

Pro gradu -tutkielma

**Pohjaeläinyhteisöjen vaihtelu Konneveden
sublitoraali- ja syvänealueilla**

Sini Valkonen



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Akvaattiset tieteet

14.08.2020

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet

Sini Valkonen: Pohjaeläinyhteisöjen vaihtelu Konneveden sublitoraali- ja syvänealueilla
Pro gradu -tutkielma: 39 s., 2 liitettä (7 s.)
Työn ohjaajat: FT Heikki Hämäläinen, FT Kimmo Tolonen ja FM Kristiina Nyholm
Tarkastajat: Prof. Juha Karjalainen, FT Kimmo Tolonen
Elokuu 2020

Hakusanat: syväneapohjaeläimet, yhteisökoostumus

Järvet ovat merkittäviä ekosysteemejä, joiden rooli luonnon monimuotoisuuden ylläpitämiseksi on erittäin tärkeä. Elinympäristöjen tuhoutuminen uhkaa myös järviä, joten näiden ekosysteemien toimintaan ja monimuotoisuuteen vaikuttavien tekijöiden ymmärtäminen on tärkeää suojelun onnistumiseksi. Pohjaeläimet ovat tärkeitä järven ekosysteemin toiminnalle ja niiden yhteisökoostumusta säätelevät syvyyteen liittyvät tekijät (esim. happi, lämpötila, ravinnon määrä) sekä spatiaalinen riippuvuus. Tässä pro gradu -työssä pohjaeläinyhteisöjen koostumusta ja siihen vaikuttavia tekijöitä kartoitettiin Etelä-Konnevedellä, tarkoituksena luoda malleja, joilla pohjaeläinyhteisön runsautta ja monimuotoisuutta voitaisiin ennustaa ympäristömuuttujien perusteella. Aineistona oli kultakin 55 paikalta (syvyudet 3,5–58,6 m) Ekman-noutimella kerätyt 5 rinnakkaista pohjaeläinnäytettä, sedimenttinäytteet ja lämpötila- ja vedenlaatutiedot. Pohjaeläinlajisto oli järvityypille ominaista. Yhteisökoostumusta eniten selittävät tekijät olivat osittavan redundanssianalyysin (pRDA) perusteella lämpötila, happipitoisuus ja pohjanlaatu hehikutushäviön mukaan. Yksilötiheyttä selitti parhaiten lineaarisen regressioanalyysin perusteella syvyys ja pohjanlaatutyyppi "moreeni" ja taksonirunsautta selitti vain syvyys. Työn avulla saatiin lisää tietoa suurten vähähumuksisten järvien pohjaeläinyhteisöistä ja niitä säätelevistä tekijöistä. Tulosten perusteella voidaan karkeasti ennustaa lajistoa, monimuotoisuutta ja pohjaeläinten runsautta järven sisäisesti ympäristömuuttujien perusteella.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Aquatic sciences

Sini Valkonen: Benthic macroinvertebrate community variation in Lake
Konnevesi
MSc thesis: 39 p., 2 appendices (7 p.)
Supervisors: PhD Heikki Hämäläinen, PhD Kimmo Tolonen and
MSc Kristiina Nyholm
Inspectors: Prof. Juha Karjalainen, PhD Kimmo Tolonen
August 2020

Key words: community structure, zoobenthos

Aquatic ecosystems are important for many species and thereby for securing biodiversity. Like other ecosystems, lakes are already facing human-induced changes affecting living conditions of aquatic organisms. To protect aquatic organisms, it is important to understand living habits and the factors affecting them. Benthic invertebrates are important organisms for the functioning of lake ecosystems. The aim of this study was to survey spatial variation in community structure of profundal invertebrates in Lake Konnevesi and to recognize the key factors regulating species composition, richness, and density of invertebrates. The aim was to model these relationships in order to predict richness and abundance from the environmental factors and location. For this study, from 55 sites five replicate invertebrate samples and a sediment sample were taken, and temperature and oxygen profiles were measured. The benthic fauna was typical of oligotrophic lakes. The composition of communities was mostly explained by temperature, oxygen, and the quality of the sediment according to the partial redundancy analysis (pRDA). Linear regression analyses suggested that density was best explained by depth and the sediment type "moraine" and taxon richness by depth only. These results provided new information about macroinvertebrate communities of deep oligotrophic lakes and factors regulating them. These findings provide possibilities to predict local profundal benthic community biodiversity and abundance in the study lake from environmental variables.

SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO	1
2 AINEISTO JA MENETELMÄT	6
2.1 Tutkimuskohde.....	6
2.2 Pohjaeläinaineisto	8
2.3 Ympäristömuuttujat	8
2.4 Aineiston analyysit	11
3 TULOKSET	12
3.1 Yhteisörakenne ja sen yhteys syvyyteen.....	12
3.2 Tiheyden ja taksonimäärän yhteys ympäristötekijöihin	18
3.3 Spatiaalinen vaihtelu	25
4 TULOSTEN TARKASTELU	26
5 JOHTOPÄÄTÖKSET	32
KIITOKSET	33
KIRJALLISUUS	33
LIITE 1. Lajilista	40
LIITE 2. Tutkittujen muuttujien väliset Pearsonin korrelaatiokertoimet	46

1 JOHDANTO

Järvet ovat yksi monimuotoisimmista ja eniten tutkituista ekosysteemeistä, jotka toimivat elinympäristönä monille eri eliöille (Reynolds 2003, Bhateria & Jain 2016), joten niiden säilyminen on tärkeää luonnon monimuotoisuuden turvaamiseksi. Maailmanlaajuinen elinympäristöjen tuhoutuminen ja lajikato ovat tehneet biodiversiteetistä yhden tärkeimmistä tutkimuskohteista ekologiassa (Watson ym. 2018, Reid ym. 2019, Albert ym. 2020). Uhkana järvien elinympäristöille ovat sekä globaalit tekijät, kuten ilmastonmuutos, että paikalliset, kuten ympäröivän valuma-alueen maankäyttö. Nämä muutokset ja toiminnot voivat aiheuttaa rehevöitymistä ja happikatoa sekä vähentää biodiversiteettiä järvissä (Belle ym. 2016, Bhateria & Jain 2016, Reid ym. 2019). Järviekosysteemeihin kohdistuvan biodiversiteettikadon on todettu olevan jopa voimakkaampi kuin maaekosysteemien (Sala ym. 2000, Heino ym. 2009, Collen ym. 2014). Suomessa uhanalaisten lajien listauksen mukaan vesielinympäristöä ensisijaisena elinalueenaan käyttävistä lajeista uhanalaisena on tällä hetkellä 456 lajia ja suurimmat syyt lajien uhanalaisuuteen tai sen uhkaan ovat vesirakentaminen, kemialliset haittavaikutukset (ml. rehevöittävä laskeuma) ja ojitus ja turpeenotto (Hyvärinen ym. 2019). Tiedon kerääminen on siis tarpeen, jotta lajeja saataisiin suojeltua nyt ja tulevaisuudessa muuttuvien olosuhteiden vaikutuksilta.

Pohjaeläimillä tarkoitetaan järviekosysteemissä pohjasedimentissä tai sen pinnalla eläviä eläimiä. Vesiympäristössä pohjaeläinten roolina on toimia hajottajina pohjaan päätyvälle orgaaniselle ainekselle (Jónasson 2004), joka on monien näiden taksonien pääasiallinen ravinnonlähde (Covich ym. 1999). Lisäksi pohjaeläimiin kuuluvat surviaissäskien toukat (Diptera: Chironomidae) ja harvasukasmadot (Annelida: Oligochaeta) vapauttavat ravinteita sedimentistä bioturbaatiolla ja pitävät samalla sedimentin hapekkaana, mikä myös lisää bakteerien toimintaa (Jónasson 2004, Lagauzère ym. 2009). Järven sekundäärituotannosta on arviolta 42 % pohjaeläinten tuottamaa (Vadeboncoeur ym. 2002). Monet kalalajit käyttävät

pohjaeläimiä ravinnokseen (Jackson & Harvey 1993, Covich ym. 1999, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002), joten pohjaeläinten rooli on varsin monipuolinen ja merkittävä.

Pohjaeläinten yhteisökoostumus, monimuotoisuus ja runsaus vaihtelevat ekosysteemin ominaisuuksien ja niissä tapahtuvien muutosten mukaan sekä järven sisäisesti että eri järvialtaiden välillä (Rosenberg & Resh 1993, Covich ym. 1999, Jónasson 2004). Eroja selittävät mm. vedenlaadun (väri, ravinnepitoisuudet) erot ja syvyys (Hynynen ym. 1999, Jyväsjärvi ym. 2009, Rask ym. 2011). Järven sisäiset elinympäristöt jaotellaan syvyysvyöhykkeittäin litoraaliin, sublitoraaliin ja profundaaliin (Jónasson 2004). Litoraalin eli rantavyöhykkeen lajisto on monipuolista ja siellä tavataan yleensä enemmän taksoneita ja yksilöitä kuin muilla vyöhykkeillä (Hämäläinen ym. 2003). Taksonien ja yksilöiden määrään litoraalissa vaikuttavat mm. vesikasvillisuus, pohjanlaatu ja rannan avoimuus (James ym. 1998, Tolonen ym. 2001, Tolonen ym. 2003, Heino 2008). Avoimella vesialueella olevan sublitoraalin ja profundaalin lajisto on vähemmän monipuolista ja yksilötiheys pienempi kuin litoraalivyöhykkeellä (esim. Ransom & Dorris 1972, Jónasson 2004, Jyväsjärvi ym. 2009). Syvänteissä pohjaeläinten yhteisökoostumusta rajoittavat eri tekijät kuin rantavyöhykkeellä; merkittävässä roolissa ovat syvyys ja siitä riippuvat tekijät kuten alusveden happitilanne, lämpötila ja ravinnon määrä ja näihin vaikuttavat järven tuotantotaso, morfometria ja veden väriluku (esim. Rasmussen & Kalff 1987, Jyväsjärvi ym. 2009, Jyväsjärvi ym. 2012, Hernandez ym. 2014). Järven sisällä pohjaeläinyhteisön koostumukseen vaikuttaa myös spatiaalinen paikallinen vaihtelu, jota on tutkimuksissa selitetty mm. pohjaeläinten erilaisilla levittäytymiskeinoilla ja keskinäisillä vuorovaikutussuhteilla (Kneitel & Chase 2004, Cai ym. 2017, Heling ym. 2018, Tolonen ym. 2018).

Hapen määrän liiallinen väheneminen alusvedessä on yleinen ongelma järvissä, joissa tapahtuu kerrostumista (Mammarella ym. 2018). Vähenemisestä voi aiheutua muutoksia järven pohjaeläinyhteisön monimuotoisuudessa ja runsaudessa (Saether 1979, Hynynen ym. 1999, Jyväsjärvi ym. 2013a). Syitä happitason laskuun syvänteissä on mm. hajotustoiminnan lisääntyminen kasviplanktonituotannon

runsastuessa (Rasmussen & Kalff 1987, Hynynen ym. 1999) ja järven kerrostuneisuuden muutokset (Schwefel ym. 2016). Alhaisessa happipitoisuudessa todetaan usein myös kohonneet ammonium- ja sulfidipitoisuudet (Liboriussen ym. 2009), jotka rajoittavat monien lajien esiintymistä (Friedrich ym. 2014, Hernandez ym. 2014). Sublitoraali- ja syvänealueiden tyypilliseen lajistoon kuuluvista surviaissääsken toukista ja harvasukasmadoista löytyy lajeja, jotka selviytyvät näissä oloissa ja toimivat siten indikaattorilajeina paljastaen mahdollisen alkavan järven tilan muuttumisen runsastuessaan alueella (Saether 1979, Hamburger ym. 2000, Jónasson 2004, Jyväsjärvi ym. 2009, Hernandez ym. 2014). Näillä ryhmillä on erilaiset menetelmät selvittää alhaisista happipitoisuuksista: surviaissääsken toukilla se on hapensäätelykyky ja harvasukasmadoilla aineenvaihdunnan hidastaminen, ja näiden ominaisuuksien hyödyntäminen vaihtelee lajeittain (Saether 1979, Johnson ym. 1993). Usein ensimmäinen havaittava merkki alkavasta rehevöitymisestä on harvasukasmatojen ja surviaissääsken toukkien välisen suhteen muuttuminen harvasukasmatojen eduksi (Saether 1979).

Lämpötila vaikuttaa järvissä esimerkiksi hapen liukoisuuteen, eläinten metaboliaan ja järvessä tapahtuviin prosesseihin, kuten yhteyttämiseen (Brönmark & Hansson 2007). Se on merkittävä muuttuja matalissa järvissä esim. surviaissääsken toukkien kehityksen kannalta (Nyman ym. 2005, Luoto ym. 2014), mutta syvissä järvissä, joissa on voimakas kerrostuneisuus, lämpötilat pysyvät lähes samankaltaisina vuosittaisista vaihteluista huolimatta (Jónasson 2004), jolloin lämpötila ei suoranaisesti vaikuta syvänteiden pohjaeläimiin (Rasmussen & Kalff 1987, Jyväsjärvi ym. 2012, Jyväsjärvi & Hämäläinen 2014). Epäsuora vaikutus voi kuitenkin kohdistua syvänteiden pohjaeläinyhteisöön pintaveden lämpötilan noustessa, jolloin järven perustuotanto lisääntyy heikentäen happipitoisuutta myös syvänteissä (Jyväsjärvi & Hämäläinen 2014). Joissakin tapauksissa on todettu kuitenkin lämpötilan muuttuvan myös syvänteissä, jolloin vaikutus kohdistuu pohjaeläimiin selkeämmin. Lämpötila voi silloin olla rajoittava tekijä pohjaeläimille, sillä niiden lämmönsietokyky ja metabolia vaihtelevat eri lajien välillä (Brodersen ym. 2008, Jyväsjärvi ym. 2013b, Jyväsjärvi & Hämäläinen 2014).

Pohjaeläimille yhdeksi tärkeimmistä ravinnonlähteistä on todettu sedimentoituva orgaaninen aines (Jyväsjärvi ym. 2013a), jota muodostuu mm. kuolleesta kasviplanktonista (Jónasson 2004). Kasviplanktonin esiintyessä runsaana, lisääntyy myös sedimentoituvan aineksen määrä (Jónasson 2004). Pelkästään ravinnon määrällä ei kuitenkaan ole vaikutusta pohjaeläimiin, sillä myös laatu merkitsee (Jyväsjärvi ym. 2014). Ravinnon on todettu vaikuttavan pohjaeläinyhteisöissä mm. yhteisörakenteeseen ja taksonien esiintymiseen (esim. Kneitel & Chase 2004, Jyväsjärvi 2013a), ja voimakkaimmin sedimentoituneen orgaanisen aineksen on todettu vaikuttavan oligotrofisissa järvissä, joissa on hyvä happitilanne (Jyväsjärvi ym. 2013a, Jyväsjärvi ym. 2014). Rehevöityneissä järvissä sedimentoitunut aines ei ole niin suuressa roolissa, sillä pohjaeläinyhteisöjä rajoittaa ennemminkin alhainen happipitoisuus (Jyväsjärvi ym. 2014). Pohjaeläinten tiedetään käyttävän ravinnokseen sekä alloktonista ainesta (Larocque ym. 2006, Tanentzap ym. 2017) että autoktonista planktontuotantoa (Jónasson 2004, Brönmark & Hanson 2007).

Pohjaeläinten yhteisökoostumukseen vaihtelua aiheuttaa ympäristömuuttujien lisäksi spatiaalinen riippuvuus (Árva ym. 2015, Tolonen ym. 2016, Tolonen ym. 2017). Spatiaalisen riippuvuuden on havaittu vaikuttavan voimakkaimmin heikosti levittäytyvien (Heino ym. 2015), pienikokoisten (Tolonen ym. 2018) ja harvinaisten (Siqueira ym. 2012) lajien yhteisörakenteeseen. Vahvasti levittäytyvät, suurikokoiset ja yleiset lajit ovat enemmän riippuvaisia ympäristötekijöistä kuin spatiaalisesta yhteydestä (Siqueira ym. 2012, Heino ym. 2015, Tolonen ym. 2018). On kuitenkin todettu, että siivekkäät lajit, jotka levittäytyvät ilman kautta, ovat voimakkaammin yhteydessä spatiaalisiin muuttujiin verrattuna vedessä liikkuviin ja levittäytyviin lajeihin (Cai ym. 2017). Myös paikalliset muuttajat, kuten sedimentin laatu, ja stokastiset muuttajat (mm. tuuliolosuhteet) saattavat vaikuttaa spatiaaliseen jakautumiseen (Cai ym. 2017, Heling ym. 2018).

