

Piilevät ja niiden hyödyntäminen ympäristön rekonstruktiossa

JAN WECKSTRÖM

Luonnonmaantieteen laboratorio, Helsingin yliopisto

Ympäristömme muuttuu jatkuvasti. Kuitenkin vasta viimeaikaiset, ihmisen toiminnasta aiheutuneet ennennäkemättömän nopeat ympäristön muutokset (esim. hapan sade, otsonikato, vesistöjen rehevöityminen ja etenkin ilmaston lämpeneminen) ovat herättäneet erityistä huolestumista elinympäristön tulevaisuudesta.

Mikäli tulevia muutoksia halutaan ennustaa luotettavasti on historialliset ympäristöolosuhteet ja niiden muutokset tunnettava. Koska mitattua aineistoa on useimmiten saatavissa vain muutaman vuosisadan takaa (esim. Jones *et al.* 1986; Jones & Wigley 1991), tarvitaan paleoekologisia menetelmiä ympäristöhistorian rekonstruoimiseksi.

Paleoekologisten tutkimusten määrä on viime vuosikymmeninä kasvanut merkittävästi. Monissa niistä on painotettu ekotonaalisille vaihtumisvyöhykkeille (esim. arktinen puuraja). Näin siksi, että ilmaston ja eliöiden välinen suhde on näillä alueilla herkin ja jo pienetkin muutokset elinympäristössä vaikuttavat nopeasti eliöyhteisöjen koostumuksiin (esim. Payette *et al.* 1989; Moser & MacDonald 1990; MacDonald *et al.* 1993; Weckström *et al.* 1997a). Monet akvaattiset eliöt, kuten esimerkiksi surviaissääsken toukat (*Chironomidae*), vesikirput (*Cladocera*), kultalevät (*Chrysophyta*) ja piilevät (*Bacillariophyceae*), ovat lyhytikäisiä ja reagoivat nopeasti ympäristön muutoksiin. Muutokset lajisuhteissa kertovat elinympäristön muutoksista. Kuollessaan eliöt vajoavat vesistöjen pohjaan muodostaen sedimenttiin elinympäristönsä olosuhteista kertovan jatkuvan »päiväkirjan».

Viime aikoina nopeasti kehittyneet tilastolliset monimuuttujamenetelmät, kuten esimerkiksi kanoninen korrespondenssianalyysi (Canonical Correspondence Analysis, CCA) (ter Braak 1986) ja painotettuun keskiarvoon (Weighted Averaging, WA) perustuvat johtotekniikat, ovat tehneet mahdolliseksi mm. piileviä hyödyntävät kvantitatiiviset ympäristö- ja ilmastorekonstruktiot (esim. Birks *et al.* 1990; Cumming & Smol 1993; Bennion 1994; Pienitz *et al.* 1995a). Piileväanalyysiä käytetään runsaasti kiimatologisissa, hydrologisissa, biogeografisissa, geomorfologisissa ja muilla tavoin ympäristöön tai sen muutokseen liittyvissä tutkimuksissa (Moser *et al.* 1996).

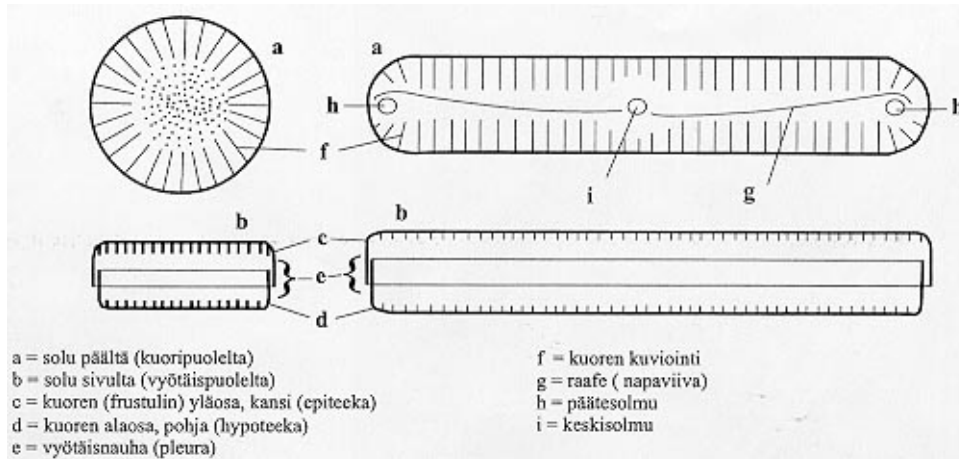
Suomessa on tehty useita piilevätutkimuksia, joissa osoitetaan piilevien reagoivan ympäristömuutoksiin, etenkin veden pH:n ja orgaanisen ainespitoisuuden muutoksiin (esim. Cleve-Euler 1934; Meriläinen 1967; Mölder & Tynni 1967-73; Tynni 1975-80; Ilmavirta *et al.* 1984; Eloranta 1986; Ilmavirta & Huttunen 1989; Huttunen & Turkia 1990, 1994; Korhola 1992; Pienitz *et al.* 1995b). Paraikaa on Pohjois-Fennoskandiassa käynnissä laaja tutkimusprojekti (CHILL-10 000), jossa mm. piileväanalyysin avulla pyritään kvantitatiivisesti rekonstruoimaan holoseenikauden ilmastohistoriaa (ks. Weckström *et al.* 1997a, 1997b).

Tämä työ on yleisluontoinen katsaus piilevistä, niiden rakenteesta ja ekologiasta sekä niiden käytöstä paleoekologisessa tutkimuksessa. Laajan kirjallisuuden tarkoituksena on johdattaa lukija piilevien kiehtovaan maailmaan helpottamalla joidenkin aiheeseen liittyvien mielenkiintoisten tutkimusten löytämistä.

Mitä piilevät ovat?

Piilevät (*Diatomae*, *Bacillariophyceae*) ovat mikroskooppisen pieniä yksisoluisia piikuorisia leviä, jotka elävät joko yhdyskuutina tai yksittäisinä soluina. Niiden pituus vaihtelee noin 5 µm ja 2 mm välillä, mutta useimmat tavatut lajit ovat kokoluokkaa 20-200 µm (Brasier 1980). Piileviä esiintyy yleisesti kaikkialla, missä vettä ja valoa yhteyttämiseen on riittävästi: järvissä, joissa, merissä ja soilla. Niitä voi esiintyä myös märeillä kallioilla, puiden rungoilla, maaperässä, lumessa ja jäässä, luolissa ja jopa kuivissa ympäristöissä, mikäli valo, lämpötila ja kemialliset olosuhteet ovat suotuisat (Patrick & Reimer 1966). Piilevien soluseinä/kuori (*frustuli*) koostuu kahdesta erillisestä osasta (*valva*) sekä yhdestä tai useammasta, osia yhteen

liittävästä vyötäisnauhasta (kuva 1). Kuoren osat ovat eri suuruisia, minkä johdosta piilevien sivuprofiili (*pleurapuoli*) muistuttaa kenkälaatikkoa, jossa kuoren alaosa (*hypoteeka*) on pohja ja yläosa (*epiteeka*) kansi (Tikkanen 1986). Kuoressa on jokaiselle suvulle ja lajille ainutlaatuinen kuviointi, johon piilevien taksonomia suureksi osaksi perustuu. Piilevät voidaan jakaa kuoren muodon ja sen kuviointin symmetrian suhteen kahteen pääryhmään: *sentrisiin* (*Centrales*) ja *pennaatteihin* (*Pennales*) (kuva 2). *Sentriset* levät ovat nimensä mukaisesti useimmiten pyöreitä ja niiden kuviointi on päältä katsottuna pääosin keskustaan nähden säteittäisesti symmetrinen. *Pennaatit* levät ovat pitkänomaisia ja niiden kuviointi on pää/pituusakseliin nähden lateraalisesti symmetrinen (Patrick & Reimer 1966).



Kuva 1. Kaavakuva piileväsolusta (Tikkanen 1986).

Piilevätutkimuksen historiaa

Ensimmäinen todistettavasti varma piilevähavainto tehtiin vuonna 1703. Tuolloin englantilainen tilanomistaja havaitsi tutkimansa vesikasvin juuriin kiinnittyneinä säännöllisiä, suorakaiteen muotoisia haarautumia. Hän tuli lopulta siihen tulokseen, että kyseiset suorakaiteet olivat kasveja. Ottaen huomioon tuonaikaisten mikroskooppien laadun ja sen, ettei tilanomistajalla ollut muita vertailukohteita kuin makroskooppiset sammaleet, levät- ja vesiputkilokasvit, jotka ulkoasultaan poikkeavat täysin piilevistä, oli hänen johtopäätöksensä hämmästyttävä (Round *et al.* 1990).

Piileviä kuvattiin ja nimettiin ahkerasti 1750-luvun jälkipuoliskolla, mutta niitä pidettiin yleisesti eläiminä aina 1800-luvun puoliväliin asti, kunnes F. T. Kützing luokitteli vuonna 1844 kaikki piilevät kasvikuntaan kuuluviksi. Tämän jälkeen miltei kaikki luokittelivat piilevät leviksi. Poikkeuksellisesti C. G. Ehrenberg, eräs kaikkein tunnetuimmista ja tuotteliaimmista piilevätutkijoista piti piileviä eläinkuntaan kuuluvina (Round *et al.* 1990).

