

ELÄINPLANKTONIN VASTEET SAALISTUKSEEN
KAHDESSA LUONTAISESTI KALATTOMASSA
SUBARKTISESSA JÄRVESSÄ

KATJA SVAHNBÄCK

HELSINGIN YLIOPISTO
YMPÄRISTÖTIETEIDEN LAITOS
AKVAATTISET TIETEET
LIMNOLOGIA
PRO GRADU-TUTKIELMA
LOKAKUU 2020



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio-ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Akvaattiset tieteet	
Tekijä – Författare – Author Katja Annika Svahnbäck			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Eläinplanktonin vasteet saalistukseen kahdessa luontaisesti kalattomassa subarktisessa järvessä			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Limnologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu		Aika – Datum – Month and year Syyskuu 2020	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 54
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Tutkielman tarkoituksena oli selvittää ja verrata keskenään kahden luontaisesti kalattoman järven eläinplanktonyhteisöjen rakennetta sekä kalaistutusten vaikutuksia siihen. Tarkoituksena oli myös selvittää äyriäiseläinplanktonin vasteita saalistukseen erilaisen predaatiopaineen vallitessa. Luontaisesti kalattomissa järvissä eliöyhteisö on muovautunut hyvin erilaiseksi visuaalisesti saalistavien kalojen puuttuessa. Näissä järvissä pääpredaattorina toimivat usein selkärangattomat pedot, joiden saalistustekniikka eroaa selvästi kalojen saalistuksesta, ja ne ovat usein kokorajoitteisia ravinnon käytön suhteen. Kalojen visuaalinen saalistus kohdistuu kooltaan suurimpiin ja näkyvimpiin äyriäiseläinplanktoneihin ja ne voivat näin tehokkaasti vaikuttaa eläinplanktonin kokorakenteeseen. Luontaisesti kalattomiin järviin tehdyillä kalaistutuksilla voi olla merkittäviä vaikutuksia koko järven eliöyhteisöön. Oletuksena oli, että äyriäiseläinplankton olisi kooltaan suurempaa kalattomassa järvessä verrattuna istutettuun järveen. Oletimme pienikokoisen <i>Bosmina</i> spp. -vesikiripun suojautuvan selkärangattomien petojen predaatiota vastaan erilaisten korostuneiden morfologisten piirteiden avulla. Myös äyriäiseläinplanktonin vertikaalisen sijainnin oletettiin eroavan järvien välillä.</p> <p>Kuutsjärvi ja Tippakuru sijaitsevat Värriön luonnonpuiston alueella Itä-Lapissa. Molemmat tutkimusjärvet ovat luontaisesti kalattomia latvajärviä, mutta Kuutsjärveen on istutettu taimenta 1980-luvulla ja se muodosti järveen pysyvän taimenkannan. Eläinplanktonnäytteet otettiin limnos -putkinäytteenottimella järven syvimmästä kohdasta koko vesipatsaan syvyydeltä metrin välein kesällä 2010, kolmena eri näytteenotkertana. Näytteet mikroskopoiitiin ja niistä määritettiin lajit/suvut mahdollisimman tarkasti ja äyriäiseläinplanktonin koko mitattiin. Näytteistä määritettiin eläinplanktonin tiheydet, äyriäiseläinplanktonin biomassat, keskikoot ja kokojakaumat. Lisäksi mitattiin pienikokoisen <i>Bosmina</i> spp. -vesikiripun ulokkeiden (mucro, antennula) pituudet predaatiopaineen vaikutusten arvioimiseksi. Äyriäiseläinplanktonin vertikaalinen sijainti vesipatsaassa määritettiin.</p> <p>Selvimmän pelagiaalin eläinplanktonyhteisöt erosivat toisistaan kokonaistiheyksien osalta, minkä aiheutti rataseläinten voimakas lisääntyminen kalattomassa Tippakurussa kesän aikana. Eläinplanktonlajisto oli järvissä kuitenkin hyvin samanlainen ja lajirunsaus vain hieman suurempi kalattomassa Tippakurussa. Äyriäiseläinplanktonin biomassat vaihtelivat kuukausien välillä, mutta eivät eronneet merkittävästi järvien välillä. Molemmissa järvissä hallitsevina äyriäiseläinplanktoneina esiintyivät hankajalkaiset ja vesikirppuja esiintyi selkeästi vähemmän. Äyriäiseläinplanktonin keskikoot erosivat joiltain osin järvien välillä ja olivat pääosin suuremmat kalattomassa Tippakurussa. Kalattomille järville tyypillistä hyvin suurikokoista eläinplanktonia ei Tippakurussa kuitenkaan esiintynyt ja erot jäivät tästä syystä oletettua pienemmiksi. Pienikokoisen <i>Bosmina</i> spp. -vesikiripun mucrojen pituuksissa havaittiin kuitenkin selkeä ero. Mucrot olivat kooltaan selvästi suuremmat kalattomassa Tippakurussa koko kesän ajan ja tätä ollaankin pidetty yhtenä luotettavimpana <i>Bosmina</i> spp. -vesikirippujen vasteena selkärangattomien petojen saalistukseen. Äyriäiseläinplanktonin sijainnissa havaittiin eroja lähinnä hankajalkaisten ja vesikirppujen välillä, mutta järvien välillä erot olivat vähäisiä, joitain yksittäisiä tapauksia lukuun ottamatta.</p> <p>Erilaisesta predaatiopaineesta huolimatta järvien eläinplanktonlajisto erosi vain vähän järvien välillä ja erot olivat joiltain osin jopa päinvastaisia oletettuun nähden. Kuutsjärven eläinplanktonlajisto muistutti monelta osin muiden istutettujen järvien lajistoa, koostuen lähinnä pienikokoisesta äyriäiseläinplanktonista ja rataseläimistä. Järvessä esiintyvä taimen ei ole tehokas planktivori, joten se on todennäköisesti vaikuttanut Kuutsjärven eläinplanktonlajistoon lähinnä trofiatasojen välisten vuorovaikutusten kautta, hävittämällä selkärangattomat pedot pelagiaalista. Tippakurussa sen sijaan havaittiin kalattomille järville poikkeuksellisen runsaasti rataseläimiä ja äyriäiseläinplankton oli kooltaan verrattaen pientä. Myös äyriäiseläinplanktonin sijainti oli monilta osin poikkeava muihin tutkimuksiin nähden. Tippakurun pelagiaalissa, poikkeuksellisesti myös päiväsaikaan esiintyneet selkärangattomat pedot <i>G. lacustris</i> ja <i>C. flavicans</i> ovat tehokkaalla, myös suuriin eläinplanktereihin kohdistuneella predaatiolla todennäköisesti muovanneet Tippakurun eläinplanktonyhteisöstä ja sen vasteista hyvin omaleimaisen sekä poikkeavan muihin kalattomiin järviin nähden. Voimakkaammasta selkärangattomien petojen predaatiosta Tippakurussa kuitenkin kertovat <i>Bosmina</i> spp. -vesikiripun suuremmat mucrot verrattuna Kuutsjärveen, jossa istutettu taimen on hävittänyt selkärangattomat pedot pelagiaalista.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords eläinplankton, hankajalkainen, vesikirppu, taimen, <i>Bosmina</i> spp., luontaisesti kalaton, selkärangattomat pedot, mucro			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Professori Jukka Horppila, Helsingin yliopisto			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Helsingin yliopiston kirjasto, Helsingfors universitets bibliotek, Helsinki University Library			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

SISÄLLYSLUETTELO

1. JOHDANTO	3
1.1. Kalaistutukset ja niiden vaikutus eliöyhteisöön	3
1.2. Taimen.....	4
1.3. Luontaisesti kalattomat järvet ja selkärangattomat pedot pääpredaattoreina.....	5
1.4. Eläinplanktonin vasteet saalistukseen	6
1.5. Tutkimuksen tausta ja tavoitteet.....	9
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	10
2.1. Järvet.....	10
2.2. Näytteenotto	12
2.3. Aineiston käsittely	12
3. TULOKSET	13
3.1. Tutkimusjärvissä havaitut eläinplanktonitaksonit	13
3.2. Tiheys.....	14
3.3. Biomassa.....	17
3.4. Keskikoko.....	18
3.5. Eläinplanktonin kokojakauma.....	21
3.6. Eläinplanktonin vertikaalijakauma.....	25
4. TULOSTEN TARKASTELU	28
4.1. Eläinplanktonin kokoonpano ja siihen vaikuttavat tekijät luontaisesti kalattomassa ja istutetussa järvessä	28
4.1.1. Lajirunsaus.....	28
4.1.2. Erot lajistossa.....	29
4.1.3. Eläinplanktonitiheydet.....	31
4.1.4. Selkärangattomien petojen predaatio	32
4.1.5. Kalaistutukset.....	33
4.1.6. Biomassat.....	34
4.2. Äyriäiseläinplanktonin koko tutkimusjärvissä	34
4.2.1. Hankajalkaiset.....	34
4.2.2. Vesikirput.....	36

4.3. Bosminan morfologiset piirteet vasteena saalistukseen	38
4.4 Äyriäiseläinplanktonin sijainti vesipatsaassa	39
4.4.1 Vesikirput.....	39
4.4.2 Hankajalkaiset.....	41
5. JOHTOPÄÄTÖKSET	44
6. KIITOKSET	45
7. VIITTELUETTELO.....	46

1. JOHDANTO

1.1. Kalaistutukset ja niiden vaikutus eliöyhteisöön

Kalaistutukset ovat yksi laajimmalle levinnyt ihmistoiminnan tapa, jolla vaikutamme vesiekosysteemeihin (Moyle 1986, Allan ja Flecker 1993, Gozlan ym. 2010). Kalaistutuksia on tehty ympäri maailman etenkin virkistyskalastusta ajatellen (Knapp ym. 2001, Holmes ym. 2017). Useimmat istutetuista lajeista kuuluvat lohikalajien sukuun (Holmes ym. 2017) ja taimen onkin yksi laajimmin uusiin elinympäristöihin istutetuista kalalajeista sen luontaisella levinneisyysalueella (Tammi ym. 2003), erityisesti sitä on istutettu kalattomiin latvajärviin (Knapp 2001, Schabetsberger ym. 2009). Kalaistutusten on havaittu aiheuttavan muutoksia alkuperäisessä lajistossa, kuten kaloissa (Jellyman ja McIntosh 2010), selkärangattomissa (Bradford ym. 1998, Herbst ym. 2009, Martinez-Sanz ym. 2010) ja äyriäiseläinplanktonissa (Bradford ym. 1998, O'Brien ym. 2004, Budy ym. 2005, Holmes ym. 2017).

Istutettujen planktivorikalajien suoraa vaikutuksia planktoniyhteisöön on tutkittu laajasti (Pace ym. 1998, Donald ym. 2001, Jeppesen ym. 1996, Slusarczyk 1997). Planktivorikalajien predaatio on valikoivaa perustuen planktonyksilön kokoon ja erottuvuuteen (Brooks ja Dodson 1965, Zaret ja Kerfoot 1975). Tällainen planktivorikalajien suora saaliin kokoon perustuva saalistus voi muuttaa eläinplanktonin kokojakaumaa sekä lajiston kokoonpanoa (Knapp ym. 2001). Istutetuissa järvissä monet yleiset suurikokoiset äyriäiseläinplanktonilajit ovat tulleet harvinaisiksi tai kadonneet (Bradford ym. 1998, Holmes ym. 2017) ja monissa tutkimuksissa onkin havaittu pienen äyriäisplanktonin ja rataseläinten dominoivan järvissä, joissa esiintyy kalaa (Brooks ja Dodson 1965, Knapp ym. 2001, Schabetsberger ym. 2009, MacLennan ym. 2015, Holmes ym. 2017).

1.2. Taimen

Kalalajien, jotka ovat ravinnonkäytöltään generalisteja, kuten taimen, vaikutuksia eliöyhteisön rakenteeseen istutusten yhteydessä on tutkittu vähemmän (Persson ym. 1992, Knapp ym. 2001, Schabetsberger ym. 2009, Strock ym. 2013, Milardi ym. 2016, Holmes ym. 2017). Tällaisten lajien predaatio vaikuttaa eläinplanktoniin lähinnä trofiatasojen välisten vuorovaikutusten kautta hävittämällä niiden selkärangattomat pedot, jotka valitaan saaliiksi yleensä näköaistin avulla (Wilhelm ym. 1999, Druin ym. 2011, MacLennan ym. 2015). Taimen (*Salmo trutta* L.) valitsee saaliinsa sen koon, näkyvyyden ja saatavuuden perusteella (Bridcut ja Giller 1995), mutta ei ole tehokas planktivori. Taimenet käyttävät selkärangattomia petoja ravinnokseen ja saattavat näin vähentää tai jopa hävittää selkärangattomat pedot (McPeck 1998, Tate ja Hershey 2003, Knapp ym. 2005, Tiberti ym. 2014) tai vaikuttaa niiden sijaintiin ja käyttäytymiseen järvessä (McIntosh ja Townsend 1994, 1996). Jotkut selkärangattomat lajit, kuten sulkasääsken (*Chaoborus flavicans*)-toukat, voivat kuitenkin elää rinnakkain kalojen kanssa vuorokautisten vertikaalivaellusten ansiosta (Berendonk ja Bonsall 2002). Osa selkärangattomista pedoista käyttää hyväkseen myös veden sameutta sekä vähähappisia vesikerroksia ja voivat näin välttää predaatiota (Horppila ym. 2000, Liljendahl-Nurminen 2006). Joidenkin pohjaan kaivautuvien selkärangattomien lajien on myös havaittu hyötyvän kalojen läsnäolosta (Tiberti ym. 2014). Kalapredaatiolla onkin hyvin suuri rooli selkärangattomien petojen yhteisöjen muokkaajana järvissä (Schilling ym. 2009a).

Vaikka taimen on ravinnonkäytöltään generalisti, sen on havaittu käyttävän myös äyriäiseläinplanktonia ravinnokseen (Hanisch 2016), valikoiden suurta äyriäiseläinplanktonia (Lampert ja Sommer 2007, Schabetsberger ym. 2009). Lohikaloilla tehtyjen istutusten onkin havaittu laskeneen äyriäiseläinplanktonin keskikokoa ja/tai runsautta järvissä (Jeppesen ym. 1997, McNaught ym. 1999, Parker ym. 2001, Tiberti ym. 2014). Istutetuissa järvissä monet yleiset suurikokoiset äyriäiseläinplanktonilajit ovat tulleet harvinaisiksi tai kadonneet (Bradford ym. 1998, Holmes ym. 2017).

1.3. Luontaisesti kalattomat järvet ja selkärangattomat pedot pääpredaattoreina

Mannerjään vetäytyessä viimeisen jääkauden jälkeen tuhansia pieniä järviä muodostui jään jättämiin painanteisiin pohjoisessa Fennoskandiassa. Maantieteellisistä noususteistä, kuten vesiputouksista johtuen, monet näistä järvistä eivät ole yhteydessä alempiin järviin ja jokiin ja ovat siksi luontaisesti kalattomia. Kalattomissa järvissä koko ravintoverkko on muotoutunut erilaiseksi visuaalisesti saalistavien kalojen predaation puuttuessa. Näissä järvissä selkärangattomat pedot, kuten akvaattiset hyönteiset tai petomaiset hankajalkaisäyriäiset voivat toimia huippupetoina ja vaikuttaa eläinplanktonyhteisöjen rakenteeseen (Anderson ja Raasvelt 1974, Kerfoot 1975, McNaught ym. 1999, Riessen ja Young 2005, Schilling ym. 2009a). Selkärangattomat pedot ovat toiminnallisesti erilaisia saalistajia verrattuna kaloihin (Kurzava ja Morin 1998). Näiden petojen saalistus perustuu yleensä tuntoaistiin (mekanoreseptorit) (Hellsten ym. 1999) ja on usein kokorajoitteista, suuntautuen pienempiin eläinplanktonyksilöihin (Spitze 1985, O'Brien 1987, Mumm 1997). Useat tutkimukset ovatkin havainneet isojen eläinplanktonyksilöiden olevan runsaampia kalattomissa järvissä (Brooks ja Dodson 1965, Carpenter ym. 1985, Vanni 1987, Pace ym. 1999, Holmes ym. 2017). Saaliin sieppaamisenestyksen määrittää yleensä selkärangattoman pedon leukojen koko ja sen kyky käsitellä saalis sieppaamisen jälkeen (Mumm 1997). Monet selkärangattomat pedot käyttävät kemiallisia tai hydromekaanisia viestejä saaliin paikantamiseen (Stenson 1978, Pastorok 1980, Herzig ja Auer 1990). Eri selkärangattomien petojen saalistustekniikat sekä tapa havaita saalis ovat yksilöllisiä ja vaihtelevat keskenään (Hellsten ym. 1999). Useiden eri selkärangattomien petojen ja joidenkin pohjaeläinten saalistuksen vaikutukset eläinplanktoniin ovat hyvin tutkittuja (Brooks ja Dodson 1965, Neill 1981, Paul ym. 1995).

Kalattomien järvien selkärangattomien petojen yhteisö eroaa usein selkeästi kaloja sisältävien järvien yhteisöstä (Knapp ym. 2001, Tiberti ym. 2014). Kalattomissa

järvissä selkärangattomien petojen runsauden on havaittu olevan paljon suurempi (Tate ja Hershey 2003, Rennie ja Jackson 2005, Drouin ym. 2011, Holmes ym. 2017). Muun muassa *Chaoboruksen* esiintymisen, tiheyden ja lajikoostumuksen on havaittu eroavan kalattomien ja kaloja sisältävien järvien välillä (Schilling ym. 2009b, Holmes ym. 2017). Drouin ym. (2011) havaitsivat samojen pohjaeläinten esiintyvän sekä kalattomissa että kaloja sisältävissä järvissä, mutta niiden suhteellinen runsaus oli erilainen. Toisaalta monet tutkimukset ovat havainneet kalapredaation hävittävän tietyt selkärangattomat pedot kokonaan järvestä kalaistutusten jälkeen (Tiberti ym. 2014). Joidenkin kaivautuvien selkärangattomien petojen on kuitenkin myös havaittu hyötyvän kalojen läsnäolosta (Knapp ym. 2001, Tiberti ym. 2014).

