



Kuivuus järvi- ja jokieliöyhteisöissä

Antti Karppinen
LuK-tutkielma
750376A
Ekologian yksikkö
Oulun yliopisto
Joulukuu 2016

Sisällysluettelo

1. Johdanto.....	2
2. Kuivuuden vaikutusten tutkiminen	3
3. Kuivuuden aiheuttamat elinympäristön muutokset	3
4. Kuivuustoleranssi taksoneittain	5
4.1. Kuivuuden vaikutukset kokoon	5
4.2. Kuivuuden vaikutukset kaloihin ja vesiselkärangattomiin	6
4.2.1. Kuivuuden aikaiset refuugiot.....	7
4.3. Vaikutukset kasveihin, leviin ja planktoneihin.....	8
4.4. Kuivuuden vaikutukset lintuihin.....	9
4.5. Biomassavirtojen muutos.....	9
4.6. Ravintoverkon rakenteen muutokset.....	11
4.7. Kuivuuden vaikutukset veden laatuun.....	12
5. Kuivuuden ja lämpötilan yhteisvaikutus.....	13
6. Kuivuudesta palautuminen.....	15
7. Kirjallisuusluettelo	16

1. Johdanto

Tulevaisuudessa veden hydrologinen kierto muuttaa sekä järvien että jokien vedenvaihteluita ja virtaamia makeissa vesissä sekä luo uusia hydrologisia systeemejä (Milly ym. 2005). Sään ääri-ilmiöiden ennustetaan myös yleistyvän. Esimerkiksi kuivuuden ja tulvien pituus, frekvenssi sekä voimakkuus kasvavat ilmastonmuutoksen ja ihmisen aikaansaamien muutosten, kuten maankäytön ja jokien patoamisen myötä (Lytle & Poff 2004; Datry ym. 2016). Ilmiöt voivat olla historiallisesti niin voimakkaita, ettei vastaavanlaisista ole aikaisempaa kokemusta (Stewart ym. 2013). Kuivuus on Svobodan ym. (2002) mukaan kaikista tuhoisin taloudellinen luonnonkatastrofi. Makeat vedet ja niiden eliöstö ovat erityisen haavoittuvaisia ilmastonmuutokselle, ja sen aikaansaamista häiriöistä kärsivät erityisesti viileiden vesien lajit (Heino ym. 2009). Osa pysyvästi virtaaviin vesiin sopeutuneista lajeista on herkkiä kuivuudelle (Boulton 2003; Lake 2003), joten vähenevä virtaama voi muokata niiden habitaatteja sekä vähentää kuivuudelle herkkiä lajeja ja koluokkia (Lytle & Poff, 2004; Daufresne ym. 2009).

Viime aikoina tutkijat ovat osoittaneet suurta kiinnostusta kuivuuden aiheuttamiin stressitekijöihin akvaattisissa elinympäristöissä. Tulevaisuudessa tapahtuvalla kuivuuden tehostumisella voi olla merkittäviä vaikutuksia luonnon monimuotoisuudelle ja ekosysteemien prosesseille (Ledger ym. 2013b). Kuivuus ei ole pelkästään veden puutetta, se sisältää myös muutoksia lämpötilassa, vedenlaadussa ja jopa ravinteiden kierron voimakkuudessa tai nopeudessa (Boulton 2003). Kuivuutta voi tapahtua lyhyellä aikavälillä, kuten yhden vuoden aikana tapahtuvaa veden puutetta tai se voi olla myös useamman vuoden pituista kuivuutta. Vaikutusten suuruus riippuu siitä, kuinka arvaamattomasti kuivuus ilmenee (Boulton 2003).

Tässä tutkielmassa keskityn pääasiassa kuivuuden ekologisiin vaikutuksiin makeiden vesien eliöyhteisöissä. Tutkielmassa haluan selvittää mahdollisimman kattavasti eri eliöihin kohdistuvia kuivuuden aiheuttamia stressitekijöitä, ja miten eliöt ovat sopeutuneet niihin. Vai ovatko sittenkään? Sanalla eliöyhteisö tarkoitan samalla alueella elävien eri lajien populaatioiden ja niiden keskinäisten vuorovaikutussuhteiden välistä toiminnallista kokonaisuutta.

2. Kuivuuden vaikutusten tutkiminen

Kuivuuden vaikutuksia tutkitaan usein mesokosmoskokeiden avulla, joissa pyritään jäljittelemään luonnonoloja mahdollisimman tarkasti. Menetelmän avulla ympäristöllisiä tekijöitä voidaan suhteellisen helposti muuttaa ja tutkia muutosten vaikutuksia tutkimuskohteisiin.

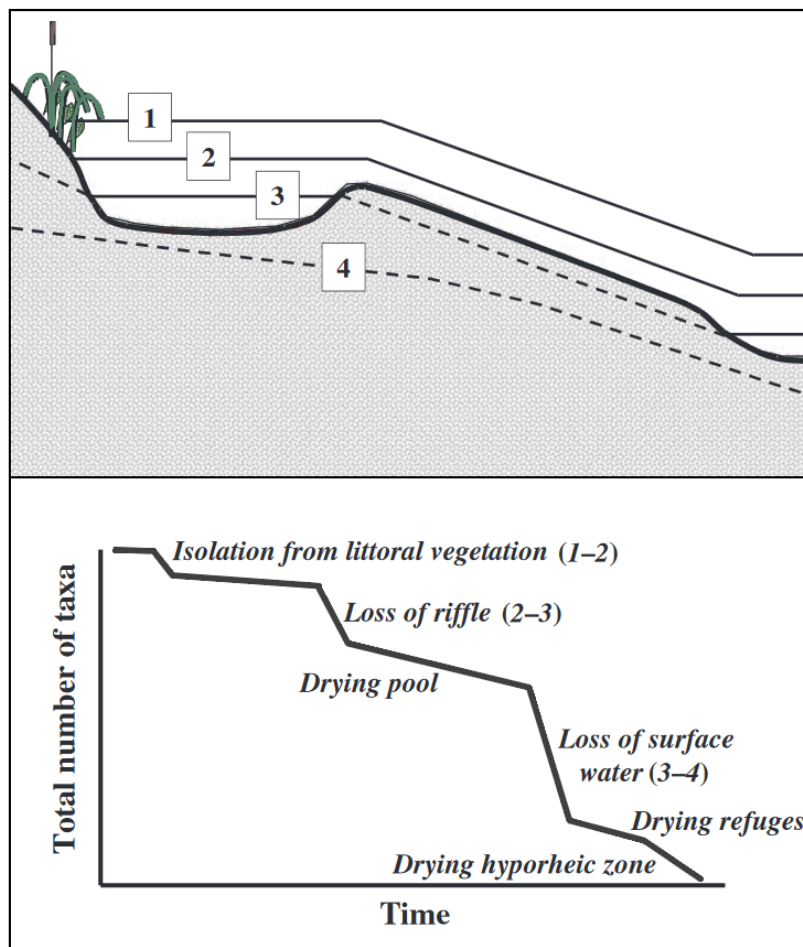
Tässä tutkielmassa tarkastelen lukuisia Ledgerin ym. (2011, 2012, 2013a, 2013b) tutkimusryhmän töitä. He käyttivät mesokosmoskokeissaan veden täyttämiä kanavia, jotka olivat leveydeltään 0,33 m, pituudeltaan 12 m ja syvyydeltään 0,3 metriä, ja ne sisälsivät benthistä levää (viherlevät, piilevät ja syanobakteerit), detritusta (biofilmin tuottamaa kuollutta orgaanista ainesta), selkärangattomia eläimiä, kuten rapuja, juotikkaita, kotiloita, matoja sekä kaislakorentojen, vesiperhosten, päiväkorentojen, koskikorentojen ja hyttysten toukkia. Kanavien eri raekoosta koostuva kivinen kasvualusta mahdollisti kuivuudelle adaptoituneiden eli sopeutuneiden eliöiden kaivautumisen pohjasedimenttiin ja samalla hetkellisen refuugion (turvapaikan) kuivina ajanjaksoina (Ledger ym. 2013b). Kuivuuskäsiteltyjä altaita pidettiin kuivana kuusi päivää kuukaudessa kahden vuoden ajan. Kontrolleissa vesi virtasi vapaasti kaksi vuotta.