Piileväluokituksen kehittyminen 1800-luvun jälkipuoliskolla oli suoraan yhteydessä mikroskooppien kehitykseen. Toisaalta tämä riippui piilevistä, sillä niitä käytettiin, ja käytetään edelleenkin, yleisesti mikroskooppien linssien testaamisessa hyvän valontaittokykynsä johdosta. 1800-luvulla piileviä tutkivat lähinnä koulutetut aatelismiehet eri puolilta Eurooppaa ja Pohjois-Amerikkaa - heillä oli varaa mikroskooppiin. Heidän kiinnostuksensa oli pääsääntöisesti harrastuspohjaista. Piileväkuoren monimuotoinen ja kaunis rakenne kiehtoi heitä siinä määrin, että he keskittyivät lähinnä kuoren tutkimiseen. Tutkijoiden kilpailuhenkinen pyrkimys aina vain pienempien kuoren yksityiskohtien määrittämiseen sekä uusimpien havaintojen vaihtaminen muiden tutkijoiden kanssa nosti yleisen kiinnostuksen piileviä kohtaan uudelle tasolle. Tältä ajalta on peräisin suuri osa olemassa olevista piileväkokoelmista sekä luokitussysteemi, johon vasta hiljattain on tehty pieniä muutoksia (Round *et al.* 1990).

Vaikka suurin osa piilevätutkimuksesta onkin keskittynyt piikuoreen, ovat tutkijat (esim. Ehrenberg 1838) selvittäneet myös esimerkiksi piilevien fysiologiaa, ekologiaa ja niiden käyttömahdollisuuksia ympäristön muutosten tutkimisessa. Piilevien systemaattinen ja taksonominen luokitus, jossa oli otettu huomioon myös lajien levinneisyyteen vaikuttavat ekologiset tekijät, oli 1800-luvun lopulla jo hyvin pitkällä (Cleve 1894-95). Tästä huolimatta piilevien paleoekologinen arvo esimerkiksi järvisedimenteissä oivallettiin vasta 1910-luvulla (esim. Cleve-Euler 1922). Tämän jälkeen on tiedon määrä piilevien suhteesta eri muuttujiin

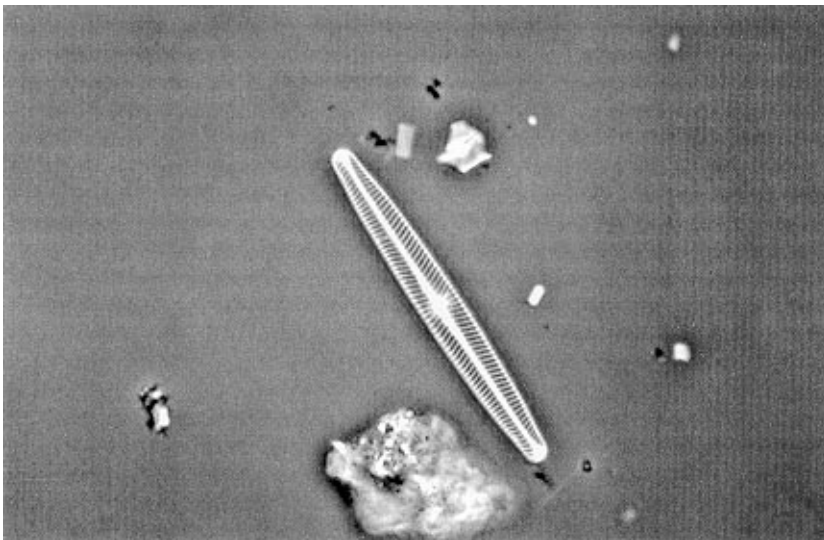
(esim. suolaisuus, ravinteet, pH, ja kasvuympäristö) kasvanut huomattavasti (Kolbe 1927; Hustedt 1937-39; Jørgensen 1948; Choinoky 1968; Battarbee 1986).

Piilevien ekologiaan vaikuttavia tekijöitä

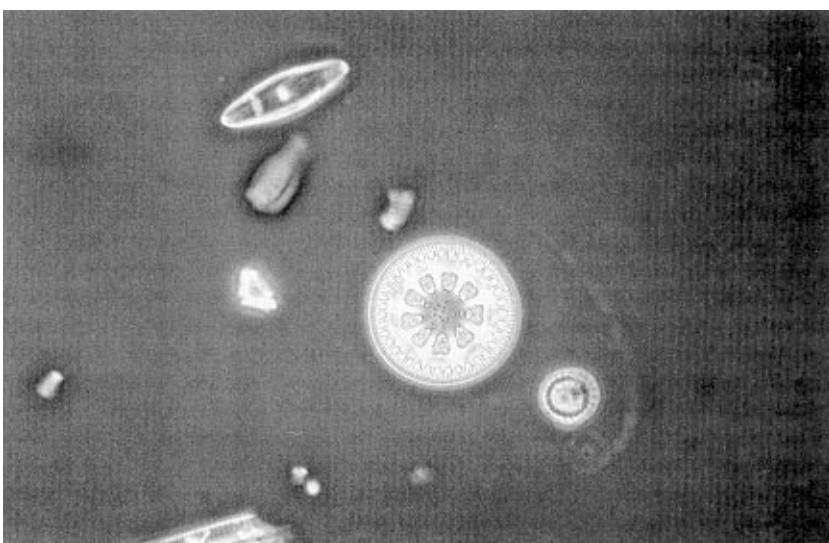
Koska piilevät esiintyvät miltei kaikentyyppisissä ympäristöissä, on niiden ekologiaan ja lajisuhteisiin vaikuttavien tekijöiden kirjo mittava. Monet tekijät ovat kytkeytyneet läheisesti toisiinsa, jolloin niiden erottaminen toisistaan minimitekijän selville saamiseksi on usein erittäin vaikeaa.

Suolapitoisuus

Veden suolapitoisuuden määrä ja sen koostumus vaikuttavat todennäköisesti voimakkaimmin piilevien lajisuhteisiin ja esiintymiseen (Patrick & Reimer 1966; Battarbee 1986). Suolapitoisuuden, lähinnä ruokasuolan (NaCl), vaihteluun perustuu yleisesti käytössä oleva piilevien jako suolaisiin ja makeanveden lajeihin (Hustedt 1965). Yleisesti uskotaan, että suolaveden piileviin kohdistama osmoottinen kuormitus (nesteeseen tunkeutuminen toiseen nesteeseen niitä erottavan huokoisen kalvon läpi) olisi suolaisissa vesissä lajisuhteita määräävä perustekijä (Cumming & Smol 1993). Huolimatta siitä, että suurin osa tunnetuista piilevistä on suolaisen veden lajeja (Hustedt 1965), ei niitä esiinny hypersaliinisissa vesissä lainkaan (Round *et al.* 1990).



Kuva 2. Esimerkki sentrisestä ja pennaatista piilevästä. a) *Navicula angusta* Grunow on kosmopoliittinen litoraalisia elävä levä, joka suosii elektrolyyttiköyhiä vesiä, mutta voi esiintyä myös sammalikoissa.



b) *Cyclotella antiqua* W. Smith esiintyy useimmiten harvalukuisena niukkaravinteisten järvien litoraalisissa.

Piileviä on ryhmitetty luokkiin niiden suolaisuuden sietokyvyn mukaan. Eniten käytetty on Kolben (1927) kehittämä ja Hustedin (1965) myöhemmin muuntelema luokitus, jossa piilevät on jaettu kolmeen pääluokkaan: *euhalobit*, *oligohalobit* ja *halofobit*.

Vetyionikonsentraatio

Piileviä on luokiteltu myös pH:n suhteen. Yksi hyödyllisimmistä ja käytetyimmistä luokituksista on Hustedin (1937-39) kehittämä pH-kategorisointi, jossa piilevät on jaettu viiteen pääryhmään niiden happamuudensietokyvyn perusteella (*acidobiontit*, *acidofiilit*, *indifferentit*, *alkalifiilit* ja *alkalibiontit*).

Piileviä esiintyy vesissä, joiden pH vaihtelee noin 2,5:stä yli 9:ään (Hustedt 1965). Eniten lajeja tavataan vesissä, joiden pH on lähellä neutraalia (pH 7). Happamissa järvissä voivat yksilömäärät olla suuria, mutta lajeja on useimmiten vähän (esim. Van Dam *et al.* 1981).

Happamissa vesissä planktisten levien osuus pienenee ja perifyyttisten osuus yleensä nousee. Syytä tähän ei tarkoin tiedetä, mutta oletuksia on useita. Useimmat niistä (esim. Huttunen & Turkia 1990; Anderson & Renberg 1992; Pienitz *et al.* 1995b) viittaavat ravinnepitoisuuden vähenemiseen happamoitumisen myötä. Toisin kuin perifyyttiset lajit, planktiset lajit ottavat ravintonsa suoraan vedestä (Huttunen & Turkia 1990), jolloin ne ravinteiden huetessa taantuvat ensin. Tämä mahdollistaa perifyyttisten levien tuotannon kasvun, sillä kilpailu ravinteista ja piistä vähenee. Lisäksi happamoitumisesta johtuva veden kirkastuminen sallii valon tunkeutumisen syvemmälle, jolloin perifyyttien elintila ja sitä kautta tuotanto kasvavat (Anderson & Renberg 1992). Veden pH:n laskiessa alkaa sedimenttiin varastoitunut erittäin myrkyllinen alumiini liueta veteen. Yhdessä ne kiihdyttävät vapaiden raskasmetalli-ionien aktiivisuutta, joka voi vaikuttaa fytoplanktonin ekologiseen rakenteeseen (Stumm & Schnoor 1995). Happamissa järvissä lisääntyvät alumiini- ja raskasmetallipitoisuudet voivat olla planktisille lajeille myrkyllisiä (Huttunen & Turkia 1990).

