

Pro gradu –tutkielma

**Järvien vesikasvilajiston betadiversiteettiä määrittävät tekijät ja niiden riippuvuus tutkimusyksikön koosta**

**Jenni Kentala**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

25.1.2013

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Akvaattiset tieteet

KENTALA JENNI, M.: Järvien vesikasvilajiston betadiversiteettiä määrittävät tekijät ja niiden riippuvuus tutkimusyksikön koosta  
Pro gradu: 34 s.  
Työn ohjaajat: FT Merja Elo, dos. Atte Komonen, FT Janne Alahuhta  
Tarkastajat: FT Heikki Hämäläinen, dos. Atte Komonen  
Tammikuu 2013

---

Hakusanat: betadiversiteetti, energia, mittakaava, monimuotoisuus, tuottavuus, vesikasvit

## TIIVISTELMÄ

Tärkeimpinä selittäjinä sille miksi lajit ja niiden määrä vaihtelevat siirryttäessä paikasta toiseen pidetään elinympäristöjen monimuotoisuutta, pinta-alaa ja saatavilla olevan energian määrää. Lajistollista monimuotoisuutta voidaan kuvata esimerkiksi betadiversiteetin avulla. Se mittaa alueiden välistä eroa lajistossa. Tuottavuus on mitta, joka kuvaa energian virtausta ekosysteemissä. Tuottavuuden ja lajiston monimuotoisuuden riippuvuus voi johtua mm. siitä millaisella maantieteellisellä mittakaavalla ja minkälaisessa ympäristössä sitä tarkastellaan. Järvet ovat hyviä esimerkkejä tutkittaessa tätä yhteyttä, koska ne muodostavat selkeästi rajatun alueen. Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää, miten kokonaisfosforipitoisuus eli potentiaalinen tuottavuus ja muut tekijät, joita olivat järven korkeus merenpinnasta, pinta-ala, maksimisyvyys, alkaliniteetti ja veden väriluku, vaikuttavat vesikasvilajiston betadiversiteettiin järvien välillä kun tutkimusyksikön kokoa kasvatetaan. Tutkimusalueena oli Minnesotan osavaltio Yhdysvalloissa. Tutkimusaineisto sisälsi 207 eri järveä. Järvet jaettiin erilaisiin klustereihin sen mukaan miten lähellä toisiaan ne maantieteellisesti sijaitsivat. Klustereiden määräksi valittiin 36, 20, 10, 7, 5 ja 4. Klusteroinnin tarkoituksena oli kasvattaa tutkimusyksiköiden kokoa lisäämällä niihin järviä tutkimusalueen pysyessä samana. Klustereiden sisällä laskettiin keskiarvo kullekin järvikohtaiselle ympäristömuuttajalle sekä betadiversiteettien keskiarvo. Vesikasvilajisto oli jaettu eri elomuotoryhmiin: pleustofyytteihin, ritsofyytteihin sekä helofyytteihin, koska arveltiin, että elomuotoryhmät reagoivat eri tavalla ympäristömuuttajiin. Betadiversiteettien ja muuttujien keskiarvojen suhdetta mallinnettiin lineaarisella regressiolla. Näin saatiin selville mikä, tai mitkä tekijät selittivät betadiversiteettiä. Koko lajiston betadiversiteettiä selitti maksimisyvyys. Lajiston vaihtelu väheni järvien maksimisyvyyden kasvaessa. Pleustofyyteillä betadiversiteettiä eri järvien välillä selitti parhaiten alkaliniteetti, mikä liittyy eri vesikasvilajien kykyyn sopeutua erilaiseen alkaliniteetti sekä alkaliniteetin suuresta vaihtelusta Minnesotan järvissä. Ritsofyyteillä betadiversiteettiä selitti maksimisyvyys. Helofyyteillä selittävänä tekijänä oli kokonaisfosforipitoisuus ja pinta-ala. Rehevissä järvissä helofyytilajiston vaihtelu oli suurta, koska helofyytit eivät kärsi näkösyvyyden laskusta, kuten uposkasvit. Tulosten selitysaste muuttui tutkimusyksikön koon vaihtuessa. Tuloksista voi päätellä, että useat tekijät vaikuttavat lajiston vaihteluun järvien välillä eri elomuotoryhmillä ja mittakaavoilla. Potentiaalinen tuottavuus ei ollut kovinkaan merkitsevä koko vesikasvilajiston vaihtelua määräävä tekijä Minnesotan järvissä.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science  
Aquatic Science

KENTALA J.: Factors that determining the beta diversity lakes of lake  
macrophytes and their dependence on the grain size

Master of Science Thesis: 34 s.

Supervisors: PhD Merja Elo, dos. Atte Komonen, PhD Janne Alahuhta

Inspectors: PhD Heikki Hämäläinen, dos. Atte Komonen

January 2013

---

Key words: Beta diversity, diversity, energy, macrophytes, productivity, spatial scale

## **ABSTRACT**

There are many ecological explanations why the species and their number vary from place to place. Beta diversity refers to differences in the species distribution between regions. Main reasons are diversity of habitats, area and the available energy. Productivity describes the energy flow in the ecosystem. Interdependence between productivity and species diversity may be due to for example geographical scale in which the phenomenon is investigated. Lakes are good systems for studying the relationship between productivity and species diversity because they form a clearly defined area. The aim of this research was to explore how potential productivity (total phosphorus content) and other factors (lake altitude, surface area, maximum depth, alkalinity and water color) influence beta diversity of macrophyte species in different lakes when grain size increased. The study area was State of Minnesota, USA. The study included 207 different lakes. Lakes were divided into different clusters according to how close they were geographically to each other. The numbers of clusters were 36, 20, 10, 7, 5 and 4. Within each clusters the averaged were calculated for each lake-specific variables and beta diversities. Macrophyte species composition was divided into different functional groups: non-rooted, submerged and helophytes. This was done because the different functional groups often react differently to different environmental gradients. Beta diversities and variables between the mean values were modelled using linear regression to find out which, or what the environmental factors explained beta diversity best. The total macrophyte beta diversity was best explained by maximum depth. Macrophyte species variation decreased when maximum depth increased. In non-rooted group beta diversity between different lakes was explained by alkalinity because different species are adapted different alkalinity content and Minnesota's lakes are very dissimilar with alkalinity. In submerged betadiversity was explained by a maximum depth and in helophytes by total phosphorus content and surface area. In eutrophic lakes helophyte species variation was great because these species benefit from higher productivity and do not suffer from its disadvantages such as decline in the Secchi depth. The results of the coefficient of determination changed when the geographical scale changed. The results indicated that different factors affect variation in beta diversity between lakes at different spatial scales. Potential productivity was not most significant determinant of variation for species richness in temperate lakes of Minnesota.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO.....</b>	<b>5</b>
1.1. Luonnon monimuotoisuus .....	<b>5</b>
1.2. Mittakaavan vaikutus lajiston monimuotoisuuteen .....	6
1.3. Energian vaikutus lajiston monimuotoisuuteen.....	7
1.4. Vesikasvilajiston monimuotoisuuden riippuvuus tuottavuudesta ja muista ympäristötekijöistä.....	9
1.5. Tutkimuskysymykset.....	11
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT.....</b>	<b>12</b>
<b>3. TULOKSET .....</b>	<b>15</b>
3.1. Koko vesikasvilajisto.....	15
3.2. Pleustofyytit.....	16
3.3. Ritsofyytit .....	18
3.4. Helofyytit.....	19
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU .....</b>	<b>20</b>
4.1. Koko vesikasvilajisto.....	20
4.2. Pleustofyytit.....	21
4.3. Ritsofyytit .....	23
4.4. Helofyytit.....	24
4.5. Yhteenveto ja päätelmät.....	24
<b>KIITOKSET.....</b>	<b>26</b>
<b>KIRJALLISUUS.....</b>	<b>26</b>
<b>LIITTEET .....</b>	<b>32</b>

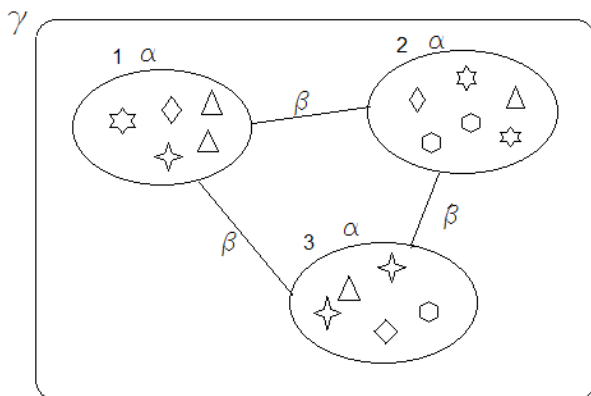
## 1. JOHDANTO

### 1.1. Luonnon monimuotoisuus

Yksi tämän hetken suurimmista ympäristöongelmista on luonnon monimuotoisuuden väheneminen, joka johtuu mm. ihmisen aiheuttamasta elinympäristöjen pirstoutumisesta ja katoamisesta. Lajien väheneminen ja sukupuutto ovat lisääntyneet selvästi ihmisen toimesta viimeisten vuosikymmenten aikana (Dirzo & Raven 2003). Luonnon monimuotoisuutta voidaan pitää yhtenä edellytyksenä sille, että ekosysteemi pystyy sopeutumaan erilaisiin ympäristön muutoksiin, kuten esimerkiksi meneillään olevaan ilmastomuutokseen (Chapin ym. 2000). Jotta voitaisiin ymmärtää paremmin ekologisia ja eliömaantieteellisiä tapahtumia on tärkeää tietää miten tuottavuuden ja lajien monimuotoisuuden (mukaan lukien alfa- ja betadiversiteetit) riippuvuus toisistaan toimii (He & Zhang 2009).

Biologinen monimuotoisuus eli biodiversiteetti voidaan jakaa kolmeen osaan: geneettiseen, lajistolliseen ja ekologiseen monimuotoisuuteen (Norse ym. 1986). Geneettisellä monimuotoisuudella tarkoitetaan lajin perimän vaihtelua yksilöstä ja populaatiosta toiseen. Lajiston monimuotoisuuteen vaikuttavat lajien määrä ja niiden runsaussuhteet. Ekologiselle tai ekosysteemin monimuotoisuudelle on annettu useita määritelmiä, jotka ovat osin päällekkäisiä. Ekologinen monimuotoisuus käsittää eliöyhteisöjen tai ekosysteemin monimuotoisuuden ja siihen lasketaan kuuluvaksi mm. trofiatasojen määrä sekä lajien vaihtuvuus ja runsaus (Magurran 2004).

Monimuotoisuutta voidaan kuvata alfa-, beta-, ja gammadiversiteettien avulla. Näitä ensimmäisenä tutkimuksessaan käsittelee Whittaker (1960) (Kuva 1). Alfadiversiteetti tarkoittaa paikallista monimuotoisuutta. Se kertoo tietyn kokoisella alueella esiintyvien ja keskenään vuorovaikutussuhteissa olevien lajien lukumäärän (Whittaker 1972). Betadiversiteetti mittaa alueiden välistä monimuotoisuutta, se kuvaa lajistollisen muutoksen astetta tietyllä elinympäristö- tai maantieteellisellä gradientilla. Se voi myös mitata alueen monimuotoisuuden muutosta ajassa (Magurran 2004). Kahden vertailtavan paikan alfadiversiteetti voi olla sama, mutta betadiversiteetti on 1, jos lajeja on saman verran, mutta kaikki lajit ovat eri lajeja. Gammadiversiteetti kuvaa laajan maantieteellisen alueen lajistollista monimuotoisuutta (Magurran 2004).



Kuva 1. Alfa-, beta- ja gammadiversiteetti. Soikiot näytealoja (esim. järvet) symbolit eri lajeja (esim. vesikasveja). Alfadiversiteetti ( $\alpha$ ) kuvaa yhden alueen lajimäärää. Betadiversiteetti ( $\beta$ ) vertailee kahden eri alueen lajiston erilaisuutta. Gammadiversiteetti ( $\gamma$ ) kuvaa näytealojen kokonaislajimäärää.

Lajien määrään eli alfa- ja gammadiversiteettiin liittyviä tutkimuksia on paljon. Lajiston vaihtelua eli betadiversiteettiä ja sen syitä on tutkittu vähemmän. Syyksi siihen miksi lajit ja niiden määrä vaihtelee siirryttäessä paikasta toiseen on monia ekologisia selityksiä. Pääselittäjinä pidetään pinta-alaa, elinympäristöjen monimuotoisuutta, sekä saatavilla olevaa energiaa, jolla tarkoitetaan ravintoverkon trofiatasolta toiselle siirtyvää energiaa (Rosenzweig 1995). Yleinen oletus on, että mitattavan alueen koon kasvaessa, myös lajimäärä kasvaa (Rosenzweig 1995). Tätä kutsutaan lajimäärä-pinta-ala yhteydeksi (species-area relationship, SAR). Yksi positiivista lajimäärän ja pinta-alan riippuvuutta kuvaavista teorioista on MacArthurin ja Wilsonin saarimaantieteellinen teoria (1967). Sen mukaan on todennäköisempää, että suurella saarella on enemmän lajeja kuin pienellä, koska suuremmilla saarilla on enemmän erilaisia elinympäristöjä, joilla on niille ominainen lajisto (Rosenzweig 1995). Saarimaantieteellisellä teoriolla voidaan selittää myös muiden eristyneiden alueiden, kuten vuorenhuipun tai järven lajimäärä-pinta-ala suhdetta (Rosenzweig 1995).

## 1.2. Mittakaavan vaikutus lajiston monimuotoisuuteen

Laajassa mittakaavassa lajien maantieteellinen jakautuminen on pääasiassa seurausta suurista muutoksista eri ympäristötekijöissä (Whittaker 1967, Heegaard 2004). Suurimmalla koko maailman laajuisella maantieteellisellä mittakaavalla ja pisimmällä ajanjaksolla lajiston määrään ja monimuotoisuuteen vaikuttavat lajiutumisen ja sukupuutto (Rosenzweig 1995). Lajistoon vaikuttavat yleisesti erilaiset ilmastovyöhykkeet, korkeus merenpinnasta, syvyys ja eristyneisyys (Smith & Brown 2002, Rahbek 2005). Yleisenä käsityksenä on, että mitä heterogeenisempi ja moniulotteisempi abioottinen ympäristö on, sitä monimutkaisempia ja laajempia monimuotoisuudeltaan ovat myös kasvi- ja eläinyhteisöt (Krebs 2001). Kun tarkastellaan ympäristötekijöiltään kahta erilaista aluetta oletetaan niiden välisen betadiversiteetin olevan suuri. Esimerkiksi vesikasvilajisto on yleensä hyvin erilainen sellaisten järvien välillä joiden veden laatu poikkeaa paljon toisistaan (Heegaard 2004). Pienemmällä paikallisella maantieteellisellä mittakaavalla ja lyhemmällä ajanjaksolla lajiston monimuotoisuuteen vaikuttavat mm. yksilöiden syntyminen ja kuolema, lajien levittäytyminen, kilpailu tilasta, symbioosi, sekä luontaiset viholliset (Pacala 1997, Benton 2009). Tarkasteltavien paikkojen maantieteellisellä etäisyydellä toisistaan oletetaan olevan vaikutusta lajiston erilaisuuteen, vaikka näiden ympäristö olisi samankaltainen (Chase 2003). Esimerkiksi järvien sijaitessa lähellä toisiaan on todennäköistä, että vesikasvit voivat levittäytyä järveltä toiselle ja kahden läheisen järven lajisto voi olla samankaltainen, vaikka järvet olisivat melko erilaisia kemialliselta veden laadultaan (Heegaard 2004). Lyhyessä ajallisessa mittakaavassa 1-1000 vuoden aikana voi erilaisilla häiriöillä kuten, tulipaloilla, myrskyillä ja maanvyörymillä olla suuri vaikutus paikalliseen lajistoon (Willis & Whittaker 2002, Benton 2009).

