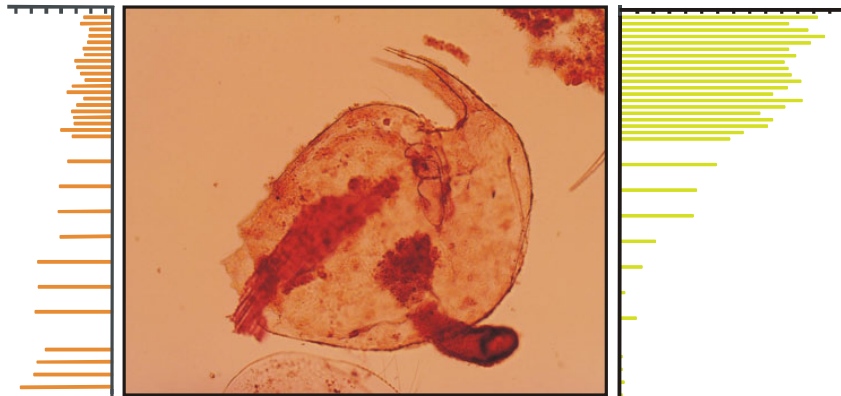


Vesikirput kahden Kilpisjärven alueen järven viimeaikaisen kehityksen kuvaajina



Susanna Siitonen
Helsingin yliopisto
Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Akvaattiset tieteet
Heinäkuu 2005

1. JOHDANTO

Ilmasto on lämmennyt voimakkaasti viime vuosisadan alusta alkaen etenkin osassa pohjoista pallonpuoliskoa (IPCC 2001). Ihminen on toiminnallaan – pääasiassa kasvihuonekaasupäästöillään – kiihdyttänyt ilmaston lämpenemistä erityisesti viimeisen viidenkymmen vuoden aikana (IPCC 2001). Lämpeneminen on ollut suurinta pohjoisen pallonpuoliskon arktisella alueella, jossa useat erilaiset palautemekanismit voimistavat lämpenemiskehitystä entisestään (Overpeck ym. 1997; AMAP 1998; Crowley 2000). Esimerkiksi kylmissä olosuhteissa hiilidioksidin kasvihuonevaikutus tehostuu. Lämpenemisen seurauksena myös vesihöyryn määrä ilmassa lisääntyy, mikä osaltaan kiihdyttää lämpenemistä. Myös auringonsäteilyn takaisinheijastuminen eli albedo pienenee lumen ja jään määrän supistuessa, minkä vuoksi maa- ja merialueet imevät enemmän säteilyä ja lämpenevät. Arktisen alueen ekosysteemejä pidetään myös erityisen herkkinä ympäristön muutoksille (ACIA 2004). Esimerkiksi järvet Suomen Lapissa ovat suurimmaksi osaksi pieniä ja matalia ja niiden ravintoketjut ovat yksinkertaisia. Lajit myös elävät levinneisyytensä rajoilla ja kasvu on kylmyydestä johtuen hidasta, mistä johtuen biologiset systeemit ovat herkkiä ympäristössä tapahtuville muutoksille (Pienitz ym. 1997; Weckström ja Korhola 2001).

Tietoa ilmastosta ennen meteorologisten mittauksen aikaa saadaan epäsuorien tutkimusmenetelmien avulla. Mm. puiden vuosirenkaita, jäätiköitä sekä järvi- ja merisedimenttejä tutkimalla voidaan rekonstruoida mennyttä ilmastoa. Pohjoisen pallonpuoliskon ilmaston vaihtelut viimeisen 400-600 vuoden ajalta tunnetaan hyvin (Overpeck ym. 1997; Mann ym. 1998; Mann ym. 1999). Paleolimnologiset tutkimukset ovat osoittaneet, että monet arktiset ja subarktiset vesiekosysteemit Kanadassa, Fennoskandiassa sekä Venäjällä ovat muuttuneet viimeisen noin 100-150 vuoden aikana ja muutokset on liitetty viimeaikaiseen ilmaston lämpenemiseen ja avovesikauden pitenemiseen (mm. Douglas ym. 1994; Sorvari ym. 2002; Solovieva ym. 2004; Smol ym. 2005). Vesiekosysteemien historiaa on tutkittu etenkin piilevien avulla, jotka ovat yksi merkittävimmistä ja eniten käytettyjä biologisia paleoindikaattoreita (Moser ym. 1996). Piilevien avulla saadaan tietoa lähinnä perustuottajatasoisten muutoksista, mutta vesiekosysteemin kehityksen kokonais kuvan selvittämiseksi tulisi käyttää indikaattoreita myös ravintoverkon muilta tasoilta.

1.1 VESIKIRPUT

Vesikirput (lahko Cladocera) ovat pieniä, keskimäärin 0.2 – 3.0 mm kokoisia äyriäisiä (kuva 1) ja ne kuuluvat kidusjalkaisten (Branchiopoda) luokkaan. Cladocera -lahko jaetaan nykyisin neljään alalahkoon, joissa on edelleen 11 heimoa: Daphniidae, Moinidae, Bosminidae, Macrothricidae,

Chydoridae, Sididae, Holopedidae, Polyphemidae, Cercopagidae, Podonidae ja Leptodoridae. Lajeja maailmassa katsotaan nykyisin olevan noin 400 (www.cladocera.uoguelph.ca/), joista Suomessa tavataan noin 70-80. Lajimäärä on suurimmillaan järvi-Suomen lounaisosissa ja vähiten lajeja on Pohjois-Suomessa (Sarvala & Halsinaro 1990).

Eliöryhmä on vanha; nykyisen kaltaiset vesikirput kehittyivät Jurakaudella 150 miljoona vuotta sitten (Smirnov 1971, cit. Korhola & Rautio 2001). Hyvän leviämiskyvyn ja laajan ekologisen diversiteetin ansiosta niitä voi löytää lähes kaikkialta maapallolta, tropiikista arktisille alueille, ja mitä moninaisimmista vesistä valtameristä pieniin lätäköihin (Korhola & Rautio 2001; Hann 1989). Vesikirput elävät pääasiassa kuitenkin makeissa vesissä, joissa virtaus ei ole voimakasta (Thorp & Covich 1991; Wetzel 2001). Ne toimivat vesiekosysteemeissä laiduntajina ja toisen asteen kuluttajina sekä ravintona planktivorisille kaloille ja selkärangattomille pedoille (Wetzel 2001) ja vesikirput ovatkin pelagiaalin ravintoketjun merkittävin osa (de Bernardi 1987). Vesikirput voidaan jakaa karkeasti planktisiin lajeihin ja litoraalin lajeihin (Frey 1986b). Planktiset lajit elävät vesipatsaassa, josta ne siivilöivät partikkeleja ravinnokseen. Lajirikkaampi litoraalilajisto koostuu pääosin Chydoridae –heimon lajeista, jotka elävät ja ruokailevat erilaisilla pinnoilla, kuten kasvillisuudessa, kivillä, sedimentillä ja sedimentin sisässä (Frey 1986b). Vesikirput syövät leviä, alkueläimiä, orgaanista detritusta ja bakteereja (Wetzel 2001).

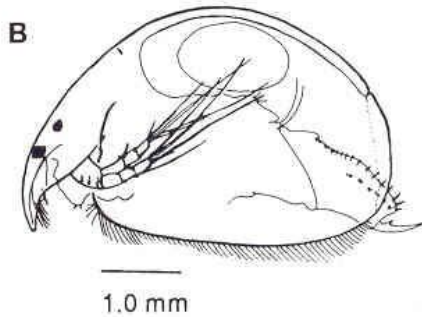
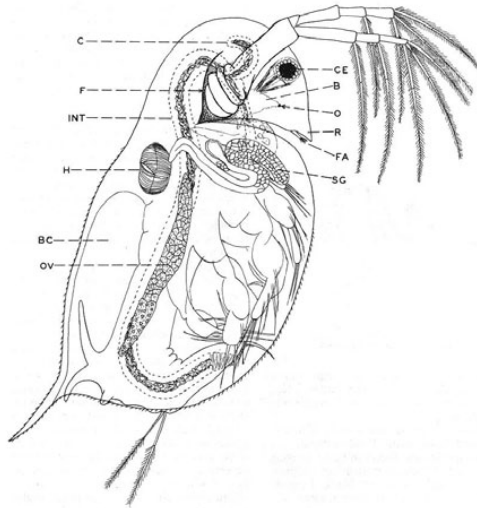
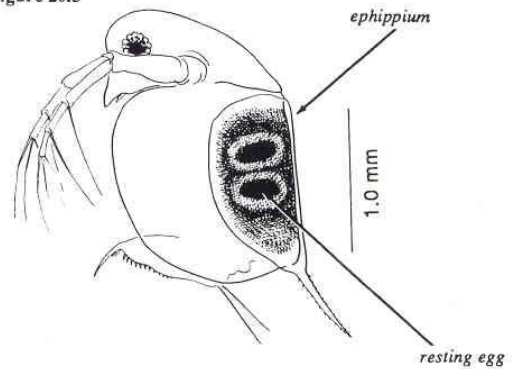


Figure 20.5



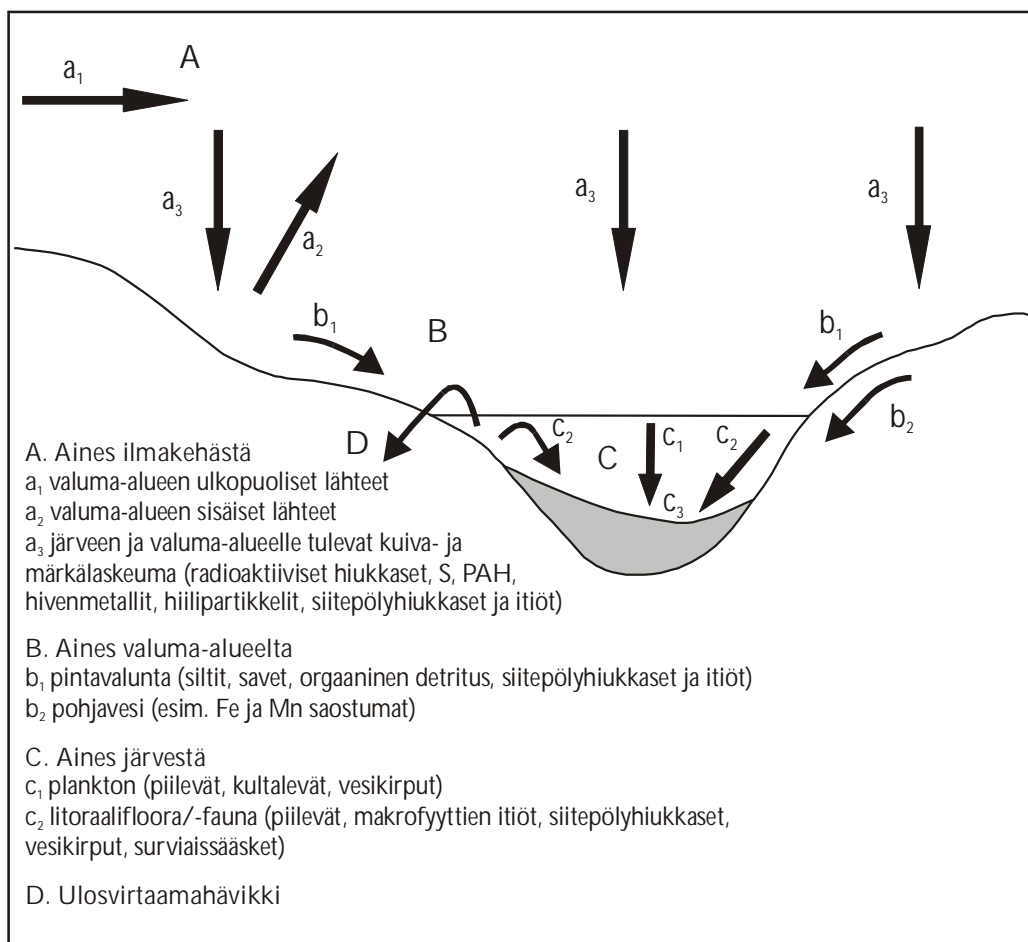
Kuva 1. Kaavakuvia vesikirppujen rakenteesta. Ylhäällä kuva *Daphnia* sp. rakenteesta (Pennak1978), alhaalla vasemmalla Chydoridae –heimon laji ja oikealla kuva lepomonakuorta kantavasta *Daphnia* sp. naaraasta (Thorp & Covich 1991). Vesikirppujen ruumista ympäröi selkäpuolelta taittunut, ventraalisti avoin kitiinikuori, jonka sisään jäävät keskiruumis (thorax) ja siihen kiinnittyneet litteät viuhkamaiset rintaraajat. Naaraiden kuoren sisällä on sikiötasku, jossa poikaset kehittyvät. Muiden äyriäisten tapaan vesikirput kasvavat kokoa vaihtamalla kuorensa suurempaan. Pääkilpi liittyy takaosastaan kuoreen. Pääkilven keskellä on yksi verkkosilmä, joka aistii valoa, sen suuntaa ja väriä, sekä pistesilmä. Pienet antennulat sijaitsevat pääkilven alapuolella, ja niissä on hajuaistinsukasia. Suuret, jaokkeelliset antennat kiinnittyvät pääkilven molemmin puolin ja ne toimivat pääasiallisena liikkumiselimenä. Pääkilven takaosassa sijaitsee lajityyppillinen määrä pääpooreja, joita käytetään jänteiden lajintunnistukseen paleolimnologiassa. Eläimen takaruumis (abdomen) päättyy postabdomeniin, jonka päässä on kaksi kynttä ja joka on yleensä hammastettu. Sitä käytetään kidesjalkojen puhdistukseen ja liikkumiseen erilaisilla pinnoilla.

1.2 LIMNOLOGIASTA PALEOLIMNOLOGIAAN

Limnologia on ekosysteemitutkimusta, joka tarkastelee sisävesien ja niiden valuma-alueiden vuorovaikutuksia (Wetzel 2001). Paleolimnologia on historiallista limnologiaa, joka käyttää järvisedimentteihin arkistoitunutta kemiallista, fysikaalista ja biologista tietoa menneiden vesiekosysteemien ja ympäristöolojen kuvaamiseen. Kuten limnologiakin, paleolimnologia on monitieteinen tutkimusala, johon liittyy läheisesti mm. sedimentaatiota ja sedimentin rakennetta tutkiva sedimentologia.

Järvisedimentteihin kertyy materiaalia järven sisäisestä tuotannosta, valuma-alueelta ja ilmalaskeumana (kuva 2). Optimaalisissa olosuhteissa sedimentit toimivat häiriöttöminä kronologisina arkistoina, jotka kertovat kerrostumisympäristönsä menneistä olosuhteista. Paleolimnologinen tutkimus on rajoittunut indikaattoreihin, jotka säilyvät hyvin sedimentissä. Paleolimnologia perustuu pääasiassa epäsuoriin informaatiolähteisiin, sillä useat eri prosessit muuttavat, hajottavat ja "suodattavat" sedimenttiaineistoa (Birks & Birks 1980). Tämän vuoksi sedimentissä säilyneitä organismeja tai sedimentin kemialla ei voi käyttää suoraan jonkin ympäristötekijän mittarina, vaan ne toimivat lähinnä vallinneiden ympäristöolojen indikaattoreina. Edellä mainitut prosessit voivat aiheuttaa ongelmia myös kronologisessa mielessä. Jotkut sedimenttiaineistoa suodattavista prosesseista voivat olla myös hyödyllisiä, kuten sellaiset, jotka tasaavat esimerkiksi biologisen aineiston lyhytaikaisia vaihteluita, esim. vuosittaiset muutokset yksilömäärissä tms., poistaen paleolimnologisen tutkimuksen kannalta epäolennaista taustahälyä (Cohen 2003). Tällaisia prosesseja ovat mm. eliöiden aiheuttama bioturbaatio ja järven sisäiset virtaukset, jotka aiheuttavat sedimentoituvan materiaalin homogenisointia ja/tai lajittelua (Cohen 2003). Toiset suodattimet voivat aiheuttaa viiveen tarkasteltavan tapahtuman ja sen sedimenttiin arkistoitumisen välillä. Esimerkiksi pohjaveden kautta järviin kulkeutuvat ilmansaasteet saattavat viipyä matkalla kauan (Cohen 2003).

Sedimentaatioprosessien johdosta paleolimnologisten näytteiden ajallinen ja alueellinen resoluutio voi olla sekoittunut, joten limnologisen ja paleolimnologisen tutkimuksen kohteena olevat ekologian hierarkiatasot eroavat toisistaan (Whiteside & Swindol 1988). Paleolimnologinen aineisto ei voi vielä tällä hetkellä vastata kysymyksiin populaatio- tai yksilötasolla, vaan se soveltuu parhaiten ekosysteemi- ja yhteisötason tutkimukseen. Alemman tason informaatio, esimerkiksi organismin esiintymisestä tai morfologian muutoksesta, voi kuitenkin kertoa ylemmän ekologisen tason prosesseista (Whiteside & Swindol 1988).



Kuva 2. Järvialtaan pohjalle sedimentoituvan aineksen laatu ja alkuperä (mukailtu Battarbee 1992 alkuperäiskuvasta).

Ajallisesti paleoaineisto kertoo yleensä pitempiaikaisista muutossuunnista, mutta viimeaikaisten kerrostumien hienoresoluutio-tutkimuksella päästään myös lyhytaikaisiin muutoksiin käsiksi. Etenkin lustosedimenttien avulla voidaan tutkia muutoksia vuosi- ja vuodenaikaistasolla (Liukkonen ym. 2004; Nykänen ym. 2004).

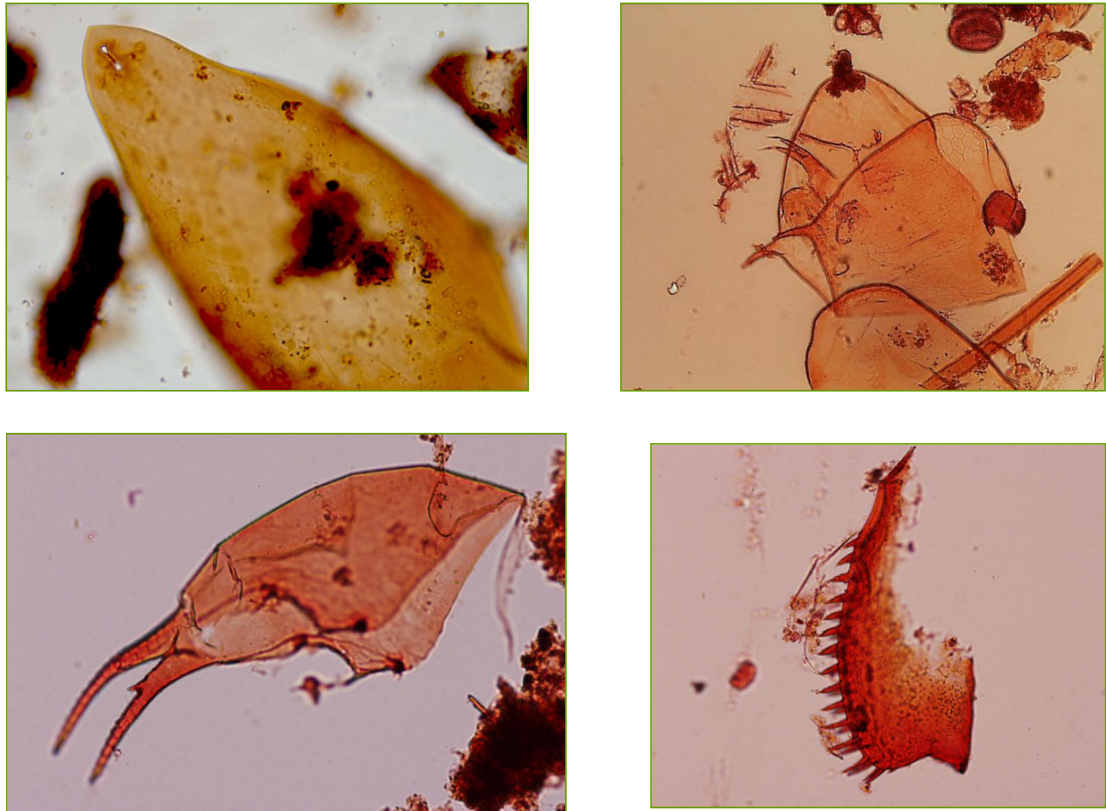
Paleolimnologiseen tutkimukseen ryhdyttäessä olisi tärkeää selvittää tutkimusjärven pohjan morfologia ja sedimentaatio-olosuhteet mahdollisimman häiriintymättömän ja koko järveä edustavan sedimenttisarjan saamiseksi. Käytännössä sedimenttisarjat kairataan yleensä järven syvimmästä kohdasta, johon sedimentti sisäisten virtausten johdosta Lehmanin (1975) sedimentin fokuoitumisteorian mukaan kasaantuu. Tämä pätee etenkin morfologisesti yksinkertaisiin ja pieniin järviin. Esimerkiksi vesikirppujen planktisten ja litoraalilajien jäänteet sekoittuvat ja sedimentoituvat lopulta järven syvimpään kohtaan, josta otettu sedimenttisarja edustaa sekä ajallista että alueellista

kokoomanäytettä järven lajistosta. Järven syvimmästä kohdasta otetussa sedimenttisarjassa järven vesikirppulajiston suhteelliset osuudet ovat tutkitusti todenmukaiset (mm. Mueller 1964; Sarmaja-Korjonen 2001).

Ajoituksen merkitystä paleolimnologisessa tutkimuksessa ei voi korostaa liikaa. Kerrostumisnopeus vaikuttaa jäänteiden runsauteen tietyssä sedimenttikerroksessa (Harmsworth & Whiteside 1968) ja absoluuttinen analyysi edellyttää jokaisen analysoitavan kerroksen kerrostumisnopeuden tietämistä.

1.3 VESIKIRPUT PALEOBIOINDIKAATTOREINA

Vesikirppuja on raportoitu löytyneiksi sedimenteistä jo 1800-luvulla, mutta vasta Freyn (1958, 1959, 1964) työn tuloksena niiden käyttö paleolimnologiassa yleistyi ja siirtyi systemaattiselle tasolle. Vesikirput ovat yksi yleisimmin järvisedimenteistä löydettävä eliöryhmä ja sedimentti voi koostua jopa lähes ainoastaan vesikirppujäänteistä, jolloin sitä kutsutaan kitiiniliejuksi (Frey 1965, 1986a). Chydoridae ja Bosminidae heimojen kitiiniset ruumiinosat kuten pääkilvet, kuoret, lepomonakuoret, postabdomenit ja kynnet (kuva 3), pystytään tunnistamaan lajilleen ja ne säilyvät sedimentissä kvantitatiivisesti (Hann 1989; Frey 1986a); lajisuhteet ja absoluuttiset yksilömäärät sedimentissä edustavat tietyin varauksin alkuperäisen populaation tuotantoa (Hann ym. 1994; Leavitt ym. 1994; Korhola & Rautio 2001). Muiden heimojen jäänteet säilyvät vain valikoidusti, eikä niiden käyttö ainakaan vielä sovellu rutiinitutkimuksiin. Vesikirpuilla on nopea aineenvaihdunta ja elinkierto, minkä takia ne kykenevät reagoimaan nopeasti ympäristössä tapahtuviin muutoksiin. Joidenkin lajien vuodenaikaista morfologian vaihtelua, sykломorfoosia, lukuunottamatta lajien morfologiassa ei ole todettu merkittäviä muutoksia ainakaan viimeisen 100 000 vuoteen (Frey 1962). Lajien ekologia näyttää myös säilyneen samana näihin päiviin. Etelä-Suomalaisten järvien sedimenttisarjoista tavataan yleensä 20-40 vesikirppulajia (esim. Sarmaja-Korjonen 2001), mikä helpottaa niiden määrittämistä ja käyttöä paleolimnologisessa tutkimuksessa.



Kuva 3. Vesikirppujen jäänteitä sedimentissä. Kuvat ylhäältä vasemmalta myötäpäivään: *Alona affinis* pääkilpi, *Bosmina* sp. kuori ja postabdomen + kynsi sekä *Chydorus sphaericus* kuori, *A. affinis* postabdomen, *B. longirostris* pääkilpi.

Yksittäisten vesikirppujen indikaattoriarvo on kuitenkin osoittautunut alhaiseksi, ja vesikirppuanalyysin tulisi perustua yksittäisten lajien sijasta koko lajiyhteisön ja sen rakenteen tarkasteluun (Korhola & Rautio 2001). Subfossiilisen vesikirppuaineiston tulkinta on mielekäästä vasta, kun tiedetään, mitkä ympäristötekijät säätelevät nykyisen vesikirppuyhteisön esiintymistä tutkittavassa järvessä tai lähialueella. Lähtökohtana on pidettävä sitä, että sedimentin fossiilit ovat verrattavissa nykyisiin lajeihin, niiden levinneisyyteen ja ekologiaan (uniformitarismi; nykyisyys on menneisyyden avain). Perinteisellä *kvalitatiivisella*, eli lajisuhteisiin tai lajiversiteettiin perustuvalla vesikirppuanalyysillä on tutkittu mm. ilmastossa tapahtuneita vaihteluita (Szeroczynska 1998; Sarmaja-Korjonen ym. 2003; Hofmann 2003), ravinteisuuden muutoksia (Whiteside 1970; Alhonen 1972; Birks ym. 1976; Boucherle & Züllig 1983; Binford 1986; Korhola 1990; Szeroczynska 1991), happamoitumista (Fryer 1980; Krause-Dellin & Steinberg 1986; Nilssen & Sandøy 1990; Korhola 1992) ja veden pinnan vaihteluita (Alhonen 1970, 1972; Whiteside 1970; Korhola 1990, 1992; Hyvärinen & Alhonen 1994; Szeroczynska 1998; Sarmaja-Korjonen & Alhonen 1999; Sarmaja-Korjonen & Hyvärinen 1999). Viime aikoina kehitettyjen tietokonepohjaisten

monimuuttujamenetelmien avulla menneiden ympäristöolojen kvalitatiivisesta kuvaamisesta on päästy yksittäisten ympäristötekijöiden *kvantitatiiviseen* rekonstruointiin (Korhola & Rautio 2001). Organismien nykyinen kvantitatiivinen ekologinen suhde haluttuun ympäristöparametriin (toisin sanoen lajien esiintymisoptimi ja toleranssi) saadaan selville keräämällä laaja alueellinen opetusaineisto (kalibraatioaineisto, eng. *training set*), johon kuuluu mielellään yli 50 kohteen (esim. järven) pintasedimentistä määritetyt eliöjäänteet, kuten vesikirput (resenitit), ja vastaavista kohteista mitatut, ekologisesti tärkeät ympäristömuuttujat (Birks ym. 1990). Monimuuttujamenetelmien avulla voidaan selvittää opetusaineiston vesikirppuyhteisöjä merkittävimmin selittävät ympäristömuuttujat, mikä mahdollistaa ns. siirtofunktion (eng. *transfer function*) luomisen ja edelleen halutun ympäristömuuttujan kvantitatiivisen rekonstruoinnin fossiilisista näytteistä (Birks 1995, 1998). Tähän mennessä vesikirpuilla on kvantitatiivisesti rekonstruoitu ilman kesälämpötilan keskiarvoja (Lotter ym. 1997), veden lämpötilaa (Korhola 1999), järven syvyyttä, (Korhola ym. 2000; Korhola ym. 2005) ja kokonaisfosforia (Brodersen ym. 1998). Ekologiset vuorovaikutussuhteet sekä lajien vasteet ja toleranssit ympäristöolosuhteisiin ovat hyvin monimutkaisia, samoin kuin edellä jo mainitut sedimentaatio-signaalia muokkaavat prosessit, mikä voi vaikeuttaa organismipohjaisen kvantitatiivisen rekonstruktion tulkintaa. Ympäristötekijöiden menestyksellä rekonstruointiin vaatii paleobioindikaattorin ekologian hyvän tuntemuksen.

1.4 LEPOMUNIEN KÄYTTÖMAHDOLLISUUS PALEOLIMNOLOGISENA INDIKAATTORINA

Pääsääntöisesti vesikirput lisääntyvät syklisesti suvullisen ja suvuttoman lisääntymisen vuorotellessa mm. vuodenaikojen mukaan. Lepomunat muodostuvat suvullisen lisääntymisen seurauksena. Suurimmaksi osaksi lisääntyminen on suvutonta naaraiden tuottaessa partenogeneettisesti kopioita itsestään, ja suurimman osan vuodesta vesikirppupopulaatiot koostuvatkin ainoastaan naaraista (Thorp & Covich 1991). Partenogeneettisesti tuotetut diploidit munat kehittyvät naaraan sikiötaskussa, josta poikaset vapautuvat emon kuorenvaihdon yhteydessä. (Hutchinson 1967). Jokaisesta kuorenvaihdosta jää sedimenttiin yksi partenogeneettinen kuori. Suvuton lisääntyminen mahdollistaa resurssien tehokkaan hyväksikäytön ja populaation nopean kasvun suotuisissa olosuhteissa (mm. Gerritsen 1980).

Useimmat vesikirput voivat lisääntyä myös suvullisesti. Suvullista lisääntymistä edeltää yleensä partenogeneettisesti tuotettujen urosten syntyminen populaatioon ja sukupuolten välisen lukusuhteen tasaantuminen (Hutchinson 1967; Hebert 1978; Innes & Dunbrack 1993). Koiraat hedelmöittävät naaraiden tuottamat haploidit munat, jotka kehittyvät lepomuniksi ja jäävät naaraan muuntuneen lepomunakuoren sisään. Normaalia paksumpi, ja esim. *Daphnioilla* usein tummaksi

pigmentoitunut, lepomunakuori lepomunineen irtoaa kuorenvaihdon yhteydessä. Lepomunista kuoriutuu yleensä naaraita, jotka aloittavat suvuttoman lisääntymisen ja uuden syklin. Lepomunien avulla vesikirput selviytyvät epäedullisista ympäristöoloista (kestävät kuivumista ja jäätymistä) ja leviävät passiivisesti tuulen, lintujen, kalojen ym. mukana (Stross 1987; Carvalho & Wolf 1989; Thorp & Covich 1991). Tyhjä lepomunakuori jää sedimenttiin ja se on erotettavissa normaalin kuoren jäänteestä.

Suvullinen lisääntyminen luo uusia genotyyppisiä, mikä mahdollistaa vesikirppupopulaation sopeutumisen muuttuviin ympäristöolosuhteisiin (King 1980; Korpelainen 1986). Suvullinen lisääntyminen pitää siis yllä geneettistä muuntelua vesikirppupopulaatioissa ja suvullisesti tuotetut lepomunat vaikuttavat seuraavan kevään populaation geneettiseen rakenteeseen (Carvalho & Wolf 1989). Toisaalta myös jatkuvat mutaatiot synnyttävät geneettistä vaihtelua populaatioihin (Lynch ym. 1998) ja tämä voi selittää geneettisen monimuotoisuuden säilymisen luonnonpopulaatioissa, joissa lisääntyminen tapahtuu pääosin partenogeneettisesti (Thorp & Covich 1991). Sen lisäksi, että eri lajit reagoivat eri tavalla elinympäristöstään saamiin ärsykkeisiin, myös populaatioiden sisällä on havaittu geneettistä muuntelua vasteessa, jolla eri yksilöt (kloonit) reagoivat ympäristöönsä ja tuottavat koiraita (Innes & Dunbrack 1993) ja lepomunia (Deng 1996).

