

Tartu Ülikool  
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Botaanika osakond

Riin Olvet

**TAIMEKOOSLUSTE FÜLOGENEETILISE MITMEKESISUSE  
SEOS TEISTE TROOFILISTE TASEMETEGA**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: teadur Pille Gerhold

Tartu 2015

## Sisukord

Sissejuhatus.....	3
1. Fülogeneetiline mitmekesisus .....	4
1.1. Fülogeneetiline mitmekesisus ökosüsteemis.....	5
2. Taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teistele troofilistele tasemetele ....	8
2.1. Herbivoorid.....	8
2.2. Tolmeldajad .....	12
2.3. Seened .....	13
3. Teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele .....	16
3.1. Herbivoorid.....	16
3.2. Tolmeldajad .....	17
3.3. Patogeenid.....	18
4. Arutelu.....	20
4.1. Taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teistele troofilistele tasemetele .....	20
4.1.1. Herbivoorid .....	20
4.1.2. Tolmeldajad .....	22
4.1.3. Seened .....	24
4.2. Teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele .....	25
4.2.1. Herbivoorid .....	25
4.2.2. Tolmeldajad .....	26
4.2.3. Patogeenid.....	26
Järeldused.....	28
Kokkuvõte.....	30
Tänuavaldus .....	31
Kasutatud kirjandus.....	32
Summary .....	37

## Sissejuhatus

Tänapäeval on väga aktuaalseks teemaks nii teaduses kui ka poliitikas bioloogilise mitmekesisuse kaitse. Siiani on mitmekesisuse kontekstis keskendunud eelkõige liikide mitmekesisusele, kuid see on vaid üks komponent biodiversiteedist. Vähem käsitletud ning teaduses uuem lähenemine on fülogeneetilise mitmekesisuse kui liikidevahelise evolutsioonilise kauguse uurimine. Fülogeneetilise mitmekesisuse uurimine aitab teadlastel paremini mõista liikide arenemise mustreid ning võib teha võimalikuks ka väljasuremiste toimumise ennustamise.

Sellest veelgi olulisem on aga mõista, kuidas on omavahel seotud koosluse erinevate troofiliste tasemete (näiteks taimede kui produtsentide ning nendel tegutsevate herbivooride, tolmeldajate ja seente) mitmekesisus, seda nii liigilise kui ka fülogeneetilise diversiteedi näol. Selliste interaktsioonide tundma õppimine ja nendest aru saamine võib aidata nii teadlasi kui ka praktilisi looduskaitsejaid planeedi Maa erakordse bioloogilise mitmekesisuse säilitamisel.

Teadlased on siiani tegelenud eelkõige liigilise mitmekesisuse uurimisega, kuna see on palju lihtsamini mõõdetav, kuid järjest enam on ilmunud teadustöid fülogeneetilise mitmekesisuse vallas, seda eriti viimastel aastakümnetel. Fülogeneetilise mitmekesisuse uurimiseks on välja töötatud arvestatav hulk meetodeid, kuid kuna tegemist on suhteliselt noore teadusharuga, võib eeldada selle edasist arengut, mis võimaldaks veel paremini mõista bioloogilist mitmekesisust tervikuna ning fülodiversiteeti ühe osana sellest.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade sellest, mida on tänaseks teada fülogeneetilisest mitmekesisusest ökosüsteemis. Selleks uurin taimekoosluste näitel taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teistele troofilistele tasemetele ja vastupidi - teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele.

## 1. Fülogeneetiline mitmekesisus

Fülogeneetilise mitmekesisuse (ingl. k. *phylogenetic diversity*, PD) mõiste defineeris esmakordselt D. P. Faith oma 1992. aastal ilmunud teadustöös. Fülogeneetiline mitmekesisus on üks bioloogilise mitmekesisuse mõõde, mis näitab seda, kui lähedalt on koeksisteerivad liigid omavahel suguluses (Srivastava *et al.* 2012). Fülogeneetiline struktuur koosluses võib olla klasterdunud (ingl. k. *clustered*), juhuslik (ingl. k. *random*) või hajutunud (ingl. k. *over-dispersed*; Čeplová *et al.* 2015). Fülogeneetilise klasterdumise puhul on tegemist väikese fülogeneetilise mitmekesisusega, kuna koosluses esinevad liigid on lähisugulased. Juhusliku fülogeneetilise mitmekesisuse korral ei erine koosluse liigiline struktuur regiooni floorast juhuslikult valitud sarnasest liikide alamhulgast. Juhul kui koosluse fülogeneetiline struktuur on hajutunud, siis on liigid omavahel kaugelt suguluses ning fülogeneetiline mitmekesisus on suur (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2004; Vamosi *et al.* 2009; Čeplová *et al.* 2015).

Koosluste fülogeneetilise struktuuri uurimine on oluline mitmel põhjusel. Üks peamisi eesmärke selle uurimisel on saada teadmisi koosluse omadustest, seehulgas ka koosluse funktsioneerimisest, mis on osa laiemast ökosüsteemist (Srivastava *et al.* 2012). Samuti on fülogeneetiline mitmekesisus oluline looduskaitstes. Mitmed uurimused on näidanud, et väljasuremised on mittejuhuslikud ning toimuvad fülogeneesipuu harudel niimoodi, et kui üks liik on väljasuremisohus, siis on ohus ka selle liigiga lähedalt suguluses olevad liigid (nt Rezende *et al.* 2007).

Fülogeneetilise mitmekesisuse mõõtmiseks on kasutusele võetud mitmeid indekseid, mis kätkevad endas informatsiooni koosluse liikide evolutsiooniliste suhete kohta (Chen *et al.* 2015). Üsna laialt kasutuses olev näitaja on Faith'i fülogeneetiline mitmekesisus (ingl. k. *Faith's PD*; Faith 1992). Faith'i fülogeneetiline mitmekesisus mõõdab taksonitevahelist ühist fülogeneetilist ajalugu ning seda arvutatakse fülogeneesipuu harude pikkuste (juurest harude tippudeni) summana (Chen *et al.* 2015). Hulk indekseid põhineb keskmistatud harude pikkustel. Üks selliseid indekseid on keskmine taksonoomiline erisus (ingl. k. *average taxonomic distinctiveness*, AvTD). Seda arvutatakse summana kõigist harude pikkustest, mis ühendavad kaht juhuslikult valitud liiki keskmistatuna üle kõigi liikide (Chen *et al.* 2015). Fülogeneetilise kauguse mõõtmise indeksid on ka keskmine liigipaaride vaheline kaugus

kauguste maatriksis (ingl. k. *mean pairwise distance*, MPD) ning keskmine kaugus lähimast taksonist (ingl. k. *mean nearest taxon index*, MNTD). Need indeksid kirjeldavad fülogeneetilise mitmekesisuse erinevaid aspekte: MPD näitab taksonite sugulust üle kogu fülogeneesipuu, MNTD aga fülogeneesipuu tippudes ehk hiljuti lahknenud lähisugulaste vahel (Webb *et al.* 2002). Nende kahe indeksi põhjal on arvutatavad sellised näitajad nagu summaarne suguluse indeks (ingl. k. *net relatedness index*, NRI) ja lähima taksoni indeks (ingl. k. *nearest taxon index*, NTI; Chen *et al.* 2015).

### **1.1. Fülogeneetiline mitmekesisus ökosüsteemis**

Kõik organismid, kaasa arvatud inimene, sõltuvad katkematust ökosüsteemide funktsioneerimisest. Ökosüsteemide funktsioneerimise all mõistame näiteks energia- ja toitainevogude liikumist toiduahelates ning leviste liikumist levimisvektorite abil (Srivastava *et al.* 2012). Paljud uurimused on näidanud, et liigiline mitmekesisus on positiivselt seotud ökosüsteemide funktsioneerimisega, kuid eksperimentaalsed uurimisandmed näitavad, et see seos on varieeruv väga suures ulatuses (Thompson *et al.* 2015). On ka täheldatud, et liigilise mitmekesisuse kahanemine koosluse tasandil võib ohustada nimetatud ökosüsteemi funktsioone (Srivastava *et al.* 2012). Teised uurimused on aga näidanud, et fülogeneetilise mitmekesisuse kasutamine ökosüsteemide funktsioneerimise ennustamisel on edukam kui liigiline mitmekesisus. Thompson *et al.* (2015) tõestasid zoo- ja fütoplanktoni näitel, et fülogeneetilise mitmekesisuse (ja sellega seotud funktsionaalse mitmekesisuse) kasutamine aitab meil paremini mõista keerukate mitmetroofsete ökosüsteemide funktsioneerimist.

Flynn *et al.* (2011) leidsid, et ka taimekoosluste puhul on fülogeneetilisel mitmekesisusel võime ennustada ökosüsteemide funktsioneerimist. Nad näitasid, et taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus mõjutab biomassi produktsiooni koosluses kui üht ökosüsteemi funktsiooni, kasutades selleks andmeid 29 asjakohasest rohumaade eksperimendist. Autorid rõhutasid veel, et fülogeneetilise mitmekesisuse kasutamine aitab ökosüsteemi tasandil ennustada väljasuremiste tagajärgi (Flynn *et al.* 2011).