Tekijät, jotka aiheuttavat vaihtelua monimuotoisuuteen tietyn ajan kuluessa, voivat näkyä myös erilaisilla maantieteellisillä mittakaavoilla. Mittakaavan määrittämiseen liittyvät käsitteet ovat tutkimusyksikkö (grain) ja tutkimusalue (extent) (Whittaker ym. 2001). Tutkimusyksikön koko on näytteenottoyksikön koko. Se voidaan ilmaista pinta-alana tai tilavuuden mittana (Legendre & Legendre 1998). Tutkimusalue on alan kokonaispinta-ala tai tilavuus, joka havaitaan tai analysoidaan (Dungan ym. 2002). Kaikki tutkimusyksiköt on mitattu tutkimusalueen sisältä (Scheiner 2003). Tutkimusyksikkö voi olla mm. järvi, jonka vesikasvit on määritetty. Tutkimusalue voi olla ala, jolla kaikki analysoinnin kohteena olleet järvet sijaitsevat. Tutkimusyksikön ja -alueen koon muuttaminen voi muuttaa lajiston monimuotoisuuden yhteyttä energiaan ja muihin ympäristötekijöihin (Dungan ym. 2002, Evans ym. 2005b, Rahbek 2005). Kun lähellä

toisiaan sijaitsevien tutkimusyksiköiden kokoa kasvatetaan voidaan odottaa, että tutkimusyksiköiden välillä on enemmän samoja lajeja eli betadiversiteetti on pieni. Ja kun vertailtavien tutkimusyksiköiden välimatka on suuri myös lajisto on erilaisempi kuin lyhyemmällä välimatkalla eli betadiversiteetti on korkea (Keil ym. 2012). Yhden tekijän ei oleteta selittävän lajiston vaihtelua siirryttäessä paikasta toiseen. Abioottiset ja bioottiset tekijät voivat toimia eri tavoin eri mittakaavoilla (Whittaker ym. 2001). Jokaisella lajilla on omat vaatimukset ilmaston ja elinympäristön suhteen sekä erilaiset esteet levittäytymiselle. Nämä voivat muodostua yhdessä tekijöiksi, jotka vaikuttavat erilaisilla mittakaavoilla (Whittaker ym. 2001, Chase & Leibold 2002, Keil ym. 2012).

### 1.3. Energian vaikutus lajiston monimuotoisuuteen

On useita selityksiä sille, miksi lajimäärä ja lajiston monimuotoisuus lisääntyvät energian määrän kasvaessa. Wright (1983) korvasi saarimaantieteellisessä teoriassa pinta-alan vaikutuksen lajimäärään energialla. Perusidea lajimäärä-energia (species-energy relationship, SER) -teorialle on, että saatavilla oleva energia asettaa rajat lajimäärälle. Jos energiaa on runsaasti saatavilla, se mahdollistaa suuret populaatiokoot ja vähentää sukupuuton mahdollisuutta. Kun resursseja on tarjolla enemmän, niin useammat lajit voivat ylläpitää elinkelpoisia populaatioita. Tämä tunnetaan myös ”enemmän yksilöitä hypoteesina” (MIH, more individuals hypothesis) (Wright 1983, Rosenzweig & Abramsky 1993, Abrams 1995, Srivastava & Lawton 1998, Evans ym. 2005a). On muitakin selityksiä, miksi suurempi määrä energiaa ylläpitää suuremman lajimäärän eikä pelkästään enemmän biomassaa. Esimerkiksi suurempi määrä energiaa luo enemmän erilaisia resursseja edesauttaen lajien erikoistumista mm. tietynlaiseen ruokaan ja elinympäristöön. Kilpailu samoista resursseista vähenee ja mahdollistaa suuremman lajimäärän alueella (esim. Abrams 1995). Tämä hypoteesi olettaa populaatiokokojen olevan pieniä, mutta riittävän elinkelpoisia ja betadiversiteetin olevan suuri, kun vertaillaan keskenään alueita joiden energiamäärä on suuri (Bonn ym. 2004). Kun tuottavuuden määrä on suuri myös populaatioiden kasvukyky on suurempi. Näin ollen populaatiot voivat selvitä erilaisista häiriöistä, kuten myrskyistä ja tulipaloista nopeammin. Pienet populaatiot kuolevat sukupuuttoon suuremmalla todennäköisyydellä erilaisten häiriöiden vuoksi (Huston 1979). Energian saatavuus voi rajoittaa trofiatasojen määrää ruokaverkossa. Jos lisääntyvä tuottavuus mahdollistaa uuden trofiatason synnyn sen trofiatason yläpuolelle jota tutkitaan, niin se voi pienentää populaatioiden kokoa tutkittavalla trofiatasolla. Syrjäyttävä kilpailu on epätodennäköisempää kun populaatiokoot ovat pieniä. Tästä syystä lajiston monimuotoisuus voi kasvaa tuottavuuden lisääntyessä (Abrams 1995, Moen & Collins 1996).

Energiaa voidaan määritellä usealla eri tavalla ja määritelmät voidaan jakaa kolmeen luokkaan: 1. säteilyenergia eli fotosynteettisesti aktiivinen säteily (näkyvän valon aallonpituudet väliltä 400-700 nm), 2. lämpöenergia ja 3. kemiallinen energia. Koska nämä eri energian muodot vaikuttavat eri tavalla luonnon monimuotoisuuteen, niin niitä tulisi tarkastella erikseen. Kasvit ja eläimet (kasvinsyöjät ja pedot) ovat eri trofiatasoilla ja käyttävät energian eri muotoja. Kummatkin tarvitsevat lämpöä, mutta kasvit voivat hyödyntää auringon säteilyenergiaa, kun taas eläimet kasveista saatavaa kemiallista energiaa (Clarke & Gaston 2006).

Kasvien tärkein resurssi on säteilyenergia eli auringon valo. Se on lähde lähes kaikelle energialle, jota maapallolla käytetään. Valon määrä on riippuvainen vuodenaajoista ja säteilyn tulokulma puolestaan vaikuttaa säteilyn määrään. Maapallon eri leveyspiirit saavat osakseen eri määrän auringonvaloa. Auringon säteilyn määrä ja lajimäärä eivät ole kuitenkaan täysin verrannollisia toisiinsa nähden. Tämä siksi, että kasvit tarvitsevat myös

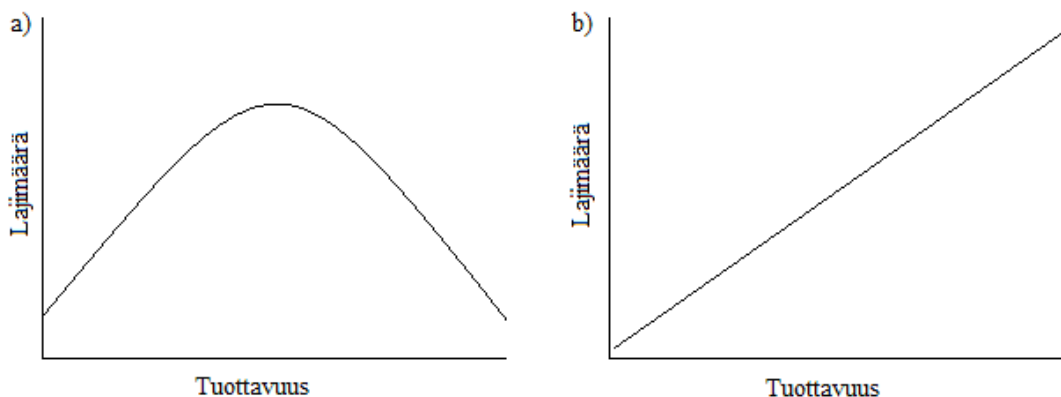
vettä, joka on osallisena lähes kaikissa kasvin fysiologisissa tapahtumissa. Veden mukana kasvit saavat myös ravinteita (Clarke & Gaston 2006). Useat tutkimukset ovatkin osoittaneet veden saatavuuden, potentiaalisen kokonaishaihdunnan sekä sadannan selittävän maakasvilajiston monimuotoisuutta parhaiten mittakaavan ollessa suuri (esim. Currie 1991, O'Brien 1998). Vesikasvien monimuotoisuutta nämä eivät kuitenkaan voi selittää.

Tuottavuus voidaan määritellä sen kautta miten nopeaa kemiallinen energia virtaa ekosysteemissä (Rosenzweig & Abramsky 1993) eli jouleina tietyllä alueella per aikayksikkö (esim.  $\text{mg C m}^{-2} \text{ vuosi}^{-1}$ ) (Mittelbach ym. 2001). Tuottavuuden määrittelyyn on käytetty monenlaisia suureita, esimerkiksi lämpötilaa, primäärituotantoa ja kokonaishaihduntaa. Nämä kaikki ovat kuitenkin riippuvia myös muista tekijöistä, kuten vuodenaikasta ja mittaustavasta (Whittaker ym. 2001). On tärkeää huomioda, mitä tuottavuuden määrettä käytetään millekin lajiryhmälle. Järvissä tuottavuutta tutkitaan yleensä hiilen  $^{14}\text{C}$  määränä tilavuudessa (Dodson ym. 2000) tai veden kokonaisfosfori- ja kokonaistyyppipitoisuuksina (Srivastava ym. 1995). Veden kokonaisfosforipitoisuuden on todettu usein parhaiten ilmentävän järvien rehevyystasoa (Jeppesen ym. 2000).

Kun tuottavuuden ja lajiston monimuotoisuuden suhdetta alettiin tutkia ekologit luulivat, että tuottavuuden kasvu lisää aina lajimäärää, mutta niin ei kuitenkaan ole. Tuottavuuden ja lajimäärän suhteen on todettu voivan olla myös huipukas, negatiivinen tai osaksi merkityksetön (Rosenzweig 1995, Adler ym. 2011). Vaikka tuottavuuden ja lajiston monimuotoisuuden suhdetta on tutkittu vuosikymmenten ajan, ei yksimielisyyttä ole löytynyt sen suhteen mitkä tekijät riippuvuutta aiheuttavat. Jotkut tutkijat selittävät riippuvuuden johtuvan erilaisista häiriöistä (Wilson & Tilman 2002), kuluttajista (Worm ym. 2002), ekolokeroihin erikoistumisesta (Kassen ym. 2000), elinympäristön heterogeenisyydestä (Weitz & Rothman 2003) tai yhteisön historiasta (Fukami & Morin 2003). Viime aikoina on kiinnitetty enemmän huomiota siihen, miten tuottavuuden ja lajiston monimuotoisuuden suhde vaihtelee tutkittaessa yhteyttä erilaisilla maantieteellisillä mittakaavoilla (Mittelbach ym. 2001). On huomattu, että yksittäisiä paikkoja tutkittaessa riippuvuus on useimmiten huipukas (Kuva 2a), eli lajimäärä kasvaa tuottavuuden kasvaessa, kunnes saavuttaa huipputason ja alkaa laskea, vaikka tuottavuus jatkaa kasvua. Yksi syy huipukkaaseen vasteeseen kasveilla voi olla pois sulkeva kilpailu eli tuottavuuden ollessa pientä kasvit kilpailevat ravinteista ja lajiston monimuotoisuus jää siten pieneksi. Kun taas tuottavuuden ollessa korkealla kasvit kilpailevat valosta ja näin hitaammin kasvavat kasvit eivät voi menestyä (Huston & DeAngelis 1994). Laajemmassa alueellisessa mittakaavassa tuottavuuden ja lajiston monimuotoisuuden riippuvuus voi olla lineaarisesti kasvava (Mittelbach ym. 2001, Field ym. 2009) (Kuva 2b). Tällainen vaste voi syntyä, jos betadiversiteetti kasvaa yhtä aikaa tuottavuuden lisääntyessä (Steiner & Leipold 2004). Laajassa tutkimuksessa, jossa tutkijat pitivät tutkimusyksikön ja tutkimusalueen koon samana ei kuitenkaan löydetty selvää lineaarista tai huipukasta yhteyttä kasvuyhteisöjen monimuotoisuuden ja tuottavuuden väliltä paikallisella, alueellisella eikä maailmanlaajuiselta tutkimusalueelta (Adler ym. 2011). Tukea lajiston monimuotoisuuden ja energian väliselle riippuvuudelle on makeasta vedestä löydetty ainakin kaloilla useilla eri spatiaalisilla mittakaavoilla (Guégan ym. 1998) ja laajassa mittakaavassa sudenkorennoilla (Keil ym. 2008). Muiden makeanveden lajiryhmien kohdalla tulokset eivät ole olleet yhtä selviä. Yksi syy tähän voi olla se, että tuottavuudessa ei ole ollut tarpeeksi vaihtelua tutkimusalueen sisällä (Heino 2011). Chase ja Leipold (2002) huomasivat vertaillen yksittäisten lampien lajimääriä, että tuottavuuden ja lajimäärän riippuvuus oli huipukas. Kuitenkin kun he yhdistivät useamman lammen tiedot valuma-



alueittain niin riippuvuus oli lineaarisesti kasvava. Tässä tapauksessa muutos huipukkaasta positiivisesti lineaariseksi oli selitettävissä lajiston monimuotoisuuden eli betadiversiteetin ja ekosysteemin tuottavuuden positiivisen korrelaation kautta.



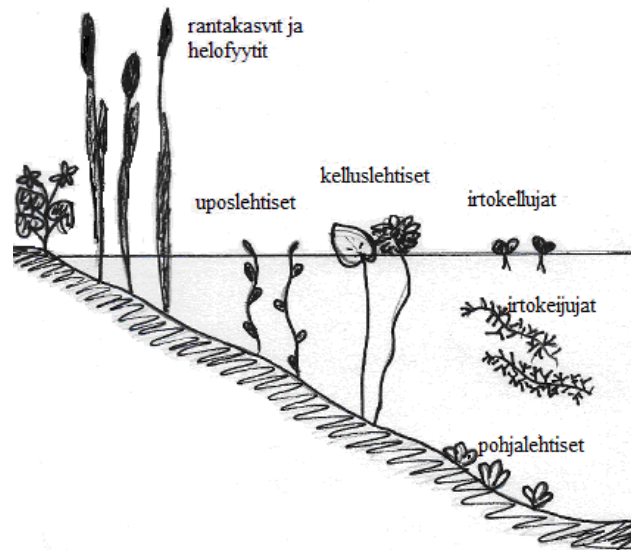
Kuva 2. Lajimäärän ja tuottavuuden riippuvuus voi olla mm. a) huipukas tai b) lineaarisesti kasvava.

#### 1.4. Vesikasvilajiston monimuotoisuuden riippuvuus tuottavuudesta ja muista ympäristötekijöistä

Järvet ovat hyviä kohteita tutkittaessa lajiston monimuotoisuuden ja tuottavuuden riippuvuutta. Tämä siksi, että useat järvet, varsinkin ne joissa on vain vähän ulos- ja sisäänvirtauskohtia, muodostavat rajatun ja helposti tutkittavan lajiyhteisön (Dodson ym. 2000). Järvien vesikasvien lajimäärään ja lajiston koostumukseen on todettu tuottavuuden ohella vaikuttavan useita tekijöitä, kuten pinta-alan, alkaliniteetin, pH:n ja järven historian (Røslett 1991, Vestergaard & Sand-Jensen 2000, Dodson 2000, Honkanen 2011). Useimmissa tutkimuksissa vesikasvien lajimäärä lisääntyy järven koon kasvaessa. Tämä johtuu siitä, että suuremmilla järvillä on yleensä suurempi litoraalialue ja enemmän erilaisia elinympäristöjä tuloksena suuremmasta syvyysvaihtelusta, sekä erilaisista sedimenttityypeistä (Røslett 1991, Kalff 2002). Erilaisten elinympäristöjen runsauden voi havaita varsinkin karuissa järvissä, joissa enemmän ravinteita voi esiintyä sisään- ja ulosvirtauskohdissa, sekä kuormittuneissa paikoissa. Rehevissä järvissä sedimentin koostumuksen vaihtelu on saastuneiden ja puhtaampien kohtien välillä vähäisempää (Vestergaard & Sand-Jensen 2000). Lajiston vaihtelun, eli betadiversiteetin on todettu olevan suurinta keskituottoisten järvien välillä (Honkanen 2011). Lajiston samankaltaisuuteen vaikuttaa myös lampien ja järvien etäisyys toisistaan, sekä millainen kyky lajeilla on levittäytyä uusille alueille. Suuremmat järvet voivat ylläpitää suurempia populaatioita ja toimia lähteinä pienempien järvien populaatioille (Heegaard 2004). Vesikasvien kolme tyypillisintä levittäytymistapaa ovat vesi, tuuli ja eläinten mukana kulkeutuminen. Myös ihmiset levittävät vesikasveja, joko tarkoituksella tai vahingossa (Linton & Goulder 2000, Dahlgren & Ehrlén 2005, Lacoul & Freedman 2006).