3. Kuivuuden aiheuttamat elinympäristön muutokset

Joen ja järven reunakasvillisuus on tärkeä turvapaikka monille akvaattisille elöille petojen saalistusta vastaan. Vedenalainen litoraalivyöhykkeen rantakasvillisuus ja rantavyöhyke voivat kuivuuden aiheuttaman pinnan alenemisen takia isoitua (Kuva 1) (Boulton 2003; Stubbington ym. 2009), poistaen tärkeän habitaaatin esimerkiksi monilta makroselkärangattomilta, jotka käyttävät kasvillisuutta ravintona, suojana tai kuoriutumisen apuna (Wright & Berrie 1987).

Kun piilopaikka ei ole vedenpinnan alenemisen takia helposti saatavilla, organismit altistuvat helpommin predaatiolle (Hoeinghaus & Pelicice 2010). Kuivuuden vaikutuksesta joessa elävien lajien habitaaattien pitkäaikainen yhteys ja jopa hetkellinen geenivirta voi

kadota virtauksen heikentyessä. Kuivuus voi muodostaa jokiuomasta pienempien norojen/purojen, suvantojen ja kosteiden paikkojen mosaiikin (Lake 2003). Lopulta isoituneet suvannot voivat virtaavan veden puutteen seurauksena olla yhteydessä toisiinsa vain pohjan sisäisten virtausten ('hyporheic zone') välityksellä (Kuva 1) (Boulton 2003; Lake 2003; Stubbington ym. 2009).



Kuva 1. Muutokset makroselkärangatonpopulaatioissa virtaaman ja vedenpinnan alenemisen seurauksena. Kuivuus vähentää lajimääriä voimakkaasti litoraalivyöhykkeen kasvillisuuden eriytyessä vapaasta vedestä (1-2), kun virtaus vähenee ja lopulta lakkaa koskissa (2-3) ja pintavesi häviää (3-4). Kuivuus vähentää myös pohjan sisäisen virtauksen ('hyrorheic zone') määrää. Kuvan pohjana käytetty Boultonin (2003) artikkelin kuvaa.

Virtauksen hiipuminen hävittää monia virtaavan veden taksoneita lähes välittömästi. Kuivumisen vaikutuksesta keskimääräisen lajimäärän on havaittu jopa puolittuneen (Boulton 2003). Vertikaalisen yhteyden (hyporheic flow) katkettua suvannot voivat haihtua kokonaan (Kuva 1) (Boulton 2003). Tämä aiheuttaa massakuolemia ja tarjoaa ravintoa terestrisille kuluttajille, mikä siirtää hiiltä ja energiaa ekosysteemien välillä (Datry ym. 2016). Pienemmät elinympäristöt kuivuvat nopeammin ja perusteellisemmin kuin suu-remmat, siksi habitaatin koko on ratkaiseva populaatioiden selviytymisessä kuivuuden aikana (White ym. 2016).

4. Kuivuustoleranssi taksoneittain

Kuivuus vähentää lajirikkautta ja yksilöiden määrää (Wright & Berrie 1987; Ledger ym. 2013b). Keskimääräisen lajimäärän (taxon richness) on havaittu vähenevän 21 % (Ledger ym. 2013b) tai jopa puolittuneen (Boulton 2003). Kuivuustoleranssiin vaikuttaa lajien mukautuminen kuivuuteen esimerkiksi fysiologisten, morfologisten ja käyttäytymisominaisuuksien suhteen (Williams 1996). Lajien kuivuudensietokyky vaihtelee trofiatasojen välillä, eikä ravintoverkon alimmissa tuotantotasoissa juuri tapahdu lajimäärän vähenemistä (Kuva 3).

4.1. Kuivuuden vaikutukset kokoon

Suurempikokoiset lajit ovat alttiimpia kuivuudelle, johtuen niiden tarkemmista elinympäristövaatimuksista (Ledger ym. 2011, 2013a, 2013b). Kuivuus lisää suurten lajien kuolleisuutta niiden korkeampien metabolisten vaatimusten sekä kuivuuden aiheuttaman fysiologisen stressin seurauksena (Lancaster & Hildrew 1993; Matthews 1998; Ledger ym. 2011). Kuivuuden aiheuttamat muutokset ravintoverkossa saavat aikaan kuluttajien koon pienenemisen ja ruumiinpainon alenemisen (Daufresne ym. 2009; Ledger ym. 2013a). Suurempiin lajeihin kohdistuu yhä enemmän negatiivisia vaikutuksia maailmanlaajuisesti ja seurauksena voi olla niiden koon pieneneminen (Ledger ym. 2013b).