1.4. Eläinplanktonin vasteet saalistukseen

Etenkin suurempien ja näkyvämpien eläinplanktereiden yksi tapa estää kohtaamisia visuaalisesti saalistavien petojen kanssa on vaeltaa vesipatsaassa alaspäin pimeämpään vesikerrokseen päiväsaikaan (Zaret ja Kerfoot 1980, Lampert 1989). Visuaalisesti saalistavien kalojen saalistuksen onkin arvioitu olevan kaikista suurin syy eläinplanktonin vertikaalisiin vaelluksiin (Lampert ym. 2003). Vertikaalisten vaellusten voimakkuus kasvaa eläinplanktonyksilöiden koon ja veden kirkkauden kasvaessa (Dini ym. 1987, Dodson 1990). Myös predaatiopaineen voimakkuus vaikuttaa vertikaalisten vaellusten voimakkuuteen (Dodson 1990, Dini ja Carpenter 1991, Farrell ja Hodgson 2012). Saalistuspaineen lisäksi myös useiden muiden tekijöiden, kuten valon, UV-säteilyn, lämpötilan sekä ravinnon saatavuuden on arvioitu vaikuttavan eläinplanktonin tekemisiin vertikaalisiin vaelluksiin (Neill 1990, Dini ja Carpenter 1991, Rautio ym. 2003). Vertikaalisia vaelluksia esiintyy myös kalattomissa järvissä ja ainakin *Chaoboruksen* tiedetään aiheuttavan vaelluspainetta eläinplanktonille (Lampert ym. 1993, Nesbitt ym. 1996), vaikka saalistustekniikka on tuntoaistiin perustuva eikä näköaistiin pohjautuva. Erilaisesta saalistustekniikasta johtuen syvämpi vesi ei suoja eläinplanktonia selkärangattomien petojen predaatiolta, vaan eläinplanktonin on kannattavampaa oleskella lähellä pintaa, jossa ravintoa on myös enemmän tarjolla (Dodson 1988,

Gonzalez 1998). Nesbitt ym. (1996) havaitsivatkin *Daphnian* siirtyvän vesipatsaassa ylöspäin *Chaoboruksen* läsnä ollessa vähentääkseen päällekkäistä sijaintia. Tällaisen ”käänteisen” (reverse) vaelluksen uskotaan johtuvan kemiallisista tekijöistä, erityisesti kairomoneista, joita selkärangattomat pedot erittävät. Myös Rautio ym. (2003) havaitsivat *Daphnian* oleskelevan pilvisinä päivinä lähellä pintaa pienissä kalattomissa *Chaoborusta* sisältävissä lammissa Suomen Lapissa. Voimakkaan UV-säteilyn aikaan *Daphnia* kuitenkin vältteli pintavettä. Wilhelm ym. (2000) havaitsivat *Daphnian* pysyttelevän lähellä pintaa myös *G. lacustrista* sisältävässä, kalattomassa järvessä. Eri eläinplanktonlajien vaellusstrategiat vaihtelevatkin todennäköisesti riippuen niiden pääpredaattorista.

Toinen eläinplanktonin keino vähentää mahdollisuutta joutua selkärangattoman pedon hyökkäyksen kohteeksi ja siepatuksi on kehittää morfologisia piirteitä, kuten piikit, kypärät, erikoiset muodot ja suuri koko, jotka tekevät nappaamisen ja saaliin käsittelyn vaikeammaksi saalistajalle. Monia tällaisia esimerkkejä tiedetään, kuten vesikirppujen ”kypärät” (*cladocera* helmets) (Mort 1986) ja *Daphnian* ”niskapiikit” (neck spines) (Havel ja Dodson 1984, Repka ym. 1994, Tollrian 1995), pitkänomaiset ulokkeet ja kasvava koko (Kerfoot 1975, Palm ym. 2005, Korosi ym. 2013) sekä geelikapseli *Holopediumilla* (O’Brien ym. 1979). Jos eläinplankton on enemmän alttiina mekaanisesti saalistavien selkärangattomien petojen kuin visuaalisesti saalistavien kalojen saalistukselle, on morfologisten piirteiden kehittäminen yleensä kannattava strategia (Hellsten ym. 1999). Monissa tapauksissa nämä morfologiset piirteet kehitetään vain saalistajan läsnä ollessa (Hebert ja Grewe 1985, Stenson 1987, Dodson 1988, Tollrian 1995). Sekä morfologisten piirteiden kehittäminen että käytöksen adaptaatiot, kuten vaellukset vesipatsaassa, vievät paljon energiaa, eivätkä tapahdu ilman tappioita kasvussa ja lisääntymisessä (Wellborn ym. 1996).

Vesikirppu *Bosmina spp.* on kosmopoliitti eläinplankteri ja yksi järviemme avainherbivoreista, joka myös reagoi hallitsevaan saalistusjärjestelmään ja sitä onkin käytetty epäsuorana indikaattorina saalistukseen (Palm ym. 2005, Alexander ja Hotchkiss 2009, Korosi ym. 2010, 2013). *Bosminalla* esiintyy paljon vaihtelua

fenotyypissä (koko, muodot, ulokkeet) johtuen todennäköisesti predaatiosta (Lieder 1983, Adamczuk 2016). Muutokset etenkin *Bosminan* mucrojen keskimääräisissä pituuksissa on havaittu heijastavan muutoksia saalistuspaineessa (Kerfoot 1975, Black 1980, Post ym. 1995) ja se on havaittu myös useissa paleolimnologisissa tutkimuksissa (Alexander ja Hotchkiss 2009, Korosi ym. 2013). Myös *Bosminan* ruumiin koko (carapace) sekä antennulojen koko voi vaihdella saalistuspaineesta riippuen, mutta mucrojen kokoa on pidetty kaikkein luotettavimpana *Bosminan* vasteena saalistukseen (Korosi ym. 2013). Suurempi mucron pituus tuo etua tehden *Bosminasta* vaikean siepata, pidellä ja kuluttaa kokorajoitteisille selkärangattomille pedoille (Kerfoot 1975). Labaj ym. (2014) havaitsivat selvän merkitsevän positiivisen korrelaation *Bosminan* mucron pituuksissa ja *Chaoboruksen* senhetkisen runsauden välillä kalattomissa järvissä. Järvissä, joissa kalakanta oli vahva ja selkärangattomia petoja vähän, *Bosminan* mucrojen havaittiin olevan lyhyitä ja *Bosminan* tiheydet olivat suuremmat (Labaj ym. 2013).

Useiden tärkeiden äyriäiseläinplanktereiden, kuten *Daphnian* ja *Bosminan* kokojakauma on havaittu vaihtelevan huomattavasti riippuen dominoivasta predaattorista (Leavitt ym. 1989, Alexander ja Hotchkiss 2009, Korosi ym. 2013). Selkärangattomat pedot keskittyvät pienempiin vesikirppulajeihin tai yksilöihin, joilla on pienempi ruumiinkoko ja lyhyemmät ulokkeet, kuten antennulat ja mucrot (Mort 1986, Tollrian 1995). Kalattomissa järvissä, joissa pääpredaattorina esiintyi *Gammarus lacustris*, havaittiin esiintyvän jopa epätavallisen suuria *Daphnioita* (Wilhelm ym. 1999). *G. lacustris*en havaittiin suosivan ravintonaan *Daphniaa* verrattuna *H. Arcticus* -hankajalkaiseen ja valitsevan ravinnokseen lähinnä 1.00-2.41 mm:n kokoisia yksilöitä. Kun *G. lacustris*elle tarjottiin ravinnoksi hyvin suurikokoisia *Daphnioita*, se ei kokorajoittuvuutensa takia pystynyt sieppaamaan niitä saaliiksi (Wilhelm ym. 2000). Kalat päinvastoin pystyvät yleensä helposti nielemään eläinplanktonia valikoiden suurimmat ja näkyvimmat eläinplanktonyksilöt (O'Brien 1987). Holmes ym. (2017) raportoivat vesikirppujen sekä calanoida -hankajalkaisten olevan kooltaan suurempia kalattomissa järvissä verrattuna järviin, joissa esiintyi kalaa, luontaista tai istutettua. Istutetuissa järvissä monien yleisten suurikokoisten äyriäiseläinplanktonlajien onkin havaittu tulleen

harvinaisiksi tai kadonneen (Bradford ym. 1998, Holmes ym. 2017). *Bosmina* on suhteellisen pieni eläinplankteri eikä monesti pysty uimaan karkuun suurempia ja nopeampia selkärangattomia petoja, vaan sen täytyy luottaa muihin puolustusmekanismeihin (Hellsten ym. 1999). Useat tutkimukset ovatkin osoittaneet, että erilaiset morfologiset piirteet voivat tehdä eläinplanktonin vähemmän haavoittuvaksi selkärangattomien petojen saalistusta vastaan (Kerfoot 1978, Havel ja Dodson 1984, Hellsten ym. 1999). Kalattomissa yhteisöissä eläneet eläinplankterit ovat voineet kehittää saalistukselta suojaavia strategioita, jotka eivät toimi visuaalisesti saalistavia kaloja vastaan (McPeck 1998). Kaikista korostunein vaikutus kalaistutuksilla onkin havaittu olevan luontaisesti kalattomissa järvissä (Dunham ym. 2004), jossa eliöyhteisö on saanut kehittyä ilman visuaalisesti saalistavien kalojen predaatiota.

1.5. Tutkimuksen tausta ja tavoitteet

Tämä tutkimus liittyy laajempaan Environmental Change Research Unit (ECRU)-ryhmän hankkeeseen, jossa tutkittiin kalaistutusten vaikutuksia Lapin karujen järvien sinileväongelmien syntyyn. Tutkimusjärvet Kuutsjärvi ja Tippakuru sijaitsevat Itä-Lapissa, Värriön luonnonpuiston alueella. Molemmat järvet ovat luontaisesti kalattomia latvajärviä, mutta Kuutsjärveen on istutettu taimenta 80-luvulla, Värriön tutkimusaseman henkilökunnan tarpeisiin. Järveen muodostui pysyvä taimenkanta, eikä uusia istutuksia ole tehty tämän jälkeen. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli tutkia Värriön luonnonpuistossa sijaitsevien kahden pienen luontaisesti kalattoman järven eläinplanktoniyhteisöjä ja eläinplanktonin vasteita saalistukseen kesällä 2010. Milardi ym. (2016) tutkimuksessa, osana samaa ECRU-hanketta, havaittiin että Kuutsjärveen tehdyt kalaistutukset aiheuttivat selkärangattomien petojen katoamisen pelagiaalista. Tähän perustuen voidaan olettaa, että eläinplanktoniin kohdistuva predaatio eroaa selvästi järvien välillä.

Tutkimuksessa selvitettiin eri kuukausien sekä järvien välisiä eroja eläinplanktonilajistossa sekä eläinplanktonin runsaudessa. Erilaisesta predaatiopaineesta johtuen äyriäiseläinplanktereiden keskikokoja sekä

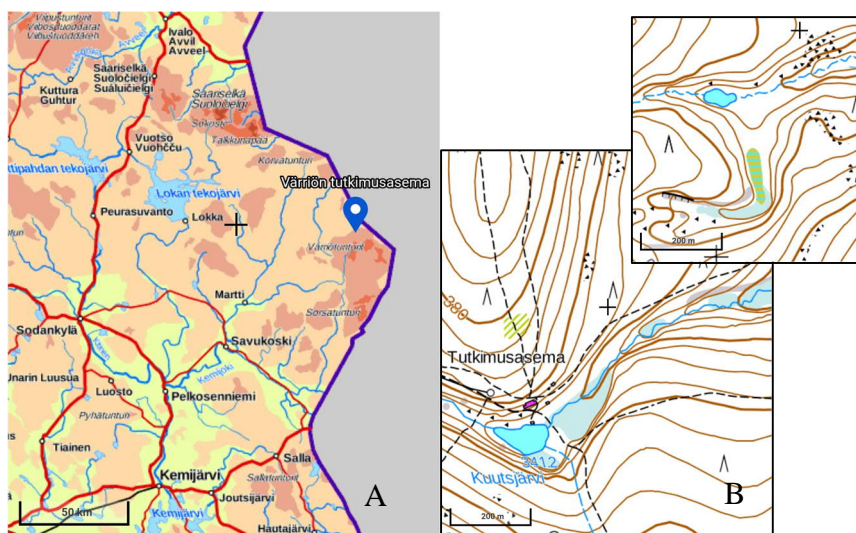
kokojakaumia verrattiin keskenään ja selvitettiin, eroaako lajisto kooltaan tutkimusjärvien välillä. *Bosmina*-vesikirppujen osalta verrattiin mitattujen ulokkeiden (mucro, antennula) sekä ruumiin kokoa (carapace) eri kuukausina, selvittääksemme niihin kohdistuvan predaatiopaineen voimakkuutta. Tutkimushypoteesina oletan *Bosminan* ulokkeiden ja eläinplanktonin koon olevan suurempia kalattomassa Tippakurussa voimakkaammasta selkärangattomien petojen predaatiopaineesta johtuen. Eläinplanktonin erilaisten vasteiden ja selviytymisstrategioiden sekä predaation voimakkuuden arvioimiseksi myös äyriäiseläinplanktonin vertikaalinen sijainti vesipatsaassa selvitettiin päivällä otetuista näytteistä. Oletan äyriäiseläinplanktonin tekevän Kuutsjärvestä vertikaalisia vaelluksia lähemmäs pohjaa valoisaan aikaan taimenen läsnäolosta johtuen. Tippakurussa oletan äyriäiseläinplanktonin pysyttelevän lähellä pintaa myös päivällä, missä ravintoa on enemmän tarjolla, sillä visuaalisesti saalistavia predaattoreita ei esiinny järvestä.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Järvet

Kuutsjärvi (67°44'49.13"N, 29°36'35.47"E) on pieni (~0.7 ha) latvajärvi, joka sijaitsee 341 metriä merenpinnan yläpuolella Itä-Lapissa (kuva 1). Järvi on mesotrofinen (TP 13-26 µg l⁻¹, TN 67-152 µg l⁻¹), matala (maksimisyvyys ja näkösyvyys 8,5 metriä) ja kirkasvetinen. Tippakuru (67°46'5,9"N, 29°37'46.78"E) on pieni (~0.2 ha) latvajärvi <2.5 km päässä Kuutsjärvestä. Järvi on oligotrofinen/mesotrofinen (TP 3-13 µg l⁻¹, TN 98-450 µg l⁻¹), matala ja humuksinen (maksimisyvyys 5 metriä ja näkösyvyys 4,5 metriä). Molemmissa järvissä on yksinkertaiset, jyrkät, kasvipeitteiset rantaviivat. Valuma-alueet ovat pienet (<1,5 km²), pohjois-boreaalista havupuumetsää, valtalajina mänty (*Pinus sylvestris*). Ilmasto on mantereinen, keskilämpötila -1°C ja vuotuinen keskisadanta noin 600 mm. Järvet ovat dimiktisiä, jääpeitteisiä yleensä lokakuun puolivälistä toukokuun loppupuolelle.

Molemmat järvet ovat olleet luontaisesti kalattomia johtuen noususteistä (vesiputoukset, kivet, jyrkät kosket) niiden pienissä laskuojissa. Vuonna 1980 Kuutsjärveen kuitenkin istutettiin taimenta (*Salmo trutta*) läheisestä populaatiosta (Milardi et al. 2016) Värriön tutkimusaseman virkistyskalastustarpeisiin. Taimen muodosti pysyvän, itsestään lisääntyvän populaation eikä myöhempiä istutuksia ole tehty. Pieneen lasku-uomaan asennettiin metalliverkko, joka mahdollistaa veden virtauksen pois järvestä mutta estää istutettujen kalojen karkaamisen järvestä. Tippakuruun ei ole tehty kalaistutuksia ja se on edelleen kalaton, johtuen osittain jään alla esiintyvistä happikadosta (hypoxia) loppupalvella ja alkukeväällä. Kuutsjärven vesipatsas pysyy hapekkaana ympäri vuoden suuremmasta syvyydestä johtuen.



Kuva 1. Tutkimusjärvien a) sijainti Itä-Lapissa. Tippakuru sijaitsee noin 2,5 km b) Kuutsjärvestä koilliseen.

Värriön tutkimusasema rakennettiin Kuutsjärven rantaan vuonna 1967. Vuonna 1981 perustettiin virallisesti Värriön luonnonsuojelualue. Se on pinta-alaltaan 125 km² ja molemmat järvet sijaitsevat sen sisällä. Värriön alueella muu ihmistoiminta kuin tutkimustyö on kielletty. Järvet valittiin tutkimukseen, sillä niiden istutushistoria tunnetaan hyvin eikä järviin ole kohdistunut ihmistoiminnasta aiheutuvaa painetta kalaistutusten jälkeen.

2.2 Näytteenotto

Näytteet otettiin 1 metrin pituisella (halkaisija 10 cm) ja 7 litran vetoisella *limnos*-putkinäytteenottomella vesikerroksittain (0-1 m, 1-2 m, 2-3 m jne.) pinnasta pohjaan. Jokaisesta vesikerroksesta otettiin 3 rinnakkaisnäytettä. Näytteet otettiin kerran kesä-, heinä- ja elokuussa 2010. Jokaisen näytteen suuruus oli 20 litraa ja se konsentroidiin 50 µm:n haavilla. Haavi huuhdottiin 3 kertaa, jotta kaikki eläinplankton saataisiin mukaan. Näytteet säilöttiin formaliiniin (5 ml väkevää, neutraloitua formaliinia/100 ml näytettä).

Näyte ositettiin 2-4 osaan riippuen näytteen eläinplanktonitiheydestä. Jokainen osite laskettiin koko kammion pohjan alalta, eli koko näyte (20 litraa) laskettiin. Säilötty näyte ensin huuhdottiin ja sen jälkeen laskeutettiin 50 ml kyvetissä vähintään 20 minuutin ajan ennen näytteen laskemista. Mikroskopointi tehtiin 40x-suurenoksella. Näytteistä tunnistettiin lajit/suvut mahdollisimman tarkasti, pääasiassa kuitenkin sukutasolle. Kaikkien taksoneiden (rataseläimet + äyriäiseläinplankton) yksilömäärät laskettiin ja äyriäiseläinplanktonin pituudet mitattiin 30 ensimmäiseltä yksilöltä jokaisesta näytteestä. *Bosmina*-vesikirput mitattiin otsasta takapiikin tyveen ja *Daphnia*-vesikirput mitattiin silmästä piikin tyveen. Tämän lisäksi *Bosmina*-vesikirppujen ulokkeiden koko ja kuoren suurin leveys mitattiin (mucro =ml, antennula =al, carapace =cl). Hankajalkaisilta mitattiin ruumiin kokonaispituus. Hankajalkaisten osalta eroteltiin eri kehitysasteet (aikuinen, kopepodiitti, nauplius). Kaksi rinnakkaisnäytettä mikroskopointiin kustakin vesisyvyydestä. Okulaarin mitta-asteikon jako-osan pituus tarkistettiin okulaarimikrometrillä jokaisen mikroskopointikerran alussa.

2.3 Aineiston käsittely

Mittausten pohjalta määritettiin eläinplanktonitiheydet, äyriäiseläinplanktonin biomassat, keskikoot, kokojakaumat sekä sijainti vesipatsaassa. Biomassat laskettiin pituus- biomassaregressioiden avulla. Tiheydet laskettiin kaikilta

eläinplanktontaksoneilta ja hankajalkaisten eri kehtyisasteilta (aikuinen, kopepodiitti, nauplius). Hankajalkaisten ja vesikirppujen keskikoko ja kokojakaumat laskettiin mitattujen yksilöiden osalta. *Bosmina*-vesikirpulta mitattiin lisäksi antenulan ja mucron pituudet sekä kuoren suurin leveys, joita verrattiin järvien välillä. Äyriäiseläinplanktonin sijainti vesipatsaassa arvioitiin prosentuaalisina osuuksina, jotta vertailu olisi helpompaa järvien välillä.

3. TULOKSET

3.1. Tutkimusjärvissä havaitut eläinplanktontaksonit

Kesällä 2010 Tippakurussa havaittiin 21 eläinplanktontaksonia ja kehitysvaihetta ja Kuutsjärvessä 19 (taulukko 1). Lajisto oli hyvin samanlainen molemmissa järvissä. Vesikirppu *Holopedium gibberum* esiintyi kuitenkin ainoastaan Kuutsjärvessä ja *Eudiaptomus*- hankajalkaisia havaittiin vain Tippakurussa. Myös *Daphnia cristata*- vesikirppua havaittiin vain Tippakurussa. Kuutsjärven äyriäiseläinplanktoniyhteisö koostui hankajalkaisista (87,6 - 98,0 %) ja vesikirpuista (2,0 - 12,4 %) (taulukko 2). Tippakurussa hankajalkaisten osuus näytteissä oli hyvin suuri (97,6 - 99,1 %) ja vesikirppuja esiintyi hyvin vähän (0,9 - 2,4 %) kesän aikana.