Pohjaeläinten spatiaalisessa levittäytymisessä profundaalialueella on havaittu tapahtuvan vaihtelua vuosien välillä, jota ei ole saatu selitettyä ympäristömuuttujilla (Heling ym. 2018). Ympäristötekijöiden ja spatiaalisen vaihtelun vaikutuksia yhdessä ei ole tutkittu kovin laajasti (Cai ym. 2017). Myös

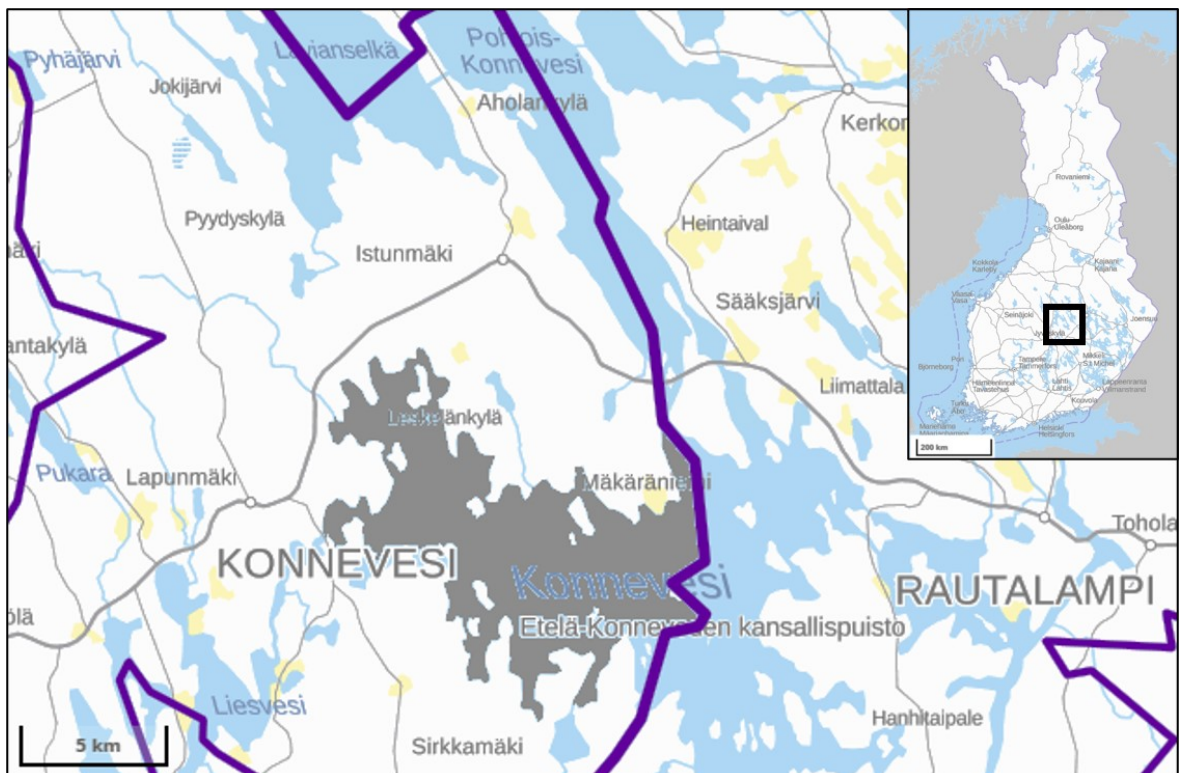
tarkempien, lajitasolle menevien tutkimusten tekemiselle olisi tarvetta (Árva ym. 2015, Heling ym. 2018), sillä yhteisörakenteen ymmärtämiselle ja lajien monimuotoisuutta selittäville malleille on tarvetta (Kneitel & Chase 2004, Heino 2008).

Pohjaeläinten merkittävä rooli osana järven ekosysteemiä tukee hyvin niiden käyttämistä järvien ekologisen tilan arvioinnin työkaluna. Vaikka pohjaeläinten selviytymisestä erilaisissa ympäristöoloissa tiedetään lajitasolla paljon, on yhteisökoostumusta ja siihen vaikuttavia tekijöitä tutkittava jatkossakin mahdollisten ihmistoiminnan aiheuttamien muutosten havaitsemiseksi sekä luontotyyppikohtaisen lajiston ennustamiseksi. Tämän pro gradu -työn tarkoituksena oli selvittää osana valtakunnallista vesistöjen suojeluhanketta Etelä-Konneveden syväne- ja ulappa-alueiden pohjaeläinyhteisöjen paikallista vaihtelua taksonirunsauden ja yksilötiheyden osalta sekä tutkia, mitkä tekijät niihin vaikuttavat. Tarkoituksena oli myös näiden tietojen perusteella arvioida vedenlaadun tilaa eri syvänteiden välillä ja kartoittaa mahdollisia erityistä suojelua tarvitsevia alueita. Järven sisäisen vaihtelun selittämiseksi oli tarkoitus kehittää malli, jolla ennustaa yksilötiheyttä, lajistoa ja sen monimuotoisuutta vallitsevien ympäristömuuttujien perusteella. Myös yhteisövaihtelun spatiaalista riippuvuutta tutkittiin. Tutkimuskysymyksinä oli: 1) Minkälaista vaihtelua pohjaeläinyhteisöissä on sublitoraali- ja syvänealueilla lajiston ja yksilötiheyden osalta? ja 2) Miten nämä mahdolliset vaihtelut selittyvät ympäristömuuttujilla ja spatiaalisella vaihtelulla? Tarkoituksena oli, että tulosten perusteella luotujen mallien avulla voitaisiin arvioida ja ennustaa pohjaeläinyhteisöjen vaihtelua tutkimusjärvessä sekä muissa samantyyppisissä järvissä. Tutkimusta varten kerätty laaja aineisto mahdollistaa myös jatkotutkimusten, esimerkiksi lajikohtaisten mallien, tekemisen.

2 AINEISTO JA MENETELMÄT

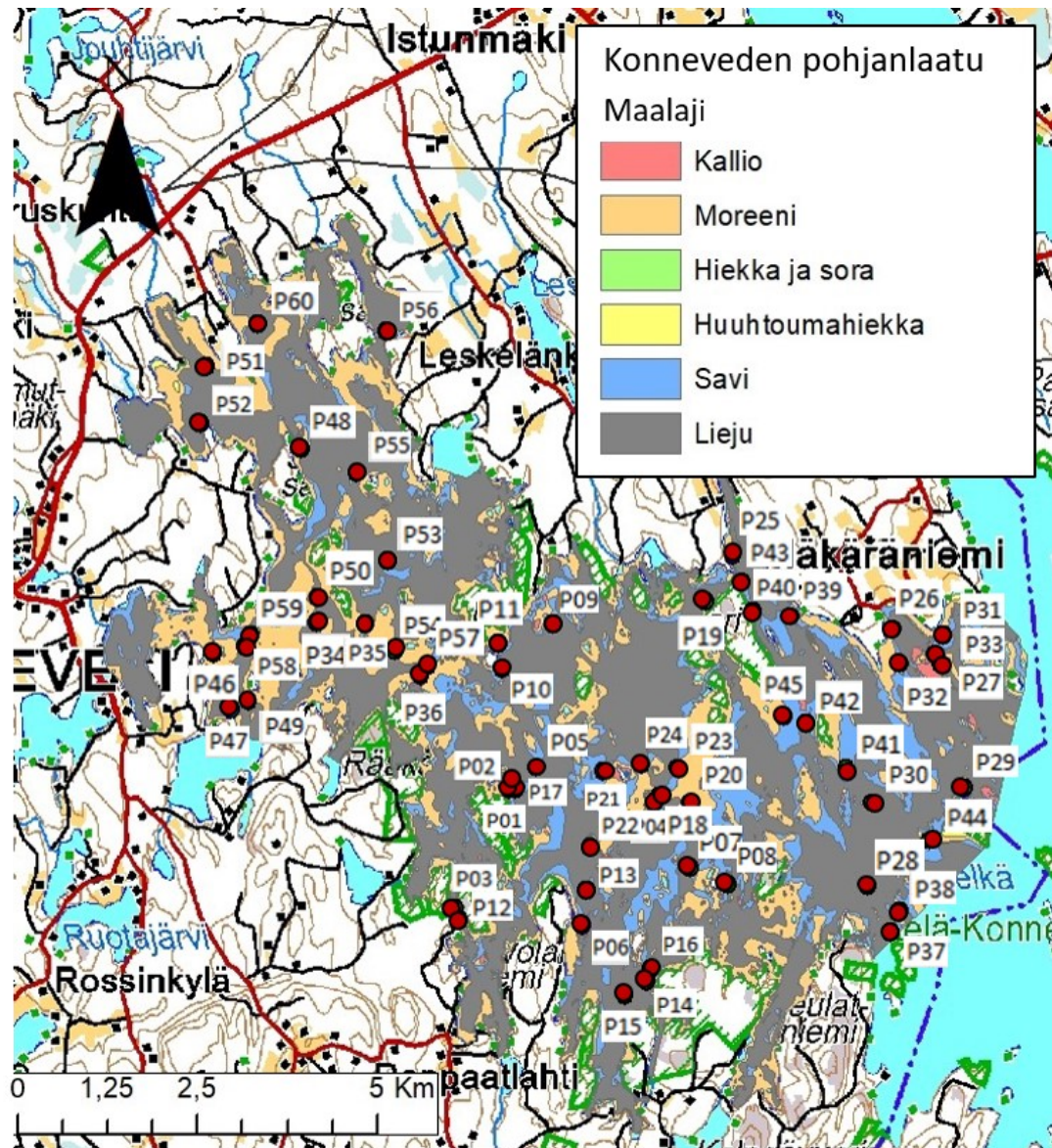
2.1 Tutkimuskohde

Konnevesi-järvi sijaitsee Keski-Suomen ja Pohjois-Savon maakunnissa, Konneveden ja Rautalammin kuntien alueella (Kuva 1.). Se kuuluu Kymijoen vesistöön ja on vesipinta-alaltaan 189 km² suuri järvi, joka jakautuu pohjois- ja eteläosaan. Tutkimusalueeksi on rajattu noin 70 km² osuus Etelä-Konnevedeltä, Keski-Suomen maakunnan puoleiselta alueelta (Kuvat 1. ja 2.). Konnevesi on tyypiltään suuri vähähumuksinen järvi ja tutkimusalueena oleva Etelä-Konnevesi on muodoltaan rikkonainen syvänteiden ja monien saariensa vuoksi. Etelä-Konnevesi on Natura 2000 -suojelualue (FI0600032) ja se on mukana rantojensuojeluohjelmassa (Metsähallitus 2018).



Kuva 1. Tutkimusalueen (harmaalla värillä) sijainti (©Taustakartta, Maanmittauslaitos 05/2020).

Alueelta valittiin 60 näytteenottopistettä (Kuva 2.) ositetulla satunnaisotannalla niin, että valinnassa huomioitiin syvyys (5 m tai enemmän), pohjanlaatu (Geologian tutkimuskeskuksen luotauksen perusteella) ja alueellinen kattavuus. Näytepisteiden mitatut syvyudet vaihtelivat 3,5 metristä 58,6 metriin.



©Geologian tutkimuskeskus 03/2017 Freshabit LIFE IP, Maanmittauslaitos Taustakartta 02/2019

Kuva 2. Tutkimusalueen rajaus, toteutuneet näytteenottopisteet ja kaikuluotaukseen perustuvat pohjanlaatualueet.

2.2 Pohjaeläinaineisto

Pohjaeläinnäytteenotto toteutettiin lokakuussa 2017 viikkojen 42 ja 43 aikana. Kultakin näytteenottopisteeltä kerättiin viisi rinnakkaisnäytettä ja yksi sedimenttinäyte Ekman-noutimella (pinta-ala 225 cm²).

Pohjaeläinnäytteet seulottiin noston jälkeen 0,5 mm silmäkoon seulalla ja säilöttiin 70 % etanoliin tunnistetietojen (pisteen numerokoodi, päivämäärä, syvyystieto ja silmämääräisesti arvioitu pohjanlaatu) kanssa.

Näytteistä kerättiin pohjaeläimet talteen ja ne laskettiin käyttäen apuna teollisuusluppia. Surviassäaskan toukista ja harvasukasmadoista tehtiin preparaattit tutkimusmikroskoopilla tehtävää lajimäärittystä varten. Määritykset tehtiin mahdollisimman tarkalle tasolle. Surviaissäskien toukilta preparoitiin pääkapselit ja pari viimeistä jaoketta abdomenista. Harvasukasmadot preparoitiin kokonaan tai osittain, riippuen madon koosta. Preparaatteja varten käytettiin mikroskooppilaseja, joille tiputettiin pari pisaraa Euparal®-nestettä ja näytteet peitettiin 15 x 15 mm tai 20 x 20 mm peitinlaseilla.

Muiden taksonien määritykset tehtiin mahdollisimman tarkalle tasolle. Määritykset tehtiin laboratoriossa asiantuntijoiden avustuksella ja määrittämissä (Glöer & Meier-Brook 1980, Wiederholm 1983, Nilsson 1996 ja 1997, Timm 1999 ja Rinne & Wiberg-Larsen 2017) käyttäen.

2.3 Ympäristömuuttajat

Pohjaeläinnäytteenoton yhteydessä näytteenottopisteiltä kerättiin myös sedimenttinäytteet erillisellä nostolla samalla Ekman-noutimella kuin pohjaeläinnäytteetkin. Pohjanlaatu vaikutti näytteen määrään, joka vaihteli 15–45 millilitraan.

Sedimenttinäytteistä määritettiin vesipitoisuus, kuiva-ainepitoisuus ja hehkutushäviö (LOI). Näytteet käsiteltiin laboratoriossa niin, että jokaisesta näytteestä punnittiin upokkaaseen 5 milligramman verran. Tämän jälkeen näytteet kuivattiin 105 °C:ssa lämpökaapissa 24 tuntia. Punnituksen jälkeen näytteet

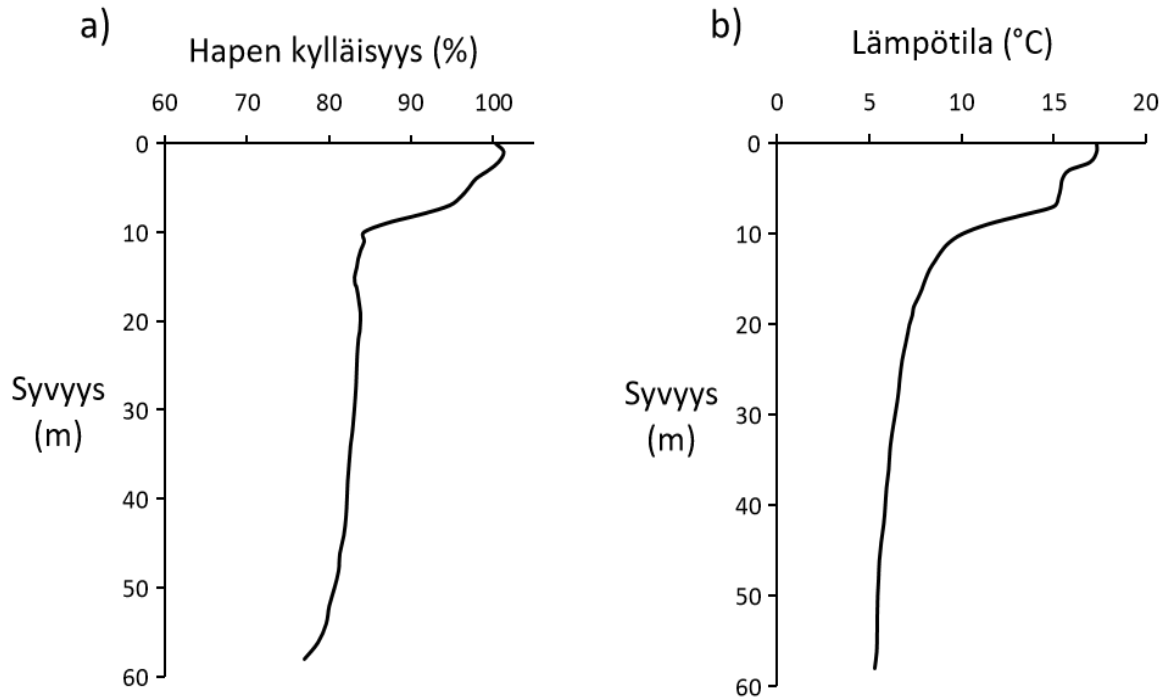
laitettiin muhveliuuniin kahdeksi tunniksi 550 °C:een, missä niistä poltettiin orgaaniset ainekset pois hehkutushäviön saamiseksi. Tämän jälkeen näytteet punnittiin. Käsittely tehtiin standardin SFS 3008 (1990) ohjeistuksen mukaisesti. Kuiva-ainepitoisuuden (X_2) ja hehkutushäviön (Y_2) laskemiseksi käytettiin standardin kaavoja:

$$X_2 = \frac{m_2 - m_1}{m} \times 100\% \quad (1)$$

$$Y_2 = 100 - \left(\frac{m_3 - m_1}{m_2 - m_1} \times 100\% \right) \quad (2)$$

joissa m = näytteen massa ilman upokasta (g), m_1 = upokkaan massa (g), m_2 = näytteen massa kuivatuksen jälkeen (g) ja m_3 = näytteen massa kuivatuksen ja hehkutuksen jälkeen (g).

Tutkimusalueelta mitattiin kesällä 2017 YSI6600-multiparametrisondilla veden lämpötila, happi, pH, sähkönjohtavuus ja klorofyllipitoisuus (Kuva 3.). Lisäksi mitattiin fotosynteettisesti aktiivinen säteily (PAR) profiileittain näytteenottopisteiltä Li-corin-mittarilla. Muuttujista klorofylli ja sähkönjohtavuus ovat epätarkkoja mittauslaitteiston takia. Mittaukset tehtiin 30 näytteenotto paikalla, ja loppujen paikkojen osalta käytettiin korvaavina tietoina lähimmän mitatun pisteen tietoja vastaavasta syvyydestä. Viiden mittauspisteen tiedot jäivät kuitenkin puutteellisiksi niin, että sähkönjohtavuudesta, pH:sta ja klorofyllista ei saatu ollenkaan mittaustuloksia mittauslaitteiston toimimattomuuden vuoksi.