4.2. Kuivuuden vaikutukset kaloihin ja vesiselkärangattomiin

Kuivuuden seurauksena selkärangattomien primaaristen kuluttajien (ensimmäisen asteen kuluttajien) taksonista hävisi 37 % ja biomassasta 64 %. Ledgerin ym. (2013a) tutkimuksen mukaan selkärangattomat pedot ovat herkimpiä kuivuuden aiheuttamille muutoksille, niiden lajimäärän vähetessä 78 % ja biomassan 88 %.

Kuivuus heikentää ravintoverkkosäätelyä (top-down-efekti), vähentäen petojen ja primaaristen kuluttajien osuutta suhteessa ravintoverkon pohjalla oleviin lajeihin (basal species) (Kuva 3). Kuivuus aiheuttaa petojen korkeaa kuolleisuutta, varsinkin, jos ne elävät niille jo valmiiksi epäsuotuisissa habitaateissa (Ledger ym. 2011). Petojen vähenemisen on todettu lyhentävän ravintoketjua. Pedoille sopivan ravinnon väheneminen korvautuu pienten saaliiden, kuten surviaissääskien (Chironomidae) tuotantona (Boulton 2003; Ledger ym. 2011, 2013b). Nämä r-strategiset (nopeasti kolonisoivat ja lisääntyvät) lajit hyötyvät kuivuuden aiheuttamista muutoksista, mikä puolestaan aiheuttaa petojen ravinnonkäytön siirtymistä kohti pienempiä r-strategisia lajeja (Ledger ym. 2011).

Ledgerin ym. (2011) mukaan kuivuneiden uomien sekundaarituotanto laski 43-61 %. Kuivuuden aiheuttamassa sekundaarituotannon alenemisessä havaittiin eroja eri ravinnonhankintaryhmillä (Ledger ym. 2013b). Petojen tuotanto väheni 87 %, pilkkojien 69 %, suodattajien 60 % ja pohjakerääjien 57 %. Laiduntajien tuotannossa ei havaittu muutosta. Samansuuntaisia vaikutuksia näkyi myös ryhmien biomassoissa. Kuivuuden aiheuttamat vasteet erosivat merkittävästi myös ravinnonkäyttöryhmien sisällä. Kuivuus poisti suurikokoiset pedot ravintoverkosta, kuten *Epobdella octoculata*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Sialis lutaria*, kun taas paljon pienemmät Tanypodinae -toukat olivat vastustuskykyisempiä kuivuuden aiheuttamille häiriöille. Lisäksi ravintospesialistit ovat alttiimpia kuivuuden aiheuttamille häiriöille kuin ravintogeneralistit (Lawson & Johnston 2015).

4.2.1. Kuivuuden aikaiset refuugiot

Nopea kuivuminen voi toimia voimakkaana ympäristösuodattimena, vähentäen lajimäärää, kunnes jäljelle jäävät vain muutamien kuivuustoleranssiltaan kestävämmät lajit. Taksonit, jotka suosivat matalia, hitaita virtoja ja hienojakoisia sedimenttejä, voivat domioida eliöyhteisöjä kuivana ajanjaksona, kun taas taksonit, jotka suosivat nopeasti virtaavia vesiä (suodattaja-kerääjät), häviävät voimakkaasti virran heikentyessä tai kerääntyvät muutamaisiin jäljelle jääneisiin koskimaisiin ('riffle') habitaatteihin (Dewson ym. 2007). Kuivuus lyhentää akvaattisten eliöiden elinkierron pituutta (Ledger ym. 2013a). Elinkierroltaan lyhytikäiset taksonit voivat paeta tai jopa hyötyä kuivista ajanjaksoista, jolloin niiden altistuminen stressitekijöille on rajallista (Dewson ym. 2007). Matalia habitaatteja suosivat lajit hyötyvät, kun koskimainen habitaatti alkaa muuttua veden laskiessa. Kuivuuteen hyvin adaptoituneet, huonosti liikkuvat lajit, esimerkiksi makeiden vesien simpukat, saattavat jopa hyötyä vedenpinnan laskemisesta (Golladay ym. 2004). Boultonin (2003) mukaan eliöiden kuivuudensietokykyyn ja kuivuudesta palautumiseen vaikuttaa osittain se, kuinka paljon eliöillä on käytössään sopivia suojapaikkoja. Eliöiden vaatimukset turvapaikkojen suhteen vaihtelevat taksoneittain. Kalat tarvitsevat selviytyäkseen vapaata vettä, kun taas osa selkärangattomista voi käyttää turvapaikkoinaan habitaatteja, joissa ei edes ole pintavettä (Lake 2011). Aikuiset vesiperhoset puolestaan lentävät pois joen kuivuessa (Williams 1996).

Kuivuuden voimistuessa heikosti liikkuvat selkärangattomat ovat lopulta haavoittuvaisempia kuivuudelle kuin nopeasti liikkuvat lajit. Makroselkärangattomat, kuten madot, kotilot ja osa äyriäisistä sekä sukeltajista (Dytiscidae) käyttävät turvapaikkanaan kivien alusia (Fenoglio ym. 2006; Ledger ym. 2013) ja uomassa olevaa puuainesta, kun taas toiset taksonit pakenevat laskevaa vedenpintaa ajeen ('drift') avulla (Lake 2011). Kun hyporheoksen vedenpinta on tarpeeksi korkealla, jotkut selkärangattomat pyrkivät lieventämään kuivuuden häiriöitä hautautumalla märkään sedimenttiin (Fenoglio ym. 2006; Dewson ym. 2007). Pohjansisäinen tila ('hyporheic zone') on tärkeä kuivuuden aikainen suojapaikka (Datry ym. 2016).

Jos kuivuutta esiintyy kausittain samoihin aikoihin, osa organismeista pyrkii ennustamaan kuivuuden ajoittumisen ja välttämään sitä erilaisilla elinkierron strategioilla (Lytle & Poff 2004). Kuivuuden nopea ilmentyminen tai sen ajoittumisen muutokset vaikuttavat merkittävästi eliöiden kokeman stressin suuruuteen.

Joidenkin selkärangattomien munintakäyttäytyminen muuttuu kuivuuden vaikutuksesta (Peckarsky ym. 2000). Kuivuuden vallitessa osa selkärangattomista lisää munintaansa suurten kivien alusille, koska ne pysyvät pitkään kosteana kuivinakin ajanjaksoina (Reich 2004). Kuivuuden aiheuttama sedimentaation voimistuminen heikentää kalojen mätimien selviytymistä ja vaikuttaa kalojen kutemiseen (Lawson & Johnston 2015).