Jo 1900-luvun vaihteen molemmiin puolin tutkittiin tekijöitä, jotka vaikuttavat lisääntymisstrategian vaihtumiseen suvuttomasta lisääntymisestä suvulliseen, ja monet tutkimukset sen jälkeen ovat pyrkineet selvittämään taustalla olevia mekanismeja (Banta & Brown 1929; Berg 1931; D'Abramo 1980; Carvalho & Hughes 1983; Stross 1987; Hobaek & Larsson 1990). Kokeellisten tutkimusten mukaan mm. populaation tiheyden kasvu, nälkiintyminen ja kemialliset aineet (Banta 1939), aineenvaihdunnan tuotteet (Hobaek & Larsson 1990), päivän pituus ja lämpötila (Stross & Hill 1965, 1968) sekä resurssien määrä (Yurista 1999; Yurista & O'Brien 2001) ovat tekijöitä, jotka voivat laukaista suvulliseen lisääntymiseen siirtymisen.

Lepomunien tuotanto on siten ympäristötekijöiden laukaisema tapahtuma, johon eri lajit ja lajien sisällä kloonit reagoivat eri tavoin. Tietyn genotyypin lisääntymismenestykseen vaikuttaa suvuttoman ja suvullisen lisääntymisen tasapaino (Berg ym. 2001). Ympäristön huonontuessa hidaste saattaa johtaa kloonin eli tietyn genotyypin häviämiseen. Liian nopea reagointi ympäristön muuttumiseen voi keskeyttää suvuttoman lisääntymisen liian aikaisin, ja pienentää genotyypin osuutta sedimentin lepomunapankissa ja mahdollisesti seuraavan kevään populaatiossa. Yksilön kokonaiskelpoisuus riippuu suvullisen lisääntymisen ajoituksesta ja lisääntymisstrategian vaihtumiseen vaikuttavista mekanismeista (Berg ym. 2001).

Koska ympäristötekijät vaikuttavat vesikirppujen lisääntymisstrategiaan, ja geneettisen muuntelun ja valinnan kautta populaation kloonit ovat parhaiten juuri vallitseviin

ympäristöolosuhteisiin sopeutuneita, suvullisen ja suvuttoman lisääntymisen suhde populaatiossa on kunakin ajankohtana yleensä optimaalinen. Alhainen lepomunien tuotanto kertoo vesikirpuille suotuisista olosuhteista ja korkeat lepomunamäärät viittaavat eliöiden kokemaan stressiin ja huonoihin elinolosuhteisiin. Lepomunakuorten (E =ephippia) osuus sedimentin kaikista kuorista (C =carapace) ($E/C + E$) kuvastaa siis vallitsevia eläinplanktonin kokemia ympäristöolosuhteita.

Lepomunakuoret säilyvät sedimentissä paksun kitiinin ansiosta hyvin ja useat niistä voidaan tunnistaa lajilleen. Etenkin *Eubosmina* -lajit sopivat partenogeneettisten kuorien ja lepomunakuorien suhteen vertailuun erinomaisesti, sillä molemmat säilyvät sedimentissä hyvin ja ne on helppo erottaa toisistaan. Lepomunia, lepomunakuoria ja muita suvullisen lisääntymisen indikaattoreita on käytetty menneiden ympäristönmuutosten tutkimuksessa muiden paleolimnologisten indikaattorien kanssa vasta viime vuosina (Sarmaja-Korjonen 1999, 2003) ja menetelmät ovat kehitysvaiheessa. Lapin kalattomat erämaajärvet soveltuvat hyvin lepomunien ja niiden ympäristövasteen tutkimiseen; ravintoverkko on lyhyt (ei saalistuspainetta), vesikirput elävät levinneisyytensä rajalla (reagoivat herkästi) ja ihmistoiminnan vaikutus on minimaalinen. Tarkasti ajoitetuista sedimenttisarjoista määritettyjen lepomunaprosenttien ja tunnettujen viimeaikaisten ilmastonmuutosten vertailu voi auttaa ymmärtämään vesikirppujen ympäristövastetta ja vahvistaa uuden, potentiaalisen indikaattorityökalun luomista.

1.5 TYÖN TARKOITUS

Tässä työssä tutkin paleolimnologisin menetelmin kahden Luoteis-Lapin järven vesikirppuyhteisöjen kehitystä viimeisen noin 400 vuoden aikana. Työn tarkoituksena on selvittää

1. Onko järvien vesikirppuyhteisöissä tapahtunut muutoksia viimeisen noin 400 vuoden aikana;
2. mitkä ympäristötekijät ovat mahdollisten yhteisömuutosten taustalla, ja
3. mikä on sedimentissä esiintyvien vesikirppujen lepomunamäärien suhde rekonstruoituun lämpötilaan?

Järvien erilaisesta sijainnista, morfologiasta ja historiasta johtuen käsittelen niitä tutkimuksessani hieman eri painotuksilla. Vallijärven tutkimuksessa keskityn rekonstruoimaan vesikirppulajiston perusteella järven limnologista historiaa ja siihen vaikuttaneita ilmasto- ja ympäristöoloja. Somaksen tutkimuksessa keskityn lepomunien paleolimnologisen indikaattoriarvon selvittämiseen vertaamalla historiallista lämpötilakehitystä niiden määriin. Vesikirppuanalyysit täydentävät järvistä tehtyjä piileväanalyysija ja mahdollistavat kokonaisvaltaisemman ekosysteemikuvan saamisen.

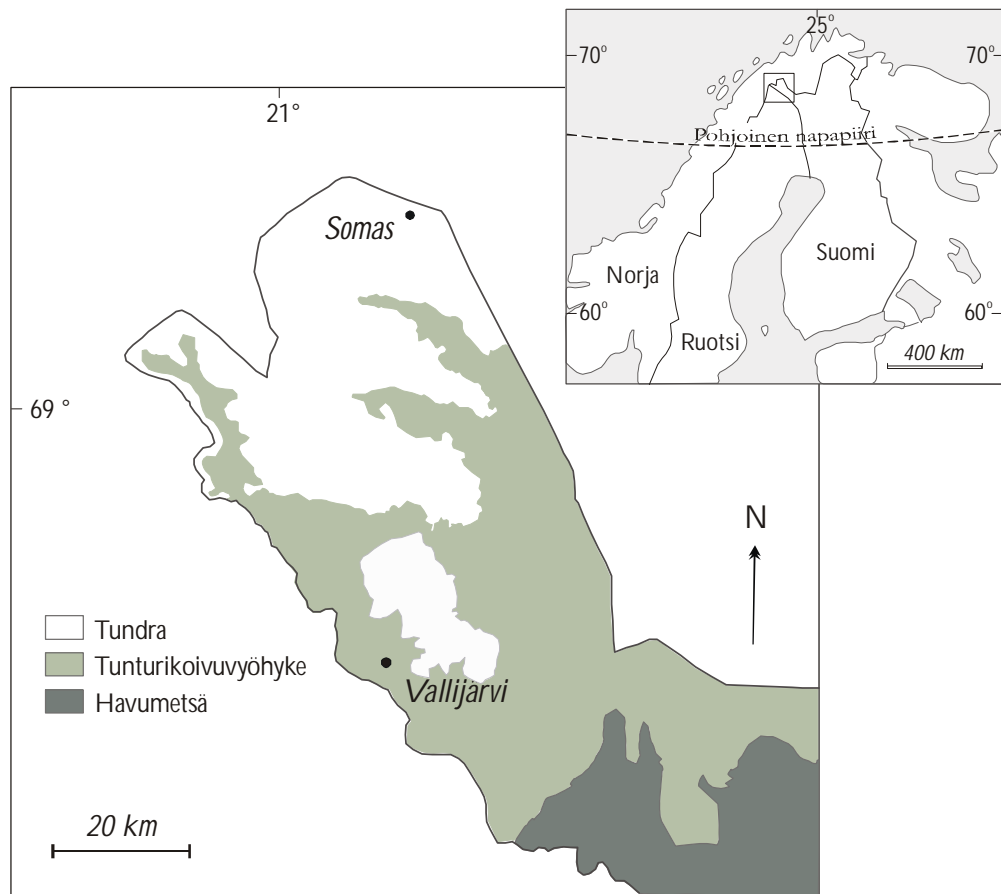
Tutkimusjärviene pintasedimenttisarjat täydentävät molemmista järvistä tehtyjä Holoseenin tutkimuksia, joissa viimeaikaiset muutokset peittyvät resoluution karkeuden alle. Nämä kaksi tutkimusjärveä täydentävät myös Käsivarren Lapin järvien verkostoa, mikä on ollut paleolimnologisen tutkimuksen kohteena 1990-luvun puolivälistä lähtien (<http://www.helsinki.fi/bioscience/ecru/index.htm>). Monissa alueen järvissä on havaittu viime vuosisadan vaihteeseen ajoittuvia ekosysteemimuutoksia (Sorvari & Korhola 1998; Sorvari ym. 2002; Smol ym. 2005). Mitä useammassa järvessä alueella havaitaan samansuuntaisia muutoksia, sitä varmemmin havaitut muutokset ovat todellisia ja ilmaston muutoksen voidaan epäillä olevan niiden taustalla.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

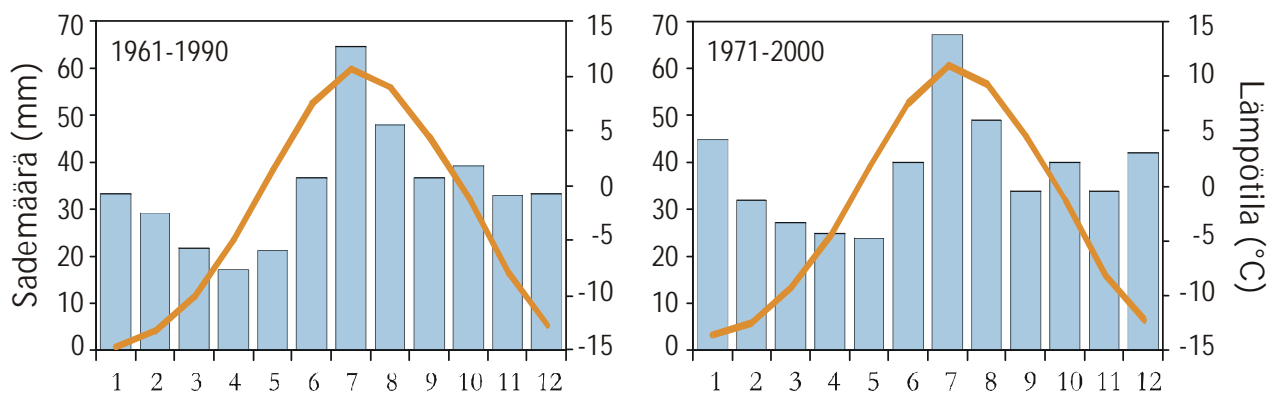
2.1 TUTKIMUSALUE

Tutkimusjärvet sijaitsevat pohjoisboreaalisen havumetsänrajan yläpuolella Luoteis-Lapissa (kuva 4). Kilpisjärven alue on Atlantin ja Jäämeren läheisyydestä johtuen muuta Lappia mereisempi. Alue on kuitenkin vähäsateisimpia Suomessa, sillä Atlantilta tulevat sateet jäävät Köli-vuoriston länsipuolelle (Viitala & Räinen 1997). Vähäsateisuudesta huolimatta ilmasto on Kilpisjärven alueella tavallista kosteampaa, sillä viileässä haihtuminen on vähäistä. Yli puolet sadannasta tulee lumena ja jopa 80 % kokonaissadannasta valuu vesistöihin. Käsivarren alue on myös Suomen korkeinta seutua ja maaston korkeus madaltaa lämpötiloja (Westerholm 1999). Vuotuiset lämpötilat ja sademäärät Kilpisjärven alueella näkyvät kuvasta 5. Lumipeite kattaa Lapin 6-7 kuukautta ja on paksuimmillaan maaliskuuhuhtikuussa. Lapin talvi on 1-2 kk pidempi kuin Keski-Suomen talvi ja kesä puolestaan 1-2 kk lyhyempi kuin Keski-Suomen kesä (Viitala & Räinen 1997). Järvien avovesikausi jää lyhyeksi, sillä jääpeitteistä aikaa kestää Kilpisjärvellä keskimäärin 230 päivää (Viitala & Räinen 1997). Kasvukausi Kilpisjärvellä onkin Euroopan lyhin (Järvinen 1987).

Käsivarren kallioperän gneissit ovat syntyneet jo prekambriaikana. Ankarasta ilmastosta johtuen hitaasti muodostunut maannos on ohutta ja heikosti kehittynyttä podsoli- ja tundramaannosta. Alueen kallio- ja maaperästä sekä kasvillisuudesta tarkemmin mm. Sorvari 2001 ja Weckström 2001. Perustietoja tutkimusjärvistä on koottu taulukkoon 1.



Kuva 4. Tutkimusjärvien sijainti ja kasvillisuusvyöhykkeet.



Kuva 5. Kahden perättäisen vertailukauden sademäärien ja lämpötilan kuukausikeskiarvot Kilpisjärven meteorologisella asemalla. Vuotuinen sademäärä vertailukaudella 1961-1990 oli 414 mm ja vuoden keskilämpötila $-2.6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Kauden 1971-2000 vuotuinen sademäärä oli 458 mm ja vuoden keskilämpötila $-2.3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Mukailtu Ilmatieteen laitoksen julkaisujen 1991, 2002 mukaan.

Taulukko 1. Perustietoa tutkimusjärivistä.

	Somas	Vallijärvi
Korkeus merenpinnasta	758 m	457 m
Leveysaste (°N)	69.26	68.68
Pituusaste (°E)	21.51	21.58
Järven pinta-ala (A)	16.9 ha	3.6 ha
Valuma-alueen pinta-ala (V)	163 ha	28.8 ha
V / A	9.66	7.99
Maksimisyvyys	10 m	5.2 m
Näkösyvyys (secchi)	8.5 m	pohjaan asti

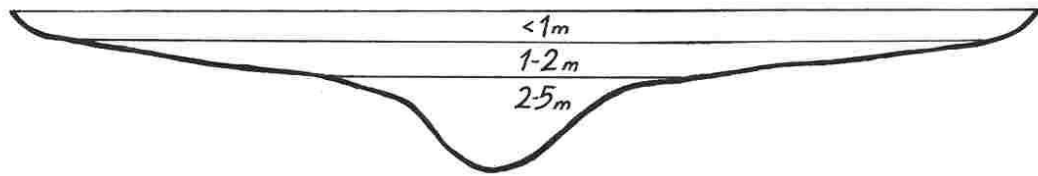
2.1.1 Somas

Somas sijaitsee puuttomalla tundralla hiekkaisella harjualueella (kuva 4). Valuma-alueen kasvillisuus on niukkaa ja koostuu lähinnä sammalista ja jäkälistä. Järvi on pohjavesivaikutteinen, suljettu allas, jossa ei ole tulo- eikä lasku-uomaa. Korkea sijainti ja altaan sulkeutuneisuus voi osaltaan olla syynä siihen, että järvi on kalaton. Morfometrialtaan järvi on nopeasti syvenevä ja sitä ympäröivät korkeat hiekka- ja kiviharjanteet. Sedimentti on myös suurimmaksi osaksi epäorgaanista ja hiekkapitoista. Kuten muutkin alueen puurajan yläpuolella sijaitsevat järvet, Somas on hyvin niukkaravinteinen (oligotrofinen) ja kirkasvetinen, eikä siinä kasva makrofyyttikasvillisuutta. Seuranta-aineistoa ei ole riittävästi määrittelemään onko järvi dimiktinen (sekoittuuko se kaksi kertaa avovesikauden aikana, yleensä keväisin ja syksyisin) vai onko järvestä havaittu lämpötilakerrostuneisuus vaihtelevaa.

2.1.2 Vallijärvi

Vallijärvi sijaitsee tunturikoivuovyöhykkeellä pohjoisborealisen havumetsävyöhykkeen ja puuttoman tundran välissä (kuva 4). Järveen ei ole tulo-uomaa, mutta lasku-uoma valuu pohjoispuolella sijaitsevalle suoalueelle. Vallijärvi on morfometrialtaan vähittäin syvenevä, suhteellisen tasainen allas, jonka syvimmän kohdan muodostaa pienialainen painanne (kuva 6). Mataluudesta ja kirkasvetisyydestä johtuen järvi ei lämpötilakerrostu avovesikauden aikana. Sedimentti on litoraalia myöten hienojakoista ja orgaanista. Järvi voidaan luokitella Pohjois-Lapille tyypilliseksi kirkasvetiseksi sarajärveksi (Viitala & Ränkä 1997). Makrofyyttivyöhyke on kuitenkin kapea ja kasvillisuus on niukkaa. Valuma-alue on kosteahkoa tunturikoivikkoa (*Betula pubescens ssp. tortuosa*), jonka rehevä aluskasvillisuus koostuu mm. mustikasta (*Vaccinium myrtillus*), vaivaiskoivusta (*Betula nana*), sammalista, kortteista (*Equisetum sp.*), variksenmarjasta (*Empetrum nigrum*) ja vaivaispajusta

(*Salix herbacea*). Kokonaisfosforipitoisuuden perusteella järvi on rehevyytasoltaan lievästi rehevä (mesotrofinen). Järvi on luontaisesti kalaton, mutta paikalliset asukkaat ovat istuttaneet järveen ajoittain siikaa, jota kalastetaan tehokkaasti.



Kuva 6. Havainnekuva Vallijärven morfologiasta, josta näkyy, että suurin osa järven pinta-alasta on alle 2 m syvää.

2.2 NÄYTTEENOTTO JA NÄYTTEIDEN KÄSITTELY

Kairasin sedimenttisarjat järvien syvimmästä kohdasta Renberg -tyyppisellä pintasedimenttinäytteenottimella jään läpi huhtikuussa 2002. Renberg –sedimenttinoutimen pleksiputki mahdollistaa sedimentin rakenteen ja värin tarkastelun silmämääräisesti jo maastossa. Erityisen tärkeää on varmistaa, että sedimentin ja veden rajapinta on häiriintymätön. Otin Somaksesta kaksi 25 cm pitkää sedimenttisarjaa (SC1 ja SC2) ja Vallijärvestä kaksi 30 cm pitkää sedimenttisarjaa (VC1 ja VC2). Viipaloin sedimenttisarjat maastossa 1 cm paksuisiin näytteisiin, lukuunottamatta pinnimmaisista 10 cm, jotka viipaloin tarkemman ajallisen erotuskyvyn saavuttamiseksi 0,5 cm välein. Säilytin viipaloituja näytteitä vesitiiviissä Minigrip® -pusseissa + 4 °C lämpötilassa käsittelyyn asti.

Valmistin näytteet mukailen Freyn (1986a) ohjeita. Vesikirppuanalyysia varten käytin Somaksen SC1 ja Vallijärven VC1 sarjoja. Analyysia varten mittasin jokaisesta sedimenttinäytteestä tilavuustarkasti 1 cm³ osanäytteen, jota kuumensin keittolevyllä 10% kaliumhydroksidi (KOH) liuoksessa noin puolen tunnin ajan välillä lasisauvalla sekoittaen. KOH -käsittely hajottaa sedimenttiä ja helpottaa vesikirppujäänteiden seulomista sedimentistä. Keiton jälkeen huuhtelin KOH-sedimentti-seoksen 50 µm seulan läpi. Siirsin rikastetun näytteen seulalta ruiskupullon avulla dekantterilasiin, johon lisäsin myös 10 % suolahappoon (HCL) liuotetun *Lycopodium* -tabletin kvantitatiivista analyysia varten. *Lycopodium* -tabletit on tunnettu määrä merkki-itiöitä, joiden avulla voidaan määrittää vesikirppujen absoluuttinen lukumäärä osanäytteessä (ks. kohta 2.4.1). Siirsin seoksen 10 ml koeputkeen ja sentrifugoin jäänteet koeputken pohjalle. Poistettuani suurimman osan koeputkessa olevasta nesteestä (supernatantista) sekoitin näytteen hyvin (taatakseni merkki-itiöiden tasaisen jakautumisen), otin sitä pipetillä lämpölevyllä olevalle objektilasille ja annoin ylimääräisen veden haihtua. Tein näytteistä kestopreparaatteja lisäämällä objektilasille safraniinilla värjättyä

jähmettyvää glyseroligelatiinia ja peitin sen peitinlasilla. Tein jokaisesta näytteestä vähintään kaksi preparaattia, jotta niissä olisi riittävä määrä jäänteitä.

Mikroskopoin näytteet ECRU:n (Environmental Change Research Unit, Helsingin yliopisto) laboratoriossa Leica Leitz Diaplan –mikroskoopilla 200x (jäänteiden laskeminen) ja 400x (pienien tuntomerkkien tarkastelu) suurennoksilla. Pyrin laskemaan jokaisesta näytteestä noin 200 vesikiripun osaa, mikä on yleisesti vesikirppuanalyseissa käytetty määrä (Frey 1986a). Jäänteiden suuresta hajoamisesta johtuen laskin ainoastaan sellaiset osat, jotka sisälsivät lajintunnistuksen kannalta tärkeän tuntomerkin. Lajin yksilömäärän laskemisessa käytin yleisimmin esiintyvää osaa, kuten mm. Frey (1986a) on suositellut. Somaksen sedimenttiaineistosta laskin kaikki näytteet (35 näytettä) ja Vallijärven sedimentistä laskin pinnimmaisten 20 näytteen (10 cm) lisäksi loput näytteet karkeammalla resoluutiolla (yhteensä 31 näytettä).

Koska varsinaisia vesikirppujäänteiden määritysoppaita ei ole olemassa, olen käyttänyt lajintunnistuksessa Freyn (1959) ja Flössnerin (1972) yleisesti käytettyjä lähteitä sekä Sarmaja-Korjosen monistetta Suomessa esiintyvien lajien jäänteistä. Lisäksi FT Kaarina Sarmaja-Korjonen (Geologian laitos, Helsingin yliopisto), PhD Krystyna Szeroczyńska (Dept. of Quaternary Geology, Polish Academy of Sciences) ja Professori Atte Korhola (Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Helsingin yliopisto) ovat opastaneet vesikirppujäänteiden tunnistuksessa.

2.3 ANALYYSIT

2.3.1 Sedimentin orgaanisen aineen pitoisuuden määrittäminen

Paleolimnologisissa tutkimuksissa sedimenttisarjasta tehdään muiden analyysien ohella pääsääntöisesti myös hehkutuskevennysanalyysi (LOI, eng. *loss on ignition*). Sillä määritetään sedimentin orgaanisen ja minerogeenisen aineksen pitoisuus ja sen avulla mm. järvestä otettuja eri sedimenttisarjoja voidaan korreloida keskenään. LOI on yksinkertainen menetelmä, jonka avulla saadaan tietoa menneistä järven ja valuma-alueen prosesseista (Meyers & Teranes 2001). Orgaanisen pitoisuuden määrittämiseksi punnitsin jokaisesta näytteestä keraamisiin upokkaisiin märkää sedimenttiä, kuivasin niitä yön yli 105 °C:ssa ja hehkutin niitä uunissa (550 °C) 2 tuntia. Kuivauksen jälkeen laskin näytteen vesipitoisuuden haihdutushäviönä märkápainosta ja hehkutuksen jälkeen laskin orgaanisen aineen pitoisuuden hehkutushäviönä kuivapainosta (Bengtsson & Enell 1986).

2.3.2 Ajoitus

Sedimenttisarjat ajoitettiin luonnossa esiintyvän lyijyn radioaktiivisen isotoopin, ^{210}Pb , avulla gammaspektrometrillä (Environmental Radioactivity Research Center, Liverpool). ^{210}Pb tulee järviin pääasiassa ilmakehästä kuiva- ja märkälasseumana ja sen avulla voidaan ajoittaa 0-150 vuotta vanhoja sedimenttejä (Olsson 1986; Appleby 2001). Ajoituksessa käytettiin kahta ajoitusmallia: CRS (eng. *Constant Rate of ^{210}Pb Supply*) ja CIC (eng. *Constant Initial Concentration*) (Appleby & Oldfield 1978). Ajoituksen varmistamiseksi käytettiin itsenäisinä menetelminä keinotekoisia radionuklideja (^{137}Cs ja ^{241}Am), joiden maksimipitoisuudet ajoittuvat tunnettuihin vuosiin 1963, jolloin ilmakehässä tehtiin ydinasekokeiluja, ja 1986, jolloin tapahtui Chernobylin ydinvoimalaonnettomuus (Appleby 2001). Ajoitus mahdollistaa sedimenttisarjan sedimentaationopeuden laskemisen. Näytteiden iät esitetään kalenterivuosissa (A.D.).

Somaksen SC1 sarjasta tehtiin vesikirppuanalyysin ja hehkutuskevennyksen lisäksi muita analyysejä, eikä sen materiaali riittänyt ajoitukseen. Tämän vuoksi Somaksen ajoitus tehtiin SC2 sedimenttisarjasta, johon SC1 sarjaa voitiin rinnastaa LOI analyysin tulosten avulla. Vallijärven kohdalla sekä vesikirppu- ja hehkutuskevennyksanalyysit että ajoitus tehtiin samasta VC1 sedimenttisarjasta.

2.4 AINEISTON NUMEERINEN KÄSITTELY

2.4.1 Stratigrafinen vesikirppuanalyysi

Määritin vesikirppulajien yksilömäärät niiden runsaimman sedimentissä esiintyvän jäänteen perusteella. Jaoin löydetyt lajit kahteen ryhmään; planktisiin (P) ja litoraalin (L) lajeihin. Käytin TILIA ja TILIA GRAPH (Grimm 1991) sekä Corell Draw –ohjelmia yksittäisten lajien suhteellisten osuuksien ja planktisten ja litoraalilajien suhteellisten osuuksien (P/L) laskemiseen sekä stratigrafisten diagrammien laatimiseen. Käytin stratigrafisessa aineistossa tapahtuvien muutosten tulkinnassa ZONE –ohjelmaa (Lotter & Juggins 1991), jonka klusterianalyysi, tässä tapauksessa ”optimal partitioning”, segmentoi aikasarjan lajistollisesti yhdenmukaisiin vyöhykkeisiin. Toisistaan tilastollisesti merkitsevästi eroavien vyöhykkeiden löytämiseksi käytin broken-stick –mallia (Bennet 1996). Kvantitatiivista analyysia varten kirjasin jäänteiden laskemisen yhteydessä kaikki *Lycopodium*-itiöt, ja tämän avulla laskin vesikirppujen tiheyden (yksilöä cm^{-3}) sedimentissä seuraavasti:

$$\text{vesikirppujen tiheys (kpl cm}^{-3}\text{)} = \text{lasketut yksilöt (kpl)} * \frac{\text{lisättyjen itiöiden määrä (kpl cm}^{-3}\text{)}}{\text{lasketut itiöt (kpl)}}$$

Sedimenttisarjan ajoituksen avulla laskin sedimentin kerrostumisnopeudet (cm v^{-1}) jokaiselle näytteelle. Koska ^{210}Pb ajoituksilla päästään lyijyn puoliintumisajan (22.3 v) takia vain noin 150 vuoden päähän ajassa taaksepäin, täytyi sedimenttisarjan loppupään sedimentaationopeudet ekstrapoloida. Vesikirppujen tiheyden ja kerrostumisnopeuden avulla laskin vesikirppujen akkumulaation, mikä on aika- ja pinta-ala yksikköä kohti kerrostuneiden jäänteiden määrä ($\text{yksilöä cm}^{-2} \text{v}^{-1}$), seuraavasti:

$$\text{vesikirppujen akkumulaatio (kpl cm}^{-2} \text{v}^{-1}) = \text{vesikirppujen tiheys (kpl cm}^{-3}) * \text{kerrostumisnopeus (cm v}^{-1}).$$

Käsittelin molempien järvien aineistoissa planktisia *Eubosmina coregoni* ja *E. longispina* -lajeja yhdessä (*Eubosmina* spp.), koska varma lajinmääritys näiden lajien osalta onnistuu ainoastaan pääkilven pääpoorien avulla ja monissa näytteissä suurin osa jäänteistä oli kuoria. Lepomonakuoretkin voi tunnistaa varmasti vain sukutasolle. Laskin jokaisesta osanäytteestä *Eubosmina* -lajien lepomonakuorten osuuden (%) kaikista lasketuista *Eubosmina* -kuorista ($E/C+E$). Vertasin lepomonaprosentteja viimeisen parin vuosisadan ajalla Luoteis-Lapin lämpötilarekonstruktion (Sorvari ym. 2002) vuotuisiin ja vuodenaikaisiin keskilämpötiloihin.

2.4.2 Yhteisöanalyysit

Käsittelin vesikirppuaineistoa monimuuttujamenetelmillä selvittääkseni sedimenttiin ajan kuluessa kerrostuneiden vesikirppuyhteisöjen välisiä suhteita sekä vesikirppuyhteisöjen ja niiden rakenteeseen vaikuttavien tekijöiden/ympäristömuuttujien välisiä suhteita. Monimuuttujamenetelmien tarkoituksena on yksinkertaistaa ja tiivistää laajoja, ekologisista yhteisöistä kerättyjä aineistoja (Ludwig & Reynolds 1988). Monimuuttujamenetelmistä käyttämäni ordinaatiomenetelmät tiivistävät yhteisöaineistoa muutaman ulottuvuuden avaruuteen, jossa samanlaiset näytteet ovat lähellä toisiaan ja erilaiset kaukana toisistaan. Ensimmäinen ordinaatioakseli selittää mahdollisimman suuren osan aineiston vaihtelusta ja seuraava akseli mahdollisimman suuren osan jäljellä olevasta vaihtelusta jne. Yleensä muutamat ensimmäiset akselit selittävät suurimman osan (40-90%) koko aineiston varianssista (Sarvala 1984). Laskennallisesti ordinaatiomenetelmät ovat ominaisvektorimenetelmiä, jossa tuloksena ovat kutakin ordinaatioakselia vastaava ominaisarvo (λ_i) (eng. *eigenvalue*) ja ominaisvektori. Aineiston analysoinnissa käytin CANOCO for Windows 4.0 -ohjelmaa (ter Braak & Smilauer 1998).