Kuva 3. a) Happikylläisyyden ja b) lämpötilan vertikaalivaihtelu syvimällä näytteenottopisteellä (numero 24) 25.7.2017.

Näytteenottopisteiden pohjanlaatuluokituksessa käytettiin GTK:n tekemän kaikuluotauksen tulosta (2017), jonka pohjalta määritettiin ArcGIS-ohjelmalla pisteiden koordinaattien perusteella puskurialueet ($r = 10$ m), joista vallitsevaksi pohjanlaaduksi katsottiin prosenttiosuudeltaan suurin pohjanlaatuluokka. Paikat edustivat luokkia "lieju" ($n = 31$), "savi" ($n = 16$) ja "moreeni" ($n = 8$) (Taulukko 1.).

Taulukko 1. GTK:n pohjanlaatuluokituksen mukaisesti luokitellun aineiston kuiva-ainepitoisuus (DM) ja orgaanisen aineksen osuus (LOI).

	n	DM % keskiarvo (\pm S.D.)	LOI % keskiarvo (\pm S.D.)
Lieju	31	13,9 (\pm 4,4)	19,3 (\pm 3,4)
Savi	16	56,7 (\pm 18,2)	4,3 (\pm 3,7)
Moreeni	8	35,6 (\pm 19,3)	10,0 (\pm 7,1)

Lisäksi ArcGIS-ohjelmalla laskettiin näytteenottopisteiden etäisyydet lähimmästä rannasta (manner tai saari) sekä pisteiden avoimuus (Taulukko 2.). Avoimuus

kuvaa paikallisilla tuuliolosuhteilla painotettua tuulen esteetöntä pyyhkäisymatkaa vedenpintaa pitkin (Rohweder ym. 2012). Arvot on laskettu 5 x 5 metrin rasteriaineistosta 625 m² neliön muotoiselta alalta keskiarvona, jotta aineistossa saatiin huomioitua paikannusepätkätkuus.

Taulukko 2. Pisteiden etäisyys (m) lähimpään rantaan ja avoimuus (m).

	n	Keskiarvo (± S.D.)	min.	maks.
Etäisyys lähimpään rantaan (m)	55	191,4 (± 137,5)	29,3	811,6
Etäisyys saarirantaan (m)	55	242,2 (± 196,5)	29,3	811,6
Etäisyys mannerrantaan (m)	55	745,2 (± 625,1)	51,4	2244,4
Avoimuus (m)	55	1513,9 (± 612,3)	273,0	2714,1

2.4 Aineiston analyysit

Ympäristömuuttujiin liittyvän yhteisövaihtelun kuvaamiseksi tehtiin redundanssianalyysi (RDA) ja aineisto käsiteltiin Hellingerin muunnoksella, jotta pisteiden tavalliset eli euklidiset etäisyydet eivät muutu (Legendre & Gallagher 2001). Analyysin selittävien muuttujien valinta tehtiin konservatiivisella eteenpäin askeltavalla menetelmällä tyypin 1 virheen ja selitetyn varianssin yliarvioinnin välttämiseksi (Blanchet ym. 2008). Käytetyt selittävät muuttujat jaettiin kolmeen eri joukkoon (fysikaaliset muuttujat, pohjanlaatu- ja vedenlaatumuuttujat) ja valinta suoritettiin niille erikseen. Fysikaalisiin muuttujiin kuului syvyys, lämpötila, etäisyys ja avoimuus. Pohjanlaatumuuttujia olivat kuiva-ainepitoisuus (DM %), orgaanisen aineksen osuus (LOI %) ja GTK:n pohjanlaatuaineisto muutettuna kategoriseksi dummy-muuttujaksi ja vedenlaatumuuttujina olivat happi, pH, klorofyllipitoisuus ja sähkönjohtavuus.

Taksonirunsauden ja yksilötiheyden yhteyttä selittäviin ympäristömuuttujiin analysoitiin lineaarisella monimuuttujaregressiomallilla. Selitetyn vaihtelun jakautumista tarkasteltiin varianssin osituksella. Jäännösten tarkastelulla tutkittiin regressiomallin oletusten voimassaoloa ja niiden saavuttamiseksi tehtiin vielä

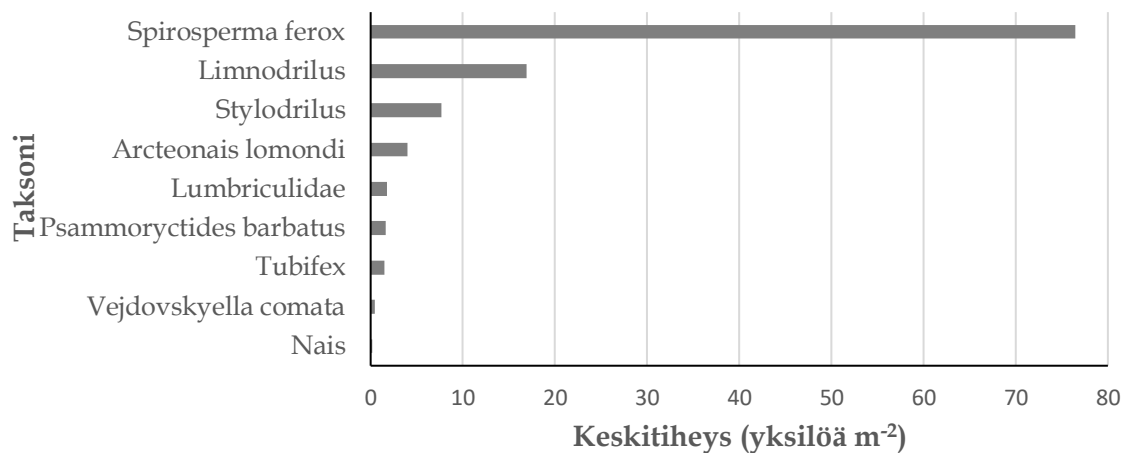
tarvittaessa logaritmuunnokset. Mallien hyvyys testattiin yksinkertaisella ristivalidoinnilla. Monimuuttujaregression jäännöksiä tutkittiin lisäksi myös spatiaalisella autokorrelaatiolla (Moran I Statistics), jolla tutkittiin, että selittävätkö paikkojen väliset etäisyydet yksilötiheyttä ja taksonien runsautta silloin, kun ympäristöstä johtuva vaihtelu on huomioitu.

Analyysit tehtiin R-ohjelmalla (R Core Team 2018) lisäpaketti BiodiversityR (Kindt 2017) käyttäen. Lisäksi käytössä oli lisäpaketti pgirmess (Giraudoux 2016) spatiaaliallyseja varten. Tarkasteluissa on aineistosta suljettu pois paikat 36, 46, 47, 49 ja 57 puutteellisten vedenlaatutietojen vuoksi.

3 TULOKSET

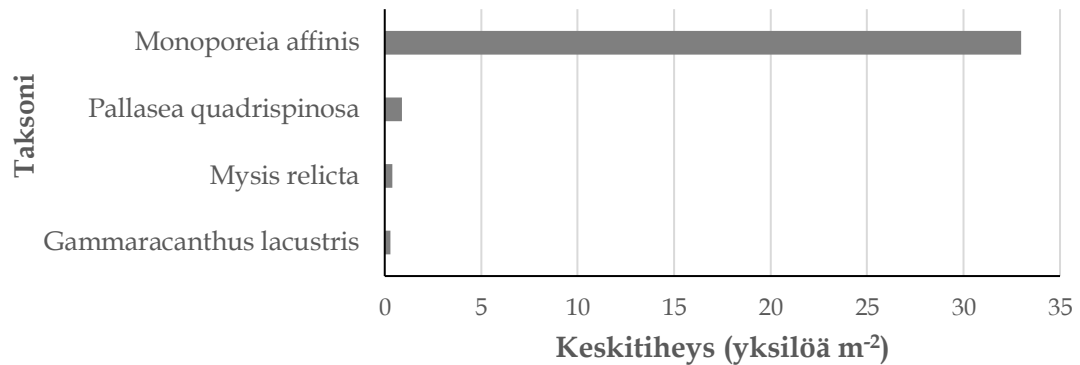
3.1 Yhteisörakenne ja sen yhteys syvyyteen

Näytteissä oli 3 399 pohjaeläinyksilöä, joista määritettiin 89 eri taksonia (Liite 1). Harvasukasmatoja (keskitiheys 111 yksilöä m⁻²) tavattiin yhdeksän eri taksonia (Kuva 4.). Katkoja (Amphipoda) tavattiin melko runsaslukuisesti (keskitiheys 34 yksilöä m⁻²) kolmea eri lajia (Kuva 5.). Eniten aineistossa oli surviaissääsken toukkia (318 yksilöä m⁻²), joista tunnistettiin 53 taksonia (Kuva 6.).



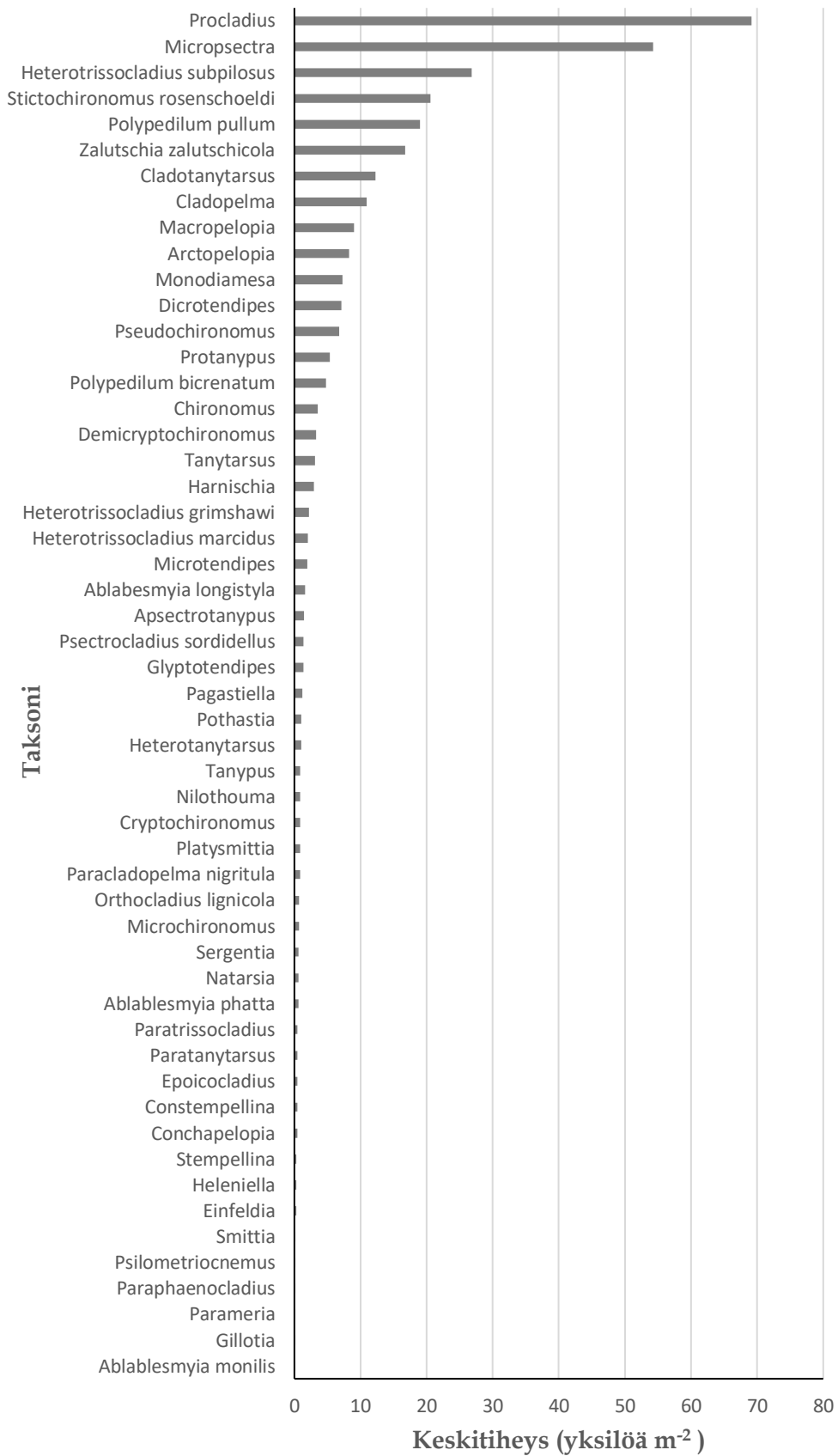
Kuva 4. Harvasukasmatojen keskitiheys taksonittain Konneveden tutkimusalueella.

Katkoista valkokatka (*Monoporeia affinis*) esiintyi runsaslukuisimpana (keskitiheys 33 yksilöä m⁻²). Lisäksi tavattiin okakatkaa (*Pallasea quadrispinosa*) ja jättikatkaa (*Gammaracanthus lacustris*). Katkojen lisäksi reliktiäyriäisistä tavattiin jäännehankoisjalkaista (*Mysis relicta*).



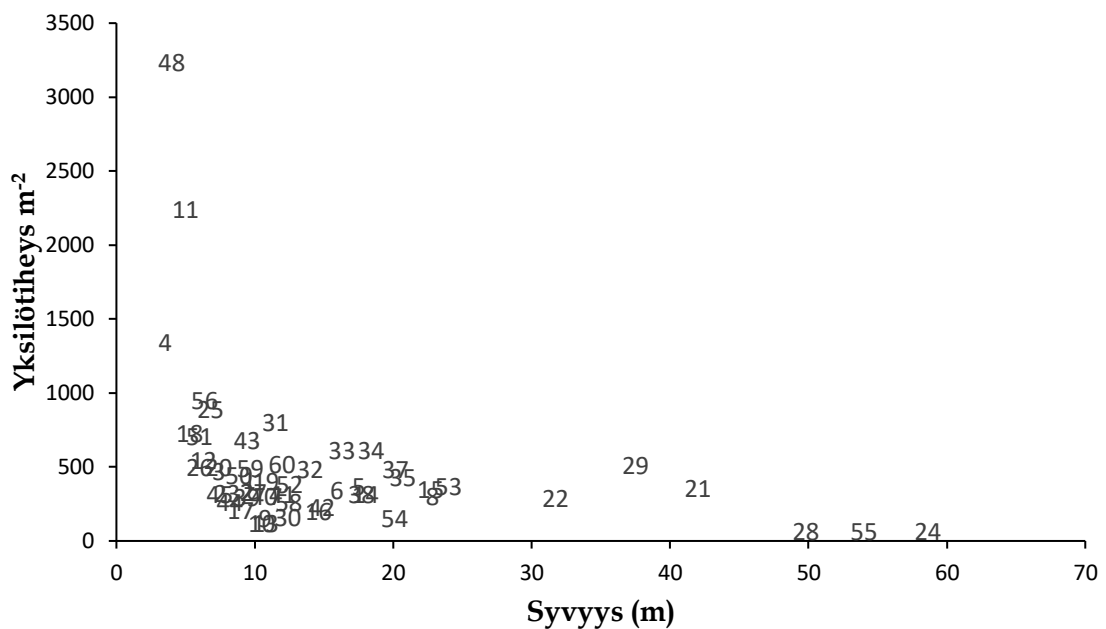
Kuva 5. Reliktiäyriäislajien keskitiheys taksonittain tutkimusalueella Konnevedellä.

Runsaslukuisimmat surviaissääskitaksonit olivat *Procladius* spp. (69 yksilöä m⁻²) ja *Micropsectra* spp. (54 yksilöä m⁻²). Harvasukasmadoista runsaimmat olivat *Spirosperma ferox* (76 yksilöä m⁻²) ja *Limnodrilus*-suku (17 yksilöä m⁻²). Indikaattorilajeina alueella tavattiin oligotrofisesta tilasta kertovat *Heterotrissocladius grimshawi*, *H. subpilosus*, *Paracladopelma nigrigula* ja *Zalutschia zalutschicola*. *H. grimshawi* esiintyi tutkimusalueen luoteisosassa (näytteenottopaikoilla 9, 46, 48 ja 60) ja *P. nigrigula* alueen itäosassa (paikat 14, 33, 41 ja 42). *H. subpilosus* oli jakautunut laajalti koko tutkimusalueelle (esiintyminen 51,7 % näytteenottopaikoista) samoin kuin *Z. zalutschicola* (38,3 % paikoista). Lisäksi mesotrofian indikaattorilajit *Stictochironomus rosenschoeldi* ja *Psammoryctides barbatus* tavattiin alueella. *S. rosenschoeldi* tavattiin koko alueella (esiintyvyys 50 %) ja *P. barbatus* oli painottunut näytteenottoalueen luoteisosaan (paikat 1, 51, 53 ja 60).



Kuva 6. Surviaissäasken toukkien keskitiheys taksonittain Konneveden tutkimusalueella.

