

**Pro gradu – tutkielma**

**Kasviplanktonin kevättalvinen kehitys Lammin  
Pääjärvässä**

**Anu Vehmaa**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Limnologia ja hydrobiologia

9.5.2006

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Limnologia ja hydrobiologia

VEHMAA ANU: Kasviplanktonin kevättalvinen kehitys Lammin Pääjärvässä  
Pro gradu: 41 + 4 s.  
Työn ohjaaja: Prof. Kalevi Salonen  
Tarkastaja: Prof. Kaj Granberg  
Toukokuu 2006

---

Hakusanat: Kasviplankton, kevät, jäiden lähtö, veden sekoittuminen

## TIIVISTELMÄ

Talvella kasviplanktonin kasvua jään alla saattavat rajoittaa alhainen lämpötila ja vähäinen valon määrä. Keväällä jäiden heiketessä auringon säteily saa aikaan veden lämpötilaeroista johtuvia konvektiovirtauksia, mikä yhdessä lisääntyvän valon kanssa vaikuttaa kasviplanktonilajiston ja biomassan kehittymiseen. Lämpeneminen johtaa lopulta jäiden lähtöön, täyskiertoon ja isoissa järvissä mahdollisesti lämpörintaman muodostumiseen. Tämän työn tarkoituksena oli selvittää jäiden lähdön aikaista kriittistä ajankohtaa järven kasviplanktonin kehityksen näkökulmasta. Näytteenotto tapahtui kahden viikon aikana huhtikuussa 2004 Lammin Pääjärvellä. Rannalta syvänteelle ulottuvalla näytteenottolinjalla tutkittiin pintaveden kasviplanktoniyhteisön muutosta siirryttäessä matalilta ranta-alueilta syvänteelle. Syvänteen pohjaan asti ulottuvalla näytteenotolla tutkittiin kasviplanktonin esiintymistä eri syvyyksissä ja veden konvektiokierron vaikutusta kasviplanktoniyhteisöön.

Tämän tutkimuksen perusteella keväisessä kasviplanktoniyhteisössä tapahtuu merkittäviä muutoksia jo jään alla. Biomassan kasvun ja lajistomuutosten taustalla on lähinnä valolojen parantuminen. Veden lämpötilan nousun vaikutusta kasviplanktoniin ei tässä tutkimuksessa pystytty havaitsemaan, osittain ehkä pienten lämpötilaerojen vuoksi. Näytepisteen etäisyyden rannasta ei havaittu vaikuttavan selvästi kasviplanktoniyhteisöön näytteenottolinjalla. Keväisessä jäänalaisessa Pääjärvässä kasviplanktonitaksomit pärjäivät monin erilaisin elinstrategioin. Liikkumiskyky ja miksotrofia olivat ilmeisesti levälajeille hyödyksi, koska kultalevät olivat yleisiä tutkituissa näytteissä. Täyskierron alkaminen taas suosi muun muassa isokokoisia piileviä, sillä se vähensi sedimentoitumista.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Biological and Environmental Science

Limnology and hydrobiology

VEHMAA ANU: Spring time development of phytoplankton under ice in lake Pääjärvi

Master of Science Thesis: 41 + 4 p.

Supervisor: Professor Kalevi Salonen

Inspector: Professor Kaj Granberg

May 2006

---

Key Words: Phytoplankton, spring, ice melting, mixing

## **ABSTRACT**

In winter, the growth of phytoplankton can be limited by low temperature and reduced light penetration through the ice. During spring, the ice becomes more transparent and solar heating can cause convective currents, which together with increasing light affects the development of the phytoplankton composition and biomass. When heating continues the ice eventually melts, complete mixing occurs and in large lakes the spring thermal bar possibly develops. The purpose of this study was to clarify the critical time of the spring melt from the perspective of the lake phytoplankton. Water was sampled during a two week -period on April 2004 in Lake Pääjärvi. Sampling line, which extended from the shore to the deep, was designed to detect the change on the surface phytoplankton community when the depth of the sampling points increased. In the deep, sampling from the surface to the bottom was carried out to discover the occurrence of the phytoplankton population in different depths and to find out the effect of the turbulence to the phytoplankton community.

The present study demonstrates that in spring considerable changes happens in the lake phytoplankton community before ice melts. Changes in species composition and phytoplankton biomass are mainly due to the improved light climate. Perhaps owing to only a slight increase in water temperature, no direct temperature effects on algae production could be detected in the course of this study. The distance of the sampling point from the shore did not seem to have a clear effect on phytoplankton community. Phytoplankton taxa had many different strategies to survive under ice in Lake Pääjärvi. Capability to independent movement and mixotrophy were useful skills to phytoplankton, which explained among other things the frequency of the chrysophytes in the samples. On the other hand the beginning of the complete mixing had a positive effect e.g. on large diatoms, because it reduced the risk of sinking.

## SISÄLTÖ

<b>1. JOHDANTO</b> .....	<b>5</b>
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT</b> .....	<b>6</b>
<b>2.1. Tutkimusjärvi</b> .....	<b>6</b>
<b>2.2. Näytteenotto</b> .....	<b>7</b>
<b>2.3. Näytteiden käsittely</b> .....	<b>8</b>
<b>2.4. Aineiston analysointi</b> .....	<b>9</b>
<b>3. TULOKSET</b> .....	<b>10</b>
<b>3.1. Veden lämpötila ja happipitoisuus</b> .....	<b>10</b>
<b>3.2. A-klorofylli</b> .....	<b>11</b>
<b>3.3. Kasviplanktonin koostumus</b> .....	<b>13</b>
<b>3.4. Kasviplanktonlajien kasvunopeus</b> .....	<b>19</b>
<b>3.5. Kasviplanktoniyhteisön biomassa</b> .....	<b>20</b>
3.5.1. Kasviplanktonin ja heterotrofisten flagellaattien biomassa .....	20
3.5.2. Lajiryhmien biomassat.....	23
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU</b> .....	<b>26</b>
<b>4.1. Jäänalaisen kasviplanktonbiomassan kehitys</b> .....	<b>26</b>
<b>4.2. Kasviplanktonlajisto jään alla</b> .....	<b>30</b>
<b>4.3. Täyskierron vaikutus kasviplanktoniyhteisöön</b> .....	<b>31</b>
<b>4.4. Mikсотrofia jäänalaisena selviytymiskeinona</b> .....	<b>34</b>
<b>5. JOHTOPÄÄTÖKSET</b> .....	<b>37</b>
<b>Kiitokset</b> .....	<b>38</b>
<b>Kirjallisuus</b> .....	<b>39</b>
<b>LIITTEET</b>	

## 1. JOHDANTO

Talvi asettaa kasviplanktonin kasvulle haastavat olosuhteet. Yhteyttämistä ja kasvua voivat rajoittaa veden matala lämpötila, sekä lumen ja jään läpäisevän valon vähäinen määrä. Käänteisestä kerrostumisesta johtuen eniten valoa saava veden pintakerros on samaan aikaan kylmin kerros. Lisäksi jää estää tehokkaasti tuulen sekoittavan vaikutuksen veteen. Vähäisen turbulenssin vuoksi myös ravinteiden, sekä hapen ja muiden kaasujen vaihto eri vesikerrosten välillä estyy (Agbeti & Smol 1995).

Jään läpäisevän valon määrään vaikuttaa lumikerroksen paksuus ja jään laatu (Bolsenga ym. 1991). Lumi ja valkoinen kohvajää heijastavat valoa voimakkaasti (Bolsenga & Vanderploeg 1992), ja muuttavat jään läpäisevän valon spektriä niin, että näkyvän valon pisimpien aallonpituuksien eteneminen veteen estyy (Roulet & Adams 1986). Vaikutukset ovat suurimpia ruskeavetisissä järvissä, joissa punainen valo normaalisti etenee syvemmälle kuin lyhyempien aallonpituuksien valo (Eloranta 1978). Kirkas, niin kutsuttu teräsjää tai musta jää taas päästää lävitseen fotosynteesille hyödyllistä valoa parhaiten (Bolsenga ym. 1991).

Kevään edistyessä lumi- ja kohvajääkerros ohenee ja lopulta katoaa, jolloin jää alkaa muuttua paremmin valoa läpäiseväksi. Auringon säteily voi aiheuttaa konvektiovirtauksia jääpeitteen alla (Kelley 1997). Tämä voi tapahtua vain kerroksessa, jossa veden lämpötila on alle neljä astetta, eli alle veden suurimman tiheyden lämpötilan. Auringon säteilyn lämmittäessä kylmää pintavettä sen tiheys kasvaa, mikä johtaa konvektiovirtauksiin ja käänteisen lämpötilakerrostuneisuuden rikkoutumiseen (Bengtsson 1996, Kenney 1996). Auringon vettä lämmittävä vaikutus riippuu vedessä olevien valoa absorboivien hiukkasten ja värillisten liukoisten aineiden pitoisuuksista. Siksi pinnan läheinen vesi lämpiää ja lämpötilaeroista johtuvat konvektiovirtaukset alkavat nopeimmin jääpeitteisissä eutrofisissa ja dystrofisissa järvissä (Matthews & Heaney 1987). Konvektiovirtauksista johtuvat ja kasviplanktonin keijuntaa helpottavat pyörteiset virtaukset (Kelley 1997) ja lisääntyvä valon määrä voivat aikaansaada kasviplanktonin perustuotannon alkamisen jään alla.

Jäiden lähdon jälkeen pyörteiset virtaukset voimistuvat ja johtavat viimeistään tällöin täyskiertoon. Matalat alueet lähellä rantaa lämpenevät pienemmän vesitilavuutensa vuoksi ulappa-alueita nopeammin, mikä johtaa niin kutsutun lämpörintaman muodostumiseen

(esim. Panin & Karetnikov 1996, Rao ym. 2004). Kun rannan hiljalleen kerrostuva lämmennyt ( $> 4^{\circ}\text{C}$ ) vesi kohtaa ulapan kylmän ( $< 4^{\circ}\text{C}$ ) veden syntyy tiheää neliasteista vettä, joka vajoaa pohjaa kohti. Lämpörintama etenee hitaasti ulappa-alueita kohti lämpenemisen jatkuessa, kunnes se saavuttaa järven syvänteen. Isoissa järvissä, kuten Laatokassa ja Ontariojärvessä lämpörintaman eteneminen kestää yhdestä kahteen kuukauteen (Naumenko ym. 1996, Rao ym. 2004). Pienemmissäkin järvissä lämpörintaman tiedetään joinakin vuosina syntyvän, mutta havaintoja ei ole juurikaan julkaistu.

Lämpörintama eristää järven ranta- ja ulappa-alueet tehokkaasti toisistaan (Naumenko ym. 1996, Panin & Karetnikov 1996). Valuma-alueilta virtaa sulamisvesien mukana ravinteita, jotka jäävät lämpörintaman rannanpuoleisen osan käyttöön (Rao ym. 2004). Ravinteet, lämmin ja hiljalleen kerrostuva vesi, sekä valo saavat aikaan kasviplanktonin biomassan kasvun rantavyöhykkeellä. Kasviplanktonin biomassa (Neilson & Stevens 1987) ja lajikoostumus rantavedessä ja ulapalla voivat tällöin erota toisistaan merkittävästi.

Heikentyvät jäät aiheuttavat yleensä ongelmia järvien keväiseen näytteenottoon Suomen leveysasteilla. Tämän vuoksi seuranta-aineistoihin tulee yleensä muutaman viikon katkos ennen jäiden lähtöä. Katkoksen vuoksi esimerkiksi kasviplanktonin kasvun alkamisesta ei ole saatu tarkkaa tietoa. Tämä työ käsittelee jäiden lähdön aikaista kriittistä ajankohtaa järven leväyhteisön näkökulmasta. Työn tarkoituksena oli selvittää Lammin Pääjärven kasviplanktonin keväistä jäiden lähtöä edeltävää kehitystä eri etäisyyksillä rannasta.

## **2. AINEISTO JA MENETELMÄT**

### **2.1. Tutkimusjärvi**

Oligo-mesotrofiseksi luokiteltu (Arvola ym. 1996) Pääjärvi sijaitsee Lammin ja Hämeenkosken kuntien alueella Etelä-Suomessa ( $61^{\circ}04' \text{N}$ ,  $25^{\circ}08' \text{E}$ ). Se on suomalaiseksi järveksi suhteellisen syvä, sillä sen keskisyvyys on 14,4 m ja suurin syvyys 85 m. Pinta-ala on  $13,4 \text{ km}^2$ . Pääjärvi on jäässä noin 140 päivää vuodessa (Ruuhijärvi 1974). Jäätyminen tapahtuu yleensä marraskuun loppuun mennessä ja sulaminen toukokuun alkupuoliskolla. Veden lämpötilarakenteeltaan Pääjärvi on tyypillinen boreaalisen vyöhykkeen dimiktinen järvi.

## 2.2. Näytteenotto

Kasviplanktonnäytteet kerättiin 14.–28.4.2004 välisenä aikana. Näytteenottopisteitä oli 12 ja ne muodostivat linjan Kaunisniemen rannalta järven syvänteeköhtaan asti (Kuva 1). Seitsemässä näytteenottopisteessä (1; 2; 3...) oli kiinteitä veden lämpötilaa mittaavia antureita eri syvyyksillä, ja loput pisteet sijaitsivat näiden kiinteiden pisteiden väleissä (1,5; 2,5; 3,5...). Syvännepisteestä kasviplanktonnäytteitä otettiin 1, 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60 ja 70 metrin syvyyksiltä. Muilta näytteenottopisteiltä näyte kerättiin vain ylimmästä metrin vesikerroksesta. Varsinaisten näytenpisteiden lisäksi näyte otettiin myös rannalle muodostuneelta sula-alueelta 24.4. ja 26.4.. Ensimmäisillä näytteenottokerroilla järven jää kesti kävelijän. Heikon jään aikaan näytteenotossa käytettiin apuna hydrokopteria. Kahden viimeisen päivän näytteet kerättiin veneestä jäiden lähdettyä 27.4..



Kuva 1. Lammin Pääjärven syvyyskartta. Näytteenottolinja kulki Kaunisniemen rannalta syvänteelle.

Järven pinnan kasviplanktonnäytteiden otossa käytettiin metrin pituista ja viiden senttimetrin paksuista akryylimuoviputkea, jonka toisen pään sai suljettua kumisella tulpalla. Näytteitä kerätessä avoin putki työnnettiin pystysuorassa veteen lähes kokonaan ja asetettiin sitten putken yläpäähän tulppa. Näytteen karkaaminen putken alapäästä estettiin kämmenellä ennen kuin putki nostettiin kokonaan pois vedestä. Kerätty näyte sekoitettiin joko putkessa tai astiassa, ja siitä otettiin talteen yksi litra valolta suojattuun astiaan. Syvännepisteiden näytteet kerättiin Limnos-noutimella. Kasviplanktonnäytteitä kerätessä näytteenottopisteiltä mitattiin veden happipitoisuudet ja lämpötilat YSI -mittarilla koko vesikerroksesta.

### 2.3. Näytteiden käsittely

Kerätyt kasviplanktonnäytteet suojattiin valolta ja säilytettiin viileässä käsittelyyn asti. Näytteistä suodatettiin 100 ml Whatman GF/C -lasikuitusuodattimien (halkaisija 25 mm) läpi. Jokaisesta näytteestä tehtiin kaksi suodatusta. Suodattimet taitettiin pinseteillä kaksinkerroin niin, että suodatuspinta jäi sisäpuolelle, siirrettiin tulpalla suljettuihin 10 – ml ruiskuihin ja päälle pipetoitiin 10 ml 94 % etanolia. Peitettyjä ruiskuja uutettiin 65°C vesihauteessa viisi minuuttia, jonka jälkeen ne jäähdytettiin huoneenlämpöiseksi. Jäähtyneistä näytteistä mitattiin a-klorofyllin pitoisuudet Hitachi F 2000 – fluorometrilla ( $E_x = 435$  nm,  $E_m = 671$  nm). Jokaisesta 10 ml näytteestä tehtiin kaksi mittausta. Standardiliuoksena määrytyksissä käytettiin liuosta, joka on valmistettu liuottamalla 250  $\mu\text{g l}^{-1}$  a-klorofylliä (Sigma-Aldrich) litraan 94 % etanolia. Kyvettä huuhdeltiin aika ajoin 94 % etanolilla. Mitattu uutteen klorofyllipitoisuus suhteutettiin suodatetun näyteveden määrään, ja jokaisen kasviplanktonnäytteen neljästä mittaustuloksesta laskettiin keskiarvo.

Kasviplanktonnäytteet säilöttiin happamalla Lugolin-liuoksella. Kaikista Kaunisniemen linjalta kerätyistä näytteistä valittiin neljä näytesarjaa mikroskopointiin. Syvänteeltä tutkittiin kaikki otetut näytteet. Laskentaa varten näytteitä laskeutettiin 50 ml kyveteissä vähintään vuorokauden ajan. Laskeutetut näytteet tutkittiin WILD Heerbrugg M40 – käänteismikroskoopilla, jonka okulaarin suurennos oli 10-kertainen ja välisuurennos 1,5. Pienimpien taksonien yksilömäärät laskettiin 40x – objektiivilla yhden, kahden, tai kolmen ristisarakkeen alueelta näytteen tiheydestä riippuen. Suurikokoiset taksonit ja yhdyskunnat laskettiin 20x – objektiivilla koko kyvetin alalta. Näytteistä tunnistettiin yksilöt laji-, suku-, laho-, tai luokkatasolle ja laskettiin yksilömäärät. Tunnistettujen taksonien kokoa arvioitiin biomassan laskemista varten okulaarimittaa apuna käyttäen.

Tunnistettujen taksonien tiheys näytteessä ( $T$ , kpl  $\text{ml}^{-1}$ ) laskettiin yhtälöllä (Tikkanen 1986):

$$T = \frac{a}{b} \cdot c \cdot \frac{1}{e}$$

jossa  $a$  = kyvetin pohjan pinta-ala ( $\mu\text{m}^2$ )

$b$  = laskettujen näkökenttien tai sarakkeiden yhteispinta-ala ( $\mu\text{m}^2$ )

$c$  = laskennassa saatu tunnistetun taksonin yksilömäärä

$e$  = kyvetissä laskeutettu näytevesimäärä (ml).



Löydetyille laskentayksiköille arvioitiin keskimääräiset tilavuusarvot käyttäen Tikkasen (1986) esittämiä geometrisia yhtälöitä ja laskennassa saatuja mittaustietoja. Tilavuudet muunnettiin tuorebiomassa-arvoiksi ( $\text{g m}^{-3}$ ) olettaen kasviplanktonsolujen tiheydeksi  $1 \text{ kg l}^{-1}$ . Näytteistä laskettiin sekä kasviplanktonin että heterotrofisten flagellaattien kokonaisbiomassa-arvot.