Käytin vesikirppuaineiston alustavaan tarkasteluun oikaistua korrespondenssianalyysia (DCA, eng. *Detrended Correspondence Analysis*) (Hill 1979), joka toimii lähtökohtana syvällisempään analyysiin

ja jota voidaan käyttää ilman tietoa lajien ekologisista vaatimuksista (Sarvala 1984). DCA:ssa muuttujien, tässä näytteiden, jakautuminen ensimmäisten ordinaatioakselien suuntaisesti (ominaisvektorien eli gradientin pituus), kertoo aineiston varianssin suuruudesta (Hill & Gauch 1980). Gradientin pituudesta voidaan päätellä onko aineiston (vesikirppuyhteisöjen) vastefunktio ympäristömuuttujiin lineaarinen (gradientti < 2 keskihajontayksikköä (s.d., *standard deviation*)), vai unimodaalinen (gradientti suurempi kuin 2 s.d.) (Birks 1998). Teoriassa eliöiden ja ympäristötekijöiden välinen suhde ei ole lineaarinen, vaan eliöillä on kunkin ympäristötekijän suhteen optimaal alueensa, toisin sanoen niiden ympäristövaste on unimodaalinen (Begon 1996: 48; Sarvala 1984). Ajalliset muutokset vesikirppuyhteisöjen välillä sekä Vallijärven että Somaksessa jäävät pieniksi, eikä lajien unimodaalisuus tule esille. Toisin sanoen DCA gradientit ovat lyhyet, minkä takia on perusteltua käyttää aineiston jatkokäsittelyssä lineaarisia analyysejä, kuten pääkomponenttianalyysia (PCA, eng. *Principal Components Analysis*) ja rajoitettua ordinaatioanalyysia (RDA, eng. *Redundancy Analysis*). Vallijärven PCA -analyysissä näytteet jakautuivat ordinaatistoon kaaren muotoisesti sekä PCA 1. ja 2. akselien suuntaisesti. Tämä on merkki PCA:lle tyypillisestä ns. hevosenkenkäharhasta (eng. *arch effect, horseshoe effect*), jossa kaukana toisistaan olevat (toisin sanoen hyvin erilaiset) näytteet kaartuvat ordinaatiossa toistensa lähelle vaikeuttaen tulkintaa. Hevosenkenkäharhan välttämiseksi käytin Vallijärven aineiston tarkastelussa DCA:ta, joka oikaisee harhan (Hill 1979).

Tarkastelin näytteiden (selitettävä) ja mitattujen ympäristötekijöiden (selittäjä) välistä suhdetta RDA:lla, joka on suora gradienttianalyysi. RDA:ta varten yhdistin Vallijärven vesikirppunäytteet Luoteis-Lapista kerättyyn opetusaineistoon (eng. *training set*) (Korhola 1999), jossa oli mukana 36 järveä; järvien pintasedimentistä määritetyt vesikirppulajistot ja niistä mitatut ympäristömuuttujat (24 kpl). Otin analyyseihin mukaan mitatuista ympäristömuuttujista vain viisi merkittävintä lajiston vaihtelua selittävää muuttujaa. Lisäsin Vallijärven näytteet analyysiin passiivisina, jolloin ne eivät vaikuta itse analyysiin, mutta sijoittuvat ordinaatistoon kuin ne olisivat analyysissä mukana. Tämä mahdollisti niiden vertaamisen ympäristömuuttujiin (ter Braak & Smilauer 1998).

Tekemäni RDA-analyysin perusteella merkittävin Vallijärven lajistoa selittävä tekijä oli veden syvyys. Syvyyden merkitsevyys yksittäisenä vesikirppulajistoa selittävänä tekijänä korostui myös kun vertasin DCCA 1. akselin ja DCA 2. akselin ominaisarvojen (λ_1 ja λ_2) välistä suhdetta. DCCA -analyysillä (eng. *Detrended Canonical Correspondence Analysis*) (ter Braak 1986) lajidata voidaan pakottaa valitun yksittäisen ympäristömuuttujan (syvyys) muodostaman 1. akselin suuntaiseksi, ja DCA -analyysillä pelkkä lajidata jakautuu kahden ensimmäisen, ja voimakkaimmin lajistoa selittävän akselin muodostamaan avaruuteen. Akselien ominaisarvot (λ_i) kuvastavat kunkin akselin merkitystä lajiston vaihtelua selittävänä tekijänä. Mitä korkeampi on DCCA 1. akselin ja DCA 2. akselin ominaisarvojen

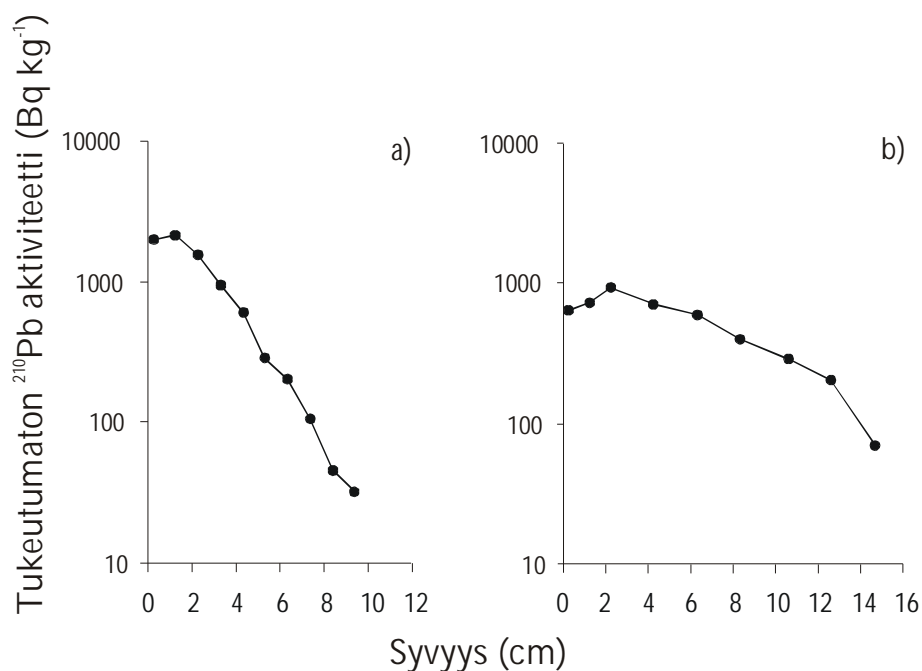
(λ_1 ja λ_2) välinen suhde, sitä suurempi on tutkittavan yksittäisen ympäristömuuttujan selittävyys lajiston kokonaisvaihtelusta (ter Braak 1986).

Korholan (1999) opetusaineistossa järven maksimisyvyys oli voimakkain vesikirppulajistoja selittävä ympäristömuuttuja, ja tämän perusteella Korhola ym. (2000) ovat luoneet alueellisen siirtofunktion järven syvyysvaihteluiden tutkimiseksi sedimenttiaineistosta. Koska veden syvyyden muutos näytti pääasiallisesti selittävän Vallijärvenkin lajistossa tapahtuneet muutokset, testasin tätä kvantitatiivista vedensyvyysmallia työssäni. Rekonstruoin Vallijärven vedenpinnan vaihteluita sedimenttisarjan kattamalla ajanjaksolla käyttäen CALIBRATE -ohjelmaa (Juggins & ter Braak 1993). Valitsin rekonstruktio malliksi painotettuun keskiarvoon perustuvan WA-PLS -menetelmän (eng. *Weighted Average Partial Least Squares*), joka toimi parhaiten testatuista menetelmistä, kun tarkastelin mallien keskineliövirhettä (eng. *Root Mean Square Error of Prediction*, RMSEP) ja selitysasetta (r^2) (Juggins & ter Braak 1993). Mallin toimivuutta testattiin leave-one-out -ristiinvalidointimenetelmällä, jossa opetusaineistosta luotiin mallin testiaineisto poistamalla yksi vesikirppupintanäyte kerrallaan ja laskemalla sille estimaatti (järven syvyys) testiaineiston muiden näytteiden avulla. Menetelmä vertaa estimaattia mitattuun suureeseen ja estimaattien virheet summataan ja esitetään ennustuksen keskineliövirheenä (RMSEP) (ter Braak & Juggins 1993). Parhaiten toimi 2 komponentin WA-PLS -malli.

3. TULOKSET

3.1 AJOITUS

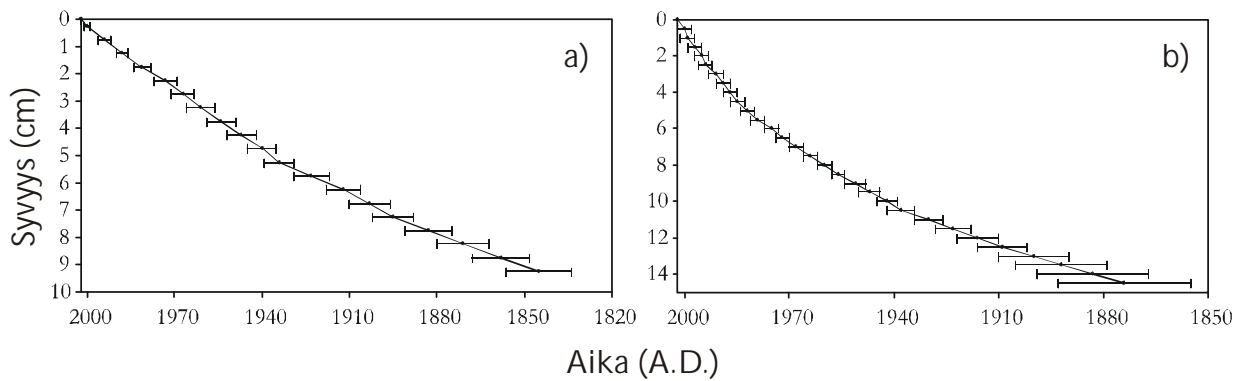
Somaksessa sedimentin ^{210}Pb aktiivisuus nousee lähes eksponentiaalisesti pintaa kohden, mikä kertoo sedimentaationopeuden tasaisuudesta viimeisen 150 vuoden aikana. Eksponentiaalisen nousun sijaan Vallijärven ^{210}Pb pitoisuuden nousu hidastuu pintaa kohti ilmentäen sedimentaationopeuden huomattavaa kasvua (kuva 7). Sekä Somaksen että Vallijärven sedimenttisarjojen pinnassa ^{210}Pb aktiivisuuksien kasvu laskee viitaten kiihtyneeseen sedimentaatioon viime vuosikymmeninä. Ellei sama näkyisi molemmissa järvissä, se voisi olla myös virhelähde, joka johtuu valuma-alueelta tai altaan muista osista äkillisesti kulkeutuneesta aineksestä.



Kuva 7. Tukeutumattoman ^{210}Pb aktiivisuuden muutos sedimentissä syvyyden mukaan, a) Somas ja b) Vallijärvi. Huomaa Somaksen suuremmat ^{210}Pb aktiivisuudet pinnassa.

Somaksen sedimenttiin on varastoitunut yli kaksinkertainen määrä ^{210}Pb :ä kuin Vallijärveen ja Somakseen tuleva ^{210}Pb vuo ($\text{Bq m}^{-2} \text{v}^{-1}$) on moninkertainen ilmakehästä laskeutuvaan, arvioituun ^{210}Pb määrään (Appleby & Oldfield 1978).

Somaksessa sekä CIS ja CRS ajoitusmallit antavat kuvan tasaisesta sedimentaatiosta. Vallijärven CRS ajoitusmalli, joka ei vaadi perusoletukseen tasaista sedimentaatiota, toimi parhaiten (kuva 8). Sedimenttisarjojen yli 150 vuotta vanhojen kerrosten iät ekstrapoloitiin olettaen, että sedimentaationopeudet ovat säilyneet hitaina ja suhteellisen tasaisina, kuten Holoseenin aikana Lapin järvissä yleensä (esim. Korhola & Weckström 2004; Rosen ym. 2001; Korhola ym. 2000) (kuva 8.). Toisaalta järvissä, joissa on tapahtunut suuria vedensyvyyden muutoksia, myös sedimentaationopeudet ovat vaihdelleet (Hyvärinen & Alhonen 1994; Virkanen 2000).

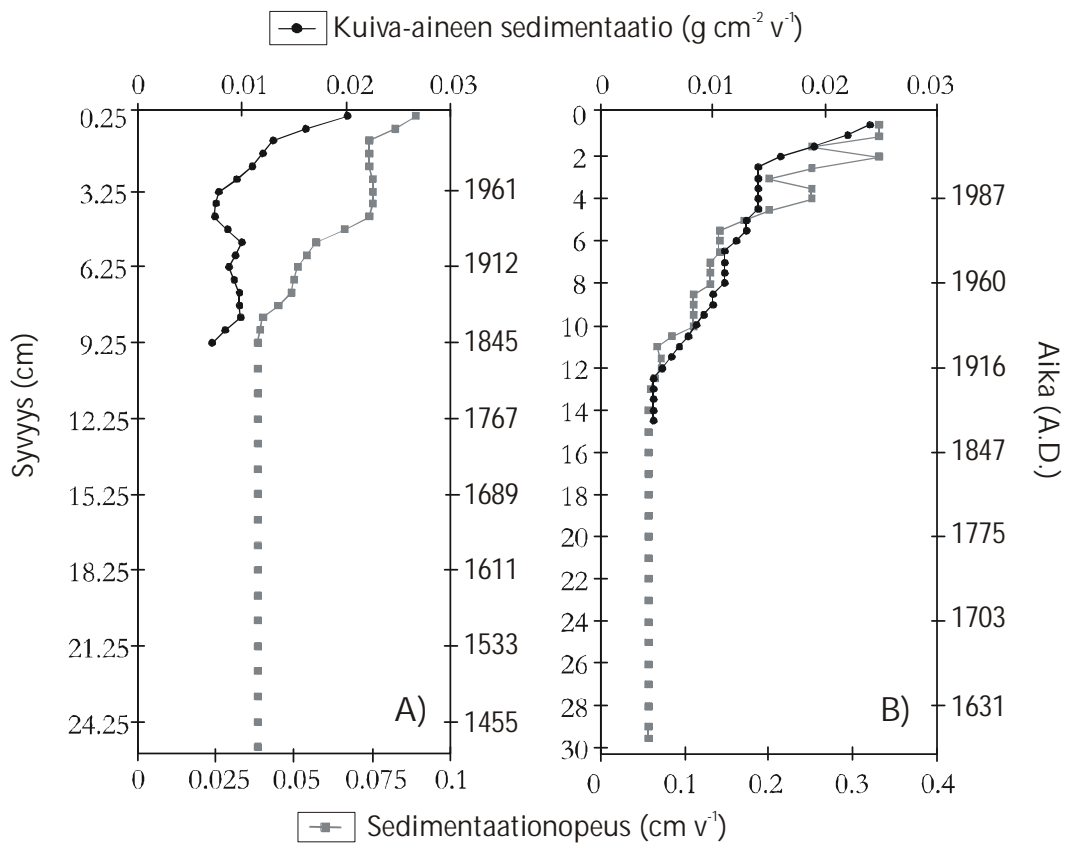


Kuva 8. Radiometristen ajoitusten antamat kronologiat sedimenttisarjoille virhemarginaaleineen. a) Somas, virhemarginaali vanhimmassa ajoitetussa näytteessä ± 11 vuotta, ja b) Vallijärvi, virhemarginaali vanhimmassa ajoitetussa näytteessä ± 19 vuotta.

3.2 SEDIMENTAATIO

Sedimentaationopeus (cm v^{-1}) ja kuiva-aineen sedimentaatio ($\text{g cm}^{-2} \text{v}^{-1}$) järvissä viimeisen 150 vuoden aikana käyvät ilmi kuvasta 9. Vallijärven pintasedimentissä sedimentaationopeus (0.33 cm v^{-1}) on lähes nelinkertainen Somakseen (0.089 cm v^{-1}) verrattuna, vaikka 1900-luvun alussa sedimentaatio oli molemmissa järvissä vielä hidasta ($\sim 0.05 \text{ cm v}^{-1}$). Myös kuiva-aineen, joka sisältää sekä orgaanisen että minerogeenisen aineksen, akkumulaatio on noussut Vallijärvessä enemmän kuin Somaksessa. 1900-luvun alussa sitä kertyi Vallijärveen vain noin puolet Somakseen sedimentoituvasta määrästä, mutta nykyään kuiva-aineen akkumulaatiot ovat järvissä samaa luokkaa ($\sim 0.02 \text{ g cm}^{-2} \text{v}^{-1}$).

Somaksessa sedimentaationopeus on noussut hypäyksittäin kolme kertaa viimeisen 150 vuoden aikana: 1870-, 1930- ja 1980-luvulla. Vallijärvessä sedimentaationopeus on noussut vaihteittain ja erityisen selvästi 1930-luvulla ja 1970-luvulta lähtien. Viimeisiä vuosikymmeniä luonnehtivat suuret sedimentaation vaihtelut. Somakseen Holoseenin eli viimeisen noin 10 000 vuoden aikana kerääntyneen sedimentin paksuus on 249 cm ja Vallijärven 193 cm. Vallijärven sedimentti on Holoseenin alkuvaiheita lukuunottamatta ollut hyvin orgaanista (aineisto ei esillä) ja ajan kuluessa se on tivistynyt kasaan toisin kuin hiekkapitoinen Somaksen sedimentti.



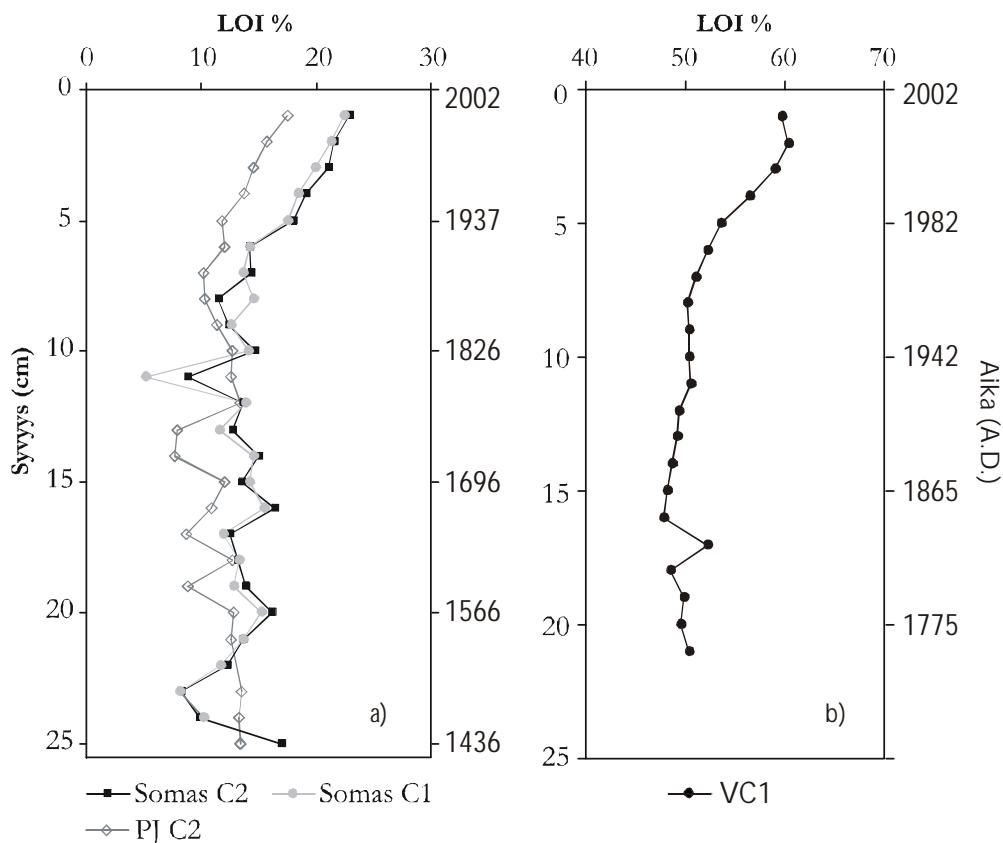
Kuva 9. a) Somaksen ja b) Vallijärven sedimentaationopeudet (cm v⁻¹) ja kuiva-aineen akkumulaatio (g cm⁻² v⁻¹). Sedimenttisarjojen ekstrapoloidut iät noin 150 vuotta vanhemmille näytteille näkyvät kuvassa neliöinä.

3.3 ORGAANISEN AINEKSEN PITOISUUDET

Orgaanisen aineksen pitoisuudet järvissä tutkittavalla ajanjaksolla näkyvät kuvassa 10. Somaksesta esitän kolmesta samalla näytteenotokerralla otetusta sedimenttisarjasta tekemäni LOI -analyysitulokset, ja Vallijärvestä on esillä pinnimmaisten 20 cm orgaanisen aineksen pitoisuudet. Somaksesta hyvin lähekkäin otetut sedimenttisarjat SC1 ja SC2 antavat hyvin samanlaiset LOI -tulokset ja näiden sarjojen korreloiminen toisiinsa onnistui erittäin hyvin. Muita analyysyjä varten käytetty sarja PJ C2 otettiin noin 5-10 metrin päästä ja kokonaisuudessaan siinä voi havaita samat trendit, joskin pitoisuudet ovat kauttaaltaan noin 5 % alhaisempia.

Somaksen orgaanisen aineksen pitoisuudet ovat odotetusti pienet: 1900-luvun alun vuosikymmenille asti 10-15 % luokkaa, jonka jälkeen tapahtuu nousua kohti pintaa, jossa LOI -arvot kohoavat yli 20 prosentin. Suurimmat nousut LOI -arvoissa SC1 ja SC2 sarjoissa ajoittuvat 1500-luvun alku puoliskolle (n. 8 %) ja 1900-luvun alkuun, etenkin 1930-luvulle (n. 7 %). Vallijärvestä orgaanisen aineksen pitoisuus nousee samanaikaisesti sedimentaation ja kuiva-aineen akkumulaation kanssa. LOI -arvot vaihtelevat 50 % molemmin puolin ja niissä on vähemmän ajallista vaihtelua

kuin Somaksen sarjoissa. Organisen aineksen pitoisuudessa näkyy nouseva trendi 1850-luvulta lähtien. Erityisesti LOI -arvot nousevat 1900-luvun alkupuoliskolla ja 1970-luvulta lähtien. Pintasedimentissä orgaanisen aineen pitoisuus on noin 60 %.

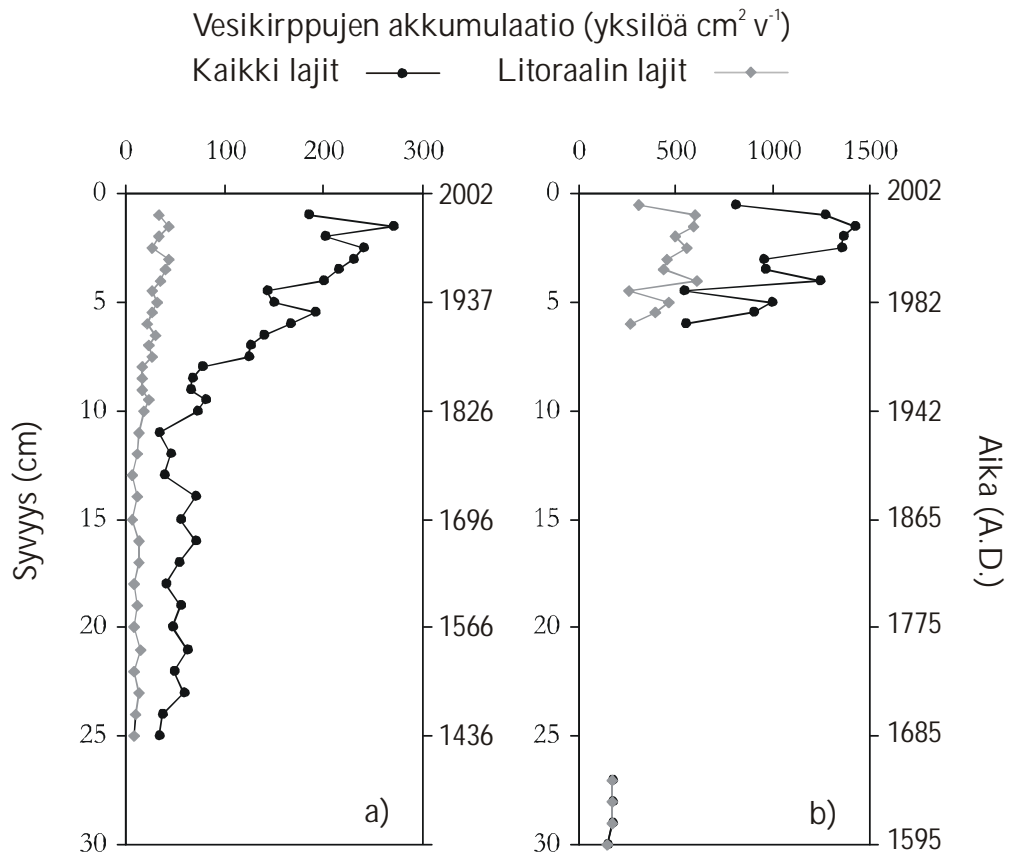


Kuva 10. Orgaanisen aineen pitoisuuksien (%) vaihtelut a) Somaksen ja b) Vallijärven sedimenttisarjoissa.

3.4 VESIKIRPPUJEN AKKUMULAATIO

Somaksen sedimenttiin kerrostuu vuodessa huomattavasti vähemmän vesikirppujen jäänteitä kuin Vallijärven sedimenttiin. Vesikirppujen kokonaisakkumulaatiossa on kasvava trendi koko tutkittavan jakson ajan (kuva 11a), ja planktisten *Eubosmina* -lajien jäänteiden määrä sedimentissä on kasvanut enemmän kuin litoraalilajien.

Vallijärven lajien akkumulaatiot pystyttiin laskemaan vain pinnimmaisista 12 näytteestä (6 cm) ja sarjan pohjimmaisista näytteistä 27-30 cm. Näistä käy kuitenkin ilmi, että vesikirput ovat kokonaisuudessaan runsastuneet järvessä tarkasteltavana ajanjaksona (kuva 11b). Koko lajiston akkumulaatio on sarjan pinnassa keskimäärin kuusinkertainen sarjan vanhimpiin näytteisiin verrattuna. Kun litoraalilajien akkumulaatio on noussut lähes kolminkertaiseksi on planktisten lajien jäänteiden määrä runsastunut yli 350 kertaiseksi!



Kuva 11. Vesikirppujen ajallinen akkumulaatio sedimenttiin a) Somaksessa ja b) Vallijärven sedimentissä. Kuvissa on esitetty erikseen koko lajiston ja ainoastaan litoraalilajien akkumulaatioarvot. Huomattavaa on, että Vallijärven pohjanäytteissä litoraalilajien akkumulaatio on lähes sama kuin kaikkien lajien yhteensä, ts. planktisten lajien osuus on ollut hyvin pieni.

3.5 VESIKIRPPUYHTEISÖT

3.5.1 Vallijärvi

Vuonna 2003 syksyllä otetuista kvalitatiivisista haavinäytteistä löytyi planktisia lajeja, joiden säilyminen sedimentissä on huono: *Daphnia galeata* ja *Holopedium gibberum* olivat erittäin runsaita pelagiaalinäytteissä, ja *Polyphemus pediculus* –petovesikirppua esiintyi ensisijaisesti litoraalista otetuissa haavinäytteissä. *Eubosmina* -lajit olivat runsaita sekä pelagiaalissa että litoraalissa, mutta haavinäytteisiin ei saatu juuri lainkaan litoraalin Chydoridae –lajeja. Tutkimuksissa onkin todettu, että pintasedimenttiä tutkimalla saadaan luotettavin kuva järven vesikirppulajistosta, sillä varsinkin Chydoridae –lajeja on vaikea saada mukaan perinteisellä näytteenotolla (Frey 1986a). Esimerkiksi Freyn (1960) tutkimuksissa yhdestä pintasedimenttinäytteestä löytyivät kaikki vesikirppulajit, joita järvestä oli yli 30 vuoden intensiivisen näytteenoton aikana havaittu. Tämän lisäksi sedimentistä löytyi kuusi lajia, joita ei elävien näytteiden keruulla oltu koskaan tänä aikana ko. järvistä löydetty.

Määritin kaikkiaan 18 vesikirpputaksonia Vallijärven sedimentistä ja näistä suurin osa oli litoraaliin ja pohjaan assosioituneita Chydoridae –heimon lajeja (taulukko 2). Planktisia vesikirppuja edusti kaksi lajia, *Eubosmina longispina* ja *E. coregoni*, joita käsittelen tässä pääasiassa sukutasolla (*Eubosmina* spp.). *E. longispina* oli lajeista runsaampi. Vallijärven vesikirppustratigrafia on esitetty kuvassa 12.

Taulukko 2. Somaksen ja Vallijärven sedimentistä löydetty vesikirppulajit. Tähdellä merkityt lajit esiintyvät myös kvalitatiivisissa haavinäytteissä (Somaks: M. Rautio 9/2000; Vallijärvi: S. Siitonen 08/2003), jotka otettiin pelagiaalista (P) ja/tai litoraalista (L).

SOMAS		VALLIJÄRVI			
Bosminidae		Bosminidae		Vain vesinäytteestä:	
<i>Bosmina longispina</i> *	P	<i>Bosmina longispina</i> *	P/L	Polyphemidae	
<i>Bosmina coregoni</i> *	P	<i>Bosmina coregoni</i> *	P/L	<i>Polyphemus pediculus</i> *	L
Daphnidae		Chydoridae		Daphnidae	
<i>Daphnia umbra</i> *	P	<i>Chydorus sphaericus</i>		<i>Daphnia galeata</i> *	P
Chydoridae		<i>Acroperus elongatus</i>			
<i>Chydorus sphaericus</i>		<i>Alona affinis</i>			
<i>Acroperus harpae</i>		<i>Alona intermedia</i>			
<i>Alona quadrangularis</i>		<i>Alona guttata</i>			
<i>Alonella excisa</i>		<i>Alonella excisa</i>			
<i>Eurycerus lamellatus</i>		<i>Alonella nana</i>			
		<i>Camptocercus rectirostris</i>			
		<i>Eurycerus lamellatus</i>			
		<i>Grabtoleberis testudinaria</i>			
		Macrothricidae			
		<i>Ophryoxus gracilis</i>			
		Sididae			
		<i>Sida crystallina</i>			
		Daphnidae			
		<i>Simocephalus</i> sp.			
		<i>Ceriodaphnia</i> sp.			
		Holopedidae			
		<i>Holopedium gibberum</i> *		P	

Järven kaksi dominoivaa taksonia, *Alonella nana* ja *Eubosmina* spp., muodostavat suurimman osan fossiilisesta vesikirppuyhteisöstä muiden lajien osuuksien pysyessä pieninä ja suhteellisen tasaisina läpi sedimenttisarjan. Lajistossa tapahtuu selvä muutos pohjanäytteistä kohti pintaa: planktisten *Eubosmina* –lajien osuus kasvaa tasaisesti lajin lähes olemattomasta esiintymisestä 1600-luvun alussa nykyiseen 60 % esiintymisrunsautteen.