Pohjaeläimiä oli keskimäärin 502 yksilöä m⁻² ja vaihtelu oli suurta, 71 yksilöstä 3244 yksilöön m⁻² (Kuva 7.). Suurimmat tiheydet (1352–3244 yksilöä m⁻²) olivat matalilla paikoilla (syvyydet välillä 3,5–5,0 m). Pienimmät yksilötiheydet (71–212 yksilöä m⁻²) olivat puolestaan hyvin vaihtelevissa syvyyksissä (10,7–58,6 m). Yli 45 metrin syvyydessä yksilötiheys oli sama (71 yksilöä m⁻²) kaikilla kolmella näytteenottopaikalla, vaikka tavatut taksonit vaihtelivatkin huomattavasti. Yksilötiheydeltään runsaimmat paikat sijaitsivat lähellä rantaa (etäisyys saareen tai mantereeseen 52,2–87,3 m, Kuva 9f.). Pienimmät tiheydet sijaitsivat kauimmaisina mannerrannoista, mutta saarirantojen läheisyydellä ei juurikaan ollut vaikutusta.

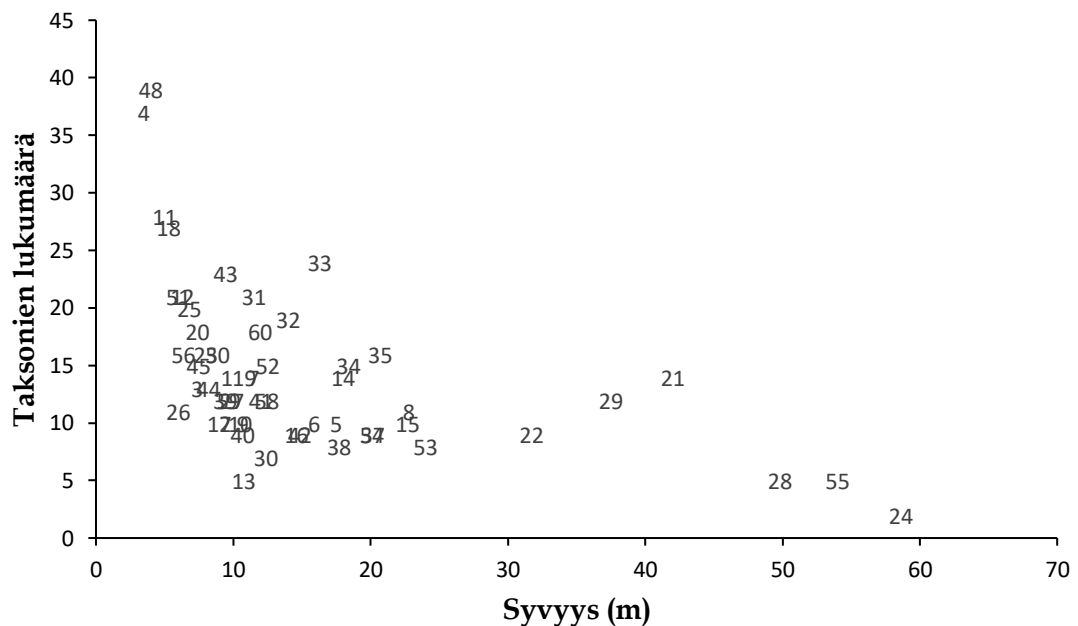


Kuva 7. Yksilötiheyden jakautuminen syvyyden mukaan näytteenottopaikoittain.

Taksonien määrät vaihtelivat välillä 2–39 (Kuva 8.). Vähiten taksoneita (2–5) oli syvimmissä näytepisteissä, mutta myös yksi matalampi näytteenottopiste (numero 13, syvyys 10,8 m) osui tähän luokkaan. Eniten taksoneita (25–39) tavattiin matalissa näytteenottopisteissä, joissa syvyydet vaihtelivat 3,5–5,3 metriin ja joiden pohjanlaatuluokka oli "moreeni". Eniten surviaissääsken toukkia ja harvasukasmatoja tavattiin näissä matalissa pisteissä. Matalissa näytteenottopisteissä esiintyi myös joitakin päiväkorentojen (Ephemeroptera) ja

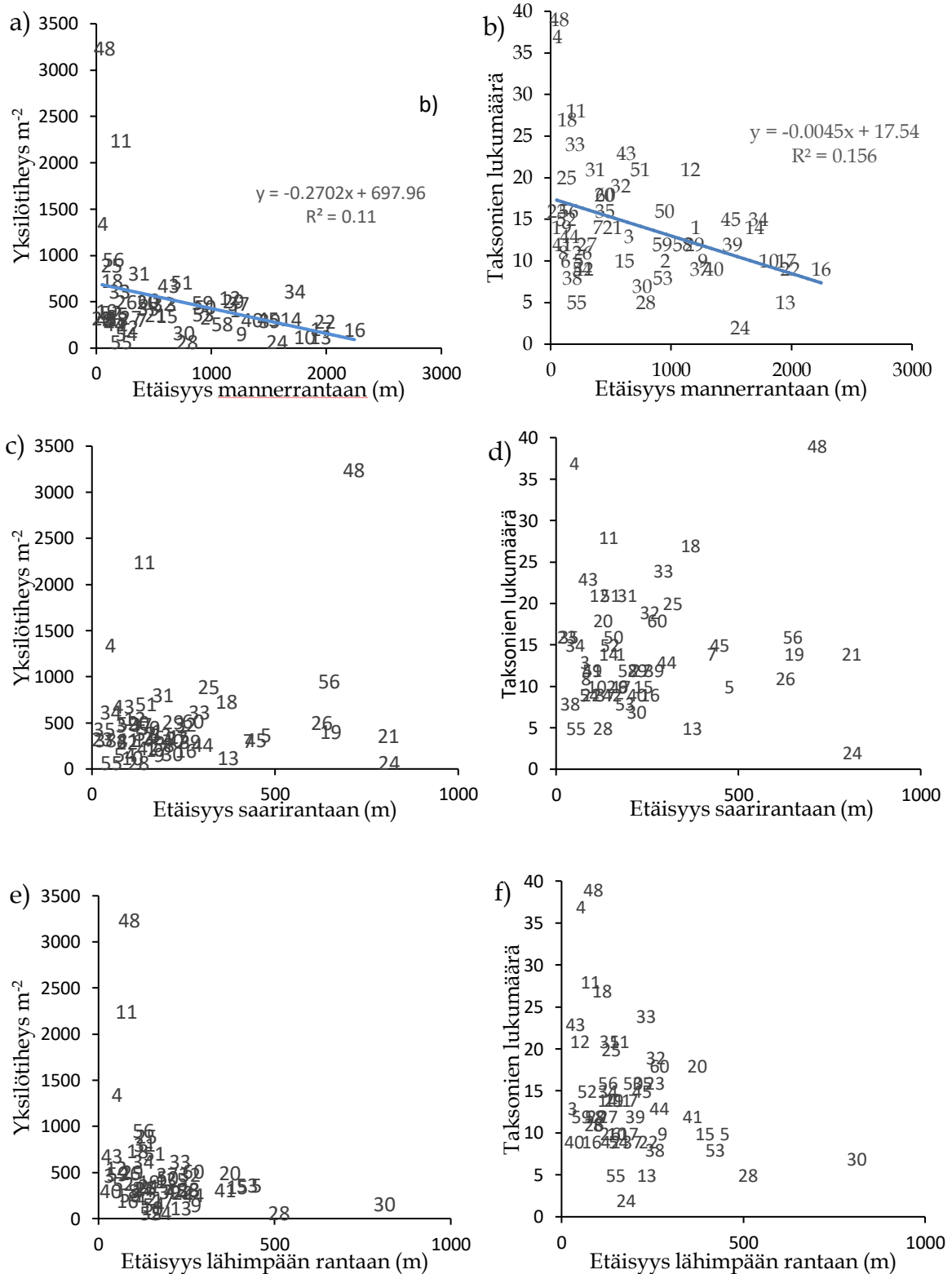
vesiperhosten (Trichoptera) toukkia, jotka kuuluvat yleisesti litoraalialueen eläimistöön. Poikkeuksellisesti niitä kuitenkin tavattiin myös näytteenottopisteillä 33 ja 35, joiden syvyydet ovat 16,3 m ja 20,6 m.

Kolmesta syvimmästä (syvyys >45,0 m, Kuva 8.) näytteenotto paikasta vain yhdessä (näytteenotto paikka 55) tavattiin surviaissääsken toukkia, *Micropsectra* spp. (9 yksilöä m⁻²) ja *Stictochironomus rosenschoeldi* (18 yksilöä m⁻²). Samalla paikalla esiintyi myös *Spirosperma ferox* (26,7 yksilöä m⁻²), *Limnodrilus* spp. (8,9 yksilöä m⁻²) ja *Stylodrilus* spp. (8,9 yksilöä m⁻²). Harvasukasmatoja oli runsaasti myös kahdella muulla syvännepaikalla, joissa oli edellä mainittujen lisäksi *Tubifex* spp. (paikka 24, tiheys 8,9 yksilöä m⁻² ja paikka 28, tiheys 26,7 yksilöä m⁻²). Lisäksi näytteenotto paikka 28:ssa tavattiin jättikatkaa (9 yksilöä m⁻²) ja okakatkaa (9 yksilöä m⁻²).



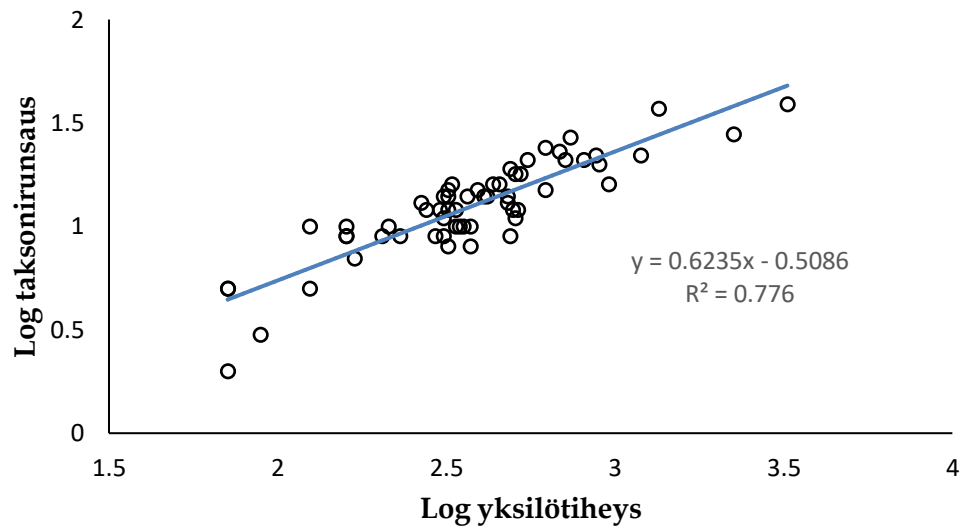
Kuva 8. Taksonirunsauden jakautuminen syvyyden mukaan näytteenotto paikoittain.

Taksonirunsaus väheni etäisyyden mannerrantaan kasvaessa (Kuva 9b.). Etäisyys selitti 16 % taksonien vähenemisestä. Vastaavaa korrelaatiota saarirantojen osalta ei ollut, eikä etäisyydellä lähimpään rantaan (Kuva 9d., 9f.).



Kuva 9. Yksilötiheyden ja taksonien lukumäärän jakautuminen mannerrannan etäisyyden (a, b), saarirannan etäisyyden (c, d) ja lähimmän rannan etäisyyden (e, f) mukaan näytteenottoaikoittain.

Yksilötiheyden ja taksonien runsauden logaritmien välillä oli voimakas korrelaatio (taksonien määrä selittää 78 % yksilötiheydestä, Kuva 10.).

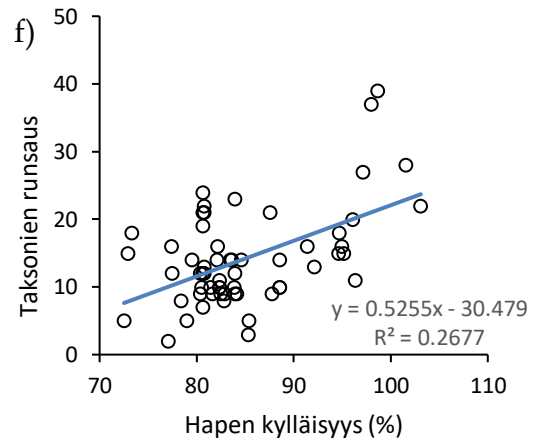
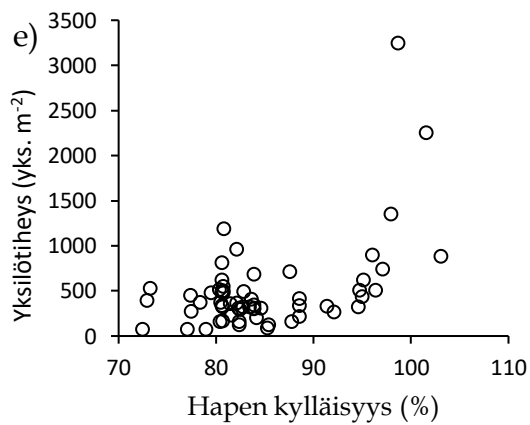
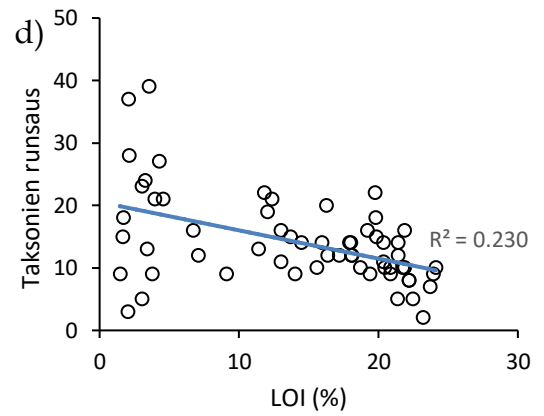
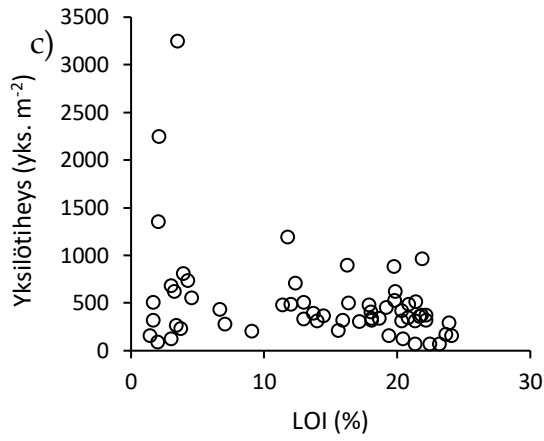
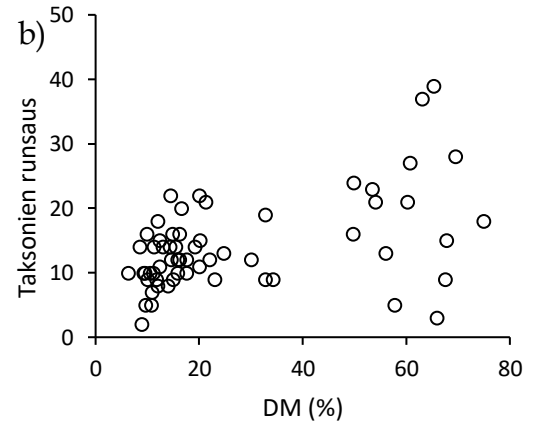
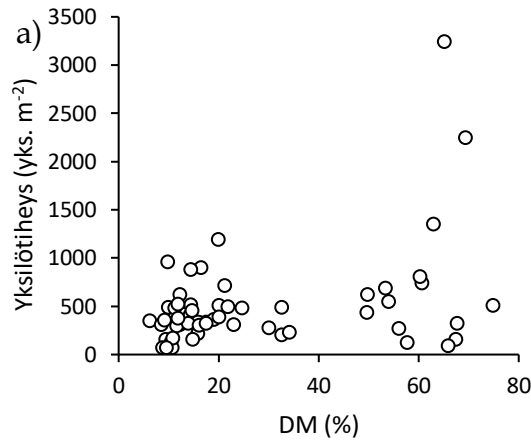


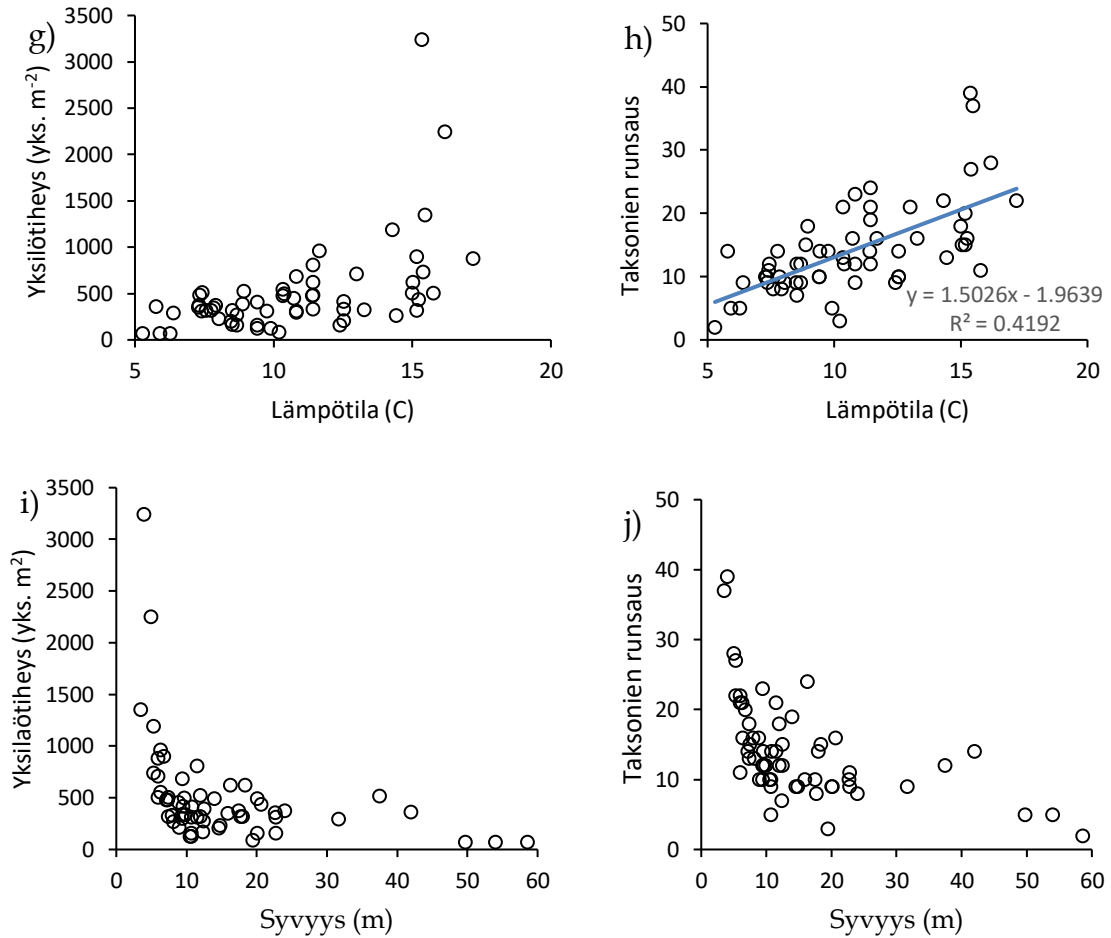
Kuva 10. Logaritmoitujen taksonien lukumäärän ja yksilötiheyden välinen korrelaatio.