Veden pH on monesta tekijästä riippuvainen ja moneen tekijään vaikuttava ympäristömuuttuja. Arvioitaessa sen vaikutuksia piilevien levinneisyyteen on suoran vaikutuksen lisäksi tärkeä ottaa huomioon myös epäsuorat vaikutukset, kuten esimerkiksi pH:n merkitys eri aineiden liuottajana (Patrick & Reimer 1966). Voidaankin olettaa, että on olemassa useita eri tekijöitä, jotka yhdessä pH:n kanssa vaikuttavat piilevien lajikoostumukseen (Huttunen & Turkia 1990).

Ravinteet

Ravinteiden, etenkin fosforin ja typen, määrä järviökosysteemeissä on yleisesti kasvanut viimeisten vuosikymmenien aikana. Lisääntyvät ravinnemäärät kiihdyttävät perustuotantoa rehevöittäen järviä. Tämä muuttaa huomattavasti järviökosysteemin rakennetta (Anderson 1995). Rehevöitymisen myötä syvälle vesikerrokseen tunkeutuvan valon määrä vähenee, jolloin tuottava kerros ohenee. Pintavesi lämpenee, jolloin kerrostuneisuus lisääntyy. Tämä puolestaan vaikeuttaa veden tehokasta sekoittumista, mikä lisää alusveden happikatoa. Näin tekee myös suurempi tuotanto, sillä hajotettavan orgaanisen aineksen määrän kasvaessa kasvaa myös sitä hajottavien bakteerien hapenkulutus.

Toisin kuin niukkaravinteisissa järvissä, runsasravinteisissa järvissä fytoplankton vastaa suurimmasta osasta perustuotantoa (Anderson 1995). Tyypillisiä runsasravinteisten vesien indikaattorilajeja ovat mm. pienikokoiset *Stephanodiscus*- ja *Cyclostephanos*-sukuihin kuuluvat piilevät (Battarbee 1986; Anderson & Odgaard 1994). Perifyyttiset lajit vähenevät nopeasti valon ja happitilanteen huonontuessa. Voidaankin olettaa, että järven tuotannon kasvaessa sen lajiston monimuotoisuus pienenee (Margalef 1968).

Valo

Valo on piileville (muutamia lajeja lukuun ottamatta), kuten muillekin omavaraisille kasveille, välttämätön elinehto. Se säännöstelee piilevien levinneisyyttä vesissä ollen usein niiden esiintymistä rajoittava minimitekijä. Hyvin valoa sietävät piilevät esiintyvät yleensä planktonissa tai matalassa litoraalivyöhykkeessä (Schroeder 1939). Liikkuvat lajit hakeutuvat paikoille, jossa valon määrä on niille sopiva. Liikkumattomat lajit, etenkin planktiset, suojautuvat liialliselta valolta järjestämällä uudelleen värihiukkastensa sijainnin, joka saattaa aiheuttaa niiden vajoamisen syvempiin kerroksiin (Hustedt 1965).

Värihiukkaset sijaitsevat yleensä lähellä soluseinää, mutta ne vetäytyvät ytimen ympärille valon voimakkuuden kasvaessa liian suureksi. Jatkuessaan tämä tilanne tappaa solun. Piilevät eivät siedä hyvin suoraa ja voimakasta auringon säteilyä (Hustedt 1962). Valo on läheisessä riippuvuussuhteessa veden lämpötilaan ja sen happipitoisuuteen, minkä vuoksi joskus on hankala määrittää, mikä näistä tekijöistä vaikuttaa piileviin eniten (Hustedt 1965).

Happi

Happea liukenee veteen ilmasta ja sitä syntyy myös kasvien yhteyttämisen tuloksena. Sitä kuluu lähinnä pohjan bakteerien hajottaessa orgaanisia aineita. Usein niukkahappiset vedet ovat kuormitettuja, jolloin yhteyttämisen kiihtyessä hajotettavien ainesten määrä lisääntyy. Happikadot ovat yleisiä matalissa, rehevöityneissä ja kerrosteisissa järvissä, joissa vedenkierto on puutteellinen eikä happitäydennystä pohjaan saada. Näissä järvissä myös veden lämpötila kohoaa korkeaksi, mikä entisestään alentaa saatavilla olevan hapen määrää.

Veden happitilannetta pidetään kirjallisuudessa yleensä huomattavana piilevälajiston koostumusta säätelevänä tekijänä. Usein on kuitenkin vaikea todeta, onko nimenomaan happivajaus niiden esiintymistä ohjaava minimitekijä. Piilevät voidaan jakaa luokkiin niiden hapentarpeen mukaan, vaikkakin tiedot yksittäisten lajien vaatimuksista ovatkin vielä kovin puutteelliset (Krammer & Lange-Bertalot 1986-91). Useimmat lajit vaativat runsaasti happea. Ne esiintyvät pääasiassa päällysvedessä ja litoraalissa (Hustedt 1965). Veden turbulenssi (esim. virtaavien vesien koskipaikat) edistää hapen kulkeutumista syvempiin kerroksiin ja mahdollistaa happea vaativien lajien esiintymisen myös kohtalaisen kuormitetuissa vesissä (Krammer & Lange-Bertalot 1986-91).

Piidioksidi (SiO₂)

Koska piilevien kuori rakentuu suurimmaksi osaksi piistä, on saatavilla olevan piin määrä niiden lisääntymisen kannalta elintärkeä. Piitä esiintyy vedessä osittain kolloidisena ja osittain liuenneena. Piilevät käyttävät kuorensa rakentamiseen jälkimmäistä.

Piilevien maksimiesiintymiä, »piileväkukintoja», tavataan keväisin ja syksyisin. Näistä kevään kukinto on usein voimakkaampi. Kukintojen aikana muodostuu liuenneesta piistä piilevien esiintymistä rajoittava minimitekijä, sillä piilevät voivat kuorta rakentaessaan kuluttaa veden piin miltei loppuun. Veden piipitoisuus voi kukintojen jälkeen olla niin alhainen, ettei sen pitoisuuksia pysty standardimenetelmillä mittaamaan (Round *et al.* 1990). Arktisten tundrajärvien yleisesti ottaen alhainen planktonlevien esiintymistiheys voi olla seurausta saatavilla olevan piin niukkuudesta, jolla näyttää olevan keskeinen vaikutus makean veden planktonin kasvuun (esim. Jørgensen 1957; Kilham 1971).

Lähinnä ihmisen toiminnasta johtuva ravinteiden (mm. typpi ja fosfori) lisääntyminen ja sitä kautta vesistöjen rehevöityminen vähentävät liuenneen piin määrää, ja patojen aiheuttama silttiaineksen määrän lisääntyminen estää piin uudelleensekoittumisen. Lisäksi piin kiertokulku ei ole yhtä nopeaa kuin muiden ravinteiden (Egge & Aksnes 1992).

Lämpötila

Huolimatta siitä, ettei piileviä yleisesti ottaen pidetä hyvinä veden lämpötilan indikaattoreina (esim. Smol 1988; Battarbee 1991), on piileville määritelty niiden optimiesiintymislämpötiloja etenkin laboratorio-olosuhteissa (esim. Hutchinson 1967; Patrick 1969; Dauta *et al.* 1990), mutta myös luonnossa (esim. Stoermer & Ladewski 1976; Pienitz *et al.* 1995a). Hustedt (1956) onkin luokitellut piilevät niiden lämpötilatoleranssien mukaan *eu-stenotermisiksi*, *meso-stenotermisiksi*, *meso-eurytennisiksi* ja *eu-euryttermisiksi*. Valtaosa tavatuista piilevistä kuuluu *eurytenniseen* ryhmään eli ne sietävät suuria lämpötilojen vaihteluita (Hustedt 1965).

Lämpötilan vaikutus piilevien esiintymiseen ja kasvuun voi olla sekä suora että epäsuora. Piileviä esiintyy vesissä, joiden lämpötila vaihtelee noin (-1,5 ja +45 celsiusasteen välillä (Meguro *et al.* 1967; Michel *et al.* 1989; Hustedt 1965). Suora vaikutus näkyy parhaiten siinä, että jotkut lajit ovat *eu-stenotermisiä* esiintyen vain kylmissä vesissä ja toiset *eu-euryttermisiä* esiintyen miltei kaikenlämpöisissä vesissä (Patrick & Reimer

1966). Lämpötila vaikuttaa suoraan piilevien aineenvaihduntaan, kuten esimerkiksi soluhengityksen (Patrick 1971) ja yhteyttämisen (esim. Soeder & Stengel 1974; Michel *et al.* 1989) nopeuteen, mikä puolestaan määrää piilevän kasvuvauhdin (Hartig & Wallen 1986). Myös piilevien solunjakautumisnopeus riippuu lämpötilasta: nopeus kasvaa lämpötilan kohoamisen myötä (Eppley 1972; Goldman & Carpenter 1974; Goldman 1977) ja on enimmillään levän optimiesiintymislämpötilassa (Dauta *et al.* 1990). Hope & Walker (1975) ovat osoittaneet, että lämpötila vaikuttaa myös piilevien liikkumiseen.