Jos lajistoa dominoi yksi tai muutama laji, voivat harvalukuisempien lajien runsaussuhteissa tapahtuvat muutokset jäädä peittoon (Sarmaja-Korjonen 2003), koska tarkastelutapa perustuu suhteelliseen esiintymisrunsautteen. Tämän vuoksi tarkastelin erikseen litoraalilajiston sisäisiä vaihteluita poistamalla aineistosta planktiset *Eubosmina* –lajit (kuva 13). Myös tässä tarkastelussa *A. nana* vähenee pintaa kohden. *Alonella excisa* ja *Chydorus sphaericus* –lajien suhteelliset osuudet koko lajistosta ovat korkeammat sarjan pohjalla (15-20 %) kuin pinnassa (5-10 %). Niiden osuudet vähenevät pintaa kohden myös pelkästään litoraalilajeja tarkasteltaessa, mutta eivät niin selkeästi. *Alona affinis* ja *Alona intermedia* näyttävät esiintyvän melko tasaisesti lajistossa tutkittavalla ajanjaksolla, mutta niiden osuudet litoraalilajeista nousevat pintaa kohden noin viidestä 10-15 prosenttiin. *Ophryoxus gracilis* ilmestyy lajistoon sarjan puolivälissä eli 1800-luvun alussa. *Sida* sp. -vesikirpun esiintyminen on yhtenäisempää sarjan vanhemmissa osissa 1800-luvun puoliväliin asti. *O. gracilis* ja *Sida* sp. esiintymisessä näyttää olevan negatiivinen korrelaatio: kun *O. gracilis* esiintyy lajistossa *Sida* sp. –lajia ei tavata ja päinvastoin, mutta molempien lajien osuudet ovat hyvin pieniä. Mielenkiintoisin lajilöytö on vasta muutama vuosi sitten tieteelle kuvattu *Unapertura latens* (kuva 15), jota on löydetty tähän mennessä vain muutamasta suomalaisesta järvestä (Sarmaja-Korjonen ym. 2000). Lajin ekologiaa ei vielä tunneta.

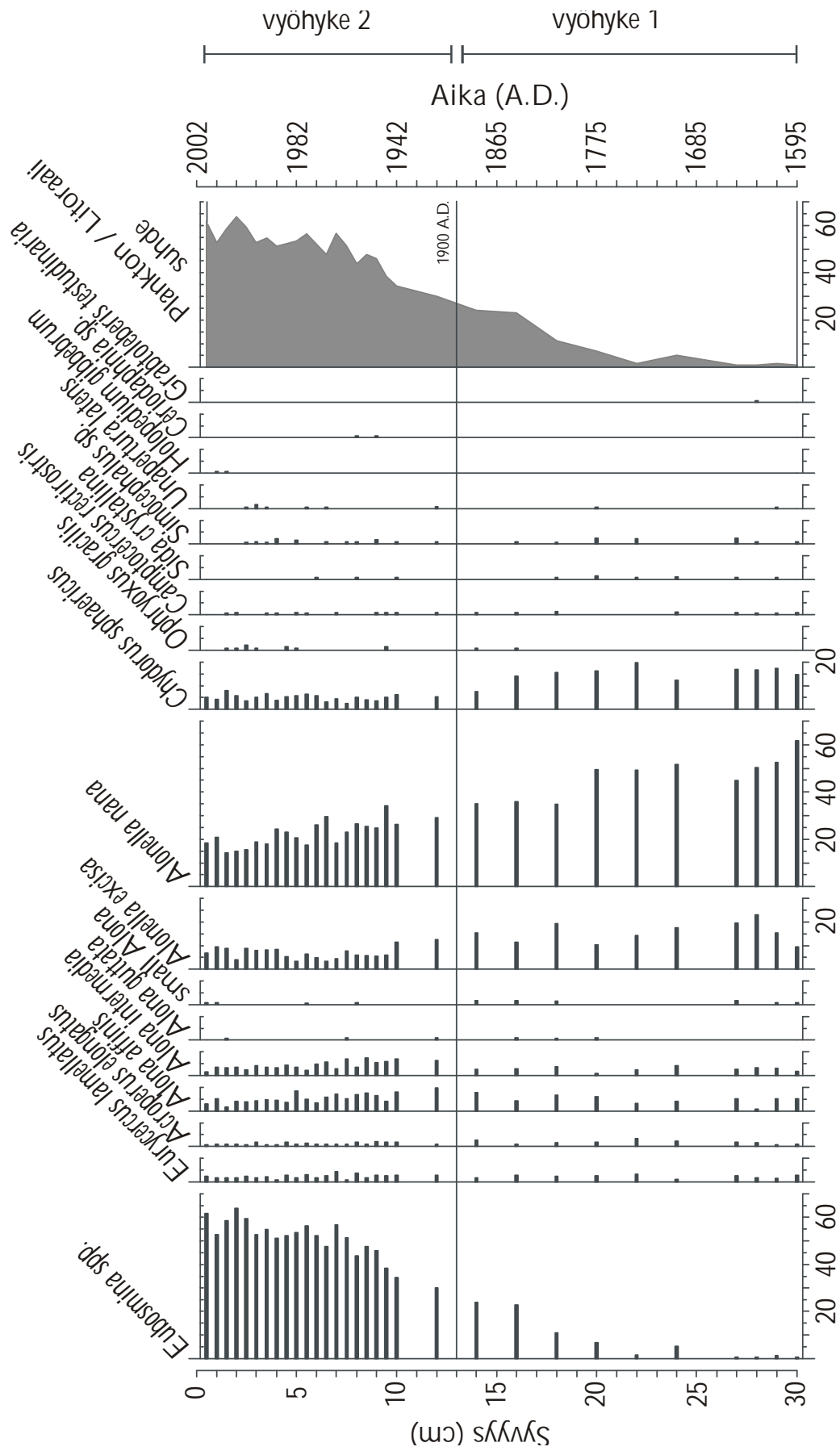
Lajistossa ei tapahdu suuria vaihteluita ensimmäiseen noin 200 vuoteen (n. 1600-1800 A.D.), jolloin *A. nana*, *C. sphaericus* ja *A. excisa* ovat valtalajeina. 1800-luvun aikana *Eubosmina* spp. alkavat runsastua ja litoraalin *A. nana* ja *C. sphaericus* –lajien suhteelliset osuudet vähentyä. Tämä näkyy myös P/L suhteen nousuna. Vallijärven aineisto jakautui kahteen tilastollisesti merkitsevästi erilaiseen vyöhykkeeseen, joiden välinen raja kulkee vuoden 1900 (\pm 10 vuotta) paikkeilla (kuva 12). Vyöhykejako perustuu litoraalilajien ja planktisten lajien dominanssin vaihtumiseen.

3.5.2 Somas

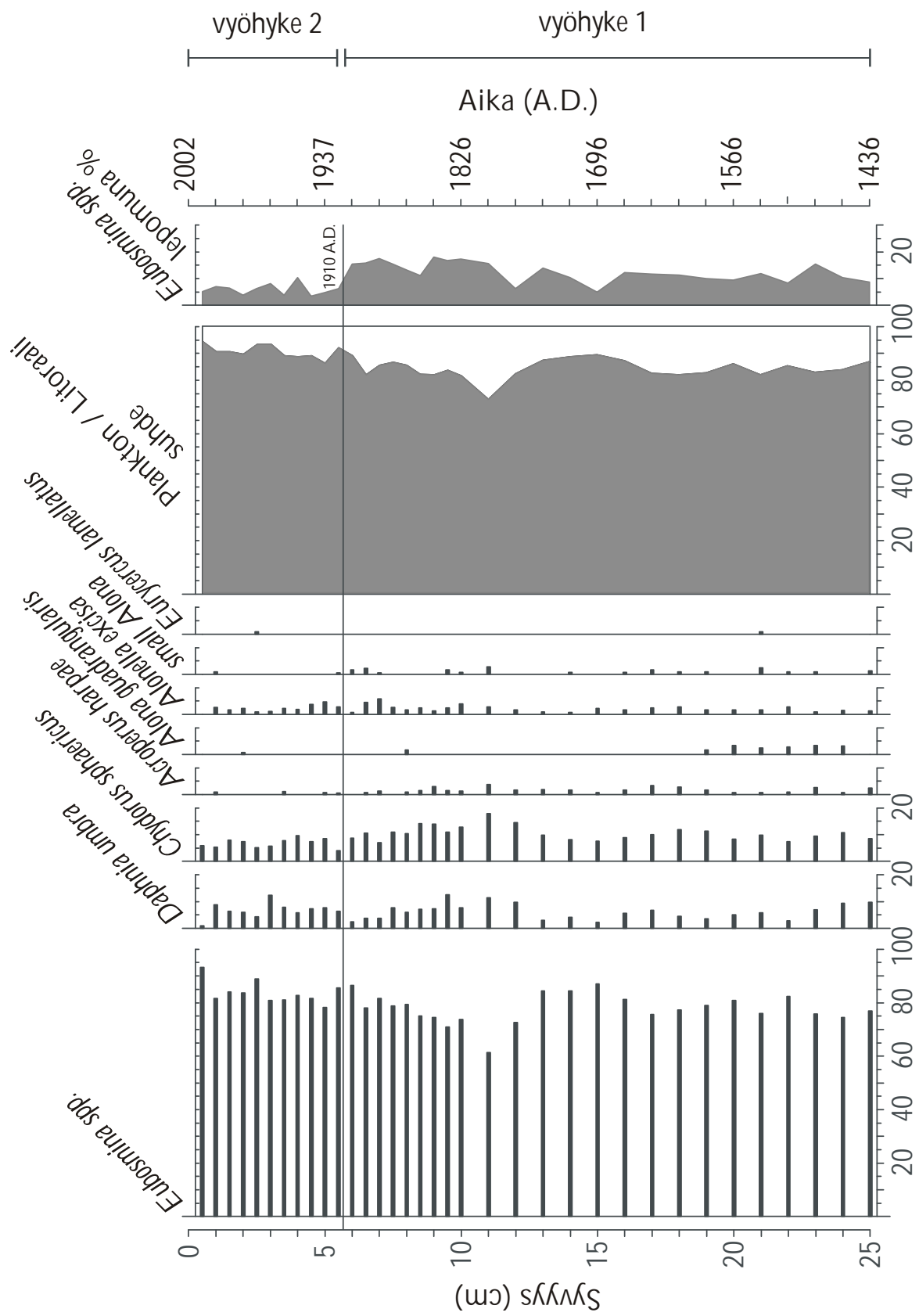
Somaksen sedimentistä löytyi ainoastaan kahdeksan vesikirppulajia (taulukko 2), ja planktiset lajit (*Eubosmina coregoni* ja *E. longispina* ja *Daphnia umbra*) dominoivat yhteisöä koko ajanjakson ajan (kuva 14). Litoraalilajeja edustavista Chydoridae-lajeista *Alona quadrangularis* esiintyy pääasiassa sarjan vanhimmissa näytteissä. Myös *Acroperus harpae* on yleisempi vanhemmissa näytteissä ennen 1900-

lukua. Somaksen planktisten lajien suhde litoraalinlajeihin pysyttelee noin 75-95 prosentin välillä koko tarkastelujakson ajan. Järven holoseenisarjasta on löydetty kaikkiaan 19 vesikirppulajia (Szeroczynska, suullinen tiedonanto), mutta planktiset lajit ovat dominoineet lajistoa aina.

Myös Somaksen stratigrafia jakautuu kahteen merkitsevästi erilaiseen vyöhykkeeseen, joiden välinen raja kulkee 1800- ja 1900-kukujen taitteessa (kuva 14). Lepomunaprosentti ja P/L suhde eivät olleet mukana vyöhykejakoja tehtäessä. Kuitenkin lepomunaprosentissa tapahtuva lasku 1900-luvun alussa ja P/L suhteen nousu yli 90 prosenttiin ovat samanaikaisia lajistosuhteissa tapahtuneen muutoksen kanssa.



Kuva 12. Vallijärven vesikirppulajien suhteelliset osuudet sekä planktisten ja litoraalilajien suhde tutkittavalla ajanjaksolla.



Kuva 14. Somaksen lajien suhteelliset osuudet (%), planktisten ja litoraalilajien suhde sekä Eubosmina spp. Iepomunaprocentti tutkitavalla ajanjaksolla.



Kuva 15. *Unapertura latens* pääkilpi

3.6 LEPOMUNAPROSENTTI

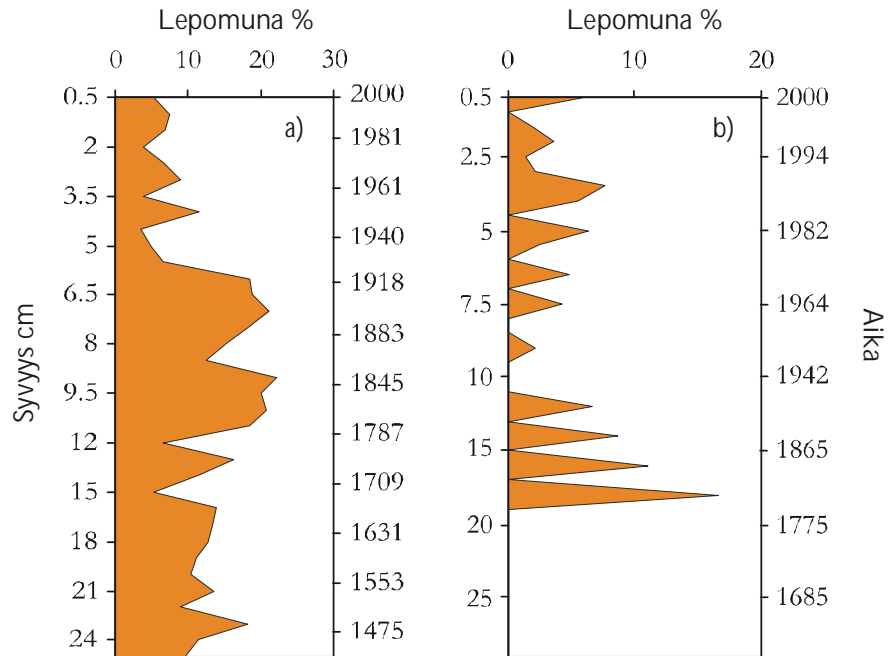
Eubosmina spp. lepomunakuorien osuus kaikista *Eubosmina* -kuorista on esitetty lepomunaprosenttina kuvassa 16. Somaksessa *Eubosmina* -lajien osuus lajistossa oli suuri ja hyvin tasainen koko tutkittavan jakson ajan, mikä lisää lepomuna-analyysin luotettavuutta. Vallijärnessä *Eubosmina* spp. osuus lajistossa muuttuu merkittävästi tarkastelujakson aikana, mikä saattaa vaikuttaa lepomunaprosenttiin; kun *Eubosmina* spp. oli harvalukuinen (200 lasketusta osasta vain muutama kuului *Eubosmina* spp:lle) sattuma on voinut vaikuttaa lepomunaprosentin muodostumiseen.

Somaksessa lepomunien osuus oli keskimäärin 15 prosenttia ennen 1900-lukua ja laski sitten keskimäärin 6 prosenttiin 1900-luvun alusta alkaen. Korkeimmillaan lepomunien suhteelliset osuudet ovat 1700-luvun lopusta 1900-luvun alkuun (keskimäärin 20%). Välissä on tosin hetkellinen, noin 10 % lasku 1800-luvun puolivälin tienoilla, jonka jälkeen arvot nousevat taas 20 % tienoille. Suurin muutos lepomunaprosentissa tapahtuu 1930-luvun taitteessa, jossa lepomunien osuus putoaa 18.4 prosentista 6.8 prosenttiin.

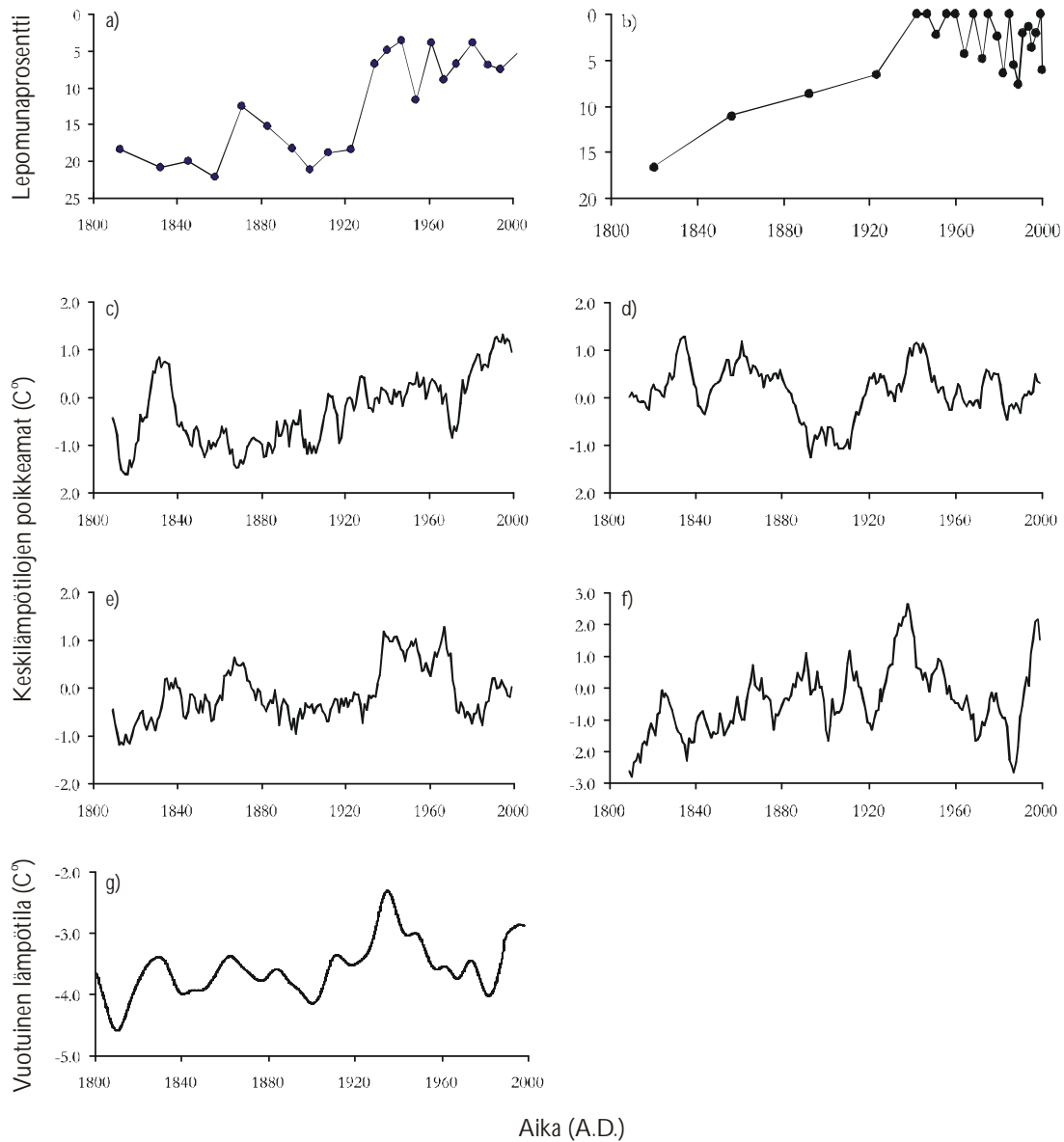
Vallijärnessä *Eubosmina*-lajit runsastuvat ja niiden osuus lajistossa alkaa kohota vasta 1700-luvun lopulla. Lepomunakuorien osuus on korkeimmillaan (n. 17 %) 1800-luvulla, aivan kuten Somaksessakin. Lepomunaprosentti on alhainen 1900-luvun alkupuoliskolla, jonka jälkeen se nousee 1980-90 -lukujen vaihteeseen asti. Nykyään molempien järvien *Eubosmina*-lajien lepomunaprosentti on noin 5. Vallijärven lepomunaprosentti vaihtelee näytteiden välillä suuresti; monissa 1900-luvun näytteissä, jolloin laji oli jo runsas, lepomunia ei löytynyt lainkaan.

Kuvassa 17. vertailen Luoteis-Lapin ilman lämpötilojen kehitystä ja lepomunakuorten osuutta järvissä 1800-luvun alusta lähtien. Koko jaksoa tarkasteltaessa Somaksen lepomunaprosenttikäyrä seuraa lähinnä kevään nousevaa lämpötilatrendiä. Väliaikainen lasku lepomunaprosentissa 1800-luvun puolivälin tienoilla on samanaikainen korkeampien kesä- ja syyslämpötilojen kanssa. Tämän jälkeen sekä kesä- että syyslämpötilat laskevat ja pysyvät alhaisina 1920-luvulle asti ja vastaavasti lepomunaprosentti nousee täksi ajaksi. 1930-luvulla lepomunaprosentti laskee yhdessä voimakkaasti nousevien lämpötilojen kanssa.

Vallijärven lepomunaprosenttikäyrä 1800-luvulla muodostuu vain muutamasta lasketusta näytteestä, joten ajallinen resoluutio on heikompi kuin Somaksessa. Käyrä seuraa kevätlämpötilojen kehitystä ja etenkin 1900-luvulla vuotuista lämpötilaa.



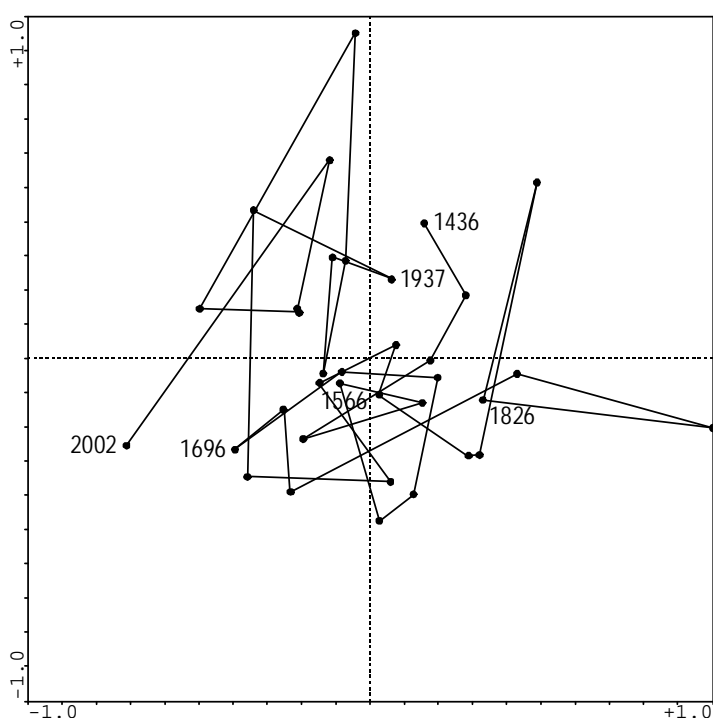
Kuva 16. *Eubosmina* spp. lepomunaprosentit a) Somaksessa ja b) Vallijärven tutkittavalla ajanjaksolla. Vallijärven lepomunakäyrä näyttää sahaavalta sillä 10 cm syvemältä on laskettu vain neljä näytettä. Pinnimmäinen 10 cm on laskettu 0.5 cm välein, mutta monissa näytteissä lepomunia ei ollut lainkaan.



Kuva 17. Järvien lepomunaprocentin ja Luoteis-Lapin ilman lämpötilojen vertailua 1800-luvun alusta vuoteen 1999. a) Somaksen ja b) Vallijärven lepomunaprocentti. Huomaa käänteinen asteikko! c-f: Vuodenaikojen keskilämpötilojen poikkeamat (C°) vertailukaudesta 1890-1999 10-vuoden juoksevina keskiarvoina: c) kevät, d) kesä, e) syksy ja f) talvi. g) Vuotuinen lämpötilatrendi (C°). Luoteis-Lapin lämpötilojen rekonstruktio on luotu erilaisilla regressiomenetelmillä ja ne perustuvat sekä epäsuoriin lähteisiin (jäidenlähtöajat, puulustot) että useilla Euroopan sääasemilla mitattuihin lämpötiloihin (ks. Sorvari ym. 2002). Ajalliset epäyhteneväisyydet sedimenttisarjassa ja lämpötilarekonstruktioissa saattavat olla todellisia tai johtua sedimenttisarjan ajoitustarkkuuden kärsimisestä vanhimmissa näytteissä sekä lämpötila-aineiston vaihteluiden tasoittamisesta juoksevan keskiarvon avulla.

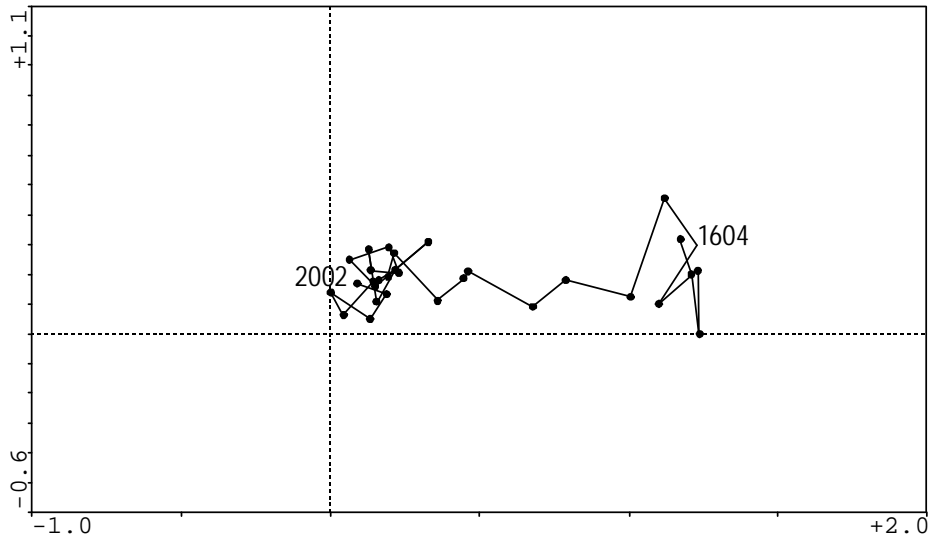
3.7 YHTEISÖANALYYSIT

Järvien lajiston alustava tarkastelu tehtiin DCA-analyysillä, joka antoi Vallijärven gradientin pituudeksi 1.2 ja Somaksen vastaavaksi 0.47. Aineiston lineaarisen vasteen (lyhyet gradientit) johdosta tehtiin PCA-analyysit, joista Somaksen PCA kuvaaja on esitetty kuvassa 18. Stratigrafisessa diagrammissa (kuva 14) Somaksen sedimenttisarjan näytteiden välillä ei tutkittavalla ajanjaksolla ole nähtävissä selkeitä muutossuuntia ja lajisuhteet ovat pysyneet suhteellisen vakaina. PCA-kuvaajasta kuitenkin käy ilmi suuriakin muutoksia sekä 1. että 2. akselien suuntaisesti. Niiden tulkitseminen on kuitenkin hankalaa, sillä selvät muutossuunnat puuttuvat (ks. Vallijärvi kuva 19.).



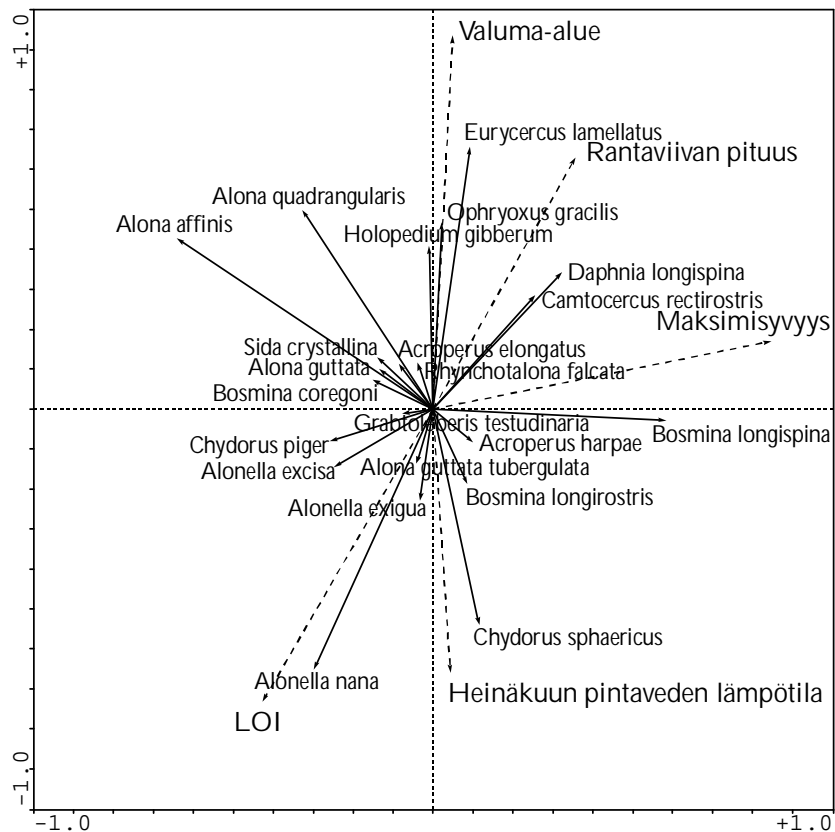
Kuva 18. PCA-kuvaaja Somaksen näytteistä kronologisessa järjestyksessä suhteessa 1. akseliin (vaaka) ja 2. akseliin (pysty).

Sen sijaan Vallijärven DCA -kuvaaja (kuva 19) paljastaa selvän ajallisen, lähinnä 1. akselin suuntaisen, muutoksen näytteiden sijoittumisessa ordinaatioon. Vanhimpien näytteiden välillä tapahtuu vaihtelua myös 2. akselin suuntaisesti, mutta suurin muutos lajistossa on tapahtuu 1. akselin suuntaisesti 1800-luvun aikana.



Kuva 19. Vallijärven näytteiden kronologinen sijoittuminen DCA-ordinaatioon. Näytteet siirtyvät tutkittavalla ajanjaksolla oikealta (pohjanäytteet) vasempaan (pintanäytteet) lähinnä 1. akselin suuntaisesti.