Taulukko 1. Kuutsjärnessä ja Tippakurussa havaitut eläinplanktonitaxonit sekä kehitysasteet kesällä 2010.

Taksoni/kehitysvaihe	Kuutsjärvi	Tippakuru
Cladocera		
Bosmina coregoni	x	x
Bosmina spp.	x	x
Daphnia longispina	x	x
Daphnia cristata		x
Daphnia spp.	x	x
Holopedium gibberum	x	
Polyphemus pediculus	x	x
Copepoda		
Cyclopoida aikuinen	x	x
Cyclopoida kopepodiitti	x	x
Eudiaptomus aikuinen		x
Eudiaptomus kopepodiitti		x
Copepoda nauplius	x	x
Rotifera		
Ascomorpha sp.	x	x
Asplanchna sp.	x	x
Conochilus unicornis	x	x
Kellicottia longispina	x	x
Keratella cochlearis	x	x
Keratella quadrata	x	x
Lecane sp.	x	x
Polyarthra sp.	x	x
Synchaeta sp.	x	x
Trichocerca sp.	x	x
Yhteensä	19	21

3.2. Tiheys

Kokonaiseläinplanktonitiheydet (yks. l⁻¹) (hankajalkaiset + vesikirput + rataseläimet) kasvoivat molemmissa järvissä kesän aikana ollen alhaisimmillaan kesäkuussa (kuva 2). Kesäkuussa eläinplanktonitiheydet olivat samankaltaiset molemmissa järvissä mutta heinä- ja elokuussa tiheydet olivat moninkertaiset Tippakurussa verrattuna Kuutsjärveen, johtuen korkeista rataseläintiheyksistä. Rataseläinten prosentuaalinen osuus kokonaiseläinplanktonitiheydestä kasvoi molemmissa järvissä kesän kuluessa (Taulukko 2). Tippakurussa rataseläinten osuus kokonaistiheydestä oli elokuussa jopa 91 %. Niin rataseläinten, vesikirppujen kuin hankajalkaistenkin tiheydet kasvoivat kesän aikana molemmissa järvissä. Poikkeuksena kuitenkin hankajalkaisten tiheys Tippakurussa, joka oli korkeampi heinäkuussa kuin elokuussa, johtuen nauplius-toukkien suuresta määrästä heinäkuun näytteissä.

Taulukko 2. Eläinplanktonin tiheydet (yksilöä l⁻¹), keskihajonnat (suluissa) sekä prosenttiosuudet eläinplanktonin ja äyriäiseläinplanktonin (suluissa) kokonaistiheydestä tutkimusjärvissä kesällä 2010. Tiheydet esitetty kaikkien näytteen keskiarvoina.

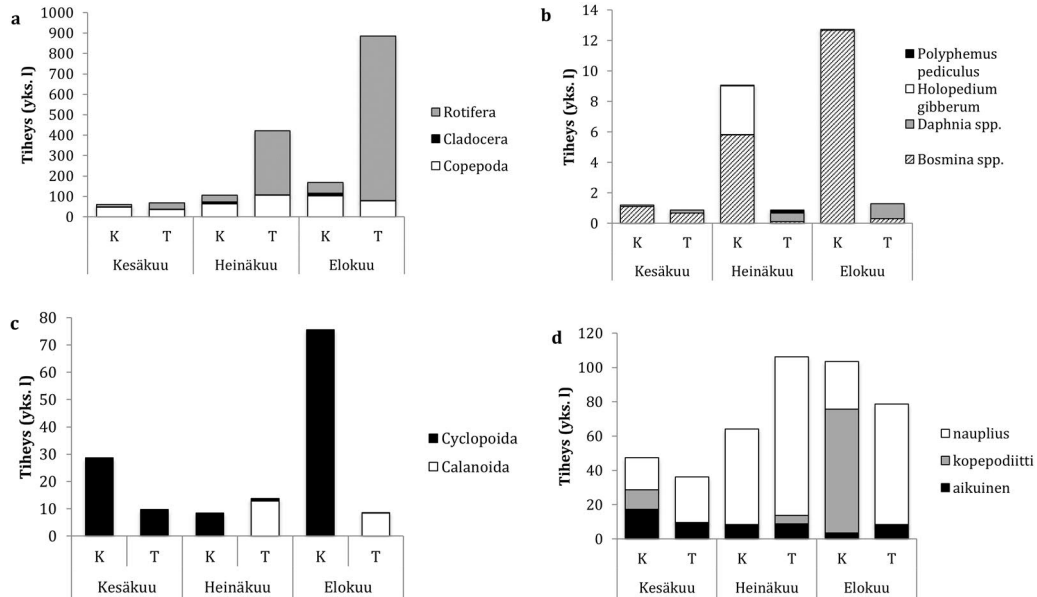
Kuutsjärvi	Tiheys					
	8.6.2010		8.7.2010		3.8.2010	
		%		%		%
Hankajalkaiset	47,3 (14,4)	79 (98)	69,2 (54,3)	62,2 (87,6)	102,3 (48,5)	61 (89,1)
Vesikirput	1,2 (1,0)	2,0 (2)	9,8 (8,4)	8,8 (12,4)	12,5 (4,4)	7,5 (10,9)
Äyriäiseläinplankton	48,5	81,0 (100)	79,0	71,0 (100)	114,8	68,5 (100)
Rataseläimet	11,6	19,0	32,3	29,0	52,9	31,5
Eläinplankton yhteensä	60,1	100	111,2	100	167,7	100

Tippakuru	Tiheys					
	9.6.2010		9.7.2010		4.8.2010	
		%		%		%
Hankajalkaiset	36,2 (16,2)	53,2 (97,6)	104,3 (83,7)	24,9 (99,1)	78,6 (70,9)	8,9 (98,4)
Vesikirput	0,9 (0,8)	1,3 (2,4)	0,9 (0,7)	0,2 (0,9)	1,3 (0,9)	0,1 (1,6)
Äyriäiseläinplankton	37,1	54,5 (100)	105,2	25,1 (100)	79,9	9,0 (100)
Rataseläimet	31,0	45,5	314,4	74,9	805,6	91,0
Eläinplankton yhteensä	68,1	100	419,6	100	885,5	100

Hankajalkaisten tiheysmaksimi oli Tippakurussa heinäkuussa (104,3 yks. l⁻¹) ja Kuutsjärvessä elokuussa (102,3 yks. l⁻¹) (kuva 2). Hankajalkaisten prosentuaalinen osuus eläinplanktonin kokonaistiheydestä vaihteli Kuutsjärvessä 61 - 79 % välillä ja Tippakurussa 9 - 53 % välillä (Taulukko 2). Prosentuaalinen osuus oli molemmissa järvissä suurin kesäkuussa ja pienin elokuussa. Hankajalkaisten prosentuaalinen osuus äyriäiseläinplanktonista oli molemmissa järvissä suuri, vaihdellen Kuutsjärvessä 88 - 98 % välillä ja Tippakurussa 98 - 99 % välillä.

Kuutsjärvessä aikuisten hankajalkaisten tiheydet pienenevät kesän loppua kohden ollen kesäkuussa 17,3 yks. l⁻¹, heinäkuussa 8,4 yks. l⁻¹ ja elokuussa 3,6 yks. l⁻¹ (Kuva 2). Tippakurussa aikuisten hankajalkaisten tiheydet pysyivät melko samanlaisina koko kesän (8,3 - 9,7 yks. l⁻¹). Hankajalkaisten kopepoditiivaiheiden tiheys oli Kuutsjärvessä suuri elokuussa (72,0 yks. l⁻¹) ja todella pieni heinäkuussa (0,1 yks. l⁻¹). Tippakurussa kopepoditiivien tiheys oli todella alhainen koko kesän (0,0 - 4,9 yks. l⁻¹), ollen korkein heinäkuussa. Nauplius-toukkien tiheydet olivat

molemmissa järvissä suuremmat kuin aikuisten tai kopepodiittien tiheydet kaikissa näytteissä, poikkeuksena elokuun näyte Kuutsjärvessä, jossa kopepodiittien tiheys oli selkeästi suurempi (72,1 yks. l⁻¹). Hankajalkaisten naupliustiheydet olivat Tippakurussa selvästi korkeammat kuin Kuutsjärvessä.



Kuva 2. Eläinplanktonin a) kokonaistiheys, b) vesikirppujen tiheydet, c) hankajalkaisäyriäisten (cyclopoida ja calanoida) tiheydet (nauplius-toukkia ei määritetty) sekä d) hankajalkaisäyriäisten (copepoda) eri kehitysvaiheiden (aikuinen, kopepodiitti, nauplius) tiheydet eri näytteenottokerroilla Kuutsjärvessä (K) ja Tippakurussa (T).

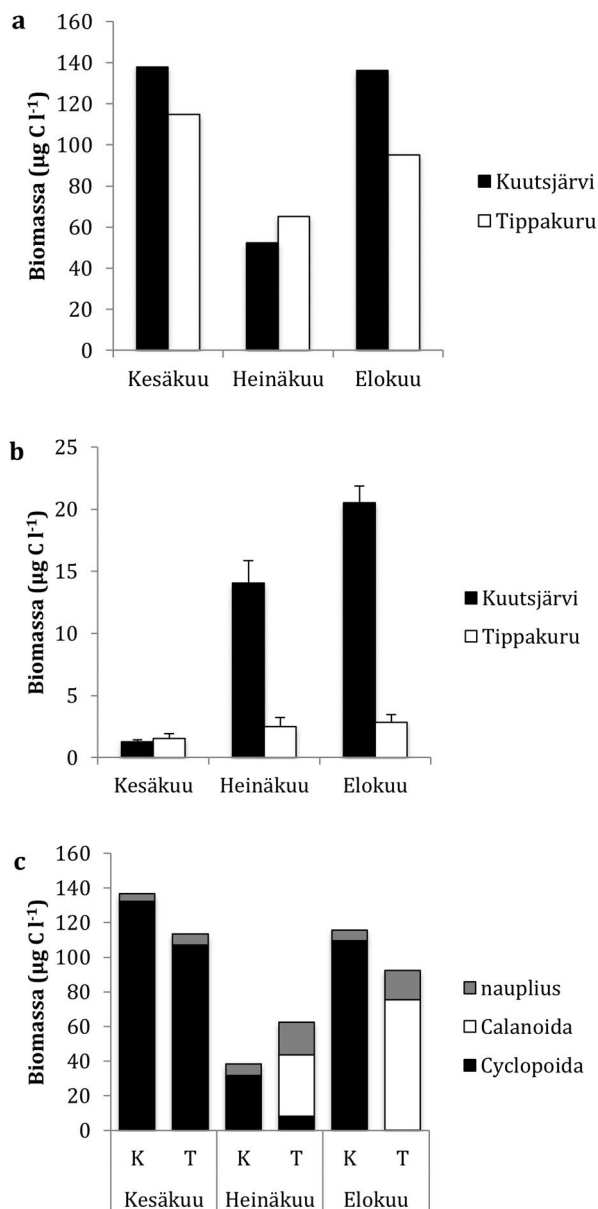
Vesikirppujen tiheydet olivat kesäkuussa matalat molemmissa järvissä (Kuva 2). Tippakurussa tiheydet pysyivät alhaisina koko kesän (0,9 - 1,3 yks. l⁻¹) kun Kuutsjärvessä tiheys nousi loppukesää kohti ollen elokuussa 12,5 yks. l⁻¹. Vesikirppujen prosentuaalinen osuus kokonaistiheydestä oli hyvin pieni molemmissa järvissä mutta erityisesti Tippakurussa, jossa se vaihteli 0,1-1,3 % välillä, ollen korkein kesäkuussa (taulukko 2). Kuutsjärvessä vesikirppujen prosentuaalinen osuus kokonaistiheydestä vaihteli 2 - 9 % välillä, ollen suurin elokuussa.

Kuutsjärvessä vesikirpuista valtalajina esiintyi *Bosmina* spp. (kuva 2). Muina lajeina esiintyi *Holopedium gibberum*, *Daphnia* spp. ja *Polyphemus pediculus*,

joiden tiheydet olivat kuitenkin melko pieniä. Tippakurussa valtalajina esiintyi *Daphnia* spp., jonka tiheydet olivat *Bosminan* tiheyksiä suuremmat heinä- ja elokuussa. Kesäkuussa *Bosmina* spp. tiheydet olivat kuitenkin suuremmat. *Polyphemus pediculus*-vesikirppua esiintyi molemmissa järvissä ainoastaan heinäkuun näytteissä.

3.3. Biomassa

Äyriäiseläinplanktonin kokonaisbiomassa vaihteli Kuutsjärvessä 52,3 - 138,0 $\mu\text{g C l}^{-1}$ välillä ja Tippakurussa 65,1 - 114,9 $\mu\text{g C l}^{-1}$ välillä (Kuva 3). Äyriäiseläinplanktonin biomassa oli molemmissa järvissä suurin kesäkuussa ja pienin heinäkuussa. Ainoastaan heinäkuussa biomassa oli Tippakurussa Kuutsjärveä suurempi. Äyriäiseläinplanktonin biomassa muodostui molemmissa järvissä valtaosin hankajalkaisäyriäisistä. Molemmissa järvissä esiintyneiden cyclopoida-hankajalkaisten biomassat olivat suurimmillaan kesäkuussa, mutta laskivat voimakkaasti heinäkuussa. Tippakurussa esiintyi heinäkuussa cyclopoida-hankajalkaisten lisäksi myös calanoida-suvun *Eudiaptomus*- hankajalkaisäyriäisiä, jolloin näiden taksonien yhteenlaskettu biomassa (43,6 $\mu\text{g C l}^{-1}$) oli Kuutsjärven biomassaa suurempi. Elokuussa cyclopoida-hankajalkaisten biomassa kasvoi Kuutsjärvessä taas voimakkaasti (109,6 $\mu\text{g C l}^{-1}$), kun Tippakurussa cyclopoida-hankajalkaisten biomassa oli enää vain 0,2 $\mu\text{g C l}^{-1}$. *Eudiaptomus*- hankajalkaisten biomassa (75,4 $\mu\text{g C l}^{-1}$) sen sijaan kasvoi Tippakurussa elokuussa. Vesikirppujen osuus äyriäiseläinplanktonbiomassasta oli pieni, vaihdellen Kuutsjärvessä 1,3 - 20,5 $\mu\text{g C l}^{-1}$ välillä ja Tippakurussa 1,6 - 2,8 $\mu\text{g C l}^{-1}$ välillä. Kuutsjärvessä vesikirppujen biomassat kasvoivat kesän kuluessa mutta Tippakurussa vesikirppujen biomassat pysyivät alhaisina koko kesän.

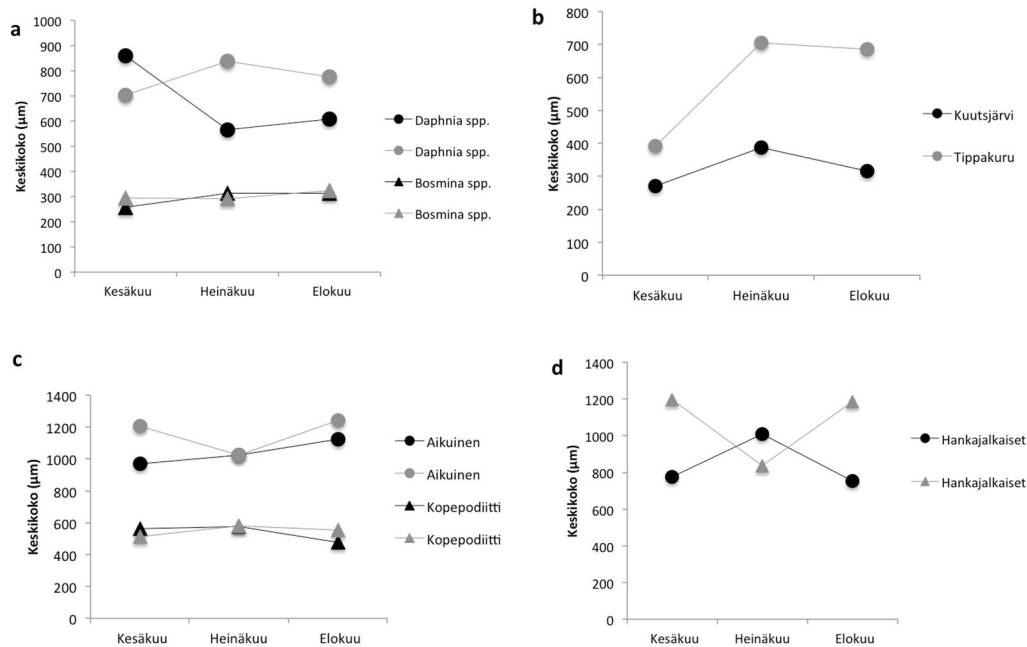


Kuva 3. Äyriäiseläinplanktonin a) kokonaisbiomassa sekä b) vesikirppujen ja c) hankajalkaisten (cyclopoida + calanoida + nauplius) biomassat eri näytteenotto-kerroilla Kuutsjärvässä sekä Tippakurussa.

3.4. Keskikoko

Aikuisten hankajalkaisäyriäisten koko vaihteli Kuutsjärvässä 968 - 1124 μm ja kopepodiittien 475 - 575 μm välillä (Kuva 4). Aikuisten hankajalkaisten keskikoko kasvoi hieman kesän aikana ollen suurin elokuussa. Kopepodiittien keskikoko oli suurin heinäkuussa. Tippakurussa aikuisten hankajalkaisten koko vaihteli 1023 -

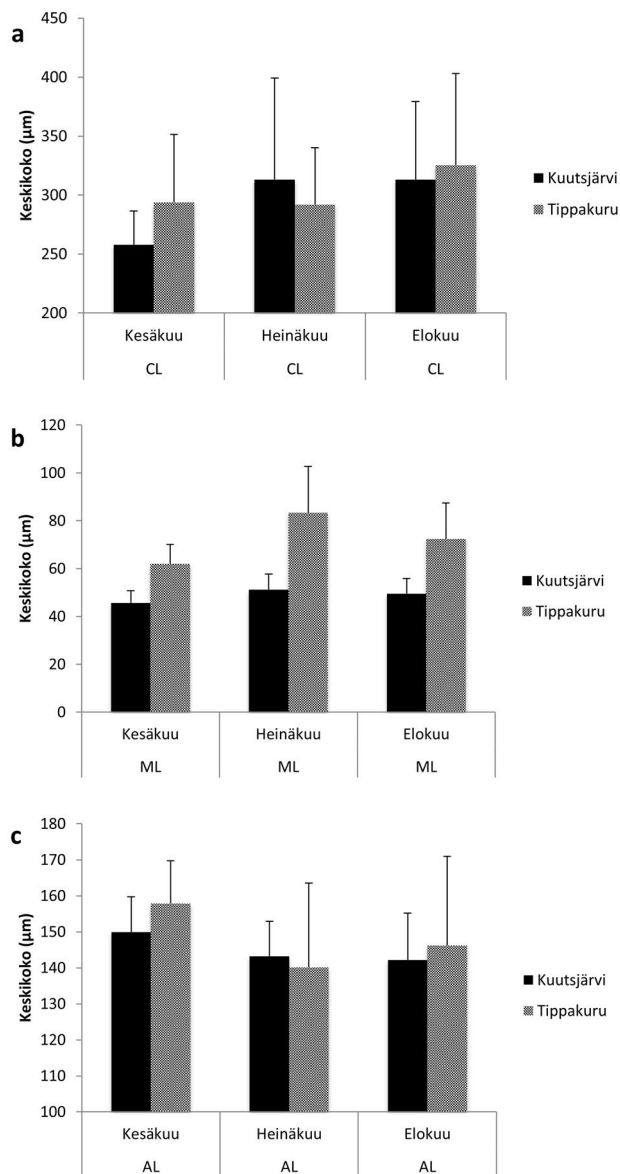
1240 μm ja kopepodiittien 512 - 582 μm välillä. Kesä- ja elokuussa aikuisten hankajalkaisten keskikoko oli Tippakurussa selkeästi suurempi kuin Kuutsjärvessä, mutta heinäkuussa keskikoko oli sama molemmissa järvissä. Myös Tippakurussa kopepodiittien keskikoko oli suurin heinäkuussa kuten Kuutsjärvessä. Aikuisten ja kopepodittivaiheen hankajalkaisten yhteenlaskettu keskikoko vaihteli molemmissa järvissä selkeästi kuukausien välillä ja muutokset olivat vastakkaisia tutkimusjärvissä. Kuutsjärvessä keskikoko oli suurin heinäkuussa (1010 μm) ja selkeästi matalampi kesä- (777 μm) ja elokuussa (752 μm). Tippakurussa keskikoko oli taas selkeästi suurempi kesä- (1198 μm) ja elokuussa (1187 μm) ja pienin heinäkuussa (837 μm) (kuva 4).



