



Algoloogia

Kalle Olli

Ökoloogia ja maateaduste instituut,
Tartu Ülikool,
Lai 40, 51005 Tartu



30. november 2009. a.

Sisukord

I Üldosa	7
1 Definiitsioonid ja muu säherdune	8
1.1 Peamised toitumistüübid	8
1.2 Vetikate ehitustüübid	8
1.2.1 Üherakuline ja koloonialine	9
1.2.2 Niidid	9
1.2.3 Tsöenotsüüt ehk sifonaalne ehitustüüp ehk mõikjas ehitustüüp	9
1.2.4 Parenhüümne ja pseudoparenhüümne	10
1.3 Vetikate paljunemine	10
1.3.1 Vegetatiivne paljunemine	10
1.3.2 Suguline paljunemine	11
1.4 Vetikate elutsüklid	11
1.5 Vetikad, fütoplankton	12
1.5.1 Sinivetikad vs. tsüanobakterid — vetikad või bakterid?	13
1.6 Plankterite suurusklassid	14
1.7 Skaalad	15
1.8 Elupaigad	15
1.8.1 Maismaa keskkond	17
1.8.2 Magevee keskkond	17
1.8.3 Järvede troofsus	17
1.8.4 Termiline kihistumine ehk stratifikatsioon	17
1.8.5 Mere keskkond	18
1.8.6 Apvelling	18
1.8.7 Estuaarid	20
1.8.8 Maa ja vee kui elukeskkonna võrdlus	20
2 Ökoloogia teooriad	22
2.1 Nišši kontseptsioon	23
2.2 Tasakaalu teooria	23
2.3 Mitte-tasakaalu teooria	23
2.4 Hutchinson'i 'Planktoni Paradoks'	23
2.5 Connell'i häiringute hüpotees	23
2.6 Diversiteet	23
II Füüsikaline-keemiline keskkond	25
3 Turbulents ja segunemine	26
3.1 Viskoossus	26
3.1.1 Reynolds'i arv	26

III	Ökofüsioloogia	28
4	Kasv	29
4.1	Ekspponentsiaalne kasv	29
4.2	Kasvukiiruse matemaatiline väljendus	29
4.3	Kasvu piirangud	30
4.3.1	Populatsioonitihedusest sõltumatu piirang	30
4.3.2	Populatsioonitihedusest sõltuv piirang	31
4.4	Logistiline kasv	31
4.4.1	r ja K -strateegid	32
5	Resursside omastamine	34
5.1	Monod võrrand	34
5.2	Toitainete omastamine	35
5.2.1	Toitainete omastamise strateegiad	35
5.3	Droop'i mudel	35
5.4	Toitainete varumine	36
5.4.1	Varumisstrateegid	36
5.4.2	Fosfori varumine	36
5.4.3	Lämmastiku varumine	37
5.4.4	Süsivesinike varumine	37
5.4.5	Lipiidide varumine	37
6	Vetikad ja aineringed	38
6.1	Vetikad ja hapnikuringe	38
6.2	Lämmastiku fikseerimine	38
6.2.1	Hapniku elimineerimine	39
6.3	Miksotroofia	40
7	Süsihappegaasi omastamise strateegiad	41
8	Süsihappegaasi omastamise strateegiad	42
8.1	RuBisCO	42
8.2	Rubisco evolutsiooniline täiustumine	42
8.3	Süsiniku kontsentreerimise mehhanismid	42
8.3.1	Süsiniku kontsentratsiooni mehhanismid sinivetikatel	43
8.3.2	Süsiniku kontsentreerimise mehhanismid eukarüootsetel vetikatel	43
9	Vetikate põhjustet probleemid	45
9.1	Vetikaõitsengud	45
9.1.1	Vetikaõitsengute kahjulikkus	45
IV	Eriosa — taksonoomiline ülevaade rühmadest	47
10	Sinivetikad e. tsüanobakterid	48
10.1	Sinivetikate peamised tunnused	48
10.2	Sinivetikate rakustruktuur	49
10.2.1	Pigmendid ja kromatoplasma	49
10.2.2	Tsentroplasma	50
10.2.3	Ribosoomid	50
10.2.4	Gaasivakuoolid	50
10.2.5	Varuained ja rakusisaldised	51

10.2.6	Rakusein	52
10.2.7	Liikumine	52
10.2.8	Heterotsüstid ja lämmastiku fikseerimine	53
10.2.9	Spoorid ehk akineedid	54
10.2.10	Trihhoom ja harunemine	54
10.2.11	Paljunemine	54
10.2.12	Levik ja ökoloogia	55
10.2.13	Toksilised sinivetikad	55
10.2.14	Sinivetikad ookeanides	55
10.2.15	Endo- ja epiliitilised sinivetikad	56
10.2.16	Sinivetikate kasutamine, biotehnoloogia	56
10.3	Sinivetikate süstemaatika	57
10.3.1	Chroococcales	57
10.3.2	Pleurocapsales	58
10.3.3	Oscillatoriales	58
10.3.4	Nostocales	58
10.3.5	Stigonematales	59
10.4	Proklorofüütide lugu	59
10.4.1	Saamislugu	59
10.4.2	Proklorofüütide peamised tunnused	59
10.4.3	Proklorofüütide rakustruktuur	59
10.4.4	Levik	59
10.4.5	Proklorofüütide tähtsus kloroplasti evolutsiooni seisukohalt	60
II	Rohevetikad — klorofüüdid	61
II.1	Rohevetikate olemus	61
II.1.1	Rohevetikate klassifikatsiooni ebastabiilsus	61
II.1.2	Rohevetikate mõiste mitmetasandilisuus	62
II.2	Rohevetikate morfoloogiline ja elupaikade mitmekesisus	63
II.3	Klorobiontide (CHLOROBIONTA sensu Bremer Bremer (1985)) varajane harunemine	63
II.4	Morfoloogilised tunnused	65
II.5	Mändvetikate evolutsioon ja maismaataimede põlvnemine	66
II.5.1	Maismaataimede eraldumine klorobiontide fülogeneesipuu	67
II.5.2	Maismaataimede sõsar-rühm — ikka veel lahtine küsimus	68
II.5.3	Eelnev pähklikoores	68
II.6	Rohevetikate rakuehitus.	69
II.6.1	Rakusein.	69
II.6.2	Kloroplast ja pigmendid.	69
II.6.3	Silmtäpp ja fototaksis	70
II.6.4	Sugutu paljunemine	70
II.6.5	Suguline paljunemine	71
II.6.6	Rohevetikate talluse ehitustüübid	71
II.7	Rohevetikate rühmad	71
II.8	Prasinophyceae	72
II.8.1	Üldtunnused	72
II.8.2	Prasinofüütide rühma suurus ja levik	73
II.8.3	PRASINOPHYCEAE rühma alajaotused	73
II.8.4	CHLORODENDRALES.	74
II.9	Klorofüüdid — CHLOROPHYCEAE	74
II.9.1	Üldtunnused	74
II.9.2	Rühma suurus ja levik	75
II.9.3	CHLOROPHYCEAE rühma alajaotused	75

II.9.4	ULVOPHYCEAE	78
II.10	CLADOPHOROPHYCEAE	78
II.10.1	Üldtunnused	78
II.10.2	CLADOPHORALES	79
II.11	BRYOPSIDOPHYCEAE	79
II.11.1	Üldtunnused	79
II.12	DASYCLADOPHYCEAE	80
II.12.1	Üldtunnused	80
II.13	TRENTEPOHLIOPHYCEAE	81
II.13.1	Üldtunnused	81
II.14	KLEBSORMIDIOPHYCEAE	82
II.14.1	Üldtunnused	82
II.14.2	KLEBSORMIDIALES	82
II.14.3	COLEOCHAETALES	82
II.15	Ikkesvetikad — ZYGNEMATOPHYCEAE	82
II.15.1	ZYGNEMATALES	83
II.15.2	DESMIDALES — Desmideed	83
II.16	CHAROPHYCEAE	84
12	Glaokotsüstofüüdid ja punavetikad	86
12.1	Glaukotsüstofüüdid	86
12.2	Punavetikad	86
13	Nukleomorfiga vetikad	88
13.1	Krüptomonaadid	88
13.2	Klorarahinofüüdid	89
14	Stramenopiilid	92
14.1	Koldvetikad — krüsofüüdid	93
14.1.1	Peamised tunnused	93
14.1.2	Soomused ja loorika	94
14.1.3	Statospoorid ehk stomatotsüstid	95
14.1.4	Koldvetikate keskkonnaeelistused	96
14.1.5	Toitumine, miksotroofia	96
14.1.6	Krüsofüütide mitmekesisus	97
14.2	Synurofüüdid	99
14.2.1	Mitmekesisus ja olulisemad perekonnad	99
14.3	Pedinelliidid	99
14.4	Silikoflagellaadid	102
14.5	Eustigmatofüüdid	103
14.5.1	Süsteematika ja tähtsamad esindajad	103
14.6	Raphidiofüüdid	103
14.6.1	Üldised tunnused	104
14.6.2	Levik ja ökoloogia	104
14.6.3	Olulisemad esindajad	104
14.7	Ränivetikad	105
14.7.1	Üldtunnused	106
14.7.2	Rakuseina ehitus	106
14.7.3	Ränivetikate levik	108
14.7.4	Ränivetikate paljunemine, elutsükel	108
14.7.5	Auksospoorid	110
14.7.6	Puhkerakud ja puhkespoorid	110

14.8	Pruunvetikad	III
14.8.1	Tähtsamad tunnused	III
14.8.2	Levik	II2
15	Dinoflagellaadid	II4
15.1	Dinoflagellaadid	II4
15.1.1	Morfoloogia	II4
15.1.2	Raku siseehitus	II8
15.1.3	Ökoloogia	II8
16	Haptofüüdid	II22
16.1	Raku ehitus	II22
16.1.1	Vibur	II22
16.1.2	Haptoneema - haptofüütide unikaalne organell.	II22
16.1.3	Kloroplasti ehitus	II23
16.1.4	Soomused	II24
16.1.5	Kokkoliidiid	II24
17	Eugleniidid	II28
17.1	Eugleniidid	II28
17.1.1	Peamised tunnused	II29
17.1.2	Eugleniidide levik	II30
17.1.3	Eugleniidide rakuseina ehitus	II30
17.1.4	Eugleniidne liikumine	II31

Osa I
Üldosa

Peatükk I

Definitsioonid ja muu säherdune

I.1 Peamised toitumistüübid

Kõik elusorganismid toodavad ja kasutavad oma eluprotsessides orgaanilist ainet. Energia mida tootmiseks kasutatakse võib tulla valgusest, kasutades fotosünteesi, või ainetest mis sisaldavad seotud keemilist energiat. Kui kasutatakse valgust nimetatakse seda *fototroofseks* toitumiseks. Lahustunud orgaaniliste ainete, mis juba sisaldavad seotud keemilist energiat, omastamist läbi rakuseina nimetatakse *osmotroofiaks* (sün. *saprotroofia* ehk seentoitumine; seentoitumine, kui kasutatakse surnud orgaanilist ainet, kui elusat siis on tegemist parasitismiga). Fagotroofiaks nimetatakse osakeste neelamist ja lahustunud ainete omastamist sisemiste pindade kaudu. Orgaanilise aine esmane toodang looduses on peamiselt seotud fotosünteesiga, milles asaleb klorofüll *a*, ja se on ainus protsess mille käigus vabaneb vaba hapnik. Klorofüll *a* esineb vaid teatud kindlatel, loomulikke rühmi moodustavatel organismidel. Lihtne Tabel 1.1 annab kena ülevaate terminitest mis seotud peamiste energia ja orgaanilise aine allikatega erinevatel organismidel.

Seega toimub jaotus kahel alusel:

1. Kust saab organism elutegevuseks vajaliku energia
 - Valgusest Neid organisme nimetame fototroofideks
 - Orgaaniliste ainete lõhustamisest (oksüdeerimise), kasutades vabanevat keemilist energiat Neid organisme nimetame kemotroofideks
2. Milline on organism raku ülesehituseks vajaliku süsiniku päritolu
 - CO₂ Neid organisme nimetame autotroofideks
 - Orgaanilised süsinikuühendid. Neid organisme nimetame heterotroofideks

Olulisemad vahemõisted toitumistüüpide juures on veel *auksotroofia* ja *miksotroofia*. Esimene neist toitub nagu autotroof, kuid vajab vähesel hulgal teatud orgaanilisi aineid. Enamus vetikaid vajav näiteks mikrokogustes vitamiine ja 100% autotroofset vetikat on väga raske leida. Miksotroofia tähendab auto- ja heterotroofse toitumise korraga kasutamist sama organismi poolt ja seda palju võrdsemal määral kui auksotroofia puhul.

Autotroofia sünonüümidenäna on kasutatud ka termineid *litotroofia*. Vetikad on enamasti fotoautotroofid. Ei maksa arvata et üks organism oleks metaboolselt jäigastunud ühe kindla toitumistüübi juurde. Pigem on see erand. Eriti paindlikud on bakterid. Ka eukarüootide puhul ei pruugi vahetegemine olla triviaalne. Kui vetikas omastab keskkonnast mingil hulgal orgaanilist ainet, on oluline vahet teha kas seda kasutatakse ainult energiaallikana (i.e. lõhustatakse ja sellest vabanevat energiat kasutatakse CO₂ fikseerimiseks; kemoautotroofne protsess) või kasutatakse orgaaniline aine otse raku ülesehituseks või vitamiinide näiteks ensüümide koostises, kujuures substraadis sisalduv energia ei paku vähematki huvi (i.e. fotoheterotroofne protsess). Enamasti on mikroorganismidele omane teatud paindlikkus ja nende range ühe või teise lahtirisse surumine oleks liigne lihtsustus.

I.2 Vetikate ehitustüübid

Ehitustüübi all mõtlen siin vetika talluse peamisi ehituslikke ja morfoloogilisi tunnuseid. Alljärgnevalt vaid peamised ehitustüübid. Ehitustüübid ei oma erilist fülogeneetilist tähendust. Erinevad ehitustüübid on evolutsioonis korduvalt iseseisvalt tekkinud. Näiteks niitjaid, amöboidseid, kokkoidseid vorme on väga paljudes eri vetikate rühmades. Mingit sugulust see ei näita.

Tabel 1.1: Kokkuvõttev tabel peamiste toitumistüüpide kohta

C allikas	Energiallikas	
	Org C (Kemotroofia)	Valgus (Fototroofia)
Org C (Heterotroofia)	Kemoheterotroof	Fotoheterotroof
CO ₂ (Autotroofia)	Kemoautotroof	Fotoautotroof

1.2.1 Üherakuline ja koloonialine

Väga paljud vetikad esinevad peamiselt üherakulisena (ainuraksed). Kolooniate puhul on üksikud rakud koos kas küllalt juhuslikult ja ebakorrapäraselt (e.g. *Microcystis*, *Aphanothece*), või vägagi range korrapära järgi (e.g. *Merismopedia*, kõik tsönobiaalsed liigid).

Paljud üherakulised on liikumatud ja ilma viburita. Selliseid nimetatakse *kokkoidseteks*. Näiteks rohevetikas *Chlorella*, sinivetikas *Chroococcus*. Teistel on üks, kaks, harvem rohkem viburit. Selliseid nimetatakse *monaadideks*. Monaadne on arvatavalt üks ürgsemaid ehitustüüpe. Oma ette ehitustüüp on *amöboidne* ehk risopodiaalne — rakusein puudub, raku katab ainult rakumembraan, rakk moodustab pseudopoodide ja on võimeline kuju muutma. Amöboidset ehitustüüpi on paljudes vetikarühmades e.g. koldvetikate hulgas. Klorarahinofüüdid on valdavalt amöboidsed.

Koloonia on üksikute rakkude ühendus, kus rakkude vahel ei ole ühendusi. S.t. rakkude vahel ei toimu otsest aine ja informatsiooni vahetust. Iga rakk on kaetud oma rakuseinaga. Koloonias võib olla väga varieeruv arv rakke (*Microcystis*), või on rakkude arv kindel ja ka asetus kindla korrapära järgi. Sellist koloonia erijuhtu nimetatakse *tsönobiumiks*. Olenevalt organismist võivad rakud tsönobiumis olla nii viburitega (e.g. rohevetikad *Pandorina*, *Eudorina*) kui ilma (e.g. rohevetikad *Pediastrum*, *Scenedesmus*)

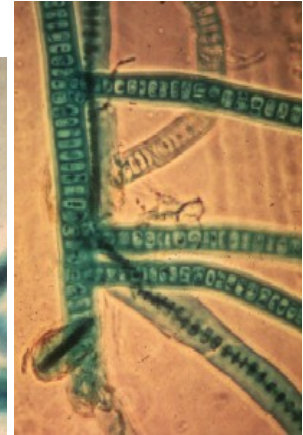
Vahel loetakse koloonia eri liigiks *palmelloidset*. ehitustüüpi, kus rakud on kolooniaks ühendatud seda ümbritseva lima abil.

1.2.2 Niidid

Niitjas ehitustüüp on vetikate hulgas väga tavaline. Niit tekib, kui rakud poolduvad ühes suunas, kuid ei eraldu üksteisest. Nii moodustub rakkude ahel. Niidid võivad olla harunenud või harunemata. Lisaks eristatakse veel *tõelist harunemist* ja *ebaharunemist*. (Joon. 1.1).

Peale selle on *überakurealist* niidid, aga on ka *mitmerakurealist* niidid. Viimasel juhul on mitmed niidid tugevalt üksteise vastas, moodustades tugevama struktuuri.

Niitidega ei maksa segi ajada niitjaid kolooniaid. Selliseid teevad näiteks mõned ränivetikad. Niitjas koloonias



Joonis 1.1: Ebaharunemine (*Scytonema* sp, vasakul) ja tõeline harunemine (*Stigonema* sp. paremal).

puudub ühendus naaberrakkude rakuplasma vahel ja igat raku ümbritseb oma rakusein; niidis rakud jagavad seinna.

1.2.3 Tsöenotsüüt ehk sifonaalne ehitustüüp ehk mõikjas ehitustüüp

Tsöenotsüüt on sisuliselt rakutu ehitustüüp. Sellised organismid koosnevad sisuliselt ühest suurest rakust, milles ringleb rakuplasma koos kõigi organellidega, sealhulgas mitmete tuumadega. Tegemist seega tohutu paljutuumalise rakuga. Rakuvaheseinad puuduvad. Tsöenotsüüdid on näiteks troopilised makroskoopilised rohevetikad *Acetabularia*, *Caulerpa*.

Niitja ja sifonaalse ehitustüübi vahel on *sifonokladiaalne ehitustüüp*. Sellisel puhul on tegemist niitja tsöenotsüüdiga. Sageli ei ole kogu organism siiski mitte üks rakk – lihtsalt rakuvaheseinu on väga vähe. Selline on näiteks Eesti vetes (nii Läänemeres kui mageveekogudes) levinud perekond *Cladophora*.

1.2.4 Parenhüümne ja pseudoparenhüümne

Parenhüümiks nimetatakse botaanilises kirjanduses 'põhikude'. Se on kude, mis koosneb (suhteliselt) sarnastest, diferentseerumata rakkudest, mis moodustuvad *meristeemkoes*. Rakud jagunevad igas tasapinnas ja seega tekib kolmemõõtmeline kude.

Pseudoparenhüümised tallused on väliselt nagu parenhüümised, kuid koosnevad tihedalt üksteise vastu surutud niitidest või amorfselt rakuagregaatidest. Evolutsiooniliselt loetakse parenhüümset ehitustüüpi kõige kaugele arenenumaks, pseudoparenhüümset vahevormiks parenhüümse ja niitja vahel.

Parenhüümised ja pseudoparenhüümised vetikad võivad olla nii lehtjad, torujad, varre- või lehtaolise kujuga. Suurus varieerub mikroskoopilistest mitmekümne meetriste pruunvetikateni.

1.3 Vetikate paljunemine

Laias laastus võib paljunemisviise jagada sugulisteks ja vegetatiivseteks. Sugulisel paljunemisel toimub kahe haploidse raku (*gameedi*) ühinemine — esmalt *plasmogaamia*, seejärel *kariüogaamia* ehk tuumade ühinemine. Moodustub diploidne sügoot. Mingil hetkel jagunevad homoloogilised kromosoomid *meioosi* käigus taas kahe haploidse raku vahel. Vegetatiivse ehk sugutu paljunemise korral taastoodavad organismid (rakud) end ilma, et toimuks rakkude ja tuumade ühinemist.

1.3.1 Vegetatiivne paljunemine

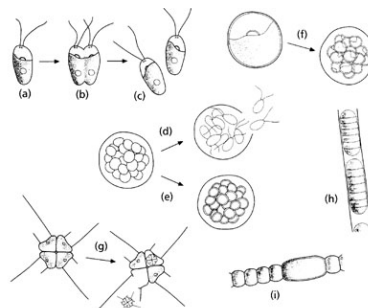
Alljärgnevalt olulisemad vegetatiivse paljunemise viisid ja terminid (Joon. 1.2).

Raku pooldumine

Paljud üherakulised vetikad paljunevad lihtsa pooldumise kaudu. Pooldumine toimub kas raku pikisuunas või harvem ka ristisuunas. Hulkkraksetel vetikatel (või varieeruva suurusega kolooniates) viib raku pooldumine indiviidi suurenemisele (rakkude arvu suurenemine); üherakulistel viib see populatsiooni suurenemiseni.

Zoosporiid ja aplanosporiid

Zoosporiid on viburitega paljunemise rakkud, mis sõltuvalt organismist tekivad kas vegetatiivse raku sees või spetsialiseerunud rakkudes (nim. ka zoosporangiumideks). Zoosporiidid sisaldavad kõike vajalikku uue indiviidi moodustamiseks. Vahel läheb nii, et rakkudele ei moodustu



Joonis 1.2: Vegetatiivse paljunemise peamised viisid. (a-c) raku pooldumine pikitasapinnas; (d) zoosporiid; (e) aplanosporiid; (f) autosporiid; (g) autokoloonia; (h) fragmentatsioon; (i) akineet. Allikas: (Graham & Wilcox, 2000).

vibureid ja rakud hakkavad arenema enne kui nad vabanevad emarakust või zoosporangiumist. Selliseid liikumatuid spore (millel on ontogeneetiline võimalus muutuda zoosporiidideks) nimetatakse *aplanosporiidideks*.

Autosporiid

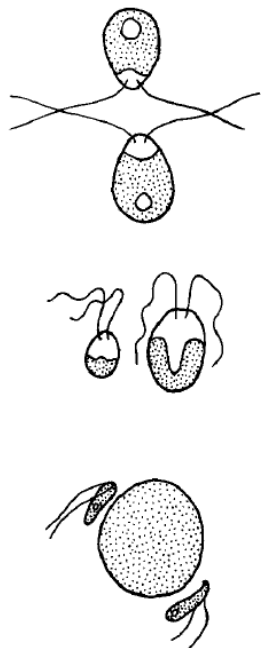
Autosporiid on samuti liikumatud spoorid, kuid erienevalt aplanosporiididest puudub neil võime areneda zoosporiidideks. Tüüpiliselt näevad nad välja kui miniatuursed emaraku koopiad. Punavetikatel nimetatakse sellist spoori tüüpi *monosporiiks*.

Autokoloonia

Tsönoobiumis jaguneb iga rakk järjestikku kindel arv korra, mille tulemusena tekib algse tsönoobiumi miniatuurne koopia - *autokoloonia*. Sõluvalt liigist moodustub autokoloonia kas viburitega või liikumatutest rakkudest ja rakud paigutuvad kindla korra järele, mis on identne emarakoloonia rakkude asetusega.

Fragmentatsioon

Osad hulkkraksed ja mittetsönoobiaalsed kolooniaalsed vetikad paljunevad *fragmentatsiooni* teel. Nii moodustuvad uued individid, mis jätkavad iseseisvat kasvu. Kolooniate ja mõnede niitide puhul toimub fragmentatsioon kaheks või enamaks indiviidiks juhuslikust kohast. Osadel liikidel on fragmentatsioon spetsialiseerunud. Niitides on teatud 'nõrgad kohad', kus fragmentatsioon toimub. Hulkkraksete puhul moodustuvad spetsiaalsed punguvad moodustised, mis kergesti eemalduvad ja alustavad iseseisvat elu.



Joonis 1.3: Sugulise paljunemise klassikalised skeemid: isogaamia, anisogaamia, oogaaamia.

1.3.2 Suguline paljunemine

Suguline paljunemine eeldab gameetide ühinemist. Kui- gi traditsiooniliselt nimetatakse seda suguliseks *paljunemiseks*, ei pruugi indiviidide hulk tingimata suurened. S.t. kitsalt võttes ei pruugi organism sugulise paljunemise tulemusena paljuneda.

Gameedid ja gameetide ühinemine

Definitsiooni järgi on *gameet* selline haploidne rakk, mille järgmine elutsükli etapp on ühinemine teise gameediga. Gameedid võivad olla vegetatiivsete rakkude sarnased, aga võivad ka neist tublisti erineda. Sõltuvalt liigist. Traditsiooniliselt jagatakse sugulist paljunemist *isogaamseks*, *anisogaamseks* ja *oogaamseks* (Joon. 1.3). Isogaamia — kaks sarnast liikuvat gameeti ühinevad. Anisogaamia — kaks morfoloogiliselt ja/või käitumiselt erinevat liikuvat gameeti ühinevad. Näiteks erineb ujumisviis. Oogaamia — viburiga või ka ilma viburita rakk ühineb suurema ja liikumatu munarakuga. Vetikate puhul arvatakse, et oogaaamia on evolutsiooniliselt hilisem ja anisogaamia varajaseim variant.

Anisogaamsetel ja oogaamsetel liikidel võib sama indiviid toota mõlemat gameedi tüüpi. Selliseid liike nimetatakse *monoötsilisteks*. *Diötsilistel* liikidel tulevad erinevatelt indiviididelt eri tüüpi gameedid.

Kui samalt indiviidilt tekkinud gameedid on võimelised ühinema, on tegemist *homotallse* (ise-viljastuva) liigiga. Kui see ei ole võimalik, siis peavad ühinevad gameedid pärinema geneetiliselt erinevatelt indiviididelt ja tegemist on *heterotallse* liigiga. Üherakulistel vetikatel, millel üks vegetatiivne rakk moodustab ühe gameedi, tähistab hotomallsus seda, et gameetide ühinemine on võimalik sama klooni piires. Heterotallia puhul on vaja kahte, omavahel kokkusobivat klooni.

Kaks aspekti veel sugulise paljunemise juurde. Esiteks, vähemalt osadel vetikaliikidel on teada rohkem kui kaks 'sugu'. Oleme harjunud paradigmaga, et looduses on tüüpiliselt kaks sugu. Näiteks inimesel: M ja N. M ja M või N ja N järglasi ei anna, M ja N aga küll. Osadel vetikatel (ja muide, paljudel seentel), on selliseid sugusid palju. Näiteks A, B ja C (kolm). Ükski ei sobi kokku sama tüüpi isendiga (e.g. A ja A; B ja B), kuid sobib kõigi teistega (A ja B, A ja C, B ja C).

Teiseks, osadel liikidel on teada, et gameet võib olla pöörduv elutsükli staadium. S.t. kui sobivat paarilist ei leita ja/või kekkonnatingimused muutuvad vegetatiivseks paljunemiseks soodsaks, võib gameet sisuliselt 'muutuda' tagasi vegetatiivseks rakuks ja jätkata vegetatiivset paljunemist.

1.4 Vetikate elutsüklid

Vetikate elutsüklid on üsna varieeruvad. On kolm põhilist tüüpi:

- Valdav vegetatiivne elutsükli faas on *haploidne*. Meioos toimub diploidse sügoodi (mis sageli esindab elutsükli puhkestaadiumi) idanemisel (*sügootne meioos*). (Joon. 1.4).
- Valdav vegetatiivne elutsükli staadium on *diploidne*. Meioosi tulemusena tekivad haploidsed gameedid (*gameetne meioos*) (Joon. 1.5).
- Elutsükli on kaks või kolm hulkrakset staadiumi. Üks on gametofüüdi staadium (reeglina haploidne), ning lisaks veel üks (punavetikate puhul rohkem) sporofüüdi staadium (reeglina diploidne) (Joon. 1.6). Gametofüüt toodab mitoosi käigus haploidseid gameete ja sporofüüt toodab meioosi käigus spore (*spoorne meioos*). Sellist elutsükli iseloomustab põlvkondade vaheldus. Põlvkondade vaheldus võib omakorda olla isomorfne — kus nii gametofüüt kui sporofüüt on morfoloogiliselt ja struktuurilt sarnased, või heteromorfne, kus gametofüüdi ja sporofüüdi staadiumid on erinevad.

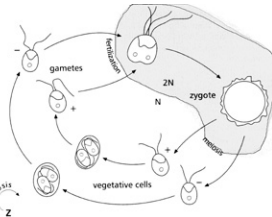


Figure 1-22 Zygotic meiosis in the green unicellular flagellate *Chlamydomonas*.

Joonis 1.4: Sügootne meiosis üherakulisel rohevetikal *Chlamydomonas*. Vegetatiivne paljunemine toimub haploidises staadiumis. Vegetatiivsetest rakkudest moodustuvad gameedid; gameetide ühinedes moodustub diploidne sügoot. Sügooti idanedes toimub pärast esimest või teist jagunemist meiosis ja haploidne staadium taastub. Allikas: (Graham & Wilcox, 2000).

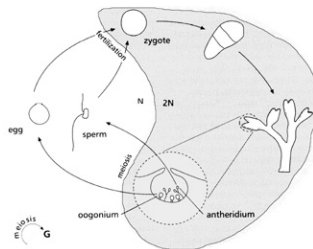


Figure 1-23 Gametic meiosis in a monoecious species of the brown rockweed *Fucus*.

Joonis 1.5: Gameetne meiosis ühekojalisel pruunvetikal põisadru (*Fucus vesiculosus*). Vegetatiivne staadium on diploidne. Talluse pinnal paikevatest skafiididest väljuvad haploidised emas- ja isassugurakud. Need ühinevad, moodustades diploidse sügooti, mis idaneb ja millest kasvab uus diploidne tallus. Allikas: (Graham & Wilcox, 2000).

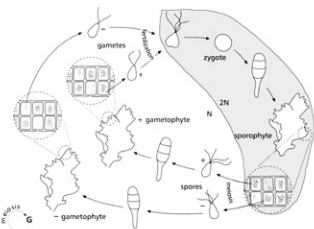


Figure 1-24 Sporic meiosis in the green alga *Ulva*. Note that there are two free-living multicellular stages, or haploid and one diploid (alternation of generations).

Joonis 1.6: Spoorne meiosis rohevetikal *Ulva*. On kaks vabalt elavat hulkrakset staadiumi — üks on haploidne, teine diploidne (põlvkondade vaheldus). Allikas: (Graham & Wilcox, 2000).

1.5 Vetikad, fütoplankton

Vetikatele on iseloomulik *fotoautotroofne* toitumine mille keskseks märksõnaks on *klorofüll a*. Klorofüll *a* viib läbi *oksügeenset fotosünteesi* (protsess, mis rajaneb klorofüllil *a* ja mille käigus eraldub vaba hapnik), erinevalt paljudest fototroofsetest prokariootidest (e.g. osad rohelised mitteväävlibakterid, rohelised väävlibakterid, gram posit. bakterid, purpurbakterid, hüperhalofiilsed arheed) mis toimetavad *anoksügeenset fotosünteesi* (fotosüntees mis rajaneb bakteriklorofüllil või arheate puhul rodopsiinil; selle käigus ei vabane hapnik).

Klorofüll *a* ja oksügeenne fotosüntees esinevad teatud loomulikke, monofüleetilisi rühmi moodustavatel organismidel. Üks sellistest rühmadest kannab nimetust *embrüofüüdid* (maakeeli: maismaataimed, incl. maismaalt uuesti vette läinud kõrgemad veetaimed nagu penikeeled ja vesiroosid). Embrüofüüte iseloomustavad normaalses olekus erinevad, mitmerakulised põlvkonnad: haploidne ja diploidne, kusjuures diploidne põlvkond on alges aren-gustaadiumis suletud/ümbristatud haploidsest.

Vetikad on definitsiooni järgi kõik oksügeenselt fotosünteesilised organismid, välja arvatud maismaataimed. Vetikatel puudub maismaataimedele omane juur-varsleht liigendus. Teadust mis nendega tegeleb nimetatakse *fükoloogiks* või *algoloogiks*.

Selle definitsiooni alusel kuuluvad vetikate hulka sinivetikad e. tsüanobakterid. Ei kuulu aga teised fotosünteesilised bakterid, mis kasutavad küll energiaallikana päikesevalgust, kuid ei erita fotosünteesil vaba hapniku (O_2) ning asustavad mitteaeroobseid keskkondi.

Etümoloogia. Fükoloogia tuleneb kreeks phycos, mis tähendab makrovetikat, nagu meie põisadru *Fucus vesiculosus*. Algoloogia — segu ladina ja kreeka sõnatüvedest. Kunagise N-liidu teadusruumis oli kasutusel algoloogia termin, angloameerika terminoloogia kasutab fükoloogiat.

Tegemist on ökoloogiliselt defneeritud rühmaga, mille keskmes on kindel ja ökoloogiliselt oluline protsess: oksügeenne fotosüntees. Mitte mingil juhul ei ole tegemist süstemaatilise ega fülogeneetilise rühmaga.

Selline vetika kontseptsioon, nagu ka seemned ja loomad, on traditsiooniline ja ökoloogiliselt mugav kasutada. Fülogeneetiliselt kuuluvad osad vetikad eubakterite hulka (*sinivetikad* ehk *tsüanofüüdid* ehk *tsüanobakterid* ehk *tsüanoprokarioidid*), teised kuuluvad mitmetesse iseseisvatesse monofüleetilistesse rühmadesse, mille omavahe-lised seosed on väga kauged ja pahatihti ebaselged. Paljud nendest monofüleetilistest rühmadest sisaldavad nii ve-

tikaid kui heterotroofseid organisme. Ajalooliselt on siin olnud kaks lähenemisviisi: botaanilise tagapõhjaga uurijad on neid rühmi käsitlenud kui taimi (e.g. Euglenophyta, Dinophyta), zooloogilise tagapõhjaga uurijad aga kui loomi (e.g. Euglenozoa, Dinozoa).

Mõlemad käsitlused on samaväärsed; erinevus tuleb sellest kumma eukarüootide jaoks olemasoleva nomenklatuurikoodeksi (zooloogilise, ICZN või botaanilise, IBZN) järgi antud organismid ja rühmad kirjeldatakse. Tendents on teadagi see, et zooloogid käsitlevad kõike loomadena ja botaanikud taimedena. Loogika on lihtne, nii kõrgemate taimede kui vetikate hulgas on liike, kus klorofüll on sekundaarselt kadunud; selliseid nimetatakse apoklorootilisteks (näiteks osad orhideed, osad ränivetikad). Iseenesestmõistetavusega klassifitseeritakse need mitte-fotosünteesilised alarühmad koos oma fototroofsete sugulastega. Osades rühmades (nagu eelmainit eugleniidid ja dinoflagellaadid) on aga fototroofseid ja heterotroofseid *ca.* pooleks. Zooloogid klassifitseerivad sellised rühmad, koos fototroofsete esindajatega zooloogilise nomenklatuuri järgi ja käsitlevad neid kui loomi. Nimelt mõlemad nomenklatuurikoodeksid on üksteisest sõltumatud ja lubavad oma reeglite järgi nimetada organisme, mida uurija (kirjeldamise hetkel) peab vastavalt kas loomaks või taimeks. Häda tekib aga sellest, et samad organismid on (kusjuures täiesti legaalselt) kirjeldatud korraga kahe koodeksi alusel, kusjuures pahatihti kahe erineva nimega. Kui samal organismil on aga kaks erinevat (kusjuures nomenklatuuriliselt legaalselt) nime, on situatsioon ilmselt segadusttekitav ja ebasoovitav. See saab juhtuda järgmiselt: botaanilise nomenklatuuri all on kirjeldatud mingi heterotroofne organism, võib-olla üks väheseid heterotroofseid muidu hästi piiritletud vetikate rühmas. Hiljem peab keegi zooloog õigustatuks kirjeldada antud organism zooloogilise nomenklatuuri all. Paraku on botaaniku poolt antud nimi mingi looma puhul juba kasutuses ja tulebki kasutusele võtta uus nimi. Tulemus: üks organism - kaks legaalselt nime. Selliseid rühmi, mis on kirjeldatud kahe nomenklatuurikoodeksi alusel nimetatakse *ambiregnaalseteks rühmadeks*.

Nomenklatuur on süstemaatika jaoks *seadus* ja seda tuleb järgida, olgu seadus hea või halb. Nomenklatuuril ei ole midagi pistmist fülogeneesiga (ehk organismide ja nende rühmade genealoogiaga), mis soovitavalt on süstemaatika lähtekohaks. Seega, alludes seadusele (õigemini kahele erinevale ja üksteisest sõltumatule seadusele) tuleb eukarüootne organism kirjeldada zooloogilise või botaanilise nomenklatuuri järgi, sest kolmandat võimalust ei ole. Ei loe, kui uuria ei pea seda organismi ei loomaks ega taimeks; kuigi koodeksid nii nõuavad ei jää selle pärast miski veel kirjeldamata. Fülogeneetilisel (ja seega

soovitavalt ka süstemaatilisel) ei kuulu aga vetikad (sammuti kui heterotroofsed ainuraksed) ei loomade (metazoa) ega taimede (embrüofüütide) alla, juhul kui viimaseid käsitleda süstemaatiliste üksustena ehk taksonitena (mis on täiesti võimalik ja soovitatav). Mõõndusi on siiv võimalik teha vaid rohevetikate osas, mis moodustavad koos embrüofüütidega monofüleetilise rühma, kuid kõik teised vetikate suurrühmad on iseseisvad evolutsioonihaarud, läbi põimunud heterotroofsete liikide ja rühmadega. Need organismirühmad, mis jäävad üle kui eraldada monofüleetiliste rühmadena traditsioonilised eukarüootide riigid: taimed, loomad, seened, on koondatud parafüleetilisse rühma nimetusega *protistid* (*Protista, Protoctista*). Tegemist on koondnimetusega, mitte taksoniga (kuna see pole monofüleetiline), kuid hädapärast, parema puudumisel ja endale oma teo vigasusest aru andes on seda käsitletud ka kui eukarüootide domeeni neljandat riiki. Selgitav paralleel on zooloogiast tuntud parafüleetiline rühm: selgrootud loomad. See on rühm mis *jääb üle* kui loomadest eraldada monofüleetiline rühm nimega selgroogsed loomad (mida ühendab selgroo olemasolu) ongi selgrootud; neid ei ühenda ükski ühine tunnus, selgroo puudumine ei ole mingi ühine tunnus, kuna selgroog puudub ka kõigil teistel organismidel, mis pole üldse loomad. Sellised jääb üle rühmad ongi fülogeneetilisel parafüleetilised ja süstemaatikas taksoniteks ei kõlba.

1.5.1 Sinivetikad vs. tsüanobakterid — vetikad või bakterid?

See intrigeeriv küsimus on stimuleerinud hasartseid dispuute sellest ajast saadik kui sai selgeks sinivetikate prokarüootne olemus. Ilmselt jätkub asjahuvilistel auru veel edaspidiseks, kuigi ametlikul kõnepruugis on termin tsüanobakter esikohal.

Kogu vaidluse grotesksus peitub peamiselt küsimuse vales asetamises. Nagu ellnevalt vetikad defineeritud sai, on see ökoloogiline termin, mitte taksonoomiline. Bakterid ehk eubakterid (üks kolmest eluslooduse domeenist) on aga sellisena monofüleetiline takson. Seega on need kaks terminid defineeritavad eri alustelt ja ei pruugi üksteist välistada. Fülogeneetilisel (ja seega ka taksonoomiliselt) on sinivetikad eubakterid. Nende ökoloogiline roll on aga oksügeenne fotosüntees, see mis on omane vetikatele ja ka kõrgematele taimedele. Seega on nad vetikad. *Kui terminid on eri alustel defineeritud, ei ole ka mingit loogilist vastuolu pidada osasid baktereid vetikateks või vetikaid bakteriteks*. Ilmselt on vaidluste kirglikkuse üks põhjuse olnud ka soov vetikaid kui taksonit näha. Paraku pole see ka tsüanobaktereid vetikate hulgast välja jättes kuidagi võimalik, ilma et vetikate mõiste tavakäsit-

Tabel 1.2: Planktiliste organismide suurusklassid ja vastavad eesliited.

Skaala	Eesliide	Näited
0.2–2µm	piko-	(tsüano)bakterid
2–20µm	nano-	haptofüüdid, krüsöfüüdid
20–200µm	mikro-	rafidiofüüdid
200µm–2mm	meso-	suured ränivetikad ja dinoflagellaadid
>2mm	makro-	suured kolooniad, <i>Phaeocystis</i>

lus ebaotstarbekalt ümber formuleerida. Ka eukarüootsete vetikate suurrühmad on üksteisest fülogeneetilisel sama kaugel kui näiteks imetajad mis tahes teistest eukarüootide rühmast. Seega on terminid tsüanobakter ja sinivetikas sünonüümid, teiste sünonüümidena on veel käibel tsüanofüüdid ja tsüanoprokarüoodid. Kõik need uued terminid on kasutusele võetud selleks, et selle organismirühma olemust paremini tabada. Mõistete maht on aga kõigil juhtudel identne. Millist terminit kasutada? Maitse asi. Ehk sellist mis on keeleliselt mugavam välja hääldada.

1.6 Plankterite suurusklassid

Fütoplankton katab õige laia suurusvahemikku (Tabel 1.2) — väga erinevad on nii raku suurused kui kasvuvormid. Rakud või kolooniad lineaarse läbimõõduga alla 2µm loetakse pikoplanktoni hulka. Siia kuulub hulk sinivetikaid, aga ka rohe- ja ränivetikaid. Üle 20µm rakud ja kolooniad kuuluvad mikrofütoplanktoni hulka, ehk nn võrguplankton (mida saab püüda kõige laiemalt levinud kangasilmaga planktonivõrguga). Vahele jääb nanoplankton (vahel ka nannoplankton).

Fütoplanktoni suurus on üks nende olulisemaid omadusi. Erakordselt oluline parameeter fütoplanktoni ökoloogias. Suuruse järgi skaleerub suuru hulk füsioloogilisi parameetreid (kasvukiirus, toitainete omastamise efektiivsus, ka fotosünteesi efektiivsus), samuti kao tõenäosus (herbivooria, settimine).

Arvatavalt on pelaagiliste organismide biomass logaritmilistes suurusklassides pea-aegu võrdne (Sheldon *et al.*, 1972). Samas, spetsiifilised metaboolsed protsessid skaleeruvad organismide suurusega astmes $-1/3$. Ehk teisisõnu — koosluse metaboolsed protsessid vähenevad organismide suuruse kasvuga. Piltlikumalt — üle 90% koosluse metabolismist on alla 100µm organismide päralt. Mikro-organismidel on lõviosa koosluse metaboolsest aktiivsusest; 'suured' organismid nagu kalad (cm mõõde-

tava) on ses osas tühiised.

Pindala-ruumala suhe. Suurusest sõltub fütoplanktoni raku (või koloonia) *pindala-ruumala suhe*. Kui fütoplanktoni rakk (või koloonia) suureneb, siis suureneb raku ruumala proportsioonis raadiuse kuubiga, samas kui pindala suureneb proportsioonis raadiuse ruuduga. Ehk teisisõnu — väisematel rakkudel on suhteliselt rohkem rakupinda, võrreldes raku ruumalaga. Suurematel rakkudel on väiksem pindala/ruumala suhe. Kuna fütoplanktoni raku kasv toimub raku pinna kaudu kulgeva ainevahetuse kaudu, on väiksematel rakkudel suhteliselt vähem rakuruumala vaja ülal pidada ühikulise rakupindala kohta. Reegline väljendub see väiksemate rakkude suhteliselt suuremas reproduktsioonivõimes võrreldes suuremate rakkude ja kolooniatega.

Suurusega seotud kasvustrateegiad. Väikesed rakud reageerivad äkilistele keskkonna toiteainetekontsentratsioonide tõusudele kiire kasvukiiruse suurenemisega. Suured rakud seevastu on võimelised varuma raku suuremaid (nii absoluutselt kui suhteliselt) toitainete varusid, mille arvel on võimelised paljunema hiljem, kui toitainetekontsentratsioonid keskkonnas on taas madalad. Nende äärmusstrateegiate vahel on loomulikult terve rida üleminekuid.

Vajumine. Fütoplanktoni kasv on võimalik ainult ülemises, valustatud veekihis. Samas, rakud on reegline suurema tihedusega kui vesi, seega varitseb pidevalt oht valgustatud veekihist välja settida. Settimiskiirus sõltub raku suurusest — suured rakud settivad kiiremini kui väikesed rakud. Kerakujulise osakese settimist vedelikust kirjeldab Stokes'i seadus (võrrand 1.1).

$$v = 0.222g\eta^{-1}r^2(\rho - \rho') \quad (1.1)$$

Stokes'i valemi järgi (1.1) on kera settimiskiirus (v) proportsionaalne raadiuse ruuduga (r^2) ja keha ja vedeliku tiheduste erinevusega ($\rho - \rho'$), kus g on gravitatsiooniline kiirendus (982 cm/s^2), ja η on vedeliku viskoossus (ca. $10^{-2} \text{ cm}^2/\text{s}$).

Settimise vältimiseks või settimiskiiruse alandamiseks on rakkudel mitmekesine kohastumuste arsenal. Suurendatakse ujuvust, vähendatakse rakkude tihedust, arenevad morfoloogilised struktuurid, mis vähendavad vajumiskiirust. Kõik need strateegiad on enam arenenud suhteliselt suurematel rakkudel ja kolooniatel, olles samas ka fütoplanktoni morfoloogilise mitmekesisuse üheks olulisemaks põhjuseks. Näiteks eksponentsiaalselt kasvavatel ränivetikatel on rakutihedus reeglina pisut madalam kui

Tabel 1.3: Hüpotetilise kerakujulise fütoplanktoniraku vajumiskiirused arvatuna Stokesi'i valemi (1.1) abil. (1) – arvestab tüüpilist raku ja keskkonna vahelist tiheduseerinevust (ca 0.05 g/cm³); (2) arvestab rakutiheduse vähenemist suurematel rakkudel

Raku läbimõõt (µm)	vajumiskiirus 1 (m/päevas)	vajumiskiirus 2 (m/päevas)
1	2.36×10^{-3}	1.99×10^{-2}
10	2.36×10^{-1}	2.49×10^{-1}
100	2.36×10^1	4.35×10^0
1000	2.36×10^3	6.44×10^1

statsionaarses faasis olevatel, seega settivad viimased kiiremini. Tegelikult on aga olulisem roll rakusuurusel — kuna settimiskiirus on proportsionaalne tiheduste vahega, kuid raadiuse ruuduga. Tüüpiline tiheduse erinevus exp ja stats faasis ränivetikatel on ca. 0.05 g/cm³; asendades selle valemisse 1.1, saame koostada väikese, aga mõjusa võrdlustabeli 1.3.

Kui vajumiskiirused arvestavad konstantset rakutihedust, siis ülehindab see suurte rakkude vajumist. Selle põhuseks on rakuspetsiifiline süsinikusisaldus ja seega ka tihedus, mis kipuvad vähenema rakusuuruse suurenedes. Võttes arvesse empiirilisel saadus seose rakusuuruse ja süsinikusisalduse vahel, võib arvutada pisut realistlikumad settimiskiirused fütoplanktoni rakkudele (tulp 2 Tabelis 1.3). Olenemata arvutamismeetodist jääb põhiline samaks — alla 10µm suurusega rakud vajuvad väga aeglaselt; üle 100µm suurusega rakud vajuvad aga üsna kiirelt eufootilisest kihist välja. Seega, suured rakud sõltuvad tohust vee turbulentsist (Peatükk 3).

Eriti hästi on planktilise eluga kohastunud pikoplankton. Kuna organismide tihedus on tavaliselt veidi suurem kui vee tihedus, kipuvad nad vees vajuma. Vajumise kiirus on otseselt seotud osakese läbimõõduga; vajumise kiirus on proportsionaalne raadiuse ruuduga. Mida väiksem rakk, seda aeglasemalt see vajub. Näiteks: 10µm läbimõõduga kerjas rakk vajub keskmiselt 25cm päevas; 1µm läbimõõduga rakk aga ainult 0.25cm päevas. Pikoplanktoni arvukus meres on ca. 10³ – 10⁵ rakku/ml, magevees ca. suurusjärg rohkem.

Herbivooria. Risk ärasöödud saada on vägagi selgelt seotud fütoplanktoni raku suurusega. Väikesed rakud langevad suhteliselt sagedamini herbivooride (e.g. algloomad, keriloomad, koorikloomad) saagiks. Üle 50µm suurusega rakkudel ja kolooniatel on herbivooria risk palju madalam, suurem on aga prasiitide rünnakute oht. Kesk-

mise suurusega rakud on ehk kättesaamatud algloomadele, kuid sobivaks toiduks aerjalalistele. Mitmed settimist vähendavatel kohastumustel (e.g. pikad ogad) on ka herbivooriavastastane funktsioon.

1.7 Skaalad

Erinevad fütoplanktoniga seotud protsessid toimuvad väga erinevates aja- ja ruumiskaalades. Toitainete remineraliseerumine ja herbivooria toimuvad sekundite ja minutitega, ruumiskaalad on millimeetrites. Lehman ja Scavia (1982) näitasid, et mesozooplankton eritab väikesi toitainetepahvakaid, mis mõjutavad väga oluliselt vetikate toitainete omastamist millimeetri skaalas.

Fütoplanktoni kasv toimub tunni ja päeva skaalas. Fütoplanktonile iseloomulik laiguline esinemine planktonis tekib nädalate ja kilomeetrite skaalas. Liikide suhtes toimib kogu vegetatsiooniperioodi skaala, hõlmates ruumiliselt kogu järve või ookeani.

Dünaamilised protsessid mageveekogudes ja meres on küll sarnased, kuid toimivad eri skaalades. Fütoplanktoni laik järves võib olla suurusega mõnedsajad meetrid, laik ooeaknis on mõõdetav sadade kilomeetritega.

1.8 Elupaigad

Vetikate eesikeelne nimi viitab veega seotusele. Valdavalt ongi vetikate elukeskkond vees (alates väikestest lompidest kuni ookeanideni), erandeid on. Osad vetikad on peaaesjalikult *terrestrilised*, esinedes näiteks mullas (paljud rohevetikad rühmast *Chlorococcales*).

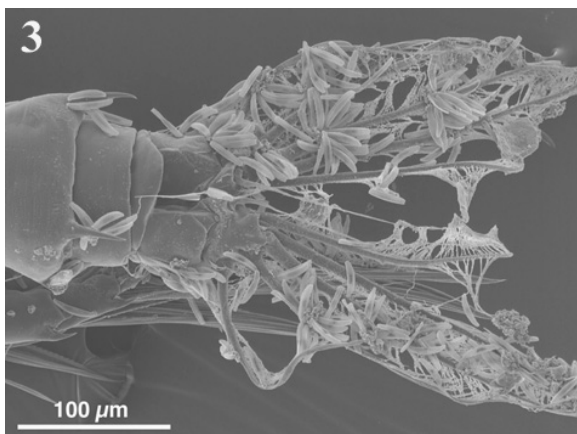
Tüüpilised elupaigad: meri, magevesi, bentos, plankton. Planktonile on iseloomulikud sinivetikad, rohevetikad, ränivetikad, dinoflagellaadid, haptofüüdid, krüsofüüdid. Eri rühmad on meres ja magevees erinevalt esindatud. Sinivetikad ja rohevetikad on väga liigi- ja vormirohked magevees; ookeanis on need rühmad esindatud peamiselt kokoidsete piko-suuruses sinivetikate-na (<2µm) ja *Trichodesmium* filamentidega, ning rohevetikad monaadsete mikroflagellaatidega. Dinoflagellaadid on levinud nii mage- kui merevees, kuid on palju arvukamad ja liigirikamad meres. Ränivetikad on pea võrdselt esindatud nii mage- kui merevees.

Veekogudes võivad vetikad kui:

- bentos
- perifüüton
- fütoplankton



Joonis 1.7: Endoliitiline vetikas kasvab poorse ja pehme kivimi sees moodustades vahel lausalise kihi kivimi pinna all.



Joonis 1.8: Ränivetikas *Facula hyalina* kasvab epizoidselt aerjalalise *Acartia bispinosa* peal.

Bentos — organismid, mis kasvavad veekogu põhjal. See jaotub omakorda:

Litofüütne Vetikad, mis on kinnitunud kivi/kalju pinnale.

Endoliitiline Vetikas, mis uuristub ja elab kivi sees (tavaliselt pehmed kivimid, nagu lubjakivi (Joonis 1.7)).

Epipeelne Selliselt nimetatakse liival või mudal kasvavaid vetikaid. Liival kasvavaid nimetatakse ka *psamofüütideks*.

Perifüütne — Organismid mis on kinnitunud veelastele taimedele. Need võivad omakorda olla:

Epifüütne Kinnitunud veetaimede pinnale.

Endofüütne Veetaimede sees elavad vetikad.

Epizoidne Vetikad mis kinnituvad loomade pinnale (Joonis 1.8). Üldiselt harvem nähtus. Näiteks paljud perekonna *Colacium* (*Euglenophyta*) liigid kasvavad kinnitunult mesozooplankterita pinnale

Endozoidsed Elavad loomade sees.

Fütoplankton — Need on vetikad mis hõljuvad veesambas sihitult või ujuvad, kuid ei suuda vastu seista vee liikumistele (hoovused, keerised).

Etümoloogiliselt tuleneb fütoplankton Kreeka sõnadest *phytos*, mis tähendab taime ja teisest Kreeka tüvest *plankton*, mis tähendab hulkujat, ringiuitajat. Definitsiooni järgi tähistab fütoplankton taimset hõljumit – ehk siis fotosünteesilisi organisme (vetikaid) mis hõljuvad vabalt veekihi, enamasti jõgede, järvede ja merede ülemises, valgustatud veekihi (eufootilises kihis). Paljud fütoplankterid on võimelised aktiivselt liikuma (viburi abil), kuid definitsiooni järgi on nende liikumisvõime liiga napp, ületamaks hoovuste ja vekeeriste mõju. Nad ei suuda vastu ujuda hoovustele. Ehks isi on tegemist tõeliste hõljustega — kuigi mitte *passiivsete* hõljustega, nagu pahatihti neid defineeritakse. Fütoplankterid võivad olla vägagi aktiivsed liikujad, suhtelisel skaalal mitmeid kehapikkusi sekundis.

Fütoplanktoni seisukohalt jaotub planktiline elukeskkond vertikaalselt peamiselt kaheks oluliseks osaks:

(eu)footiline kiht pindmine kiht kus on veel piisavalt valgust, et 24h arvestuses fotosüntees ületaks hingamiskaod (toimub netto produktsioon). Seda nimetatakse ka produktiivseks kihiks.

afootiline kiht paikneb eufootilise kihi all; hingamiskaod vetikatel on suuremad kui fotosünteesiline produktsioon

Kompensatsioonisügavus — eraldab eufotilist ja afootilist kihti.

1.8.1 Maismaa keskkond

Maismaal, mullas on ositi tavalised samad liigid mis elavad magevees. Teised vetikad on kohastunud eluks kaljudel/kividel, asustades substraadi pinda, kasvades kivi pinna õnarustes ja orvakestes või koguni kivi sisemuses; viimasel juhul siiski heledavärviliste kivimite diskreetse pinnalähesuses sügavuses, sageli järgides pinna relieefi. Vetikaid on ka kõrbetes. Näiteks Antarktika jäävabade kõrbete poorsetes kivimites nende pinnakihi all. Aga ka kuuma kõrbetes. Külmakõrbetes on sagedamini rohevetikad, e.g. *Hemichloris antarctica*, kuumakõrbetes seevastu sinivetikad, e.g. *Chroococcidopsis*.

1.8.2 Magevee keskkond

Laias laastus kaks keskkonnatüüpi:

1. Järved tiigid ehk *lentilised* keskkonnad.
2. Jõesed ja ojades ehk *lotilised* keskkonnad.

Jõgede vetikad on sellised, mis suudavad end stabiilsele substraadile kinnitada. Põhiliselt kinnitunud ränivetikad, sinivetikad ja rohevetikad (*Stigeoclonium*, *Cladophora*). Fütoplanktonit on vähe, kuna see kantakse kohe minema. V.a. suurtes, aeglaselt voolavates jõgedes.

Järvedes eristatakse järgmisi bentiilisi tsoone:

Supralitoraali Veepiirist ülalpool, tuulise ilmaga avatud lainetusele ja pritsmetele. Vetikaid on siin vähe kuna liiv on abrasiivne kui laine seda rullib ja vaigse ilmaga kollitab kuivus.

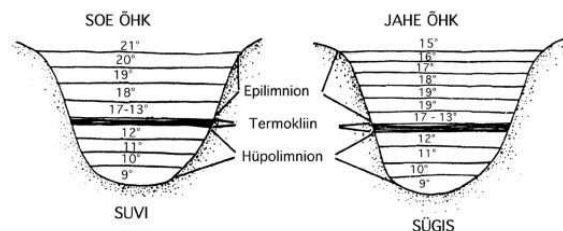
Litoraali Veepiirist ca. 6m sügavuseni, s.o. maksimaalne sügavus kus juurduvad veel veesisesed kõrgemad taimed. See on järve kõige produktiivsem osa, suur biomass, palju perifüütonit — eriti ränivetikaid ja desmideesid.

Sublitoraali Jätkeb litoraali alampiirist kuni kompensatsioonisügavuseni.

Profundaali Kompensatsioonipunktist allpool — siin vaid heterotroofsed organismid, vetikate puhkevormid — spoorid, tsüstid.

1.8.3 Järvede troofsus

Järvede troofsus on iseloomustatud produktiivsusega (i.e. biomassi muutus ajaühikus) või biomassiga (ajahetkel).



Joonis 1.9: Stratifikatsioon järves, hüppekiht ehk metalimnion eristab pindmise epilimnioni sügavamal asuvast hüpolimnionist

Oligotroofsed Suhteliselt sügavad, madala produktiivsusega. Litoraali ja sublitoraali moodustavad enamasti ainult kitsa tsooni. Laialdane profundaali. Tugevat hapnikupuudust ei esine. Vetikaliike on palju, eriti ränivetikaid ja desmideesid. Üksikute liikide arvukus on suhteliselt madal, biomass samuti madal.

Eutroofsed Madalad, vanad, laialdase litoraalse ja sublitoraalse vööndiga, väiksema profundaaliga. Liike vähem aga biomass suurem. Sageli sinivetikad ja rohevetikad.

Oligotroofssetes vetes on peremeestaime mõju epifüüdile koostlust määrav tegur. Juurtega pinnasest võetud toitainetest osa kandub ka epifüüdile. Kui vesi on toitaineterikkam, siis selline kandumine muutub tähtsusetuks ja epifüütide arvukus ja koosseis iseloomustab vee kvaliteeti/omadusi.

Reeglina on perifüüton peremeestaimele kahjulik, kuna see varjutab peremeestaime. See on eriti oluline magekeekogudes, mis on enamasti kõike muud kui selgeveelised. Peremeestaime limane pind võib takistada perifüütoni teket.

1.8.4 Termiline kihistumine ehk stratifikatsioon

Stratifikatsioon esineb, kui pinnakihid on päikese poolt soojendatud. Pinnavesi on soojem ja seetõttu väiksema tihedusega; seda nimetatakse *epilimnioniks* (v.t. Joonis 1.9). Tihedamat, jahedamat põhjakihti nimetatakse *hüpolimnioniks*. Neid kihte eraldab *termokliin*, i.e. kiht kus toimub (suhteliselt) järsk temperatuuri muutus mõne meetri ulatuses. Näiteks parasvöötme järvedes on tavaline, et 10 – 13 meetril temperatuur langeb 21°C – 10°C.

Üldiselt on termiliselt kihistunud järved madala produktiivsusega, sest eufotiline kiht langeb sageli kokku epilimnioniga ja vetikate fotosünteesi tulemusena ammendatakse toitained. Kui mingi organism sureb, siis vajub see hüpolimnioni ja laguneb seal. Vabanevad toitai-



Joonis 1.10: Veekihi segunemine esineb aegadel, kui puudub stratifikatsioon. Meie laiuskraadil tüüpiliselt kevadel ja sügisel.

ned jäävad hüpolimnioni, kuna vertikaalne veevahetus läbi termokliini on tühine. Samal ajal epilimnion tasapisi kuid pidevalt vaesub toitainetest.

Märkimisväärsem veevahetus toimub vaid *segunemise* ajal (Joonis 1.10). Parasvöötmes toimuvad segunemised tavaliselt kevadel ja sügisel. Siis pinnavesi jahtub, tiheneb ja vajub, põhjustades termilise kihistumise kadumist. Toitaineterikas vesi tuuakse pinnakihti ning kui temperatuur ja valgustingimused on soodsad järgneb fütoplanktoni õitseng. Pärat kevadist segunemist järgneb reeglina tugavam fütoplanktoni õitseng võrreldes sügisese segunemisega. Selle põhjuseks on kevadised paremad ja järjest paranevad valgustingimused. Samas pidev segunemine ei pruugi sootuks sobida fütoplanktoni arengule. Niimelt kui segunenud vee kiht on oluliselt paksem kui eufootiline kiht, viibivad fütoplankterid tugevasti segunenud veekogus liiga lühikest aega eufootilises kihis kompenseerimaks hingamise ja muid kadusid. Seega ideaalilähedane on segunemise (mis toob toitaineid) ja mõõduka stratifikatsiooni (mis tagab fütoplankterite pikema viibimise eufootilises kihis) vaheldumine.

1.8.5 Mere keskkond

Jagatakse laias laastus kaheks, millel kummalgil on omad alajaotused (Joonis 1.11):

Pelaagiline keskkond Selle moodustab ookeanivesi

Neriitiline piirkond/provints Kõrge tõusuvee piirist kuna ca. 200m sügavuseni. See on ka enamasti mandrilava ehk shelfi piirkond ja seda nimetatakse ka shelfialaks

Okeaaniline piirkond/provints Sügavust on rohkem kui 200m

Eufootiline e. epipelaagiline tsoon

Pinnakihist kuni max. 200m sügavuseni. Fotosüntees toimub selles osas. Eufootilise kihi paksus sõltub vee läbipaistvusest, olles oligotroofsete ookeanide keskosades 200 m, kuid shelfialadel ja eutroofsemates piirkondades palju vähem

Afootiline tsoon Kiht 200m allpool. Liiga vähe valgust fotosünteesiks

Bentiline keskkond Ookeanipõhi

Litoraalne piirkond/provints Defineeritud kui tõusu ja mõõna vaheline ala. Tõus ja mõõn varieeruvad maailma eri paiguis kaunis oluliselt. Vahel on see nulli lähedane (Läänemeri), maksimaalne on 15m (Bay of Fundy, Kanada idarannik)

Sublitoraalne piirkond/provints Mõõnapiirist kuni 200m sügavuseni (mandrilava piir). Selles tsoonis kasvavad suured puna ja pruunvetikad. Nende vetikate leviku maksimaalne sügavus sõltub vee hõljumissaldusest ja sellest tulenevalt vee läbipaistvusest. Teisisõnu, kui sügavale valgus ulatub. Oligotroofsetes ookeanides on vetikaid leitud 268m sügavuselt (punavetikad), mõningaid endoliitilisi sinivetikaid on leitud 300m sügavuselt

Bathüaal 200 – 4000m. Mandrinõlv ehk geomorfoloogiline provints

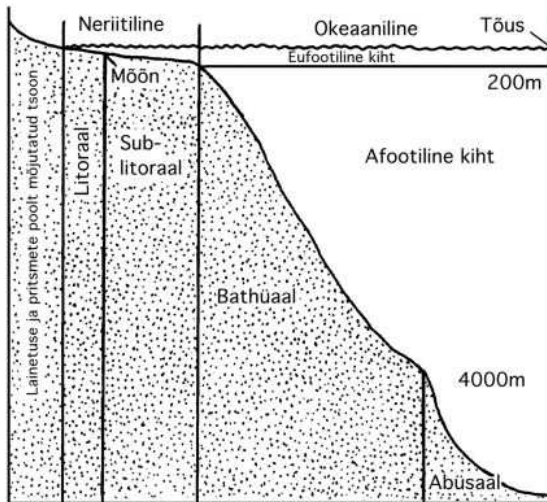
Abüsaal Üle 4000m. Seda on enam kui 80% bentiliselt keskkonnast

Termiline kihistumine on omane ka ookeanidele. Selle tulemuseks on toitainete nappus ja fütoplanktoni vähesus.

1.8.6 Apvelling

Apvellingu¹ eestikeelne nimetus, *süvaveetõus*, ei ole otsene tõlge, aga mis veel halvem — pole täpne. Termin ise märgib sündmust, kus külm, toitaineterikas pinnakihi alune vesi tõuseb erinevatel põhjustel pinnale. Toitainete rohkuse ja valguse koosmõjul järgneb sellele reeglina fütoplanktoni õitseng. Vale on eestikeelse tõlke juures see, et tavaliselt ei tõuse pinnale kunagi süvavesi, vaid ainult termokliini alune vesi. Ookeanides tähendab see ca.

¹ingl. k. upwelling



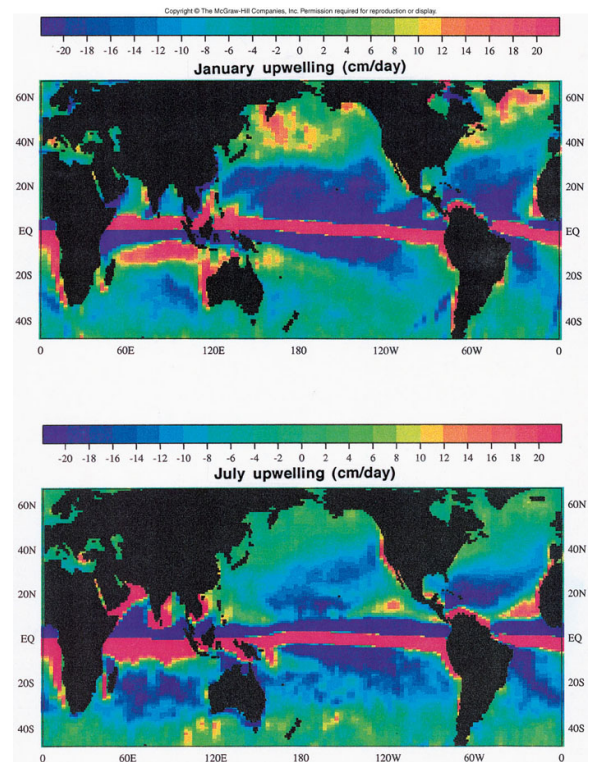
Joonis 1.11: Ookeani elupaikade skemaatiline jaotus

100 – 200m sügavust, samas kui süvaveeks (ingl. k. deep water) nimetatakse ookeanide põhjakihtide lähedast vett (ca 4000m). See ei tõuse aga naljalt kusagile. Seetõttu on (ehk) mõistlik kasutada ingliskeelset laenu – apvelling. Paraku on ka see probleemidega: okeanograafias on veel terminid ‘downwelling’ ning ‘outwelling’, mis viiks laenude hulga ebamugavalt suureks.

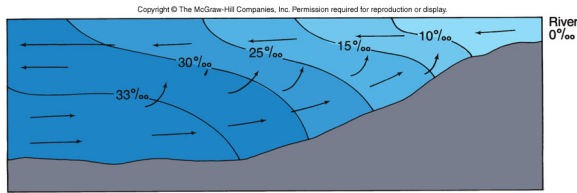
Apvellingu põhjused

Globaalselt suured apvellingu alad on Antarktika ümbuses. Jääserv jahutab vett, mille tulemusena see muutub raskemaks ja vajub. See veemass kantakse hoovustega kirdesse. Veemassid mis pindmist, vajuvat veemassi asendavad tulevad loodest ja on temperatuurilt soojemad, kuigi pärinevad sügavamatest kihtidest. See veemass tõuseb pinnale, põhjustades hiiglasliku apvellingu piirkonna.

Teine sagedasem juhtum on, et rannikuhoovus keeras järsult rannikust emmale, avamere suunas. See põhjustab külma pinnakihi aluse vee pinnaletõusmist, mis asendab pinnavett. Äkiline hoovuse pööramine võib olla tingitud tugevatest maatuultest või maakera pöörlemisest tingitud efektidest. *Coriolise* jõud (tingitud maakera pöörlemisest) põhjustab põhjapoolkeral veemasside (ka õhumasside) pöördumise liikumissuunast paremale (lõunapoolkeral vasakule). Kui pinnaveekihtide liikumine oli tingitud tuultest, siis liigub vesi ca. 45° tuule suunast paremale (põhjapoolkeral) või vasakule (lõunapoolkeral). Pinnakihi alustele kihtidele mõjub jõud juba 45° algsest tuule suunast, nendele mõjub aga samuti Coriolise jõud ja nii liiguvad need kihid veel suurema nurga all tuule suuna-



Joonis 1.12: Maailmamere olulisemad apvellingupiirkonnad (punasega)



Joonis 1.13: Osaliselt segunenud estuaar

ga võrreldes. Kokkuvõttes teeb tuulest aetud vee liikumissuund sügavuse suurenedes spiraali; liikumiskiirus väheneb kogu aja sügavuse suurenedes, kuid suund muutub teatud sügavusel (Coriolise jõust tingituna) algsega vastupidiseks. Netto vee transport on 90° tuule suuna suhtes, paremale põhjapoolkeral ja vasakule lõunapoolkeral. Seda spiraali nimetatakse selle avastaja norra okeanograafi järgi Ekmani spiraaliks. *Ekmani spiraal* on üks tavalisemaid rannikuapvelilngute põhjustajaid (e.g. Galicia rannik põhja Hispaanias). Apvelilngu alad on aga maailmamere produktiivsuse lipulaevad, kust tuleb ka lõviosa kogu globaalsest kalapüügist (Peruu, Kalifornia, Somaali etc. apvellin-gupiirkonnad; Joonis 1.12).

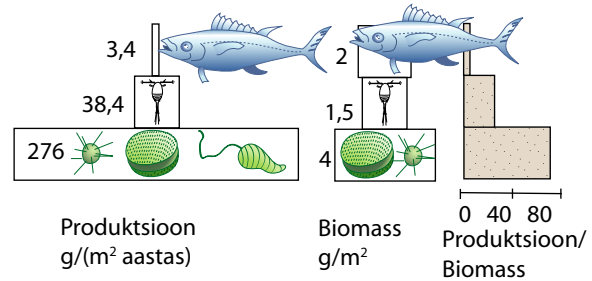
1.8.7 Estuaarid

Estuaarid on poolsuletud rannikualad, millel on vaba ühendus merega (Joonis 1.13).

Estuaaride iseloomulikud jooned: tugevasti mõjutatud tõusude-mõõnade poolt; merevesi on segunenud sissetulevate jõgede mageda veega. Organismid kes siin elavad on soolsuse ja temperatuuri kõikumiste suhtes tolerantid: *eurütermsed* ja *eurühaliinsed*. Vatandina ookeanilises provintsis elavaile, mis on tavaliselt stenotermilised ja stenohaliinsed. Estuaaride põhjataimestil on ke-sine, sageli on põhi mudane. Produktioon on aga suur, seda eeskätt tänu ohtrale toitainete juurdevoole jõgede kaudu. Produktiooni kipub sageli piirama aga vee vähe-ne läbipaistvus, mis samuti on jõgedest toodud setete ta-gajärg. Võrreldes ookeanide keskosaga on aga estuaarid väga kõrge produktiooniga

1.8.8 Maa ja vee kui elukeskkonna võrdlus

Mitmed olulised, organisme mõjutavad tegurid erinevad kui öö ja päev veekeskkonna ja maismaa vahel. Olulisemad on temperatuur ja kekkonna viskoossus. Osaliselt sellest tingitult on täiesti erinev ka ökosüsteemi toimimine vees ja maismaal.