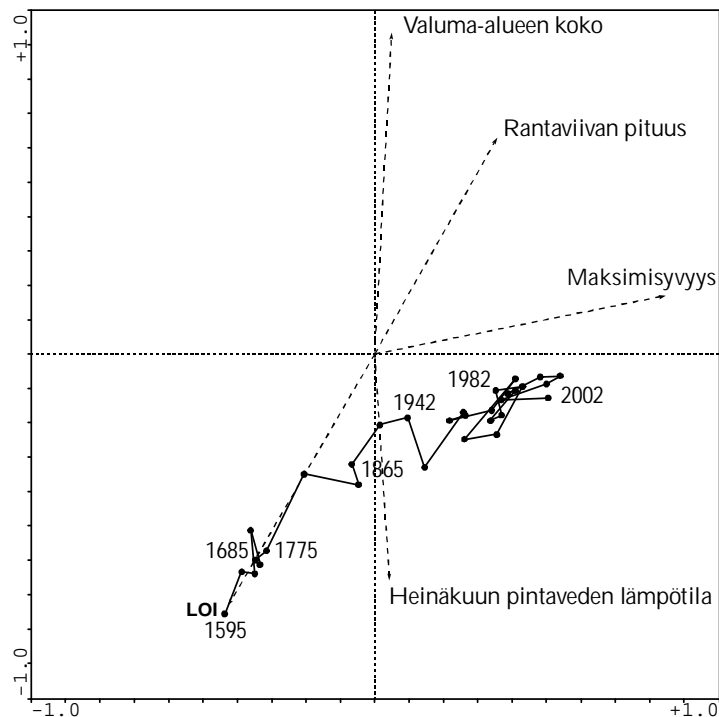
Yhdistin Vallijärven aineiston Korholan (1999) opetusaineistoon RDA-analyysistä varten. Ensimmäisessä RDA-analyysissä jokaista opetusaineiston lajia edustaa piste projisoituna ordinaatioon siten, että se on lajin yksilömäärällä painotettu keskiarvo eli lajin optimipaikka suhteessa ympäristömuuttujiin (kuva 20). Analyysissä mukana olevista ympäristömuuttujista syvyyttä kuvaa pääasiassa 1. akseli ja valuma-alueen koko, rantaviivan pituus, pintaveden lämpötila heinäkuussa sekä LOI ovat 2. akseliin korreloituneita. Tämän analyysin avulla voidaan visuaalisesti tarkastella tärkeimpien mitattujen ympäristömuuttujien merkitystä eri lajien esiintymiselle Korholan (1999) Luoteis-Lapin opetusaineistossa. Järven syvyys näyttäisi olevan voimakas lajistoa, ja etenkin *Eubosmina longispina* –lajin esiintymistä, selittävä tekijä, mitä tukee myös DCCA 1. akselin ja DCA 2. akselin suhde (1.05). Vallijärvestäkin esiintyvistä litoraalilajeista *Sida* sp., *A. guttata*, *A. affinis*, *A. excisa* ja *A. nana* sijoittuvat syvyysvektorin negatiiviselle puolelle, mikä kertoo näiden esiintymisestä opetusaineistossa lähinnä matalissa järvissä (kuva 20). *A. nana* ja *A. excisa* –lajien optimipaikat ordinaatioissa sijoittuvat lähelle korkeita sedimentin orgaanisen aineen pitoisuuksia. Tämän lisäksi *A. nana* –lajin esiintyminen on positiivisesti korreloitunut heinäkuun pintaveden lämpötilaan ja negatiivisesti rantaviivan pituuteen. *C. sphaericus* –laji suosii samoja olosuhteita kuin *A. nana* sillä erotuksella, että järven syvyydellä ei näytä olevan merkitystä lajin esiintymiseen. *A. affinis* on yleisin myös kylmissä ja valuma-alueeltaan suurissa järvissä. Korholan (1999) mukaan *O. gracilis*, *Holopedium gibberum* ja *Eurycercus lamellatus* näyttävät olevan kylmien ja karujen (alhainen LOI) sekä hieman suurempien järvien lajeja.



Kuva 20. Viiden tärkeimmän Luoteis-Lapin opetusaineiston (Korhola 1999) vesikirppulajistoja selittävän ympäristömuuttujan (logaritmoidut arvot) ja vesikirppulajien väliset suhteet RDA-analyysin tuloksena. RDA ordinaatiossa ympäristömuuttujan nuolen pituus kertoo sen merkittävyydestä lajien esiintymistä selittävänä tekijänä opetusaineistossa, ja muuttujan arvot kasvavat nuolen suuntaan. Yksittäisen lajipisteen sijoittuminen suorakulmassa suhteessa ympäristömuuttujan vektoriin kertoo muuttujan merkityksestä lajille. Mitä kauempana origosta lajipiste sijaitsee ympäristömuuttujan vektorilla, joko nuolen suuntaan tai kuvitteellisesti origon negatiiviselle puolelle jatkuvan vektorin suuntaan, sitä suurempi merkitys muuttujalla on lajin esiintymistä kontrolloivana tekijänä. Jos lajipiste osuu ympäristömuuttujan vektorin keskivaiheille, lähelle origoa, on muuttuja lajin kannalta yhdenkertainen tai laji suosii keskimääräisiä olosuhteita.

Toisessa RDA analyysissä (kuva 21) Vallijärven näytteet laitettiin edellä mainittujen ympäristömuuttujien suhteen kronologiseen järjestykseen. Kukin näyte asettuu ordinaatioon sisältämänsä lajikoostumuksen mukaan. Sarja etenee pohjanäytteistä kohti pintaa aluksi sekä 1. että 2. akselin suuntaisesti ja 1800-luvun puolivälistä lähtien muutossuunta näyttää olevan pääasiassa 1. akselin suuntainen (syvyys). Korholan (1999) opetusaineistoon heijastettuna Vallijärven lajistomuutokset näyttäisivät kertovan seuraavaa: Tutkittavan ajanjakson (1600-2000) alussa järvi on ollut matala ja sedimentin orgaaninen pitoisuus korkea. Rantaviiva on ollut lyhyt ja lajistoa ovat dominoineet littoraalin Chydoridae -lajit, jotka ovat assosioituneet voimakkaasti littoraalin ja pohjan habitaatteihin. 1600-luvun alusta 1800-luvun loppuun heinäkuun pintaveden lämpötilat näyttävät alenevan ja rantaviivan pituus kasvaa. Etenkin 1800-luvun alusta alkaen järvi syvenee. 1800-luvun lopulta lähtien 2. akseliin assosioituneiden ympäristömuuttujien merkitys muutosta selittävänä

tekijänä pienentyä. Tästä lähtien järven vedenpinnan nousu näyttäisi olevan tutkituista ympäristömuuttujista voimakkain havaittua lajistovaihtelua selittävä tekijä.



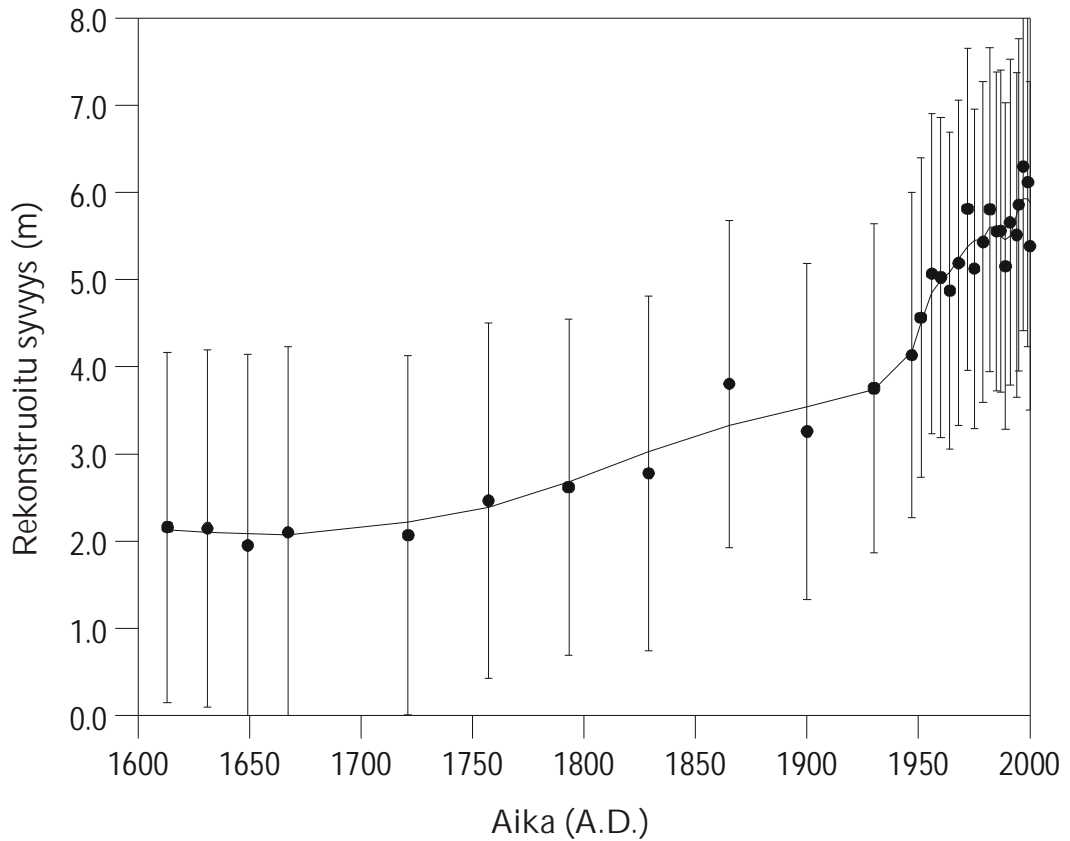
Kuva 21. Viiden tärkeimmän opetusaineiston (Korhola 1999) ympäristömuuttujan (logaritmoidut arvot) ja Vallijärven näytteiden väliset suhteet RDA-analyysin tuloksena. Vallijärven näytteet ovat analyysissä mukana passiivisina.

RDA-analyysijä ei tehty Somaksen aineistolla, sillä opetusaineisto koostui lähinnä matalista järvistä, eikä näin ollen olisi soveltunut luotettavasti käytettäväksi Somakseen. Selkeät muutossuunnat myös puuttuivat Somaksen näytteiden väliltä, mikä olisi hankaloittanut tulkintaa, eikä RDA olisi välttämättä tuonut lisävaloa lajistokehityksen taustalla oleviin tekijöihin.

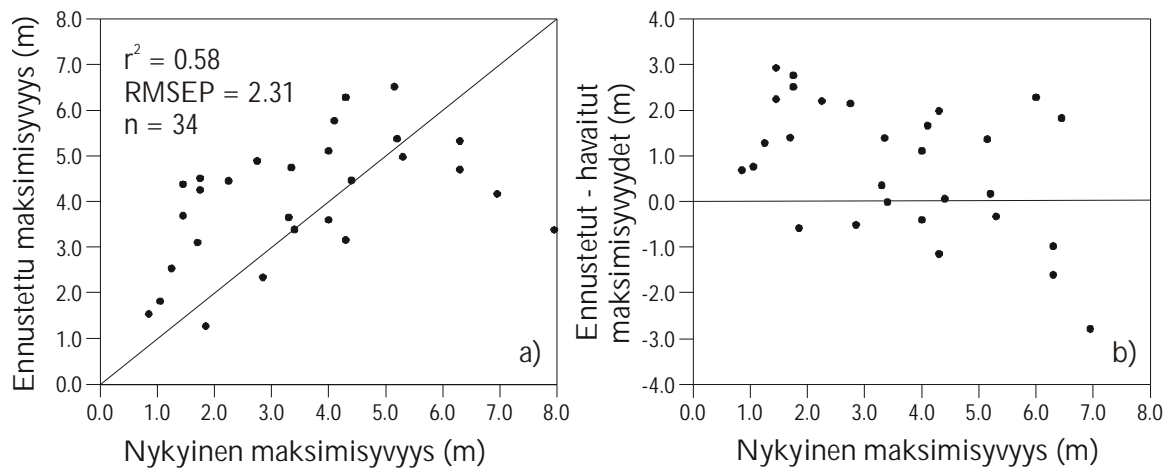
3.8 VALLIJÄRVEN VEDENSYVYYSREKONSTRUKTIO

Sekä vesikirppustratigrafia (P/L -suhde) että RDA-analyysit viittaavat Vallijärven vedenpinnan nousuun. Tämän vuoksi päätin käyttää Vallijärven aineistoa erikseen Korholan ym. (2000) luoman vedensyvyysmallin testamiseen. WA-PLS -mallin avulla luodun kvantitatiivisen syvyysrekonstruktion mukaan Vallijärven maksimisyvyys on ollut alhainen 1600-luvulla, josta se on alkanut nousta tasaisesti 1700-luvun lopulta lähtien kiihtyen 1900-luvulla (kuva 22.) Suurin muutos veden syvyudessa on tapahtunut mallin mukaan 1900-luvulla. Havaittujen ja uudelleenotannalla ennustettujen syvyyksien suhde sekä ennustuksen jäännösvirheet (ennustetut - havaitut) näkyvät

kuvasta 23. Vaikka biologisiin indikaattoreihin perustuvat mallit ovat monimutkaisuutensa takia usein ongelmallisia (Birks 1995: 168), näyttää syvyysrekonstruktio kuitenkin toimivan melko hyvin; järven nykyinen maksimisyvyys on noin 5.2 m kun vesikirppulajiston perusteella ennustettu syvyys on 5.8 m. Kuten kuvasta 22b. näkyy, malli hieman yliarvioi matalien ja aliarvioi syvien järvien syvyyksiä, mikä on WA-PLS –mallille tyypillinen piirre (Juggins & ter Braak 1993).



Kuva 22. Vallijärven rekonstruoitu syvyyskehitys 1600-luvulta nykypäivään. Pystyjanat kuvaavat näytekohtaisia virhemarginaaleja. Sovitettu trendiviiva perustuu paikalliseen tasoitukseen (LOESS) (Cleveland & Devlin 1988).



Kuva 23. Korholan (1999) opetusaineistoon perustuvan WA-PLS –mallin toimivuuden tarkastelu. a) Havaittujen ja ennustettujen syvyyksien suhde sekä ennustuksen keskineliövirhe (RMSEP) ja selitysaste (r^2). b) Ennustuksen jäännösvirheet (ennustetut – havaitut).

4. TULOSTEN TARKASTELU

Olen selvittänyt tässä työssä kahden erilaisen tunturijärven viimeaikaista historiaa sedimenteistä löytyvien vesikirppujäänteiden avulla. Näytetresoluution ollessa parhaimmillaan 5 mm (2-6 vuotta sarjojen pinnassa) olen voinut tarkastella lyhytaikaisiakin vaihteluita, etenkin viimeisen noin 150 vuoden ajalta, jonka ajoitus on luotettavin. Lapissa tehdyissä Holoseenin kattavissa paleolimnologisissa tutkimuksissa sedimenttisarjojen näytetaajuus on perinteisesti ollut 5-20 cm, joka antaa näytteiden väliseksi ajalliseksi resoluutioksi sedimentaationopeudesta riippuen jopa 500 vuotta (Korhola & Weckström 2004). Sopivan ajoitusmenetelmän puute etenkin ajanjaksolle 200-1000 vuotta B.P. on lisännyt resoluution karkeutta entisestään eikä perinteisesti radiohiilellä (^{14}C) ajoitetuista Holoseenin sedimenttisarjoista ole voitu tulkita viimeaikaisia muutoksia. Molemmista järvistä on olemassa myös niiden koko historian kattavat sedimenttisarjat, joista saatu tieto antaa perspektiiviä viimeaikaisten tapahtumien tulkintaan.

Käsittelen molempien järvien sedimentin ominaisuuksia ja sedimentaatioprosesseja yhdessä samoin kuin lepomunista saatuja tuloksia. Vesikirppuyhteisöissä tapahtuneita muutoksia tarkastelen järviakohtaisesti. Pohdin Vallijärven tulosten tarkastelussa myös vedensyvyysrekonstruktion toimivuutta. Järvet olivat hyvin erilaisia sijainniltaan, fysikaalis-kemiallisilta piirteiltään ja lajikoostumukseltaan, minkä takia ympäristön aiheuttamat muutokset ilmenivät niiden vesikirppuyhteisöissä eri tavalla ja eri aikaisesti.

4.1 SEDIMENTIN OMINAISUUDET JA SEDIMENTAATIOPROSESSIT

Sedimentin orgaanisen aineksen pitoisuudet laskevat pääsääntöisesti sijaintikorkeuden kasvaessa ja erityisen jyrkästi siirryttäessä puurajan yläpuolelle (Korhola ym. 2002, Korhola & Weckström 2004). Niukkatuottoisten arktisten ja subarktisten järvien sedimentin materiaalista suurimman osan on arvioitu olevan alkuperältään alloktonista eli valuma-alueelta lähtöisin (Kortelainen 1993). Mesotrofisen Vallijärven korkeat LOI –arvot johtunevat sekä alloktonisesta että autoktonisesta, eli järven sisäisestä tuotannosta peräisin olevasta, orgaanisesta aineksesta ja hitaista hajoamisprosesseista pohjoisen leveysasteiden kylmissä olosuhteissa. Somaksen sedimentin orgaaninen aines on suurimmaksi osaksi järven sisäisestä tuotannosta peräisin, sillä järven valuma-alue on kivikkoinen ja erittäin karu. Somaksen pohjavesivaikuteisuus näkyi järven sedimentin koostumuksessa preparaatteja valmistettaessa. Saostuneet mineraalit muodostivat preparaatteihin kiteitä vaikeuttaen niiden laskemista.

Järven pohja voidaan jakaa kolmeen vyöhykkeeseen, jotka ovat rannasta syvemmälle mentäessä kulutus- (*eng.* erosion), kuljetus- (*eng.* transportation) ja kasaantumisyvyöhyke (*eng.* accumulation zone) (Häkanson & Jansson 1983). Kuljetusvyöhykkeessä sedimentin fysikaalisten, kemiallisten ja biologisten ominaisuuksien vaihtelu voi olla suurta, mikä voi myös vaikeuttaa sedimenttisarjojen ajoittamista. Kasaantumisyvyöhykkeessä sedimentaatio-olosuhteet ovat vakaammat ja orgaanisen aineksen pitoisuudet suuremmat (Häkanson & Jansson 1983, Virkanen 2000). Shumanin (2003) mukaan tämän vyöhykkeen rinnakkaisissa sedimenttinäytteissä LOI –arvot vaihtelevat vain 2-5%. Somaksen eri sarjojen LOI arvoista voi päätellä, että kaikki sarjat on todennäköisesti otettu kasaantumisyvyöhykkeestä, joskin PJ C2 sarja, jossa orgaanisen aineksen pitoisuudet ovat kauttaaltaan alhaisemmat kuin erittäin samankaltaisissa SC1 ja SC2 sarjoissa, saattaa olla otettu läheltä kuljetusvyöhykettä. Somaksen kasaantumisyvyöhyke on järven jyrkän morfometrian takia todennäköisesti pieni ja sedimentin keskittyminen voimakasta. Tätä tukee myös ajoitustuloksista saatu tieto ilmakehän laskeumaa huomattavasti suuremmista ²¹⁰Pb kertymistä SC2 sarjassa, mikä kertoo voimakkaasta sedimentin fokusoitumisesta Somaksessa (Häkanson & Jansson 1983). ²¹⁰Pb kertymien mukaan Vallijärvessä sedimentin keskittyminen on vähäistä ja järvi onkin hyvin tasapohjainen morfometrialtaan.

Molemmissa järvissä sedimentin LOI –arvot nousevat 1900-luvun alusta kohti nykyaikaa noin 10 %. Pitkäaikaiset ja suuret muutokset LOI –arvoissa (Holoseenin mittakaavassa) tulkitaan valuma-alueen maaperän ja kasvillisuuden kehityksen sekä ilmaston, ja etenkin eroosioon vaikuttavien tekijöiden, aiheuttamiksi (Korhola & Weckström 2004). Lyhytaikaiset ja pienet heilahtelut voivat kertoa myös järven sisäisessä tuotannossa tapahtuneista muutoksista (Battarbee

ym. 2002). Osa LOI -arvojen kasvusta nykyaikaa kohti johtuu hajoamisprosesseista, jotka sedimentin pinnassa ovat vielä kesken. Pääosa orgaanisen aineksen hajoamisesta tapahtuu bakteeritoiminnan seurauksena. Bakterimäärät ja niiden metabolinen aktiivisuus vähenee jyrkästi vesi-sedimentti –interfaasin alapuolella (Wetzel 2001), joten voidaan olettaa, että pinnimmaisia näytteitä lukuunottamatta näytteiden LOI -arvot ovat vakiintuneet ja LOI-käyrä kuvaa todellista orgaanisen aineksen kehitystä. Matalissa ja kirkkaissa järvissä sedimentin lämpötilat ovat suuresti ilman lämpötiloista riippuvaisia (Ashton 1986). Mikrobien hajotustoiminta kiihtyy lämpötilan noustessa, ja tämän takia esimerkiksi boreaalisen vyöhykkeen järvisedimenttien LOI arvot ovat pienet huolimatta suuremmasta tuotannosta. Molemmissa järvissä orgaanisen aineksen määrät ovat nousseet hajoamisprosesseja enemmän, sillä LOI arvot nousevat.

Myös kuiva-aineen akkumulaatio kasvaa ja sedimentaationopeus nousee molemmissa järvissä 1900-luvun alusta alkaen, mutta Vallijärvessä huomattavasti enemmän. Molempien järvien kasvaneet kuiva-aineen määrät ja LOI-arvojen nousu viittaavat tuotannon kasvuun joko järvissä ja/tai niiden valuma-alueella. Somaksen sedimentin kuiva-aineksesta suurin osa on minerogeenistä, joten orgaanisen komponentin runsastuminen ei vaikuta yhtä voimakkaasti sedimentaationopeuteen kuin Vallijärvessä. Vesikirppujäänteiden akkumulaation perusteella Vallijärven sisäinen tuotanto on kasvanut enemmän kuin Somaksen, mikä voi selittää suuremman kuiva-aineen sedimentaation nousun Vallijärvessä 1900-luvun aikana.

Sedimentaationopeuteen vaikuttavat kuitenkin ensisijaisesti ilmastolliset, meteorologiset ja hydrologiset olosuhteet (Saarnisto 1983; Itkonen & Salonen 1994). Jääpeiteaikaan, tai avovesikauden pituuteen, vaikuttavat ilmastotekijät, kuten kevään ja syksyn lämpötilat, ovat merkittävimpiä sedimentaationopeutta sääteleviä tekijöitä (Nuhfer ym. 1993; Itkonen & Salonen 1994). Lämpötilan ohella korkeammat vuosittaiset sademäärät kasvattavat sedimentaatiota (Itkonen & Salonen 1994). Erosen ym. (1999) mukaan keskiholoseenin jälkeen tapahtunut sedimentaation nousu tutkituissa Lapin järvissä johtui lisääntyneestä pintavalunnasta ja allohtonisen aineksen valumisesta järviin. Sedimentaatioon vaikuttaa täten myös kasvillisuus (laatu, tiheys) ja maaperän eroosioherkkyys (mm. maaperän laatu, valuma-alueen topografia, roudan paksuus lumen sulaessa keväällä), jotka ovat osin ilmastollisten tekijöiden säätelemiä.

Lämpötilan trendit pohjoisilla leveysasteilla lämpötilamittausten aikakaudella ovat yleisesti hyväksytyt: 1800-luvun loppupuoliskolla lämpötilat olivat vaihtelevia, 1910-1940 ilmasto lämpeni maailmanlaajuisesti sekä maalla että merellä, 1945-1970 ilmasto viileni ja siitä lähtien käynnissä on ollut yleinen lämpenemisen trendi (mm. Heino 1994, Sorvari ym. 2000) ja etenkin kevätlämpötilat ovat nousseet pohjoisessa. Verrattaessa Vallijärven ja Somaksen sedimentaationopeuksia 1900-luvun lämpötilakehitykseen voidaan havaita, että molemmissa järvissä sedimentaatio on noussut erityisesti

lämpiminä jaksoina (1910-40 ja 1970-luvulta eteenpäin) ja pysynyt tasaisena (Somas) tai noussut hitaammin (Vallijärvi) viilenevän ilmastojakson (1945-1970) aikana (kuva 9). Sedimentaation voimakas nopeutuminen järvissä viime vuosikymmeninä on samanaikainen myös sademäärien kasvun kanssa. Sademäärät ovat nousseet koko maassa (Enontekiön Lapissa jopa 20 mm) kun vertaillaan normaalijaksoa 1961-1990 sitä edeltäneeseen jaksoon 1931-1960 (Heino 1994). Kun vertaillaan jaksoja 1961-1990 ja 1971-2000 (kuva 5) nousu on ollut vielä suurempaa. Tarkastelussa meteorologisten asemien tiedot on homogenisoitu, eikä muutos johdu asemien sijainnin tai mittausmenetelmien muutoksesta (Heino 1994).

1900-luvulla kohonneet lämpötilat ja sademäärät ovat todennäköisesti vaikuttaneet järvien sedimentaation kasvuun useiden erilaisten mekanismien kautta. Kevätlämpötilojen kohoaminen ja tästä johtuva jääpeitekauden lyheneminen ja kasvukauden piteneminen on todennäköisesti nostanut järvien ja niiden valuma-alueiden tuotantoa. Runsaammat sateet sekä maan roudan väheneminen, joko kohonneiden lämpötilojen tai paksuuntuneen lumipeitteen johdosta, ovat myös voineet lisätä ravinteiden huuhtoutumista järviin kasvattaen niiden sisäistä tuotantoa.

Sedimentin keskittyminen jyrkkäreunaisissa, suppilomaisissa altaissa saattaa aiheuttaa kerrostumisnopeuden näennäistä muuttumista (Lehman 1975). Koska sedimentoituva aines jakautuu altaan täyttyessä yhä laajemmalle alalle, näyttää kerrostumisnopeus hidastuvan nykyaikaa kohden, vaikka altaan tuottaman ja keräämän aineksen määrässä ei tapahdu mitään muutosta. Morfologialtaan kuvatulaisessa Somaksessa tämä ei kuitenkaan ole ongelma, sillä tarkastelun kohteena on lyhyt pintasedimenttisarja ja lisäksi kerrostumisnopeus päinvastoin kasvaa. Ongelma on subarktisisissa olosuhteissa todennäköisesti muutenkin vähäinen pienen sedimentaation johdosta.

4.2 LEPOMUNAT

Osassa Vallijärven 1900-luvun näytteitä, joissa *Eubosmina* -lajien osuus lajistosta on jo suuri, ei löytynyt lepomunia (kuva 24) lainkaan. Mikäli tulos ei johdu menetelmällisistä syistä, voidaan ajatella, että hyvien ympäristöolosuhteiden aikana *Eubosmina* -vesikirput voivat joko lisääntyä suvuttomasti vuoden ympäri tai ainakin viettää talven aktiivisina ilman lepoaivaihetta. Ajoittainen lepomunien tuotanto voisi Vallijärvessä johtua resurssikilpailusta kannan tihentyessä. Matalissa ja kirrkaissa järvissä, joissa on vain vähän makrofyttikasvillisuutta, eläiplanktonin top-down kontrolli (kalojen aiheuttama saalistuspaine) on suurempi kuin syvissä järvissä (Jeppesen ym. 1997). Ajoittaiset kala-istutukset, joita on seurannut koko kalakannan poisto tehokkaalla verkotuksella (Weckström, suullinen tiedonanto), ovat voineet aiheuttaa epäsuorasti vesikirppulajien välisten kilpailusuhteiden muuttumista siten, että pienemmät *Eubosmina* -vesikirput ovat hyötäneet ja runsastuneet suurempien

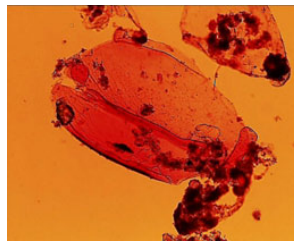
planktisten lajien taantuessa, mikä puolestaan on laukaissut lepomunien tuotannon. Vallijärven lepomuna-aineisto koostuu kuitenkin vain muutamista löydetyistä lepomunista, joten tuloksia tulee tarkastella hyvin varovaisesti.

Eubosmina -lajien lepomunakuorien osuus Somaksen sedimentissä näyttää seuraavan läheisesti yleisiä ilmastotrendejä tutkitun noin 450 vuoden ajan. Lepomunaprosentti on keskimäärin korkeampi pienen jääkauden (*eng.* Little Ice Age, LIA) kuin lämpimämmän 1900-luvun aikana. Lepomunakuorten osuuksissa tapahtuu lyhytaikaisia vaihteluita ilmentäen ilmastossa tapahtuneita muutamien vuosikymmenten kestoisia lämpimämpiä ja kylmempiä jaksoja. Koska näytteiden välinen ajallinen resoluutio on kymmenien vuosien luokkaa, täytyy lepomunaprosentissa tapahtuneita heilahduksia tulkita yksittäisten, lämpötilaltaan anomaalisten vuosien sijasta muutamien vuosikymmenten kestoisten tunnettujen ilmastojaksojen avulla.

1700-luvun taitteessa (1684—1738) etenkin Skandinaviassa tapahtui voimakas talvien leudontuminen (Luterbacher ym. 2004), ja samaan aikaan Somaksen sedimenttiaineistossa lepomunakuorien osuus laskee 10 prosentilla viitaten eläinplanktonin parantuneisiin elinolosuhteisiin. Jään alla talvehtivat vesikirput tuskin reagoivat suoraan talven lämpötiloihin, joten olisi ollut mielenkiintoista tietää mitä välivuodenaikojen lämpötiloissa on tällöin tapahtunut (Luterbacher ym. 2004 käsittelevät ainoastaan kesä- ja talvilämpötiloja). 1751—1780 kesät olivat Suomessa keskimäärin lämpimämpiä ja tällä suotuisalla kaudella oli jopa suuri asutushistoriallinen merkitys – väkiluku ja kansantulo nousivat ja viljan viljelyäkin kokeiltiin Utsjoella asti. Tämä lämpimämpi jakso näkyy myös mm. Mann ym. (1999) ja Briffa ym. (2001) ilmastorekonstruktioissa pohjoisella pallonpuoliskolla. Somaksen sedimenttisarjassa tätä lämpimien kesien jaksoa edustavat karkeasti syvyudet 13—11 cm, joiden väliin osuu väliaikainen jyrkkä lasku lepomunaprosentissa. LIA:n kylmimpänä vuosisatana, 1800-luvulla, lepomunakuoria oli kaikista *Eubosmina* spp. kuorista pääsääntöisesti noin 20 % indikoiden suvullisen lisääntymisen yleistymistä. Mann ym. (1999) ja Crowley & Lowery (2000) lämpötilarekonstruktioissa 1800-luvun puolivälissä lämpötilat nousevat muutamaksi kymmeneksi vuodeksi palatakseen minimiinsä 1900-luvun alussa (Crowley 2000). Tämä lämpötilakehitys näkyy selvästi myös Somaksen lepomunaprosentissa. Kaikkien vuodenaikojen lämpötiloissa on havaittavissa 1930-luvulla tapahtunut väliaikainen, voimakas lämpeneminen, jolloin lepomunaprosenttikin putoaa jyrkimmin. Lepomunaprosentti näyttää seuraavan parhaiten kevään (maalis-touko) lämpötilakehitystä sekä kesän ja syksyn lämpötilojen lyhyempiaikaisia poikkeavia jaksoja viimeisen 200 vuoden aikana.

Jeppesen ym. (2003) osoitti laajan modernin järviaineiston (125 järveä eri leveysasteilla Grönlannista Uuteen-Seelantiin) avulla, että merkittävimmät *Bosmina* – suvun vesikirppujen lepomunien osuutta pintasedimentissä säätelevät tekijät ovat lämpötila ja avovesikauden pituus ja

kalojen aiheuttamalla saalistuksella tai ravinnon saatavuudella ei ole juurikaan merkitystä. Grönlannissa lepomunien osuus pintasedimentissä (1 cm) oli keskimäärin 34 %, Färösaarilla 11 %, Tanskassa 1 % ja Uudessa-Seelannissa 0.9 %. He eivät havainneet tanskalaisissa järvissä lepomunien ja klorofylli-a:n välillä yhteyttä, eivätkä siten pitäneet ravinnon vähyyttä lepomunakuorten osuutta säätelevänä tekijänä. Nämä järvet ovat kuitenkin ravinnetasoltaan mesotrofisia-eutrofisia, joten ravintotilanne ei niissä rajoita vesikirppujen lisääntymistä ja kasvua. Sarmaja-Korjosen (2003) tutkimissa eteläsuomalaisissa järvissä Chydoridien lepomunia löytyi runsaimmin viimeisen jääkauden jälkeisistä, järvien muodostumisen aikaisista sedimenttikerroksista, jolloin ilmasto oli epävaka.