Kuva 4. Tutkimusjärvissä yleisimpinä vesikirppulajeina esiintyvien *Bosmina* spp. ja *Daphnia* spp. a) keskikoko sekä b) kaikkien vesikirppujen yhteenlaskettu keskikoko eri kuukausina. Aikuisten sekä kopepodiittivaiheen hankajalkaisäyriäisten c) keskikoko sekä d) keskikoko yhteensä (aikuinen+kopepodiitti) eri kuukausina Kuutsjärvessä (musta) ja Tippakurussa (harmaa).

Erot johtuvat lähinnä eri kehitysasteiden runsaussuhteista kuukausien välillä. Tippakurussa esiintyi eniten kopepodiitteja juuri heinäkuussa, jolloin keskikoko oli pienin. Kuutsjärvessä esiintyi kopepodiitteja taas kaikista vähiten juuri heinäkuussa, mikä nosti keskikokoa. Naupliustoukkien kokoa ei mitattu.

Bosmina-vesikirppujen ruumiin keskikoko (CL) vaihteli Kuutsjärvessä 258- 313 μm välillä, ollen suurin heinä- sekä elokuussa ja pienin kesäkuussa (Kuvat 4 ja 5). Tippakurussa ruumiin keskikoko vaihteli 292 - 325 μm välillä ollen suurin elokuussa ja pienin heinäkuussa. *Daphnia*-vesikirppujen keskikoko vaihteli kesän aikana Kuutsjärvessä 566 - 860 μm ja Tippakurussa 703 - 838 μm välillä (kuva 4).



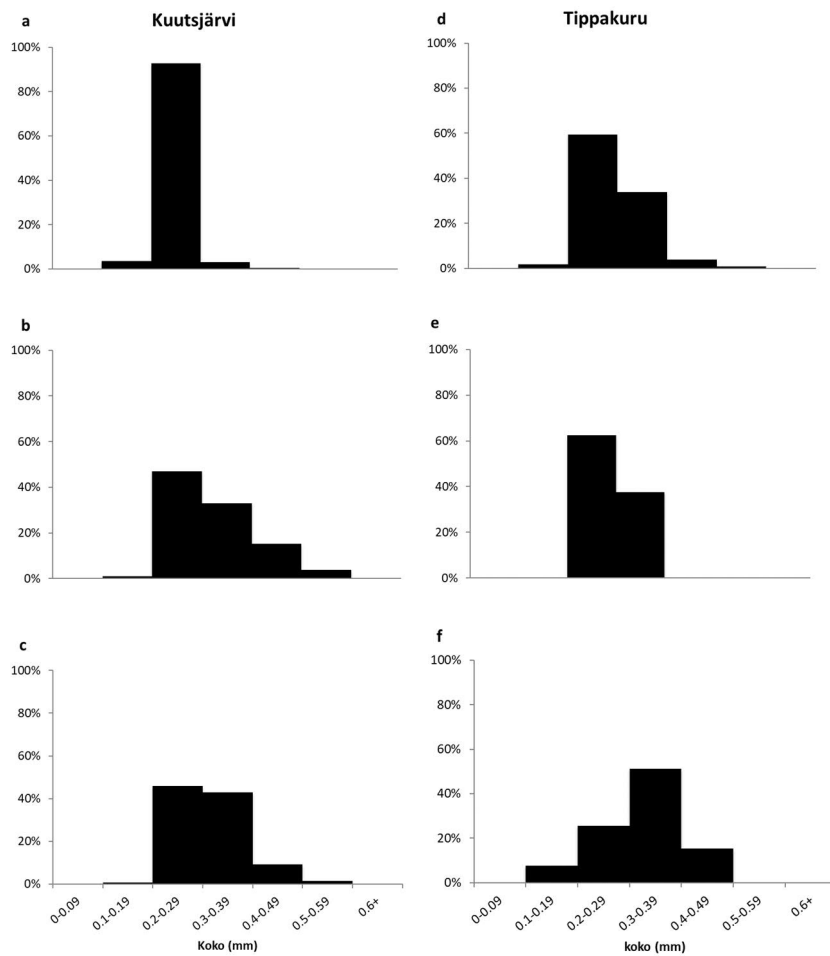
Kuva 5. *Bosminan* a) ruumiin koon (CL), b) mucron (ML) ja c) antennulan (AL) pituus sekä keskihajonta eri näytteenottoaikoilla Kuutsjärvessä ja Tippakurussa.

Daphnia-vesikirppujen keskikoko oli Kuutsjärvessä selkeästi suurin kesäkuussa ja pienin heinäkuussa. Tippakurussa keskikoko oli suurin heinäkuussa eikä se vaihdellut yhtä voimakkaasti kesän aikana. *Daphnia*-vesikirput olivat keskikooltaan selkeästi *Bosmina*-vesikirppuja suurempia molemmissa järvissä. Kaikkien vesikirppulajien yhteenlaskettu keskikoko vaihteli Kuutsjärvessä 270 - 387 μm ja Tippakurussa 391 - 706 μm välillä, ollen Tippakurussa selkeästi suurempi koko kesän (kuva 4). Tämä johtui *Daphnia*-vesikirppujen suuremmasta keskikoosta ja runsaammasta esiintymisestä Tippakurussa verrattuna Kuutsjärveen.

Bosmina-vesikirpulta mitattiin ruumiin keskikoon (CL) lisäksi mucrojen ja antennulojen koko. *Bosminan* ulokkeista mucron (ML) keskipituus vaihteli Kuutsjärvessä 46 - 51 μm välillä ja Tippakurussa 62 - 83 μm välillä (kuva 5). Mucron keskipituus oli molemmissa järvissä pienin kesäkuussa ja suurin heinäkuussa. Mucron keskipituus oli Tippakurussa selkeästi suurempi kuin Kuutsjärvessä koko kesän ajan. Antennulan (AL) keskipituus vaihteli kesän aikana Kuutsjärvessä 142 - 150 μm ja Tippakurussa 140 - 158 μm välillä. Molemmissa järvissä antennulojen pituus oli suurin kesäkuussa.

3.5 Eläinplanktonin kokojakauma

Kesäkuussa yli 90 % Kuutsjärvessä esiintyneistä *Bosminoista* oli kooltaan hyvin pieniä, 0,2 - 0,29 mm kokoisia. *Bosminoiden* koko vaihteli 0,1 - 0,49 mm välillä (kuva 6). Heinä- ja elokuussa *Bosminoiden* koko vaihteli Kuutsjärvessä 0,1 - 0,59 mm välillä. Eniten esiintyi edelleen 0,2 - 0,29 mm kokoisia yksilöitä niin heinä- (47 %) kuin elokuussakin (46 %), mutta myös tätä suurempia yksilöitä havaittiin kesäkuuta enemmän. Heinäkuussa 95 % *Bosminoista* oli kooltaan 0,2 - 0,49 mm kokoisia. Myös tätä suurempia yksilöitä esiintyi hieman (4 %). Elokuussa 98 % yksilöistä oli kooltaan 0,2 - 0,49 mm. Mitattujen *Bosminoiden* yksilömäärät vaihtelivat Kuutsjärven näytteissä 253 - 520 yksilön välillä.

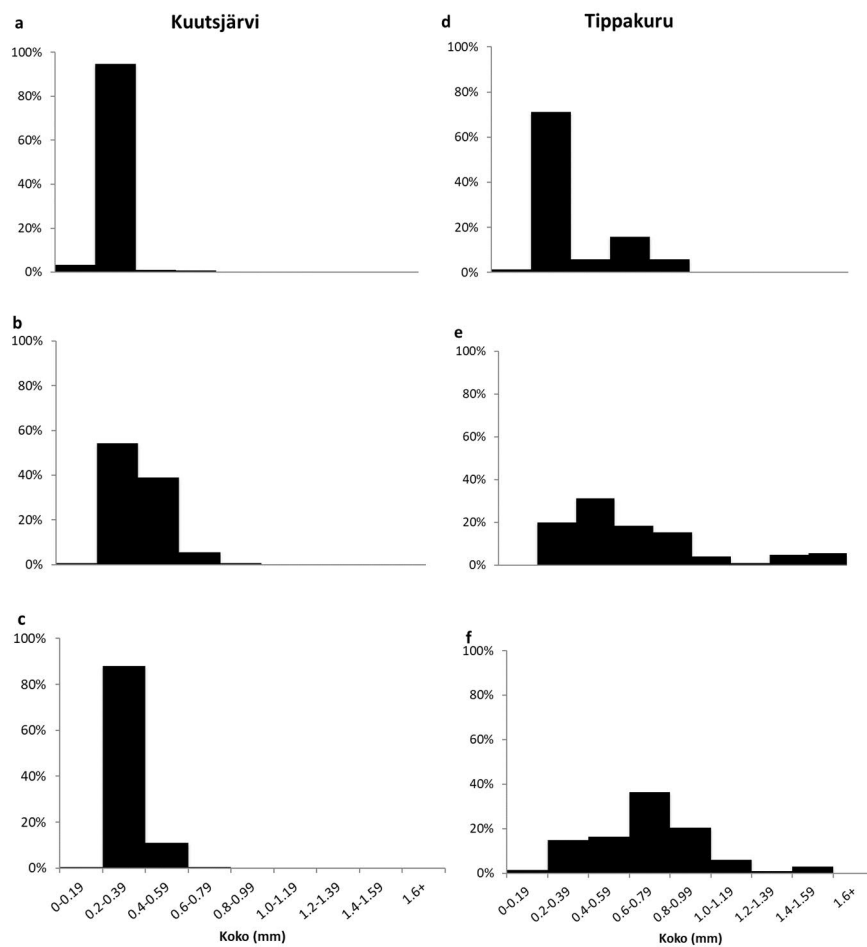


Kuva 6. *Bosminan* kokojakauma Kuutsjärvässä a) kesäkuussa, b) heinäkuussa ja c) elokuussa sekä Tippakurussa d) kesäkuussa, e) heinäkuussa ja f) elokuussa.

Tippakurussa *Bosminoiden* koko vaihteli kesäkuussa 0,1 - 0,59 mm välillä (kuva 6). Eniten (59 %) esiintyi 0,2 - 0,29 mm kokoisia yksilöitä. Myös 0,3 - 0,39 mm kokoisia *Bosminoita* esiintyi runsaasti (34 %). Heinäkuussa kaikki *Bosminat* olivat kooltaan 0,2 - 0,39 mm. Eniten (63 %) esiintyi edelleen pieniä 0,2 - 0,29 mm kokoisia yksilöitä. Elokuussa *Bosminoiden* koko vaihteli enemmän, 0,1 - 0,49mm välillä ja eniten (51 %) esiintyi 0,3 - 0,39 mm kokoisia yksilöitä. Tippakurussa *Bosmina*-vesikirppuja esiintyi selkeästi Kuutsjärveä vähemmän ja mitattujen yksilöiden määrät näytteissä vaihtelivat 16 - 106 yksilön välillä.

Kaikkien vesikirppulajien yhteenlaskettu keskikoko vaihteli Kuutsjärvässä kesäkuussa <0,19 - 1,19 mm välillä mutta 98 % yksilöistä oli kooltaan pieniä, alle

0,39 mm kokoisia (kuva 7). Heinäkuussa 55 % vesikirpuista oli alle 0,39 mm kokoisia ja 39 % oli kooltaan 0,4 - 0,59 mm. Vesikirppujen keskikoko vaihteli heinäkuussa <0,19 - 0,99 mm välillä. Elokuussa jälleen valtaosa (89 %) Kutsjärven vesikirpuista oli kooltaan alle 0,39 mm kokoisia. Loput olivat kooltaan hieman isompia, 0,4 - 0,79 mm kokoisia. Vesikirppujen koko vaihteli elokuussa < 0,19 - 0,79 mm välillä. Mitattujen vesikirppujen yksilömäärät vaihtelivat näytteissä 281 - 790 yksilön välillä.



Kuva 7. Vesikirppujen (cladocera) kokojakauma Kuutsjärvässä a) kesäkuussa, b) heinäkuussa ja c) elokuussa sekä Tippakurussa d) kesäkuussa, e) heinäkuussa ja f) elokuussa.

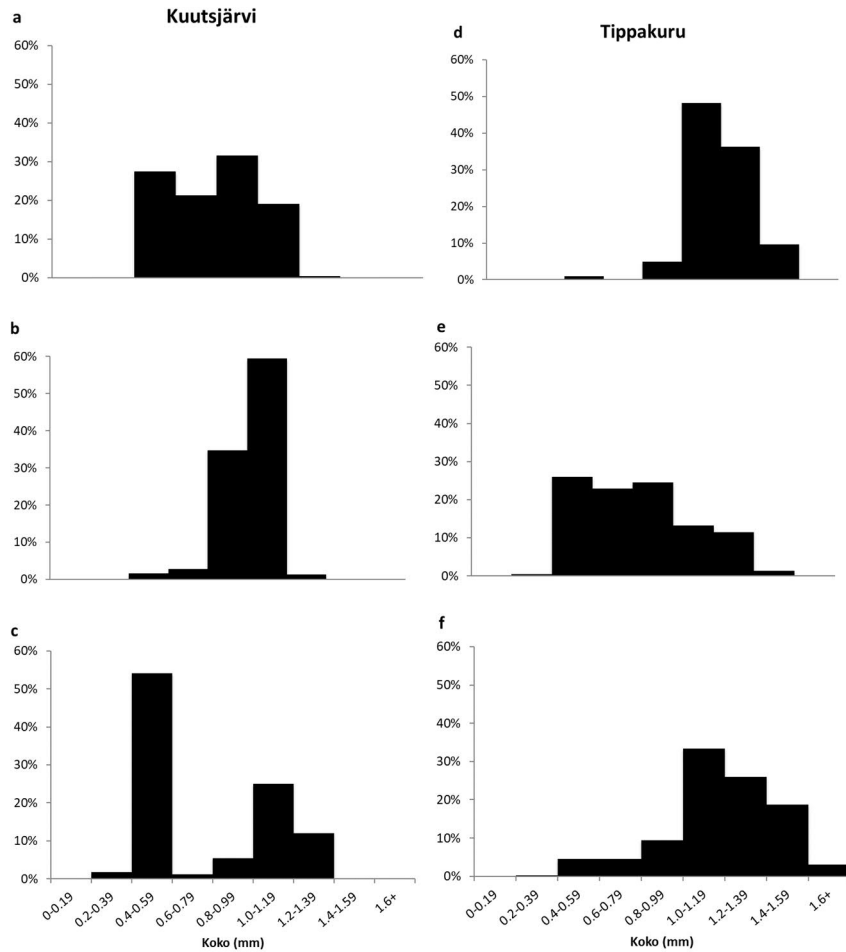
Tippakurussa vesikirppujen keskikoko vaihteli Kuutsjärveä enemmän. Kesäkuussa Tippakurun vesikirppujen keskikoko vaihteli välillä < 0,19 - 0,99 mm (Kuva 7).

Eniten (>70 %) esiintyi 0,2 - 0,39 mm kokoisia yksilöitä. Yli 15 % vesikirpuista oli kooltaan 0,6 - 0,79 mm ja yli 5 % vielä 0,8 - 0,99 mm kokoisia. Heinäkuussa vesikirppujen keskikoko vaihteli 0,2 - >1,6 mm välillä. Eniten (31 %) esiintyi 0,4 - 0,59 mm kokoisia yksilöitä. Yli 80 % vesikirpuista oli kooltaan alle 1 mm kokoisia. Yli 10 % vesikirpuista oli kuitenkin vielä yli 1,4 mm pituisia. Elokuussa vesikirppujen keskikoko vaihteli Tippakurussa <0,19 - 1,59 mm välillä eikä suuria, yli 1,4 mm kokoisia yksilöitä esiintynyt kuin vähän (3 %). Eniten (37 %) oli kooltaan 0,6 - 0,79 mm kokoisia ja 90 % yksilöistä oli alle 1 mm kokoisia. Mitattujen vesikirppujen yksilömäärät vaihtelivat näytteissä 125 - 200 yksilön välillä.

Hankajalkaisten koko vaihteli Kuutsjärvessä kesäkuussa 0,2 - >1,6 mm välillä (kuva 8). Järvessä esiintyi melko tasaisesti 0,4 - 1,19 mm kokoisia yksilöitä, eniten kuitenkin 0,8 - 0,99 mm kokoisia. Ainoastaan muutamat yksittäiset yksilöt olivat tätä pienempiä tai suurempia. Heinäkuussa hankajalkaisten koko vaihteli 0,4 - 1,39 mm välillä mutta valtaosa (94%) yksilöistä oli kooltaan 0,8 - 1,19 mm kokoisia. Suurempia yksilöitä esiintyi siis selkeästi enemmän kuin kesäkuussa. Elokuussa hankajalkaisten koko vaihteli 0,2 - 1,59 mm välillä. Toisin kuin muina kuukausina, kokojakaumataulukossa esiintyi kaksi erillistä ”huippua”. Yli 50 % yksilöistä oli kooltaan pieniä, vain 0,4 - 0,59 mm kokoisia ja loput olivat suurimmaksi osaksi (>40 %) kooltaan 0,8 - 1,39 mm kokoisia.

Tippakurussa hankajalkaisten koko vaihteli kesäkuussa 0,4 - 1,59 mm välillä (kuva 8). Suurin osa (>80 %) yksilöistä oli kooltaan melko suuria, 1,0 - 1,39 mm kokoisia. Hankajalkaisista 10 % oli vielä tätäkin suurempia, 1,4 - 1,59 mm kokoisia. Heinäkuussa valtaosa (>70 %) hankajalkaisista oli kesäkuuta pienempiä, 0,4 - 0,99 mm kokoisia. Vain 25 % yksilöistä oli kooltaan 1 mm suurempia. Hankajalkaisten koko vaihteli heinäkuussa 0,2 - 1,59 mm välillä. Elokuussa suurempien yksilöiden määrät taas kasvoivat ja yli 80 % hankajalkaisista oli yli 1 mm kokoisia. Eniten (33 %) esiintyi 1,0 - 1,19 mm kokoisia yksilöitä mutta yli 1,4 mm kokoisia yksilöitäkin esiintyi vielä reilusti (>20 %). Hankajalkaisten koko vaihteli elokuussa 0,2 - >1,6

mm välillä. Elokuussa alle 1 mm kokoisten yksilöiden osuus (20 %) oli suurempi kuin kesäkuussa (6 %).