Neljälle kasviplanktonlajille laskettiin eksponentiaaliset kasvukertoimet Kaunisniemen linjalla ja syvänteellä. Kertoimien laskemiseen käytettiin kaavaa (Reynolds 1984):

$$k' = \frac{\ln\left(\frac{N_{t1}}{N_{t0}}\right)}{t_1 - t_0},$$

jossa  $N_{t1}$  = lajin biomassa tai solukappalemäärä ajan hetkellä  $t_1$

$N_{t0}$  = lajin biomassa tai solukappalemäärä tutkimuksen alkaessa.

Kaunisniemen linjan näytepisteiden kasvukertoimista laskettiin näytteenottopäivien välinen kasvukerroinkeskisarvo koko linjalle. Syvänteen syvyyskerrosten kasvukertoimista laskettiin kyseiselle lajille syvyyden suhteen painotettu kasvukerroin kaavalla:

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^9 a_i x_i}{\sum_{i=1}^9 a_i} = \frac{\sum ax}{\sum a},$$

jossa  $a_i$  = syvyyskerros/näytteenottosyvyys (m)

$x_i$  = kasvukerroin syvyyskerroksessa  $a_i$ .

Kasvukertoimen  $k'$  avulla lajeille voitiin laskea myös sukupolvien pituudet  $t_g$ :

$$t_g = \frac{\ln 2}{k'}.$$

#### 2.4. Aineiston analysointi

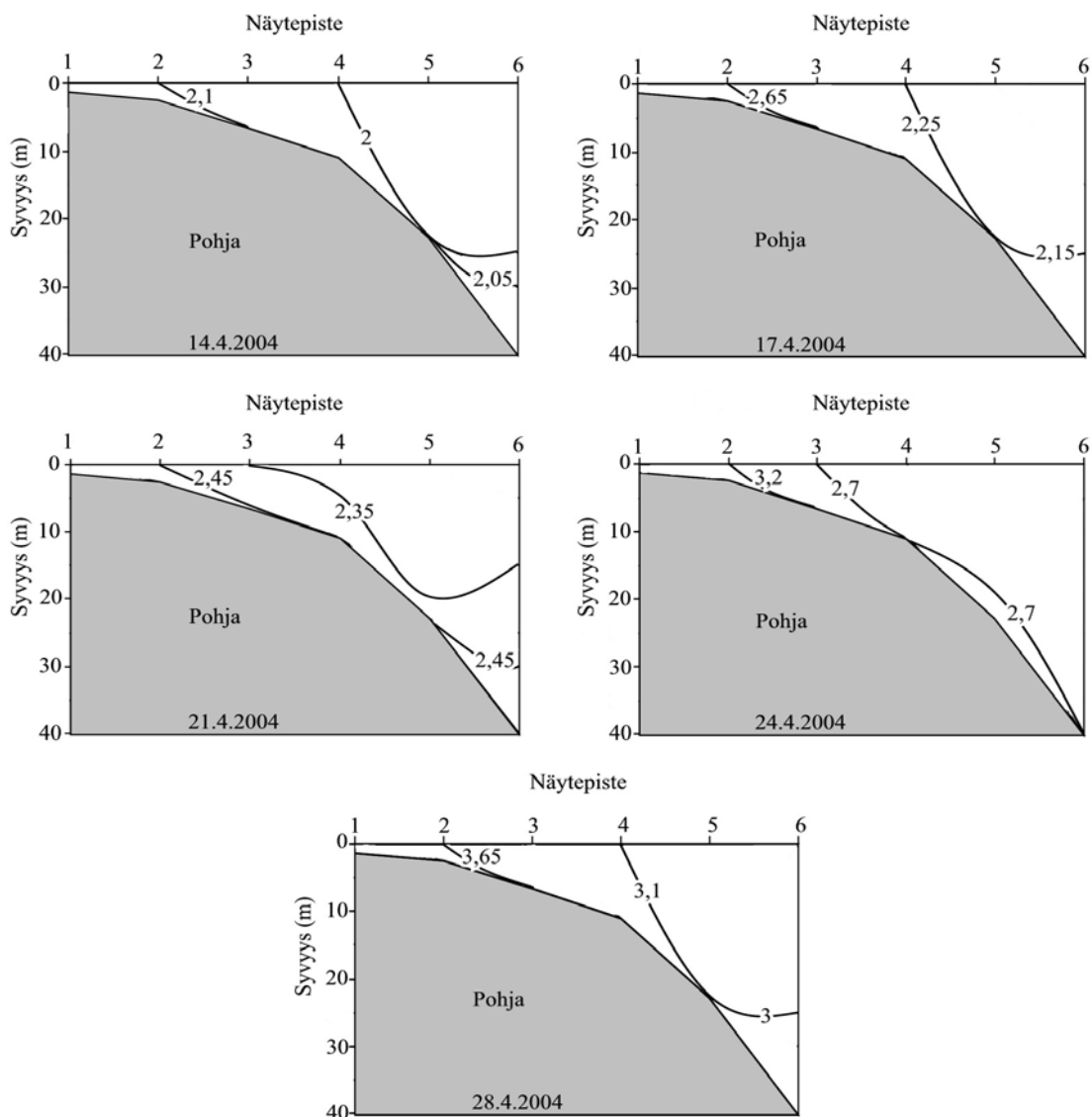
Aineiston tilastollisessa tarkastelussa käytettiin SPSS 11.5 for Windows – ohjelmaa. Näytteenottopisteen ja – päivämäärän vaikutusta  $\alpha$ -klorofyllin pitoisuuksiin, kasviplanktonin ja heterotrofisten flagellaattien biomassoihin, sekä kasviplanktonlajien ja –sukujen esiintymiseen Kaunisniemen linjalla tutkittiin kaksisuuntaisella varianssianalyysillä. Analyyseihin ei otettu mukaan rantasulasta kerättyjä näytteitä. Myös jäiden lähdön jälkeisenä päivänä 28.4. kerätyt näytteet jätettiin pois analyyseista.

Kaksisuuntaista varianssianalyysia käytettiin myös syvälle näytteenottopäivämäärän ja –syvyyden vaikutusta arvioitaessa. Monivertailut suoritettiin Tukeyn-testillä.

### 3. TULOKSET

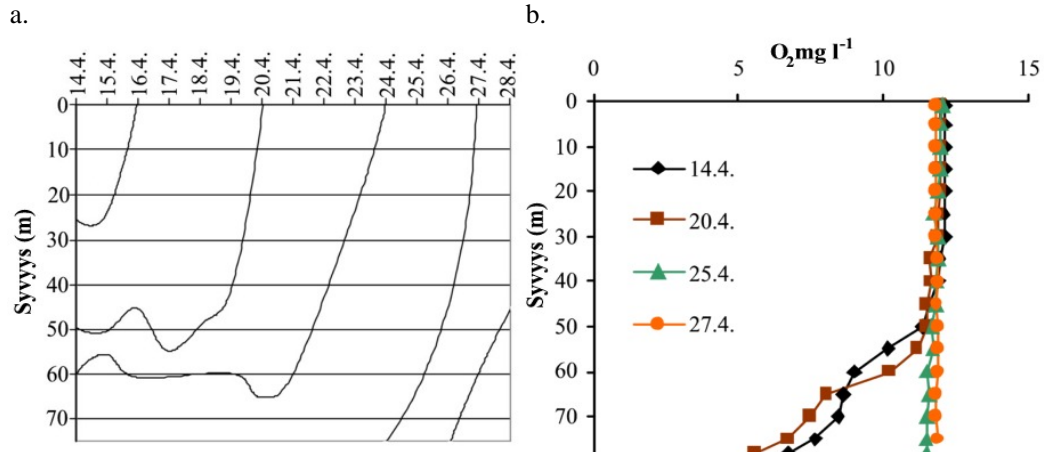
#### 3.1. Veden lämpötila ja happipitoisuus

Veden lämpötila Kaunisniemen linjalla kasvoi tasaisesti tutkimusaikana (Kuva 2.). Lämpötila oli koko ajan korkeampi lähellä rantaa olevilla matalan veden näytepisteillä, mutta mitään varsinaista lämpörintamaa ei linjalle päässyt tutkimusaikana muodostumaan.



Kuva 2. Veden lämpötila Kaunisniemen linjalla.

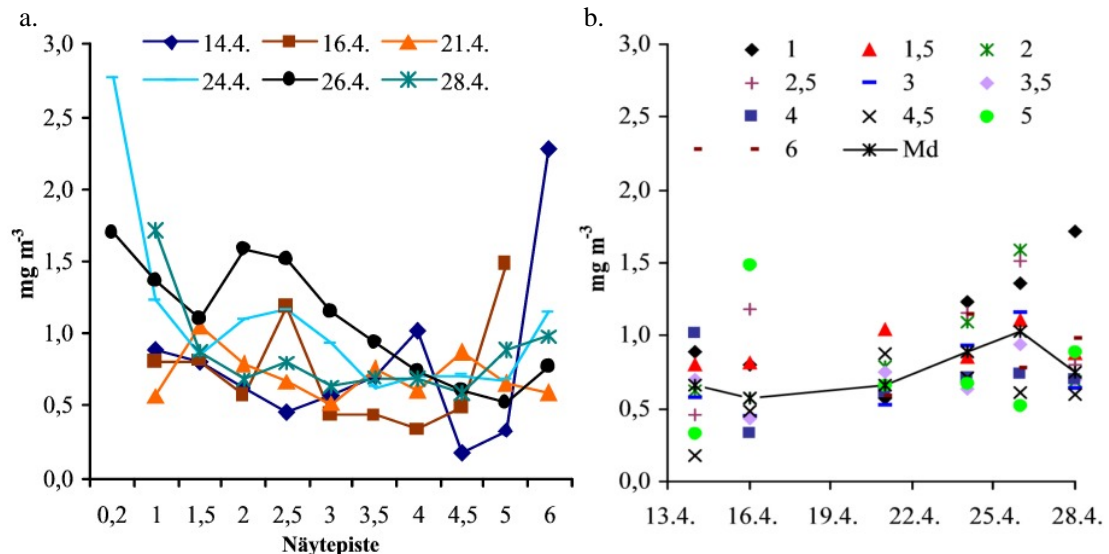
Myös syvänteellä veden lämpötila nousi tutkimusaikana tasaisesti (Kuva 3.a). Lämpötila oli ensimmäisen kerran sama koko vesikerroksessa 24.4., jolloin täyskierron voidaan katsoa alkaneen. Täyskierron alkaminen näkyy myös syvänteen happiprofiilissa 25.4. (Kuva 3.b). Jäät lähtivät Pääjärvestä vasta 27.4., joten täyskierto alkoi siis jo jään alla.



Kuva 3. Veden a) lämpötila ja b) happipitoisuus Pääjärven syvänteellä jääpeitteen loppuaikana keväällä 2004.

### 3.2. A-klorofylli

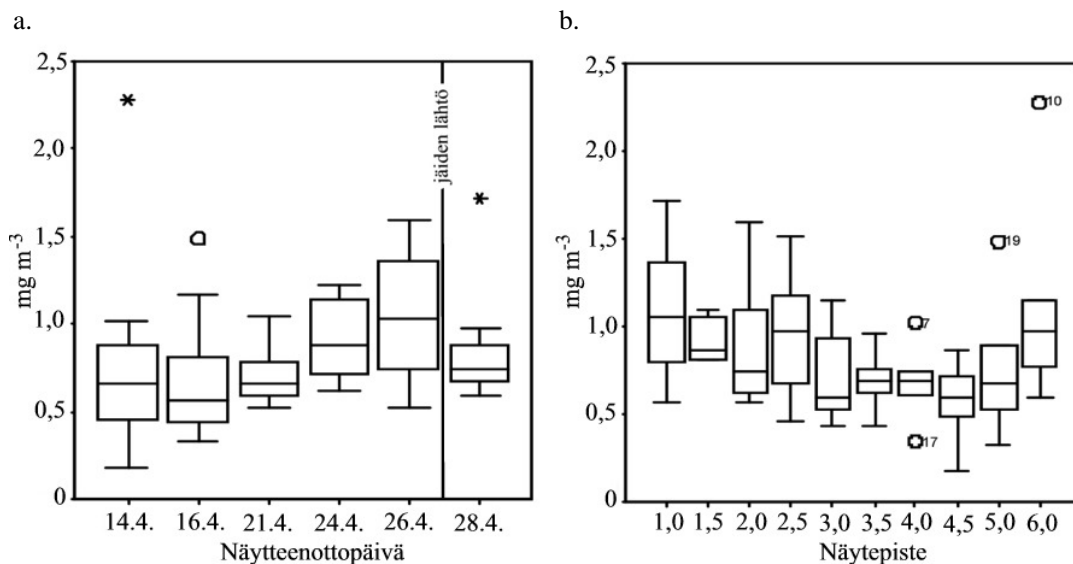
Tutkimusjakson aikana a-klorofyllipitoisuudet pysyivät koko Kaunisniemen linjalla varsin pieninä (Kuva 4.). Äärimmillään ne vaihtelivat välillä 0,2 – 2,8  $mg\ m^{-3}$ .



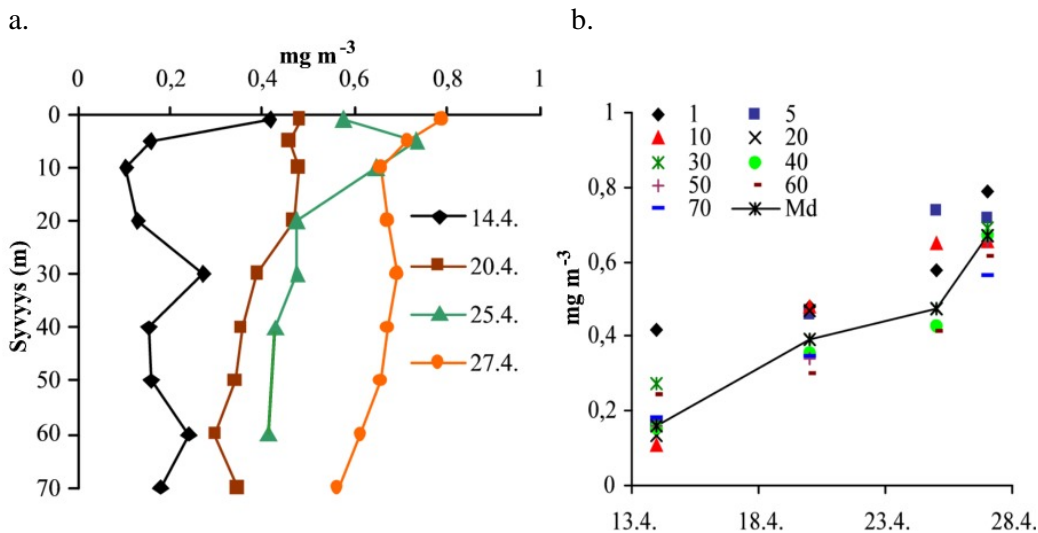
Kuva 4. Pääjärven Kaunisniemen linjan pintaveden a-klorofyllin pitoisuudet a) näytepisteissä ja b) näytteenottopäivinä huhtikuussa 2004.

Klorofyllipitoisuudet näyttivät kasvavan hieman tutkimusaikana (Kuvat 4b. & 5a.), mutta kasvu jään alla ei ollut tilastollisesti merkitsevää (2-ANOVA:  $F_4 = 1.218$ ,  $p = 0.321$ ). Jäiden lähtö näytti jopa hieman laskevan a-klorofyllipitoisuuksia (Kuva 5a.). Myöskään

näytepisteen sijainnilla ei ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta klorofyllipitoisuuksiin (2-ANOVA:  $F_9 = 1.176$ ,  $p = 0.340$ ), vaikka pitoisuudet olivatkin hieman korkeampia lähellä rantaa olevissa pisteissä (Kuvat 4a. & 5b.).



Kuva 5. A-klorofyllipitoisuudet Kaunisniemen linjalla a) linjasarjoittain näytteenottopäivinä ja b) näytepisteittäin tutkimusaikana 14.4. – 28.4.2004. Viiksilaatikkodiagrammissa laatikko itse käsittää keskimmäiset 50 % aineistosta niin, että laatikon alareuna esittää alakvartiilia ja yläreuna yläkvartiilia. Keskellä oleva viiva on aineiston mediaani, ja laatikon viikset osoittavat aineiston minimi- ja maksimiarvot. Koska viikset eivät voi olla pituudeltaan yli 1,5-kertaisia itse laatikkoon nähden esitetään ulkopuoliset arvot erikseen ympyrällä tai tähdellä.



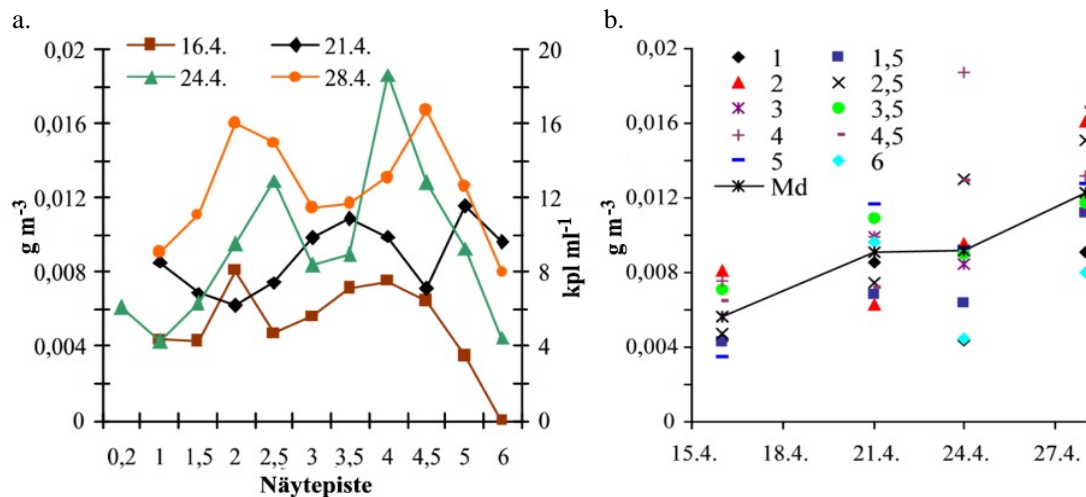
Kuva 6. Pääjärven syvänteen a-klorofyllipitoisuudet a) näytesyvyyksillä ja b) näytteenottopäivinä huhtikuussa 2004.