Lisaks ökosüsteemi funktsioneerimise ennustamisele on leitud, et koosluse fülogeneetilisel mitmekesisusel on mõju ka ökosüsteemi stabiilsusele. Cadotte *et al.* (2012)

uurisid Minnesotas, USAs maapealse biomassi produktsiooni stabiilsust kooslustes. Nad leidsid, et mida fülogeneetiliselt mitmekesisem oli kooslus, seda stabiilsem oli sealne biomassi produktsioon. See tähendab, et kooslused, kus taimeliigid on üksteisega kaugemalt suguluses, on stabiilsemad kui lähedalt suguluses olevate taimeliikidega kooslused (Cadotte *et al.* 2012). Selle põhjuseks pakuvad autorid, et kuna kaugemalt suguluses olevad taimed on oma tunnuste poolest erinevamad, siis kasutavad nad paremini ära ressursse kui sarnaste tunnustega lähemalt suguluses olevad liigid (Cadotte *et al.* 2012).

Äsja avaldasid Venail *et al.* (2015) aga meta-uurimuse, milles leidsid, et fülogeneetiline mitmekesisus ei ole ökosüsteemi funktsioneerimise ennustamisel parem näitaja kui liigiline mitmekesisus. Nad kasutasid andmeid 16 uurimusest, mis käsitlesid taimede liigirikkust rohumaadel ning selle mõju biomassi produktsioonile ja produktsiooni stabiilsusele ajas. Andmeid töödeldi nelja erineva analüüsi meetodiga ning leiti, et liigirikkus *per se* suurendab biomassi keskmist produktsiooni, lisaks tõstab ka produktsiooni stabiilsust ajas, sõltumata koosluse fülogeneetilisest mitmekesisusest (Venail *et al.* 2015). Samuti leidsid nad, et fülogeneetiline mitmekesisus ei ole biomassi keskmise produktsiooni ega ka selle stabiilsusega tugevalt seotud. Sellele tulemusele tuginedes väidavad autorid, et fülogeneetiline mitmekesisus ei ole hea näitaja ennustamiseks ökosüsteemi funktsioneerimist (vähemalt biomassi produktsiooni osas), kuna biomassi produktsiooniga seotud tunnustes puudus fülogeneetiline signaal (Venail *et al.* 2015).

On selge, et uurides ainult taimekooslusi, ei ole võimalik mõista terve ökosüsteemi funktsioneerimist, sest ökosüsteem koosneb mitmetest keeruliselt omavahel seotud troofilistest võrgustikest. Taime- ja loomaliikide vahel esinevad vastastikused interaktsioonid nagu herbivooria, tolmeldamine ja seemnete levitamine võivad moodustada keerulisi üksteisest sõltuvaid võrgustikke. Need võrgustikud võivad olla väga heterogeensed ja koosneda nii tugevatest kui ka nõrkadest ning asümmeetrilistest taim-loom suhetest (näiteks, kui taim sõltub oluliselt loomast, siis looma sõltuvus sellest taimest on palju nõrgem või vastupidi; Rezende *et al.* 2007). Fülogeneetilist mitmekesisust kasutatakse troofiliste suhete uurimisel sellepärast, et fülogeneetiline mitmekesisus võib hõlmata seni tundmatuid interaktsioone, mis mõjutavad ökosüsteemi funktsioneerimist (Srivastava *et al.* 2012).

Järgnevalt uurin, kas ja kuidas taimekoosluste fülogeneetiline mitmekesisus mõjutab taimekooslustega seotud teisi troofilisi tasemeid ning vastupidi – kuidas teised troofilised tasemed mõjutavad taimekoosluste fülogeneetilist mitmekesisust.

## 2. Taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teistele troofilistele tasemetele

### 2.1. Herbivoorid

Selles peatükis uurin, kuidas mõjutab herbivooriat taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus. Üldiselt arvatakse, et sarnaselt liigilisele mitmekesisusele väheneb fülogeneetiliselt mitmekesisuses taimekoosluses herbivooria, sest suure mitmekesisuse juures ei leia herbivoorid eelistatud taimeliiki kergesti üles (Hillebrand & Cardinale 2004). Sarnase muustrini võib viia asjaolu, et herbivoorid võivad peale eelistatud taimeliigi toituda ka sellega lähedalt suguluses olevatest taimeliikidest ning herbivooria määr kasvab fülogeneetiliselt vaeses taimekoosluses (Srivastava *et al.* 2012).

Yguel *et al.* (2011) uurisid, kas tammedest (*Quercus* sp.) peremeestaimede fülogeneetiline kaugus naaberpuudest ehk väiksem sugulusaste vähendab fütofaagiat. Nende uurimuses olid enim esinevateks fütofaagideks liblikaliste vastsed, kellest suure osa moodustasid ööliblikad. Enim esindatud liigid olid *Tortrix viridana* (tammemähkur), *Archips* sp. (taramähkur), *Hedya nubiferana*, *Orthosia cerasi* ja *Conistra erythrocephala* (tammetailöölane). Nad leidsid, et peremeestaime suur fülogeneetiline kaugus ümbritsevatest puudest vähendab oluliselt fütofaagia ulatust ehk lähestikku kasvavatel ja kaugemalt suguluses olevatel puudel esines vähem fütofaagiat kui lähestikku kasvavatel lähisugulastest puudel. Ka oli fülogeneetisel kaugusel statistilises mudelis suur ennustav jõud: 40% varieeruvust lehekahjustustes võis põhjendada ainuüksi fülogeneetilise kaugusega (Yguel *et al.* 2011). Samas leidsid autorid ka seda, et ruumiline isolatsioon ei omanud märkimisväärset mõju fütofaagiale. Autorid pakkusid välja neli põhjendust seletamiseks fülogeneetilise kauguse mõju fütofaagiale. Esimeseks selgituseks pakkusid nad, et ümbritsevate puude maitsvus väheneb koos fülogeneetilise kauguse suurenemisega eelistatud peremeespuust ehk lähisugulased on maitsvamad (Yguel *et al.* 2011). Teiseks võimalikuks seletuseks töid nad kaugelt suguluses olevatel liikidel esinevad keemilised takistused, mis häirivad fütofaagidel peremeespuu äratundmist haistmismeele kaudu (Yguel *et al.* 2011). Nendeks keemilisteks takistusteks on lenduvad ühendid, mida fütofaagid ei tunne ära või väldivad. Kolmandaks seletuseks on ühele peremeestaimele spetsialiseerunud fütofaagide osakaalu vähenemine ning nende asendumine mittespetsialiseerunud ehk generalistidest fütofaagidega (Yguel *et*

al. 2011). Neljandaks seletuseks tõid nad toiduahela ülevalt alla regulatsiooni tähtsustumise, kui peremeestaim on fülogeneetiliselt kaugemalt sugulane. Taimeliikide fülogeneetiline sugulus ei mõjuta otseselt fütofaagide looduslike vaenlasi ning kui looduslike vaenlaste arvukus suureneb, ilmneb ka suurem surve fütofaagidele ning nende populatsioonid kahanevad (Yguel *et al.* 2011).

Sarnase tulemuseni, et fülogeneetiliselt lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel esineb rohkem herbivooriat, jõudsid ka Dawson *et al.* (2009). Nad uurisid peremeestaime taksonoomilise kauguse mõju herbivooriale koosluses esinevate võõrliikide näitel. Selleks mõõtsid nad ühes Tansaania botaanikaaias kasvavatel troopilistel võõrliikidel esinevat herbivooriat. Nad mõõtsid kahte erinevat näitajat: kahjustatud lehtede osakaalu ja kahjustatud/söödud lehepinda protsentides lehe kohta. Uurimuse tulemused näitasid, et võõrliigi kahjustatud lehtede osakaal oli positiivselt seotud looduslike sugulasliikide arvuga uuritud piirkonnas (Dawson *et al.* 2009). Teine tulemus aga näitas, et kahjustatud lehepinna protsent ja taksonoomiline kaugus ei olnud omavahel seotud (Dawson *et al.* 2009).

Pearse & Hipp (2009) uurisid samuti herbivooriat kooslusesse introductseeritud taimeliikidel. Selleks koostasid nad fülogeneesipuu ühes California botaanikaaias kasvavast 57 introductseeritud tammeliigist (*Quercus* sp.) ja ühest pärismaisest liigist (*Quercus lobata*). Nende uurimisküsimus oli, kas pärismaise tammeliigiga fülogeneetiliselt lähemalt sugulastel on rohkem herbivooriat kui kaugemalt suguluses olevatel tammedel. Nende tulemused näitasid, et mittepärismaiseid tammesid, mis olid loodusliku liigiga lähemad sugulased, söödi herbivooride poolt rohkem kui neid liike, kes olid kaugemalt sugulased (Pearse & Hipp 2009).