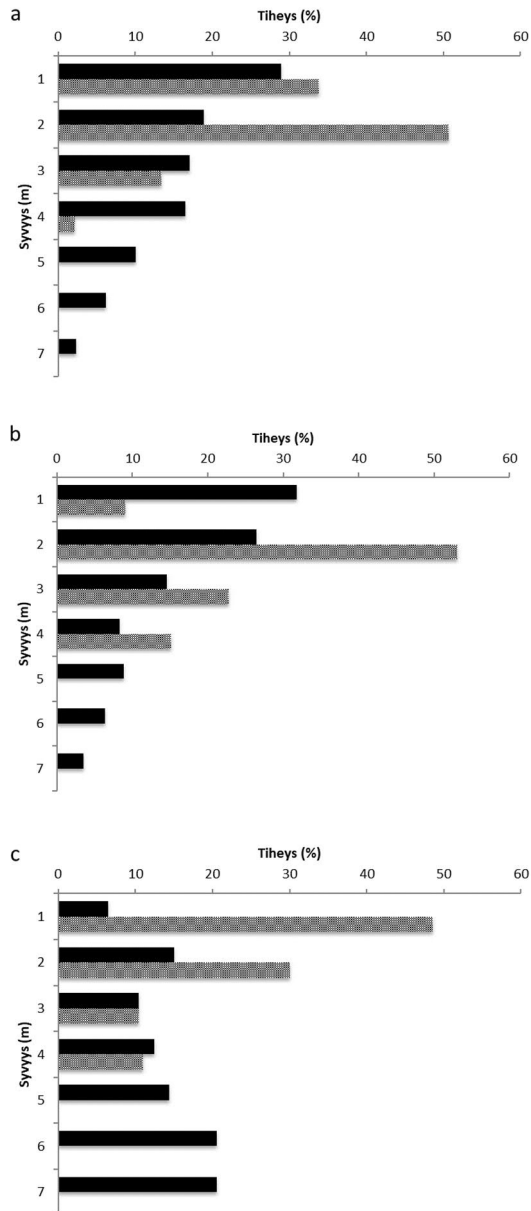


Kuva 8. Hankajalkaisten (aikuiset + kopepoditit) kokojakauma Kuutsjärvässä (syvyys 7 m) a) kesäkuussa, b) heinäkuussa ja c) elokuussa sekä Tippakurussa (syvyys 4 m) d) kesäkuussa, e) heinäkuussa ja f) elokuussa.

3.6 Eläinplanktonin vertikaalijakauma

Kesä- ja heinäkuussa vesikirppujen prosentuaaliset osuudet olivat Kuutsjärvässä suurimmat (28,9 - 31,8 %) lähellä pintaa (0-1 m) ja pienivät tasaisesti syvemmälle mentäessä (kuva 9). Pienimmät tiheydet (2,4 - 3,6 %) olivat lähellä pohjaa (6-7 m). Elokuussa vesikirput olivat tasaisemmin koko vesipatsaassa ja

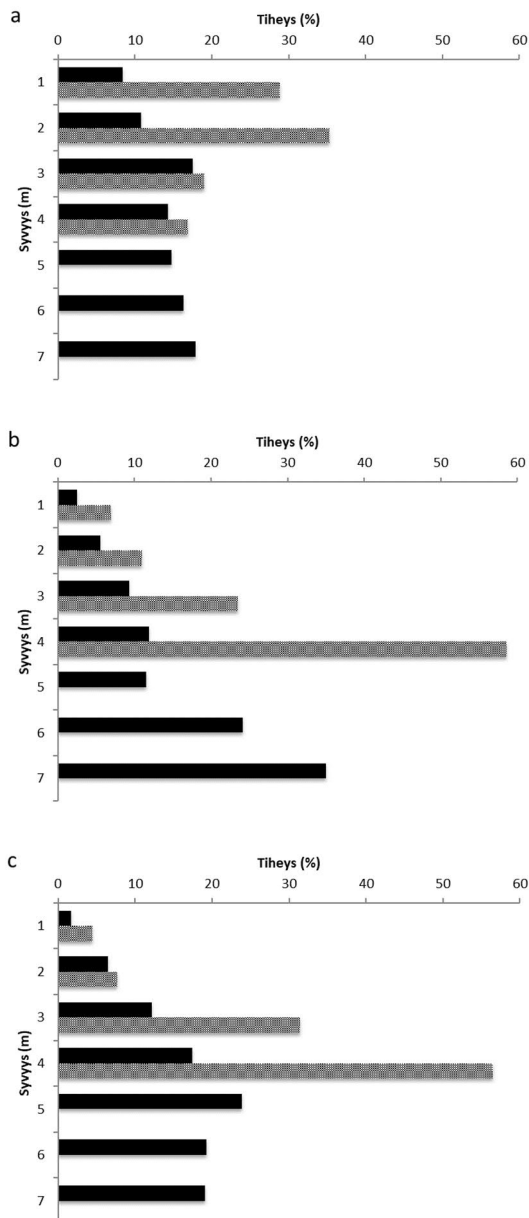
suurimmat prosentuaaliset tiheydet (20,6 %) olivat lähellä pohjaa 5-7 metrin syvyydessä.



Kuva 9. Vesikirppujen prosentuaalinen osuus eri syvyyksissä a) kesäkuussa, b) heinäkuussa ja c) elokuussa Kuutsjärven (musta) sekä Tippakurussa (harmaa).

Tippakurussa vesikirppujen tiheydet olivat kesä- ja heinäkuussa selkeästi suurimmat 2 metrin syvyydessä, jolloin yli 50 % vesikirpuista esiintyi tässä syvyydessä (kuva 9). Kesäkuussa vesikirppuja esiintyi melko runsaasti (>30 %) myös lähellä pintaa toisin kuin heinäkuussa, jolloin pinnan lähellä esiintyi alle 10

% vesikirpuista. Elokuussa vesikirppuja esiintyi Tippakurussa eniten lähellä pintaa, jolloin lähes 50 % vesikirpuista oli tässä vesikerroksessa. Vesikirppuja esiintyi 2 metrin syvyydessä vielä 30 % ja tätä syvemmillä tiheydet olivat selkeästi pienempiä (10,5 – 11 %).



Kuva 10. Hankajalkaisten prosentuaalinen osuus eri syvyyksissä a) kesäkuussa, b) heinäkuussa ja c) elokuussa Kuutsjärven (musta) sekä Tippakurussa (harmaa).

Hankajalkaiset esiintyivät kesäkuussa Kuutsjärven (0 - 7 m) melko tasaisesti koko vesipatsaassa (kuva 10). Hankajalkaisten prosentuaalinen osuus oli suurin (17,9 %)

lähellä pohjaa (6 - 7 m) ja pienin (8,4 %) lähellä pintaa (0-1m). Heinä- ja elokuussa hankajalkaisia esiintyi vain hyvin vähähän (1,7 - 2,6 %) Kuutsjärven pintakerroksessa (0 - 1 m). Heinäkuussa hankajalkaisten prosentuaalinen osuus kasvoi tasaisesti syvemmälle mentäessä, ollen lähellä pohjaa (6 - 7 m) 35 %. Elokuussa eniten hankajalkaisia esiintyi 5 metrin syvyydessä (23,9 %). Myös elokuussa hankajalkaisten määrä lisääntyi tasaisesti pinnasta 5 metrin syvyyteen saakka. Tätä syvemmällä hankajalkaisia esiintyi myös melko runsaasti.

Tippakurussa (0 - 4 m) hankajalkaisia esiintyi kesäkuussa eniten 2 metrin syvyydessä (35,3 %) ja vähiten (16,9 %) lähellä pohjaa (kuva 10). Heinä- ja elokuussa hankajalkaisia esiintyi selkeästi eniten (56,4 - 58,6 %) lähellä pohjaa jolloin yli 55 % yksilöistä esiintyi tässä vesikerroksessa. Hankajalkaisten osuudet laskivat heinä- ja elokuussa tasaisesti pintaa kohti mentäessä ja vähiten (1,7 - 4,5 %) hankajalkaisia esiintyi aivan pinnassa.

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1 Eläinplanktonin kokoonpano ja siihen vaikuttavat tekijät luontaisesti kalattomassa ja istutetussa järvessä

4.1.1 Lajirunsaus

Järvien eläinplanktonilajisto oli hyvin samanlainen taimenta sisältävässä Kuutsjärvessä ja kalattomassa Tippakurussa. Kalaistutusten vaikutuksista eläinplanktonin lajirunsauteen onkin saatu hyvin vaihtelevia tuloksia eri tutkimuksissa. Holmes ym. (2017) havaitsivat eläinplanktonin lajirunsauteen olevan suurempi istutetuissa järvissä kuin luontaisesti kalattomissa järvissä. Milardi ym. (2016) havaitsivat paleolimnologisista näytteistä vesikirppujen lajirunsauteen lisääntyneen kalaistutuksen myötä. Drouin ym. (2011) havaitsivat eläinplanktonin lajirunsauteen olevan hieman suurempi kalattomissa järvissä verrattuna järviin,

joissa esiintyy kalaa. Tiberti ym. (2014) eivät havainneet juuri eroja istutettujen ja kalattomien järvien välillä eläinplanktonin lajirunsaudessa. Omat tulokseni ovat lähimpänä Drouin ym. (2011) tekemiä havaintoja eli lajirunsaus oli hieman suurempi kalattomassa Tippakurussa. Kaikista korostunein vaikutus taimenistutuksilla on dokumentoitu olevan tuottamattomissa ja luontaisesti kalattomissa järvissä, joissa eliöyhteisö on kehittynyt ilman kalojen läsnäoloa (Dunham ym. 2004). Järven kemiallisten tekijöiden sekä järvessä esiintyvän pääpredaattorin lisäksi, äyriäiseläinplanktonin lajirunsauteen arktisilla alueilla on havaittu vaikuttavan ainakin lämpötila, korkeus merenpinnasta, järven syvyys sekä järven ympärysmitta (Rautio 1998, Korhola 1999). Tutkimusjärvistä pienemmässä Tippakurussa havaittiin hieman enemmän taksoneita kuin suuremmassa ja syvemmässä Kuutsjärvessä. Taimenistutukset ovat siis mahdollisesti hieman laskeneet eläinplanktonin lajirunsautta Kuutsjärvessä. Lajiston niukkuus tutkimusjärvissä saattaa pohjoisen sijainnin lisäksi johtua osittain siitä, ettei tunnistusta viety aina lajitasolle asti.

4.1.2 Erot lajistossa

Ainoat selkeät erot järvien eläinplanktonlajistossa olivat calanoida-sukuun kuuluvan *Eudiptomus*-hankajalkaisen sekä *Daphnia cristata*-vesikirpun esiintyminen vain kalattomassa Tippakurussa ja *Holopedium gibberum*-vesikirpun esiintyminen ainoastaan Kuutsjärvessä. Eri hankajalkaislajien esiintymisen on havaittu vaihtelevan ainakin järven koon, syvyyden, veden kirkkauden, veden värin ja järvessä esiintyvien selkärankaisten ja selkärangattomien petojen läsnäolon mukaan (Williamson ja Reid 2001). Xie ja Yang (2000) havaitsivat kalojen läsnäolon vaikuttavan paljon vähemmän cyclopoida- kuin calanoida-hankajalkaisiin ja joissain tilanteissa cyclopoida- hankajalkaisten voitiin jopa nähdä hyötyvän kalojen läsnäolosta. Cyclopoida- ja calanoida-hankaisten käyttämän ravinnon on myös havaittu usein eroavan toisistaan. Suurin osa hankajalkaislajeista ovat ravinnonkäytöltään omnivoreja, mutta valikoivia saaliin suhteen. Calanoidat suodattavat ravinnokseen usein pienikokoisia leviä ja bakteereita, kun taas

cyclopoidat ovat saalistustekniikaltaan hyökkäävämpiä ja valikoivat usein suurempaa saalista, levistä, rataseläimiin ja jopa kalanpoikasiin (Williamson ja Reid 2001). Erot järvien fysikaalisissa olosuhteissa, hankajalkaisiin kohdistuvassa predaatiopaineessa sekä ravinnon määrässä ja laadussa aiheuttivat todennäköisesti erot cyclopoida- ja calanoida-hankalalkaisten esiintymisessä tutkimusjärvissä.

Kuutsjärven pelagiaalin vesikirppulajistoa dominoivat koko kesän pienikokoiset *Bosmina*-vesikirput ja suurempia *Daphnia longispina*-vesikirppuja esiintyi ainoastaan yksittäisiä yksilöitä näytteissä. Tippakurussa havaittua *Daphnia cristata*-vesikirppua ei havaittu esiintyvän Kuutsjärvessä lainkaan. Isompien vesikirppujen vähyden ja puuttumisen Kuutsjärven pelagiaalista aiheutti todennäköisesti taimenen läsnäolo. Vaikka taimen on ravinnonkäyttöltään generalisti, sen on havaittu käyttävän myös äyriäiseläinplanktonia ravinnokseen, valikoiden erityisesti suuria ja näkyviä eläinplanktereita (Schabetsberger ym. 2009). Tällaisen saaliin kokoon perustuvan predaation on havaittu myös muuttavan eläinplanktonin kokojakaumaa sekä lajiston kokoonpanoa suosien pienempää kokoa (Bradford ym. 1998, Knapp ym. 2001, Holmes ym. 2017).

Hyytelön ympäröimää *Holopedium gibberum*- vesikirppua esiintyi ainoastaan Kuutsjärvessä. Useissa tutkimuksissa on havaittu kalaistutusten vähentävän tai kokonaan hävittävän suurikokoiset vesikirput järvestä (Bradford ym. 1998, Schabetsberger ym. 2009, Holmes ym. 2017). Tämän perusteella olisi voinut olettaa myös suurikokoisen ja näkyvän *Holopedium gibberum*-vesikirpun olevan harvinainen Kuutsjärvessä mutta se esiintyi melko yleisenä Kuutsjärven pelagiaalissa heinäkuussa. Kuitenkin myös Drouin ym. (2011) havaitsivat *Holopedium gibberum*- vesikirpun assosioituvan juuri istutettuihin järviin. Huomioitavaa on myös, ettei Milardi ym. (2016) havainneet Kuutsjärven taimenen käyttävän pelagiaalin eläinplanktonia lainkaan ravinnokseen vatsanäytteiden perusteella.

4.1.3 Eläinplanktonitiheydet

Tutkimusjärvien eläinplanktonitiheydet poikkesivat toisistaan huomattavasti erityisesti rataseläinten osalta. Molempien järvien rataseläintiheydet kasvoivat kesän aikana mutta Tippakurussa erityisen voimakkaasti. Rataseläinten tiheydet olivatkin Tippakurussa heinä- ja elokuussa paljon korkeammat kuin hankajalkaisten ja vesikirppujen tiheydet yhteensä. Rataseläimet siis dominoivat kalattoman Tippakurun eläinplanktonia heinä- ja elokuussa. Useissa tutkimuksissa on havaittu rataseläintiheyksien kasvavan tai rataseläinten jopa dominoivan eläinplanktoniyhteisöä järvissä kalaistutusten jälkeen (McNaught ym. 1999, Brooks ja Dodson 1965, Carpenter ym. 1985). Havaintoja erityisen korkeista rataseläinten tiheyksistä kalattomissa järvissä ei löytynyt aiemmista tutkimuksista, vaan kalattomien järvien eläinplanktoniyhteisöä dominoivat poikkeuksetta suuremmat äyriäiseläinplankterit (Brooks ja Dodson 1965, Carpenter ym. 1985, Holmes ym. 2017). Tulos on siis poikkeava muihin tutkimuksiin nähden. Rataseläimille sopivaa ravintoa oli todennäköisesti Tippakurussa runsaasti tarjolla eikä kilpailu ravinnosta ollut kovaa. Rataseläimet, hankajalkaiset ja vesikirput kilpailevatkin usein samasta rajallisesta ravinnosta, mutta rataseläimiä pidetään yleisesti huonoina kilpailijoina koska niiden ravinnon suodatusteho on paljon pienempi kuin esimerkiksi *Daphnia*-vesikirpuilla. Rataseläimet ovat myös paljon rajoittuneempia ravinnon koon suhteen ja sietävät huonommin heikkoa ravintotilannetta (Wallace ja Snell 2001). Tippakurussa vesikirppujen tiheydet olivat erittäin matalat, joten ravintokilpailu niiden osalta on ollut hyvin vähäistä. Hankajalkaisia esiintyi runsaammin ja heinä-elokuussa dominoivien calanoida-hankajalkaisten olisi voinut olettaa kilpailevan samasta ravinnosta rataseläinten kanssa. Rataseläimet kuitenkin runsastuivat kesän kuluessa hankajalkaisten läsnäolosta huolimatta. Rataseläimiin kohdistuvan predaation on siis myös täytynyt olla hyvin vähäistä Tippakurussa. Predaatio on ravintokilpailun ohella toinen tärkeä rataseläinten populaatiodynamiikkaan vaikuttavista tekijöistä. Rataseläimet ovat saalisikohteita useille akvaattisille predaattoreille kuten toisille rataseläimille, vesikirpuille, hankajalkaisille, selkärangattomille pedoille sekä kalanpoikasille (Wallace ja Snell 2001). Rataseläintiheyksien voimakkaasta kasvusta kesän aikana voi kuitenkin päätellä,

ettei predaatio yleisesti herbivoreina pidettyjen *Eudiaptomus*-hankajalkaisten (Dussart ja Defaye 1995, Williamson ja Reid 2001) tai järvessä esiintyvien selkärangattomien petojen osalta ole voinut olla suurta rataseläimiä kohtaan.

4.1.4 Selkärangattomien petojen predaatio

Milardi ym. (2016) havaitsivat Tippakurun pelagiaalin selkärangattomien petojen koostuvan lähinnä *Gammarus lacustris*- katkoista ja sulkasääsken (*Chaoborus flavicans*) toukista. *Chaoborus*- toukkien on havaittu säätelevän ainakin *Daphnia* populaatioita (MacKay ym. 1990). *G. lacustrisen* on havaittu myös saalistavan pelagiaalista eläinplanktonia kalattomissa järvissä (Wilhelm ja Schindler 1999). Wilhelm ja Schindler (1999) havaitsivat allaskokeissa *Daphnian* tiheyksien pienenevän *Gammarus*- tiheyksien kasvaessa. Myös hankajalkaisten naupliustoukkien määrät vähenivät *Gammaruksen* läsnä ollessa. McNaught ym. (1999) sekä Wilhelm ym. (2000) havaitsivat *Gammarus lacustrisen* saalistavan myös aikuisia hankajalkaisia, mutta jos sillä oli tilaisuus valita *Daphnian* ja hankajalkaisten välillä, se valitsi aina *Daphnian*. McNaught ym. (1999) arvioivatkin ettei *G. lacustris* vaihda saalistaan ennen kuin *Daphnia*- tiheys laskee järvessä jonkin tietyn rajan alle. *G. lacustrisen* predaatio eläinplanktonia kohtaan onkin Tippakurussa kohdistunut todennäköisesti ensisijaisesti vesikirppuja kohtaan, mistä johtuen vesikirppujen tiheydet olivat hyvin pieniä kaikilla näytteenottokerroilla. Milardi ym. (2016) havaitsivat selkärangattomien petojen esiintyvän Tippakurun koko vesipatsaassa myös päiväsaikaan, joten predaatio vesikirppuja kohtaan on voinut olla hyvin tehokasta. Vesikirppujen tiheyden laskiessa hyvin matalaksi *G. lacustris* on saattanut alkaa käyttää myös hankajalkaisia ravintonaan. Tämä on voinut rajoittaa vesikirppujen ohella hankajalkaisten runsastumista, antaen kilpailuedun rataseläimille. Rataseläimet pystyvätkin hyvin nopeasti sopeutumaan ympäristössä tapahtuviin muutoksiin lyhyen elinkierron ja voimakkaan lisääntymistehokkuutensa ansiosta (Wallace ja Snell 2001).