Lämpötilan epäsuorat vaikutukset piilevien lajisuhteisiin ovat vähintäänkin yhtä tärkeitä kuin sen suorat vaikutukset. Lämpötila vaikuttaa muiden ympäristötekijöiden (esim. ravinteiden ja valon) kykyyn rajoittaa piilevien kasvua (Li 1980; Rhee 1982). Se vaikuttaa eri suolojen ja mineraalien liukenemisnopeuteen ja bakteerien aktiivisuuteen. Lämpötila säätelee myös täyskiertojen alkamisajankohtaa sekä jääpeitteen että lumen sulamista, jotka puolestaan vaikuttavat veden ravinne- ja happitilanteeseen (Patrick & Reimer 1966). Veden lämpötila säätelee veden tiheyttä, millä on turbulenssin ohella tärkeä merkitys etenkin planktisten piilevien olemassaololle: planktiset piilevät eivät kykene liikkumaan, joten ne vajoavat raskaan piikuorensa takia pohjaan, mikäli ne eivät ulkopuolisen avun turvin pysy vesipatsaassa (Round *et al.* 1990). Viileät, »tiheät» ja kirkkaat vedet ovat suotuisia kasvuympäristöjä suuremmille ja raskaammille lajeille (esim. Aulacoseira-suvun lajit).

Muita piilevien ekologiaan ja lajikoostumukseen vaikuttavia fysikaalis-kemiallisia tekijöitä ovat mm. kalsium, rauta, mangaani, rikki, kupari, magnesium, sinkki, kalium, alumiini, humushapot, veden syvyys ja turbulenssi sekä liuenneen orgaanisen ja epäorgaanisen hiilen määrät. Lisäksi biotiset tekijät, kuten eläinplankton (Vanni & Ternte 1990) ja loiset (Canter & Lund 1953), voivat säädellä piilevän kasvua huomattavastikin.

Piilevien globaalinen merkitys

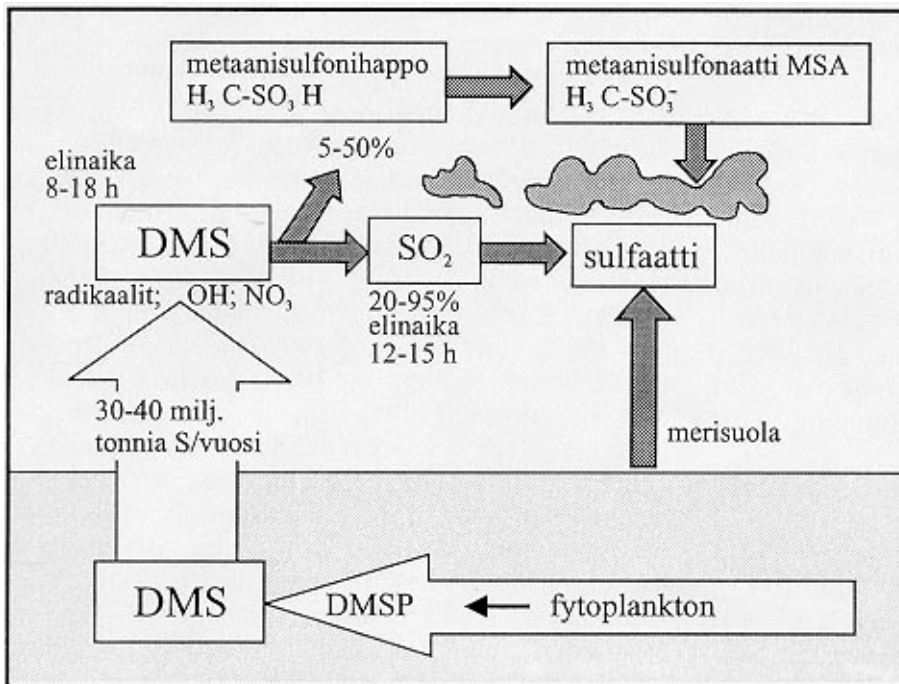
Valtaosa maapallon piilevistä elää valtamerien planktonissa. Ne vastaavat muiden mikrolevien kanssa huomattavasta osasta merien kasvukunnan perustuotantoa, sillä mikrolevät sitovat vuosittain arviolta 25 miljardia tonnia hiilidioksidia, tai vastaavasti 800 tonnia sekunnissa (Kremer 1988). Piilevät saavat yhteyttämässä tarvitsemansa hiilen hiilidioksidista ja ovat tärkeimpiä hiilen kuljettajia alempiin merikerroksiin (Riebesell & Wolf-Gladrow 1993). Ne mahdollistavat siten elämän vesissä (Hustedt 1965).

Piilevien, samoin kuin muiden mikrolevien, vaikutus ilmastoon on huomattava. Sitomalla itseensä valtavia määriä hiilidioksidia ne hidastavat kasvihuoneilmiön voimistumista ja tuottavat ilmakehään happea. Hiilidioksidi on useimmissa tapauksissa (esim. lauhkeilla vyöhykkeillä, jossa valoa, lämpöä ja ravinteita on runsaasti saatavilla) piilevien esiintymistä rajoittava minimitekijä. Tällöin hiilidioksidin lisäys ilmakehässä nostaa piilevien tuotantoa, jolloin niitä kasvaa enemmän kuin eläinplankton pystyy syömään. Syömättä jääneet levät vajoavat syvyyksiin, jolloin niihin sitoutunut hiilidioksidi ei vapaudu kiertoon, vaan varastoituu merien pohjille vuosisadoiksi. Mikäli levät hautautuvat sedimenttiin, hiili varastoituu leviin tuhansiksi, jopa miljooniksi vuosiksi. Hiilidioksidin määrän kasvu ei kuitenkaan lisää piilevien kasvua kuin tiettyyn rajaan asti (maksimikasvuun vaadittava merien pintaveden CO₂ -arvo on noin 15-20 mikromoolia/litra), mikä on maailmanlaajuisesti jo miltei saavutettu. Voidaan siis olettaa, etteivät piilevät ja muut mikrolevät pysty tulevaisuudessa enää juurikaan jarruttamaan kasvihuoneilmiön kehitystä (Riebesell & Wolf-Gladrow 1993).

Piilevät ja muut planktiset mikrolevät säätelevät pilvien kehitystä valtamerien yllä (kuva 3) ja vaikuttavat näin maapallon lämpötilouteen (Kremer 1988; Kirst 1992). Fytoplanktiset levät tuottavat yhteyttämisen yhteydessä dimetyylisulfoniumpropioraattia (DMSP), joka hajoaa helposti dimetyylisulfidiksi (DMS) ja akryylihapoksi. DMS johtuu vedestä nopeasti ilmakehään aiheuttaen ns. »merellisen tuoksun» (Kremer 1988). Ilmakehässä se reagoi 8-18 tunnin kuluessa hydroksyyli- (OH) ja nitraatti (NO₃)-radikaalien kanssa hapettuen rikkidioksidiksi (SO₂) tai metaanisulfonihapoksi. Rikkidioksidi hapettuu nopeasti uudelleen rikkihappomolekyyleiksi, jotka metaanisulfonaatin (MSA) ja muiden partikkelien kanssa toimivat kosteuden tiivistymisytiminä. Näin syntyy merellisiä stratuspilviä, jotka peittävät jatkuvasti noin kolmanneksen maapallon pinta-alasta. DMS on tärkein ilmakehän luontainen rikkiyhdiste. Ilmakehässä olevasta rikistä on noin puolet peräisin luonnosta ja puolet ihmisen toiminnasta. Fytoplanktiset levät tuottavat noin puolet

luontaisesta rikistä. Siten ne ovat huomattavasti merkittävimpiä rikin tuottajia kuin esimerkiksi tulivuoret (Kirst 1992).

Ilmakehän lisääntyvästä hiilidioksidin määrästä ja lämpenemisestä johtuva fytoplanktisten levien tuotannon kasvu lisää ilmakehän DMS:n määrää, jolloin pilvisyys lisääntyy ja albedo kasvaa. Tämä alentaa ilman lämpötilaa ja vähentää valtamerien vastaanottamaa valo- ja lämpöenergiaa. Epäedullisemmat kasvuolosuhteet pienentävät levien tuotantoa, jolloin pilvisyys jälleen vähenee (Kremer 1988). Huolimatta fytoplanktisten levien ja ilmaston välisen suhteen negatiivisesta takaisinkytkennästä voidaan todeta, että mikäli valtamerien biosfääri muuttuu dramaattisesti, on varauduttava niiden yllä olevan pilvipeitteen ominaisuuksien muutoksiin. Koska maapallon lämpötilous reagoi herkästi jo pienimpäänkin pilvisyyden vaihteluun, voidaan olettaa, että muutos fytoplanktisten levien lajisuhteissa vaikuttaa suuresti ilmastoon (Kirst 1992).



Kuva 3. Kaavakuva rikin kulkeutumisesta valtameristä ilmakehään: DMS - pilvien tiivistymiskeskus-albedo-systeemi. DMS = dimetyylisulfidi, DMSP = dimetyylisulfoniumpropionraatti (Kirst 1992).