Joonis 1.14: Kolme troofilise taseme produktiooni ja biomassi püramiidid pelagiaalis

Temperatuur

Võrreldes maismaaga on vesi väga stabiilse temperatuuriga keskkond. Kui maismaal varieerub temperatuur vahemikus -50°C kuni $+70^\circ\text{C}$, siis vesi arusaadavalt külmumispunktist allapoole ei jahtu. Magevee külmumispunkt on 0°C , vee soolsuse suurenedes see pisut langeb ja ookeanis on vee külmumispunkt umbes -1.7°C . Ka maksimumtemperatuurid on vees palju tagasihoidlikumad — madalates troopilistes laguunides oluliselt mitte rohkem kui $+30^\circ\text{C}$; kõik tänu vee suurele soojusmahtuvusele. Kuna vee soojusmahtuvus on suur, siis on ka temperatuurikõikumised (e.g. ööpäevased) vee keskkonnas palju väiksemad kui maismaal.

Viskoossus

Viskoossus ehk sisehõõrdumine avaldub selles, et vedelike voolamine lakkab pärast seda põhjustanud jõu lakkamist. Viskoossusel on põhimõtteliselt erinev toime suurtele ja kiiretele ning väikestele ja aeglastele organismidele. Seda jõu kirjeldab Reynoldsi arv (v.t. alapeatükk 3.1.1). Väikeste organismide jaoks on vee viskoossus suur (madalad Reynoldsi arvud) ja nad elavad praktiliselt inertsiivas keskkonnas. Öhu viskoossus (maismaa keskkond) on aga väga väike ja ka pisikesed organismid elavad inertsiivsest mõjutatult.

Biomassi ja produktiooni suhe

Maismaal iseloomustab vegetatsiooni suur biomass ja suhteliselt väike produktioon. Iseäranis suurendavad massi puitunud tugistruktuurid. Vees ei ole selliseid tugistruktuurid vajalikud ja biomass on suhteliselt madal. Planktonis on tavaline, et vetikarakk jaguneb keskmiselt kord päevas. S.t. päevane produktioon võrdub biomassiga. Piltlikult tähendaks see metsas puude hulga (massi) kahekordistumise ühe ööpäevaga.

Teine oluline aspekt — suur osa fütoplanktoni suurest

produksioonist tarbitakse koheselt herbivooride poolt. See takistab biomassi akumulatsiooni ja vetikaõitsengute teket. On tavaline, et fütoplanktoni biomass püsib stabiilsena, kuigi produktsiooni võrdub biomassiga. S.t. kogu produktsioon tarbitakse herbivooride poolt. Maismaal on tüüpiliselt taimede produktsioon märksa suurem kui herbivoorne tarbimine.

Võrreldes fütoplanktoniga on herbivooride biomass planktonis väga suur, enamasti vähemalt samas suurusjärgus. Pole ime, kui fütoplankton, tänu oma kiirele produktsioonile, tagab hea äraelamise herbivooride armeele, mis ületab fütoplanktoni biomassi. Maismaal on herbivooride (kitsed, jänessed, aga ka putukad) biomass reeglina märksa tagasihoidlikum kui taimne biomass.

Peatükk 2

Ökoloogia teooriad

Olulisemaid teemasid ökoloogias: kas koosluse struktuuri ja populatsioonide suuruse määrab (i) bioloogilised interaktsioonid ja konkurents (organismide vahel) või (ii) välised faktorid, nagu kliimaatilised tegurid, ümbritseva keskkonna äkilised muutused, toitainete dünaamika, füüsikalised ja keemilised tegurid, jms.

Kaks koolkonda — esimesed rõhutavad konkurentsi määravat tähtsust (lähtuvalt muuhulgas Darwini evolutsiooniteooriast). See koolkond seostub ökoloogilise tasakaalu teooriaga.

Konkurentsiteooria tuleneb algselt Gause (1934) eksperimentidest erinevate mikroorganismidega. Need eksperimentid viisid konkurentse elimineerimise printsiibi¹ ja hiljem nishi teooria tekkimiseni. See koolkond eeldab, et liigid on looduses oma maksimaalsele tihedusele väga lähedal ning konkureerivad omavahel limiteerivate ressursside pärast. Kui kaks liiki hõlmavad sama nishi, tõrjub üks teise paratamatult välja — konkurentse elimineerimise teel. Selle printsiibi alusel kirjutas Hutchinson (1961) oma kuulsa artikli 'planktoni parakoksist'.

Teine koolkond rõhutab — loodus ei ole (pea-aegu) kunagi tasakaaluolekus ja on täiesti võimatu ette ennustada, millised liigid kus ja kui arvukalt esinevad.

Esimene koolkond on jõudnud pessimistlikku järelduseni, et on praktiliselt võimatu uurida ja mõista *tegu-reid mis määravad fütoplanktoni liikgilise koosseisu ja arvukuse muutusi*. Teised on jäänud optimistlikumaks ja üritavad teoreetiliste, empiiriliste ning eksperimentaalsete uuringute abil näha seoseid ja seaduspärasusi fütoplanktoni esinemise mustrites. Usuvad, et on võimalik mõista mehhanisme, mis mõjutavad liikide esinemissagedust.

Täpseid etteennustusi on siiski praktiliselt võimatu teha. Arvestades bioloogiliste süsteemide mitmekesisust ja kompleksust. See väljendub näiteks süsteemi ootamatus muutumises uuele, kompleksemale tasemele, või kaootilistes muutustes. Kui süsteemi keerukus ületab läven-

di, kus ennustamine muutub võimatuks, tekitavad isegi väga väikesed keskkonnatingimuste muutused suuri fluktuatsioone ja ebaregulaarsusi. Näib, nagu käituks süsteem oma 'vaba tahte' järgi, proovides ja katsetades erinevaid arenguvariante.

Konkurentsisuhteid fütoplanktonikooslustes uurides on olulised järgmised asjaolud:

- Olulised ei ole mitte niivõrd toitainete kontsentratsioonid keskkonnas, kuivõrd toitainete vood rakku ja seal välja.
- Toitainetega seotud keemilised protsessid fütoplanktonikooslustes on enamasti kiiremad kui meie uurimismeetodid võimaldavad mõõta (erinevad ajaskaalad).
- Fütoplanktoni kasvu limiteerivate toitainete kontsentratsioonid on tihti madalamad kui analüüsimeetodite tundlikkus.

Keskised kontseptsioonid fütoplanktoni ökoloogia teoorias on veel nn. ülalt alla ja alt üles kontroll planktoni dünaamikas. Ülalt alla² kontseptsiooni autor on Porter (1977). Selle teooria kohaselt määrab fütoplanktoni liigilist koostist, struktuuri, dünaamikat ja biomassi ülalt alla kontroll või surve — s.t. herbivooria. Sellele vastand — alt üles³ kontseptsioon väidab, et fütoplankton on peamiselt toitainete, mitte herbivooride kontrolli all.

Üldiselt on fütoplanktoni dünaamika seisukohalt olulised kolm mehhanismi:

1. Kasv ja sellega seonduv: fotosüntees, toitainete omastamine, ressursside kogumise strateegiad. Ehk siis kõik mis maksimeerib kasvu.
2. Kao protsessid, sh. ressursikonkurentsis allajäämine, herbivooriakoad, settimine, parasitism ja viirused,

¹competitive exclusion

²top-down control

³bottom-up control

väljauhtumised, füsioloogiline surm. Ehk siis kõik mis minimeerib kadusid.

- Keemiline suhtlus ehk allelopaatia. Allelopaatilised ained on sekundaarsed metaboliidid, mida eritatakse keskkonda ja mis inhibeerivad konkurentide kasvu, või on neile otseselt või kaudselt toksilised.

2.1 Nišši kontseptsioon

Nišši kontseptsioon on ökoloogia üks alustalasid (Vandermeer, 1972). Konkurentsi teooria üks olulisemaid järeldusi on aksioom: *üks liik — üks nišš* (Gause, 1964). Nišš on endiselt ökoloogia üks olulisemaid kontseptsioone. Paraku on nišši looduses raske mõõta, vaatamata selle suunalisele uurimistöele (Levins, 1968; Harris, 1986).

2.2 Tasakaalu teooria

Taskaaluteooria⁴ peamine väide: kõik niššid looduses on liikidest küllastunud. Taskaaluteooria ja konkurentsi teooria olulisemad eeldused on järgmised:

- Stabiilselt koeksisteerivad liigid peavad keskkonnarekursse erinevalt kasutama.
- Stabiilselt koeksisteerivate liikide arv sõltub niššide kattuvusest ja nišši laiusest.

2.3 Mitte-tasakaalu teooria

Mitte-tasakaalu teooria esindab teist äärmust:

- Konkurentsisuhted liikide vahel on minimaalsed.
- Koosluse struktuuri määravad keskkonningimuste eripärad.

Väidetavalt on palju kooslusi, mis liigi tasemel ei ole konkurentses taskaalu seisundis⁵ (parasvöötme metsad, troopilised vihmametsad, fütoplanktoni kooslused, rohttaimede kooslused).

2.4 Hutchinson'i 'Planktoni Paradoks'

Hutchinson'i Planktoni Paradoks' on aastakümneid pidevalt tsiteeritud, kui arutuse all on fütoplanktoni konkurentsisuhted. Paradoks seisneb näilises vastuolus liikide

⁴Equilibrium theory

⁵competitive equilibrium

konkurentse elimineerimise printsiibi ja tegeliku suure liikide arvu vahel fütoplanktonikooslustes. Hiljem on katsetega näidatud, et liigid võivad konkurentile vaatamata stabiilselt koos eksisteerida. Teoreetilised arvutused on näidanud (Huisman & Weissing, 1999), et mitmeliigilistes süsteemides on ka välistingimuste täieliku stabiilsuse juures liikidevahelised interaktsioonid sedavõrd mitmetahulised, et süsteemis tekivad iseeneslikut katootilised fluktuatsioonid, mis välistavad tasakaalu tekkimise ja liikide konkurentse elimineerimise.

2.5 Connell'i häiringute hüpotees

Konkurentne elimineerimine saab toimuda ainult teatud tasakaaluseisundi saabudes, mille saavutamine teadagi võtab aega. Kui enne tasakaalu saabumist toimub mingi keskkonnamuutus (e.g. lisandub teatud hulk toitaineid; vee segunemine tormituule tõttu), võib see muuta liikide konkurentsi võimet ja süsteem paiskub 'ajas tagasi' hakkab liikuma juba sootuks teise tasakaaluseisundi poole. Sellised häiringud taksitavad tasakaaluseisundi saavutamist. Connell'i (1978) hüpoteesi järgi toimuvad reaalses looduses häiringud piisava sagedusega, mis takistab realselt tasakaaluseisuni tekkimist ja seega liikide konkurentset elimineerimist. See võimaldab liigilise mitmekesisuse säilimist ja on ehk enim tsiteeritud hüpotees seletamaks Hutchinson'i Planktoni Paradoksi.

2.6 Diversiteet

Mitmekesisus ehk diversiteet on peamiselt mõistetav, kui liikide arv mingis ruumi/pinnaühikus. Ökoloogiliselt mõtestatum mitmekesisuse mõõt võtab arvesse ka liikide domineerimist — ökoloogiliselt on suur vahe, kas meil on kümme liiki kõik võrdselt esindatud, või moodustab üks liik 90% biomassist ja ülejäänud üheksa liiki kokku 10%. Mitmekesisus kui matemaatiline mõiste tuleneb informatsiooniteooriast. Kõige levinum bioloogiline mitmekesisuse mõõt ökoloogias on Shannoni-Weaveri (Shannon, 1948) indeks (H):

$$H = - \sum \frac{b_i}{B} \log_2 \left(\frac{b_i}{B} \right) \quad (2.1)$$

Mida rohkem on liike, seda suurem on H. Mida ühtlasemalt on liikide biomass jaotunud, seda suurem H, kuni:

$$H_{\max} = \log_2 S \quad (2.2)$$

kus s on liikide koguarv. Liikide biomassi jaotumise võrdsust on samuti võimalik numbriliselt määrata:

$$E_s = \frac{H}{H_{\max}} \quad (2.3)$$

kus b_i on i -nda liigi biomass, B on kõigi liikide summaarne biomass

Osa II

Füüsikaline-keemiline keskkond

Peatükk 3

Turbulents ja segunemine

Veekogud on oma olemuselt 'turbulentsed' keskkonnad. Erineva skaalaga turbulents tekib tuule ja lainetegevus koosmõjus päikesekiirgusest tingitud soojenemisega, looded, aga ka Maa pöörlemine. Veekogudes tekitavad turbulentsi tuul, lained ja hoovused ookeanides liksaks veel looded. Turbulentsist tekitud vee liikumine võib fütoplanktoni laike nii hajutada kui kontsentreerida. Fütoplanktoni liigid on erineva turbulentsitaluvusega (1991) ja see erinevus mõjutab liikidevahelist konkurentsi, samuti suktsessiooni ja õitsengute tekkimise tõenäosust.

3.1 Viskoossus

Vesi on üks voolavamaid aineid üldse. Kuid võrreldes näiteks õhuga, on vesi küllaltki viskoosne. Vee viskoossusel on aga täiesti põhimõtteliselt erinev toime suurtele ja kiiretele organismidele ning väikestele ja aeglaselt liikuvatele organismidele. Matemaatiliselt kirjeldab viskoossuse mõju organismidele dimensioonitu Reynolds'i arv.

3.1.1 Reynolds'i arv

Kõigile reaalsetele vedelikele ja gaasidele on omane viskoossus ehk *sisehõordumine*. Sisehõordumiseta on ideaalne vedelik või ideaalne gaas – need on aga abstraktsioonid mida reaalsuses ei esine. Viskoossus avaldub selles, et vedelikus või gaasis tekkinud liikumine lakkab pärast seda, kui liikumist esile kutsunud põhjused on kõrvaldatud.

Klassikalised dünaamika seadused (e.g. Newtoni I seadus) lähtuvad eeldusest, et hõordumine liikuva keha ja seda ümbritseva kekkonna vahel on kaduvväike ega mõjuta keha liikumist. Sellisel juhul piisab kehale impulsi andmisest, et keha pidevasse sirgjoonelisse püsiva kiirusega liikumisse saata (inerts'i prinssiip). Liikumapaneva jõu pidev mõju viiba ga pidevalt kiireneva liikumiseni. Hõordumise vabad süsteemid on inertsist määratud.

Vastandiks inertsist määratud süsteemidele on viskoossusest määratud süsteemid. Sellisel juhul ületab ümb-

ritseva keskkonna sisehõordumine täielikult inerti mõju ja keha liikumise säilitamiseks on vajalik jõu pidev mõju. Jõu lõppedes keha peatub koheselt.

Täielikult inertsist ja viskoossusest määratud süsteemid on piirsituatsioonid, mida reaalses elus ette ei tule. Reaalses maailmas iseloomustab tahke keha liikumist vedelikus või gaasis kontiinum nende kahe piirjuhtumi vahel. Igal konkreetsel juhul on asukoht sellel kontiinumil iseloomustatav *Reynolds'i arvuga* (Re). Reynolds'i arv on dimensioonitu suurus, mis näitab süsteemis toimiva inertsuse ja viskoossuse jõudude suhet. Mida suurem on Re , seda suurem on inerts'i mõju; mida väiksem on Re seda suurem on viskoossuse mõju. Mikroorganismid vees elavad väga viskoosses maailmas. Võrreldes nende raku suuruse ja liikumiskiirusega on vee viskoossus väga suur ja inerts praktiliselt puudub (vt. Tabel 3.1).

Reynolds'i arvu leidmine. Reynolds'i arv sõltub vedeliku liikiva keha suurusest ja suhtelisest kiirusest ning vedeliku viskoossusest. Suhtelisest kiirusest seetõttu, et pole vahet, kas vesi on paigal ja keha liigub (ujuv kala), või vastupidi (vee vool kanalis).

$$Re = \frac{l \times v \times \rho}{\nu} \quad (3.1)$$

kus l – iseloomulik pikkus (liikuva keha läbimõõt või voolukanali läbimõõt. m); v – liikumiskiirus (ms^{-1}); ρ – vedeliku tihedus (kgm^{-3}); ν – vedeliku dünaamiline viskoossus ($\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}$).

Tabel 3.1: Mõnele veeorganismidele iseloomulikud Reynoldsi arvud.

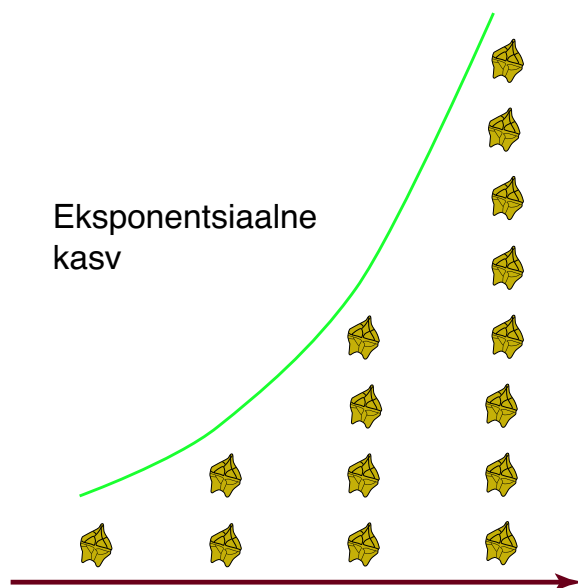
Organism	Re
Vaal (ujub)	10^8
Räim (ujub)	10^5
Pagev zooplankter (1mm)	10^2
Ujuv ripsloom (100µm)	10^{-1}
Vajuv suur ränivetikas (100µm)	10^{-2}
Veevool vesikirbu filtreerimisapa- raadis (1µm läbimõõt)	10^{-3}
Bakter (0.3µm)	10^{-4}

Osa III

Ökofüsiologia

Peatükk 4

Kasv



Joonis 4.1: Eksponeentsiaalne kasv — ressursside piiramatuse ja vaenlaste puudumise viib populatsiooni plahvatusliku suurenemiseni

4.1 Eksponeentsiaalne kasv

Kasv on üks kesksemaid mõisteid fütoplanktoni ökoloogias. Oluline on vahet teha kahel, esmapilgul sünonüümsel mõistel:

- Kasv (brutto kasv)
- Biomassi suurenemine (netto kasv)

Rakkude arv populatsioonis *suureneb rakkude jagunemise* tulemusena. Rakkude arvu *kabekordistumine* võib toimuda täpselt sama ajaintervalli vältel, millest tuleneb, et rakkude arv suureneb *eksponentsiaalselt*. Kasv on oma olemuselt eksponentsiaalne (4.1).

Biomassi suurenemist (või vähenemist) on suhteliselt lihtne mõõta. Kasvu — väga raske. Kui mingeid kadusid

ei ole (herbivooria, rakkude settimine, lüüsumine viiruste poolt) siis on kasv ja biomassi suurenemine võrdsed. Kui kasv ja biomass on võrdsed, siis on biomassi suurenemise kaudu võimalik ka kasvu mõõta. Näiteks vetikate puhaskultuuri eksponentsiaalses kasvufaasis võib arvestada, et kasv (pea-aegu) võrdub biomassi suurenemisega (Tabel 4.1). Looduses on pea alati mingid reaalsed ja arvestatavad kaoprotsessid ja kasvukiiruse mõõtmine looduses on üks vee mikrobioloogia kõvemaid päähkeid.

4.2 Kasvukiiruse matemaatiline väljendus

Mistahes ajahetkel t_1 on populatsiooni suurus N_{t_1} proportsionaalne populatsiooni suurusega N_{t_0} eelneval ajahetkel t_0 :

$$N_{t_1} = xN_{t_0} \quad (4.1)$$

kus x on proportsionaalsuskordaja. Kuna kasv on eksponentsiaalne, väljendatakse x logaritmina. Tavaliselt naturaallogaritmiga, aga alusel 2 (viimasel juhul on tegemist otseselt jagunemiste arvuga ajaühikus).

$$x = e^{\mu} \quad (4.2)$$

kus μ on *eksponentsiaalne kasvukiirus*, ehk *spetsiifiline kasvukiirus*, ehk lihtsalt *kasvukiirus*, võik ka *paljunemiskiirus*, dimensiooniga ajaühikus, tüüpiliselt päevas (päev^{-1}). Kadude puudumisel on kasvukiirus arvatav järgmiselt:

$$\mu = \frac{\ln(N_{t_1}/N_{t_2})}{\Delta t} \quad (4.3)$$

kus $\Delta t = t_1 - t_0$ on ajainterval (päevades).

Kasvukiirus μ on üks olulisemaid parameetreid vetikate ökoloogias¹ μ on samuti proportsionaalsuskordaja, kui kasvu väljendada diferentsiaalvõrrandina:

$$\frac{dN}{dt} = \mu N \quad (4.4)$$

Ehk: kadude puudumisel on populatsiooni muutumise kiirus ajas ($\frac{dN}{dt}$) proportsionaalne populatsiooni suurusega (N). Võrrandi 4.4 lahendamisel saame 4.3.

Teades kasvukiirust, on lihtne arvutada populatsiooni suurust teatud ajavahemiku järel (eeldades, et kasvukiirus sel ajal ei muutu):

$$N_t = N_0 e^{\mu \Delta t} \quad (4.5)$$

See on eksponentsiaalne kasvukõver.

Pooldumiste arv päevas on teine viis kasvukiirust väljendada. Selle interpretatsioon on mõnevõrra lihtsam/selgem, kui μ . Arvutada saab seda μ põhjal:

$$\frac{\mu}{\ln(2)} \quad (4.6)$$

Pöördväärtus pooldumiste arvust päevas annab *generatsiooniaja* (t_G) — see on aeg mille vältel populatsioon kahekordistub, ehk raku (keskmise) eluiga — pooldumise pooldumiseni. See arvutub ka järgmiselt:

$$t_G = \frac{\ln(2)}{\mu} \quad (4.7)$$

Populatsiooni kasvukiirus (μ) varieerub ajas, sõltudes kasvutingimustest, nagu näiteks ressursside olemasolu, temperatuur, valustingimused, aga ei sõltu herbivooriast ja muudest kadudest. See on populatsiooni seisundi tunnus — kui heas kasvuhuos populatsioon on. Populatsiooni biomassi suurenemine (r) aga sõltub juba olulisel määral kadudest, nagu herbivooria jms.

$$r = \mu - \lambda \quad (4.8)$$

kus λ on kõigi kaoprotsesside summa. Vegetatiivselt paljuneva populatsiooni jaoks ei ole kasvukiirust vähendavaks kaoks tingimata ainult surmaga lõppevad juhtumid (nagu herbivooria, viirusinfektsioonid), vaid ka näiteks *pubkevormide moodustumine*, mis pikas perspektiivis soodustab populatsiooni säilimist. Kuna aga puhkevormid ei paljune aktiivselt, on võib seda eksponentsiaalselt kasvava populatsiooni jaoks lugeda kaoks.

¹Kõik siintoodud kasvukiirusesse puutuv ei ole sugugi ainult vetikatele ainuomane. See kehtib kõigi mikroorganismide kohta, mis paljunevad rakkude jagunedes. E.g. bakterid, algloomad, etc. Mesozooplanktoni kohta, mis paljuneb kohortide kaupa, see enam ei kehti!

Kuna looduses realselt kaasnevad populatsioonide kasvuga alati mingid kaod (λ), siis ei ole populatsiooni tegeliku kasvukiiruse arvutamine sageli võimalik ja selle asemel kasutataksegi populatsiooni netto kasvukiirust r . On üsna oluline vahet teha, et r ja μ on erinevad parameetrid ja neid tuleb ka erinevalt interpreteerida.

4.3 Kasvu piirangud

Pidevalt negatiive nettokasvuga liike ei ole olemas. Iga liik peab teatud tingimustes olema võimeline rohkem järglasi tootma kui indiviide sureb. Samas, eksponentsiaalse kasvukõvera iseloomust on selge, et kuitahes aeglaselt kasvav liik peaks oma eluruumi mingil ajahetkel täielikult täitma, kuna mõlemad kõverad suunduvad lõpmatusse. Reaalses elus seab saadaolevate ressursside piiratus asustustihedusele ülempiiri. Mistahes suremust suurendav protsess, näiteks herbivooria/predatsioon kiskjate poolt, veab seda ülempiiri allapoole, kuna suremuse kompenseerimiseks peab reproduktsioon suurenema, mis aga nõuab veelgi enam ressurse. Isegi aeglaselt kasvav populatsioon (madal r) ammendab õige pea keskkonnaressursid. Kuna ressursid on piiratud ja lõplikud, peab populatsioonil olema mingi ressurssi kättesaadavuse poolt määratud maksimaalne tihedus — seda nimetatakse populatsiooni *keskkonnamahutavuseks*². Liigi keskkonnamahutavust ei ületata, sageli isegi ei saavutata, kuna aegajalt toimuvad populatsiooni seisukohalt katastrofaalsed sündmused mis arvukuse alla viivad (populatsioonitihedusest sõltumatud piirangud), või kasv pidurdub populatsioonitiheduse suurenedes (populatsioonitihedusest sõltuv piirang). Viimast kirjeldab populatsiooni logistiline kasv.

4.3.1 Populatsioonitihedusest sõltumatu piirang

Eksponentsiaalselt kasvavat populatsiooni võivad enne keskkonnamahutavuse saavutamist tabada arvukust vähendavad välised kataklüsmid, millel ei ole midagi tegemist ressursside nappusega. Sellised kataklüsmid on populatsiooni seisukohast katastroofid, olenemata kas neil on midagi pistmist populatsiooni tihedusega või mitte. Näiteks keskkonna füüsikaliste omaduste järsk muutus (temperatuur, kihistumine, jää moodustumine või kadumine), või keemilised muutused (mürgid, järsk anaeroobse keskkonna tekkimine). Näiteks populatsiooni suur tihedus soodustab parasiitide ja viiruste levikut. Taud võib viia suurema osa populatsiooni hukkumisele, kuigi popu-

²carrying capacity

Tabel 4.1: Maksimaalsed kasvukiirused, mis on mõõdetud puhaskultuurides laboritingimustes, pidevas valguses (kui pole teisiti märgitud).

Liik	Temp (°C)	Valgus	μd^{-1}	märkused
SINIVETIKAD				
<i>Microcystis aeruginosa</i>	23	?	1.11	üherakuline vorm
<i>Microcystis aeruginosa</i>	23	küllastav	0.48	kolooniaalne vorm
<i>Synechococcus</i> sp	25	küllastav	2.01	
<i>Anabaena flos-aquae</i>	20	küllastav	0.78	
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	20	küllastav	0.98	
<i>Planktothrix agardii</i>	20	küllastav	0.86	
<i>Limnospira redekei</i>	20	küllastav	1.1	
KRÜPTOMONAADID				
<i>Cryptomonas ovata</i>	23	küllastav 15:9	0.81	

latsiooni kasvuks vajalikud resursid polnud veel ammen-
dunud. Populatsiooni pidev hoidmine allpool kapatsiteet-
ditased on ainult siis võimalik, kui katastrofaalsed häirin-
gud on piisavalt sagedased. Sellisel juhul võib rääkida ka-
tastroofide vahelisest ajast kui populatsiooni kasvu limi-
teerivast faktorist. Kuna sellised katastroofid on tavaliselt
juhusliku iseloomuga, siis ei ole võimalik sellisel viisil po-
pulatsiooni arvukust konstantsel tasemel hoida.

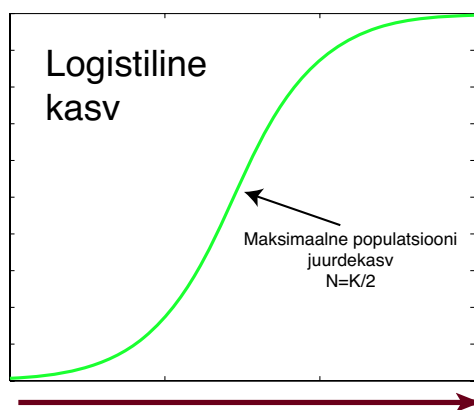
4.3.2 Populatsioonitihedusest sõltuv piirang

Lihtne tõde — populatsioonitiheduse kasvades muutuv-
vad resursid napiks. Sellega hädad ei lõpe, mida tihedam
on populatsioon, seda lihtsam on parasiitidel, haigusete-
kitajatel ja viirustel kanda kinnitada; mida tihedam on
populatsioon, seda rohkem äratav see kiskjate tähelepa-
nu. Kõik need tegurid töötavad selles suunas, et kasvava
populatsiooni nettokasvukiirust negatiivseks viia; kas siis
bruttokasvukiirust alandades, surevust suurendades, või
mõlemat korraga. Aktiivselt kulgevate organismide puhul
võib ka emigratsioon tihedust reguleerivat rolli mängida.

Kuna tegemist on *negatiivse tagasisidega* populatioo-
nitiheduse ja kasvukiiruse vahel, siis on põhjust rääkida
ehtsast *regulatsioonist*. Esmalt, tihedus läheneb kapatsi-
teedile. Kui N ületab kapatsiteedi (K), muutub r negatiiv-
seks ja N väheneb. Ja vastupidi — r on positiivne kuni
 $N < K$. Mida suurem on vahe N ja K vahel, seda suurem
on r . Negatiivset tagasisidet sisaldab ka logistiline kasvu-
kõver.

4.4 Logistiline kasv

Ükski fütoplanktonipopulatsioon ei saa kasvada pikema
aja vältel eksponentsiaalselt, võrrandi 4.5 järgi. Laialt ka-



Joonis 4.2: Logistiline kasvukõver.

statav ja keskkonnamahutavust ja negatiivset tagasisidet
sisaldav kasvukõver on logistiline võrrand:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K} \quad (4.9)$$

Logistilise kasvukõvera järgi ei ole populatsiooni kas-
vukiirus konstantne, vaid see väheneb, vastavalt popu-
latsioonitiheduse suurenemisele (ja resursside ammendu-
misele) — toimub *negatiivne tagasiside*. Keskkonnamahutavuse määrab parameeter K (populatsioonitiheduse ühikud — rakku ml^{-1} või $mg\ ml^{-1}$, sama mis N). Alguses, kui N on väike, siis on $(K-N)/K$ lähedane ühele ja popu-
latsioon kasvab eksponentsiaalselt. Kui N läheneb K -
le, muutub $(K-N)/K$ tasapisi nulliks, populatsioon saavutab keskkonnamahutavuse ja kasvukiirus läheneb nullile (Joonis 4.2)

Logistilise kasvukõvera järgi on populatsiooni reaalne kasvukiirus väiksem kui maksimaalne kasvukiirus (v.a. lõpmatult madala populatsioonitiheduse korral):

$$r = r_{\max} \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (4.10)$$

mis integreeritud kujul on järgmine:

$$N_t = \frac{K}{1 + \frac{K-N_0}{N_0} e^{-r_{\max} t}} \quad (4.11)$$

Logistilise kasvukõvera S-kujulisusest nähtub, et absoluutne juurdekasv on maksimaalne siik ku $N = K/2$. Logistiline kasvukõver oletab, et negatiivne tagasiside toimib juba väga väikese populatsioonitiheduse korral. See on ainult siis nii, kui ressursid on sedavõrd napid, et juba minimaalse populatsioonitiheduse korral on tegemist ressursilimitatsiooniga. Reaalselt, kui keskkond ei ole nii ressursivaene, siis on populatsioonile antud teatud 'armu-aeg' ja tihedus võib kasvada teatud künniseni enne kui negatiivne tagasiside kasvukiirust piirama hakkab.

Logistiline kasvukõver anna mingit vihjet keskkonnamahutavuse põhjustele; pole mingit viidet limiteerivale toitainele või mingile muule keskkonna parameetrile, mis populatsiooni kasvu võiks pidurdada. Logistilise kasvukõvera alternatiivne vorm on järgmine:

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} \quad (4.12)$$

Sellisel viisil kirjutatult peegeldab logistiline kasvukõrrand planktoniökoloogia põhilist teoreetilist probleemistikku. Võrrandi parema poole esimene tegur väljendab tavalist eksponentsiaalset kasvu (Valem 4.4). Kui fütoplanktoni populatsioonid kasvavad looduses reaalselt eksponentsiaalsel moel, siis järelikult toimivad neile mingid välised keskkonnamõjud, mis hoiavad populatsioonitiheduse allpool keskkonnamahutavust. Sellisteks välisteks jõududeks võivad olla turbulents, väljauhtumine, kõrge temperatuur, vms., ning need välised faktorid peavad toimima piisava sagedusega. Sellised välisfaktorid toimivad sõltumatult populatsioonitihedusest. Seega alluvad sellised populatsioonid tihedusest sõltumatule (välis)kontrollile (vt. alapeatükk 4.3.1). Selliste vetikapopulatsioonide dünaamika on reeglina väga fluktuatsioon, peegeldades välisfaktorite esinemise kaootilist sagedust.

Valemi 4.12 parema poole teine tegur väljendab otseselt fütoplanktoni tihedusest sõltuvat kontrolli populatsiooni üle. Kui populatsioonitihedus läheneb keskkonnamahutavusele, ammenduvad olulised ressursid, paljunemiskiirus väheneb ja/või suurem suureneb. Igal juhul on kontroll populatsiooni üle bioloogiline ja populatsioonitihedusest sõltuv. Sellised fütoplanktoni populatsioonid on enamasti küllalt stabiilse dünaamikaga — erilist tõblemist ei ole. Kui fütoplanktoni eri populatsioonid

(s.t. eri liigid) on samaaegselt oma keskkonnamahutavuse piirimal, siis tõenäoliselt valitseb nende vahel konkurents ühe või mitme limiteeriva toitainepärast. Kui fütoplanktonit reguleerivad populatsioonitihedusest sõltuvad tegurid, on konkurents ja teised bioloogilised faktorid tõenäoliselt olulisemad fütoplanktoni koosluse struktuuri mõjutajad, kui välised füüsikalised ja keemilised tegurid.

Fütoplanktoni ökoloogia üks peamisi küsimusi ongi sõnastatav järgmiselt: *kas fütoplanktoni kooslust moodustavad liigid on peamiselt populatsioonitihedusest sõltuva või sõltumatute faktorite mõju all?* See ei ole pelgalt akadeemiline huvi; vastusest sõltub siseveekogude ja rannikumere kaitse ning 'management', veeresursside kasutamine inimese poolt jms.

4.4.1 r ja K-strateegid

Valemist 4.12 tuleneb veel üks oluline ökoloogiline printsiip: r ja K-strateegid, kus r ja K tulevad valemi 4.12 parameetritest.

On päevselge, et fütoplanktoni liigid erinevad oma maksimaalse kasvukiiruse poolest — osad on väga kiirekasvulised, teised seda vähem (vt Tabel 4.1). Veel, fütoplanktoni rakuuurus ja kasvukiirus on pöördvõrdelises seoses. Väiksesed rakud on reeglina kiiremaksvulised, kui suured rakud oma madala pindala/ruumala suhtega. Siit on arendatud põhimõte, et fütoplanktoni kooslustes on osad liigid r-strateegid, teised K-strateegid. r-strateegid on (reeglina) väikesed, kiirekasvulised ja varmad kasutama lühiajalisi soodsaid keskkonnamahutavusi. Neid nimetatakse ka *oportunistideks* või *oportunistlikeks liikideks*, s.t. nad kasutavad kiirelt ajutisi võimalusi populatsiooni suurendamiseks. Väiksesest tingituna langevad nad sageli herbivooride saagiks, seega — herbivooriakad on suhteliselt suured. r-strateegid on tüüpilised turbulentsetele keskkondadele — turbulents toob reeglina toitaineid, kuid tekitab ka kadusid. Kadu korvatakse kiiresti suure kasvukiirusega. r-strateegide populatsioonidünaamika on tüüpiliselt hüplik ja ebastabiilne (kiired tõusud vahelduvad suurte kadudega)

Spektri teises otsas on K-strateegid. Need on reeglina suuremad rakud, kasvavad suhteliselt aeglaselt, aga ka nende herbivooriakad on madalad. Sageli on nende arvukus lähedane nende keskkonnamahutavusele (mis on K valemis 4.9). Nende kasvustrateegia ei ole üles ehitatud mitte lühiajaliste võimaluste kasutamisele, vaid tugevale konkurentsile teiste liikidega. Nad on sageli võimelised varuma rakuksesiseid toitainevarusid, sooritama ööpäeva-seid vertikaalseid migratsioone sügavamatesse toitaineterikastesse veekihtidesse. Rakusisesed toitainetevarud võimaldavad üle elada väga toitainetevaeseid perioode. K-

strateegid on tüüpilised kihistunud veega keskkondades, või perioodidel mil on tugev kihistumine.

Reaalselt ei ole r - ja K -strateegid mitte kaks eraldiseisvat poolust, vaid pigem on nende vahel kontiinum. Keskmise rakusuurusega, keskmise toitainete varumise võimega ja keskmise turbulentsitaluvusega — kõigile on ruumi siin ilmas.

Peatükk 5

Resursside omastamine

Populatsioonide käekäik toetub laias laastus kolmele sambale:

1. resursside omastamine
2. kadude vältimine
3. allelopaatia, ehk keemiline kommunikatsioon konkurentidega

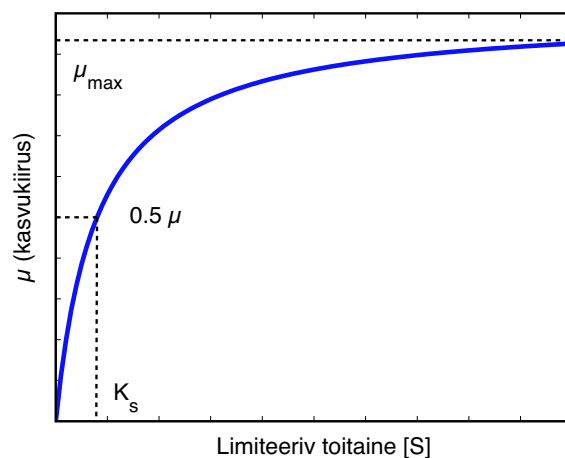
Esmalt oleks vaja defineerida, mis on resursid. Füttoplanktoni puhul tuleb ehk esmalt meelde toitaained ja valgus. Aga kuidas oleks temperatuuriga, turbulentsiga? Või lihtsalt ruum? Resursse on ilmselt eri viisidel defineeritud ja siinkohal kasutaks David Tilmani (1982) määrangut.

Resurss on iga substraat või faktor mis viib populatsiooni kasvu kiirenemiseni, kui selle substraadi või faktori kättesaadavus keskkonnas suureneb ja mida organismid tarbivad/kasutavad ära (Tilman, 1982).

Näiteks taimekoosluse kasv (möödetav kui biomassi lisandumine või populatsiooni suurenemine) võib suurenda kui lisada lämmastikku. Üleväetamine võib küll kasvu pidurdada ja suremust suurendada, kuid ülaltoodud definitsiooni järgi on nitraat ikkagi resurss — tarbitav faktor mis võib potentsiaalselt piirata populatsiooni kasvu.

Sesiilsetel organismidele (nii taimed kui loomad) on ruum oluliseks ressursiks. Suurendades vaba pinda võib populatsiooni kasv hoogustuda ja organismid 'tarbivad' vaba pinda seda koloniseerides ja sellel kasvades.

Paljud faktorid ei ole eeltoodud definitsiooni järgi resursid. Näiteks temperatuur. Temperatuur mõjutab küll otseselt organismide kasvukiirust, kuid seda ei 'tarbita' — temperatuur ei tõuse ega lange. Resursi tase langeb tarbimise tagajärjel ja organismid konkureerivad selle resursi pärast. Seetõttu mõjutab resursi kättesaadavus koosluse struktuuri. Ruumilise heterogeensuse korral võivad organismid küll konkureerida soojemate ja külmemate paikade pärast — näiteks sisalikud kusagil kõrbeluidetel. Sellisel juhul võib soodsaid mikroasupaigad resursiks, mida



Joonis 5.1: Hüperboolne kõver Monod võrrandi järgi. K_s – poolküllastuskonstant.

organismid 'tarbivad', muutes need kättesaamatuks teistele.

5.1 Monod võrrand

Monod võrrand kirjeldab populatsiooni kasvukiiruse sõltuvust limiteeriva toitainete kontsentratsioonist (S) keskkonnas:

$$\mu = \frac{\mu_{\max} S}{K_s + S} \quad (5.1)$$

kus μ on kasvukiirus, μ_{\max} on maksimaalne kasvukiirus toitainete küllastatuse korral, S on limiteeriva toitainete kontsentratsioon, K_s on poolküllastuskonstant — s.o. limiteeriva toitainete kontsentratsioon, mille juures on realiseerunud pool maksimaalsest kasvukiirusest (Joonis 5.1).

Monod võrrand on ökoloogias suhteliselt tuntud ja kasutatav, kuna see seob konkreetse keskkonnaparameetri (S) populatsiooni tasemel vastureaktsiooniga.

Monod võrrand on sisuliselt identne Michaelis-Menten'i kineetikaga, mis kirjeldab reaktsioonikiiruse sõltuvust lähteaine kontsentratsioonist.

5.2 Toitainete omastamine

Dugdale (1967) formaliseeris olemasoleva informatsiooni ja leidis positiivse seose limiteeriva toitaine kontsentratsiooni ja toitaine omastamise kiiruse vahel:

$$V = \frac{V_{\max} S}{(K_s + S)} \quad (5.2)$$

Nagu näha, on Michaelis-Menteni võrrand (5.2) analoogne Monod võrrandiga (5.1).

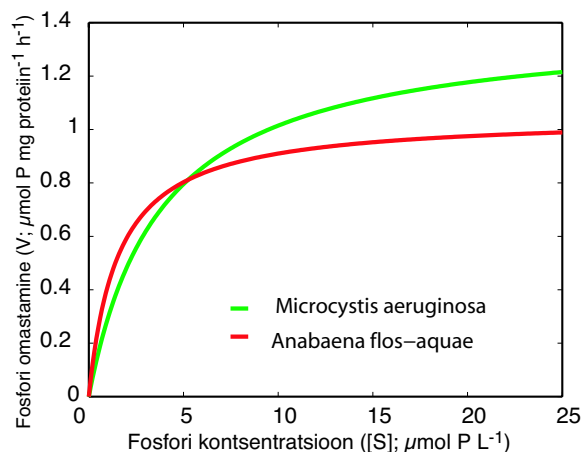
K_s on väga oluline liigispetsiifiline parameeter, mis määrab liigi konkurentsivõime toitainete suhtes. K_s määrab liigi võime omastada vähenevas kontsentratsioonis toitaineid. *Madalatel toitainetekontsentratsioonidel on toitainete omastamise võime seda suurem, mida madalam on K_s .* Teoreetiliselt võiks oligotroofsetes vetes, nagu seda on Väheimeri või Sargasso meri, konkurentsieelise saada madala K_s ga liigid. Kõrge K_s ga liigid võiksid domineerida toitaineterikastes veekogudes, või perioodidel mil toitaineid on ohtralt. Laias laastus on mere fütoplanktoni kohta leitud järgmisi seoseid (Eppley et al., 1969):

- K_s väärtused on suuremad suuremarakulistel liikidel.
- K_s väärtused on on madalamad okeaanilistel liikidel (oligotroofne keskkond).
- Kui K_s on madalam/kõrgem nitraadi suhtes, siis on see vastavalt madalam/kõrgem ka ammooniumi suhtes.

Üks olulisi järeldusi on, et limiteeriv toitaine võib kujundada liikide suksessioonilist järgnevust planktonikoosluses. Limiteeriva toitaine pidev vähenemine kasvuperioodil soodustab valikuliselt neid liike, mis on paremini kohastunud madalamatel kontsentratsioonidel toitaineid omastama. Eelnev kehtib ainult juhul, kui toitainete omastamise K_s langeb kokku kasvukiiruse (μ) K_s -ga. Selline oletus tavaliselt tehakse, kuigi eksperimentaalsed andmed on pigem pisut vastuolulised.

5.2.1 Toitainete omastamise strateegiad

Monod (või Michaelis-Menteni) kõvera kuju määrab ära liigi toitainete omastamise strateegia. Kui liik omastab efektiivselt madalal kontsentratsioonil toitaineid, siis on nii μ_{\max}/K_s kui V_{\max}/K_s kõrged. Seda nimetatakse *affiinsuse strateegiaks*. Teine strateegia on *kasvustrateegia*,



Joonis 5.2: Erineva toitainete omastamise strateegia näited: *Microcystis aeruginosa* toitainete omastamise maksimum saabub väga kõrgetel fosfori kontsentratsioonidel; madalamatel (mis looduses on tüüpilised), jääb fosfori omastamise kiirus alla *Anabaena flos-aquae*'le. V_{\max} ja K_s on võetud Tabelist 5.1.

mis on omane oportunistlikele liikidele. Sellised vahavad kiiresti kui kusagilt juhtub tulema lühiajaliselt lisatoitaineid, kuid madalatel toitainetekontsentratsioonidel ei ole nad eriti konkurentsivõimelised. Oportunistlikel liikidel on nii μ_{\max}/K_s kui V_{\max}/K_s suhteliselt madalad. Samas, nende maksimaalne kasvukiirus (μ_{\max}) on tüüpiliselt kõrgem kui affiinsuse strateegiaga liikidel. S.t. kõrgetel toiteinekonsentratsioonidel on oportunistid kiirema kasvuga, madalatel kontsentratsioonidel, paraku aga viletsama kasvuga (neil on kõrgem K_s) kui affiinsus strateegid. Supervetikas, millel oleks teistest kõrgem μ_{\max} ja samal ajal teistest madalam K_s , oleks kõigil tingimustel teistest konkurentsivõimelisem (vähemalt toitainete osad). Ilmselt sellist vetikat pole realselt olemas.

5.3 Droop'i mudel

Monod võrrand ei arvesta üldse rakusiseste toitainetevaruga. Enamasti suudavad rakud külluse hetkedel varuda raku teatud tagavara (rohkem on võimalik varuda forforit, vähem lämmastikku), mille arvel võib rakk hiljem õige mitu jagunemist sooritada, olgugi, et keskkonnas on toitaineid ülivähe. Ehk teisisõnu — *kasvukiirus sõltub (ja ka toitainete omastamise kiirus keskkonnast) mitte niivõrd toitainete kontsentratsioonist ümbritsevas keskkonnas, kui rakusisestest varudest ja kontsentratsioonist raku sees*. Kui rakk on toitainetest küllastunud, siis on ka kasv maksimaalne ja omastamine keskkonnast mitte eriti intensiivne.

Tabel 5.1: Fosfori omastamine vetikate poolt. V_{max} on maksimaalne omastamise kiirus kaaluühiku ja ajaühiku kohta (mg proteiini⁻¹); K_s on fosfori omastamise poolküllastuskonstant.

Liik	V_{max}	K_s	V_{max}/K_s
SINIVETIKAD			
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0.2	0.23	0.87
<i>Microcystis aeruginosa</i>	1.40	3.80	0.39
<i>Anabaena flos-aquae</i>	1.05	1.54	0.68
<i>Planktothrix agardii</i>	0.88	?	0.38
PROKLOROFÜÜDID			
<i>Prochlorotrix hollandica</i>	0.67	0.21	3.19
ROHEVETIKAD			
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.71	0.68	1.05
<i>Selenastrum capricornutum</i>	0.61	2.58	0.24

Seda asjaolu arvestab Droop'i mudel (Droop, 1973), mis kirjeldab kasvukiirust kui funktsiooni limiteeriva toitainete kontsentratsioonist raku sees:

$$\mu = \mu_{max}(1 - q_0/q) \quad (5.3)$$

kus μ_{max} on maksimaalne teoreetiline kasvukiirus, q_0 on minimaalne rakusisene limiteeriva toitainete kontsentratsioon (mille juures kasv seiskub), q on tegelik limiteeriva toitainete kontsentratsioon rakus. Valemis 5.3 olev μ_{max} on kõrgem kui Monod valmeis olev, kuna see on 'maksimaalne teoreetiline', mitte reaalne kasvukiirus. Valmeist näeb, et kui q läheneb q_0 'le, siis suhe q_0/q läheneb ühele ja kasvukiirus muutub nulliks.

5.4 Toitainete varumine

Toitainete varumine raku (või raku ümbritsevasse liimasse) on oluline strateegia liikidevahelises konkurentsis. Toitainete hulk, mida rakk suudab varuda, on kirjeldatav järgmise valemiga:

$$S_t = (S_0 - S_\infty) \exp -K_i t + S_\infty \quad (5.4)$$

kus S_t on toitainete kontsentratsioon rakus antud ajahetkel, S_0 on toitainete kontsentratsioon rakus ajahetkel 0, S_∞ on hüpoteetiline toitainete kontsentratsioon rakus, mis eeldab pikemaajalist piiramatut toitainete omastamist, K_i on toitainete omastamise inhibitsiooni konstant.

5.4.1 Varumisstrateegid

Kui toitainete maksimaalne omastamiskiirus (v_{max}) on kõrge ja inhibitsioonikonstant (K_i) on madal, siis võib rakk endale hea hulga toitaineteid tagavaraks varuda. See on varumisstrateegia. Mida madalam on K_i , seda kauem

Tabel 5.2: Osade sinivetikate inhibitsioonikonstandid (K_i) fosfori suhtes.

Liik	K_i ($\mu\text{molPL}^{-1}\text{h}^{-1}$)
SINIVETIKAD	
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0.72
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0.82
<i>Planktothrix agardii</i>	1.14
<i>Synechococcus</i> sp	2.22
PROKLOROFÜÜDID	
<i>Prochlorotrix hollandica</i>	0.78

toitainete omastamine võib kesta. Rakk saab kasutada ajutisi, lühiajalisi toitaineterikkaid perioode rakusisestest varude loomiseks[†], mida siis on võimalik kasutada kasvuks toitainetevaeste perioodide kestel. Rakusisestest varude loomise ajal on v_{max} suurem kui μ_{max} . Varumisstrateegia on ainult siis kasulik ja edukas, kui toitainetevaestel perioodidel toitaineterikkaste impulsside vahel ei ole ülearu pikad.

5.4.2 Fosfori varumine

Tundub, et fosforit on fütoplanktoni rakud kõige rohkem võimelised varuma. Näiteks sinivetikatel (ilmselt ka paljudel muudel bakteritel) on rakus spetsiaalsed polüfosfaatkehad, mis koosnevad fosfaadi polümeeridest.

Microcystis aeruginosa on tuntud pahandusetegija ja õitsengute põhjustaja mageveekogudes. Füsioloogiliselt iseloomustab *M. aeruginosa*'t kõrge V_{max} (vt. Tabel 5.1) ja suhteliselt madal K_i (Tabel 5.2). *M. aeruginosa* võib varuda kuni 110µg P mg proteiini kohta, kusjuures teine sinivetikas, *Planktothrix agardii*, millel on 60% madalam V_{max} ja 40% kõrgem K_i , suudab varuda ainult 30µg P mg pro-

[†]luxury uptake

teini kohta. Maksimaalse rakusise P varuga suudab *M. aeruginosa* iga rakk moodustada 18 uut rakku (4.2 jagunemist), samas kui *P. agardhii* suudab moodustada vaid 3 uut rakku (1.6 jagunemist). *M. aeruginosa* on seega varumisspetsialist.

Peale selle suudab *Microcystis aeruginosa* efektiivselt oma rakutihedust (ja sellega ujuvust) muuta. Tugeva valguse ja P nälja tingimustes rakutihedus suureneb ja koloonia hakkab vajuma (toitaineterikkamasse sügavasse kihti). Pimedas tagab rakusisene süsivesinikevaru raku elutegevuse. Pimedas süvakihis täiendatakse raku fosforivarusid, samal ajal respireeritakse karbohüdraate (mis on suure erikaaluga ja teevad raku raskeks). Tulemuseks muutuvad rakud taas kergemaks ja koloonia kerkib valgustatud pinnakihti. Tegemist on kontrollitud vertikaalse migratsiooniga, mis on oluline konkurentsieelis eutroofsetes veekogudes, mille valgustatud pinnakihist on fütoplankton mineraalsed toitained omastanud.

5.4.3 Lämmastiku varumine

Mere haptofüüt *Phaeocystis pouchetii* varub lämmastikku rakke ümbritsevasse limamassi (Verity *et al.*, 1988). Võimalik, et ka teised limakoloonias elavad liigid kasutavad sarnast strateegiat (e.g. koloonialised sinivetikad).

5.4.4 Süsivesinike varumine

Ränivetikad varuvad karbohüdraate lämmastikunälja puhul. Karbohüdraadid suurendavad rakkude eritihedust ja need hakkavad vajuma (lämmastikurikkamasse sügavasse kihti). Pimedamas ja sügavamas kihis tagab karbohüdraatide varu energia raku kasvamiseks. Paljud sinivetikad (e.g. *Planktothrix agardhii*, *Microcystis aeruginosa*) on sama strateegiaga.

5.4.5 Lipiidide varumine

Räni- ja fosforinäljas hakkavad ränivetikad lipiide varuma. Lipiidid on küll väiksema erikaaluga kui vesi, kuid enamasti vajuvad toitainetenäljas olevad ränivetikad ikkagi kiiremini. Lipiidid tagavad raku elutegevuse pikeermal viibimisel ebasoodsates keskkonnatingimustes. Lipiidid varuvad ka vaguviburvetikad (dinoflagellaadid).

Peatükk 6

Vetikad ja aineringed

Vetikatel on oluline roll globaalses N, O, S, P ja C ringes. See roll tähtsustub veelgi, kuna inimene on oma tegevusega asunud olulisel määral mõjutama Maa biogeokeemilisi protsesse. Inimmõju Maa biogeokeemiale suureneb ilmselt jätkuvalt, seoses elanikkonna juurdekasvuga ja elementaarse toiduvajadusega (vt. e.g. Globaalse lämmastikuringe peatükk Veekogdu eutrofeerumise loengukursuses). Inimmõju globaalsele lämmastikuringele on biosfääri juurde tekitanud suure hulga reaktiivset lämmastikku, mis on vetikatele üks peamisi limiteerivaid toitaineid. Varem või hiljem jõuab see lämmastik vetikateni, tekitades muutusi toiduvõrgustikes, sealhulgas soodustades vetikaõitsenguid kõigi oma negatiivsete tagajärgedega vee-elustikule ja inimesele.

Paljud vetikad toodavad oma elutegevuse käigus volatiilseid halogeene sisaldavaid orgaanilisi aineid. Sattudes atmosfääri hävitavad need stratosfääri osoonikihti soodustades UV kiirguse jõudmist Maa pinnale. Vetikad on oluliseks väävlühendite allikaks atmosfääri. Vetikad toodavad reaktiivseid volatiilseid orgaanilisi väävlühendeid, mis lenduvad atmosfääri ning lõppkokkuvõttes on aktiivseteks pilvepiiskade moodustamise tuumadeks. Pilvisuse suurenemine suurendab Maa albeedot, suur osa Päikeselt tulevast kiirgusest peegeldub seeläbi tagasi kosmosesse Maa pinnale jõudmata; netto tulemus on Maa jahtumine. Ligikaudsel hinnangul toodavad vetikad globaalselt 12 – 58 trillionit g volatiilset väävlit, mis samas suurusjärgus kui globaalne tööstus atmosfääri paiskab — 69 – 103 trillionit g aastas [Malin & Kirst \(1997\)](#).

Teised olulisemad globaalse inimmõju tulemused, mis vetikaid mõjutavad on fosforikontsentratsioonide tõus veekogudes (eutrofeerumine) ja süsihappegaasi kontsentratsiooni tõus atmosfääris. Fosfor on peamine vetikate kasvu limiteeriv element magevees ning selle kättesaadavuse paranemine soodustab vetikate vohamist. Süsihappegaasi kontsentratsiooni tõus soodustab samuti fotosünteesi (nii vetikate kui maismaataimede puhul), kuid põhjustab ka näiteks ookeani hapestumist, mis võib mõ-

juda hävitavalt lubistruktuure sünteesivatele organismidele (korallid, kokolitofooriidid).

Teoreetiliselt võiks intensiivistuv fotosüntees pakkuda negatiivset tagasisidet süsihappegaasi kontsentratsiooni suurenemisele atmosfääris. Erinevalt maismaa ökosüsteemidest, kus fotosünteesi käigus moodustunud orgaaniline süsinik satub mineraliseerudes taas atmosfääri, on ookeanil potentsiaal akumuleerida suures koguses ja pikkadeks perioodideks orgaanilist ainet kui see settib ookeani sügavamatesse kihtidesse.

Biogeokeemia uurib biosfääri (elusorganismid), hüdrofääri (ookean, jõed, järved põhjavesi, etc), litosfääri (maakoore mineraalid) ja atmosfääri vahelisi keemilisi seoseid ja ainekulge.

6.1 Vetikad ja hapnikuringe

Vetikate mõju Maa hapnikuringele algas seoses sinivetikate (ja oksügeense fotosünteesi) tekkimisega suurusjärgus kolm miljardit aastat tagasi.

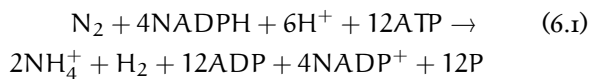
6.2 Lämmastiku fikseerimine

Lämmasti on üks peamisi vetikate kasvu limiteerivaid ressursse, seda eriti meredes. Sestap tõstavad enamasti kõiksugu lämmastikumajandust soodustavad tegurid liikide konkurentsivõimet. Taimed suudavad omastada ainult seotud lämmastikku — atmosfääris praktiliselt piiramatus koguses (70% atmosfääri koostisest) olev inertne gaas N₂ on praktiliselt kättesaamatu. Õhulämmastiku suudavad fikseerida teatud bakterid, sealhulgas sinivetikad. Sinivetikatel vahendab seda reaktsiooni ensüüm nitrogeenaas, mis paraku on tundlik hapniku suhtes.¹ Võimalik, et see hapniku talumatus pärineb ajast sinivetikad

¹juba hapniku madalad kontsentratsioonid muudavad nitrogeenaasi ensüümi pöördumatult inaktiivseks

Joonis 6.1: Heterotsüst *Anabaena* niidis

evolutsioneerusid, kui Maa biosfäär oli veel üsna anaeroobne elupaik. Lämmastiku fikseerimine on summaarselt kokkuvõetav järgmise reaktsioonina:



Sinivetikate õhulämmastiku fikseerimise puhul on kaks olulist asja mida tuleb silmas pidada:

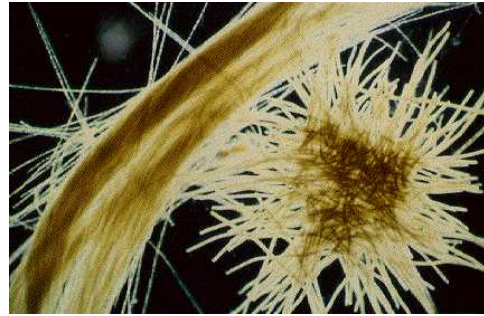
- See on rangelt anaeroobne protsess
- See on kaunis energikulukas protsess

Energia tuleb, nagu ikka roheliste taimede puhul — päikesevalgusest. Aga kus on valgust ja rohelised taimed, seal on ka O_2 .

6.2.1 Hapniku elimineerimine

Lämmastiku fikseerimine toimub heterotsüstides. Kõige tavalisem/tuntum viis kuidas nitrogeeni vaba hapniku eest kaitsta on lokaliseerida lämmastiku fikseerimine heterotsüstidesse. Heterotsüstid on pakuseinalised spetsialiseerunud rakud osadel sinivetikatel, kus arvatavalt toimubki lämmastiku fikseerimine (Joon. 6.1). Heterotsüstides on ainult fotosüsteem I, mis toodab energiat (ATP), kuid ei tooda hapniku. Heterotsüstid tekkisid arvatavalt ca. 3 milj. a tagasi, mis siiski oli suhteliselt hiline aeg filamentsete sinivetikate evolutsioonis. Heterotsüstid on teada kahes sinivetikate seltsis *Nostocales* ja *Stigonematales* (mõlemad filamentsed).

Heterotsüstid hoiavad raku sees mikroaerofiilset keskkonda. Koos õhulämmastikuga diffundeerub raku sisse ka hapnik. See tuleb siis raku sees kiiresti kõrvaldada. Peamiselt toimub see respiratsiooni abil. Heterotsüstides



Joonis 6.2: *Trichodesmium* spp. kolooniad Tansaania vetest. Kaks eri koloonia tüüpi, mis koosnevad üksikutest filamentidest (läbimõõduga ca. 5µm). Kolooniad on nii tihedad, et nende keskosad on võimalik pidada hapnikuvaba keskkonda, mis on vajalik N_2 fikseerimiseks.

ei toimu CO_2 fikseerimist, seetõttu sõltuvad nad vetetaiivsetest rakkudest, mis varustavad neid fikseeritud süsinikuga. Lämmastik fikseeritakse NH_3 -ks, mis edasi seotakse glutamiiniks ja glutamaadiks. Mis vormis lämmastik vegetatiivsetesse rakkudesse edasi toimetud, pole täpselt teada.

Lämmastiku fikseerimine ilma heterotsüstideta.

Ammu on teada olnud, et lämmastikufikseerimisega tulevad toime ka ilma heterotsüstideta liigid — klassikalises näiteks on alati toopilistes oligotroofsetes ookeanides laialt levinud *Trichodesmium*. (Joon. 6.2). *Trichodesmium* on moodustab maailmameres väga laialdasi õitsenguid ja seetõttu on ilmselt olulisel kohal kogu Maa lämmastikuringes. *Trichodesmium* on niitjas sinivetikas, mis moodustab erineva kujuga 'tuuste'. Tuustide keskel on niidid nii tihedalt koos, et seal on võimalik tekitada anaeroobset keskkonda, mis on vajalik lämmastiku fikseerimiseks.

Õine fikseerimine. Peale eeltoodu on veel üks võimalus planktilistel sinivetikatel lämmastikku fikseerida — öösel, mil hapniku osarõhk raku langeb. See eeldab ka väliskeskkonnast raku difundeeruva hapniku neutraliseerimist. On koguni arvatud, et kõik õitsenguid põhjustavad (ja ilma heterotsüstideta) sinivetikad on võimelised mingil moel õhulämmastikku fikseerima.

Õisel fikseerimisel on see puudus, et energi protsessi läbiviimiseks peab olema varutud eelnevalt. Fotosünteesi puudusel pimedas ei saa lämmastiku fikseerimist koheselt energiaga varustada. Katsed on näidanud, et heterotsüstidega liigid fikseerivad lämmastikku päeval (mis tagab kohese energia pealevoo), ilma heterotsüstideta liigid aga öösel.

Nitrogenaasi regulatsioon rakus. Kuna lämmastiku fikseerimine on energiakulukas, siis on loogiline arvata, et nitrogenaasi konsentratsiooni rakus reguleerib seotud lämmastiku esinemine keskkonnas. Paljudel sinivetikaliikidel (e.g. *Anabaena* spp.) ongi teada, et nitrogenaas hävib ja heterotsüstid ei moodustu ammooniumkloriidi (NH_4Cl , mis on vägagi sobilikuks lämmastikkuallikaks vetikatele) juuresolekul. Osadel liikidel inhibeerib nitrogenaasi ka NO_3 .

6.3 Miksotroofia

Mõned definitsioonid. Vetikad on definitsiooni järgi peajasjalikult *autotroofsed* organismid — i.e. saavad eluks vajaliku energia valgusest. *Heterotroofia* seevastu tähistab elus toimetulemise viisi, kus energiaallikana kasutatakse orgaanilist ainet. Ehk siis orgaanilist ainet, mis on kellegi teise poole varem loodud. Loomad on tüüpiliselt heterotroofid. Söövad taimi, või teisi loomi (miks mitte ka seeni). Esimesel juhul räägime *herbivooriast*, teisel juhul *karnivooriast*. Karnivoorid söövad loomi, mis ise võivad olla karnivoorid, aga võivad olla ka herbivoorid. Toiduahelat pidi allapoole minnes jõuame ikkagi taimedeni/vetikateni. Sestap nimetatakse neid *primaarproduktideks* — taimed ja vetikad on esmase orgaanilise aine tootjad siin maailmas, kasutades selleks valgusenergiat. Otsesemal või kaudsemal viisil on kogu Maa elustik energeetiliselt sõltuv valgusest² *Miksotroofia* puhul on tegemist teatud segatoitumisega — peajasjalikult toitub vetikas nagu fototroof, kui teatud hetkedel/põhjustel/tingimustel toitub osaliselt heterotroofselt, i.e. omsatab ka kasutab valmis orgaanilist ainet. See võib olla kas lahustunud orgaanilise aine omastamine ehk *osmotroofia*, või orgaaniliste partiklite neelamine, ehk siis *fagotroofia*. On veel üks miksotroofia vorm — *auksotroofia*. Sel puhul omastab vetikas küll orgaanilist toitud, kuid vajab sealt vaid vähesel hulgal spetsiifilisi aineid mida ise ei ole suuteline sünteesima — näiteks osasid vitamiine. Viimasel juhul on enamik vetikaid miksotroofid — vaid üksikud liigid on leitud, et suudavad toime tulla 100% autotroofselt. Enamasti on vitamiine ikka vaja.

Miksotroofia puhul on vaja silmas pidada ühte olulist asja: kas omastatud orgaanilist ainet kasutatakse (i) energia allikana (kasutades orgaanilise aine keemilist energiat elutegevuse käiguhoidmiseks), või (ii) tarvitatakse vaid orgaanilises aines olevaid (reeglina ka orgaanilisi) toitaineid — N ja P. Viimasel juhul ei ole vetikal tavalisel energiapuudust — seda saadakse valgusest, kuid on näi-

teks suurem toitainetepõud. Ja orgaanilised osakesed (e.g. planktilised bakterid) võivad kohati olla õige N ja P rikkad. Loomulikult ei ole välistatud ka mõlemi mehhanismi kooseksisteerimine.

Osmotroofia. Ekslik termin, kuna viitab osmoosile. Osmoos on definitsiooni järgi passiivne protsess — osmotroofia aga aktiivne. Lahustunud orgaanilisi aineid omastatakse keskkonnast aktiivselt, vastu kontsentratsioonigradiendi ja selleks ka tublisti energiat kasutades.

Paljud sinivetikad, ränivetikad, dinoflagellaadid, krüsofüüdid, euglenofüüdid ja rohevetikad on tõestatud võimalised pimedas osmotroofselt toime tulema, kasutades energiavajaduse rahuldamiseks lahustunud orgaanilisi aineid (e.g. glükoos ja/või atsetaat). Samas, valguse käes tulevad eelnimetatud vetikad toime ilma orgaanilise süsinikuallikata.

Urea. Peale süsiniku omastamise võib osmotroofselt omastada ka lahustunud orgaanilist lämmastikku ja fosforit. Rangel võttes on näiteks urea omastamine osmotroofia, kuna viimane on 'tehniliselt' orgaaniline aine. Urea omastamisel on vetika huviks loomulikult vaid N kui toitaine, mitte energia. Urea ja ammoonium on olulised heterotroofide jääkproduktid ja arvestades redutseerituse astet, vägagi teretulnud lämmastikkuallikad vetikatele.

Aminohapped. Paljud vetikad on võimelised omastama aminohappeid ja neid kasutama nii lämmastiku allikana, kui ilmselt ka energiaallikana.

²Erandiks on siin suhteliselt hiljuti (1977) avastatud **hüdrotërmaalsed lõõrid** ookeanide sügavikes, kus kogu toiduahel algab kemotsünteesivatest bakteritest, mis saavad oma energia H_2S oksüdeerimisest.

Peatükk 7

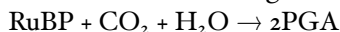
Süsihappegaasi omastamise strateegiad

Peatükk 8

Süsihappegaasi omastamise strateegiad

8.1 RuBisCO

Kõigil oksügeenselt fotosünteesivatel organismidel on spetsiaalne ensüüm Rubisco (Ribuloosbifosfaat karboksülaas-oksügenaas), mis katalüüsib süsihappegaasi (CO₂) reduktsiooni orgaaniliseks süsinikuks.



Ensüümi nimetuses on termin karbokülaas, kuna substraadina kasutatakse süsihappegaasi ja reaktsiooni tulemusena tekib PGA ehk *fosfoglutseerhape*. Termin oksügenaas märgib alternatiivset võimalust, kus substraadiks on hapnik:



Tüüpiliselt rakk kaotab *fosfoglükolaadi* väliskeskkonda ning seda protsessi nimetatakse fotorespiratsiooniks. Energeetiliselt on see rakule kahjulik, kuna rakk kaotab fotosünteesiliselt moodustatud energiarikast orgaanilist ainet.

Karboksülatsiooni soodustab süsihappegaasi kõrge kontsentratsioon võrreldes hapnikuga. Ja vastupidi, hapniku suhteliselt suur kontsentratsioon võrreldes süsihappegaasiga soodustab fosfoglutseerhappe teket.

Fotorespiratsioon ei olnud probleemiks kambriumi eelsel perioodil (>590 milj. a. tagasi), kuni nii atmosfääris kui hüdrofääris oli CO₂/O₂ suhe tunduvalt kõrgem kui kaasajal. Fotosünteesi tulemusena tõusis atmosfääri hapnikussaldus ning langes süsihappegaasi sisaldus. Sellega tekkis vetikate jaoks täiesti uus situatsioon, millega tuli kuidagi kohaneda. Maismaal ei olnud olukord nii kriitiline kuna atmosfääris on CO₂ difusioon *ca.* 10⁴ korda tõhusam kui vees, tagades seega parema varustatuse. Vetikate puhul on välja kujunenud mitmeid strateegiaid muuten olukorras toimetulekuks — minimiseeritakse fotoooksüdatsiooni, Rubisco evolutsiooniline muutumine, välja on kujunenud süsihappegaasi kontsentreerimise mehhanismid, kasutatakse alternatiivseid mineraalseid süsinikuallikaid, e.g. HCO₃⁻, mille kontsentratsioon on enamikes veekogudes kõrgem kui süsihappegaasil.

8.2 Rubisco evolutsiooniline täiustumine

Üks viis süsihappegaasi nappuse leevendamiseks on Rubisco affiinsuse suurendamine CO₂ suhtes. Affiinsust mõõdetakse poolküllastuskonstandi kaudu (K_m), mis tähistab süsihappegaasi kontsentratsiooni, mille juures omastamise kiirus on pool maksimaalsest (v.t. peatükk 5.1). Mida madalam on K_m, seda tugevam on Rubisco affiinsus CO₂ suhtes ja seda madalamatel CO₂ kontsentratsioonidel toimub efektiivne omastamine.

Sinivetikatel, mis olid esimesed fotosünteesilised organismid Maal, on CO₂ poolküllastuskonstant enamasti 80 – 330 μM piires. Sinivetikate Rubisco suhteliselt vilets CO₂ sidumise võime viitab evolutsioneerumist küllaltki CO₂ rikka keskkonna tingimustes.

Hiljem tekkinud eukarüootsetel vetikatel on K_s enamasti vahemikus 45 – 70 μM. Maismaataimedel, mis tekisid veelgi hiljem, on K_m enamasti vahemikus 10 – 25 μM.

Vetikate varieeruvad ka Rubisco O₂ affiinsuse poolest. Rubisco tundlikkust hapnikule tähistab termin τ (Kreeka *tau*). Kõrge τ tähistab madalat tundlikkust oksügenaasi aktiivsuse suhtes. Sellised on näiteks punavetikad, krüptomonaadid ja stramenopiilid. Madal τ on iseloomulik rühmadele, millel on suurem tundlikkus oksügenaasi aktiivsuse suhtes. Siia rühma kuuluvad sinivetikad ja dinoflagellaadid. Rohevetikad jäävad kusagile vahepeale.

8.3 Süsiniku kontsentreerimise mehhanismid

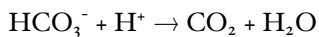
Mehhanismid varieeruvad taksonoomiliste rühmade vahel. Nende ühine eesmärk on parandada Rubisco varustatust süsihappegaasiga.