Syvänteellä a-klorofyllipitoisuudet kasvoivat selvästi tutkimusaikana (Kuva 6.). Pitoisuudet olivat Kaunisniemen linjan pitoisuuksia alhaisempia ja vaihtelivat välillä 0,1–

0,8 mg m<sup>-3</sup>. Klorofyllipitoisuuden kasvu oli tilastollisesti erittäin merkitsevä (2-ANOVA:  $F_3 = 103.629$ ,  $p < 0.001$ ). Ensimmäisen näytteenottopäivän näytteet erosivat tilastollisesti merkitsevästi kolmen muun näytteenottopäivän näytteistä. Lisäksi toisen ja kolmannen näytteenottopäivän näytteet erosivat merkitsevästi jäiden lähtöpäivän (27.4.) näytteistä. A-klorofyllipitoisuus oli syvänteellä korkein lähellä pintaa ja se väheni kasvavan syvyyden myötä. Syvyyden vaikutus klorofyllipitoisuuksiin oli tilastollisesti merkitsevä (2-ANOVA:  $F_8 = 4.127$ ,  $p = 0.003$ ). Pintanäytteet (1 m) erosivat merkitsevästi 40, 50, 60 ja 70 metrin näytteistä.

### 3.3. Kasviplanktonin koostumus

Tutkituista kasviplanktonnäytteistä löytyi yhteensä 119 kasviplanktonitaksonia ja kahdeksan heterotrofista taksonia (Liite 1.)

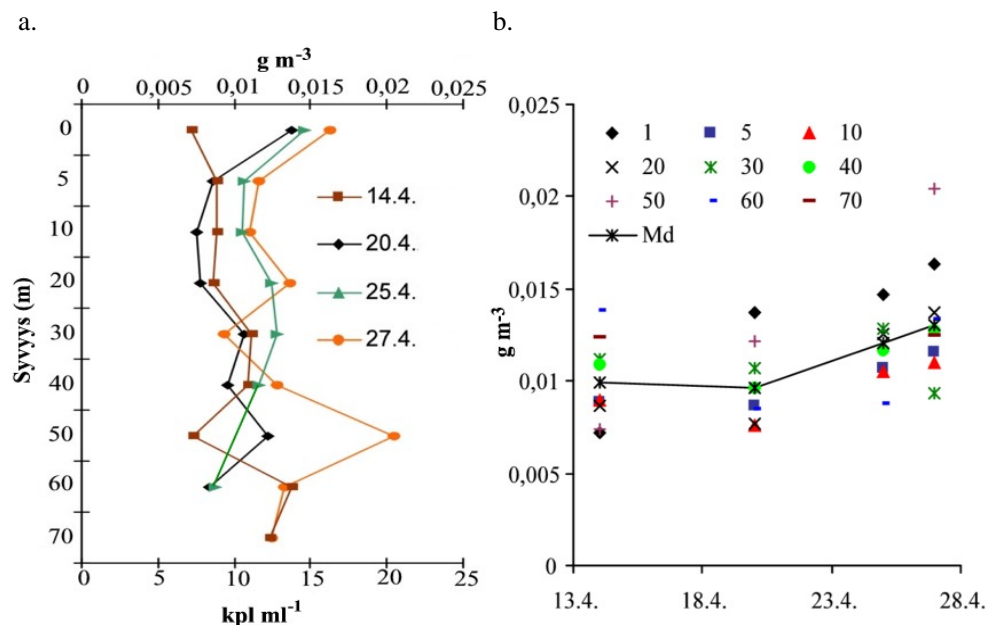


Kuva 7. *Rhizosolenia longiseta* – piilevän a) biomassa ja tiheys näytesteittäin ja b) biomassa näytteenottopäivittäin Kaunisniemen linjalla huhtikuussa 2004.

Yksi yleisimpiä lajeja biomassana mitattuna oli *Rhizosolenia longiseta* – piilevä, jonka biomassa kasvoi tasaisesti jään alla Kaunisniemen linjalla (2-ANOVA:  $F_2 = 5.620$ ,  $p = 0.013$ ) (Kuva 7.). Huhtikuun puolessa välissä havaitut biomassat erosivat tilastollisesti merkitsevästi viimeisten jään alta otettujen näytteiden (24.4.) biomassoista. Lisäksi ensimmäisen ja toisen näytteenottokerran biomassat erosivat tilastollisesti merkitsevästi jäiden lähtöpäivän (28.4.) näytteiden biomassoista. Tutkimusaikana *R. longiseta* – piilevän biomassan linjakeskiarvo oli korkeimmillaan 0,013 g m<sup>-3</sup> (s.d. = 0,003,  $n = 10$ ) viimeisenä näytteenottopäivänä jäistä jo vapautuneessa Pääjärvässä. Lajin osuus piilevien kokonaisbiomassasta väheni tutkimusaikana. Huhtikuun puolessa välissä *R.*

*longiseta* – piilevä vastasi jopa 48 % piilevien kokonaisbiomassasta Kaunisniemen linjalla, kun jäiden lähdön jälkeen vastaava luku oli enää 29 %. Varsinkin viimeisissä jään alta kerätyissä ja jäiden lähdön jälkeen otetuissa näytteissä *R. longiseta* – piilevän esiintyminen linjalla näytti olevan kaksihuippuista, ja sellaista että linjan päissä kyseistä piilevää oli vähemmän. Lajin esiintymisessä jään alla ei eri näytenpisteiden välillä kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitseviä eroja (2-ANOVA:  $F_9 = 1.359$ ,  $p = 0.280$ ).

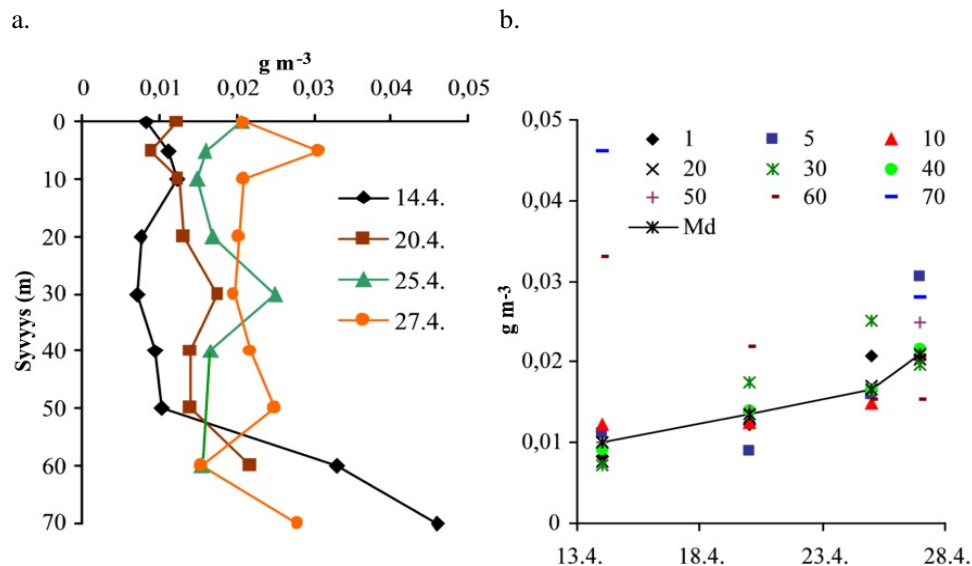
Syvänteelläkin *R. longiseta* – piilevän biomassa kasvoi tasaisesti (2-ANOVA:  $F_3 = 4.029$ ,  $p = 0.021$ ) (Kuva 8.). Ensimmäisen ja toisen näytteenottokerran biomassat erosivat tilastollisesti merkitsevästi jäiden lähtöpäivän näytteiden biomassoista. Biomassan syvyyskeskiarvo oli korkeimmillaan sama kuin Kaunisniemen linjapistekeskiarvo korkeimmillaan, eli  $0,013 \text{ g m}^{-3}$  (s.d. = 0,003,  $n = 9$ ) jäiden lähtöpäivänä 27.4.. Lajin osuus piilevien kokonaisbiomassasta pysyi syvänteellä tasaisempana kuin Kaunisniemen linjalla ja oli noin 35–36 %. Syvyys ei vaikuttanut *R. longiseta* – piilevän biomassoihin (2-ANOVA:  $F_8 = 0.96$ ,  $p = 0.496$ ), vaan lajia esiintyi koko tutkitussa vesikerroksessa aina 70 metriin saakka.



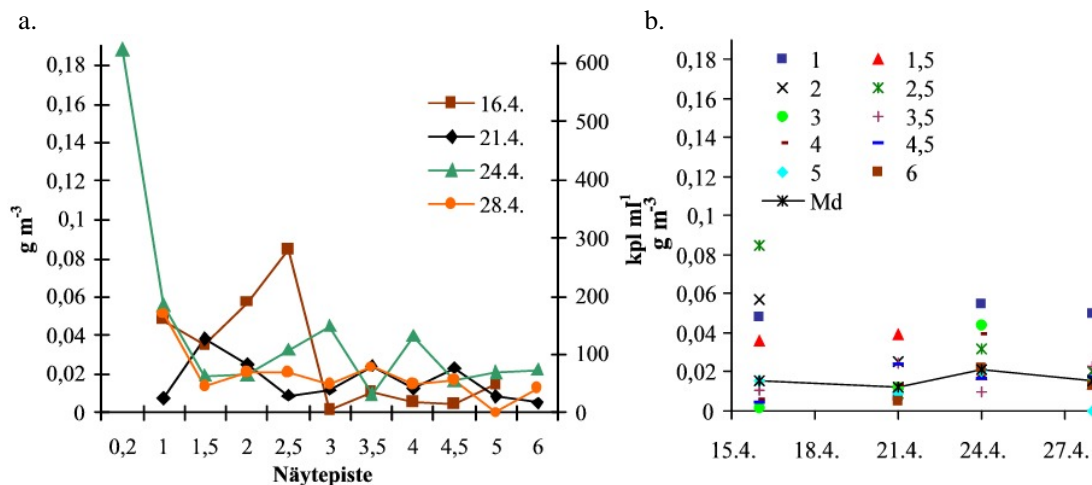
Kuva 8. *R. longiseta* – piilevän a) biomassan ja tiheyden syvyysjakauma ja b) biomassa näytteenottopäivinä Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

*Aulacoseira*-suvun lajit, varsinkin *A. distans* var. *distans*, *A. islandica* ja *A. italica* olivat myös yleisiä piileviä tutkituissa näytteissä, etenkin syvänteellä (Kuva 9.). *Aulacoseira*-suvun lajien biomassa kasvoi syvänteellä tutkimusaikana, mutta kasvu ei ollut tilastollisesti merkitsevää (2-ANOVA:  $F_3 = 1.620$ ,  $p = 0.215$ ). *Aulacoseira*-suvun lajit olivat

merkittävimpiä piileviä syvänteellä. Niiden osuus piilevien kokonaisbiomassasta syvänteellä oli tutkimusajan alussa jopa 58 %, ja myöhemmin tasaisesti 55–56 %. *R. longiseta* – piilevän tavoin *Aulacoseira*-suvun lajeja löytyi koko vesikerroksesta, eikä syvyydellä siis ollut vaikutusta sen biomassoihin (2-ANOVA:  $F_8 = 2.114$ ,  $p = 0.081$ ), vaikka ensimmäisen näytteenottokerran 60 ja 70 metrin biomassahuiput herättävätkin huomiota.



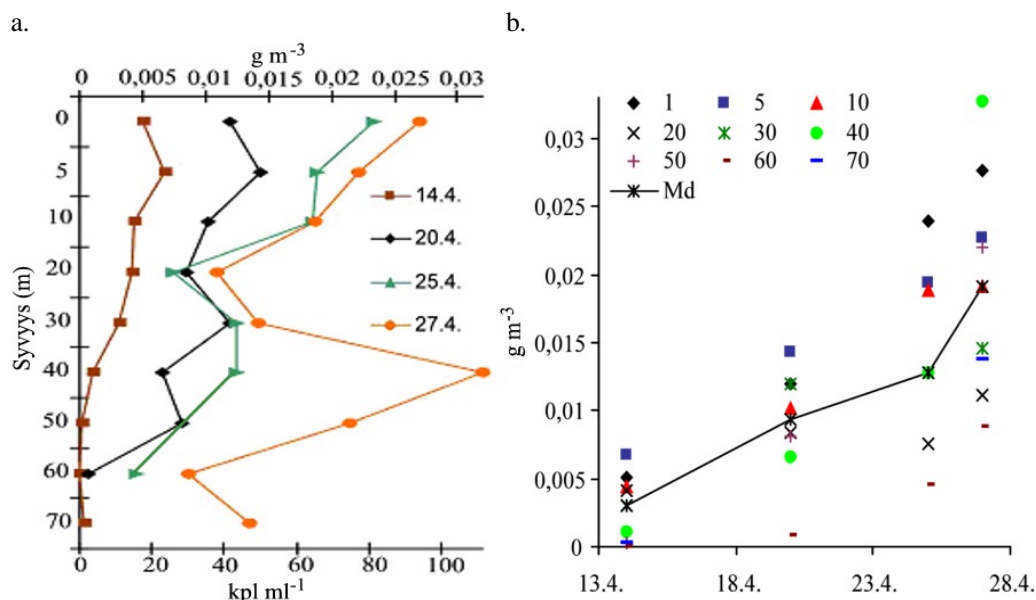
Kuva 9. *Aulacoseira*-suvun piilevien biomassa a) näytesyvyyksittäin ja b) näytteenottopäivinä Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.



Kuva 10. *Chrysococcus*-suvun kultalevien a) biomassa ja tiheys näytepisteissä ja b) biomassa näytteenottopäivinä Kaunisniemen linjalla huhtikuussa 2004.

Yleisimpiä kultaleviä linjalla olivat *Chrysococcus*-suvun lajit (Kuva 10.). Niiden määrä oli korkea jo jään alla, ja ne säilyivät yleisimpinä kultalevinä, vaikka esimerkiksi *Mallomonas*-suvun lajit, kuten *M. akrokomos*, *M. caudata*, sekä lajilleen tunnistamattomat muut kultalevätaksonit yleistyivät ajan myötä enemmän. *Chrysococcus*-suvun lajit eivät

lisääntyneet linjalla jään alla tilastollisesti merkitsevästi (2-ANOVA:  $F_2 = 1.016$ ,  $p = 0.383$ ). Myöskään jäiden lähdön jälkeisenä päivänä otetut näytteet eivät eronneet jään alta otetuista näytteistä. Linjapisteellä ei ollut tilastollista merkitystä *Chrysococcus*-lajien jäänalaisiin biomassoihin, vaikka matalammilla pisteillä niitä näytti olevan hieman syviä enemmän (2-ANOVA:  $F_9 = 0,824$   $p = 0.603$ ).



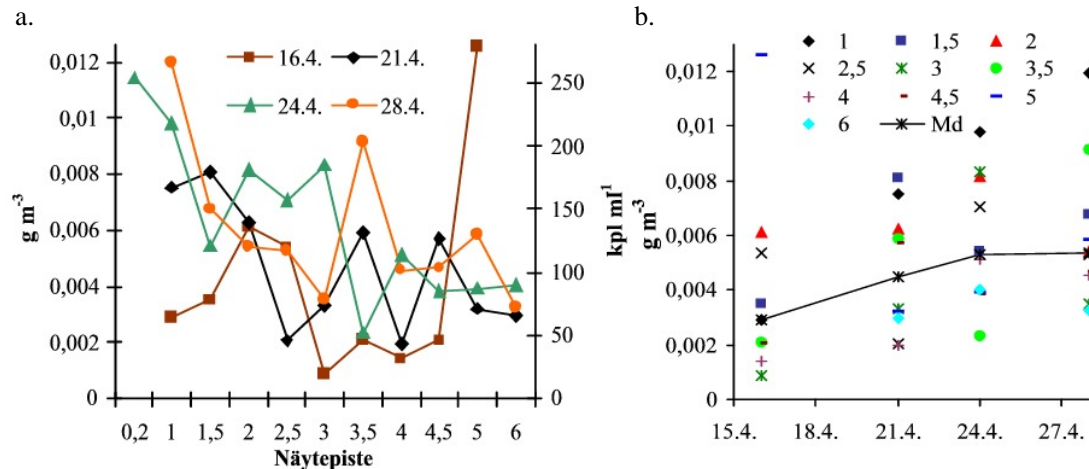
Kuva 11. *Chrysococcus*-suvun kultalevien a) biomassan ja tiheyden syvyysjakauma ja b) biomassa näytteenottopäivinä Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

*Chrysococcus*-suvun lajit olivat yleisimpiä kultaleviä myös syvänteellä (Kuva 11.). Siellä niiden biomassa kasvoi tutkimusaikana tilastollisesti erittäin merkitsevästi (2-ANOVA:  $F_3 = 23.903$ ,  $p < 0.001$ ), niin että ensimmäisen näytteenottopäivän biomassat erosivat kaikkien muiden päivien vastaavista, ja lisäksi toisen näytteenottopäivän biomassat erosivat jäidenlähöpäivän (27.4.) biomassoista. *Chrysococcus*-suvun lajit olivat keskittyneet syvänteellä veden pintakerrokseen. Syvyys vaikutti niiden esiintymiseen (2-ANOVA:  $F_8 = 3.918$ ,  $p = 0.006$ ) niin, että yhden ja viiden metrin näytteet erosivat tilastollisesti merkitsevästi 60 metrin näytteistä. Syvyysjakauma kuitenkin tasoittui tutkimuksen edetessä, ja *Chrysococcus*-suvun lajeja alkoi esiintyä enenevästi myös yli 60 metrin syvyydessä.