Ka Weiblen *et al.* (2006) tõestasid, et herbivoorid eelistavad toituda lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel. Nad uurisid putukakooslusi lähedalt ja kaugemalt suguluses olevatel taimeliikidel Uus-Guinea vihmametsas. Uuritud putukakooslused koosnesid liblikaliste (Lepidoptera) röövikutest, mardikalistest (Coleoptera) ja rohutirtsudest ning teistest sihktiivalistest (Orthoptera). Uurimuse teostamiseks koguti enam kui 100 000 elusat putukat 62 peremeestaime liigilt ning uuriti mustreid putukate poolt eelistatud peremeestaime valikus, pidades silmas taimeliikide fülogeneetilist kaugust. Tulemused näitasid, et suur hulk herbivoore eelistas toituda lähisugulastest taimeliikidel ning väike arv herbivoore kaugemalt suguluses olevatel taimedel (Weiblen *et al.* 2006). Esimest tulemust

põhjendavad autorid sellega, et herbivoorid on spetsialiseerunud mingile kindlale taimele või taimerühmale, teist tulemust aga sellega, et herbivoorid valivad peremeestaime sarnaste keemiliste, morfoloogiliste ning ökoloogiliste tunnuste, mitte suguluse alusel (Weiblen *et al.* 2006).

Novotny *et al.* (2006) uurisid herbivooridest putukate kooslusi parasvöötme ja troopika puudel, kontrollimaks hüpoteesi, et herbivooride kooseksisteerimine mitmekesisemates kooslustes näitab spetsialiseerumist väiksele arvule peremeestaimedele. Parasvöötme uurimisala asus Kesk-Euroopas ja troopika ala Paapua Uus-Guineas. Parasvöötme ja troopika tulemuste võrdlemiseks valiti troopika taimeliigid nii, et neil esineksid sarnased fülogeneetilised mustrid nagu parasvöötme taimeliikidel. Tulemused näitasid, et peremeestaime(de)le spetsialiseerumine parasvöötmes ja troopikas ei erinenud oluliselt (Novotny *et al.* 2006). Samuti leidsid autorid, et herbivooride kooslused kahel erineval taimeliigil olid seda sarnasemad, mida lähemalt olid need taimeliigid omavahel suguluses. Selline muster leiti nii troopikas kui ka parasvöötmes (Novotny *et al.* 2006).

Taimekoosluste fülogeneetilist mitmekesisust uurisid ka Dinnage *et al.* (2012). Nende uurimisküsimus oli, kas taimekoosluste fülogeneetiline mitmekesisus on parem lüljalgsete herbivooride mitmekesisuse ennustamisel kui liigiline mitmekesisus. Nad püstitasid hüpoteesi, et taimekoosluste suure fülogeneetilise mitmekesisuse puhul on taimedel esinevate lüljalgsete liigirikkus suurem. Hüpoteesi kontrollimiseks kasutasid nad andmeid pikaajalisest biodiversiteedi eksperimendist, mis oli läbi viidud Minnesotas, USA-s. Nad leidsid, et taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus omas tugevat positiivset mõju lüljalgsete liigilisele mitmekesisusele ehk taimede suurema fülogeneetilise mitmekesisuse juures oli lüljalgsete kooslus liigirikkam (Dinnage *et al.* 2012). Samuti leidsid nad, et taimede liigilise mitmekesisuse ja fülogeneetilise mitmekesisuse vahel esines selline seos, et kui taimede fülogeneetiline mitmekesisus oli suur, siis oli taimede liigilisel mitmekesisusel suurem positiivne mõju lüljalgsete mitmekesisusele (Dinnage *et al.* 2012). Autorid järeldasid, et taimede fülogeneetiline mitmekesisus ja liigiline mitmekesisus koos aitavad paremini seletada lüljalgsete koosluse mitmekesisust kui liigiline mitmekesisus üksinda (Dinnage *et al.* 2012).

Dinnage (2013) uuris samuti, kas taimekoosluste fülogeneetiline mitmekesisus ennustab paremini herbivooria määra kui liigiline mitmekesisus. Selleks vaatles autor taimekooslusi ühel teaduslikul uurimisalal Ontarios, Kanadas ning hindas herbivooride poolt tekitatud lehekahjustuste taset 27 taimeliigil. Autor leidis, et taimede liigirikkus oli herbivooride kahjustustega positiivselt seotud ehk mida liigirikkam oli taimekooslus, seda rohkem esines taimede kahjustamist herbivooride poolt (Dinnage 2013). Taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus aga oli seotud herbivooria vähenemisega: taimekoosluse suure fülogeneetilise mitmekesisuse korral sai taimedele osaks vähem herbivooriat (Dinnage 2013). Samuti leidis autor negatiivse seose taimekoosluse liigilise mitmekesisuse ja fülogeneetilise mitmekesisuse vahel: kooslustes, kus oli palju liike ja need liigid olid omavahel lähemalt suguluses, esines kõrge herbivooria tase (Dinnage 2013).

Seevastu Hill & Kotanen (2009) said vastukäivaid tulemusi. Nad uurisid, kas eksootiliste taimede fülogeneetiline kaugus koosluse looduslikest liikidest ning neile osaks saav herbivooria on omavahel korrelatsioonis. Selleks hindasid nad Ontarios, Kanadas herbivooride poolt tehtud kahju 32 eksootilisel taimeliigil kasvuhuone eksperimendis ja 52 liigil looduslikus koosluses. Nad mõõtsid nende fülogeneetilist kaugust kooslustes esinevatest pärismaistest liikidest kolmel viisil: keskmise kaugusena (vanusena) kõigist pärismaistest liikidest, keskmise kaugusena samas taimeperekonnas olevatest pärismaistest liikidest ja kaugusena lähimast pärismaisest taimeliigist. Nende tulemused näitasid, et herbivooride poolt kahjustatud lehtede hulk ja keskmine söödud lehepind kasvuhuone eksperimendis vähenesid, kui eksootiline taimeliik oli pärismaiste sama perekonna liikidega kaugemalt sugulane (Hill & Kotanen 2009). Samuti ilmnes sarnane negatiivne seos eksootilise liigi ja lähima pärismaise taimeliigi vahel (Hill & Kotanen 2009). Samas ei leidnud nad märkimisväärsed fülogeneetilisi trende looduslike koosluste puhul (Hill & Kotanen 2009). Selle võimalikuks põhjuseks pakkusid nad asjaolu, et looduslikus koosluses esinev kontrollimatu varieerumine herbivooride kahjustustes oli suurem kui ükski fülogeneetiline trend ja see varjutas fülogeneetilise kauguse mõju herbivooriale (Hill & Kotanen 2009).

Whitfeld *et al.* (2012) aga leidsid oma uurimusega, et taimede fülogeneetiline kaugus ei mõjuta herbivooride arvukust koosluses. Nad uurisid Uus-Guinea vihmametsas, kuidas peremeestaimede funktsionaalsed tunnused (nagu lehtede biomass, noorte lehtede protsent, lehe eripind, lehe lämmastiku sisaldus, taimeeritiste olemasolu) lisaks taimede

fülogeneetilisele kaugusele mõjutavad herbivooride arvukust. Herbivoorideks olid liblikaliste (Lepidoptera) röövikud. Tulemused näitasid, et taimede fülogeneetiline kaugus ei omanud herbivooride arvukuses erilist rolli, küll aga mõjutasid seda uuritud funktsionaalsetest tunnustest taimeeritiste olemasolu ja lehtede lämmastiku sisaldus (Whitfeld *et al.* 2012).

## 2.2. Tolmeldajad

Selles peatükis uurin, kuidas mõjutab taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus tolmeldamist. Teadlased ei ole jõudnud seda valdkonda veel põhjalikult uurida, kuid senised uurimused näitavad vastakaid tulemusi (Srivastava *et al.* 2012). Siiani on näidatud, et taimeliigi fülogeneetiline kaugus temaga samas koosluses kasvavatest taimedest võib mõjutada tolmeldamist nii positiivselt kui negatiivselt (Srivastava *et al.* 2012).

Sargent *et al.* (2011) uurisid USAs ühel California looduskaitsealal kooslusi, kus kasvas *Lasthenia fremontii* (Fremonti jüngrilill). Uurimuse teemaks oli, kuidas taimekoosluse struktuur, sealhulgas fülogeneetiline mitmekesisus mõjutab Fremonti jüngrilille tolmeldamist putukate poolt. Tulemused näitasid, et kooslustes, kus see liik kasvas koos lähemalt suguluses olevate taimeliikidega, ilmses suurem tõenäosus saada edukalt tolmeldatud kui kaugemalt suguluses olevate taimedega koosluses (Sargent *et al.* 2011). Autorid väidavad, et taimekooslused, kus kasvavad lähedalt suguluses olevad liigid, meelitavad ligi rohkem sobivaid tolmeldajaid, samas kui kaugete sugulastega kooslused võivad kohale meelitada Fremonti jüngrilille tolmeldamiseks ebasobivaid putukaliike (Sargent *et al.* 2011).