Piilevät ja ympäristörekonstruktiot

Piilevillä on moniin muihin eliöryhmiin nähden useita ainutlaatuisia ominaisuuksia, jotka tekevät niistä ympäristörekonstruktiioihin erinomaisesti sopivan ja niissä runsaasti käytetyn eliöryhmän. Piilevät säilyvät eroosiota kestävästi piikuorensa ansiosta hyvin sedimentissä. Vanhimmat tunnistetut piilevät ovat jurakaudelta noin 190 miljoonan vuoden takaa (Round *et al.* 1990). Piilevät esiintyvät sedimentissä monilukuisina. Kuivagrammassa sedimenttiä on useimmiten kymmeniä miljoonia piileviä (Anderson 1990). Niiden elinkaari on lyhyt: ne kukkivat vain keväisin ja syksyisin, joten ne reagoivat nopeasti ympäristönsä muutoksiin. Piilevätaksoneja on runsaasti ja ne pystytään tunnistamaan laji-, jopa alalajitasolle. Willén (1991) on arvioinut niitä olevan noin 12 000, Tikkanen (1986) noin 16 000, mutta niiden todellinen määrä on todennäköisesti moninkertainen. Lisäksi piilevät ovat erittäin riippuvaisia veden laadusta ja niillä on useiden ympäristömuuttujien suhteen kapea esiintymisoptimi ja toleranssi (Dixit *et al.* 1992).

Piileväanalyysiä on käytetty paljon merenpinnan vaihtelujen ja siihen liittyvien transgressio- ja regressiovaiheiden selvittämiseen (esim. Stabell 1982; Hyvärinen 1984; Pienitz *et al.* 1991; Korhola 1995). Menetelmä perustuu veden suolapitoisuuden vaihtelun aiheuttamaan muutokseen piileväpopulaation lajisuhteissa. Vastaavalla periaatteella pystytään määrittämään myös ajankohta, jolloin maankohoamisen alueella sijaitseva järvi on kuroutunut irti merestä (esim. Renberg 1976; Kjemperud 1981; Stabell 1985).

Järven vedenpinnan vaihtelun muutoksia on selvitetty käyttämällä hyväksi planktisten ja benttisten levien välistä suhdetta (esim. Digerfelt 1972; Ritchie & Koivo 1975; Yang & Duthie 1994). Tämä menetelmä on tosin hieman epävarma, sillä se voi kuvastaa myös muutosta järven ravinnetaloudessa (Battarbee 1978;

Häkansson 1994). Lisäksi suhteen määrittämisessä on ongelmia, sillä osa lajeista voi esiintyä sekä planktonissa että litoraalisissa (esim. Häkansson 1989).

Yhdysvaltain länsirannikolla on piileviä hyödynnetty menneiden hyökyaaltojen, *tsunamien*, kasaamien kerrostumien tunnistamisessa (Hemphill-Haley 1996). Suolapitoisissa vesissä esiintyvien lajien löytyminen alueilta, joihin myrskyn nostattamat aallot eivät ulotu, antavat viitteitä mahdollisten, esimerkiksi maanjäristyksistä alkunsa saaneiden hyökyaaltojen esiintymisajankohdista ja niiden voimakkuuksista.

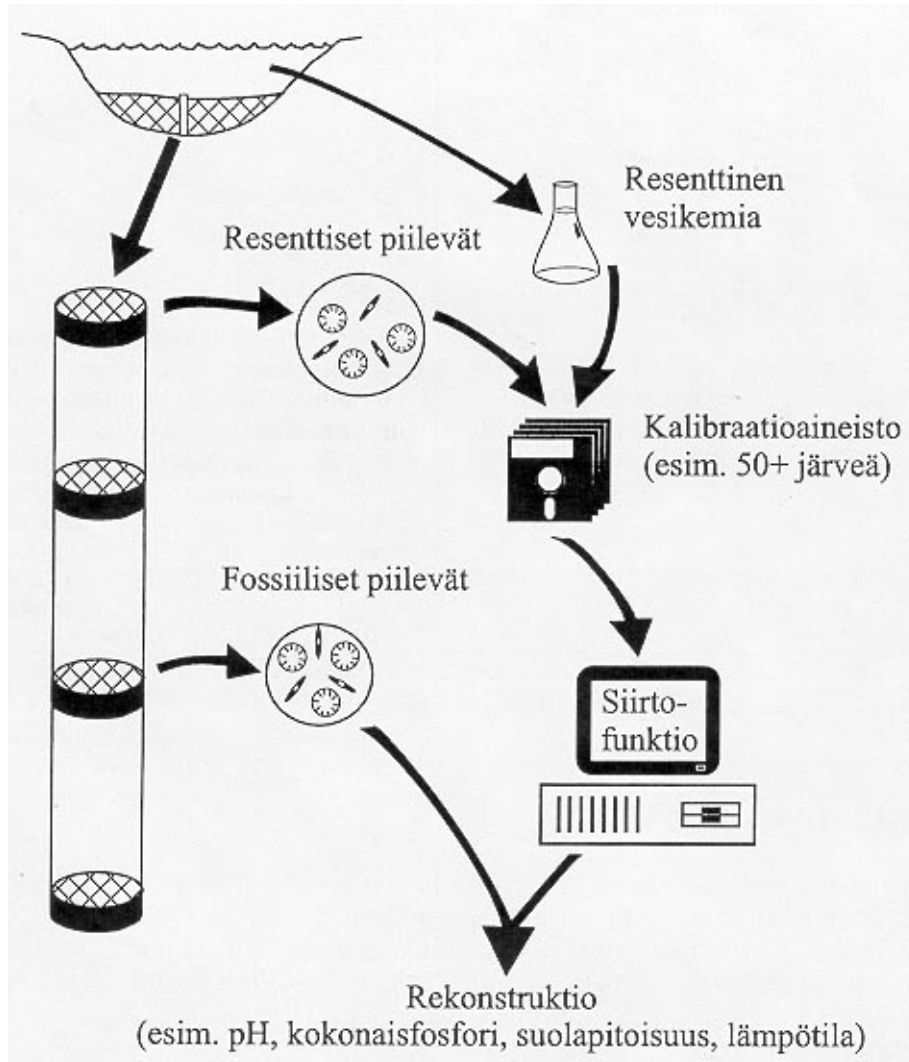
Jotta piilevistä voidaan johtaa historiallisia ympäristömuuttujia, on tunnettava nykyisten piilevien ekologia. Useimpien lajien ekologiset vaatimukset, samoin kuin niiden levinneisyyteen vaikuttavat tekijät, tunnetaan nykyisin riittävän hyvin, jotta sedimentoituneista fossiilisista piilevistä voidaan tehdä luotettavia kvalitatiivisia ekologisia tulkintoja (Anderson 1993). Ennen kuin piileviä voidaan käyttää ympäristömuutosten rekonstruoinnissa, on tiedettävä lajien kvantitatiivinen ekologinen suhde haluttuun ympäristöparametriin, toisin sanoen niiden esiintymisoptimi ja toleranssi (kuva 4). Nämä arvot lasketaan yleensä yli 50 kohteen (esim. järvi tai merenlahti) pintasedimentistä määritetyistä piilevistä (resistentistä) ja vastaavista kohteista mitatuista ympäristömuuttujista (kalibraatioaineisto, ns. *training set*, ks. Birks *et al.* 1990). Viime aikoina kehitetyt monimuuttujamenetelmät mahdollistavat piilevien esiintymistä säätelevien tekijöiden ja vastesuhteen numeerisen määrittämisen. Tilastotekniikoiden avulla voidaan myös päätellä, millä todennäköisyydellä muuttujat voidaan johtaa fossiilisista piilevistä (Dixit *et al.* 1992). Kun lajien optimit ja toleranssit on määritetty ja ns. siirtofunktio (*transferfunction*) luotu, voidaan halutun ympäristömuuttujan arvot rekonstruoida kvantitatiivisesti fossiilisista piilevistä.

Kuvattujen menetelmien avulla on fossiilisista piilevistä pystytty luotettavasti rekonstruoimaan usean ympäristömuuttujan, kuten esimerkiksi pH:n (esim. Charles & Whitehead 1986; Birks *et al.* 1990; Sorvari & Korhola 1998), suolapitoisuuden (esim. Gasse *et al.* 1987; Fritz *et al.* 1991, 1993), fosforin (esim. Bennion 1994; Anderson & Rippey 1994; Hall & Smol 1996) ja klorofylli a:n (esim. Jones & Juggins 1995) historia. Lisäksi Moser *et al.* ovat (1998) luoneet siirtofunktion piilevien ja järven syvyyden välille. Vaikkakaan tämä ei ole tilastollisesti kovin merkittävää, voidaan siitä todennäköisesti johtaa historiallisia vedenpinnan vaihteluja ja verrata niitä viime aikoina dokumentoituihin ilmaston muutoksiin. Tämä voi olennaisesti lisätä tietoutta ilmaston ja etenkin pohjoisten alueiden hydrologian välisistä kytkennöistä. Pienitz & Sinol (1993) ovat Luoteis-Kanadassa onnistuneet kehittämään piilevien ja veteen liunneen orgaanisen ja epäorgaanisen hiilen välisen kalibraatiomallin, jota voidaan paikallisesti käyttää rekonstruoimaan veden kemiallisia muutoksia suhteessa kasvillisuuden muutoksiin puurajan tuntumassa. Kun vielä tiedetään, että liunnut orgaaninen hiili mm. absorboi vesissä tehokkaasti UV-säteilyä, etenkin sen lyhyttä eliöille vaarallisinta aallonpituutta (Vincent & Roy 1993; Scully & Lean 1994; Vincent & Pienitz 1997), voidaan veteen liunneen orgaanisen hiilen ja piilevien välille luotua mallia käyttää mahdollisesti myös rekonstruoimaan historiallisia vedenalaisia valaistusoloja ja UV-säteilyn absorptiovaihteluja (Vincent & Pienitz 1997). Viime aikoina on kalibraatiomalleja luotu onnistuneesti myös piilevien ja järvien heinäkuun keskilämpötilojen välille mm. Länsi-Kanadassa (Pienitz *et al.* 1995a), Papua Uudessa-Guineassa (Vyverman & Sabbe 1995), Pohjois-Fennoskandiassa (Weckström *et al.* 1997b) (kuva 5) sekä Alpeilla (Lotter *et al.* 1997). Veden keskilämpötilojen rekonstruointi mahdollistaa myös ilman lämpötilojen kvantitatiivisen rekonstruoinnin, sillä useilla alueilla näiden muuttujien välillä on voimakas positiivinen korrelaatio (esim. Kuusisto 1981, Livingstone & Lotter 1998).