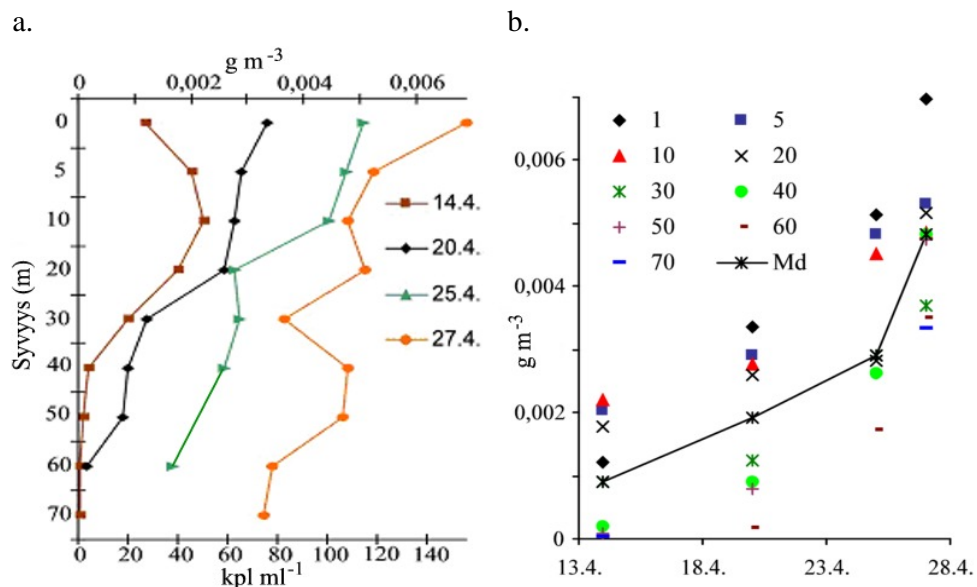
Tiheytenä mitattuna yleisimpiä kasviplanktonlajeja tutkituissa näytteissä sekä linjalla että syvänteellä olivat *Rhodomonas*-suvun nielulevät. Valtaosa lasketuista *Rhodomonas*-yksilöistä oli lajilleen tunnistamattomia. Nämä yksilöt kuulunevat kuitenkin suurelta osin kahteen tunnistettuun lajiin, *R. lacustris* ja *R. lens*. Kaunisniemen linjalla *Rhodomonas*-nielulevien biomassa ei kasvanut jään alla tilastollisesti merkitsevästi (2-ANOVA:  $F_2 =$



0.989,  $p = 0.393$ ) (Kuva 12.). Näytepisteilläkään ei ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta jäänalaisiin biomassoihin, vaikka *Rhodomonas*-nieluleviä näytti esiintyvän hieman enemmän lähellä rantaa olevissa näytepisteissä (2-ANOVA:  $F_9 = 0.831$ ,  $p = 0.598$ ). Myös hajonta pisteiden ja päivien välillä oli suurta.



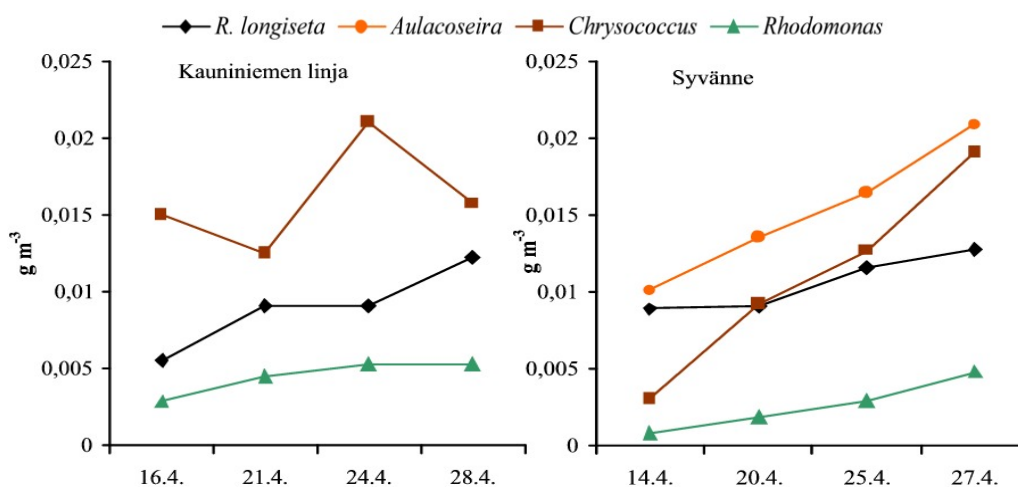
Kuva 12. *Rhodomonas*-suvun nielulevien a) biomassa ja tiheys näytepisteissä ja b) biomassa näytteenottopäivinä Kaunisniemen linjalla huhtikuussa 2004.



Kuva 13. *Rhodomonas*-suvun nielulevien a) biomassa ja tiheys näytesyvyyksittäin ja b) biomassa näytteenottoopäivinä Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

Syvänteellä *Rhodomonas*-nielulevien biomassat sen sijaan kasvoivat (Kuva 13.) tutkimusaikana tilastollisesti erittäin merkitsevästi (2-ANOVA:  $F_3 = 76.503$ ,  $p < 0.001$ ). Kaikkien neljän näytteenotto päivän tulokset erosivat toisistaan. Tutkimusjakson alussa *Rhodomonas*-nieluleviä esiintyi hyvin vähän yli 30 metrin syvyydessä, mutta *Chrysococcus*-kultalevien tavoin syvyysjakauma tasoittui tutkimuksen edetessä. Tasoittumisesta huolimatta syvyydellä oli erittäin merkitsevä vaikutus *Rhodomonas*-

nielulevien esiintymiseen syvänteellä (2-ANOVA:  $F_8 = 11.695$ ,  $p < 0.001$ ). Yhden, viiden ja kymmenen metrin näytteet erosivat 30 metrin alapuolisista näytteistä, ja lisäksi 20 metrin näytteet erosivat 60 metrin näytteistä.



Kuva 14. Lajibiomassojen mediaanit Kaunisniemen linjalla ja syvänteellä huhtikuussa 2004.

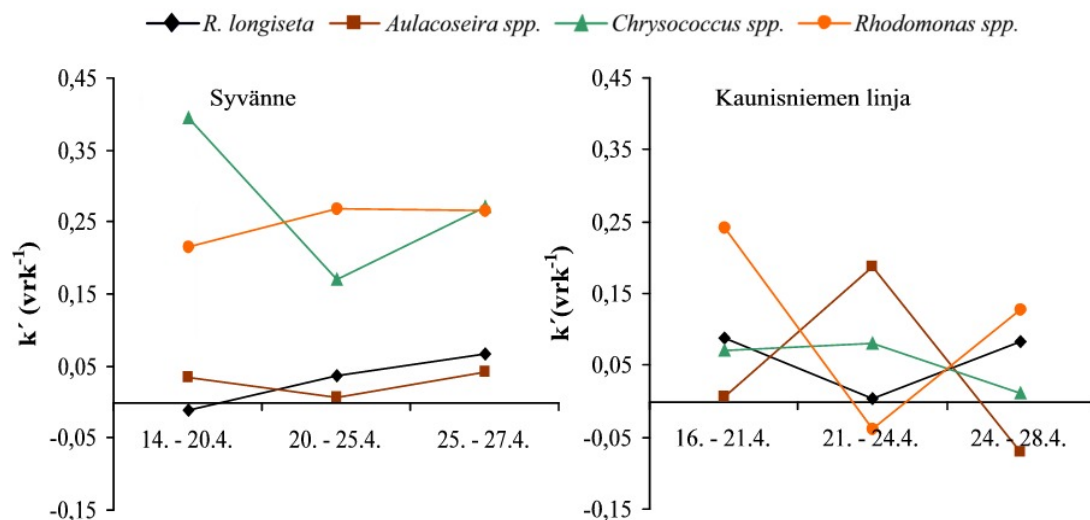
Tutkittujen kasviplanktonlajien esiintymiserot Kaunisniemen linjalla ja syvänteellä olivat suhteellisen pieniä. Lisäksi tutkimusajan alussa löytyneet erot lajien esiintymisessä tasoittuivat ajan kuluessa. *R. longiseta* – piilevän esiintyminen oli keskimäärin samansuuruista linjan pintanäytteissä ja syvänteellä (Kuva 14.). *Aulacoseira*-suvun lajeja esiintyi syvänteellä *R. longiseta* – piilevää enemmän ja niiden kasvu tutkimusaikana vaikuttaa keskimäärin *R. longiseta* – lajia suuremmalta, mutta tilastolliset testit kertovat päinvastaisesta, johtuen *Aulacoseira*-lajien suuremmista alkubiomassoista. *Chrysococcus*-kultalevien tutkimusajan alussa syvänteellä keskimäärin alle kolmannes linjan pintanäytteiden määristä, mutta jäidenlähtöön mennessä erot olivat tasoittuneet syvänteellä tapahtuneen voimakkaan kasvun ja linjan tiheyksien muuttumattomuuden seurauksena (Kuva 14.). *Rhodomonas*-nielulevien esiintymiseroissa linjan ja syvänteen välillä tapahtui *Chrysococcus*-kultalevien kaltaista kehitystä. *Rhodomonas*-nieluleviä oli tutkimusajan alussa syvänteellä keskimäärin noin puolet vähemmän kuin Kaunisniemen linjan pintanäytteissä (Kuva 14.), mutta jäiden lähtöön mennessä erot olivat tasoittuneet.

Tutkituissa näytteissä yleisimpiä panssarileviä olivat *Gymnodinium* ja *Peridinium* -sukujen lajit. Viherlevistä yleisimpinä esiintyi vaikeasti tunnistettavia *Volvocales*-lahkoon kuuluvia siimallisia lajeja yhdyskuntina tai yksittäin. Muita suhteellisen yleisiä viherleviä olivat *Carteria* spp., *Chlorogonium maximum* ja *C. minium*, *Monomastix* spp. sekä *Monoraphidium*-suvun lajit. Muiden lajiryhmien edustajista kannattaa mainita *Nostocales*-

lahkon rihmamainen sinibakteeri, jota esiintyi tasaisen runsaasti kaikissa näytteissä, pienikokoinen *Chrysochromulina* spp. – tarttumalevä, sekä heterotrofiset flagellaatit, joista tunnistettavissa oli *Katablepharis ovalis*.

### 3.4. Kasviplanktonlajien kasvunopeus

Neljä tässä tutkimuksessa merkittävää kasviplanktonitaksonia kasvoivat Kaunisniemen linjalla ja syvänteellä selvästi eri nopeuksilla. Syvänteellä taksonien kasvukertoimissa näkyvät selvästi kokoerot niin, että suurikokoiset piilevätaksonit *Rhizosolenia longiseta* ja *Aulacoseira*-suvun kasvoivat hitaammin kuin pienikokoisemmat *Chrysococcus* spp. ja *Rhodomonas*-suvun lajit (Kuva 15.). Kaunisniemen linjalla samanlaista ilmiötä ei havaittu. *R. longiseta* – piilevän eksponentaalisissa kasvukertoimissa näkyy lajin tasaisen hidas kasvu syvänteellä (Kuva 15.). Ensimmäisen ja toisen näytteenottopäivän välillä lajin tiheys pysyi suurin piirtein samana, mutta sen jälkeen kasvu oli kiihtyvää. *Aulacoseira* – piileväsuvun kasvukerroin syvänteellä liikkui samassa suuruusluokassa kuin *R. longiseta* – piilevänkin.



Kuva 15. Merkittävimpien levien eksponentaalisten kasvukertoimien syvyydellä painotetut keskiarvot syvänteellä ja linjakeskiarvot Kaunisniemen linjalla.

*R. longiseta*-piilevän ja *Aulacoseira*-piileväsuvun kasvukertoimet Kaunisniemen linjalla (Kuva 15.) olivat hyvin erilaiset syvänteen vastaaviin verrattuna. Kasvu oli linjalla huomattavasti nopeampaa kuin syvänteellä. *R. longiseta*-piilevän ja *Aulacoseira*-piileväsuvun sukupolvien pituudet, eli ajat joina populaatiot kaksinkertaistuvat, olivat tutkimusaikana syvänteellä yli 40 vuorokautta ja linjalla vajaat 10 vuorokautta (Taulukko 1.).

Taulukko 1. Kasviplanktonlajien ja – sukujen sukupolvien pituudet (vrk) syvänteellä (14.–27.4.2004) ja Kaunisniemen linjalla (16.–28.4.2004).

	syvänteellä	Kaunisniemen linja
<i>Rhizosolenia. longiseta</i>	40,7	9,9
<i>Aulacoseira</i> spp.	43,1	4,9
<i>Chrysococcus</i> spp.	3,3	30,5
<i>Rhodomonas</i> spp.	3,8	12,5

*Chrysococcus*-kultaleväsuvun kasvu syvänteellä oli huimaa tutkimusajan alussa, mutta taantui sitten hieman toisen ja kolmannen näytteenottopäivän välisenä aikana (Kuva 15.). Kaunisniemen linjalla *Chrysococcus*-kultalevät kasvoivat syväntettä hitaammin. Suvun lajit kasvoivat linjalla tasaisesti kolmanteen näytteenottopäivään asti, jonka jälkeen kasvu tyrehtyi. *Rhodomonas*-nielulevät jatkoivat kasvuaan tasaisella tahdilla tutkimusaikana syvänteellä, kun taas Kaunisniemen linjalla kasvu oli tutkimusajan alussa yhtä nopeaa kuin syvänteellä, mutta heittelehti sen jälkeen suuresti (Kuva 15.). *Chrysococcus*-kultalevien ja *Rhodomonas*-nielulevien sukupolvien pituudet olivatkin syvänteellä tutkimusaikana vain reilut kolme vuorokautta, kun populaation kaksinkertaistuminen Kaunisniemen linjalla vei *Chrysococcus*-suvulta noin kuukauden, *Rhodomonas*-suvulta siihen kului reilut 12 vuorokautta (Taulukko 1.).

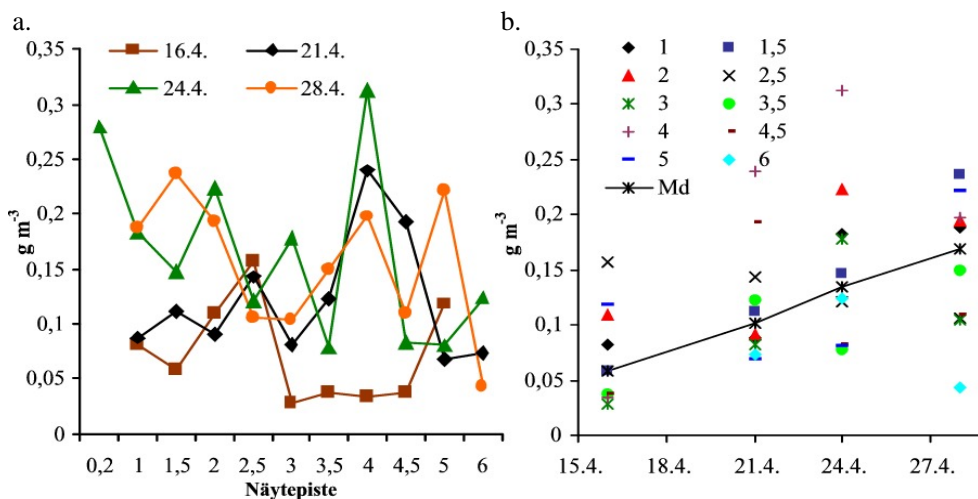
### 3.5. Kasviplanktonyhteisön biomassa

#### 3.5.1. Kasviplanktonin ja heterotrofisten flagellaattien biomassa

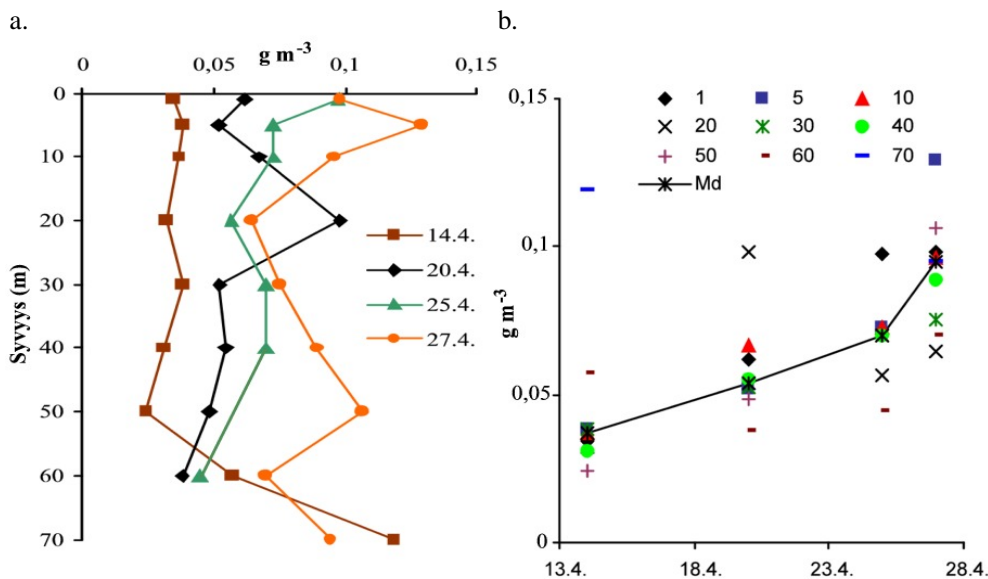
Kasviplanktonin tuorebiomassa vaihteli Kaunisniemen linjalta otetuissa näytteissä 0,03 – 0,31 g m<sup>-3</sup> välillä (Kuva 16.). Biomassa kasvoi jään alla kevään edistyessä linjalla tilastollisesti merkitsevästi (2-ANOVA: F<sub>2</sub> = 4.572, p = 0.026). Ensimmäisten näytteiden kasviplanktonbiomassat erosivat tilastollisesti merkitsevästi viimeisistä jään alta otetuista näytteistä (24.4.). Lisäksi ensimmäisen näytteenottokerran biomassat erosivat jäiden lähden jälkeisen päivän (28.4.) biomassoista. Näytepisteen etäisyydellä rannasta ei ollut vaikutusta biomassoihin (2-ANOVA: F<sub>9</sub> = 1.054, p = 0.441), sillä suuret hajonnat biomassoissa esiintyivät satunnaisesti linjalla.

Syvänteellä kasviplanktonbiomassat vaihtelivat välillä 0,02 – 0,13 g m<sup>-3</sup> (Kuva 17.) ja olivat keskimäärin noin puolet pienempiä kuin linjan pintaveden biomassat. Biomassat kasvoivat syvänteellä tutkimusaikana selvästi, ja kasvu olikin tilastollisesti erittäin merkitsevää (2-ANOVA: F<sub>3</sub> = 7.592, p = 0.001). Kahden ensimmäisen näytteenottopäivän

kasviplanktonbiomassat erosivat tilastollisesti merkitsevästi jäiden lähtöpäivän (27.4.) näytteistä. Kasviplanktonbiomassan syvyysjakaumat olivat suhteellisen tasaisia, eikä syvyydellä siis ollut tilastollisesti merkitsevää vaikutusta biomassoihin (2-ANOVA:  $F_8 = 1.365$ ,  $p = 0.268$ ). Erikoista syvyysjakaumissa oli ensimmäisen näytteenottopäivän 60 ja 70 metrin näytteiden huomattavan korkea biomassa-arvo, jollainen näkyi myös *Aulacoseira*-piileväsuvun biomassoissa (Kuva 9.).