Sarnase tulemuse sai ka Moeller (2004), kes uuris liigisiseseid ja liikide vahelisi interaktsioone taimeperekonnas *Clarkia* (klarkia), keskendudes liigile *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana*. Uurimus oli suunatud testima hüpoteesi, et *C. x. xantiana*'ga kooskasvavad taimeperekond *Clarkia* liigid parandavad *C. x. xantiana* reproduktsioonivõimet, kuna on teada, et selle perekonna liike tolmeldavad samad putukaliigid. Uurimuse tulemused toetasid seda hüpoteesi (Moeller 2004).

Ka Vamosi *et al.* (2014) näitasid meta-analüüsiga, et tolmeldajad putukad eelistavad koguda nektarit lähedalt suguluses olevatelt taimeliikidelt. Nad kasutasid andmeid 29 taim-tolmeldaja suhteid uurinud teadustööst ning leidsid lisaks tolmeldajate fülogeneetilisele

klasterdumisele, et putukaliigid, kellel ei olnud välja kujunenud spetsiaalseid anatoomilisi struktuure nektari kätte saamiseks, külastasid väiksemat arvu liike kui sellised putukad, nagu mesilased ja liblikad, kellel on arenenud mitmekülgsed vahendid nektarile ligi pääsemiseks (Vamosi *et al.* 2014). Sellise tulemuse põhjal järeldasidki autorid, et tolmeldajad, kes koguvad nektarit väiksemalt arvult koosluses esinevatelt taimeliikidelt, teevad seda lähedalt suguluses olevatel liikidel, kuna need on tunnuste poolest sarnasemad ega eelda tolmeldajatelt mitmekülgseid nektari hankimise vahendeid (Vamosi *et al.* 2014).

Kuid Schuett & Vamosi (2010) said vastupidiseid tulemusi. Nad uurisid, kas koosõitsevate taimeliikide fülogeneetiline kaugus mõjutab tolmeldajate poolt taimelt taimele viidava õietolmu hulka ning seda, kui suures mahus on see õietolm ühele taimeliigile kuuluv. Nende uurimisala Garry Oak'i niidud asuvad Kanadas, Briti Columbia edelaosas ning uurimuse keskseks taimeliigiks oli *Allium cernuum* (kaldlauk). Nende tulemused näitasid, et kooslustes, kus kaldlauk kasvas koos sama perekonna liigiga *A. acuminatum* või sama sugukonna liigiga *Brodiaea hyacintha*, jõudis kaldlauguni vähem õietolmuteri ning õietolm oli heterospetsiifiline (Schuett & Vamosi 2010). Samuti leidsid nad, et kui lähisugulastest taimed kasvavad koos, halveneb taimele jõudvate õietolmuterade kvaliteet, sest heterospetsiifilises õietolmus on vähem selle taimeliigi õietolmuteri ning taime reproduktiivne edukus on halvem. Tulemuse põhjenduseks pakuvad autorid, et lähisugulastest taimeliigid konkureerivad omavahel tolmeldajate pärast (Schuett & Vamosi 2010).

### 2.3. Seened

Wehner *et al.* (2014) uurisid taimede juurtel elavaid seenekooslusi semi-ariidsel rohumaal Saksamaal. Nad tegid pürosekveneerimisega kindlaks seenekooslused, mis esinesid 25 korvõieliste (Asteraceae) sugukonna taimeliigil. Nad kasutasid kolme näitajat (peremeestaimede fülogeneetiline sugulus, ruumiline jaotus, mullatüüp), kirjeldamaks seenekoosluste kujunemist taimede juurtel. Leitud seente mitmekesisus oli suur (156 816 sekventsi 1100 taksonoomilises ühikus; Wehner *et al.* 2014). Kolm töös kasutatud näitajat seenekoosluste kujunemise kirjeldamiseks seletasid 30% varieeruvusest seenekoosluse struktuuris. Näitajatest kõige olulisemaks osutus peremeestaimede fülogeneetiline sugulus, mis seletas 20% varieeruvusest taime juurtel elavates seenekooslustes. Selle põhjal

järeldasid autorid, et lähedalt suguluses olevate taimede juurtel esinevad sarnased seenekooslused, kuna lähisugulastest taimeliikidel võivad esineda sarnased, seentele sobivad tunnused (Wehner *et al.* 2014).

Kembel & Mueller (2014) aga uurisid peremeestaimede taksonoomilise mitmekesisuse ja funktsionaalsete tunnuste mõju taimede lehti (füllosfääri) koloniseerivate seente kooslustele Panama vihmametsas. Peremeestaimedeks olid puittaimed 51 liigist ning sekveneerimistulemuste põhjal esines igal uuritud taimel keskmiselt  $424 \pm 6$  lehti koloniseerivat seene operatsioonaalset taksonoomilist ühikut ehk OTU't (Kembel & Mueller 2014). Tulemused näitasid, et peremeestaimede taksonoomilisel mitmekesisusel oli oluline mõju uuritud seenekooslustele – see seletas >50% seenekoosluste varieeruvusest. Enamus seene OTU'dest olid harvaesinevad ning seotud ainult ühe taimeisendi või taimerühmaga, kusjuures 53% OTU'dest oli seotud vaid ühe taimeliigiga (Kembel & Mueller 2014). Samuti leidsid autorid, et ka peremeestaimede funktsionaalsetel tunnustel, nagu lehe keemiline koostis, lehe morfoloogia ning taime kasvu- ja suremise kiirus, oli mõju seenekoosluste kujunemisele. Seevastu peremeestaimede fülogeneetiline sugulus ei olnud seenekoosluste kujunemisega seotud. Viimast tulemust seletasid autorid sellega, et kuigi peremeestaimede funktsionaalsed tunnused on korrelatsioonis taimede fülogeneetilise sugulusega, on nendevaheline suhe siiski nõrk (Kembel & Mueller 2014).

Gilbert & Webb (2007) uurisid, kuidas mõjutab taimeliikide fülogeneetiline kaugus taime võimalikku nakatumist lehepatogeeni. Selleks kasutasid nad eksperimentaalseid *in situ* pookimisi 53 nekrotroofse (kudesid hävitava) patogeense seeneliigiga hulgal erinevatel troopilise metsa taimeliikidel Panamas. Tulemused näitasid, et mida lähemalt suguluses olid taimeliigid, seda suurem tõenäosus oli, et neil kujunes välja haigus (Gilbert & Webb 2007). Selline tulemus näitab, et patogeeni leviku ulatus ja ökoloogilised mõjud looduslikus koosluses on tugevalt seotud selle koosluse fülogeneetilise struktuuriga (Gilbert & Webb 2007).

Tedersoo *et al.* (2013) uurisid pajuliste (Salicaceae) mõju ektomükoriisete seente koosluse struktuurile ja liigilisele mitmekesisusele. Uurimistulemused näitasid, et pajuliste liikidel esines väga mitmekesine ektomükoriisaseente liigirikkus (Tedersoo *et al.* 2013). Samuti leiti, et seenekooslused olid eeldatust sarnasemad, kui peremeestaimed olid samast

liigist või perekonnast ehk lähemalt suguluses olevatel taimedel kasvasid sarnaste seeneliikidega ektomükoriisakooslused (Tedersoo *et al.* 2013).

Reinhart & Anacker (2014) aga uurisid Põhja-Ameerika tasandike rohumaadel arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslusi kaheksa rohumaa taimeliigi juurtes, testimaks hüpoteesi, et lähemalt suguluses olevatel taimeliikidel esinevad sarnased arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslused. Põhjuseks võiks olla fülogeneetiline peremehe spetsiifilisus. Tulemused aga näitasid, et taimeliikide fülogeneetiline kaugus ja arbuskulaarsete mükoriisaseente erinevus olid omavahel negatiivses korrelatsioonis ehk lähisugulastest taimede juurtes olid erinevad arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslused (Reinhart & Anacker 2014). Sellise seose põhjenduseks pakkusid autorid, et kui lähisugulastest taimeliikidel on erinevad arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslused, siis on võimalik täiuslikumalt kasutada olemasolevaid ressursse ning edukalt koosluses koos kasvada, hoolimata võimalikust sarnasest ressursikasutusest suguluse tõttu (Reinhart & Anacker 2014).

Ka Veresoglou & Rillig (2014) püstitasid hüpoteesi kontrollimaks fülogeneetilist peremehe spetsiifilisust. Nad eeldasid, et taimekoosluses lähemalt suguluses olevad liigid omavad sarnaseid arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslusi. Hüpoteesi kontrollimiseks teostasid autorid meta-analüüsi, milleks kasutasid andmeid andmebaasist MaarjAM. Nende analüüs aga ei kinnitanud püstitatud hüpoteesi. Tulemused näitasid, et kahel kooskasvaval lähedalt suguluses oleval taimeliigil esinesid erinevate arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslused (Veresoglou & Rillig 2014). Nad põhjendasid seda asjaoluga, et kui kahel kooskasvaval lähisugulasest taimel on erinevad arbuskulaarsete mükoriisaseente kooslused, vähendab see tõenäosust, et taim tahtmatult abistab oma konkurenti läbi ühise seeneniidistiku (Veresoglou & Rillig 2014).