Üks võimalusi on kasutada vesinik-karbonaati, mille

kontsentratsioon vees on tavaliselt palju kõrgem kui lahustunud süsihappegaasil. Tüüpiline vee pH ookeanis ja paljudes järvedes on vahemikus 8–9. Bikarbonaadi kontsentratsioon on sellise pH juures sageli ca. 2 mM, mis on pea 200 kroda rohkem kui lahustunud süsihappegaasil (ainult umbes 12–15 µM). Süsihappegaas on valdav mineraalne süsiniku vorm ainult happelises keskkonnas (pH 6). Kontsentratsioonimehhanismidega saadakse rakusisene süsihappegaasi tase väliskeskkonnaga võrreldes mitme(kümne)kordseks. Isegi vetikatel, millel on väga kõrge CO₂ affiinsusega Rubisco, on olemas kontsentratsioonimehhanismid; sinivetikatel (millel on Rubisco madala affiinsusega), on sellised mehhanismid aga möödapääsmatud. Tüüpilised kontsentratsioonimehhanismid on anorgaanilise süsiniku membraansed transportsüsteemid, ensüümid mis katalüüsivad süsihappegaasi ja vesinikkarbonaadi tasakaalu, spetsialiseerunud rakustruktuurid — *karboksüsoomid* sinivetikatel ja *pürenoidid* eukarüootsetel vetikatel.

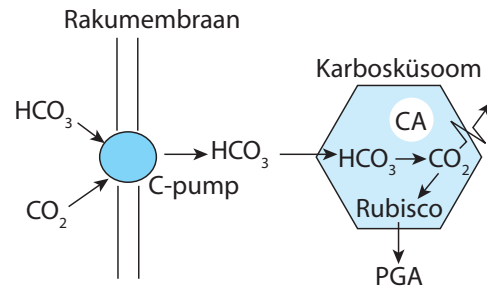
8.3.1 Süsiniku kontsentratsiooni mehhanismid sinivetikatel

Arvatavalt on sinivetikad võimelised omastama keskkonnast süsihappegaasi (kui see on saadaval) nii passiivse difusiooni kui aktiivse membraaniläbise transportsüsteemi abil, kui ka vesinikkarbonaati, kasutades selleks aktiivset transporti. Vesinikkarbonaat on laenguga joon, ning selle transportimiseks on vaja spetsiaalset membraaniga seotud transporterit ning kulutada ka energiat. CO₂ pääseb raku ka energiat kulutamata — difusiooni teel. Samas kui juba raku, on vesinikkarbonaat praktiliselt lõksus, ega pääse iseseisvalt raku väljale, samas kui CO₂ võib vabalt ka raku väljale diffundeeruda (Joonis 8.1). Seega on raku plasmas võimalik varuda vesinikkarbonaati (kuid mitte süsihappegaasi). Paraku on Rubisco võimeline süsiniku sidumisel kasutama ainult süsihappegaasi, seega tuleb vesinikkarbonaat enne süsihappegaasiks muuta. Vesinikkarbonaat transformeerub süsihappegaasiks järgmiselt:



See reaktsioon on normaaltingimustel liiga aeglane et fotosünteesi vajadusi rahuldada ning sinivetikatel on tsinki sisaldav ensüüm süsinik-anhüdraas (CA), mis reaktsiooni kiirendab.

Sinivetikatel on CA karboksüsoomides — need on polügonaalised valgulised struktuurid, mis on äratuntavad näiteks elektronmikroskoobis. Sinivetika karboksüsoomides on ka ensüüm Rubisco. See on kahe ensüümi mõistlik ruumiline lähedus, kuna nii saab tekkinud süsihappegaasi kiiresti ära kasutada, enne kui see jõuab ra-



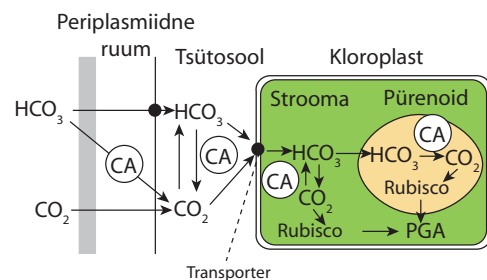
Joonis 8.1: Ettekujutus süsinik anhüdraasi (CA) funktsioonist sinivetika raku. Bikarbonaat on laetud joon ning selle omastamine nõuab energiat ning transporterit valkude olemasolu raku membraanis. Samas laenguta CO₂ võib vabalt läbi raku membraani diffundeeruda. Seetõttu võib vetikatel olla kasulik süsihappegaas raku sees bikarbonaadiks muuta, takistamaks süsiniku kaotsiminekut raku. Enne osalemist fotosünteesis tuleb bikarbonaat aga igal juhul süsihappegaasiks muuta.

kust välja diffundeeruda.

8.3.2 Süsiniku kontsentreerimise mehhanismid eukarüootsetel vetikatel

Eukarüootidel varieeruvad süsihappegaasi kontsentreerimise strateegiad olulisel määral; strateegiad on sageli liigivõi rühmaspetsiifilised, mis omakorda teeb üldistuste tegeamise raskeks.

Sageli on määravaks membraansed transportvalgud ja süsinik anhüdraas. Näiteks on CO₂ ja/või bikarbonaadi aktiivsed transporterid tuvastatud tavalisematel mikrorovetikatel perekondadest *Chlamydomonas* ja *Scenedesmus*, samuti makrovetikatel *Ulva* (rohev.) ja *Gracilaria* (punav.).



Joonis 8.2: Ettekujutus süsinik anhüdraasi (CA) funktsioonist eukarüootsetel vetika raku. Kloroplasti CA akumuleerib anorgaanilist süsinikku muutes selle bikarbonaadiks, ning Rubisco ensüümi vahetus läheduses muudab selle taas süsihappegaasiks, võimaldades süsiniku sisumist.

Lisaks rakumembraanis olevatele transporteritele, on neid teada ka plastiidikattes (anorgaanilist süsinikku on

ju ikkagi vaja transportida plastiidi). Plastiidis on bikarbonaat vaja muuta süsihappegaasiks; seda protsessi katalüüsib plastiidis süsinik anhüdraas (Joonis 8.2). Süsinik anhüdraasi lokaliseerimine plastiidis ei ole päris hästi teada. Arvatakse, et pürenoidil on siin mingi roll. Pürenoidil oleks seega analoogiline funktsioon kui sinivetikate karboksüsoomil.

Samas, pürenoidid ei ole olemas mitte kõigil liikidel, millistel on teada süsiniku kontsentreerimise mehhanismid. Näiteks rohevetikal *Coccomyxa* ei ole pürenoide, kuid tubli kogus plastiidisisest süsinik anhüdraasi. Võimalik, et see on lokaliseerunud tülakoidides. Arvatavalt on eukarüootidel kahte eri tüüpi plastiidi süsinik anhüdraasi — üks lahustunud ja teine seotud membraanidega.

Paljudel eukarüootsetel vetikatel paikneb süsinik anhüdraas periplasmiidselt — s.o. rakumembraani ja rakuseina vahel. Funktsioon on järgmine — rakuväline bikarbonaat muudetakse rakuväliselt süsihappegaasiks, mis siis kas passiivselt raku siseneb või omastatakse aktiivselt transporteritega. Rakuvälise süsinik anhüdraasi paiknemist väljaspool raku (periplasmiidselt) on tuvastatud tervel real vetikatel — mikro-rohevetikatel *Clamydomonas*, *Chlorella*, *Dunaliella* ja *Scenedesmus*, lisaks paljudel vaguviburvetikatel, ränivetikatel ja makro-punavetikal *Porphyra*. Periplasmiidne süsinik anhüdraas on aminohappeliselt järjestuselt sootuks teine kui plastiidisisene analoog.

Paljudel eukarüootsetel vetikatel on periplasmiidne süsinik anhüdraas *konstitutiivne*, s.o. olemas ja aktiivne kogu aeg. Teistel vetikatel indutseerib süsinik anhüdraasi aktiivsustmadal süsihappegaasi kontsentratsioon keskkonnas. Kolmandatel puudub periplasmiidne süsinik anhüdraas sootuks. *Indutseeritud* süsinik anhüdraasi aktiivsus on tuvastatud mitmel ökoloogiliselt olulistel liikidel, nagu ränivetikas *Skeletonema costatum*, ja kokkolitoforiid *Emiliana huxleyii*. Osad teadlased pooldavad seisukohta, et enamik ränivetikatest on CO₂ kasutajad ning bikarbonaati kasutatakse ainult kaudselt, läbi rakuvälise süsinik anhüdraasi.

Ja veel üks nipp on vetikatel süsihappegaasi omastamiseks kasutusel — rakupinnale eritatakse H⁺ ioone; happelises keskkonnas raku pinnal muutub bikarbonaat süsihappegaasiks ja veeks, misjärel süsihappegaas omastatakse raku poolt. See strateegi käib käsikäes kaltsifikatsiooniga (kaltsium karbonaadi moodustamisega). Näiteks mändvetikatel tekib talluse pinnale CaCO₃ kiht, kohas kus raku H⁺ ioone sisse pumbatakse. Talluse teises piirkonnas toimub kompenseeriv vesinikioonide eksport rakupinnale, tekitades happelise keskkonna, mille tagajärjel moodustub bikarbonaadist CO₂, mis seejärel raku poolt omastatakse.

Kokkolitoforiididel toimub kaltsifikatsioon rakusiseses vesikulites, mis paiknevad raku perifeerses osas. Välikeskonnast omastatakse Ca²⁺ ioone, vastu pumbatakse H⁺ ioone. Happeline keskkond raku pinnal soodustab bikarbonaadi dissotseerumist veeks ja süsihappegaasiks, millest viimane omastatakse raku poolt. Nimetatud vesikulites tekivad aga rühmale nii omased *kokkoliidid*. Osad pelaagilised kokkolitoforiidid (e.g. *Coccolithus pelagicus*, *Gephyrocapsa oceanica*) põhiliselt sellisel viisil süsihappegaasi omastavadki, rakuväline süsinik anhüdraas puudub neil täielikult. Okeaaniline keskkond on keemiliselt väga stabiilne ja bikarbonaadi kontsentratsioonid praktiliselt ei muutu. Erinev on lugu rannikulähedasemates vetes, kus magevee sissevoolu mõju võib tuntuvalt muuta bikarbonaatide kontsentratsiooni. *Emiliana huxleyii* on levinud just sellistes vetes ning sellel liigil toimub süsihappegaasi omastamine nii rakuvälise süsiniku anhüdraasi kui kaltsifikatsiooni abil.

Kaltsifikatsioon on iseloomulik ka osadele punavetikatele rühmast *Corallinales*. Siin toimub samuti Ca²⁺ ioonide vahetumine prootonite vastu raku pinnal. Prooton reageerib bikarbonaadiga, moodustunud süsihappegaas omastatakse raku poolt.

Eeltoodust järeldub, et suur osa merevetikatest suudavad kasutada kas otseselt või kaudsemalt bikarbonaati süsihappegaasi allikana. Kui CO₂ kontsentratsioon atmosfääris jätkuvalt tõuseb, väheneb süsihappegaasi limitatsioon ja samas väheneb ka anorgaanilise süsiniku kontsentreerimise mehhanismide tähtsus vetikate metabolismis. Et vetikad täielikult suudaks oma anorgaanilise süsinikuvajaduse rahuldada süsihappegaasiga, peab atmosfääri CO₂ kontsentratsioon paraku aga suisa mitmekordistuma. Tänu bikarbonaadi kasutamisele on lämmastik, fosfor, raud, räni ja valgus olulisemad vetikate kasvu piiravad tegurid.

Peatükk 9

Vetikate põhjustet probleemid



Joonis 9.1: Sinivetika *Nodularia spumigena* õitseng Läänemerel



Joonis 9.2: Sinivetika *Nodularia spumigena* õitseng Läänemerel

9.1 Vetikaõitsengud

Vetikatõitsenguks nimetatakse klassikaliselt vetikate biomassi sedavõrd tugevat akumulatsiooni vees, mis on visuaalselt nähtav vee värvuse muutusena (Joon. 9.1, 9.2). Eesti keeles on kasutusel kaks paralleelset terminit — vetikaõitseng ja veeõitseng. Mõlemad tähistavad üht ja sama nähtust; erinevus on pigem keeleline, kas termin on tõlgitud saksa või inglise keelest.

Vetikaõitsengud on Maa veekogudes aset leidnud miljoneid aastaid ning põhimõtteliselt on tegemist loodusliku protsessiga. Samas, arvatavalt on inimtegevus ja veekogude inimtekkeline rikastumine toitainetega (eutrofeerumine) soodustanud, sagendanud ja intensiivistanud õitsenguid. Eriti tugeva mõjuga on põllumajanduses kasutatavad väetised — nende sattumisel veekogudesse põhjustavad nad vetikate vohamist.

Tehniliselt on vetikaõitseng vetikate biomassi akumulatsioon. Sageli arvatakse, et selle põhjuseks on vetikate kiire kasv. Päris nii see ei ole — kiire kasv soodustab vetikaõitsengute teket, kuid ei ole selleks piisav. Biomass

si akumulatsioon on ühelt poolt vetikate kasvu ja teiselt poolt kõigi kadude vahe. Kui kaod on sama suured kui kasv, siis biomassi akumulatsiooni ei toimu, olgu kasv kui kiire tahes. Samas võib biomassi akumulatsioonini viia ka tagsihoidlik kasv, kui kaod on veelgi madalamad. Kadude all on esmaoluline mõelda zooplanktoni herbivooriat. Olulised on ka viirus- ja parasiitinfektsioonid, settimine veekogu põhja, väljauhtumine, etc. Hea näide on Läänemeres igasuviseid õitsenguid põhjustavad sinivetikad *Nodularia spumigena* ja *Aphanizomenon* sp. Kasvukiiruse poolest on tegemist küllalt tagsihoidlike liikidega, kuid õitsengud on praktiliselt igasuvine nähtus. Üks olulisi põhjusi — zooplanktoni jaoks on need liigid ebasobivad toiduobjektid ning võimalusel neid välditakse.

9.1.1 Vetikaõitsengute kahjulikkus

Milles see siis seisneb? Planktonvetikate akumulatsioon võib muuta vee läbipaistvust sedavõrd madalaks, et koralid, põhjataimestik ja perifüüton lihtsalt hävivad valguse puuduse tõttu.

Suur hulk meres ja mageveekogudes aset leidvatest vetikaõitsengutest on põhjustatud toksiine produtseerivate liikide poolt. Need on nn. toksilised vetikaõitsengud. Paljud vetikatoksiinid mõjuvad hävitavalt maksale või närvisüsteemile. Paljud toksilised vetikaõitsengud põhjustavad kalade massilist hukkumist. Ette on tulnud ka kariloomade, mereimetajate, lindude ja ka inimeste hukkumist mürgituste tagajärjel.

Vetikate massiline akumulatsioon tingib hapnikutingimuste suurt kõikumist veekogus ööpäeva lõikes. Päeval on hapniku üleküllastatus ja hapnik diffundeerub intensiivselt atmosfääri. Öösel aga tarbib vetikamass respiratsiooni käigus suure osa vees lahustunud hapnikust ja organismidel, s.h. kaladel, võib tekkida fataalne hapnikupuudus.

Osa IV

Eriosa — taksonoomiline ülevaade rühmadest

Peatükk 10

Sinivetikad e. tsüanobakterid

Nimetus tsüanobakterid (CYANOBACTERIA) rõhutab sinivetikate prokarüootset olemust ja lähedasi fülogeneetilisi seoseid sinivetikte ja eubakterite vahel. Traditsiooniline nimetus CYANOPHYTA viitab aga vetikatele omaseid jooni: fotosünteesi (mille käigus vabaneb hapnik) ja struktuursele sarnasusele vetikate kloroplastidega. Fülogeneetiliselt kuuluvad sinivetikad gram (-) eubakterite hulka.

10.1 Sinivetikate peamised tunnused

- Sinivetikad on üherakulised, kolooniaalsed või niitjad, harvem ka algeliselt parenhüümse struktuuriga organismid. Viburit ei esine.
- Sarnaselt teistele bakteritele ei ole neil mitokondrit, tuuma, golgi aparati, endoplastmaatilist retiikulumi ega membraaniga ümbritsetud vakuole.
- Fotosünteesilised pigmendid on tülakoidides mis paiknevad vabalt tsütoplasmas (erinevalt fotoautotroofsetest eukarüootidest, kus tülakoidid on kloroplastides). Erinevalt prokarüootsest hõimkonnast Prochlorophyta ja enamikust eukarüootseist vetikast, ei ole tülakoidid lamellideks pakitud, vaid asetsevad üksikult, üksteisest konstantsel kaugusel. Samasugune on tülakoidide asetus ja struktuur eukarüootseil vetikail hõimkondadest RHODOPHYTA ja GLAUCOPHYTA.
- Esineb klorofüll *a*, klorofüllid *b* ja *c* puuduvad.
- Tavaliselt on rakuvärvus sinakas-roheline kuni violetne, vahel ka roheline või punane. Klorofüllid rohelist värvust varjutavad antennpigmendid *fükotsüaniin* ja *allofükotsüaniin*. (sinine) ning *fükoeütriin*. (punane). Need pigmendid paiknevad poolketasjatel või poolkerajatel kehakestel — *fükobilisoomidel*, mis asetsevad ridadena tülakoidide välimisel pinnal.

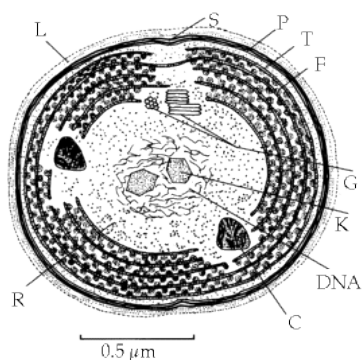
Fükobilisoomid esinevad ka eukarüootsetel vetikatel hõimkondadest RHODOPHYTA ja GLAUCOPHYTA

- Varu polüsahhariidiks on sinivetika tärkliis (polüglükaan, sarnane glükogeenile). See on koondunud väikestes graanulites mis paiknevad tülakoidide vahel (nähtavad ainult elektronmikroskoobis). Lisaks sisaldavad sinivetikad sageli: *tsüanofütsiinigraanuleid*, mis koosnevad aminohapete arginiini ja aspargiini polümeeridest; *polüfosfaadikehakesi*; karboksüsoome (sün. polüeedrilised kehad), mis sisaldavad põhilist ensüümi CO₂ fotosünteesiliseks sidumiseks — RuBisCO.
- Sarnaselt bakteritele on DNA koondunud tsütoplasma keskosasse, mida nimetatakse *nukleoplasmaks*. Erinevalt eukarüootidest, ei ole sinivetikail tuuma; *nukleoplasmat*. ei ümbritse kaksimembraan. Paljudel sinivetikatel esinevad plasmiidid (väikesed rõngasjad DNA molekulid); plasmiidid esinevad ka teistel bakteritel ja eukarüootidel.
- Rakuseina struktuurse osa moodustab, nagu ka teistel eubakteritel, *mureiin*. (= peptidoglükaan), sellest väljapoole jääb lipopolüsahhariidide kiht. Sageli on rakud ümbritsetud limakihiga (hüdreeritud polüsahhariidid).
- Sinivetikad paljunevad ainult sugutult. Geneetiline rekombinatsioon võib siiski aset leida bakteritelt teada paraseksuaalsete protsesside — transformatsiooni ja konjugatsiooni näol; samuti rekombinatsioon olla põhjustatud viirustest.
- Sinivetikad on levinud mere- ja magevees ning maismaal.

10.2 Sinivetikate rakustruktuur

10.2.1 Pigmendid ja kromatoplasma

Sinivetikate värvus on tingitud peamiselt antennpigmentidest *fükotsüaniin* ja *allofükotsüaniin*, kuigi ka *fükoerütriin* on pea alati olemas. Koostiselt on need kolm pigmenti sarnased, ühiselt nimetatakse neid *fükobiliproteiinideks*; värvaine, i.e. see osa molekulist, mis tingib värvi, kannab nime *fükobiliin*. Enamikul sinivetikail on domineerivaks antennpigmentiks *fükotsüaniin* ja seetõttu on rakud ka sinakad või sinakas-rohelised. Fükobiliproteiinid esinevad ka kolmel eukarüootsel vetikahõimkonnal: Rhodophyta, Glaucophyta ja Cryptophyta, kuigi mitte täpselt samad vormid mis sinivetikail.



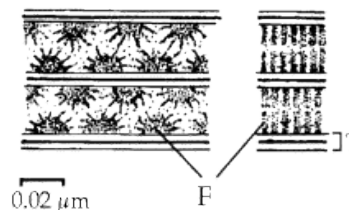
Joonis 10.1: Kokkoidse sinivetika *Synechocystis* läbilõige. Tülakoidid on võrdkauguslikult raku perifeerias (kromatoplasmas), nende pinnal on fükobilisoomid. DNA fibrillid on koondunud raku keskosasse. S – neljakihiline rakusein; P – plasmamembraan; T – tülakoidid; F – fükobilisoomid; G – gaasivakuolid; K – karboksüsoomid ehk polüeedrilised kehad; DNA – DNA fibrillid nukleoplasmas; C – tsüanofütsiini graanulid (struktuursed graanulid) R – ribosoomid.

Klorofüllidest esineb ainult klorofüll *a*, klorofülle *b* ja *c* pole leitud.

Karotinoididest esineb kõigil β -karotiin, enamusel zeaksantiin, ehinenoon, kanthaksantiin, müksoksantofüll; luteiini pole leitud. Müksoksantofüll ei esine ühelgi teisel vetikarühmal.

Kõigil eukarüootsetel vetikatel ja kõrgematel taimedel on fotosünteesilised pigmendid koondatud kloroplastidesse. Sinivetikate pigmendid ei ole kloroplastides, kuigi enamasti on nad koondunud tsütoplasma värvunud, perifeersesse ossa – *kromatoplasmasse*. Elektronmikroskoobis võib näha, et sinivetikate tülakoidid paiknevad vabalt kromatoplasmas ja reeglina asetsevad rakuseinaga paralleelselt (Joonis 10.1). Tülakoidi membraanides on rasvas lahustuvad pigmendid: klorofüll *a* ja karotinoidid; märki-

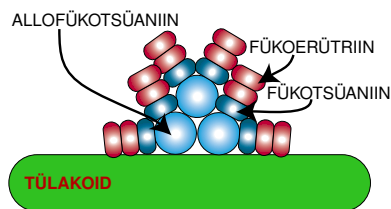
misväärne hulk karotinoide võivad olla ka rakumembraanis ja rakukesta lipopolüsahhariidses kihis.



Joonis 10.2: Sinivetika tülakoidid detailsemalt; näha on poolkerakujulisi fükobilisoomide reade. Parempoolne joonis kujutab sama asja pikivaates. T – tülakoidid; F – fükobilisoomid.

Vees lahustuvad fükobiliproteiinid on väikestes keha-kestes mis paiknevad tülakoidide välispinnal – *fükobilisoomides* (Joon. 10.3). Fükobilisoomid on poolkerakujulised (diameetriga 20 – 70nm) ja paiknevad ridadena. Kõrgematel taimedel ja enamikul eukarüootsetel vetikatel on tülakoidid plastiidis lamellideks koondunud. Rühmadel, kus esinevad fükobilisoomid, ei ole tülakoidide lamellideks koondumine võimalik ruumilise takistuse tõttu. Eukarüootsetest vetikatest on fükobilisoomid veel puna- ja liitvetikatel.

Fükoerütriini ja fükotsüaniini suhe fükobilisoomides määrab ka raku värvuse. Mõned liigid on sinakas-rohelised kui kasvatada punases valguses ja punakad kui kasvatada rohelises valguses: esimesel juhul domineerib fükotsüaniin, teisel juhul fükoerütriin. Sellist värvuse muutumist nimetatakse *kromaatiliseks adaptatsiooniks*. Mitte kõik liigid ei ole võimelised kromaatiliseks adaptatsiooniks, osadel esineb ainult allofükotsüaniin ja fükotsüaniin, puudub aga fükoerütriin.



Joonis 10.3: Fükobilisoom paikneb tülakoidi pinnal ning sisaldab antennpigmente fükoerütriini, fükotsüaniini ja allofükotsüaniini.

Fükobilisoomid esinevad ka hõimkondades RHODOPHYTA ja GLAUCOPHYTA. Nende kloroplastid meenutavad ka muus osas sinivetikaid: tülakoidid on üksikult ja üksteisest enam-vähem samal kaugusel. Teiste vetikate (ja kõrgemate taimede) tülakoidid on tavaliselt lamellidena

pakitud.

Fükobiliproteiinid toimivad antennipigmentidena fotosüsteem II-s (FS II); neelatud valgusenergia transportatakse fotosüsteem II-s olevale klorofüllile *a* väga efektiivselt. Oksügeenilise fotosünteesi (fotosünteesi mille tulemusena eraldub vaba hapnik) summaarne reaktsioonivõrrand on:

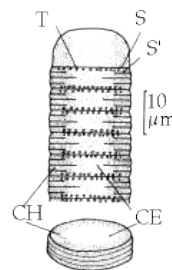


FS II unikaalne omadus on see, et ergastatud elektroni doonoriks on vesi (vesinik e. prooton) ja kõrvalproduktina eraldub vaba hapnik. Fotosüsteem I (FS I) poolt püütud valgus ergastab elektroni veelgi enam, mis võimaldab NADP redutseerida NADPH-ks, tootes keemilisel seotud energiat ja talletades keemilist energiat ATP näol. NADPH ja ATP on kasutusel süsiniku fikseerimisel fotosünteesi pimedada faasi reaktsioonides, mille käigus CO_2 muudetakse suhkruks $[\text{CH}_2\text{O}]_n$. Sinivetikad ja neneda lähedalt seotud proklorofüüdid on ainsad eubakterid, mis on võimelised oksügeenseks fotosünteesiks, olles selles suhtes eukarüootsete vetikate ja kõrgemate taimedega funktsionaalselt sarnased. Teistel fotosünteesilistel bakteritel on ainult üks fotosüsteem ja nad ei ole võimelised kasutama elektrondoonorina vett. Nende fotosüntees on seega anoksügeenne (s.t. toimub ilma hapniku eraldumiseta); elektrondoonorina vajavad nad teisi substraate, nagu H_2S , H_2 või orgaanilised ühendid.

Eukarüootseil vetikail toimub respiratsioon erilistes membraaniga ümbritsetud organellides: mitokondrites. Sinivetikail ei ole mitokondreid ega ka muid vastavadi struktuure. Sinivetikatel on tülakoidid nii fotosünteesi kui respiratsiooni paikadeks, kuid respiratsioon võib toimuda ka rakumembraanil. Hiljuti on siiski avastatud, et ka eukarüootsete vetikate kloroplasti tülakoidi membraanidel toimub respiratsioon.

10.2.2 Tsentroplasma

Sinivetikate raku keskmist osa nimetatakse *tsentroplasmaks*, värvuselt on see kahvatum kui kromatoplasma. Töödeldes rakke DNA spetsiifiliste värvidega (e.g. DAPI; 4', 6-diamino-2-fenüülindool), võib näha võrgustikuks liitunud kõveraid struktuure. Elektronmikroskoobis on tsentroplasma DNA ümbritsevast tsütoplasmast elektrontihedam. Sinivetikatel ei ole DNA seotud tuumahiitsoonidega (nagu eukarüootide kromosoomides). Tsentroplasma see osa, kus paikneb DNA kannab nukleoplasma või nukleoidi nimetust. Teadagi puudub prokarüootidel tuumaümbris ja endoplastmaatiline retiikulub tervenisti.



Joonis 10.4: Pikilõige *Oscillatoria* niidist. T – tsüanofütsiini graanulid; S – ristvahesein; S' – alles sissepoole kasvav ristvahesein; CE – tsentroplasma; CH – kromatoplasma.

10.2.3 Ribosoomid

Sinivetikate tsütoplasma on väga viskoosne ega voola nagu eukarüootsetel rakkudel. Prokarüootset tüüpi ribosoomid on laiali kogu tsütoplasmast. Eukarüootsete ribosoomid on ehituselt ja funktsioonilt (proteiini süntees) üldjoontes sarnased. Prokarüootide ribosoomid on mõnevõrra väiksemad ($21 \times 29 \text{ nm}$) kui eukarüootidel ($22 \times 32 \text{ nm}$) ja ka veidi erineva struktuuriga. Prokarüootide ribosoomid on suuruselt sarnased kloroplastide ja mitokondrite ribosoomidega, peegeldades ilmselt kloroplastide ja mitokondrite endosümbiontset päritolu.

10.2.4 Gaasivakuolid

Teatud tingimustel moodustuvad sinivetikate küllalt erinevates süstemaatilistes rühmades *gaasivakuolid*. Valgusmikroskoobis paistavad gaasivakuolid väikeste, tugevalt valgust murdvate kehakestena. Seda põhjusel, et erinevalt eukarüootsete rakkude vakuoolidest, ei sisalda gaasivakuolid vedelikku vaid gaasi. Elektronmikroskoobis on näha, et iga gaasivakuool koosneb paljudest silinderjatest ja seest tühjadest gaasi vesiikulitest. Gaasivakuolid esinevad ka osadel heterotroofsetel bakteritel.



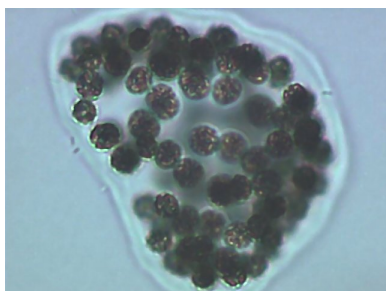
Joonis 10.5: Sinivetika gaasivakuolid elektronmikroskoobis. Kujult tüüpiliselt tugevalt piklikud, pealtvaates kärjetaolised heksagonaalsed.

Gaasivakuooli sein on tugev ja koosneb proteiinidest. Selles suhtes erineb see oluliselt teistest raku membraanidest, mis koosnevad üldjuhul lipiidide kaksikkihist. *Gaasivakuoolide valgulise ehitusega sein laseb läbi gaase, kuid vedelikele on läbimatu.* Neis sisalduva gaasi koostis on tasakaalud tsütoplasmas lahustunud gaasidega.

Gaasivakuoolid funktsioneerivad raku ujuvust reguleerivate organellidena, võimaldades sinivetikal mõningast kontrolli oma vertikaalse asendi üle veesambas. Teatud tingimustel koonduvad sinivetikad veesambas mingile kindlale sügavusele, kus fotosüntees on optimaalne (valgusintensiivsus pinnakihtides võib olla liig tugev ja kahjustada fotosünteesiaparati). Sinivetikate ujuvuse muutmiseks tingitud vartikaalne liikumine soodustab ka toitainete omastamist: esiteks, vetikad migreeruvad sügavamatesse kihtidesse, kus toitaineteid on küllaldaselt; teiseks, liikumine ümbritseva keskkonna suhtes vähendab rakkude ümber oleva liikumatu pindkihi paksust, soodustades seega toitainete difusiooni rakupinnale.

Magevee sinivetikatest reguleerivad ujuvust näiteks *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*. Ujuvuse reguleerimise mehhanismidest on olulised: gaasivakuoolide moodustamise kiirus, eriti suhtes rakkude kasvukiirusega; gaasivakuoolide purunemine osmootse rõhu või veesamba rõhu tagajärjel; ballastainete, eelkõige karbohidraatide akumulatsioon raku. Võime kontrollida rakkude vertikaalset positsiooni veesambas on üks olulisemaid omadusi mis tagab sinivetikate eduka konkurentsivõime veekogudes, eriti võrreldes näiteks rohevetikatega.

Gaasivakuoolide olemasolu raku on reeglina nähtav ka valgusmikroskoobis — sellisel juhul paistab rakkude sisu tumedasäbruline (Joon. 10.6). Seda seetõttu, et gaasivakuoolid murravad tugevasti valgust.



Joonis 10.6: Magevee sinivetika *Microcystis* väike koloonia, kus kerajates rakkudes on näha tumedad struktuurid, mis annavad tunnistust rohkest gaasivakuoolide esinemisest.

10.2.5 Varuained ja rakusisaldised

Sinivetika tärkliis

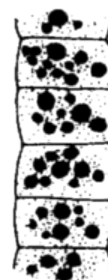
Sinivetikate tähtsaim varuaine tärkliis on alfa-1,4 glukaan. See sarnaneb glükogeenile ja kõrgemate taimede tärkliise amülopektiini fraktsioonile. See tärkliis esineb valgusmikroskoobis nähtamatute (suurus 30 × 63nm) graanulitena, mis paiknevad tülakoidide vahel.

Tsüanofütsiini graanulid

Kergalt nurgelised *tsüanofütsiini graanulid* on nähtavad ka valgusmikroskoobis (suurus kuni 500nm). Tsüanofütsiinigraanulid paiknevad raku tihti rakuvaheste läheduses (niitjad ja koloonialised vormid) või tsentroplasma ja kromatoplasma vahel. Tsüanofütsiini graanulid koosnevad proteiinidest. Nendes sisalduvad varuproteiinid koosnevad ainult kahe aminohappe polümeeridest: arginiin ja aspargiin. Tsüanofütsiini graanulid on eelkõige rakule lämmastiku varuks, samal viisil nagu polüfosfaatkehad on fosfori varuks. Sinivetikad on N ja P külluses võimelised neid aineid kiirelt omastama ning talletama tsüanofütsiini ja polüfosfaadi graanulitena. See varu võimaldab rakkude aktiivset kasvu ja paljunemist ka siis, kui need toitained on keskkonnast (näiteks teiste vetikate elutegevuse tõttu) lõppenud.

Polüfosfaatkehad

Sinivetikad sisaldavad sageli fosfaadi polümeeri graanuleid (Joon. 10.7). *Polüfosfaat graanulid* ehk nn. 'volutiini-tilgad' (läbimõõdult 0,5 – 2µm) on fosfori varuks raku. Varu polüfosfaati on leitud ka seentel, heterotroofsetel bakteritel ja eukarüootsetel vetikatel, kuid mitte kõrgematel taimedel.



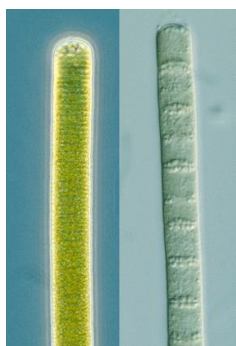
Joonis 10.7: Polüfosfaadi graanulid *Oscillatoria* rakkudes.

Polüeedrilised kehad

Polüeedrilised kehad on ensüümi *ribuloos-1,5-bifosfaat-karboksülaas-oksügenaas* (RuBisCO) tagavaraks. RuBisCO katalüüsib fotosünteesi pime-etapi esimest reaktsiooni: CO₂ fikseerimist.

10.2.6 Rakusein

Osad sinivetikad on ümbritsetud ainult rakuseinaga (e.g. *Oscillatoria*; Joon. 10.8), samas kui teistel on väljastpoolt rakuseina veel limakiht (e.g. *Cyanothece*, *Chroococcus*; Joon. 10.9). Mitmel liigil areneb limakiht ühtseks, rakke või niite ühendavaks limamassiks (e.g. *Gloeocapsa*, *Microcoelus*, *Nostoc*; Joon. 10.10).



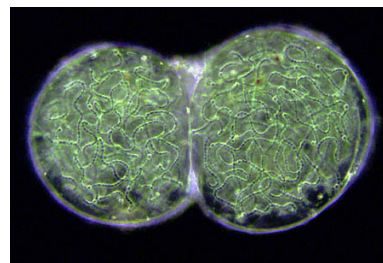
Joonis 10.8: Sinivetika *Oscillatoria* kahe eri liigi trihoomid. Rakke ei kata limatupp. Näha on rakuvaheseinad

Elektronmikroskoobis on näha, et sinivetikate rakusein on neljakihiline. Sarnaselt teistele eubakteritele, koosneb rakuseinale tugevust andev kiht *mureiinist*. (teatud tüüpi peptidoglükaan). Teadaolevalt ei sisalda eukarüootsete vetikate rakusein kunagi mureiini. Antibiootikum penitsilliin pärsib nii gram (-) heterotroofsete bakterite kui ka sinivetikate kasvu blokeerides mureiini kihtide moodustumist.



Joonis 10.9: Sinivetika *Chroococcus* rakud, mida ümbritseb paks limakiht

Mureiinkihist väljapoole jääb lipopolüsahhariididest kiht. Limakihid koosnevad peamiselt keeruka ehitusega



Joonis 10.10: Sinivetika *Nostoc* koloonia. Niidid paiknevad paksum limases kapslis

polüsahhariididest, mis paistavad elektronmikroskoobis kiulise struktuurina.

Rakkude jagunedes moodustuvad väljastpoolt sissepoole uued ristseinad. Elektronmikroskoopiliselt on kindlaks tehtud, et raku jagunemise esimene staadium on plasmamembraani sissesopistumine, seejärel hakkavad sissepoole kasvama rakukesta jäigad, struktuursed osad.



Joonis 10.11: Sinivetika *Lyngbya* niidid. Rakke ümbritseb paks limane tupp.

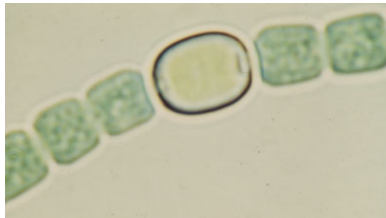
10.2.7 Liikumine

Mitmed üherakulised (e.g. *Cyanothece aeruginosa*) ja niitjad sinivetikad on võimelised substraadil liuglevaks või roomavaks liikumiseks. Üherakulised kulgevad tõmbelvalt ja ebekorrapärastele; *Oscillatoria* ja teiste sinivetikate niidid liiguvad kontrollitumalt ja ühtlaselt kiirusega 2 – 11 µm s⁻¹. Ilma kindlale substraadile kinnitumata ei ole liikumine võimalik. Ringi liikudes jätavad sinivetikad endast maha limase jälje, sarnane jälj jääb maha ka ränivetikate ja desmideede liikumisel.

Selline liikumine on oluline mudasel või liivasel põhjal elavatele vetikatele. Tõusuvee ajal liiguvad rakud mudakihi pinnale ja see värvub roheliseks, mõõna ajal (võimalik, et vältides ärauhumist) liiguvad organismid taas mada sisse. Otseseks ajendiks liikumisele on ilmselt valguseintensiivsuse muutumine. Vahel on muda- ja liivapõhjal substraat ka pruunikaks värvunud. Sellisel juhul domineerivad seal ränivetikad.

10.2.8 Heterotsüstid ja lämmastiku fikseerimine

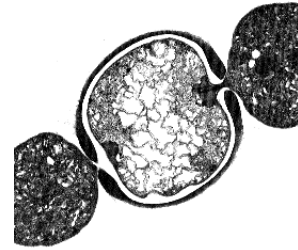
Heterotsüstid erinevad morfoloogiliselt vegetatiivsetest rakkudest hüaliinse tsütoplasma poolest. Valgusmikroskoobis paistab heterotsüst tühjana, kuna seal puuduvad granulaarsed varuained, samuti gaasivakuolid (Joon. 10.12, 6.1). Teine heterotsüste eristav tunnus on paks rakusein, millel on ühes või mõlemis otsas veel omakorda seespool paksendid, mida nimetatakse *polaarnooduliteks*. Terminaalsetel heterotsüstidel (i.e. paiknevad niidi lõpus) on ainult üks polaarnoodul, mis asetseb heterotsüsti otsas vastu järgmist vegetatiivset rakku. Nooduleid läbistavad peened kanalid, mis ühendavad heterotsüsti naaber vegetatiivse rakuga (Joon. 10.13). Heterotsüstid esinevad paljudel mitmerakulistel sinivetikatel, näiteks seltsides NOSTOCALES ja STIGONEMATALES.



Joonis 10.12: Lõik sinivetika *Nostoc* niidist. Pigmenteerunud vegetatiivsete rakkude vahel paikneb näiliselt tühi, teistest pisut suurem rakk — heterotsüst.

Heterotsüstide funktsioon on õhulämmastiku (N_2) fikseerimine, kuigi õhulämmastikku fikseerivad ka osad heterotsüstideta liigid. Õhulämmastiku fikseerimine on rangelt anaeroobne protsess, isegi väikesed vaba hapniku kogused inhibeerivad pöördumatult seda katalüüsivat ensüümi – *nitrogenaasi*. Heterotsüsti sees tekib anaeroobne keskkond ja see võimaldab N_2 fikseerimist NH_4 -ks. Ilmselt takistab heterotsüsti paks rakusein hapniku difusiooni rakku. Teiseks, heterotsüstides puudub FS II (vaba hapniku tootmisega seotud), küll aga esineb seal FS I, mis toodab ATP-d. N_2 fikseerimine on väga energiamahtukas protsess ja ATP seega vajalik. Lisaenergiat toodetakse respiratsiooniga, kus kulutatakse see vähenegi rakku jõudnud vaba hapnik. Heterotsüsti imporditakse teistest rakkudest veel orgaanilist süsinikku (disahhariididena). Fikseeritud lämmastik talletatakse esmalt tsüanofütsiinina ja transportitakse heterotsüstist välja glutamiini kujul.

Heterotsüstide moodustumine sinivetikatel on sõltuv anorgaanilise lämmastiku olemasolust keskkonnas. Kui lämmastikku on piisavalt on heterotsüstide moodustumine pärsitud või ei moodustata neid üldse. Õhulämmastiku fikseerimine annab sinivetikatele märkimisväärse eelise



Joonis 10.13: Sinivetika heterotsüst elektronmikroskoobis. Näha on heterotsüsti naabruses asuvate vegetatiivsete rakkudega ühendavad kanalid ning heterotsüsti erakordselt paks rakusein, mis peab kaitsma rakku hapniku sissetungi eest.

teiste, euakrüootsete vetikate ees. See võimaldab sinivetikatel kasvada ja valke sünteesida tingimustes, kus anorgaaniline lämmastik on otsas ja eukarüootsete vetikate kasv lämmastikunälja tõttu pidurdunud. Tõsi, selle eelise rakendumine eeldab piisav anorgaanilise fosfori olemasolu keskkonnas.



Joonis 10.14: Soojades toitainetevaestes ookeanides massiliselt esinev *Trichodesmium* moodustab silmaga nähtavaid puntraid. Pundarde keskel tekib arvatavalt mikroarofiilne või anaeroobne keskkond, mis võimaldab lämmastiku fikseerimist ilma heterotsüstideta. *Trichodesmium* on oluline lämmastiku importija oligotroofsetes ookeanides.

Varem arvati, et ainult heterotsüstidega sinivetikad on võimelised õhulämmastikku siduma. Nüüd on teada, et seda teevad ka paljud heterotsüste mitte omavad sinivetikad (e.g. *Trichodesmium*, *Lyngbya aestuarii*; Joon. 10.14,

6.2).

10.2.9 Spoorid ehk akineetid

Spoorid ehk *akineetid* on suured paksuseinalised rakud (Joon. 10.15), mis elavad üle kasvuks ebasobivaid aegu (kuivamine, madal temperatuur, toitainetepuudus, etc.). Akineetidid sisaldavad hulgaliselt varuaineid: tsüanofütsiini polüpeptiide ja sinivetika tärklis, kuid mitte polüfosfaate (Joon. 10.16). Akineetidid arenevad vegetatiivsetest rakkudest. Intensiivne akineetidide moodustamine on iseloomulik vananevatele populatsioonidele, nagu näiteks veeõitsengu lõppfaas. Spooride moodustamine tagab populatsiooni säilimise tingimustes kus enamik vegetatiivseid rakke sureb. Otsesed spooride moodustamist indutseerivad tegurid ei ole üheselt teada. Mõnedel liikidel tundub selleks olema fosfori puudus, teistel taas energia puudus (valgus või karbohüdraarid). Teistel jälle stimuleerib spooride moodustamist spooride endi poolt eritatud aine, seega on spooride moodustamine autokatalüütiline protsess.

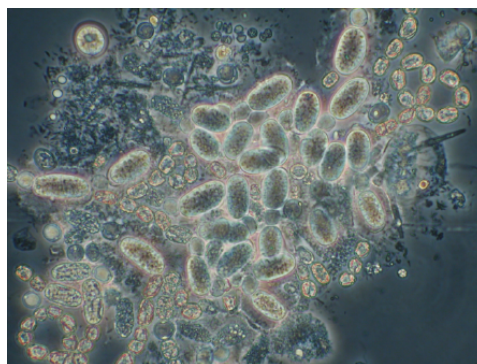


Joonis 10.15: *Anabaena* akineetididega Läänemerest. Osadel liikidel moodustuvad tüüpiliselt kaks akineeti kummalegi poolele heterotsüsti. Akineetidid on teistest rakkudest tublisti suuremad.



Joonis 10.16: Sinivetika akineet elektronmikroskoobis. Näha on paks rakusein ja varuaineid.

Vegetatsiooniperioodi lõppedes sinivetikarakud lagunevad. Jäävad ainult vastupidavad akineetidid, mis vahel lausalistest tompudena põhja vajuvad ja setetes talve üle elavad (Joon. 10.17).



Joonis 10.17: *Anabaena lemmermannii* akineetidide kogumik. Vegetatiivsed rakud on juba pea-aegu lagunened, kuid vastupidavad akineetidid püsivad tervetena ja vajuvad tompudena põhja.

Eksperimentaalselt on uuritud spooride erakordset vastupidavust ekstreemsetele keskkonningimustele (e.g. kõrge ja madal temperatuur), kus vegetatiivsed rakud vastu ei pea. Ladestununa järvemudasse säilivad spoorid hapnikuvabas keskkonnas aastaid. Näiteks *Aphanizomenon flos-aquae* spoorid on idandatud 18 a vanadest setetest, *Anabaena* spoorid võivad säilida vähemalt 64 aastat. Veekogu põhjasetted toimivad seega omalaadse pikaajalise seemnepangana; keskkonningimuste paranedes võivad resuspendeerunud spoorid taas idaneda ja anda aluse uue populatsiooni kasvule.

Osade sinivetikate (s.h. *Anabaena*) spoorid toodetakse massiliselt bioväetiste saamiseks. Loogika on järgmine – spoorid külvatakse niiskele põllule – e.g. riisipõllule. Idanedes hakkab noor sinivetikas kiirelt õhulämmastikku fikseerima, mis toob bioloogilisse ringesse suure hulga kultuurtaimedele oomastatavat lämmastikku.

10.2.10 Trihhoom ja harunemine

Trihhoomiks nimetatakse sinivetikate niitjat rakurida ilma seda ümbritseda võiva limatupeta. On kahte liiki harunemist. Tõelise harunemise korral jaguneb üks rakk trihhoomis nii, et ühest tütararakust areneb uus külmine haru. Ebaharunemise puhul katkeb trihhoom limatupes ja trihhoomi üks või mõlemad otsad kasvavad lateraalselt limatupest välja.

10.2.11 Paljunemine

Sinivetikail esineb ainult sugutu paljunemine. Paljude üherakuliste ja koloonialiste vormide peamine paljunemisviis on vegetatiivne, rakkude jagunemise teel. Kui rakkude jagunemine toimub kiiresti, ei jõua tütararakud algseid mõõtmeid saavutada ja moodustub rida väikeseid

nannotsüüte. Osadel sinivetikatel emarakk suureneb ja rakusisu jaguneb paljudeks väikesteks rakkudeks, mis jäävad emaraku kesta sisse. Selliseid tütarikke nimetatakse *endospoorideks*.

Eksospoorid on väikesed rakud mis eralduvad emarakust. Niitjatel vormidel võib osa trihhoomist limatupe sees fragmentatsiooni tagajärjel eralduda ja uuele niidile alguse anda. Selliseid fragmente nimetatakse *hormogoonideks*.

Sugulist paljunemist, kus kaks haploidset rakku ühineksid ja moodustaksid diploidse sügoodi, sinivetikatel ei tunta. Siiski, geneetilise materjali rekombinatsioon võib toimuda sarnaselt bakteritele 'paraseksuaalsete protsesside' kaudu. Näiteks on saadud sinivetika *Anacystis nidulans* tüvi, mis on resistentne kahele antibiootikumile: polümüksiin-B ja streptomütsiin. Kahe kultuuri kokkusegamisel, millest kumbki oli resistentne vaid ühele antibiootikumile saadi keskmiselt miljardist rakust 4.5 – 491 sellist rakku, mis olid mõlemale antibiootikumile resistentsed. Sellest järeldati, et toimus geneetilise materjali rekombinatsioon. Heterotroofsetel bakteritelt on teada kaks geneetilise materjali ülekande viisi, mis esinevad ka sinivetikatel: *transformatsioon* ja *konjugatsioon*. Transformatsiooni puhul doonori rakust vabaneva DNA lõik inkorporeerub retsipient rakku, kus see võib välja vahetada homoloogilise DNA lõigu. Konjugatsiooni puhul ühenduvad kaks rakku konjugatsioonitorukese abil, mille kaudu DNA liigub ühest rakust teise. Tõendeid konjugatsiooni esinemise kohta sinivetikatel on kaunis napilt. Nagu teised bakterid (ja ka eukarüootsed rakud) sisaldavad ka sinivetikad plasmide. Need on väikesed rõngasjad DNA molekulid, mis on rakus lisak tavalistele suurtele genoomi DNA molekulidele. Heterotroofsetel bakteritel põhjustavad plasmiidigeneetilise materjali ülekannet, ilmselt toimib see ka sinivetikail.

10.2.12 Levik ja ökoloogia

Sinivetikate hõimkond sisaldab umbes 150 perekonda ja 2000 liiki. Levinud on nad kõige erinevates paikades: magevees, meres, niiskel mullal, ekstreemsetes paikades nagu liustikud, kõrbed ja kuumaveeallikad.

Kõige enam esineb neid siiski magevees.

Sinivetikad on ohtralt levinud seisvates või aeglase vooluga mageveekogudes. Prasvõotme järvedes esinevad nad arvukamalt pärast kevadist veesamba kihistumist, kui pindmine veekiht (epilimnion) on jõudnud soojeneda. Hiliskevadel ja varasüvel on tavalised niitjad sinivetikad: *Anabaena*, *Aphanizomenon*.; kesksüvel *Microcystis aeruginosa*. Sinivetikate edukuse üheks põhjuseks on madala valgusintensiivsuse efektiivne kasutamine, võimaldades

neil kasvada sügavamal epilimnioni alumises osas. Optimaalsest nõrgema valguse puhul tõusevad rakud pinnale; ujuvust reguleeritakse gaasivakuolide abil. Toitaineterikastes järevedes, eriti rohke fosfori olemasolul, aitab sinivetikaid võime siduda õhulämmastikku. Veelgi olulisemaks eeliseks teiste vetikarühmade ees on sinivetikate vähene tarbitavus zooplanktoni toiduna.

Osad liigid, eriti gaasivakuole sisaldavad, põhjustavad sageli ebameeldivaid vetikaõitsenguid. Vaikse ilmaga kerkivad rakud üles moodustades pinnakihi püdelat kihi. Nõrk tuul kannab pindmise veekihi koos vetikatega kaldale, kus see moodustab haisva mädaneva massi.

10.2.13 Toksilised sinivetikad

Paljud liigid (e.g. *Aphanizomenon* spp., *Anabaena flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*) on kurikuulsad mürgiste õitsengute põhjustajateks. Meres on mürgised vetikaõitsengud põhjustatud enamasti eukarüootsete vetikate poolt (hõimkonnad DINOPHYTA, RAPIDIOPHYTA, HAPTOPHYTA).

Anabaena flos-aquae ja *Aphanizomenon flos-aquae* toodavad närvimürke (vastavalt *anatoksiini* ja *saksitoksiini*), mis keemiliselt on mõlemad alkaloidid, kuid üsna erineva struktuuriga. Saksitoksiini toodavad ja dinoflagellaadid (e.g. *Alexandrium tamarense*), põhjustades mürgitust PSP (*Paralytic Shellfish Poisoning*). *Microcystis aeruginosa* toodab maksamürki mikrotsüstiin. Mitte kõik nende kolme kõige levinuima magevee sinivetika tüved ei ole mürgised, ja mitte igal ajal. *Anabaena flos-aquae* eri tüved toodavad ei tüüpi mürke (nimetatakse anatoksiin a, b, c, etc.). Kui joogivett võetakse tugevalt eutrofeerunud veekogudest, kus esinevad massilised sinivetikate õitsengud, tekib otsene oht inimese tervisele. Mass esinemise korral tekitavad probleeme ka mitte-mürgised liigid, andes veele ebameeldiva maitse või lõhna. Ujudes sellises vees võivad tekkida nahaärritus ja allergiad. Sellisel juhul on mõistlik pärast ujumist end puhta veega üle loputada.

Üldiselt sinivetikamürgid inimest otseselt ei ohusta — selleks on vaja toksiliste vetikatega reostunud vett sisse juua; läbi naha need ei mõju. Küll aga on ohustatud kariloomad, kes võivad palaval päeval juua kalda äärest vetikatega reostunud vett ning selle tagajärjel surra.

10.2.14 Sinivetikad ookeanides

Sinivetikate suur osatähtsus ookeanide fütoplanktonis avastati alles suhteliselt hilja. Põhjuseks nende liikide väga väikesed rakumõõtmed: suurem osa neist kuulub pikoplanktoni fraktsiooni (suurus 0.2 – 2µm; teised tavalisemad fütoplanktoni suurusklassid on nanoplankton 2 –

20µm ja mikroplankton 20 – 200µm). Sinivetikate piko-fraktsioon koosneb väikestest, üherakulistest kokkoidsetest vormidest. Nende osatähtsus maailmameres avastati tänu epifluorestsents mikroskoobi laialdasele kasutuselevõtule. Metodoloogia on lühidalt järgmine: veeproov (ca. 5 ml) filtreeritakse tumedaks värvitud membraanfiltrile; filter kuivatatakse õhu käes; katteklaasile pannakse tilk õli (parafiinõli või immersioonõli), sellesse filter, peale uus tilk õli ja seejärel katteklaas. Preparaati vaadatakse lühilainelises valguses (500nm). Tänu antennpigmentide (fükoerütriin, fükotsüaniin) olemasolule fluoreseeruvad sinivetika rakud tumedal taustal oranzilt või kollakaspunaselt; rohevetikate korofüll a fluoreseerub tumepunaselt. Kinnitust, et tegemist on sinivetikatega, on saadud hiljem ka elektronmikroskoobi abil, samuti on kromatograafiliselt (HPLC; *High Performance Liquid Chromatography*) näidatud sinivetika pigmentide olemasolu oligotroofsete ookeanide keskosades.

Kokkoidsed piko-suuruses sinivetikad on levinud kõikjal troopilistes ja parasvöötme meredes, moodustades olulise osa fütoplanktonist ja olles kohati tähtsaimad esmased produktendid. Polaarmedes on sinivetikad harvad või puuduvad. Külma meredes esinevad sinivetikad enamasti toitaineterikkamates rannikuvates ja jõgede suudmealadel, kus nad esinevad koos teiste mikrofütoplanktoni (peamiselt ränivetikate ja dinoflagellatidega) ja nanofütoplanktoni (peamiselt krüptomonaadid ja haptofüüdid) liikidega. Seevastu ookeani oligotroofsetes keskosades on kokkoidsed sinivetikad sageli fütoplanktonis domineerivad, moodustades koos teiste prokaryootsete ja eukaryootsete piko- ja nanofütoplanktoni liikidega hõreda koosluse. Teised vetikad ookeanide oligotroofsetes keskosas on väikesemõõtmelised liigid rühmadest PROCHLOROPHYTA, CHRYSOPHYCEAE, BACILLARIOPHYCEAE, HAPTOPHYTA, CRYPTOPHYTA, DINOPHYTA ja PRASINOPHYCEAE. Sageli on fütoplanktonit rohkem sügavamates kihtides termokliini lähedal (eralduskiht pindmise, soojema ja kergema veekihi ning sügava, külmema ja tihedama veekihi vahel; ookeanides ca. 50 – 100 m sügavusel). Sellises sügavuses elavad sinivetikad on tänu oma antennpigmentidele eriti hästi kohastunud eluks madala valgusintensiivsuse juures.

Pikoplanktoni rakusuuruse väiksusest tuleneb mitu olulist kohastumust eluks maailmamere keskosade oligotroofsetes tingimustes. Esiteks, kerakujulise raku vajumiskiirus on proportsionaalne raadiuse ruuduga; pikoplanktoni suurusega rakkude vajumiskiirus on praktiliselt olematu, seega on nad hästi kohastunud planktiliseks eluviisiks. Teiseks, mida väiksem rakusuurus, seda suurem on raku pindala/ruumala suhe; see tagab suhteliselt efektiivsema toitainete omastamise muidu äär-

miselt toitainetevaesest keskkonnast. Rakud kogunevad termokliinile, kuna sealne tihedusegradient kompenseerib nende napi erikaalu erinevuse vee suhtes. Suuremarakulised fütoplankterid (mikro suurusjärg) on ookeanide keskosas haruldased, või puuduvad sootuks. Põhjuseks: suurem vajumiskiirus ja väiksematele allajäämine toitainete omastamise efektiivsuses. Seega, mikrofütoplanktoni kasv (mis on aeglane toitainete puudusel) ei kompenseeri kadusid (settimine, herbivooria). Ookeanide pelagiaali mikrofütoplanktonil on konkurentsiks püsimisel eri strateegiad. Näiteks sinivetikas *Trichodesmium* moodustab lähistroopiliste ja troopiliste ookeanide keskosas massiivseid õitsenguid. See organism reguleerib ujuvust gaasivakuolide abil; on võimeline fikseerima õhulämmastikku. *Trichodesmium* on ilmselt olulisim bioloogiline lämmastiku fikseerija oligotroofsetes ookeanides.

10.2.15 Endo- ja epiliitilised sinivetikad

Merede ja järvede litoraalis ning kividel-kaljudel kuhu ulatuvad lainete pritsmed, moodustub sageli mustjas, horisontaalne vöönd mille moodustavad epiliitilised sinivetikad (e.g. *Gloeocapsa*, *Pleurocapsa*) Osad sinivetikad võivad ennast kaltsium karbonaati uuristada. Kui kaljud või kivid on lubjakivist või mõnest muust pehmest kivimist, elavad sinivetikad sageli kivimi sees, pindmises kihis — neid nimetatakse *endoliitilisteks* vetikateks. Korallriffidel võib näiteks leida endoliitilist sinivetikat *Mastigocaelus testarum*, mis fikseerib heterotsüstidega õhulämmastikku ja on seega nende oligotroofsete vete lämmastikuga rikkastajaks.

Maismaal elavad sinivetikad niiskel mullal, kaljudel, puutüvedel. Lubjakivil võivad *Scytonema* ja *Gloeocapsa* liigid moodustada musti triipe või laike.

Mastocladus laminosus ja *Pbormidium laminosum* on kaks sinivetikat mis elavad kuumaveeallikates, kus temperatuur on 50°C juures, suudavad aga taluda ka 70°C.

10.2.16 Sinivetikate kasutamine, biotehnoloogia

Osad sinivetikad elavad sümbioosis kõrgemate taimedega. Näiteks samblikud, mis kujutavad endast seente (peamiselt ASCOMYCETES) väga spetsialiseerunud assotsiatsiooni vetikatega. Fükobiont (vetika osapool) on enamasti rohevetikas, kuid 8% juhtudest on fükobiondiks sinivetikas. Fükobiondil on siin kaks funktsiooni: fotosüntees ja lämmastiku fikseerimine. Vesisõnajalg *Azolla* lehe õõnsustes elab sinivetikas *Anabaena azolla*, mis samuti fikseerib lämmastikku.

Troopilistes maades on kasvab *Anabaena* üleujutatud riisipõldudel ja on oluline lämmastiku fikseerija. Arene-

nud riisipõllumajandusega maades väetatakse põlde *Anabaena* tüvedega, mis on eriti efektiivsed lämmastiku fikseerijad. Nende N fikseerimise võimet on hinnatud 40 kg seotud lämmastikule hektari kohta aastas. Veelgi efektiivsem kui vabalt elav *Anabaena*, on *Azolla* leheõõnsustes elav *Anabaena azolla*: seotud lämmastikku lisandub aastas põldudele 120 – 310 kg ha⁻¹.

Viimastel aastatel on uuritud võimalusi sinivetikate, eriti *Spirulina* liikide kasvatamiseks inimtoiduks. Põhja Aafrikas Chad-i järve ääres elavatel inimestel on traditsiooniliseks toiduks olnud kuivatatud *Spirulina platensis* koogid. See väga alkaliinse veega järv, mis on väga rikas naatrium karbonaadi ja bikarbonaadi poolest, on eriti sobiv kõrgelt kohastunud liigi *Spirulina platensis* massiseinemisteks; praktiliselt puudub konkurents teiste vetikate poolt. Tehisveekogudest saadi 1984 a. ca. 720 tonni *S. platanensis* massi. See on väga proteiinirikas (45–60%) ning kasutusel loomasöödana ja 'ökotoiduna'. Paraku on aminohappeline koostis inimese jaoks küllalt tasakaalust väljas ja tootmine esialgu liig kulukas (võrreldes loomse valgu tootmisega).

10.3 Sinivetikate süstemaatika

Sinivetikate süstemaatika on pikka aega paksu verd tekitanud. Traditsiooniliselt on asjale kaks lähenemist olnud: 1) botaaniline, mille monumentaalseks tipp-teoseks on Geitler'i monograafia *Cyanophyceae*, aastsat 1932; 2) alates 1971 aastast bakterioloogiline süstemaatika, viljeletud Steiner'i ja tema kaastöötajate poolt. Botaaniline käsitlus tugineb peamiselt rakkude morfoloogilisel ehitusel. Bakterioloogiline käsitlus tugineb akseeniliste (bakterivabade) ja kloonsete vetikakultuuride (kultuur, mis on kasvatatud ühest rakust) morfoloogilistel ja füsioloogilistel tunnustel. Paraku mitte kõik sinivetikaliigid ei kasva kultuuris. Looduses esinevast umbes 2000 kuni 3000 sinivetikaliigist on kultuurides vaid tühine osa.

Viimasel ajal on siiski märke mõlema käsitluse konvergerumisest. Alljärgnevalt on sinivetikad jaotatud viide seltsi (bakterioloogilise käsitluse põhjal):

- CHROOCOCCALES
- PLEUROCAPSALES
- OSCILLATORIALES
- NOSTOCALES
- STIGONEMATALES

Botaaniline käsitlus üldjoontes haakub sellega; erandina on PLEUROCAPSALES ja CHROOCOCCALES botaanilises süsteemis koos.

Eri seltside 30 tüve 16S rRNA järjestuse analüüs on näidanud, et seltsid PLEUROCAPSALES, NOSTOCALES ja STIGONEMATALES on arvatavasti monofüleetilised rühmad, samas kui CHROOCOCCALES ja OSCILLATORIALES on heterogeensed ja sisaldavad üksteisega kauges suguluses olevaid liike.

Sinivetikate fülogeneetiline klassifikatsioon annab enast veel oodata.

10.3.1 Chroococcales

Seltsi kuuluvad üherakulised sinivetikad, võivad olla ka limakoloonias. Paljunemine on rakkude jagunemise teel, ka nannotsüütide moodustamise teel. Rakud jagunevad ühes, risttasapinnas.

Cyanothece. Laiad, elliptilised üherakulised vetikad (<3µm), ümbritsetud tugeva limakihiga. Umbes 10 liiki, meres ja magevees. Suudavad siduda lämmastikku. Rakud jagunevad ühes, risttasapinnas.

Aphanothece. Rakud on silindrilised, paljud liigid moodustavad nannotsüüte. Moodustab paljurakulise limakolooniaid. Erinevalt *Gloeocapsa* perekonnast on üksikute rakkude ümber olev lima vaevumärgatav. Teatakse umbes 20 liiki, meres, magevees, mudapõhjad.

Merismopedia. Ümmargused rakud moodustavad ühe rakukihi paksuseid homogeenses limal olevaid plaati- jaid kolooniaid. Rakkude jagunemine on ranget korrapärane, toimudes kahes, ristisuunalises tasapinnas. Seetõttu on rakud koloonias rangelt korrapäraste ridadena. Umbes 15 liiki, mage ja merevees.

Chroococcum. Rakud kerajad (äsja jagunenult poolkerajad), jagunemine järjestikuliselt kolmes risti olevas tasapinnas. Iga rakk ja rakurühm on omaette suhteliselt õhukeses limaümbrises. Umbes 25 liiki, meres, magevees ja niiskes mullas.

Gloeocapsa. Rakud kerajad või poolkerajad, nagu *Chroococcus*. Jagunemine kolmes risti olevas tasapinnas, kuid mitte nii rangelt järjestikuliselt kui *Chroococcus* liikidel. Iga rakk on ümbritsetud kontsentriselt kihilise limaga, moodustades kolooniaid. Umbes 40 liiki; perioodiliselt niisketil kaljudel, magevees.

Microcystis. Suur hulk kerajaid rakke ühtses limakoloonias. Rakud jagunevad ebakorrapäraselt, kolmes risti

olevas tasapinnas. Kerajad või hõlmised kolooniad; tiikides, järvedes. *Microcystis* liigid sisaldavad gaasivakuole, mõned liigid põhjustavad mürgiseid õitsenguid.

Chamaesiphon. Rakud on ovaalsed või piklikud - pirnikujulised; kasvab substraadile kinnitunult (kividele või teistele vetikatele). Paljuneb eksosporidega. Umbes 25 liiki, kõikjal magevetes, eriti kivistes kiirevoolulistes jõgedes.

10.3.2 Pleurocapsales

Üherakulised; võivad moodustavad mõnerakulisi kolooniaid või ebakorrapäraseid agregate mis koosnevad lühikestest harunenud või harunemata niitidest; viimased võivad olla liitunud ebaparenhüümselt. Paljunemine rakkude jagunemise ja endosporide moodustumise teel.

Cyanocystis. Kerajad või pirnikujulised rakud mis on kinnitunud substraadile — kivile või teistele vetikatele. Moodustavad endospoore. Umbes 25 liiki, kõikjal kaldavöendis.

Pleurocapsa. ühikesed, harunenud või harunemata niidid on liitunud koorikjaks ebaparenhüümiks. Umbes 10 liiki, meres ja magevees. Moodustab rannakividel ja mägijõgede kividel ja kallastel musta kooriku.

10.3.3 Oscillatoriales

Niitjad sinivetikad mis paljunevad hormogoonide moodustumise teel. Ainus harunemise viis on ebaharunemine. Heterotsüstid ja spoorid puuduvad.

Oscillatoria. Trihhoomid on silindrilised ja vabaltelavad, ei moodusta kunagi kolooniaid; trihhoomid ei ole limaümbrises. Üksikud rakud on kettakujulised ja sisaldavad alati eri kasvujärgus olevaid vaheseinu. Heterotsüstide, spore ja ebaharunemist ei esine; paljunemine toimub hormogoonide moodustumise teel. Üle 100 liigi on laialt levinud meres, magevees, kuumaveeallikates, orgaanikaga reostunud veekogudes.

Lyngbya. Trihhoomid nagu *Oscillatoria* liikidel, kuid neid ümbritseb tugev limatupp. Tuntakse üle 100 liigi. Nii meres, magevees kui riimvees.

10.3.4 Nostocales

Niitjad sinivetikad, paljunevad hormogoonide moodustades. Esineb ebaharunemine, kuid mitte tõelist harunemist. Esinevad nii heterotsüstid kui spoorid.

Nostoc. Harunemata kaardunud, kõverad niidid on rakkude ühenduskohtadelt tugevalt sissenõrdunud, meenutades pärlikeed. Esinevad nii heterotsüstid kui spoorid. Niidid on sageli omavahel põimunult puntras, moodustades hõredaid kolooniaid, mis on homogeenses, jäigas limamassis. Limal on sageli kindel vorm, nii et kolooniad võivad olla kerajad, hõlmised või ebakorrapärase kujuga. Osad kolooniad võivad olla makroskoopilised. Teada on umbes 50 liiki, esinevad magevees ja niiskes mullas. Mitmed liigid on sümbiontsed kõrgemate taimedega.

Anabaena. Trihhoomid on samasugused kui *Nostoc* liikidel, kuid vabalt, mitte ühtses limamassis. Teada on üle 100 liigi. Esinevad enamasti magevees, põhjustades sageli (mürgiseid) õitsenguid.

Aphanizomenon. Trihhoomid võivad esineda üksikult; massilisema esinemise korral moodustavad kimpe, kuid need ei ole jäiga limaga ühendatud. Esinevad magevetes, kuid ka riimvees (Läänemeres). *Aphanizomenon flos-aquae* põhjustab sageli (mürgiseid) õitsenguid. Esineb ohtralt ka Läänemeres (eriti soojadel suvekuudel), põhjustades massilisi õitsenguid ja olles Läänemere üks olulisemaid fütoplanktoni liike. Läänemere *Aphanizomenon* on liigist *A. flos-aquae* peenemate trihhoomidega ja seetõttu arvatakse tegemist olevat mingi muu, võimalik et veel seni kirjeldamata liigiga. Seni märgitakse seda liiki delikaatselt *Aphanizomenon* sp. või *A. 'baltica'* Läänemeres pole leitud, et *Aphanizomenon* oleks mürgine.

Scytonema. Trihhoomid silinderjad või pärlikeed meenutavad, heterotsüstid interkalaarsed (asetsevad trihhoomi keskel, vastandina terminaalsetele heterotsüstidele - e.g. *Rivularia*, *Gloetrichia*). Igal trihhoomil on oma paks limatupp. Tavaline on ebaharunemine, tavaliselt kasvavad mõlemad katkenud niidid interkalaarselt välja, moodustades uue haru. Umbes 60 liiki, enamasti magevees.

Rivularia. Trihhoomi paksus väheneb aluselt tipu poole ja lõpeb sageli pika hüaliinse karvana. Iga niit saba alguse terminaalset heterotsüstist. Esineb ebaharunemine. Limakiht iga trihhoomi ümber seob niidid tugevaks, poolkerajaks koloniaks, kus trihhoomid paiknevad radiaalselt. Tuntakse umbes 20 liiki, esinevad magevees ja rannikumeres.

10.3.5 Stigonematales

Niided on mitmerakurealsed. Paljunemine toimuh hormogoonide moodusumise kaudu. Esineb tõeline harunemine, heterotsüstid ja spoorid.

Stigonema. Trihhoomid mitmerakurealsed, tõeline harunemine, noored harud võivad muutuda hormogoonideks. Rakud on niidis ühendatud algeliste plasmodesmidega. Esinevad nii heterotsüstid kui spoorid. Teada umbes 25 liiki, niisketel kaljudel, magevees, soodes, mäestikujõgedes.

10.4 Proklorofüütide lugu

10.4.1 Saamislugu

Proklorofüütide kunstlikku rühma kuuluvad mõned 'roheline' sinivetikad, seega kuuluvad nad eluslooduse prokarüootsesse harru, eubakterite hulka. Perekond *Prochloron* mis avastati 70'ndatel aastatel, andis nime kogu rühmale. Tegemist oli prokarüootse vetikaga, millel esinevad klorofüllid *a* ja *b*, seega samad fotosünteesilised pigmendid mis rohevetikatel ja kõrgamatel taimedel. Avastus oli sentsatsiooniline, kuna arvati, et tegemist võib olla potentsiaalse rohevetikate (incl. kõrgemat taimed) kloroplasti eellasega. Rühm tõsteti taksonoomiliselt hõimkonna tasemele, kuigi algselt oli teada ainult üks liik. *Prochloron* tähendab 'primitiivne roheline asi'. Praegu seks on kirjeldatud kolm liiki.

10.4.2 Proklorofüütide peamised tunnused

- Proklorofüüdid on üherakulised kokkoidsed või harunemata niitjad organismid. Sarnaselt teistele prokarüootidele ei esine viburit.
- Sarnaselt teistele prokarüootidele ei ole neil mitokondrit, tuuma, golgi aparati, endoplastmaatilist retiikulumi ega (tonoplastiga ümbritsetud) vakuole.
- Fotosünteesilised membraanid, tülakoidid, on raku vabalt, mitte kloroplastides (erinevalt fotoautotroofsetest eukarüootidest, kus tülakoidid on kloroplastides). Erinevalt sinivetikatest kuid sarnaselt enamikule eukarüootseist vetikaist, on tülakoidid lamellideks pakitud (kahe- kuni mitmekihiliselt). Selle tunnuse osas sarnanevad proklorofüüdid rohevetikate ja kõrgamate taimede kloroplastidega.
- Esineb klorofüllid *a* ja *b*, klorofüll *c* puudub.