4.3. Vaikutukset kasveihin, leviin ja planktoneihin

Ledgerin ym. (2013a, 2013b) tutkimuksissa kuivuus käynnisti merkittäviä taksonomisia ja toiminnallisia muutoksia levien perustuotannossa, kun viherlevät vaihtuivat piileviin. Levien kokonaismäärä pysyi kuitenkin ennallaan (Ledger ym. 2013b). Lynch & Magoulick (2016) ovat havainneet, että perifytonin määrä varsinkin matalissa järvissä kasvaa kuivuuden seurauksena. Lämpötilan, happamuuden ja kuivuuden yhteisvaikutus kasvatti boreaalisten järvien eläinplanktonin, kuten (*Daphnia catawba*) biomassaa 130-240 % ja puolestaan vähensi kasviplanktonin biomassaa 170-750 % (Christensen ym. 2006). Osa eläinplanktoneista ja vesikasveista selviää kuivuudesta sitkeiden ja kestävien munien tai siementen avulla Lytle & Poff 2004).

Kuivuuden seurauksena osa litoraalivyöhykkeen kasveista kuolee. Kuivuuden kesto vaikuttaa kasvien hajoamisen määrään (Atkinson & Clairns 2001). Tyypillisesti vedenalaisen vesikasvillisuuden määrä kasvaa kuivuuden vaikutuksesta valon määrän lisääntymisen ja kalakuolemien seurauksena (Scheffer 2004; Cobbaert ym. 2015) samalla, kun varjostavien makrofyyttien kasvu hidastuu (Blindow ym. 1993). Joen tai järven pohjasedimentin kuivuessa terrestriiset kasvilajit aloittavat kuivuneen alueen kolonisoinnin. Maa-kasvien itäminen tai kasvaminen kuitenkin keskeytyy, kun uoma alkaa taas täyttyä vedestä (Scheffer 2004).

Esimerkiksi preerian kosteikoilla kasvit aloittavat kolonisoinnin ja siemenet alkavat itää kuivuuden paljastamalla marskimaalla. Ennen kuivumista rannan kasvillisuus on yleensä vähentynyt joko piisamien (*Ondatra zibethicus*) aktiivisuuden, korkean vedenpinnan, hyönteisten aktiivisuuden tai jonkin näiden yhdistelmän seurauksena. Moni- ja yksivuotiset rantojen ja niittyjen kasvit itävät avoimella ja muutoksille alttiilla rantaliejulla, kunnes vedenpinta kohoaa uudelleen. Osa monivuotisista kasveista selviää tulvasta, jatkaa kasvuaan ja lisääntyy kasvullisesti. Kuivuus lisää suvantoihin kerääntyvän karikkeen ja detrituksen määrää, mikä voi alentaa siementen tai taimien itämistä ja kasvua (Welling ym. 1988).

4.4. Kuivuuden vaikutukset lintuihin

Kuivuus voi heikentää lintujen pesintämenestystä. Vedenpinnan laskiessa osa linnuista saattaa pesiä kuivuneella vyöhykkeellä, ja kun vesitaso kohoaa entiselleen, lintujen pesät ja munat voivat tuhoutua. Tällaisia ekologisia loukkuja muodostavat esimerkiksi maailman kymmenet tuhannet padotut joet (van Oort ym. 2015).

Alenevalla vedenpinnalla voi olla myös positiivisia vaikutuksia kosteikoiden vesilintuihin. Taft ym. (2002) havaitsivat kahlaajien ja niiden suosimien habitaattien määrän kasvavan veden pinnan aletessa. Kuivuuden jatkuessa puoli- ja kokosukeltajasorsat kuitenkin häipyivät niille sopivien habitaattien vähentyessä (Taft ym. 2002) ja lopulta myös kahlaajien suosimat habitaatit saattavat kuivua.

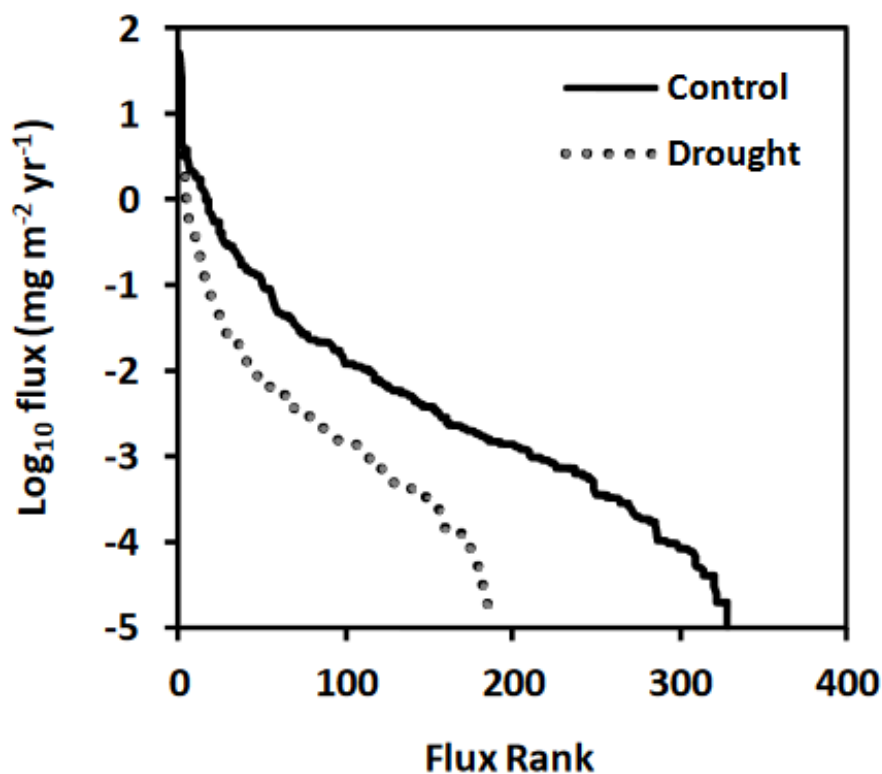
4.5. Biomassavirtojen muutos

Kuivuus vähentää ja muokkaa resurssien ja kuluttajien välistä biomassan virtausta ('biomass flux') (Kuva 2). Kuivuuden on havaittu alentavan ravintoverkon biomassavirtoja jopa 60 % (Kuva 2, Kuva 3). Ledgerin ym. (2013a) kokeissa havaittiin vain muutaman lajin, kuten *Radix balthica* & *Potamopyrgus antipodarum* -kotiloiden, hoitavan suurimman osan ravintoverkon kokonaisravinnonotosta ja biomassavirrasta. Vaikka kuivuus alensi koeoloissa näiden lajien populaatiokokoa, ne jäivät silti vallitseviksi orgaanisen

aineksen prosessoijiksi. Biomassavirrat olivat Ledgerin (2013a) mukaan nopeampia pienillä kuin suurilla lajeilla.