### 3. Teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele

#### 3.1. Herbivoorid

Yessoufou *et al.* (2013) uurisid Krugeri rahvuspargis Lõuna-Aafrika Vabariigis, kuidas muutub taimekoosluse fülogeneetiline struktuur ning liigiline mitmekesisus, kui kooslusest eemaldada savannide suured herbivoorid, nagu elevandid, ninasarvikud, kaelkirjakud ja mitmed antilooptide liigid. Uurimusega leiti, et aladel, kus suurte herbivooride mõju oli välistatud, vähenes taimekoosluse liigiline mitmekesisus, kuid fülogeneetilise mitmekesisuse muutus varieerus ruumis. Ruumilise varieeruvuse põhjuseks tuuakse, et see on sõltuv koosluse algsest fülogeneetilisest struktuurist (Yessoufou *et al.* 2013). Samuti leidsid autorid, et aladel, kus suured herbivoorid esinesid, ilmnes taimekooslustes märkimisväärne fülogeneetiline klasterdumine. Fülogeneetilise klasterdumise põhjuseks võib pidada teooriat, et kui taimede kaitsemehhanismid herbivooride vastu on evolutsiooniliselt konserveerunud, siis toimub fülogeneetiline klasterdumine generalistide suure surve tõttu taimedele – generalistid valivad söömiseks vähem kaitstud taimi, alles jäävad paremini kaitstud lähisugulastest liigid. Seda teooriat toetab asjaolu, et enamik Krugeri rahvuspargi suurtest herbivooriliikidest on generalistid (Yessoufou *et al.* 2013).

Forrestel *et al.* (2015) said sarnaseid tulemusi nagu Yessoufou *et al.* (2013). Nad uurisid, kuidas mõjutab suurte herbivooride kadu taimekoosluse liigilist, fülogeneetilist ja funktsionaalset struktuuri kahel sarnasel, kuid biogeograafilise ajaloo poolest erineval rohumaal Põhja-Ameerikas ja Lõuna-Aafrikas. Uurimistulemused olid mõlemas kohas natuke erinevad, kuid täheldati siiski, et herbivooriaresistentsed taimeliigid, mis käitusid suurte herbivooride kadumise puhul sarnaselt (see tähendab taandusid kooslusest), omasid ka sarnaseid funktsionaalseid tunnuseid (Forrestel *et al.* 2015). Põhja-Ameerikas toimus taimekoosluses liigirikkuse kahanemine ning domineerima hakkas üks taimeliik, mis tähendab, et kahanemine toimus ka taimekoosluse fülogeneetilises mitmekesisuses. Lõuna-Aafrikas märgati küll samasuguseid muutusi, kuid nende ulatus oli väiksem kui Põhja-Ameerika rohumaal, mis annab alust arvata, et muutused kooslustes sõltuvad olulisel määral koha biogeograafilisest ajaloost (Forrestel *et al.* 2015).

Begley-Miller *et al.* (2014) uurisid samuti suurte herbivooride mõju taimekoosluste struktuurile valgesaba-pampahirve (*Odocoileus virginianus*) näitel Wisconsinis, USA-s. Uurimus keskendus sellele, kuidas muutus taimekoosluste liigiline ja fülogeneetiline mitmekesisus, kui kooslusest olid 23 aastaks eemaldatud hirved. Saadud tulemusi võrreldi kooslustega, kus hirved olid olemas ning leiti, et valgesaba-pampahirvede eemaldamisega kooslusest suurenes taimekoosluse liigiline mitmekesisus 17% ning fülogeneetiline mitmekesisus lausa 63% (Begley-Miller *et al.* 2014). Autorid pakuvad välja, et hirved toimivad kui bioloogiline filter taimekoosluste kujunemises. Hirvede olemasolul koosluses toimub taimeliikide hulgas fülogeneetiline klasterdumine. Alles jäävad lähedalt suguluses olevad taimeliigid, millel esinevad funktsionaalsed tunnused, mis aitavad herbivooriaga paremini toime tulla ning kooslusest taanduvad liigid, millel selliseid tunnuseid ei esine (Begley-Miller *et al.* 2014).

### **3.2. Tolmeldajad**

Uuritud on ka seda, kuidas mõjutavad tolmeldajad taimekoosluste fülogeneetilist mitmekesisust. Cianciaruso *et al.* (2013) uurisid, mis juhtub taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisusega, kui koosluses väheneb tolmeldajaputukate liigiline mitmekesisus simuleeritud väljasuremise tagajärjel. Autorid eeldasid, et kui üks putukaliik välja sureb, viib see ka selle putuka poolt tolmeldatud taimeliigi kadumiseni kooslusest ehk toimub koekstinktsioon. Tulemused näitasid, et sellised simuleeritud väljasuremised põhjustasid märkimisväärset fülogeneetilise mitmekesisuse kadu (Cianciaruso *et al.* 2013). Üheks fülogeneetilise mitmekesisuse vähenemise põhjuseks pakkusid autorid, et kui välja sureb putukaliik, mis tolmeldab mitut samasse klaadi kuuluvat taimeliiki, põhjustab see terve klaadi kadumise ja sellega taimekoosluse fülogeneetilise mitmekesisuse vähenemise. Teise põhjusena töid autorid fülogeneesipuu kaugematel harudel paiknevate ehk evolutsiooniliselt unikaalsete taimeliikide kadumise (Cianciaruso *et al.* 2013).

Sellise tulemuse said ka Vieira *et al.* (2013). Sarnaste uurimismeetoditega nagu Cianciaruso *et al.* (2013) jõudsid autorid tulemuseni, et taimeliikide ning nende tolmeldajate koekstinktsioonide tagajärjel väheneb taimekoosluste fülogeneetiline mitmekesisus ning

ühiks sellise nähtuse põhjuseks on evolutsiooniliselt unikaalsete taimeliikide väljasuremine (Vieira *et al.* 2013).

### 3.3. Patogeenid

Petermann *et al.* (2008) olid esimesed uurimaks, kuidas mullapatogeenide negatiivne mõju taimedele peegeldub taimeliikide kooskasvamise mustris looduslikus koosluses ning kuidas see mõjutab koosluse mitmekesisust sarnaselt Janzeni (1970) ja Connelli (1971) poolt välja pakutud nähtusele, mida kutsutakse Janzen-Connelli efektiks. Janzen-Connelli efekt kirjeldati algselt viljakasvatuses ning see seisneb selles, et põlluviljadel esinevad liigispetsiifilised patogeenid vähendavad tõenäosust, et sama vili samal põllul teist korda edukalt kasvama läheks, kuna seal esineb liigispetsiifiline patogeen (Petermann *et al.* 2008). Põllumajanduses on Janzen-Connelli efekti vähendamiseks ja saagikuse suurendamiseks juba sajandeid kasutusel mitme põllu süsteem, mille käigus vahetatakse pidevalt samal põllul kasvatatavat viljakultuuri, kusjuures parima tulemuseni viib erinevatesse funktsionaalsetesse gruppidesse kuuluvate kultuuride vahetamine nagu kõrrelised (nisu, oder), rohunid (raps, kaalikas, naeris) ja liblikõielised (kaunviljad; Petermann *et al.* 2008). Petermann *et al.* (2008) püstitasid hüpoteesi, et Janzen-Connelli efekt võiks esineda ka looduslikes kooslustes ning mõjutada koosluse mitmekesisust funktsionaalsete gruppide tasemel. Oma uurimuse teostamiseks kasvasid nad kontrollitud tingimustes kasvahoone eksperimendis 24 Euroopa rohumaade taimeliiki, mis kuulusid kolme funktsionaalsesse gruppi: kõrrelised, rohunid ja liblikõielised. Liike kasvatati monokultuuridena ning ka konkurentsisis teise funktsionaalsesse gruppi kuuluva taimeliigiga. Mullapatogeenide mõju kindlaks tegemiseks kasutati neljal erineval viisil (gammakiiritus, aktiivne süsinik, fungitsiidid, väetamine) töödeldud muldasid. Tulemused näitasid, et kõikide liikide kasvamine oli raskendatud, kui nad kasvasid muldadel, mida nad olid ka varem asustanud (Petermann *et al.* 2008). Oluline on, et negatiivne efekt võimendus veelgi, kui liik kasvas konkurentsisis teise funktsionaalse grupi liikidega, mis näitab seda, et mullapatogeenid mõjutasid koosluste mitmekesisust funktsionaalsete gruppide tasemel. Autorid järeldavad, et Janzen-Connelli efekt võib olla laialt levinud Euroopa rohumaade taimekooslustes ning seletada koosluste mitmekesisust funktsionaalsete gruppide tasemel (Petermann *et al.* 2008).