- Rakud on erkrohelised. Antennpigmentid küll esinevad, kuid ei varjuta klorofüll *a*'d. Antennpigmentideks on β -karotiin, ksantofüllid (peamiselt zeaksantiin) nagu sinivetikatel. Fükobiliproteiinid, mis on iseloomulikud sini- ja punavetikatele, puuduvad.
- Varuaine on tärglise sarnane polüsahhariid. Sinivetikatele omane N varu, tsüanofütsiin (sisaldab arginiini ja aspargiini polümeere) proklorofüütidel puudub. Karboksüsoomid (sisaldavad RuBisCO ensüümi, mis katalüüsib fotosünteesi pimereaktsiooni, CO₂ sidumist) esinevad nii proklorofüütidel kui sinivetikatel.
- DNA paikneb raku hajusalt, tülakoidide vahel, piirkondades kus on ka palju ribosome. Erinevalt sinivetikatest ei ole DNA raku keskosasse koondunud.
- Rakuseina on sarnane sinivetikate omale. Peamiseks struktuurielemendiks on mureiin.
- Proklorofüütidel on teada kolm perekonda. *Prochloron* ja *Prochlorococcus* on levinud meres. Kolmas on mageveeperekond, kust on teada ainult üks liik, *Prochlorotrix hollandica*

10.4.3 Proklorofüütide rakustruktuur

Proklorofüütide rakk on prokarüootset tüüpi nagu sinivetikatelgi. Rakusein koosneb peptidoglükaanist (mureiin), seega sama mis sinivetikatel ja teistel gram (-) bakteritel. Erinevalt sinivetikatest esineb neil klorofüll *a* ja *b*. Tülakoidid on protoplasma perifeerses osas kihiliselt paarides (võrdluseks: sinivetikatel on ühekaupa eraldi ja paiknevad võrdkauguslikult). Erinevalt sinivetikatest puuduvad proklorofüütidel fükobiliproteiinid. DNA mikrofibrillid on tsütoplasma perifeerses osas (võrdluseks: sinivetikatel on DNA koondunud raku keskosasse, tsentroplasmasse). Gaasivakuolid puuduvad. Ribosoomid on prokarüootset tüüpi — 70S.

10.4.4 Levik

Perekonda *Prochloron* kuuluvad lähedased kokkoidsed vormid, mis elavad troopiliste ja lähistroopiliste merede mantelloomade (klass ASCIDIACEA, e. meretuped) rakuväliste sümbiontidena. Hiljuti avastati, et ca. 1µm läbimõõduga proklorofüüdid (*Prochlorococcus*) on väga arvukad ookeanide keskosa sügavamate, nõrgalt valgustatud kihtide pikoplanktonis (ca. 50 - 100m sügavusel). *Prochlorotrix hollandica* on niitjas proklorofüüt, mis põhjustab Hollandis madalates eutroofsetes järvedes õitsenguid, kus see ka avastati.

10.4.5 Proklorofüütide tähtsus kloroplasti evolutsiooni seisukohalt

Prochloron perekonna avastamine põhjustas palju elevust, kuna seda peeti rohevetikate ja ka kõrgemate taimede kloroplasti eellaseks. Sarnasteks tunnusteks on klorofüllide *a* ja *b* esinemine ja tülakoidide paiknemine lamellides. Endosümbioosi teooria kohaselt põlvneb eukarüootsete vetikate kloroplast prokarüootsest vetikast, mis omastati heterotroofse algloomalt, kuid ei seeditud vaid jäeti rakku endosümbiondina. Punavetikate (RHODOPHYTA) ja glaukotsüstofüütide (GLAUCOTCYSTOPHYTA) kloroplasti peetakse omastatud sinivetika rakust tekkinuks. Sellele viitab nende tähelepanuväärne sarnasus nii fotosünteesiliste pigmentide poolest (klorofüll *a*, kuid mitte *b* ja *c*; fükobiliproteiinid) ja peenstruktuurilt (võrdkauguslikud tülakoidid, millele kinnituvad fükobilisoomid). Rohevetikate (hõimkond CHLOROPHYTA) kloroplastid ja nn. 'pruunid' kloroplastid (peamiselt fototroofsed stramenopiilid) erinesid kardinaalselt punavetikate kloroplastidest, seda nii pigmentatsioonilt kui peenstruktuurilt. Endosümbioosi teooria alguses versioonis peeti 'rohelisi' ja 'pruune' kloroplaste iseseisvalt tekkinuks kahest hüpoteetilisest fotosünteesilisest prokarüoodist: rohelisest (millel esineb klorofüllid *a* ja *b* ning lamellideks pakitud tülakoidid) ja pruunist (klorofüllid *a* ja *c* ning pruun antennipigment fukoksantiin). Seega, kui *Prochloron* avastati, peeti seda 'puuduvaks lüliks' prokarüootsete vetikate ja roheliste kloroplastide vahel.

Hiljem hakkas selguma, et *Prochloron* ja *Prochlorothrix* on lähedalt lähedalt suguluses sinivetikatega. *Prochlorothrix* ja rea sinivetikate fülogeneetiline seos on kokku võetud sinivetikate fülogeneesipuu ja arutelu sellel teemal on sinivetikate fülogeneesi peatükis. Sinivetikate fülogeneesipuu näitab, et *Prochlorothrix* kuulub kindlalt sinivetikate evolutsiooniharusse, olles seega 'roheline' sinivetikas. Olemasolevate geneetiliste andmete alusel kehtib sama ka *Prochloron* kohta. Veelgi enam, on üsna tõenäoline, et sinivetikate hulgas ei klasterdu *Prochloron* ja *Prochlorothrix* ühte. 16S rRNA järjestus viitab sellele, et *Prochloron*, *Prochlorococcus* ja *Prochlorothrix* ei ole omavahel suguluses, välja arvatud see, et nad kõik kuuluvad sinivetikate hulka. See tähendab, et hõimkond PROCHLOROPHYTA on fülogeneetiliselt ebaühtne, polüfüleetiline ja proklorofüütide rühm seega kunstlik. Sinivetikate fülogeneesipuu on *Prochlorothrix* kaunis kaugel sellest klastrist kuhu kuuluvad rohevetikate (ja kõrgemate taimede) kloroplastid. Seega ei ole see kooskõlas teooriaga, nagu oleksid proklorofüüdid rohevetikate (ja kõrgemate taimede) kloroplastide eellased. Konsensus selles küsimuses seni veel ei ole.

On huvitav tõdeda, et kloroplastid moodustavad si-

nivetikate fülogeneesipuu ühtse monofüleetilise rühma. See viitab võimalusele, et kõik kloroplastid on tekkinud ühest ja samast sinivetikate rühmast. Sinivetikate fülogeneesipuu on andmed kuue kloroplasti kohta. Neist üks (glaukotsüstofüüt CYANOPHORA kloroplast) on analoogne sinivetikale (neid ühendavad tunnused on võrdkauguslikud, üksikult paiknevad tülakoidid, mis kannavad fükobilisoomi), teised viis on sarnased proklorofüütidele (ühis- teks tunnusteks on lamellideks pakitud tülakoidid ja klorofüll *b* esinemine). Seega tundub, et esmaste ürgsete sinivetikate puhul toimus klorofüll *b* tekkimine ja ainult klorofüll *a*'l rajaneva fotosünteesisüsteemi transformeerumine klorofüllidel *a* ja *b*'l rajanevaks, iseseisvalt vähemalt kolmel korral.

Peatükk II

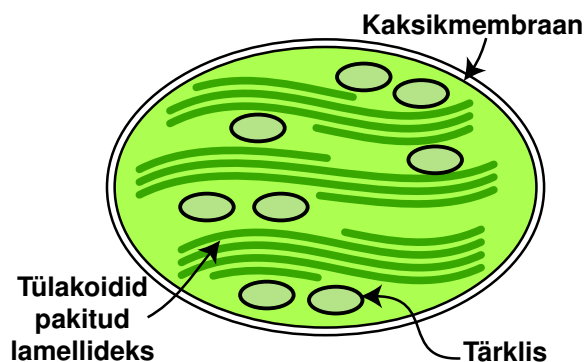
Rohevetikad — klorofüüdid

Rohevetikad on väga mitmekesine organismide rühm, siin on nii üherakulisi, niitjaid, makroskoopilisi, jne. vetikaid. *Ehitustüübilt on rohevetikad protistide seas ehk kõige varieeruvamad.* Levinud on nad kõige erinevates elupaikades: meres, magevees (ehk kõige tüüpilisem elupaik), samuti maismaal — mullas, kividel, jääl ja lumel. Lisaks kõigele on rohevetikad sagedased samblike fükobiondid. Rohevetikate puhul on samuti tegemist primaarsete plastiididega. Kõigist plastiididest on rohevetikate oma ehk kõige teada-tuntum, kuna sama tüüpi plastiidid on ka maismaataimedel. Rohevetika (sealhulgas maismaataime) plastiidi ümbritseb kahemembraaniline kate; pigmentidest esinevad klorofüllid *a* ja *b*. See pigmentatsiooniline sarnasus oli peamiseks põhjuseks, miks juba eelmise sajandi alguses arvati, et maismaataimed põlvnevad rohevetikatest [Bower \(1908\)](#). Tänapäeva teadmiste kohaselt on see osutunud õigeks — *fülogeneetiliselt on maismaataimed üks rohevetikate baru mis on kobanenud eluks maismaal.* Seetõttu on alljärgnevas maismaataimi käsitletud lihtsuse mõttes koos rohevetikatega, kui just teisi pole öeldud. *Rohevetikad on kabe vetikate rühma — eugleniidide ja klorarabinofüütide sekundaarsete plastiidide eellaseks.*

II.1 Rohevetikate olemus

Rohevetikad on eukarüootide haru mida iseloomustab kahemembraanilise kattega kloroplastide olemasolu, kimpudeks koondunud tülakoidid (Joonis II.1) ja klorofüllide *a* ja *b* olemasolu. Olulisteks tunnusteks on veel tselluloosist rakuseina esinemine, samuti kloroplasti sisse ladestuva tärklise esinemine varupolüsahhariidina (erinevalt näiteks eugleniididest, mis pigmentatsioonilt on sarnased, kuid kus tärklis ladestub väljaspoole kloroplasti tsütoplasmasse) [Raven et al. \(1992\)](#).

Need sünapomorfused tunnused eristavad rohevetikaid



Joonis II.1: Rohevetika (sealhulgas maismaataimede) kloroplasti skeem. Olulised tunnused on: (i) kaks membraani (primaarne kloroplast); (ii) varuained (tärklis) ladestub kloroplasti sees; (iii) tülakoidid (fotosünteesilised membraanid) on pakitud lamellideks.

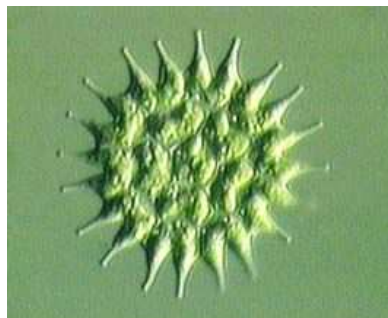
ja nendest arenenud maismaataimi (ehk *embriofüüte*) kõigist teistest eukarüootide harudest. Rohevetikate ja maismaataimede rühma monofüleetilisus on üpris kindel. Seda toetab paljude eukarüootide harude 18S rRNA järjestuste analüüs [Bhattacharya & Medlin \(1995\)](#), mis ühtlasi näitab ka maismaataimede põlvnemist rohevetikatest.

II.1.1 Rohevetikate klassifikatsiooni ebastabiilsus

Ettekujutus rohevetikate süstemaatikast on aegade vältel läbi teinud mitu olulist metamorfoosi. Esmaselt põhines rohevetikate klassifikatsioon ehitustüüpidel (e.g. Botaanika II õpik, [Kukk \(1970\)](#)). Sellest perioodist pärinevad terminid nagu

viburrohevetikad — **VOLVOPHYCEAE** viburitega üherakulised või koloonialised organismid (mo-naadne ehitustüüp)

algrohevetikad — **CHLOROCOCCOPHYCEAE** ilma vi-



Joonis 11.2: *Pediastrum* sp. — tuntud rohevetika perekond. *Pediastrum* on tsönobiaalne rohevetikas mis on väga tavaline magevees. Näiteks Võrtsjärves ja Peipsis. Tsönobium on koloonialise ehitustüübi erijuht, kus rakkude arv koloonias on konstantne. *Volvox* on koloonialine rohevetikas, esineb sageli mageveekogudes. Sagedane tüüpperekond kooliõpikutes.

burita üherakulised või koloonialised organismid (kokkoidne ehitustüüp)

niitrohevetikad — **ULOTRICHOPHYCEAE** niitja või plaatja ehitusega organismid

mõikrohevetikad — **SIPHONOPHYCEAE** mõikja ehitustüübiga organismid

Viimasel veerandsajandil lisandusid organismi morfoloogiale ultrastruktuursed tunnused, peamiselt elektronmikroskoobis nähtav [van den Hoek et al. \(1995\)](#); [Pickett-Heaps \(1975\)](#); [Mattox & Stewart \(1984\)](#). See muutis juba väljakujunenud valdavalt ehitustüüpidel põhinevat klassifikatsiooni. Selgus, et enamik ehitustüüpe on rohevetikate eri harudes iseseisvalt tekkinud ja neil põhinev klassifikatsioon seega kunstlik. Siia perioodi kuuluvad kahe olulisemaks osutunud ultrastruktuurse tunnustekompleksi tähtsustamine — rakkude tsütokineetiline süsteem ja viburi juure ehitus (vt. peatükk 11.4). Kolmas etapp saabus molekulaarsete meetodite levikuga. Peasjalikult kinnitasid molekulaarsed andmed ultrastruktuursel alusel tehtud fülogeneetilisi süsteeme. Kui rühmades, kus vibur on sekundaarselt kadunud kõigis teadaolevates elustaadiumites, on liigi fülogeneetilise positsiooni määramine võimalik ainult molekulaarsete meetoditega (e.g. polüfüleetilne perekond *Chlorella*).

11.1.2 Rohevetikate mõiste mitmetasandilisus

Termin rohevetikad (*green algae*) on kaunis mitmetasandiline (ja sellest tulenevalt kahjuks ka mitmetähenduslik). Seepärast on alati vajalik mingil viisil mõista anda millist üldistusastet silmas peetakse. Siinkohal on otstarbekas lühidalt ära mainida peamised üldistusastemed.

• Kõige suurem üldistusastase hõlmab kõik rohevetikaid koos maismaataimedega, need moodustavad ühtse, harva vaidlustatava monofüleetilise rühma. Kuna rohevetikaid on teada umbes mõni tuhat liiki ja maismaataimi mõnisada tuhat, siis on seda rühma nimetatud ka *roheliste taimede* rühmaks (*green plants*) — lohisev nimetus mis viitab võimalusele nagu oleks olemas veel teist värvi taimi. Ilmselt tuleb see sellest, et lisaks rohevetikatele tuntakse veel puna-, pruun-, kold-, jne. 'värvilisi vetikaid'; neid on otstarbekas distantseerida rohevetikatest, mis moodustavad koos kõrgemate taimedega koos ühtse monofüleetilise haru. Rühma kohta suurema või väiksema edukusega kasutusel rida sünonüüme: VIRIDIPLANTAE [Cavalier-Smith \(1981\)](#), CHLOROBIONTA [Bremer \(1985\)](#), rohevetikad *sensu lato*, taimed *sensu lato*. Termin 'Viridiplantae' võeti formaalselt kasutusele Cavalier-Smithi'i [Cavalier-Smith \(1981\)](#) poolt tähistamiseks 'tõelisi' rohelist taimi (=rohevetikad + maismaataimed) kui 'väidetavalt monofüleetilist' rühma. Morfoloogilistest tunnustest ühendab seda rühma 'tähtjas' (või 'täht' ja 'H-kujuline struktuur') struktuur viburi kinnituskohal [Mattox & Stewart \(1984\)](#), lisaks veel rida plastiidide ühiseid tunnuseid nagu klorofüllide *a* ja *b* esinemine, kahemembraanilise kloroplastikatte olemasolu, tülakoidide pakkumine paaridesse või kimpudesse, tõelise tärklise esinemine varu polüsahhariidina mis ladestub kloroplasti sisse.

Terminid VIRIDIPLANTAE ja CHLOROBIONTA tähistavad sama rühma. Neutraalseim tundub olevat termin CHLOROBIONTA [Bremer \(1985\)](#) — *klorobiondid*, mida kasutatan ka kogu alljärgnevas tekstis.

- Veidi kitsama üldistusastme järgi tähistab rohevetikate termin klorobiontide vetikate osa, i.e. rühm mis jääb järele kui klorobiontide hulgast maismaataimed välja arvata. Allesjäänud organismid on kõik primaarsete roheliste plastiididega vetikad. Kuigi praktikas mugavalt kasutatav ja juurdunud, ei saa sellist mõiste mahtu kasutada fülogeneetilise taksoni tähistamiseks, kuna tegemist on parafüleetilise rühmaga — siia kuuluvad kõik klorobiondid, välja arvatud maismaataimed.
- Kui rohevetikad jaotada kaheks suureks klaadiks saame mändvetikad *sensu lato* ja rohevetikad kitsas mõistes (CHLOROPHYCEAE *sensu stricto* [Sluiman \(1985\)](#)). Võimalik, et kumbki nendest rühmadest ei ole monofüleetiline. Mändvetikad on andnud aluse maismaataimedele (ja moodustavad monofüleetilise rühma ainult koos viimastega — i.e. takson STREP-

TOPHYTA Bremer (1985)). Rohevetikate *sensu* Sluiman Sluiman (1985) monofüleetilisus on ebakindel, kuna prasinofüütide parafüleetilise klassi eri harude positsioon klorobiontide evolutsioonipuus on veel üsna ebakindel.

- Neljas üldistusaste järgib plastiidide evolutsiooni ja on kõige laiem: see üldistab rohevetikate alla nii primaarse roheliste plastiididega organismid (i.e. klorobiontid) kui kõik rohevetikatest pärinevate sekundaarsete plastiididega organismid (i.e. eugleniidid ja klorarahinofüüdid).

II.2 Rohevetikate morfoloogiline ja elupaikade mitmekesisus

Morfoloogiline ja ehitustüüpide varieeruvus on rohevetikatel suurem kui mistahes teisel protistide rühmal. Sarnased ehitustüübid on erinevates evolutsiooniharudes korraldvalt iseseisvalt tekkinud ja see on põhjustanud segadusi ka süstemaatikas.

Rohevetikate hõimkonnas on hinnanguliselt umbes 500 perekonda ja 8000 liiki, enamik on mageveeliigid (ca 10% magevee liike; 90% mere liike). Osad klassid on põhiliselt, või ainult merelised (ULVOPHYCEAE, CLADOPHOROPHYCEAE), teised peamiselt (CHLOROPHYCEAE) või eranditult mageveelised (CHAROPHYCEAE, ZYGNEMATOPHYCEAE).

Hõimkonnas on palju üherakulisi ja koloonialisi fütoplanktereid, aga ka palju ühe- ja mitmerakulisi bentilisi liike, samuti kividele (*epiliitilisi*) või teistele taimedele kinnitunud liike (*epifüüte*); paljud nendest on makroskoopilised. Paljud niitjad vormid on noorelt substraadile kinnitunud, hiljem aga hõljuvad vabalt ja võivad veekogude pinnal lauslasi matte moodustada.

Kivisel mererannikul moodustavad rohevetikad (perekonnad *Ulva*, *Enteromorpha*, *Ulothrix*, riimvees ka *Cladophora*) litoraalis tihti lauslase vööndi. Perekondade *Ulva* ja *Enteromorpha* liigid võivad kaitstumates merelahtedes moodustada lauslase katvuse ka liivase ja mudase põhjaga paikades. Jaapanis kasutatakse *Ulva* ja *Enteromorpha* liike toiduks, neid kasvatatakse toitainete rikkastes lahtedes kinnitunult spetsiaalsetele alustele.

Osad rohevetikad on *aerofüütsed*, kasvades puutüvedel, mullas ja kaljudel. Tüüpilisteks aerofüütseteks rohevetikateks on üherakuline kokkoidne *Trebouxia* ja niitjas *Trentepohlia* (vt. Joonis II.21).

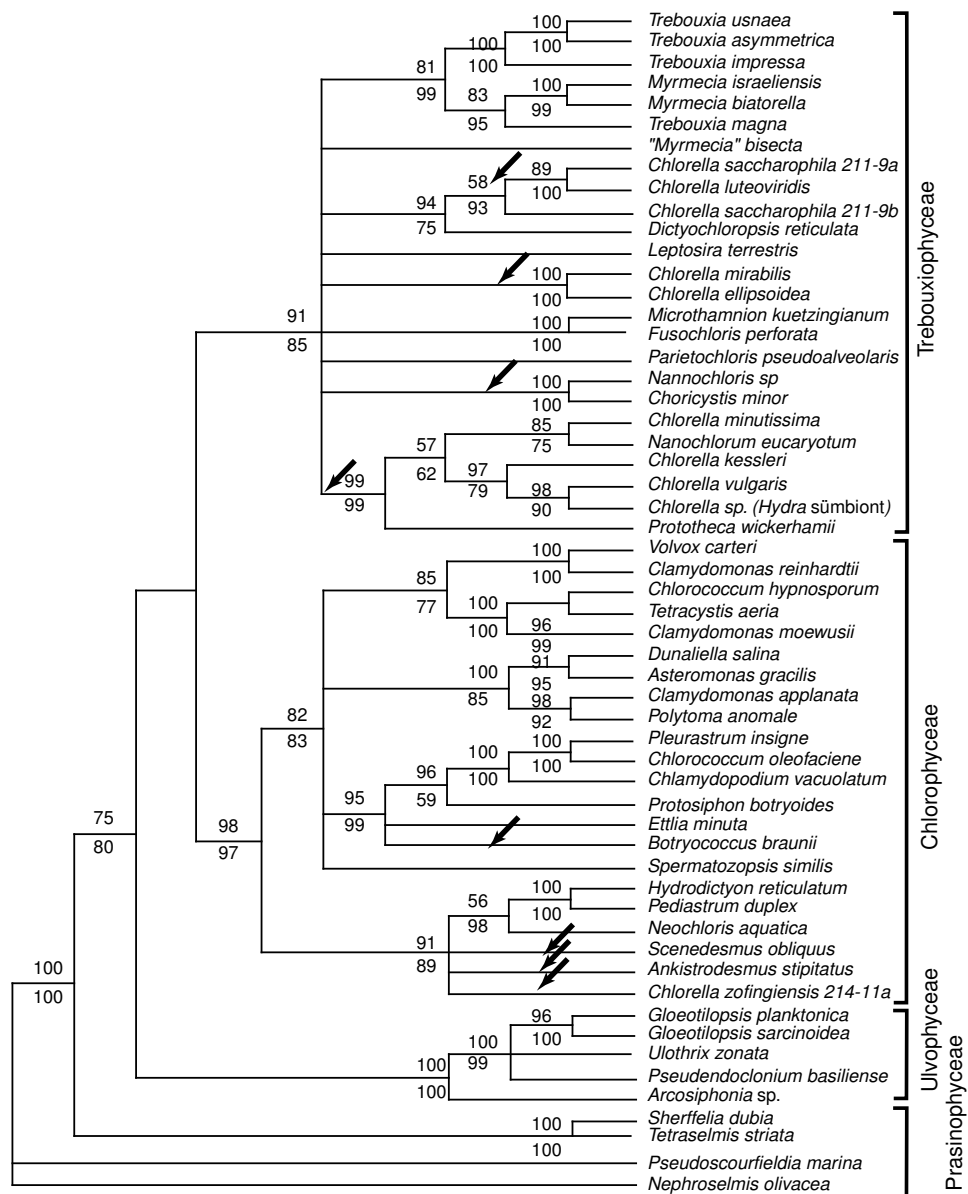
Mageveeliigid on enamasti kosmopoliitse levikuga, vaid üksikud liigid on *endeemsed*. Mereliigid on troopilises

ja lähistroopilistes vetes kosmopoliitse levikuga. Külmades meredes on oluline erinevus lõuna- ja põhjapoolkera liigilise koosseisu vahel. Ekvaatorilähedised soojad veed on efektiivseks levikubarjääriks.

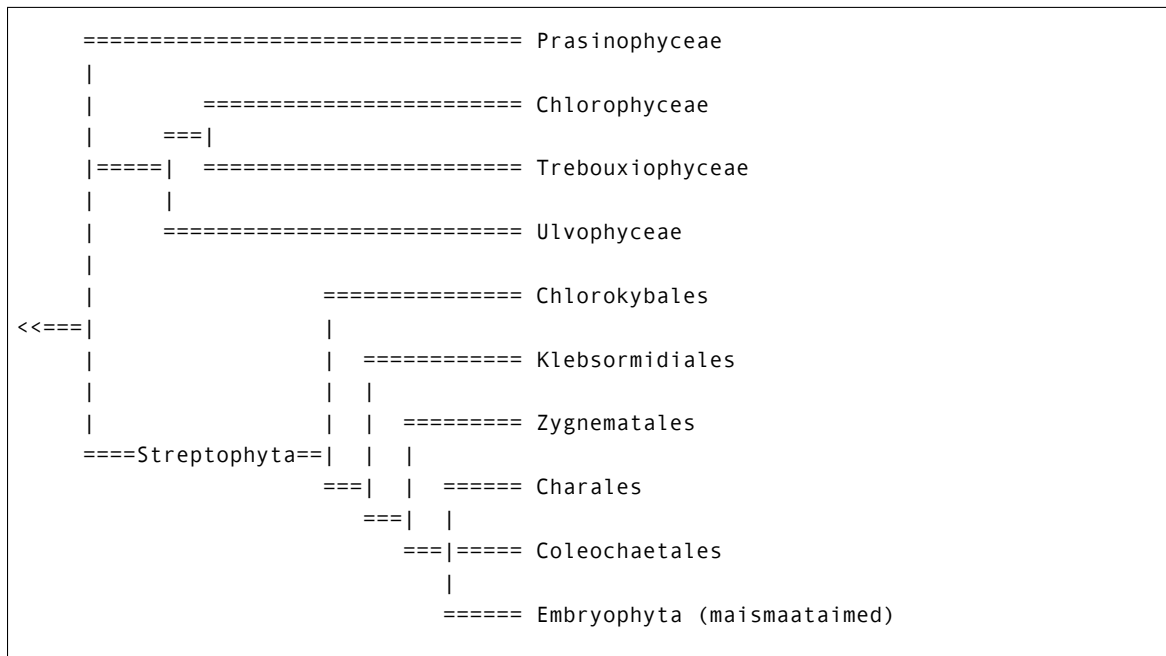
II.3 Klorobiontide (CHLOROBIONTA sensu Bremer Bremer (1985)) varajane harunemine

Rohevetikad jagunevad kaheks suureks klaadiks: üks nendest, CHLOROPHYTA *sensu stricto* Sluiman (1985), sisaldab traditsiooniliselt rohevetikate hulka arvatud vetikate rühmi, teine ühendab endas määndvetikaid (CHAROPHYCEAE, kuhu kuuluvad KLEBSORMIDIALES, COLEOCHAETALES, ZYGNEMATALES ja CHARALES) ja kõrgemaid taimi ning kokku nimetatakse seda klaadi STREPTOPHYTA Bremer (1985). CHLOROPHYTA (ilma prasinofüütideta) ja STREPTOPHYTA klaadid on suure tõenäosusega monofüleetilised Wilcox *et al.* (1993); Bhattacharya *et al.* (1994); Surek *et al.* (1994); Bhattacharya *et al.* (1996). Need Wilcox *et al.* (1993); Bhattacharya *et al.* (1994); Surek *et al.* (1994); Bhattacharya *et al.* (1996), peamiselt molekulaarsetel meetoditel rajanevad uuringud toetavad varasemaid ultrastruktuursetel tunnustel põhinevaid fülogeneetilisi skeeme. Juba elektronmikroskoopiliste tunnuste alusel (vt. peatükk II.4) jagasid Stewart ja Mottox Stewart & Mattox (1975) ning Pickett-Heaps Pickett-Heaps (1975) rohevetikad kaheks peamiseks evolutsiooniharuks: CHLOROPHYCEAE *sensu stricto* ehk nn. 'klamüdomonase liin' (kõik rohevetikad mis on maismaataimedest evolutsiooniliselt kaugel) ja CHAROPHYCEAE ehk määndvetikate haru (maismaataimedega lähedases suguluses olevad). Friedl Friedl (1997) on pannud ette neid rühmi hõimkonna tasemel käsitleda: STREPTOPHYTA e. sterptofüüdid *sensu* Bremer Bremer (1985) ja CHLOROPHYTA *sensu stricto*, *sensu* Sluiman Sluiman (1985).

Alljärgnevalt konsensuslik ja lihtsustatud skeem klorobiontide harunemisest. Pandagu tähele, et prasinofüüdid, rohevetikad *sensu stricto* ja streptofüüdid moodustavad polütoomia. Prasinofüüdid on parafüleetiline klass ja selle eri rühmade fülogeneetiline positsioon klorobiontide klaadi ausel on ebaselge. Üks kandidaate 'primitiivseima' rohevetika positsioonile on prasinofüüt *Mantoniella squamata*. Paraku pole selle vetikad positsioon fülogeneesiskeemides üheselt lahendatud Kranz *et al.* (1995); Huss & Kranz (1997) Erinevalt joonisel II.3 toodud detailsemast skeemist on siin konservatiivsuse huvides PRASINOPHYCEA klass jäetud kogu klorobiontide rühma alusele.



Joonis 11.3: Kolme eri meetodiga (*neighbour joining*, *weighted maximum parsimony*, *maximum likelihood*) saadud rohevetikate fülogeneesiskeemide konsensuspuu. Eri kladide usaldusväärsused on näidatud numbritega (0-st 100-ni; näidatud on ainult >50, vähema usaldusväärsusega harud on näidatud polütoomiatena). Sõlme peal ja all olevad usaldusväärsuse indeksid on saadud jällegi eri meetodeid kasutades (sõlme peal *neighbour joining*, sõlme all *weighted maximum parsimony*). Nooled näitavad (hüpoteesiliselt) iseseisvaid viburi kadumise momente (taksonid alla joonitud).



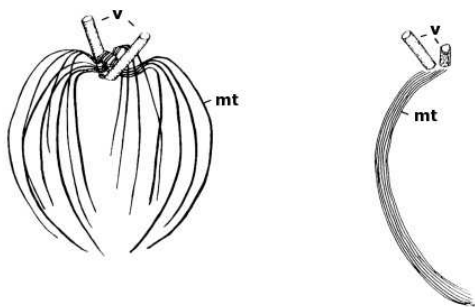
II.4 Morfoloogilised tunnused

Kahe peamise klaadi eristamine rRNA järjestuste alusel langeb kokku rohevetikate viburiga vormide (zooiidide) ultrastruktuursetel tunnustel rajaneva fülogeneetilise skeemiga. CHLOROPHYTA *sensu stricto* zoidide viburi juur moodustub neljast suhteliselt õhukesest kimburst mis on ristasendis; samas streptofüütidel on viburi juur lai, lateraalne ja ühenduses mitmekihilise struktuuriga (*multilayered structure*; MLS) Pickett-Heaps (1975); Stewart & Mattox (1975); Moestrup (1978) (vt. Joonis II.4).

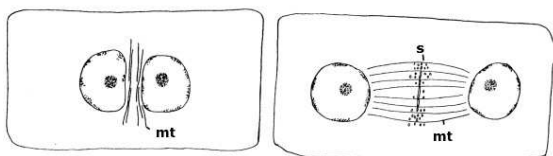
Erandid! Eelmainitud seaduspärasuse usaldatavust kahandavad mitmed erandid. Erandid tekitavad kahtlusi, et MLS on hoopis rohevetikate ühine primitiivne tunnus (sünpleiomorf). Nimelt on MLS sarnane struktuur leitud ka rühmade TRENTPOHILIALES Graham & McBride (1975); Chapman (1980, 1981); Graham (1984); Roberts (1984) ja TREBOUXIOPHYCEAE (*Myrmecia israeliensis*) Melkonian (1982); Melkonian & Berns (1983) esindajatelt. *Trentopoblia* kuulub rRNA fülogeneesi järgi rühma ULVOPHYCEAE Zehman *et al.* (1990). Ristasendis viburi juur seotuna MLS'ga on leitud veel prasinofüütidel (rohevetikate primitiivsem, parafüleetiline rühm) Rogers *et al.* (1981); Melkonian (1989) ja glaukotsüstofüütidel Kies (1979). Glaukotsüstofüüdid ei ole rRNA fülogeneesiskeemide kohaselt hoopiski CHLOROPHYTA/STREPTOPHYTA rühmaga lähedalt sugu-

luses Steinkötter *et al.* (1994); Bhattacharya & Medlin (1995). Need erandid välja arvata on viburi juure ehitus siiski küllalt hea morfoloogiline tunnus mille järgi jaotati klorobiondid kahte suurde harusse juba enne molekulaarsete andmete kasutuselevõtmist. Ja nagu märgitud, molekulaarsed andmed on omakorda toetanud sellise jaotuse vettpidavust.

Teised streptofüütide tunnused, mida sageli peetakse apomorfseteks on fragmoplasti sisaldav tsütokineetiline süsteem Pickett-Heaps (1975) mändvetikatel *sensu lato* ning embrüofüütidel (maismaataimedel) (vt. Joonis II.5). VOLVOCALES, TETRASPORALES, CHLOROCOCCALES, OEDOGONIALES seltside ja mõnede seltsi ULOTRICHIALES liikidel kaob mitoosi käigus kääviniidistik ning areneb fükoplast (*phycoplast*), kus mikrotorukesed paiknevad kõik raku jagunemise tasapinnas. Seltsides KLEBSORMIDIALES, COLEOCHAETALES, CHARALES, ZYGNEMATALES ja CHLOROKYBALES ning samuti maismaataimedel on kääviaparaat mitoosis püsiv, raku jagunemisel tekib vagu (*Klebsormidium*) või fragmoplast (*phragmoplast*) ning mikrotorukeste orientatsioon on risti tsütoplasma jagunemise tasapinnaga Pickett-Heaps (1975); Lokhurst & Stam (1985); Lokhurst *et al.* (1988). Samas on tõenäoline ka nende tunnuste paralleelne teke ja areng Graham (1993), kuna ka rühmas TRENTPOHILIALES (kuulub rühma CHLOROPHYTA *sensu stricto*) on tsütokinees seotud mikrotubullaarse süsteemiga mis on sarnane mändvetikate/embrüofüütide fragmoplastile Chapman & Henk (1986). Mitoosi käigus püsivad kääviniidid on iseloomuli-



Joonis 11.4: Viburi juure ehitus streptofüütidel (parempoolne skeem) ja rohevetikatel *sensu stricto* (vasakpoolne skeem). v - vibur; mt - mikrotorukesed.



Joonis 11.5: Vasak joonis. Rakkude jagunedes kääviniit kaob pärast tuumade pooldumist; kaks tütaruuma jäävad lähestikku. Käävi asemel tekib uus komplekt mikrotorukesi mis paiknevad aga paralleelselt tuuma jagunemise tasapinnaga (kääviniidid olid tuuma jagunemisega ristitasapinnas). Uus rakusein moodustub nende mikrotorukeste kaudu ja seda struktuuri nimetatakse *fükoplastiks* (*phycoplast*). Parempoolne joonis. Rakkude jagunedes kääv ei kao vaid hoiab tütaruumasid lahus ja uus rakusein moodustub *fragmoplasti* kaudu (kääviniitide piirkonda kogunevad diktiiosoomid mis sisaldavad rakuseina moodustamiseks vajalikku materjali).

kud samuti rühmale ULVOPHYCEAE Sluiman (1991); Sluiman *et al.* (1983).

Pickett-Heaps ja Marchant Pickett-Heaps & Marchant (1972) eeldasid tsütokineetilise süsteemi konservatiivsust evolutsiooni vältel ja pakkusid välja uue rohevetikate fülogeneesiskeemi. Selle kohaselt kujutavad fükoplasti ja fragmoplasti sisaldavad rohevetikad kahte iseseisvat rohevetikate evolutsiooniharu. Fragmoplasti sisaldav haru, mis Stewart ja Mattox Stewart & Mattox (1975) järgi kannab nime CHAROPHYCEAE, arvati olevat ka maismaataimede eraldumise lähtealuseks.

Kolmandaks tunnuseks, mis tegelikult tuleneb viburi juure ehitusest, on viburiga eluvormi (zooidi) sümmeetrilisus. CHLOROPHYCEAE *s. str.* zooidid on alati telgsümmeetrilised, kuna streptofüütide zooidid on asümmeetrilised ja viburid paiknevad lateraalselt (ehk külgmiselt).

Võimalik, et need on ainukesed morfoloogilised sünapomorfseid tunnused (õigemini tunnuste kompleksid), mis neid kahte klaadi eristavad ja iseloomustavad.

11.5 Mändvetikate evolutsioon ja maismaataimede põlvnemine

Juba aastal 1469 liigitas Plinius oma raamatus 'Historia Naturalis' rohevetika *Chara* maismaataimede hulka. See juba enam kui 500 aastat tagasi märgati seost vetikate ja maismaataimede vahel. Vahepealse aja vältel on *Chara* ja sellega lähedaste vetikate süstemaatiline positsioon olnud pidevaks vaidlusobjektiks. XX sajandi algul paigutasid Schenck jt. Schenck *et al.* (1917) mändvetikad (CHARACEAE) ühte evolutsioonilisse haru pruunvetikate (PHAEOPHYCEAE), mis omakorda seisib täiesti eraldi rohevetikatest (CHLOROPHYCEAE). Rohevetikad olid aga ühes rühmas punavetikate (RHODOPHYCEAE) ja seentega (EUMYCETES, PHYCOMYCETES). Umbes 20 aastat hiljem tunnistasid Karsten jt. Karsten *et al.* (1936) rohevetikate ja maismaataimede (i.e. CHLOROPHYCEAE, BRYOPHYTA, PTERIDOPHYTA) ühist päritolu, kuid CHARACEAE ja CONJUGATAE olid siiski rohevetikate hulgast välja arvatud. Viimaste lähimateks sugulasteks peeti hoopis punavetikaid (RHODOPHYCEAE).

Viimase veerandsajandi jooksul on varasemad, pelgalt morfoloogilised tunnused, saanud rohkem lisa ultrastruktuursete (elektronmikroskoopiliste), biokeemiliste ja hiljem ka molekulaarsete tunnuste näol. Oluliseimad tähelepanekud on tehtud Pickett-Heaps Pickett-Heaps (1969, 1972b,a, 1979) poolt, kes näitas kahe põhimõtteliselt erinevat tüüpi mikrotorukeste süsteemi olemasolu rohevetikate tsütokineesis (vt. peatükk 11.4).

Rohevetikate esialgne klassifitseerimine kahe klassina (CHAROPHYCEAE ja CHLOROPHYCEAE Stewart & Mattox (1975)) täienes hiljem kokku viie klassi süsteemiks Mattox & Stewart (1984) vastavalt sellele kuidas uusi taksonid võrdlev-tsütoloogiliselt uurida jõuti. CHAROPHYCEAE klassi sisu jäi seejuures muutumatuks, välja arvatud viienda seltsi CHLOROCYBALES (mis sisaldas ainult ühte perekonda) lisamine senistele seltsidele ZYGNEMATALES, KLEBSORMIDIALES, COLEOCHAETALES ja CHARALES.

See süsteem saavutas laialdase populaarsuse, kuigi eri CHAROPHYCEAE seltsidele on pakutud erinevaid paigutusid süsteemis. Gramblast Gramblast (1974) uuris mändvetikate (CHARALES *sensu* Mattox ja Stewart Mattox & Stewart (1984)) fosiilseid leide ning tõdes, et mändvetikad on rohevetikate ja sammalde vahel omaette isoleeritud haru. Arvestades Gramblasti tulemusi ning mändvetikate teisi unikaalseid tunnuseid (e.g. paljunemisorganite ehitus, spermi morfoloogia) eristati mändvetikad (selts CHARALES *sensu* Mattox ja Stewart Mattox & Stewart (1984)) omaette hõimkonnana CHAROPHYTA (vt. Tabel 11.1). Sa-

Tabel II.1: Erinevad CHAROPHYCEA klassi klassifikatsiooni skeemid. *CHLOROKYBALES seltsi ei ole Bold ja Wynne Bold & Wynne (1985) maininud.

Mattox ja Stewart Mattox & Stewart (1984) Bold ja Wynne Bold & Wynne (1985) Handbook of Protoctista (1990)

Hõimkond CHLOROPHYTA Klass CHAROPHYCEAE Selts ZYGNEMATALES	Hõimkond CHLOROPHYTA Klass CHAROPHYCEAE Selts ZYGNEMATALES	Hõimkond CONJUGAPHYTA Klass CONJUGATOPHYCEAE Selts ZYGNEMATALES
Selts CHLOROKYBALES Selts KLEBSORMIDIALES	Selts * Selts ULOTRICHALES Perekond <i>Klebsormidium</i>	Hõimkond CHLOROPHYTA Klass CHLOROPHYCEAE Selts CHLOROKYBALES Selts KLEBSORMIDIALES
Selts COLEOCHAETALES	Selts CHAETOPHORALES Perekond <i>Coleochaete</i> Hõimkond CHAROPHYTA Selts CHARALES	Selts COLEOCHAETALES
Selts CHARALES		Selts CHARALES

mas teised klassi CHAROPHYCEA (sensu Mattox ja Stewart Mattox & Stewart (1984)) seltsid paigutati rohevetikate CHLOROPHYCEAE klassi Bold & Wynne (1985), Tabel II.1. 'Handbook of Protoctista' Graham (1990); Grant (1990); Hoshaw *et al.* (1990) eraldab seltsi ZYGNEMATALES omaette hõimkonnana CONJUGAPHYTA (Tabel II.1). See klassifikatsiooniskeemide mitmekesisus on ilmselt olnud tingitud mändvetikate *sensu stricto* (selts CHARALES) ehituse silmnähtavast morfoloogilisest erinevusest kõigi teistest klorobiontidest.

II.5.1 Maismaataimede eraldumine klorobiontide fülogeneesipuus

Vastuoluline ei ole mitte ainult erinevate CHAROPHYCEAE klassi seltside taksonoomiline kuuluvus, vaid ka küsimus, millisest taksonist on maismaataimed arenenud, ehk täpsemalt väljendudes, milline kaasaegne takson on maismaataimede sõsar-rühmaks. Lähtudes morfoloogiliste ja biokeemiliste tunnuste kladistilisest analüüsist Mishler & Churchill (1985); Sluiman (1985); Bremer *et al.* (1987); Graham *et al.* (1991) ning molekulaarsetest tunnustest Devereux *et al.* (1990); Manhart & Palmer (1990); Chapman & Buchheim (1991, 1992); Wilcox *et al.* (1993); Bhattacharya *et al.* (1994); Manhart (1994); Ragan *et al.* (1994); Surek *et al.* (1994); McCourt *et al.* (1996), on ainult *Chara* ja *Choleochaete* tõsiseltvõetavad maismaataimede sõsar-rühma kandidaatidena. Morfoloogilised ja biokeemilised andmed viitavad *Coleochaete* lähedasemale seosele maismaataimede. Viimastel aastatel on kätte

saadavaks muutunud mitmete mändvetikate, sammalde ja sõnajalgtaimede täielikud rRNA väikese sub-ühiku järjestused, mis võimaldab detailsemat mändvetikate evolutsiooni ja maismaataimede päritolu selgitamist.

CHAROPHYCEAE paigutub fülogeneetilistes analüüsides alati ühte maismaataimedega. CHAROPHYCEAE parafüleetiline, i.e. kõik streptofüüdid, kui maismaataimed välja arvata. CHARALES, mida on sageli peetud enamarenenud seltsiks CHAROPHYCEAE klassis, moodustab klassi siseselt hoopis iseseisva, ürgsema haru. Ülejäänud CHAROPHYCEAE seltsid moodustavad koos monofüleetilise rühma, mis omakorda jaguneb kaheks (mitte eriti tugeva toetusega) haruks. Üks haru sisaldab sartsinoidseid, harunemata ja harunenud niitidega vetikaid, vastavalt CHLOROKYBALES, KLEBSORMIDIALES ja COLEOCHAETALES. Teise haru moodustab ZYGNEMATALES selts, mida iseloomustab unikaalne sugulise paljunemise viis (konjugatsioon) ja viburitega eluvormide puudumine kogu elutsükli vältel.

Arvestades *Chlorokybus* seltsi sartsinoidset talluse ehitustüüpi ja pürenoidi ehitust, on seda rühma peetud suhteliselt ürgseks haruks Rogers *et al.* (1980). Molekulaarsetel andmetel põhinevad fülogeneesiskeemid ei lükka seda hüpoteesi ümber Wilcox *et al.* (1993); Ragan *et al.* (1994); Surek *et al.* (1994), kuid ükski analüüs pole suutnud ühemõtteliselt lahendada perekonna *Chlorokybus* süstemaatilist paiknemist seltside KLEBSORMIDIALES, COLEOCHAETALES ja ZYGNEMATALES suhtes.

CHAROPHYCEAE on vetikatest kõige lähemalt seotud sammaldega, mis r8S rRNA analüüsides kohaselt on omakorda maismaataimede esimene evolutsiooniharu. Sam-

maltaimede ürgseim asetus maismaataimede seas ei ole siiski üheselt kindel. Sammaltaimede vanimad fossiilsed leiud ulatuvad ülemdevoni ajastuni, i.e. *Pallavicintes devonians*, 374 milj.a. Schuster (1966). Järelikult elas see taim mitu miljonit aastat hiljem kui vanimad teadaolevad trahheofüüdid, i.e. *Cooksonia caledonica*, 420 milj.a. ja *Rhynia major*, 395 milj.a. Stewart & Rothwell (1993). Teisalt on tõendeid, et primitiivsetel tüvendtaimedel (rüünialised) alam-devoni ajastust vaheldus elutsüklis isomorfne sporofaas ja gametofaas. Mõningad rüünialiste gametofüüdi (*Lyonophyton* ja *Sciadophyton*) ja sporofüüdi (*Aglaophyton major* ja *Horneophyton*) tunnused on teada ka sammaltaimedel Remy (1982). See võib tähendada, et primitiivsed, isomorfse sprofaasi ja gametofaasiga maismaataimed, võisid olla nii sammaltaimede kui trahheofüütide ühiseks eellaseks. See seletaks ka miks r8S rRNA analüüsidest sammaltaimed ei eraldu hästi koldadest (mis on primitiivsemad sõnajalgtaimede hulgas) Kranz & Huss (1996). Koldade positsiooni trahheofüütide fülogeneesipuu alusel toetab ka kloroplastide Rauben & Jansen (1992) ja mitokondrite Malek *et al.* (1996) molekulaarne andmestik.

II.5.2 Maismaataimede sõsar-rühm — ikka veel lahtine küsimus

Coleochaete. Niisiis, kui mitte *Chara*, siis milline vetikas on fülogeneetiliselt kõige lähemalt seotud maismaataimedega? Paljud autorid peavad maismaataimede sõsar-rühmaks *Coleochaete* rühma Pickett-Heaps (1979); Graham (1983); Taylor (1982); Graham & Wilcox (1983); Mishler & Churchill (1985); Graham *et al.* (1991). Tunnused, mida on kasutatud võimaliku lähedase fülogeneetilise seose näitamiseks *Coleochaete* ja embrüofüütide vahel on näiteks isasgametangiumi (anteriidi) hulkraksus, sügooti püsimine gametofüüdil, sügooti vahetus naabruses olevate vegetatiivsete rakkude rakuseina sissekasved, mis meenutavad maismaataimede gametofüütide platsenta rake. Paraku on eelpool nimetatud tunnused oma sed vaid üksikutele perekonna *Coleochaete* liikidele (e.g. *C. orbicularis*) Bremer (1985).

Zygnema. tufA geeni uuringud viitavad võimalusele, et ZYGNEMATALES selts võiks olla maismaataimede sõsar-rühm Baldauf *et al.* (1990). tufA geen, mis kodeerib valkude elongatsioonifaktorit Tu, kandus CHAROPHYCEAE harus plastiidi genoomist tuuma genoomi. Kõigis CHAROPHYCEAE ja ULVOPHYCEAE esindajates on tufA geen kloroplasti genoomis, samas kui CHAROPHYCEAE klassis on see vaid üksikutel kloroplasti genoomis ja maismaataimedel paikneb see alati tuuma genoomis. CHA-

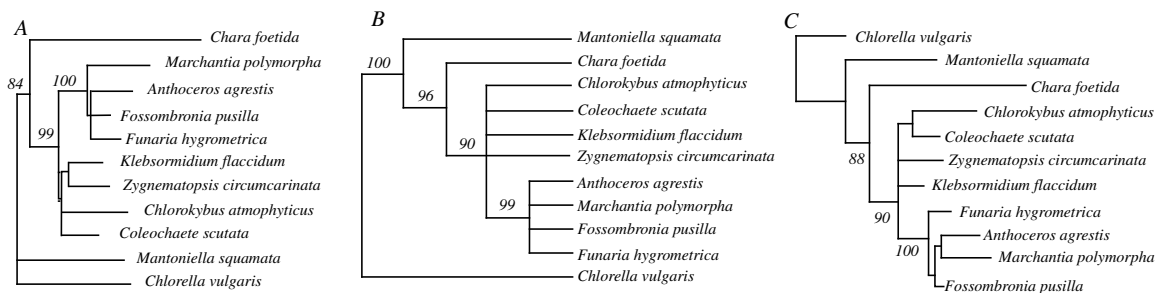
ROPHYCEAE klassis andis ainult CHARALES selts tugeva hübriidsatsioonisignaali tufA spetsiifilise proobiga (mis toetab hüpoteesi, et CHARALES selts eraldub juba CHAROPHYCEAE klassi alusel). *Coleochaete* andis väga nõrga hübriidsatsiooni signaali, mis viitab ilmselt muutunud ja mittefunktsionaalse tufA geeni olemasolule kloroplasti genoomis, samas kui ZYGNEMATALES (*Spirogyra* ja *Spirogonium*) ei andnud mingit hübriidsatsiooni signaali Huss & Kranz (1997).

Paraku ei lahenda rRNA järjestuste analüüsid intrigeerivat küsimust, milline kaasaegsetest vetikarühmadest on maismaataimede sõsar-rühmaks. Joonisel II.6 on kujutatud kolme enimkasutatud fülogeneetilise rekonstrueerimise meetodiga (A neighbor joining; B maximum parsimony; C maximum likelihood) saadud kladogramm ja need annavad kõik sama tulemuse. Erinevad CHAROPHYCEAE harud (v.a. selts CHARALES) divergeerusid lühikese ajavahemiku vältel ja on kollektiivselt sammaltaimede sõsar-rühmaks. Pole mingit kinnitust sellele, et mõni nendest harudest (näiteks *Coleochaete orbicularis*) oleks sammaltaimedega oluliselt lähemas seoses kui mistahes teine rühm. Samuti pole mingit kinnitust hüpoteesile, nagu oleks osad sammaltaimed arenenud iseseisvalt eri rohevetikate harudest (nagu väidab Sluiman Sluiman (1983)). Seega on *Coleochaete orbicularis* maismaataimede sarnased tunnused, nagu embrüofüütide platsenta rakke meenutavate sügootiga seotud rakkude olemasolu võimalik, et paralleelse evolutsiooni tulemus. Joonisel II.6 on nii CHAROPHYCEAE (v.a. CHARALES) kui sammaltaimede siseselt fülogeneetiliste analüüside tulemused ebapiisava resolutsiooniga (eri harude toetus < 50%; polütoomiad parsimoonia kladogramm C).

Huss ja Kranz Huss & Kranz (1997) seletavad seda vastuolu varasemate r8S rRNA fülogeneetiliste analüüsidega (mis soosisid CHARALES seltsi kui maismaataimede sõsar-rühma) metodoloogiliste artefaktidega, mis võisid tuleneda CHARALES seltsi ja kõrgemate taimede kiirenenud mutatsioonisagedustest, võrreldes teiste CHAROPHYCEAE seltside ning sammal- ja sõnajalgtaimedega Kranz & Huss (1996); Kranz *et al.* (1995). See võis omakorda kunstlikult põhjustada CHARALES klasterdumist kõrgemate taimedega ühte klaadi (*long branch attraction*). Sammal- ja sõnajalgtaimede järjestuste kaasamine analüüsidesse peaks eeldatavalt selliseid vigu vältima Huss & Kranz (1997).

II.5.3 Eelnev pähklükkoos

Morfoloogilised, biokeemilised ja molekulaarsed tunnused viitavad kõik maismaataimede ja CHAROPHYCEAE (sensu Mattox ja Stewart Mattox & Stewart (1984)) ühisele päritolule. Tänapäeval on üldiselt aktsepteeritud,



Joonis II.6: Enimkasutatud fülogeneetilise rekonstruktsiooni meetoditega saadud puud mändvetikate ja nende lähimate sugulaste — sammalde, omavahelistest fülogeneetilistest suhetest. Kõik puud on saadud 1575 nukleotiidi järjestuse analüüsil. Harude usaldatavus (>50%) on märgitud numritega. *Chlorella vulgaris* on kasutatud välisrühmana. A neighbor joining; B maximum parsimony; C maximum likelihood. Allikas: Huss & Kranz (1997).

et CHAROPHYCEAE moodustab maismaataimede sõsarühma, samas pole üksmeelt CHAROPHYCEAE rühmasisesest süsteemaatika osas, samuti selles osas kas *Chara* või *Coleochaete* sarnased vetikad on olnud maismaataimede otsesteks eellasteks. Mändvetikate, sammaltaimede, sõnajalgtaimede ja teiste kõrgemate taimede 18S rRNA geeni täielike järjestuste analüüs kinnitab nende mändvetikate ja maismaataimede ühist päritolu. Sellest analüüsist selgub, et CHARALES selts eraldus juba varakult omaette haruna, samas kui teised CHAROPHYCEAE klassi seltsid on sammaltaimedega lähemalt seotud.

II.6 Rohevetikate rakuehitus.

II.6.1 Rakusein.

Rakuseina peamine struktuurine koostisosa on *tselluloos*. Erandina TETRISERMIDALES ja VOLVOCALES rühmades on rakuseinad *glükoproteiinsed*. CAULARPALES ja ULVOPHYCEAE rühmades asendab tselluloosi sageli *ksülaanid* ja *mannaanid*.

II.6.2 Kloroplast ja pigmendid.

Kloroplast on kujult ja suuruselt väga varieeruv. Üherakulistel vormidel on kloroplast tavaliselt paksupõhjalise kausi kujuline. Niitjatel vormidel on kloroplast enamasti rõngasjas või võrkjas. Osadel rohevetikatel on rakus palju väikeseid kettakujulisi kloroplastet. Kõigil eelnimetatud juhtudel on kloroplast parietaalne, i.e. asetseb vastu rakuseina. Massiivsema ja kerukama ehitusega kloroplastid on iseloomulikud seltsidele PRASIOLALES ja ZYGNEMATALES; kloroplast on sellisel juhul hõlmne ja asetseb raku pikiteljel.

Kloroplast on ümbritsetud kahemembraanilise kloroplasti kattega, kloroplasti endoplasmaatiline reti-

kulum puudub, mis on iseloomulik sekundaarsete plastiididega vetikatele. Selle tunnuse osas on sarnasus sarnasus *punavetikate* (RHODOPHYTA), *glaukofüütide* (GLAUCOPHYTA) ja kõrgemate taimedega.

Varuaine *tärkis*, moodustub kloroplastis, enamasti on see seotud *pürenoidiga* (kui viimane esineb). Kloroplastis on sageli üks kuni mitu pürenoidi. Valgusmikroskoobis paistavad pürenoidid ümarate või ovaalsete kehadena kloroplasti sees. Pürenoid on muust kloroplasti stroomast elektrontihedam, sageli läbistavad seda kloroplasti tülakoidid, mis sageli ahenevad väikesteks torukesteks. Pürenoid, kui see esineb, on ümbritsetud tärklise terakestest kattega, mis ioodiga värvides värvuvad lillaks. Samuti võib eraldi tärkliseterakesi olla hajusalt kloroplasti stroomas. *Rohevetikatel paiknevad tärkliseterad kloroplastis, kuna kõigil teistel vetikariühmadel on varupolüsahhariidid (ka mitmed muud peale tärklise) alati raku plasmas, väljaspool kloroplasti.* Rohevetikate tärklis on sarnane kõrgemate taimede omaga, koosnedes *amüloosist* ja *amülopektiinist*. Fotosünteesi rajad on sarnased kõrgematele taimedele, mis on ka arusaadava, kuna fülogeneetiliselt on maismaatamed rohevetikate üks haru. Paljud taimefüsioloogilised protsessid on esmalt uuritud rohevetikatel (e.g.) *Chlorella*.

Pigmentid. Klorofüllid *a* ja *b*. Kloroplastid on enamasti rohelise värvusega, kuna seda ei varjuta *antennipigmentid*. See tunnus on ühine eugleniidide, prokloklorofüütide, klorarahinofüütide ja kõrgemate taimedega. PRASINOPHYCEA rühma liikidel on vähesel määral leitud klorofüll *c* sarnast pigmenti. Klorofüll *c* on üldiselt loetud iseloomulikuks tunnuseks HETEROCONTOPHYTA, HAPTOPHYTA, CRYPTOPHYTA ja DINOPHYTA hõimkondadele ja selle esinemine rohevetikatel on mõneti üllatuslik. Üksikutel liikidel on klorofüll siiski varjutatud 'hema-

tokroomide' poolt, mis on punase värvusega ja koosnevad karotenoididest ning asetsevad väljaspool kloroplasti lipiiditilgakestena. Sellisteks on näiteks aerofüütne liik *Clamydomonas nivalis*, mis võib värvida lume punaseks, samuti *Haematococcus pluvialis*, mis annab kividele ja vee-loikudele veripunase värvuse. Peamine karotenoid on luteiin. Lisaks luteiinile, mis paikneb kloroplastis, esineb ka teisi karotinoide, mis akumulereuvad lämmastiku defitsiidi puhul väljaspoole kloroplasti, muutes raku värvuse oranziks või punaseks.

Kloroplasti DNA Liikidel, kus kloroplastide arv raku on väike, sisaldab iga kloroplast DNA'd. Samas näiteks liigil *Acetabularia*, millel kloroplastide arv raku on suur, on ainult 20 – 25% kloroplastidest DNA. Kloroplasti DNA rõngakujulised molekulid on koondunud paljudesse (mitte kunagi ühte) väikestesse (1 – 3µm läbimõõduga) nukleoididesse, mis on hajusalt kogu kloroplastis. Iga nukleoid sisaldab kloroplasti genoomi täiskomplekti.

II.6.3 Silmtäpp ja fototaksis

Rohevetikatel on *silmtäpp* ehk *stigma* alati seotud kloroplastiga, enamasti paikneb se raku eesosas, viburi juure lähedal. Silmtäpp koosneb ühest või mitmest lipiidi tilgakesest. Värvuselt on silmtäpp enamasti oranz või punane, mis on tingitud *karotenoididest*.

Fototaksis sõltub valguse tugevusest, temperatuurist ja paljudest muudest teguritest. Fototaksise puhul on silmtäpp abikeha, tegelik fotoretseptor asub silmtäpi all ja on seotud viburiga.

Clamydomonas fotoretseptor sisaldab kromofoori mis on seotud proteiinidega. Kromofooriks on *11-cis-retinool*, *rodopsiin*, mis funktsioneerib fotoretseptorina ka loomadel.

Clamydomonas on fototaktiline, i.e. kulgemise suund valguse suhtes ei ole juhuslik. Üldiselt ujub rakk nõrga valguse suunas (*positiivne fototaksis*) ja eemale (liiga) tugevast valgusest (*negatiivne fototaksis*). Fototaksise mehhanismid on *Clamydomonas* liikidel sarnased *Ochromonas* (CHRYSPHYCEAE) ja *Euglena* (EUGLENOPHYCEAE) liikidega, kuigi silmtäpi ehitus on erinev. Nimelt asetseb *Ochromonas* ja *Euglena* liikidel fotoretseptor (valgustundlik organell) mitte silmtäpis, vaid viburil, spetsiaalses laiendis mida silmtäpp katab. *Clamydomonas* liikidel asetseb fotoretseptor aga rakumembraanis ja on kaetud silmtäpiga. Fotoretseptori pigment *Ochromonas* ja *Euglena* liikidel on ilmselt *flavoproteiin*, samas kui *Clamydomonas* liikidel (ja ilmselt ka teistel rohevetikatel) on see üllatuslikult *rodopsiin* — mis on universaalseks nägemispigmen-

diks loomariigis. Flavoproteiinide absorptsiooni maksimum on 450nm juures, kuna rodopsiin on valgustundlik kogu nähtava valguse ja UV lähedases spektriosas.

Fototaktilised rakud ei uju enamasti sirgjooneliselt, vaid *beeliksikujulise trajektooriga*. Selle tagajärjel varjutab silmtäpp perioodiliselt fotoretseptorit vastavalt raku orienteeritusele valguse suhtes. Silmtäpp mitte ainult ei varjuta, vaid ka fookuseerib valgust: kui valgus langeb rakule külje pealt, toimib silmtäpp nagu peegel, suunates valguse *rakumembraanis olevale fotoretseptorile*. See-ga, kui rakk ujub valguse suhtes täisnurga all, on helikaalselt ujuva raku fotoretseptorit mõjutava valguse intensiivsuse kõikumine maksimaalne; kui rakk ujub valguse suunas või sellest eemale on valgustugevuse kõikumine minimaalne. Sel viisil on rakk võimeline tajuma valguse lange-mise suunda. Erinev fotoretseptorile langev valguseintensiivsus põhjustab muutusi plasmembraani potentsiaalis, selle protsessiga on seotud rodopsiin. See omakorda mõjutab membraani läbilaskvust *kaltsiumi ioonidele*. Kaltsiumi ioonid tulvavad raku ja selle tulemusena muutub vibuti töö intensiivsus (viburilöövide sagedus). See omakorda mõjutab ujumise suunda, kuna eri kaltsiumi kontsentratsioonid mõjutavad kummagi viburi tööd erinevalt. Rakud võivad reageerida juba väga nõrgale valgustugevusele, kuni 1000 korda nõrgemale valgusele kui on fotosünteesi kompensatsioonipunkt.

Osa viburiteta rohevetikaid on võimelised fototaktiliselt liikuma *eritades lima*. Näiteks mudasel substraadil elavad bentilised *desmideed* eritavad raku otsapooridest lima, mille abil on rakud võimelised vastavalt valgustingimuste muutusele liikuma. See kohastumuse abil väldivad rakud lenduva muda alla mattumist.

II.6.4 Sugutu paljunemine

- Lihtsaim viis on koloonia *fragmentatsioon*. Igast osast areneb uus koloonia või tallus.
- *Zoosporogenees* on sageli indutseeritud muutustest vetika elukeskkonnas. Rohevetikatel moodustuvad zoosporid enamasti vegetatiivsetes rakkudes (e.g. *Ulothrix*). Harvem moodustuvad zoosporid spetsiaalsetes *sporangiumides* (e.g. *Derbesia*). Enamasti moodustuvad zoosporid talluse nooremates rakkudes ja nende arv on kahe astmed (e.g. 2 4 8 16 32 etc.).
- *Aplanosporid* on viburiteta, emarakust välimuselt erinevad ja moodustavad idanedes uue talluse.
- *Autosporid* on välimuselt sarnased emarakuga (erinevalt aplanosporidest), kuid väiksemad (tüüpilised rühmas CHLOROCOCCALES, e.g. *Oocystis*). Tütarrak-

kude arv on enamasti kahe korrutis (e.g. 2 4 6 8 10 etc.).

- *Tsönoobium* on koloonia, kus rakkude arv ja paigutus on konstantne (e.g. *Pediastrum*, *Scenedesmus*). Tütarkolooniad arenevad emakoloonia ühe raku sees ja on emakolooniaga välimuselt identsed, ainult väikesemad. Tütartsönoobiumi arenedes suurenevad ainult mõõtmel, vegetatiivsed rakud tsönoobiumis ei jagune.

II.6.5 Suguline paljunemine

Rohevetikate suguline paljunemine võib olla *isogaamne*, *anisogaamne*, *oogaamne* (selles suunas on ilmselt toimunud ka evolutsiooniline areng). Iso- ja anisogeemia puhul moodustuvad gameedid spetsialiseerumata rakkudest, oogaamia puhul aga spetsiaalsetes *gametangiumides* (e.g. *Coleochaete*). Enamasti on gameedid viburitega ja liikuvad (*zoogameedid*). ZYGNEMATALES rühmas moodustuvad aga *aplanogameedid* või koguni amöboidsed gameedid.

Osadel rohevetikatel on *gametogenees* tingitud keskonnatingimuste muutusest, teistel on aga vajalik eri soost organismide olemasolu.

II.6.6 Rohevetikate talluse ehitustüübid

- Üherakulised flagellaadid või monaadid (e.g. *Chlamydomonas*)
- koloniaalsed flagellaadid (e.g. *Volvox*, *Gonium*, *Eudorina*)
- palmelloidne (või tetrasporaalne) koloonia (e.g. *Pseudosphaerocystis*, *Sphaerocystis*, *Coccomyxa*)
- kokkoidsed organismid (e.g. *Chlorococcum*, *Chodatella*, *Oocystis*)
- sartsinoidne ehitustüüp (e.g. *Chlorosarcinopsis*)
- niitjas ehitustüüp (e.g. *Ulothrix*, *Stigeoclonium*, *Oedogonium*, *Spirogyra*)
- tallusjas ehitustüüp (e.g. *Ulva*)
- sifonaalne ehitustüüp (e.g. *Bryopsis*, *Codium*, *Caulerpa*)

Vegetatiivses staadiumis puudub rohevetikatel ainult amöboidne ehitustüüp. Amöboidsed on aga ZYGNEMATALES ja CHAETOPHORALES rühma liikide paljunemise rakud.

Rohevetikate süstemaatika täielikult ümber tehtud tänu elektronmikroskoopia ja molekulaarsete meetodite (rRNA) kasutamisele.

Suuremate evolutsiooniliste suundade eristamisel on olulisim tunnus flagellaatse raku (*zooidi*) arhitektuur, eriti viburi juure ja sellega seotud mikrotubulaarse süsteemi struktuur. Seda põhjusel, et:

1. Zooidis on paljud 'primitiivsed' (i.e. evolutsiooniliselt vanad) tunnused säilinud, zooidi peenstruktuur on väga konservatiivne, ja seega sobilik kõrgema kategooria taksonite eristamiseks. Näiteks '9+2' viburi struktuur esineb kõige erinevates eukarüootsetes organismides (e.g. enamik vetikaid, mõned seemned, samblad, sõnajalad ja loomad) ja on selgelt evolutsiooniliselt väga vana tunnus.
2. Viburiaparaadi küllalt keerukas ehitus pakub erinevate zooidide võrdlemiseks piisavalt palju erinevaid tunnuseid.

Iseloomulik on, et:

- Rohevetikate *zooidid* (viburitege rakud) on *isokontse flagellatsiooniga* (vastandina *stramenopiilidele*), s.o. viburid on sarnase struktuuriga, kuigi võivad pikkukselt erineda. Enamikel juhtudel on rakul 2 viburit, kuid võib olla ka 4 või palju.
- Viburitel võivad olla õrnad karvakesed või soomused, kuid need on selgest teistsuguse ehitusega kui *stramenopiilide* kolmeosalised tubullaarsed karvakesed.

Teised evolutsiooni seisukohalt olulised protsessid rohevetikatel on tuuma jagunemine (*mitoos*) ja raku jagunemine (*tsütokinees*). Mitoos ja tsütokinees arvatakse eukarüootidel olevat evolutsiooniliselt konservatiivsed protsessid ja seega on nendes säilinud paljud ürgsed tunnused. Võrdluseks, morfoloogilised ja füsioloogilised tunnused alluvad sageli erisuunalisele evolutsioonilisele valikule ja on seega muutlikud.

Süstemaatiliselt olulised tunnused rohevetikatel on veel: talluse morfoloogia ja ehitustüüp; kloroplastide struktuur; fotosünteesiliste pigmentide koostis; varuained; rakuseina või ümbrise struktuur ja koostis; elutsükkel.

II.7 Rohevetikate rühmad

Rohevetikaid on klassikaliselt käsitletud hõimkonna tasemel. Fülogeneetilisest vaatenurgast on see mõttetutu, kuna rohevetikad hõlmavad endas ühe haruna ka maismaataimi, mida veelgi klassikalisemalt on käsitletud riigina.

Traditsioonilistes rohevetikate ülevaadetes on rühm jagatud suuremasse või vähemasse arvu klassidesse. Varasemates käsitlustes on sageli eraldi hõmkonnana välja toodud mändvetikad (CHAROPHYTA). Seda tänu mändvetikate ehituslikule, morfoloogilisele, etc. eripärasustele. Fülogeneetiliselt kuuluvad mändvetikad aga kindlalt rohevetikate ja maismaataimede ühisesse klaadi (CHLOROBIONTA) ja nii on neid ka alljärgnevalt käsitletud.

Alljärgnevalt on toodud ühe enamlevinud fükoloogiaõpiku van den Hoek *et. al.* (1995) rohevetikate jaotus klassideks ja seltsideks:

1. PRASINOPHYCEAE*: MAMIELLALES*, PSEUDOSCOURFELDIALES*, PYRAMIMONADALES*, CHLORODENDRALES*
2. CHLOROPHYCEAE*: VOLVOCALES, CHLOROCOCCALES, CHAETOPHORALES, OEDOGONIALES
3. ULVOPHYCEAE: CODIOLALES, ULVALES
4. CLADOPHOROPHYCEAE: CLADOPHORALES
5. BRYOPSIDOPHYCEAE: BRYOPSIDALES, HALIMEDALES
6. DASYCLADOPHYCEAE: DASYCLADALES
7. TRENTPOHLIOPHYCEAE: TRENTPOHLIALES
8. PLEURASTROPHYCEAE: PLEURASTRALES, PRASIOLALES*
9. KLEBSORMIDIOPHYCEAE: KLEBSORMIDIALES, COLEOCHAETALES
10. ZYGNEMATOPHYCEAE: ZYGNEMATALES, DESMIDIALES
- II. CHAROPHYCEAE: CHARALES

*-märgitud taksonite (2 klassi ja 6 seltsi) staatus on ebaselge.

Selline klassifikatsioon on rahuldav, kui eemärgiks on eraldi rühmade tutvustus. Rohevetikate fülogeneesi see aga ei kajasta. Arusaam rohevetikate fülogeneesist on viimastel kümnenditel läbi teinud tohutu metamorfoosi ja see toob tõenäoliselt kaasa ka klassifikatsiooni põhjaliku restruktureerimise. Kuigi rohevetikate klaadi suurarhitektuur on üldjoontes selguma hakanud, siis väiksemate spetsiifiliste rühmade, mille ehitus ja ultrastruktuur on traditsiooniliselt ja ammu teada olnud, positsioon veel tärkavas fülogeneesiskeemis on paljuski ebaselge.

Lähtuvalt fülogeneetilisest hierarhiast on rohevetikate klaad jaotatav kolme alajaotusse:

Prasinofüüdid See on parafüleetiline rühm väikeseid üherakulisi planktilisi rohevetikaid, mis eralduvad ebaselges järjestuses rohevetikade klaadi juure lähedalt.

Klorofüüdid Ehk rohevetikad *sensu stricto*. Monofüleetiline klaad mis hõlmab suuremat osa klassikalistest rohevetikatest.