3.2 Tiheyden ja taksonimäärän yhteys ympäristötekijöihin

Taksonirunsaus ja yksilötiheys korreloivat selvästi syvyyden, lämpötilan ja happipitoisuuden kanssa (Kuva 11., Liite 2.). Yhteys oli lineaarista taksonirunsauden osalta alusveden lämpötilan ($r = 0,65$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,42$), hapen kylläisyyden ($r = 0,55$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,27$) ja orgaanisen aineksen hehkutushäviön (LOI %) ($r = -0,61$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,23$) kanssa. Selkeä korrelaatio oli myös kuiva-ainepitoisuuden (DM%) ($r = 0,64$, $p < 0,001$) kanssa, joka oletetusti korreloi erittäin vahvasti hehkutushäviön kanssa ($r = -0,94$, $p < 0,001$). Yksilötiheys puolestaan korreloi voimakkaimmin lämpötilan ($r = 0,53$, $p < 0,001$) ja hapen kylläisyyden ($r = 0,54$, $p < 0,001$) kanssa, mutta ei niin voimakkaasti syvyyden kanssa ($r = -0,35$, $p < 0,01$). Pohjanlaadun kanssa yksilötiheys korreloi vahvemmin kuiva-aineen (DM%) kanssa ($r = 0,50$, $p < 0,001$) kuin hehkutushäviön (LOI%) kanssa ($r = -0,41$, $p < 0,01$). Sekä yksilötiheys että taksonirunsaus käyttäytyivät syvyyden suhteen samankaltaisesti eli molempien arvot olivat korkeimmillaan pienissä syvyyksissä.

Taksonien määrä väheni selkeästi 20 metrin jälkeen, mutta yksilötiheyden osalta tilanne tasoittui jo kymmenen metrin jälkeen.





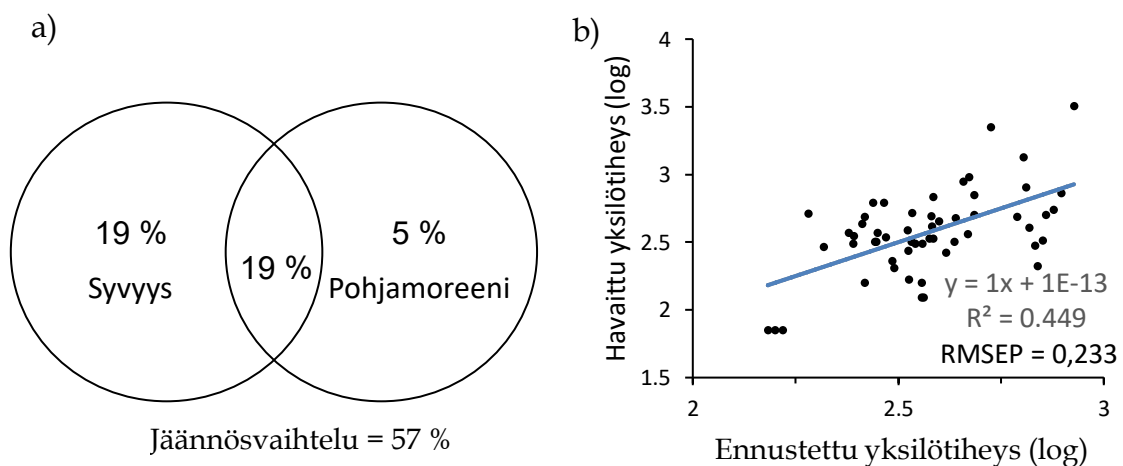
Kuva 11. Yksilötiheyden ja taksonirunsauden suhde pohjasedimentin kuiva-ainepitoisuuteen DM% (a, b), sedimentin orgaanisen aineksen hehkutushäviöön LOI % (c, d), hapen kylläisyyteen (e, f), lämpötilaan (g, h) ja syvyyteen (i, j).

Regressiomalliin valituiksi tulleet muuttujat, jotka selittävät voimakkaimmin logaritmimuunnetun yksilötiheyden muutoksia, olivat logaritmimuunnettu syvyys ja pohjanlaaduista "moreeni" (Taulukko 3.).

Taulukko 3. Yksilötiheydelle tehdyn monimuuttujaregressiomallin kertoimet (B) ja testisuureen arvot (t), p-arvot, 95 %:n luottamusväli (LV) sekä mallin sovitettu selitysaste R^2 .

	Log ₁₀ (Yksilötiheys)			
	B	t	p-arvo	LV
Vakio	3,178	20,1	< 0,001	3,019–3,336
Log ₁₀ (syvyys)	-0,583	-4,341	< 0,001	-0,717--0,449
Pohjamoreeni	0,238	2,304	< 0,05	0,135–0,341
R^2 (adj.)	0,428			

Selitysaste (R^2) yksilötiheyden mallille oli 43 %. Tästä vaihtelusta syvyys selitti 19 % ja pohjamoreeni 5 %. Muuttujien yhdessä jaetusti selittämän vaihtelun osuus oli 19 % (Kuva 12a.). Ristiinvalidoinnin tuloksena oli kulmakerroin = 1, leikkauspiste = $1E-13$ ja ennustevirhe RMSEP = 0,233 (Kuva 12b.).



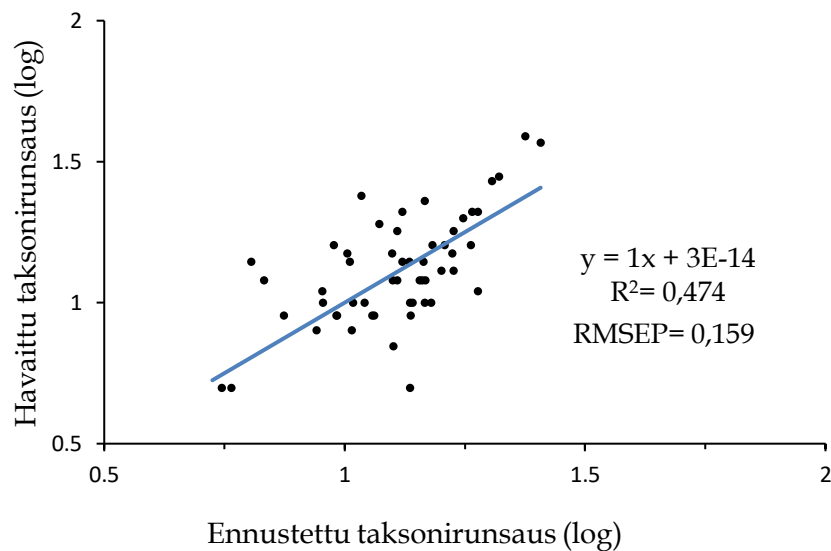
Kuva 12. Yksilötiheyden a) selitetyn vaihtelun jakautuminen muuttujien kesken ja b) ristivalidointi.

Taksonirunsautta selittäväksi tekijäksi regressiomalliin valikoitui vain syvyys (Taulukko 4.). Selitysasteeksi mallille tuli 46 %.

Taulukko 4. Taksonirunsaudelle tehdyn monimuuttujaregressiomallin kerroin (B) ja testisuureen arvo (t), p-arvo, 95 %:n luottamusväli (LV) sekä mallin sovitettu selityssaste R^2 .

	Log ₁₀ (Taksonirunsaus)			
	B	t	p-arvo	LV
Vakio	1,711	18,781	< 0,001	1,802–1,620
Log ₁₀ (syvyys)	-0,558	-6,916	< 0,001	-0,477–-0,639
R^2 (adj.)	0,464			

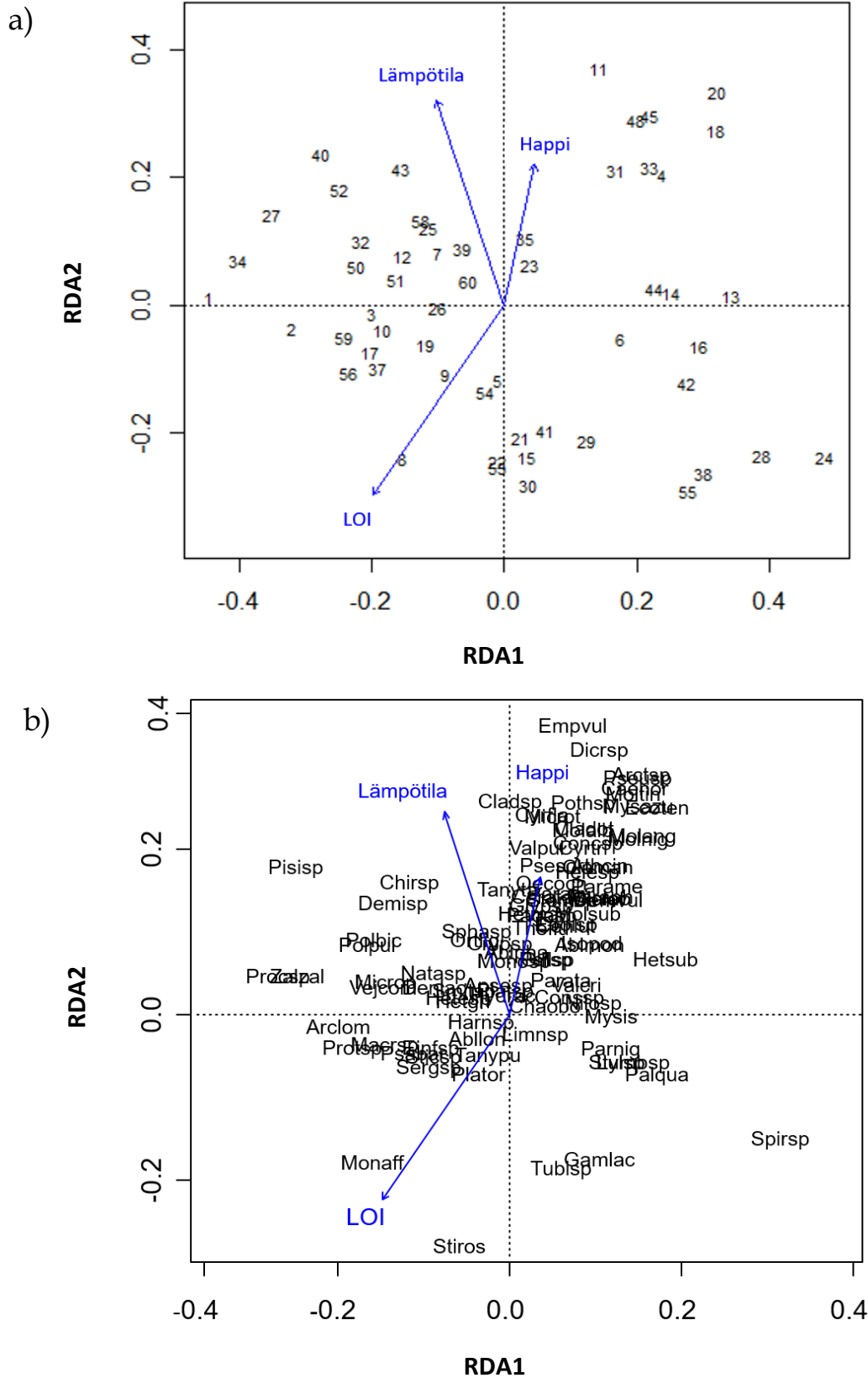
Ristivalidoinnin tuloksena malli sai arvot kulmakerroin = 1, leikkauspiste = $3E-14$ ja sen ennustevirhe RMSEP = 0,159 (Kuva 13.).



Kuva 13. Taksonirunsauden ristivalidointi.

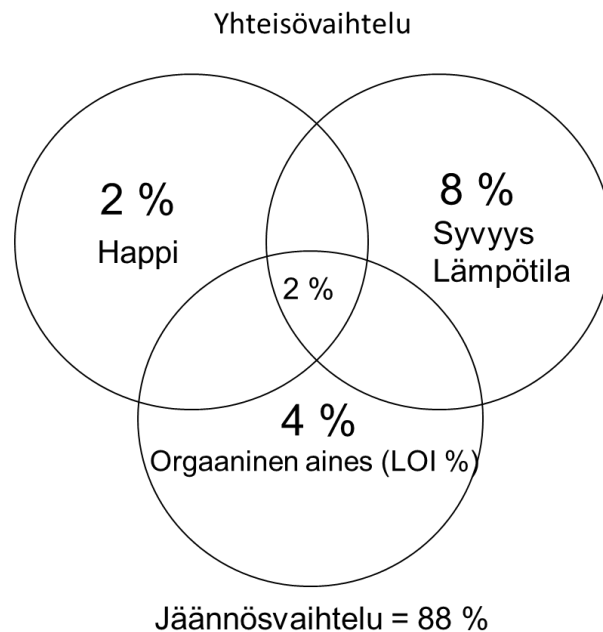
Aineistolle tehty RDA-ordinaatio, jossa samankaltaiset näytteenottopisteet sijaitsevat lähekkäin ja nuolet kuvaavat valittujen muuttujien voimakkuutta ja suuntaa, valitsi selittäviksi muuttujiksi lämpötilan, happipitoisuuden ja

hehikutushäviön (LOI) prosentoin. Näytteenottopaikkojen ordinaatiokuvaajassa (Kuva 14a.) LOI-nuolen suuntaisesti sijaitsivat "Lieju"-pohjanlaatu tyyppiset näytteenottopaikat (LOI keskimäärin 19,3 %, Taulukko 1.). Oikeaan alakulmaan sijoittuneet pisteet olivat suurimmaksi osaksi syvimpiä ja kylmimpiä näytteenottopaikkoja. Lämpimät ja matalat pisteet sijaitsivat enimmäkseen ylhäällä oikealla, eikä niiden seassa ollut juurikaan "lieju"-tyyppisiä pohjanlaatuja. Yksilötiheysiltään ja taksonien määrältään kärkipään paikat sijaitsivat horisontaalisen keskiviivan yläpuolella. Toisessa ordinaatiokuvassa on esitetty taksonien sijoittuminen muuttujien suhteen (Kuva 14b.). LOI-nuolen suunnassa esiin nousivat valkokatka ja surviaissääsken toukka *Stictochironomus rosenschoeldi*. *S. rosenschoeldi* sijaitsi kuvaajalla lähes suoraan vastakkaisessa suunnassa hapen määrää kuvaavaan nuoleen nähden. Oikealla alhaalla kylmässä päässä olivat harvasukasmadoista *Spirosperma ferox*, *Tubifex* spp. *Stylodrilus* spp. ja Lumbriculidae spp. Lisäksi okakatka ja surviaissääsken toukka *Paracladopelma nigrītula* erottuvat joukosta. Lämpötilaa kuvaavan nuolen lähellä puolestaan erottuvat *Pisidium* spp. ja surviaissääskentoukista *Chironomus* spp. ja *Demicryptochironomus* spp. Happipitosuutta kuvaavan nuolen ympärillä esiintyy suurin osa taksoneista, mutta korkeimmalla erottuvat päiväkorentoihin kuuluva *Ephemera vulgata* ja surviaissääsken toukka *Dicrotendipes* spp. Ylhäällä oikealla olevassa ruudussa erottuu myös surviaissääsken toukka *Heterotrissocladius subpilosus* läheltä kuvaajan keskitasoa, vastapäätä LOI -nuolta eli tavatut yksilöt esiintyivät enimmäkseen kovemmillä pohjanlaaduilla kuin liejulla.