Kuva 24. *Eubosmina coregoni* lepomunakuori

Tutkimusten valossa suvullisen lisääntymisen alkamiseen tarvitaan useamman kuin yhden eri ympäristötekijän vuorovaikutus (esim. Stross & Hill 1965; Stross 1969,1971; Ferrari & Hebert 1982). Temperaattisella vyöhykkeellä suvulliseen lisääntymiseen siirtyminen on yksilöiden välillä hyvin synkronista ja se liittyy yleensä talvesta selviämiseen (Frey 1982). Syksyn aleneva lämpötila on yksi merkittävimmistä suvullisen lisääntymisen laukaisijoista keskileveysillä (Green 1966; Chen & Folt 1996). Lapissa lämpötilat voivat kesälläkin laskea väliaikaisesti, joten pohjoisilla leveysasteilla valo on todennäköisesti luotettavampi signaali lepomunien tuotannon laukaisemiseen. Arktisilla alueilla lyhyttä avovesikautta, valoperiodia ja resurssien niukkuutta pidetään eläinplanktonin kasvua ja lisääntymistä rajoittavina tekijöinä (Stross 1969; Ferrari & Hebert 1982; Yurista 1999; Yurista & O'Brien 2001). Niukkojen resurssien on havaittu myös muokkaavan lajien elinkiertostrategiaa. Esimerkiksi arktinen *Daphnia middendorffiana* investoi ensin tuleviin sukupolviin tuottamalla heti ensimmäisessä lisääntymissyklissä lepomunia ilman uroksia. Vasta sitten laji alkaa lisääntyä partenogeneettisesti ja myös kasvuun panostetaan enemmän resurssien sallimissa rajoissa (Yurista & O'Brien 2001).

Pohjoisilla alueilla kevään lämpötilat säätelevät avovesikauden pituutta samoin kuin lumipeitteen sulamista (Tuomenvirta & Heino 1996). Viimeisen 150—200 vuoden aikana etenkin kevätlämpötilat (maalis-touko) ovat kohonneet merkittävästi Suomessa (Heino 1994; Tuomenvirta 2004; Sorvari ym. 2002), mikä näkyy myös lähes kaikissa pitkissä jäidenlähtösarjoissa pohjoisella pallonpuoliskolla (Magnusson ym. 2000). Jäidenlähtöajankohta heijastelee lämpötiloja, jotka

vallitsevat kuukautta tai kahta ennen tapahtumaa, eli Pohjois-Suomessa jäidenlähtöajat heijastelevat huhti-toukokuun lämpötiloja (Magnusson ym. 2000). Pidentynyt avovesikausi ja lumen nopeampi sulaminen vaikuttavat pohjoisten järvien perustuotantoon useilla eri tavoilla: veden lämpötilat kohoavat, kasvukausi pidentyy, valo-olosuhteet muuttuvat ja termalinen kerrostuneisuus voimistuu (ks. Sorvari ym. 2002 ja viitteet siinä). Voimakkaampi kerrostuneisuus puolestaan säätelee perustuottajien valo-, ravinne-, happi- ja pH-olosuhteita (Lotter & Bigler 2000), ja perustuotannossa tapahtuneet muutokset välittyvät ravintoverkossa eteenpäin. Kevään lämpötilojen ja sedimentin lepomonakuorten välinen yhteys selittyy todennäköisesti epäsuorasti avovesikauden pituuden kautta. Lyhyen avovesikauden aikana vesikirppujen suvuttoman lisääntymisen vaihe jää lyhyemmäksi, ja ravinnon niukkuus tai huonolaatuisuus rajoittavat kasvua ja siten suvuttoman lisääntymisen potentiaalia. On mahdollista, että tällaisissa olosuhteissa lepomonien tuotantoon panostetaan enemmän kuin suotuisina aikoina, mikä nostaisi lepomonakuorten osuutta sedimentissä. Lepomonakuorten ja talven lämpötilojen korreloimattomuus on ymmärrettävää, sillä talvella järvet ovat eristyksissä lämpötilavaihteluilta jääpeitteen alla. Avovesikauden aikana ilman lämpötila vaikuttaa suoraan veden lämpötilaan, ja etenkin ektotermisillä eliöillä, kuten vesikirpuilla, ympäristön lämpötila ja lämmönjohtavuus vaikuttavat kaikkiin fysiologisiin toimintoihin ja elinkiertostrategiaan (Yurista 1999). Kesän ja syksyn lämpötiloissa tapahtuvat muutokset heijastuvat siten suoraan vesikirppupopulaatioihin.

Lepomonien käyttö uutena paleobioindikaattorina menneiden ympäristönmuutosten tutkimuksessa on vielä kehitysasteella ja monia ongelmia on vielä ratkomatta. Saman lajin elinkiertostrategia eroaa eri leveysasteilla ja lajien levinneisyyseroista johtuen toiset lajit tuottavat lepomunia olosuhteissa, joissa toiset voivat lisääntyä suvuttomasti (Gillooly & Dodson 2000). Lajien lepomonakuorien säilymisessä sedimentissä voi myös olla eroja (Sarmaja-Korjonen 1999). Tässä tutkimuksessa *Eubosmina* spp. lepomonakuorten osuus sedimentissä näyttää seuraavan etenkin kevään, kesän ja syksyn lämpötiloissa tapahtuneita muutoksia. *Eubosmina* – lajien, tai yleensäkin vesikirppujen, vuodenaikaisesta lisääntymissyklistä Lapissa ei kuitenkaan ole tutkittua tietoa. Tähän mennessä useimmat tutkimukset ilmastomuutoksen vaikutuksista vesiekosysteemeihin ovat keskittyneet vuotuisen keskilämpötilan tarkasteluun, eikä vuodenaikoja ole käsitelty erikseen (Chen & Folt 1996). Chen & Folt (1996) ovat todenneet tekemiensä kokeiden perusteella, että syksyn lämpeneminen temperaattisilla alueilla aiheuttaisi eläinplanktonin talvehtimisstrategioiden muutoksia. Jos vesikirppuja halutaan käyttää indikaattorieliöinä, menneiden ilmasto-olosuhteiden rekonstruoinnin ja tulevaisuuden ilmastomuutoksen vaikutusten arvioinnin kannalta olisi tärkeää selvittää, mikä vuodenaika Lapissa on vesikirppujen lisääntymiselle kriittisintä aikaa.

4.3 VESIKIRPPUYHTEISÖJEN KEHITYS

Käytän lajien esiintymisen tarkastelussa pääasiassa Korholan (1999) Lapin opetusaineistosta saatuja tietoja lajien ekologiasta, sillä eri maantieteellisillä alueilla tavattavien lajien, tai muotojen, ekologiat voivat erota suuresti. Lajikoostumuksen lisäksi tarkastelen planktisten ja litoraalilajien välistä suhdetta sekä vesikirppujäänteiden akkumulaation kehitystä järvissä.

Planktonin ja litoraalin lajien väliset suhteellisten osuuksien vaihtelut on liitetty 1960-luvulta lähtien vedenpinnan korkeudessa tapahtuneisiin muutoksiin (Mueller 1964; Alhonen 1970; Whiteside 1970; Donner ym. 1978; Sarmaja-Korjonen ym. 2003; Korhola ym. 2005). Teoria perustuu siihen, että järven vedenpinnan noustessa litoraalialueen suhteellinen osuus pienenee avoveteen nähden vähentäen litoraalilajien osuutta vesikirppuyhteisössä. Päinvastainen kehitys tapahtuisi vedenpinnan laskiessa. Lähestymistapa ei kuitenkaan ole ongelmaton, sillä planktisten ja litoraalilajien suhteellisiin osuuksiin vaikuttavat lukuisat muut vedenkorkeudesta riippumattomat tekijät, kuten ravinteet ja saalistus (Frey 1986; Whiteside & Swindoll 1988). Litoraalin Chydoridien esiintymistä säätelee ensisijaisesti sopivien habitaattien määrä ja monipuolisuus (Whiteside 1970; Boucherle & Züllig 1983; Frey 1986; Hofmann 1987; Jeppesen ym. 1996). Veden turbiditeetti, ravinnetaso ja altaan morfologia vaikuttavat litoraalin ja sen makrofytyttöhyökkeen laajuuteen ja epäsuorasti Chydoridien runsauteen. Planktiset vesikirppulajit reagoivat herkemmin kasviplanktonin määriin ja esimerkiksi järven ravinnemäärien noustessa planktiset lajit yleensä runsastuvat (Patalas & Patalas 1966; Crisman & Whitehead 1978; Binford 1986). Selkärankaisten ja selkärangattomien petojen aiheuttama saalistuspaine kohdistuu valikoidusti eri kokoluokan vesikirppuihin (Brooks & Dodson 1965), joten muutokset ravintoverkossa voivat vaikuttaa lajin kokojakauman lisäksi lajisuhteisiin (Nilssen 1978). Myös sedimentissä huonosti säilyvien planktisten vesikirppulajien (esim. *Daphnia* spp.) runsastuminen hyvin säilyvien lajien (esim. *Bosmina* spp.) kustannuksella voi näkyä subfossiiliaineiston P/L suhteen muutoksena (Korhola & Rautio 2001).

Suhteellisia osuuksia tarkasteltaessa aineiston sulkeutuneisuus vaikeuttaa tulkintaa sillä yhden lajin runsauden muutoksesta syntyy näennäinen muutos lajistosuhteissa. Lajien akkumulaation tunteminen valottaa paremmin yhteisössä tapahtuneita todellisia runsaussuhteiden muutoksia – ainakin silloin, kun järven vedenpinta on pysynyt vakaana. Vesikirppujäänteiden määrä sedimentissä on voimakkaasti järven koosta ja trofiatasosta riippuvainen (Binford 1986). Floridassa järven tuotannolla (klorofylli-*a*) oli suurempi merkitys planktisten Bosminidae –lajien kuin Chydoridien akkumulaatioon, ja järven koko vaikutti voimakkaimmin molempien ryhmien jäänteiden runsauteen sedimentissä (Binford 1986). Vesikirpputuotannon ja klorofylli-*a*:n välinen yhteys oli selvä, mutta akkumulaatioiden ja järven koon välinen korrelaatio saattoi johtua Binfordin (1986) aineistossa siitä,

että suurimmat järvet olivat myös tuottavimpia. Quilizzoni ym. (2000) havaitsivat vesikirppujäänteiden runsauden ja fossiilisten klorofyllijohdannaisten sekä leväpigmenttien (molemmat kertovat perustuotannosta) määrän välisen yhteyden. Vesikirppujen kasvu, lisääntyminen ja selviytyminen ovat resursseista (järven trofiatasosta) riippuvaisia (Yrista & O'Brien 2001) ja tämä jättää jälkensä myös sedimenttiaineistoon.

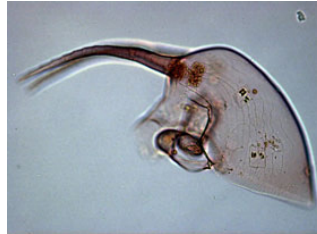
4.3.1 Vallijärven vesikirppuyhteisö

Vallijärven lajisto koostuu tyypillisistä Lapin järvien lajeista, jotka ovat sopeutuneet karuihin ja kylmiin olosuhteisiin (esim. Hyvärinen & Alhonen 1994; Korhola 1999; Rautio ym. 2000). Samankaltainen lajisto on tyypillinen myös eteläisen Suomen järvien kehityshistorian alkuvaiheissa, jolloin ilmasto oli vielä viileä (esim. Sarmaja-Korjonen & Hyvärinen 1999). Lajiston koostumuksessa ei tapahdu juurikaan muutoksia – vain lajien väliset runsaussuhteet muuttuvat. Silmiinpistävin muutos Vallijärven vesikirppuyhteisössä on planktisten *Eubosmina* -vesikirppujen tasainen runsastuminen suhteessa litoraalisissa eläviin lajeihin.

1990-luvun puolivälissä vakiintunut käsitys *Bosmina* –suvun jaosta neljään alasukuun, joista *Eubosmina* oli yksi (De Melo & Hebert 1994), on taas kyseenalaistettu uusien geneettisten menetelmien mahdollistamana ja *Eubosminalle* on ehdotettu annettavaksi suvun asema (Taylor ym. 2002). *Eubosmina* –lajien jäänteet voidaan erottaa *Bosmina* –suvun lajeista mm. pääkilven lateraalipoorien morfologian ja sijainnin perusteella (Goulden & Frey 1963). Suvun kompleksisen taksonomian taustalla on suuri morfologinen muuntelu. Esimerkiksi molemmista *Eubosmina* –lajeista on olemassa fenotyyplitään erilaisia variantteja; lajin morfologia voi vaihdella vuodenajoittain (syklomorfoosi, Black & Slobodkin 1987), lajista voi esiintyä populaatioissa useita morfologialtaan erilaisia klooneja (Hellsten & Sundberg 2000) ja hybridisaation mahdollisuuskin on olemassa (Taylor ym. 2002). *E. longispina* (kuva 25) on oligotrofisten vesien (Alhonen 1970,1971; Flössner 1972; Frey 1988; Sarmaja-Korjonen & Alhonen 1999) ja ankarien olosuhteiden laji (Hofmann 1978). Myös *E. coregoni* viihtyy oligotrofisissa vesissä ja on yleinen pohjoisilla leveysasteilla (Goulden & Frey 1963). Molemmat *Eubosmina* –lajit luokitellaan planktisiksi, vaikka ne voivat esiintyä myös litoraalin matalan veden alueella (Korhola 1990; Whiteside & Swindoll 1988). Haavinäytteissäkin (taulukko 2) niitä löytyi myös litoraalikasvillisuuden seasta.

Vallijärven vesikirppustratigrafian vanhimmissa näytteissä, ennen 1800-lukua, planktisten lajien osuus (*Eubosmina* spp.) on vain muutamia prosentteja. Lajistoa dominoivat Chydoridae –lajit, etenkin *Alonella nana* (kuva 26) , *Alonella excisa* ja *Chydorus sphaericus*. *A. nana* viihtyy matalissa vesissä (Sarmaja-Korjonen & Alhonen 1999), kuten Korholan (1999) opetusaineistostakin kävi ilmi. Lajia

pidetään oligotrofisten olosuhteiden ilmentäjänä (Whiteside 1970; Rautio 1998). Korholan (1999) opetusaineistossa *A. excisa* –lajia tavattiin myös etenkin pienissä ja matalissa järvissä ja laji oli assosioitunut happamiin olosuhteisiin, kuten muissakin tutkimuksissa (Krause-Dellin & Steinberg 1986; Sandoy & Nilssen 1986; Rautio 1998). *A. nana* on liitetty voimakkaammin kasvillisuuteen (Korhola 1990; Whiteside ym. 1978) kuin *A. excisa*, jota pidetään pohjan ja detrituksen suosijana (Nilssen & Sandoy 1990).



Kuva 25. *Eubosmina longispina* pääkilpi

Chydorus sphaericus voi kertoa kylmistä olosuhteista (Hofmann 2001) ja esiintyä runsaana karuissa järvissä, joissa lämpötilat ovat alhaiset ja jääpeiteaika pitkä (Lami ym. 2000). Toisaalta lajin on havaittu runsastuvan erilaisten häiriöiden, kuten rehevöitymisen seurauksena (Whiteside & Harmsworth 1967). *C. sphaericus* –lajin esiintyminen on kaksijakoinen; sitä tavataan hyvin runsaana rehevöityneiden järvien *planktonissa* sinilevää ravinnokseen hyödyntäen (Goulden 1964; Donner ym. 1978), mutta toisaalta pienten, makrofyttivaltaisten järvien *litoraalisissa*. Edellä mainittu ekologian jakautuneisuus voi johtua taksonomisista ongelmista erottaa mahdollisia lajeja toisistaan suuren kompleksisen suvun sisällä. Korholan (1999) opetusaineistossa *C. sphaericus* oli yleisin pienissä ja lämpimissä järvissä (Lapin olosuhteisiin nähden), joissa sedimentin orgaanisen aineksen pitoisuus oli korkea. Myös Raution (1998) lampitutkimuksessa *C. sphaericus* oli yleisin lämpimissä lammissa.

Sida crystallina –lajin on havaittu olevan runsaampi aikoina, jolloin *Eubosmina* spp. esiintyminen on ollut minimissään ja sitä voidaan pitää matalan veden lajina (Sarmaja-Korjonen & Hyvärinen 1999). Laji esiintyy Vallijärvessä yhtenäisesti 1800-luvun alkuun asti. Yhdestä sarjan vanhimmista näytteistä löytyi *Grabtoleberis testudinaria* –lajia, jonka tiedetään viihtyvän sammal pohjassa matalassa vedessä (Sarmaja-Korjonen & Alhonen 1999; Sarmaja-Korjonen 2001).

Planktisten *Eubosmina* –lajien lähes täydelliseen puuttumiseen Vallijärven sarjan vanhimmista näytteistä voivat vaikuttaa lajien väliset bioottiset vuorovaikutussuhteet, järven fysikaaliset tai kemialliset olosuhteet tai resurssien laatu ja/tai määrä. *Bosmina* ja *Eubosmina* sukuista poiketen muut planktiset vesikirppusuvut säilyvät sedimentissä yleensä vain satunnaisesti (Frey 1965), joten subfossiiliaineistosta on vaikea saada todellista kuvaa planktisten lajien välisistä runsasussuhteista menneisyydessä. Vallijärven sarjan vanhimmista näytteistä ei löytynyt jäänteitä muista planktisista lajeista, vaikka esimerkiksi planktisten *Daphnia* –lajien kynnet säilyvät yleensä hyvin (esim. Frey

1986). Toisaalta, vaikka nykyisistä haavinäytteistä löytyi *Daphnia galeata* –lajia, ei pinnimmaisestakaan sedimenttinäytteestä löytynyt viitteitä tästä lajista. Koska kyseessä on pieni laji, kynnet menivät todennäköisesti käyttämäni seulan läpi, ja samalla menetin mahdollisuuden lajin esiintymisen tarkasteluun suhteessa *Eubosmina* –lajeihin.

Eläinplanktonlajien välillä käydään resurssikilpailua, mutta sen merkityksestä lajikoostumukseen on vain vähän tietoa (Whiteside & Swindoll 1988; Dzialowski & O'Brien 2004 ja viitteet siinä). On havaittu, että Bosminat ja Daphniat eivät kilpaile ravinnosta siinä määrin, että selkärangaspredaation (kalat) ollessa vähäistä laji syrjäyttäisi toisen (DeMott & Kerfoot 1982). Raution (1996) tutkimissa kalattomissa tunturikoivuvyöhykkeen lammissa *E. longispina* ja *Daphnia sp.* esiintyivät runsaina ja muodostivat yhdessä *Polyphemus pediculus* –lajin kanssa suurimman osan lammikoiden eläinplanktonista. Näiden lajien välinen kilpailu on epätodennäköinen syy *Eubosmina spp.* olemattomaan esiintymiseen järvessä sarjan vanhimmissa näytteissä.

Vesikirppuja saalistavista pedoistakin jää jäänteitä sedimenttiin vain heikosti, poikkeuksena sulkasääsken (*Chaoborus sp.*) toukkien pääkapselit, joita en tässä tutkimuksessa huomioinut. Kalojen aiheuttama saalistuspaine voi säädellä merkittävästi eläinplanktonlajiston koostumusta joko suoraan tai muuttamalla lajien välisiä kilpailusuhteita (Thorp & Covich 1991). Vallijärvessä ei ole luontaisesti kalaa, mutta järveen on tiettävästi tehty ajoittain istutuksia. Näköaistin perusteella saalistavat kalat suosivat etenkin suuria eläinplanktereita, kuten *Eurycerus lamellatus* –lajia (Einarsson & Örnólfsdóttir 2004), jonka suhteellinen osuus lajistossa pysyy lähes muuttumattomana koko tutkimusjakson ajan. Resenteissä haavinäytteissä oli runsaasti suurikokoisia planktisia lajeja, mikä saattaisi viitata järven olevan kalaton nykyisinkin. Jeppesen ym. (2001) ovat havainneet, että sellaisissa Grönlannin arktisissa järvissä, joissa on kalaa, ei elä *Daphnia* -vesikirppuja ja kalattomissa järvissä niitä puolestaan aina esiintyy. Tämä ei näytä kuitenkaan pätevän Lapin järviin, joissa näitä vesikirppuja ja kaloja tavataan samoissa järvissä, joten *Daphnia* -vesikirppujen olemassaolo ei suoraan anna tietoa kalakannasta. Saalistussuhteissa tapahtuvat muutokset aiheuttavat yleensä nopeita muutoksia eläinplanktonlajistoon. Hitaasti alkanut, pitkäaikainen (useampi sata vuotta) ja yhdensuuntainen lajistomuutos Vallijärvessä on saanut alkunsa todennäköisesti muista syistä kuin istutettujen kalojen aiheuttamasta ekosysteemimuutoksesta.

Selkärangattomat pedot (petovesikirput, hyönteiset ym.) saalistavat etenkin pientä eläinplanktonia, kuten *Eubosmina* -lajeja, mutta selkärangattomien saalistustehokkuutta on pidetty vesikirppujen lisääntymisnopeuteen nähden kuitenkin vaatimattomana, eikä niiden ole ajateltu vaikuttavan eläinplanktonpopulaation kokoon (de Bernardi ym. 1987). Toisaalta uusimmissa tutkimuksissa on havaittu, että selkärangattomat pedot voivat säädellä eläinplanktonlajien esiintymistä arktisissa lammissa (Dzialowski & O'Brien 2004 ja viitteet siinä). Muuta eläinplanktonia

saalistava vesikirppu *Polyphemus pediculus*, joita Vallijärvenkin haavinäytteissä oli runsaasti, esiintyi Raution (1996) tunturilampitutkimuksessa yhdessä *Eubosmina* sp. kanssa lähes kaikissa lammissa siten, että avovesikauden aikana toisen lajin ollessa runsas toisen suhteellinen osuus oli pieni. Huolimatta peto-saalis suhteesta lajit kykenivät elämään samoissa pienissä lammissa. *P. pediculus* ei jätä sedimenttiin tunnistettavia jäänteitä. Ilman tietoa selkärangattomien petojen olemassaolosta tai runsaudesta niiden vaikutusta *Eubosmina* –lajien esiintymiseen on vaikea arvioida.



Kuva 26. *Alonella nana* kuori

E. longispina -lajilla on laaja sietokyky erilaisille vesikemiallisille olosuhteille, ja se on yleisin ja laajimmalle levinnein vesikirppulaji myös Norjassa (Sandoy & Nilssen 1986). Koska lajien väliset vuorovaikutussuhteetkaan eivät näytä rajoittavan *Eubosmina* –lajien esiintymistä, niiden määrää Vallijärvessä säätelevät todennäköisesti järven fysikaaliset olosuhteet tai resurssien laatu ja/tai määrä. *E. longispina* oli Korholan (1999) käsivarren Lapin laajassa järvitutkimuksessa yksi yleisimmistä ja runsaimmista lajeista puuttuen vain kahdesta matalimmasta järvestä. Jos Vallijärvi on ollut 1600-luvulta 1800-luvulle asti matalampi kuin nykyään, kuten P/L –suhde perinteisesti tulkittuna antaa olettaa, on se altaan morfometriasta johtuen ollut myös pinta-alaltaan huomattavasti nykyistä pienempi. Järven mataluus tai koko ei kuitenkaan yksin riitä selittämään planktisten *Eubosmina* –lajien puuttumista, sillä Raution (1996) tunturilampitutkimuksessa *Eubosmina longispina* löytyi kaikista lammissa. Resurssien vähyys ei yleensä rajoita vesikirppujen esiintymistä, mutta vaikuttaa populaation tiheyteen (Yurista & O'Brien 2001). Subarktisten järvien kasviplankton voi koostua vain yhdestä tai muutamasta dominoivasta lajista (Forsström ym. 2004). Onkin mahdollista, että noin 1800 A.D. asti järven kasviplankton on koostunut pääasiassa *Eubosmina* –lajeille sopimattomasta tai huonolaatuisesta ravinnosta tai sitä on ollut yksinkertaisesti liian vähän. Jäänteiden akkumulaation perusteella Vallijärven vesikirpputiheydet olivat ainakin 1600-luvulla hyvin alhaiset.

Noin 1800-luvun alusta lähtien kohti nykyaikaa *Eubosmina* spp. alkavat runsastua lajistossa ja P/L suhde kasvaa. Litoraalilajiston sisälläkin tapahtuu muutoksia; *A. nana* ja *C. sphaericus* osuus pienenee, *Ophryoxus gracilis* ilmestyy lajistoon, *A. affinis* ja *A. intermedia* runsastuvat. Myös tunnistamattomien, pienten *Alona* lajien osuus kasvaa. *O. gracilis* viihtyy mutapohjilla ja sitä tavataan yleisimmin suurissa järvissä. *A. affinis* on pohjalla detritusta syövä todellinen litoraalin laji (de Eyto &

Irvine 2001). Se kolonisoii uusia habitaatteja tehokkaasti, eikä välttämättä tarvitse menestyäkseen vesikasvillisuutta (Whiteside ym. 1978).

Stratigrafian pintaosissa *Eubosmina longispina* ja *E. coregoni* dominoivat lajistoa. Koko lajiston suhteellisia osuuksia tarkasteltaessa ne ovat syrjäyttäneet aikaisemman valtalajin, litoraalin *A. nanan*, ja planktisten lajien osuus on noussut 60 prosenttiin.

Vesikirppuyhteisön kehityksen perusteella Vallijärven ympäristöolot ovat muuttuneet viimeisen noin 400 vuoden aikana. Ennen 1800-lukua järven vesikirppuyhteisö koostui pääasiassa matalien ja kylmien järvien lajeista. 1800-luvun aikana lajistossa alkoivat runsastua planktiset lajit, jotka hyötyvät sekä avovesialueen että ravinteisuuden kasvusta, sekä muutamat litoraalilajit. Planktiset lajit nousivat valta-asemaan 1900-luvun aikana.

4.3.1.1 Akkumulaatiot

Tutkittavalla ajanjaksolla Vallijärven koko vesikirppuyhteisön akkumulaatiot ovat nousseet – planktiset lajit ovat runsastuneet kuitenkin enemmän, mikä aiheuttaa P/L suhteen nousun. Crisman & Whiteheadin (1978) tutkimuksessa järvien tuotannon kasvu johti samanlaiseen kehitykseen. Tämän lisäksi myös veden syvyyden muutos saattaa olla Vallijärven lajistokehityksen taustalla, kuten RDA –analyysistä kävi ilmi.

Jäänteiden suhteelliset osuudet järven syvimmästä kohdasta otetusta sedimenttisarjassa edustavat totuudenmukaisesti lajisuhteita koko järvässä (Mueller 1964; Sarmaja-Korjonen 2001). Sen sijaan jäänteiden tiheydet vaihtelevat järven eri osissa: Chydoridien jäänteitä on eniten litoraalin sedimentissä ja Bosminoiden jäänteet kerääntyvät runsaimmin alusveden ja päällysveden rajapintaan (Mueller 1964). Tästä johtuen vedenpinnan muutokset voivat heijastua lajien tiheyksiin yhdessä sedimenttisarjassa ilman, että todellista muutosta tuotannossa on tapahtunut (Frey 1986). Vallijärvi ei kerrosta avovesikaudella, joten *Eubosmina* –lajien jäänteet todennäköisesti kasaantuvat Lehmanin (1975) teorian mukaan syvimpään kohtaan. Litoraalilajien akkumulaation nousu voisi teoriassa olla jopa havaittua suurempaa, sillä mahdollisen vedenpinnan nousun myötä litoraalialue on siirtynyt kauemmaksi järven syvimmästä kohdasta otettua sedimenttisarjaa. Vesikirppujen akkumulaatioiden kehitys Vallijärvässä on todennäköisesti seurausta sekä vedenpinnan noususta, joka on mahdollistanut molemmille ryhmille laajemman elinalueen, sekä tuotannon kasvusta, joka on suosinut etenkin planktisia lajeja. Vallijärven puutteellisesta akkumulaatioaineistosta johtuen ei voida päätellä milloin jäänteiden määrät sedimentissä ovat alkaneet nousta.

4.3.1.2 Vedensyvyysrekonstruktion luotettavuudesta

Korholan (1999) opetusaineiston mukaan järven maksimisyvyys oli mitatuista ympäristömuuttujista voimakkain vesikirppulajistoa selittävä tekijä. Muutkin tutkimukset ovat osoittaneet järven syvyyden merkitsevyyden vesikirppulajien esiintymiselle (Whiteside 1970; Sarvala & Halsinaho 1990; Sarmaja-Korjonen & Alhonen 1999), ja myös Bos ym. (1999) ovat kehittäneet tähän perustuvan kvantitatiivisen vedensyvyysmallin. Opetusaineiston avulla luodun kvantitatiivisen vedensyvyysmallin voidaan olettaa soveltuvan hyvin Vallijärven historian selvittämiseen, sillä järven fossiilisessa aineistossa runsaslukuisimmat lajit ovat samoja kuin opetusaineiston yleisimmät lajit. Malli myös toimii parhaiten opetusaineiston keskisyvissä järvissä (järvijoukon maksimisyvyyden keskiarvo 6.3 m), joihin Vallijärvi syvyytensä perusteella lukeutuu. Tämä näkyy mallin toimivuutena nykyisen syvyyden ennustamisessa. Vedensyvyysmallin mukainen vedenpinnan nousu Vallijärvässä tutkittavalla ajanjaksolla on lähes neljä metriä ja suurin muutos tapahtuu 1900-luvun aikana. Aikaisemmat tutkimukset eivät kuitenkaan anna tukea näin suurelle viimeaikaiselle vedenpinnan nousulle (Hyvärinen & Alhonen 1994; Eronen 1999; Korhola ym. 2005). Tosin näiden tutkimusten ongelmana on hyvin karkea ajallinen resoluutio, jonka avulla voidaan tulkita ainoastaan pitkäaikaisia trendejä holoseenin mittakaavassa.