Daphnia on järviemme avainlaji, joka on hyvin tehokas herbivori, mutta läsnäolollaan tehokkaasti rajoittaa myös rataseläinten ja muiden pienikokoisten eläinplanktereiden runsautta ja biomassaa (Pace et al. 1998). Kalat yleensä tehokkaasti hävittävät nämä suurikokoiset laiduntajat järvistä, jolloin rataseläimet ja pienikokoinen äyriäiseläinplankton alkavat dominoida lajistoa (Pace ym. 1998). Kalattomissa järvissä huippupetoina toimivat selkärangattomat pedot, jotka ovat ravinnon koon suhteen paljon rajoittuneempia (Korosi ym. 2008, Wilhelm ym. 2000) ja eläinplanktonyhteisöä hallitsevatkin usein suurikokoiset äyriäiseläinplankterit (Brooks & Dodson 1965, Wilhelm ym. 1999a, Holmes ym. 2017). Kalattomuudestaan huolimatta, Tippakurussa esiintyi vain hyvin vähän kalattomille järville tyypillisiä suurikokoisia vesikirppuja kuten *Daphniaa* ja äyriäiseläinplankton oli kokonaisuudessaan melko pienikokoista. Tippakurun pelagiaalissa, selkärangattomina petoina esiintyivät lähinnä *Gammarus lacustris* ja *Chaoborus flavicans*- toukat (Milardi ym. 2016). Ainakin *G. lacustrisen* on havaittu saalistavan hyvin suurikokoisiakin äyriäiseläinplanktereita ravinnokseen, suosien erityisesti *Daphnia*- vesikirppuja (Wilhelm ym. 2000). Tippakurussa esiintyi keskikooltaan selkeästi alle 1 mm kokoisia vesikirppuja joita *G. lacustris* pystyy helposti käsittelemään ja saalistamaan. Milardi ym. (2016) havaitsivat selkärangattomien petojen esiintyvän poikkeuksellisesti Tippakurun koko vesipatsaassa myös päiväsaikaan, joten edes pinnanläheinen vesikerros ei ole tarjonnut suojapaikkaa eläinplanktonille. Todennäköisesti tästä hyvin tehokkaasta ja suuriinkin äyriäiseläinplanktonyksilöihin kohdistuneesta selkärangattomien petojen predaatiosta johtuen, rataseläimet ovat alkaneet dominoimaan eläinplanktonia kalattomassa Tippakurussa. *G.lacustrisen* vaikutukset planktonyhteisöön on havaittu olevan suurimmat pienissä järvissä ja lammissa ja ne pystyvätkin tehokkaasti muokkaamaan planktonyhteisöjen rakennetta tällaisissa kalattomissa ekosysteemeissä (Wilhelm ja Schindler 1999).

4.1.5 Kalaistutukset

Parker ym. (2001) havaitsivat isokokoisten hankajalkaisten ja *Daphnioiden* katoavan järvestä kalaistutusten jälkeen. Eläinplanktonia dominoivat tämän jälkeen

pienet cyclopoida-hankajalkaiset sekä rataseläimet (Parker ja Schindler 2006). Myös McNaught ym. (1999) havaitsivat eläinplanktonlajiston muuttuvan pienempiin äyriäiseläinplanktereihin sekä rataseläimiin kalaistutusten myötä. Taimenta sisältävässä Kuutsjärvässä järven eläinplanktonlajistoa dominoivatkin juuri pienikokoiset cyclopoida-hankajalkaiset sekä rataseläimet. Vesikirppuja esiintyi vähemmän ja ne olivat pääosin pienikokoisia *Bosmina*-vesikirppuja. Suurempia *Daphnia*- vesikirppuja esiintyi vain muutamia yksittäisiä yksilöitä näytteissä. Kuutsjärven eläinplanktonlajisto muistuttaakin hyvin pitkälti muiden vastaavien istutettujen järvien lajistoa.

4.1.6 Biomassat

Äyriäiseläinplanktonin kokonaisbiomassat seurasivat selkeästi hankajalkaisten tiheyksiä molemmissa järvissä. Vesikirppujen vaikutus biomassaan oli molemmissa järvissä hyvin pieni niiden vähäisestä esiintymisestä ja/tai pienestä koosta johtuen. Kokonaisbiomassat vaihtelivat molemmissa järvissä kuukausien välillä samansuuntaisesti, ollen pienimmillään heinäkuussa. Vaihtelu kuukausien välillä oli kuitenkin selkeästi voimakkaampaa Kuutsjärvässä. Järvien äyriäiseläinplanktonin kokonaisbiomassat eivät eronneet toisistaan kovin suuresti, ollen kuitenkin Kuutsjärvässä suuremmat kesä- ja elokuussa. Huomioitavaa kuitenkin on, että vaikka äyriäiseläinplanktonin tiheydet olivat pienimmillään kesäkuussa, kokonaisbiomassat olivat tällöin molemmissa järvissä suurimmat. Erot johtuvat hankajalkaisten eri kehitysvaiheiden suhteellisista osuuksista. Kesäkuussa aikuisten osuus oli suuri verrattuna naupliustoukkien määriin, joita esiintyi suhteessa enemmän kesäkuun jälkeen.

4.2. Äyriäiseläinplanktonin koko tutkimusjärvissä

4.2.1 Hankajalkaiset

Molemmissa järvissä dominoivina äyriäiseläinplanktoneina esiintyivät keskikooltaan melko pienikokoiset (aikuiset, noin 1 mm) hankajalkaiset.

Tippakurussa cyclopoida-hankajalkaisten lisäksi esiintyi myös calanoida-suvun *Eudiaptomus*-hankajalkaisia. Myös *Eudiaptomus*-hankajalkaiset olivat keskikooltaan melko pienikokoisia. Kalattomille järville tyypillisiä hyvin suurikokoisia hankajalkaislajeja ei esiintynyt kalattomassa Tippakurussa juuri lainkaan. Aikuisten hankajalkaisten keskikoko oli Tippakurussa kuitenkin jonkin verran Kuutsjärveä suurempi kesä- ja elokuussa. Heinäkuussa aikuisten hankajalkaisten keskikoko kuitenkin laski Tippakurussa ja oli molemmissa järvissä samaa kokoluokkaa. Koon pieneneminen johtui *Eudiaptomus*-hankajalkaisten pienestä keskikoosta näytteissä heinäkuussa. *Eudiaptomus*-hankajalkaisia esiintyi Tippakurun näytteissä vain heinä- ja elokuussa, joten aikuiset yksilöt olivat heinäkuussa nuoria aikuisia ja tämän takia kooltaan pienempiä. Elokuussa aikuisten *Eudiaptomus*-hankajalkaisten keskikoko oli paljon suurempi, eikä näytteissä esiintynyt enää juurikaan cyclopoida-hankajalkaisia. Keskikoon muutokset ovat nähtävissä hyvin myös kokojakaumassa, jossa pienempää 0,8 - 0,99 mm kokoluokkaa esiintyi heinäkuussa paljon enemmän kuin muina kuukausina Tippakurussa. Myös kopepodiitti-vaiheen yksilöitä esiintyi Tippakurussa eniten heinäkuussa, jolloin pienemmät kokoluokat olivat hyvin edustettuina.

Kuutsjärvässä aikuisten hankajalkaisten keskikoko kasvoi tasaisesti kesän kuluessa ja kopepodiitteja esiintyi Tippakurusta poiketen selkeästi eniten elokuussa. Tippakurussa aikuisten *Eudiaptomus*-hankajalkaisten pieni keskikoko heinäkuussa yhdistettynä runsaampaan kopepodiittien esiintymiseen näytteissä, sai keskikoon selkeästi tippumaan muihin kuukausiin nähden. Kuutsjärvässä taas kopepodiitti-vaiheiden puuttuminen näytteistä heinäkuussa nosti hankajalkaisten keskikokoa. Hankajalkaisten kokojakauma kuvastaakin hyvin eri kehitysvaiheiden suhdetta näytteissä. Kokojakaumat erosivat selkeästi toisistaan eri kuukausien ja myös tutkimusjärvien välillä. Monet tekijät, kuten järven koko, veden lämpötila, ravinto sekä erilaiset vuorovaikutussuhteet, kuten ravintokilpailu ja predaatio vaikuttavatkin voimakkaasti kokojakauman suureen vuodenaikaisvaihteluun (Hall ym. 1976, DeMott 1983, Hu ja Tessier 1995). Hankajalkaisten kokojakauman laajuudessa ei järvien välillä ollut kovin suuria eroja, mutta Tippakurussa havaittiin selkeästi enemmän kooltaan suurempia yksilöitä. Suurempi äyriäiseläinplanktonin

koko onkin yleinen vaste selkärangattomien petojen predaatiota vastaan. Kalattomille järville tyypillistä hyvin suurikokoista hankajalkaislajistoa ei kuitenkaan esiintynyt Tippakurussa.

4.2.2 Vesikirput

Vesikirppujen keskikoko ja kokojakaumat erosivat myös selkeästi toisistaan järvien välillä. Kuutsjärvässä esiintyi lähes yksinomaan pienikoikoista *Bosmina*-vesikirppua, minkä takia vesikirppujen keskikoko pysyi hyvin pienenä ja kokojakauma suppeana koko kesän. Tippakurussa *Bosmina spp.* oli hallitsevana vesikirppuna vain kesäkuussa, jonka jälkeen vesikirppujen keskikoko kasvoi huomattavasti. Heinä- ja elokuussa näytteissä havaittiin Kuutsjärveä enemmän kooltaan suurempia *Daphnia*-vesikirppuja, mutta myös *Bosminoita* esiintyi koko kesän. Näiden kahden taksonin esiintyminen Tippakurussa samaan aikaan näkyy myös vesikirppujen kokojakauman laajuudessa.

Useat tutkimukset ovat havainneet suurikokoisten äyriäiseläinplanktereiden katoavan istutetuista järvistä kalojen valikoivasta saalistuksesta johtuen (O'Brien 1987, Bradford ym. 1998, Schabetsberger ym. 2009, Holmes ym. 2017) ja pieni äyriäiseläinplankton sekä rataseläimet dominoivat tämän jälkeen eläinplanktonyhteisöä (Brooks ja Dodson 1965, Holmes ym. 2017). Monien kalojen on havaittu suosivan saaliinaan juuri suurikokoisia vesikirppuja kuten *Daphnioita*, (O'Brien 1987) jotka katoavat järvestä usein ensimmäisinä kalaistutusten jälkeen (Bradford ym. 1998, Holmes ym. 2017). Myös Kuutsjärvässä vesikirput olivat valtaosin pienikokoisia *Bosminoita* ja suurempia *Daphnioita* esiintyi näytteissä vain hyvin vähän. Planktivorikalojen selkeä vaikutus eläinplanktonin kokoon onkin todistettu useissa tutkimuksissa (Brooks ja Dodson 1965, Knapp ym. 2001). Kalalajien, jotka ovat ravinnonkäytöltään generalisteja kuten taimen, on havaittu vaikuttavan eläinplanktoniin enemmän lähinnä trofiatasojen välisten vuorovaikutusten kautta (Druin ym. 2011, MacLennan ym. 2015). Kalat saalistavat ja näin vähentävät tai jopa hävittävät eläinplanktonia saaliinaan käyttävät selkärangattomat pedot pelagiaalista (McNaught ym. 1999, Tiberti ym. 2014,

Milardi ym. 2016). Myöskään Milardi ym. (2016) eivät havainneet Kuutsjärven taimenten käyttävän vesikirppuja ravintonaan vatsanäytteiden perusteella, vaan ravinto koostui juuri pelagiaalin selkärangattomista pedoista ja pohjaeläimistä, sekä myös terrestrisestä ravinnosta. Selkärangattomien petojen katoaminen Kuutsjärven pelagiaalista taimenistutusten myötä, vähensi luonnollisesti selkärangattomien petojen saalistuspainetta eläinplanktonia kohtaan. Äyriäiseläinplanktonin yksi keino suojautua selkärangattomia petoja vastaan on kehittää erilaisia morfologisia piirteitä kuten piikit ja suurempi koko. Selkärangattomien petojen saalistuspaineen ollessa pieni, suuresta koosta ei ole hyötyä. Pienempi koko on myös tehokas keino suojautua visuaalisesti saalistavia kaloja vastaan. Vesikirppujen pieni koko onkin todennäköisesti ollut paras vaste vallitsevaa saalistuspainetta vastaan Kuutsjärvessä, jossa taimenet ovat hävittäneet selkärangattomat pedot pelagiaalista. Pienikokoisten vesikirppujen suuremmat tiheydet Kuutsjärvessä verrattuna Tippakuruun selittyvätkin todennäköisesti erilaisella saalistuspaineella.

Tippakurussa vesikirppujen keskikoko oli huomattavasti suurempi koko kesän ja lajisto koostui lähinnä *Daphnia*- vesikirpuista. Kalattomissa järvissä pääpredaattoreina toimivat yleensä selkärangattomat pedot (Anderson ja Raasvelt 1974, McNaught ym. 1999, Schilling ym. 2009b), joiden saalistustekniikka eroaa huomattavasti kalojen predaatiosta (Kurzava ja Morin 1998). Toisin kuin kalojen näköaistiin perustuva saalistus, selkärangattomien petojen saalistus perustuu tuntoaistiin (Hellsten ym. 1999) ja on usein kokorajoitteista, suuntautuen pienempiin eläinplanktereihin (O'Brien 1987, Spitze 1985, Mumm 1997). Saalistuspaine pienikokoista *Bosmina*-vesikirppua kohtaan on todennäköisesti ollut voimakkaampaa kalattomassa Tippakurussa ja *Bosmina*-tiheydet siksi hyvin alhaisia. Kuitenkin myös suurempikokoisten *Daphnia*-vesikirppujen tiheydet olivat alhaiset Tippakurussa koko kesän. Eri selkärangattomien petojen saalistustekniikat sekä tapa havaita saalis ovatkin hyvin yksilöllisiä ja vaihtelevat runsaasti (Hellsten ym. 1999). Saaliin maksimikoon ja nappaamisenestyksen määrittää yleensä selkärangattoman pedon leukojen koko ja sen kyky käsitellä saalis nappaamisen jälkeen (Mumm 1997). Ainakin *G. lacustris*en jota havaittiin myös Tippakurun pelagiaalissa, on havaittu saalistavan hyvin suurikokoisiakin

äyriäiseläinplanktereita ravinnokseen, suosien erityisesti *Daphnia*- vesikirppuja (Wilhelm ym. 2000). Tippakurussa esiintyi keskikooltaan selkeästi alle 1 mm kokoisia vesikirppuja joita *G. lacustris* pystyy helposti käsittelemään ja saalistamaan. Todennäköisesti tästä johtuen myös suurempien vesikirppujen tiheydet olivat hyvin alhaisia Tippakurussa koko kesän.

4.3. Bosminan morfologiset piirteet vasteena saalistukseen

Bosmina-vesikirppujen mucrojen koon havaittiin eroavan selkeästi järvien välillä. Mucrot olivat selkeästi suuremmat Tippakurussa koko kesän. Mucron koko myös vaihteli enemmän kuukausien välillä Tippakurussa kuin Kuutsjärvessä jossa ne pysyivät melko samankokoisina. Myös *Bosminoiden* ruumiin koko sekä antennulojen pituus olivat suuremmat Tippakurussa kesä- ja elokuussa verrattuna Kuutsjärveen. Heinäkuussa sekä ruumiin koko että antennulojen pituus olivat kuitenkin Kuutsjärvessä Tippakurua suuremmat. Korosi ym. (2013) havaitsivat juuri mucron koon olevan kaikkein luotettavin *Bosminan* vaste saalistukseen. Milardi ym. (2016) raportoivat kalattoman Tippakurun pelagiaalin selkärangattomien petojen koostuvan pääasiassa *G. lacustrikselta* ja *Chaoborus flavicans*- toukista. *G. lacustriksen* predaation suuntautuessa suurempiin eläinplanktonyksilöihin, on *C. flavicansin* valikoiva saalistus todennäköisesti kohdistunut juuri pienikokoisiin *Bosmina*-vesikirppuihin ja saanut aikaan muutoksia niiden morfologisissa piirteissä. Myös Labaj ym. (2014) havaitsivat selvän merkitsevän positiivisen korrelaation *Bosminan* mucrojen pituuksissa ja *Chaoboruksen* senhetkisen runsauden välillä kalattomissa järvissä. Järvissä, joissa kalakanta rajoitti selkärangattomien petojen määrää, *Bosminan* mucrojen havaittiin olevan lyhyitä. Saamani tulokset mucrojen koosta ovat samanlaisia näiden tulosten kanssa. *Bosmina spp.* mucrojen koot olivat kalattomassa Tippakurussa selkeästi suuremmat verrattuna Kuutsjärveen. Tippakurussa esiintyneiden vesikirppujen tiheydet olivat kuitenkin hyvin pieniä ja mitattujen yksilöiden määrät selvästi pienempiä kuin Kuutsjärvessä. Tämä saattaa vaikuttaa tulosten luotettavuuteen.

4.4 Äyriäiseläinplanktonin sijainti vesipatsaassa

4.4.1 Vesikirput

Niin vesikirppujen kuin hankajalkaistenkin sijainti vesipatsaassa vaihteli jonkin verran järvien välillä mutta myös eri kuukausien välillä. Järvet ovat keskenään eri syvyiset mikä tekee vertailusta haastavampaa. Kuutsjärvi on kirkasvetinen ja näkösyvyys yltää pohjaan asti (8,5 m). Tippakuru on järvistä pienempi, matalampi ja humuksinen. Maksimisyvyys on 5 metriä ja näkösyvyys 4,5 metriä.

Vertikaalijakauman perusteella vesikirppujen suhteellinen osuus oli molemmissa järvissä päivällä otetuissa näytteissä selkeästi suurempi lähempänä pintaa kuin pohjaa, poikkeuksena kuitenkin Kuutsjärven elokuun näyte. Vesikirppuja havaittiin kaikissa vesikerroksissa ja Kuutsjärvestä niiden suhteellinen osuus laski tasaisesti syvemmälle mentäessä. Tippakurussa vesikirppuja esiintyi kesä- ja heinäkuussa selkeästi eniten 1 - 2 metrin vesikerroksessa. Kuutsjärvestä suurimmat vesikirppujen osuudet kesä- ja heinäkuussa olivat taas aivan pintakerroksessa, kuten myös Tippakurun elokuun näytteessä. Selkein poikkeus vertikaalijakaumissa oli Kuutsjärven näyte elokuussa, jolloin vesikirput olivat melko tasaisesti jakautuneet koko vesipatsaaseen. Vähiten vesikirppuja esiintyi aivan pinnassa ja eniten lähellä pohjaa. Vertikaalijakauma oli tällöin siis tasaisempi ja päinvastainen muihin kuukausiin sekä Tippakurun jakaumaan verrattuna.