Lisaks funktsionaalsele mitmekesisusele on leitud, et patogeenid võivad Janzen-Connelli efekti kaudu mõjutada ka taimekoosluste fülogeneetilist mitmekesisust. Sellise tulemuseni jõudsid Liu *et al.* (2012). Nad uurisid ühes subtroopilises metsas Guangdongi provintsis, Hiinas kaheksa taimeliigi noorte taimede idanemist. Nad leidsid, et kui taimed kasvasid koos fülogeneetiliselt lähedaste taimeliikidega, oli nende taimede edukas idanemine pärsitud (Liu *et al.* 2012). Selline tulemus aga kadus, kui mulda, kus taimed kasvasid, töödeldi fungitsiidiga. Autorid leidsid samuti, et taimede edukas idanemine kasvas järk-järgult koos fülogeneetilise kaugusega, mitte ei toimunud järskude hüpetega, viidates asjaolule, et patogeenid on ilmselt koevoluteerunud koos eelistatud peremeestaimega (Liu *et al.* 2012).

Mehrabi & Tuck (2015) teostasid aga hiljuti meta-analüüsi testimaks Janzen-Connelli efekti mõju taimedevahelisele fülogeneetilisele kaugusele. Nad kasutasid selleks andmeid 329 asjakohasest eksperimendist, mis on läbi viidud viimase kahe aastakümne jooksul. Tehtud meta-analüüsiga leidsid autorid, et taimedevaheline fülogeneetiline kaugus on halb näitaja ennustamiseks mullapatogeenide negatiivset mõju taimedele (Mehrabi & Tuck 2015). Autorid seletavad tulemuse puudumist sellega, et fülogenees ja tunnused (funktsionaalne mitmekesisus) ei ole omavahel nii tihedalt seotud, kui siiani arvati: mullapatogeenid võivad omada negatiivset mõju küll sarnaste tunnustega liikidele (funktsionaalsele mitmekesisusele), kuid need liigid ei pruugi olla omavahel lähedalt sugulased (seega mõju fülogeneetilisele mitmekesisusele puudub).

## 4. Arutelu

### 4.1. Taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teistele troofilistele tasemetele

#### 4.1.1. Herbivoorid

Taimekoosluste fülogeneetilisel mitmekesisusel on mõju nii herbivooria määrale, mis taimedele osaks saab, kui ka herbivooride liigirikkusele ja arvukusele, kusjuures vastavad mustrid ja mehhanismid on keerukad ning erinevad.

Enamustes käesolevas töös refereeritud uurimustes jõuti tulemuseni, et taimekoosluse fülogeneetilise mitmekesisuse ja herbivooria määra vahel on negatiivne seos: herbivooria määr on suurem lähisugulastega taimekooslustes (Weiblen *et al.* 2006; Yguel *et al.* 2011; Dinnage 2013). Mehhanismina võib eeldada herbivooride spetsialiseerumist kindlale peremeestaimele või peremeestaimede rühmale, sest sageli on lähisugulastest taimeliikidel sarnased maitseomadused ja/või kaitsekohastumused (Yguel *et al.* 2011).

Liigiliselt mitmekesiste taimekoosluste kohta on välja pakutud ressursi kontsentratsiooni hüpotees (ingl. k. *Resource Concentration Hypothesis*; Dinnage 2013). Selle hüpoteesi kohaselt ei leia herbivoorid liigiliselt mitmekesistes taimekooslustes eelistatud peremeestaimet kergesti üles ning selle tõttu väheneb herbivooria määr koosluses. Kuigi see hüpotees on algselt püstitatud taimekoosluste liigilise mitmekesisuse kohta, võiks seda ilmselt laiendada ka fülogeneetilise mitmekesisuse kohta, sest kui kooslus on fülogeneetiliselt mitmekesine, esineb seal rohkem tunnuste poolest erinevaid liike kui fülogeneetiliselt vaeses koosluses (seda aga mitte alati). Samas eeldab see hüpotees, et herbivoorid on monofaagid ehk nad on spetsialiseerunud toituma ühel taimeliigil. Hüpoteesi põhjal võib aga järeldada, et spetsialiseerunud herbivoorid eelistaksid taimekooslusi, kus esineb väike fülogeneetiline mitmekesisus ehk kus liigid on omavahel lähemalt suguluses. Seda näitavad ka mitmete teadustööde tulemused (nt Weiblen *et al.* 2006).

Sarnaselt looduslike taimeliikidega kooslusi uurinud töödele on saanud samasuguseid tulemusi ka teadustööd, mis põhinevad koosluses esinevatel võõrliikidel (Dawson *et al.* 2009; Hill & Kotanen 2009; Pearse & Hipp 2009). Vaatamata asjaolule, et Dawson *et al.* (2009) kasutasid oma töös fülogeneetilise lähenemise asemel sellest vanemat ja natuke erinevamat meetodit taksonoomilist mitmekesisust, said kõik kolm tööd sarnased tulemused

mittlooduslike koosluste puhul, kuhu oli introductseeritud võõrliik. Nimelt leiti positiivne seos herbivooria määra ja tulnukliigi fülogeneetilise kauguse vahel. Kui võõrliik oli pärismaiste liikidega lähemalt sugulane, sõid herbivoorid seda taimeliiki meelsamini ning rohkem kui fülogeneetiliselt kaugemaid taimeliike koosluses. Sellise seose põhjal võib jällegi järeldada, et fülogeneetiliselt lähemalt suguluses olevatel taimedel võivad esineda sarnased tunnused, mille alusel herbivoorid aru saavad, milline taimeliik neile toitumiseks sobib.

Võõrliikide sugulust pärismaiste liikidega on seostatud ka tulnukliigi edukusega uues koosluses. Ühe hüpoteesina on välja pakutud vaenlasest vabanemise hüpotees (ingl. k. *Enemy Release Hypothesis*; Dawson *et al.* 2009). Hüpoteesi alusel on eelis kooslusesse tungimisel sellistel taimeliikidel, mis on pärismaiste taimeliikidega kaugemalt suguluses, kuna uues koosluses suure tõenäosusega puuduvad selle taimeliigi arvukust kontrollivad herbivoorid, parasiidid ja patogeenid, mis esinevad liigi looduslikul areaalil. Järelikult puudub selline eelis pärismaiste liikidega lähedalt suguluses olevatel võõrtaimeliikidel, kuna nende ökoloogilised nõudmised on sarnased ning on suurem tõenäosus, et uues koosluses esinevad siiski vaenlased. Vaenlasest vabanemise hüpotees vastandub Darwini naturalisatsiooni hüpoteesile (ingl. k. *Darwin's Naturalization Hypothesis*; Hill & Kotanen 2009). Selle hüpoteesi põhjal on eelis liikidel, mis on looduslike liikidega fülogeneetiliselt lähedasemad, kuna siis on suurem tõenäosus, et uues koosluses esinevad sarnased ökoloogilised tingimused kasvamiseks, mis võõrliigi looduslikul areaalilgi. Samas on uurimustega näidatud, et Darwini naturalisatsiooni hüpoteesi paikapidavus sõltub olulisel määral ruumiskaalast, olles tõenäolisem regionaalsel skaalal (nt. Diez *et al.* 2008). Põhjuseks, miks regionaalsel skaalal rakendub Darwini naturalisatsiooni hüpotees, võib pidada võõrliigi ja tema pärismaiste sugulasliikide ühiseid tunnuseid, mis aitavad neil taimeliikidel hõivata samu elupaikasid. Lokaalsel skaalal ehk koosluse skaalal aga muutub seos vastupidiseks ning mehhanismina on tõenäolisem vaenlasest vabanemise hüpotees. Selle põhjuseks võib pidada looduslike vaenlaste (herbivooride, patogeenide, parasiitide) olemasolu koosluses, kus kasvab võõrtaimeliigi lähedane sugulasliik ning seetõttu on sellises koosluses eelis pigem neil taimeliikidel, mis on looduslike liikidega kaugemalt suguluses (Diez *et al.* 2008).

Leitud on ka seos, et taimeliikide suur fülogeneetiline mitmekesisus põhjustab suuremat herbivooride liigirikkust. Sellise tulemuse said Dinnage *et al.* (2012), kes uurisid lüljalgseid herbivoore taimekooslustes. Herbivooride liigirikkuse kasvamise seletamiseks

sobib niinimetatud nišiefekt (ingl. k. *'niche' effect*, Dinnage *et al.* 2012). Nišiefekt tähendab, et kui taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus kasvab (koosluses on kaugemalt suguluses olevad taimeliigid), tekitab see juurde erinevaid toitumis- ning elupaiku, mis omakorda võimaldab rohkematel herbivooriliikidel selles koosluses endale elutegevuseks sobiv nišš leida. Järelikult võib eeldada, et vastupidises olukorras, kui taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus on väike, leiab endale koosluses elupaiga vähem herbivooriliike, kuna taimeliigid on lähemalt sugulased ning ei erine oma tunnuste poolest palju ja seetõttu pakuvad sobivat elu- ning toitumispaika väiksemale arvule herbivooriliikidele.