Piileviä on käytetty ilmastohistorian selvittämiseen myös toissijaisesti. Piilevien lajisuhteiden muutokset arktisissa ja subarktisissa järvissä kertovat kylmien ja lämpimien ilmastojaksojen vaihteluista. Erittäin kylmien jaksojen aikana järvet ovat miltei kokonaan tai tyystin jäässä, jolloin aerofiilit ja hyvin kylmässä ja matalassa vedessä viihtyvät lajit, kuten esimerkiksi *Fragilaria*-suvun lajit, hallitsevat. Ilmaston lämmetessä lajisukcessio kehittyy kohti syvemmän ja lämpimämmän veden lajeja. Kun ilmasto on niin lämmin, ettei jääpeitettä enää kesällä juurikaan esiinny, alkavat planktiset levät yleistyä piileväfloorassa (Smol 1988). Koska useimmat planktiset levät esiintyvät vedessä, jonka lämpötila ylittää 10 °C (Stoermer & Ladewski 1976), voivat vaihtelut niiden historiallisissa esiintymisrunsauksissa kuvastaa esimerkiksi holoseenikauden ilmastovaihteluita (Smol *et al.* 1991).

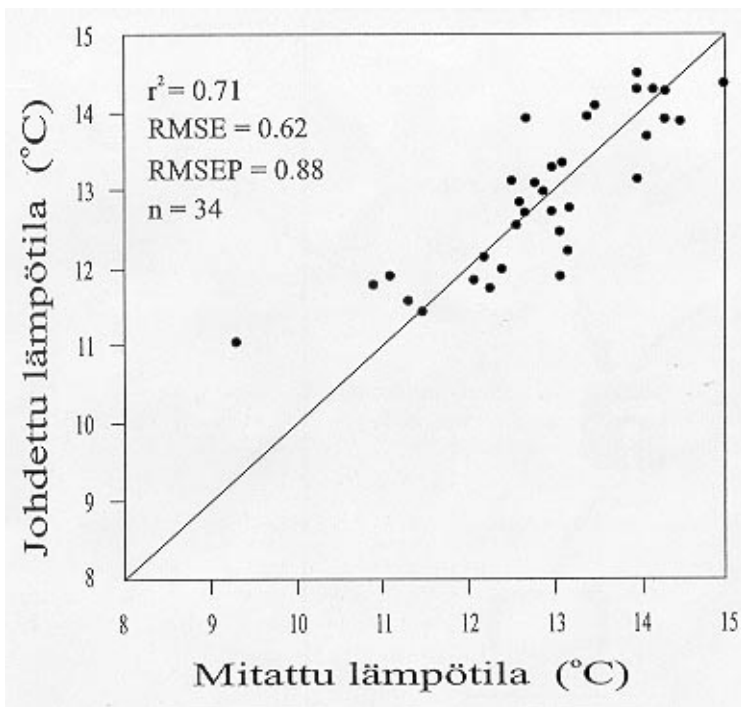
Vastaavissa järvissä voidaan ilmaston historiaa selvittää myös fossiilisten piileväpopulaatioiden koon vaihtelun avulla. Populaatioiden koko on suoraan verrannollinen niiden tuotannon määrään, jota säätelevät

niiden elinolot, etenkin lämpötila. Historiallisten piileväpopulaatioiden koko ja tuotannon määrä saadaan selville piilevien akkumulaatiomäärästä (esim. Battarbee 1973; Anderson 1989, 1990). Lämpimien kausien aikana kasvaa avoveden alue, mikä lisää piilevien elintilaa ja nostaa niiden yhteyttämisen määrää. Lämpimät kaudet pidentävät myös kasvukautta, mikä sekkin lisää piilevien tuotantoa. Korkeat fossiilisten piilevien akkumulaatioarvot kuvastavat suurta tuotantoa, pitkää avovesikautta sekä lämmintä ilmastoa ja päinvastoin (Smol 1988).



Kuva 4. Kaavakuva tietokonepohjaisten monimuuttujamenetelmien avulla suoritettavasta historiallisten ympäristömuuttujien kvantitatiivisesta rekonstruktioista Juggins *et al.* (1994) mukaan.

Kuivien ja puolikuivien alueiden, esimerkiksi Yhdysvaltain keskilännen, suolajärvien historiallisten piileväpopulaatioiden vaihtelujen avulla voidaan rekonstruoida paikallisen ilmaston historiallisia lämpö- ja kosteusoloja (esim. Gasse *et al.* 1990; Fritz *et al.* 1993; Juggins *et al.* 1994; Laird *et al.* 1996). Ilmaston ollessa lämmin ja kuiva laskujoettomien altaiden vedenpinta laskee haihtumisen seurauksena. Järvien tilavuuden pienentyessä veden suolapitoisuus nousee. Kohonneet arvot näkyvät fossiilisissa piileväpopulaatioissa radikaaleina lajisuhteiden muutoksina. Vastaavasti ilmaston muuttuessa viileämmäksi ja kosteammaksi altaiden suolapitoisuus pienenee ja piilevälajisto muuttuu jälleen suolaisen veden lajeista makean veden lajeihin. Useat nykyiset suolajärvet ovat esimerkiksi holoseenikauden alussa ja sen aikana olleet makean veden altaita ja niiden suolapitoisuus on vaihdellut ilmaston mukana (esim. Gasse *et al.* 1987; Fritz *et al.* 1993).



Kuva 5. Painotettuun keskiarvoon (WA) perustuvalla menetelmällä luotu piilevien ja 34 Pohjois-Fennoskandiassa sijaitsevan järven heinäkuun pintaveden lämpötilan välinen kalibraatiomalli. Johdetun ja mitatun lämpötilan välinen selitysaste (r^2) on 0.72 ja estimaatin keskivirhe (RMSEP, *root mean square error of prediction*) 0.88 °C (Weckström *et al.* 1997b).

Lopuksi

Viime aikoina nopeasti kehittyneet monimuuttujamenetelmät ovat tuoneet paleolimnologiseen tutkimukseen uuden ulottuvuuden, mahdollisuuden kvantitatiivisiin ympäristörekonstruktioihin. Piilevät ovat muutaman viime vuosikymmenen aikana osoittautuneet erittäin hyödyllisiksi paleolimnologisen tutkimuksen apuvälineiksi ja niistä onkin tullut alan tutkimuksessa eniten hyödynnetty akvaattinen eliöryhmä. Piileväanalyysi yhdistettynä muihin paleoekologisiin menetelmiin (esim. siitepöly-, surviaissääski- ja vesikirppuanalyyseihin ja dendrokronologiaan) sallii luotettavan kvantitatiivisen historiallisen ympäristörekonstruktion, jota voidaan hyödyntää esimerkiksi ilmaston lämpenemisen aiheuttaman ympäristömuutoksen ennustamisessa.

KIRJALLISUUS

- Anderson N. John (1989). A whole-basin diatom accumulation rate for a small eutrophic lake in Northern Ireland and its palaeoecological implications. *Journal of Ecology* 77, 926-946.
- Anderson, N. John (1990). Variability of sediment diatom assemblages in an upland, wind-stressed lake (Loch Fleet, Galloway, S.W Scotland). *Journal of Paleolimnology* 4, 43-59.
- Anderson, N. John (1993). Natural versus anthropogenic change in lakes: the role of the sediment record. *Tree* 8:10,356-361.
- Anderson, N. John (1995). Background to the workshop. *Teoksessa* Patrick, S. T. & N. J. Anderson (toim.): Ecology and palaeoecology of lake eutrophication. An informal workshop Salten Skov, Silkeborg, Denmark, May 14-18, 1994. *DGU Service report* 7, 4-9.
- Anderson, N. John & Ingemar Renberg (1992). A palaeolimnological assessment of diatom production responses to lake acidification. *Environmental Pollution* 78, 113-119.
- Anderson, N. John & Bent Vad Odgaard (1994). Recent paleolimnology of three shallow Danish lakes. *Hydrobiologia* 275/276, 411-422.
- Anderson, N. John & B. Rippey (1994). Monitoring lake recovery from point-source eutrophication: the use of diatom-inferred epilimnetic total phosphorus and sediment chemistry. *Freshwater Biology* 32, 625-639.
- Battarbee, Richard W. (1973). A new method for estimating absolute microfossil numbers with special reference to diatoms. *Limnology & Oceanography* 18,647-653.
- Battarbee, Richard W. (1978). Relative composition, concentration and calculated influx of diatoms from a sediment core from Lough Erne, Northern Ireland. *Polskie Archiv Hydrobiologie* 25, 9-16.
- Battarbee, Richard W. (1986). Diatom analysis. *Teoksessa* Berglund, B. E. (toim.): *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*, 527-570. John Wiley, Chichester.