Eläinplanktonin tiedetään tekevän vertikaalisia vaelluksia vesipatsaassa. Useiden eri tekijöiden kuten valon, UV-säteilyn, lämpötilan sekä ravinnon saatavuuden on arvioitu vaikuttavan eläinplanktonin tekemiin vertikaalisiin vaelluksiin (Neill 1990, Dini ja Carpenter 1991, Rautio ym. 2003). Kaikista perimmäisin syy eläinplanktonin vaelluksiin on arvioitu kuitenkin olevan visuaalisesti saalistavien kalojen välttely (Gliwicz 1986, Lampert 1989, Hansson ym. 2007). Syvempi ja pimeämpi vesikerros toimii suojapaikkana valoisaan aikaan ja tuottavaan kerrokseen nouseaan vasta hämärän tultua (Hutchinson 1967, Gliwicz 1986, Dodson 1990). Eläinplanktonin vertikaalista vaeltamista on havaittu tapahtuvan kuitenkin myös kalattomissa järvissä ja järvissä, joissa selkärangattomien petojen

predaatiopaine eläinplanktonia kohtaan on voimakasta kalojen läsnäolosta huolimatta (Farrell ja Hodgson 2012, Neill 1992, Nesbitt ym. 1996, Rautio ym. 2003). Näissä järvissä vertikaalisen vaeltamisen on usein havaittu olevan käänteistä (reverse) kaloja sisältäviin järviin verrattuna. Pinnan lähellä oleskellaan siis valoisaan aikaan ja pimeään tultua vaelletaan syvemmälle (Neill 1990, 1992). Kalattomissa järvissä ainakin *Chaoboruksen* tiedetään aiheuttavan vaelluspainetta eläinplanktonille (Neill 1992, Klevein ym. 1996, Nesbitt ym. 1996). Myös McNaught ym. (1999) olettivat pelagiaalialueen syvän veden päällä tarjoavan suojapaikan eläinplanktonille *Gammaruksen* saalistusta vastaan. Erilaisesta saalistustekniikasta johtuen, syvämpi vesi ei suojaa eläinplanktonia predaatiolta, vaan eläinplanktonin on kannattavampaa vältellä samassa vesikerroksessa oleskelua selkärangattomien petojen kanssa ja pysytellä lähempänä pintaa missä ravintoa on enemmän tarjolla (Dodson 1988, Gonzalez 1998).

Vesikirppujen sijainti Tippakurussa lähellä pintaa valoisaan aikaan on selitettävissä selkärangattomien petojen voimakkaalla predaatiopaineella. Tippakurun lisäksi myös Kuutsjärvessä vesikirppujen osuudet olivat suurempia lähellä pintaa kesä- ja heinäkuussa. Kuutsjärvessä esiintyi pääosin pienikokoista *Bosmina*- vesikirppua. Pienen kokonsa takia se ei todennäköisesti ollut altis joutumaan visuaalisesti saalistavan taimenen saaliiksi ja pystyi oleskelemaan pinnan läheisyydessä myös päiväsaikaan. Lisäksi taimenen tiedetään hävittäneen tehokkaasti kaikki selkärangattomat pedot Kuutsjärven pelagiaalista (Milardi ym. 2016), minkä johdosta saalistuspaine pienikokoisia vesikirppuja kohtaan pinnan lähellä on ollut hyvin vähäistä. Dini ja Carpenter (1991) havaitsivatkin vesikirppujen tekemien vertikaalivaellusten olevan hyvin vaihtelevia ja heikkoja vähäisen predaatiopaineen vallitessa ja tulivat säännönmukaisiksi vasta predaation ollessa voimakasta. Tehokkaan predaattorin puuttuessa vertikaalivaellukset siis puuttuvat kokonaan tai ovat heikkoja (Dodson 1990, Farrell ja Hodgson 2012). Tehokkaan predaattorin puuttuminen voisikin selittää vesikirppujen esiintymisen lähellä pintaa Kuutsjärvessä. Kuutsjärven vesi oli lisäksi hyvin kirkasta ja näkösyvyys ylsi pohjaan asti. Tämä saattaa vähentää syvämmän veden tuomaa turvaa ja tekee vertikaalisesta vaeltamisesta vähemmän kannattavaa. Vaeltaminen kuluttaa paljon

energiaa ja onkin kannattavaa vain joissain tilanteissa (Wellborn ym. 1996, Farrell ja Hodgson 2012). Elokuun vertikaalijakauma poikkesi kuitenkin kesä- ja heinäkuun jakaumista, jolloin vesikirput olivat melko tasaisesti jakautuneet koko vesipatsaaseen, suuremmat osuudet olivat kuitenkin lähempänä pohjaa. Dodson (1990) oletti tutkimustensa pohjalta, että vertikaalivaellus on todennäköisesti mahdollista eläinplanktonille vain, jos valon intensiteetti vaihtelee päivittäin. Pohjoisessa Suomessa vallitsee kesäaikaan yötön yö, joka saattaa estää tai vähentää eläinplanktonin vaelluksia vesipatsaassa. Elokuussa yöt ovat jo hieman pimeämpiä mikä on saattanut tehdä vesikirppujen vaelluksista hyödyllisempiä tai laukaista automaattisen vaelluskäyttäytymisen valon intensiteetin vaihdellessa enemmän vuorokauden eri aikoina. Myös UV- säteilyn voimakkuuden on havaittu vaikuttavan vesikirppujen sijaintiin vesipatsaassa (Rautio ym. 2003). Rautio ym. (2003) havaitsivat *Daphnia longispina*- vesikirpun välttelevän pintavettä kalattomissa lammissa aurinkoisina päivinä, mutta esiintyvän pinnan läheisyydessä pilvisinä päivinä. UV-säteilyn on havaittu olevan hyvin vahingollista äyriäiseläinplanktonille ja lajit pyrkivät suojautumaan sitä vastaan monin eri tavoin (Rautio ja Tartarotti 2010). On siis mahdollista, että elokuun näytteenottoajankohtana UV-säteily oli voimakkaampaa muihin näytteenottokertoihin verrattuna ja aiheutti eroja vesikirppujen sijainnissa. Tarkemmat tiedot näytteenottohetken sääoloista kuitenkin puuttuvat. Vähäisen predaatiopaineen vallitessa vertikaalisten vaellusten on havaittu olevan vaihtelevia, mikä saattaa myös selittää erot kuukausien välillä. Näytteet ovat ainoastaan päivänäytteitä, mikä ei mahdollista vertailua vaelluksissa yön ja päivän välillä.

4.4.2 Hankajalkaiset

Hankajalkaisten vertikaalinen jakauma erosi selkeästi vesikirppujen jakaumasta, ollen monelta osin lähes päinvastainen. Kuutsjärvässä hankajalkaisten suhteellinen osuus oli suurempi lähempänä pohjaa ja kaikista pienin aivan pinnan tuntumassa koko kesän ajan. Kesäkuussa erot suhteellisissa osuuksissa olivat kuitenkin hyvin pieniä eri syvyyksissä ja vertikaalijakauma siis melko tasainen verrattuna heinä- ja elokuuhun. Myös Tippakurussa hankajalkaisten suhteelliset osuudet olivat selkeästi

suurimmat pohjan tuntumassa ja pienimmät aivan pinnassa heinä- ja elokuussa. Poikkeuksena tästä oli kuitenkin kesäkuun näyte, jossa vertikaalinen jakauma muistutti vesikirppujen jakaumaa, missä eniten yksilöitä esiintyi 2 metrin syvyydellä ja vähiten pohjan lähellä.

Kuutsjärvessä hankajalkaisia esiintyi koko vesipatsaassa, mutta valtaosa oleskeli lähempänä pohjaa. Sijainti on vastakkainen vesikirppuihin nähden. Suuremmasta koostaan johtuen hankajalkaisten on todennäköisesti ollut järkevämpää vaeltaa päivisin lähelle pohjaa taimenten läsnäolosta johtuen. Suurempien ja näkyvämpien eläinplanktereiden tapa estää kohtaamisia visuaalisesti saalistavien petojen kanssa onkin vaeltaa vesipatsaassa alaspäin pimeämpään vesikerrokseen päiväsaikaan (Zaret ja Kerfoot 1980, Lampert 1989, Dodson 1990). Toinen mahdollinen syy vaelluksille saattaa olla UV-säteilyn voimakkuus ja vahingollisuus eläinplanktonille kirkasvetisessä Kuutsjärvessä. Äyriäiseläinplanktonin yksi keino välttää UV-säteilyn haitallisia vaikutuksia on vaeltaa vesipatsaassa alaspäin (Rautio ym., 2003, Rautio ja Tartarotti 2010). Kessler ym. (2008) arvioivatkin että UV-säteily olisi kaikista suurin syy eläinplanktonin vertikaaliseen jakautumiseen kirkkaissa, kalattomissa järvissä. He myös arvioivat UV-säteilyn olevan kirkkaissa järvissä jopa kalojen predaatiota suurempi määrittävä tekijä eläinplanktonin sijainnille. Erot hankajalkaisten sijainnissa saattavat siis selittyä UV-säteilyn voimakkuudella eri näytteenotto-kerroilla. Pinnan läheisyydessä esiintyneillä vesikirpuilla on saattanut olla hankajalkaisista poikkeava strategia suojautua UV-säteilyä vastaan, kuten erilaisten pigmenttien muodostaminen, minkä on havaittu olevan yleistä arktisilla- ja vuoristoalueilla esiintyvillä vesikirpuilla (Rautio ym. 2009).

Kesäkuussa hankajalkaiset esiintyivät Tippakurussa lähellä pintaa samassa vesikerroksessa vesikirppujen kanssa. Mahdollisesti pinnanläheinen vesikerros oli päiväsaikaan suojaisin paikka myös hankajalkaisille selkärangattomien petojen saalistusta vastaan, aiheuttaen niin sanottua käänteistä vertikaalista vaellusta. Mahdollista myös on, ettei selkärangattomien petojen läsnäolo aiheuttanut lainkaan vaelluspainetta suurempikokoisille hankajalkaisille tai vaellukset olivat heikkoja

vähäisestä predaatiopaineesta johtuen. Pinnan läheisyydessä pysyttely on yleisesti havaittu eläinplanktonin vaste selkärangattomien petojen saalistusta vastaan (Neill 1990, 1992, Rautio ym. 2003). Neill (1990, 1992) havaitsi hankajalkaisten kaikkien kehitysvaiheiden pysyttelevän päivällä pinnan läheisyydessä *Chaoboruksen* läsnä ollessa. Hankajalkaisten sijainti vesipatsaassa kuitenkin erosi heinä- ja elokuun näytteissä, jolloin hankajalkaiset esiintyivät Tippakurussa valtaosin (>50 %) aivan pohjan tuntumassa. Tällainen ”normaali” vertikaalinen vaellus pimeämpään vesikerrokseen päivällä, on yleistä kaloja sisältävissä järvissä, jossa eläinplankterit hakevat suojaa pimeämmästä vesikerroksesta visuaalista saalistajaa vastaan (Dodson 1990). Selkärangattomien petojen saalistus sen sijaan perustuu tuntoaistiin, eikä pimeämpi vesikerros tuo suojaa niitä vastaan. Eläinplanktonin onkin tällöin yleensä kannattavampaa oleskella lähellä pintaa, jossa myös ravintoa on enemmän tarjolla. Hankajalkaisten sijainti lähellä pohjaa päiväsaikaan voisi selittyä mahdollisesti voimakkaan UV- säteilyn seurauksena tai selkärangattomien petojen poikkeavalla käytöksellä Tippakurussa. Milardi ym. (2016) havaitsivat selkärangattomien petojen esiintyvän Tippakurun koko vesipatsaassa myös päiväsaikaan. Tämä on aiheuttanut sen, ettei äyriäisplanktonille ole muodostunut suojapaikkaa selkärangattomia petoja vastaan edes pinnanläheisestä vesikerroksesta. Hankajalkaisten onkin mahdollisesti ollut järkevämpää hakeutua Tippakurussa eri vesikerrokseen vesikirppujen, erityisesti *Daphnioiden* kanssa, joita ainakin suurikokoiset *Gammarukset* suosivat ravintonaan (Wilhelm ym. 2000). Eläinplanktonin on myös havaittu reagoivan selkärangattomien petojen erittämiin kemiallisiin ”viesteihin” eri tavoin (Neill 1990), millä on saattanut olla vaikutusta eläinplanktonin sijaintiin. Erot hankajalkaisten sijainnissa eri kuukausina saattavat liittyä myös erilaiseen ravintotilanteeseen eri kuukausina (Williamson ym. 1989). Tippakurussa esiintyi kesäkuussa yksinomaan cyclopoida-hankajalkaisia, mutta heinä- ja elokuussa hankajalkaiset olivat pääosin calanoida-suvun *Eudiaptomus*- hankajalkaisia. Mahdollista on, että nämä eri lajit reagoivat eri tavoin selkärangattomien petojen saalistuspaineeseen, ravintotilanteeseen tai UV-säteilyyn ja erot hankajalkaisten vertikaalisessa sijainnissa eri kuukausina selittyvät sillä.

5. JOHTOPÄÄTÖKSET

Useat tutkimukset ovat osoittaneet, että luontaisesti kalattomien ja istutettujen järvien eläinplanktonyhteisöt eroavat monilta osin toisistaan. Tutkimuksen oletuksena oli löytää selkeitä eroja eläinplanktonin lajirunsaudessa, lajistossa ja koossa sekä äyriäiseläinplanktonin vertikaalisessa sijainnissa tutkimusjärvien välillä. Oletuksena oli myös, että pienikokoinen *Bosmina*-vesikirppu puolustautuu selkärangattomien petojen saalistusta vastaan erilaisten morfologisten piirteiden avulla. Tutkimus osoitti, että *Bosmina*-vesikirpun mucrot olivat selvästi pidemmät kalattomassa Tippakurussa kaikilla näytteenottokerroilla verrattuna Kuutsjärveen, jossa esiintyi istutettua taimenta. Tippakurun pelagiaalissa esiintyneen selkärangattoman pedon *C. flavicansin* valikoivan predaation voikin olettaa kohdistuneen juuri pienikokoista *Bosmina*-vesikirppua kohtaan ja saaneen aikaan morfologisten piirteiden kehittymisen oletusten mukaisesti.

Lajirunsauden havaittiin olevan hieman suurempaa kooltaan pienemmässä, matalammassa ja kalattomassa Tippakurussa. Taimenistutuksilla onkin saattanut olla hieman eläinplanktonin lajirunsautta laskeva vaikutus Kuutsjärvessä. Toisin kuin tutkimuksen oletuksena oli, pelagiaalin eläinplanktonyhteisöt erosivat vain vähän tutkimusjärvien välillä. Kalattoman Tippakurun eläinplanktonyhteisön rakenne muistutti hyvin paljon kaloja sisältävien yhteisöjen rakennetta, koostuen oletusten vastaisesti pääosin rataseläimistä ja pienikoikoisesta äyriäiseläinplanktonista. Kalattomille järville tyypillisiä hyvin suurikokoisia äyriäiseläinplanktereita ei esiintynyt Tippakurussa juuri lainkaan, joten erot äyriäiseläinplanktonin koossa jäivät oletettua pienemmiksi. Yksi mahdollinen selitys tälle saattaa olla Tippakurun pelagiaalissa esiintynyt selkärangaton peto, *G. lacustris*, jonka on havaittu saalistavan hyvin suurikokoistakin äyriäiseläinplanktonia ravinnokseen ja jonka on havaittu pystyvän vaikuttamaan voimakkaasti eläinplanktonyhteisöjen rakenteeseen pienissä kalattomissa järvissä.

Myös äyriäiseläinplanktonin vertikaalisessa sijainnissa havaittiin oletettua vähemmän eroja tutkimusjärvien välillä. Kuutsjärvessä esiintyneen taimenen

predaation kohdistuessa lähinnä selkärangattomia petoja ja suurempia äyriäiseläinplanktereita kohtaan, ei pienemmällä eläinplanktonilla ole ollut tarvetta vertikaalisiin vaelluksiin Kuutsjärvessä. Vesikirppuja suurempikokoiset hankajalkaiset näyttivät kuitenkin tekevän vertikaalisia vaelluksia molemmissa järvissä, eli oletusten vastaisesti myös kalattomassa Tippakurussa. Hyvin suurikokoistakin äyriäiseläinplanktonia ravintonaan käyttävän *G. lacustrixen* sekä *C. flavicansin* esiintyminen päiväsaikaan poikkeuksellisesti järven koko vesipatsaassa onkin todennäköisesti muokannut Tippakurun eläinplanktonista ja sen vasteista omaleimaiset verrattuna useimpiin kalattomiin järviin. Myös muilla tekijöillä kuten UV-säteilyllä ja pohjoisessa kesäaikaan esiintyvällä yöttömällä yöllä on saattanut olla oma vaikutuksensa äyriäiseläinplanktonin sijaintiin vesipatsaassa.

Avoimeksi kysymykseksi jäi, kuinka suuri vaikutus selkärangattomien petojen poikkeuksellisella käyttäytymisellä Tippakurun pelagiaalissa oli eläinplanktoniyhteisön rakenteen muokkaajana. Enemmän huomiota tulisikin mahdollisissa jatkotutkimuksissa kiinnittää luontaisesti kalattomien järvien pelagiaalissa esiintyvien selkärangattomien petojen käyttäytymiseen ja sen vaikutuksiin eläinplanktoniyhteisöissä. Myös kalattomissa järvissä esiintyviin eläinplanktonin mahdollisiin vertikaalisiin vaelluksiin ja niiden syihin olisi tarvetta kiinnittää enemmän huomiota.

6. KIITOKSET

Haluan kiittää ECRU-tutkimusryhmän Anne Liljendahlia tästä mielenkiintoisesta pro gradu -tutkielman aiheesta sekä opastuksesta ja työni ohjauksesta sen alkumetreillä. Kiitän Marco Milardia sekä Värriön tutkimusaseman väkeä hienosta mahdollisuudesta vierailta tutkimusasemalla sekä päästä mukaan tutkimusjärvellä tehtyihin näytteenottoihin. Kiitän Professori Jukka Horppilaa työni ohjauksesta sen loppumetreillä. Perhettäni ja erityisesti miestäni haluan kiittää tuesta työn loppuun saattamiseksi ulkomailla asuessamme.

7. VIITELUETTELO

Adamczuk M. 2016. Past, present, and future roles of small cladoceran *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785) in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia* 767, 1-11.

Alexander ML and Hotchkiss SC. 2009. *Bosmina* remains in lake sediment as indicators of zooplankton community composition. *J Paleolimnol* 43, 51-59.

Allan JD and Flecker AS. 1993. Biodiversity Conservation in Running Waters. *Bioscience* 43, 32-43.

Anderson RS and Raasvelt G. 1974. Gammarus predation and the possible effects of Gammarus and Chaoborus feeding on the zooplankton composition in some small lakes and ponds in western Canada. *Canadian Wildlife Service Occasional* 18.

Berendonk TU and Bonsall MB. 2002. The Phantom Midge and a Comparison of Metapopulation Structures. *Ecology (Durham)* 83, 116.

Black RW. 1980. The Nature and Causes of Cyclomorphosis in a Species of the *Bosmina Longirostris* Complex. *Ecology (Durham)* 61, 1122-1132.