Jo mallin virhemarginaalienkin takia rekonstruoitua vedenpinnan kehitystä kannattaa tarkastella vain suuntaa antavana trendinä. Kvantitatiiviseen vedensyvyysmalliin on suhtauduttava varovasti myös siksi, että opetusaineiston merkittävimmät ympäristömuuttujat selittävät vain osan lajistovaihtelusta (Korhola ym. 2000). Lajin optimipaikka tietyn ympäristömuuttujan suhteen voi johtua myös tämän kanssa vahvasti korreloivasta toisesta tekijästä, ja opetusaineiston rajallisuuskin voi johtaa vääristymiin. Ainoastaan näiden viiden muuttujan avulla on mahdotonta selittää yksittäisten lajien esiintymistä tai lajiston koostumusta, puhumattakaan että niin tehtäisiin yhden ympäristömuuttujan avulla. Yksittäisten lajien esiintymiseen voi vaikuttaa jokin tietty ympäristömuuttuja, joka ei ole tärkeä koko lajistoa selittävä tekijä tai jota ei opetusaineistoa kerätessä mitattu lainkaan. Esimerkiksi tuotannosta kertovia tekijöitä, kuten chl-a:ta, ei opetusaineistoa kerätessä pystytty määrittämään, sillä suurin osa opetusaineiston järvistä oli hyvin niukkaravinteisia (Korhola, suullinen tiedonanto). Tutkituista ympäristömuuttujista tärkein lajistovaihtelua selittävä tekijä Vallijärvässäkin oli syvyys, mutta todennäköisesti syvyyden merkitsevyys vähenee 1900-luvulla, jolloin lajistokehitykseen on saattanut vaikuttaa järven rehevöityminen – tekijä, jota ei ole opetusaineistoa kerätessä pystytty mittaamaan.

Tästä huolimatta kvantitatiivinen lähestymistapa on informatiivisempi kuin perinteinen kvalitatiivinen lajistokoostumukseen ja P/L suhteeseen perustuva lähestymistapa. Suuren järvijoukon

avulla määritetyt optimiolosuhteet kullekin lajille suhteessa tutkittuihin ympäristömuuttujiin antavat todennäköisesti luotettavamman kuvan alueen lajistoon vaikuttavista tekijöistä kuin yksittäisen järven lajiston ja fysikaalis-kemiallisten parametrien tutkiminen.

Vesikirput voisivat soveltua paremmin järven keskisyvyyden ennustamiseen. Keskisyvyys kuvaa etenkin litoraalin lajeille sopivien habitaattien kokoa paremmin esimerkiksi morfologialtaan Vallijärven kaltaisessa järvässä. Batymetristen karttatietojen puuttuessa keskisyvyyden määrittäminen suuresta järvijoukosta opetusaineistoa koottaessa on kuitenkin työlästä.

4.3.1.3 Vallijärven lajistokehitykseen vaikuttaneet tekijät

Lajistratigrafia kertoo todennäköisesti Vallijärven syvenemisestä tai järven ravinteisuuden noususta. RDA – analyysin perusteella järvi oli 1600-luvulla matala ja pieni. Sen pinta-ala on kasvanut tasaisesti 1800-luvun loppuun asti samaan aikaan, kun pintaveden lämpötilat ovat laskeneet. 1800-luvun alusta lähtien järvi on myös hiljalleen syventynyt, mutta vasta 1900-luvun aikana järven vedenpinta on noussut merkittävästi. RDA – analyysin mukaan järven lajistokehitystä on ajanut syvyyden kasvu, tosin ravinteisuutta ei mitattu opetusaineistossa. Vedensyvyysrekonstruktion mukainen veden pinnan nousu on todennäköisesti kuitenkin liian suuri. P/L suhteen ja akkumulaation perusteella järven sisäinen tuotanto on kasvanut, ja lepomuna-aineiston mukaan vesikirppuyhteisön kokemat elinolot ovat parantuneet etenkin 1900 –luvulla.

4.3.1.3.1 *Vedenpinnan nousu*

Eronen ym. (1999) ovat nostaneet Vallijärven matalasta länsiosasta nykyisen vedenpinnan alapuolella kasvaneita männynrunkoja. Suurin osa rungoista oli ~7000 vuotta vanhoja ja nuorin ajoitettu puu oli noin 1300 vuotta vanha (Eronen, suullinen tiedonanto). Järvi on siis ollut ajoittain huomattavasti matalampi, mutta syvin kohta on ollut aina veden alla, sillä järven syvimmästä kohdasta on saatu keskeytymätön limninen sedimenttisarja, joka kattaa koko holoseenin (Weckström, suullinen tiedonanto). Pohjoisen Fennoskandian ja Luoteis-Lapin ilmaston kehitystä holoseenin (viimeinen ~ 10 000 vuotta) aikana on tutkittu mm. puiden vuosilustojen, siitepölyjen ja jäätiköiden etenemisen sekä limnisten proksien, kuten makrofyyttien, piilevien, surviassäaskan toukkien ja vesikirppujen avulla (mm. Hyvärinen & Alhonen 1994; Seppä & Weckström 1999; Korhola ym. 2000; Rosen ym. 2001; Seppä & Birks 2001; Bigler ym. 2002; Grudd ym. 2002; Nesje & Dahl 2003). Pääpiirteissään ilmasto oli pohjois Fennoskandiassa ~7000-5000 vuotta ennen nykyaikaa (B.P.) lämmin ja kuiva. Mänty kasvoi tällöin nykyistä korkeammalla ja pohjoisemmalla ja veden pinnat olivat alhaisemmat.

Ilmaston viilentyessä ja kosteuden lisääntyessä kohti nykyaikaa mänty vetäytyi ja järvien vedenpinnat nousivat. Pitkän viilenemisen jälkeen heinäkuun keskilämpötilat nousivat 1500-900 vuotta sitten. Tämän jälkeen viimeisen noin tuhannen vuoden ajan lämpötilat pääasiassa laskivat ja saavuttivat miniminsä noin 500-200 B.P. Noin tuhat vuotta sitten vallinneet korkeat lämpötilat voidaan yhdistää keskiajan lämpökaudeksi kutsuttuun ajanjaksoon (*eng.* Medieval Warm Period, MWP) (Lamb 1995) ja useiden vuosisatojen pituista alhaisten lämpötilojen kautta tämän jälkeen kutsutaan pieneksi jääkaudeksi (*eng.* Little Ice Age, LIA), jonka kylmimmät vaiheet Euroopassa sijoitetaan yleisesti ajanjaksolle 1550-1850 A.D. (Grove 1988; Jones & Bradley 1992). Globaalista lämpimästä keskiajasta kaivataan edelleen todisteita (Bradley ym. 2003), mutta pohjoisilla leveysasteilla Luoteis-Euroopassa MWP näkyy useissa ilmastorekonstruktioissa (mm. Korhola ym. 2000; Esper ym. 2002; Grudd ym. 2002). Koska Holoseenin lämpiminä ja kuivina kausina Vallijärven on kasvanut mäntyä nykyisen vedenpinnan alapuolella, voidaan järven vedenpinnan ajatella reagoivan herkästi ilmastossa tapahtuviin lyhytaikaisiin muutoksiin. Viimeisen tuhannen vuoden aikana, jolloin ilmasto on pääpiirteissään viilentynyt ja sateisuus kasvanut (Mann ym. 1999; Korhola ym. 2000; Seppä & Birks 2001), järven vedenpinta on noussut. Vallijärvi on morfometrialtaan tasainen allas, jonka nykyisestä pinta-alasta suurin osa on alle kaksi metriä syvää (kuva 6). Keskellä on järven kokoon nähden pieni syväne, jonka maksimisyvyys on hieman yli 5 metriä. Jos vedenpinta on ollut alhainen MWP aikana, järvi on ollut pieni ja vettä on ollut lähinnä syvänteessä. Vedenpinnan nousu on voinut olla aluksi hidasta ja keskeytyä (tai kääntyä laskuun) esimerkiksi 1500-luvun ajaksi, jonka kesät näyttävät puiden vuosilustoaineistojen perusteella olleen keskimääräistä lämpimämpiä Lapissa (Eronen ym. 1999; Grudd ym. 2002; Helama ym. 2002). Tämä voisi selittää Vallijärven vedenpinnan alhaisuuden (planktisten lajien vähyyden) vielä 1600-luvulla. Payette & Delwaiden (2004) mukaan vedenpinnat olivat alhaiset Kanadan subarktisella alueella 1750-luvulle asti, jonka jälkeen ne alkoivat nousta. Vedenpinnat ovat olleet korkeimmillaan tällä alueella vasta viime aikoina ja nousu on tapahtunut etenkin 1800-luvun lopusta lähtien. 1800-luku oli Lapin kylmin vuosisata viimeiseen tuhanteen vuoteen (Helama ym. 2002) ja Euroopan kylmin vuosisata niin viimeisen 500 vuoden (Luterbacher ym. 2004) kuin 1000 vuoden tarkastelujaksolla (Mann 2002). LIA:n aikana haihtuminen todennäköisesti vähentyi sekä kylmän ilmaston että vähentyneen kasvipeitteen johdosta.

Tunturikoivuovyöhykkeen haihdunta reagoi herkästi lämpötilan muutoksiin (Rouse ym. 1997) ja tämä voi vaikuttaa valuma-alueen hydrologiaan. Nesje & Dahl (2003) osoittivat, että LIA:n aikainen jäätiköiden eteneminen Pohjois-Norjassa johtui pääasiassa lisääntyneistä talvisateista eikä ainoastaan laskeneista kesälämpötiloista. Ehkä 1800-luvun lopun alhaiset lämpötilat ja runsaat talvisateet yhdessä aloittivat vedensyvyysrekonstruktion mukaisen vedenpinnan nousun Vallijärven. LIA:n jälkeinen sadannan kasvu ja lämpeneminen (Bradley ym. 1987) on johtanut vedenpintojen

nousuun koko boreaalisella vyöhykkeellä (Begin 2001). Vallijärvenkin vedenpinnan nousu on saattanut kiihtyä 1900-luvulla kasvattaen järven pinta-alaa ja avoveden tilavuutta sekä laajentaen litoraali-aluetta, kunnes se on saavuttanut kynnykskorkeutensa. Vedenpinnan vaihteluiden todentamiseksi olisi tutkimukseen syytä ottaa mukaan esimerkiksi makrofyttianalyysi. Ilmaston merkityksen osoittamiseksi tulisi tutkia useampia järviä samalta alueelta.

4.3.1.3.2 Ravinteisuuden kasvu

Vedenpinnan noustessa Vallijärvessä laaja maa-alue olisi jäänyt vähitellen veden alle vapauttaen maaperästä ravinteita. 1800-luvun runsaammat talvisateet (Nesje & Dahl 2003) ovat voineet vaikuttaa kevätvalunnan suuruuteen, mutta myös maan routaisuuteen, sillä paksun, eristävän lumikerroksen alla routa jää ohuemmaksi. Tällöin maa sulaa keväällä nopeammin ja ravinteita huuhtoutuu kevätvalunnan aikana enemmän. Matalissa Lapin järvissä pääosa perustuotannosta tapahtuu pohjalla (Sorvari ym. 2000), jonka pinta-ala olisi vedenpinnan nousun myötä kasvanut huomattavasti. Ravinteiden kierrätys on matalissa ja kerrostumattomissa järvissä nopeaa ja maaperästä vapautuvat ravinteet ovat suoraan yhteydessä tuottavan kerroksen kanssa. Ravinnerajoitteisissa järvissä määrällisesti pienikin nousu ravinnepitoisuuksissa voi olla prosentuaalisesti suuri (esim. kaksinkertaistuminen) ja vaikuttaa voimakkaasti eliöstöön, joka on sopeutunut käyttämään vähäisiä ravinteita tehokkaasti. Lapin järvissä fosfori (P) on yleensä tuotantoa rajoittava ravinne (Sorvari ym. 2002). Suljetussa altaassa P lisäys on merkittävämpää veden heikon vaihtuvuuden takia ja pienet järvet reagoivat ravinteisuuden muutoksiin voimakkaammin (Boucherle ym. 1986). Käsivarren alueella ihminen ei ole lisännyt P kuormaa vesiin ja järviin sitä tulee pääasiassa sulavesien mukana valuma-alueelta sekä pohjavedestä.

Piilevien mukaan tehty pH-rekonstruktio 1600-luvulta nykyaikaan osoittaa pH:n nousseen 1800-luvun aikana tasolta toiselle ($\sim 6.8 \rightarrow >7$) (Weckström, julkaisematon tieto). Muutos on pieni ja mallin virhemarginaalien sisällä, mutta selkeä pH arvojen hyppäys ja vakiintuminen uudelle tasolle saattaa viitata järven tuotannon kasvuun. Muualla tehtyjen pigmenttianalyysien mukaan järven sisäinen tuotanto on noussut 1900-luvun alussa ja etenkin 1970-luvulta lähtien (julkaisematon tieto). Sedimentistä tehdyt C ja N analyysitkin (Hilasvuo, julkaisematon tieto) osoittavat autoktonisen tuotannon nousun parin kolmen viimeisen vuosikymmenen aikana. Eräs mahdollinen selitys tälle ovat kala-istutukset, joita järveen on tehty. Kalojen mukana järveen on tullut ravinteita ja kalat ovat toiminnallaan saaneet myös järven sedimenttiin aikaisemmin varastoituneet ravinteet liikkeelle. Luultavasti niin veden pinnan nousu kuin ravinteisuuden kasvukin ovat edesauttaneet vesikirppulajiston kehitystä planktonvaltaiseen suuntaan Vallijärvessä.

4.3.2 Somas

4.3.2.1 Vesikirppuyhteisön muutos

Somaksen vesikirppuyhteisö on viimeisen noin 450 vuoden aikana pysynyt vakaana eikä suuria muutoksia lajistokoostumuksessa tai lajisuhteissa ole tapahtunut. Plaktiset lajit ovat muodostaneet suurimman osan yhteisöstä koko tarkastelujakson ajan. Planktisten lajien osuus kuitenkin kasvaa hieman 1800-luvun alusta lähtien. Järven karusta sijainnista johtuen litoraalin lajeille ei järvessä ole makrofyttihabitaatteja. Somaksen vähäisen litoraalilajiston muodostavat muutamat *Alona* ja *Alonella* lajit, sekä ekologialtaan muista Chydorideista poikkeava *Acroperus harpae*, joka viihtyy myös avovedessä kasvillisuuden ulkopuolella (Ward & Whipple 1959). Raution (1998) tunturilampitutkimuksessa laji oli runsas korkealla sijaitsevissa lammissa ja Korholan (1999) opetusaineistossa laji esiintyi lähinnä syvissä järvissä. Tämä arktisena pidetty laji näyttää vähenevän 1900-luvulla, jolloin sitä löytyy enää muutamasta näytteestä, vaikka sitä ennen se löytyi jokaisesta näytteestä, joskin harvalukuisena. Etenkin 1900-luvun vaihteessa P/L –suhde alkaa nousta ja samanaikaisesti lepomunaprosentti laskee jyrkästi, mikä indikoi planktisten *Eubosmina* –lajien elinolosuhteiden parantumista. Vesikirppujen akkumulaatio on noussut 1800-luvun lopulta lähtien ja plaktiset lajit ovat runsastuneet huomattavasti enemmän kuin litoraalilajit, aivan kuten Vallijärvessäkin.

5. YHTEENVETO

Molemmissa tutkimusjärvissäni viime vuosisadan vaihteeseen sijoittuu kahden merkittävästi erilaisen lajiyhteisön välinen rajapinta. Samanaikainen muutos on havaittu useiden järvien piilevyhteisöissä Lapissa (Sorvari ym. 2002) ja Kanadan arktisella alueella (Douglas ym. 1994), kuten myös eliöyhteisöissä läpi sirkumpolaarisen alueen (Smol ym. 2005). Havaittujen ekosysteemitason muutosten aiheuttajina subarktisilla alueilla pidetään ilmaston lämpenemisestä ja avovesikauden pitenemisestä johtuvia limnologisia ja perustuotannon muutoksia (Korhola ym. 2002; Smol ym. 2004). Aiemmat tutkimukset ovat jo osoittaneet, että ilmasto vaikuttaa eläinplanktonin biomassaan (George & Harris 1985) ja diversiteettiin (Patalas 1990). Molemmissa tutkimusjärvissäni vesikirppujen tiheydet ovat nousseet ja planktisen komponentin runsastuessa lajiston diversiteetti käärsii. Vallijärvessä lajistomuutos on ollut voimakkaampi ja alkaa Somasta hieman aikaisemmin, mikä johtuu osaltaan todennäköisesti järven pienemmästä koosta ja vesivolyyymista. Biologisten muutosten lisäksi järvien sedimentaatioprosessit ovat kehittyneet samansuuntaisesti 1900-luvulla ilmentäen

ilmaston vaikutusta sedimentaatioprosesseihin. Paikallisten ilmasto-olosuhteiden lisäksi tulisi myös tarkastella laajempialaisia ilmastotekijöitä, joiden tiedetään vaikuttavan järvien ekosysteemeihin. Runsaslumiset ja lauhkeat talvet Luoteis-Euroopassa johtuvat Pohjois-Atlantin värähtelyn (*eng.* North Atlantic Oscillation, NAO) positiivisesta ilmastotilasta (Hurrell 1995). NAO on tärkein Pohjois-Atlantin ja sen läheisten manneralueiden (kuten Skandinavian) ilmastovaihteluita kuvaava indeksi. Nousseet kevätlämpötilat ja 1900-luvulla vallinneet pitkät positiiviset NAO jaksot (1970-luvulta asti pääasiassa positiivinen tila) (<http://www.ldeo.columbia.edu/NAO/>) ovat voineet osaltaan vaikuttaa järvien sedimentaatioprosesseihin, tuotantoon ja eliöiden vuodenaikaiseen rytmiiin (fenologiaan), kuten boreaalisen vyöhykkeen järvissä on havaittu tapahtuneen (Blenckner ym. 2002).

Lepomunat näyttävät seuraavan ilman lämpötiloja käänteisesti Somaksessa, jossa ei ole muita tulkintaa häiritseviä tekijöitä. Ennen kuin lepomunia voidaan käyttää luotettavasti paleolimnologisena indikaattorina, tarvitaan laajempi aineisto lepomunien ja ilman lämpötilojen yhteydestä.

Viime vuosisadan vaihteeseen ajoittuvat ekosysteemitason muutokset erilaisissa Luoteis-Lapin järvissä ovat todennäköisimmin ilmaston aiheuttamia. Ilmastonmuutoksen vaikutukset luontoon eivät perustu ainoastaan muutokseen suuruuteen. Nopeus, jolla ilmasto muuttuu, saattaa olla merkittävämpi tekijä eliöiden sopeutumisen kannalta. Ilmasto on muuttunut aina ja paleolimnologisella tutkimuksella viimeaikaisille muutoksille saadaan historiallista perspektiiviä ja niiden merkitsevyyttä voidaan arvioida. Uusimpien paleolimnologisten tutkimusten valossa arktiset ja subarktiset järvet ovat jo reagoineet muuttuneeseen ilmastoon tavalla, joka antaa pohjan väitteelle, ettei arktiselta alueelta voi enää löytää todella luonnontilaisia järviä (Smol ym. 2005).

6. KIITOKSET

Haluaisin kiittää Kaarina Sarmaja-Korjosta, joka saattoi minut alkuun vesikirppujen tuonpuoleiseen maailmaan rakastettavalla tavalla. Marjut Nyman ja Kaarina Weckström auttoivat minua suuresti tietokoneohjelmien käytössä. Heidän seurassaan on ollut hauska tehdä töitä. Kiitokset Atte Korholalle, joka antoi minulle mahdollisuuden tehdä tutkimusta Lapissa ja joka on jaksanut innostaa minua eteenpäin. Toivottavasti yhteistyömme jatkuu. Erityiskiitoksen ansaitsee ohjaajani Jan Weckström, joka on aikaa ja vaivaa säästelemättä auttanut minua aina, kun vastassani on ollut oikutteleva tietokone tai en ole itse ymmärtänyt mitä oikein ajan takaa. Varsinkin työn loppuvaiheissa Jan on ollut korvaamaton oikolukija ja raaka, mutta aina asiallinen kommentaattori. Olenkin hänelle useamman oluen velkaa. Ja kiitos kaikille ECRU:n jäsenille erittäin kannustavasta ilmapiiristä ja kuplivaisen hedelmällisistä keskusteluista!

Kaikkein nöyryimmät kiitokseni menevät Mikko Siitoselle, joka on positiivisella elämänsenteellaan kannustanut minua elämässäni eteenpäin ja ollut minulle maailman paras tuki – siitäkkin huolimatta, ettei aina ymmärrä mitä oikeastaan teen.

7. KIRJALLISUUS

- ACIA 2004: Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press. 139 s.
- Alhonen, P. 1970: On the significance of the planktonic/littoral ratio in the cladoceran stratigraphy of lake sediments. – *Comm. Biol.* 35: 1-9.
- Alhonen, P. 1971: The Flandrian development of the pond Hyrynlampi, Southern Finland, with special reference to the pollen and cladoceran stratigraphy. – *Acta Bot. Fenn.* 95: 1-19.
- Alhonen, P. 1972: Gallträsket: The geological development and palaeolimnology of a small polluted lake in southern Finland. – *Soc. Sci. Fenn., Comm. Biol.* 57. 34 s.
- AMAP 1998: AMAP assessment report: Arctic pollution issues. Arctic Monitoring and assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway. xii+859 s.
- Appleby, P.G. 2001: Chronostratigraphic techniques in recent sediments. – Kirjassa: Last, W.M. & Smol, J.P. (toim.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments Vol 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques*: 171-203. Kluwer Academic.
- Appleby, P.G. & Oldfield, F. 1978: The calculation of ^{210}Pb dates assuming a constant rate of supply of unsupported ^{210}Pb to the sediment. – *Catena* 5: 1-8.
- Ashton, G.D. 1986: River and lake ice engineering. Water resources publications, Michigan. 324 s.
- Banta, A.M. 1939: Studies on the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. Publication 513, Carnegie Department of Genetics, Paper 39, Institution of Washington, Washington, D.C., USA.
- Banta, A.M. & Brown, L.A. 1929: Control of sex in cladocera I. Crowding the mothers as a means of controlling the male production. – *Physiol. Zool.* 2: 80-92.
- Battarbee, R.W. 1992: Holocene lake sediments, surface water acidification and air pollution. *Quaternary Proceedings* 2: 101-110.
- Battarbee, R.W., Grytnes, J.-A., Thompson, R., Appleby, P.G., Catalan, J., Korhola, A., Birks, H.J.B., Heegaard, E. & Lami, A. 2002: Comparing palaeolimnological and instrumental evidence of climate change for remote mountain lakes over the last 200 years. – *J. Paleolim.* 28: 161-179.
- Begin, Y. 2001: Tree-ring dating of extreme lake levels at the subarctic-boreal interface. – *Quaternary Research* 55: 133-139.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R., 1996: *Ecology*. Blackwell Science, Oxford. 945 s.
- Bengtsson, L. & Enell, M. 1986: Chemical analysis. Kirjassa: Berglund, B.E. (toim.), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*: 423-451. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Bennett, K.G. 1996: Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. – *New Phytologist* 132: 155-170.
- Berg, K. 1931: Studies on the genus *Daphnia* O.F. Müller: with especial reference to the mode of reproduction. – Bianco Luno A/S, Copenhagen. 222 s.
- Berg, L.M., Pálsson S. & Lascoux, M. 2001: Fitness and sexual response to population density in *Daphnia pulex*. – *Freshwater Biol.* 46: 667-677.
- Bigler, C., Larocque, I., Peglar, S.M., Birks, H.J.B. & Hall, R.I. 2002: Quantitative multi-proxy assessment of long-term patterns of Holocene environmental change from a small lake near Abisko, northern Sweden. – *Holocene* 12: 481-496.
- Binford, M.W. 1986: Ecological correlates of net accumulation rates of Cladocera remains in lake sediments. – *Hydrobiologia* 143: 123-128.
- Birks, H.H., Whiteside, M.C., Stark, D.M. & Bright, R.C. 1976: Recent palaeolimnology of three lakes in north-western Minnesota. – *Quat. Res.* 6: 249-272.
- Birks, H.J.B. 1995: Quantitative palaeoenvironmental reconstructions. – Kirjassa: Maddy, D. & Brew, J.S. (toim.), *Statistical modelling of Quaternary Science Data*: 161-254. Quaternary Science Association, Cambridge.

- Birks, H.J.B. 1998: Environmental reconstructions based on unimodal species-environment response models. *Julkaisematon kokoelma*. University of Bergen, Norway.
- Birks, H.J.B. & Birks, H.H. 1980: *Quaternary Palaeoecology*. Edward Arnold Publishers, London. 289 s.
- Birks, H.J.B., Line, J.M., Juggins, S., Stevenson, A.C. & ter Braak, C.J.F. 1990: Diatoms and pH reconstruction. – *Philos Trans R Soc London (Biol)* 327: 263-278.
- Black, R.W. & Slobodkin, L.B. 1987: What is cyclomorphosis? – *Freshwater Biol.* 18: 373-378.
- Blenckner, T., Omsted, A. & Rummukainen, M. 2002: A Swedish case study of contemporary and possible future consequences of climate change on lake function. – *Aquat. Sci* 64: 171-184.
- Boer, M.M., Koster, E.A. & Lundberg, H. 1990: Greenhouse impact in Fennoscandia – preliminary findings of a European workshop on the effects of climatic change. – *Ambio* 19: 2-10.
- Bos, D.G., Cumming, B.F. & Smol, J.P. 1999: Cladocera and Anostraca from the Interior Plateau of British Columbia, Canada, as paleolimnological indicators of salinity and lake level. – *Hydrobiologia* 392: 129-141.
- Boucherle, M.M. & Züllig, H. 1983: Cladoceran remains as evidence of change in trophic state in three Swiss lakes. – *Hydrobiologia* 103: 141-146.
- Boucherle, M.M., Smol, J.P., Oliver, T.C., Brown, S.R. & McNeely, R. 1986: Limnological consequences of the decline in hemlock 4800 years ago on three southern Ontario lakes. – *Hydrobiologia* 143: 217-225.
- Bradley, R.S., Diaz, H.F., Eischeid, J.K., Jones, P.D., Kelly, P.M. & Goodess, C.M. 1987: Precipitation fluctuations over northern hemisphere land areas since the mid-19th century. – *Science* 237: 171-175.
- Bradley, R.S., Hughes, M.K. & Diaz, H.F. 2003: Climate in medieval time. – *Science* 302: 404-405.
- Briffa, K.R., Osborn, T.J., Schweingruber, F.H., Harris, I.C., Jones, P.D., Shiyatov, S.G. & Vaganov, E.A. 2001: Low frequency temperature variations from a northern tree-ring density network. – *Journal of Geophysical Research* 106: 2929-2941.
- Brodersen, K.M., Whiteside, M.C. & Lindegaard, C. 1998: Reconstruction of trophic state in Danish lakes using subfossil chydorid (Cladocera) assemblages. – *Can. J. Aquat. Sci.* 55: 1093-1103.
- Brooks, J.L. & Dodson, S.I. 1965: Predation, body size and composition of plankton. – *Science* 150: 28–35.
- Cameron, N.G., Schnell, A., Rautio, M.L., Lami, A., Livingstone, D.M., Appleby, P.G., Dearing, J.A. & Rose, N.L. 2002: High-resolution analyses of recent sediments from a Norwegian mountain lake and comparison with instrumental records of climate. – *J. Paleolim.* 28: 79-93.
- Carvalho, G.R. & Hughes, R.N. 1983: The effect of food availability, female culture density and photoperiod on ehippia production in *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera). – *Freshwater Biol.* 13: 37-46.
- Carvalho, G.R. & Wolf, H.G. 1989: Resting eggs of lake-Daphnia 1. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. – *Freshwater Biol.* 22: 459-470.
- Catalan, J., Ventura, M., Brancelj, A., Granados, I., Thies, H., Nickus, U., Korhola, A., Lotter, A.F., Barbieri, A., Stuchlik, E., Lien, L., Bitušik, P., Buchaca, T., Camarero, L., Goudsmit, G. H., Kopáček, J., Lemcke, G., Livingstone, D.M., Müller, B., Rautio, M., Šiško, M., Sorvari, S., Šporka, F., Strunecký, O. & Toro, M. 2002: Seasonal ecosystem variability in remote mountain lakes: implications for detecting climatic signals in sediment records. – *J. Paleolim.* 28: 25-46.
- Chen, C.Y. & Folt, C.L. 1996: Consequences of fall warming for zooplankton overwintering success. – *Limnol. Oceanogr.* 41: 1077-1086.
- Cleveland, W. & Devlin, S. 1988: Locally weighted regression: An approach to regression analysis by local fitting. – *J. Amer. Statist. Assoc.* 83: 596–610.
- Crisman, T.L. & Whitehead, D.R. 1978: Paleolimnological studies on small New England (USA) ponds. Part II: Cladoceran community response to trophic oscillations. – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 25: 75-86.
- Crowley, T.J. 2000: Causes of climate change over the past 1000 years. – *Science* 289: 270-277.
- Crowley, T.J. & Lowery, T.S. 2000: How warm was the medieval period? – *Ambio* 29: 51-54.
- D'Abramo, L.R. 1980: Ingestion rate decrease as the stimulus for sexuality in populations of *Moina macrocopa*. – *Limnol. Oceanogr.* 25: 422-429.
- de Bernardi, R., Giussani, G. & Manca, M. 1987: Cladocera: predators and prey. – *Hydrobiologia* 145: 225-243.
- de Eyto, E. & Irvine, K. 2001: The response of three chydorid species to temperature, pH and food. – *Hydrobiologia* 459: 165-172.
- De Melo, R.D. & Hebert, P.D.N. 1994: A taxonomic reevaluation of North American Bosminidae. – *Can. J. Zool.* 72: 1808-1825.
- DeMott, W.R. & Kerfoot, W.C. 1982: Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. – *Ecology* 63: 1949-1966.