Veden ja sedimentin lämpötilalla on vaikutusta vesikasvien fysiologiaan, kuten siementen itävyyteen, kasvuun lähdön ajankohtaan ja kasvukauden sekä horrostilan pituuteen (Duarte & Kalff 1987, Rooney & Kalff 2000, Spencer ym. 2000). Vain muutamat vesikasvilajit selviävät kasvukauden veden keskilämpötilan ollessa alle 10 °C. Useimmat lajit kuolevat, jos veden lämpötila on kylmempi kuin 3 °C tai lämpimämpi kuin 45 °C (Best & Boyd 2003). Lämpötila ja kasvukauden lämpösumma vaihtelevat leveys- ja korkeuspiirien mukaan. Heinon (2002) mukaan Fennoskandiassa 74 % lajimäärän

väheneemisestä leveyspiirin kasvussa selittyi heinäkuun keskilämpötilalla. Røslett (1991) havaitsi korkeuden määrittävän leveysasteita paremmin vesikasvien lajirunsaattaa.



Kuva 3. Vesikasvien elomuotojen sijoittuminen rannan vyöhykkeille

Vesikasvit jaetaan eri elomuotoihin kasvutapojensa mukaan. Elomuodot sijoittuvat rannan eri vyöhykkeille (Kuva 3). Vesikasvien sijoittumiseen vaikuttavat mm. se miten nopeasti ranta syvenee ja millaista ainesta pohja on. Vesikasveja ovat rantakasvit, helofyytit eli ilmaversoiset, uposlehtiset (elodeidit), kelluslehtiset (nymfeidit), pohjalehtiset (isoetidit), irtokellujat (lemnidit) ja irtokeijujat (keratofyllidit). Lisäksi vesikasveihin luetaan vesisammalet (bryidit) sekä näkinpartaiset. Eri eloryhmien on todettu vastaavan eri tavalla tuottavuuden sekä muiden veden laatutekijöiden vaihteluihin (Toivonen & Huttunen 1995, Jeppesen ym. 2000). Juurelliset vesikasvit ilmentävät paremmin pitkäaikaisia ympäristömuutoksia, koska ne ottavat ravinteita ja muita mineraaleja pääasiallisesti järven sedimentistä. Irtokellujat ja -keijujat vastaavat nopeammin ihmisen aiheuttamiin ympäristövaikutuksiin ottaessaan ravinteensa suoraan vedestä (Toivonen & Huttunen 1995). Uposkasvien lajimäärän on todettu vähenevän kokonaisfosforipitoisuuden noustessa (Jeppesen ym. 2000).

Kun pH on alhainen niin lajimäärä on yleensä pieni (Røslett 1991, Kalff 2002). Suomessa järvien happamuus on useimmiten yhteydessä veden korkeaan humuspitoisuuteen (Särkkä 1996), joka myös lisää veden väriä ja vähentää näkösyvyyttä. Korkea pH taas voidaan yhdistää mm. järvien ravinnepitoisuuden kasvuun (Kalff 2002). Kasvukauden aikana pH voi vaihdella järvessä paljon, joten veden johtokyky on sitä tärkeämpi ja vähemmän herkempi muutoksille (Toivonen & Huttunen 1995). Alkaliniteetti, näkösyvyys ja järven rehevyys ovat merkittävimpiä vesikasvilajiston määrittäjiä (Vestergaard ja Sand-Jensen 2000, O'Hare ym. 2012). Lajimäärän on todettu lisääntyvän uposkasvien ryhmässä alkaliniteetin kasvaessa (Vestergaard ja Sand-Jensen 2000). Mitä enemmän vedessä on bikarbonaattia, sitä suurempi on veden puskurikyky eli alkaliniteetti (Särkkä 1996). Erityisesti ne uposkasvit ja irtokellujat ja -keijujat, jotka käyttävät bikarbonaattia epäorgaanisen hiilen lähteenä kärsivät happamoitumisesta (Wetzel 2001). Suurimmalla osalla uposkasveista bikarbonaatit ovat tärkeä osa fotosynteesin ja kasvun säätelyä (Madsen & Sand-Jensen 1991). Helofyytit sietävät paremmin kuormittunutta ja hapetonta sedimenttiä kuin uposkasvit (Barko & Smart 1983). Rehevoityneissä vesissä helofyytit hyötyvät kasvutavastaan, koska voivat kilpailla valosta

paremmin kuin uposkasvit (Toivonen & Huttunen 1995). Eri lajit vastaavat eri tavoin muihinkin ympäristöoloihin, kuten hapettomuuteen, veden pinnan vaihteluihin, jäätymiseen, tulvimiseen sekä jään aiheuttamaan eroosioon (Arts 2002, Lacoull & Freedman 2006). Heegaard (2004) totesi tutkimustensa perusteella kemiallisen veden laadun ja järvien etäisyyden toisistaan ennustavan parhaiten vesikasvilajiston vaihtelua järvien välillä Pohjois-Irlannissa.

Tuottavuuden ja vesikasvien lajimäärän riippuvuuden on todettu olevan huipukas (esim. Røslett 1991, Toivonen & Huttunen 1995). Yksittäisissä keskituottoisissa ja rehevissä järvissä on enemmän lajeja kuin erittäin rehevissä tai karuissa. Erittäin rehevissä järvissä helofyytit ja kelluslehtiset kasvit ovat yleisimpiä ja kasvustot tiheitä, mutta myös irtokellujia voi esiintyä. Tiheät kasvustot estävät pohjalehtisten vesikasvien esiintymisen ja uposlehtiset vesikasvit voivat kadota kokonaan, kun järven trofiataso muuttuu keskituottoisesta kohti erittäin rehevää (Jeppesen ym. 2000). Tällöin kilpailu valosta on tärkein kasvua rajoittava tekijä (Dodson ym. 2000). Rehevissä järvissä helofyytit ja kelluslehtiset ovat usein vallitsevia ja vesikasvien kokonaislajimäärä on suurempi. Keskituottoisten kirkasvetisten järvien lajisto koostuu suurilta osin uposkasveista, kuten uposlehtisistä ja pohjalehtisistä, sekä irtokeijujista ja vesisammalista. Karuissa kirkasvetisissä järvissä lajistoon kuuluu lähinnä uposlehtisiä, sammalia ja pohjalehtisiä (Toivonen & Huttunen 1995).

Ihmisen vaikutukset ovat yhä paremmin nähtävissä vesiekosysteemeissä. Useat tutkimukset ovat yhdistäneet ravinteiden määrän lisääntymisen teollisuuteen, asutukseen ja maatalouteen. Ravinteiden lisääntynyt valunta on kasvattanut vesikasvien tuottamaa biomassaa, vähentänyt lajimäärää ja johtanut monissa vesissä siihen, että kasviplankton on lisääntynyt vesikasveja runsaammin (Phillips ym. 1978, Hough ym. 1989). Vesikasvit tarjoavat ruokaa ja suojaa kaloille ja selkärangattomille, kierrättävät ravinteita ja muita aineita, tasaavat virtauksia sekä ovat primäärituottajia järvien, jokien ja merten rannikoiden ekosysteemeissä (Pearsall 1920, Butcher 1933, Carr ym. 1997). Vesikasvit ovat tärkeä osa vesistöjen monimuotoisuutta ja ekologiaa prosesseja. Sen vuoksi on merkityksellistä tutkia mitkä tekijät vesikasvilajistoa järvissä määrittävät.

### 1.5. Tutkimuskysymykset

Tässä työssä tutkittiin potentiaalisen tuottavuuden sekä muiden veden laatu- ja ympäristötekijöiden vaikutusta vesikasvilajiston betadiversiteettiin erilaisilla mittakaavoilla tutkimusalueen pysyessä samana, mutta tutkimusyksiköiden koon kasvaessa. Tutkimuksessa pyritään vastaamaan seuraaviin kysymyksiin:

1. Miten järvien vesikasvilajiston betadiversiteetti muuttuu suhteessa kokonaisfosforipitoisuuteen eli potentiaaliseen tuottavuuteen? Muuttuuko betadiversiteetin ja tuottavuuden suhde kun tutkimusyksikön kokoa kasvatetaan?

Vesikasvilajiston betadiversiteetin oletetaan kasvavan samalla kun tuottavuus lisääntyy. Yhteyden oletetaan tulevan paremmin esiin mitä useampaa järveä tarkastellaan yhtäaikaan. Tuottavuuden ja betadiversiteetin riippuvuuteen vaikuttavat samanaikaisesti useat eri tekijät, ja näiden tekijöiden suhde voi muuttua mittakaavan muuttuessa.

2. Mitkä muut vedenlaatu- ja ympäristötekijät määrittävät vesikasvien betadiversiteettiä ja muuttuko näiden merkitys vesikasveille mittakaavan muuttuessa?

Useissa tutkimuksissa on todettu mm. pinta-alan ja alkaliniteetin sekä näkösyvyyden määrittävän vesikasvilajistoa järvissä (esim. Røslett 1991, Vestergaard & Sand-Jensen 2000). Vesikasvilajiston monimuotoisuuteen voivat vaikuttaa useat eri tekijät erilaisilla

mittakaavoilla, kuten järven sijainti ja etäisyys toisista järvistä tai veden laatu (Heegaard 2004).

### 3. Onko riippuvuus erilaista eri elomuotoja tarkasteltaessa?

Eri elomuotoryhmien oletetaan reagoivan eri tavoin niin potentiaaliseen tuottavuuteen kuin muihinkin eri vedenlaatu- ja ympäristömuuttujiin. Irtokellujat ja –keijukat ovat suoraan riippuvaisia vedenlaadusta ja sen muutoksista, kun taas helofyytit ja muut juurelliset vesikasvit vastaavat paremmin pitkäaikaisiin ympäristömuutoksiin (Toivonen & Huttunen 1995). Eri uposkasvit tarvitsevat eri määrän valoa kasvaakseen, joten näkösyvyydellä on vaikutusta uposkasvien lajistoon (Middelboe & Markager 1997). Helofyytit pystyvät hyödyntämään hiiltä ja happea suoraan ilmasta (Maberly & Madsen 2002).

Vesikasveja on tutkittu paljon, mutta tämän kaltaisia laajaan mittakaavan muutoksiin liittyviä tutkimuksia tästä kasviryhmästä ei ole monia (mutta katso esim. Heegaard 2004 ja O’Hare ym. 2012). Mittakaavan vaikutusta kasvilajiston betadiversiteettiin on yleisemmin tutkittu terrestrisessä ympäristössä (esim. Harrison ym. 2005). Kun tuottavuuden ja betadiversiteetin riippuvuutta tarkastellaan eri mittakaavoilla se lisää tietoisuutta mm. siitä, miten järvien rehevöityminen vaikuttaa vesikasvilajiston monimuotoisuuteen. Lisääntyneen tuottavuuden on todettu yksipuolistavan vesikasvilajistoa järvissä (esim. Toivonen & Huttunen 1995). Tässä tutkimuksessa halutaan mm. selvittää voiko lajiston vaihtelu olla kuitenkin suurempaa rehevien kuin keskituottoisten tai karujen järvien välillä tutkimuksen mittakaavan muuttuessa.

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

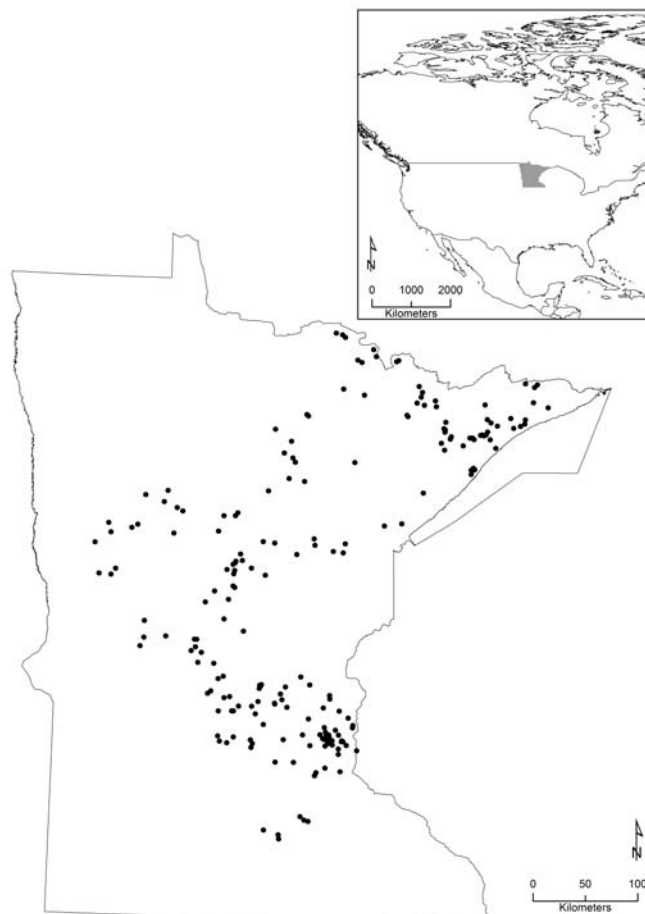
Tämän tutkimuksen aineisto oli peräisin Minnesotan osavaltioista Yhdysvalloista (Kuva 4). Aineisto piti sisällään järvikohtaiset tiedot vesikasvilajeista ja järven vedenlaatutietoja, paikkakoordinaatit sekä korkeuden merenpinnasta. Minnesota sijaitsee leveyspiirien 43°34’N - 49°23’N ja pituuspiirien 89°34’W - 97°12’W välillä. Aineiston 488 järvestä karsittiin ne järvet, joiden vedenlaatutiedoissa oli eniten puutteita ja satunnaisotannalla muutamia, jotta järvet olisivat sijoittuneena melko tasaisesti osavaltion eri osiin. Lopullinen aineisto sisälsi 207 järveä. Vielä karsinnan jälkeen muutamasta järvestä puuttuivat eräiden muuttujien tiedot (maksimisyvyys  $n = 206$ , näkösyvyys  $n = 196$ , alkaliniteetti  $n = 200$  ja veden väriluku  $n = 193$ ). Aineisto oli kerätty paikallisten kalastotutkimusten yhteydessä heinä- elokuussa vuosien 1993-2003 välisenä aikana. Vesikasvien esiintyminen oli määritetty tutkimuslinjoittain, mutta ne muutettiin esiintyy/ei esiinny (1/0) –tiedoiksi, jotta niistä voitiin laskea betadiversiteetti Jaccardin indeksin avulla. Vesikasvit oli laskettu ennalta määritellyiltä tutkimuslinjoilta, joiden leveys oli 6 m. Tutkimuslinjojen määrä oli suhteutettu järven pinta-alaan ja vaihteli 10-50 välillä järvittäin. Kasvillisuus oli selvitetty alkaen rannasta siihen syvyyteen asti jossa kasveja oli havaittu kasvavan. Kasvit tutkittiin veneestä käsin ja apuna käytettiin koukkua. Aineistosta poistettiin ne kasvit, joita ei oltu määritetty lajilleen, vain 1-2 kertaa aineistossa esiintyvät lajit sekä vesisammalet. Harvinaiset 1-2 kertaa esiintyneet lajit poistettiin aineistosta, jotta niiden painoarvo ei muodostuisi liian suureksi laskettaessa betadiversiteettiä. Jäljelle jäi 70 vesikasvilajia (Liite 2). Lajit oli jaettu elomuodoittain pleustofyytteihin (7 lajia), ritsofyytteihin (24 lajia), sekä helofyytteihin (35 lajia). Pleustofyyttejä ovat irtokellujat ja -keijukat. Ritsofyytteihin eli juurellisiin vesikasveihin kuuluvat uposlehtiset ja pohjalehtiset. Helofyytteihin eli ilmaversoisten ryhmään liitettiin myös vedessä kasvavia rantakasveja. Kelluslehtiset (4 lajia) jätettiin pois elomuodoittain tarkastelusta, koska ne poikkeavat kasvutavaltaan muista ritsofyyteistä, jotka kasvavat kokonaan vedenpinnan alapuolella.