- Battarbee, Richard W. (1991). Paleolimnology and climate change. *Teoksessa Frenzel, B. (toim.): Evaluation of climate proxy data in relation to the European Holocene*, 149-157. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz.
- Bennion, Helen (1994). A diatom-phosphorus transfer function for shallow, eutrophic ponds in southeast England. *Hydrobiologia* 275/276, 391-410.
- Birks, H. J. B., L. M. Line, S. Juggins, A. C. Stevenson & C. J. F. ter Braak (1990). Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 327, 263-278.
- Brasier, M. D. (1980). *Microfossils*. 193 s. Georg Allen & Unwin, London & Boston.
- Canter, H. M. & J. W. G. Lund (1953). Studies on plankton parasites II. The parasitism of diatoms with special reference to lakes in the English Lake District. *Transactions British Mycological Society* 36, 13-37.
- Charles, D. F. & D. R. Whitehead (1986). The PIRLA project. Paleoecological investigations of recent lake acidification. *Hydrobiologia* 143, 13-20.
- Cholnoky, B. J. (1968). The relationship between algae and the chemistry of natural waters. *CSIR Reprint* 129, 215-225.
- Cleve, P. T. (1894/95). Synopsis of the naviculoid diatoms. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 26, 1-194; 27, 1-219.
- Cleve-Euler, Astrid (1922). Orn diatomacevegetationen och dess förändringar i Sabysjön Uppland samt några dämda sjöar i Salatrakten. *Sveriges Geologiska Undersökning C* 309, 1-76.
- Cleve-Euler, Astrid (1934). The diatoms of Finnish Lapland. *Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae* IV 14. 154 s.
- Cumming, Brian F. & John P. Smol (1993). Development of diatom-based salinity models for paleoclimatic research from lakes in British Columbia (Canada). *Hydrobiologia* 269/270, 179-196.
- Dauta, A., J. Devaux, F. Piquernal & L. Boumnic (1990). Growth rate of four freshwater algae in relation to light and temperature. *Hydrobiologia* 207, 221-226.
- Digerfeldt, Gunnar (1972). The post-glacial development of Lake Trummen: regional vegetation history, water level changes and palaeolimnology. *Folia Limnologica Scandinavica* 16, 1-104.
- Dixit, S. S., J. P. Smol, J. C. Kingston & D. F. Charles (1992). Diatoms: Powerful indicators of environmental change. *Environmental Sciences and Technology* 26, 22-33.
- Ehrenberg, C. G. (1838). *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organisme*. I(XVIII + 548 s. Leopold Voss, Leipzig.
- EGGE, J. K. & D. L. Aksnes (1992). Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine Ecology Progress Series* 83, 281-289.
- Eloranta, Pertti (1986). The phytoplankton of some subarctic subalpine lakes in Finnish Lapland. *Memoranda Societatis pro fauna et flora Fennica* 62, 4157.
- Eppley, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fisheries Bulletin* 70, 1063-1085.
- Fritz, S. C., S. Juggins, R. W. Battarbee & D. R. Engstrom (1991). Reconstruction of past changes in salinity and climate using a diatom based transfer function. *Nature* 352, 706-708.
- Fritz, S. C., S. Juggins & R. W. Battarbee (1993). Diatom assemblages and ionic characterization of lakes of the Northern Great Plains, North America: a tool for reconstructing past salinity and climate fluctuations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1844-1856.
- Gasse, F., J. C. Fontes, J. C. Plaziat, P. Carbonel, I. Kaczmarek, D. De Dekker, I. Soulie-Marshe, Y. Callot & P. A. Dupeuble (1987). Biological remains, geochemistry and stable isotopes for the reconstruction of environmental and hydrological changes in Holocene lakes from North Sahara. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 60, 1-46.
- Gasse, F., R. Tóth, A. Durand, E. Gibert & L-C. Fontes (1990). The arid-humid transition in the Sahara and the Sahel during the last deglaciation. *Nature* 346, 141-146.
- Goldman, J. C. (1977). Temperature effects on phytoplankton growth in continuous culture. *Limnology & Oceanography* 22, 932-936.
- Goldman, J. C. & E. J. Carpenter (1974). A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnology & Oceanography* 19, 756-766.
- Hall, Roland & John P. Smol (1996). Paleolimnological assessment of long-term water quality changes in South-Central Ontario lakes affected by cottage development and acidification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 1-17.
- Hartig, J. H. & D. G. Wallen (1986). The influence of light and temperature on growth and photosynthesis of *Fragilaria crotonensis* kitton. *Journal of Freshwater Ecology* 3, 371-382.

- Hemphill-Haley, Eileen (1996). Diatoms as an aid in identifying late-Holocene tsunami deposits. *The Holocene* 6, 439-448.
- Hope, A. B. & N. A. Walker (1975). *The physiology of giant algal cells*. 201 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hustedt, Friedrich (1937-39). Systematische und ökologische Untersuchungen über den Diatomeen-Flora von Java, Bali, Sumatra. *Archiv für Hydrobiologie (Supplement)*, 15 & 16.
- Hustedt, Friedrich (1956). *Kieselalgen (Diatomeen)*. 70 s. Kosmos, Stuttgart.
- Hustedt, Friedrich (1962). *Die Kieselalgen, volume I*. 920 s. J. Cramer, Weinheim.
- Hustedt, Friedrich (1965). *Kieselalgen (Diatomeen). Einführung in die Kleinlebewelt*. 3. p. 70 s. Kosmos, Stuttgart
- Hutchinson, G. E. (1967). *A treatise on limnology, volume III*. 1015 s. John Wiley & Sons, New York.
- Huttunen, Pertti & Mana Turkia (1990). Surface sediment diatom assemblages and lake acidity. *Teoksessa Kauppi, R., P. Anttila & K. Kenttämies (toim.): Acidification in Finland*, 995-1008. Springer, Berlin & Heidelberg.
- Huttunen, Pertti & Mana Turkia (1994). Diatoms as indicators of alkalinity and TOC in lakes: Estimation of optima and tolerances by weighted averaging. *Teoksessa Kocielek, P. (toim.): Proceedings of the 11th International Diatom Symposium*. San Francisco.
- Hyvärinen, Hannu (1984). The Mastogloia stage in the Baltic Sea history: diatom evidence from southern Finland. *Bulletin of the Geological Society of Finland* 56, 99-115.
- Håkansson, Hannelore (1989). Diatom succession during Middle and Late Holocene time in Lake Krageholmssjön, southern Sweden. *Nova Hedwigia* 48, 143-166.
- Håkansson, Hannelore (1994). Lake development: ternporate and antarctic ecosystems (similarities and differences. *Teoksessa Hamilton, P.B. (toim.): Proceedings of the Fourth Arctic-Antarctic Diatom Symposium (Workshop)*. Canadian Museum of Nature, Ottawa, Ontario. September 18-21, 1993. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 1957, 103-104.
- Ilmavirta, V., P. Huttunen & J. Meriläinen (1984). Phytoplankton in 151 eastern Finnish lakes: Species composition and its relations to the water chemistry. *Verheissungen der Internationale Vereinigungen der Limnologie* 22, 822-828.
- Ilmavirta, V. & P. Huttunen (1989). Water chemistry and phytoplankton communities in acidic clear and brown-water lakes in eastern Finland. *Water, Air and Soil Pollution* 46, 415-432.
- Jones, P. D., T. M. L. Wigley & P. D. Wright (1986). Global temperature variations, 1861-1984. *Nature* 322,430-434.
- Jones, P. D. & T. M. L. Wigley (199 1). The global temperature record for 1990. *DoE Research Summary* 10. CD1AC, Oak Ridge.
- Jones, Vivienne J. & Steve Juggins (1995). The construction of a diatom-based chlorophyll a transfer function and its application at three lakes on Signy Island (maritime Antarctic) subject to differing degrees of nutrient enrichment. *Freshwater Biology* 34,433-445.
- Jørgensen, E. G. (1948). Diatom communities in some Danish lakes and ponds. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiska Skrifter* V2, 1-40.
- Jørgensen, E. G. (1957). Diatom periodicity and silicon assimilation. *Dansk Botanisk Arkiv* 18, 1(54).
- Juggins, S., R. W. Battarbee, S. C. Fritz & F. Gasse (1994). The CASPIA project: diatoms, salt lakes, and environmental change. *Journal of Paleolimnology* 12,191-196.
- Kilham, P. (1971). A hypothesis concerning silica and the freshwater planktonic diatoms. *Limnology & Oceanography* 16, 10-18.
- Kirst, Gunter O. (1992). Die Phytoplankton-Klima-Beziehung am Beispiel der Algen im Meereis. *Geographische Rundschau* 9, 486-492.
- Kjemperud, A. (1981). Diatom changes in sediments of basins possessing marine/lacustrine transitions in Frosta, Nord-Trondelag, Norway. *Boreas* 10, 27-38.
- Kolbe, R. W. (1927). Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. *Planzenforschung* 7, 1(146).
- Korhola, Atte (1992). The early Holocene hydrosere in a small acid hill-top basin studied using crustacean sedimentary remains. *Journal of Paleolimnology* 7, 1-22.
- Korhola, Atte (1995). The Litorina transgression in the Helsinki region, southern Finland: new evidence from coastal mire deposits. *Boreas* 24, 173-183.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot (1986-1991). Bacillariophyceae. *Teoksessa Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (toim.): Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Vol. 2 (1-4). Gustav Fischer, Stuttgart & Jena.
- Kremer, Bruno, B. (1988). Mikroalgen als Klimafaktoren. *Spektrum de r Wissenschaft* 6, 20-21.
- Kuusisto, Esko (1981). Suomen vesistöjen lämpötilat kaudella 1961-1975. *Vesientutkimuslaitoksen julkaisu* 55. 149 s.