Streptofüüdid Monofüleetiline klaad kuhu kuuluvad mändvetikad, ikkesvetikad ja maismaataimed.

Kui parafüleetiline prasinofüütide rühm välja jätta, on rohevetikad jaotatavad kaheks monofüleetiliseks klaadiks. Mõlema klaadi monofüleetilisus on suhteliselt kindlatel alustel; seda toetavad nii molekulaarsed kui ultrastruktuursed andmed. Ultrastruktuurselt jagab rohevetikate klaadi kaheks rakkude tsütokineetiline süsteem ja viburiaparaadi ehitus.

II.8 Prasinophyceae

Prasinofüüdid on parafüleetiline rohevetikate rühm.

II.8.1 Üldtunnused

1. Vabalt elavad, viburitega rohevetikad.
2. Rakk ja viburid on kaetud ühes kuni mitmes kihis paiknevate kreeuka kujuga orgaaniliste soomustega, mis moodustataks Golgi aparaadis.
3. Vibureid on 1-8, mis paiknevad apikaalselt või lateraalselt.
4. Viburid väljuvad raku apikaalses osas oleva lehterja lohu põhjast (kuid mitte alati).
5. Nii mere kui magevee liigid.

Prasinofüütide eri liikide rakustruktuur, viburiaparaadi ehitus, mitoos ja tsütokinees on väga varieeruvad, mis viitab rühma parafüleetilisusele. Evolutsiooni vältel on prasinofüütide klassis kujunenud mitu erinevat haru oma iseloomuliku viburiaparaadi ehituse, mitoosi ja tsütokineesiga.

Prasinofüütide klaasil ei ole ühtset kõigile omast tunnust; klass eristub teistest rohevetikate klassidest üherakulise flagellaatse eluvormi ja orgaaniliste soomuste olemasolu poolest rakul ja viburitel. Paraku on ka nendest tunnustest erandeid. Osal prasinofüütide hulka klassifitseeritud liikidel ei ole orgaanilisi soomuseid, kuid muus

osas on nad sarnased tüüpilistele soomustega prasinofüütidele (mõnedes süsteemides on need organismid eristatud omaette klassi LOXOPHYCEAE). Enamgi veel, orgaanilised soomuseid võib leida mitme teistesse klassidesse kuuluvate rohevetikate reproduktiivsetel zooididel: näiteks CHLOROPHYCEAE, ULVOPHYCEAE, KLEBSORMIDIOPHYCEAE, CHAROPHYCEAE. Sellest järeldub, et orgaaniliste soomuste olemasolu on evolutsiooniliselt ürgne ehk *pleiomorfne* tunnus — soomused esinesid rohevetikate ühisel ürgsel esivanemal, on säilinud prasinofüütidel ja mõnel teisel rohevetikate rühmal, kuid on kadunud enamikel.

Prasinofüütidel kui klassil ei ole neid ühendvat sünapomorfset tunnust — järelikult ei ole PRASINOPHYCEAE *monofüleetiline* rühm.

Pikka aega ei tuntud PRASINOPHYCEAE klassis sugulist paljunemist. Nüüd on see teada vähemalt *Nephroselmis* perekonnas.

11.8.2 Prasinofüütide rühma suurus ja levik

PRASINOPHYCEAE rühma, kui käsitleda seda klassi tasandil, kuulub umbes 16 perekonda ja 180 liiki, mis esinevad mage-, riim- ja merevees. Osad liigid esinevad heterotroofsete organismide endosümbiontidena. Näiteks *Tetraselmis convolutae* on endosümbiondiks turbellaaril *Convoluta roscoffensis*. Väikesed prasinofüüdid on endosümbiondid radiolaaridel (klass POLYCYSTINEAE).

11.8.3 PRASINOPHYCEAE rühma alajaotused

Klass jagatakse alarühmadeks rakustruktuuri, soomuse tüüpide, mitoosi ja tsütokineesi iseärasuste alusel.

Mamiellales.

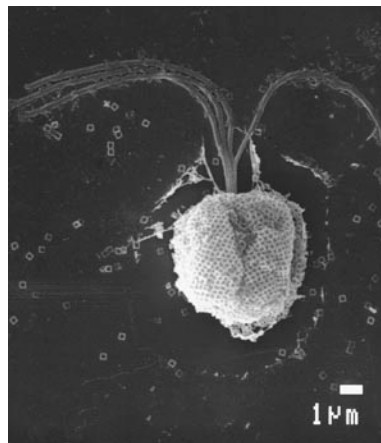
Väikesed rakud, üks või kaks lateraalset viburit, üks kiht ämblikuvõrgu struktuuriga soomuseid rakupinnal (e.g. *Mantoniella*, *Mamiella*, *Bathycoccus*).

PSEUDOSCOURFELDIALES.

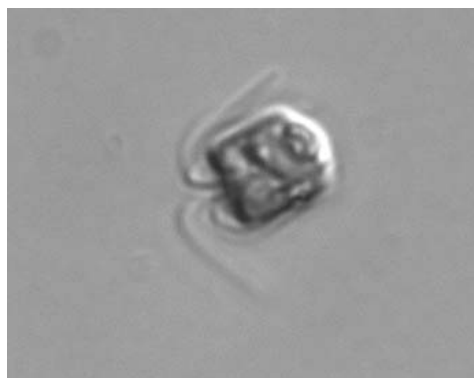
Kaks eri pikkusega lateraalset viburit; rakku katab kaks kihti erinevaid soomuseid (e.g. *Nephroselmis*).

PYRAMIMONADALES.

Neli (harva kaheksa) viburit väljuvad raku eesosas olevast lehterjast süvendist (v.a. *Pterosperma*, millel on lateraalset viburid). Rakku katab kolm kihti erinevaid soomu-



Joonis 11.7: *Pyramimonas* sp. Elektronmikroskoobis (SEM) on hästi näha rakku ja vibureid katvad soomused. Raku ja viburi soomused on erineva kujuga. Soomuste kuju järgi määratakse liike. Nii rakul kui viburitel paiknevad soomused mitmes kihis. Igas kihis on eri kujuga soomused.

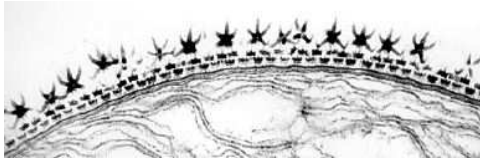


Joonis 11.8: *Pyramimonas* sp. valgusmikroskoobis. *Pyramimonas* on laialt levinud üherakuline rohevetikas mere ja riimvees. Raku eesmises osas olevast lohust väljub neli ühepikkust viburit. Valgusmikroskoobis ei ole rakku ja vibureid katvad soomused nähtavad.

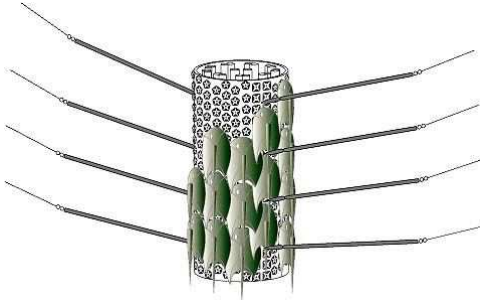
seid. (e.g. *Pyramimonas*, *Halosphaera*, *Pachysphaera*, *Pterosperma*, *Mesostigma*)

Pyramimonas liikide rakud on südaja kujuga; raku eesosas olevast süvendist väljub neli ühepikkust viburit. Süvendit ümbritseb neli hõlma, millesse tungivad ka ainsa kloroplasti neli hõlma. Puudub *Calymdomonas* rakkudele sarnane rakuümbris, selle asemel katab rakku kolm kihti väikeseid soomuseid. Perekonnas on umbes 60 liiki, nende määramine on võimalik ainult elektronmikroskoobi abil soomuste ehituse alusel. *Pyramimonas* esineb nii mage- kui merevees, mõned liigid põhjustavad ka rannikualadel õitsenguid (Jaapanis, ilmselt ka mujal). Väga tavaline perekond ka Läänemeres.

Soomused. Igal rakul on 6 eri liiki orgaanilisest ainest



Joonis 11.9: *Pyramimonas* rakku katvad soomused elektronmikroskoobi läbilõikes. Näha on kolm kihti erinevaid soomuseid.



Joonis 11.10: *Pyramimonas* vibur skemaatilisel. Viburit katab kaks kihti soomuseid. Viburil on samuti kaks rida karvakesi. Tänu karvakestele ja soomustele on *Pyramimonas* viburid ka valgusmikroskoobis väga hästi nähtavad.

soomuseid. Raku pinnal on neid 3 kihti, igas erineva ehitusega soomused. Ülejäänud kolm tüüpi katavad kolmes kihis vibureid. Soomuste suurus oleneb tüübist ja on ca. 50 – 1200nm. Nii viburi kui raku soomused moodustuvad golgi tsisternides, samas tsisternis võib samaaegselt moodustuda mitut tüüpi soomuseid. Tsisternidest transporditakse soomused golgi vesiikulite abil silindrilistesse vesiikulitesse, kust need liiguvad soomuste reservuaari. Soomuste reservuaaril on viburi aluse juures avaus, kust kaudu levitatakse soomused lõpuks nii raku pinnale kui viburitele. Teisel prasinofüütide perekonnal, *Tetraselmis*, on soomused omavahel liitunud ja moodustavad omalaadse teeka.

Kloroplast ja pürenoid. Rakus on üks kausjas kloroplast, mille alumises osas on ovaalne pürenoid.

Silmtäpp asetseb ühes kaheksast kloroplasti hõlmast

11.8.4 CHLORODENDRALES.

Rakud lapikud, neli viburit kinnituvad raku eesosas oleva lehterja süvendi põhja; rakusoomused on kokku kasvanud ja moodustavad teeka.

Väikesed (<10µm) rohevetikad perekonnast *Pedinomonas* on ühe lateraalse viburiga ja ilma soomusteta. Vahel klassifitseeritakse *Pedinomonas* prasinofüütide hulka, vahel eraldi klassi PEDINOPHYCEAE (või LOXOPHYCEAE) *Pedinomonas* sarnaneb väliselt *Mantoniella* (MAMIELLALES) liikidega, kuid eristub neist soo-



Joonis 11.11: *Tetraselmis* sp. valgusmikroskoobis. Näha on punakas silmtäpp ja raku eesmisest osast väljuvad neli viburit.

muste puudumise tõttu. *Mantoniella* ja *Pedinomonas* arvatakse olevat ürgse rohevetikate esivanema otsesed ja väga vähe muutunud järglased.

Tetraselmis suecica Rakud ovaalsed, nõrgald lapikud; värvuselt rohelised; mõõtmed 9–11µm × 4,5–6µm. Neli ühepikkust viburit väljuvad raku eesosas olevast lehterjast süvendist (Joonis 11.11). Kloroplast on neljahõlmaline, selle alusel on pürenoid. Elektronmikroskoobis on näha, et vibureid katab kaks kihti soomuseid ja tubullaarsed karvakesed. Rakku katab teeka, mis koosneb Golgi aparaadis moodustunud ja kokkukasvanud tähekujulistest soomustest. *Tetraselmis suecica* on ilmselt kosmopoliitse levikuga. Lähedasi liike on teada nii mere- kui ma-geveest.

11.9 Klorofüüdid — CHLOROPHYCEAE

11.9.1 Üldtunnused

Klorofüütide rühma (ehk rohevetikad *sensu stricto*), mida sageli käsitletakse klassi tasandil, kuuluvad väga erineva ehitustüübiga organismid. On vabalt elavaid flagellaate, nii üherakulisi (*monaade*) kui koloonialisi vorme; on *kokkoidseid* ja *palmelloidseid* (seega mitteliikuvaid) organismse; on mitmerakulisi (niitjad ja tallusjad) ning *sifonaalse* ehitustüübiga organisme (vt. ehitustüübid 11.6.6).

Viburitega vorme iseloomustab glükoproteiinne rakuümbris, viburita vorme aga tugev polüsahhariidne rakusein.

Plajunemine toimub viburiga paljunemise rakkude moodustumise teel; zooidid on tavaliselt kahe või nelja apikaalse viburiga, harva rohkem (sellisel juhul on *stefanokontne flagellatsioon*). Viburitega paljunemise rakud on ehituselt sarnased vabalt elavate vegetatiivsete sama klassi flagellaatidega. Osadel liikidel on ainult ilma viburita paljunemise rakud, teistel on paljunemise rakun nii viburiga kui ka ilma.

11.9.2 Rühma suurus ja levik

Orienteeruvalt 355 perekonda ja 2560 liiki (see sõltub taksoni mahust, i.e. kui kitsalt rühm on defineeritud). Enamasti on tegemist mageveeliikidega. On ka hulk maismaal kasvavaid liike ja mõned liigid esinevad riim- ja merevees.

11.9.3 CHLOROPHYCEAE rühma alajaotused

VOLVOCALES

Siia kuuluvad üherakulised või koloonialised viburvetikad. Ca. 110 perekonda ja 1000 liiki; enamasti mageveeliised, osad ka terrestrilised ja üksikud mereliigid.

Clamydomonas. Suur perekond, ligikaudu 600 liiki; elunevad magevees, mullas, mõned ka meres. *Clamydomonas* ja lähedaste perekondade liigid on tavalised toitaineterikastes, eutrofeerunud veekogudes ja orgaanikaga reostunud veekogudes, kuid on ka oligotoofsete ja happeliste soovete liike.

Traditsiooniliselt on üherakulist *Clamydomonas* perekonda peetud rohevetikate hulgas ürgseks, esivanemlikuks vormiks, millest on evolutsioneerunud teised rühmad.

Perekonnale on iseloomulikud üherakulised, elliptilised, munajad või kerajad rakud. Kaks võrdset viburit on kinnitunud raku etteotsa. *Clamydomonas*'e rakk on paljude teiste vetikarümade, eriti aga rohevetikate zooidide rakuehituslikuks mudeliks. *Clamydomonas* on üks tuntumaid 'labori organisme' (eriti liigid *C. eugametos* ja *C. reinhardtii*), seetõttu on rakustruktuur, füsioloogia, biokeemia ja geneetika küllalt hästi teada.

Vibur. Clamydomonas on *isokont*, s.t. mõlemad viburid on sarnase ehitusega. Viburid on ca. 0,3µm paksud ja kinnituvad raku eesosas oleva papilli kummalegi poolele. Raku ujumiskiirus on ca. 100 – 400µm s⁻¹ (0,1 – 0,4mm s⁻¹).



Joonis 11.12: *Clamydomonas* on üks tuntumaid nimetusi rohevetikate hulgas. Peamiselt tänu tuntuks laboriorganismina. Looduses samuti laialt levinud magevetes, nagu tiigid ja järved. Liikide määramine kaunis keerukas.

Clamydomonas (joonis 11.12) perekonna liikidel on kloroplast kausjas ja surutud vastu rakuümbrist (i.e. *parietaalne*), kuid see ei kehti paljude teiste rohevetikate kohta. Kausja koroplasti alus on paksenenud ja selles paikneb pürenoid.

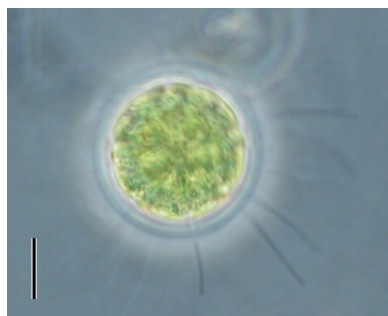
Pürenoid on selgelt näha juba valgusmikroskoobis ümarmarguse või ovaalse struktuurina kloroplasti sees. Pürenoid on seotud intensiivse tärglise sünteesiga; pürenoid on enamasti ümbritsetud paljude tärglisterakestega, mis kaaliumjodiidiga värvides violetseks muutuvad.

Tärglise ladestumine on eriti intensiivne rakkudes, mis kasvavad toitainetevaeses keskkonnas; *N* ja *P* defitsiidi tingimustes ei kanaliseeru fotosünteesis fikseeritud energia mitte proteiinide sünteesi (ja seega raku kasvu ja paljunemisse), vaid süsivesikute akumulatsiooni.

Pandorina. Rakud on 8 – 16 kaupa tihedalt kerajates või ellipsoidsetes limakolooniates (Joonis 11.13). Iga raku kaks viburit ulatuvad limakolooniast välja. Kõik rakud koloonias on ühesugused, välja arvatud silmtäpp, mis on koloonia ühes otsas olevatel rakkudel suurem kui teises otsas olevatel. Magevee perekond.

Eudorina. Limakolooniad on lapiku kujuga, sisaldavad 16 – 64 rakku (kõige sagedamini 32). Rakud on koloonia perifeerses osas ja paigutuvad (vaevuhoomatavalt) mitme ringi kujuliselt. Erinevalt perekonnast *Pandorina*, ei ole siin rakud koloonias tihedalt koos (Joonis 11.14).

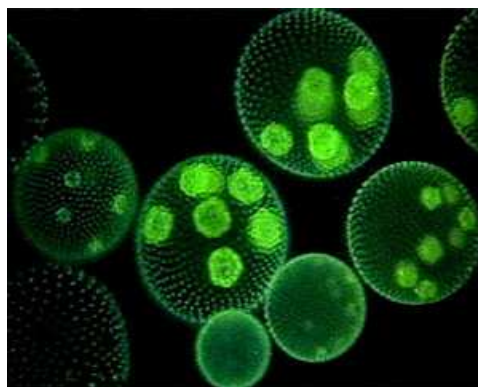
Volvox. Kerajad kolooniad võivad olla 0,5 – 1,5mm läbimõõdus ja sisaldada 500 kuni mitu tuhat üksikut rakku. Rakud paiknevad koloonia perifeerias. Igal rakul on oma



Joonis 11.13: *Panorina* koloonia. Üksikud rakud on nii tihedalt koos, et sageli on nende eristamine raske. Limakihist väljuvate arvukate viburite järgi saab ikka aru, et tegemist on kolooniaga. Skaala = 10 µm.



Joonis 11.14: *Eudorina* koloonia. Viburitega rakud on limajas koloonias. Selgelt on näha, kuidas osad rakud on jagunemise staadiumis, moodustamas uusi tütar kolooniaid.



Joonis 11.15: *Volvox* on koloonialine rohevetikas, esineb sageli mageveekogudes. Sagedane rohevetikate tüüp-perekond kooliõpikutes.

limaümbris, mis pealtvaates on heksagonaalne. Rakud on koloonias ühendatud plasmajätketega.

Iga *Volvox* koloonia on polaarne, eristatavad on eesmine ja tagumine pool. Koloonia eesmises osas olevatel rakkudel on silmtäpp suurem ja koloonia ujub peaaesjalikult just selles suunas. Üksikute rakkude viburite töö on hämmastavalt koordineeritud. Tütarkolooniad ja gameetid (suguline paljunemine on oogaamne) tekivad koloonia tagumises osas.

Vegetatiivne paljunemine algab koloonia tagumises osas oleva suhteliselt suure raku (*goniidium*) mitme järjestikuse pikisuunas jagunemisega. Selle tulemusena tekib ümar, väikestest rakkudest koosnev tütarkoloonia, mis paikneb vanemkoloonia sisepinnal (Joonis 11.15). Sellise tütarkoloonia rakkude eesmised osad (ning järelkult ka viburid) on suunatud koloonia sisemuse suunas. Et koloonia funktsionaalseks muutuks, peab toimuma tütarkoloonia *inversioon*, ehk ümberpöördumine — tütarkoloonia üks ots sopistub sisse ja kogu koloonia pöördub pahupidi. Tütarkolooniad vabanevad vanemkoloonia lagunedes.

Volvox on tavaline perekond järvedes ja tiikides. Väikestes, toitaineterikastes veekogudes võivad nad moodustada kaunis tihedaid õitsenguid.

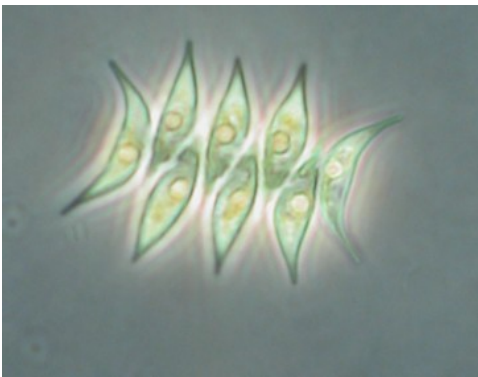
CHLOROCOCCALES

Ehitustüübilt kuuluvad siia üherakulised (nii *monaad*sed kui *kokkoid*sed), *koloonialised*, *kokkoid*sed ja *koloonialised* (=tsönobiaalsed) *sartsinoid*sed, *niitjad* ja *sifonaalsed* organismid. Viburiteta vormid (olgu siis reproduktiivsed või vegetatiivsed rakud) sisaldavad basaalkeli ja sinnajuurde kuuluvaid struktuure, millest on järeldatud, et rühm on tervenisti evolutsioneerunud viburitega eellasest.

Rakud on ümbritsetud polüsahhariidse seinaga (tsellu-



Joonis 11.16: *Scenedesmus quadricauda* — üks tavalisemaid rohevetikaid magevetes. Sageli just toitainerikka veekogu (eutrofeerunud) indikaatorliik. Tsönobiaalse ehitustüübiga — koloonias on tüüpiliselt neli rakku; servmistel on pikad väljakasved (*S. quadricauda* tunnus)



Joonis 11.17: *Scenedesmus* sp. — teine liik. Harvadel juhtudel on *Scenedesmus* perekonnas tsönobiumis ka enam kui neli rakku. Millest see sõltub, pole teada.

loos), mis eristab neid VOLVOCALES rühma glükoproteiinse seinaga esindajatest.

Viburiteta vormid paljunevad sugutult tavaliselt *autospooride* moodustumise kaudu. Autospoorid on morfoloogiliselt sarnased neid moodustanud vegetatiivsele rakule. Kolonialistel vormidel liituvad ühes vanemrakus moodustunud spoorid sealsamas uueks kolooniaks, mis seejärel vabaneb. Selliseid kolooniaid nimetatakse *tsönobiumiteks* — rakkude arv tsönobiumis on fikseeritud ja see ei suurene koloonia kasvades. Suguline paljunemine võib olla nii *isogaamne*, *anisogaamne* kui *oogaamne*.

Perekondi on veidi üle 200 ja liike ligikaudu 1000. Enamik on mageveelised, ainult vähesed on mereorganismid. Magevees tuleb CHLOROCOCCALES esindajaid rohkem ette toitainerikka vees. Peale selle on osad liigid terestrilised, asustades puutüvede ja seinte niiskeid pindu (sageli aerofüütne sartsinoidne perekond *Apatococcus*). Osad liigid elavad mullal, osad on ka samblike fükobiontideks (sagedasem samblike rohevetikast fükobiont on siiski perekond *Trebouxia*, mis kuulub sootuks teise rohevetikate rühma).

OEDOGONIALES

Kõik liigid on niitjad. Niidid võivad olla nii harunenud kui harunemata. Rakud on ühetuumalised ja igas rakus on üks parietaalne võrkjas kloroplast, millel mitmed pürenoidid. Viburitega paljunemisrakud on *stefanokontse flagellatsiooniga*, mis on vetikate hulgas üldiselt üsna haruldane. Stefanokontse flagellatsiooni puhul ümbritseb raku anterioorset (eesmist) otsa krooni taoliselt terve pärg vibureid. Suguline paljunemine on oogaamne; selle tulemusena tekivad paksuseinalised, liigispetsiifilise ornamentatsiooniga hüpnosügoodid, mis võivad veekogu põhjas elusana püsida oma paarkümmend aastat.

Rühma üks iseloomulikumaid tunnuseid on rakuseina materjalist moodustunud eriline ring või rakuseina paksend raku distaalses osas, mis tekib rakkude vegetatiivsel jagunemisel. Nende paksendite arvu järgi on võimalik isegi loendada mitu korda antud rakk on jagunenud.

Rühmas on kolm perekonda ja ligikaudu 550 liiki; neist umbes 400 liiki on perekonnas *Oedogonium*. *Oedogonium*, eesti keeles *paisvetikas* moodustab silindrilistest rakkudest harunemata niite, mis algselt kinnituvad substraadile, kuid võivad substraadilt lahtirebenemise korral ka vabalt vees hõljuda. Viimasel juhul võib *Oedogonium* moodustada terveid ujuvaid vetikavaipu, mis on eutrofeerunud veekogudes eriti tavalised kevadeti ja suvel.

II.9.4 ULVOPHYCEAE

Üldtunnused

Ehitustüübilt kuuluvad ULVOPHYCEAE rühma kokkoidid, niitjad ja hulkraksed tallusjad ning sifonoklaadsed viburiteta vetikad. Seltsi CODIOLALES osade liikide zooididel on rakk kaetud orgaanilisest ainest soomustega, mis ehituselt meenutavad prasinofüütide rakusoomuseid. Tõenäoliselt on orgaaniliste soomuste esinemine rohevetikatel sünpleiomorfne tunnus.

Igas rakus on üks parietaalne kausjas kloroplast; kloroplast võib olla ka perforeeritud ning sellel on üks kuni mitu pürenoidi.

Ulvofüüdid on merevetikad; esinevad ka riimvees, näiteks Läänemeres. Vaid üksikud liigid on mageveelised, sealhulgas *Ulothrix zonata* ja mitmed teised *Ulothrix*, eesti keeles *juusvetikas* liigid, samuti vähesed *Enteromorpha* liigid.

Ulvofüüte on ca. 35 perekonda ja 256 liiki. Käesolevas on Ulvofüüte käsitletud kitsas mõistes. Osades rohevetikate klassifikatsioonides on klassi ULVOPHYCEAE käsitletud laialt, hõlmates sinna ka rühmad CLADOPHOROPHYCEAE, BRYOPSIDOPHYCEAE, DASYCLADOPHYCEAE ja TRENTEPOHLIOPHYCEAE. Käesolevas on eelistatud taksonite kitsamaid tõlgendusi, mis peaks suurema tõenäosusega vastama rühmade monofüleetilisusele. Eriti arvestades rohevetikate fülogeneetilise klassifikatsiooni hetkel suhteliselt volatiilset seisut.

ULOTRICHALES

Ca. 10 perekonda ja 90 liiki. Enamik on merevetikad. Mõnes, peamiselt merelises perekonnas, e.g. *Ulothrix*, *Monostroma*, on ka magevee liike. Siia kuulub üherakulisi vorme, e.g. *Chlorocystis cobnii*, mis elab endofüütselt ühe bentilise ränivetika, *Navicula* maha jäänud limatorukeses või erinevate merevetikate rakuseinas (e.g. *Polysiphonia*, *Enteromorpha*).

Chlorocystis ja sellele lähedane perekond *Halochlorococcum* on väga sarnased perekonnaga *Chlorococcum* (selts CHLOROCOCCALES; klass CHLOROPHYCEAE) ja perekonnaga *Trebouxia* (selts PLEURASTRALES; klass PLEURASTROPHYCEAE). Varasemates klassifikatsioonides olid kõik ülalnimetatud seltsis CHLOROCOCCALES. Hiljem on selgunud, et tegemist on rohevetikate eri harude (klasside) konvergentse evolutsiooniga.

Ulothrix on perekond harunemata niitjaid vetikaid; niidi vegetatiivne kasv on interkalaarne, i.e. kõik rakud niidis on võimelised vegetatiivselt jagunema. Aegade vahel on kirjeldatud mitu tosinat liiki nii merest kui mage-

veest, kuid hilisemad käsitlused on liikide arvu vähendanud viiele merelisele ja viiele magevee liigile. *Ulothrix* on sage leid külmemal aastaajal, kas siis kiirevoolulistes jõelõikudes või järvede kaldaalal kus lainetegevus tugev. Viis mereliiki kasvavad kaljustel kallastel ja soolakutes. Magevees on tavalisim liik *Ulothrix zonata*.

Ulothrix harunemata niitjad tallused on äravahetamiseni sarnased perekonnale *Uronema* (klass CHLOROPHYCEAE) ja *Klebsormidium* (klass KLEBSORMIDIOPHYCEAE). Veel hiljuti klassifitseeriti neid kõiki perekonda *Ulothrix*. Suured erinevused on aga zooidi ehituses, mitoosis ja tsütokineesis.

Monostroma on ULOTRICHALES seltsi tallusjas esindaja. Moodustab rohelisti, makroskoopilisi, lehte meenutavaid ühe rakukihi pakuseid talluseid. Teada on mitu liiki merest ja üks mageveest. Läänemeres on tuntud liik *Monostroma baltica*, mis on arvatavalt endeemne. *Monostroma* kuni paarikümne senitmeetrised tallused on ebareeglipäraselt voltis ja unduleerivad. Esmapilgul väga sarnane perekonnale *Ulva*, mis samuti esineb Läänemeres, kui *Ulva* tallused on kahe rakukihi paksused.

ULVALES

Siia kuulub vähemalt kaks perekonda, *Ulva* ja *Enteromorpha*. Mõlemid on levinud ka Läänemeres ja mõlemi süstemaatika (liikide määramine) on kahetsusväärset keeruline. *Enteromorpha* torujaid, kuni paarikümne senitmeetriseid, vahel ka harunenud talluseid võib sageli kohata Läänemere kivistel rannikualadel; eriti rammusad tallused on toitainerikastes elupaikades (e.g. kus solgitoru suubub merre). *Ulva* on kui salatileht, mida tormilained sageli kaldale uhuvad. Muidu kasvab kivisele substraadile kinnitunult, kuid jätkavad kasvu ka substraadilt lahtikistuna (kuni nad kas kaldale uhutakse või pimedasse süvavette upuvad).

Peale nende kahe perekonna on veel terve rida harunenud niitjaid vorme, mille kuuluvus ULVALES seltsi on ebaselge. Traditsiooniliselt on harunenud niitjaid rohevetikaid paigutatud seltsi CHAETOPHORALES (klass CHAETOPHORALES), kuid need traditsioonilised, paljuski ehitustüüpidel rajanevad klassifikatsioonid on oma aja ära elanud.

II.10 CLADOPHOROPHYCEAE

II.10.1 Üldtunnused

Kogu rühmale on iseloomulik sifonoklaadne ehitustüüp; harunenud või harunemata niidid on üherakurealsed ja



Joonis II.18: *Ulva* on üks tavalisemaid makroskoopilisi rohevetikaid ka Läänemere rannikul. Sageli leiab neid lainetuse poolt randa uhutuna. Tallusele on iseloomulik kahe rakukihiline ehitus, erinevalt perekonnast *Monostroma*, mis välimuselt on sarnane, kuid talluse moodustub vaid üks kiht rakke.

iga rakk on hulgatuumaline. Mitoos ja vegetatiivsete rakkude jagunemine toimuvad üksteisest sõltumatult. Rakkude vahel plasmodesmid puuduvad. Rakuseina peamine polüsahhariid on tselluloos. Rakkudes on reeglina palju väikeseid kloroplaste, mis moodustavad parietaalse võrgustiku või enam-vähem pideva kihi. Üksikud kloroplastid on omavahel sageli peenikeste jätketega ühendatud. Paljudel, kuid mitte kõigil kloroplastidel on üks pürenoid. Pürenoid on kahehõlmaline; seda läbib kiht tülakoidide ja mõlemat hõlma katab kausjas kiht tärklis. Erinevalt rühmadest BRYOPSIDOPHYCEAE, DASYCLADOPHYCEAE ja CHAROPHYCEAE, ei ole CLADOPHOROPHYCEAE rakuplasma tsirkuleeriv; sellest lähtuvalt on ka kloroplastide asend raku fikseeritud.

II.IO.2 CLADOPHORALES

Klassi ainus selts. Tuntuim perekond on *Cladophora* — eesti keeles karevetikas. *Cladophora* on tavaline rohevetikas parasvöötme ja troopika rannikualadel, samuti magevees. Meres moodustab tihedaid palljaid kolooniaid. Harunenud niitides on apikaalsed harud alati nooremad. *Cladophora* kasvab apikaalselt, peamiselt apikaalse raku jagunedes ja jagunemisel tekkinud tütarrakkude pikenedes. Apikaalsele rakule eelneb subapikaalne rakk; see sarnaneb paljuski apikaalsele rakule, näiteks võime poolest pikeneda, eriti oma apikaalses osas. Samas, apikaalse raku pikenedes toimub pikitelje suunas; subapikaalne rakk üritab leida pikenedamiseks väljapääsu külgsuunas, andes nii aluse külgharu tekkimisele.

Cladophora glomerata on väga tavaline mageveevetikas,

mis kasvab kividel ja muul tugevaval substraadil, eriti lopsakalt eutrofeerunud veekogudes. Massilise esinemise korral võib *Cladophora glomerata* katta veekogu lausalise vaibana.

II.II BRYOPSIDOPHYCEAE

II.II.I Üldtunnused

Tallus on alati sifonaalset ehitustüüpi. I.e. sisuliselt kogu organism on üks tohutu suur mitmetuumaline rakk, mis kujult meenutab tavaliselt harunenud toru (*tsöenotsüüt*). Tsöenotsüüdi eri osad isoleeritakse vahel ülejäänud rakkude spetsiaalsete korkide abil. Näiteks gametangiumide ja sporangiumide moodustudes, samuti raku vigastudes isoleeritakse vigastus korgiga. Raku vigastus isoleeritakse sekundite vältel. Esmalt suletakse haav aktiini filamentide võrgusikuga. Seejärel eritatakse vakuoolist korgi materjal (nagu hambapasta tuubist), see polümeriseerub ja moodustabki korgi. Hiljem moodustub korgist sissepoole uus rakusein. Selline kaitsemehhanism on eluliselt oluline; vastasel korral herbivooride või lainetuse tekitatud vigastused hävitaksid kogu organismi.

Rakus on rakuseina all õhuke kiht tsütoplasmat ja keskel tohutu vakuool. Osadel liikidel on mitmetuumalised rakud kimpudesse koondunud, moodustades kaunis keeruka ehitusega talluse.

Reproduktiivsetel zooididel on kaks või neli viburit; mõnedel liikidel on zooid ka stefanokontset tüüpi.

Kloroplaste on palju ja need on väikesed, läitse või värtnakujulised ning paiknevad protoplasma parietaalses kihis. Plastiide võib olla kahte eri tüüpi. *Homoplastiidsetel* vormidel on kõik plastiidid kloroplastid. *Heteroplastiidsetel* vormidel on lisaks kloroplastidele veel ka *amüloplastid*. Amüloplastid on tärglise varumiseks spetsialiseerunud plastiidid, nagu ka maismaataimedel. Kloroplastides on antennipigmentideks on sifonoksantiin ja sifoniin.

Rakuplasma on pidevas aktiivses tsirkulatsioonis. Rakuplasma voolab õhukese kihina talluse pikitelje suunas; koos rakuplasma voolavad ka organelid, iseäranis kloro- ja amüloplastid.

Peaegu eranditult merelised liigid. Perekondi ca. 25 ja liike ca. 150. Enamik perekondi asustavad troopilisi meresid ja tungivad ka parasvöötme soojematesse osadesse. Tähtsamad perekonnad — *Caulerpa*, *Udotea*, *Penicillus*, *Halimeda*, on kõik troopilised. Vaid üks magevee perekond on teada (*Dichotomosiphon* ja seegi on haruldane).

Eamik liike kasvab kõvale substraadile kinnitunult, kuid osad kasvavad ka liivasel põhjal ja kinnituvad roomavate stoolonite abil (*Caulerpa*).

Osad *Penicillus* ja *Udotea* liigid ja pea kõik *Halimeda*



Joonis 11.19: *Caulerpa taxifolia*, sisuliselt ühest rakust koosnev makroskoopiline rohevetikas. *Caulerpa* levik Vahemeres põhjustanud teatava paanika. Epideemiliselt leviv *Caulerpa* on suurtelt aladest välja tõrjunud natiivse põhjataimestiku

liigid ladestavad talluse pinnale *argoniiti* (kaltsium karbonaadi üks kristalliline vorm). Need liigid on ühed olulisemad kaltsium karbonaadi ladestajad troopilistes korallrifides. Teised olulised lubjaladestajad on riffide korallid ja osad punavetikad (CORALLINALES).

Caulerpa koosneb roomavast torujast emphstoolonist, millest tõusevad püstised fotosünteesilised, lehti meenutavad kasvud. Stoolonid kinnituvad substraadile arvukate rizoidide abil. Kogu organism, mis on suuruselt mitmeid detsimeeterid ja seega samas suurusjärgus kui rohttaimed, on tegelikult ainult üks tohtu suur, hulgatuumaline rakk, milles on üks kuni mitu tsentraalset vakuooli ja õhuke perifeerne tsütoplasma kiht. Nii kloroplastid, amüloplastid kui tuumad on tsütoplasmas, raku parietaalse osas.

Kõik, ca. 60 *Caulerpa* liiki on troopilised merevetikad. Paljud liigid moodustavad pehmetel, liivastel või mudastel substraatidel lauslisi vaipu. *Caulerpa* on väga kiirekasvuline. Vahemeres on teatud *Caulerpa* vorm põhjustanud mõningase ökokatastroofi. Pärit hoopis Lõuna-Ameerika vetest ja lahti pääsenud kusagilt akvaristide mängumaalt, on see muteerunud vorm katnud suure osa Vahemere rannikualade põhjast, tõrjudes välja natiivse põhjafloora. Kuna looduslikud vaenlased puuduvad, ei ole miski suutnud seda vohamist pidurdada.

11.12 DASYCLADOPHYCEAE

11.12.1 Üldtunnused

Tallused on sifonaalset ehitustüüpi; iga täiskasvanud isend on sisuliselt üks suur, paljutuumaline rakk, mille

on tohtu tsentraalne vakuool ja õhuke parietaalse tsütoplasma kiht.

Morfoloogia on üsna erinäoline — täiskasvanud isendid koosnevad kesksest püstisest varrest ja sellest lähtuvast männasjast külgharude kimbust. Enamik liike on kaetud lubikoorikuga.

Tsöenotsüüdis on palju väikesi ellipsoidseid kloroplaste; pürenoidi ei ole esine, küll aga võib kloroplastis olla varupolüsahhariidide terakesi — sagedamini fruktaan, aga ka tärklis. Erinevalt kõigist teistest rohevetikatest, on varuainete terakesed ka rakuplasmas, mitte ainult kloroplastis. Tülakoidid on pakitud lamellideks, mis liigiti on erineva suurusega. Vahel täidavad tülakoidid kloroplasti täielikult; sellist tüüpi kloroplastid on koondunud raku apeksisse, aga samuti primaarse tuuma ümber.

Rakuplasma voolab tsöenotsüüdi sees piki spetsiaalset transpordisängid. Koos rakuplasma liiguvad ka kloroplastid ja tuumad. Rakuplasma voolamise kiirus on ca. 60 – 120 $\mu\text{m min}^{-1}$; transpordisängid on paralleelsed raku pikiteljega kuid voolu suund ei ole kõigis sängides sama — mõnes sängis võib voolu suund olla vastupidine enamusele.

Voolusängides on aktiini filamentide kimbukesed ja võib arvata, et aktiinil on aktiivne roll rakuplasma voolu tekitamisel. Rühmal BRYOPSIDOPHYCEAE on rakuplasma voolu tekitamiseks peale aktiini filamentide vajalikud veel ka mikrotorukesed. Rühmas DASYCLADOPHYCEAE on veel ka teist tüüpi, lai transpordisäng, kus rakuplasma liigub kiiremini — ca. 200 – 600 $\mu\text{m min}^{-1}$. Mõõda seda kiirliini transporditakse arvukaid väikesi haploidseid tuumasid, mis tekivad tekivad primaarse diploidse tuuma meiosis tulemusena. Nii jaotuvad väikesed haploidseid tuumasid kiiresti üle kogu tohtu raku, kontsentreerudes eriti raku tipmisse ossa. Tuumi ümbritsevad radiaalselt mikrotorukesed; arvatavalt on mikrotorukesed mingil viisil kontaktis aktiini filamentide kimpudega transpordisängis.

Raku vigastus lapitakse kiiresti, nagu ka rühmas BRYOPSIDOPHYCEAE. Vigastuse kohal kontrakteerub aktiini filamentide aktiivsuse tagajärjel rakuplasma; hiljem moodustub vigastust kattev kork.

Elutsükliks valitseb haploidne faas. Diploidne tuum esineb ainult sügootis. Pärast moodustumist hakkab ühetuumaline sügoot kohe kasvama, moodustades peatelje ja harud. Seejuures suureneb sügooti diploidne tuum ja moodustab 'primaarse tumma', mis paikneb raku riisoidaalse aluse lähedal. Perekonnas *Acetabularia* jaguneb primaarne tuum meiotiliselt, kuid alles siis, kui kogu organism (rakk) on täiskasvanud ja hakkab moodustama uusi gametangiomeid. Siin on meiosis, ja mitoos, mille tagajärjel tekib hulga sekundaarseid haploidseid tuu-



Joonis 11.20: *Acetabularia acetabulum* kenad vihmavarjukujulised sifonaalset ehitustüüpi makroskoopilised rohevetikad.

mi, sugulise paljunemise eelmänguks, pärast mida rakk sureb. Erinevalt muudest perekondadest on *Acetabularia* elutsükklis valdavaks seega diploidne staadium. *Acetabularia* erijuhul ei ole rakk õieti sifonaalne, vaid ühe, diploidse tuumaga ja hulgatuumaline sifonaalne ehitustüüp esineb ainult kui sugulise paljunemise esimene etapp. Kõik ülejäänud *DASYCLADOPHYCEA* esindajad on hulgatuumalised ja jätkavad vegetatiivset kasvu ka pärast gametangiiumide moodustumist. Seetõttu on *Acetabularia* ilmselt arenenud eelasest, mis oli vegetatiivses vormis ehtsalt hulgatuumaline gametofüüt.

Kogu klass on täielikult mereline, asustades troopiliste ja subtropiiliste merede rannikualasid; vaid üks liik on teada riimveest. Kaasajal on teada ca. 11 perekonda ja 50 liiki. Pea kõigi liikide rakud on tugevalt lubjastunud ja tänu sellele on nad ka hästi fossiliseerunud. Üle 150 fossiilse perekonna on kirjeldatud, vanemad nendest pärinevad Kambriumist (ca. 550 milj. a tagasi).

Kaasaegsed liigid moodustavad kaunis tähelepandamatu, kuid siiski laia levikuga floora troopilistes madalaveelistes merelahtedes. Geoloogilises minevikus on nende roll olnud aga märgatavalt toekam. Iseäranis Permisis (ca. 250 milj. a tagasi), Kriidiajastul (ca. 130 milj. a tagasi) ja Tertsiaaris (ca. 55 milj. a tagasi). Nendel perioodidel oli maailmamere tase kõrgem kui praegu ja paljud kontinentide madalamad osad olid vee all. *DASYCLADOPHYCEAE* liigid olid siis palju laiemalt levinud ning olulised komponendid massivsete lubjakivilademete tekkes. Euroopas on näiteks Alpid osaliselt lubjakivist moodustunud.



Joonis 11.21: *Trentepohlia* kasvab aerofüütselt kaljudel ja kivil. Värvuselt kollakas-oranzikas.

Acetabularia on kena väljanägemisega, ca. 5 – 10 cm suurune vetikas, mis kasvab kobaratena koos Vahemere ranniku varjulisemates soppides, liivastes laguunides. Kinnitub kaljusele substraadile, aga näiteks ka molluskite kodadele. Iga organism on päikesevarju kujuline ja lastunud lubja tõttu valge värvusega.

11.13 TRENTÉPOHLLIOPHYCEAE

11.13.1 Üldtunnused

Tallus on niitjas ja koosneb ühetuumalistest rakkudest. Osadel liikidel on tallus diferentseerunud *kabeks harunenud niitide süsteemiks* — üks substraadil roomav ja teine püstine (e.g. *Trentepohlia*). Teistel on ainult üks, roomavate niitide süsteem, mis moodustab ühinenult plaatja talluse (e.g. *Cephaleuros*). Osadel perekondadel katab põlühariidset rakuseina *sporopolleniini* sarnane materjal.

Reproduktiivsed zooididel on tugevalt dorsoventraalsed, kahe või nelja viburiga.

Vegetatiivsete rakkude jagunemisel moodustub *fragmoplast*.

Kloroplastid on parietaalsed ning on kas ribakujulised või jetasjad ning on paigutatud näiliselt ribajalt. Rakuplasmas moodustub punakas-oranz pigment, *hematokroom*, mis annab rakkudele kollakas-oranzika värvuse. Hematokroom koosneb peamiselt β -karotiinidest.

TRENTÉPOHLLIOPHYCEAE rühma liigid on subaerofüüdid, samuti sagedsed fükobiondid samblikes.

II.14 KLEBSORMIDIOPHYCEAE

II.14.1 Üldtunnused

Sellesse rühma kuuluvad rohevetikad esindavad vegetatiivses vormis kolme ehitustüüpi — kokkoidsed, sartsinoidsed ja (harunenud või harunemata) niitjad. Rakud on ühetuumalised ja neis on üks kausjas või ribajas parietaalne kloroplast, enamasti ühe pürenoidiga. Zooididel on kaks viburit. Magevee ja niiskete maismaa elupaikade asukad.

Elektronmikroskoopilise uurimise ajastul on zooidide viburijuure ehitusele üha enam tähelepanu osutatud, seostades seda rohevetikate peamiste evolutsiooniharudega. KLEBSORMIDIOPHYCEAE viburijuure ehituses on olulisi sarnasusi mändvetikate klassiga (CHAROPHYCEAE), samuti sammalde ja osjadega. See on üks olulisemaid ultrastruktuurseid tunnuseid mis ühendab rohevetikate streoptofüütide klaadi. Sama kehtib ka tsütokineesi kohta, mida iseloomustab mitoosi suletus ja fragmoplasti moodustumine rakkude jagunemisel.

II.14.2 KLEBSORMIDIALES

Selles rühmas ei ole niitjatel rakkudel rakkudevahelisi plasmodesme. Peamine paljunemise viis on fragmenatsioon; teada on ka oogaarne suguline paljunemine. Rühma kuuluvad sellised perekonnad nagu *Chlorokybus* (kokkoidsed), *Raphidionema* (lühikesed, substraadile kinnitumata ja otstest teravdunud niidid), *Stichococcus*, *Klebsormidium* (lühikesed kinnitumata niidid, kui otstest ümardunud).

II.14.3 COLEOCHAETALES

Rakkuvaheseinad on plasmodesmidega. Oogaarne suguline paljunemine, aga ka vegetatiivne zoosporide moodustumine. Nagu ka rühmas KLEBSORMIDIALES, moodustub ühest vegetatiivsest rakust vaid üks gameet või zoospor.

Perekond *Chaetosphaeridium* koosneb kerajate rakkude tihedalt pakitud kolooniast; igal rakul on pikk juusjas püstine jätke, millel on tugev basaalne tupp. Perekond *Coleochaete* moodustavad väikesed, ketasjad või padjakujulised kolooniad, mis koosnevad tihedalt harunenud lühikestest rakuniitidest. Paljudel rakkudel on tugeva alustupega pikad juusjad, värvitud väljakasved. Mõlemad perekonnad on mageveelised ja kasvavad epifüütselt suuremate makrofüütsete vetiakte või veetaimede pinnal.



Joonis II.22: *Coleochaete* on veetaimedel epifüütselt kasvav tagasihoidlik rohevetikas. Üks tõenäolisemaid kandidaate maismaataimede sõsarühma kohale. Haabitusel ei meenuta küll sugugi maismaataimi.

II.15 Ikkesvetikad — ZYGNEMATOPHYCEAE

- Kaks ehitustüüpi — kokkoidsed või harunemata niitjad.
- Ikkesvetikate peamine eripära teiste rohevetikatega võrreldes on viburiga eluvormi täielik puudumine mistahel elutsükli staadiumis, sealhulgas gameetid. Sellega seoses puuduvad ka tsentrioolid. Ikkesvetikate sugulist protsessi nimetatakse *konjugatsiooniks*. Konjugatsiooni käigus ühinevad kaks amöoidset gameeti.
- Ikkesvetikad on peamiselt mageveelised. Vaid üksikud (e.g. mõned *Spirogyra* liigid) taluvad riimvett. Üksikud liigid on ka terrestriaalsed. Teada on umbes 50 perekonda ja 4000 – 6000 liiki, enamik nendest üherakulised.
- Rakud on ühetuumalised. Kloroplastid võivad olla väga erineva kujuga. Näiteks üks või mitu spiraalset kloroplasti (*Spirogyra*), üks raku pikiteljel kulgev plaatjas kloroplast (*Mougeotia*), kaks massiivset tähtjat kloroplasti (*Zygnema*). Kloroplastidel on pürenoid
- Ikkesvetikad on haplontsed. Elutsükklis vaheldub haploidne vegetatiivne staadium ja diploidne, pakuseinaline hüpnosügoot.
- Mageveevetikad.

Traditsiooniliselt jaotatakse ZYGNEMATALES selts, peamiselt rakuseina ehistuse alusel, kolmeks sugukonnaks: DESMIDIACEAE, ZYGNEMATACEAE ja MESOTAENIACEAE.

Desmideed (DESMIDEACEAE) on monofüleetiline rühm, samas kui ZYGNEMATACEAE ei ole. *Zygnematopsis circumcarnata* on lähedasemas suguluses liigiga *Mesotaenium caldariorum* (MESOTAENIACEAE), kui liigiga *Mougeotia scalaris*. Sarnasele tulemusele, mis näitab seltside ZYGNEMATACEAE ja MESOTAENIACEAE polüfoleetilisust, on jõutud ka rbcL järjestuste analüüsil McCourt *et al.* (1995).

11.15.1 ZYGNEMATALES

Siia kuuluvad üherakulised või harunemata niitjad vetikad. Erinevalt desmideedest, ei ole raku sein jagunenud kaheks enam-vähem võrdseks osaks. Rakud on kergelt kaetud limaga, mistõttu niitjad vormid on käega katsudes libedad.

Seltsi kuulub *ca.* 18 perekonda ja *ca.* 900 liiki. Magevee liigid (erand mõned *Spirogyra* liigid), mõned kasvavad ka niiskel mullal ja rabaalvestel (e.g. *Zygogonium*). Tüüpilisemad esinemiskohad on seisva veega tiigid ja kraavid, mõned kasvavad ka kiireveelistes mäestikjõgedes. Perekonnad, ka paljud liigid, on kosmopoliitse levikuga.

Keermikvetikas — *Spirogyra* on mikroskoobis lihtne ära tunda — niitjas vetikas mille rakkudes on üks või mitu heeliksikujuliselt keerdunud lintjat kloroplasti. Pürenoidid on regulaarsete intervallidega piki kloroplasti. Kloroplastid on parietaalsed (seinmised).

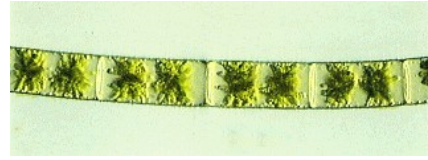
Niided on rakuvahaseinte kohalt kerged fragmenteeruma. Niidi kasv on interkalaarne. Tuum paikneb raku keskosas ja on sageli valgusmikroskoobis selgelt nähtav.

Liigirikas perekond, *ca.* 380 liiki on kirjeldatud. *Spirogyra* on sage vetikas toitaineterikastes tiikides ja jõgedes; hiliskevadell ja varasuvel võib katta väiksemaid veekogusid lausalise vaibana.

Mougeotia. Samuti niitjad rohevetikad; igas rakus on üks plaatjas, mitme pürenoidiga kloroplast. Kloroplasti asend rakus võib muutuda, olenevalt valgustingimustest. Häämaras paigutub kloroplast ristitasapinnas valguse langemise suuna suhtes; tugevas valguses taas paralleelselt valguse langemise suunaga. Kirjeldatud on *ca.* 125 liiki, kõik mageveest.

Zygnema on niitjas nagu *Spirogyra* ja *Mougeotia*, kuid kloroplaste on rakus kaks ja need on tähtjad. Kummalgi kloroplastil on keskne pürenoid. Kirjeldatud on *ca.* 140 magevee liiki.

Spirotaenia — üherakulised vetikad; rakud on silinderjad ja lühikesed, ümarate otsadega. Kloroplast on spiraalne nagu perekonnal *Spirogyra*; *ca.* 20 kirjeldatud liiki.



Joonis 11.23: *Zygnema* niit. Igas rakus on kaks tähtjat kloroplasti.

Cylindrocystis — silindrilised, otsast ümarad rakud. Kaks kloroplasti, üks kummagis raku otsas. Kloroplast on ristläbilõikes tähtjas; kloroplasti keskel on üks pürenoid. Kirjeldatud *ca.* 5 liiki; tavalisem, *Cylindrocystis brebissoni* on tavaline vetikas turbarabades.

Netrium. — piklikud, elliptilise väliskujuga ja sileda rakupinnaga rakud. Kaks kloroplasti, üks kummaski raku otsas, ristläbilõikes tähtjad, kuid hõmismisem kui perekonnal *Cylindrocystis*. Kummalgi kloroplastil on üks, pikliku kujuga pürenoid.

11.15.2 DESMIDALES — Desmideed

1. Rakud on tüüpiliselt üksikud, harva amorfes koloonias või ühinenud lihtsaks harunemata niidiks.
2. Ehk kõige iseloomulik tunnus — iga rakk koosneb kahest sümmeetrilisest poolmest, mis on ühenduses kitsa soonistuse ehk *istmuse* kaudu. Rakusein on sageli liigispetsiifiliselt ornamenteeritud, selles võivad olla poorid mille kaudu eritatakse lima.

Seltsis on umbes 30 perekonda ja 5000 liiki. Kuna Desmideed on esteetilisest mõttes ühed ilusamad mikrovetikad üldse. Nende süstemaatika on aga väga keeruline ja liikide arv suuremates perekondades väga suur. Desmideed on tüüpilised happelise reaktsiooniga (pH 4–7) mageveekogudes, näiteks rabades ja sootoitelistes järvedes. Enamik liike on bentilised ja asustavad veekogude kaldapiirkondi. Lainetus võib neid aga ka põhjast lahti rebida ja nii võib desmideesid leida suhteliselt sageli ka planktonis. Vähem hulk liike on tõeliselt planktilised; need on sageli suuruselt pisemad, nii 9–20 µm suurusjärgus.

Happelised looduslikud veed on tavaliselt ka oligotroofsed (lämmastiku ja fosforivaesed). Desmideed ongi iseloomulikud oligotroofsetele ja happelistele vetele.

Olulisemad desmideede perekonnad. Kindlasti *Cosmarium*. — desmideede lipulaev. Lapikud rakud, mis koosnevad kahest neerjast poolmest mis omakorda on eraldatud sügava isthmusega. Poorlakkude kuju varieerub poolkerajast, poolellyptiliseni või trapetsoidseni. Rakusein on sile, lainjas või kaetud arvukate kõbrukestega —

nende arv ja paigutus on liigispetsiifilised. *Cosmarium* on väga liigirikas perekond; üle 1000 liigi on kirjeldatud.

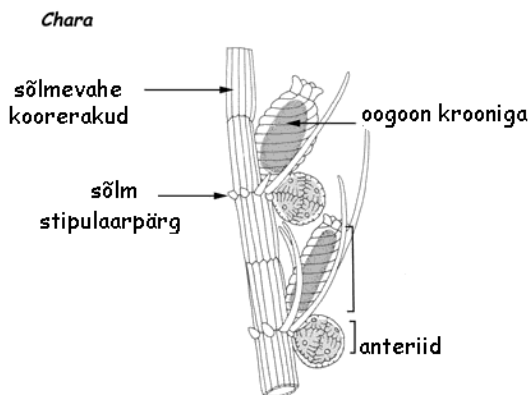
Closterium on kaardunud, kuni poolkuukujuline või koguni sirbi kujuline. Raku otsad on teravad ja ristlõikes ümarad. Isthmus puudub. Euroopa vetes on kirjeldatud ca. 85 liiki.

Euastrum rakud on lapikud, umbes kaks korda nii pikad kui laiad. Neil on sügav tsentraalne isthmus. Umbes 150 liiki, enamik happeliste vete asukad.

11.16 CHAROPHYCEAE

Mändvetikad on väga isepärane rühm vetikaid, mis kuulub rohevetikate (*sensu lato*) streptofüütide klaadi. Erilised on nii morfoloogia, anatoomia kui suguline paljunemine. Mändvetikad on kõigest teistest protistidest väha selgesti eristuvad.

- Tallused on makroskoopilised, tavaliselt mitme desimeetri suurused; differentseerunud pikitelje suunas vahelduvateks sõlmedeks ja sõlmevahedeks. Sõlmedele on männasjalt kinnitunud piiratud kasvuga külgharud. Sõlmevahedest võib välja kasvada ka paar haruga sarnane piiramatu kasvuga haru. Mändvetikate üldine morfoloogia meenutab häbematult palju osjasi. Ilmselt on siin tegemist konvergentse evolutsiooniga.
- Noored, jagunevad rakud on ühetuumalised; vanemad rakud on hulgatuumalised. Mändvetikate talus on seega samaaegselt niitjat ja sifonokladiaalset ehitustüüpi.
- Ainsad viburiga rakud on kahevibrilised isasgameetid.
- Arvukad ümarad või ketasjad, ilma pürenoidideta kloroplastid on rakuplasma perifeerses osas. Pikenevates rakkudes on kloroplastid pidevad jagunemises.
- Täiskasvanud raku keskosas on suur vakuool. Rakuplasma vakuooli ümber on pidevas, raku pikitelje suunalises liikumises.
- Kõigil mändvetikail on suguline paljunemine oogaamne; oogoonium, mis paikneb alati piiratud kasvuga külgharude kaenlas, koosneb suurest munarakust ja seda ümbritsevast steriilsete rakkude kihist. Antheriidiumid on samuti külgharude kaenlas; see koosneb spermatogeensetest rakkude kogumist, mis omakorad on ümbritsetud steriilsete rakkude kihiga.



Joonis 11.24: Mändvetika *Chara* oogoonium ja antheridium peatüve külgharu kaenlas.



Joonis 11.25: Mändvetika *Chara* oogoonium ja antheridium.

- Mändvetikad on pea kõik mageveeorganismid; üksikud liigid esinevad ka riimvees, sealhulgas Läänemeres.

Termin mändvetikad on viimasel ajal muutumas mitmetähenduslikuks. Kitsamas ja ka traditsioonilises tähenduses tähistab see mändvetikate klassi (CHAROPHYCEAE), mida on ka hõimkonnana kategoriseeritud (CHAROPHYTA). Hiljem on lisandunud laiem tähendus, kus nimetusega tähistatakse kõiki streptofüüte v.a. maismaataimi. Teisisõnu — streptofüütide poolt. Siia kuuluvad peale traditsiooniliste mändvetikate veel rühmad KLEBSORMIDIOPHYCEAE ja ZYGNEMATOPHYCEAE.

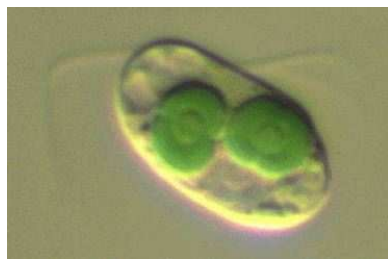
Mändvetikate üks iseloomulikumaid tunnuseid on raku pidevalt tsirkuleeriv rakuplasma. Kõige paremini on see märgatav sõlmevahede pikkades rakkudes, samuti külgharude rakkudes. Rakuplasma on jaotatav välismiseks, liikumatuks ektoplasmaks, milles on tihedalt pa-

kitud kloroplastide read ja sisemiseks endoplasmaks, mis on mobiilne ja voolab kiirusega *ca.* 50 – 100 $\mu\text{m s}^{-1}$ kloroplasti ridadega suhtes paralleelselt. Piiri ülespoole ja allasuunas voolava rakuplasma vahel tähistab kitsas kloroplastideta *indifferentne tsoon*. Rohevetikatel on selline rakuplasma voolamine iseloomulik veel rühmadele BRYOPSIDOPHYCEAE ja DASYCLADOPHYCEAE. Liikumise mehhanismid on tõenäoliselt erinevad, kuid ilmselt on kõigil juhtudel tegev aktiin, võimalik, et ka müosiin.

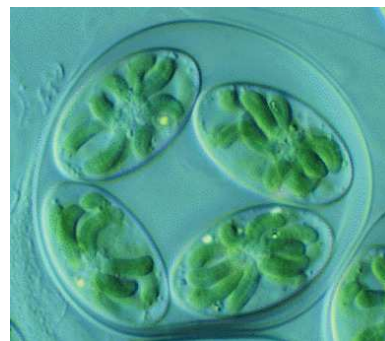
Mändvetikad kasvavad vaigse veega, selgeveelistes mageveekogudes. Tiikides ja järvedes võivad nad katta põhja lausalise vaibaga, kinnistades oma risoididega ka põhjameda. Eriti arvukad on nad kõvaveelistes, aluselise reaktiooniga veekogudes, kus rakuseinad kattuvad sageli lubjakihiga.

Peatükk 12

Glaokotsüstofüüdid ja punavetikad



Joonis 12.1: *Cyanophora paradoxa* — glaukotsüstofüüt. Silmapaistmatu rühm vetikaid, mis aga evolutsiooniliselt on olnud võtmepositsioonil plastiidide endosümbioosihüpoteesi toetamises. *Cyanophora* plastiididel on säilinud veel eellas-sinivetikale iseloomulik rakusein. See on otseseks tõendiks plastiidide tekkele sinivetikast.



Joonis 12.2: *Glaucocystis* sp. — teine glaukotsüstofüüt.

12.1 Glaukotsüstofüüdid

Need on väheldane rühm suhteliselt tundmatuid magevee vetikaid, ei mingit majanduslikku tähtsust, enamasti ka ökoloogide poolt tähelepanuta jäänud. Mina isiklikult pole (teadlikult) ühtegi oma silmaga näinud.

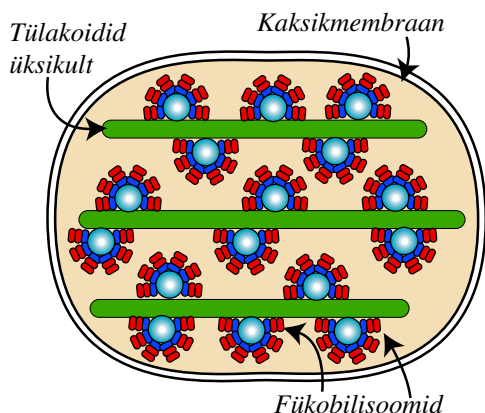
Seda huvitavam, et glaukotsüstofüüdid on plastiidide evolutsioonis kesksel kohal. Erinevalt mistahes teistest tuntud plastiididest, on glaukotsüstofüütide plastiididel säilinud ürgse (plesiomorfse) tunnuseks gram-negatiivse bakteri rakusein [Löffelhardt & Bohnert \(1994\)](#). Peptidoglykaanist rakusein ja sinivetikatele iseloomulik pigmentatsioon ning ultrastruktuur viitavad selgelt plastiidi päritolule. Veel tänapäeval nimetatakse *Cyanophora paradoxa* plastiidide endosümbiontideks (spetsiifiliselt tsüanellideks). See on aga üdini ebaõige, sest *C. paradoxa* plastiidi genoom on redutseerunud nagu plastiididele tüüpiline (plastiidi genoom ca. 136 kb; 191 geeni). Seega, peptidoglykaanist sein on lihtsalt üks plesiomorfne tunnus, mis kõigil teistel plastiididel on evolutsioonis kadunud. **Pole ühtegi sekundaarsete plastiididega vetikate rühma, mis oleks oma plastiidi saanud glaukotsüstofüüdilt**, vähemalt piisava kindlusega ei saa seda öelda.

Glaukotsüstofüüdid on omamoodi umbharu plastiidide evolutsioonis!

12.2 Punavetikad

Punavetikate (RHODOPHYTA) plastiidid moodustavad primaarsete plastiidide kolmanda haru. Punavetikad on peamiselt mereorganismid, enamasti makroskoopilised ja kasvavad enamasti kaldavöötmes põhjale (või muule kõvale substraadile) kinnitunult. Üksikud liigid on ka magevees (e.g. *Batrachospermum*.)

Nagu ka rohevetikatel, on punavetikate plastiid ümbritsetud kahe membraaniga (Joonis 12.3). Kuid pigmentatsioon on kõike muud kui sarnane. Punavetikatel on klorofüll *a* (mis on olemas kõigil oksügeenselt fotosünteesivatel organismidel). Punavetikatel *ei ole* klorofüll *b*. Kuid on *fükobiliproteiinid*. Fükobiliproteiinid paiknevad *fükobilisoomides*. Fükobilisoomid on erilised valgust koguva pigmenti ja valgu kompleksid ning paiknevad tülakoidide pinnal (Joonis 12.3). Fükobiliproteiinid on vees lahustuvad, ei lahustu aga orgaanilistes lahustes (lahustuvus on seega täpselt vastupidine klorofüllile). Fükobilisoomidega tülakoidid ei moodusta plastiidis lamelle (nagu enamiku teis-



Joonis 12.3: Punavetika kloroplasti skeem. Olulised tunnused on: (i) kaks membraani (primaarne kloroplast); (ii) tülakoidide pinnal on fükobilisoomid. Fükobilisoomid on moodustised milles on punavetikatele iseloomulikud antennipigmendid – **fükobiliproteiinid**; (iii) tülakoidid on üksikult ja tüksteisest võrdsel kaugusel. Fükobilisoomide tõttu ei saagi lamellid pakitud olla – ruumiline takistus.

te vetikate plastiidid) ja seetõttu on nad ultrastruktuurilt ja ka pigmentatsioonilt väga sarnased sinivetikatele (peatükk 10.2).

Punavetikad on andnud aluse terve rea teiste vetikate sekundaarsetele plastiididele. Paljudel neist on pigmentatsioon sootuks teine kui see on punavetikatel. Esimene rühm vetikaid, kus tuvastati sekundaarsete plastiidide olemasolu, olid krüptomonaadid (CRYPTOPHYCEAE) ehk maakeeli neelvetikad (peatükk 13.1). Sarnaselt punavetikatele on ka krüptomonaadidel fükobiliproteiinid, *kuid erinevalt punavetikatest, sinivetikatest ja glaukotsüstofüütidest, on krüptomonaadidel fükobiliproteiinid tülakoidide sees, mitte tülakoidide pinnal fükobilisoomides*. Lisaks sellele on krüptomonaadidel klorofüll *c*. Krüptomonaadid on ainsad organismid millel on nii klorofüll *c* kui fükobiliproteiinid. Kõik teised sekundaarsete plastiididega vetikad, mille plastiidide eellaseks on olnud punavetikad – heterokondid (incl. pruunvetikad, ränivetikad, koldvetikad, etc.; peatükk 14), haptofüüdid (HAPTOPHYCEAE; peatükk 16) ja tõenäoliselt suurem osa dinoflagellaatidest (peridiniini sisaldavad dinoflagellaadid; peatükk 15.1), on oma pigmentatsioonilt erinevad: neil kõigil on klorofüllid *a* ja *c* ning puuduvad fükobiliproteiinid. Kõigil neil on tülakoidid pakitud lamellideks (muide, seda ka krüptomonaadidel, kuna neil puuduvad fükobilisoomid, mis ruumiliselt takistavad lamellide moodustumist). Klorofüllid *c* sisaldavate plastiidide 'punavetikaline taust' on intuiivselt raskesti hoomatav (nii pigmentatsiooniline kui ultrastruktuurne erinevus punavetika plastiidiga on väga suur); peamiselt toetub see hüpotees molekulaarsetele tunnustele.

Peatükk 13

Nukleomorfiga vetikad



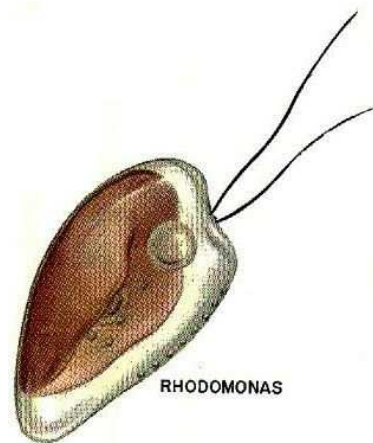
Joonis 13.1: Selline on tüüpiline krüptomonaad. 'Tilgakujuline', mis tingitud tugevalt dorsoventraalsest ehitusest (i.e. eristatavad kõhtmine ja selgmine pool. Kõhtmine pool on kokkuleppeliselt see, kust väljuvad viburid). Kõhtmiselt poolelt väljub kaks, rohkem või vähem ebavõrdse pikkusega viburit.

Nukleomorf on sekundaarse plastiidi eukarüootse eelase tuuma jäänuk. Suuremal osal sekundaarsete plastiididega vetikatest on nukleomorf evolutsioonis kadunud. Tänapäeval on see teada ainult krüptomonaadidel (peatükk 13.1) ja klorarahinofüütidel (peatükk 13.2)

13.1 Krüptomonaadid

Krüptomonaadid, ka krüptofüüdid (CRYPTOPHYCEAE; ka 'neelvetikas') on nii meres kui magevees elutsevad flagellaadid. Enamasti pigem väikesed kui suured, raku suurus enamasti 3 – 30 µm. Rakud on dorsoventraalse ehitusega. Üksikud liigid on heterotroofsed, hoopis enamad võivad olla miksotroofsed (toituvad samaaegselt nii fototroofselt kui heterotroofselt). Teadaolevate liikide arv suhteliselt väike, ca. 200, millest umbes pooled elavad magevees, pooled meres.

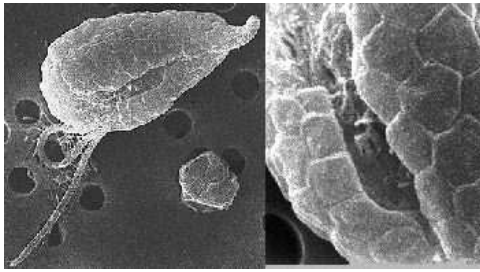
Raku struktuur. Kaks apikaalselt või lateraalselt asetsevat viburit väljuvad süvendist raku kõhtmisel poolel. Olenevalt liigist on viburil kas üks või kaks ri-



Joonis 13.2: *Rhodomonas*, üks tavalisemaid krüptomonaade magevees. *Rhodomonas salina* on samuti üks tavalisemaid laborites kasvatatavaid liike.

da tubullaarseid harjakesi. Raku välimist kihti nimetakse *periplastiks*. Periplast koosneb orgaanilistest plaa- dist/plaadikestest, mis on otse rakumembraani all (Joonis 13.3). Tülakoidid on kahe kaupa lamellideks pakitud. Varuaineks on tärklis. Raku pinnal on krüptofüütidel spetsiaalsed organellid *ejektosoomid*. Need on analoogilised teiste vetikarühmade *tribhotsüüstidega*. Ejektosoomid vallanduvad ärrituse korral; see põhjustab raku kiire vastassuunalise liikumise. See võib olla nii põgenemisfunktsioon, aga ka otsene ründaja kahjustamise/ehmatamise üritus. Ejektosoomid tekivad gogli vesiikulitest. Eriti suured on nad neelu piirkonnas, väiksemad mujal raku pinnal (Joonis 13.4).

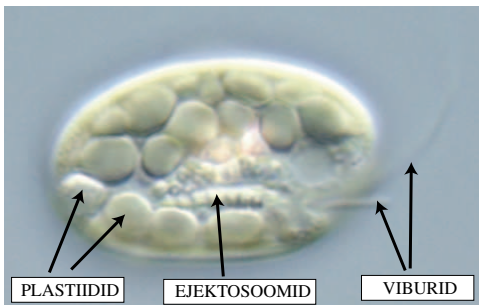
Kloroplasti ehitus. Krüptofüütidel on antennpigmentideks *fükobilüinid* (fükotsüaniin ja fükoeerütriin). Mäletatavasti olid need pigmentid iseloomulikud sinivetikatele. Selle tunnuse poolest on krüptofüüdid sarnased punavetikate (RHODOPHYTA; peatükk 12.2) ja glaukotsüs-



Joonis 13.3: *Plagioselmis prolonga* elektronmikroskoobis (SEM). Nägu on periplast — orgaanilistest plaatidest rakusein plasmamembraani all.