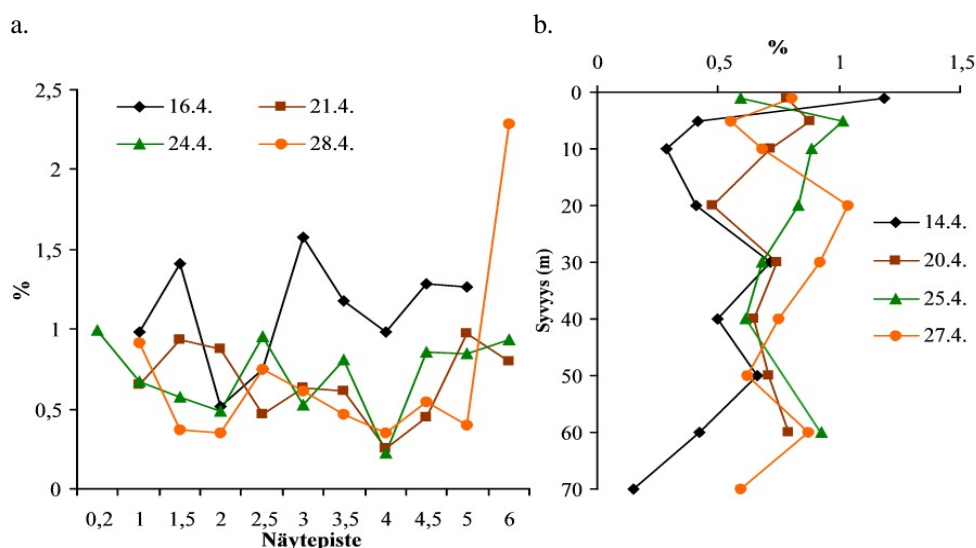
Kuva 16. Pääjärven Kaunisniemen linjan pintaveden kasviplanktonin tuorebiomassat a) näytepisteissä ja b) näytteenottopäivinä huhtikuussa 2004.



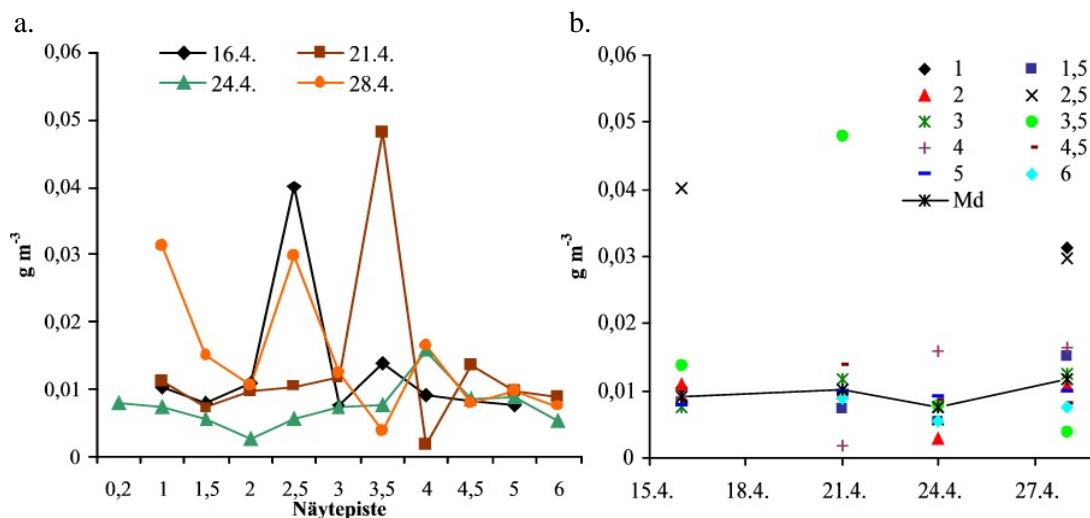
Kuva 17. Kasviplanktonin tuorebiomassa a) syvyysjakaumana ja b) näytteenottopäivinä Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

Kaunisniemen linjan kasviplanktonin tuorebiomassa sisälsi keskimäärin noin 0,8 % a-klorofylliä (Kuva 18.). Linjan pintanäytteissä kasviplanktonbiomassan klorofyllipitoisuus laski hieman tutkimusaikana. Sen sijaan näytepisteen etäisyydellä rannasta ei näyttänyt

olevan merkitystä biomassan klorofyllipitoisuuteen. Syvänteellä kasviplanktonbiomassan a-klorofyllipitoisuus oli keskimäärin linjan vastaavaa alhaisempi, eli noin 0,7 % (Kuva 18.). Syvänteellä klorofyllipitoisuus kuitenkin nousi hieman tutkimusaikana ja oli jäiden lähdön aikaan jo linjan pitoisuutta korkeampi. Syvyydellä ei ollut selvää vaikutusta kasviplanktonbiomassan klorofyllipitoisuuteen, vaikka ensimmäisen näytteenottopäivän pinta- ja syvänäytteet eroavatkin vähän keskimääräisestä.



Kuva 18. Kasviplanktonin tuorebiomassan klorofyllipitoisuusprosentti a) Kaunisniemen linjalla ja b) Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

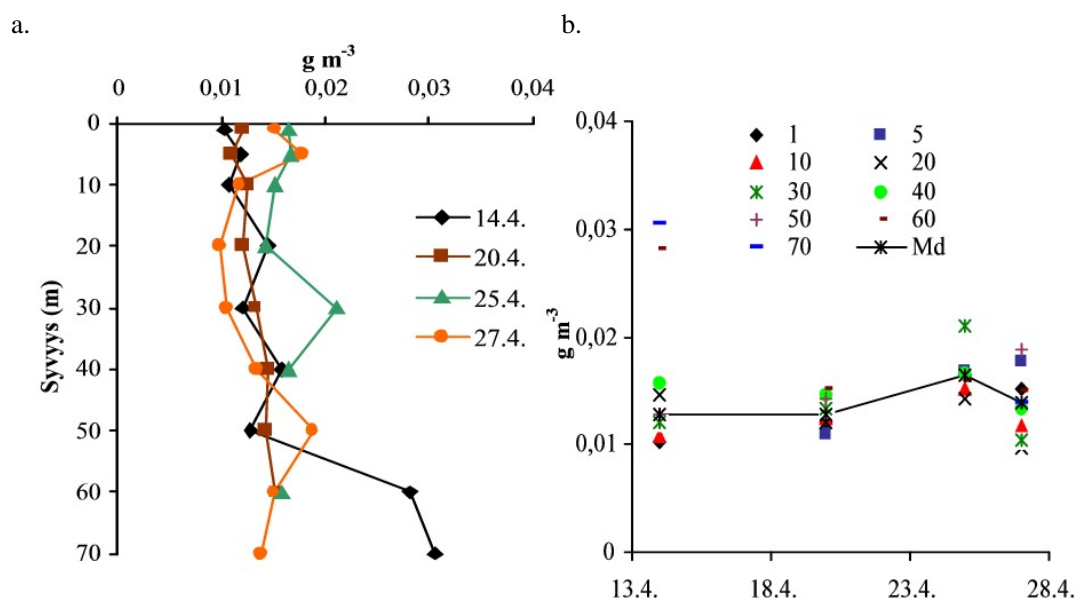


Kuva 19. Heterotrofisten flagellaattien tuorebiomassat Kaunisniemen linjalla a) näytepisteissä ja b) näytteenottopäivinä huhtikuussa 2004.

Heterotrofisten flagellaattien biomassat vaihtelivat Kaunisniemen linjalla tasaisesti  $0,01\ g\ m^{-3}$  molemmin puolin muutamia poikkeuksia lukuun ottamatta (Kuva 19.). Flagellaattien osuus suhteessa kasviplanktoniin väheni tutkimuksen edistyessä.

Ensimmäisenä näytteenottopäivänä heterotrofisten flagellaattien biomassa oli keskimäärin noin kuudesosa kasviplanktonbiomassasta, kun viimeisissä näytteissä se oli enää noin yksi viidestoistaosa. Toisin kuin kasviplanktonbiomassa, flagellaattien biomassa ei kasvanut jään alla tutkimusaikana (2-ANOVA:  $F_2 = 0.996$ ,  $p = 0.390$ ), eikä myöskään näytepisteiden välillä ei ollut eroja biomassojen suhteen (2-ANOVA:  $F_9 = 0.890$ ,  $p = 0.553$ ).

Syvänteellä heterotrofisten flagellaattien biomassa vaihtelivat suhteellisen tasaisesti ensimmäisen näytteenottopäivän syvänäytteitä lukuun ottamatta  $0,010 - 0,021 \text{ g m}^{-3}$  välillä (Kuva 20.). Flagellaattien osuus levien kokonaisbiomassasta oli syvänteellä huomattavasti linjan osuutta suurempi. Tutkimusjakson alussa flagellaattien biomassa oli kolmasosa kasviplanktonbiomassasta, mutta jäidenlähtöpäivänä kasviplanktonbiomassa oli jo seitsenkertainen verrattuna flagellaatteihin, sillä heterotrofisten flagellaattien biomassa ei kasvanut syvänteelläkään tutkimusaikana (2-ANOVA:  $F = 1.443$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.259$ ). Syvyydellä ei ollut merkitystä flagellaattien esiintymiseen ( $F = 1.576$ ,  $df = 8$ ,  $p = 0.192$ ).



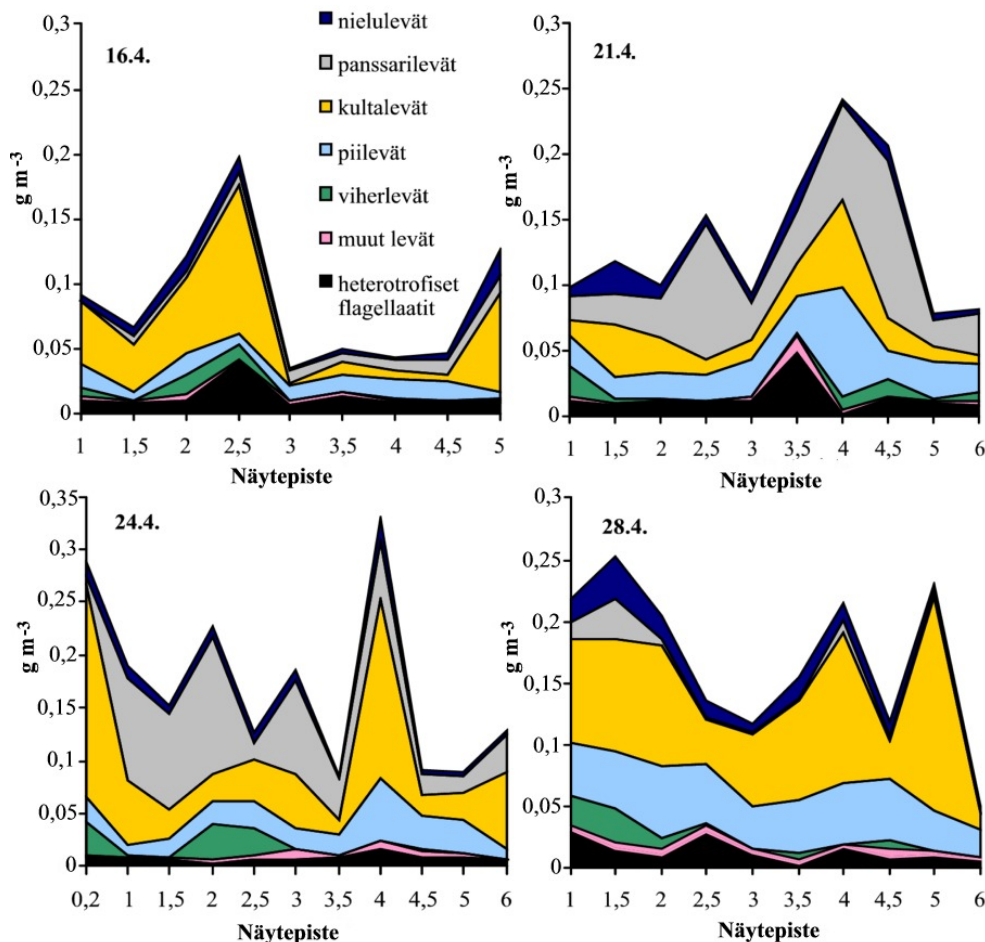
Kuva 20. Heterotrofisten flagellaattien tuorebiomassa a) syvyydjakaumana ja b) näytteenottopäivinä Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

### 3.5.2. Lajiryhmien biomassa

Kultalevät, piilevät ja panssarilevät olivat biomassaltaan suurimmat leväryhmät Kaunisiemen linjalla tutkimusaikana (Kuva 21.). Kultalevät olivat linjabiomassan mediaaniltaan suurin lajiryhmä ja muodostivat suurimman osan kokonaisbiomassasta niin ensimmäisissä (16.4.2004:  $0,04 \text{ g m}^{-3}$ ,  $cv = 97 \%$ ,  $n = 9$ ) kuin viimeisissäkin tutkituissa näytteissä (28.4.2004:  $0,08 \text{ g m}^{-3}$ ,  $cv = 61 \%$ ,  $n = 10$ ). Huomattavaa kultalevien



esiintymisessä oli laikuittaisuus. Korkean kultaleväbiomassan näytepisteitä seurasivat linjalla matalan biomassan pisteet ja sitten taas korkean. Yksi kultalevien esiintymähuippu oli esimerkiksi rantasulanäytteessä 24.4.. Huippu johtui suurelta osin *Chrysococcus*-suvun lajeista (Kuva 10.).



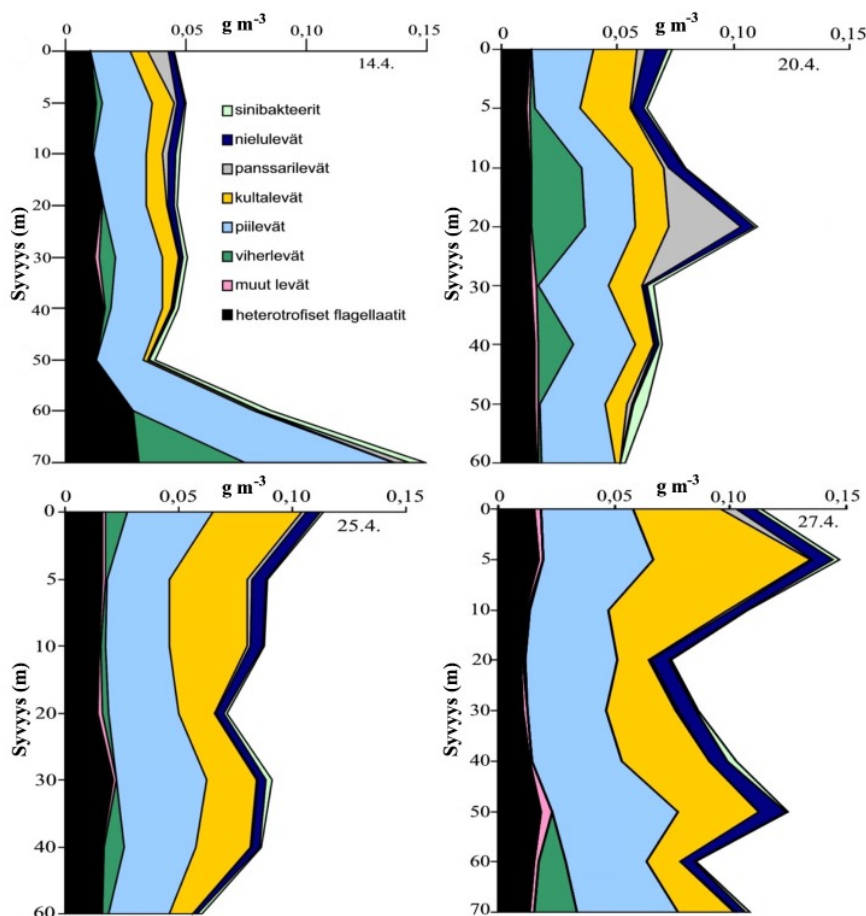
Kuva 21. Kasviplanktonryhmien sekä heterotrofisten flagellaattien osuudet biomassasta Pääjärven Kaunisniemen linjalla huhtikuussa 2004.

Piileviä esiintyi Kaunisniemen linjan näytepisteissä kultaleviä tasaisemmin. Piilevien biomassa kasvoi kevään edistyessä linjalla niin, että 14.4. otetuissa näytteissä piileväbiomassa oli keskimäärin  $0.01 \text{ g m}^{-3}$  ( $cv = 39 \%$ ,  $n = 9$ ) kun se jäiden lähdön jälkeisenä päivänä oli  $0.04 \text{ g m}^{-3}$  ( $cv = 24 \%$ ,  $n = 10$ ) (Kuva 21.).

Panssarilevien esiintymisessä linjalla oli suuria paikallisia ja ajallisia eroja (Kuva 21.). Panssarilevien linjabiomassan mediaani vaihteli  $0.003 \text{ g m}^{-3}$  (28.4.2004:  $cv = 134 \%$ ,  $n = 9$ ) ja  $0.05 \text{ g m}^{-3}$  (24.4.2004:  $cv = 68 \%$ ,  $n = 10$ ) välillä.



Nielulevien ja viherlevien biomassat kasvoivat linjalla ajan myötä tasaisesti, mutta niiden osuudet kokonaisbiomassasta jäivät pieniksi (Kuva 21.). Nielulevien linjabiomassan mediaani oli tutkituissa näytteissä suurimmillaan  $0.01 \text{ g m}^{-3}$  (28.4.2004:  $\text{cv} = 56 \%$ ,  $n = 10$ ) ja viherlevien  $0.003 \text{ g m}^{-3}$  (28.4.2004:  $\text{cv} = 138 \%$ ,  $n = 10$ ). Sinibakteerien, tarttumalevien, silmälevien, yhtymälevien ja Prasinophyceae-ryhmän lajit muodostivat linjanäytteiden kokonaisbiomassasta hyvin pienen osan.



Kuva 22. Kasviplanktonitaksonien ja heterotrofisten flagellaattien osuudet biomassasta Pääjärven syvänteellä huhtikuussa 2004.

Syvänteellä piilevät olivat biomassassa mitattuna suurin ryhmä (Kuva 22.). Ne yleistyivät jonkin verran kevään edetessä. Piilevien biomassan syvyysjakauman mediaani oli 14.4.  $0,02 \text{ g m}^{-3}$  ( $\text{cv} = 58 \%$ ,  $n = 9$ ) ja viimeisellä näytteenotokerralla jäidenlähtöpäivänä  $0,04 \text{ g m}^{-3}$  ( $\text{cv} = 16 \%$ ,  $n = 9$ ). Piileviä löytyi tasaisesti koko vesikerroksesta, kun taas syvänteen toiseksi yleisin ryhmä kultalevät oli selvästi painottunut enemmän pintakerrokseen. Kultalevien biomassassa kasvoi huomattavasti kevään edistyessä (Kuva 22.). Kultalevien biomassan syvyysjakauman mediaani oli tutkimusajan alussa  $0,007 \text{ g m}^{-3}$  ( $\text{cv} = 59 \%$ ,  $n = 9$ ) ja lopussa  $0,03 \text{ g m}^{-3}$  ( $\text{cv} = 50 \%$ ,  $n = 9$ ).