Kelluslehtiset otettiin huomioon vain, kun määritettiin koko lajiston riippuvuutta eri muuttujista.

Jokaisesta järvestä oli tiedossa tunnistuskoodi sekä maantieteellisen sijainnin x- ja y-koordinaatit perustuen UTM (Universal Transverse Mercator geographic coordinate system) -projektioon. Aineisto sisälsi järvien korkeuden merenpinnasta, pinta-alan (eekkeriä), maksimisyvyyden (jalkaa), kokonaisfosforipitoisuuden ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), näkösyvyyden (m), alkaliniteetin ( $\text{mg l}^{-1}$ ) ja veden väriluvun ( $\text{mg Pt l}^{-1}$ ) (Taulukko 1). Alkaliniteettiarvot oli kerätty yhteen vuonna 2004 perustuen useamman vuoden näytteenottoihin, useasta eri kohdasta yksittäistä järveä. Pinta-alat muutettiin eekkereistä hehtaareiksi ja syvyys jaloista metreiksi. Kaikki tiedot otettiin mukaan analyysiin, koska haluttiin selvittää, voivatko ne selittää vesikasvien lajiston vaihtelua järvien välillä tutkimusyksikön koon muuttuessa.

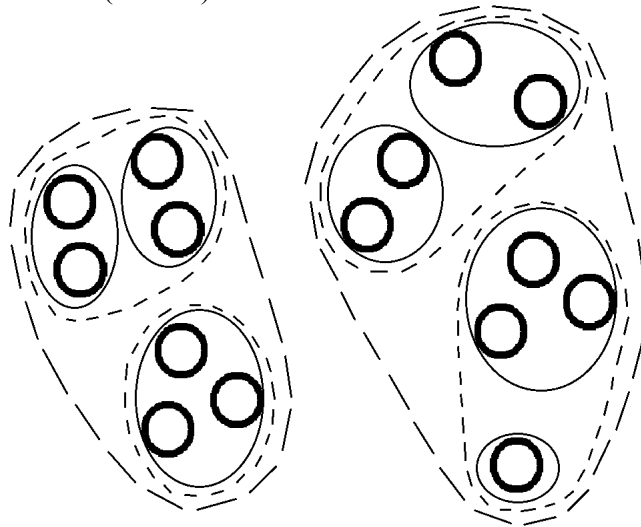
Taulukko 1. Järvien muuttujien keskiarvot sekä minimi ja maksimiarvot pinta-alalle (ha), maksimisyvyydelle (m), kokonaisfosforipitoisuudelle ( $\mu\text{g P l}^{-1}$ ), näkösyvyydelle (m), alkaliniteetille ( $\text{mg l}^{-1}$ ), sekä veden väriluvulle ( $\text{mg Pt l}^{-1}$ ).

	pinta-ala	maks. syv.	totP	näk.syv.	alkal.	väri
keskiarvo	351,5	12,4	48,5	2,6	98,4	27,7
minimi	5,2	1,5	5,0	0,2	0,6	2,0
maksimi	4777,6	48,0	507,0	7,9	298,0	220,0



Kuva 4. Minnesota sijaitsee Yhdysvalloissa Kanadan rajalla. Osavaltion karttaan on merkitty tutkimuksessa mukana olleet 207 järveä mustilla pisteillä.

Järville tehtiin hierarkkinen klusterianalyysi SPSS Statistics 19 -ohjelmalla. Hierarkkinen klusterianalyysi yhdistää samantyyppiset yksiköt klustereihin (McGarigal ym. 2000). Tässä tutkimuksessa järvien yhdistäminen ja lisääminen klustereihin perustui lähimpään etäisyyteen (euclidean distance), mitä mallinnettiin x- ja y-koordinaattien mukaan. Hierarkkinen klusterianalyysi tehtiin, jotta tutkimusyksiköiden kokoa saatiin kasvatettua vähitellen. Klusteri toimi tutkimusyksikkönä, jonka kokoa muuttamalla saatiin selville muuttuvatko samalla järvien lajistoon vaikuttavat tekijät (Kuva 5). Klusterianalyysi jakoi järvet 206 kertaa erilaisiin klustereihin eli jokainen järvi oli aina eri analyysissä mukana jossain klusterissa, oli klusterien määrä 1 tai 206. Näistä valittiin klusterimäärät 41, 21, 10, 7, 5 ja 4. Näissä arvioitiin olevan keskimäärin 5, 10, 20, 30, 40 ja 50 järveä. Nämä määrät järviä valittiin, koska kaikkien klusterikokojen laskeminen olisi ollut liian työlästä. Tällä tavoin tutkimusyksiköiden kokoa saatiin kasvatettua sopivin välein, jotta mahdolliset vesikasvilajiston betadiversiteettiin vaikuttavat tekijät eri mittakaavoilla voisivat tulla näkyviin, jos eroja olisi. Koska muutamat järvet sijaitsivat etäämpänä toisista ja ne muodostivat yksinään klusterin oli klusterien määrä 36, kun sen olisi pitänyt olla 41 ja 20, kun klustereiden määrän olisi pitänyt olla 21. Joten analyysissä käytettyjen klusterien määrät olivat 36, 20, 10, 7, 5 ja 4 (Liite 1). Järvien määrä klustereiden sisällä vaihteli jonkin verran arvioidusta johtuen eri pituisista maa-alueen yli olevista etäisyyksistä järvien välillä (Kuva 4).



Kuva 5. Esimerkki klusterijaosta. 15 järveä (ympyrät) muodostivat ensimmäisessä jaossa 7 klusteria, joissa 1-3 järveä (soikiot), toisessa jaossa 4 klusteria, joissa 3-4 järveä (lyhyet katkoviivat), kolmannessa jaossa 2 klusteria joissa 7 ja 8 järveä (pitkät katkoviivat). Klusterin sisällä laskettiin betadiversiteetti jokaisen järven välille ja määritettiin niiden keskiarvo sekä järvien ympäristömuuttujien keskiarvo klusterin sisällä.

Kaikkien 207 järven välille laskettiin betadiversiteetti, joka kertoi kuinka paljon kunkin järven vesikasvilajisto poikkesi toisesta järvestä. Tämä tehtiin myös erikseen jokaisen elomuotoryhmän kohdalla eli selvitettiin, miten eri järvien pleustofyytti-, ritsofyytti- ja helofyyttilajistot erosivat toisistaan. Betadiversiteetti määritettiin käyttäen Jaccardin indeksiä. Kyseinen indeksi on yleisesti käytössä, kun vertaillaan kahden paikan lajiston samankaltaisuutta perustuen lajien esiintyy/ei esiinny (presence/absence) aineistoon (Magurran 2004). Jaccard laskettiin EstimateS 8.2 -ohjelmalla. Ohjelma laski indeksin kaavalla  $J = a / (a + b + c)$ , jossa a=lajit, jotka esiintyvät molemmissa järvissä, b=lajit, jotka esiintyvät vain järvessä 1, c=lajit, jotka esiintyvät vain järvessä 2. Indeksi selvittää, kuinka paljon jokaisen järviparin lajisto eroaa toisistaan. Tulokset muutettiin käänteisluvuiksi, jolloin 0=kaikki lajit samoja ja 1=täysin eri lajit. Näin tehtiin, jotta

tulokset olisivat vertailtavissa muiden samankaltaisten mittakaavan ja tuottavuuden riippuvuutta mittaavien tutkimusten kanssa, joissa Jaccard on laskettu 1-J (esim. Chase & Leibold 2002, Chase 2010). Tämän jälkeen selvitettiin betadiversiteettien keskiarvo jokaiselle klusterille valituille klusterimäärille, koko lajistolle, sekä eri elomuodoille erikseen.

Klustereiden sisällä laskettiin keskiarvot eri muuttujille (korkeus merenpinnasta, pinta-ala, maksimisyvyys, alkaliniteetti, kokonaisfosforipitoisuus sekä veden väriluku). Näkösyvyys jätettiin pois, koska se korreloi syvyyden kanssa (Spearman  $r = 0.55$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 195$ ). Muiden muuttujien välillä ei havaittu yhtä merkitsevää korrelaatiota. Tämän jälkeen testattiin, oliko betadiversiteetti normaalisti jakautunut. Kokonaisfosforipitoisuuden ja pinta-alan klusterikohtaisille keskiarvoille tehtiin  $\log_{10}$ -muunnokset, jotta normalisuus toteutui. Laskettiin lineaariregressio betadiversiteetin klusterikeskiarvojen (vastemuuttuja), sekä selittävien muuttujien klusterikohtaisten keskiarvojen välille (selittäviä muuttujia olivat: korkeus merenpinnasta, syvyys, alkaliniteetti, veden väriluku sekä log-muunnetyt kokonaisfosforipitoisuus ja pinta-ala). Linearisessa regressiossa etsitään lineaarista riippuvuutta vastemuuttujan ja selittävien muuttujien väliltä. Tässä tutkimuksessa haluttiin selvittää, mitkä tekijät selittävät parhaiten lajiston vaihtelua erikokoisten tutkimusyksiköiden välillä. Mallin muuttujat valittiin askeltavalla (stepwise) menetelmällä. Askeltava regressioanalyysi lisää ja poistaa muuttujia mallista vaiheittain. Yhtälö on aluksi tyhjä ja malliin lisätään ja siitä poistetaan muuttujia yksi kerrallaan sen mukaan mikä parantaa selitystasetta eniten eli tutkimuksessa käytettiin eteen- ja taaksepäin askeltavaa menetelmää. Regressiojäännökset analysoitiin ja niiden jakauma ei poikennut merkitsevästi normaalijakaumasta. Myös Durbin-Watson sisällytettiin analyysiin. Sen avulla voidaan selvittää esiintyykö tuloksissa autokorrelaatiota. Hyväksyttävät arvot vaihtelevat 1,0-3,0 välillä 2,0 ollessa optimi. Autokorrelaatio on hyvin yleinen ominaisuus ekologisissa tutkimuksissa, jotka käsittelevät aikasarjoja (temporaalinen autokorrelaatio) tai maantieteellistä etäisyyttä (spatiaalinen autokorrelaatio) (Legendre 1993). Tarkasteltavan alueen lajistoon vaikuttaa aina ympäröivän alueen ominaisuudet, kuten erilaiset bioottiset tekijät: kasvu, lisääntyminen, muutto yms. Näin ollen jokaisen tarkasteltavan kohteen lajiston voi ainakin osaksi päätellä läheisistä kohteista (Legendre 1993). Myös mm. samankaltainen ilmasto vaikuttaa lajiston spatiaalisen jakaantumiseen. Eli kun tutkimuspaikat esiintyvät lähekkäin- spatiaalisesti tai ajallisesti- useat ekologiset teoriat ja mallit olettavat, että tutkimuskohteisiin voivat vaikuttaa samat tekijät, eli spatiaalista autokorrelaatiota voi esiintyä (Legendre & Fortin 1989).

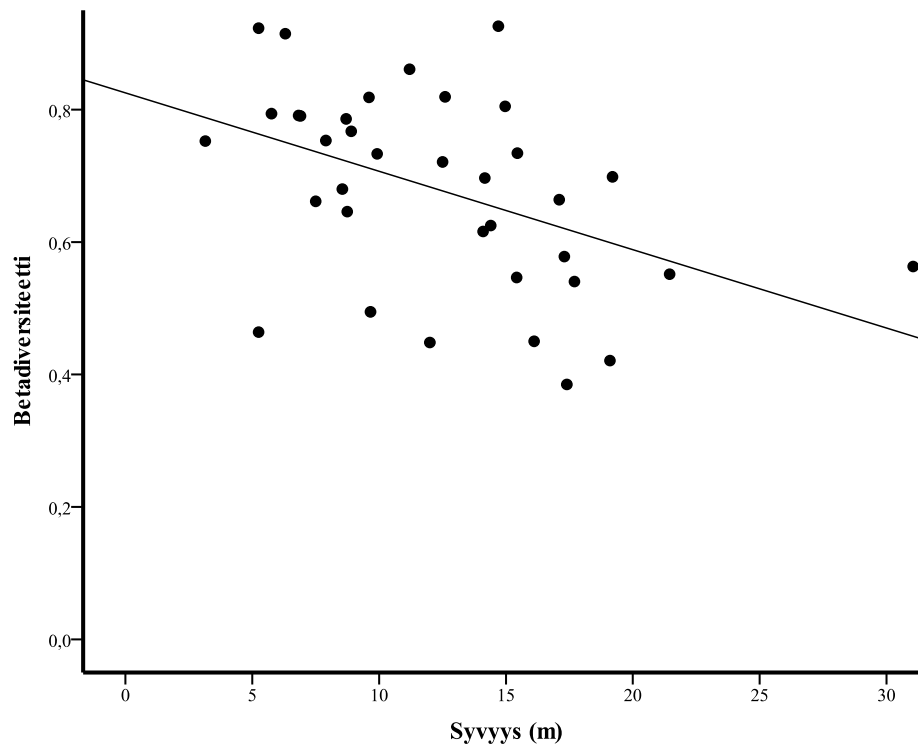
### 3. TULOKSET

#### 3.1. Koko vesikasvilajisto

Kun kaikkia lajeja tarkasteltiin yhdessä, niin maksimisyvyys oli selittävä tekijä vesikasvien betadiversiteetille klustereiden määrän ollessa 36, 10, 7 ja 4 (Taulukko 2). Maksimisyvyyden kasvaessa lajiston vaihtelu järvissä väheni (Kuva 6). Koko lajistolle tehdyssä askeltavassa regressioanalyysissä muodostui kaksi eri mallia ja selittävää tekijää, kun klustereita oli 20. Ensimmäisessä mallissa selittävä tekijä oli alkaliniteetti ja toisessa mallissa alkaliniteetti sekä kokonaisfosforipitoisuus. Selittävää tekijää ei löytynyt, kun klustereita oli 5. Kokonaislajimäärä järvissä vaihteli 2-33 välillä.

Taulukko 2. Lineaarisen regressioanalyysin tulokset koko vesikasvilajistolle, kun selitettävänä tekijänä oli betadiversiteetti.

klustereita	selittäjä	R	R <sup>2</sup>	p	Durbin-Watson
36	syvyys	0,45	0,21	0,005	2,00
20	1.alkaliniteetti	0,54	0,30	0,013	
20	2.alk. logfos.	0,72	0,51	0,002	1,57
10	syvyys	0,66	0,44	0,037	2,18
7	syvyys	0,78	0,61	0,037	2,18
4	syvyys	0,96	0,93	0,038	2,15



Kuva 6. Koko vesikasvilajiston betadiversiteettiä selitti parhaiten järven maksimisyvyys lineaarisessa regressioanalyysissä (klustereita 36, R<sup>2</sup> = 0,21).