Joonis 13.5: *Chilomonas*, heterotroofne magevee krüptomonaad. Rakk on täis leukoplaste.



Joonis 13.4: *Cryptomonas*, üks tavalisemaid krüptomonaade magevetes. Viburid väljuvad neelp piirkonnast. Neelu palistavad ejektosoomid. Hästi on näha ka viburid.

tofütidega (GLAUCOCYSTOPHYTA; peatükk 12.1). Samas, kuigi pigmentidelt sarnased, on krüptofütide kloroplastide ehituses olulisi erinevusi nii sinivetikatest kui punavetikate ja glaukotsüstofütide plastiididest. Nimelt on krüptofüüdid ainsad vetikad millel on küll fükobiliproteiinid, kuid need ei ole fükobilisoomides. (Fükobilisoomidest loe peatükis 10.2). Krüptofütidel on fükobiliproteiinid lahustunud tülakoidide stroomas. Sinivetikatel, punavetikatel ja glaukotsüstofütidel põhjustavad fükobilisoomid ruumilise piirangu kloroplasti tülakoidide vahel, seetõttu ei saagi tülakoidid olla lamellideks pakitud. Kõigil neil vetikarühmadel on seetõttu tülakoidid kloroplastis üksikult. Krüptofütidel fükobilisoomid puuduvad ja tülakoidid on pakitud lamellideks, reeglina kahekaupa.

Suhteliselt vähestel krüptomonaadi liikidel kloroplastid puuduvad ja nad on täielikult heterotroofsed. Magevees on tavaline perekond *Chilomonas* (Joonis 13.5). Heterotroofne, tõenäoliselt osmotroofne. Kuna rakus on leukoplastid (plastiidid, milles puuduvad tülakoidid), samuti mitmed nukleomorfid, siis ilmselt viitab see fotosünteesivõime sekundaarsele kadumisele. Magevees ja meres elav perekond *Gonyomonas* seevastu on fagotroofne.

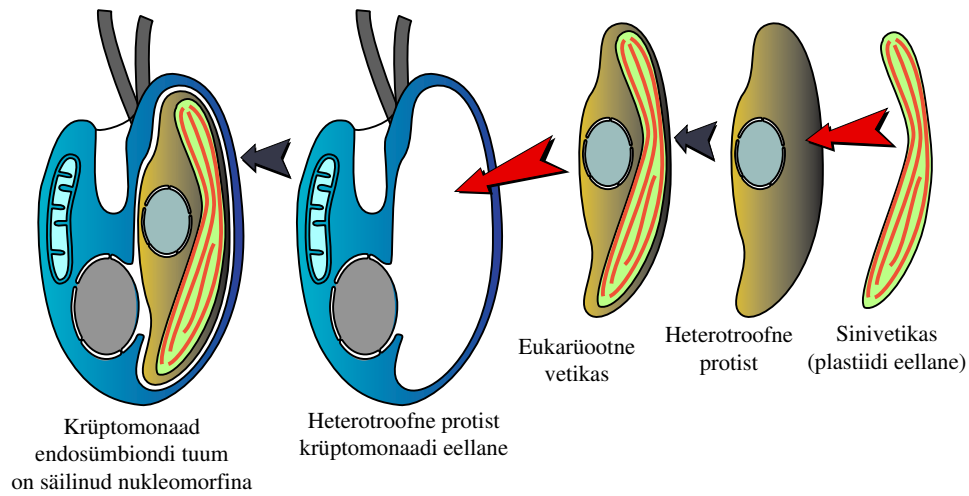
Nukleomorf. Krüptomonaadid on tähelepanuväärsed, kuna nende sekundaarses plastiidis on teine, tugevalt redutseerunud, eukarüootne tuum, või õigemine jäänuk kunagisest tuumast — nukleomorf. Tõenäoliselt on krüptomonaadide plastiidi eellaseks punavetikas. Sekundaarset plastiidi katab kaksikmembraan mida nimetatakse ka 'kloroplasti endoplasmaatiliseks retiikulumiks' (CER – inglise keelest: *chloroplast endoplasmatic reticulum*). Selle välismembraan on ühine tuumakatte välismembraaniga ja traditsioonilise tõlgenduse kohaselt on see tekkelt krüptomonaadi toitvakuooli membraan. Sisemine membraan, mis ümbritseb nii nukleomorfi kui primaarset plastiidi, vastab tõenäoliselt endosümbiondi rakumembraanile. Sisemise membraani ja primaarse plastiidi vahele jäävat osa nimetatakse periplastiidseks ruumiks, ning selles paiknebki nukleomorf. Primaarset plastiidi, nagu primaarsetele plastiididele tüüpiline, katab omakorda kaksikmembraan. Seega on krüptomonaadide rakuplasma eraldatud plastiidi stroomast nelja membraaniga.

13.2 Klorarahinofüüdid

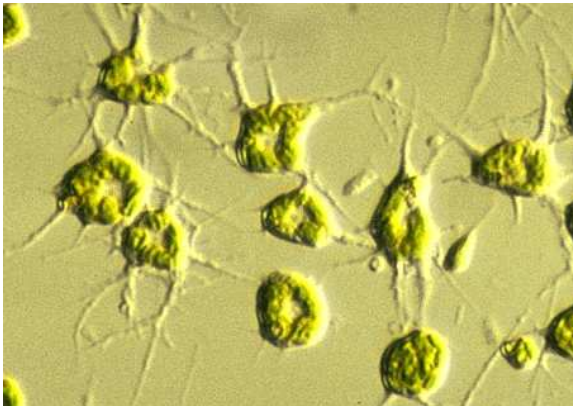
Klorarahinofüüdid (CHLORARACHINOPHCEAE) on raku seinatud, amöboidsed vetikad mis moodustavad pseudopoodsete jätketega võrgustikke.

Kloroplasti katab neli membraani — kaks välimist moodustavad kloroplasti endoplasmaatilise retiikulumi (CER), sisemised on tüüpiline kahemembraaniline kloroplasti kate. Nende vahele jääb periplastiidne ruum, mida võib interpreteerida kui endosümbiondi rakuplasma jäänukit, selles on samuti nukleomorf – endosümbiondi tuuma jäänuk. Periplastiidse ruumis on oma ribosoomid, need on eukarüootset tüüpi 80S ribosoomid ja viitavad selgelt endosümbiondi eukarüootsele päritolule. Kloroplastil taas on prokarüootset tüüpi 70S ribosoomid.

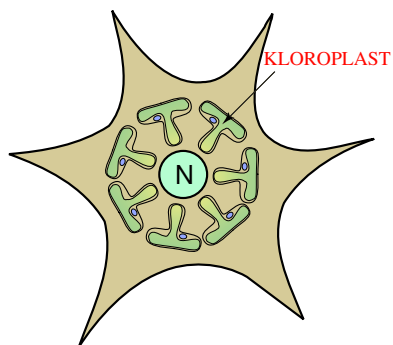
Tülakoidid on kloroplastides tavaliselt lamellideks pakitud. Kloroplastidele on iseloomulik suur, pirnikujuline pürenoid. Pürenoid on peamiselt valguline struktuur pal-



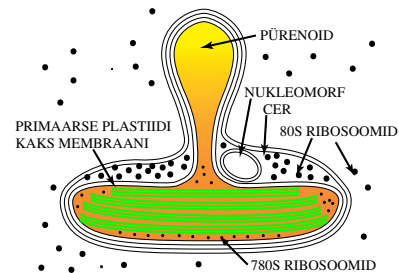
Joonis 13.6: Alljärgnev skeem selgitab krüptofüütide olemust. Punaste nooltega on tähistatud primaarne (parempoolne punane nool) ja sekundaarne (vasakpoolne punane nool) endosümbioos. Lõplik krüptofüüdi raku on näha eukarüootse endosümbiondi (milleks tõenäoliselt võis olla punavetika rakk) tuum ehk nukleomorf.



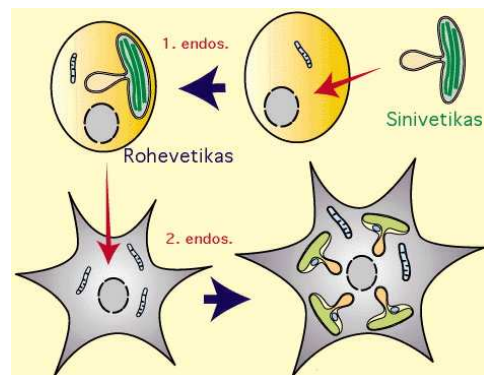
Joonis 13.7: *Chlorarachnion*, amöboidsed, filiformsete pseudopoodidega rakud. Pigmentatsioonilt sarnased rohevetikatega. *Chlorarachnion* on miksotroof – lisaks fotosünteesile fagotsüteerib ka erinevaid ainurakke mis seeditakse toitvakuolis.



Joonis 13.8: *Chlorarachnion*, skemaatiliselt. Keskel on tuum, mida ümbritsevad kummalise kujuga kloroplastid.



Joonis 13.9: Klorarahinofüüdi plastiid skemaatiliselt. Periplastiidne ruum, mis vastab sekundaarse endosümbiondi rakuplasmale, sisaldab nii nukleomorfi kui 80S eukarüootset tüüpi ribosome. Pürenoid on eriti suur ja pirnikujuline.



Joonis 13.10: Klorarahinofüüdi evolutsiooni skeem. Eukarüootne heterotroofne protist neelab sinivetika raku, mis muutub esmalt endosümbiondiks, seejärel plastiidiks (primaarne endosümbioos). Seejärel neelab heterotroofne, eukarüootne amöb rohevetika raku, see muutub endosümbiondiks ja seejärel sekundaarseks plastiidiks (sekundaarne endosümbioos).

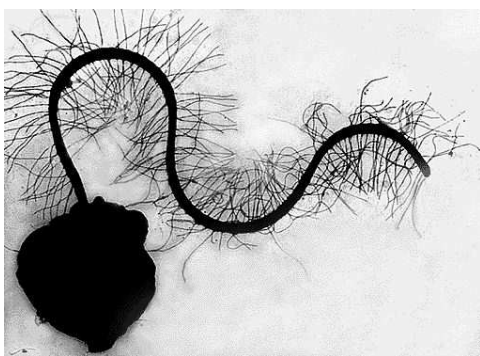
jude vetikate plastiidides. Arvatavalt on selle funktsiooni fotosünteesi madalmolekulaarsetest esmastest produktidest kõrgmolekulaarsete säilitusainete (e.g. tärklis) valmistamine. Klorarahinofüütidel ladestub varupolüsahhariid (milleks tõenäoliselt on paramüülon-tärklis) kloroplastist väljapoole. Nii on see ka näteks eugleniididel (peatükk 17.1), kuid rohevetikatel, otse vastupidi, ladestub tärklis kloroplasti sisse. Pigmentatsioonilt on klorarahinofüüdid sarnased rohevetikatele ja eugleniididele — neil on klorofüllid *a* ja *b*; klorofüll *c* puudub.

Pigmentatsioonilisele ja ultrastruktuursele sarnasusele toetudes arvati, et klorarahinofüütide sekundaarne plastiid on tekkelt rohevetikas; hiljem on seda kinnitanud ka molekulaarsed andmed. Nii nagu primaarne plastiid, nii on ka sekundaarne plastiid teinud läbi tugeva reduktsiooni. *Chlorarachnion reptans* nukleomorfi genoomi suurus on kõigest 380 kb ja see sisaldab ainult kolme väikest kromosoomi suuruses 95 – 145 kb. Sarnase reduktsiooni on läbi teinud ka krüptomonaadide nukleomorf.

Nii krüptomonaadidel kui klorarahinofüütidel on rakkus seega kokku neli genoomi: (i) tuuma genoom, (ii) plastiidi genoom, (iii) mitokondri genoom, (iv) nukleomorfi genoom. Kuigi sekundaarsetel endosümbiontidel ei ole säilinud enam oma mitokondreid (mis oleks sel juhul juba viied genoom!), on tõenäoline, et mõned sekundaarse endosümbiondi mitokondri geenid on säilinud kas tuuma või nukleomorfi genoomis.

Peatükk 14

Stramenopiilid

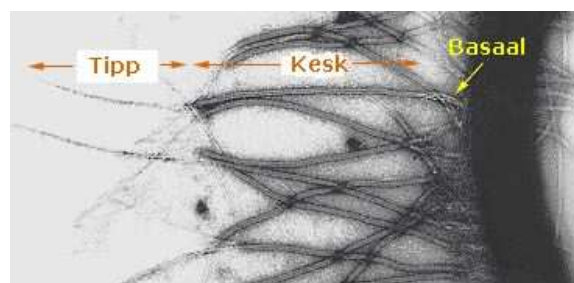


Joonis 14.1: Tüüpiline stramenopiil nähtune elektronmikroskoobis. Iseloomulik on pikk pantonemaatiline vibur, millel on kaks rida kolmeosalisi tubullaarseid karvakesi. Lühem, sile, akronemaatiline vibur ei ole näha.

Rühmale on iseloomulik teatud kindlat tüüpi viburid: *heterokontne flagellatsioon*. See tähendab kahte erinevat viburit, millest üks, pikem (*pantonemaatiline vibur*) on liikuvam, ettepoole suunatud ja mille aksoneema on kaetud kahe rea kolmeosaliste karvakestega. Karvakesed koosnevad basaalsest osast, keskmisest tubullaarsest osast ja tipmistest filamentidest, mida võib olla üks kuni mõni. Teine vibur on sile, lühike, vähem aktiivne ja tahapoole suunatud (*akronemaatiline vibur*).

Viburi karvakesed on nähtavad ainult elektronmikroskoobis. Algselt oli heterokontne flagellatsioon teada ainult vähestel organismidel (e.g. XANTOPHYCEAE ehk eriviburvetikad). Hiljem avastati, et heterokontne flagellatsioon on märksa laiemalt levinud. Lisaks eriviburvetikatele on selline flagellatsioon iseloomulik tervele reale organismidele, mida varem tunti kui:

- vetikaid: krüsofüütidid (CHRYSTOPHYCEAE), ränivetikad (BACILLARIOPHYCEAE), pruunvetikad (PHAEOPHYCEAE), eustigmatofüütidid (EUSTIGMATOPHYCEAE), rafidiofüütidid (RAPHIDIOPHYCEAE)



Joonis 14.2: Stramenopiili antonemaatiline vibur elektronmikroskoobis suurendatult.

- seeni: munasseened (OOMYCETES), esiviburseened (HYPHOCHYTRIDIOMYCETES), LABYRINTHULOMYCETES
- algloomi: BICOCOECIDA (e.g. *Pseudobodo*, *Cafeteria*)

Tänapäeval on stramenopiilide all pikk nimekiri erinevatest protistide rühmadest, mille omavaheline fülogeneetiline seos on veel ebaselge. Nimekiri võib pikeneda vastavalt sellele, kuidas erinevaid, vähetuntud organismirühmi elektronmikroskoopiliselt uurida jõutakse.

Hilisemad molekulaarbioloogilised uuringud toetasid kõigi heterokontset flagellatsiooni omavate organismide monofüleetilisust.

Vetikatealases kirjanduses kasutatakse järjekindlamalt terminit *heterokontid* (HETEROCONTOPHYTA), laiemas kontekstis, hõlmates ka kõiki heterotroofseid rühmi, on kasutusel termin **stramenopiilid**. Nimetuse heterokontid peamiseks puuduseks on mitmetähenduslikkus. Terminist ei selgu millist rühma sellega tähistatakse; aegade vältel on sellega tähistatud erineva mahuga rühmi. Selle mitmetähenduslikkuse kaotamiseks võttis David J. Patterson [Patterson \(1989\)](#) kasutusele termini **stramenopiilid**, tähelepanuväärselt — kategooriavaba taksonina. S.t. Patterson ei täpsustanud, kas stramenopiilid on klas-

si, hõimkonna või mõne muu kategooriaga takson; *stramenopiilid on kategooriavaba takson.*

Stramenopiilide sünapomorfiks on heterokontne flagellatsioon ja see on eukariootide üks suuremaid ja olulisemaid rühmi.

*Samas on see väga mitmekesine rühm, siia kuuluvad väga erinevad organismid alates üherakulistest ränivetikatest kuni suurte pruunvetikateni (lineaarsete mõõtmega kuni ca. 60 m, e.g. *Macrocystis*).*

Plastiididega stamenopiilidel on kloroplast kaetud neljamembraanilise kattega. Ehk kõigil fototroofsetel stramenopiilidel on sekundaarsed plastiidid. Klorofüllidest esinevad klorofüllid *a*, *c₁* ja *c₂*. Klorofüll *b* puudub.

van den Hoeki fükoloogia õpikus [van den Hoek et al. \(1995\)](#) on heterokontide alla paigutatud 9 vetikate klassi: CHRYSOPHYCEAE — koldvetikad (F) (kaasajal eristatakse siin veel kaks klassi: SYNUROPHYCEAE ja PEDINELLOPHYCEAE); PARMOPHYCEAE (M); SARCI-NOCHRYSIDOPHYCEAE (M); XANTOPYCEAE — eriviburvetikad (F); EUSTIGMATOPHYCEAE (F); BACILLARIOPHYCEAE — ränivetikad (MF); RAPPHIDIOPHYCEAE (MF); DICTYOCOPHYCEAE (M); PHAEOPHYCEAE — pruunvetikad (M). (M – mereorganismid; F – mageveeorganismid; MF – arvake ise!)

14.1 Koldvetikad — krüsöfüüdid

Krüsöfüütidel *sensu lato* puudub selge identiteet ja sünapomorf. Tõenäoliselt ei ole tegemist monofüleetilise rühmaga. Ajalooliselt on siia kuulunud terve rida vetikaid mis nüüd on eraldi rühmadesse tõstetud. Näiteks soomustega krüsöfüüdid, nagu *Synura* ja *Mallomonas* on paigutatud omaette rühma SYNUROPHYCEAE (ptk. 14.2). Samuti on omaette rühmas pedinelliidid (ptk. 14.3) PEDINELLOPHYCEAE. Krüsöfüütide süstemaatika on hetkel küllalt labiilses seisus.

Sõna 'krüso' tuleb kreekakeelsest *chrysos*, mis tähistab kulda. Koldvetikate plastiidid on värvuselt kuldpruunid, mida tingib valdav antennipigment — *fukoksantiin*. Samas, fukoksantiin on levinud ka teistes vetikarühmades, see ei ole koldvetikatele unikaalne tunnus. Seetõttu on krüsöfüütide mõiste maht olnud kaunis muutlik. Vahel tähistatakse sellega ka ränivetikaid, haptofüüte ja teise kuldpruunide plastiididega rühmi.

CHRYSOPHYCEAE, krüsöfüüdid ehk koldvetikad. Ca. 200 perekonda ja umbes 1000 liiki, peamiselt magevees.

14.1.1 Peamised tunnused

- Enamus liike on üherakulised või koloonialised (koloonialised monaadid või kokid). ka algeliselt hulkraksed.
- Viburid väljuvad raku apikaalsest osast. Vibureid on reeglina kaks; üks võib olla redutseerunud ja säilinud raku sees ainult viburi basaalkhana. pruunvetikatest, millel on lateraalsed viburid.
- Tüüpiline heterokondi fotoretseptori ehitus: koosneb lühema viburi alusel olevast valgustundlikust laiendist ja kloroplastis paiknevast silmtäpist (Joonis 14.4).
- Esinevad kerajad, ränist seinaga tsüstid, *statoosporid*, mis moodustuvad endogeenselt. suletakse orgaanilise korgiga.
- Enamasti magevees, eriti just pehmeveelistes (vähe Ca) veekogudes; mõned ka riim- ja merevees.

Viburid

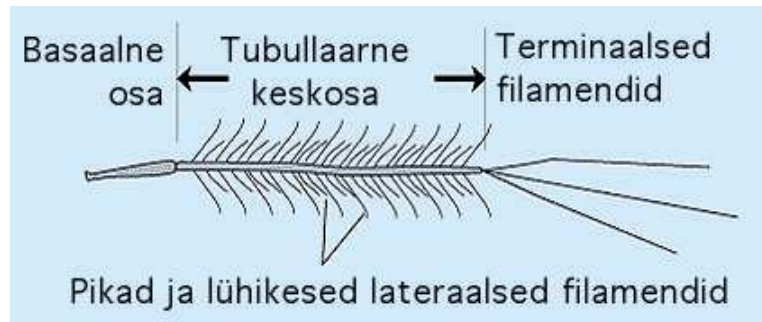
Koldvetikatel on kaks viburit mis sageli väljuvad rakust üksteisega risti (Joonis 14.4). Tüüpiline heterokontne flagellatsioon: pikemal, ettepoole suunatud viburil on tubulaarsed harjakesed (mastigoneema), lühem vibur on enamasti paljas ja võib olla redutseerunud. Lühema viburi alusel on fotoretseptor; see on sobitunud rakus õnarusse, mille all on kloroplastiga seotud silmtäpp. Silmtäpp paikneb kloroplastikatte ja esimese tülakoididekihi vahel. Pikem vibur tagab raku kulgemise, lühem lebab üle silmtäpi passiivselt.

Kloroplast ja pigmendid

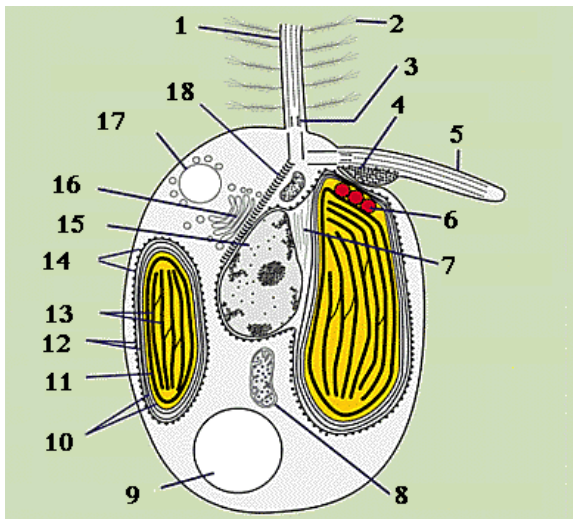
Kloroplaste on 1 või 2. Klorofüllidest esinevad klorofüllid *a*, *c₁* ja *c₂*. Olulisim antennipigment lisaks fukoksantiinile on veel *violaksantiin*. Tülakoidid on pakitud kolmekihiliselt. Sageli esineb pürenoid (siin meelde tuletada mis funktsioon on pürenoidil).

Varuained

Varuaineks on krüsölaminiin (vees lahustuv tärgluse vorm mis koosneb glükoosi polümeeridest: β 1,3-glukaan ja α 1,4-glukaan). Krüsölaminiin paikneb raku tagumises osas vesiikulis. Miksotroofia korral on samadel vesiikulitel ka seedeorgani funktsioon, kus lõhustatakse alaneelatud toidupalakesi (e.g. bakterid).



Joonis 14.3: Pantonemaatilist viburit katva tubullaarse karvakese (mastigoneema) skeem. Mastigoneema koosneb komest osast – basaalsest osast, keskmisest tubullaarsest osast ja terminaalsetest filamentidest. Keskmist tubullaarset osa katavad lühemad ja pikemad lateraalsed filamendid. Viburid võivad mastigoneemaga kaetud olla ka teistel protistide rühmadel, kui ainult stramenopiilidel on mastigoneema sellise ehitusega. See on stramenopiilide sünapomorf ja kõik organismid, millel on sellise mastigoneemaga vibur, või mis põlvnevad sellisest esivanemast, kuuluvad definitsiooni järgi stramenopiilide hulka.



Joonis 14.4: Krüsofüüdi rakk skemaatiliselt. Tüüpiline heterokontne flagellatsioon — üks pikk mastigoneemaga (2) e. karvakestega vibur (1) on ette suunatud. Teine vibur on sile ja lühem (5) ning on tahapoole suunatud. Viburid on iseloomulikult ristasendis. Lühema viburi alusel on laiend, milles paikneb fotoretseptor (4). Vastu fotoretseptorit on surutud silmtäpp (6), mis paikneb plastiidi sees. Tülakoidid (13) on plastiidi sees lamellidesse paikitud. Plastiidis kulgeb perifeerselt võõlamell (11). Krüsofüüdi kloroplast on eukarüootset päritolu (sekundaarse endosümbioosi tulemus). Kloroplasti ümbritsem neljamembraaniline kloroplastikate (10, 12). Plastiidikatte välismembraan on ühine tuumakatte välismembraaniga ning sellel paiknevad ribosoomid (14). Krüsofüütidel on golgi aparaat (16) tüüpiliselt lapikult tuuma (15) kõrval. Kontraktilne e. pulseeriv vakuool (17) on raku eesosas. Viburi mikrotubullaarne juur (18) ankurdata vi-buri raku külge. Raku tagumises osas on varuainete (krüsolaminariin) vesiikul (9), mis toimib mikrotroofia korral ka seedeorganellina. 8 — mitokondrid.

Mitoos

Mitoos on koldvatikatel lahtine, s.t. tuumakate hajub mitoosis. Suguline paljunemine on isogaamne.

Silmtäpp.

Koldvatikatel esinem tüüpiliselt silmtäpp. Silmtäpp reguleerib valgustundlikkust, kuid ei ole fotoretseptori aparaadi vältimatu koostisosa. Fotoretseptor paikneb lühema viburi alusel olevas laienenud struktuuris. See on sobitunud raku õnarusse, mille all on kloroplastiga seotud silmtäpp. Silmtäpp paikneb kloroplastikatte ja esimese tülakoidide kihi vahel. Valgustundlik kehake ongi fotoretseptor, silmtäpp varjutab seda, olenevalt valguse langemise suunast. Nii adub rakk valguse langemise suunda ja ujub võimaluse piires kas valguse poole (*positiivne fototaksis*), või valgusest eemale (*negatiivne fototaksis*). On flagellaate, millel silmtäpp puudub, kuid mis on siiski fototaktiilsed. Näiteks mutatsiooni tagajärjel silmtäpi kaotamine ei põhjusta automaatselt fototaksise kadumist.

Fototaksist on usinamalt uuritud eugleniidide juures (eugleniidid on ka traditsiooniliselt tuntud katseklaasiorganismid). Ühe heterotroofse *Euglena* puhul leiti, et silmtäpi olemasolul oli organismil nii positiivne kui negatiivne fototaksis; silmtäpi puudumisel ainult negatiivne fototaksis; kui ka fotoretseptor puudus, polnud fototaksist üldse.

14.1.2 Soomused ja loorika

Krüsofüüdi rakk võib olla kaetud ränisoomustega või paikneda spetsiaalses kojaskojas ehk loorikas, e.g. tuntud magevee vetikaperekond *Dinobryon* (Joonis 14.5). Radiaalsümmeetriliste ränisoomustega on kaetud näiteks hete-



Joonis 14.5: Magevee krüsofüüt *Dinobryon* moodustab põõsajaid kolooniaid, vähem osa liikidest elab ka üksikult. Iga rakk on eraldi loorikas. *Dinobryon* on väga tavaline vetikas magevetes. Kuigi tegemist on fototroofse organismiga (i.e. saab eluks vajaliku energia päikesevalgusest) võib *Dinobryon* toituda teatud tingimustel ka bakteritest. Seega on siin koos 'loomne' ja 'taimne' toitumine (*mikrotroofia*).

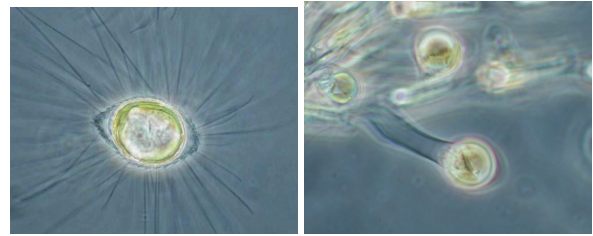
rotroofse perekonna Soomused võivad *Paraphysomonas* rakud.

Osadel liikidel on raku ümber loorika (e.g. *Dinobryon*; Joonis 14.5). See võib olla orgaanilisest ainest (e.g. *Ochromonas malhamensis* — kitiinist) või ka mineraliseerunud (e.g. *Pseudokephyrion*). *Kephyrion* kojas on ladestunud mangaanikristallid ja see on punakaspruun.

14.1.3 Statospoorid ehk stomatotsüstid

Statospoorideks nimetatakse krüsofüütide tugevalt ränistunud seinaga tsüste (Joon. 14.6). Kujult on need kerajad, harvem ellipsoidsed või ovaalsed. Pind on sile või ogadega. Spooride pinna ornamentatsioon on liigispetsiifiline, ning see on piisava detailsusega nähtav ainult elektronmikroskoobis. Statospoori sein läbibast poor ja seda ümbritseb eenduv struktuur — *kaelus*; poor on orgaanilise korgiga suletud. Stomatotsüst tuleb kreeka tüvest *stoma*, mis tähistab suud, viidates spooris olevale poorile. Statospoor moodustub vegetatiivses rakus rakusiselt (endospoor). Valdav osa stomatotsüstidest on kerajad, 20 – 30 µm läbimõõdus. Tänu halvasti lahustuvale räniseinale säilivad stomatotsüstid hästi setetes. Stomatotsüste on leitud kuni 80 milj. a. vanadest hilis-kriidi setetest. Kuigi need varajased leiud pärinevad meresetetest, on tänapäeval enamik koldvetikaid mageveelised ja stomatotsüstid on olulisteks stratigraafilisteks markeriteks paleolimnoloogias¹.

Stomatotsüstide uurimine on nagu omaette teadusharu. Umbes kümnel protsendil kirjeldatud stomatotsüstidest on teada seos vegetatiivses vormis kirjeldatud liiki-



Joonis 14.6: Moodustuvad stomatotsüstid, vasakul *Mallomonas* raku sees on moodustunud kerajas spoor. Paremalt osa *Dinobryon* kolooniast, kus rakk on väljunud loorika suudmele ja moodustanud tsüsti.

dega. Stomatotsüstid võivad samal liigil tekkida nii vegetatiivselt kui sugulise protsessi tagajärjel. Sugulisel protsessil ühinevad vegetatiivsete rakkudega sarnased isogaameidid. Viljastatud sügoot heidab ära viburid ja muutub tsüstiks. Nii vegetatiivsed kui sugulised tsüstid moodustuvad põhimõtteliselt samal viisil (Joonis 14.19):

- Rakk muutub liikumatuks, kõik jätked heidetakse ära, täheldatav on märkimisväärne kontraktiilse vakuoli aktiivsus.
- Tsütoplasmasse moodustub sfääriline vesiikul, nn. räni ladestumise vesiikul. Sellesse ladestub räni. Räni ladestumise a vesiikul on tekkelt golgi kompleksi vesiikul. Sarnased räni ladestumise vesiikulid esinevad ka ränivetikatel, kui nad moodustavad uue pantsriipoolme. Samuti sünufofüütidel, kui moodustatakse rakku katvaid ränisoomuseid. Tsüsti sein moodustub raku sees²
- Ränist moodustub täielik kera, v.a. kraeosa ja poor.
- Vesiikulist sissepoole jäävad tuum, kloroplast, viburi basaalkerad, osad mitokondrid, golgi vesiikulid, krüsolaminariini vesiikul ja ribosoomid. Vesiikulist väljapoole jäävad osad mitokondrid ja ribosoomid, kontraktiilne vakuool ja väiksemad vesiikulid
- Pärast ogade, krae ja poori moodustumist moodustub poori kohal olevast tsütoplasmast kork
- Kaob kontakt protoplasma vahel sees- ja väljaspool statospoori.
- Räni ladestumise vesiikuli sisemine membraan saab uueks rakumembraaniks. Spoori idanedes kork lahustub või eraldub ja protoplasma väljub amöboidiselt rakust ning moodustab omale uued viburid.

¹limnoloogia ehk järveteadus

²Sellist tsüsti moodustumise viisi nimetatakse *endospoorseks*.

Statospooride moodustumine ehk *entsüsteerumne* ei ole arvatavalt seotud mingi kindla keskkonnateguriga. Pigem sõltub see populatsiooni tihedusest (mis viitab mingile liigispetsiifilisele infokemikaalile). Kriitilise piiri (e.g. 200 rakku/ml) ületades hakkab populatsiooni edasisel tihenemisel moodustuma tsüste. Tsüstid vajuvad veekogu põhja, kus nad säilivad setetes aastakümneid. Idanemine ehk germinatsioon ei ajendu samuti mingist kriitilisest keskkonnategurist (temp. tõus, toitained, valgus). Tsüstide idanemine toimub pidevalt, mitte massiliselt kindlatel aastaegadel või keskkonningimustel. Idanedes lahustub esmalt poori sulgev orgaanilisest ainest kork. Rakk väljub seejärel tsüsti kestast amöboidselt, moodustuvad uued viburid ja jätkub vegetatiivne kasv. Need rakud, mis idanedes kohtavad sobivaid keskkonningimusi annavad aluse uuele õitsengule. See seletab ka miks krüsofüüdid esinevad sageli väga sporaadiliselt, pikkade pauside järel jälle palju korruga.

14.1.4 Koldvetikate keskkonnaeelis- tused

Paljud krüsofüüdid on sagedad toitainetevaestes, sageli pisut happeliste veega (pH 5 – 7.5) oligotroofsetes või keskmise produktiivsusega veekogudes. Traditsiooniliselt on koldvetikaid seostatud ka madala veetemperatuuriga, kuna nad esinevad arvukalt just kevadeti. See ilmselt ei pea paika. Põhjus ei ole mitte selles, et krüsofüüdid pelgaksid toitaineterikkaid keskkondi, vaid nad jäävad seal suhteliselt aeglase kasvukiiruse tõttu alla kiiremaksu-
lisematele rühmadele, näiteks ränivetikatele. Samas, krüsofüüdid on võimelised kasutama madalamaid toitainete-
kontsentratsioone.

Siit üks oluline reegel: organismidel, mis on võimelised efektiivselt kasutama resursse (e.g. omastama toitaineid ka madalatel kontsentratsioonidel) on ka madalam maksimaalne kasvukiirus (paljunemiskiirus e. pooldumiste sagedus), võrreldes vetikatega mis on vähem efektiivsed toitainete omastamisel kuid kõrge maksimaalse kasvukiirusega. Mõlemat head korruga ei saa — superorganisme ei ole.

Need on kaks kohastumuslikku strateegiat. Siit tuleb sageli ka planktonorganismide suksessiooni põhjus: kasvuperioodi algul, kui resursse on külluses, on valitsevad kiirekasvulised aga kõrgeid toitainekontsentratsioon vajavad liigid (e.g. ränivetikad); hiljem, resursi vähenedes saavutavad ülekaalu aeglasemalt kasvavad, kuid ka madaltate toitainekontsentratsioonide juures toime tulevad liigid.

On oluline vahet teha liig või rühma *ökoloogilisel optimumil* ja *füsioloogilisel optimumil*. Füsioloogiline optimum

väljendab liigi eelistusi vee keemilise koostise (toitained, alkaliinsus), valgustingimuste ja temperatuuri suhtes. Ehk millistel tingimustel on populatsiooni kasv kiireim. Ökoloogilisel optimumil lisanduvad eelnevale veel bioloogilised tegurid — konkurents teiste vetikate poolt, herbivoorne surve. Seega, kui me näeme mingit liiki tüüpiliselt toitainetevaeses ja külmas vees, ei tähenda see veel, et toitainete vaesus ja madal temperatuur liigile väga sobilik oleks. Pigem võib see tähendada, et toitaineterikkastest keskkondadest on see liik kiiremini kasvavate konkurentide poolt välja tõrjutud.

Vee keemiline koostis ja herbivooride surve on ilmselt olulisemad keskkonnategurid, mis mõjutavad koldvetikate levikut ja arvukust.

Harva tuleb ette ka koldvetikate massilisi esinemisi (õitsenguid), mis olla hukatuslikud teistele veeorganismidele, e.g. kaladele. *Uroglena volvox* toodab rasvhapet, mis on kaladele toksiline. *Uroglena* ja *Dinobryon*. eritavad vette aldehüüde ja ketoone, mis annavad veele ebameeldiva lõhna ja maitse.

Madalatel mineraalsete toitainete (eelkõige nitraat ja fosfaat) kontsentratsioonidel võib krüsofüütidel abiks olla ka heterotroofne toitumine — peamiselt tähendab see vees hõljuvate bakterite fagotsüteerimist. *Miskotroofia* (s.t. samaaegselt nii fotoautotroofne kui heterotroofne toitumine) on krüsofüütidel väga tavaline.

14.1.5 Toitumine, miksotroofia

Koldvetikatele on tüüpiline miksotroofia — partiklilise ja/või lahustunud orgaanilise aine tarbimine paralleelselt fotoautotroofiaga. Paljud koldvetikad on toituminselt väga paindlikud, siirdudes fotoautotroofselt toitumiselt saprotroofiale või fagotroofiale, vastavalt raku füsioloogilisele seisundile ja vajadustele ning valitsevatele keskkonningimustele. Näiteks *Ochromonas granulensis* võib elada 100% saprotroofselt sukroosilahuses. (NB! looduses ei pruugi sellised laboriorganismidega tehtavad trikid just eriti suurt tähtsust omada, kuna niivõrd kõrgeid sukroosikontsentratsioone ei esine. Bakterid lihtsalt tarvitavad niivõrd hea substraadi väga kiiresti ära.)

Peamiseks fagotroofselt tarbitavaks saagiks on bakterid (*bakterivooria*), aga ka väiksemad eukarüoodid. Ehk teisisõnu — olenevalt olukorrast võivad krüsofüüdid funktsioneerida samaaegselt nii taimede kui loomadena.

Osad krüsofüütide perekonnad, e.g. *Paraphysomonas*, *Akinomonas*, *Ciliophorys* on 100% heterotroofsed (Joonised 14.22, 14.23, 14.24).

Fagotsütoosi mehhanism

Viburi töö tekitab raku poole suunduva veevoolu, veevooluga kaasatulevad bakterid, puudutades rakupinda, fagotsüteeritakse. Esmalt, pärast pseudopoodi abil bakteri fagotsüteerimist, toimetatakse see raku eesosas olevasse esmasesse toitevakuoli. Seejärel transporditakse esmane toitevakuool raku tahaosasse, kus saak seeditakse sekundaarses toitevakuolis. Fototroofselt kasvades on sekundaarne toitevakuool varuaine krüsolaminariini säilituspaik.

Osadel koldvetikatel neelatakse toiduosakesed raku tagumises osas olevate pseudopoodide abil. Paljud koldvetikad on rakuseinatud, kuigi näiteks *Dinobryon* elab spetsiaalses orgaanilisest aineest loorikas. Seega ei sega rakusein ja katted koldvetikatel fagotroofiat. Osadel heterotroofselt koldvetikatel (e.g. *Paraphysomonas*) on rakud kaetud ränisoomustega, kuid fagotroofiat need ilmaselt ei sega.

Bakterivooria

Dinobryon võib omastada näiteks 3 bakterit iga 5 minuti vältel — see on tempo, mis on lähedane täielikult heterotroofiale spetsialiseerunud nanoflagellaatidele, mida on veekogudes traditsiooniliselt peetud peamisteks bakterivoorideks. *Ochromonas* liikide maksimaalseks bakterivoorseks aktiivsuseks on mõõdetud ca. 190 bakterit raku kohta tunnis. Raku aineriinge seisukohalt võib bakterivooria olla võrreldav 30%ga rakumassist ning anda 50% päevasest C vajadusest. Ülejäänud 50% saadakse fotosünteesi käigus. Samuti vajavad kõik B₁₂ vitamiini. *Dinobryon* metalimnilised populatsioonid võivad saada kuni 80% oma süsinikuvajadusest heterotroofselt. Ökoloogiliselt võib krüsofüütide bakterivooria olla küllalt oluline; järvedes võib teatud tingimustel kuni 55% kogu bakterite herbivooriast langeda mikotroofsete krüsofüütide arvele. Oluline võib olla ka ööpäevane rütm: päeval, valguse olemasolul toitub rakk fototroofselt, öösel, pimedas aga heterotroofselt.

Mikotroofia ökofüsioloogiline roll

Mikotroofia roll vetika füsioloogiale on kahetine — ühest küljest tagab neelatud toit raku lisaenergia (orgaanilise süsiniku). Oligotroofsetes tingimustes, kus energiat on valguse näol reeglina piisavalt, on rakk rohkem huvitunud toidupalas sisalduvatest mineraaltoitainetest (fosfor, lämmastik), ehk ka vitamiinidest mida ei suudeta ise sünteesida. Olenevalt olukorrast on fagotroofia peamine ajend kas energiapuudus või toitainetepuudus. Halbades valgustingimustes (e.g. metalimnilised populatsioonid) on esmatähtis energiatarvidus. Oligotroofsetes

tingimustes taas toitained. Seega on nii toitainete napus (oligotroofia), kui valguse vähesus mõlemad mikotroofiat soodustavad tegurid, kuid täiesti eri põhjustel.

Viimasel ajal on leitud, et väikesed krüsofüüdid on olulised ka ookeanide nano- ja pikoplanktoni hulgas. See annab krüsofüütidele ka globaalökoloogilise tähtsuse. Tõenäoliselt aitab mikotroofne paindlik toitumine toime tulla ookeanide oligotroofsetes tingimustes.

Mikotroofial on oma *ökoloogiline hind*. Konkurentsikatsetes on näidatud, et mikotroofsete liikide fototroofne kasvukiirus jääb alla obligaatsetele fototroofidele. Samas on mikotroofide metaboolsed kulud suuremad kui heterotroofidel. See on klassikaline dilemma — kas olla väga hea spetsialist ühel alal, või osata paindlikult natuke kõike, aga mitte just ülearu hästi. Kõike head korraga ei saa — superorganisme ei ole.

14.1.6 Krüsofüütide mitmekesisus

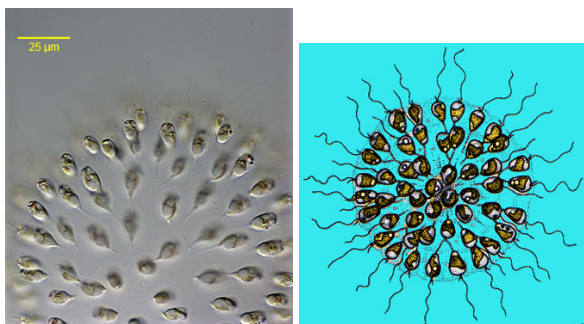
Koldvetikad on tüüpiliselt üherakulised flagellaadid või viburitega koloonialised vormid. Terve rida on ka rizopodiaalseid e. amöboidseid liike. Vegetatiivses vormis valdavalt amöboidsete liikide zoosporid on viburitega.

Traditsiooniliselt rajanes koldvetikate *sensu lato* süsteematika ehitustüübil. Näiteks ühendati ühte taksonisse (*CHRYSAMOEBALES*) amöboidsed perekonnad *Chrysamoeba*, *Rhizochromulina*, *Lagynion*. Hiljem selgus, et esimene ja viimane on tõepoolest koldvetikate seotud, *Rhizochromulina* on fülogeneetiliselt lähedasem pedinelliidide ja pelagofüütidega. See on näide ehitustüübi paralleelsest evolutsioonist — sama ehitustüübiga rakud on välja kujunenud erinevates taksonites iseseisvalt. Kuna varasemad vetikate klassifikatsiooni süsteemid põhinesid laialdaselt ehitustüüpidel (kui tunnusel mis valgusmikroskoobis hästi jälgitav oli), siis nüüd ollakse sunnitud paljusid klassifikatsioonid tublisti ümber tegema, viimaks nad kooskõlla arvatava fülogeneetilise arenguga. Teiseks klassifikatsioonid suurmuutuse näiteks on rohevetikad.

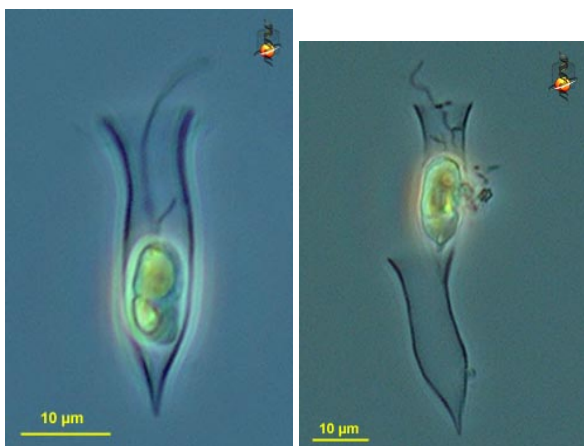
Olulisemad perekonnad

***Uroglena*.** Rakuseinatud kaheviburilised rakud moodustavad keraja koloonia. Rakud ainult koloonia perifeerias, viburid väljapoole suunatud (Joon. 14.7). Koloonia ujub vaikselt planktonis. Magevees.

***Dinobryon*.** Rakud paiknevad vaasikujulises orgaanilisest aineest loorikas, kinnitades loorika põhjale peene tsütotoplasma jätke abil (Joon. 14.8). Loorikad kinnituvad üksteise servale moodustades põõsaja koloonia (Joon. 14.9). Koloonia tekib järgmiselt: pärast raku jagunemist liigub üks tütarakk loorika avause juurede, kinnitub sinna ja



Joonis 14.7: *Uroglena volvox* foto kolooniast ja *Uroglena* sp. joonis. Rakud on koloonias perifeerselt. Igal rakul on kaks eri pikusega viburit, mis on suunatud väljapoole



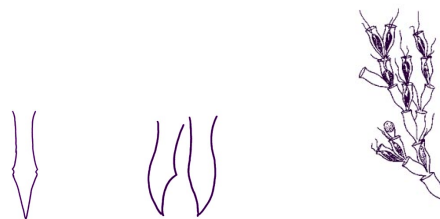
Joonis 14.8: *Dinobryon* spp. üksikud rakud loorikas. Hästi on näha viburid. Parempoolsel fotol on kaks loorikat üksteise külge kinnitunud (väike koloonia), millest üks on tühi.

moodustab endale uue loorika. Loorikad on kas värvusetud või õrnalt pruunikad — liikide määramine toimub loorika struktuuri ja kuju alusel (Joon. 14.10). Enamasti piisab valgusmikroskoobist. Kaks viburit. *Dinobryon* on tugevalt miksotroofne. Kolooniad paljunevad, kui rakk ujub loorikast välja ja tekitab uue loorika ning uue koloonia. Mitte kõik liigid ei ole koloonialised. E.g. *Dinobryon faculiferum*, mis esineb ka Läänemeres, on üherakuline. Muidu on liigid enamasti mageveelised.

Ochromonas. Ühe või kahe plaatja kollakaspruuni plastiidiga rakuseinatu flagellaat. Raku tagumine osa on tüüpiliselt teritunud. Esineb arvukalt oligotroofsetes mageveekogudes, teada on ka mõned merelised liigid. Kirjeldatud umbes 80 liiki. Arvatavalt esindab koldvetikate 'ürgemat' või algemat tüüpi (Joon. 14.11).



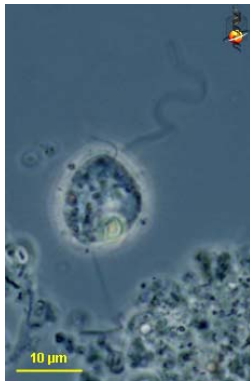
Joonis 14.9: *Dinobryon* kolooniad. Vasakul foto, paremal Ernst Haeckel'i joonis *Dinobryon sertularia*.



Joonis 14.10: *Dinobryon* erinevad loorikaujud (*D. schauinslandii*, *D. sertularia* var. *angulatum*), paremal skeem *Dinobryon sertularia* kolooniast.



Joonis 14.11: *Ochromonas* spp.



Joonis 14.12: *Paraphysomonas* sp. skemaatiliselt (*P. foraminifera*) ja foto.

Paraphysomonas. Üherakulised, tüüpiliselt kahe viburiga rakud. Rakk on kaetud õrnade ränisoomustega (Joon. 14.12). Nende ränisoomuste struktuuril põhineb liikide määramine. Kirjeldatud on umbes 50 liiki. Heterotroofne. Rakus on plastiidid, kuid ei ole klorofüllid (*leukoplastid*), mis annab tunnistust, et *Paraphysomonas* on arenenud fototroofsetest eellastest. Osmotroofne või fagotroofne.

Chromulina. Rakuseinatu, ühe väljaulatava viburiga üherakuline organism. Plastiide on üks või kaks. Kirjeldatud on üle 100 liigi, osad merelised, teised magevees.

Chrysamoeba. Ümarad või lapikud amöboidsed rakud. Moodustavad pikki peeneid pseudopoodide. Rakud võivad muutuda liikuvateks, moodustades ühe rakust välja ulatava viburi.

14.2 Synurofüüdid

Synurofüüdid on formaalselt 1987 a koldvetikatest eristatud rühm peamiselt magevee vetikaid. Neid iseloomustab rakupinda kattev bilateraalsümmeetriliste ränisoomuste ebakorrapärane kiht — soomustel võivad olla veel pikemad ränist piigid. Soomused moodustuvad raku sees, soomusevesiikulites, mis on endoplasmaatilise retiikulumi derivaadid; erinevalt prümnesiofüütidest (peatükk 16.1.4) ja rohevetikatest (peatükk 11.8), kus soomused ja kokkoliidid moodustuvad golgi vesikulites. Paljudel juhtudel on krüsofüütide soomused liiga väikesed valgusmikroskoobis vaatamiseks, suuremaid siiski näeb (Joonis 14.20)

Pigmentatsioonilt sarnased koldvetikatele, kuid puudub klorofüll c_2 . Tavaliselt üks kahehõlmne või kaks kloroplasti. Heterokontne flagellatsioon, kaks viburit on

raku apikaalses osas paralleelselt (erinevalt koldvetikatest, kus viburid on ristiasendis; Joon. 14.13). Synurofüüdid ei suuda fagotsüteerida. Seega on nad valdavalt obliigaarsed fototroofid ja miksotroofiat ei esine. Sagedased toitainetevaestes, pisut happelistes veekogudes.

14.2.1 Mitmekesisus ja olulisemad perekonnad

Synura. Kerajad kolooniad, kus rakud paiknevad viburiga pool kolooniast väljapoole suunatud (Joon. 14.14, 14.15). Raku pikkus ca. 30 μm. Tavaline planktiline liik mageveekogudes. Piigid soomustel on väga lühikesed või puuduvad sootuks.

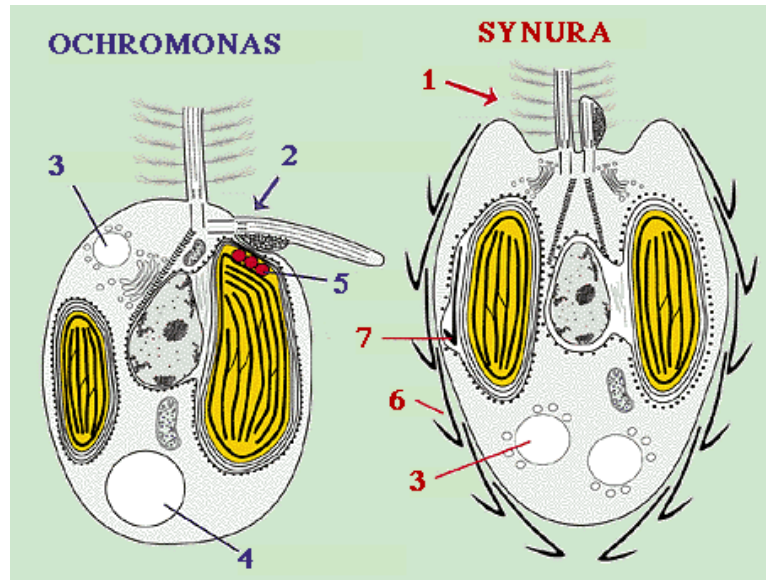
Mallomonas. Üksik, enamasti 50 – 100 μm pikkune vabalt planktonis ujuv rakk (Joon. 14.16, 14.17, 14.18). Enamasti magevees, aga ka näiteks Läänemeres. Soomustel on pikad ränipiigid (Joon. 14.20). Liikide määramine toimub ränisoomuste peenstruktuuri alusel, mis on elektromikroskoopia töö.

14.3 Pedinelliidid

Hiljuti krüsofüütide hulgast eraldatud rühm üherakulisi viburlasi. Ainus vibur väljub rakust apikaalselt, raku eesmise osas olevast süvendist. Rakud on radiaalsümmeetrilised. Rakupinda katavad peened orgaanilisest ainest soomused. Pedinelliide iseloomustab *pedunkulus* — spetsiaalne sabataoline jätke (e.g. *Pedinella hexacostata*). Ujudes lohiseb see lihtsalt järele, vahel kasutatakse ka substraadile kinnitumiseks (Joonis 14.21). Rühmale on üldse iseloomulik pseudopoodide moodustumise tendents. Neid nimetatakse siin *tentaakliteks*. Fototroofsetel liikidel (*Apedinella*, *Pedinella*, *Pseudopedinella*) on 3 – 6 radiaalselt paigutatud plastiidi. Klorofüllid a , c_1 ja c_2 , antennipigmendiks valdavalt fukoksantiin. Heterotroofsetel pedinelliididel (*Actinomonas*, *Ciliophrys*, *Pteridomonas*) plastiidid puuduvad. Need toituvad fagotroofset. Fototroofne *Apedinella* on miksotroof, toitudes fagotroofset ka näiteks bakteritest. Enamik liike on merelised.

Heterotroofsed pedinelliidid On teada kolm perekonda heterotroofseid pedinelliide. Tegemist on bakterivooridega, neil on üks väljaulatav vibur mis tekitab veevoolu raku suunas kust bakterid seejärel välja püütakse.

Actinomonas ilma plastiidideta pedinelliid. Jalakesega substraadile kinnituv. Apikaalset pantonemaatilist viburit ümbritseb veel terve rida jätkeid (tavaliselt 12). Akronemaatiline vibur on redutseserunud (järel on ainult viburi basaalkahe).



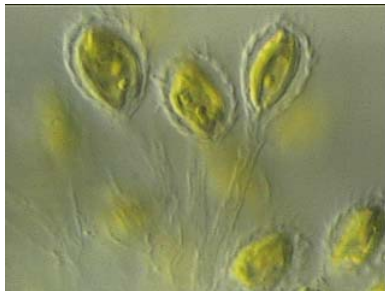
Joonis 14.13: Krüsöfüüdi (*Ochromonas* ja süürofüüdi (*Synura* rakkude võrdlus. 1 — mastigoneemaga vibur, 2 — silte vibur, 3 — pulseeriv vakuool, 4 — toitvakuool, 5 — silmtäpp, 6 — ränisoomused, 7 — soomuse vesiikul.



Joonis 14.14: *Synura* sp. — tavaline kolooniaalne koldvetikas mageveekogudes. Rakud on kerajas kolooniais, viburiga pool väljapoole suunatud. Kõigi viburite üheaegne koordineeritud töö tagab koloonia liikumise.



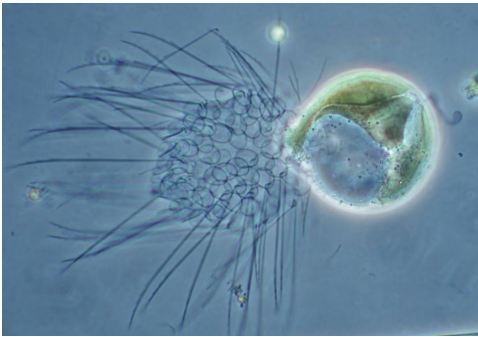
Joonis 14.16: Magevee krüsöfüüt *Mallomonas* on kaetud ränist soomustega. Osadel liikidel on soomused sedavõrd suured, et need on näha ka valgusmikroskoobis (Joonis 14.20). Suuremate soomuste peenstruktuur ja väiksemad soomused on aga näha vaid elektronmikroskoobis. Soomuste peenstruktuur on liigispetsiifiline ja selle järgi käib ka liikide määramine. Väike hulk liike on liigini määratavad ka valgusmikroskoobis.



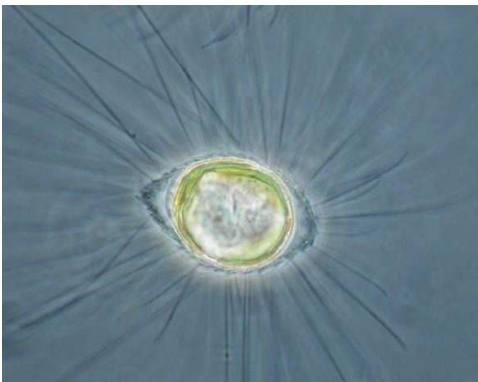
Joonis 14.15: *Synura* koloonia fragment suurendatult. Näha on üksikuid rakke kattev ränisoomustest kiht.



Joonis 14.17: *Mallomonas* rakk, kaetud ränisoomustega. Raku eesmisel osal on näha vibur.



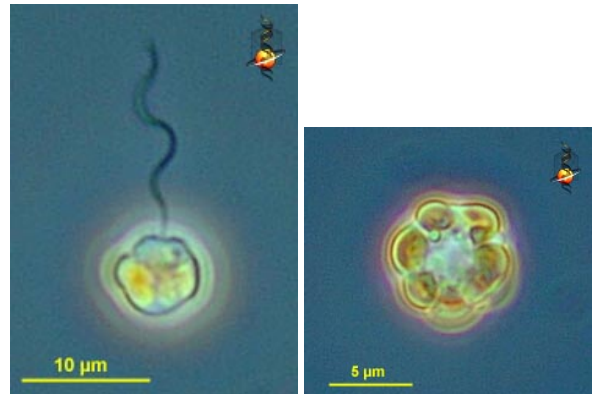
Joonis 14.18: *Mallomonas* rakk, mis preparaadi all on laiaks surutud ja väljub oma ränisoomustest 'kasukast'. Selgelt on näha ränisoomused ja neile kinnituvad ränipiigid. Rakus on näha parietaalne plastiid ja suur vakuool raku tagumises osas. Raku eesmisel osal on näha vibur.



Joonis 14.19: *Mallomonas* raku sisse on moodustumas statospor.



Joonis 14.20: *Mallomonas* üksik soomuse piik Nomarski kontrastiga. Suhteliselt vähestel liikidel on ränisoomused valgusmikroskoobis jälgitavad.



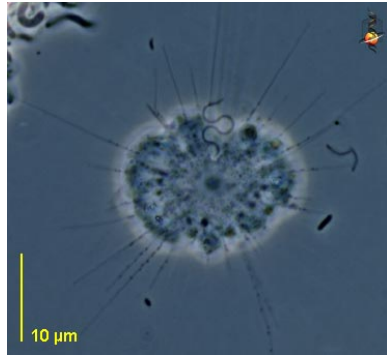
Joonis 14.21: Fototroofsed pedinelliidid *Pseudopedinalla* sp, kolm kuni kuus kloroplasti. Iseloomulikud on pikad limajätked (kuni 100µm). Parempoolne foto on pealtaates, kus on näha kuus kontsentriselt paiknevat plastiidi. Levinud nii magevees kui meres.



Joonis 14.22: Heterotroofne pedinelliid *Actinomonas*. *Actinomonas* on vabalt vees ujuv. Ühte ettesuunatud viburit ümbritseb tentaaklite pärg, mille abil püütakse veest toiduosakesi (e.g. bakteried).



Joonis 14.23: Heterotroofne pedinelliid *Pteridomonas*. Erinevalt perekonnast *Actinomonas* on *Pteridomonas* sessiilne, kinnitub jalakese abil substraadile. Viburit ümbritseb tentaaklite pärg on selget näha.



Joonis 14.24: *Ciliophrys* ujub vabalt planktonis ringi ja püüab toiduosa-kesi raku katvate rohkete tentaaklite abil.

Peteridomonas on sarnane perekonnale *Actinomonas*; valgusmikroskoobis on need perekonnad peaaegu eristamatud. Erinevused on ultrastruktuuri tasandil. Iseloomulik on kinnitunud eluviis, ühte pantonemaatilist viburit ümbritseb jätkete pärg.

Ciliophrys. Jätked on kogu rakupinnal. Võib olla nii sessiilne kui hõljuv. Esimesel juhul teeb vibur 8 kujulisi lööke. Hõljuvatel rakkudel on vibur sageli passiivne.

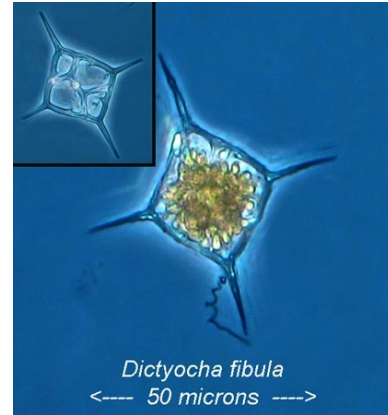
14.4 Silikoflagellaadid

Silikoflagellaatide iseloomulikuimaks tunnuseks on väline, ühest tükist koosnev ränist sekelett. See skelett on suurte avaustega, meenutades korvi. Kaasajal on silikoflagellaate väga vähe järel, enamik neist on välja surnud. Väljasurnutest, mida on kirjeldatud ca. 100 liiki, teame tänu fossiilidele — räniskelett säilib setetes hästi. Silikoflagellaatide hülgageeg algas kriidiajastul, ca. 120 milj. a. tagasi. Kaasaegsed silikoflagellaadid on laialt levinud ookeanides, eelistades peamiselt külmasid meresid.

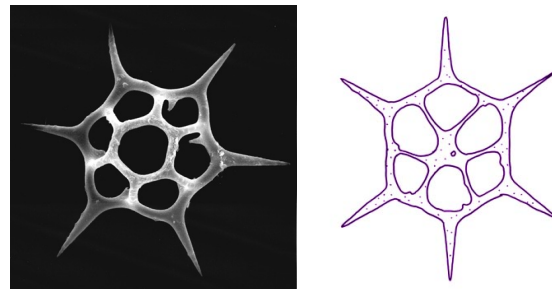
Dictyocha. Perekonda iseloomustab kolm elutsükli staadiumit, kõik uherakulised flagellaadid:

- Ühetuumaline, räniskeletti moodustav vorm
- Ühetuumaline, ilmas skeletita vorm
- Hulgatuumaline, amöboidne vorm

Vibureid on kaks, heterokontne flagellatsioon. Sile vibur on väga lühike. Pikemal, mastigoneemaga vibrulil on *paraflagellaarne ribi*. Selline struktuur on iseloomulik eugleniididele, kuid ilmselt ei ole tegemist homoloogilise struktuuriga. Paraflagellaarse ribi tõttu paistab vibur valgusmikroskoobis paksemana kui muidu; selle funktsioon ei ole teada.



Joonis 14.25: *Dictyocha fibula*, räniskeletiga silikoflagellaat. Skelett koosneb basaalses neljakandilisest ringist, mille võlisel küljel on ogad. Üks rakust väljaulatuv vibur. Plastiide enamasti palju. Suurus ca. 30 – 80 μm.



Joonis 14.26: *Dictyocha fibula* heksagonaalne skelett. Raku sures jääb aeglaselt lahustuv räniskelett veel pikaks ajaks vette hõlju- ma ning võib setesse vajudes säilida läbi geoloogiliste aegade.

14.5 Eustigmatofüüdid

Eustigmatofüütide taksoni nimi viitab nende suhteliselt suurele oranžikas punasele silmtäpile. *Erandina teistest stramenopiilidest on eustigmatofüütide silmtäpp väljaspool kloroplasti*. Silmtäpp koosneb tervest reast suurematest ja väiksematest värvaine tilgakestest ja need on ilma membraanita; membraani ei ole nii üksikute tilgake ümber kui ka kogu kompleksi ümber. Viburi alusel on viburi membraan T-kujuliselt laienuud — laiend on alati tihedalt surrutud silmtäpi kohal plasmalemma vastu. Seega on vastakuti ühelt poolt rakus olev silmtäpp ja teiselt poolt viburi alusel olev fotoretseptor. Silmtäpp ei esine kogu aeg, vaid ainult viburiga elustaadiumis; kokkoidsetel vormidel see puudub.

Rakud on enamasti väikesed (2 – 32 µm), üherakulised, valdavalt kokkoidsed; vaid mõnedel liikidel on teada viburiga elustaadium. Viburiga vormidel on üks tugevam ja suurem vibur ette suunatud; sellel on kaks rida kolmesalisi karvakesi (heterokontne flagellatsioon). Teine vibur on ilma karvakesteta, reeglina väga väike või täielikult redutseerunud, esinedes ainult jäänuk-basaalkehana.

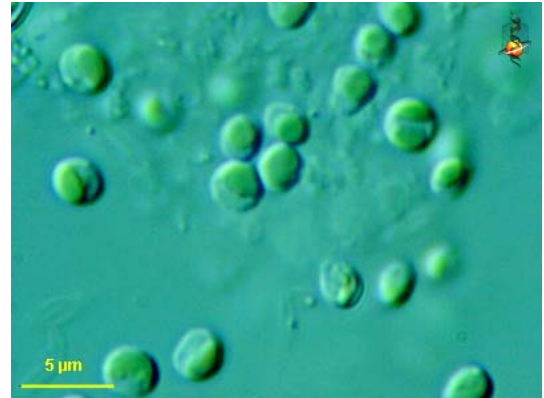
Eustigmatofüüdid on obligaatsete fotoautotroofid — pole teada mingeid välise orgaanilise aine kasutamise mehhanisme. Rakus on üks või kaks kollakas-rohelist plastiidi, mis sisaldavad klorofüll *a*; erandlikult stramenopiilide hulgas puudub neil klorofüll *c*. Pürenoid on teada ainult mõnedel liikidel — see ei esine kunagi viburiga vormidel. Viburiga vormi (zoospori) moodustudes pürenoid kaob, tekib aga hiljem uuesti kui rakk muutub kokkoidseks.

Rakkude paljunemine toimub kahe või nelja autospori moodustudes; vahel moodustuvad zoosporid. Tänu sarnasele välimusele ja pigmentatsioonile on eustigmatofüüte valgusmikroskoobis sageli raske eristada rohevetikatest. Eristamiseks on vaja teha pigmentide analüüs (rohevetikatel esineb alati klorofüll *b*), või siis rakke elektronmikroskoobis vaadelda.

14.5.1 Süstemaatika ja tähtsamad esindajad

Väike rühm vetikaid, taksonina välja toodud alles aastal 1970 Hibberd ja Leedale poolt. Eustigmatofüütide alla klassifitseeritud organismid kuulusid varem klassi TRIBOPHYCEAE ehk XANTOPHYCEAE ja eraldati omaette klassi biokeemiliste ja elektronmikroskoopiliste tunnuste alusel.

Klassi luues kuulus siia vaid 6 perekonda. Vastavalt elektronmikroskoopilise uurituse edenemisele ja uute liikide kirjeldamisele on taksonisse liike lisandunud. Kirjeldatud on neli sugukonda, mis eristuvad raku kuju ja suu-



Joonis 14.27: *Nannochloropsis* sp., valgusmikroskoobis praktiliselt eristamatu rohevetikatest.

ruse alusel, samuti zoosporide esinemise alusel ja viburite arvu järgi zoosporidel. Praegusel ajal on kirjeldatud ca. 7 perekonda ja 15 liiki, mis elavad peamiselt magevees ja mullal, aga mõni ka meres.

EUSTIGMATACEA sugukonda kuuluvad perekonnad *Eustigmatos* ja *Vischeria*. *Eustigmatos* on üherakuline, kokkoidne, ühe plastiidiga mullavetikas. Paljuneb 2 – 4 autosporiga ja üheviburiliste zoosporidega.

PSEUDOCHARACIOPSISIDACEAE sugukonna liigid moodustavad zoospoore. *Pseudocharaciopsis* – ovaalsed, tippudes teravnevad rakud, enamasti substraadile kinnituv eluviis. Kaheviburilised rakuseinatud zoosporid. Perekonda on rakse eristada eriviburvetikast *Characiopsi* ja rohevetikast *Characium*. Eristamine on võimalik ainult ultrastruktuuri ja pigmentatsiooni abil.

CHLROBOTRYACEAE JA MONODOPSISIDACEAE sugukonna liikidel ei esine zoospoore. Viimase sugukonna olulsem esindaja on *Nannochloropsis* — 2 – 4 µm meres ja magevees elav kokkoidne vetikas. *Nannochloropsis* on kaunis oluline ja laialt levinud nii Läänemeres kui maailmameredes (Joon. 14.27). Välimuselt sarnane rohevetikaga *Chlorella*. Mitte segi ajada perekonnaga *Nannochloris*, mis on rohevetikas.

14.6 Raphidiofüüdid

RAPHIDIOPHYCEAE raphidioofüüdid (sün. CHLOROMONADOPHYCEAE, eriti vanemas kirjanduses).

14.6.1 Üldised tunnused

Rafidiofüüte iseloomustavad järgmised tunnused:

- Monaadne ehitustüüp. Üherakulised organismid, kahe viburiga. Tüüpiline heterokontne flagellatsioon. Ettesuunatud viburil on kolmeosalised karvakused. Tahasuunatud vibur on sile, võib olla väga väike või sootuks redutseerunud. Ujudes annab edasilii-kuva jõu ettesuunatud vibur; tagumine vibur on passiivne või liigub ainult pisut — võimalik, et funktsioneerides 'tüürina'.
- Mõlemad viburid väljuvad väikesest lehtritaolisest sissesopistisest (neel) mis paikneb raku kõhtmisel pool, raku apeksist veidi allpool.
- Rakusein puudub.
- Rakud on suhteliselt suured (tüüpiliselt 50 – 100µm) ja dorsoventraalse ehitusega; selgmine pool on kumer, kõhtmine pool sirgem. Kõhtmist poolt läbib madal pikisuunaline vagu.
- Tüüpiline stramenopiilide fotoretseptori süsteem puudub kõigil rafidiofüütidel, samuti pole teada mingit muud tüüpi fotoretseptorit. Silmtäpp puudub.
- Kloroplaste on palju, need on elliptilised, läätsekujulised ja paiknevad raku perifeerias lapikult, sageli väga tihedalt üksteise vastu surutult. Vahel moodustavad kloroplastid raku perifeerias lauslase kihi (e.g. *Fibrocapsa japonica*). Kloroplastid on rohelised, kollakas-rohelised või kollakas pruunid ja sisaldavad klorofülle *a*, *c1* ja *c2*.
- Rakumembraani all on piklikud valgusmikroskoobis eristatavad *tribhotsüstid*. Trihhotsüstid on ühenduses limaga täidetud vesiikulitega. Ärrituse kooral trihhotsüstid avanevad ja heidavad välja limajätkeid. Lisaks on rakus *mukotsüstid*, mis eritavad rakupinnale lima.
- Sugulist paljunemist ei ole teada. (diktüosoomid). Kindlate intervallide tagant ühinevad golgi aparadi vesiikulid kontraktiilse vakuooli vesiikulitega ja väljastavad oma sisaldised rakust. viskoosset tsütoplasmast, mis omakorda on ümbritsetud voolavama tsütoplasmaga. Kloroplastid paiknevad välimises, voolavama tsütoplasmaga osas.
- Rafidiofüütide hulka kuulub nii magevee kui merevetikaid.

14.6.2 Levik ja ökoloogia

Rakud on fotosünteesilised, sisaldades tüüpiliselt hulgaliselt väikeseid ketasjaid plastiide. Plastiidid on värvuselt erkrohelist, kollakas-rohelised või kollakas-pruunid. Esinevad klorofüllid *a*, *c1* ja *c2*. Mere ja mageveeliigid erinevad antennipigmentide koostise poolest. Pürenoid on teada mere liikidel, aga mitte magevee liikidel. Põhiliseks varuaineks nii mere kui magevee liikidel on lipiidid.