- Deng, H.-W. 1996: Environmental and genetic control of sexual reproduction in *Daphnia*. – *Heredity* 76: 449-458.
- Dodson, S.I. & Frey, D.G. 1991: Cladocera and other branchiopoda. – Kirjassa: Thorpe, J.H. & Covich, A.P. (toim.), Ecology and classification of North American invertebrates: 723-786. Academic Press, Inc. Toronto.
- Donner, J.J., Alhonen, P., Eronen, M., Jungner, H. & Vuorela, I. 1978: Biostratigraphy and radiocarbon dating of the Holocene lake sediments of Työtjärvi and the peats in the adjoining Bog Varrassuo vest of Lahti in southern Finland. – *Ann. Bot. Fennici* 15: 258-280.
- Douglas, M.S.V., Smol, J.P. & Weston, B. Jr. 1994: Marked post-18th century environmental change in high-arctic ecosystems. – *Science* 266: 416-419.
- Dzialowski, A.R. & O'Brien, W.J. 2004: Is competition important to arctic zooplankton community structure? – *Freshwater Biol.* 49: 1103-1111.
- Easterling, D.R., Horton, B., Jones, P.D., Peterson, T.C., Karl, T.R., Parker, D.E., Salinger, M.J., Razuvayev, V., Plummer, N., Jamason, P. & Folland C.K. 1997: Maximum and minimum temperature trends for the globe. – *Science* 277: 364-367.
- Einarsson, A. & Örnólfssdóttir, E.B. 2004: Long-term changes in benthic Cladocera populations in Lake Myvatn, Iceland. – *Aquatic Ecology* 38: 253-256.
- Eronen, M., Hyvärinen, H. & Zetterberg, P. 1999: Holocene humidity changes in northern Finnish Lapland inferred from lake sediments and submerged Scots pines dated by tree-rings. – *The Holocene* 9: 569-580.
- Esper, J., Cook, E.R. & Schweingruber, F.H. 2002: Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstruction past temperature variability. – *Science* 295: 2250-2253.
- Ferrari, D.C. & Hebert, P.D.N. 1982: The induction of sexual reproduction in *Daphnia magna*: genetic differences between arctic and temperate populations. – *Can. J. Zoolog.* 60: 2143-2148.
- Flössner, D. 1972: *Krebstiere, Crustacea. Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda Fischläuse, Branchiura. Die Tierwelt Deutschlands* 60. Gustav Fischer Verlag, Jena. 499 s.
- Frey, D.G. 1958: The late-glacial cladoceran fauna of a small lake. – *Arch. Hydrobiol. (Plankt.)* 54: 209-275.
- Frey, D.G. 1959: The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (cladocera). – *Int. Rev. Hydrobiol.* 44: 27-50.
- Frey, D.G. 1960: The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. – *Ecology* 41: 684-699.
- Frey, D.G. 1962: Cladocera from the Eemian interglacial of Denmark. – *J. Palaeontol.* 36: 1133-1154.
- Frey, D.G. 1964: Remains of animals in quaternary lake and bog sediment and their interpretation. – *Arch. Hydrobiol., suppl. Ergebnisse der Limnologie* 2: 1-116.
- Frey, D.G. 1965: Cladocera in space and time. Proceedings of symposium on crustacea. Part I: 1-9.
- Frey, D.G. 1982: Questions concerning cosmopolitanism in cladocera. – *Arch. Hydrobiol.* 93: 484-502.
- Frey, D.G. 1986a: Cladocera analysis. – Kirjassa: Berglund B. E. (toim.), Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology: 667-698. John Wiley & Sons, 869 s.
- Frey, D.G. 1986b: The non-cosmopolitanism of chydorid cladocera: implications for biogeography and evolution. – Kirjassa: Gore, R. H. & Heck, K. L. (toim.) Crustacean issues, vol 4, Crustacean biogeography: 237-256. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Frey, D.G. 1988: Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae and their interpretation in paleolimnology. – *J. Paleolim.* 1: 179-191.
- Fryer, G. 1980: Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas. – *Freshwater Biol.* 10: 41-45.
- Forsström, L., Sorvari, S. & Korhola, A. 2005: Seasonality of phytoplankton in subarctic Lake Saanajärvi in NW Finnish Lapland. – *Painossa*.
- George, D.G. & Harris, G.P. 1985: The effect of climate on long-term changes in the crustacean zooplankton biomass of Lake Windemere, UK. – *Nature* 316: 536-539.
- Gerritsen, J. 1980: Sex and parthenogenesis in sparse populations. – *Am. Nat.* 115: 718-743.
- Gillooly, J.F. & Dodson, S.I. 2000: Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. – *Limnol. Oceanogr.* 45: 22-30.
- Goulden, C.E. 1966: La Aguada de Santa Ana Vieja: An interpretative study of the cladoceran microfossils. – *Arch. Hydrobiol.* 62: 373-404.
- Goulden, C.E. & Frey, D.G. 1963: The occurrence and significance of lateral head pores in the genus *Bosmina* (Cladocera). – *Int. Rev. Ges. Hydrobio* 48: 513-522.
- Green, J. 1966: Seasonal variation in egg production by Cladocera. – *J. Animal Ecology* 35: 77-104.
- Grimm, E.C. 1991: *TILIA and TILIA GRAPH*. Springfield, Illinois State Museum.

- Grove, J.M. 1988: The Little Ice Age. London, Methuen.
- Grudd, H., Briffa, K.R., Karlen, W., Bartholin, T.S., Jones, P.D. & Kromer, B. 2002: A 7400-year tree-ring chronology in northern Swedish Lapland: Natural climatic variability expressed on annual to millennial timescales. – *The Holocene* 12: 657-665.
- Hann, B. J. 1989: Methods in quaternary ecology #6. Cladocera. – *Geoscience Canada*. Vol 16, nro 1.
- Hann, B.J., Leavitt, P.R. & Chang, P.S. 1994: Cladocera community response to experimental eutrophication in Lake 227, Experimental Lakes Area, Ontario, as recorded in annually laminated sediments. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2312-2321.
- Heino, R. 1994: Climate in Finland during the period of meteorological observations. *Ilmatieteen laitoksen julkaisuja* 12. Yliopistopaino, Helsinki.
- Hebert, P.D.N. 1978: The population biology of *Daphnia* (crustacean, Daphnidae). – *Biological Reviews* 53: 387-426.
- Hebert, P.D.N. & Hann, B. J. 1986: Patterns in the composition in the arctic tundra pond microcrustacean communities. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1416-1425.
- Helama, S., Lindholm, M., Timonen, M., Meriläinen, J. & Eronen, M. 2002: The supra-long Scots pine tree-ring record for Finnish Lapland: part 2, interannual to centennial variability in summer temperatures for 7500 years. – *The Holocene* 12: 681-687.
- Hill, M.O. 1979: DECORANA - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980: Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. – *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hobaek, A. & Larsson, P. 1990: Sex determination in *Daphnia magna*. – *Ecology* 71: 2255-2268.
- Hofmann, W. 1978: Analysis of animal microfossils from the Größer Segeberger See. – *Arch. Hydrobiol.* 82: 316-346.
- Hofmann, W. 1987: Cladocera in space and time: analysis of lake sediments. – *Hydrobiologia* 145: 315-321.
- Hofmann, W. 2001: Late-Glacial/Holocene succession of the chironomid and cladoceran fauna of the Soppensee (Central Switzerland). – *J. Paleolim.* 25: 411-420.
- Hofmann, W. 2003: The long-term succession of high-altitude cladoceran assemblages: a 9000-year long record from Sägistalsee (Swiss Alps). – *J. Paleolim.* 30: 291-296.
- Hurrell, J.W. 1995: Decadal trends in the North Atlantic Oscillation regional temperatures and precipitation. – *Science* 269: 676-679.
- Hutchinson, G.E. 1967: A treatise on Limnology, vol 2, Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Sons, Inc. 1115 s.
- Hyvärinen, H. & Alhonen, P. 1994: Holocene lake level changes in the Fennoscandian tree-line region, western Finnish Lapland: diatom and cladoceran evidence. – *The Holocene* 4: 251-258.
- Häkanson, L. & Jansson, M. 1983: Principles of Lake Sedimentology. Springer-Verlag, Berlin. 316 s.
- Ilmatieteen laitos 1991: Tilastoja Suomen ilmastosta 1961-1990. – Liite Suomen meteorologiseen vuosikirjaan. Ilmatieteen laitos, Helsinki. 125 s.
- Ilmatieteen laitos 2002 (Drebs, A., Nordlund, A., Karlsson, P., Helminen, J. & Rissanen, P.): Tilastoja Suomen ilmastosta 1971-2000. – Ilmatieteen laitos, Helsinki.
- Innes, D.J. & Dunbrack, R.L. 1993: Sex allocation variation in *Daphnia pulex*. – *J. evol. Biol.* 6: 559-575.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2001: Third Assessment Report – Climate Change 2001. (WG I & II). Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Itkonen, A. & Salonen, V.-P. 1994: The response of sedimentation in three varved lacustrine sequences to air temperature, precipitation and human impact. – *J. Paleolim.* 11: 323-332.
- Jeppesen, E., Madsen, E.A. & Jensen, J.P. 1996: Reconstructing the past density of planktivorous fish and trophic structure from sedimentary zooplankton fossils: a surface sediment calibration data set from shallow lakes. – *Freshwater Biol.* 36: 115-127.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Pedersen, L.J. & Jensen, L. 1997: Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. – *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Jeppesen, E., Christoffersen, K., Landkildehus, F., Lauridsen, T., Amsinck, S.L., Riget, F. & Søndergaard, M. 2001: Fish and crustaceans in northeast Greenland lakes with special emphasis on interactions between arctic charr (*Salvelinus alpinus*), *Lepidurus arcticus* and bethic chydorids. – *Hydrobiologia* 442: 329-337.

- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Amsinck, S., Landkildehus, F., Lauridsen, T. & Mitchell S.F. 2002: Reconstructing the historical changes in *Daphnia* mean size and planktivorous fish abundance from the size of *Daphnia ephippia* in the sediment. – *J. Paleolim.* 27: 133-143.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Lauridsen, T.L., Amsinck, S.L., Christoffersen, K. Søndergaard, M. & Mitchell, S.F. 2003: Sub-fossils of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish and lake temperature. – *Hydrobiologia* 491: 321-330.
- Jones, P.D. & Bradley, R.S. 1992: Climatic variations over the last 500 years. – Kirjassa: Bradley R.S. & Jones P.D. (toim.), *Climate since A.D.1500*: 649-665. Routledge, London.
- Juggins, S. & ter Braak, C.J.F. 1993: CALIBRATE, a computer program for species-environment calibration by (weighted average) least squares regression. ECRC, University College, London.
- Järvinen, M. & Salonen, K. 1998: Influence of changing food web structure on nutrient limitation of phytoplankton in a highly humic lake. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 2562-2571.
- Kerfoot, W.C. 1974: Net accumulation rates and the history of cladoceran communities. – *Ecology* 55: 51-61.
- King, C.E. 1980: The genetic structure of zooplankton populations. – Kirjassa: Kerfoot, W.C. (toim.), *The evolution and ecology of zooplankton communities*: 315-328. University Press of New England, Hannover.
- Korhola, A. 1990: Palaeolimnology and hydroseral development of the Kotasuo bog, Southern Finland, with special reference to the Cladocera. – *Ann. Acad. Sci. Fenn. A.* III 155: 1-40.
- Korhola, A. 1992: The early Holocene hydrosere in a small acid hill-top basin studied using crustacean sedimentary remains. – *J. Paleolim.* 7: 1-22.
- Korhola, A. 1999: Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction. – *Ecography* 22: 357-373.
- Korhola, A. & Rautio, M. 2001: Cladocera and other Branchiopod crustaceans. Kirjassa: Smol, J.P., Birks, H.J.B. & Last, W.M. (toim.), *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological indicators*: 5-41. Kluwer Academic Publishers, 217 s.
- Korhola, A. & Rautio, M. 2004: Tunturivedet ja ilmaston muutos. – Kirjassa: Järvinen, A. & Lahti, S. (toim.), *Suurtuntureiden luonto*: 169-185. Palmenia-kustannus, Yliopistopaino, Helsinki. 229 s.
- Korhola, A. & Weckström, J. 2004: Paleolimnological studies in arctic Fennoscandia and the Kola Peninsula (Russia). – Kirjassa: Pienitz, R., Douglas, M.S.V. & Smol, J.P. (toim.), *Long-term environmental change in arctic and antarctic lakes*: 381-418. Kluwer Academic Publishers.
- Korhola, A., Olander, H. & Blom, T. 2000: Cladoceran and chironomid assemblages as quantitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes. – *J. Paleolim.* 24: 43-54.
- Korhola, A., Tikkanen, M. & Weckström, J. 2005: Quantification of the Holocene lake-level changes in Finnish Lapland by means of a cladocera – lake depth transfer model. – *J. Paleolim.* 34: 174-190.
- Korhola, A., Sorvari, S., Rautio, M., Appleby, P.G., Dearing, J.A., Hu, Y., Lami, A. & Cameron, N.G. 2002: A multi-proxy analysis of climate impacts on the recent development of subarctic Lake Saanajärvi in Finnish Lapland. – *J. Paleolim.* 28: 59-77.
- Korpelainen, H. 1986: The effects of temperature and photoperiod on life history parameters of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). – *Freshwater Biol.* 16: 615-620.
- Kortelainen, P. 1993: Content of total organic carbon in Finnish lakes and its relationships to catchment characteristics. – *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 50: 1477-1483.
- Koutaniemi, L. 1990: Suomen lämpö- ja sadeolojen viimeaikainen kehitys (Recent trends in temperature and precipitation changes in Finland). – *Terra* 102: 275–283.
- Krause-Dellin, D. & Steinberg, C. 1986: Cladoceran remains as indicators of lake acidification. – *Hydrobiologia* 143: 129-143.
- Lamb, H.H. 1995: *Climate, history and the modern world*. Methuen, London.
- Lami, A., Cameron, N. & Korhola, A. 2000: Paleolimnology and ecosystem dynamics at remote European alpine lakes. – *J. Limnol. Suppl.* 1, 119 s.
- Leavitt, P.R., Hann, B.J., Smol, J.P., Zeeb, B.A., Christie, C.C., Wolfe, B. & Kling, H.J. 1994: Paleolimnological analysis of whole-lake experiments: an overview of results from Experimental Lakes Area Lake 227. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2322-2332.
- Lehman, J.T. 1975: Reconstructing the rate of accumulation of lake sediment: the effect of sediment focusing. – *Quaternary Res.* 5: 541-550.
- Liukkonen, M., Kairesalo, T. & Keto, J. 2004: Seasonal diatom successions in lake Vesijärvi; comparison of the sediment record with the plankton counts. Book of abstracts, SIL congress, Lahti, Finland, s.132.

- Lotter, A.F. & Juggins, S. 1991: POLPROF, TRAN and ZONE: programs for plotting, editing and zoning pollen and diatom data. INQUA-Subcommission for the study of the Holocene Working Group on Data-Handling Methods. – Newsletter 6: 4-6.
- Lotter, A.F. & Bigler, C. 2000: Do diatoms in the Swiss Alps reflect the length of ice cover? – *Aquatic Sciences* 62: 125-141.
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Hofmann, W. & Marchetto, A. 1997: Modern diatom, chironomid and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I Climate. – *J. Pleistocene* 18: 395-420.
- Lotter, A.F., Hofmann, W., Kamenik, C., Lami, A., Ohlendorf, C., Sturm, M., Van der Knaap, W. O. & Van Leeuwen, J.F.N. 2000: Sedimentological and biostratigraphical analyses of short term sediment cores from Hagelseewli (2339 m a.s.l.) in the Swiss Alps. *Julkaisussa: Lami, A., Cameron, N. & Korhola, A. (toim.), Paleolimnology and ecosystem dynamics at remote European Alpine Lakes. – J. Limnol.* 59 (Suppl. 1): 53–64.
- Lotter, A.F., Appleby, P.G., Bindler, R., Grytnes, J. A., Hofmann, W., Kamenik, C., Lami, A., Livingstone, D. M., Ohlendorf, C., Rose, N. & Sturm, M. 2002: The sediment record of the past 2000 years in a Swiss-alpine lake: Hagelseewli (2339 m a.s.l.). – *J. Paleolim.* 28: 111-127.
- Ludwig, J.A. & Reynolds, J.F. 1988: *Statistical ecology – a primer on methods and computing*: 159-202. Wiley, New York.
- Luterbacher, J., Dietrich, D., Xoplaki, E., Grosjean, M. & Wanner, H. 2004: European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. – *Science* 303: 1499-1503.
- Lynch, M. 1989: The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*. – *Ecology* 70: 246-256.
- Mann, M.E., Bradley, R.S. & Hughes, M.K. 1998: Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries. – *Nature* 392: 779-787.
- Mann, M.E., Bradley, R.S. & Hughes, M.K. 1999: Northern Hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations. – *Geophys. Res. Lett.* 26: 759-763.
- Magnuson, J.J., Robertson, D.M., Benson, B.J., Wynne, R.H., Livingstone, D.M., Arai, T., Assel, R.A., Barry, R.G., Card, V., Kuusisto, E., Granin, N.G., Prowse, T.D., Stewart, K.M. & Vuglinski, V.S. 2000: Historical trends in lake and river ice cover in the northern hemisphere. – *Science* 289: 1743-1746.
- McCarty, J.P. 2001: Ecological consequences of recent Climate Change. – *Conservation Biology* 15: 320-331.
- Meyers, P.A. & Teranes, J.L. 2001: Sediment organic matter. – *Kirjassa: Last, W.M. & Smol, J.P. (toim.), Tracking environmental change using lake sediments, vol. 2. : 239-269. Kluwer Academic Publ.* 504 s.
- Moritz, R. E., Bitz, C. M. & Steig, E. J. 2002: Dynamics of recent climate change in the arctic. – *Science* 297: 1497-1502.
- Moser, K.A., MacDonald, G.M. & Smol, J.P. 1996: Applications of freshwater diatoms to geographical research. – *Progr. Phys. Geogr.* 20: 21-52.
- Müller, W.P. 1964: The distribution of cladoceran remains in surficial sediments from three northern Indiana lakes. – *Invest. Indiana lakes & streams* 6: 1-64.
- Nesje, A. & Dahl, S.O. 2003: The "Little Ice Age" – only temperature? – *The Holocene* 13: 139-145.
- Nilssen, J.P. 1978: Selective vertebrate and invertebrate predation – some paleolimnological implications. – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 25: 307-320.
- Nilssen, J.P. & Sandøy, S. 1990: Recent lake acidification and Cladoceran dynamics: surface sediment and core analysis from lakes in Norway, Scotland and Sweden. – *Philos. Trans. R. Soc. London (Biol)* 327: 299-309.
- Nuhfer, E.B., Anderson, R.Y., Bradbury, J.P. & Dean, W.E. 1993: Modern sedimentation in Elk lake, Minnesota: evidence of rapid climate change in the north central United States. – *Geol. Soc. Am. Spec.* 276: 75-96.
- Nykänen, M., Liukkonen, M. & Kairesalo, T. 2004: SIL congress, Lahti, Finland, book of abstracts: s. 132
- Olsson, I.U. 1986: Radiometric dating. – *Kirjassa: Berglund, B.E. (toim.), Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology: 273-312. John Wiley & Sons,* 869 s.
- Overpeck, J., Hughen, K., Hardy, D., Bradley, R., Case, R., Douglas, M., Finney, B., Gajewski, K., Jacoby, G., Jennings, A., Lamoureux, S., Lasca, A., MacDonald, G., Moore, J., Retelle, M., Smith, S., Wolfe, A. & Zielinski, G. 1997: Arctic environment change of the last four centuries. – *Science* 287: 1251–1256.
- Patalas, K. 1990: Patterns in zooplankton distribution and their causes in North American great lakes. – *Kirjassa: Tilzer, M.M. & Serruya, C. (toim.), Large lakes ecological structure and function: 440–458. Springer-Verlag,* Berlin.

- Patalas, J. & Patalas, K. 1966: The crustacean plankton communities in Polish lakes. – Verh. Int. Verein. Limnol. 16: 204-215.
- Payette, S. & Delwaide, A. 2004: Dynamics of subarctic wetland forests over the past 1500 years. – Ecol. Monogr. 74: 373-391.
- Pennak, R.W. 1978: Fresh-water invertebrates of the United States. 2. painos. John Wiley & Sons. 803 s.
- Pienitz, R., Smol, J.P. & Lean, D.R.S. 1997: Physical and chemical limnology of 59 lakes located between the southern Yukon and the Tuktoyaktuk Peninsula, Northwest territories (Canada). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 300-346.
- Gullizzoni, P., Lami, A., Marchetto, A., Jones, V., Manca, M., Bettinetti, R., 2002: Paleoproductivity and environmental changes during the Holocene in central Italy as recorded in two crater lakes (Albano and Nemi). – Quarter. Int. 88: 57-68.
- Rautio, M. 1996: Pienvesien äyriäisplankton Kilpisjärven tunturialueella – yhteisörakenteet ja vuodenaikaisvaihtelut. Julkaisematon pro gradu. Ekologian ja systematiikan laitos, Helsingin yliopisto. 52 s.
- Rautio, M. 1998: Community structure of crustacean zooplankton in subarctic pond – effects of altitude and physical heterogeneity. – Ecography 21: 327-335.
- Rautio, M. 2001a: Ecology of zooplankton in subarctic ponds with a focus on responses to ultraviolet radiation. – Kilpisjärvi Notes 15: 1-30.
- Rautio, M. 2001b: Zooplankton assemblages related to environmental characteristics in treeline ponds in Finnish Lapland. – Arctic, Antarctic and Alpine Research 33: 289-298.
- Rautio, M. 2002: Ultraviolet radiation in Lapin järvissä (Ultraviolet radiation in Lakes of Finnish Lapland). – Luonnon Tutkija 3: 86-89.
- Rautio, M. & Korhola, A. 2002: Effect of ultraviolet radiation and dissolved organic carbon on the survival of subarctic zooplankton. – Polar biology 25: 460-468.
- Rautio, M., Sorvari, S. & Korhola, A. 2000: Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and representation in the sediments of subarctic lake Saanajärvi. – J. Limnol. 59 (suppl. 1): 81-96.
- Rosén, P., Segerström, U., Eriksson, L., Renberg, I. & Birks, H.J.B. 2001: Holocene climate change reconstructed from diatoms, chironomids, pollen and near-infrared spectroscopy at an alpine lake (Sjuodjijaure) in northern Sweden. – The Holocene 11: 551-562.
- Rouse, W.R., Douglas, M.S.V., Hecky, R.E., Hershey, A.E., Kling, G.W., Lesack, L., Marsh, P., McDonald, M., Nicholson, B.J., Roulet, N.T. & Smol, J.P. 1997: Effects of climate change on the freshwaters of arctic and subarctic North America. – Kirjassa: Cushing, C.E. (toim.), Freshwater ecosystems and climate change in North America, 55-84. John Wiley & Sons, Chichester.
- Rühling, Å. (toim.) 1992: Atmospheric heavy metal deposition in northern Europe 1990. – Nord 1992: 12. Nordic Council of Ministers, Copenhagen.
- Saarnisto, M. 1986: Annually laminated lake sediments. – Kirjassa: Berglund, B.E. (toim.), Handbook of Holocene Palaeoecology. John Wiley & Sons, 869 s.
- Sandøy, S. & Nilssen, J.P. 1986: A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use in paleolimnology. – Hydrobiologia 143: 277-286.
- Sarmaja-Korjonen, K. 1999: Headshields of ephippial *Chydorus piger* Sars (Cladocera, Chydoridae) females from northern Finnish Lapland: a long period of gamogenesis? – Hydrobiologia 390: 11-18.
- Sarmaja-Korjonen, K. 2001: Correlation of fluctuations in cladoceran planktonic/littoral ratio between three cores from a small lake in S. Finland – Holocene water-level changes. – The Holocene 11: 53-63.
- Sarmaja-Korjonen, K. 2003: Chydorid ephippia as indicators of environmental change – biostratigraphical evidence from two lakes in southern Finland. – The Holocene 13,5: 691-700.
- Sarmaja-Korjonen, K. & Alhonen, P. 1999: Cladoceran and diatom evidence of lake level fluctuations from a Finnish lake and the effect of aquatic-moss layers on microfossil assemblages. – J. Paleolim. 22: 277-290.
- Sarmaja-Korjonen, K. & Hyvärinen, H. 1999: Cladoceran and diatom stratigraphy calcareous lake sediments from Kuusamo, NE Finland. Indications of Holocene lake-level changes. – Fennia 177: 55-70.
- Sarmaja-Korjonen, K., Hakojärvi, M. & Korhola, A. 2000: Subfossil remains of an unknown chydorid (Anomopoda: Chydoridae) from Finland. – Hydrobiologia 436: 165-169.
- Sarmaja-Korjonen, K., Kultti, S., Solovieva, N. & Väiliranta, M. 2003: Mid-Holocene palaeoclimatic and palaeohydrological conditions in northeastern European Russia: a multi-proxy study of Lake Vankavad. – J. Paleolim. 30: 415-426.
- Sarvala, J. 1984: Numeerinen yhteisöanalyysi vesistötutkimuksissa. – Luonnon tutkija 88: 108-115.

- Sarvala, J. & Halsinaho, S. 1990: Crustacean zooplankton of Finnish forest lakes in relation to acidity and other environmental factors. – Kirjassa: Kauppi, P., Anttila, P. & Kenttämies, K. (toim.), Acidification in Finland: 1009-1027. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg.
- Seppä, H. & Weckström, J. 1999: Holocene vegetational and limnological changes in the Fennoscandian tree-line area as documented by pollen and diatom records from Lake Tsuolbmajavri, Finland. – *Ecoscience* 6: 621-635.
- Seppä, H. & Birks, H.J.B. 2001: July mean temperature and annual precipitation trends during the Holocene in the Fennoscandian tree-line area: a pollen based climate reconstructions. – *The Holocene* 11: 527-539.
- Serreze, M.C., Walsh, J.E., Chapin III, F.S., Osterkamp, T., Dyrgerov, M., Romanovsky, V., Oechel, W.C., Morison, J., Zhang, T. & Barry, R.G. 2000: Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. – *Climatic Change* 46: 159-207.
- Shuman, B. 2003: Controls on Loss-On-Ignition variation in cores from two shallow lakes in the northeastern United States. – *J. Paleolim* 30: 371-385.
- Smol, J.P., Wolfe, A.P., Birks, H.J.B., Douglas, M.S.V., Jones, V.J., Korhola, A., Pienitz, R., Rühland, K., Sorvari, S., Antoniades, D., Brooks, S.J., Fallu, M.-A., Hughes, M., Keatley, B.E., Laing, T.E., Michelutti, N., Nazarova, L., Nyman, M., Paterson, A.M., Perren, B., Quinlan, R., Rautio, M., Saulnier-Talbot, E., Siitonen, S., Solovieva, N. & Weckström, J. 2005: Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. – *PNAS* 102: 4397-4402.
- Solovieva, N., Jones, V.J., Nazarova, L., Brooks, S.J., Birks, H.J.B., Grytnes, J.-A., Appleby, P.G., Kauppila, T., Kondratenok, B., Renberg, I. & Ponomarev, V. 2005: Palaeolimnological evidence for recent climatic change in lakes from the northern Urals, arctic Russia. – *J. Paleolim*. 33: 463 – 482.
- Sorvari, S. 2001: Climate impacts on remote subarctic lakes in Finnish Lapland: Limnological and Palaeolimnological assessment with a particular focus on diatoms and lake Saanajärvi. – *Kilpisjärvi notes* 16: 1-50.
- Sorvari, S. & Korhola, A. 1998: Recent diatom assemblage changes in subarctic Lake Saanajärvi, NW-Finnish Lapland, and their paleoenvironmental implications. – *J. Paleolim*. 20: 205-215.
- Sorvari, S., Rautio, M. & Korhola, A. 2000: Seasonal dynamics of subarctic lake Saanajärvi in Finnish Lapland. – *Ver. Int. Verein. Ges. Limnol.* 27: 507-512.
- Sorvari, S., Korhola, A. & Thompson, R. 2002: Lake diatom response to recent arctic warming in Finnish Lapland. – *Global Change Biology* 8: 171-181.
- Stross, R.G. 1969: Photoperiod control of diapause in *Daphnia*. II. Induction of winter diapause in the arctic. – *Biol. Bull.* 136: 264-273.
- Stross, R.G. & Hill, J.C. 1965: Diapause induction in *Daphnia* requires two stimuli. – *Science* 150: 1462-1464.
- Stross, R.G. & Hill, J.C. 1968: Photoperiod control of winter diapause in the fresh-water crustacean, *Daphnia*. – *Bioll. Bull.* 134: 176-198.
- Stross, R.G. 1971: Photoperiodism and diapause in *Daphnia*: a strategy for all seasons. *T. Am. Microsc. Soc.* 90: 110-112.
- Stross, R.G. 1987: Photoperiodism and phased growth in *Daphnia* populations: coaction in perspective. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 45: 413-437.
- Szeroczyńska, K. 1991: Impact of prehistoric settlements on the Cladocera in the sediments of Lakes Suszek, Bledowo and Skrzetuszewskie. – *Hydrobiologia* 225: 102-114.
- Szeroczyńska, K. 1998: Palaeolimnological investigations in Poland based on Cladocera (Crustacea). – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 140: 335-345.
- Taylor, D.J., Ishikane, C.R. & Haney, R.A. 2002: The systematics of Holarctic bosminids and a revision that reconciles molecular and morphological evolution. – *Limnol. Oceanogr.* 47: 486-495.
- ter Braak, C.J.F. 1986: Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. – *Ecology* 67: 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. & Juggins, S. 1993: Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. – *Hydrobiologia* 269/270: 485-502.
- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. 1998: CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power. Ithaca, N.Y., USA.
- Thorp, J.H. & Covich, A.P. (toim.) 1991: Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, Inc. 911 s.
- Tolonen, A. 1998: Size-specific food selection and growth in benthic whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in a subarctic lake. – *Boreal Environ. Res.* 2: 387-399.

- Tuomenvirta, H. 2004: Reliable estimation of climatic variations in Finland. Väitöskirja. Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta, fysikaalisten tieteiden laitos. Helsingin yliopisto. Helsinki.
- Tuomenvirta, H. & Heino, R. 1996: Climatic changes in Finland - recent findings. – *Geophysica*, 32: 61-75.
- Viitala, L. & Räinen, P. (toim.) 1997: Ympäristön tila Lapissa. –Lapin ympäristökeskus, Rovaniemi. 155 s.
- Virkanen, J. 2000: The effects of natural environmental changes on sedimentation Lake Kuttanen, a small closed lake in Finnish Lapland. – *The Holocene* 10: 377-386.
- Walther, G-R., Post, E., Convey P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002: Ecological responses to recent climate change. – *Nature* 416: 389-395.
- Ward, H.B. & Whipple, G.C. (toim.) 1959: Freshwater biology. – John Wiley.
- Weckström, J. 1998: Piilevät ja niiden hyödyntäminen ympäristön rekonstruktiiossa. – *Terra* 110:2 108-120.
- Weckström, J. 2001: Assessment of diatoms as markers of environmental change in northern Fennoscandia. Väitöskirja. Ekologian ja systematiikan laitos, Helsingin yliopisto. Helsinki.
- Weckström, J. & Korhola, A. 2001: Patterns in the distribution, composition and diversity of diatom assemblages in relation to ecoclimatic factors in arctic Lapland. – *J. Biogeogr.* 28: 31-46.
- Westerholm, J. & Raento, P. 1999: Suomen kartasto, 6. laitos, 100-vuotisjuhlakartasto. WSOY, Porvoo.
- Wetzel, R.G. 2001: Limnology – lake and river ecosystems. 3. painos. Academic press. 1006 s.
- Whiteside, M.C. 1970: Danish chydorid caldocera: modern ecology and core studies. – *Ecol. Monogr.* 40: 644-677.
- Whiteside, M.C. & Harmsworth, R.V. 1967: Species diversity in Chydorid cladoceran communities. – *Ecology* 48: 664-667.
- Whiteside, M., Williams, J. & White, C. 1978: Seasonal abundance and pattern of chydorid cladocera in mud and vegetative habitats. – *Ecology* 59: 1177-1188.
- Whiteside, M.C. & Swindoll, M.R. 1988: Guidelines and limitations to Cladoceran paleoecological interpretations. – *Palaeogeogr palaeocl* 62: 405-412.
- WMO (World Meteorological Organization) 1998: Scientific assessment of ozone research and monitoring project. Report 44. Geneva.
- Yurista, P.M. 1999: Temperature dependent energy budget of an Arctic Cladoceran, *Daphnia middendorffiana*. – *Freshwater Biol.* 42: 21-34.
- Yurista, P.M. & O'Brien, W.J. 2001: Growth, survivorship and reproduction of *Daphnia middendorffiana* in several Arctic lakes and ponds. – *J. Plankton Res.* 23: 733-744.