Viherleviä oli syvänteellä paikoitellen melko runsaasti. Ne olivat muodostamassa muun muassa ensimmäisen näytteenotokerran 70 metrin biomassahuippua (Kuva 22.). Toisaalta taas niiden esiintyminen oli välillä lähes olematonta. Viherlevien tavoin panssarileviä löytyi näytteistä hyvin vaihtelevasti. Nielulevät kasvoivat ajan myötä tärkeäksi kasviplanktonryhmäksi syvänteellä. Viimeisellä näytteenotokerralla niiden biomassan syvyydjakauman mediaani oli jo  $0,007 \text{ g m}^{-3}$  (cv = 26 %, n = 9), kun se ensimmäisellä näytteenotokerralla oli vain  $0,001 \text{ g m}^{-3}$  (cv = 98 %, n = 9) (Kuva 22.). Sinibakteereja oli syvänneäynteissä linjanäytteitä enemmän, mutta määrät jäivät kuitenkin tarttumalevien, silmälevien, yhtymälevien ja Prasinophyceae-ryhmän tapaan vähäisiksi.

## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1. Jäänalaisen kasviplanktonbiomassan kehitys

Lämpötilan nousu nostaa yleensä kasviplanktonin kasvunopeutta. Esimerkiksi *Asterionella*-piilevän yhteyttämisnopeuden on havaittu kasvavan 2,2-kertaiseksi lämpötilan noustessa viidestä viiteentoista asteeseen ja 2,4-kertaiseksi lämpötilan noustessa kahdeksasta seitsemääntoista asteeseen (Reynolds 1984, Butterwick ym. 2005). Kasvunopeuksissa eri lämpötiloissa on myös suuria eroja eri lajien välillä. Jotkut yleiset lajit kykenevät suhteellisen nopeaan kasvuun myös alle viiden asteen lämpötiloissa (Butterwick ym. 2005). Tällaisia lajeja ovat monet kevätmaksimien muodostajalajit, kuten *A. formosa* ja jotkut siimalliset lajit. Tässä tutkimuksessa veden lämpötilaerot eivät näkyneet selvinä eroina klorofylli- ja biomassarvoissa eri näytepisteiden välillä, vaikka a-klorofyllipitoisuudet näyttivätkin olleen hieman korkeampia lähempänä rantaa. Syy siihen miksi eroja ei löytynyt, saattaa johtua lämpötilaerojen pienuudesta. Lämpötilaero lähimpänä rantaa olevan ja syvänteellä sijaitsevan näytepisteen välillä oli suurimmillaankin vain asteen luokkaa. Selvän lämpötilasta johtuvan suuntauksen havaitsemista saattoi vaikeuttaa myös kasviplanktonin esiintymisen laikuittaisuus. Kasviplanktonin esiintymisessä on havaittu olevan suurta paikoittaista hajontaa myös jään alla, vaikka tuulen vaikutus on olematonta (Cloern ym. 1992).

On myös mahdollista, että valo oli tärkein kasviplanktonin jäänalaista kasvua rajoittava tekijä. Tällaiseen tulokseen ovat aikaisemmin päätyneet muun muassa Tulonen ym. (1994) laboratorio- ja kenttäkokeissaan Pääjärvellä. Myös heidän tutkimuksessaan veden

lämpötila nousi tutkimusaikana vain asteen verran, ja lämpötilan vaikutus perustuotantoon saattoi jäädä siksi toteamatta. Tutkimuksissaan viidellä pienellä metsäjärvellä Arvola ja Kankaala (1989) totesivat valon rajoittavan jäänalaista kasvua. Heidän tutkimuksensa metsäjärvillä veden väri vaihteli välillä 15–370 mg Pt l<sup>-1</sup>, kun veden väri Pääjärvässä samaan aikaan oli heidän mukaansa 40–60 mg Pt l<sup>-1</sup>. Näyttääkin siltä, että jään alla matalissa (< 4°C) lämpötiloissa elämään kykeneville kasviplanktonlajeille valon määrä rajoittaa ensisijaisesti kasvua. Tässä tutkimuksessa jäät heikkenivät ja lähtivät lämpimänä keväänä koko näytteenottolinjalta samaan aikaan, ja loivat näin melko tasapuoliset valaistusolosuhteet tutkituille pisteille, eikä eroja pisteiden välillä siis havaittu. Kuitenkin jäästä ensimmäiseksi vapautuneesta rantasulasta otetuissa näytteissä a-klorofyllipitoisuus ja kasviplanktonbiomassa olivat hieman linjan keskiarvoja korkeampia.

Kevään edistyessä valon määrä lisääntyi, samalla kun veden lämpötila nousi ja aiheutti planktonin keijuntaa helpottavia virtauksia. Se, että kasviplanktonbiomassa kasvoi linjalla tutkimusaikana merkitsevästi, mutta a-klorofyllipitoisuus ei, kertonee planktonlajien vaihtoehtoista kasvukeinoista ja sopeutumisesta erilaisiin valaistustiloihin. Useiden levien on todettu olevan miksotrofisia, eli kykenevän hankkimaan hiiltä ja ravinteita esimerkiksi syömällä bakteereita (Isaksson 1998). Talvella, valon määrän ollessa rajoitettua kasviplanktonin onkin havaittu koostuvan pääasiassa miksotrofisista ja heterotrofisista lajeista (Arvola & Kankaala 1989). Kaunisniemen linjalla tutkimusaikana samanaikaisesti tapahtunut kasviplanktonbiomassan kasvu ja biomassan keskimääräisen a-klorofyllipitoisuuden hienoinen lasku saattoivat siis johtua vähemmän klorofylliä sisältävien miksotrofisten lajien biomassan lisääntymisestä. Toisaalta, vähäisessä valossa kasvaneiden kasviplanktonisolujen on useassa tutkimuksessa todettu sisältävän keskimäärin enemmän yhteyttämisspigmentejä kuin runsaassa valossa kasvaneiden, ja kykenevän siksi tehokkaampaan yhteyttämiseen (esim. Meeks 1974, Heyman 1986, Jones ym. 1995). Klorofyllipitoisuuden lasku saattoi siten myös johtua runsaampaan valon määrään sopeutumisesta ja/tai vähemmän klorofylliä sisältävien autotrofisten levälajien lisääntymisestä. Erot a-klorofyllin pitoisuuksien ja kasviplanktonbiomassan välillä Kaunisniemen linjalla osoittavat sen, etteivät klorofyllimittaukset välttämättä anna tarpeeksi luotettavaa kuvaa kasviplanktonyhteisön biomassasta, vaan tueksi tarvitaan myös laskennasta saatava arvio.

Syvänteellä sekä a-klorofyllipitoisuus että kasviplanktonbiomassa kasvoivat tutkimusaikana, ollen kuitenkin koko ajan linjan pintaveden pitoisuuksia alhaisempia. Syvänteen alhaisempi lämpötila voisi olla ainakin osasyynä eroihin. Syvyys vaikutti klorofyllipitoisuuksiin vähentävästi niin, että 40 metrin alapuolelta kerätyt näytteet erosivat pintanäytteistä. Tämä selittyy vähenevällä valon määrällä. Valon määrä vähenee humuspitoisessa järvessä nopeasti syvyyden kasvaessa, sillä humusaineet absorboivat valoa tehokkaasti (mm. Salonen ym. 1992). Pääjärven näkösyvyys on vuoden 1981 jälkeen ollut elokuussa alle 2,5 metriä (Lehtinen 2000), jolloin valaistun vesikerroksen paksuus on ollut Reynoldsin (1984) mukaan 1,2–2,7 –kertainen, eli noin 3-7 metriä. Talvella valon tunkeutumista veteen parantaa kesää pienempi vedessä keijuvien hiukkasten määrä, mutta toisaalta jää ja lumi heijastavat valon säteitä pois, joten valaistu vesikerros oli tutkimusaikana huhtikuussa luultavasti selvästi kesäistä pienempi. Siten valo-olot Pääjärven syvännepisteen yli 70 metrin vesipatsaassa ovat ainakin viiden metrin alapuolella olleet hyvin heikot. Miksi sitten klorofyllipitoisuuksissa näkyi eroja vasta 40 metrin alapuolella? Ilmeisesti veden konvektiivinen sekoittuminen (Kuva 3a.) esti kasviplanktonsolujen vajoamisen ja tasoitti ylimpien vesikerrosten leväpitoisuuksia. Täyskierron pohjasedimenteistä irrottamat edellisen kasvukauden jäljiltä sinne varastoituneet keustosolut eivät voi olla selityksenä, sillä klorofylliprofiilit (Kuva 6.) olivat syvänteellä samankaltaisia jo ennen täyskierron alkamista.

Kasviplanktonin kokonaisbiomassoissa syvyyseroja ei näkynyt. Selityksen voisivat tarjota tasaisesti yleisenä koko vesikerroksessa esiintyneet lajit, kuten *Rhizosolenia longiseta* ja *Aulacoseira*-suvun lajit. Toisena mahdollisena selityksenä ovat miksotrofiset lajit, joiden on arveltu saavan kilpailuedun pimeissä olosuhteissa fototrofisiin nähden (Berninger ym. 1992). Miksotrofien vaikutus näkyy ensimmäisen näytteenottopäivän syvänteiden alhaisemmissa kasviplanktonbiomassan klorofyllipitoisuuksissa (Kuva 18b.). Myös heterotrofiset flagellaatit olivat tärkeä ryhmä syvänteellä. Syvänteellä onkin ilmeisesti talven aikana käytettävissä orgaanisia ja epäorgaanisia ravinnevaroja, joita heterotrofien ja miksotrofien ravintonaan käyttävät bakteerit hyödyntävät.

Lämpötilan on pääasiallisesti todettu säätelevän bakteerien tiheyttä Pääjärvässä niin, että niiden tiheydet ovat alhaisimmillaan keskitalvella (Salonen 1981). Myös heterotrofisten flagellaattien laidunnus ja ravinnon saatavuus rajoittavat bakteerien tiheyttä (Berninger ym. 1991). Tulonen ym. (1994) arvelivat tutkimuksessaan bakteerien tuotannon ja flagellaattien

laidunnuksen olevan Pääjärvässä tammi-huhtikuussa 0-2 metrin syvyydessä suurin piirtein yhtä suurta. Tulosen ym. (1994) mukaan alhaiset bakteeritiheydet saattavat toisinaan myös rajoittaa heterotrofisten flagellaattien tuotantoa Pääjärvässä. Tässä tutkimuksessa heterotrofisten flagellaattien biomassat eivät muuttuneet ajan kuluessa. Lämpötilan nousu saattoi olla bakteereille ja sen myötä myös flagellaateille merkityksettömän pientä.

Mielenkiintoinen yksityiskohta syvänteen biomassaprofiileissa oli ensimmäisenä näytteenottopäivän 60 ja 70 metrin biomassahuippu, joka oli huomattava sekä kasviplanktonin että heterotrofisten flagellaattien kohdalla (Kuvat 9., 17. & 20.). A-klorofyllipitoisuuksissa vastaavaa huippua ei havaittu, minkä vuoksi biomassan klorofyllipitoisuus oli keskimääräistä alhaisempi (Kuva 18b.). Kyseisen biomassahuipun muodostajina saattoivat olla miksotrofiset levät. Kuitenkin piilevät ja viherlevät olivat yleisimmät leväryhmät kyseisissä näytteissä (Kuva 22.), eikä näiden ryhmien planktisista muodoista ole löytynyt miksotrofisia lajeja (Isaksson 1998). Lisäksi varsinkin viherlevät sisältävät runsaasti a-klorofylliä (Reynolds 1984). Koska syvänäytteiden piilevä- ja viherleväsolut eivät syvänteen pimeydessä kykene yhteyttämään, on niiden täytynyt kulkeutua syvänteelle suotuisammilta alueilta. Ehkä biomassan alhainen klorofyllipitoisuus kertoo pii- ja viherleväsolujen rappeutumisesta ja kuolemasta elinkelvottoman pimeässä vesikerroksessa. Luultavimman selityksen sekä biomassojen syvyserojen puuttumiseen että ensimmäisen näytteenottopäivän syvänteen biomassahuippuihinkin tarjoaa niin kutsuttu pohjakonvektio. Se syntyy, kun jään läpäisevä auringon säteily tai sedimentteihin varastoitunut lämpö lämmittää vettä, mikä johtaa gravitaativirtauksiin järven eri syvyisten alueiden välillä (esim. Kenney 1996). Nopeammin lämpeneviltä matalilta ranta-alueilta virtaa pohjaa pitkin syvänteelle painavaa lämmintä vettä, joka kuljettaa mukanaan muun muassa ravinteita ja planktonia.

Kasviplanktonbiomassan hajonta eri näytepisteiden ja päivien välillä oli Kaunisniemen linjalla huomattavasti suurempaa kuin biomassan vaihtelu syvänteellä syvyyden ja ajan mukana. Syvänteen ja linjan näytteet laskettiin satunnaisessa järjestyksessä, joten erot eivät voi johtua laskennan edistyessä tapahtuneesta oppimisesta. Lisäksi hajontaerot näkyvät osittain myös helposti tunnistettavien taksonien, kuten *Rhizosolenia*, *Chrysococcus* ja *Rhodomonas*, linjabiomassoissa (Kuvat 7., 10. & 12.). Lisävarmuutta tuloksiin tuo klorofylli-a/tuorebiomassa – suhteen vertailu aiempiin tutkimuksiin. Esimerkiksi Pyreneitten vuoristossa sijaitsevalla, Pääjärveä syvyydeltään ja vuodenajoinaan

muistuttavalla Redó-järvellä tehdyssä tutkimuksessa (Felip & Catalan 2000) klorofylli/biomassa – suhde oli lähellä tämän tutkimuksen vastaavaa. Kaunisniemen pintanäytteiden biomassojen suuri hajonta johtuneekin vain kasviplanktonin esiintymisen laikuittaisuudesta.

#### **4.2. Kasviplanktonlajisto jään alla**

Lehtisen (2000) pro gradu – työssä Pääjärven jäänalaisessa kasviplanktonyhteisössä tammi-huhtikuussa biomassaltaan tärkeimpiä ryhmiä olivat sinibakteerit, piilevät ja nielulevät, ja lukumäärältään tärkeimpiä nielulevät, tarttumalevät, viherlevät ja kultalevät. Tässä tutkimuksessa biomassaltaan tärkeimpiä lajiryhmiä olivat kultalevät, piilevät sekä Kaunisniemen linjalla paikoitellen panssarilevät, ja syvänteellä lisäksi heterotrofiset flagellaatit. Lukumääräisesti tärkeitä ryhmiä olivat lisäksi nielulevät ja jossain määrin myös tarttumalevät ja viherlevät. Huomattavin ero oli kuitenkin sinibakteerien biomassaosuudessa. Sinibakteerien on todettu suosivan korkeita lämpötiloja (esim. Pearl 1988), joten niiden suhteellisen pieni osuus tässä tutkimuksessa oli odotettu. Kuitenkin, sekä Lehtisen (2000) tutkimuksessa että tässä tutkimuksessa löydetystä sinibakteereista valtaosa oli rihmamaisia Nostocales – lahkoon kuuluvia leviä. Kyseisen lahkoon edustajien joukosta on löydyntynyt vähäiseen valoon ja matalaan lämpötilaan sopeutuneita lajeja, kuten *Aphanizomenon flos-aquae* (Lehtimäki ym. 1997). Erot sinibakteerien osuuksissa tutkimusten välillä johtunevat vain erilaisista näytteenottoajankohdista ja vaihtelusta vuosien välillä.

Kultalevien on osoitettu olevan runsas ryhmä humusjärvissä (Arvola ym. 1999). Granberg (1970) havaitsi pienten kultalevien tärkeyden Pääjärven kasviplanktonbiomassassa heti jäiden lähdön jälkeen. Lehtisen (2000) tutkimuksessa kultalevät olivat jään alla tärkeitä tiheydessä mitattuna, mutta niiden biomassat jäivät pieniksi. Tässä tutkimuksessa kultalevät olivat biomassaltaan huomattavan tärkeä ryhmä, varsinkin Kaunisniemen linjalla ennen jäiden lähtöä. Ero Lehtisen (2000) tutkimukseen saattaa johtua lajistollisista eroista, vaikkakin tämän tutkimuksen suuri kultaleväbiomassa oli pienikokoisen *Chrysococcus spp.* – lajin ansiota.

Siimojensa avulla liikkuvat nielulevät ovat myös yleisiä humuspitoisissa järvissä (Ilmavirta 1983). Nielulevien on aiemmin todettu vallitsevan Pääjärven kasviplanktonia aikaisesta

keväästä loppusyksyyn jopa 70 % osuudella kokonaisbiomassasta (Ilmavirta 1982). Tässä työssä vastaavia osuuksia ei jäänalaisesta Pääjärvestä löytynyt.

Piilevien on todettu sietävän heikkoja valo-oloja ja alhaista lämpötilaa, ja kykenevän jopa kasvuun, jos vedessä on samaan aikaan keijunnalle välttämättömiä virtauksia (Reynolds 1973). Piilevät onkin todettu tärkeiksi kaikentyyppisissä eteläsuomalaisissa järvissä (esim. Ilmavirta 1983). Tässäkin tutkimuksessa ne olivat kultalevien ohella biomassaltaan tärkein ryhmä. Piileviä esiintyi Kaunisniemen linjalla kaikissa näytepisteissä ja syvänteelläkin tasaisesti koko vesikerroksessa huolimatta siitä, että jää esti tuulen sekoittavan vaikutuksen viimeisiin näytteenottopäiviin asti.

Lehtinen (2000) havaitsi panssarilevien osuuden kokonaisbiomassasta olevan Pääjärvässä suurimmillaan kevättalvella ja alkukesästä. Panssarilevät kykenevät hyvinä uimareina liikkumaan tarvittaessa suotuisampiin vesikerroksiin (Hackett ym. 2004). Panssarilevien runsas esiintyminen Kaunisniemen linjan pintanäytteissä 21. ja 24.4. (Kuva 21.) saattaa selittyä lajien valohakuisuudella säätilaltaan pilvisinä ja sumuisina päivinä. Panssarilevien esiintymisen runsasta paikoittaista vaihtelua tässä tutkimuksessa voisi myös selittää jonkinasteinen allelopatia. Talvella jään alla esiintyvän *Peridinium aciculiferum* – panssarilevän on todettu kykenevän tuottamaan myrkkyä, jonka avulla laji pystyy syrjäyttämään muut kasviplanktonlajit ravinteiden ollessa vähissä ja muodostamaan tiheitä kukintoja (Rengefors & Legrand 2001). *Peridinium*-suvun lajit olivat *Gymnodinium*-suvun lajien ohella yleisimpiä panssarileviä tutkituissa näytteissä.