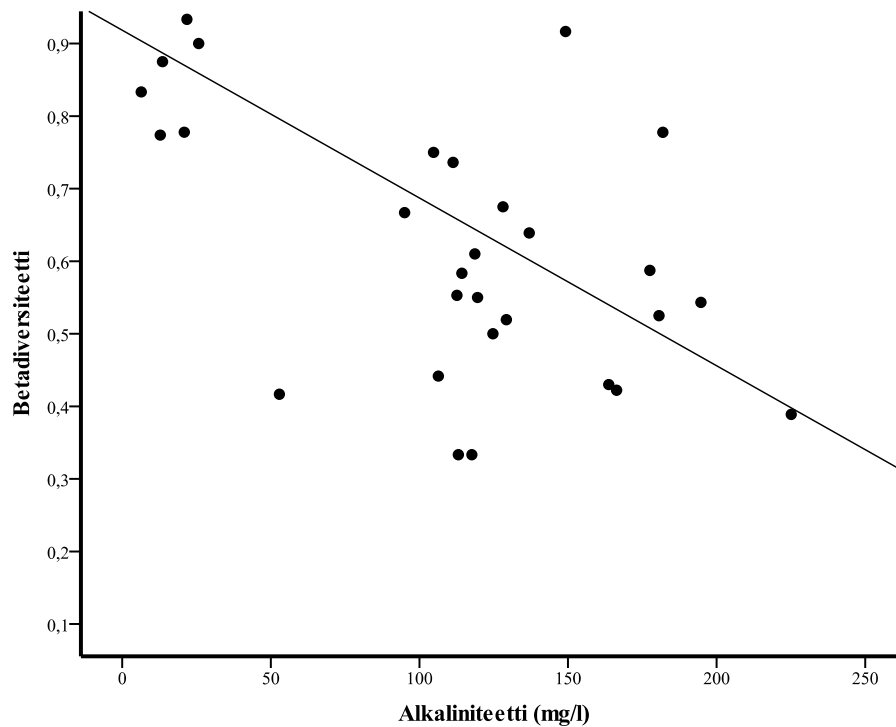
### 3.2. Pleustofyytit

Alkaliniteetti selitti parhaiten pleustofyytilajiston betadiversiteettiä klusterin koon muuttuessa (Taulukko 3). Kun klustereita oli 36, niin alkaliniteetti selitti 43 % betadiveristeetin muutoksesta. Lajiston vaihtelu järvien välillä oli suurinta silloin, kun alkaliniteetti oli pieni (Kuva 7). Kun järvien määrä klustereissa lisääntyi, selitysaste kasvoi (Taulukko 3). Alkaliniteetti oli riippuvainen siitä missä järvi sijaitsi (Kuva 8). Kun klustereita oli 7 ja 5 residuaalit eivät olleet riippumattomia (Durbin-Watson = 3,0). Pleustofyyttejä eli irtokellujia ja -keijujia esiintyi tutkituissa järvissä 7 eri lajia (Liite 2). Lajien määrä vaihteli 0-6 välillä järvittäin. Pleustofyytit puuttuivat kokonaan 26 järvestä.

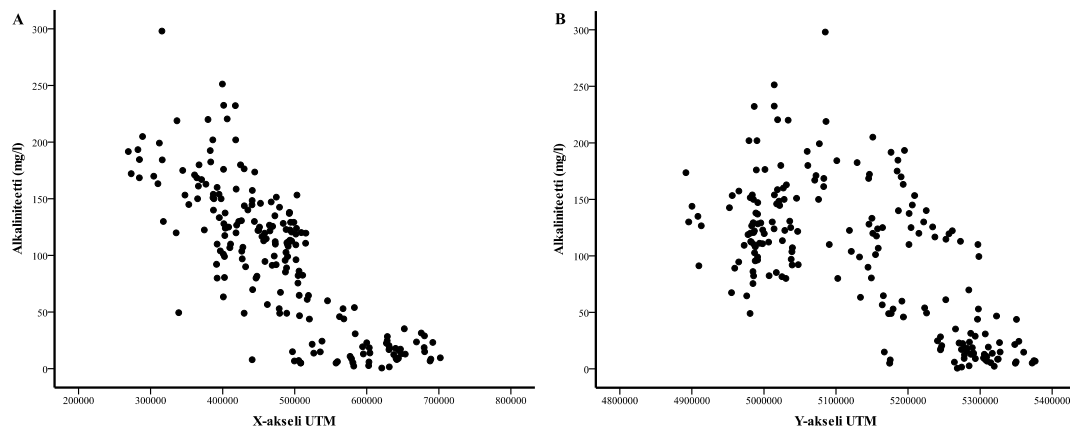


Taulukko 3. Lineaarisen regressioanalyysin tulokset pleustofyyttien elomuotoryhmässä. Alkaliniteetti selitti betadiversiteettiä pleustofyyttien elomuotoryhmässä jokaisella klusteritasolla järvien määrän muuttuessa klustereissa.

klustereita	selittäjä	R	R <sup>2</sup>	p	Durbin-Watson
36	alkaliniteetti	0,65	0,43	<0,001	2,02
20	alkaliniteetti	0,82	0,67	<0,001	1,16
10	alkaliniteetti	0,82	0,67	0,004	2,02
7	alkaliniteetti	0,87	0,75	0,012	3,23
5	alkaliniteetti	0,98	0,95	0,004	3,07
4	alkaliniteetti	0,97	0,94	0,033	2,90



Kuva 7. Pleustofyyttien betadiversiteettiä järviklustereiden (36 klusteria) välillä selitti lineaarisessa regressioanalyysissä parhaiten alkaliniteetti ( $R^2 = 0,43$ ).



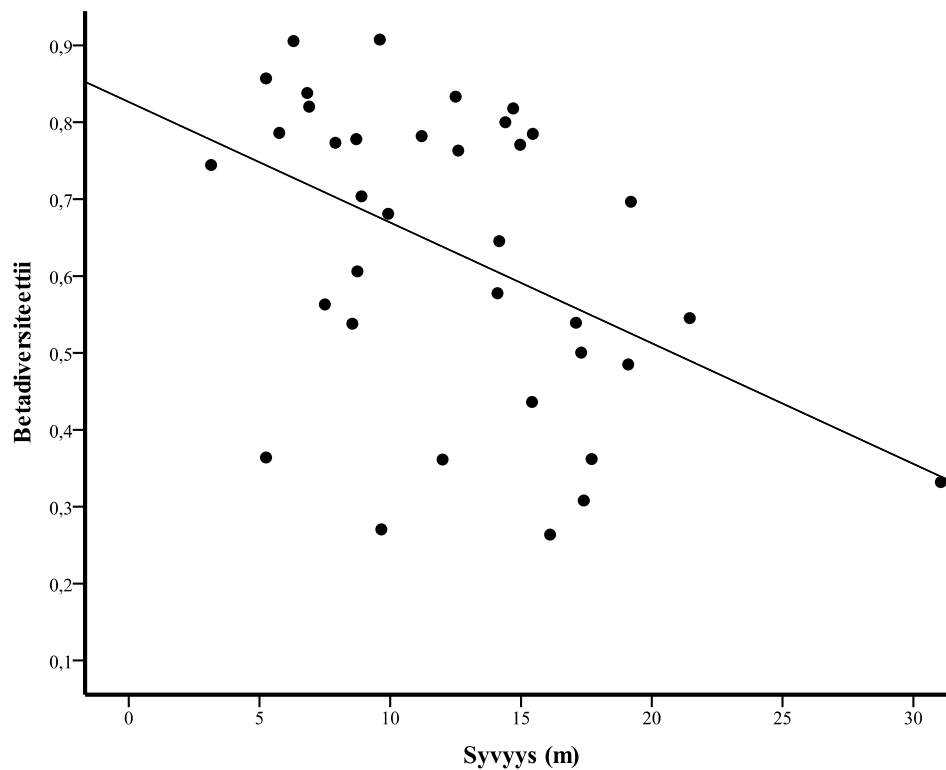
Kuva 8. Alkaliniteetti on Minnesotan järvissä riippuvainen siitä millä kohtaa järvi sijaitsee UTM -projektion x- ja y-akselia. Keski- ja Etelä-Minnesotassa järvet sijaitsevat kalkkipitoisella maaperällä ja niiden alkaliniteetti on siten korkea.

### 3.3. Ritsofyytit

Ritsofyyttien betadiversiteettiä selitti maksimisyvyys, kun klustereita oli 36 ja 4 (Taulukko 4). Mitä matalampia järvet olivat sitä enemmän lajisto vaihteli järvien välillä (Kuva 9). Kun klustereiden määrä oli 20, 10, 7 ja 5, mikään selittäjä ei muodostunut merkitseväksi. Ritsofyyttejä, eli juurellisia uposlehtisiä ja pohjalehtisiä vesikasveja, esiintyi 1-14 lajia yhtä järveä kohti.

Taulukko 4. Lineaarisen regressioanalyysin tulokset ritsofyyttien elomuotoryhmässä, jossa maksimisyvyys selitti parhaiten betadiversiteettiä kun klustereita oli 36 ja 4.

klustereita	selittäjä	R	R <sup>2</sup>	p	Durbin-Watson
36	syvyys	0,45	0,21	0,005	1,58
4	syvyys	0,99	0,97	0,015	2,79



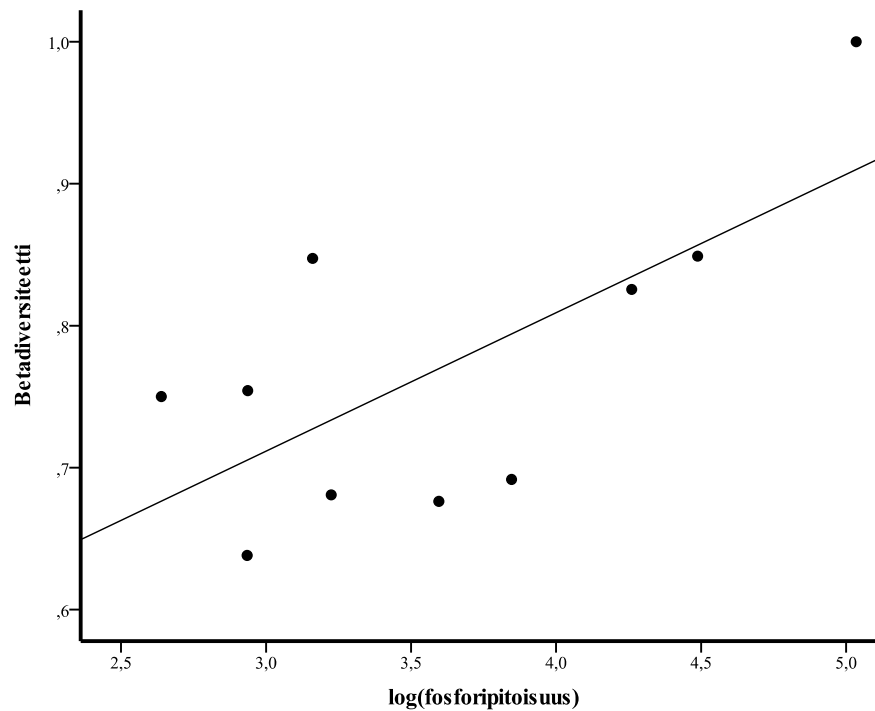
Kuva 9. Ritsofyyteillä betadiversiteettiä selittävä tekijä lineaarisessa regressioanalyysissä oli maksimisyvyys (klustereita 36, R<sup>2</sup> = 0,21).

### 3.4. Helofyytit

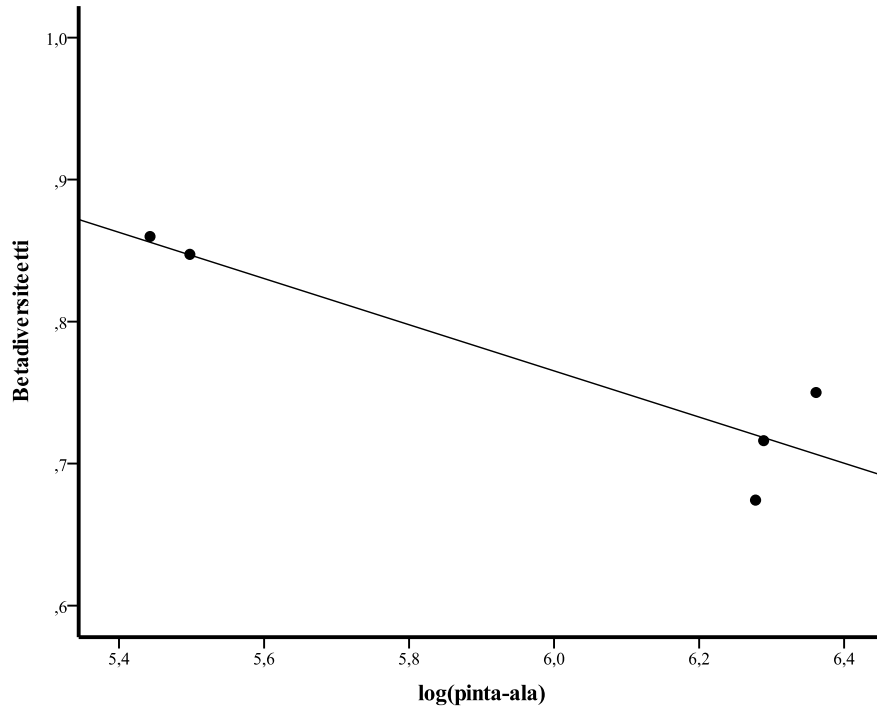
Helofyyttien betadiversiteettiä selitti kokonaisfosforipitoisuus, kun klustereita oli 36 ja 10 (Taulukko 5). Lajiston vaihtelu lisääntyi kokonaisfosforipitoisuuden noustessa (Kuva 10). Pinta-ala muuttui selittäväksi tekijäksi klustereiden koon kasvaessa, kun klustereita oli 4 ja 5 (Taulukko 5). Lajiston vaihtelu väheni hieman pinta-alan kasvaessa (Kuva 11). Selittävää tekijää ei löytynyt, kun klustereita oli 20 ja 7. Helofyyttien ryhmään kuuluvia ilmaversoisia ja vedessä kasvavia rantakasveja esiintyi 0-17 lajia järvittäin. Helofyyttejä ei esiintynyt lainkaan 11 järvessä.

Taulukko 5. Lineaarisen regressioanalyysin tulokset helofyyttien elomuotoryhmässä, jossa betadiversiteettiä selittävät tekijät olivat log-muunnettu fosfori ja log-muunnettu pinta-ala.

klustereita	selittäjä	R	R <sup>2</sup>	p	Durbin-Watson
36	logfosfori	0,33	0,11	0,049	2,32
10	logfosfori	0,69	0,48	0,027	1,53
5	logpinta-ala	0,92	0,85	0,026	2,94
4	logpinta-ala	0,96	0,93	0,036	3,10



Kuva 10. Helofyyteillä betadiversiteettiä selitti kokonaisfosforipitoisuus lineaarisessa regressioanalyysissä (10 klusteria,  $R^2 = 0,48$ ), jolloin lajiston vaihtelu lisääntyi fosforipitoisuuden kasvaessa.



Kuva 11. Helofyyteillä pinta-ala selitti betadiversiteettiä lineaarisessa regressioanalyysissä, kun klusterien koko oli suuri (5 klusteria,  $R^2 = 0,85$ ).

## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1. Koko vesikasvilajisto

Tuottavuus ei muodostunut merkitseväksi koko vesikasvilajiston betadiversiteettiä selittäväksi tekijäksi. Maksimisyvyys selitti parhaiten koko vesikasvilajiston betadiversiteettiä. Klusterikohtaisen maksimisyvyyden kasvaessa betadiversiteetti pieneni eli syvissä järvissä lajisto vaihteli vähemmän kuin matalissa järvissä. Lajimäärässä ei ollut merkittävää eroa matalien ja syvien järvien välillä. Koko lajistoa tarkasteltaessa betadiversiteetin pieneneminen maksimisyvyyden kasvaessa ei ollut yhtä merkitsevää kuin ritsofyyteillä, joiden betadiversiteettiä maksimisyvyys myös selitti. Aineiston vesikasvilajeista n. 1/3 oli ritsofyyttejä, joten näiden vaikutus koko vesikasvilajiston vaihtelun syihin oli suuri.

Järvien syvyyden voi päätellä olevan yhteydessä rannan jyrkkyyteen. Kun ranta on jyrkkä jää vesikasvillisuusvyöhyke kapeaksi ja vähälajiseksi. Pelkästään valon määrä ei ole jyrkillä rannoilla kasvua rajoittava tekijä. Juurellisten uposkasvien biomassan on todettu olevan suurimmillaan silloin kun rannan kaltevuus on alle 5 %. Juurelliset vesikasvit eivät voi kasvaa lainkaan, jos rannan kaltevuus on yli 15-20 % (Duarte & Kalff 1986). Helofyyttien kasvusyvyysten voivat vaikuttaa valon määrä, sedimentin koostumus, aallot ja kasvien välinen kilpailu (Keddy 1983). Ne eivät ole kuitenkaan yhtä riippuvaisia maksimisyvyydestä kuin uposkasvit, koska ne kasvavat lähellä rantaa. Jyrkät rannat altistuvat enemmän aalloille, joten niillä esiintyy enemmän eroosiota kuin loivilla rannoilla (Kalff 2002), jolloin kasvien kasvu on rajoittunutta ja useimmat lajit eivät voi kasvaa tällaisissa olosuhteissa. Näin ollen jyrkät rannat ovat yksi syy siihen, että lajiston vaihtelu syvien järvien välillä on vähäisempää ja betadiversiteetti on alhainen.