Bradford DF, Cooper SD, Jenkins J, Thomas M., Kratz K, Sarnelle O and Brown AD. 1998. Influences of natural acidity and introduced fish on faunal assemblages in California alpine lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 55, 2478-2491.

Bridcut E and Giller P. 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Can J Fish Aquat Sci* 52, 2543-2552.

Brooks JL and Dodson SI. 1965. Predation, Body Size, and Composition of Plankton. *Science* 150, 28-35.

Budy P, Haddix T and Schneidervin R. 2005. Zooplankton Size Selection Relative to Gill Raker Spacing in Rainbow Trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 134, 1228-1235.

Charles Kerfoot W. 1978. Combat Between Predatory Copepods and Their Prey: Cyclops, Epischura, and *Bosmina*. *Limnol Oceanogr* 23, 1089-1102.

Defaye D and Dussart B. 1995. The cyclopid (Crustacea, Copepoda) fauna of the inland waters of Israel: 1. First data from semi-arid and arid regions. *Hydrobiologia* 310, 1-10.

DeMott WR. 1983. Seasonal Succession in a Natural *Daphnia* Assemblage. *Ecol Monogr* 53, 321-340.

- Dini ML, O'Donnell J, Carpenter SR, Elser MM, Elser JJ and Bergquist AM. 1987. Daphnia size structure, vertical migration, and phosphorus redistribution. *Hydrobiologia* 150, 185-191.
- Dini ML and Carpenter SR. 1991. The Effect of Whole-Lake Fish Community Manipulations on Daphnia Migratory Behavior. *Limnol Oceanogr* 36, 370-377.
- Dodson S. 1990. Predicting Diel Vertical Migration of Zooplankton. *Limnol Oceanogr* 35, 1195-1200.
- Dodson S. 1988. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-avoidance behavior in Daphnia. *Limnol Oceanogr* 33, 1431-1439.
- Donald DB, Vinebrooke RD, Anderson RS, Syrgiannis J and Graham MD. 2001. Recovery of zooplankton assemblages in mountain lakes from the effects of introduced sport fish. *Can J Fish Aquat Sci* 58, 1822-1830.
- Drake JA and Mooney HA. 1986. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York.
- Drouin A, Archambault P and Sirois P. 2013. 34- Distinction of nektonic and benthic communities between fish-present (*Salvelinus fontinalis*) and natural fishless lakes. *Boreal Environ Res* 16, 101-114.
- Dunham J, Pilliod D and Young M. 2004. Assessing the Consequences of Nonnative Trout in Headwater Ecosystems in Western North America. *Fisheries* 29, 18-26.
- Farrell AM and Hodgson JR. 2012. Research Article: Zooplankton diel vertical migrations in lakes of contrasting food webs. *BIOS* 83, 12-16.
- Gliwicz MZ. 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature (London)* 320, 746-748.
- González MJ. 1998. Spatial segregation between rotifers and cladocerans mediated by Chaoborus. *Hydrobiologia* 387, 427-436.
- Gozlan RE, Britton JR, Cowx I and Copp GH. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *J Fish Biol* 76, 751-786.
- Hall DJ, Threlkeld ST, Burns CW and Crowley PH. 1976. The Size-Efficiency Hypothesis and the Size Structure of Zooplankton Communities. *Annu Rev Ecol Syst* 7, 177-208.
- Hanisch JR. 2016. Effects of Stocked Trout on Native Fauna of Productive Lakes. University of Alberta Libraries.

Havel JE and Dodson SI. 1984. Chaoborus Predation on Typical and Spined Morphs of *Daphnia pulex*: Behavioral Observations. *Limnol Oceanogr* 29, 487-494.

Hellsten M, Lagergren R and Stenson J. 1999. Can Extreme Morphology in *Bosmina* Reduce Predation Risk from *Leptodora*? An Experimental Test. *Oecologia* 118, 23-28.

Herbst DB, Silldorff EL and Cooper SD. 2009. The influence of introduced trout on the benthic communities of paired headwater streams in the Sierra Nevada of California. *Freshwat Biol* 54, 1324-1342.

Herzig A and Auer B. 1990. The feeding behaviour of *Leptodora kindti* and its impact on the zooplankton community of Neusiedler See (Austria). *Hydrobiologia* 198, 107-117.

Holmes TG, Tonn WM, Paszkowski CA and Scrimgeour GJ. 2016. Limited effects of non-native trout on microcrustacean zooplankton in boreal foothills lakes: comparisons of stocked, unstocked, and fishless lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

Horppila J, Malinen T, Nurminen L, Tallberg P and Vinni M. 2000. A metalimnetic oxygen minimum indirectly contributing to the low biomass of cladocerans in Lake Hiidenvesi – a diurnal study on the refuge effect. *Hydrobiologia* 436, 81-90.

Hu SS and Tessier AJ. 1995. Seasonal Succession and the Strength of Intra- and Interspecific Competition in a *Daphnia* Assemblage. *Ecology (Durham)* 76, 2278-2294.

Hutchinson GE. 1967. A treatise on limnology. Vol. 2, Introduction to lake biology and the limnoplankton. Wiley, New York.

Jan AES. 1987. Variation in Capsule Size of *Holopedium Gibberum* (Zaddach): A Response to Invertebrate Predation. *Ecology (Durham)* 68, 928-934.

Jan AES. 1978. Differential Predation by Fish on Two Species of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae). *Oikos* 31, 98-101.

Jellyman PG and McIntosh AR. 2010. Recruitment variation in a stream galaxiid fish: multiple influences on fry dynamics in a heterogeneous environment. *Freshwat Biol* 55, 1930-1944.

Jeppesen E, Madsen EA, Jensen JP and Anderson N. 2003. Reconstructing the past density of planktivorous fish and trophic structure from sedimentary zooplankton fossils: a surface sediment calibration data set from shallow lakes. *Freshwat Biol* 36, 115-127.

- Jeppesen E, Lauridsen T, Mitchell SF and Burns CW. 1997. Do planktivorous fish structure the zooplankton communities in New Zealand lakes? *N Z J Mar Freshwat Res* 31, 163-173.
- Brooks JL and Dodson SI. 1965. Predation, Body Size, and Composition of Plankton. *Science* 150, 28-35.
- O'Brien JW, Buchanan C and Haney JF. 1979. Arctic Zooplankton Community Structure: Exceptions to Some General Rules. *Arctic* 32, 237-247.
- Kerfoot WC and Sih A. 1987. Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover.
- Kessler K, Lockwood RS, Williamson CE and Saros JE. 2008. Vertical distribution of zooplankton in subalpine and alpine lakes: Ultraviolet radiation, fish predation, and the transparency-gradient hypothesis. *Limnol Oceanogr* 53, 2374-2382.
- Knapp RA, Matthews KR and Sarnelle O. 2001. Resistance and Resilience of Alpine Lake Fauna to Fish Introductions. *Ecological Monographs* 71, 401.
- Korhola A. 1999. Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction. *Ecography (Copenhagen)* 22, 357-373.
- Korosi JB, Kurek J and Smol JP. 2013. A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in lake sediments to infer historic shifts in predation regimes. *Journal of Plankton Research* 35, 444-460.
- Korosi JB, Paterson AM, DeSellas AM and Smol JP. 2010. A comparison of pre-industrial and present-day changes in *Bosmina* and *Daphnia* size structure from soft-water Ontario lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 67, 754-762.
- Kurzava LM and Morin PJ. 1998. Tests of Functional Equivalence: Complementary Roles of Salamanders and Fish in Community Organization. *Ecology (Durham)* 79, 477-489.
- Labaj A, Kurek J and Smol J. 2014. *Chaoborus americanus* predation influences *Bosmina mucro* lengths in fishless lakes. *J Paleolimnol* 51, 449-454.
- Labaj AL, Kurek J, Weeber RC and Smol JP. 2013. Long-term changes in invertebrate size structure and composition in a boreal headwater lake with a known minnow introduction. *Journal of Limnology* 72, 17-e17.
- Lampert W. 1989. The Adaptive Significance of Diel Vertical Migration of Zooplankton. *Funct Ecol* 3, 21-27.

- Lampert W. 1993. Phenotypic Plasticity of the Size at First Reproduction in *Daphnia*: The Importance of Maternal Size. *Ecology* (Durham) 74, 1455-1466.
- Lampert W, McCauley E and Bryan FJM. 2003. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs?. *Proceedings of the Royal Society.B, Biological sciences; Proc Biol Sci* 270, 765-773.
- Lampert W and Sommer U. 2007. *Limnoecology*. 2 ed. Oxford University Press Inc, New York.
- Hansson LA, Nicolle A, Brodersen J, Romare P, Brönmark C and Skov C. 2007. Consequences of Fish Predation, Migration, and Juvenile Ontogeny on Zooplankton Spring Dynamics. *Limnol Oceanogr* 52, 696-706.
- Leavitt PR, Carpenter SR and Kitchell JF. 1989. Whole-lake experiments: The annual record of fossil pigments and zooplankton. *Limnol Oceanogr* 34, 700-717.
- Lieder U. 1983. Revision of the Genus *Bosmina* BAIRD, 1845 (Crustacea, Cladocera). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 68, 121-139.
- Liljendahl-Nurminen A. 2006. Invertebrate predation and trophic cascades in a pelagic food web: the multiple roles of *Chaoborus flavicans* (Meigen) in a clay-turbid lake. *Multiple roles of Chaoborus flavicans (Meigen) in a clay-turbid lake*.
- MacKay NA, Carpenter SR, Soranno PA and Vanni MJ. 1990. The impact of two *Chaoborus* species on a zooplankton community. *Canadian journal of zoology* 68, 981-985.
- MacLennan MM, Dings-Avery C and Vinebrooke RD. 2015. Invasive trout increase the climatic sensitivity of zooplankton communities in naturally fishless lakes. *Freshwat Biol* 60, 1502-1513.
- Martenez-Sanz C, García-Criado F and Fernández-Aláez C. 2010. Effects of introduced salmonids on macroinvertebrate communities of mountain ponds in the Iberian system of Spain. *Limnetica* 29.
- McIntosh AR and Townsend CR. 1996. Interactions between Fish, Grazing Invertebrates and Algae in a New Zealand Stream: A Trophic Cascade Mediated by Fish-Induced Changes to Grazer Behaviour?. *Oecologia* 108, 174-181.
- McIntosh AR and Townsend CR. 1994. Interpopulation Variation in Mayfly Antipredator Tactics: Differential Effects of Contrasting Predatory Fish. *Ecology* (Durham) 75, 2078-2090.
- McNaught AS, Schindler DW, Parker BR, Paul AJ, Anderson RS, Donald DB and Agbeti M. 1999. Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnol Oceanogr* 44, 127-136.

- McPeck MA. 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: A comparative experimental approach. *Ecol Monogr* 68, 1-23.
- Milardi M, Siitonen S, Lappalainen J, Liljendahl A and Weckström J. 2016. The impact of trout introductions on macro- and micro-invertebrate communities of fishless boreal lakes. *J Paleolimnol* 55, 273-287.
- Mort MA. 1986. Chaoborus predation and the function of phenotypic variation in *Daphnia*. *Hydrobiologia* 133, 39-44.
- Mumm H. 1997. Effects of competitors and Chaoborus predation on the cladocerans of a eutrophic lake: an enclosure study. *Hydrobiologia* 360, 253-264.
- Neill WE. 1992. Population variation in the ontogeny of predator-induced vertical migration of copepods. *Nature* 356, 54-57.
- Neill WE. 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* 345, 524-526.
- Neill WE. 1981. Impact of Chaoborus Predation upon the Structure and Dynamics of a Crustacean Zooplankton Community. *Oecologia* 48, 164-177.
- Nesbitt LM, Riessen HP and Ramcharan CW. 1996. Opposing Predation Pressures and Induced Vertical Migration Responses in *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 41, 1306-1311.
- O'Brien WJ, Barfield M, Bettez ND, Gettel GM, Hershey AE, McDonald ME, Miller MC, Mooers H, Pastor J, Richards C and Schuldt J. 2004. Physical, chemical, and biotic effects on arctic zooplankton communities and diversity. *Limnol Oceanogr* 49, 1250-1261.
- Pace ML, Cole JJ and Carpenter SR. 1998. Trophic Cascades and Compensation: Differential Responses of Microzooplankton in Whole-Lake Experiments. *Ecology* 79, 138.
- Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR and Kitchell JF. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol Evol (Amst)* 14, 483-488.
- Palm F, Stenson JAE and Lagergren R. 2005. Which paleolimnological zooplankton records can indicate changes in planktivorous fish predation? *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 29, 661-666.
- Parker BR, Schindler DW, Donald DB and Anderson RS. 2001. The Effects of Stocking and Removal of a Nonnative Salmonid on the Plankton of an Alpine Lake. *Ecosystems* 4, 334-345.

- Parker BR and Schindler DW. 2006. Cascading Trophic Interactions in an Oligotrophic Species-poor Alpine Lake. *Ecosystems* 9, 157-166.
- Pastorok RA. 1981. Prey Vulnerability and Size Selection by Chaoborus Larvae. *Ecology* (Durham) 62, 1311-1324.
- Paul AJ, Schindler DW, Leavitt PR and Hardie AK. 1995. Direct and indirect effects of predation by a calanoid copepod (subgenus: Hesperodiaptomus) and of nutrients in a fishless alpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 2628-2638.
- Paul DNH and Grewe PM. 1985. Chaoborus-Induced Shifts in the Morphology of *Daphnia ambigua*. *Limnol Oceanogr* 30, 1291-1297.
- Persson L, Diehl S, Johansson L, Andersson G and Hamrin SF. 1992. Trophic Interactions in Temperate Lake Ecosystems: A Test of Food Chain Theory. *Am Nat* 140, 59-84.
- Post DM, Frost TM and Kitchell JF. 1995. Morphological responses by *Bosmina longirostris* and *Eubosmina tubicen* to changes in copepod predator populations during a whole-lake acidification experiment. *Journal of plankton research* 17, 1621-1632.
- Rautio M, Bonilla S and Vincent WF. 2009. UV photoprotectants in arctic zooplankton. *Aquatic biology* 7, 93-105.
- Rautio M and Tartarotti B. 2010. UV Radiation and Freshwater Zooplankton: Damage, Protection and Recovery. *Freshwater Reviews; Freshw Rev* 3, 105-131.
- Rautio M, Korhola A and Zellmer ID. 2003. Vertical distribution of *Daphnia longispina* in a shallow subarctic pond: Does the interaction of ultraviolet radiation and Chaoborus predation explain the pattern?. *Polar Biol* 26, 659-665.
- Rautio M. 1998. Crustacean zooplankton communities in subarctic ponds in Finnish Lapland: species diversity and responses to environmental variables. *Helsingin yliopisto, Helsinki*.
- Rennie MD and Jackson LJ. 2005. The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Can J Fish Aquat Sci* 62, 2088-2099.
- Repka S, Ketola M and Walls M. 1994. Specificity of predator-induced neck spine and alteration in life history traits in *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia* 294, 129-140.
- Sarnelle O and Knapp RA. 2005. Nutrient Recycling by Fish versus Zooplankton Grazing as Drivers of the Trophic Cascade in Alpine Lakes. *Limnol Oceanogr* 50, 2032-2042.

- Schabetsberger R, Luger MS, Drozdowski G and Jagsch A. 2009. Only the small survive: monitoring long-term changes in the zooplankton community of an Alpine lake after fish introduction. *Biol Invasions* 11, 1335-1345.
- Schilling EG, Loftin CS and Huryn AD. 2009a. Effects of introduced fish on macroinvertebrate communities in historically fishless headwater and kettle lakes. *Biol Conserv* 142, 3030-3038.
- Schilling EG, Loftin CS and Huryn AD. 2009b. Macroinvertebrates as indicators of fish absence in naturally fishless lakes. *Freshwat Biol* 54, 181-202.
- Schindler DW and Wilhelm FM. 1999. Effects of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) on plankton community structure in an alpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 1401-1408.
- Ślusarczyk M. 1997. Impact of fish predation on a small-bodied cladoceran: limitation or stimulation?. *Hydrobiologia* 342, 215-221.
- Spitze K. 1985. Functional Response of an Ambush Predator: *Chaoborus americanus* Predation on *Daphnia pulex*. *Ecology (Durham)* 66, 938-949.
- Stephen R. Carpenter, James F. Kitchell and James R. Hodgson. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience* 35, 634-639.
- Strock KE, Saros JE, Simon KS, McGowan S and Kinnison MT. 2013. Cascading effects of generalist fish introduction in oligotrophic lakes. *Hydrobiologia* 711, 99-113.
- Tammi J, Appelberg M, Beier U, Hesthagen T, Lappalainen A and Rask M. 2003. Fish Status Survey of Nordic Lakes: Effects of Acidification, Eutrophication and Stocking Activity on Present Fish Species Composition. *Ambio* 32, 98-105.
- Tate AW and Hershey AE. 2003. Selective feeding by larval dytiscids (Coleoptera: Dytiscidae) and effects of fish predation on upper littoral zone macroinvertebrate communities of arctic lakes. *Hydrobiologia* 497, 13-23.
- Tiberti R, von Hardenberg A and Bogliani G. 2013. Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia* 724, 1-19.
- Tollrian R. 1995. Predator-Induced Morphological Defenses: Costs, Life History Shifts, and Maternal Effects in *Daphnia Pulex*. *Ecology (Durham)* 76, 1691-1705.
- Vanni MJ. 1987. Effects of Food Availability and Fish Predation on a Zooplankton Community. *Ecol Monogr* 57, 61-88.
- W. Charles Kerfoot. 1975. The Divergence of Adjacent Populations. *Ecology* 56, 1298-1313.

- Wallace RL and Snell TW. 2001. 8 - Phylum rotifera, 195-254.
- Wellborn GA, Skelly DK and Werner EE. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annu Rev Ecol Syst* 27, 337-363.
- Wilhelm FM and Schindler DW. 1999. Effects of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) on plankton community structure in an alpine lake. *Can J Fish Aquat Sci* 56, 1401-1408.
- Wilhelm FM, Schindler DW and McNaught AS. 2000. The influence of experimental scale on estimating the predation rate of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) on *Daphnia* in an alpine lake. *J Plankton Res* 22, 1719-1734.
- Wilhelm FM, Hudson JJ and Schindler DW. 1999. Contribution of *Gammarus lacustris* to phosphorus recycling in a fishless alpine lake. *Can J Fish Aquat Sci* 56, 1679-1686.
- Williamson CE and Reid JW. 2001. 22 - Copepoda, 915-954.
- Williamson CE, Stoeckel ME and Jane Schoeneck L. 1989. Predation Risk and the Structure of Freshwater Zooplankton Communities. *Oecologia* 79, 76-82.
- Xie P and Yang Y. 2000. Long-term changes of Copepoda community (1957-1996) in a subtropical Chinese lake stocked densely with planktivorous filter-feeding silver and bighead carp. *J Plankton Res* 22, 1757-1778.
- Young JD and Riessen HP. 2005. The interaction of *Chaoborus* size and vertical distribution determines predation effects on *Daphnia*. *Freshwat Biol* 50, 993-1006.
- Zaret RE and Kerfoot CW. 1980. The Shape and Swimming Technique of *Bosmina longirostris*. *Limnol Oceanogr* 25, 126-133.
- Zaret TM and Kerfoot WC. 1975. Fish Predation on *Bosmina longirostris*: Body-Size Selection Versus Visibility Selection. *Ecology (Durham)* 56, 232-237.