Vesimassojen supistuminen ja vesieliöiden kerääntyminen kuivuuden aikaisille turvapai-koille saavat aikaan eliöiden tiheyden kasvun, mikä voi lisätä lajien välistä kilpailua (Dewson ym. 2007). Tiheyden kasvu voi lisätä terrestristen petojen, kuten lintujen (esimerkiksi kahlaajien) predaatiota (Kushlan 1976; Magoulick & Kobza 2003).

Biomassan siirtyminen suurista lajeista pienempiin ei pysty korvaamaan suurikokoisten kuluttajien vähenemistä, minkä seurauksena biomassan kokonaistuotanto vähenee. Samansuuntaisia häiriöitä oletetaan tapahtuvan alueilla, missä ilmastonmuutos pahentaa kuivumista tulevaisuudessa.

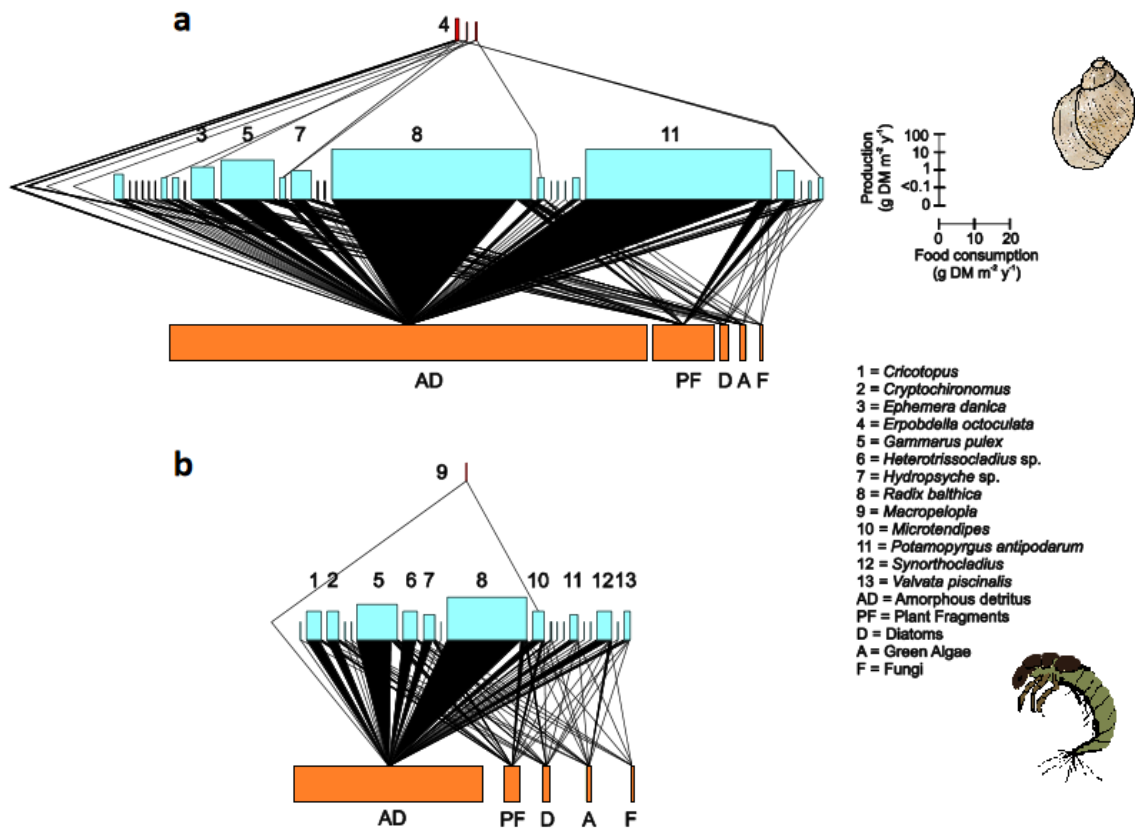


Kuva 2. Biomassavirtojen ('biomass flux') muuttuminen kontrolli- ja kuivuuskäsittelyissä. Kuivuus vähentää ja muokkaa resurssien ja kuluttajien välillä tapahtuvaa biomassavirtausta. Biomassavirtausten muuttuminen on yhteydessä ruumiin painoon, mikä käy ilmi keskimääräisen ruumiinpainon ja keskimääräisen biomassan suhteellisista muutoksista. Kuvan pohjana Ledgerin (2013b) artikkelin kuva.

4.6. Ravintoverkon rakenteen muutokset

Kuivuus yksinkertaistaa ravintoverkkojen rakennetta (Woodward ym. 2012), sillä lajien väliset interaktiot (yhteydet) vähenevät kuivuuden aiheuttaman häiriön seurauksena (Kuva 2) (Woodward ym. 2012; Ledger 2013b). Ravintoverkossa on tärkeitä ydinlajeja, jotka osallistuvat merkittävästi ravintoverkon toimintaan (Ledger ym. 2013a, 2013b; Lu ym. 2016). Ydinlajit ovat toiminnallisesti tärkeitä, sillä ne tarjoavat vaihtoehtoisia reittejä biomassan virtauksille. Tämä lieventää häiriöiden vaikutuksia ja parantaa ravintoverkon vakautta. Tärkeiden ydinlajien lisäksi ravintoverkossa on myös oheislajeja, jotka eivät ole topologisesti yhtä tärkeitä. Muutokset ravintoverkossa johtavat todennäköisesti tällaisten lajien häviämiseen (Lu ym. 2016). Ravintoverkon ”ei niin tärkeät” kuluttajaspesialistit ovat alttiita sukupuutoille, koska ne ovat heikommin kytkeytyneitä ravintoverkon muiden lajien kanssa ja riippuvaisia vain muutamista lajeista (Lu ym. 2016). Reunalajien sukupuutto on voimakkaampaa ydinlajeihin verrattuna. Yhteyksien tiheys ravintoverkon ydinlajien ja reunalajien (periferian) välillä vähenee kuivuushäiriön johdosta. Häiriö vähentää myös ydinlajien välistä vuorovaikutusta merkittävästi, mikä muokkaa ytimen rakennetta (Lu ym. 2016). Toissijaiset yhteydet ravintoverkon ydinlajien kanssa voivat kasvattaa yhteisön sietokykyä lajimäärän alenemisen aiheuttamille vaikutuksille ja siten uudelleen taseapainottaa ravintoverkkojen rakennetta. Tämä parantaa ja ylläpitää ravintoverkon yleistä kestävyyttä ja toleranssia häiriöitä vastaan (Lu ym. 2016).