Mereliigid esinevad nii avamerel kui rannikulähedastes vetes põhjustades sageli ka õitsenguid. Raphidiofüüdid on laialt levinud Kaug-Ida, Jaapani ja Põhja-Ameerika rannikualadel. Mere rafidiofüüdid on kurikuulsad oma massiliste õitsengute poolest, mis muudavad vee värvi punakas-pruuniks (*red tides*) ja mis on ka toksilised. Mereliigid kuuluvad peaaesjalikult perekondadesse *Chattonella*, *Fibrocapsa* ja *Heterosigma*. Jaapanis tekitab kalandusele kahju *Chattonella antiqua*. Õitsenguid soosivad tuulevaikne ilm ja kihistunud veesammas. Teised kaladele hukatuslikult mõjuvad õitsenguliigid on *Heterosigma akashiwo*, *H. carterea*, *Fibrocapsa japonica*. Nende liikide soolsustaluvus on väga lai: 3 – 50‰. Samas on tegemist troopiliste liikidega, mis veetemperatuuril alla 10 °kaotavad liikumisvõime, 5 – 10 ° moodustavad liikumatu massi. Osad rafidiofüüdid moodustavad ka puhketsüste.

Teada on bentilised puhkevormid — tsüsid.

Magevees levivad rafidiofüüdid peamiselt neutraalse ja happelise veega järvedes ja tiikides, peamiselt planktiliselt. Eelistavad mudase põhjaga tiike ja väikesi metsajärvi. Tähtsaim õitsenguid põhjustav liik, ka Eestis, on *Gonyostomum semen*. *G. semen* on kaunis arvukas rabajärvedes ja teistes tumedaveelistes tiikides ning on viimastel aastakümnetel oma leivala ja arvukust tublisti suurendanud, seda nii Eestis kui ka Skandinaavias. Põhjus ei ole teada, võimalik, et soodustavaks on keskkonna hapestumine, happevihmad, etc. Rohkete trihhotsüstide tõttu muudab *Gonyostomum* planktonivõrgu kiiresti limaseks ja vesi ei lähe sellest enam läbi (sellest ka eestikeelne nimi — tativetikas). Soome keeles 'limälevä' ('limavetikas'). Terminid viitavad trihhotsüstidele, mis vallandudes eritavad suure koguse lima. Rohke esinemise korral muutub keha sellises vees ujudes limaseks, mis teadagi ei ole eriti meeldiv. Osadel inimestel tekivad limaga kokkupuutest ka allergilised nahaärritused.

14.6.3 Olulisemad esindajad

Tuntumad perekonnad: meres *Chattonella*, *Fibrocapsa*, *Heterosigma*; magevees *Gonyostomum*, *Vacuolaria*.

Heterosigma. Mereline, ovaalsed, lapikud rakud. Plastiidid raku perifeerses osas. Trihhotsüstid puuduvad.



Joonis 14.28: *Heterosigma* sp. toksilisi õitsenguid põhjustav radifiofüüt ookeani rannikualadelt.



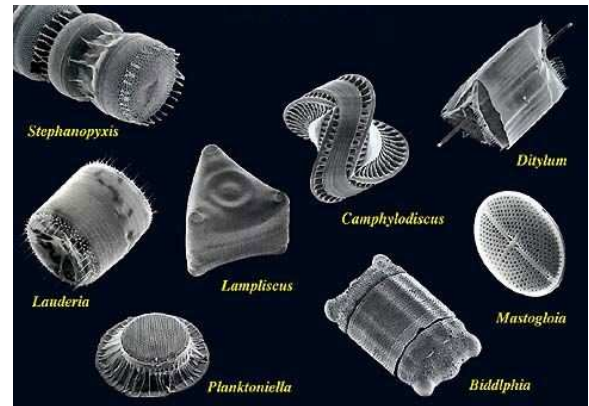
Joonis 14.29: *Gonyostomum semen* — tavaline radifiofüüt ka Eesti pruuniveelistes väikeveekogudes. On viimastel kümnenditel oluliselt suurendanud oma areaali ja esinemistihedust Euroopa põhjaosas. Põhjustab ebameeldivaid õitsenguid. Hästi on näha arvukad väikesed plastiidid ja väljaulatuv vibur.

Põhjustab toksilisi õitsenguid (Joon. 14.28).

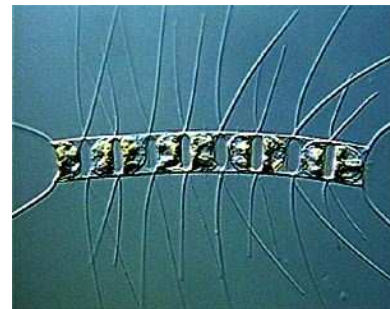
***Gonyostomum*.** Magevees, rabades, soodes, suht matala pH'ga vetes. Dorsoventraalselt kokkupressitud monaadid. Kõhtmisel poolel kulgeb süvend. Kaks viburit, pikem suuantud ette, lühem lohiseb passiivselt järele. Palju väikeseid plastiide, mis paiknevad rakus perifeerselt. Plastiidide vahel on trihhotsüstid; need võivad olla agregeerunud, olles suuremal arvul raku otstes (Joon. 14.29).

14.7 Ränivetikad

Ränivetikad on suur ja prominentne rühm vetikaid nii oma liikide arvult kui rollilt Maa globaalses süsinikuringes biogeense räni ringes ja primaarproduksioonis. Lisaks kõigele on tegemist esteetilisest küljest väga elegantsete organismidega, mille ilu pälvis tähelepanu kohe pärast esimeste mikroskoopide kasutuselevõttu.



Joonis 14.30: Ränivetikad. Iseloomulikeim tunnus on ränist rakusein — pantser.



Joonis 14.31: *Chaetoceros* on üks olulisemaid planktilisi ränivetikaid maailmamere toitaainerikastes piirkondades. Rakud moodustavad lühikesi niitjaid kolooniaid. Rakkudele on iseloomulikud pikad nõeljad jätked (*setae*), mis tõenäoliselt soodustavad planktonis hõljumist ja takistavad herbivooride rünnakuid. *Chaetoceros* on väga levinud perekond ka Läänemeres.

Ränivetikate rolli Maa ökosüsteemis näitlikustavad järgmised numbrid: maailma kogu aastast primaarproduktiooni (nii maismaa kui ookeanid kokku) on hinnatud suurusjärku 1.4×10^{14} kg orgaanilist süsinikku. Sellest suures laastus 20 – 25% langeb ränivetikate arvele; 15 – 20% kõigi teiste vetikate arvele.

Teadagi ei ole selliste numbrite täpsus kuigi suur ja eri allikad annavad erinevaid hinnanguid. Sellele vaatamata on selge, et ränivetikad on veekogudes äraütlejate oluline rühm ja kogu planktoni toiduahel on otsesemalt või kaudsemalt ränivetikate produktiooniga seotud.

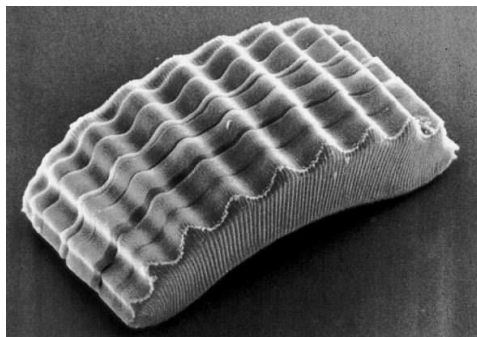
14.7.1 Üldtunnused

- Enamasti vabalt elavad fototroofid, harva ka endosümbiondid või heterotroofsed vormid. Esinevad planktonis ja perifüütonis, moodustades substraadi pinnale (veetaimed, kivid) pruunikas-roheka kihi.
- Iseloomulikuim joon on omapärase väliskeleti esinemine (*pantser*), mis ümbritseb rakku karbi taoliselt. Pantser koosneb peamiselt kahest poolmest, mis kumbki tekib eri tuuma-põlvkondade jooksul, vahetult pärast mitoosi (peatükk 14.7.4).
- Keemiliselt koosneb pantser ränidioksiidist (täpsemalt $\text{Si}_n\text{O}_{2n-x}(\text{OH})_{2x}$, kus x on täisarv)
- Pantsri iga element moodustub tsütoplasmas, nn. räni ladestumise vesikulites. See tunnus lähendab ränivetikaid krüsofüütidele. Krüsofüütidele on samuti iseloomulikud ränistruktuurid: ränisoomused ja tsüstide seinad; need moodustuvad samuti tsütoplasmas, räni ladestumise vesikulites.
- Kloroplast on enamasti kuld-pruuni värvusega. Selle tingib antennipigment fukoksantiin, mis varjutab klorofüllii rohelist värvust.
- Ränivetikad on laialt levinud võrdselt nii magevees kui meres; enam vähem võrdselt nii planktonis kui bentoses.

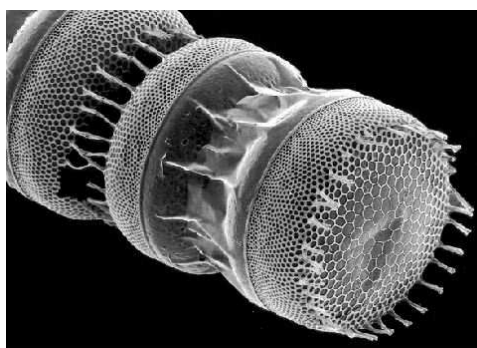
14.7.2 Rakuseina ehitus

Pantsri ehitus ja peenstruktuur on olulise tähtsusega, kuna sellel põhineb kogu kaasaegne ränivetikate süstemaatika ja liikide määramine.

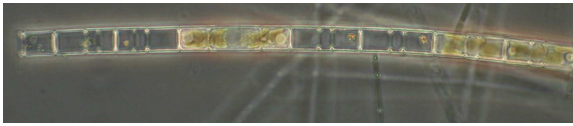
Pantsril on kaks poolt, mis liituvad üksteise sisse nagu Petri tassi kaks poolt. Välimine on *epiteeka*, sisemine *hüpoteeka*. Kummalgi poolmel on omakorda kaks osa: lame kaan (*valva*) ja vöö (*pleura*). Lisaks võib olla kaane ja vöö vahel veel üks kuni mitu lisäärist, mille arvel raku maht



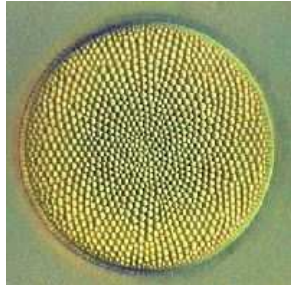
Joonis 14.32: *Eunotia* on trelisoidset tüüpi ränivetikas. Pealmine, lainjas pool on vöövaade, kaanevaates on näha reeglipärased triibud ehk striad. SEM pilt ränipantsrist.



Joonis 14.33: *Stephanopyxis* on planktiline ketasrännivetikas meredes. SEM pildil on näha ainult ränipantser. Hästi näha jätked, mille abil rakud üksteise külge kinnituvad, samuti pantsri peenstruktuur.



Joonis 14.34: *Aulacoseira ambigua* ketasränivetikas, mis moodustab niitjaid kolooniaid. Emajöest. Iga rakk on kui väike tünnike, millest niit moodustub. Niidis on näha rakuvaheseinad. Osad rakud on surnud, nii et järel on vaid tühjad kestad. Vöövaade.



Joonis 14.35: *Coscinodiscus*; tüüpiline ketasränivetikas kaanevaates. Radiaalsümmeetria. Kaane pinda katavad areoolid.

võib suurened. Pantsri ränimaterjal ladestatakse kindla muustrina, mistõttu rakusein on ornamenteeritud. Raku üldise kuju järgi saab eristada põhiliselt kahte ehitustüüpi

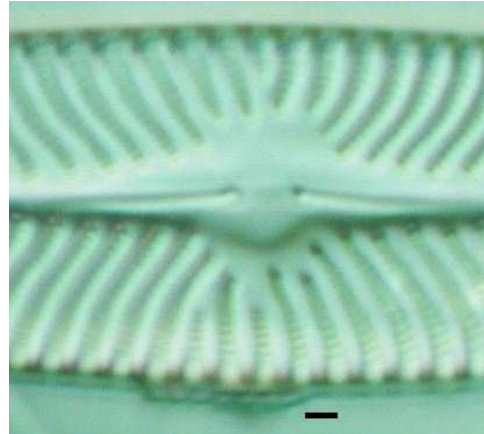
Ketasjas Kogu struktuur on orienteeritud ühe keskse punkti ümber. E.g. *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Aulacoseira* (Joonised 14.34, 14.35).

Sulgjas struktuur on organiseeritud sümmeetriliselt kummalegi poole keskset telge E.g. *Navicula*

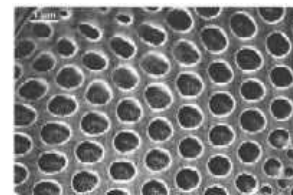
Vähem levinud tüübid on gonoidne ja trellisoidne.

Fülogeneetiliselt on ketasränivetikad ürgsem ehitustüüp ja sellest on arenenud sulgränivetikad. Need kaks peamist ehitustüüpi on ka traditsiooniliselt olnud klassifitseerimise aluseks: klassid CENTRALES (ketasränivetikad) ja PENNALES (sulgränivetikad). Ketarsänivetikad on tõenäoliselt parafüleetiline rühm, sulgränivetikad on tõenäoliselt monofüleetiline.

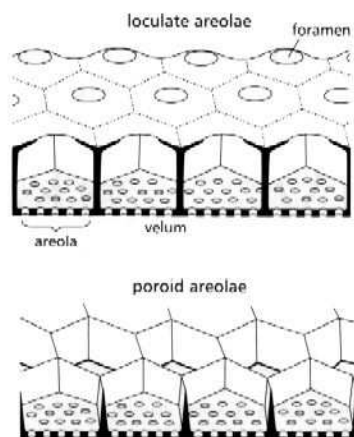
Raafi süsteem. Osadel sulgränivetikatel on iseloomulik raaf (pikisuunaline lõhe pantsri kaanes; Joonis 14.36). Raafi kumbki haru lõped polaarsõlmega. Pantsri kaane ornamentatsioon on raafi suhtes bilateraalsümmeetriline. Nendel sulgränivetikatel, millel raaf puudub, on raku pikiteljel struktuuritu osa mida nimetatakse pseudoraafiks (ka telgväljaks). Raaf kujutab endast S kujulist vagu, mis läbib pantsrit ja ühendab rakusisemust väliskeskonnaga.



Joonis 14.36: *Navicula radiosa* pantsri keskosa kaanevaates. Näha on sulgjalt kulgevad pooride read ja pantsri keskel olev telgväli, mida mööda kulgeb raaf. Päril keskel, struktuuril keskväljal raaf puudub. Skaala 1µm



Joonis 14.37: Areoolid ketasränivetika pantsri kaanes.



Joonis 14.38: Areoolide ehitus skemaatiliselt.

Peale raafi on veel kahte tüüpi perforeeritust: lihtne *poor* (ehk lihtsalt auk homogeeniselt ränistunud pantsris, mida sageli tugevdavad *ribid* (*costae*)) ja keerukama ehitusega *loculus* ehk *areool* (Joonis 14.37). Areool koosneb tavaliselt heksagonaalsest kambrist pantsri kaanes, mis on teistest areoolidest eraldatud vertikaalsete vaheseinte abil. Vaheseintes võivad omakorda olla poorid mis võimaldavad eri areoolida vahel ühendust. Poorid või areoolid, kui nad paiknevad reas moodustavad *stria* (pl. *striae*). Kogu see terminite paljusus on sellepärast peensustenu välja arendatud, et süstemaatika ja liikide määramine põhineb pantsri peenstruktuuril.

14.7.3 Ränivetikate levik

Ränivetikaid on teada reipalt üle 250 perekonna, liikide arvuks võib hinnata ca. 100000. Ja see hõlmab ainult kaasaajal elavaid ränivetikaid. Kuna ränipantser säilib suhteliselt hästi setetes, siis on teada ka küllalt suur hulk fossiilseid liike.

Meri. Suur osa ookeanide vetikatest on just ränivetikad. Ookeanide parasvöetmelise ja külmade osade, iseäranis toitaineterikaste piirkondade kõrge primaarproduktioon on valdavalt tingitud just ränivetikate ohtrusest. Apvellingu aladel (e.g. Aafrika edelarannik, Peruu rannik, California rannik) on aastane primaarproduktioon 200 – 400 g C m⁻² a⁻¹ (grammi orgaanilist süsiniku ruutmeetri kohta päevas), mis on tingitud ränivetikate vohamisest nendes vetes. Võrdluseks: maismaa kõrgemaid primaarproduktioone on näiteks maisipõllul, kus see on suurusjärgus 1000 – 2500 g C m⁻² a⁻¹; sama kõrge võib see olla ka osade makrovetikate, näiteks pruunvetikas *Laminaria* tihnikutes rannikualadel, loe ka peatükk

14.8.

Selliste massilise vohamise tagajärjel sadeneb põhja pidevalt hulga ränivetikate pantsreid. Akumuleerudes moodustuvad nendest **ränioosid**. Tohutud ränioosid on ookeanidesse moodustunud juba geoloogilises minevikus.

Magevesi. Mitte vähem olulised ei ole ränivetikad ka järvedes, kus nad samuti moodustavad olulise osa fütoplanktoni kevadõitsengust. Olulisemad perekonnad on *Melosira* (iseäranis Võrtsjärves näiteks), *Asterionella*, *Synedra*, *Tabellaria* (Joonis 14.41).

Bentos ja epifüüton. Kus aga valgus ulatub veekogu põhja, seal võib leida bentilisi ränivetikaid, e.g. *Navicula*, *Achnanthes*. Enamik veealuste makrofüütide varred ja lehed on kaetud ränivetikatest *epifüütidega* (e.g. *Cocconeis*). Bentiliste ja epifüütsete ränivetikate pantser on enamasti paksem ja raskem kui planktilistel. See on ka mõistetav, sest neil ei ole vaja oma kaalu vähendada planktonis püsimiseks.

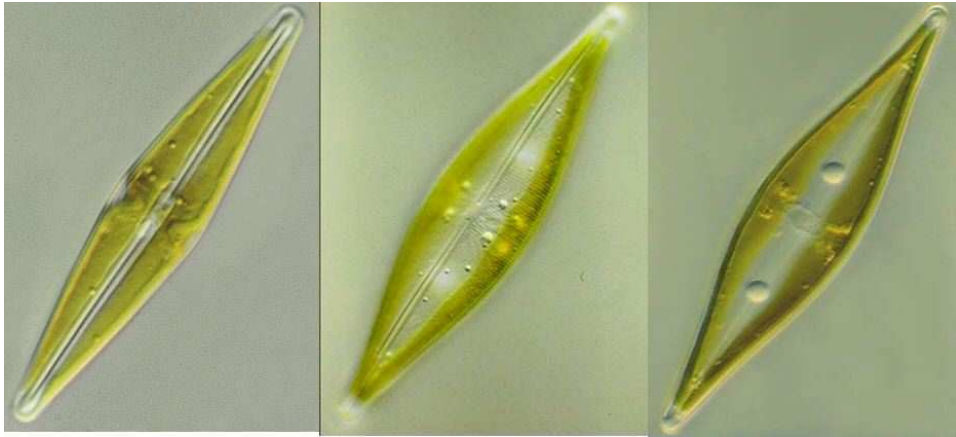
Epifüüdid paljunevad maksimaalse kiirusega kevadel, kui on saadaval rikkalikult toitaineid. Suvel kasv aeglustub, kuid suhteliselt vähem, võrreldes planktoni vetikatega, sest taimevarrest imendub alati vähesel määral toitaineid.

Kui võrrelda planktiliste ja bentiliste ning epifüütsete ränivetikate ehitustüüpe, siis laias laastus on planktonis suhteliselt rohkem ketasränivetikaid ja bentoses rohkem sulgjaid ränivetikaid.

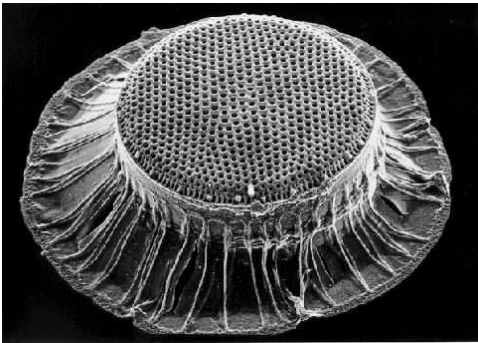
Paljudel sulgränivetikatel on ühel või mõlemil pantsri poolmel *raaf* (vt 14.7.2), mille abil ränivetikad on võimelised substraadil liikuma. Liikumine, ka väikeses ulatuses, on bentilistele vormidele väga vajalik. Selle abil saavad rakud kontrollida oma positsiooni, näiteks pugeda muda sisse kaitsmaks end kuivamise eest kui veetase langeb (tõusud-mõõnad ookeanides), või pugeda muda seest taas välja kui lendmuda nad enda alla matab. Planktilistel ränivetikatel ei ole sellist kohastumist tarvis.

14.7.4 Ränivetikate paljunemine, elutsükkel

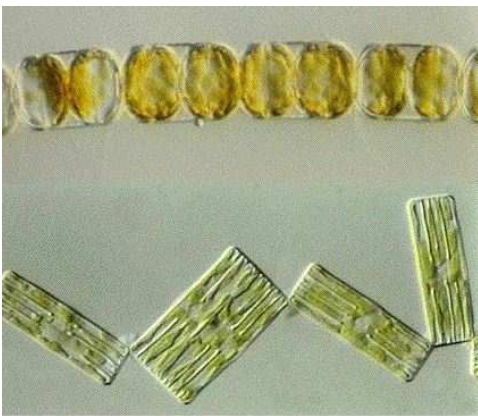
Normaalne vegetatiivne paljunemine toimub raku jagunemisel kaheks tütar-rakuks. Erinevalt teistest organismidest, on ränivetikate jagunemine teatud nipi-ga. Nimelt, vanem-raku mõlemad pantsripoolmed muutuvad tütar-rakkude epiteekaks, ehk välimiseks pantsripoolmeks ja tütar-rakud moodustavad uue, puuduva pantsripoolme alati vana sisse. Seega moodustavad nad alati uue hüpoteeka, olenemata sellest kas nad pärisid



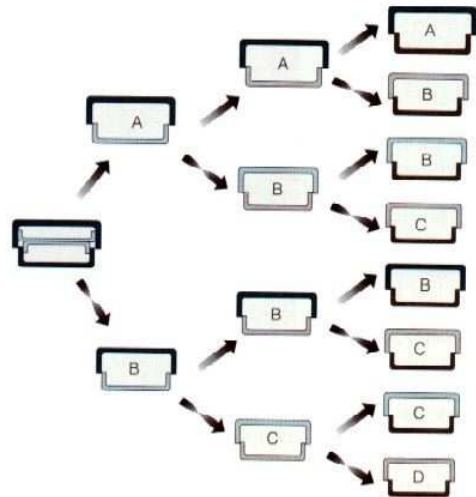
Joonis 14.39: *Navicula* on üks liigirikkamaid ränivetikate perekondi. Enamasti mageveeline (aga ka riimvees), peamiselt bentoses ja epifüütonis (veealustele taimedele kinnitunud). Kujult on värtenjas või paadikujuline. Vasakpoolsel pildil on pikiteljel hästi näha raaf (pikk tume jutt pikitelje suunas). Raafi ümber on enamasti struktuuritu, edasi tulevad pooride read. Nendel fotodel on hästi näha ka plastiidid, tüüpiline on kollakas pruun värvus. *Navicula* plastiidid on tüüpiliselt raku külgedel.



Joonis 14.40: *Planktoniella sol* on levinud ookeanides ja nagu ka nimi ütleb, on planktiline ränivetikas. SEM pilt näitab hästi pantsri struktuuri.



Joonis 14.41: Olulised planktilised ränivetikate perekonnad magevetes: *Melosira* (ülemine, ketasränivetikas, üksikud rakud on niitjas koloonias) ja *Tabellaria* (alumine, sulgränivetikas, moodustab tähtjaid kolooniaid).

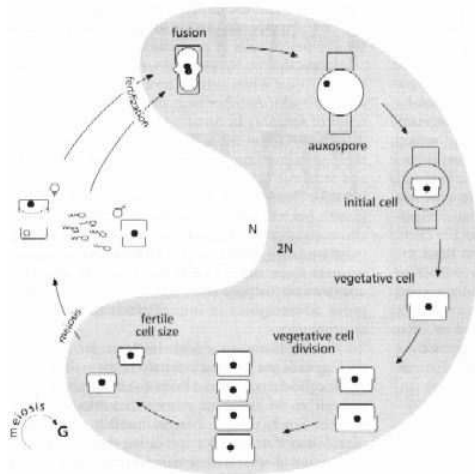


Joonis 14.42: Ketasränivetikate jagunemisel saab kumbki tütar-rakk ühe pantsri poole. Teine tuleb juurde moodustada, kuid juurde tehakse alati hüpoteeka. Sellega on üks tütar-rakk eellasest (veidi) väiksem, teine sama suur.

vanem-rakult pantsri sisemise (hüpoteeka) või välimise poolme (epiteeka).

Selle tulemusena on tütar-rakkudest üks vanem-rakuga sama suur, teine aga veidi väiksem. Siit tuleneb, et populatsiooni vegetatiivselt kasvades selle keskmine raku suurus väheneb (Joonis 14.42). Protsess, mis loomulikult ei saa lõputult kesta ja vajab teatud kriitilisele piirile lähenedes mingit 'noorenemiskuuri'.

Rakkude läbimõõdu vähenedes säilib nende paksus en-



Joonis 14.43: Ketasrännivetikate elutsükkel. Vegetatiivsel jagunemisel saavutavad osad rakud liigile omase minimaalse suuruse. Sealt edasi vegetatiivne jagunemine lakkab ja moodustuvad gameedid. Ketasrännivetikatel on isadgameedid liikuvad (heterokontse flagellatsiooniga). Gameetide ühinemisel moodustub auksospor, mis taastab liigiomase maksimaalse raku suuruse. ühinemisel

disena ja seega ei ole väiksemad rakud suurematega geometriliselt samas proportsioonis. Siit ka üks praktiline järeldus liikide määramisel: rännivetikate puhul on raku suurus üks varieeruvamaid tunnuseid üldse. See varieeruvus on täiesti loomulik ning tingitud rännivetikate elutsüklist.

14.7.5 Auksosporid

Auksosporide moodustamine on teine viis rännivetikate raku suuruse taastamiseks.

Auksosporide moodustumine on seotud sugulise protsessiga rännivetikatel ja need tekivad kahe gameedi ühinemisel (Joonis 14.43). Tentroidsetel ja gonoidsetel rännivetikatel on isasgameet liikuv ja emasgameet e. muna on liikumatu. Sulg- ja trellisoidsetel on mõlemad gameedid liikumatud.

Auksosporide moodustudes protoplasma väljub pantsrist, paisub ja moodustab esmalt orgaanilise seina. Protoplast eemaldub veidi rakuseinast ja moodustab pantsripoolmed.

14.7.6 Puhkerakud ja puhkesporid

Nii puhkerakud kui puhkesporid on rännivetikate elustaadiumid täbarate keskkonnatingimuste üleelamiseks (võrdle krüsofüütide statosporidega; peatükk 14.1.3). Täbarad on tingimused eelkõige siis kui toitaineid on ebapiisavalt. Mis on neil kahel vormil erinevat? Definit-

siooni järgi on puhkesporid vegetatiivsetest rakkudest morfoloogiliselt erinevad, puhkerakud aga morfoloogiliselt vegetatiivsete rakkude sarnased.

Puhkesporid Puhkespoore iseloomustab paks ornamenteeritud rakusein. Planktilistel liikidel vajuvad spoorid kiiresti põhja kus jäävad ootama paremaid kasvutingimusi, et taas planktonisse tõusta.

Spoori idanedes protoplasma paisub ja väljub vanast kestast. Seejärel moodustab uue pantsri, mis on algupärasest oma mõõtmetelt suurem. Öigupoolest taastub liigispetsiifiline maksimaalne raku suurus. Puhkesporide moodustumine ja idanemine on seega üheks võimaluseks vegetatiivse paljunemise käigus kahanenud raku suuruse taastamiseks.

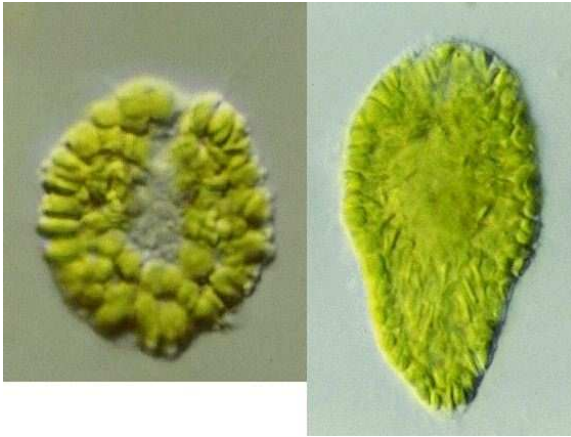
Teine võimalus on auksosporide moodustamine, mis on suguline protsess. Auksosporide moodustamine on üldjuhul küllalt harv nähtus (vt peatükk 14.7.5), kord aastas või mitme aasta tagant. Puhkesporide moodustumine on palju sagedasem ja reeglipärasem raku suuruse taastamise viis. Parasvõttes peab puhkespoore moodustama regulaarselt kord aastas — igaks talveks.

Puhkesporid moodustuvad mingi keskkonnamuutuse tagajärjel. Ookeanides on valgus, temperatuur ja soolsus suhteliselt stabiilsed ja vaatamata aastaegade vaheldumisele järsked muutusi ei toimu. Toitainete lõppemine on peamine spooride moodustumise põhjus.

Spoorid idanevad kui nad satuvad soodsatesse toitainete ja kasvutingimustesse; vahel aga eeldab idanemine pikemat puhkeperioodi pimedas ja külmas keskkonnas. Spoorid võivad säilitada idanemisvõime mitme aasta vältel.

Puhkerakud Need on morfoloogiliselt samasugused kui vegetatiivsed rakud, erinevused on füsioloogilisel tasemel. Puhkerakkude moodustumisega kaasneb autofaagne aktiivsus, mille käigus osad rakustruktuurid lammutatakse. Suured vakuolid kahanevad, nende asemel jäävad väikesed; mitokondrite arv väheneb; moodustatakse lipiidikehakesi. Klorofüll hulk jääb samaks. Kogu raku füsioloogia on üles ehitatud võimalikult säästlikule režiimile, valmis aga taastama normaalset metabolismi niipea kui soodsad tingimused taastuvad. Puhkerakkude respiratsioonikulud on ca. 10% normaalsest, fotosüntees väga madal.

Võrreldes puhkesporidega on puhkerakud palju kiiremini võimelised taastama kiire kasvu. Tihti ei vaju nad veekogu põhja, vaid hõljuvad planktonis oodates lühiajalisi toitainete impulsse. Seega on nende strateegia sama: üle elada ajutisi ebasoodsaid keskkonnatingimusi, kuid taktika on erinev. Puhkesporid on kohastunud pikemaajali-



Joonis 14.44: Rafidiofüüdid *Gonyostomum latum* (vasakul) ja *Gonyostomum semen* (sün. *Vaucolaria semen*, ehk tativetikas) elavad magevees. Suuremat jama nad ei põhjusta, aga massiline esinemine tumedaveelistes järvedes on kaunis ebameeldiv.



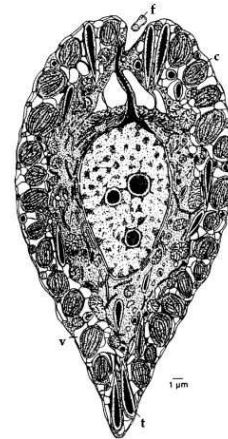
Joonis 14.45: Rafidiofüüdid *Chattonella* (vasakul) ja *Heterosigma* asustavad ookeanide rannikualasid. Need nimed on Kagu Aasias (eriti Jaapanis ja Koreas) üsna kurikuulsad, põhjustades toksilisi öitsenguid mis tekitavad olulist majanduslikku kahju kalandusele ja on ohuks inimese tervisele. Kuigi väga laia soolataluvusega, takistab neil Läänemeres levimist sinne madal temperatuur.

seks pausiks, puhkerakud on tunduvalt dünaamilisemad.

Elusaid ränivetikate pukerakke on Põhja-Atlandilt leitud näiteks 6150 m sügavuselt!

14.8 Pruunvetikad

Pruunvetikaid käsitletakse enamasti klassi tasemel PHAEOPHYCEAE, vahel ka hõimkonna tasemel PHAEOPHYTA. Viimasel juhul sisaldab see vaid ühte klassi - PHAEOPHYCEAE. Pruunvetikad on tüüpiliselt makroskoopilised, silmaga hästi vaadatavad ja käega katsutavad organismid, mis kasvavad meredes põhjale kinnitunult. Läänemerele on meile hästi teada põisadru — *Fucus vesiculosus* (Joonis 14.47). Põhjale kinnitunud eluviis piirab pruunvetikate levikut kaldalähedaste aladega kuni sügavuseni kus on veel piisavalt valgust fotosünteesiks. Pruunvetikate hulka kuulub ca. 265 perekonda ja 1500 - 2000 liiki. Pruunvetikad moodustavad parasvöötme ja polaarmede kaldavöötmes (litoraalis) tihnikuid mis ühest küljest kuuluvad maailma produktiivseimate koosluste hulka (primaarproduksioon kuni 2000 g orgaanilist süsinikku ruutmeetri kohta aastas) ja teisest küljest on need tihnikud oluliseks biotoobiks suurele hulale teistele organismidele.



Joonis 14.46: Rafidiofüüdi *Gonyostomum semen* raku peenstruktuur. t - trihohsüst; v - vakuool; f - vibur; c - kloroplast.

14.8.1 Tähtsamad tunnused

1. Kõik liigid on hulkraksed. Morfoloogia ja struktuur on väga varieeruv, mikroskoopilistest harunenud niitidest kuni mitmekümne meetri pikkuste lehtjate tallusteni (Joonis 14.49). Suurele morfoloogilisele va-



Joonis 14.47: *Fucus vesiculosus* — põisadru, ka Läänemeres laialt levinud makroskoopiline pruunvetikas. Madala sooluse tõttu paljuneb põisadru Läänemeres ainult vegetatiivselt. Suurenenud reostuskoormus Läänemere rannikualadel on tublisti vähendanud põisadru elujõudu.



Joonis 14.48: Suured pruunvetikad. Vasakul *Costaria costata*, paremal *Sargassum hemiphyllum*.

riiceruvusele vaatamata on pruunvetikad monofüleetiline takson.

2. Vibur esineb ainult paljunemistrakkudel, kõik vegetatiivsed rakud on ilma viburita. Paljunemistrakkudel on vibur lateraalne, erinevalt enamikust teistest stramenopiilidest kus vibur on apikaalne või subapikaalne.
3. Viburiga paljunemistrakkudel on tavaliselt heterokontidele tüüpiline silmtäpp ja fotoretseptor. Silmtäpp e. stigma on kloroplasti sees, fotoretseptor paikneb tagumise viburi aluse lähedal olevas laiendis. Osadel pruunvetikatel (i.e. enamik perekondi rühmast LAMINARIALES, ehk lehtadru) ei ole silmtäppi.
4. Kloroplastid on enamasti ketasjad. Pruuni värvuse tingib pigment *fukoksantiin*, mis varjutab klorofüllit.
5. Rakuseina moodustab tselluloosi fibrillidest viltjas võrgustik mida jäigastab kaltsium alginaat. Rakuseina teiseks struktuurilemendiks on amorfsest limast maatriks, mis koosneb fukoidaanist ja limastunud alginaatidest.
6. Pruunvetikad on peaaegu eranditult mereorganismid.

14.8.2 Levik

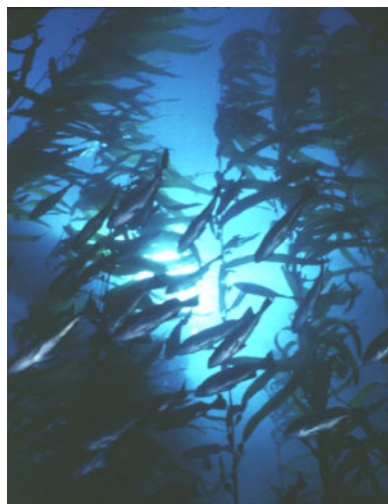
Enamik pruunvetikaist on mereorganismid ja elavad kinnitunult veetalustele kividele. Mudasel pinnal või liival ei leia pruunvetikad kinnitumiskohta. Sarnaselt punavetikatele, on pruunvetikate areaal küllalt ahtake — peamiselt rannikualade kaljused alad ja seda sügavuseni kus on

fotosünteesiks veel piisavalt valgust. Peale kivide ja kaljude võivad pruunvetikad kinnituda ka muule substraadile, nagu molluskite kodadel või isegi teiste vetikate tallustele. Mageveest on teada umbes 5 vähese liikide arvuga pruunvetika perekonda.

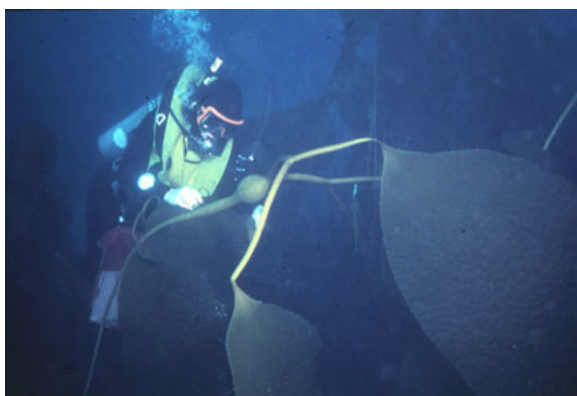
Põhjapoolkeral moodustavad pruunvetikad Atlandi ja Vaikse ookeani rannikualadel laialdasi vööndeid. Tõusumõõna tsooni jääb tavaliselt põisadru (*Fucus*) vöönd, püsisvast veepiirist allapoole aga lehtadru (*Laminaria*) tihnikud. *Laminaria* tihnikute primaarproduktioon võib olla väga kõrge, 1 – 2 kg orgaanilist süsinikku ruutmeetri kohta aastas ($\text{gC m}^{-2} \text{a}^{-1}$); see on palju kõrgem kui mistahes planktilistel kooslustel (e.g. maksimaalne ränivetikate produktioon, mis on omakorda suuremaid planktilises biotoobis – kuni $500 \text{ gC m}^{-2} \text{a}^{-1}$). Samas globaalselt on ränivetikate produktioon märksa olulisem, kuna pruunvetikate levik on piiratud väga väikestele aladele. Lehtadru tihnikutest veelgi imposantsemad on hiiglaslike pruunvetikate *Macrocystis* ja *Nereocystis* metsad (Joonised 14.49, 14.50). Need vetikad kasvavad Vaikses ookeanis Põhja-Ameerika rannikualadel ja nende vetikate pikkus võib ulatuda 30 – 60 meetrini või veelgi enam. Seega on pruunvetikad linearsete mõõtmete poolest konkurentsitult suurimad protistid.

Osad niitjaid või väikesi koorikjaid talluseid moodustavad pruunvetikad on kohati üsna silmapaistmatud. Samas on sellised vormid väga laialt levinud, kattes veetaluseid kive, kaljusid, tõruvähke, karpe, või elavad epifüütidena teiste vetikate pinnal.

Pruunvetikate leviku sügavuspiiri määrab suuresti vee läbipaistvus. Põhjamere lõunarannikul ja ka Läänemeres võib pruunvetikaid leida veepiiri ja juba 10 m sügavusel on nad üsna harvad. Selgeveelises Vähemeres kasvavad



Joonis 14.49: Suured pruunvetikad *Macrocystis pyrifera* moodustavad Kalifornia rannikul tohutuid veetaluseid 'metsi'.



Joonis 14.50: Teine suur pruunvetikas *Pelagophycus porra* vana nimega *Nereocystis giganteae*.



Joonis 14.51: *Laminaria* on oluline nii majanduslikult kui ökoloogiliselt – tihedad tihnikud Euroopa rannikualadel on väga kõrge produktsooniga olulisteks biotoopideks. *Laminaria digitata* (vasak pilt) ja *Laminaria saccharina* (parempoolne pilt).

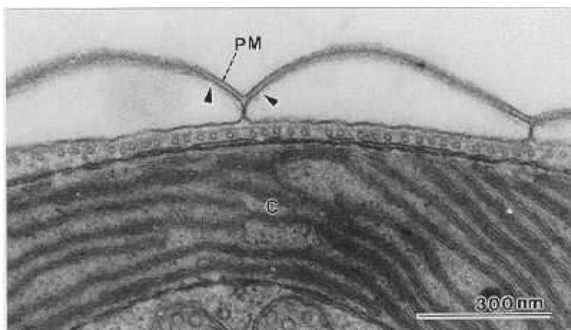
lehtadrud (*Laminaria* spp.) aga vahemikus 50 – 120 m. *Laminaria* leviku alampiir vastab umbes 0.6 % pinnakihi valgustatusest. Võrreldes pruunvetikatega suudavad paljud punavetikad kasvada veelgi napima valguse tingimustes ja järelikult ka veelgi sügavamates biotoopides.

Osad pruunvetikad, peaaesjalikult lehtadru *Laminaria* ja lähedased perekonnad, on üsna olulise majandusliku tähtsusega – neid korjatakse nii loodusest kui kasvatatakse kunstlikult (marikultuurid). Aastane saak on umbes kaks miljonit tonni märgkaalus (võrdle — Läänemere aastane kalapüük on ca. 1 milj. tonni), sellest 1.3 miljonit moodustab Hiina rannikul kasvatatav *Laminaria*. Jaapan on samuti tähtsal kohal kus kultiveeritakse perekonda *Laminaria* ja teist lähedast perekonda *Undaria* ning lisaks kogutakse ka looduslikult kasvavaid pruunvetikaid. *Laminaria* kasvatused kujutavad endast enamasti spetsiaalset raamistikku. Vertikaalsed köied on ühe otsaga põhja ankurdatud ja teine ots on kinnitatud pinnal ujuva poi külge. Vertikaalsete köite külge on kinnitatud horisontaalsed köied, millele kinnituvad ka kultiveeritavad vetikad. Suurem osa saagist läheb inimese söögilauale, vähemast osast toodetakse alginaate. See on polüsahhariid mis on pruunvetikate rakuseina oluliseks komponendiks.

Peatükk 15

Alveolaadid

Alveolaatide rühm on suhteliselt uus takson. Morfoloogiliselt ühendab kõiki alveolaate spetsiifiline vesiikulite (alveoolide) süsteem rakumembraani all (Joonised 15.1). Alveolaatide monofüleetilisus on leidnud kinnitust ka molekulaarsete tunnuste abil Gajadhar *et al.* (1991). Alveolaatide hulka kuulub kolm, täiesti erineva rakuehituse ja adaptatiivse strateegiaga rühma — (i) *dinoflagellaadid* (kahe viburiga üherakulised monaadid, umbes pooleks heterotroofe ja fototroofe), (ii) *tsiliaadid* ehk *ripsloomad* (paljude viburitega heterotroofsed protistid), *apicomplexa* (pea eranditult parasiitsed). Nende rühmade vahelised suhted (i.e. divergeerumise järjekord) ei ole veel selge, samuti ei ole teada alveolaatide sõsar-rühm.

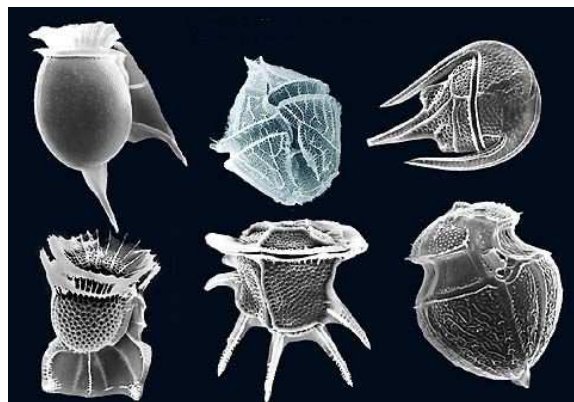


Joonis 15.1: Dinoflagellaadi (*Gyrodinium*) alveole nimetatakse amfiesma vesiikuliteks. PM – rakumembraan. Nooled näitavad amfiesma vesiikuli sisemembraani. C – kloroplast. *Gyrodinium* amfiesma vesiikulid on tühjad — puuduvad tugevad tselluloosist plaadid ja rakku ei kata seega tugev pantser.

15.1 Dinoflagellaadid

Dinoflagellaate (maakeeli ka vaguviburvetikad) käsitletakse enamasti hõimkonna tasemel DINOPHYTA. Sellisel juhul sisaldab see vaid ühte klassi — DINOPHYCEAE van den Hoek *et al.* (1995). Dinoflagellaadid on vetikate seas suur ja prominentne rühm. Liikide arv on

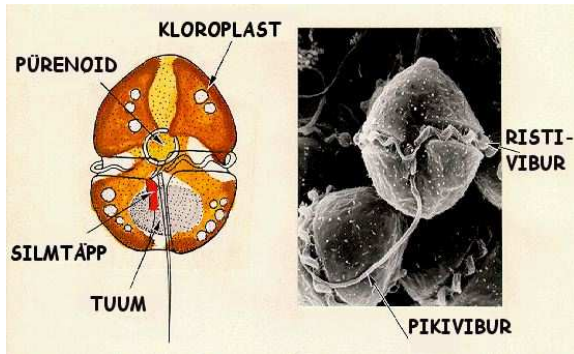
ligikaudu 2000, nendest pooled on fototroofsed, pooled heterotroofsed. Valdavas osas on tegemist mikrokoopiliste planktoni organismidega, vähesed elavad ka bentoses. Nii meres kui magevees on dinoflagellaadid väga olulised, ehki meres on liike rohkem (90%) kui magevees (10%). Ökoloogiliselt on dinoflagellaadid ränivetikate kõrval üks olulisemaid rühmi globaalses planktilises primaarproduktioonis. Kaasajal muutuvad järjest akuutsemaks dinoflagellaatide põhjustatud keskkonnaprobleemid: paljud liigid on toksilised, nende massesinemised on ohtlikud nii inimesele kui teistele veeorganismidele.



Joonis 15.2: Dinoflagellaadid. Tugeva pantsriga vormid on elektronmikroskoobis küllalt ilusad.

15.1.1 Morfoloogia

Dinoflagellaatide puhul on valdavalt tegemist monaadsete rakkudega. Väga vähesed dinoflagellaadid on vegetatiivses olekus ilma viburiteta. Seega, ehitustüübilt on dinoflagellaadid küllalt vähe varieeruvad. Raku morfoloogia on aga eri liikidel väga varieeruv. Siiski on kõigile omane teatud kindlad ühised jooned (vähemalt mõnes elutsükli staadiumis).

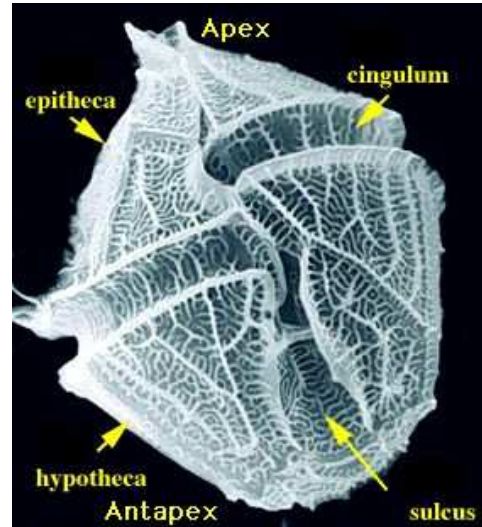


Joonis 15.3: Dinoflagellaadi morfoloogiline põhitüüp — kaks vagu (risti- ja pikivagu), kaks viburit (risti- ja pikivibur), suur tuum, epi- ja hüpokoon.

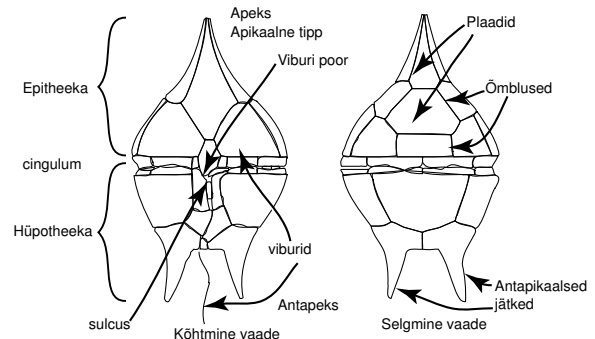
Viburid. Enamikku dinoflagellaate iseloomustab kahe viburi olemasolu (Joonis 15.3). Mõlemad viburid kinnituvad rakule enam-vähem samas kohas. Enamikel dinoflagellaatidel on viburid spetsiaalsetes viburi vagudes; sellest ka nimi — vaguviburvetikad. On kaks vagu: *ristivagu* (*cingulum*) ja *pikivagu* (*sulcus*). Ristivagu kulgeb ringina ümber dinoflagellaadi raku ja see on risti raku pikiteljega. Pikivagu kulgeb raku kõhtmisel küljel kas keskosast tagumise osa (antapeksi) poole või kogu raku ulatuses eesmisest osast (apeks) tagumise osani. Kaks vagu ristuvad *kõhtmisel poolel*; ristumiskohas ongi viburite kinnitumiskoht. Pikivibur kulgeb mööda pikivagu raku tagumise osa suunas; selle viburi töö tagab raku liikumise. Ristivibur on tugevalt keerdunud, paikneb ristivaos ning on spetsiaalse kelme abil raku küljes kinni (kontrastiks: pikivibur on vaba). Ristvibur unduleerib ja selle töö tagab raku keerlemise ümber oma pikitelje ning annab ka veidi edasiliikuvat jõudu. Dinoflagellaadid keerlevadki ujudes oma pikitelje ümber. Ujumise suuna järgi defineeritakse raku *eesmine pool* (ujumise suuna poolne), ja sellele vastaspool on raku *tagumine pool*. Viburid väljuvad *kõhtmiselt poolelt*, ja vastassuunda jääb raku *selgmine pool*. Kõhtmine pool on dinoflagellaatidel lamedam, selgmine kumeram.

Selline kõhtmise ja selgmise poole, ning raku eesmise ja tagumise poole definitsioon on üldine ja on võimalust pidi rakendatav kõigi protistide kohta.

Pantser. Dinoflagellaatide rakusein on jaotunud paljudeks polügonaalseteks *amfiesmaalseteks vesiikuliteks*. Dinoflagellaatide puhul nimetatakse neid amfiesmaalseteks vesiikuliteks, kuid need on homoloogilised näiteks tsiliaatide *kortikaalsete alveoolidega* ja on kogu alveolaatide rühma sünapomorfiks. Vesiikulite arv võib olla erinev, poolest tosinast mitmesajani. Osadel dinoflagellaatidel



Joonis 15.4: Pantseriga dinoflagellaat elektronmikroskoobiga (SEM) nähtuna. Näha on kõhtmine pool. Eraldi on näidatud pikivagu ehk sulcus ja ristivagu ehk cingulum. Viimane jagab pantsri kaheks poolmeks, eesmiseks epitheekaks ja tagumiseks hüpotheekaks.



Joonis 15.5: Dinokondi pantsri skeem.

tidel on vesiikulid täidetud tselluloosist plaatidega. Need *plaadid* võivad olla erineva paksusega. Naaberplaadid liituvad kokku *õmbluste* kaudu. Kui amfiesmaalsed vesiikulid sisaldavad tselluloosist plaate, siis sellist rakuseina nimetatakse *pantsriks* või theekaks (Joonis 15.4). Pandagu tähele, et ka ränivetikate rakuseina nimetati ränipantsriks mis koosnes kahelst poolmest — epi- ja hüpotheekast (Joonis 15.5). Dinoflagellaatide ja ränivetikate theekad ei ole homoloogilised. Samas, ka dinoflagellaatide pantser jaguneb epi- ja hüpotheekaks — *epitheeka* on pantsri eesmine osa, ristvaost apeksini, *hüpotheeka* on tagumine osa, ristvaost antapeksini (Joonis 15.5). Vastavaid raku osasid nimetatakse *epikooniks*, ka episoom ja *hüpo-kooniks*, ka hüposoom. Ränivetikate puhul epi- ja hüpo-kooni mõisteid ei tunta. Pantsriga dinoflagellaatide süstemaatika põhineb pantsri plaatide arvul, kujul, asendil. Enamasti on see vagusmikroskoobis nähtav — tuleb rakendada vaid eritehnikaid pantsri plaatide paremini nähtavaks muutmiseks. Sellised tugeva pantsriga perekonnad on näiteks *Peridinium*, *Scrippsiella*, *Ceratium*. Kaugelt mitte kõigil dinoflagellaatidel ei ole amfiesma vesiikulitesse tselluloos ladestunud. Sellisel juhul on tegemist pantsrita dinoflagellaatidega; amfiesma vesiikulid on täidetud amorfse ainega. Sellised on näiteks perekonnad *Gymnodinium*, *Amphidinium* (Joonis 15.1). Tugevate plaatide puududes ei ole võimalik vesiikulite kuju valgusmikroskoobis näha ja oluline ning suhteliselt hästi kasutatav määramistunnus on sellega kaduma läinud. Selliste dinoflagellaatide määramine on sootuks keerulisem: liike on palju, häid määramistunnuseid väga vähe.

Flagellatsiooni tüübid. Ülkirjeldatu viburite asetust nimetatakse *dimokondiks* (Joonis 15.5). Osadel dinoflagellaatidest väljuvad mõlemad viburid raku eesmisest osast. Rakud on ovoidsed, viburitega, kuid ilma vagudega — sellist flagellatsiooni nimetatakse *desmokont*. Näiteks perekond *Prorocentrum* on desmokont (Joonis 15.6). Vähesel hulgal dinoflagellaatidest on viburid posterioorsed (e.g. *Oxyrrhis*, *Torodinium*) ja seda nimetatakse *ophistokont*. Vaatamata sellele erinevale flagellatsioonile, on kõigil juhtudel risti- ja pikiviburid kõigil kolmel tüübil homoloogilised. Desmokondi ristivibur on samuti tugevalt keerdus ja teeb ringi ümber raku apikaalse osa. Kuid erinevalt dinokondist ei ole see ristivaos (desmokondil vaod puuduvad). Samuti on desmokondi ristvibur ainult algusosas kinnitunud, suurem osa viburist on vaba. Desmokondi ristviburi töö on sama nagu dinokondilgi — see unduleerib lainjalt.

Tabulatsiooni tüübid. Pantsriga dinoflagellaatide puhul on nende määramiseks enamasti piisav pantsri



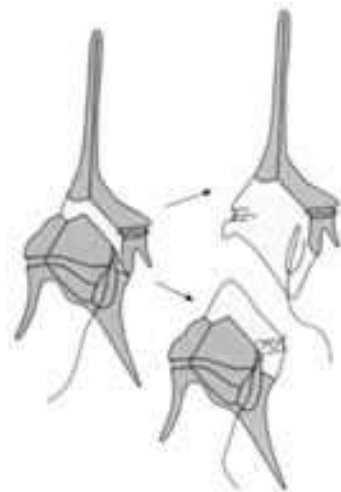
Joonis 15.6: *Prorocentrum*, desmokontne flagellatsioon. sellel SEM pildil ei ole küll vibureid näha, kuid need väljuvad raku eesmisest osast, mis fotol jääb vasakule.



Joonis 15.7: *Noctiluca* on heterotroofne dinoflagellaat, mis on tavapärasest gymnodinoidsest ehitusplaanist kaunis kaugele arenenud. *Noctiluca* on üks neid perekondi mis põhjustab massilise esinemise korral vee lendumist.

plaatide täpse tabulatsiooni kirjapanemine. Dinoflagellaatidel on viis peamist tabulatsiooni tüüpi: (i) prorotsentroid, (ii) dinofüsoid, (iii) gümnodinoid, (iv) gonüaulakoid, (v) peridinoid. *Prorotsentroid* on iseloomulik perekonnale *Prorocentrum* (ka *Excluviella*) (Joonis 15.6). Theeka koosneb kahest suurest plaadist ja trobikonnast pisikestest plaadikestest mis on kobaras koos viburi poori läheduses (paraflagellaarsed plaadid). Viburi poor on avaus kust vibruid väljuvad. Lisaks viburi pooridele on raku anterioorses osas veel teisigi poore — tavaliselt on need trihhotsüsti poorid. Kaks külgsplaati liituvad kokku *sagitaalõmbluse* abil. Paraflagellaarplaatide arv kõigub kaheksast kahtetistkümmeni, sõltuvalt liigist. *Dinofüsoid* (tüüpiline perekond *Dinophysis* vt Joonis 15.10) theeka jaotub kaheks lateraalseks poolmeks mida liidab prorotsentroididega homoloogiline *sagitaalõmblus*. Erinevalt prorotsentroididest lisandub dinophysoidide lateraalsusele *sulcus* ja *cingulum* ja paraflagellaarplaadid on suuremad ja paremini nähtavad kui prorotsentroididel. *Dinofüsoidide* morfoloogia on kohati väga 'volangiline', seda iseloomustavad erinevas orientatsioonis tiivakesed. *Gymnodinoid*, ehk perekonnast *Gymnodinium* tulenev *Gymnodinium* perekond on pantsrita dinoflagellaadi võrdkuju ja pikka aega ei nähtud mingit tabulatsiooni. Kuigi amfiesma vesiikulites ei ole paksu tselluloosplaati, on need vesiikulid siiski olemas ja nähtavad peaaesjalikult elektronmikroskoobis. Tõenäoliselt on tegemist sujuva üleminekuga pantsriga dinoflagellaatidelt pantsrita vormidele ja selgepiirilist vahet tegelikult ei ole. Vähendades pantsri plaatide paksust, kuid säilitades raku perifeerse tugevuse, on gymnodinoidid arenenud väga erineva morfoloogiaga liikideks, üks selline tüüp on näiteks *Noctiluca* (Joonis 15.7). *Gonyaulakoid* ja *Peridinoid* on klassikalised pantsriga dinokondid. Neil on hästi välja arenenud *sulcus* ja *cingulum* ja viis plaatide paralleel-rida (apikaalsed, pre-tsingulaarsed, tsingulaarsed, post-tsingulaarsed, antapikaalsed plaadid) ning mitte-paralleelsed sulkaalsed plaadid. Lisaks on veel interkalaarsed plaadid (anterioorsed ja posterioorsed, vastvalt epi- ja hüpotheekal). Peale selle on apikaalne poorikompleks. Tundub keerukas, kuid tegemist on siiski kaunis konkreetsete tunnustega mis suheliselt lihtsalt võimaldab liikide määramist. Kõigil neil plaatidel on oma numeratsioon mis on määramisel vajalik. Erinevalt dinofüsoididest ja prorotsentroididest ei ole siin kahte tohutu suurt külgmist plaati, plaatide paigutus on enam radiaalne.

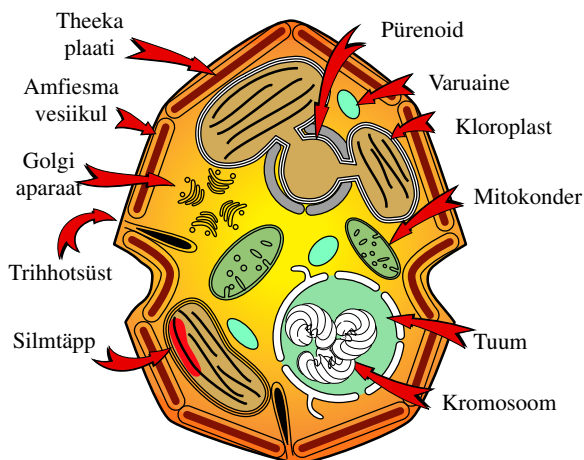
Ketjas koloonia. Osad dinoflagellaadid, peaaesjalikult gonüaulakoidid nagu *Ceratium* spp., *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*, *Peridiniella catenata*, *Proto-*



Joonis 15.8: *Ceratium*, (gonüaulakoid) rakk jaguneb diagonaalsuunas. Kumbki tütar-rakk saab pool vanema pantsrist.

gonyaulax catenella, *Gessnerium monilatum* ning osad gümnodinoidid nagu *Gymnodinium catenatum*, *Colchodinium catenatum* ja *C. polykirkoides* moodustavad lühikesi ketjaid kolooniaid. Läänemeres tavaline kevadoitsengu liik *Peridiniella catenata* moodustab tavaliselt nelja ja kaheksa rakulisi kolooniaid, kuid ka 64 raku pole võimatu. Gonüaulakoidid ja gümnodinoidid jagunevad sel viisil, et kumbki tütar-rakk pärrib ühe poole vanema pantsrist (jagunemine toimub diagonaalselt pikisuunas) ja kasvatab puuduva poole juurde (Joonis 15.8). Peridinoididel toimub aga jagunemine teisiti: esmalt rakk tõmbub pantsris kokku, jaguneb ilma pantsrita ja seejärel väljub kaks paljast raku, kusjuures vana pantser heidetakse sootuks minema. Ilmselt just sellise raku jagunemise tulemusena ei ole peridinoididel võimalik ka kettide moodustumine, kus tütar rakud jääksid pärast jagunemist kokku. Kette moodustavad liigid võivad kasvada ka üksikult (vähemalt osad liigid), kultuuris on ketid tavaliselt lühemad või puuduvad üldse. Kettide moodustamise funktsioon on teadmata.

Tsöenotsüüt. Üks osa dinoflagellaate on tsöenotsüüdid, i.e. neil on mitu tuuma. Klassikaline näide on *Polykrikos*. Tsöenotsüütide väline morfoloogia meenutab üksteisega pikitelje suunas ühendatud rakke, igal oma viburi paar, *cingulum* ja *sulcus*, epikoon ja hüpokoon. Pikivaod on üksteisega ühenduses ja moodustavad ühise, pika pikivaod. Kõik need rakud on seesmiselt kokku sulanud ja tuumade arv on tavaliselt pool kuni veerand tsöenotsüüti moodustavate indiviidide arvust. Tsöenotsüüdid jagunevad ristisuunal tsöenotsüüdi keskkohal.



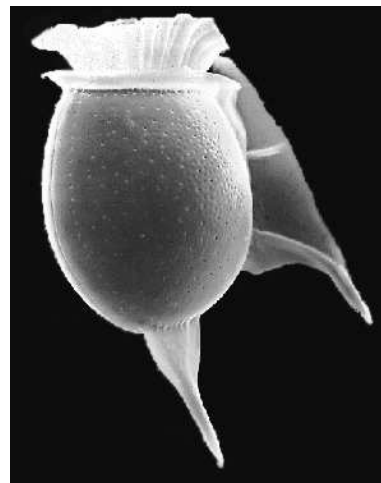
Joonis 15.9: Dinokondi skemaatiline läbilõige.

Muud vormid. Vähesed dinoflagellaadid on *kokkoidsed*. Kokkoidid on tavaliselt üksikud või koloonialised, liikumatud rakud (ilma viburita). Rakud ei pruugi olla kerajad, nagu terminist kokkoid võiks arvata. Dinoflagellaadid võivad olla kokkid kas pidevalt või ainult ajutiselt, mõnes elustaadiumis. Erinevalt puhketsüstidest, on kokkoidsed vormid aktiivselt fotosünteesivad ja paljunevad. Sarnaselt puhketsüstidele on kokkid ümbritsetud pideva rakuseinaga ja vahel nimetatakse neid ka *vegetatiivseteks tsüstideks* (i.e. tsüstid mis on metaboolselt ja reprodutiivselt aktiivsed), vastandina puhketsüstidele. Pea kõik kokkoidsed dinoflagellaadid on fotosünteesilised, enamik on bentilised, magevee liigid. Näited: *Hypnodinium*, *Phytodinium*, *Cystodinium*, *Tetradinium*. *Palmelloidsed* vormid on kokkid mis on koondunud ühisesse limakolooniasse. Enamasti jälle magevee ja ka riimvee liigid, e.g. *Desmocapsa*, *Gloedinium*. Üksikud dinoflagellaadid on ka *amöboidsed* või *niitjad*.

15.1.2 Raku siseehitus

Raku siseehitusel on dinoflagellaadid samuti vägagi uniikaalsed.

Dinokaarüon. Peamine unikaalne tunnus on dinoflagellaatide tuum — *dinokaarüon*. Dinoflagellaatide tuum on väga suur, valgusmikroskoobis vaadatuna võib see enda alla võtta tubli kolmandiku või rohkemgi kahemõõtmelisest ristlõikepindalast. Kromosoomid selles tuumas on kondenseerunud kogu rakutsükli vältel, kaasa arvatud interfaasis. Dinokaarüoni kromosoomid sisaldavad väga vähe aluselisi valke, eukarüootidele tüüpilised histoonid praktiliselt puuduvad või on neid ülivähe ja sellisel ju-



Joonis 15.10: *Dinophysis* — veel üks küllalt eripärane dinoflagellaadi ehitustüüp. *Dinophysis* on levinud meres, sealhulgas Läänemeres. Paljud liigid toodavad toksiine. Enamik liike on fototroofsed, kуди on ka heterotroofseid.

hul on nad erineva koostisega kui eukarüootidel tavaliselt. Tuumakest ehk *nukleosoomi* ei ole. Mitoosi ajal tuumakate ei kao ja kään on tuumaväline. Need tunnused eristavad dinoflagellaate enamikust teistest eukarüootidest.

Puusul. Dinoflagellaatide tuikvakuool on tavapärasest keerukama ehitusega ja suurem ning seda nimetatakse *puusuliks*. Puusuleid on rakus tavaliselt kaks ja need avanevad raku pinnale viburi juure läheduses. Kaks puusulit töötavad vahelduvas rütmis. Magevee liikidel on see rütm kiirem ja mereliikidel taas harvem. See on seletatav merevee suurema osmootse rõhuga, mis on lähedasem osmootsele rõhule rakkude sees.

Trihhotsüstid ja mukotsüstid. Trihhotsüstid paiknevad rakuseinas olevate pooride all, pantsri plaatide vahel. Ärrituse korral paiskavad nad välja portsu lima või nõelja moodustise mis paralüeerib ründajat. Trihhotsüstid või nendega analoogilised organellid ei ole sugugi harvad protistide hulgas, kuid nende detailne struktuur on tavaliselt üsna rühma spetsiifiline.

Pigmentatsioon. Fotosünteesilistel dinoflagellaatidel on klorofüllid *a* ja *c2* (*c1* tavaliselt puudub).

15.1.3 Ökoloogia

Dinoflagellaate on teada ca. 2000 kaasaegset liiki ja umbes sama palju fossiilseid liike. Need kuuluvad ca. 130

perekonda. Enamik kaasaegsetest liikidest on üherakulised monaadid, mis asustavad nii mere-, riimvee- kui mageveekogusid.

Paljudel planktilistel liikidel on mitmesuguse kujuga raku väljakasved. Osalt meenutavad need ränivetikate väljakasveid. Sageli peetakse neid kohastumuseks mis vähendab rakkude vajumiskiirust vees. Dinoflagellaadid saavad aga vajumist vältida ka aktiivselt ujudes, viburi abil. Seega võib dinoflagellaatide raku väljakasvete funktsioon olla hoopis rakkude pindala/ruumala suhet suurendada. See omakorda võimaldab efektiivsemat toitainete (nitraat, fosfaat) omastamist keskkonnast madalatel toitainete kontsentratsioonidel. Lisaks võivad väljakasved peletada potentsiaalseid herbivoore (fütoplanktonist toituvad organismid e.g. zooplankton).

Heterotroofid. Paljud dinoflagellaadid, ca. 50% on ilma kloroplastideta ja seega obligatsed heterotroofid. Peale selle on ka paljud fototroofsed liigid fakultatiivsed heterotroofid ja on võimelised fagotsütoosi teel neelama partikulist toitu nagu näiteks bakterid ja teised vetikad (miksotroofia).

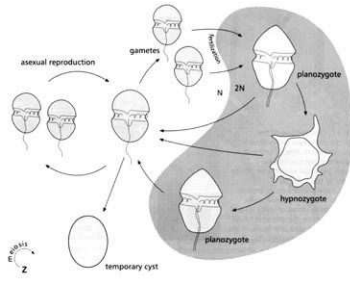
Levik. Dinoflagellaadid asustavad nii polaar, parasvöötme kui troopilisi veekogusid; laias laastus on nad siiski olulisemad soojemates vetes. Troopikas esinevad dinoflagellaadid planktonis aastaringselt, parasvöötmes moodustavad nad tüüpiliselt maksimumi hiliskevadel ja suvel. Nii parasvöötme meredes kui mageveekogudes järgneb tüüpiliselt ränivetikate kevadõitsengule dinoflagellaatide maksimum, seda siis juba (terminiliselt) kihistunumas ja toiteinetevaesemas keskkonnas (võrreldes ränivetikate maksimumiga). Dinoflagellaatide arvukus ja liigiline mitmekesisus on suurim ookeanide neriitilises (= ranniku lähedases) piirkonnas. Need piirkonnad on suhteliselt toitainerikkamad võrreldes okeaaniliste piirkondadega; toitained pärinevad kas maismaalt (jõgede kaudu) või appvellingu tulemusena sügavamatest kihtidest.

Okeaanilised. Dinoflagellaadid võivad asustada ka ookeanide keskosi, olles oluliseks komponendiks 'sügava klorofüllimaksimumi' fütoplanktonikooslustes. Need on toitainerikkaes tropiilistes ja subtroopiilistes meredes tavaliselt nii 57 – 150m sügavusel. Sügav klorofüllimaksimum on huvitav nähtus, mis tekib fotosünteesi veel võimaldava valguse ja alumistest kihtidest tulevate toitainete koosmõjul. Fütoplankterid, mis selles kihis elunevad, kuuluvad õige mitmesse rühma — peamiselt on need sinivetikad, haptofüüdid ja heterokandid. Heterotroofsed dinoflagellaadid asustavad sageli troopiliste oligotroofsete ookeanide keskosi (selts DINOPLANKTONIALES) ja on vahel

vägagi kummalise rakukujuga.

Bentilised. Kuigi suurem osa dinoflagellaate on planktilised, on osad ka bentilised. Osad liigid elavad meres rannikualadel liivakihi pindmistes osades (psammofüüdid). Bentilistest dinoflagellaatidest ehk ökoloogiliselt tähtsaimad on need, mis elavad endosümbiootiliselt selgrootute loomade kudedes: 'zooxanthella'. Sellel kooselul on imposantne tulemus: unikaalsed liitorganismid — korallid ja unikaalsed ökosüsteemid — korallriffid.

Õitsengud. Soodsates oludes võivad osad liigid paljunedu massiliselt ja kiiresti ning moodustada massiivseid õitsenguid. Vetikaõitsengud on mõnevõrra eksitav termin mitmel põhjusel. Esiteks – 'õitege' ega 'õitsemisega' ei ole siin midagi pistmist. Vetikad ei ole õistaimed. Vetikaõitsenguteks ehk lühidalt lihtsalt õitsenguteks (ka veeõitsenguteks) nimetatakse nende vohamist piirini, kus nad juba silmaga nähtavalt muudavad vee värvust. Olenevalt vetikate pigmentatsioonist on värvus kas rohekas (näiteks rohevetikate, sinivetikate puhul), pruunikas või punakas-pruun (dinoflagellaadid). Reeglina on õitsengutel ebameeldivuse alatoon — inimese seisukohalt on sellised vohamised reeglina ebameeldivad ja kahjulikud. Paljud õitsengud on tekitatud toksiliste vetikate poolt (osad sinivetikad, dinoflagellaadid, rafidiofüüdid, haptofüüdid ja isegi osad ränivetikad on toksilised). Osad dinoflagellaadid produtseerivad vägagi tugevaid toksine mis on ohtlikud nii inimesele kui mereelustikule. Seetõttu on nende massinemised üsna kurikuulsad ja kaasaja heaoluühiskondade üks akuutsemaid keskkonnaprobleeme. Dinoflagellaatide põhjustatud toksilised õitsengud on maailmamastaabis kurikuulsad. Eriti toksilised liigid (e.g. *Alexandrium tamarense*) võivad põhjustada keskkonna- ja terviseprobleeme isegi madalates kontsentratsioonides. Sellisel juhul ei ole tegemist klassikalise õitsenguga, kuna vee värvust nad ei muuda, kui paraku kasutatakse ikkagi terminit õitseng, mis seetõttu on oma algset sisu muutnud ja teatud määral devalveerunud. Vetikaõitsengud on kuum teema ja seetõttu kasutatakse seda terminit veidi ehk liiga liberaalselt. Isegi kui õitsengut põhjustav liik ei ole otseselt toksiline on massinemised ebameeldivad (lõhnaprobleemid, vetikamassi lagunemisel tekib vees hapnikupuudus, etc.). Vetikate massilisel vohamisel võib nii merede kui mageveekogude pindine veekiht muutuda rakkude rohkest hulgast pruunikas-punaseks. Selliste õitsengute kohta on ingliskeelses kirjanduses kasutusel termin *red tide*.