### **4.3. Täyskierron vaikutus kasviplanktonyhteisöön**

Täyskierron alkamisen vaikutus Pääjärven syvänteen kasviplanktonyhteisöön ei tullut selvästi esiin a-klorofyllin, biomassan ja leväryhmien tasoilla, mutta lajitasolla vaikutusta on nähtävissä enemmän. Liikkumiskykyisten *Chrysococcus*-suvun kultalevien ja *Rhodomonas*-suvun nielulevien tiheydet olivat 14.4. kerätyissä näytteissä yli 30 metrin syvyyksiä hyvin pieniä. Veden sekoittuessa yhä syvemältä näiden sukujen edustajia alkoi esiintyä myös syvemmistä vesikerroksista. Pienikokoisten kasviplanktonsolujen uintikyky ei siis ilmeisesti riittänyt vastustamaan jäänalaisia konvektiovirtauksia. Tällainen syvyysijaintinsa kontrolloinnin menetys ei ole harvinaista, sillä liikkumiskykyiset levät eivät yleensä kykene säätelemään syvyysijaintiaan suurten järvien tuulten sekoittamassa

vesikerroksessa (Arvola ym. 1999). Täyskierron alkaminen saattoi olla näille lajiryhmille negatiivinen asia, sillä se heikensi niiden kykyä pysytellä valoisammissa kerroksissa, vaikka ne mahdollisesti mikсотrofisina eivät välttämättä olekaan täysin riippuvaisia valosta (Porter 1988). Kuitenkin molemmat kasviplanktonsuviut näyttivät säilyttävän syvyyssijaintinsa kontrolloinnin ainakin osittain täyskierrosta huolimatta, sillä niiden syvyyssijaintien muoto pysyi syvyyden mukaan laskevana. Epävarmuutta täyskierron vaikutuksesta liikkumiskykyisiin leviin tuovat myös *Chrysococcus*-kultalevien ja *Rhodomonas*-nielulevien kasvukertoimet syvänteellä. Kyseiset kasviplanktonsuviut kasvoivat syvänteellä tutkimusaikana kolminkertaisella tai jopa nelinkertaisella nopeudella yli 40 metrin syvyyksissä verrattuna matalampiin vesikerroksiin.

Vaikka *Chrysococcus*-kultaleväsuvun kasvunopeus laski tutkimusaikana syvänteellä (Kuva 15.), pysytteli se kuitenkin koko ajan vahvasti positiivisena ja selvästi korkeampana kuin Kaunisniemen linjan pintanäytteissä. Koska kyseisten kultalevien kasvu oli voimakkainta yli 40 metrin syvyyksissä, voisi syvänteen linjaa korkeampien kasvukerrointen selityksenä olla pohjakonvektion ranta-alueilta kuljettama levälisäys. Pohjakonvektion mahdollista vaikutusta tukee myös se, että syvänteen kasvukerrointen erot pinnan ja yli 40 metrin syvyyden välillä näkyivät parhaiten ennen vesikerroksia sekoittavan täyskierron alkua. *Rhodomonas*-suvun nielulevien kasvukerrointen erot Kaunisniemen linjalla ja syvänteellä eivät olleet yhtä huomattavat kuin *Chrysococcus*-kultalevien kohdalla. Myöskään pohjakonvektion vaikutus syvänteen kasvukertoimiin ei ollut aivan yhtä suuri, mutta kuitenkin selkeä. Täyskierron vaikutuksesta liikkumiskykyisiin *Chrysococcus*-kultaleviin ja *Rhodomonas*-nieluleviin ei tämän tutkimuksen perusteella pystytä tekemään varmoja johtopäätöksiä. Ranta-alueilta alkanut veden lämpeneminen sai aikaan pohjakonvektiota, joka saattoi nostaa syvänäytteiden kasvukertoimia huomattavasti varsinkin ensimmäisen ja toisen näytteenottopäivän välisenä aikana. Lämpenemisen jatkuminen johti lopulta täyskiertoon, mikä luonnollisesti tasoitti eri vesikerrosten kasvukerroineroja, mutta ei välttämättä niinkään vähentänyt itse kasvua. Kaunisniemen linjalla *Rhodomonas*-nielulevien ja *Chrysococcus*-kultalevien kasvukertoimiin saattoivat vaikuttaa jo valmiiksi syvännettä huomattavasti korkeammat biomassat ja siitä johtuva kireämpi kilpailutilanne. Toisaalta, näiden kahden liikkumiskykyisen levätaksonin kasvu linjalla ei ollut tutkimusaikana tilastollisesti merkitsevää, vaikka lämpötila ja valon määrä lisääntyivätkin, mikä saattaa myös johtua veden sekoittumisen negatiivisesta vaikutuksesta. On myös hyvä



huomata, että säätila vaikutus näkyy linjan pintanäytteissä huomattavasti helpommin kuin syvänteiden koko vesikerroksessa.

Täyskierron alkamisella on havaittu olevan positiivinen vaikutus sellaisiin liikuntakyvyttömiin leväpopulaatioihin, joiden sedimentoitumisnopeus on pienempi tai yhtä suuri kuin veden pystysuuntainen sekoittumisnopeus (Matthews & Heaney 1987, Kelley 1997). Tällaisia leviä ovat monet yhdyskuntia muodostavat piilevät. Liikuntakyvyttöminä ja suhteellisen painavina ne ovat alttiita sedimentoitumiselle, ja siksi ne tarvitsevat veden kiertoa pysyttämiseen yhteyttämisen mahdollistavissa vesikerroksissa. Veden jatkuvan sekoittumisen on arveltu hyödyttävän erityisesti korkean piipitoisuutensa vuoksi painavia *Aulacoseira*-suvun piilevälajeja (Agbeti ym. 1997). Jään alla tapahtuvan sekoittumisen on todettu myötävaikuttavan esimerkiksi *Aulacoseira baikalensis* – piilevän kukintaan maaliskuisessa Baikal-järvessä (Kelley 1997). *Aulacoseira*-suvun lajeja kevyempien, *Fragilaria*- ja *Rhizosolenia*-piileväsukujen lajien taas on arveltu pärjäävän paremmin heikommin sekoittuvassa vesikerroksessa (Agbeti ym. 1997).

Tässä tutkimuksessa sekä *R. longiseta* – piilevän että *Aulacoseira*-suvun lajien biomassat kasvoivat tutkimusaikana, vaikka *Aulacoseira*-lajien kasvu syvänteellä ei ollutkaan tilastollisesti merkitsevää. Molempien piilevätaksonien biomassat kasvoivat Kaunisniemen linjalla paljon nopeammin kuin syvänteellä, missä täyskierron alkamisella ei näyttänyt olevan suurta merkitystä lajien kasvukertoimiin. Pohjakonvektion aiheuttamaa lisäystä syvimmissä vesikerroksissa ei *R. longiseta* – piilevälajin kohdalla *Aulacoseira*-suvun tapaan havaittu. Tämä ero näiden kahden piilevätaksonin välillä saattaa johtua talvehtimis- ja kasvutapaeroista.

Selvää täyskierron aiheuttamaa positiivista vaikutusta ei *Aulacoseira*-suvun ja *R. longiseta* – lajin piilevien esiintymisestä syvänteellä siis havaittu. Kuitenkin erot kasvukertoimissa Kaunisniemen linjan ja syvänteiden välillä selittyvät linjan syväntettä aikaisemmin alkaneella vedenkierrolla, sekä matalammalla vesikerroksella, joka on auttanut piileviä pysyttelemään yhteyttämisen mahdollistavassa valaistuksessa. Sentristen piilevien, kuten *Aulacoseira*-suvun lajien on todettu muodostavan keustosoluja, jotka säilyvät epäedullisen kauden yli pohjan sedimenteissä (Reynolds 1973). Seuraava täyskierto palauttaa solut sedimenteistä takaisin veteen ja solut ovat valmiina kasvuun, edellyttäen että olosuhteet ovat parantuneet suotuisiksi. Toisaalta, pitkäikäisten piileväsukujen lajit, kuten

*Rhizosolenia*, eivät muodosta erillisiä kestosoluja, mutta niiden solut voivat säilyä elinvoimaisina useita kuukausia. Kaunisniemen linjan syvänteeseen verrattuna korkeat kasvukertoimet voivat siis johtua myös veden kierron sedimenteistä vapauttamista kasviplanktonsoluista.

#### **4.4. Mikсотrofia jäänalaisena selviytymiskeinona**

Mikсотrofialla tarkoitetaan saman organismin kykyä hankkia energiaa ja/tai ravinteita sekä yhteyttämällä (käyttäen valoa ja epäorgaanisia ravinteita), että heterotrofialla, eli syömällä bakteereita ja muuta orgaanista ainesta valon ja ravinteiden rajoittaessa kasvua (Jones 2000). Kyky mikсотrofiaan on kehittynyt itsenäisesti monta kertaa kasviplanktontaksonien joukossa, mikä on ehkä paras todiste mikсотrofian hyödyllisyydestä evolutiivisena strategiana (Jones 1994). Saman kehityksen tuloksena mikсотrofian aste ja ravinnonhankintakäyttäytyminen vaihtelevat laajasti lajien keskuudessa (Jones 1997). Pääasiallisesti autorofisten tai pääasiallisesti heterotrofisten lajien on huomattu siirtyvän toisinaan mikсотrofiaan kilpailuedun saavuttamiseksi (Ollrik 1998). Tämän tutkimuksen näytteissä esiintyneistä kasviplanktonluokista mikсотrofisia lajeja on löytynyt ainakin nielulevien, panssarilevien, tarttumalevien ja kultalevien joukosta (esim. Bird & Kalff 1986, Jones ym. 1995, Li ym. 2000, Urabe ym. 2000).

Mikсотrofisten flagellaattien ekologista roolia voi olla vaikea määritellä. Kun mikсотrofit esiintyvät vallitsevina, kuten ajoittain paikoitellen jään alla (esim. Berninger ym. 1992), ensimmäisen asteen tuottajat ja bakterivorit saattavat olla samoja eliöitä. Petoina, mikсотrofit ovat mukana saalispopulaatioiden pienentämisessä ja energian siirrossa, sekä ravinteiden kierron nopeuttamisessa (mm. Salonen & Jokinen 1988). Itse mikсотrofit taas ovat kohtuullisen pienen kokonsa, hyvän ravintoarvonsa ja paksun soluseinän puutteensa vuoksi yksi laiduntajien eniten syömistä kasviplanktonryhmistä (Isaksson 1998), joten bakteerien sisältämästä energiasta huomattava osa voi mikсотrofien kautta siirtyä korkeampien trofiatasojen käyttöön. Tässä tutkimuksessa tosin kasviplanktonin laiduntajien tiheydet olivat talven jäljiltä vielä merkityksettömän alhaisia.

Kultalevien ja nielulevien on huomattu dominoivan kasviplanktonyhteisöä jään alla ja juuri jäiden lähden jälkeen lauhkean vyöhykkeen kohtuullisen ravinnepitoisuuden järvissä (Granberg 1970, Agbeti & Smol 1995). Tässä tutkimuksessa kultalevät olivat

biomassaltaan jopa piileviä yleisempiä Kaunisniemen linjan pintanäytteissä, ja syvänteelläkin ne näyttivät keskittyvän enemmän veden pintakerrokseen ennen täyskierron alkamista. Nieluleviä sen sijaan löytyi tasaisesti koko vesikerroksesta, vaikka ei kuitenkaan kultalevien ja piilevien vertaisia määriä. Kultalevien ja nielulevien menestyksen jäänalaisessa kasviplanktonyhteisössä on arveltu johtuvan niiden kykenemisestä mikсотrofiaan (Bird & Kalff 1986, 1987, Porter 1988), sekä selviytymisestä alhaisissa lämpötiloissa (Morgan & Kalff 1975, Butterwick ym. 2005). Ne myös pystyvät liikkumalla etsimään suotuisampia valo- ja ravinneolosuhteita (Reynolds 1976, Ilmavirta 1983, Salonen ym. 1984). Tässä tutkimuksessa yleisimpinä esiintyneiden *Crysooccus*-suvun kultalevälajien joukosta on löydetty mikсотrofisia lajeja, kuten myös suvuista *Dinobryon*, *Mallomonas*, *Ochromonas* ja *Pseudopedinella* (Porter 1988, Olrik 1998).

Kultalevien ja nielulevien eri syvyyskerrokseen levittäytymisen pieniä eroja ennen täyskierron alkamista tässä tutkimuksessa voi selittää erilainen mikсотrofian aste. Pintakerroksissa pysyttelevät kultalevät voivat pyrkiä hyödyntämään vähäisen valon määrän yhteyttämällä, kun taas syvällä pimeässä oleilevien nielulevien tuotannon perusta voi olla toisenlainen. Jones (1997) sijoittaakin muun muassa *Dinobryon divergens* – kultalevän mikсотrofiluokittelussaan sellaiseen ryhmään, johon kuuluu pääasiallisesti yhteyttäviä levälajeja, jotka lisäksi turvautuvat fagotrofiaan valon ollessa rajoitettua. *D. sertularia* ja *D. cylindricum* – kultalevien Jones (1997) taas kertoo lisäävän fagotrofiaa valon lisääntyessä. Kaikkia näitä kolmea *Dinobryon* –suvun lajeja löytyi tämän tutkimuksen näytteistä, mutta tiheydet olivat pieniä, varsinkin *Chrysooccus* – kultaleviin verrattuna. *Chrysooccus* –suvun kultalevien mikсотrofisuutta ei ole tutkittu kovinkaan paljon. Ilmeisen hyvin ne kuitenkin Pääjärven pimeissäkin elinolosuhteissa pärjäsivät.

Jonesin (1997) luokittelussa jotkin *Cryptomonas*-nielulevälajit on sijoitettu ryhmään, jossa fagotrofiaa käytetään ainoastaan solujen elossasäilymiseen pimeän ajan yli, eikä siis ollenkaan kasvuun. Urabe ym. (2000) tulivat tutkimuksessaan toisenlaiseen tulokseen ja arvelivat *Cryptomonas* sp. – nielulevän hankkivan energiansa pääosin yhteyttämällä, mutta käyttävän bakteereja saadakseen ravinteita ja muita kasvulle välttämättömiä yhdisteitä. Lajin todettiin pidättäytyvän bakteerien käytöstä jos yhteyttäminen ei ollut mahdollista. *Cryptomonas* sp. – nielulevän mikсотrofisuus olisi siten suoraan verrannollista yhteyttämiseen, ja valon määrään, eikä mikсотrofisuus olisikaan yhteyttämisen vaihtoehto. Ehkä valon määrä rajoittikin nielulevien kasvua vielä tämän tutkimuksen aikana, ja niiden

osuudet alkoivat siksi kasvaa niin hitaasti. Toisaalta, ainakin *Cryptomonas erosa* – nielulevän kasvun on todettu olevan valon suhteen tyydytettyä ja rajoitettua jo hyvin alhaisilla valotasooilla, ja liikuntakykyinen laji etsiytyy sopivan hämäriin elinympäristöihin (Morgan & Kalff 1975). On kuitenkin hyvä huomata, että vaikka *Cryptomonas*-suvun nieluleviä näytteissä esiintyikin, ne eivät olleet taksoninsa yleisimpiä edustajia. *Rhodomonas*-suvun nieluleviä esiintyi sekä tiheydessä että biomassassa mitattuna enemmän.

Tämän tutkimuksen yleisimpien mikсотrofisten leväsukujen *Chrysococcus*-kultalevien ja *Rhodomonas*-nielulevien tiheydet kasvoivat syvänteellä tutkimusaikana tilastollisesti merkitsevästi, mutta eivät Kaunisniemen linjan pintanäytteissä. Kyseisten lajien biomassat laskivat linjalla syvemmillä vesille siirryttäessä, vaikka erot eivät tilastollisesti merkitseviä olleetkaan. Kuitenkin syvänteelläkin nämä lajit viihtyivät paremmin veden pintakerroksissa, vaikka joidenkin päivien näytteissä ne näyttivät viihtyvän parhaiten viiden tai kymmenen metrin syvyydessä. Voi olla mahdollista, että lisääntyvä valon määrä esti niiden kasvua Kaunisniemen linjalta kerätyissä pintanäytteissä. Erot linjan ja syvänteen välillä saattoivat myös johtua ainoastaan erilaisista kilpailuoloista muiden leväryhmien kanssa. Liian korkea valon määrä tuskin kuitenkaan esti *Chrysococcus*-kultalevien kasvua Kaunisniemen linjalla, sillä niiden esiintyminen oli huipussaan juuri rantasula-alueella. *Rhodomonas*-nielulevienkin tiheys oli korkeimmillaan sula-alueella, joten muuttuva ja kiristynyt kilpailutilanne autotrofisten levien kanssa tarjoaa järkevimmän selityksen näiden taksonien tiheyden vähäiseen kasvuun Kaunisniemen linjalla. Syvänteellä liikuntakykyisillä mikсотrofeilla saattoi vielä olla etulyöntiasema resurssikilpailussa, ja kasvu oli mahdollista.

Liikuntakyvyn ja itse mikсотrofian antamia etuja voi olla joskus vaikea erottaa toisistaan. Mikсотrofisten lajien on todettu vallitsevan kasviplanktonyhteisöä pohjoisruotsalaisessa Örträsket järvessä alkukesällä, kun valoa on riittävästi ja bakteerien tuotanto korkeaa (Bergström ym. 2003). Positiivinen korrelaatio mikсотrofien biomassan ja valon määrän välillä kertoo mahdollisesti mikсотrofien tarpeesta hankkia energiaa myös yhteyttämällä. Örträsket-järven vesi sisältää Pääjärven veden tapaan runsaasti humusaineita, mikä vaikuttaa järven valo-oloihin heikentävästi. Mikсотrofien vallitsevuus autotrofeihin verrattuna dystrofisessa järvessä saattoikin johtua niiden kyvystä liikkua ja hyödyntää tällä tavoin parhaat elinolot. Toisaalta, samassa tutkimuksessa mikсотrofien määrä korreloi

positiivisesti myös bakteerien tuotannon kanssa, mikä kertoo itse heterotrofisen kyvyn hyödyntämisestä. Miksotrofisten lajien kilpailuetu kokonaan autotrofisiin tai heterotrofisiin lajeihin nähden valon ja ravinteiden rajoittaessa kasvua muodostuukin luultavasti liikkumiskyvyn, autotrofian ja heterotrofian yhdistymisestä.