Jos kykenisimme ennustamaan, mitkä lajien vuorovaikutussuhteet ovat haavoittuvaisimpia ihmisten aiheuttamille häiriöille ja pystyisimme tunnistamaan ydinlajit, jotka ovat välttämättömiä ekosysteemin toiminnalle ja kestävyydelle, osaisimme kohdentaa suoje-lutoimenpiteitämme tehokkaammin ympäristön häiriöitä vastaan (Ebenman & Jonsson, 2005; Borrvall & Ebenmann 2008).



Kuva 3. Kuivuus muokkaa ravintoverkkojen rakennetta. Kvantitatiiviset ravintoverkot kontrollin (a) ja kuivuushäiriön (b) mesokosmosten välillä. Alimmat palkit (oranssit) kuvaavat ravintoverkon perustuotantoa ('basal resources'), siniset palkit primaarisia kuluttajia ja ylimmät (punaiset) palkit petoja. Kuluttajien pylvään korkeus ja leveys ilmaisevat sekundaarista vuosittaistuotantoa ja biomassan sisäänvirtausta. Ravintoverkon pohjalajien ('basal species') palkkien koot kuvaavat resurssien poisvirtauksen määrää. Mustat "triangelit" ovat yhteyksiä trofiatasojen välillä, ja niiden määrä osoittaa resurssien virtausta jokaisen kuluttajan tuotantoon. AD = detritus, PF = kasvien palaset, D = piilevät, A = viherlevät ja F = sienet. Kuvan pohjana käytetty Ledgerin ym. (2013b) artikkelin kuvaa.

4.7. Kuivuuden vaikutukset veden laatuun

Lisääntyvän kuivuuden myötä vedenlaatu heikkenee, veden lämpötila ja sähkönjohtokyky kasvavat, liukoisen hapen määrä vähenee ja orgaaniset pienhiukkaset akkumuloituvat vedessä. Jäljelle jääneiden suvantojen vesi voi muuttua ruskeaksi, kun liukoinen orgaaninen aines (DOM) suodattuu paikalle kerääntyvistä lehdistä veteen (Lake 2003).

Mikrobien ja detritivorien orgaanisen aineksen prosessointi voi vähentyä rankan kuivuuden seurauksena (Schlief & Mutz 2011).

Lämpötilan ja heikkenevän virtauksen yhteisvaikutuksella on merkittäviä muutoksia liukoisien hapen konsentraatioon, millä puolestaan on huomattavia vaikutuksia akvaattiseen eliöstöön (Arismendi ym. 2013). Kun virrat kuivuvat ja pintavesi kuihtuu varjostamattomiin suvantoihin, ravinteiden, korkeiden lämpötilojen ja auringon säteilyn kasvu voi nopeuttaa levien ja leväkukintojen kasvua (Freeman ym. 1994; Dahm ym. 2003). Kasvava viherlevien ja sinibakteerien määrä saattaa aiheuttaa suuria muutoksia veden happikonsentraatioissa ja vedenlaadussa (Matthews 1998). Valossa levät yhteyttävät happea veteen, mutta pimeiden tuntien aikainen soluhengitys voi aiheuttaa hapenpuutetta vesieliöillä, kuten kaloilla ja selkärangattomilla (Matthews 1998).

Kuivuus aiheuttaa rikin vähentymistä ja uudelleen hapettumista (re-oxidation) kosteikoiden ja järvien litoraalivyöhykkeessä (Stoddard ym. 1999) ja lisää järvien kalsium-pitoisuuksia (Dillon ym. 1997). Lämpimät ja kuivat ilmastolliset olosuhteet yhdessä happosäteiden kanssa alentavat veteen liunneen orgaanisen hiilen (DOC) pitoisuuksia boreaalisisissa järvissä ja siten kasvattavat järven ja sen eliöstön herkkyyttä lämpenemiselle (Snucins & Gunn 2000) ja biologisesti vahingoittavalle UV-B säteilylle (Schindler ym. 1996). Kuivuus lisää rikin kerrostumia järvessä alentaen pH:ta, mikä aiheuttaa voimakasta uudelleen happamoitumista ja vähentää UV-säteilyä vaimentavan DOC:in määrää (Yan ym. 1996).

5. Kuivuuden ja lämpötilan yhteisvaikutus

Kun vesi virtaa hitaasti ja vesipatsas ohenee, ilman lämmittävä vaikutus voimistuu (Burton & Likens 1973; Poole & Berman 2001). Joen maksimilämpötila ja minimivedenkorkeus aiheuttavat stressiä akvaattisille eliöille. Korkean lämpötilan ajanjaksot voivat rajoittaa kylmien vesien lajien kasvua ja selviytymistä ja lisätä muiden stressitekijöiden vaikutuksia, kuten infektioiden määrää tai patogeenien taudinaiheuttamiskykyä (McCul-

lough ym. 2009). Viimeaikaiset muutokset ilmastossa ovat vähentäneet lumipeitteen laajuutta erityisesti pohjoisella pallonpuoliskolla (Brown 2000), mikä aiheuttaa kevättulvan aikaistumista ja laskee virtaaman voimakkuutta kesällä (Arismendi ym. 2013). Kun joen ja ilman maksimilämpötila ovat korkeita, joen minimivirtaus on alhainen.

Veden maksimilämpötilan on havaittu ajoittuvan hieman minimivirtaamaa aikaisemmin. Näiden välinen keskimääräinen viive oli 39-89 päivää. Arismendi ym. (2013) osoittivat, että minimivirtaama aikaistuu ja veden maksimilämpötilan sekä alhaisimman vedenpinnan tason välinen viive lyheni 20-30 päivällä 60 vuoden seurantajaksolla. Tämä aikaväli voi olla erityisen tärkeä stressien välinen palautumisaika akvaattisille eliöille (Matthews & Marsh-Matthews 2003; McCullough ym. 2009). Jos vedenpinnan alenemisen ja lämpötilan kasvun välinen viive lyhenee, eliöiden palautumisaika stressitekijöiden jäljiltä voi lyhentyä ja tulevaisuudessa hävitä lähes kokonaan (Arismendi ym. 2013). Osa vesieliöstöstä voi kuitenkin adaptoitua kestävämpään toipumisajan lyhenemistä (Arismendi ym. 2013). Lämpötilan ja kuivuuden yhtäaikaisen vaikutuksen on todettu lisäävän boreaalisten järvien eläinplanktonin ja vähentävän kasviplanktonin biomassaa (Christensen ym. 2006).