Joonis 15.II: Dinoflagellaatide elutsükkel skemaatiliselt.

Elutsükkel. Dinoflagellaatidele on omane elutsükkel kus vegetatiivne, aktiivselt paljunev staadium vaheldub tsüsti staadiumiga. Mäletatavasti moodustasid ka ränivetikad puhketsüste, peamiselt halbade keskkonnatingimuste saabudes. Nii tegid ka krüsofüüdid (vt peatükk 14.1.3) Võiks postuleerida, et kõigil parasvöötme planktoni vetikatel on elutsükkel mingi puhkestaadium. Kuigi, paljudel liikidel ei ole seda teada. Puhkestaadiumi olemasolu tingib keskkonnatingimuste varieerumine parasvöötmes – ikka ja jälle tuleb talv mis on vegetatiivseks kasvuks ebasobiv. Ja seda mitte niivõrd madala temperatuuri pärast, mis veel nii ehk teisiti palju alla nulli langeda ei saa, kuivõrd valguse vähesuse tõttu.

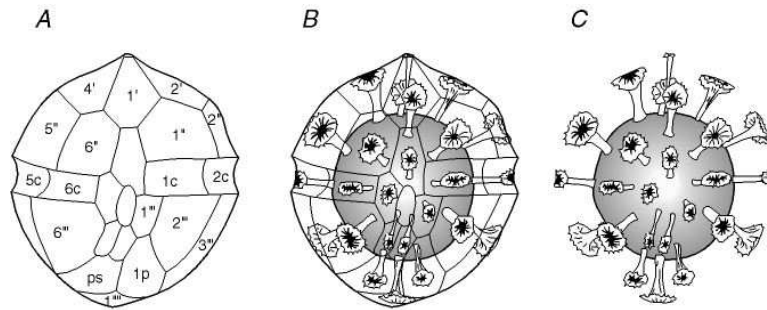
Dinoflagellaatide vegetatiivsed rakud on haploidsed ja vegetatiivne paljunemine toimub lihtsa rakkude jagunemise teel (Joonis 15.II). Teatud keskkonnatingimused põhjustavad vegetatiivsel populatsioonil gametogeneesi. Tüüpiliselt on sellisteks tingimusteks mingi mineraaltoitainete lõppemine vees. Gametogeneesi käigus moodustuvad vegetatiivsetest rakkudest gameedid. Gameedid võivad olla vegetatiivsete rakkudega morfoloogiliselt sarnased, kuid tihti on nad veidi väiksemad ja nende ujumise stiil on veidi vilkam. Vastassugupoole gameedid ühinevad ja moodustavad diploidse sügooti — *planosügooti*. Planosügoot on vegetatiivsetest rakkudest tavaliselt veidi suurem (raku maht on kahe gameedi summa), veidi tugevamalt pigmenteerunud ja mikroskoobis äratuntav kahe pikiviburi järgi. Seega on dinoflagellaatide planosügootidel kolm viburit – üks ristvibur ja kaks pikiviburit. Planosügoot ujub teatud aja ja moodustab seejärel paksuseinalise puhketsüsti *hüpnosügooti* ehk *hüpnospoori*. Hüpnosügooti moodustamisele eelneb suurem ümberkorraldus raku siseehituses. Peamiselt moodustuvad suured varuainete tagavarad mis peavad tagama tsüstile vajaliku energiavaru pikema perioodi vältel. Tsüstid vajuvad veekogu põhja ja ladestuvad põhjamudas. Reeglina ei ole värske hüpnosügoot veel küps tsüst, s.t. valmis idanema. Hüpnosügooti moodustumisele järgneb teatud *küpsemisperiood* ja alles pärast seda on tsüst võimeline uuesti idanema.

Küpsemisperioodi pikkus sõltub liigist, aga tõenäoliselt ka konkreetsetest keskkonnatingimustest. See võib olla praktiliselt olematu (paar päeva) ja pikim teadaolev on üle aasta (*Alexandrium tamarense* St. Lawrence lahe populatsioon). Küpsemisperioodi lõpp ei tähenda veel automaatselt idanemist. See tähendab, et tsüstid on füsioloogiliselt valmis idanema, kuid idanemist võib takistada ebasobiv keskkond. Tsüstid on sellisel juhul *ooteperioodis*. Pea alati takistab idanemist hapniku puudumine. Juba mõne sentimeetri sügavusel põhjamudas on keskkond anaeroobne ja seal olevad tsüstid reeglina ei idane. Nende tsüstide shansid ei ole aga igaveseks kadunud — põhja meiofauna pöörab muda pindmisi kihte pidevalt ringi ja nii võivad tsüstid taas hapnikurikkasse pinnakihti sattuda. Tavaliselt soodustab idanemise tõenäosust kõrgem temperatuur (s.t. paar kraadi kõrgem kui see on veekogu põhjas, ca. 4 °C), samuti valgus. Osadel liikidel on minimaalne hulk valgust idanemiseks absoluutselt vajalik. S.t. nad on võimelised idanema vaid suhteliselt madalates veekogudes või juhul kui veekeerised (turbulents) nad sette pinnalt pindmistesse valgustatud kihtidesse toovad. Kui küpsemisperiood ja ooteperiood on möödas, siis tsüstid idanevad. Tsüsti kest avaneb paigast mida nimetatakse *arheopüülik* ja rakk väljub kestast amööboidselt. Sellist raku nimetatakse *planomeiotsüüdiks* ja see on diploidne nagu tsüstki. Üsna ruttu kasvatab planomeiotsüüt omale uue pantsri ja seejärel toimub kaks kiiret raku jagunemist, millest teine on reduktsioonijagunemine ja millega taastatakse vegetatiivsed haploidsed rakud. Tekib uus vegetatiivne populatsioon ja kogu ring algab uuesti.

Paleoökoloogia. Dinoflagellaatide tsüstid on hästi fossiliseeruvad ja tähtsateks stratigraafilisteks ja paleoökoloogilisteks markeriteks. Mäletatavasti oli sama lugu ka ränivetikatega, kusjuures seda nii magevees kui meres. Ka krüsofüütide ränist statospoorid on olulisteks paleoökoloogilisteks indikaatoriteks, kuid pea-asjalikult magevetes. Dinoflagellaatide tsüstid pakuvad erilist huvi nafta geoloogiale ja kaasajal on rohkem dinoflagellaatide süsteematikuid naftakompaniide leival kui neid võib leida akadeemilistes asutustes.

Dinoflagellaatide fossiliseerunud tsüstid on tavalised Triase (230 milj. a. tagasi) ja hilisemates setetes. Vanimad tsüstid on teada Siluri setetest (410 milj. a. tagasi), võimalik et ka juba hilisest Kambriumist (600 milj. a. tagasi).

Kemoluminestsents. Veel üks dinoflagellaatide omapära on see, et osad meres elavad liigid on luminesseeruvad. Tuntumad on *Noctiluca scintillans*, *Gonyaulax polyedra* *Pyrodinium bahamense* ja mitmed perekonna *Pyrocystis* esindajad. Nende massesinemiste korral võib



Joonis 15.12: Dinoflagellaadi tsüstide morfoloogia on vegetatiivsete rakkudega võrreldes sageli tundmatuseni muutunud. Sellele vaatamata on võimalik leida homoloogiaid. Vasakul on dinokondi theeka sekeem, kus numbrid tähistavad erinevaid pantsri plaate. Paremal on tsüsti skeem, tsüsti sein on tunduvalt väiksem (mis ei pruugi nii olla) ja kaetud ogadega millest iga vastab teatud pantsri plaadile.

kogu vee pind helendada.

Korallriffid. Eelmise sajandi keskel leiti, et arvukad pruunikas sümbiondid, mida nimetati terminiga *zooxant-bella*, on dinoflagellaadid. Tegemist on küllalt väikese hulga dinoflagellaadi liikidega, mis elavad sümbioosis korallidega, meriroosidega, meduusidega. Dinoflagellaatidel on seega keskne roll troopilise korallriffide mitmekesisuses ja ökoloogias.

Peatükk 16

Haptofüüdid

Haptofüüdid (sün. prümnesiofüüdid) kuulusid kuni 1962 aastani CHRYSOPHYCEAE klassi. Siis eraldas tuntud Taani teadlane, **Tyge Christensen**, nad omaette klassi HAPTOPHYCEAE (sün. PRYMNESIOPHYCEAE).

Haptofüüdid on planktilised, kahe viburiga ja *haptoneemaga* monaadid; harvem moodustavad limakolooniaid (e.g. *Phaeocystis*) Enamasti on haptofüüdid mereorganismid. Ca 45% troopilise Atlandi ookeani fütoplanktoni rakkudest on haptofüüdid. Paljud on ka eurühaliinsed ja üksikud liigid esinevad isegi magevees. Enamasti on tegemist väikeste, nano suuruses rakkudega (2 – 20µm. Liikide määremine on enamasti tehtav ainult elektronmikroskoobi abil.

16.1 Raku ehitus

16.1.1 Vibur

Haptofüütidel ei ole heterokontset flagellatsiooni. Selle tunnuse puudumise tõttu eraldatigi haptofüüdid stramenopiididest. Enamikul liikidel on kaks siledat, ühepikkust viburit. Erand on selts PAVLOVALES, kus viburid on eri pikkusega.

Ujudes võivad viburid olla suunatud piki raku külgi tahapoolle ja laineliselt lüüa (sellisel juhul liigub rakk viburite kinnituskoha suunas). Alternatiivselt on viburid sirutunud ettepoole ja rakk ujub viburite kinnituskohale vastupidises suunas. Enamasti rakk ujub lühikese maa, siis teeb kiire asendi muutuse ja muudab järsult ujumissuunda.

Kui viburid on ühepikkused, siis on nad oma liigutustes sümmeetrilised (*bomodünaamilised*). Perekonnal *Pavlova* näiteks on viburid eri pikkusega ja töötavad erinevalt, viburid on *heterodünaamilised*. *Pavlova* pikem vibur teeb 8 või 5 kujulisi liigutusi, lühem vibur lohiseb lihtsalt järele.

16.1.2 Haptoneema - haptofüütide unikaalne organell.

Haptoneema väljub rakust viburite vahelt, on viburist peenem ja teistsuguste omaduste ning talitusega. Esmalpilgul võiks haptoneemat kolmandaks viburiks pidada, kuid oma ehituselt on ta viburist väga erinev; arvatavalt on ta erinev ka tekkelt, nii et *tegemist ei ole viburi homoloogiga*. Osadel liikidel on haptoneema kaunis redutseerunud, e.g. *Imantonia rotunda*, *Hymenomonas roseola*. Teistel aga on haptoneema väga pikk, e.g. *Cbrysochromulina parva* haptoneema on 80µm pikk, ületades enam kui kümnekordselt raku enda diameetrit.

Haptoneema ehitus.

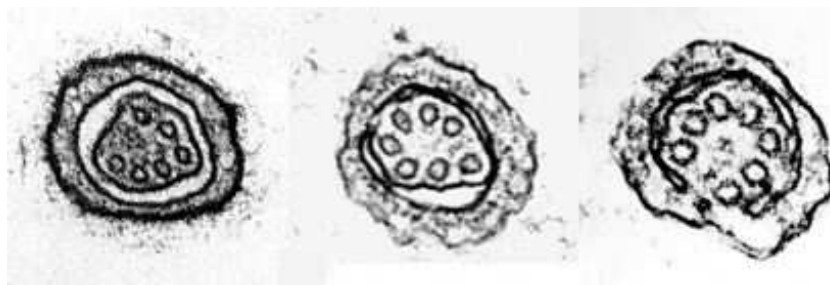
Haptoneema ristlõikes näeme kolme kontsentrilist membraani, mis ümbritsevad seitset mikrotorukest sisaldavat südamikku. Sisemise ja keskmise membraani vahele jääb vesiikul, mis jätkub kogu südamiku ulatuses ja üle otsagi. Joonisel 16.1 on näha kolm läbilõiget haptoneema eri piirkondadest.

Enamasti on haptoneema kaetud väikeste orgaanilisest aineest soomustega, nagu ka kogu haptofüüdi rakk. Sageli on haptoneema võimeline vedrutaoliselt kokku tõmbuma, näiteks kui rakk ujub (vt joonis 16.2).

Haptoneema funktsioonid.

Haptoneema otstarve pole päris selge. Vahel on haptoneema kinnitusorganelliks, vahel saagi haaramise vahendiks. Ilmselt ehk ei maksagi mingilt organellilt tingimata ühte ja unikaalset funktsiooni otsida. Tegemist võib ju olla ka polüfunktsionaalse organelliga – analoogiliselt näiteks kasvõi elevanti londiga, seegi ju polüfunktsionaalne moodustis!

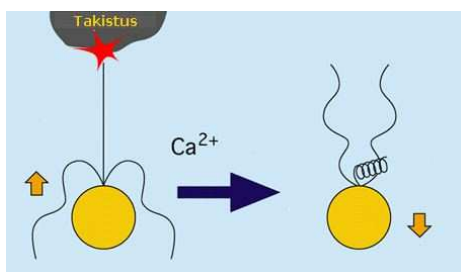
Haptoneema võib olla rakule ajutiseks substraadile kinnitumise organelliks. Või võib rakk haptoneema abil



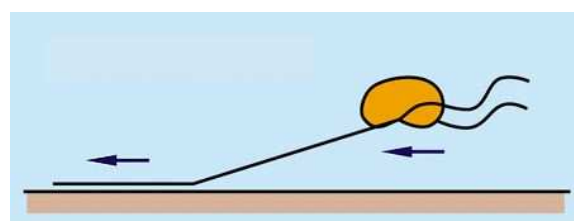
Joonis 16.1: Haptoneema läbilõige kolmest erinevast kohast, nähtuna elektronmikroskoobis (TEM). Vasakpoolne on haptoneema keskosast, keskmine ja parempoolne haptoneema kinnituskoha lähedalt. Selgelt on näha kolm kontsentrist membraani, mis ümbritsevad seitsmet mikrotoorukest sisaldavat südamikku.



Joonis 16.2: Haptofüüdid (*Chrysochromulina* sp.) kokkurullunud haptoneemaga (nool).



Joonis 16.3: Skeemil on kujutatud, kuidas haptoneema võib aidata ujul rakul orienteeruda keskkonnas. Normaalset ujudes on haptoneema sirutunud ettepoole. Põrgates vastu takistust rullub haptoneema kokku, signaal antakse edasi rakule, mis põhjustab teatud membraanide potentsiaali muutust ja läbilaskvuse muutust kaltsiumi ioonidele. See omakorda muudab viburite tööd ja rakk ujub teises suunas, takistusest eemale.



Joonis 16.4: Haptoneema kasutamine substraadil 'roomates'. Võimalik, et nii otsib haptofüüt sobivaid toiduosakesi

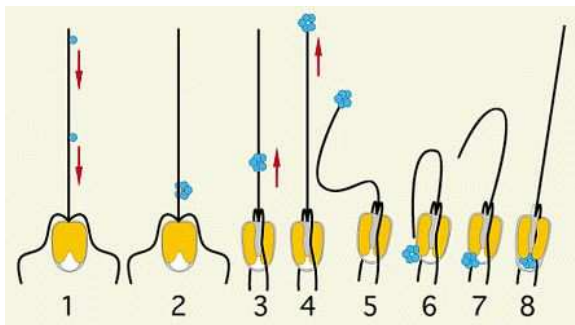
substraadil 'roomata' nagu kujutatet joonisel 16.4. Võimalik, et sellisel viisil leiab – otsib rakk toiduks sobivaid substraadile kinnitunud baktereid.

Suhteliselt hiljuti avastati veel üks omapärane haptoneema funktsioon: saagi (bakterite) haaramine ja kontsentreerimine. Seda kujutavad joonised 16.5 ja 16.6. Siinjuures tasub meenutada, et ka näiteks krüsofüütidel oli raku tagumises osas suurem varuaine krüsolaminariini vesiikul, mis samuti toimib toitevakuoolina (vt peatükk 14.1).

Seega on (paljud) haptofüüdid **miksootroofsed** organismid. Jällegi ühine joon krüsofüütidega. Miksootroofia on edukas toitumisstrateegia mineraaltoitainete vaeses keskkonnas. Mäletatavasti asustasid ka küsofüüdid reeglina suhteliselt oligotroofseid (mage)veekogusid. Haptofüüdid on taas olulisel kohal oligotroofsete ookeanide keskosa fütoplanktonis, mis on veelgi toitainete vaesem kui seda on kuitahes oligotroofne mageveekogu.

16.1.3 Kloroplasti ehitus

Haptofüütidel on kaks lapikut kloroplasti. Kloroplastikate on neljamembraaniline (haptofüüdid on sekundaarseste plastiididega). Kloroplasti kahte välimist membraani nimetatakse ka kloroplasti endoplasmaatiliseks retiikulumiks (CER); välimine membraan on ühine tuumakatte välismembraaniga.



Joonis 16.5: Esmalt, haptoneema tipp kleepub planktonis vabalt elava bakteri külge. Seejärel saak 'libistatakse' haptoneema aluse juurde kuhu see jääb ootama lisa 'saagi' saabumist. Sedapsi kogutakse haptoneema aluse juurde õige mitu bakterit, kuni koguneb juba teatud bakterite agregaat. Seejärel 'libistatakse' see agregaat tagasi haptoneema tippu. Haptoneema paindub ja selle tipus olev bakterite agregaat suunatakse raku tagumise osa rakumembraani juurde. Seal neelatakse kogu agregaat rakku, kus see läheb raku tagumises osas olevasse krüsolaminariini vesiikulisse, mis toimib ka seedevaluolina. Saak seeditakse.

Kloroplastis on tülakoidid kolmekaupala lamellideks pakitud, kuid erinevalt fototroofsetest stramenopiilidest puudub haptofüütidel **vöölamell**. Vöölamell on teistest eraldi asetsev tülakoidide lamell mis paikneb pastiidis perifeerselt, ümbritsedes kõiki teisi lamelle (Joonis 16.8). Üldjuhul on igas kloroplastis pürenoid, tavaliselt on see läbistatud kahetülakoidilise lamelli poolt.

Pigmendid on sarnased krüsofüütidele ja ränivetikatele. Klorofüllid *a* ja *c*; klorofüll *b* puudub. Antennpigmentidest on olulised fükoksantiin ja selle derivaadid. Need varjutavad klorofüllil rohelist värvust ja seetõttu on rakud kollakas-pruunid.

16.1.4 Soomused

Haptofüütide üks iseloomulikumaid tunnuseid on raku katvad soomused. Enamikke liike katavad elliptilised, orgaanilisest ainest soomused. Soomused on struktuurilt väga erinevad ja see on liigispetsiifiline. Suuremat osa soomustega haptofüüte on võimalik liigini määrata ainult elektronmikroskoobis, kasutades soomuste ultrastruktuurseid tunnuseid

Soomuste üldine ehitus.

Erinevalt krüsofüütidest ei ole haptofüütidel ränisoomuseid. Soomused on orgaanilisest ainest ja need moodustuvad golgi vesiikulites. Krüsofüütide ränisoomused moodustuvad spetsiaalsetes rani ladestumise vesiikulites, mis on endoplasmaatilise retiikulumi derivaadid.

Orgaanilisel plaadil on keskelt serva ulatuvad ribad (e.g. *Chrysochromulina minor*, *C. parva*). Teistel liikidel on plaadid

servad ülespoole käärdunud ja need võivad olla pikenenud pikkadeks piikideks, mida on võimalik näha ka valgusmikroskoobis kui teha kuivpreparaat.

Samal liigil ja isendil võib olla mitut eri tüüpi soomuseid (kuni neli tüüpi) ja need võivad asetseada üksteise peal kihiti. Teatud haptofüütidel on orgaanilisele soomusele ladestunud lubi — selliseid soomuseid nimetatakse **kokkoliitideks** ja neid kandvaid organisme **kokkolitoforiidideks**.

16.1.5 Kokkoliidid

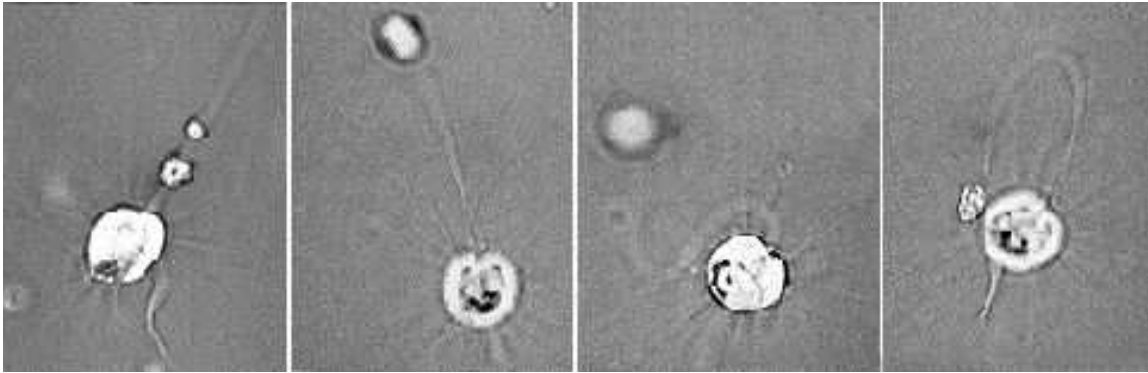
Kokkoliidid koosnevad orgaanilisest alusest (soomusest) ja sellele iseloomuliku mustrina ladestunud kaltsium karbonaadist. Algselt avastati kokkoliidid kui väikesed karbonaatsed kettakesed kriidiajastu lademetest. Esmalt arvati, et need on tekkelt anorgaanilist päritolu. 1898 a avastati, et need on pärit vetikatest. Suured kriidilademed, millest toodetakse ka seda kriiti, millega veel mõned aastad tagasi tahvlitele kirjutati, on moodustunud peaaesjalikult haptofüütide kokkoliitidest (ja hämmastaval kombel vahel ka ränivetikate pantsritest). Suurte kriidilademetega olemasolu viitab sellele, et geoloogilises minevikus on haptofüütidel olnud kaunikesti oluline roll maailmamere aineringses.

Looduses esineb veevaba CaCO_3 kahe teisendina: **kaltsiit** (romboedriline) ja **aragoniit** (ortorombiline). Need erinevad oma struktuurilt, kõvaduselt, tiheduselt, lahustuvuselt, jne. Kokkoliitides on enamasti kaltsiit. Olenevalt materjalist on kokkoliite kahte tüüpi. **Heterokokkoliidid** – CaCO_3 kristallid on morfoloogiliselt erineva ja komplekse struktuuriga. **Holokokkoliidid** – koosnevad sarnastest (sageli romboedrilistest) kristallidest. Hetero- ja holokokkoliidid võivad vahelduda sama liigi eri elutsüklites (e.g. *Coccolithus pelagicus*).

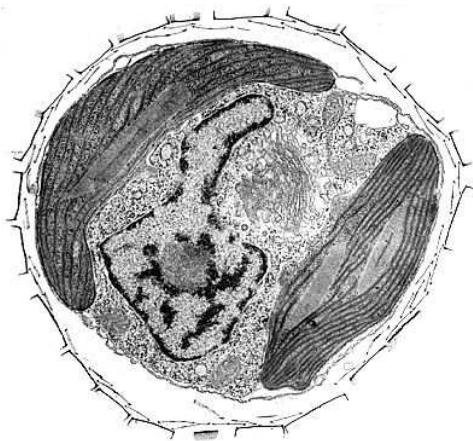
Heterokokkoliitidel on nii orgaaniline alusplaat kui pealislubi moodustunud samas golgi vesiikulis. Holokokkoliitidel on orgaaniline alus moodustunud golgi vesiikulis, kust see on transporditud raku pinnale ja alles siis ladestatakse sinna peale lubi.

Kokkolitoforiidid. on vetikad, mis kannavad kokkoliite. Kokkolitoforiidid on tavalised troopilistes meredes, kus CO_2 osarõhk on madal ja vesi CaCO_3 -st küllastunud või üleküllastunud, eriti pinnavesi. Kokkolitoforiidide arvukus muutub vastavalt CaCO_3 küllastusastmega. Polaarmeres on küllastus enamasti alla 90%.

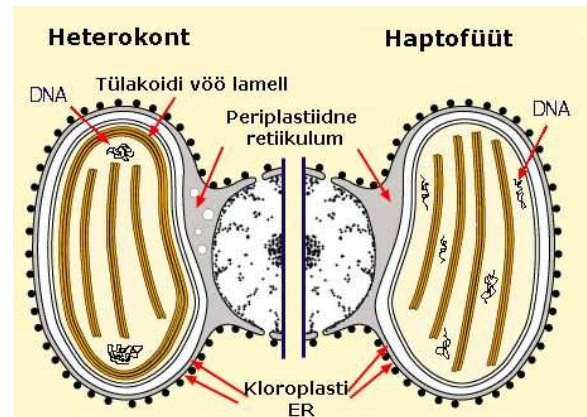
Väliseid kokkoliite saab eemaldada madaldades vee pH-d. Normaalsesse keskkonda tagasi sattudes kokkoliidid taastuvad, kusjuures uute kokkoliitide moodustumine ei eelda raku jagunemist.



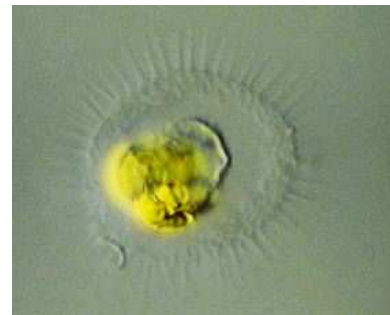
Joonis 16.6: Fotoseeria kujutab liiki *Chrysochromulina birta* haptoneema abil baktereid kogumas ja neelamas. Kõik ei ole kogu aeg päris hästi fookuses, kuid üldiselt peaks toimingute ajaline järgnevus selge olema ja see on seletatud ka joonisel 16.5.



Joonis 16.7: SEM läbilõiget haptofüüdi rakust. Selgelt on näha kaks lapikut kloroplasti, pürenoidid kloroplastides, tuum kloroplastide vahel ja golgi aparaat tuuma haru ja parempoolse kloroplasti vahel. Rakku ümbritseb orgaanilistest soomustest kate.



Joonis 16.8: Skeem võrdleb haptofüütide ja heterokontide kloroplasti ehitust. Erinevused on kloroplasti nukeloidi ehituses ja kloroplasti vöölamelli puudumises haptofüütidel. Ühised tunnused: tülakoidid on pakitud kolmekihiliselt lamellideks; kloroplastid on ümbritsetud nelja membraanilise kattega, millest kaks välimist, nn. kloroplasti endoplasmaatiline retiikulum (CER) on ühine tuumakatte välismembraaniga.



Joonis 16.9: *Chrysochromulina quadrikonta*, selts PRYMNESIALES.



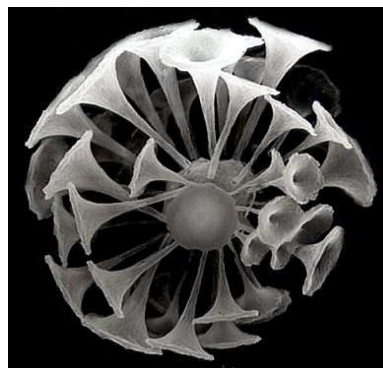
Joonis 16.10: *Pymnesium*, ka Läänemeres esinev perekond. Selle perekonna järgi on alternatiivne nimi ka kogu rühmal – prymnesiofüüdid (PRYMNESIOPHYCEAE)



Joonis 16.11: *Phaeocystis*, elustsüklis vaheldub üherakuline flagellaat, kokkoidne ehitustüüp ja palmelloidne limakoloonia. Just viimane on massilise esinemise korral suureks nuhtluseks, põhjustades näiteks tohutu suuri vahuvulle Põhja mere lõunakaldal. Seda nii turistidele imetlemiseks kui keskkonkaitsjatele peavaluks.



Joonis 16.12: *Emiliana huxleyi*, tähtsamaid (kaasajal ilmselt tähtsamim) kokolitoforiide (heterokokkoliitidega).



Joonis 16.13: *Discosphaera tubifera*, samuti heterokokkolitoforiid.



Joonis 16.14: *Algirosphaera oryza*, holokokkolitoforiid.



Joonis 16.15: Satelliidifoto: *Emeliana buxleyi* õitseng Skagerrakis.

Kas just sama olulisel kohal, kui Kriidi ja Juura ajastul, aga massilisi õitsenguid põhjustavad nad ikkagi. Peamine liik on *Emeliana buxleyi*, vaevalt kümnekond mirkonit läbimõõdus vetikas. Näiteks Põhjamerel ja Norra rannikul, samuti Skagerrakis on teada laiaulatuslikke *E. buxleyi* õitsenguid, mida võib näha nii kaldalt, merel laevaga sõites, kui kosmosest satelliidipiltidelt.

Kaldalt vaadates muudab *Emeliana buxleyi* õitseng vee salatiroheliseks. Tegemist ei ole siiski klorofülliga, vaid puhtalt füüsikalise nähtusega, valduse difraktsiooniga kokkoliitidel. Oluline on siin kokkoliitide suurus, et just sellise lainepikkusega valgus hajub ja osa sellest peegeldub tagasi. Tagasipeegeldunud difraktsiooni-valgus on ka see, mida *Emeliana* õitsengu puhul registreerivad satelliitide sensorid (mitte ei ole see klorofüllil spekter, nagu paljude teiste vetikate puhul).

Emeliana buxleyi on Maa ökosüsteemis sedavõrd oluline liik, et ainuüksi selle liigi uurimiseks on käivitatud mitmed suured programmid.

Läänemeres kokkoliitoforiide ei ole (liig madal soolsus). Meile lähim paik kus *Emeliana buxleyi* õitsenguid võib näha on Skagerrak, Norra ja Taani vaheline väin. Seda on näha ka alumiselt satelliidifotolt.

Peatükk 17

Eugleniidid

EUGLENOZOA hulka loetakse peamiselt eugleniide ja kintoplastiidseid.

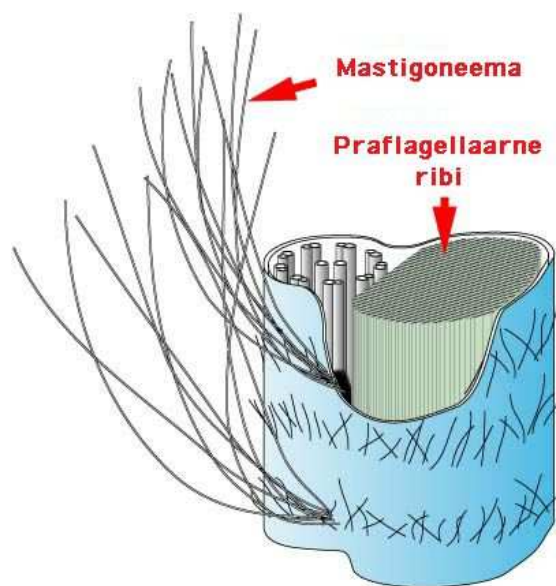
Eugleniidid ja kintoplastiidsed moodustavad koos monofüleetilise rühma, mida on tähistatud ka termini-ga Euglenozoa Cavalier-Smith, 1981. Eugleniidide ja kintoplastiidsete ühiteks tunnusteks on:

- Heterodünaamilised viburid mille aksoneemaga paralleelselt kulgeb *paraflagellaarne* ribi. Viburid väljuvad raku eesmisest osast süvendist. Viburitel on sageli peened karvakesed.
- Üksik mitokondrid.
- Rakuskeleti elementide — mikrotoruksede poolt toetatud *PELLIINKULA* ja rakuneel.
- Suletud mitoos (ortomitoos), s.t. tuumakate ei haju mitoosi ajal.
- Pseudopoodide puudumine; toidu omastamine toimub rakuneelu kaudu.
- Mitokondrid on ketasjate kristadega (DISCICHRISTATAE).
- Nii vabalt elavad kui parasiitsed, fototroofsed, heterotroofsed ja miksotroofsed.

Eugleniididel on plastiidide esinemine küllalt tavaline, kintoplastiididel puuduvad need alati. Samuti ei ole kintoplastiididel karbohidraatseid varuaineid, mis on väga levinud fototroofsetel eugleniididel (ja paljudel teistel fototroofsetel eukatüootidel, sealhulgas maismaataimedel).

17.1 Eugleniidid

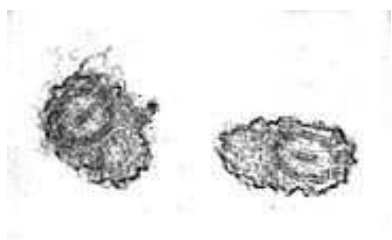
Eugleniidid või euglenofüüdid? Mõlemad on õiged, rõhuasetus on erinev. Eugleniidid on rühm eukarüootide evolutsiooni väga varajases staadiumis eristunud monaadseid



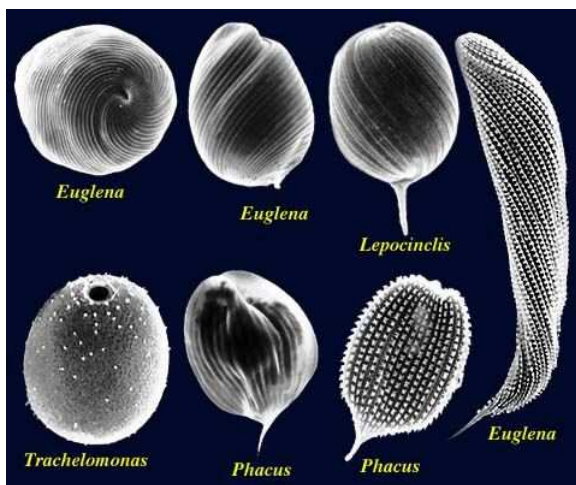
Joonis 17.1: EUGLENOZOA iseloomulik vibur. Vibur on kaetud peente karvadega (mastigoneema), kuid need on erinevad stramenopiilide kolmeosalisest mastigoneemast (v.t. Joonis 14.3). Unikaalne on viburi aksoneemaga paralleelselt kulgev 'paraflagellaarne ribi'.



Joonis 17.2: Euglenozoa vibur elektronmikroskoobis. Hästi on näha viburit kattev mastigoneema (karvakesed).



Joonis 17.3: Euglenozoa viburi paraflagellaarne ribi elektronmikroskoobis.



Joonis 17.4: Eugleniidide erinevaid vorme elektronmikroskoobis nähtuna.

protiste. Umbes pooled liikidest on heterotroofsed, pooled fototroofsed. Seega eugleniidid on üldisem nimetus, euglenofüüdid rõhutab rühma fototroofset osa.

17.1.1 Peamised tunnused

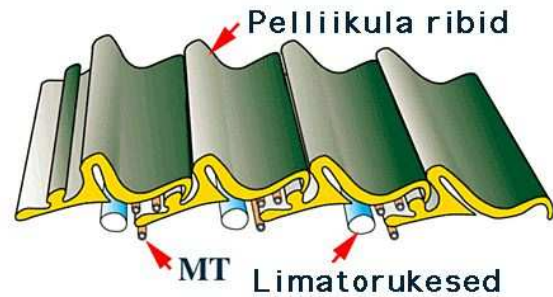
- Suurem osa eugleniididest on üherakulised flagellaadid ehk monaadid. Üksikutel liikidel on elustsükklis ka staadiumid, kus kogu rakk on limakapslis (palmeloidne staadium).
- Vibur väljub raku eesosas oleva õõnsuse ehk *ampulli* põhjast. *Ampull* koosneb kaelaosast ja selle taga olevast *reservuaarist*. Viburid väljuvad reservuaari põhjast. Enamasti on vibureid kaks, vahel on üks neist väga lühike ja jääb kogu oma pikkuses ampulli sisse. Raku liikumist tagab sellisel juhul pikem vibur. Viburil on üks rida väga peenikesi karvakesi (2 – 3µm pikad) ja lisaks sellele veelgi lühematest karvakestest viltjas kate (Joonis 17.1).
- Sarnaselt dinoflagellaatidele on kloroplasti kattes kolm membraani. Kloroplastikatte membraanid ei ole kunagi ühised tuumakattega ega ka endoplasmaatilise retiikulumiga.
- Fotosünteesilistel eugleniididel on tülakoidid kloroplastides enamasti kolmekihiliselt lamellides. See on nii ka stramenopiilide ja dinoflagellaatide kloroplastidel. Stramenopiilidel on üldjuhul ka völamell (S.t. kloroplasti perifeerses osas paiknev lamell mis ümbritseb kõiki teisi). Eugleniididel völamell puudub. Heterotroofsete eugleniididel kloroplastid teadagi puuduvad; nad toituvad kas fagotroofselt või saprotroofselt.
- Klorofüllidest on klorofüllid *a* ja *b*; selles osas on eugleniidid sarnased rohevetikatega. Klorofüll *c* puudub.
- Kuna klorofüllil ei varjuta antennpigmentid, siis paistavad eugleniidid mikroskoobis (ja ka tihedas kultuuris) erkrohelistena. Antennpigmentidest on olulisim β -karotiin, neoksantiin, diadinoksantiin; veel võib esineda ehinenoon, diatoksantiin, zeaksantiin.
- Oranzikas-punane silmtäpp on vabalt tsütoplasmas (vastandina stramenopiilidele kus silmtäpp on reeglina kloroplasti sees). Eugleniidide silmtäpp koosneb karotinoide sisaldavatest tilgaketest. Stramenopiilidest on samasuguse ehitusega silmtäpp eustigmatofüütidel, samuti osadel dinoflagellaatidel. Silmtäpp on reservuaari kohal otse vastu rakumembraani. Silmtäpi vastas paikneb pikem vibur, mille alusel



Joonis 17.5: **Euglenozoa** mitokondri elektronmikroskoobis. Mitokondri kristad, ehk sisemise membraani sissesopistised, on kettakujulised. Sellel fotol on suurem osa neist küll servavaates.

on laiend (fotoretseptor). Kontrastiks: stramenopiididel oli fotoretseptorit sisaldav laiend lühema viburi alusel.

- Varuaine on *paramüülön* (paramüülön-tärklis). See on β -1,3 glukaan ja paikneb graanulitena rakuplasmas. Paramüülõni graanulid on sageli rignikujulised, O-tähe sarnased. Pürenoid, kui see esineb, tungib kloroplastist välja; paramüülön moodustub sellisel juhul pürenoidi läheduses.
- Eugleniididele on iseloomulik rakku kattev *pellikula* ja selle unikaalne spiraalne struktuur. Mitte alati ei ole see valgusmikroskoobis nähtav (kuigi, väga hea skoobiga näeb ikka nii üht kui teist), küll aga elektronmikroskoobis. Pelliikulat katab rakumembraan. Pelliikula koosneb valgulise koostisega ribidest, mis katavad osaliselt üksteist ja katavad rakku spiraalselt. Peale selle on paljud eugleniidid kaetud õhukese limakihiga; lima eritub limakehakestest, mis paiknevad otse pelliikula all, ribide ühenduskohtades. Osadel liikidel on golgi aparaadist lähtuv limaeritus väga tugev ja selle tagajärjel võib moodustuda *palmelloidne rakk*.
- Interfaasi tuumas on kromosoomid kondenseerunud olekus (nagu ka dinoflagellaatidel) Eugleniidide tuuma jagunemine (mitoos) on küllalt erandlik. Mitoos on kinnine (s.t. tuumakate jääb kogu mitoosi kestel intaktseks) ja samuti säilib tuumake kogu mitoosi kestel.
- Enamik eugleniide on magevee organismid, mõned on ka merelised.



Joonis 17.6: Eugleniidide pelliikula ehitus skemaatiline. Selline lainjas pelliikula on eugleniididele unikaalne. MT – mikrotoruksed.

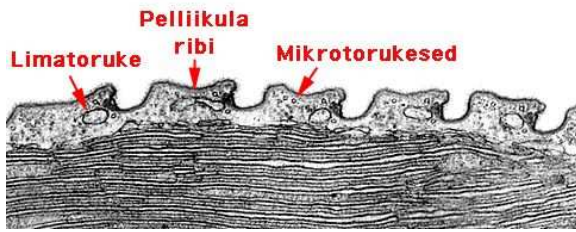
17.1.2 Eugleniidide levik

Eugleniide arvatakse olevat suurusjärgus umbes 40 perekonda ja üle 800 liigi [van den Hoek et al. \(1995\)](#). Toitumisel on eugleniidid fototroofsed, heterotroofsed ja mikotroofsed. Osad fototroofsed liigid (e.g. *Euglena*) võivad lisa orgaanilist ainet hankida osmotroofselt (saprootroofselt). Heterotroofsed liigid sõltuvad kas täielikult osmotroofiast (e.g. *Astasia*) või on fagotroofid (e.g. *Peranema*, *Entosiphon*). Viimasel juhul toituvad nad enamasti bakteritest, aga ka pisematest vetikatest; neil on spetsiaalne neel (tsütostoom ehk rakusuu).

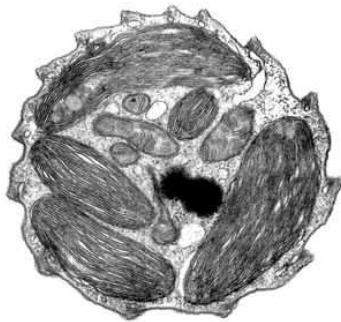
Looduses on eugleniidid tavaliselt hästi esinadatud väikestes tiikides ja loikudes; eelistavad sageli orgaanikarikaid (saprootroofseid) elupaiku. Osad perekonnad (e.g. *Eutreptia*, *Eutreptiella*) on merelised; peamiselt rannikualadel. Näiteks *Eutreptiella* võib massiliselt esineda nii Norra rannikul (soolsus 25 – 30‰) kui Läänemeres (soolsus 5 – 7‰) Võivad esineda ka küllalt massiliselt, põhjustades vee õitsengut. Plajud liigid elavad bentoses. Fototroofid võivad mudasel pinnal olla sedavõrd arvukad, et rohekas värvus on silmagagi nähtav.

17.1.3 Eugleniidide rakuseina ehitus

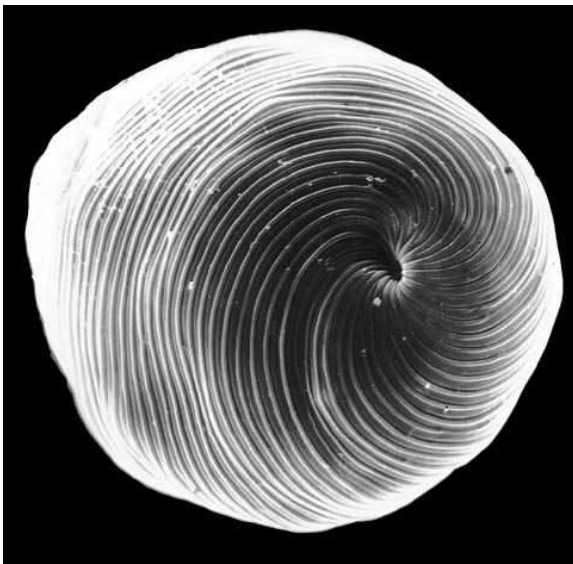
Eugleniididele on iseloomulik pelliikula (periplast) mis koosneb lamedatest ribadest ja katavad rakku spiraalselt. Need ribad paiknevad rakuplasmas, otse rakumembraani all. Naaberribad kattuvad osaliselt. Sisemisel ribal on kattuv osas spetsiaalne ribi, mis sobitub täpselt välimise riba kattuv osas oleva vao sisse, moodustades niiviisi liidese. Pelliikula ribad koosnevad peaaesjalikult proteiinidest (80%), vähem on lipiide ja süsivesikuid. Ribade all paiknevad mikrotoobulid (läbimõõduga 20 – 25nm).



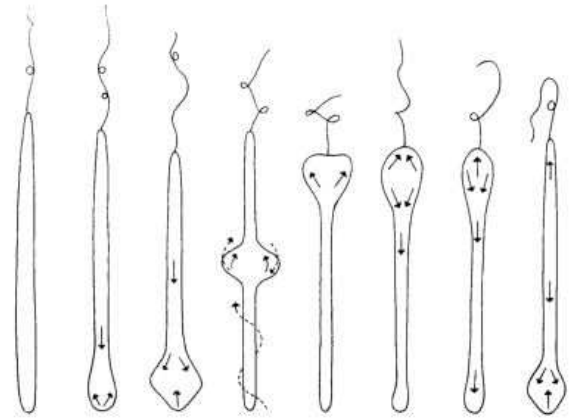
Joonis 17.7: Eugleniidide pelliikula ehitus elektronmikroskoobis. See triibuline pelliikula all on juba kloroplast.



Joonis 17.8: Ja veel üks vaade eugleniidide pelliikulale elektronmikroskoobis. Seekord läbilõige kogu rakust ristisuunas.



Joonis 17.9: Ja ikka veel üks vaade eugleniidide pelliikulale elektronmikroskoobis, seekord SEM. Viburid on ära tulnud ja see auk mis pais- tab on süvend, kust elaval rakul viburid väljuvad.



Joonis 17.10: Eugleniidne liikumine. NB! See ei ole mingi ujumise stiil, ega ka mitte substraadil roomamine ('gliding'), vaid mingi suhteliselt ebaefektiivne ja naljakas vingerdamine. Rakud käituvad sellisel juhul kaunis amöboidselt. Näiteks *Eutreptiella gymnastica*, mis esineb ohrtralt ka Läänemeres, harrastab sellist liikumist, eriti mikroskoobi preparaadis.

17.1.4 Eugleniidne liikumine

Lisaks viburi abil liikumisele on osadele eugleniididele iseloomulik spetsiifiline liikumisviis – euglenoidne liikumine. Selleks ei ole suutelised mitte kõik liigid, vaid ainult need millel on suhteliselt õhuke pelliikula (e.g. *Astasia*, *Eutreptiella gymnastica*). Nimelt, pelliikula ribad mitte ainult ei paindu ühenduskohtadest, vaid võivad ka üksteise suhte oma pikitelje suunal libiseda. Euglenoidse liikumise korral koondub rakuplasma esmalt raku tagumisse osasse, mille tagajärejel see laieneb. Laiend liigub seejärel raku apeksi suunas ja selle tulemusena liigub kogu rakk tagurpidi. Seejärel voolab rakuplasma taas raku tagumisse osasse ja kogu tsükkel kordub.

Vahel nimetatakse selliseid liike mis kasutavad euglenoidset liikumist metaboolseteks; minu meelest mõnevõrra eksitav nimi. Metaboolsed on ainult need eugleniidid, millel on periplast elastne. Paljudel liikidel on see jäik ja mingit euglenoidset liikumist ei ole.



Joonis 17.11: *Euglena*, ehk kõige tuntum nimi fototroofsete eugleniidide maailmas. Fotol on erakordselt hästi näha silmtäpp, kloroplastid, raku üldine kuju ja isegi tuum.



Joonis 17.12: *Eutreptiella* sellel perekonnale on iseloomulikud kaks eri pikkusega viburit; erinevalt perekonnast *Euglena*, kus vibureid on üks. *Eutreptiella* on ka mere vetikas (sealhulgas Läänemere), *Euglena* taas magevee perekond.

Kirjandus

- BALDAUF, S. L., MANHART, J. R., & PALMER, J. D. 1990. Different fates of the chloroplast *tuf* A gene following its transfer to the nucleus in green algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **87**, 5317-5321.
- BHATTACHARYA, D., & MEDLIN, L. 1995. The phylogeny of plastids: a review based on comparison of small-subunit ribosomal RNA coding regions. *J. Phycol.*, **31**, 489-498.
- BHATTACHARYA, D., SUREK, B., RÜSING, M., DAMBERGER, S., & MELKONIAN, M. 1994. Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rDNA of Zygnematales (Charophyceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **91**, 9916-9920.
- BHATTACHARYA, D., FRIEDL, T., & DAMBERGER, S. 1996. Nuclear-encoded rDNA group I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae. *Mol. Biol. Evol.*, **13**, 978-989.
- BOLD, H. C., & WYNNE, M. J. 1985. *Introduction to the algae. Structure and reproduction*. 2nd edn. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall.
- BOWER, F.O. 1908. *The origin of land flora*. London: Macmillan.
- BREMER, K. 1985. Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics*, **1**, 396-385.
- BREMER, K., HUMPRIES, D.J., MISHLER, B.D., & CHURCHILL, S. P. 1987. On cladistic relationships in green plants. *Taxon*, **36**, 339-349.
- CAVALIER-SMITH, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems*, **14**, 461-481.
- CHAPMAN, R. L. 1980. Ultrastructure of *Cephaleuros virescens* (Chroolepidaceae, Chlorophyta). II. Gametes. *Amer. J. Bot.*, **67**, 10-17.
- CHAPMAN, R. L. 1981. Ultrastructure of *Cephaleuros virescens* (Chroolepidaceae, Chlorophyta). III. Zoospores. *Amer. J. Bot.*, **68**, 544-556.
- CHAPMAN, R. L., & BUCHHEIM, M. A. 1991. Ribosomal RNA gene sequences: analysis and significance in the phylogeny and taxonomy of green algae. *Crit. Rev. Pl. Sci.*, **10**, 343-368.
- CHAPMAN, R. L., & BUCHHEIM, M. A. 1992. Green algae and the evolution of land plants: inferences from nuclear encoded rRNA gene sequences. *Biosystems*, **28**, 127-137.
- CHAPMAN, R. L., & HENK, M. C. 1986. Phragmoplast in cytokinesis of *Cephaleuros parasiticus* (Chlorophyta) vegetative cells. *J. Phycol.*, **22**, 83-88.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- DEVEREUX, R., LOEBLICH III, A. R., & FOX, G. E. 1990. Higher plant origins and the phylogeny of green algae. *J. Molec. Evol.*, **31**, 18-24.
- DROOP, M.R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*, **9**, 264-272.
- DUGDALE, R. C. 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnology and Oceanography*, **12**, 685-695.
- EPPLEY, R. W., ROGERS, J. N., & MCCARTHY, J. J. 1969. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **14**, 912-920.
- FOGG, G.E. 1991. The phytoplanktonic way of life. Tansley Review No. 30. *New Phytologist*, **118**, 191-232.
- FRIEDL, T. 1997. The evolution of green algae. *Pages 87-101 of: BHATTACHARYA, D. (ed), Origin of Algae and their Plastids*. Wien: Springer.
- GAJADHAR, A. A., MARQUARDT, W. C., HALL, R., GUNDERSON, J., CARMONA, E. V. A., & SOGIN, M. L. 1991. Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptobaculum cohnii* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates and ciliates. *Molecular and Biochemical Parasitology*, **45**, 147-154.

- GAUSE, G. F. 1964. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins.
- GAUSE, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Minneola, NY: William & Wilkins. Dover Publications.
- GRAHAM, L. E. 1983. *Coleochaete*: advanced green algae or primitive embryophyte? *Amer. J. Bot.*, **70**, 5.
- GRAHAM, L. E. 1984. An ultrastructural re-examination of putative multilayered structures in *Trentepoblia aurea*. *Protoplasma*, **123**, 1-7.
- GRAHAM, L. E. 1990. Phylum Chlorophyta; class Chlorophyceae; orders Chlorokybales, Klebsormidiales, Coeleochaetales. Pages 636-640 of: MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M., & CHAPMAN, D. J. (eds), *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones & Bartlett.
- GRAHAM, L. E. 1993. *Origin of land plants*. New York: J. Wiley & Sons, Inc.
- GRAHAM, L. E., & McBRIDE, G. E. 1975. The ultrastructure of multilayered structures associated with flagellar bases in motile cells of *Trentepoblia aurea*. *J. Phycol.*, **11**, 86-96.
- GRAHAM, L. E., & WILCOX, L. W. 1983. The occurrence and phylogenetic significance of putative placental transfer cells in the green algae *Coleochaete*. *Amer. J. Bot.*, **70**, 113-120.
- GRAHAM, L. E., DELWICHE, L. W., & MISHLER, B. 1991. Phylogenetic connections between the 'green algae' and the 'bryophytes'. *Adv. Bryol.*, **4**, 213-244.
- GRAHAM, L. E., & WILCOX, L. W. 2000. *Algae*. Princeton University Press.
- GRAMBLAST, L. J. 1974. Phylogeny of the Charophyta. *Taxon*, **23**, 463-481.
- GRANT, M. C. 1990. Phylum Chlorophyta; class Chlorophyceae; order Charales. Pages 641-648 of: MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M., & CHAPMAN, D. J. (eds), *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones & Bartlett.
- HARRIS, G. P. 1986. *Phytoplankton Ecology. Structure, Function and Fluctuation*. Chapman and Hall.
- HOSHAW, R. W., McCOURT, R. M., & WANG, J.-C. 1990. Phylum Conjugophyta. Pages 119-131 of: MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M., & CHAPMAN, D. J. (eds), *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones & Bartlett.
- HUISMAN, J., & WEISSING, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillation and chaos. *Nature*, **402**, 407-410.
- HUSS, V. A. R., & KRANZ, H. D. 1997. Charophyte evolution and the origin of land plants. Pages 103-114 of: BHATTACHARYA, D. (ed), *Origin of Algae and their Plastids*. Wien: Springer.
- HUTCHINSON, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*, **95**, 137-145.
- KARSTEN, G., FITTING, H., SIERP, H., & HARDER, R. 1936. *Strasburger - Lebreuch der Botanik für Hochschulen*. Vol. 19th. Stuttgart: G. Fisher.
- KIES, L. 1979. Zur systematischen Einordnung von *Cyanophora paradoxa*, *Gloeochate wittrockiana* und *Glaucocystis nostochinearum*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **92**, 445-454.
- KRANZ, H. D., & HUSS, V. A. R. 1996. Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: evidence from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences. *Pl. Syst. Evol.*, **202**, 1-11.
- KRANZ, H. D., MIKS, D., SIEGLER, M.-L., CAPESIUS, I., SENSEN, C. W., & HUSS, V. A. R. 1995. The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA sequences. *J. Molec. Evol.*, **41**, 74-84.
- KUKK, E. 1970. Vetikad. Pages 193-275 of: KALDA, A. (ed), *Botaanika II*. Tallinn: Valgus.
- LEHMAN, J. T., & SCAVIA, D. 1982. Microscale patchiness of nutrients in plankton communities. *Science*, **216**, 729-730.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press.
- LOKHURST, G. M., & STAM, W. 1985. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in *Klebsormidium mucosum* nov. comb., formerly *Ulothrix verrucosa* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, **21**, 466-476.
- LOKHURST, G. M., SLUIMAN, H. J., & STAM, W. 1988. The ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the sarcinoid *Chlorokybus atmophyticus* (Chlorophyta, Charophyceae) revealed by rapid freeze fixation and freeze substitution. *J. Phycol.*, **24**, 237-248.

- LÖFFELHARDT, W., & BOHNERT, H. J. 1994. Molecular biology of cyanelles. *Pages 65-89 of: BRYANT, D. A. (ed), The molecular biology of cyanobacteria.* Dordrecht: Kluwer Academic.
- MALEK, O., LÄTTIG, K., HIESEL, R., BRENNICKE, A., & KNOOP, V. 1996. RNA editing in bryophytes and a molecular phylogeny of land plants. *EMBO J.*, **15**, 1403-1411.
- MALIN, G., & KIRST, G.O. 1997. Algal production of dimethyl sulfide and its atmospheric role. *Journal of Phycology*.
- MANHART, J. R. 1994. Phylogenetic analysis of green plant *rbc L* sequences. *Molec. Phylogenet. Evol.*, **3**, 114-127.
- MANHART, J. R., & PALMER, J. D. 1990. The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algal ancestors of land plants. *Nature*, **345**, 268-270.
- MATTOX, K. R., & STEWART, K. D. 1984. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. *Pages 29-72 of: IRVINE, D. E. G., & JOHN, D. M. (eds), Systematics of the green algae.* London: Academic Press.
- MCCOURT, R. M., KAROL, K. G., KAPLAN, S., & HOSHAW, R. W. 1995. Using *rbc L* sequences to test hypothesis of chloroplast and thallus evolution in conjugating green algae (Zygnematales, Charophyceae). *J. Phycol.*, **31**, 989-995.
- MCCOURT, R. M., KAROL, K. G., GUERLESQUIN, M., & FEIST, M. 1996. Phylogeny of extant genera in the family Characeae (Charales, Charophyceae) based on *rbc L* sequences and morphology. *Amer. J. Bot.*, **83**, 125-131.
- MELKONIAN, M. 1982. The different types of motile cells within the Chlorococcales Chlorosarcinales: taxonomic implications. *Br. Phycol. J.*, **17**, 236.
- MELKONIAN, M. 1989. Flagellar apparatus ultrastructure in *Mesostigma viride* (Prasinophyceae). *Pl. Syst. Evol.*, **164**, 93-122.
- MELKONIAN, M., & BERNS, B. 1983. Zoospore ultrastructure in the green alga *Friedmannia israelensis*: an absolute configuration analysis. *Protoplasma*, **114**, 67-84.
- MISHLER, B. D., & CHURCHILL, S. P. 1985. Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics*, **1**, 305-328.
- MOESTRUP, Ø. 1978. On the phylogenetic validity of the flagellar apparatus in green algae and other chlorophyll a and b containing plants. *Biosystems*, **10**, 117-144.
- PATTERSON, D. J. 1989. Stramenopiles: chromophytes from a protistan perspective. *Pages 357-379 of: LEADBEATER, B. S. C., & DIVER, W. L. (eds), Chromophyte algae: problems and perspectives.* Oxford: Clarendon Press.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1969. The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells. *Cytobios*, **1**, 257-280.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1972a. Cell division in *Klebsor midium subtilissimum* (formerly *Ulothrix subtilissima*) and its possible phylogenetic significance. *Cytobios*, **6**, 167-184.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1972b. Variation in mitosis and cytokinesis in plant cells: its significance in the phylogeny and evolution of ultrastructural systems. *Cytobios*, **5**, 59-77.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1975. *Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera.* Massachusetts: Sinauer.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1979. Electron microscopy and the phylogeny of green algae and land plants. *Amer. Zool.*, **19**, 545-554.
- PICKETT-HEAPS, J. D., & MARCHANT, H. J. 1972. The phylogeny of the green algae: a new proposal. *Cytobios*, **6**, 255-264.
- PORTER, K.G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American Scientist*, **65**, 159-170.
- RAGAN, M. A., PARSONS, T. J., SAWA, T., & STRAUS, N. A. 1994. 18S ribosomal DNA sequences indicate a monophyletic origin of Charophyceae. *J. Phycol.*, **30**, 490-500.
- RAUBEN, L. A., & JANSEN, R. K. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants. *Science*, **255**, 1697-1699.
- RAVEN, P. H., EVERT, R. H., & EICHORN, S. E. 1992. *Biology of plants*. 5th edn. New York: Worth Publishers.
- REMY, W. 1982. Lower devonian gametophytes: relation to the phylogeny of land plants. *Science*, **215**, 1625-1627.
- ROBERTS, K. R. 1984. The flagellar apparatus in *Batophora* and *Trentepohlia* and its phylogenetic significance. *Pages 331-341 of: IRVINE, D. E. G., & JOHN, D. M. (eds), Systematics of the Green Algae.* London: Academic Press.

- ROGERS, C. E., MATTOX, K. R., & STEWART, K. D. 1980. The zoospore of *Chlorokybus atmophyticus*, a carophyte with sarcinoid growth habitat. *Amer. J. Bot.*, **67**, 774-783.
- ROGERS, C. E., DOMOZYCH, D. S., STEWART, K. D., & MATTOX, K. R. 1981. The flagellar apparatus of *Mesostigma viride* (Prasinophyceae): multilayered structures in a scaly green flagellate. *Plant. Syst. Evol.*, **138**, 247-258.
- SCHENCK, H., KARSTEN, G., JOST, L., & FITTING, H. 1917. *Strasburger - Lebreuch der Botanik für Hochschulen*. Vol. 13th. Stuttgart: G. Fisher.
- SCHUSTER, R. 1966. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian*. New York: Columbia University Press.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst tech J*, **27**, 623-656.
- SHELDON, R. W., PARKASH, A., & SUTCLIFFE, W. H. JR. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*.
- SLUIMAN, H. J. 1983. The flagellar apparatus of the zoospore of the filamentous green algae *Coleochaete pulvinata*: absolute configuration and phylogenetic significance. *Protoplasma*, **115**, 160-175.
- SLUIMAN, H. J. 1985. A cladistic evaluation of the lower and higher green plants (Viridiplantae). *Molec. Biol. Evol.*, **4**, 217-258.
- SLUIMAN, H. J. 1991. Cell division in *Gloeotilopsis planctonica*, a newly identified ulvophycean algae (Chlorophyta) studied by freeze fixation and freeze substitution. *J. Phycol.*, **27**, 291-298.
- SLUIMAN, H. J., ROBERTS, R. K., STEWART, K. R., & MATTOX, K. R. 1983. Comparative cytology and taxonomy of the Ulvophyceae. IV. Mitosis and cytokinesis in *Ulothrix* (Chlorophyta). *Acta. Bot. Neerl.*, **32**, 257-269.
- STEINKÖTTER, J., BHATTACHARYA, D., SEMMELROTH, I., BIBEAU, C., & MELKONIAN, M. 1994. Prasinophytes form independent lineages within the Chlorophyta: evidence from ribosomal RNA sequence comparisons. *J. Phycol.*, **30**, 340-345.
- STEWART, K. D., & MATTOX, K. R. 1975. Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some considerations of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. *Botanical Reviews*, **41**, 104-135.
- STEWART, W. N., & ROTHWELL, G. W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. 2nd edn. New York: Cambridge University Press.
- SUREK, B., BEEMELMANNS, U., MELKONIAN, M., & BHATTACHARYA, D. 1994. Ribosomal RNA sequence comparisons demonstrate an evolutionary relationship between Zygnematales and charophytes. *Pl. Syst. Evol.*, **191**, 171-181.
- TAYLOR, T. N. 1982. The origin of land plants: a paleobotanical perspective. *Taxon*, **31**, 155-177.
- TILMAN, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Prentice Hall.
- VAN DEN HOEK, C., MANN, D. G., & JAHNS, H. M. 1995. *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- VANDERMEER, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 107-132.
- VERITY, P. G., VILLAREAL, T. A., & SMAYDA, T. J. 1988. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii* - I. Abundance, biochemical composition, and metabolic rates. *Journal of Plankton Research*, **10**, 219-248.
- WILCOX, L. W., FUERST, P. A., & FLOYD, G. L. 1993. Phylogenetic relationships of four charophycean green algae inferred from complete nuclear-encoded small subunit rRNA gene sequences. *Amer. J. Bot.*, **80**, 1028-1033.
- ZEHMAN, F. W., THERIOT, E. C., ZIMMER, E. A., & CHAPMAN, R. L. 1990. Phylogeny of the Ulvophyceae (Chlorophyta): cladistic analysis of nuclear-encoded rRNA sequence data. *J. Phycol.*, **26**, 700-710.

Indeks

- abüssaal, 14
- aerofüüdid, 59
- afootiline kiht, 12
- akineet, 50
- akronemaatiline vibur, 94
- alginaat, 107, 108
- algoloogia, 8
- allofükotsüaniin, 45
- alveool, 109
- ambiregnaalsed rühmad, 9
- amfiesmaalsed vesiikulid, 110
- ampull, 124
- amüloplastid, 75
- anatoksiin, 51
- anisogaamia, 7, 66
- aplanogameedid, 66
- aplanosporid, 6, 66
- apvelling, 14, 103
- areool, 103
- argoniit, 75, 119
- arheopüül, 115
- auksotroofia, 4, 36
- autokoloonia, 6
- autosporid, 6, 66, 72
- autotroofia, 36

- bakterivooria, 91, 92, 94
- bathüaal, 14
- bentos, 12
- biogeokeemia, 34

- Centrales, 102
- Chlorobionta, 58
- Chloromonadophyceae, 98
- Chrysophyceae, 88
- cingulum, 110
- Coriolise jõud, 15
- costae, 103
- Cyanophyta, 44

- desmokont, 111
- dinokaarüon, 113
- dinokont, 111

- dinophüsoid, 112
- Droop'i mudel, 31

- ehitustüüp
 - amöboidne, 5
 - kokkoidne, 5, 113
 - koloonialine, 5
 - monaadne, 5
 - niitjas, 5
 - palmelloidne, 5, 113
 - sifonaalne, 5
 - sifonokladiaalne, 5
 - tsöenotsüüt, 112
- ejektosoomid, 83
- Ekmani spiraal, 16
- eksospor, 51
- embrüofüüdid, 8
- endofüüdid, 12
- endoliidid, 12
- endospor, 51, 90
- endozoidsed vetikad, 12
- entsüsteerumine, 90
- epifüüdid, 12, 59
- epifüüt, 103
- epikoon, 111
- epilimnion, 13
- epipeelsed vetikad, 12
- epipelagiaal, 14
- episoom, 111
- epiteeka, 101
- epitheeka, 111
- estuaarid, 16
- eufootiline kiht, 12
- eugleniidid, 123
- Euglenozoa, 123
- eutroofne, 13

- fagotroofia, 36, 91
- flagellatsioon
 - stefanokont, 70, 73
- fossiilid, 103
- fotoautotroofia, 91
- fotoretseptor, 89, 107

- fototaksis
 negatiivne, 66, 89
 positiivne, 66, 89
 fototroofia, 4
 fragmentatsioon, 6
 fragmoplast, 61
 fukoidaan, 107
 fukoksantiin, 88, 107
 fükobiliin, 45
 fükobiliinid, 83
 fükobiliproteiin, 45
 fükobiliproteiinid, 81
 fükobilisoom, 45
 fükobilisoomid, 81
 fükobiont, 52
 fükoeerütriin, 45
 fükoloogia, 8
 fükoplast, 61
 fükotsüaniin, 45
 fütoplankton, 12

 gaasivakuoolid, 46
 gameet, 6, 7
 generatsiooniaeg, 26
 germinatsioon, 91
 Golgi aparaat, 94
 goniidium, 72

 haptoneema, 117
 herbivooria, 11, 36, 92
 herbivoorid, 114
 heterodünaamiline vibur, 117
 heterokokkoliit, 119
 heterokondid, 87
 heterotroofia, 36
 heterotsüst, 49
 holokokkoliit, 119
 homodünaamiline vibur, 117
 hormogoon, 51
 hulkraksus, 106
 hüpnospoor, 115
 hüpnosügoot, 115
 hüpokoon, 111
 hüpolimnion, 13
 hüposoom, 111
 hüpoteeka, 101
 hüpoteeka, 111

 IBZN, 9
 ICZN, 9
 idanemine, 91
 isogaamia, 7, 66

 isokont, 71
 istmus, 79

 K-strateegid, 28
 kaan, 101
 kaltsiit, 119
 karnivooria, 36
 karüogaamia, 6
 kasvukõver
 eksponentsiaalne, 26
 logistiline, 27
 kasvustrateegiad, 10
 keskkonnamahutavus, 26
 kloroplast
 parietaalne, 71
 kokkoliidid, 40, 119
 kokkoliit, 119
 kokolitoforiidid, 119
 koldvetikad, 88
 kompensatsioonisügavus, 13
 konkurents, 28
 kromaatileine adaptatsioon, 45
 kromatoplasma, 45
 krüsolaminariin, 88, 92

 lehtadru, 107
 lentiline keskkond, 13
 leukoplastid, 84, 93
 lisaääris, 101
 litofüüdid, 12
 litoraal, 13, 14, 106
 litotroofia, 4
 locus, 103
 loorika, 89, 93
 lootiline keskkond, 13
 lämmastiku fikseerimine, 49
 Läänemeri, 107

 marikultuur, 108
 mastigoneema, 88, 89
 meioos, 6
 gameetne, 7
 spoorne, 7
 sügootne, 7
 meristeed, 6
 mikrotsüstiin, 51
 miksotroofia, 4, 36, 88, 114, 118
 miksotrooifa, 91
 mukotsüst, 113
 mukotsüstid, 99
 mureiin, 44, 48

 nannotsüüt, 50

- nanoplankton, 92
 negatiivne tagasiside, 27
 neriitiline provints, 14
 nitrogenaas, 34, 49
 nomenklatuurikoodeks, 9
 nukleomorf, 84
 nukleosoom, 113
- okeaaniline provints, 14
 oligotroofne, 13
 oogaamia, 7, 66
 oosid, 103
 ophistokont, 111
 oportunistlikud liigid, 28
 optimum
 - füsioloogiline, 91
 - ökoloogiline, 91
 osmotroofia, 4, 36
- pantonemaatiline vibur, 94
 pantser, 101, 111
 pantsri plaadid, 111
 paraflagellaarne ribi, 97, 123
 pedinelliidid, 88
 pedunkulus, 94
 pelagiaal, 14
 Pennales, 102
 perifüüton, 12
 periplast, 83
 periplastiidne ruum, 84
 pikoplankton, 10, 92
 planomeiotsüüt, 115
 planosügoot, 115
 plasmogaamia, 6
 plastiid
 - sekundaarne, 88
 pleura, 101
 polaarnoodulid, 49
 polaarsõlm, 102
 polüeedrilised kehad, 48
 polüfosfaatkehad, 47
 poolküllastuskonstant, 30, 38
 poor, 103
 primaarproduksioon, 106, 107
 profundaal, 13
 prorotsentroid, 112
 protistid, 9
 prümnesiofüüdid, 94
 psammofüüdid, 12
 pseudoraaf, 102
 puhkerakud, 105
 puhkespoorid, 105
- puusul, 113
 põisadru, 106, 107
 pürenoid, 84, 88
- r-strateegid, 28
 raaf, 102, 103
 rafidiofüüdid, 98
 Raphidiophyceae, 98
 reservuaar, 124
 Reynoldsi arv, 16, 22
 risopodiaalne
 - ehitustüüp, 5
 rodopsiin, 66
 RuBisCo, 48
 ränisoomused, 89
 ränivetikad, 107
- saksitoksiin, 51
 saprotroofia, 4, 91
 settimine, 10
 silmtäpp, 89, 107
 sisehõõrdumine, 22
 skaalad, 11
 skafiid, 8
 soomusevesiikulid, 94
 sporangium, 66
 statospoor, 88
 statospoorid, 90
 stigma, 107
 stomatotsüst, 90
 stoolon, 75
 stramenopiilid, 87
 stratifikatsioon, 13
 streptofüüdid, 59
 Streptophyta, 58
 stria, 103
 sublitoraal, 13, 14
 suktessioon, 91
 sulcus, 110
 supralitoraal, 13
 sünapomorf, 68, 88, 89
 sünplesiomorf, 68, 73
- tallus, 4, 106
 tativetikas, 99
 telgväli, 102
 tentaaklid, 94
 termokliin, 13
 theeka, 111
 toitevakuool, 91
 trihhoom, 50
 trihhotsüst, 113

- trihhotsüstid, 83, 99
- tsentroplasma, 46
- tsöenotsüüt, 75
- tsönoobium, 5, 66, 73
- tsüanobakterid, 44
- tsüanofütsiini graanulid, 47
- tsüst, 90
- tunnus
 - plesiomorfne, 81
- valva, 101
- varumisstrateegia, 32
- vibur
 - akronemaatiline, 87
 - panonemaatiline, 87
- violaksantiin, 88
- Viridiplantae, 58
- viskoossus, 22
- volutiinitilgad, 47
- vöö, 101
- vöölamell, 119
- zoogameedid, 66
- zoosporid, 6, 66
- zooxanthella, 116