Kuva 14. Ordinaatioanalyysin tulokset a) paikkakohtaisesti ja b) taksonikohtaisesti. Taksonien lyhenteet löytyvät Liitteestä 1. Nuolet kuvaavat hapen, lämpötilan ja hehkutushäviön (LOI) kasvua.

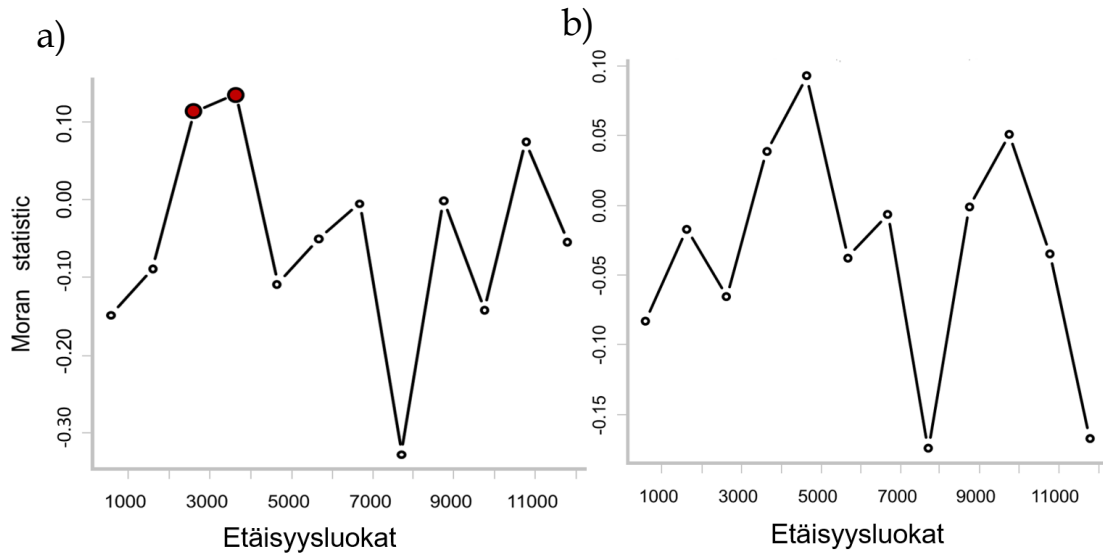
Yhteisövaihtelusta lämpötila ja syvyys selittävät 8 %, orgaaninen aines (LOI) 4 % ja happipitoisuus 2 % (Kuva 15.). Näiden muuttujien yhteinen selitysosuus on 2 %. Jäännösvaihtelua oli 88 % ja muuttujien välisiä yhteisiä selityksiä ei ole esitetty niiden ollessa arvoltaan < 0 %.



Kuva 15. Ympäristömuuttujilla selittyvän pohjaeläinyhteisöjen vaihtelun jakautuminen selittävien muuttujien välillä. Muuttujien jaettua selitysosuutta ei ole esitetty sen ollessa arvoltaan < 0 %.

3.3 Spatiaalinen vaihtelu

Regressiomallien jäännöksille tehdyillä spatiaalianalyysille selvitettiin havaintojen välisiä spatiaalisia riippuvuuksia. Tilastollisesti merkitsevä spatiaalinen autokorrelaatio havaittiin yksilötiheydellä pienillä etäisyysluokilla (Kuva 16a.). Taksonirunsauden osalta merkitsevyyksiä ei ollut, vaikka autokorrelaatiovaihtelu oli samansuuntaista kuin tiheydellä (Kuva 16b.). Yksilötiheyden osalta merkitsevä spatiaalinen autokorrelaatio oli 2000–4000 metrin välissä kahdella eri etäisyysluokalla (Moran statistics = 0,112 ja 0,135, $p = 0,033$ ja $0,010$, $n = 438$ ja 468).



Kuva 16. Spatiaalianalyysin (Moran statistics) tulokset regressiomallien jäännöksille a) yksilötiheyden ja b) taksonien runsauden osalta. Tilastollisesti merkitsevä ($p < 0,05$) spatiaalinen autokorrelaatio on esitetty punaisilla pisteillä.

4 TULOSTEN TARKASTELU

Tutkimuksesta saatujen tulosten perusteella Etelä-Konneveden sublitoraalin ja syvänealueiden pohjaeläimistö kuvaa luontotyyplitään suurten, vähähumuksisten järvien lajistoa (Saether 1979, Tolonen ym. 2005, Aroviita ym. 2012, Lammi ym. 2018). Alueella aikaisemmin tehdyissä tutkimuksissa on tavattu samoja taksoneita, esimerkiksi *Psammoryctides barbatus*, *Pallasea quadrispinosa*, *Mysis relicta* ja *Ephemera vulgata* (Särkkä 1972), kuin tässä tutkimuksessa. Lisäksi Hertta-tietokannasta (Suomen ympäristökeskus 2019) saatavilla seurantatiedoilla vuodesta 1989 lähtien tutkimusalueen syvimmästä pisteestä (tämän tutkimuksen näytteenottopiste numero 24) kerätyissä näytteissä on tavattu *Procladius* spp., *Gammaracanthus lacustris* ja *Stictochironomus rosenschoeldi*. Vuoden 2004 seurantatiedoissa on lisäksi merkitty *Demicryptochironomus vulneratus*, *Monodiamesa* spp. ja *Pallasea quadrispinosa*. Vuoden 2008 tiedoissa taksoneita on listattu enemmän ja mukana on mm. Lumbriculidae, *Pisidium* spp., *Monoporeia affinis* ja

Polypedilum pullum. Vuosina 2014 ja 2016 syvänteestä on saatu myös *Heterotrissocladius subpilosus*. *H. subpilosus* ilmentää hyvää happitilannetta (Saether 1979, Tolonen ym. 2005), joten sen esiintyminen syvänteissä kertoo järven hyvästä tilasta. Tämän tutkimuksen aineistossa *H. subpilosus* oli kolmanneksi runsain surviaissääskitaksoni. *P. barbatus* ja *S. rosenschoeldi* on kuitenkin kuvattu mesotrofian indikaattorilajeiksi (Jónasson 2004) vaikka *P. barbatus* esiintyy myös oligotrofisissa, syvissä ja suurissa järvissä (Särkkä 1978).

Vähähappisuutta kuvaavaa sulkasääsken toukkaa (Diptera: Chaoboridae) ei tavattu ollenkaan (Nurmi 1998, Tolonen ym. 2005). Tutkimusalueella tavattiin kuitenkin *Chironomus*-suvun yksilöitä hajanaisesti, enimmäkseen matalissa, alle 10 metrin syvyisissä näytteenottopaikoissa (poikkeuksena paikka 34, syvyys 18,4 metriä), mikä saattaa viestiä paikallisesta heikommasta tilasta (Tolonen ym. 2005). Muita havaittavia merkkejä ei rehevöitymisestä kuitenkaan ole esimerkiksi kasvillisuuden osalta (Keski-Suomen ELY-keskus 2019).

Toisesta saman tyyppin järvestä tehdyssä tutkimuksessa Puruveden Hummonsellä surviaissääskistä runsaslukuisimpia olivat *Heterotrissocladius grimshawi*, *Procladius* spp. ja *Zalutschia zalutschicola* (Lahdenniemi 2019). Näistä *H. grimshawi* tavattiin Konnevedellä hyvin harvakseltaan, mutta sekä *Procladius* spp. että *Z. zalutschicola* olivat runsaslukuisimpien joukossa.

Tutkimuksessa tavatut reliktiäyriäiset ovat tunnetusti herkkiä ympäristön kuormitukselle ja niitä tavataan useimmiten suurissa ja syvissä järvissä, joiden happitilanne on yleensä hyvä ja niitä pidetään ominaisina lajeina suurille vähähumuksisille järville (Särkkä ym. 1990, Nurmi 1998, Lammi ym. 2018). Valkokatka esiintyi runsaslukuisimpana ja sitä tavattiin lähes kaikilla näytteenottopaikoilla (esiintyvyys 75 %). Okakatka, jäännemassiainen ja jättikatka esiintyivät harvakseltaan, mutta kattavasti eri puolilla tutkimusaluetta. Vastaavanlaisessa tutkimuksessa Saimaan Puruvedellä valkokatka esiintyi runsaslukuisena, ja lisäksi havaittiin okakatkaa ja jäännemassiaista, mutta jättikatkaa ei tavattu lainkaan (Lahdenniemi 2019). Valkokatka on herkkä laji

ihmistoiminnan vaikutuksille (Särkkä ym. 1990) joten sen esiintyminen runsaslukuisena ympäri järveä kertoo tutkimusalueen hyvästä tilasta.

Ordinaatioanalyysissä hehkutushäviön (LOI %) puolella esiin nousseet valkokatka ja *Stictochironomus rosenschoeldi* näyttävät viihtyvän liejupohjilla tämän tutkimuksen mukaan, sillä orgaanisen aineksen osuus oli suurin liejupohjilla. Vastaavanlaisessa tutkimuksessa Puruvedellä ordinaatioanalyysissä selittäviksi tekijöiksi tulivat lämpötila, avoimuus, syvyys, kuiva-ainepitoisuus ja lieju-pohjanlaatutyyppi (Lahdenniemi 2019). Lieju, syvyys ja kuiva-aine kasvavat jokainen eri suuntaan, joten vastaavanlaista yhteyttä liejupohjien ja syvyyden välillä ei ole kuin Konnevedellä. Kun Konnevedellä valkokatka ja *S. rosenschoeldi* esiintyvät hehkutushäviön mukaan, Puruvedellä valkokatkan esiintymistä selitti voimakkaimmin syvyys ja *S. rosenschoeldi* vastaavasti pohjanlaatu lieju. Tässä tutkimuksessa hehkutushäviö kasvoi syvyyden mukaan, joten valkokatka esiintyi lajilleen tyypillisesti syvällä (Särkkä ym. 1990) sekä Konnevedellä että Puruvedellä ja *S. rosenschoeldi* on molemmissa tutkimuksissa selvästi liejupohjaisten paikkojen laji. Korkean happipitoisuuden puolella esiin nousivat *Ephemera vulgata* ja *Dicrotendipes* spp. Päiväkorennot, kuten *E. vulgata*, ovat yleisemmin litoraalivyöhykkeen lajeja (Hynynen ym. 1999), joten niiden havaitseminen vain matalilla, hapekkailla ja lämpimillä paikoilla oli odotettavissa. Lämpötilan suhteen erottuivat kylmässä viihtyvät jättikatka, okakatka ja suurin osa harvasukasmatotaksoneista. Lämpötilan ollessa korkeampi kuvaajasta erottui *Pisidium* spp., *Chironomus* spp. ja *Demicryptochironomus* spp. Myös Puruvedellä *Pisidium* spp. on sijoittunut lämpötilan ja liejun/hehkutushäviön välimaastoon (Lahdenniemi 2019).

Tuloksia tarkasteltaessa on otettava huomioon, että näytteiden kerääminen on suoritettu Ekman-noutimella, jonka on tutkittu soveltuvan hyvin valkokatkan keräämiseen, mutta ei niin hyvin muille reliktiäyriäisille (Bagge ym. 1996). Toistojen määrä tässä tutkimuksessa oli viisi näytettä per näytteenottopaikka työmäärän pitämiseksi kohtuullisena, mutta profundaalialueille suositellaan käytettäväksi kymmentä toistoa (Veijola ym. 1996) havaintovirheiden minimoimiseksi.

Pohjaeläinnäytteiden osalta tulee huomioida myös se, että taksonit saattavat esiintyä laikuittain ja niiden elinympäristöt vaihtelevat niin, että toiset taksonit elävät sedimentin pinnalla ja toiset sedimentin sisässä ja ne saattavat liikkua nopeastikin (Särkkä & Paasivirta 1972, Covich ym. 1999), jolloin Ekman-noutimella ei välttämättä onnistuta keräämään taksoneita tasapuolisesti. Näytteiden ottamisen haasteena on lisäksi profundaalin niukka lajisto litoraalivyöhykkeeseen verrattuna (Smock 1981, Tolonen ym. 2001, Jyväsjärvi ym. 2009), minkä vuoksi aineisto voi jäädä paikoitellen hyvin pieneksi, mikä kasvattaa havaintovirheiden riskiä.

Kuten aikaisemmissa tutkimuksissa on todettu, niin myös tämän tutkimuksen tulokset osoittavat, että syvyys ja siihen liittyvät tekijät vaikuttavat voimakkaimmin yksilötiheyteen ja taksonien runsauteen niukkaravinteisten järvien pohjaeläinyhteisöissä (mm. Hynynen 1999, Jyväsjärvi ym. 2012). Taksonien lukumäärä ja yksilötiheys putoavat molemmat nopeasti jo kymmenen metrin syvyyteen mentäessä ja mukailevat täten hapen kylläisyyden ja lämpötilan vaihtelua harppauskerroksessa, mikä luultavasti selittää ilmiön. Tätä tukevat tuoreet tulokset Puruvedeltä, missä muutos happipitoisuudessa ja lämpötilassa tapahtuvat syvemmillä, vasta 10–20 metrin syvyydessä, jolloin myös yksilötiheys ja taksonien runsaus vähenevät nopeasti (Lahdenniemi 2019). Taksonirunsaus oli selvästi pienin syvimmissä näytteenottopaikoissa ja yksilötiheys pieni myös keskisyvyydessä (n. 10–20 m). Syvänteiden lajisto ja yksilömäärät ovat odotetusti pienimpiä, ja myös keskisyvyyksien pienistä yksilötiheyksistä on aikaisempia tutkimustuloksia (Valovirta 1959, Hynynen ym. 1999). Yksilötiheyden selittäväksi tekijäksi nousi syvyyden lisäksi pohjanlaadusta moreeni, joka tulosten perusteella lisäsi yksilötiheyttä. Tulokseen pitää suhtautua varauksella, sillä pohjanlaadultaan moreenia olevia paikkoja oli vain kahdeksan, joten tulos voi olla harhainen. Yksilötiheyden jakautumista tarkasteltaessa kuiva-aineen (DM%) suhteen huomataan, että aineisto jakautuu selvästi kahteen ääripäähän 40 %-yksikön molemmin puolin. Moreenipohjien kuiva-ainepitoisuus on keskiarvoltaan 35,6 % (keskihajonta \pm 19,3 %) eli moreenipohjat sijoittuvat kuiva-ainepitoisuudeltaan näiden kahden erottuvan ääripään väliin. Moreenipohjaisia paikkoja yhdistää myös mataluus (syvyys keskimäärin 7,0 metriä). Siten moreenipohjan merkitys voi

selittyä sillä, että alle 10 metrin syvyydessä esiintyi vielä runsaasti litoraalialueen lajistoa.

Vaikka lajiston, yksilötiheyden ja taksonirunsauden yhteys syvyyteen oli tässä tutkimuksessa samankaltainen kuin Puruveden tutkimuksessa (Lahdenniemi 2019), muiden pohjaeläinyhteisöjä selittävien tekijöiden osalta nämä tutkimukset poikkesivat toisistaan. Puruvedellä sekä yksilötiheys että taksonien runsaus saivat selittäjiksi syvyyden lisäksi etäisyyden mannerrannasta. Konnevedellä etäisyydet rantoihin eivät olleet merkittäviä muuttujia, vaikka voimakas korrelaatio taksonien runsaudella ja yksilötiheydellä siihen olikin, mikä selittynee järvien eroavaisuuksilla syvyyssuhteiden ja avoimuuden osalta. Etelä-Konnevedellä on useampia syvänteitä ja syvyyserot vaihtelevat jyrkästi, kun taas Puruveden Hummonselällä on yksi pääsyväne. Etelä-Konnevedellä on runsaasti saaria, jotka tekevät järven pinnasta rikkonaisen tuuliolosuhteille. Puruveden Hummonselkä on pinnaltaan avoin ja vähäsaarinen. Näiden mallien ja pohjaeläimistön lajiston erojen vuoksi näyttäisi siltä, ettei järvensisäisesti kehitettyjä malleja pohjaeläinten yksilötiheyden ja taksonirunsauden ennustamiseksi voi yleistää muihin järvioltaisiin. Mallien ennustuskykyä ja siten yleistettävyyttä ainakin saman järvityypin sisällä olisi syytä kuitenkin testata ristiin sekä riippumattomilla testijärvillä.

Rehevissä järvissä pohjaeläinten yhteisörakennetta ja runsautta voivat säädellä monet eri tekijät, kuten vedenlaatumuuttajat (esim. klorofylli, kokonaisfosfori ja -typpi) verrattuna oligotrofisiin järviin (Rasmussen & Kalff 1987, Luoto 2010). Myös hapen tiedetään rajoittavan monimuotoisuutta happikylläisyyden pudotessa alle 65 % (Verneaux ym. 2004), mutta tämän tutkimuksen perusteella Etelä-Konnevedellä happipitoisuus ei ole rajoittava tekijä, sillä happikylläisyys oli syvänteissäkin yli 70 %. Näiden eroavaisuuksien perusteella näyttäisi siltä, että järven sisäisesti kehitetty malli yksilötiheyden ja taksonien runsauden osalta eivät ole sovellettavissa erityyppisille järvioltaille.