Kun klustereita oli 20, selitti alkaliniteetti ensimmäisessä mallissa yksin, ja toisessa mallissa yhdessä kokonaisfosforipitoisuuden kanssa betadiversiteettiä. Betadiversiteetti nousi hieman fosforipitoisuuden lisääntyessä. Alkaliniteetin vaikutus oli päinvastainen eli betadiversiteetti laski alkaliniteetin kasvaessa. Alkaliniteetin on todettu olevan yksi tärkeä järven uposkasvilajistoa määrittävä tekijä (Vestergaard & Sand-Jensen 2000). Syvät järvet ovat yleensä vähäravinteisia (Canfield & Hoyer 1992). Tässäkin aineistossa suurimmat kokonaisfosforipitoisuudet esiintyivät matalimmissa järvissä. Siten koko lajiston betadiversiteetti voi osaksi liittyä järven rehevyyden muutokseen järven maksimisyvyyden kasvaessa.

Betadiversiteettiin vaikuttavat tekijät vaihtuivat tutkimusyksikön koon muuttuessa. Tarkkaa syytä siihen, miksi vaikuttava tekijä muuttui silloin kun klustereita oli 20 ja tutkimusyksikön koko oli keskimäärin 10 järveä, ei voi löytää. Muutos voi kytkeytyä myös siihen, että maksimisyvyys ei yksistään selitä lajistoa, vaan pikemminkin ne syyt, jotka liittyvät eri syvyisiin järviin, kuten rannan kaltevuus, koko ja järven rehevyys.

#### 4.2. Pleustofyytit

Riippuvuus alkaliniteetin ja irtokelluja ja -keijuja lajiston välillä oli selvä. Alkaliniteetin selitysaste kasvoi tutkimusyksiköiden koon kasvaessa. Eniten vaihtelua lajistossa oli silloin kun keskimääräinen alkaliniteetti klusterin järvissä oli pieni. Joissakin klustereissa järvien pleustofyytilajisto poikkesi täysin toisistaan, eli betadiversiteetti oli 1. Matalan alkaliniteetin järvistä suurin osa oli niitä, joissa pleustofyytien lajimäärä oli 0-2, jolloin yhdenkin lajin muutos vaikutti siihen, että betadiversiteetti oli korkea. Pleustofyytilajeja oli 7, lajeja esiintyi 1-3 järvittäin ja 26 järvessä ei ollut yhtään pleustofyytilajia.

Alkaliniteetti mittaa liuoksen kykyä puskuroida tai neutraloida happoja, ja järvien herkkyyttä happamoitumiselle. Vesikasviyhteisöjen muutokset korreloivat yleensä paremmin alkaliniteetin kuin pH:n muutosten kanssa, koska pH-arvo voi vaihdella jopa saman päivän aikana (Baar & Roelofs 2005). Vedessä olevat bikarbonaatit ( $\text{HCO}_3^-$ ) auttavat pitämään veden pH:n tasaisena. Veden puskurikyky on riippuvainen valuma-alueen maaperästä ja sen laadusta (Heikkinen & Alasaarela 1988). Tässä tutkimuksessa alkaliniteettiä oli mitattu  $\text{mg l}^{-1}$  kalsiumkarbonaattia ( $\text{CaCO}_3$ ). Alkaliniteetti vaihteli paljon tutkituissa Minnesotan järvissä, 0,6-298,0  $\text{mg l}^{-1}$  välillä. Kun veden alkaliniteetti on vähemmän kuin 75  $\text{mg l}^{-1}$  vesi on pehmeää, välillä 76-150 vesi on kohtalaisen kovaa ja 151-300  $\text{mg l}^{-1}$  kovaa. Tutkittujen järvien alkaliniteetti oli erittäin voimakkaasti riippuvainen siitä missä kohtaa vesistö sijaitsee. Kun järvien maantieteellinen etäisyys kasvoi, niin alkaliniteettiarvojen ero järvien välillä lisääntyi. Minnesotan vesikasvilajiston riippuvuus järven alkaliniteetista on tunnistettu jo kauan. Moyle (1945) jakoi osavaltion koko vesikasvilajiston kolmeen ryhmään sen mukaan millaisessa vedessä alkaliniteetiltään eri lajit esiintyivät. Vesikasvilajiston betadiversiteetin voi päätellä kasvavan mitä kauempana järven toisistaan sijaitsivat, koska eri lajit ovat sopeutuneet eri suuruiseen alkaliniteettiin. Keski- ja Etelä-Minnesotan järvet sijaitsevat kalkkipitoisten moreenimaiden alueella ja niissä on melko korkea alkaliniteetti. Kun taas Koillis-Minnesotassa järvet ovat muodostuneet maaperälle, joka ei ole kalkkipitoista (Moyle 1945, Minnesota Pollution Control Agency 2012). Uloimpana Minnesotan länsi- ja lounaisosissa järvet ovat korkeimpia alkaliniteettiarvoiltaan (Moyle 1945). Myös ilmasto on tärkeä tekijä Minnesotan järvien erilaiseen kemialliseen veden laatuun. Viileämmissä pohjois- ja koillisosissa osavaltiota kesäaikainen veden haihdunta ei ole niin merkittävä tekijä järvien mineraalipitoisuuksien lisääntymisessä kuin etelä- ja lounaisosissa (Moyle 1945). Minnesotan järvien alkaliniteettiarvot ovat seurausta pitkästä historiasta ja pohjautuvat

maaperän ja järvien muodostumiseen edellisen jääkauden aikana sekä paikallisen ilmaston vaikutukseen. Kun taas esimerkiksi fosforipitoisuuden vaihtelu järvissä on yleensä seurausta lyhyestä historiasta ja kertoo usein järveä ympäröivästä maankäytöstä, kuten maataloudesta.

Hiilidioksidi on hiilen muoto, jota käyttävät kaikki autotrofiset organismit. Hiilidioksidi liukenee veteen tuottaen hiilihappoa ja bikarbonaattia. Tapahtuma on riippuvainen happamuudesta ja tyypillisellä pH-tasolla 6-8 bikarbonaatti on runsain hiilen muoto (Särkkä 1996). Useat vesikasvit voivat käyttää myös bikarbonaattia hiilidioksidin sijasta toimittaakseen epäorgaanista hiiltä rubiscolle, joka on tärkeä fotosynteesin osallistuva entsyymi. Tämä kuitenkin vaatii sen, että saatavilla on tarpeeksi valoa, koska kasvit tarvitsevat paljon energiaa bikarbonaattien kuljettamiseen (Hough & Fornwall 1988). Epäorgaanisen hiilen käyttökky vaihtelee huomattavasti eri elomuotojen ja lajien kesken, ja sillä on siksi selvä merkitys vesikasvilajien esiintymiseen eri järvissä (Spence & Maberly 1985, Vestergaard & Sand-Jensen 2000). Toiset vesikasvit ovat sopeutuneet kestävänsä hyvin erilaisia alkaliniteettiarvoja, kun toiset taas eivät kestä alkaliniteetin vaihtelua juuri lainkaan. Kelluslehtiset ja helofyytit eivät ole samalla tavoin riippuvaisia veden epäorgaanisesta hiilestä kuin uposkasvit ja osa pleustofyyteistä, koska voivat ottaa hiilidioksidia suoraan ilmasta veden pinnan yläpuolisilla kasvustoillaan.

Luonnollisesti happamat vedet sisältävät hyvin pieniä pitoisuuksia hiilidioksidia, kun taas bikarbonaattia ei ole ollenkaan. On vain muutamia vesikasvilajeja jotka voivat elää tällaisissa olosuhteissa, joten näiden harvojen lajien vaihtelu järvien välillä selitti korkean betadiversiteetin. Yksi näistä vesikasveista on pikkuvesiherne (*Utricularia minor*), joka esiintyi tämän tutkimuksen aineistoissa 15 kertaa. Kun hiilidioksidipitoisuus on liian pieni pikkuvesiherne ottaa hiiltä mikrofaunasta ja kuolleesta orgaanisesta materiaalista (Baar & Roelofs 2005). Kasvin lehdissä on rakkuloita, joilla kasvi voi pyydystää pieniä vesieliöitä ravinnokseen (Mossberg & Stenberg 2006), joten se luetaan lihansyöjäkasveihin. Lähes kaikki vesiherneet luetaan lajeihin, jotka voivat käyttää vain hiilidioksidia epäorgaanisen hiilen lähteenään (Hough & Fornwall 1988). Vesiherneet ovat herkkiä rehevöitymiselle, siten ne esiintyvät usein happamissa, vähäravinteisissa vesissä (Murphy 2002).

Aineiston pleustofyyteistä tankeakarvalehti (*Ceratophyllum demersum*) on bikarbonaatteja käyttävä laji (Hough & Fornwall 1988). Se viihtyy sekä neutraaleissa että alkaliniteettipitoisissa vesissä ja tarvitsee vain vähän valoa kasvaakseen. Se on siten erittäin kilpailukykyinen laji, jonka on yleensä todettu heikentävän vesikasvillisuuden monimuotoisuutta (Beck ym. 2010). Tankeakarvalehteä esiintyi aineistossa pleustofyyteistä eniten 141 kertaa, mikä kertoi näiden järvien olevan reheviä. Pleustofyyteissä esiintyi kolme eri limaskalajia. Limaskat kasvavat yleensä melko rehevissä seisovissa vesissä (Toivoneen & Huttunen 1995, Murphy 2002). Pikkulimaska (*Lemna Minor*), joka on irtokelluja, pystyy hyödyntämään epäorgaanisen hiilen lähteenä ilman hiilidioksidia. Kun taas ristilimaska (*Lemna trisulca*), joka on irtokeijuja, on riippuvainen veteen liuenneesta epäorgaanisesta hiilestä (Hillman 1961).

Aineiston järvistä löytyi selvästi erilaisiin alkaliniteettipitoisuuksiin sopeutuneita pleustofyytilajeja, mikä näkyi tuloksissa siten, että lajisto vaihteli paljon eri klustereiden kesken, samalla kun alkaliniteettipitoisuuden keskiarvo vaihteli. Pleustofyyttien betadiversiteettiin vaikuttava tekijän löytymisessä oli mittakaavalla tärkeä merkitys. Kun tutkimusalue oli suuri ja sen sisällä alkaliniteettipitoisuuden vaihtelu tuli selvästi esille se vaikutti merkittävästi tuloksiin. Alkaliniteettipitoisuuksien keskiarvojen erot klusterien välillä säilyivät melko suurina, vaikka tutkimusyksiköiden koko kasvoi. Kun klustereita oli

36 alkaliniteettipitoisuuksien keskiarvojen vaihteluväli oli 6-225 mg l<sup>-1</sup> ja kun klustereita oli 4 vaihteluväli oli 17-130 mg l<sup>-1</sup> eri klusterien välillä.

### 4.3. Ritsofyytit

Ritsofyyteillä betadiversiteettiä selittävä tekijä oli järven maksimisyvyys, kun klustereita oli 36 ja 4. Klusterien määrän ollessa 20, 10, 7 ja 5 selittävää tekijää ei muodostunut. Oletettavaa on, että maksimisyvyys itsessään ei selitä betadiversiteettiä, vaan pikemminkin niihin järviin liittyvät tekijät, jotka ovat syvyydeltään erilaisia. Aineiston järvistä suurin osa oli syviä järviä. Joukossa oli vain muutama järvi joiden maksimisyvyys alitti 5 m. Matalina pidetään järviä, joissa lämpökerrostumista ei pääse tapahtumaan ja sedimentti ja vesi ovat jatkuvassa yhteydessä. Näin ollen järven sisäinen ravinnekierto on tehokkaampaa kuin syvissä järvissä, joissa kerrostumista tapahtuu. Vain matalissa ja pienissä järvissä voi vesikasveilla olla merkittävää vaikutusta järven veden tai sedimentin fysikaalisiin ja kemiallisiin olosuhteisiin, sisäiseen ravinnekiertoon ja järven tuottavuuteen (Gasith & Hoyer 1998).

Aineistossa ritsofyytilajiston vaihtuvuus järvien välillä väheni mitä enemmän maksimisyvyys kasvoi. Maksimisyvyyden kasvu siis yksipuolisti lajistoa. Pinta-alan ja maksimisyvyyden välillä ei ollut korrelaatiota, eli syvät järvet saattoivat olla pieniä tai suuria. Aineisto sisälsi kuitenkin useita melko pieniä ja maksimisyvyydeltään syviä järviä (esim. pinta-ala 117 m<sup>2</sup> ja maksimisyvyys 41 m). Tällaisten järvien vedenalaisen rannan kaltevuus on jyrkkä, jolloin kasvillisuusvyöhyke jää lyhyeksi ja erilaisten uposkasveille mahdollisten elinympäristöjen määrä on pieni. Jyrkkärantaisilla järvillä on todettu olevan vähemmän uposkasvilajeja ja pienempi uposkasvien peittävyys kuin hitaasti syvenevillä rannoilla (Gasith & Hoyer 1998). Näin ollen on vähemmän erilaisia uposkasvilajeja, jotka ovat sopeutuneet kestämaan syvän veden olosuhteita, kuten veden painetta ja vähäistä valon määrää. Paineella voi olla negatiivisia vaikutuksia uposkasvin kasvuun ja se lisää valon tarvetta (Spence 1982).

Näkösyvyys oli tekijä, joka vaikutti yhdessä maksimisyvyyden kanssa kasvilajistoon. Näkösyvyys kuitenkin jätettiin tämän aineiston analyyseistä pois, koska se korreloi maksimisyvyyden kanssa. Osin tämä korrelaatio oli kuitenkin harhaa, koska matalien järvien näkösyvyys ei voi olla maksimisyvyyttä suurempi. Kun maksimisyvyyden tilalle lineaariregressiossa vaihtoi näkösyvyyden, niin se ei kuitenkaan muodostunut betadiversiteettiä selittäväksi tekijäksi. Näkösyvyys ja sitä myötä valon määrä vähenee mitä syvemmälle mennään, tai vastaavasti mitä enemmän partikkeleita vedessä on sitä tummempaa vesi on. Kasvien tärkein energian lähde on auringon valo (Clarke & Caston 2006), ja koska vesikasveille vesi ei ole kasvua rajoittava tekijä muodostuu valon määrä yhdeksi tärkeimmistä uposkasvien kasvua määrittävästä tekijöistä (Vestergaard & Sand-Jensen 2000). Vesikasvit harvoin kasvavat syvemmällä kuin 12-17 m, koska tätä syvemmällä valon määrä ei riitä yhteyttämiseen (Chambers & Kalff 1985). Eri uposkasvilajit ovat sopeutuneet erilaiseen määrään valoa (Middelboe & Markager 1997). Tuloksista voi nähdä, että ritsofyyttien lajiston vaihtelu oli suurinta noin 12 m saakka, jonka jälkeen vaihtelu pieneni. Tässä syvyydessä näkösyvyys oli vielä riittävä uposkasvien kasvulle ja tätä syvemmällä ja matalammalla elävät lajit pystyivät kasvamaan samaan aikaan, jolloin lajisto oli suurimmillaan.

Aineiston maksimisyvyydeltään syvissä järvissä oli pieni kokonaisfosforipitoisuus eli ne olivat karuja. Tuloksista voi päätellä, että syvissä järvissä kasvoi vähemmän eri lajeja ja ne olivat karuille, syville järville tyypillisiä uposkasvilajeja. Kuitenkaan pelkkä kokonaisfosforipitoisuus ei selittänyt lajiston vähäisempää vaihtelua, koska se ei muodostunut selittäväksi tekijäksi ritsofyytilajiston vaihtelulle. Se oli kuitenkin

oletettavasti yksi lajiston vaihtelun osatekijä syvyyden ohella. Hyvin rehevissä järvissä uposkasvien lajimäärä oli pieni, mikä kertoo siitä, että rehevöityneissä järvissä kelluslehtisten sekä kasviplanktonin määrä on yleensä suuri, ja nämä varjostavat ja estävät siten uposkasvien esiintymisen (Toivonen & Huttunen 1995).