Ilmastoennusteet tukevat ajatusta, että matalan virtauksen aikaisempi ajoittuminen voi pidentää minimivirtaaman ja maksimilämpötilan yhtäaikaista ajoittumista. Korkean lämpötilan ja alhaisen virtaaman yhtäaikainen esiintyminen voi olla erityisen stressaavaa useimmille lajeille (Arismendi ym. 2013). Maksimilämpötilan ja minimivirtaaman väliin viiveen lyheneminen voi johtaa muutoksiin petosaalisuhteessa. Äärimmäiset tapahtumat, kuten erityisen alhainen vedenpinnan taso ja maksimilämpötila saattavat aiheuttaa suurempia ekologisia vaikutuksia kuin keskiverto-olosuhteet (Arismendi ym. 2013).

6. Kuivuudesta palautuminen

Wrightin & Berrien (1987) tutkimuksen mukaan makrofytyt toipuvat nopeasti kuivuuden ja vedenpinnan kohoamisen jälkeen. On rohkaisevaa huomata kuivuuden jälkeinen nopea palautuminen elinympäristöissä, joissa uudelleen kolonisaatio turvapaikoista on esteetöntä (Ledger & Hildrew 2001; Caruso 2002). Nopea palautuminen johtuu todennäköisesti kuivuuden pitkästä evolutiivisesta historiasta useimmissa akvaattisissa ympäristöissä. On ilmiselvää, että epätavallisen pitkät kuivat jaksot vaikuttavat haitallisesti akvaattiseen eliöstöön.

Kuivuuden jälkeinen palautuminen on nopeaa makroselkärangattomilla, joilla on toimivia strategioita kuivuudesta selviytymiseen tai jotka ovat voimakkaasti liikkuvia. Muilla taksoneilla uudelleen kolonisaatio riippuu kuivuuden ajoittumisesta, voimakkuudesta ja pituudesta (Boulton 2003).

Kuivuudesta palautumiseen vaikuttaa myös se, onko kuivuus ollut kausittaista ('seasonal') vai yli-kausittaista ('supra-seasonal'). Lake (2003) havaitsi, että kuivuudesta palautuminen saattaa noudattaa sukkessiota, jossa lajimäärän palautuminen noudattaa peräkkäisten muutosten sarjaa. Paikan uudelleen asuttamisen aloittavat nopeasti kolonisoivat (r-strategiset) lajit, kuten surviaissääsket (Chironomidae) ja mäkärät (Simuliidae). Elinkierroltaan pidempi-ikäiset (K-strategiset) lajit kuitenkin syrjäyttävät lyhytikäiset lajit sukkession edetessä. Kuivuus saattaa hävittää kuivuudesta hitaammin toipuvia lajeja, (Lake 2003), sillä saariteorian mukaisesti habitaatin kolonisointi on nopeaa alussa, mutta kolonisointinopeus hidastuu, kun habitaatissa olevien vapaiden ekolokeroiden määrä vähenee.

7. Kirjallisuusluettelo

- Arismendi I, Safeeq M, Johnson SL, Dunham JB & Haggerty R. (2013) Increasing synchrony of high temperature and low flow in western North American streams: double trouble for coldwater biota? *Hydrobiologia* 712(1): 61-70.
- Atkinson RB & Cairns J. (2001) Plant decomposition and litter accumulation in depositional wetlands: functional performance of two wetland age classes that were created via excavation. *Wetlands* 21(3): 354-362.
- Blindow I, Andersson G, Hargeby A & Johansson S. (1993) Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwat Biol* 30(1): 159-167.
- Borrvall C & Ebenman B. (2008) Biodiversity and persistence of ecological communities in variable environments. *Ecological complexity* 5(2): 99-105.
- Boulton AJ. (2003) Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwat Biol* 48(7): 1173-1185.
- Brown RD. (2000) Northern hemisphere snow cover variability and change, 1915-97. *J Clim* 13(13): 2339-2355.
- Burton TM & Likens GE. (1973) The effect of strip-cutting on stream temperatures in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Bioscience* 23(7): 433-435.
- Caruso BS. (2002) Temporal and spatial patterns of extreme low flows and effects on stream ecosystems in Otago, New Zealand. *Journal of Hydrology* 257(1): 115-133.
- Christensen MR, Graham MD, Vinebrooke RD, Findlay DL, Paterson MJ & Turner MA. (2006) Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Global Change Biol* 12(12): 2316-2322.
- Cobbaert D, Wong AS & Bayley SE. (2015) Resistance to drought affects persistence of alternative regimes in shallow lakes of the Boreal Plains (Alberta, Canada). *Freshwat Biol* 60(10): 2084-2099.
- Dahm CN, Baker MA, Moore DI & Thibault JR. (2003) Coupled biogeochemical and hydrological responses of streams and rivers to drought. *Freshwat Biol* 48(7): 1219-1231.
- Datry T, Fritz K & Leigh C. (2016) Challenges, developments and perspectives in intermittent river ecology. *Freshwat Biol* 61(8): 1171-1180.

- Daufresne M, Lengfellner K & Sommer U. (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(31): 12788-12793.
- Dewson ZS, James AB & Death RG. (2007) A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *J N Am Benthol Soc* 26(3): 401-415.
- Dillon PJ, Molot LA & Futter M. (1997) The effect of El Nino-related drought on the recovery of acidified lakes. *Environ Monit Assess* 46(1-2): 105-111.
- Ebenman B & Jonsson T. (2005) Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology & Evolution* 20(10): 568-575.
- Fenoglio S, Bo T & Bosi G. (2006) Deep interstitial habitat as a refuge for *Agabus paludosus* (fabricius)(Coleoptera: Dytiscidae) during summer droughts. *The Coleopterists Bulletin* 60(1): 37-41.
- Freeman C, Gresswell R, Guasch H, Hudson J, Lock MA, Reynolds B, Sabater F & Sabater S. (1994) The role of drought in the impact of climatic change on the microbiota of peatland streams. *Freshwat Biol* 32(1): 223-230.
- Golladay SW, Gagnon P, Kearns M, Battle JM & Hicks DW. (2004) Response of freshwater mussel assemblages (Bivalvia: Unionidae) to a record drought in the Gulf Coastal Plain of southwestern Georgia. *J N Am Benthol Soc* 23(3): 494-506.
- Heino J, Virkkala R & Toivonen H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84(1): 39-54.
- Hoeinghaus DJ & Pelicice FM. (2010) Lethal and Nonlethal Effects of Predators on Stream Fish Species and Assemblages: A Synthesis of Predation Experiments.
- Kushlan JA. (1976) Environmental stability and fish community diversity. *Ecology* 57(4): 821-825.
- Lake PS. (2003) Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwat Biol* 48(7): 1161-1172.
- Lake PS. (2011) *Drought and Aquatic Ecosystems: Effects and Responses*. : John Wiley & Sons.
- Lancaster J & Hildrew AG. (1993) Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates. *J N Am Benthol Soc*: 385-393.