## 5. JOHTOPÄÄTÖKSET

Keväällä Pääjärven kasviplanktonyhteisössä tapahtuu merkittäviä muutoksia jo ennen jäiden lähtöä. Muutoksien takana on valo-olojen parantuminen. Veden lämpötilan nousun vaikutus jäänalaiseen leväyhteisöön ei ole yhtä selkeä kuin valon, eikä sitä tässä tutkimuksessa pystytty todentamaan. Näytepisteen etäisyydellä rannasta ei myöskään näytä olevan kovin selvää vaikutusta pintaveden kasviplanktonyhteisöön, ainakaan ennen mahdollisen lämpörintaman muodostumista. Liikkumiskyky ja miksotrofia ovat levälajeille hyödyllisiä ominaisuuksia jäänalaisessa Pääjärvässä. Jäänalaisen täyskierron alkaminen vähentää liikkumiskyvyn tarvetta, mikä suosii muun muassa isokokoisia piileviä. Miksotrofian ja liikkumiskyvyn hyötyjen erottaminen ei tässä tutkimuksessa onnistunut, sillä kaksi yleisintä flagellaattisukua, *Chrysococcus*-kultalevät ja *Rhodomonas*-nielulevät ovat molemmat ilmeisesti miksotrofisia. Joka tapauksessa levälajit selviävät jäänalaisessa keväisessä Pääjärvässä ilmeisen monenlaisin elinstrategioin.

Erot klorofylli-a – pitoisuuksien ja kasviplanktonbiomassan välillä tässä tutkimuksessa osoittivat, että klorofyllimittaukset eivät ainakaan miksotrofisten ja heterotrofisten flagellaattien runsaan esiintymisen aikoina anna tarpeeksi luotettavaa kuvaa kasviplanktonyhteisön koosta, vaan tueksi tarvitaan laskennasta saatava arvio biomassasta. Tulevissa tutkimuksissa tutkimusaikaa voitaisiin pidentää jatkumaan kauemmin jäiden lähdön jälkeen, jotta myös lämpörintaman mahdollinen eteneminen ja vaikutus kasviplanktoniin voitaisiin todeta. Tutkimuksia tarvittaisiin myös säätilaltaan erilaisina keväinä. Valon voimakkuuden mittaukset jään alla eri näytepisteissä voisivat osaltaan auttaa lämpötilan ja valon vaikutusten erottamisessa. Mittaukset eri näytepisteissä jään alla huomioisivat suoraan myös pilvisyydestä ja jään paksuudesta johtuvan vaihtelun valaistuksessa.

## **KIITOKSET**

Haluan kiittää Kalevi Salosta mielenkiintoisesta tutkimusaiheesta, sekä asiantuntevasta ja kärsivällisestä ohjauksesta. Kiitokset myös Arja Palomäelle hankalien levien tunnistusavusta, Pedro Aphalolle neuvoista aineiston tilastolliseen käsittelyyn, sekä Jukka Seppäselle ja Merja Pulkkaselle avuliaisuudesta tutkimuksen eri vaiheissa.

Vanhempani ja siskoni ansaitsevat kiitokset kannustuksesta tämän kaksivuotisen projektin aikana. Lopuksi haluan ilmaista kiitokseni rakkaalle Jarkolleni korvaamattomasta tuesta ja myötäelämisestä.

## KIRJALLISUUS

- Agbeti M.D. & Smol J.P. 1995. Winter limnology: a comparison of physical, chemical and biological characteristics in two temperate lakes during ice cover. *Hydrobiologia* 304: 221–234.
- Agbeti M.D., Kingston J.C., Smol J.P. & Watters C. 1997. Comparison of phytoplankton succession in two lakes of different mixing regimes. *Arch. Hydrobiol.* 140: 37–69.
- Arvola L. & Kankaala P. 1989. Winter and spring variability in phyto- and bacterioplankton in lakes with different water colour. *Aqua Fennica* 19: 29–39.
- Arvola L., Kankaala P., Tulonen T. & Ojala A. 1996. Effects of phosphorus and allochthonous humic matter enrichment on the metabolic processes and community structure of plankton in a boreal lake (Lake Pääjärvi). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1646–1662.
- Arvola L., Eloranta P., Järvinen M., Keskitalo J. & Holopainen A.-L. 1999. Phytoplankton. Teoksessa: Keskitalo & Eloranta (toim.), *Limnology of humic waters*, Backhuys Publishers, Leiden, 137–171.
- Bengtsson L. 1996. Mixing in ice-covered lakes. *Hydrobiologia* 322: 91–97.
- Bergström A.-K., Jansson M., Drakare S. & Blomqvist P. 2003. Occurrence of mixotrophic flagellates in relation to bacterioplankton production, light regime and availability of inorganic nutrients in unproductive lakes with differing humic contents. *Freshwater Biology* 48: 868–877.
- Berninger U.-G., Finlay B. J. & Kuuppo-Leinikki P. 1991. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 36: 139–147.
- Berninger U.-G., Caron D. A. & Sanders R. W. 1992. Mixotrophic algae in three ice-covered lakes of the Pocono Mountains, U.S.A.. *Freshwat. Biol.* 28: 263–272.
- Bird F. & Kalff J. 1986. Bacterial grazing by planktonic lake algae. *Science* 231: 493–495.
- Bird F. & Kalff J. 1987. Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Limnol. Oceanogr.* 32(2): 277–284.
- Bolsenga S.J., Herdendorf C.E. & Norton D.C. 1991. Spectral transmittance of lake ice from 400–850 nm. *Hydrobiologia* 218: 15–25.
- Bolsenga S.J. & Vanderploeg H.A. 1992. Estimating photosynthetically available radiation into open and ice-covered freshwater lakes from surface characteristics; a high transmittance case study. *Hydrobiologia* 243/244: 95–104.
- Butterwick C., Heaney S. I. & Talling J. F. 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwat. Biol.* 50: 291–300.
- Cloern J. E., Alpine A. E., Cole B. E. & Heller T. 1992. Seasonal changes in the spatial distribution of phytoplankton in small, temperate-zone lakes. *J. Plankton Res.* 14: 1017–1024.
- Cronberg G., Gelin C. & Larsson K. 1975. Lake Trummen restoration project II. Bacteria, phytoplankton and phytoplankton productivity. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 1088–1096.
- Eloranta P. 1978. Light penetration in different types of lakes in Central Finland. *Holarctic Ecol.* 1: 362–366.
- Felip M. & Catalan J. 2000. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *J. Plankton Res.* 22: 91–105.
- Granberg K. 1970. Seasonal fluctuations in numbers and biomass of the plankton of Lake Pääjärvi, southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 7: 1–24.

- Hackett J. D., Anderson D. M., Erdner D. L. & Bhattacharya D. 2004. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment. *American Journal of Botany* 91: 1523–1534.
- Heyman U. 1986. The response of photosynthetic parameters to environmental factors in Siggeforasjön, Sweden. *Arch. Hydrobiol.* 106: 155–175.
- Ilmavirta V. 1982. Dynamics of phytoplankton in Finnish lakes. *Hydrobiologia* 86: 11–20.
- Ilmavirta V. 1983. The role of flagellated phytoplankton in chains of small brown-water lakes in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici* 20: 187–195.
- Isaksson A. 1998. Phagotrophic phytoflagellates in lakes – a literature review. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv. Limnol.* 51: 63–90.
- Jones H. L. J., Durjun P., Leadbeater B. S. C. & Green J. C. 1995. The relationship between photoacclimation and phagotrophy with respect to chlorophyll a, carbon and nitrogen content, and cell size of *Chrysochromulina brevilum* (Prymnesiophyceae). *Phycologia* 34: 128–134.
- Jones H. L. J. 1997. A classification of mixotrophic protists based on their behavior. *Freshwat. Biol.* 37: 35–43.
- Jones R. I. 1994. Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. *Marine Microbial Food Webs* 8: 87–96.
- Jones R. I. 2000. Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwat. Biol.* 45: 219–226.
- Kelley D.E. 1997. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension. *J. Plankton Res.* 19: 1859–1880.
- Kenney B. C. 1996. Physical limnological processes under ice. *Hydrobiologia* 322: 85–90.
- Lehtimäki J., Moisander P, Sivonen K. & Kononen K. 1997. Growth, Nitrogen Fixation, and Nodularin Production by Two Baltic Sea Cyanobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 63: 1647–1656.
- Lehtinen S. 2000. *Kasviplanktonin ajallinen vaihtelu Lammin Pääjärvässä*. Pro gradu –tutkielma, Helsingin yliopisto, ekologian ja systematiikan laitos, 61 s.
- Li A., Stoecker D.K. & Coats D.W. 2000. Spatial and temporal aspects of *Gyrodinium galatheanum* in Chesapeake Bay: distribution and mixotrophy. *J. Plankton Res.* 22: 2105–2124.
- Matthews P.C. & Heaney I. 1987. Solar heating and its influence on mixing in ice-covered lakes. *Freshwat. Biol.* 18: 135–149.
- Meeks J. C. 1974. Chlorophylls. Teoksessa: Stewart W. D. P. (toim.), *Algal Physiology and Biochemistry*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 161–175.
- Morgan L. & Kalf J. 1975. The winter dark survival of an algal flagellate – *Cryptomonas erosa* (Skuja). *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 2734–2740.
- Naumenko M.A., Karetnikov S.G. & Tikhomirov A.I. 1996. Main features of thermal regime of Lake Ladoga during the ice-free period. *Hydrobiologia* 322: 69–73.
- Neilson M. A. & Stevens R. J. J. 1987. Spatial heterogeneity of nutrients and organic matter in Lake Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 2192–2203.
- Olrik K. 1998. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes. *Hydrobiologia* 369/370: 329–338.
- Panin G. N. & Karetnikov S. G. 1996. Density structure of fine surface water layer of large lakes and remote measurement of the temperature. *Hydrobiologia* 322: 81–84.



- Pearl H. W. 1988. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnol. Oceanogr.* 33: 823–847.
- Porter G. P. 1988. Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *Hydrobiologia* 159: 89–97.
- Rao Y. R., Skafel M. G. & Charlton M. N. 2004. Circulation and turbulent exchange characteristics during the thermal bar in Lake Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 49: 2190–2200.
- Rengefors K. & Legrand C. 2001. Toxicity in *Peridinium aciculiferum* – an adaptive strategy to outcompete other winter phytoplankton? *Limnol. Oceanogr.* 46: 1990–1997.
- Reynolds C. S. 1973. The seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 3: 89–110.
- Reynolds C. S. 1976. Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a lowland mere, with special reference to nutrient availability. *J. Ecol.* 64: 529–551.
- Reynolds C. S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge university press, Cambridge, 384 s.
- Roulet N.T. & Adams W.P. 1986. Spectral distribution of light under a subarctic winter lake cover. *Hydrobiologia* 134: 89–95.
- Ruuhijärvi R. 1974. A general description of the oligotrophic lake Pääjärvi, southern Finland, and the ecological studies on it. *Ann. Bot. Fennici* 11: 95–104.
- Salonen K. 1981. The ecosystem of the oligotrophic Lake Pääjärvi. 2. Bacterioplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21: 448–453.
- Salonen K. & Jokinen S. 1988. Flagellate grazing on bacteria in a small dystrophic lake. *Hydrobiologia* 161: 203–209.
- Salonen K., Jones R. I. & Arvola L. 1984. Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel migrations of lake phytoplankton. *Freshwat. Biol.* 14: 431–438.
- Salonen K., Arvola L., Tulonen T., Hammar T., Metsälä T.-R., Kankaala P. & Münster U. & 1992. Planktonic food chains of a highly humic lake. I. A mesocosm experiment during the spring primary production maximum. *Hydrobiologia* 229: 125–142.
- Tikkanen T. 1986. *Kasviplanktonopas*. Suomen Luonnonsuojelun Tuki Oy, Helsinki, 278 s.
- Tulonen T., Kankaala P., Ojala A. & Arvola L. 1994. Factors controlling production of phytoplankton and bacteria under ice in a humic, boreal lake. *Journal of Plankton Research* 16: 1411–1432.
- Urabe J., Gurung T. B., Yoshida T., Sekino T. & Nakanishi M. 2000. Diel changes in phagotrophy by *Cryptomonas* in Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1558–1563.

Liite 1. Taulukko: Pääjärvestä 14.4.–28.4.2004 havaitut kasviplanktontaksonit.

## Lajilista

### kasviplanktontaksoni

#### **Sinibakteerit (Cyanophyceae)**

*Achroonema lentum* Skuja

*Anabaena flos-aquae* Brébisson

*Anabaena* spp.

*Aphanizomenon flos-aquae f. gracile* (Linné) Ralfs

*Aphanizomenon* spp.

*Aphanocapsa* spp.

*Aphanothece chlatrata* W. & G. West

*Aphanothece* spp.

*Beggiatoa alba* (Vaucher) Trevisan

*Chroococcus* spp.

*Gomphosphaeria aponina* Kützing

*Merismopedia warmingiana* Lagerheim (*M. tenuissima* Lemmerman)

*Merismopedia* spp.

*Microcystis* spp.

*Oscillatoria limosa* C.A. Agardh

*Pseudanabaena limnetica* (Lemmerman) Komárek (*Oscillatoria limnetica* Lemmerman)

*Phormidium tenue* (C.A. Agardh) Anagnostidis & Komárek (*Oscillatoria tenuis* C.A. Agardh)

*Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek (*Oscillatoria agardhii*)

*Planktothrix* spp.

*Snowella lacustris* (Chodat) Komárek & Hindák (*Gomphosphaeria lacustris* Chodat)

*Snowella* spp.

*Spirulina maior* Kützing

*Spirulina subsalsa* Orsted

*Woronichinia naegeliana* (Unger) Elenkin (*Coelosphaerium naegelianum* Unger)

*Nostocales*

#### **Nielulevät (Cryptophyceae)**

*Cryptomonas* spp.

*Rhodomonas lacustris* Pascher & Ruttner (*Chroomonas* spp.)

*Rhodomonas lens* Pascher & Ruttner

*Rhodomonas* spp.

#### **Panssarilevät (Dinophyceae)**

*Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Schrank

*Glenodinium* spp.

*Gymnodinium fuscum* Stein

*Gymnodinium* spp.

*Peridinium goslaviense* Woloszynska

Liite 1. Jatkoa edelliseltä sivulta.

*Peridinium umbonatum* Stein (*P. incospoicum* Lemmerman / *P. pusillum* (Penard) Lemmerman))

*Peridinium* spp.

*Peridinales*

### **Tarttumalevät (Prymnesiophyceae)**

*Chrysochromulina* spp.

### **Kultalevät (Chrysophyceae)**

*Chrysococcus* spp.

*Dinobryon cylindricum* Imhof

*Dinobryon divergens* Imhof

*Dinobryon sertularia* Ehrenberg

*Dinobryon* spp.

*Kephyrion* sp.

*Mallomonas akrokomos* Ruttner

*Mallomonas caudata* Ivanov em. Krieger (Granberg 1970: Iwanoff)

*Mallomonas heterospina* Lund em. Asmund

*Mallomonas* spp.

*Ochromonas* sp.

*Pseudopedinella* spp.

*Synura* spp.

### **Piilevät (Diatomophyceae)**

*Acanthoceras zachariasii* (Brun) Simonsen (*Attheya zachariasii*)

*Asterionella formosa* Hassall

*Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen (*Melosira ambigua* (Grunow) O. Müller)

*Aulacoseira alpigena* (Grunow) Krammer (*Melosira distans* var. *alpigena* Grunow)

*Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen (*Melosira distans* (Ehrenberg) Kützing)

*Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen (*Melosira islandica* O. Müller)

*Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen (*Melosira italica* (Ehrenberg) Kützing)

*Cyclotella radiosa* (Grunow) Lemmerman (*C. comta* (Ehrenberg) Kützing)

*Cyclotella* spp.

*Cymbella* spp.

*Eunotia* spp.

*Fragilaria crotonensis* Kitton

*Fragilaria* sp.

*Gomphonema* sp.

*Gyrosigma* sp.

*Melosira arctica* (Ehrenberg) Dickie

*Melosira varians* C. A. Agardh

*Meridion* spp.

*Nitzschia* spp.

*Rhizosolenia eriensis* H.L. Smith

Liite 1. Jatkoa edelliseltä sivulta.

*Rhizosolenia longiseta* Zacharias

*Stephanodiscus* spp.

*Synedra acus* Kützing

*Synedra* spp.

*Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing

*Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing

Diatomae spp. pieni

Diatomae spp. iso

### **Prasinophyceae**

*Mantoniella* spp.

*Pyramimonas* spp.

*Scourfieldia complanata* G.S. West

### **Silmälevät (Euglenophyceae)**

*Euglena* spp.

*Menoidium* spp.

### **Viherväät (Chlorophyceae)**

*Carteria* spp.

*Chlamydomonas* spp.

*Chlorogonium maximum* Skuja

*Chlorogonium minimum* Playfair

*Coccomonas* spp.

*Dictyosphaerium pulchellum* Wood

*Eudorina elegans* Ehrenberg

*Eudorina unicocca* G.M. Smith

*Eudorina* spp.

*Golenkinia paucispina* W. & G.S. West

*Koliella longiseta* (Vischer) Hindák

*Koliella* spp.

*Lagerheimia chodatii* Bernard

*Monomastix* spp.

*Monoraphidium mirabile* (Nygaard) Komárková-Legenerová

*Monoraphidium* spp.

*Oocystis borgei* Snow

*Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini

*Pediastrum duplex* Meyen

*Pediastrum privum* (Printz) Hegewald

*Polytoma granulatum*

*Scenedesmus armatus* Chodat

*Scenedesmus ecornis* (Ehrenberg) Chodat (*S. bicellularis* Chodat)

*Scenedesmus quadricauda* (Turbin) Brébisson

Liite 1. Jatkoa edelliseltä sivulta.

*Scenedesmus sempervirens* Chodat

*Tetraëdron minimum* (A. Braun) Hansgirg

*Volvocales*

*Volvocales* kolonia

Chlorophyceae sp.

### **Yhtymälevät (Conjugatophyceae)**

*Closterium gracile* Brébisson

*Closterium macilentum* Brébisson

*Closterium* spp.

*Cosmarium ornatum* Ralfs

*Cosmarium phaseolus* Brébisson

*Cosmarium reniforme* (Ralfs) Archer

*Staurastrum pingue* Teiling

### **Heterotrofit**

#### **Ciliata**

Ciliata sp.

#### **Flagellata**

*Katablepharis ovalis* Skuja

flagellaatti (pyöreä 4 µm, 1 siima)

flagellaatti (2 siimaa, nielu)

*Gyromitus cordiformis* Skuja

*Paramastix conifera* Skuja

*Rhynchomonas nasuta* (Stokes) Klebs

#### **Craspedomonadina**

*Stelaxomonas dichotoma* Lackey

### **Bakteerit**

*Leptothrix ochracea* (Roth) Kützing