#### 4.4. Helofyytit

Helofyyttien ryhmä oli ainoa, jossa potentiaalisen tuottavuuden vaikutus betadiversiteettiin näkyi. Kokonaisfosforipitoisuus määritteli helofyyttien esiintymistä, kun klustereita oli 36 ja 10. Lajisto oli täysin erilainen järvien välillä kokonaisfosforipitoisuuden ollessa korkea, kun klustereita oli 10 ja yhteen klusteriin kuului keskimäärin 20 järveä. Kokonaisfosforipitoisuus järvissä vaihteli 5-507  $\mu\text{g P l}^{-1}$  keskiarvon ollessa 48,5  $\mu\text{g P l}^{-1}$ . Alle 15  $\mu\text{g P l}^{-1}$  pitoisuudet tarkoittavat rehevyytasoltaan karua järveä, 15-25 lievästi rehevää, 25-100 rehevää ja yli 100 erittäin rehevää (Vesi- ja ympäristöhallitus 1988). Aineiston järvet olivat pääasiassa reheviä. Joukosta löytyi 19 erittäin rehevää ja 38 karua järveä. Erittäin rehevissä järvissä ei ollut montaa eri lajia, mutta lajien vaihtuvuus näiden järvien välillä oli huomattavaa. Tämä voi johtua mm. siitä, että tuottavuus voi edesauttaa elinympäristöjen heterogeenisuutta (Chase & Leibold 2002). Rehevöityminen voi lisätä helofyyttilajien määrää alueellisesti, vaikka se vähentää niitä paikallisesti, kun tarkastellaan yhtä järveä kerrallaan. Helofyyttilajimäärän on myös todettu olevan korkeimmillaan rehevissä järvissä, koska nämä lajit eivät häiriinny mahdollisista rehevyyden aiheuttamista asioista, kuten veden väriarvon noususta ja näkösyvyyden laskusta (Toivonen & Huttunen 1995). Myös tässä aineistossa helofyyttilajeja oli eniten rehevissä järvissä. Minnesotan järvien rehevyys oli jonkin verran sidoksissa järven sijaintiin. Karut järvet löytyvät yleensä Pohjois-Minnesotasta, keskituottoiset osavaltion keskiosista ja runsasraviteisimmat etelästä, missä maaperä on ravinteikkaampi ja maatalousmaan osuus on suuri (<http://www.rmbel.info/reports/Static/trophicstates.aspx>). Kokonaisfosforipitoisuuden ei ollut enää merkitsevä tekijä suurimmissa klustereissa, mikä saattoi johtua siitä, että klusterikohtaisissa keskiarvoissa ei ollut enää tarpeeksi eroja. Klustereiden määrän ollessa 36 kokonaisfosforipitoisuuden keskiarvot klustereissa vaihtelivat 9-280  $\mu\text{g P l}^{-1}$  välillä, kun taas klustereiden määrän ollessa 4 vaihteluväli oli vain 22-85  $\mu\text{g P l}^{-1}$ .

Pinta-ala muodostui helofyyttien elomuotoryhmässä merkitseväksi selittäjäksi, kun klustereissa oli noin 40-50 järveä. Näitä tuloksia ei voi kuitenkaan pitää täysin luotettavina, koska Durbin-Watson luku oli noin 3, joten tuloksissa esiintyi autokorrelaatiota. Tämän aineiston perusteella voi päätellä, että pienten järvien lajisto oli hieman erilaisempaa kuin suurten järvien. Erot eivät kuitenkaan olleet huomattavia. Yleinen oletus on, että mitä suurempia melko läheisiä alueita vertaillaan keskenään, sitä vähemmän lajiston vaihtelua niiden välillä esiintyy (Keil ym. 2012). Betadiversiteetti voi osaltaan johtua siitä, että aineistossa oli paljon pieniä järviä ja vähän suuria järviä. Suurilla järvillä voi esiintyä useampia helofyyttilajeja ja vaihtelu järvien välillä jää siten pienemmäksi kuin pienillä järvillä, joissa esiintyy vähän ja eri lajeja. Vaikka onkin todettu, että mitä suurempi järvi sitä pienemmän prosentuaalisen alan vesikasvit peittävät järvestä, niin helofyyttien osuus on yleensä melko vakio (7 %) riippumatta järven koosta (Duarte ym. 1986).

#### 4.5. Yhteenveto ja päätelmät

Tässä tutkimuksessa eri selittäjistä maksimisyvyyden merkitys oli suuri ja näkyi ritsofyyteillä sekä koko lajistossa tutkimusyksikön koon muuttuessa. Kun klustereita oli 4, oli yksittäisessä klusterissa noin 50 järveä. Nämä järvet saattoivat olla hyvinkin erilaisia mm. syvyydeltään ja kemialliselta veden laadultaan. Kun klustereissa on vain muutama



järvi, voivat eroavaisuuden järvien lajistossa johtua erilaisesta vedenlaadusta järvien välillä. Kun taas suuremmalla klusterikoolla tutkimusyksikön koon kasvaessa tällaiset vaikutukset jäävät vähäisemmiksi ja esim. erilaiset ilmasto-olot ja kasvien leviämiskyky muuttuvat tärkeämmiksi tekijöiksi. Tässä tutkimuksessa mukana olleiden vedenlaatu ja ympäristötekijöiden lisäksi voi olla myös muita tekijöitä, jotka selittävät järvien vesikasvilajistoa. Näitä ovat mm. ilmasto, maankäyttö ja asutus, tulokaslajien levittäytyminen, järvien etäisyys toisistaan (Milulyuk ym. 2011). Minnesotassa sadannan määrä kasvaa osavaltion luoteisosasta kaakkoon päin mentäessä. Sadannan lisäksi keskilämpötiloissa on osavaltion sisällä eroja, mikä näkyy mm. järvien jäätyneen ja sulamisen ajankohdissa (<http://www.dnr.state.mn.us/faq/mnfacts/climate.html>). Lajistoon voi vaikuttaa se, millä kohtaa valuma-aluetta järvi sijaitsee ja ovatko järvet yhteydessä toisiinsa purojen ja jokien välityksellä, jolloin vesikasvit pääsevät leviämään niiden kautta (Dahlgren & Ehrlén 2005).

Tutkimuksen tuloksiin liittyy erilaisia epävarmuustekijöitä, jotka tulee ottaa huomioon tuloksia tulkittaessa. Koska tutkimusjärvet sijaitsevat Minnesotassa ja alueen luonnosta ei ole omakohtaista kokemusta voivat jotkin ympäristötekijöistä jäädä huomioimatta. Järvien klusterointi oli uusi tapa kasvattaa tutkimusyksiköiden kokoa ja etukäteen ei tiedetty olisiko se paras tapa käsitellä järviä. Klusteroinnissa ei otettu huomioon sitä, että Minnesota on jaettu ekoregioihin ja subregioihin perustuen erilaisiin ilmasto ja maaperä tekijöihin sekä kasvillisuusvyöhykkeisiin ([http://www.epa.gov/wed/pages/ecoregions/mn\\_eco.htm](http://www.epa.gov/wed/pages/ecoregions/mn_eco.htm)). Nyt klusterointi perustui maa-alueen yli olevaan lähimpään etäisyyteen järvien välillä. Järville kuitenkin merkitsevämpää olisi ollut vesireititykseen perustuva etäisyys, koska mm. vesikasvien levittäytyminen perustuu enemmän leviämiseen veden kuin ilman kautta. Suurin osa järvistä ei kuitenkaan ollut yhteydessä toisiinsa, joten hydrologisia yhteyksiä ei olisi tähän tarkoitukseen voitu käyttää. Järvien määrä klustereissa ei myöskään ollut aina sama, koska järvet olivat etäisyydeltään epätasaisesti jakautuneet tutkimusalueen sisällä. Siten etäisyydet olisi voitu ottaa paremmin huomioon valittaessa järviä tutkimukseen. Kokonaisfosforipitoisuuden ja muiden ravinteiden ohella voi järvissä olla yhtä aikaa myös muita kasvua rajoittavia tekijöitä, kuten valon määrä tai lämpötila. Erilaisia tuloksia olisi voitu saada esimerkiksi mittaamalla primäärituotantoa leväbiomassan avulla kokonaisfosforipitoisuuden sijasta (esim. Chase & Leopold 2002). Helofyyttien ryhmä oli ainut, jossa tutkimuskysymyksen oletukset toteutuivat osittain ja potentiaalisen tuottavuuden mittana käytetty kokonaisfosforipitoisuus vaikutti betadiversiteettiin. Yksittäisten järvien lajimäärä väheni, kun kokonaisfosforipitoisuus kasvoi ja rehevyystaso muuttui erittäin reheväksi, mutta betadiversiteetti kasvoi tuottavuuden lisääntyessä.

Tuloksista saattoi havaita sen, että eri vesikasvien elomuotoryhmien lajistoon vaikuttivat eri tekijät, pleustofyyteillä alkaliniteetti, ritsofyyteillä maksimisyvyys ja helofyyteillä sekä kokonaisfosforipitoisuus että pinta-ala. On siis tärkeää, että näitä elomuotoryhmiä tarkastellaan erikseen, kun tutkitaan esimerkiksi rehevöitymisen tai ilmaston lämpenemisen vaikutuksia vesikasvilajistoon. Myös tutkimusyksikön koon kasvattamisella oli vaikutusta betadiversiteetin ja eri tekijöiden suhteeseen.

Tämä työ auttaa ymmärtämään mm. sen, että pelkän lajimäärän analysoinnin sijaan täytyy käyttää myös muita tapoja, että löydettäisiin ne syyt, jotka vaikuttavat lajiston erilaisuuteen eri alueiden välillä. Eroavaisuuksia tulee mitata esimerkiksi betadiversiteetin tai jonkin muun diversiteetti-indeksin kautta. Myös oletamus siitä, että eri lajiryhmät voivat vastata eri tavalla ympäristömuuttujiin erilaisilla mittakaavoilla, vahvistui. Kun ymmärretään paremmin, mitkä tekijät vaikuttavat lajien esiintymiseen tätä tietoa voidaan käyttää hyväksi mm. luonnonsuojelussa ja näin edistää luonnon monimuotoisuutta.

## KIITOKSET

Suuri kiitos ohjaajilleni Merja Elolle, Atte Komoselle ja Janne Alahuhdalle hyvästä ohjauksesta, runsaista kommentteista ja kannustavasta palautteesta. Jannelle erityinen kiitos siitä, että saimme kauttasi käyttöön näin laajan ja mielenkiintoisen aineiston. Kiitos myöskin avusta aineistojen analysoinneissa tilastotieteenlaitoksen opettajille Harri Högmänderille ja Annaliisa Kankaiselle sekä tilastotieteen kandityönsä tästä aineistosta tehneille Minna Lehtomäelle ja Viivi Nuojualle.

## KIRJALLISUUS

- Abrams P.A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients, what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019-2027.
- Adler P.B., Seabloom E.W., Borer E.T., Hillebrand H., Hautier Y., Hector A., Harpole W.S., O'Halloran L.R., Grace J.B., Anderson T.M., Bakker J.D., Biederman L.A., Brown C.S., Buckley Y.M., Calabrese L.B., Chu C.J., Cleland E.E., Collins S.L., Cottingham K.L., Crawley M.J., Damschen E.I., Davies K.F., DeCrappeo N.M., Fay P.A., Firm J., Frater P., Gasarch E.I., Gruner D.S., Hagenah N., Lambers J.H.R., Humphries H., Jin V.L., Kay A.D., Kirkman K.P., Klein J.A., Knops J.M.H., La Pierre K.J., Lambrinos J.G., Li W., MacDougall A.S., McCulley R.L., Melbourne B.A., Mitchell C.E., Moore J.L., Morgan J.W., Mortensen B., Orrock J.L., Prober S.M., Pyke D.A., Risch A.C., Schuetz M., Smith M.D., Stevens C.J., Sullivan L.L., Wang G., Wragg P.D., Wright J.P. & Yang L.H. 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 333: 1750-1753.
- Arts G.H.P. 2002. Deterioration of Atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalinisation. *Aquat. Bot.* 73: 373-393.
- Baar J. & Roelofs J.G.M. 2005. Distribution of plant species relation to pH of soil and water. Teoksessa: Zdenko Rengel (toim.) *Handbook of plant growth pH as the master variable*, Marcel Decker Inc, New York, 377-397.
- Barko J.W. & Smart R.M. 1983. Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *J. Ecol.* 71: 161-175.
- Beck M.W., Hatch L.K., Vondracek B. & Valley R.D. 2010. Development of a macrophyte-based index of biotic integrity for Minnesota lakes. *Ecol. Indic.* 10: 968-979.
- Benton M.J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323: 728-732.
- Best, E.P.H. & Boyd, W.A. 2003. A simulation model for growth of the submerged aquatic macrophyte sago pondweed (*Potamogeton pectinatus* L.). US Army Corps of Engineers, Washington DC.
- Bonn A., Storch D. & Gaston K.J. 2004. Structure of the species-energy relationship. *Proc R Soc Lond, Ser B: Biol Sci* 271: 1685-1691.
- Butcher R.W. 1933. Studies on the ecology of rivers: I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain. *J. Ecol.* 21: 58-91.
- Canfield D.E & Hoyer M.V. 1992. *Aquatic macrophytes and their relation to the limnology of Floridan lakes*. Dept. Nat. Res., Tallahassee, Florida
- Carr G.M., Duthie H.C. & Taylor W.D. 1997. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquat. Bot.* 59: 195-215.
- Chambers P.A. & Kalff J. 1985. Depth distribution and biomass of submerged macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 701-709.

- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. & Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chase J.M. & Leibold M.A. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416: 427-430.
- Chase J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chase J.M. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328: 1388-1391.
- Clarke A. & Gaston K.J. 2006. Climate, energy and diversity. *Proc. R. Soc. Lond. Ser B: Biol Sci* 273: 2257-2266.
- Currie D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The Am. Nat.* 137: 27-49.
- Dahlgren J.P. & Ehrlén J. 2005. Distribution patterns of vascular plants in lakes – the role of metapopulation dynamics. *Ecography* 28: 49-58.
- Dirzo R. & Raven P.H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28: 137-167.
- Dodson S.I., Arnott S.E. & Cottingham K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81: 2662-2679.
- Duarte C.M. & Kalff J. 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1072-1080.
- Duarte C.M., Kalff J. & Peters R.H. 1986. Patterns in Biomass and Cover of Aquatic Macrophytes in Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1900-1908.
- Duarte C.M. & Kalff J. 1987. Latitudinal influences on the depths of maximum colonization and maximum biomass of submerged angiosperms in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 1759-1764.
- Dungan J.L., Perry M.R., Dale M.R.T., Legendre D., Citron-Poysty S., Fortin M.-J., Jakomulska A., Miriti M. & Rosenberg M.S. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25: 626-640.
- Evans K.L., Greenwood J.J.D. & Gaston K.J. 2005a. Dissecting the species-energy relationship. *Proc. Soc. B.* 272: 1255-2163.
- Evans K.L., Warren P.H. & Gaston K.J. 2005b. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanism. *Biol. Rev.* 80: 1-25.
- Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., Currie D.J., Diniz-Filho A.F., Guégan J-F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M. & Turner J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *J. Biogeogr.* 36: 132-147.
- Fukami T. & Morin P.J. 2003. Productivity-biodiversity relationship depends on the history of community assembly. *Nature* 424: 423-426.
- Gasith, A. & Hoyer, M.V. 1998. Structuring role of macrophytes in lakes: changing influence along lake size gradients. Teoksessa: Jeppesen, E. Sondergaard, M.A. Sondergaard, M.O & Christoffersen, K. (toim.), *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer-Verlag, Berlin. s. 381-392.
- Guégan J-F., Lek S. & Oberdorff T. 1998. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* 391: 382-384.
- Harrison S., Davies K.F., Safford H.D. & Viers J.H. 2005. Beta diversity and the scale-dependence of the productivity-diversity relationship: a test in the Californian serpentine flora. *J. Ecol.* 94: 110-117.