Spatiaalista riippuvuutta on todettu ilmenevän sekä profundaali että litoraalivyöhykkeellä (Árva ym. 2015, Tolonen ym. 2017, Heling ym. 2018) ja tätä

riippuvuutta on pyritty selittämään pohjaeläinten liikkuvuudella läheisten alueiden kesken (Cai ym. 2017). Spatiaalinen riippuvuus voi liittyä eläinten levittäytymiseen liittyviin tekijöihin, kuten toukkavaiheessa olevien yksilöiden kulkeutumiseen veden virtausten mukana, aikuisten yksilöiden liikkumiseen samankaltaisilla (raekoon ja happipitoisuuden osalta) pohjatyypeillä lisääntymisen varmistamiseksi ja aikuisten yksilöiden leviämiseen tuulten mukana (Helting ym. 2018, Tolonen ym. 2018). Vastaavanlaisessa tutkimuksessa Puruvedellä saatujen tulosten perusteella havaittiin samankaltaista spatiaalista autokorrelaatiota yksilötiheyden osalta etäisyysluokassa 2500–5000 metriä (Lahdenniemi 2019), eli merkitsevyydet osuvat sisäkkäin Konneveden merkitsevyyksien kanssa. Taksonirunsauden osalta Puruvedellä havaittiin myös merkitsevää spatiaalista riippuvuutta pienimmillä etäisyyksillä, 0–2500 metriä. Konnevedellä taksonirunsaudessa ei merkitsevyyttä ollut spatiaalisen analyysin osalta, mutta merkittävä huomio on se, että Moran statistic- arvot ovat hyvin erilaiset näiden kahden tutkimuskohteen välillä, erityisesti taksonien runsauden osalta Puruveden asteikko on laajempi kuin Konneveden. Spatiaalista riippuvuutta voitaisiin tutkia ja tarkastella tilastollisesti enemmänkin luotettavien tulosten saamiseksi, joilla voitaisiin sulkea sattuman mahdollisuus pois, mutta tämän tutkimuksen osalta siihen ei ryhdytty.

Etelä-Konnevesi kuuluu luontoympäristöltään suojeltuihin kohteisiin Natura 2000-alueena ja lisäksi se on mukana rantojensuojeluohjelmassa (Metsähallitus 2018) eli ranta-alueita on jo suojeltu ihmistoiminnan vaikutuksilta. Lisäksi reliktiäyriäisistä erityisesti jättikatkan elinympäristöjen turvaamista suositellaan, sillä elinympäristönsä olosuhteiden osalta tarkkana lajina sen uhkana ovat ilmaston lämpeneminen ja paikalliset ympäristön muutokset (Salonen ym. 2019). Nykyinen suojelun taso Etelä-Konneveden järvioltaan läheisyydessä on hyvällä tasolla, mutta suurimpina uhkina alueelle mainitaan yläjuoksun kalanviljelylaitoksilta tulevat fosforipäästöt, hajakuormitus, metsän hakkuut ja ojitukset, joiden lisäksi rantaluonnolle kohdistuu erikseen uhkaa lisääntyvästä loma-asutuksesta ja rantarakentamisesta (Keski-Suomen ELY-keskus 2019). Erikseen mainitaan vielä veneilyn ja virkistyskalastuksen vaikutukset pesimälinnuille, mutta yhdessä

kaupallisen kalastuksen ja kalakantojen kasvun kanssa niistä voi myös aiheutua uhkaa pohjaeläimille. Konnevesi on käytössä vertailuolosuhteiden määrittämisessä suurien ja vähähumuksisten järvien tyyppille luonnontilaa edustavana kohteena (Vuori ym. 2006), joten sen tilan tulisi säilyä edustavana.

5 JOHTOPÄÄTÖKSET

Tämän tutkimuksen perusteella Etelä-Konneveden syväne ja ulappa-alueiden pohjaeläinlajisto vastaa karulle ja syvälle järvityypille ominaista lajistoa. Merkkejä rehevöitymisestä tai järven tilan heikkenemisestä ei havaittu pohjaeläinaineiston perusteella. Selkeästi merkittävin vaikuttava tekijä pohjaeläinyhteisön koostumukseen, taksonien runsauteen ja yksilötiheyteen näytteenottoaikoilla oli syvyys. Lisäksi ilmennyt pohjanlaatutyyppi moreenin vaikutus yksilötiheyteen vaatisi tulosten varmistamiseksi lisätutkimuksia. Spatiaalisen riippuvuuden merkittävyyttä olisi hyvä tutkia lisää erilaisten muuttujien osalta ja lajitasolta.

Tutkimuksesta saatu laaja aineisto ja siitä tehdyt analyysit tarjosivat Etelä-Konneveden alueen pohjaeläinyhteisöistä uutta tietoa. Tutkimuksella luodut mallit tarjoavat uusia mahdollisia tapoja arvioida yksilötiheyttä ja taksonien runsautta tutkimusjärvellä ja kenties muilla saman tyyppin järvillä. Kerättyä aineistoa voidaan hyödyntää jatkotutkimuksissa. Olisi kuitenkin tärkeää jatkaa aineiston keräämistä ja järven tilan seuranta mahdollisten muutosten ja kehityksen seuraamisen kannalta.

KIITOKSET

Kiitos ohjaajille FT Heikki Hämäläiselle, FT Kimmo Toloselle ja FM Kristiina Nyholmille tuesta ja palautteesta työn valmiiksi saattamiseksi. Kiitokset myös lajimääritysten kanssa auttamisesta Heikille ja Kimmolle. Näytteenoton osalta suuri kiitos teknikko Jonna Kuhalle. Kiitos Freshabit LIFE- hankkeelle gradutyön aiheesta. Lisäksi haluan kiittää opiskelutovereitani Jaana Lahdenniemeä ja Teemu Mäkistä yhteisistä pohdinnoista laboratoriossa ja analyysien parissa.

KIRJALLISUUS

- Albert J.S., Destouni G., Duke-Sylvester S.M., Magurran A.E., Oberdorff T., Reis R.E., Winemiller K.O. & Ripple W.J. 2020. Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio* 2020.
- Aroviita J., Hellsten S., Jyväsjärvi J., Järvenpää L., Järvinen M., Karjalainen S.M., Kauppila P., Keto A., Kuoppala M., Manni K., Mannio J., Mitikka S., Olin M., Perus J., Pilke A., Rask M., Riihimäki J., Ruuskanen A., Siimes K., Sutela T., Vehanen T. & Vuori K.M. 2012. *Ohje pintavesien ekologisen ja kemiallisen tilan luokitteluun vuosille 2012–2013 – päivitetyt arviointiperusteet ja niiden soveltaminen*. Ympäristöhallinnon ohjeita 7/2012.
- Árva D., Tóth M., Horváth H., Nagy S.A. & Specziár A. 2015. The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. *Hydrobiologia* 742: 249–266.
- Bagge P., Liimatainen H-M. & Liljaniemi P. 1996. Comparison of sampling methods for semipelagic animals in two deep basins of Lake Saimaa. *Hydrobiol.* 322: 293–300.
- Belle S., Rius D., Bichet V., Mass, C., Mavon C. & Millet L. 2016. Combining limnology and paleolimnology to assess the influence of climate change on two lakes on Southern Greenland. *Polar Biol.* 40: 1707–1719.
- Bhateria R. & Jain D. 2016. Water quality assessment of lake water: a review. *Sustainable water resources management* 2: 161–173.
- Blanchet F.G., Legendre P. & Borcard D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89: 2623–2632.

- Brodersen K.P., Pedersen O., Walker I.R. & Jensen M.T. 2008. Respiration of midges (Diptera: Chironomidae) in British Columbia lakes: oxy-regulation, temperature and their role as palaeo-indicators. *Freshwater Biology* 53: 593–602.
- Brönmark C. & Hansson L.-A. 2007. *The biology of lakes and ponds*. Oxford University Press.
- Cai Y., Xu H., Vilmi A., Tolonen K.T., Tang X., Qin B., Gong Z. & Heino J. 2017. Relative roles of spatial processes, natural factors and anthropogenic stressors in structuring a lake macroinvertebrate metacommunity. *Sci.Total Environ.* 601–602: 1702–1711.
- Cain, D.J., Luoma, S.N. & Wallace, W.G. 2003. Linking metal bioaccumulation of aquatic insects to their distribution patterns in mining-impacted river. *Environmental Toxicology and Chemistry* 23: 1463–1473.
- Collen B., Whitton F., Dyer E.E., Baillie J.E.M., Cumberlidge N., Darwall W.R.T., Pollock C., Richman N.I., Soulsby A-M. & Böhm M. 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecol. Biogeogr.* 23: 40–51.
- Covich A., Palmer M.A. & Crowl T.A. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *Bioscience* 49: 119–127.
- Friedrich J., Janssen F., Aleynik D., Bange H.W., Boltacheva N., Çagatay M.N., Dale A.W., Etiope G., Erdem Z., Geraga M., Gilli A., Gomoiu M.T., Hall P.O.J., Hansson D., He Y., Holtappels M., Kirf M.K., Kononets M., Konovalov S., Lichtschlag A., Livingstone D.M., Marinaro G., Mazlumyan S., Naeher S., North R.P., Papatheodorou G., Pfannkuche O., Prien R., Rehder G., Schubert C.J., Soltwedel T., Sommer S., Stahl H., Stanev E.V., Teaca A., Tengberg A., Waldmann C., Wehrli B. & Wenzhöfer F. 2014. Investigating hypoxia in aquatic environments: diverse approaches to addressing a complex phenomenon. *Biogeosciences* 11: 1215–1259.
- Giraudoux P. 2016. Package ‘pgirmess’. Data analysis in ecology. – R package ver. 1.6.4.
- Glöer P. & Meier-Brook C. 1980. *Süßwassermollusken*. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtungen 1980.
- Hamburger K., Dall P.C., Lindegaard C. & Nilson I.B. 2000. Survival and energy metabolism in an oxygen deficient environment. Field and laboratory studies on the bottom fauna from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia* 432: 173–188.
- Heino J. 2008. Patterns of functional biodiversity and function-environment relationship in lake littoral macroinvertebrates. *Limnol. Oceanogr.* 53: 1446–1455.
- Heino J., Melo A.S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. & Bini L.M. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biol.* 60: 845–868.

- Heino J., Virkkala R. & Toivonen H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biol.Rev.* 84: 39–54.
- Heling C.L., Stelzer, R.S., Drecktrah, H.G. & Koenig, R.P. 2018. Spatial variation of benthic invertebrates at the whole-ecosystem scale in a large eutrophic lake. *Freshwater Science* 37: 605–617.
- Hernandez M. Alcocer J., Oseguera L. & Escobar E. 2014. Profundal benthic invertebrates in an oligotrophic tropical lake: different strategies for coping with anoxia. *J.Limnol.* 73: 387–399.
- Hynynen J., Palomäki A., Veijola H., Meriläinen J.J., Bagge P., Manninen P., Ustinov A. & Bibiceanu S. 1999. Planktonic and zoobenthic communities in an oligotrophic, boreal lake inhabited by an endemic and endangered seal population. *Boreal Environment Research* 4: 145–161.
- Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A. & Liukko U-M. (toim.) 2019. *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus 2019.
- Hämäläinen H., Luotonen H., Koskenniemi E. & Liljaniemi P. 2003. Inter-annual variation in macroinvertebrate communities in a shallow forest lake in Eastern Finland during 1990–2001. *Hydrobiologia* 506-509: 389–397.
- Jackson D.A. & Harvey H.H. 1993. Fish and benthic invertebrates: community concordance and community-environment relationships. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2641–2651.
- James M.R., Weatherhead M., Stanger C. & Graynoth E. 1998. Macroinvertebrate distribution in the littoral zone of Lake Coleridge, South Island, New Zealand -effects of habitat stability, wind exposure, and macrophytes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.* 32: 287–305.
- Johnson R.K., Wiederholm T. & Rosenberg D.M. 1993. Freshwater Biomonitoring Using Individual Organisms, Populations, and Species Assemblages of Benthic Macroinvertebrates. Teoksessa: Rosenberg D.M. & Resh V.H. (toim.) *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall, s. 39–128.
- Jónasson P.M. 2004. Benthic invertebrates. Teoksessa: Sullivan P.E. & Reynolds C.S. (toim.) *The lakes handbook – limnology and limnetic ecology*. Blackwell Science Ltd, Vol. 1, s. 341–416.
- Jyväsjärvi J., Aroviita, J. & Hämäläinen, H. 2012. Performance of profundal macroinvertebrate assessment in boreal lakes depends on lake depth. *Fundamental and Applied Limnology* 180: 91–100.
- Jyväsjärvi J., Boros G., Jones R.I. & Hämäläinen H. 2013a. The importance of sedimenting organic matter, relative to oxygen and temperature, in structuring lake profundal macroinvertebrate assemblages. *Hydrobiologia* 709: 55–72.

- Jyväsjärvi J., Immonen H., Högmänder P., Högmänder H., Hämäläinen H. & Karjalainen J. 2013b. Can lake restoration by fish removal improve the status of profundal macroinvertebrate assemblages? *Freshwater Biol.* 58: 1149–1161.
- Jyväsjärvi J. & Hämäläinen H. 2014. Profundal benthic invertebrate communities in boreal lakes vary with climate fluctuation. *Aquat Sci.* 77: 261–269.
- Jyväsjärvi J., Tolonen K.T. & Hämäläinen H. 2009. Natural variation of profundal macroinvertebrate communities in boreal lakes is related to lake morphometry: implications for bioassessment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66: 589–601.
- Keski-Suomen ELY-keskus. 2019. NATURA 2000 TIETOLOMAKE. <http://paikkatieto.ymparisto.fi/natura/2018/tietolomakkeet/FI0600032.pdf>
- Kindt R. 2017. Package 'BiodiversityR'. Package for community ecology and suitability analysis. Ver. 2.8–4.
- Kneitel J. M. & Chase J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol. Lett.* 7: 69–80.
- Lagauzère S., Pishedda L., Cuny P., Gilbert F., Stora G. & Bonzom J.-M. 2009. *Environmental Pollution* 157: 1234–1242.
- Larocque I., Pienitz R. & Rolland N. 2006. Factors influencing the distribution of chironomids in lakes distributed along a latitudinal gradient in northwestern Quebec, Canada. *Can. Fish. J. Aquat. Sci.* 63: 1286–1297.
- Lahdeniemi J. 2019. *Ulappa-alueen pohjaeläinyhteisöjen paikallinen vaihtelu ja yhteys ympäristötekijöihin Saimaan Puruvedellä*. Akvaattisten tieteiden Pro Gradu -tutkielma. Jyväskylän yliopisto.
- Lammi A., Kokko A., Kuoppala M., Aroviita J., Ilmonen J., Jormola J., Karonen M., Kotanen J., Luotonen H., Muotka T., Mykrä H., Rintanen T., Sojakka P., Teeriaho J., Teppo A., Toivonen H., Urho L. & Vuori K.-M. 2018. Sisävedet ja rannat. Teoksessa: Kontula T. & Raunio A. (toim.) *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja - Osa 2: luontotyyppien kuvaukset*. Suomen ympäristökeskus & ympäristöministeriö, Helsinki. Suomen ympäristö 5/2018. s.185–320.
- Legendre P. & Gallagher E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- Liboriussen L., Søndegaard M., Jeppesen E., Thorsgaard I., Grünfeld S., Jakobsen T.S. & Hansen K. 2009. Effects of hypolimnetic oxygenation on water quality: Results from five Danish lakes. *Hydrobiologia* 625: 157–172.
- Luoto T.P. 2010. The relationship between water quality and chironomid distribution in Finland– A new assemblage-based tool for assessments of long-term nutrient dynamics. *Ecological Indicators* 11: 255–262.
- Luoto T.P., Kaukolehto M. & Nevalainen L. 2014. The relationship between water and air temperature in chironomid-based paleoclimate reconstructions: Record from boreal and subarctic Finland. *The Holocene* 24: 1584–1590.

