am. Fisheries Society* 122: 951-976.
- Le Moal, M., Gascuel-Oudou, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Étrillard, C., Moatar, F., Pannard, A., Souchu, P., Lefebvre, A. & Pinay, G. 2019. Eutrophication: A new wine in an old bottle? *Sci. Tot. Env.* 651: 1-11.
- 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.
- Lüring, M. & de Senerpont Domis, L.N. 2013. Predictability of plankton communities in an unpredictable world. *Freshw. Biol.* 58: 455-462.
- Malinen, T., Tuomaala, A., Antti-Poika, P. & Salonen, M. 2007. Vesijärven Enonselän ulappalueen kalayhteisön kehitys vuosina 2002-2006. Tutkimusraportti, Helsingin yliopisto, Ekosysteemit ja ympäristö -tutkimusohjelma.
- Malinen, T. & Vinni, M. 2016. Vesijärven Enonselän ulapan kalayhteisö kesällä 2016. Tutkimusraportti.
- Malinen, T. & Vinni, M. 2018. Vesijärven Enonselän ulapan kalayhteisön kehitys vuosina 2017 ja 2018. Tutkimusraportti, Helsingin yliopisto, Ekosysteemit ja ympäristö -tutkimusohjelma.
- Mazumder A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- Nykänen, M., Malinen, T., Vakkilainen, K., Liukkonen, M. & Kairesalo, T. 2010. Cladoceran community responses to biomanipulation and re-oligotrophication in Lake Vesijärvi, Finland, as inferred from remains in annually laminated sediment. *Freshw. Biol.* 55: 1164-1181.
- Saarinen, T. 2004. Petoäyriäisten merkitys Vesijärven ulappavyöhykkeen eläinplankton-yhteisössä. Helsingin yliopiston ympäristö-ekologian laitoksen tutkimuksia ja raportteja 24.
- Taipale, S.J., Aalto, S.L., Galloway, A.W.E., Kuoppamäki, K., Nzobeuh, P. & Peltomaa, E. 2019. Eutrophication and browning influence *Daphnia* nutritional ecology. *Inland Waters* <https://doi.org/10.1080/20442041.2019.1574177>
- 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.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems.* 3rd edition. Academic Press, NY, USA. 1006 s.
- YLE 2020: yle.fi/uutiset/3-11174966, 30.1.2020