- He K. & Zhang J. 2009. Testing the correlation between beta diversity and differences in productivity among global ecoregions, biomes and biogeographical realms. *Ecological informatics* 4: 93-98.
- Heegaard E. 2004. Trends in aquatic macrophyte species turnover in Northern Ireland – which factors determine the spatial distribution of local species turnover? *Global Ecol. Biogeogr.* 13: 397-408.
- Heikkinen, K. ja Alasaarela, E. 1988: *Happamoituneiden vesistöjen neutralointi*. Kirjallisuuskatsaus, Vesi- ja ympäristöhallinnon julkaisuja 18, Helsinki, 93 s
- Heino J. 2002. Concordance of species richness patterns among multiple freshwater taxa: a regional perspective. *Biodivers. Conserv.* 11: 137-147.
- Heino J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biol.* 56: 1703-1722.
- Hillman W.S. 1961. The lemnaeae, or duckweed a review of the descriptive and experimental literature. *Botanical Review* 27: 221- 287.
- Honkanen M. 2011. *Perspectives on variation in species richness: area, energy and habitat heterogeneity*. Väitöskirja, Jyväskylän University 219, Jyväskylä.
- Hough R.A. & Fornwall M.D. 1988. Interactions of inorganic carbon and light availability as controlling factors in aquatic distribution and productivity. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1202-1208.
- Hough R.A., Fornwall M.D., Negele B.J., Thompson R.L. & Putt D.A. 1989. Plant community dynamics in a chain of lakes: principal factors in the decline of rooted macrophytes with eutrophication. *Hydrobiologia* 173: 199-217.
- Huston M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Huston M.A. & DeAngelis D.L. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *Am. Nat.* 144: 954-977.
- Jeppesen E., Jensen J.P., Søndergaard M., Lauridsen T. & Landkildehus F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: chances along a phosphorus gradient. *Freshwater Biol.* 45: 201-218.
- Kalff, J. 2002. *Limnology: inland water ecosystems*. Prentice Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey, United States of America, 592 s
- Kassen R., Buckling A., Bell G. & Rainey P.B. 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature* 406: 508-512.
- Keddy P.A. 1983. Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario: effects of exposure on zonation patterns. *Ecology* 64: 331–344.
- Keil P., Simova I. & Hawkins B.A. 2008. Water-energy and the geographical species richness pattern of European and North American dragonflies (Odonata). *Insect Conserv. Divers.* 1: 142-150.
- Keil P., Schweiger O., Kühn I., Kunin W.E., Kuussaari M., Settele J., Henle K., Brotons L., Pe'er G., Lengyel S., Moustakas A., Steinicke & Storch D. 2012. Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales. *J. Biogeogr.* 39: 1473-1486.
- Krebs C.J. 2001. *Ecology*. Benjamin-Cummings, San Francisco, California, 608 s
- Lacoul P. & Freedman B. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14: 89-136.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1973.

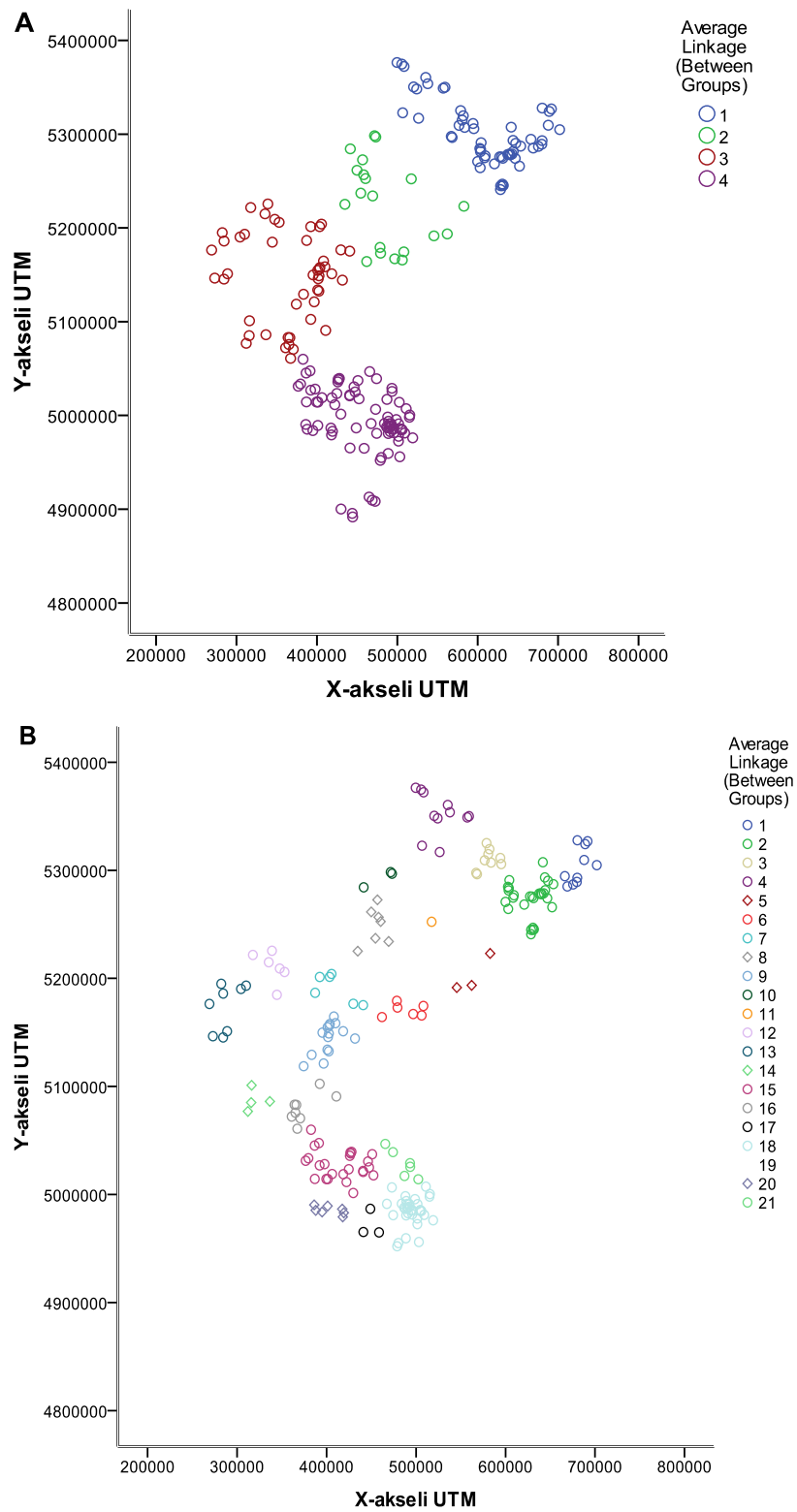
- Legendre P. & Fortin M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-139.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam, 853 s
- Linton S. & Goulder R. 2000. Botanical conservation value related to origin and management of ponds. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 10: 77-91.
- Maberly S.C. & Madsen T.V. 2002. Aquatic freshwater angiosperm carbon concentrating mechanism: process and patterns. *Funct. Plant Biol.* 29: 393-405.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 203 s
- Madsen T. & Sand-Jensen K. 1991. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 41: 5-40.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, 256 s
- McGarical K., Cushman S. & Stafford S. 2000. *Multivariate Statistic for Wildlife and Ecology Research*. Springer, USA, 283 s
- Middelboe A.L. & Markager S. 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biol.* 37: 553-568.
- Milulyuk A., Van Egeren S., Erdmann E., Nault M.E. & Hauxwell J. 2011. The relative role of environmental, spatial, and land-use patterns in explaining aquatic macrophyte community composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68: 1778-1789.
- Mittelbach G.C., Steiner C.F. Scheiner, S.M. Gross, K.L. Reynolds, H.L. Waide, R.B. Willig, R.M. Dodson, S.I. & Gough L. 2001. What is the observed richness between species richness and productivity? *Ecology* 82: 2381-2396.
- Moen J. & Collins S.L. 1996. Trophic interactions and plant species richness along a productivity gradient. *Oikos* 76: 603-607.
- Mossberg, B. & Stenberg, L. 2006. *Suuri Pohjolan kasvio*. PDC, Tangen, Norja, 928 s
- Moyle J.B. 1945. Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota. *Am. Midl. Nat.* 34:402-420.
- Murphy K.J. 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat. Bot.* 73: 287-324.
- Norse, E.A., Rosenbaum, K.L., Wilcove, D.S., Wilcox, B.A., Romme, W.H., Johnston, D.W. & Stout, M.L. 1986. *Conserving biological diversity in our national forests*. The Wilderness Society. Washington, DC, 116 s
- O'Brien E. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *J. Biogeogr.* 25: 379-398.
- O'Hare M.T., Gunn I.D.M., Chapmann D.S. Dudley B.J. & Purse B.V. 2012. Impacts of space, local environment and habitat connectivity on macrophyte communities in conservation lakes. *Diversity Distrib.* 18: 603-614.
- Pacala, S.W. 1997. Dynamics of plant communities. (toim.), Crawley, M. J. Teoksessa: *Plant ecology*. Second edition, Blackwell Science, Oxford, UK, 532-555.
- Pearsall W.H. 1920. The aquatic vegetation of the English lakes. *J. Ecol.* 8: 163-201.
- Phillips G.L., Eminson D. & Moss B. 1978. *Aquat. Bot.* 4: 103-126.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecol. lett.* 8: 224-239.

- Rooney N. & Kalff J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquat. Bot.* 68: 321-335.
- Rosenzeig M.L. & Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? Teoksessa: Rieflers R.E. & Schluter D. (toim.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 52-65.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 436 s
- Rørslett B. 1991. Principal determinant of aquatic macrophytes richness in northern European lakes. *Aquat. Bot.* 39: 173-193.
- Scheiner S.M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecol. Biogeogr.* 12: 441-447.
- Smith K.F. & Brown J.H. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along gradient of depth. *Global Ecol. Biogeogr.* 11: 313-322.
- Spence D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.* 12: 37-125.
- Spence, D. H. N. & Maberly, S. C. 1985. Occurrence and ecological importance of  $\text{HCO}_3^-$  use among aquatic higher plants. Teoksessa: Lucas, W. J. & Berry, J. A. (toim.), *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organism*. Waverly Press Baltimore MD, 494 s
- Spencer D.F., Ksander G.G., Madsen J.D. & Owens C.S. 2000. Emergence of vegetative propagules of *Potamogeton nodosus*, *Potamogeton pectinatus*, *Vallisneria Americana*, and *Hydrilla verticillata* based on accumulated degree-days. *Aquat. Bot.* 67: 237-249.
- Srivastava D.S. & Lawton J.H. 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *Am. Nat.* 152: 510-529.
- Srivastava D.S., Staicer C.A. & Freedman B. 1995. Aquatic vegetation of Nova Scotian lakes differing in acidity and trophic status. *Aquat. Bot.* 51: 181-196.
- Steiner C.F. & Leopold M.A. 2004. Cyclic assembly trajectories and scale-dependent productivity-diversity relationships. *Ecology* 85: 107-113.
- Särkkä, J. 1996. *Järvet ja ympäristö - Limnologian perusteet*. Gaudeamus kirja, Tampere, 157 s
- Toivonen H. & Huttunen P. 1995. Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. *Aquat. Bot.* 51: 197-221.
- Vesi- ja ympäristöhallitus 1988: Vesistöjen laadullisen käyttökelpoisuuden luokittaminen. Vesi- ja ympäristöhallinnon julkaisuja 20, Helsinki, 47 s
- Vestergaard O. & Sand-Jensen K. 2000. Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 2022-2031.
- Weitz J.S. & Rothman D.H. 2003. Scale-dependence of resource-biodiversity relationships. *J. Theor. Biol.* 225: 205-214.
- Wetzel, R.G. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Third edition. Academic Press, San Diego, California, 1006 s
- Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.
- Whittaker R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker R.H., Willis K.J. & Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28:453-470.
- Willis K.J. & Whittaker R.J. 2002. Species Diversity - Scale Matters. *Science* 295: 1245-1248.

- Wilson S.D. & Tilman D. 2002. Quadratic variation in old-field species richness along gradient of disturbance and nitrogen. *Ecology* 83: 492-504.
- Worm B., Lotze H.K., Hillebrand H. & Sommer U. 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature* 417: 848-851.
- Wright D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- Minnesota Pollution Control Agency. luettu 10.2012.  
<http://www.pca.state.mn.us/index.php/glossary/glossary-1/A/alkalinity-18.html>
- Minnesota department of Natural Resources. luettu 11.2012. Climate of Minnesota  
<http://www.dnr.state.mn.us/faq/mnfacts/climate.html>
- United States Environmental Protection Agency, Western Ecology Division. luettu 11.2012. [http://www.epa.gov/wed/pages/ecoregions/mn\\_eco.htm](http://www.epa.gov/wed/pages/ecoregions/mn_eco.htm)
- RMB Environmental Laboratories, Lakes Monitoring program. luettu 11.2012. [www-dokumentti. http://www.rmbel.info/reports/Static/trophicstates.aspx](http://www.dokumentti.info/reports/Static/trophicstates.aspx)

**LIITTEET**

Liite 1. Klusterijaot. A 4 klusteria, B 21 klusteria





## Liite 2. Lajien nimet ja elomuodot

<b>Laji</b>	<b>Elomuoto</b>
<i>Acorus calamus</i> (= <i>americanus</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Asclepias incarnata</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Brasenia schreberi</i>	kelluslehtinen
<i>Calamagrostis canadensis</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Calla palustris</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Caltha palustris</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Ceratophyllum demersum</i>	irtokeijuja
<i>Cicuta bulbifera</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Cicuta maculate</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Decodon verticillata</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Dulichium arundinaceum</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Eleocharis acicularis</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Eleocharis palustris</i> (= <i>smallii</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Hippuris vulgaris</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Leersia oryzoides</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Lemna minor</i>	irtokelluja
<i>Lemna trisulca</i>	irtokeijuja
<i>Lobelia dortmanna</i>	pohjalehtinen
<i>Lycopus americanus</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Lythrum salicaria</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Megalondonta/Bidens beckii</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Menyanthes trifoliata</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	uposlehtinen
<i>Myriophyllum farwellii</i>	uposlehtinen
<i>Myriophyllum sibiricum</i>	uposlehtinen
<i>Myriophyllum spicatum</i>	uposlehtinen
<i>Myriophyllum tenellum</i>	uposlehtinen
<i>Najas flexilis</i>	uposlehtinen
<i>Najas gracillima</i>	uposlehtinen
<i>Najas guadalupensis</i>	uposlehtinen
<i>Phragmites australis</i> (= <i>communis</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Polygonum amphibium</i> (= <i>coccinium</i> )	kelluslehtinen
<i>Pontederia cordata</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Potamogeton amplifolius</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton crispus</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton epihydrus</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton gramineus</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton Illinoensis</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton natans</i>	kelluslehtinen
<i>Potamogeton nodosus</i>	kelluslehtinen
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	uposlehtinen
<i>Stuckenia pectinata</i> (= <i>Potamogeton pectinatus</i> )	uposlehtinen
<i>Potamogeton praelongus</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton richardsonii</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton robbinsii</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton spirillus</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton strictifolius</i>	uposlehtinen
<i>Potamogeton zosteriformis</i>	uposlehtinen
<i>Potentilla palustris</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Ranunculus flabellaris</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Sagittaria cristata</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Sagittaria cuneata</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Sagittaria latifolia</i>	helofyytti/rantakasvi

<i>Sagittaria rigida</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Schoenoplectus acutus</i> (= <i>Scirpus acutus</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Scirpus atrovirens</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Scirpus cyperinus</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Schoenoplectus fluviatilis</i> (= <i>Scirpus fluviatilis</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Schoenoplectus americanus</i> (= <i>Scirpus pungens</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Schoenoplectus subterminalis</i> (= <i>Scirpus subterminalis</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (= <i>Scirpus tabernaemontani</i> )	helofyytti/rantakasvi
<i>Sium suave</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Spirodela polyrhiza</i>	irtokelluja
<i>Typha angustifolia</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Typha latifolia</i>	helofyytti/rantakasvi
<i>Utricularia intermedia</i>	irtokeijuja
<i>Utricularia minor</i>	irtokeijuja
<i>Utricularia macrorhiza</i> (= <i>U. vulgaris</i> )	irtokeijuja
<i>Vallisneria americana</i>	uposlehtinen
<i>Zannichellia palustris</i>	uposlehtinen

---