- Lawson KM & Johnston CE. (2015) The role of flow dependency and water availability in fish assemblage homogenization in tributaries of the Chattahoochee River, Alabama, USA. *Ecol Freshwat Fish*.
- Ledger ME, Brown LE, Edwards FK, Hudson LN, Milner AM & Woodward G. (2013) Extreme Climatic Events Alter Aquatic Food Webs: A Synthesis of Evidence from a Mesocosm Drought Experiment.
- Ledger ME, Brown LE, Edwards FK, Milner AM & Woodward G. (2013) Drought alters the structure and functioning of complex food webs. *Nature Climate Change* 3(3): 223-227.
- Ledger ME, Edwards FK, Brown LE, Milner AM & Woodward G. (2011) Impact of simulated drought on ecosystem biomass production: an experimental test in stream mesocosms. *Global Change Biol* 17(7): 2288-2297.
- Ledger ME, Harris RM, Armitage PD & Milner AM. (2012) 3 Climate Change Impacts on Community Resilience: Evidence from a Drought Disturbance Experiment. *Adv Ecol Res* 46: 211.
- Ledger ME & Hildrew AG. (2001) Recolonization by the benthos of an acid stream following a drought. *Archiv fr Hydrobiologie* 152(1): 1-17.
- Lynch DT & Magoulick DD. (2016) Effects of pulse and press drying disturbance on benthic stream communities. *Freshwater Science* 35(3): 998-1009.
- Lytle DA & Poff NL. (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in ecology & evolution* 19(2): 94-100.
- Magoulick DD & Kobza RM. (2003) The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwat Biol* 48(7): 1186-1198.
- Matthews WJ. (2012) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. : Springer Science & Business Media.
- Matthews WJ & Marsh-Matthews E. (2003) Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwat Biol* 48(7): 1232-1253.
- McCullough DA, Bartholow JM, Jager HI, Beschta RL, Cheslak EF, Deas ML, Ebersole JL, Foott JS, Johnson SL & Marine KR. (2009) Research in thermal biology: burning questions for coldwater stream fishes. *Rev Fish Sci* 17(1): 90-115.
- Milly PC, Dunne KA & Vecchia AV. (2005) Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature* 438(7066): 347-350.

- Peckarsky BL, Taylor BW & Caudill CC. (2000) Hydrologic and behavioral constraints on oviposition of stream insects: implications for adult dispersal. *Oecologia* 125(2): 186-200.
- Poole GC & Berman CH. (2001) An ecological perspective on in-stream temperature: natural heat dynamics and mechanisms of human-caused thermal degradation. *Environ Manage* 27(6): 787-802.
- Reich P. (2004) Patterns of composition and abundance in macroinvertebrate egg masses from temperate Australian streams. *Marine and Freshwater Research* 55(1): 39-56.
- Scheffer M. (2004) *Ecology of Shallow Lakes*. : Springer Science & Business Media.
- Schindler DW, Curtis PJ, Parker BR & Stainton MP. (1996) Consequences of climate warming and lake acidification for UV-B penetration in North American boreal lakes. *Nature* 379(6567): 705-708.
- Schlief J & Mutz M. (2011) Leaf Decay Processes during and after a Supra-Seasonal Hydrological Drought in a Temperate Lowland Stream. *Int Rev Hydrobiol* 96(6): 633-655.
- Snucins E & Gunn J. (2000) Interannual variation in the thermal structure of clear and colored lakes. *Limnol Oceanogr* 45(7): 1639-1646.
- Stewart RI, Dossena M, Bohan DA, Jeppesen E, Kordas RL, Ledger ME, Meerhoff M, Moss B, Mulder C & Shurin JB. (2013) Mesocosm experiments as a tool for ecological climate-change research. *Adv Ecol Res* 48: 71-181.
- Stoddard JL, Jeffries DS, Lkewille A, Clair TA, Dillon PJ, Driscoll CT, Forsius M, Johannessen M, Kahl JS & Kellogg JH. (1999) Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature* 401(6753): 575-578.
- Stubbington R, Wood PJ & Boulton AJ. (2009) Low flow controls on benthic and hyporheic macroinvertebrate assemblages during supra-seasonal drought. *Hydrol Process* 23(15): 2252-2263.
- Svoboda M, LeComte D, Hayes M & Heim R. (2002) The drought monitor. *Bull Am Meteorol Soc* 83(8): 1181.
- Taft OW, Colwell MA, Isola CR & Safran RJ. (2002) Waterbird responses to experimental drawdown: implications for the multispecies management of wetland mosaics. *J Appl Ecol* 39(6): 987-1001.
- van Oort H, Green DJ, Hepp M & Cooper JM. (2015) Do fluctuating water levels alter nest survivorship in reservoir shrubs? *The Condor* 117(3): 376-385.

- Welling CH, Pederson RL & Van der Valk, Arnold G. (1988) Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a draw-down in a prairie wetland. *The Journal of Ecology*: 483-496.
- White RS, McHugh PA & McIntosh AR. (2016) Drought-survival is a threshold function of habitat size and population density in a fish metapopulation. *Global Change Biol.*
- Williams DD. (1996) Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *J N Am Benthol Soc*: 634-650.
- Woodward G, Brown LE, Edwards FK, Hudson LN, Milner AM, Reuman DC & Ledger ME. (2012) Climate change impacts in multispecies systems: drought alters food web size structure in a field experiment. *Phil.Trans.R.Soc.B* 367(1605): 2990-2997.
- Wright JF & Berrie AD. (1987) Ecological effects of groundwater pumping and a natural drought on the upper reaches of a chalk stream. *Regul Rivers: Res Manage* 1(2): 145-160.
- Yan ND, Keller W, Scully NM, Lean DR & Dillon PJ. (1996) Increased UV-B penetration in a lake owing to drought-induced acidification. *Nature* 381(6578): 141-143.