Teistsuguseid tulemusi said aga Whitfeld *et al.* (2012), kes näitasid, et taimeliikide fülogeneetiline kaugus ei mõjuta herbivooride arvukust koosluses. Samas leidsid nad, et vaatamata fülogeneetilise seose puudumisele oli mõnedel taimede funktsionaalsetel tunnustel (lehtede lämmastiku sisaldus, taimeeritiste esinemine) mõju herbivooride arvukusele. Lehtede lämmastiku sisalduse olulisus võib tuleneda sellest, et lämmastik on oluline herbivooride elutegevuses ning kui taimede lehed sisaldavad rohkem lämmastikku, esineb selles koosluses ka rohkem herbivoore. Taimeeritiste olemasolu mõju herbivooride arvukusele võib seostada taimede kaitsemehhanismidega – eritiste olemasolul on herbivooride arvukus väiksem ning vastupidi.

Üldistatult võib öelda, et kui taimekoosluste fülogeneetiline mitmekesisus on suur, siis herbivooria määr selles koosluses on madal ehk esineb negatiivne seos taimekoosluse fülomitmekesisuse ja herbivooria määra vahel. Herbivooride liigirikkust aga mõjutab taimekoosluse suur fülogeneetiline mitmekesisus positiivselt ehk suure fülomitmekesisuse korral on herbivooride kooslus liigirikkam.

#### **4.1.2. Tolmeldajad**

Nagu herbivooride puhul, nii on ka tolmeldajate puhul leitud, et taimekoosluse fülogeneetilise mitmekesisuse mõju tolmeldajatele võib olla nii positiivne kui ka negatiivne (Srivastava *et al.* 2012). Käesolevas töös refereeritud artiklitest leidsid Moeller (2004), Sargent *et al.* (2011) ja Vamosi *et al.* (2014), et taimekooslused, kus kasvavad taimed on

fülogeneetiliselt lähedalt suguluses, meelitavad paremini ligi sobilikke tolmeldajaid, mille tagajärjel kasvab taimede reproduktiivne edukus. Schuett & Vamosi (2010) aga said vastupidise tulemuse. Nad leidsid, et kui koosluses kasvavad taimeliigid on lähisugulased, jõuab taimeni vähem selle taimeliigi õietolmuteri ning liigi reproduktiivne edukus halveneb.

Üheks mehhanismiks, miks tolmeldajad eelistavad nektari kogumisel külastada lähedalt suguluses olevaid taimeliike, on spetsialiseerumine nagu herbivooride puhulgi. Vamosi *et al.* (2014) näitasid meta-analüüsiga, et putukaliigid, kellel ei olnud välja arenenud spetsiaalseid anotoomilisi struktuure nektari kättesaamiseks, kogusid nektarit lähedalt suguluses olevatelt taimeliikidelt. Fülogeneetilise klasterdumise põhjuseks on lähisugulastest taimeliikidel esinevad sarnased tunnused, mille tõttu saavad spetsiaalsete anotoomiliste struktuurideta putukaliigid neilt taimedelt kergesti nektarit koguda.

Ühiste tolmeldajate vahendusel on omavahel seotud ka taimeliigid. Taimeliikide vahelised interaktsioonid võivad olla konkureerivad või kaasaaitavad (ingl. k. *facilitative*; Sargent *et al.* 2011). Kui taimeliigi populatsioonitihedus on väike, ei suuda see taimeliik kohale meelitada piisavat arvu putukaid edukaks tolmeldamiseks. Kuid kui taimekoosluses on kaks või enam lähedalt suguluses olevate taimeliikide populatsiooni, võivad koosluse taimeliigid koos meelitada kohale sobivaid tolmeldajaid, eriti juhul, kui neil liikidel on sarnased nõudmised tolmeldajate suhtes. Selliste kaasaaitavate interaktsioonide korral paraneb taimeliikide reproduktiivsus. Kaasaaitavaks interaktsiooniks tolmeldajate meelitamisel on ka õitsemise sünkroonsus (Moeller 2004). Kui koosluse taimeliigid on õitsemisperioodil jaotunud ühtlaselt ning terve perioodi jooksul leidub taimekoosluses korraga vähemalt üks õitsev taimeliik, aitab see kohal hoida vajalikke tolmeldajaid pika perioodi jooksul. Samuti kui ühe taimeliigi arvukus lühiajaliselt väheneb, siis teiste putukate poolt eelistatud taimeliikide olemasolu toimib puhvrina tolmeldajate populatsioonide dünaamikas (Moeller 2004).

Schuett & Vamosi (2010) leidsid aga oma uurimuses, et kooskasvavad lähisugulastest taimeliigid konkureerivad omavahel tolmeldajate pärast, kuna neil on sarnane õite morfoloogia. Kuna putukad tolmeldavad mitut taimeliiki, on nende transporditav õietolm heterospetsiifiline ehk koosneb mitme erineva taimeliigi õietolmuteradest. Selle tagajärjel aga võivad ühele taimele jõuda teise liigi õietolmuterad ning taim ei reprodutseeru.

Vaatamata vastukäivatest tulemustest selle kohta, kas koosluses kasvavate fülogeneetiliselt lähedaste taimeliikide vahel esineb konkurents tolmeldajate pärast (Schuett & Vamosi 2010) või paraneb hoopis nende paljunemisvõimekus ühiste tolmeldajate tõttu (Moeller 2004), võib üsnagi kindlalt arvata, et lähisugulastest taimeliigid meelitavad ligi samu putukaliike (Moeller 2004; Sargent *et al.* 2011; Vamosi *et al.* 2014).

#### **4.1.3. Seened**

Kirjanduse põhjal näib olevat mitu võimalust, kuidas taimede fülogeneetiline mitmekesisus mõjutab nendega koos elavate seente kooslusi. Ühed uurimused on saanud tulemusi, et väikese fülogeneetilise mitmekesisusega (lähedalt suguluses olevate taimedega) koosluses on taimedel esinevad seenekooslused sarnased (Gilbert & Webb 2007; Tedersoo *et al.* 2013; Wehner *et al.* 2014). Teised uurimused on aga mükoriisaseente puhul näidanud, et lähisugulastest taimeliikidel tegutsevad erinevad seenekooslused (Reinhart & Anacker 2014; Veresoglou & Rillig 2014). Samas on ka võimalus, et taimekoosluse fülogeneetilisel mitmekesisusel ei ole seenekoosluste kujundamises mingit rolli (Kembel & Mueller 2014).

Peamiseks põhjuseks, miks lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel kasvavad sarnaste seeneliikidega kooslused, arvatakse olevat taimede sarnased tunnused (nt Wehner *et al.* 2014). Tundub loogiline, et kuna ühele seeneliigile on kasvamiseks vajalikud teatud tingimused ning selliseid kasvutingimusi pakuvad kaks sarnaste tunnustega taimeliiki, siis seen koloniseerib mõlemad taimed. Taimede juurtel elavate seente korral on sellisteks taimede tunnusteks näiteks juurte pikkus, diameeter ja tihedus (Wehner *et al.* 2014).

Selliseid uurimistulemusi, mis näitavad, et lähisugulastest taimeliikidel kasvavad erinevate seentega kooslused, on seletatud kahe mehhanismiga. Üheks põhjuseks võib olla parema ressursikasutuse saavutamine (Reinhart & Anacker 2014). Kuna mükoriisaseened suurendavad taimejuurte pinda ning parandavad toitainete kättesaadavust taimedele, siis arvatakse, et kui koosluse taimeliikidel kasvavad erinevad seenekooslused, esineb funktsionaalne komplementaarsus (Reinhart & Anacker 2014). See tähendab, et erinevad seenekooslused võivad hankida ressursse erinevalt ning erinevate seeneliikide esinemisel

koosluses kasutatakse ressursse efektiivsemalt ning selle tagajärjel paraneb ka taimede produktiivsus.

Teadustöödega on näidatud, et kui kahte koosluses kasvavat taime koloniseerib sama seen, siis toimub mingil määral toitainete liikumine ühelt taimelt teisele ühise seeneniidistiku kaudu (nt Fellbaum *et al.* 2014). Seda nähtust on seostatud erinevate seenekoosluste esinemisega lähisugulastest taimeliikidel (Veresoglou & Rillig 2014). Kui kaht taimeliiki koloniseerivad erinevad seeneliigid, ei arene nende kahe taime vahel välja ühist mütseeli ning on väiksem tõenäosus, et taim tahtmatult varustaks oma konkurenti toitainetega.

## **4.2. Teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele**

### **4.2.1. Herbivoorid**

Herbivoorid võivad toimida taimekoosluse kujunemisel bioloogilise filtrina, mõjutades koosluse liigilist ja fülogeneetilist struktuuri (Begley-Miller *et al.* 2014). Becerra (2015) näitas, et taimekooslus on seda liigirikkam, mida rohkem on putukatest herbivooride seas spetsialiseerunud liike. Kuna spetsialiseerunud herbivoorid söövad ainult kindlaid taimeliike ning surve nendele taimeliikidele on suur, siis arendavad taimed uusi herbivooride vastaseid tunnuseid, mis teeks nende söömise herbivooridele võimatuks. See aga soodustab taimekoosluse mitmekesisust.