- Mammarella I., Gavrylenko G., Zdorovenova G., Ojala A., Erkkilä K.-M., Zdorovenov R., Stepanyuk O., Palshin N., Terzhevik A., Vesala T. & Heiskanen J. 2018: Effects of similar weather patterns on the thermal stratification, mixing regimes and hypolimnetic oxygen depletion in two boreal lakes with different water transparency. *Boreal Env. Res.* 23: 237–247.
- Metsähallitus. 2018. Tiivistelmä Natura 2000 -alueen suojeluperusteista - Valtioneuvoston päätös 2018 tietojen tarkistamisesta ja verkoston täydentämisestä.
<http://paikkatieto.ymparisto.fi/natura/2018/tiivistelmat/FI0600032.pdf>
 (luettu: 10.8.2020)
- Nilsson A.N. (toim.) 1996. *Aquatic insects of North Europa, A taxonomic handbook, volume 1.* Apollo Books, Denmark 1996. 274s.
- Nilsson A.N. (toim.) 1997. *Aquatic insects of North Europa, A taxonomic handbook, volume 2.* Apollo Books, Denmark 1997. 440 s.
- Nurmi P. 1998. Eräiden Suomen järvien pohjaeläimistö - Valtakunnallisen seurannan tulokset vuosilta 1989–1992. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 173 s.
- Nyman M., Korhola A. & Brooks S. 2005. The distribution and diversity of Chironomidae (Insecta: Diptera) in Western Finnish Lapland, with special emphasis on shallow lakes. *Global Ecology and Biogeography* 14: 137–153.
- Ransom J.D. & Dorris T.C. 1972. Analyses of benthic community structure in a reservoir by use of diversity indices. *The American Midland Naturalist* 87: 434–447.
- Rask M., Vuori K.-M., Hämäläinen H., Järvinen M., Hellsten S., Mykrä H., Arvola L., Ruuhijärvi J., Jyväsjärvi J., Kolari I., Olin M., Salonen E. & Valkeajärvi P. 2011. Ecological classification of large lakes in Finland: comparison of classification approaches using multiple quality elements. *Hydrobiologia* 660: 37–47.
- Rasmussen J.B. & Kalff J. 1987. Empirical models for zoobenthic biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 990–1001.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistics. Computing, Vienna, Austria. Saatavilla <https://www.R-project.org/>
- Reid A.J., Carlson A.K., Creed I.F., Eliason E.J., Gell P.A., Johnson P.T, Kidd K.A., MacCormack T.J., Olden J.D., Ormerod S.J., Smol J.P., Taylor W.W., Tockner K., Vermaire J.C., Dudgeon D. and Cooke S.J. 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94: 849–873.
- Reynolds, C. S. 2003. Lakes, limnology and limnetic ecology: towards a new synthesis Teoksessa: Sullivan P.E. & Reynolds C.S. (toim.) *The lakes handbook – limnology and limnetic ecology.* Blackwell Science Ltd, Vol. 1, s. 1–7.
- Rinne A. & Wiberg-Larsen P. 2017. *Trichoptera larvae of Finland: A key to caddisfly larvae of Finland and nearby countries.* Trificon, Tampere, Finland. 152s.

- Rohweder J., Rogala J.T., Johnson B.L., Anderson D., Clark S., Chamberlin F. & Runyon K. 2012. Application of wind fetch and wave models for habitat rehabilitation and enhancement projects. Wisconsin Geological Survey (U.S.) 52 s.
- Rosenberg D.M. & Resh V.H. 1993. Introduction to freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Teoksessa: Rosenberg D.M. & Resh V.H. (toim.) *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. Chapman & Hall, s. 1–9.
- Saether O. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology* 2: 65–74.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., Poff N. L. R., Sykes M. T., Walker B. H., Walker M., & Wall D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Salonen J.K., Hiltunen M., Figueiredo K., Paavilainen P., Sinisalo T., Strandberg U., Kankaala P. & Taskinen J. 2019. Population structure, life cycle, and trophic niche of the glacial relict amphipod, *Gammaracanthus lacustris*, in a large boreal lake. *Freshwater Biol.* 64: 2176–2188.
- Schwefel R., Gaudard A., Wüest A. & Bouffard D. 2016. Effects of climate change on deepwater oxygen and winter mixing in a deep lake (Lake Geneva): comparing observational findings and modeling. *Water Resour. Res.* 52: 8811–8826.
- SFS 3008. 1990. *Veden, lietteen ja sedimentin kuiva-aineen ja hehkutusjäännöksen määrittäminen*. Helsinki: Suomen Standardoimisliitto SFS. 3 s.
- Siqueira T., Bini L.M., Roque F.O., Couceiro S.R.M., Trivinho-Strixino S. & Cottenie K. 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 35: 183–192.
- Suomen ympäristökeskus (SYKE) 2019. Avoimet ympäristötietojärjestelmät (Hertta) https://www.syke.fi/fi-FI/Avoim_tieto/Ymparistotietojarjestelmat (luettu 15.6.2020)
- Särkkä J. 1972. The bottom macrofauna of the oligotrophic Lake Konnevesi, Finland. *Ann. Zool. Fennici* 9: 141–146.
- Särkkä J. 1978. New record of profundal Oligochaeta from Finnish lakes, with ecological observations. *Ann. Zoo. Fennici* 15: 235–240.
- Särkkä J., Meriläinen J. & Hynynen J. 1990. The distribution of relict crustaceans in Finland: new observations and some problems and ideas concerning relicts. *Ann. Zoo. Fennici* 27: 221–225.
- Särkkä J. & Paasivirta L. 1972. Vertical distribution and abundance of the macro- and meiofauna in the profundal sediments of Lake Päijänne, Finland. *Ann. Zool. Fennici* 9: 1–9.

- Tanentzap A.J., Kielstar B.W., Wilkinson G.M., Berggren M., Craig N., del Giorgio P.A., Grey J., Gunn J.M., Jones S.E., Karlsson J., Solomon C.T. & Pace M.L. 2017. Terrestrial support of lake food webs: synthesis reveals controls over cross-ecosystem resource use. *Science Advances* 3: 1–10.
- Timm T. 1999. *Eesti rõngusside (Annelida) määraja. A guide to Estonian Annelida*. Estonian Academy Publishers, Tallinn, 208 s.
- Tolonen K.T., Cai Y., Vilmi A., Karjalainen S.M., Sutela T. & Heino J. 2018. Environmental filtering and spatial effects on metacommunity organisation differ among littoral macroinvertebrate groups deconstructed by biological traits. *Aquatic Ecology* 52: 119–131.
- Tolonen K.T., Hämäläinen H., Holopainen I.J. & Karjalainen J. 2001. Influences of habitat type and environmental variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. *Arch. Hydrobiol.* 152: 39–67.
- Tolonen K.T., Hämäläinen H., Holopainen I.J., Mikkonen K. & Karjalainen J. 2003. Body size and substrate association of littoral insects in relation to vegetation structure. *Hydrobiologia* 499: 179–190.
- Tolonen K.T., Hämäläinen H. & Vuoristo H. 2005. Syvänteiden pohjaeläimet järvien ekologisen tilan luokittelussa. Pohjois-Savon ympäristökeskus & Pohjois-Karjalan ympäristökeskus, Kuopio. Alueelliset ympäristöjulkaisut 395. 40 s.
- Vadeboncoeur Y., Vander Zanden M.J. & Lodge D.M. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience* 52: 44–54.
- Vander Zanden M.J. & Vadeboncoeur Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152–2161.
- Vuori K.-M., Bäck S., Hellsten S., Karjalainen S.M., Kauppila P., Lax H.G., Lepistö L., Londesborough S., Mitikka S., Niemelä P., Niemi J., Perus J., Pietiläinen O.P., Pilke A., Riihimäki J., Rissanen J., Tammi J., Tolonen K., Vehanen T., Vuoristo H. & Westberg V. 2006. Suomen pintavesien tyypittelyn ja ekologisen luokittelujärjestelmän perusteet. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 151 s.
- Watson J.E.M., Evans T., Venter O., Williams B., Tulloch A., Stewart C., Thompson I., Ray J.C., Murray K., Salazar A., McAlpine C., Potapov P., Walston J., Robinson J.G., Painter M., Wilkie D., Filardi C., Laurance W.F., Houghton R.A., Maxwell S., Grantham H., Samper C., Wang S., Laestadius L., Runting R.K., Silva-Chávez G.A., Ervin J. & Lindenmayer D. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 2: 599–610.
- Wiederholm T. (toim.) 1982. *Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses, part XXXIX larvae*. Entomologica scandinavica, 457 s.

LIITE 1. Lajilista

Laji	Lyhenne	Keskimääräinen esiintymistiheys m ⁻² (±SD)	Esiintyvyys (% paikoista)
ANNELIDA			
Oligochaeta			
<i>Arcteonais lomondi</i>	Arclom	4,0 (± 12,4)	16,7
<i>Limnodrilus</i>	Limnsp	16,9 (± 30,7)	50,0
Lumbriculidae	Lumbsp	1,8 (± 6,1)	11,7
<i>Nais</i>	Nais	0,1 (± 1,1)	1,7
<i>Psammoryctides barbatus</i>	Psabar	1,6 (± 7,7)	6,7
<i>Spirosperma ferox</i>	Spirsp	76,4 (± 101,7)	88,3
<i>Stylodrilus</i>	Stylsp	7,7 (± 16,7)	36,7
<i>Tubifex</i>	Tubisp	1,5 (± 5,2)	10,0
<i>Vejdovskyella comata</i>	Vejcom	0,4 (±2,5)	3,3
MOLLUSCA			
Bivalvia			
<i>Pisidium</i>	Pisisp	10,1 (± 10,8)	60,0
<i>Sphaerium</i>	Sphasp	1,3 (± 3,9)	11,7

Gastropoda			
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	Theflu	0,1 (± 1,1)	1,7
<i>Valvata cristata</i>	Valcri	0,6 (± 2,8)	5,0
<i>Valvata pulchella</i>	Valpul	0,6 (± 2,2)	6,7
ARACHNIDA			
Hydracharina	Prosti	1,0 (± 2,9)	11,7
CRUSTACEA			
Amphipoda			
<i>Gammaracanthus lacustris</i>	Gamlac	0,3 (± 1,6)	3,3
<i>Monoporeia affinis</i>	Monaff	33,0 (± 34,0)	75,0
<i>Pallasea quadrispinosa</i>	Palqua	0,9 (± 2,7)	10,0
Isopoda			
<i>Asellus aquaticus</i>	Isopod	3,6 (± 15,5)	11,7
Mysida			
<i>Mysis relicta</i>	Mysis	0,4 (± 2,0)	5,0
PLATYHELMINTHES			
Tricladida			
<i>Dendrocoelum lacteum</i>	Denlac	0,30 (± 0,26)	1,7
<i>Planaria torva</i>	Plator	0,15 (± 0,13)	1,7

INSECTA

Ephemeroptera

<i>Caenis horaria</i>	Caehor	1,0 (\pm 4,0)	8,3
<i>Centropitilum luteolum</i>	Cenlut	0,1 (\pm 1,1)	1,7
<i>Ephemera vulgata</i>	Empvul	7,0 (\pm 18,8)	23,3

Trichoptera

<i>Athripsodes cinereus</i>	Athcin	0,6 (\pm 3,6)	3,3
<i>Cyrnus flavidus</i>	Cyrfla	1,5 (\pm 4,4)	13,3
<i>Cyrnus trimaculatus</i>	Cyrtri	1,0 (\pm 3,7)	8,3
<i>Economus tenellus</i>	Ecoten	0,7 (\pm 3,0)	6,7
<i>Molanna albicans</i>	Molalb	1,2 (\pm 5,0)	6,7
<i>Molanna angustata</i>	Molang	0,6 (\pm 3,2)	3,3
<i>Molanna submarginalis</i>	Molsub	0,6 (\pm 2,2)	6,7
<i>Molanna tinctus</i>	Moltin	0,6 (\pm 2,2)	6,7
<i>Mystacides azurea</i>	Mysazu	0,9 (\pm 3,9)	6,7
<i>Oecetis ochracea</i>	Oecoch	0,4 (\pm 2,0)	5,0

Diptera

Geratopogonidae	Cersp	4,4 (\pm 10,7)	25,0
-----------------	-------	-------------------	------

Chironomidae

<i>Ablablesmyia longistyla</i>	Abllon	1,6 (\pm 5,3)	13,3
<i>Ablablesmyia monilis</i>	Ablmon	0,1 (\pm 1,1)	1,7

<i>Ablablesmyia phatta</i>	Ablpha	0,6 (± 3,2)	3,3
<i>Arctopelopia</i>	Arctsp	8,3 (± 16,8)	31,7
<i>Apsectrotanypus</i>	Apsesp	1,5 (± 4,1)	13,3
<i>Chironomus</i>	Chirsp	3,6 (± 11,5)	13,3
<i>Conchapelopia</i>	Concsp	0,4 (± 2,2)	5,0
<i>Constempellina</i>	Conssp	0,4 (2,5)	3,3
<i>Cladopelma</i>	Cladsp	10,9 (±36,5)	18,3
<i>Cladotanytarsus</i>	Cladot	12,3 (± 69,5)	13,3
<i>Cryptochironomus</i>	Crypsp	0,9 (± 4,8)	5,0
<i>Demicryptochironomus</i>	Demisp	3,2 (±5,9)	28,3
<i>Dicrotendipes</i>	Dicrsp	7,1 (± 18,5)	23,3
<i>Einfeldia</i>	Einfsp	0,3 (± 1,6)	3,3
<i>Epoicocladius</i>	Epoisp	0,4 (± 3,4)	1,7
<i>Gillotia</i>	Gillsp	0,1 (± 1,1)	1,7
<i>Glyptotendipes</i>	Glypsp	1,3 (± 6,3)	6,7
<i>Harnischia</i>	Harnsp	3,0 (± 6,9)	21,7
<i>Heleniella</i>	Helesp	0,3 (±1,6)	3,3
<i>Heterotanytarsus</i>	Hetesp	1,0 (± 3,3)	10,0
<i>Heterotrissocladius grimshawi</i>	Hetgri	2,2 (± 12,8)	6,7
<i>Heterotrissocladius marcidus</i>	Hetmar	2,1 (±13,9)	3,3
<i>Heterotrissocladius subpilosus</i>	Hetsub	26,8 (± 56,6)	51,7

<i>Macropelopia</i>	Macrsp	9,0 ($\pm 13,4$)	45,0
<i>Microchironomus</i>	Microc	0,7 ($\pm 5,7$)	1,7
<i>Micropsectra</i>	Microp	54,2 ($\pm 73,9$)	75,0
<i>Microtendipes</i>	Microt	1,9 ($\pm 7,9$)	10,0
<i>Monodiamesa</i>	Monosp	7,3 ($\pm 15,9$)	35,0
<i>Natarsia</i>	Natasp	0,6 ($\pm 2,8$)	5,0
<i>Nilothauma</i>	Nilosp	0,9 ($\pm 4,2$)	5,0
<i>Orthocladius lignicola</i>	Ortlig	0,7 ($\pm 3,8$)	5,0
<i>Pagastiella</i>	Pagasp	1,2 ($\pm 4,5$)	8,3
<i>Paracladopelma nigrifula</i>	Parnig	0,9 ($\pm 3,5$)	6,7
<i>Parameria</i>	Parame	0,1 ($\pm 1,1$)	1,7
<i>Paraphaenocladus</i>	Paraph	0,1 ($\pm 1,1$)	1,7
<i>Paratanytarsus</i>	Parata	0,4 ($\pm 2,0$)	5,0
<i>Paratrissocladus</i>	Paratr	0,4 ($\pm 2,5$)	3,3
<i>Platysmittia</i>	Platasp	0,9 ($\pm 3,1$)	8,3
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	Polbic	4,7 ($\pm 10,8$)	25,0
<i>Polypedilum pullum</i>	Polpul	19,0 ($\pm 35,7$)	53,3
<i>Potthastia</i>	Pothasp	1,0 ($\pm 3,3$)	10,0
<i>Protanypus</i>	Protasp	5,3 ($\pm 9,3$)	35,0
<i>Procladius</i>	Proclasp	69,2 ($\pm 51,2$)	91,7
<i>Psilometriocnemus</i>	Psilsp	0,1 ($\pm 1,1$)	1,7

<i>Psectrocladius sordidellus</i>	Psesor	1,3 ($\pm 7,1$)	6,7
<i>Pseudochironomus</i>	Pseusp	6,8 ($\pm 27,3$)	10,0
<i>Sergentia</i>	Sergsp	0,6 ($\pm 2,8$)	5,0
<i>Smittia</i>	Smitsp	0,1 ($\pm 1,1$)	1,7
<i>Stempellina</i>	Stemsp	0,3 ($\pm 1,6$)	3,3
<i>Stictochironomus rosenschoeldi</i>	Stiros	20,6 ($\pm 54,0$)	50,0
<i>Tanypus</i>	Tanypu	0,9 ($\pm 4,2$)	5,0
<i>Tanytarsus</i>	Tanyta	3,1 ($\pm 12,1$)	11,7
<i>Zalutschia zalutschicola</i>	Zalzal	16,7 ($\pm 38,9$)	38,3

LIITE 2. Tutkittujen muuttujien väliset Pearsonin korrelaatiokertoimet

	Syvyys	T °C	DO%	Et. Kaikki	Et. Ranta	Et. Saari	Avoimuus	DM%	LOI%	Taks.runs.	Yks.tih.
Syvyys	1										
T °C	-0.673***	1									
DO%	-0.460***	0.842***	1								
Etäisyys, kaikki	0.195	-0.247	-0.173	1							
Etäisyys, ranta	0.148	-0.198	-0.108	-0.031	1						
Etäisyys, saari	0.122	-0.001	0.084	-0.025	-0.085	1					
Avoimuus	0.202	-0.023	0.069	0.554***	-0.135	0.047	1				
DM%	-0.389**	0.608***	0.547***	-0.203	-0.141	0.018	0.080	1			
LOI%	0.445***	-0.591***	-0.494***	0.333*	0.146	-0.005	0.016	-0.938***	1		
Taksonirunsaus	-0.509***	0.654***	0.547***	-0.334*	-0.395**	0.060	-0.126	0.643***	-0.609***	1	
Yksilötiheys	-0.350**	0.525***	0.542***	-0.282*	-0.332*	0.214	-0.226	0.496***	-0.412**	0.817***	1

*p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001, N = 55