- Laird, Kathleen R., Sherilyn C. Fritz, Kirk A. Maasch & Brian F. Cumming (1996). Greater drought intensity and frequency before AD 1200 in the Northern Great Plains, USA. *Nature* 384, 552-554.
- Li, W. K. W. (1980). Temperature adaptation in phytoplankton: cellular and photosynthetic characteristics. *Teoksessa* Falkowski, P. G. (toim.): *Primary productivity of the sea, volume 19*, 259-279. Plenum Press, New York.
- Livingstone, David M. & André F. Lottér (1998). The relationship between air and water temperature in lakes of the Swiss Plateau: a case study with palaeolimnological implications. *Journal of Paleolimnology* 19, 181-198.
- Lotter, André R., H. John B. Birks, Wolfgang Hofmann & Aldo Marchetto (1997). Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cysts assemblages as quantitative indicators of past environmental conditions in the Alps. I. Climate. *Journal of Paleolimnology* 18, 395-420.
- MacDonald, G. M., T. W. D. Edwards, K. A. Moser, R. Pienitz & J. P. Smol (1993). Rapid response of treeline vegetation and lakes to past climate warming. *Nature* 361, 243-246.
- Margalef, R. (1968). *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Meguro, H., I. Kuniyuki & H. Fukushima (1967). Ice flora (bottom type): a mechanism of primary production in the polar seas and the growth of diatoms in sea ice. *Arctic* 20, 114-133.
- Merilinen, J. (1967). The diatom flora and the hydrogen-ion concentration of the water. *Annales Botanica Fennica* 4, 51-58.
- Michel, C., L. Legendre, J.-C. Therriault & S. Demers (1989). Photosynthetic response of arctic sea-ice microalgae to short-term temperature acclimation. *Polar Biology* 9, 437-442.
- Moser, K. A. & G. M. MacDonald (1990). Holocene vegetation change at treeline north of Yellowknife, Northwest Territories, Canada. *Quaternary Research* 34, 227-239.
- Moser, K. A., G. M. MacDonald & J. P. Smol (1996). Applications of freshwater diatoms to geographical research. *Progress in Physical Geography* 20, 21-52.
- Moser, K. A., A. Korhola, J. Weckström, T. Blom, R. Battarbee, R. Pienitz, J. P. Smol, M. S. V. Douglas & M. B. Hay (1998; painossa). Paleohydrology inferred from diatoms in Northern latitude regions. *Journal of Paleolimnology*.
- Möblder, Karl & Risto Tynni (1967-1973). Ober Firmlands rezente und subfossile Diatomeen. *Bulletin of the Geological Society of Finland* 39, 199-217; 40, 151-170; 41, 235-251; 42, 129-144; 43, 203-220; 44, 141-149; 45, 159-179.
- Patrick, R. (1969). Some effects of temperature on freshwater algae. *Teoksessa* Krenkel, P. A. & F. L. Parker (toim.): *Biological aspects of thermal pollution*, 161-185. Vanderbilt University Press, Nashville.
- Patrick, R. (1971). The effects of increasing light and temperature on the structure of diatom communities. *Limnology & Oceanography* 16, 405-421.
- Patrick, R. & C. Reimer (1966). *The diatoms of the United States. Volume 1: Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnantheaceae, Naviculaceae*. 688 s. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia.
- Payette, S., L. Filion, A. Delwaide & C. Bégin (1989). Reconstruction of tree-line vegetation response to long term climate change. *Nature* 341, 429-432.
- Pienitz, R., G. Lortie & M. Allard (1991). Isolation of lacustrine basins and marine regression in the Kuujuaq area, Northern Quebec inferred from diatom analysis. *Géographie physique et Quaternaire* 45, 155-174.
- Pienitz, Reinhard & John P. Smol (1993). Diatom assemblages and their relationship to environmental variables in lakes from the boreal forest-tundra ecotone near Yellowknife, Northwest Territories, Canada. *Hydrobiologia*, 269/270, 391-404.
- Pienitz, Reinhard, John P. Smol & H. J. B. Birks (1995a). Assessment of freshwater diatoms as quantitative indicators of past climatic change in the Yukon and Northwest Territories, Canada. *Journal of Paleolimnology* 13, 21-49.
- Pienitz, R., M. S. V. Douglas, J. P. Smol, P. Huttunen & J. Merilinen (1995b). Siliceous algal and protozoan distributions along a latitudinal transect in Fennoscandia. *Ecography* 18, 429-439.
- Renberg, Ingemar (1976). Palaeolimnological investigations in Lake Prastsson. *Early Norrland* 9, 113-160.
- Rhee, G-Y. (1982). Effects of environmental factors and their interactions on phytoplankton growth. *Advances in Microbiological Ecology* 6, 33-74.
- Riebesell, Ulf & Dieter Wolf-Gladrow (1993). Bremsen Algen die globale Erwärmung? *Spektrum der Wissenschaft* 10, 24-27.
- Ritchie, J. C. & L. K. Koivo (1975). Postglacial diatom stratigraphy in relation to the recession of Glacial Lake Agassiz. *Quaternary Research* 5, 529-540.
- Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann (1990). *The diatoms*. 747 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schroeder, H. (1939). Die Algenflora der Mulde. *Pflanzenforschung* 21, 1-88.
- Scully, N. & D. S. Lean (1994). The attenuation of ultraviolet radiation in temperate lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 43, 135-144.

- Smol, John P. (1988). Paleoclimate proxy data from freshwater arctic diatoms. *Verheissungen der Internationalen Vereinigungen der Limnologie* 23, 837-844.
- Smol, John R., Ian R. Walker & Peter R. Leavitt (1991). Paleolimnology and hindcasting climatic trends. *Verheissungen der Internationalen Vereinigungen der Limnologie* 24, 1240-1246.
- Soeder, C. J. & E. Stengel (1974). Physico-chemical factors affecting metabolism and growth rate. *Teoksessa Stewart, W. D. P. (toim.): Algal physiology and biochemistry*, 714-740. University of California Press, Los Angeles.
- Sorvari, Sanna & Atte Korhola (1998; painossa). Recent diatom assemblages changes in subarctic Lake Saariajärvi, NW Finnish Lapland, and their paleoenvironmental implications. *Journal of Paleolimnology*.
- Stabell, B. (1982). The response of diatom floras during Late Quaternary shore line displacement in Southern and Western Norway. Väitöskirja. 323 s. Geologian laitoksen, Oslon yliopisto.
- Stabell, B. (1985). The development and succession of taxa within the diatom genus *Fragilaria* Lyngbye as response to basin isolation from the sea. *Boreas* 14, 273-286.
- Stoermer, E. F. & T. B. Ladewski (1976). Apparent optimal temperatures for the occurrence of some common phytoplankton species in southern Lake Michigan. *Great Lakes Research Division Publication* 18. University of Michigan, Ann Arbor.
- Stumm, Werner & Jerald L. Schnoor (1995). Atmospheric depositions: Impact of acids on lakes. *Teoksessa Lerman, A., D. Imboden & J. Gat (toim.): Physics and chemistry of lakes*, 185-215. Springer, New York.
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- Tikkanen, Toini (1986). *Kasviplanktonopas*. 278 s. Suomen Luonnonsuojelun Tuki, Helsinki.
- Tynni, Risto (1975-1980). Über Finnlands rezente und subfossile Diatomeen. *Geological Survey of Finland Bulletin* 274, 1-55; 284, 1-37; 296, 1-55; 312, 1-93.
- Van Dam, H., G. Suurmond & C. J. F. ter Braak (1981). Impact of acidification on diatoms and chemistry of Dutch moorland pools. *Hydrobiologia* 83, 425-459.
- Vanni, M. J. & J. Ternte (1990). Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnology & Oceanography* 35, 697-709.
- Vincent, W. F. & S. Roy (1993). Solar ultraviolet-B radiation and aquatic primary production: damage, protection and recovery. *Environmental Reviews* 1, 1-12.
- Vincent, W. F. & R. Pienitz (1997). Sensitivity of highlatitude freshwater ecosystems to global change: temperature and solar ultraviolet radiation. *Geoscience Canada* 23, 231-236.
- Vyverman, W. & K. Sabbe (1995). Diatom-temperature transfer functions based on the altitudinal zonation of diatom assemblages in Papua New Guinea: a possible tool in the reconstruction of regional paleoclimatic changes. *Journal of Paleolimnology* 13, 65-77.
- Weckström Jan, Atte Korhola & Tom Blom (1997a). The relationship between surface water temperature and diatom assemblages in 30 subarctic lakes from the northern Fennoscandia: a potential tool for paleotemperature reconstructions. *Arctic and Alpine Research* 29, 75-92.
- Weckström Jan, Atte Korhola & Tom Blom (1997b). Diatoms as quantitative indicators of pH and water temperature in subarctic Fennoscandian lakes. *Hydrobiologia* 347, 171-184.
- Willdn, E. (1991). Planktonic diatoms - an ecological review. *Algological Studies* 62, 69-106.
- Yang, Jing-Rong & Hamish C. Duthie (1994). Diatom paleoecology of East Lake, Ontario: a 5400 yr record of limnological change. *Teoksessa Marino, Donato & Marina Montresor (toim.): Proceedings of the 13th International Diatom Symposium*, 555-571. Biopress, Bristol.