Samuti on teadustöödega näidatud, et herbivoorid mõjutavad taimekoosluse fülogeneetilist struktuuri. Begley-Miller *et al.* (2014) uurisid herbivooride mõju taimekooslustele valgesaba-pampahirve (*Odocoileus virginianus*) näitel. Kooslustes, kus esinesid hirved, oli taimekoosluste struktuur fülogeneetiliselt klasterdunud. Sarnaseid tulemusi said ka Yessoufou *et al.* (2013) ja Forrestel *et al.* (2015), kes uurisid rohumaakooslusi, kus elasid suured herbivoorid. Taimekoosluse fülogeneetilist klasterdumist võib seletada herbivooride suure survega taimedele. Taimekooslusest kaovad sellised liigid, millel pole välja kujunenud herbivooride vastu piisavaid kaitsetunnuseid. Kooslusesse jäävad püsima liigid, millel sellised tunnused esinevad. Kui selliseid kaitsetunnuseid omavad taimeliigid on fülogeneetiliselt lähedalt sugulased, toimub taimekoosluses fülogeneetiline klasterdumine.

#### **4.2.2. Tolmeldajad**

Uurimustega, mis kasutasid meetodina simuleeritud väljasuremisi, on näidatud, et tolmeldajate ekstinktsioonide korral leiavad suure tõenäosusega aset väljasuremiste ahelad ehk kui üht taimeliiki tolmeldanud putukaliik välja sureb, viib see ka tema poolt tolmeldatud taimeliigi kadumiseni kooslusest. Koekstinktsioonide tagajärjel väheneb taimekoosluse liigiline mitmekesisus, kuid on leitud, et toimuda võib ka fülogeneetilise mitmekesisuse vähenemine (Cianciaruso *et al.* 2013; Vieira *et al.* 2013).

Tolmeldajate väljasuremise tõttu aset leidvate koekstinktsioonide negatiivse mõju seletamiseks on pakutud kaks mehhanismi. Üheks mehhanismiks, miks taimekoosluste fülogeneetiline mitmekesisus eelnevalt kirjeldatud väljasuremise ahela tõttu väheneb, on terve taimede klaadi kadumine kooslusest (Cianciaruso *et al.* 2013). Selline nähtus saab aset leida siis, kui üks putukaliik on tolmeldaja kõigile sellesse klaadi kuuluvatele taimeliikidele. Kui selline väljasuremine toimub, siis kaovad kooslusest kõik sellel fülogeneesipuu harul olevad (lähisugulastest) taimeliigid ning taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus väheneb.

Teise mehhanismina on välja pakutud fülogeneesipuu eraldiseisvate ehk evolutsiooniliselt unikaalsete taimeliikide suur väljasuremine kooslusest (Vieira *et al.* 2013). See tähendab, et kui välja sureb evolutsiooniliselt unikaalset taimeliiki tolmeldav putukas ning kui see taimeliik on oma fülogeneesipuu harul ainuke liik ja tolmeldaja kadumise tõttu välja sureb, väheneb olulisel määral taimekoosluse fülogeneetiline mitmekesisus.

#### **4.2.3. Patogeenid**

On näidatud, et mullas elavad taimepatogeenid avaldavad taimedele suuremat negatiivset mõju, kui koosluses kasvavad fülogeneetiliselt lähedased taimeliigid. Noorte taimede idanemine on raskendatud, kui vahetus läheduses kasvab lähisugulasest taimeliik (Liu *et al.* 2012). Samuti on tõestatud, et looduslikes kooslustes esineb Janzen-Connelli efekt nagu põllumajanduslikes kooslustes, kus seda esmakordselt kirjeldati (Petermann *et al.* 2008).

Taimede ning mullapatogeenide interaktsioonid võivad olla seotud taimeliikide funktsionaalsete tunnustega (funktsionaalse mitmekesisusega) niimoodi, et sarnaste tunnustega taimeliike mõjutavad mulla seenpatogeenid olulisemal määral kui erinevate tunnustega taimi (Petermann *et al.* 2008). Tundub loogiline, et patogeenid koloniseerivad sarnaste tunnustega taimi, sest kui taimedel on sarnased tunnused, siis suure tõenäosusega leiavad patogeenid peremeestaime samade mehhanismide abil.

Kui üks taimeliik on koosluses kasvanud pikka aega, toimub mullas seda liiki koloniseerivate patogeenide akumulatsioon, mis viib Janzen-Connelli efektini selles koosluses ning fülogeneetiliselt lähedaste taimeliikide edukas kasvamine on pärsitud. Liu *et al.* (2012) tõestasid Janzen-Connelli efekti esinemise looduslikus koosluses mulda fungitsiidiga töödeldes. Töödeldud mullale kasvama pandud taimed idanesid normaalselt, vaatamata sellele, et enne fungitsiidiga töötlemist oli sellel mullal kasvanud lähisugulasest taimeliik. Selle põhjal võib arvata, et mullapatogeenid soodustavad taimekoosluse fülogeneetilise mitmekesisuse suurenemist, sest kui koosluses kasvavad kaugemalt suguluses olevad taimeliigid, on mullapatogeenide negatiivne mõju taimedele väiksem.

Samas näitasid Mehrabi & Tuck (2015) meta-analüüsiga, et taimedevaheline fülogeneetiline sugulus on halb näitaja mullapatogeenide negatiivse mõju seletamiseks. Pigem on see mõju seletatav taimede sarnaste funktsionaalsete tunnustega. Taimede funktsionaalne ja fülogeneetiline mitmekesisus ei ole nii tihedalt seotud, kui on siiani arvatud. Kahel taimeliigil võivad küll olla sarnased tunnused, kuid nad ei pruugi olla omavahel fülogeneetiliselt lähedased sugulased.

## Järeldused

Käesolevas töös refereeritud teadusartiklite põhjal võib järeldada, et taimekoosluste fülogeneetilisel mitmekesisusel on oluline roll ökosüsteemide kujunemises. Seda tõestavad mitmed uurimistulemused, mis näitavad taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teiste troofiliste tasemete kooslustele.

Nii spetsialiseerunud putukatest herbivooride kui tolmeldajate puhul on näidatud, et mõlemad nimetatud troofilised tasemed eelistavad toituda ning tegutseda pigem lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel. Seente puhul ei ole uurimistulemused nii ühesugused. Mõned tööd on leidnud, et lähedalt suguluses olevatel taimedel kasvavad sarnased seenekooslused, teised uurimused on aga saanud vastupidiseid tulemusi. Samuti on näidatud, et taimekoosluste suur fülogeneetiline mitmekesisus põhjustab suuremat liigilist mitmekesisust teisel troofilisel tasemel, näiteks putukatest herbivooridel, tõenäoliselt mitmekesisuse ökoloogiliste nišside ehk elutingimuste tõttu.

Teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele on samuti oluline. Kui näiteks spetsialiseerunud putukatest herbivoorid eelistavad toituda lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel, siis põhjustab see nende taimede seas kõrgemat herbivooria määra, mis on taimede jaoks negatiivne nähtus. Taimed võivad sellest aga „pääseda“, kui taimekoosluse fülogeneetiline struktuur on mitmekesine ehk koosluses kasvavad kaugemalt suguluses olevad taimeliigid. Sama nähtust võib eeldada ka mullapatogeenide puhul, kuid tolmeldajatega on teistmoodi. Kuna tolmeldajad tolmeldavad eelistatult lähisugulastest taimeliike, siis võivad fülogeneetiliselt vaesemad taimekooslused saada efektiivsemalt tolmeldatud, mis on taimede jaoks positiivne nähtus. Suurte generalistidest herbivooride puhul on aga vastupidi: taimekooslused, kus need herbivoorid elutsevad, on fülogeneetiliselt klasterdunud, sest püsima jäävad sarnaste herbivooria-vastaste kaitsekohastumustega liigid, mis on tihti lähisugulased.

Väga oluliseks võib taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse ja teiste troofiliste tasemete interaktsioonides pidada taimede funktsionaalseid tunnuseid. Mitmed uurimused on toonud taimede tunnused põhjuseks, miks teiste troofiliste tasemete kooslused on lähisugulastest taimedel sarnasemad kui kaugetel sugulastel. Arvatakse, et taimede funktsionaalne mitmekesisus tunnuste näol on seotud nende fülogeneetilise

mitmekesisusega ehk lähemalt suguluses olevatel taimedel on sarnased funktsionaalsed tunnused. Samas on järjest enam ilmunud teadusartikleid, mis näitavad, et see ei pruugi alati nii olla.

## Taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse seos teiste troofiliste tasemetega

Riin Olvet

### **Kokkuvõte**

Liigilise mitmekesisuse kõrval on teadlased kaasajal hakanud uurima fülogeneetilise mitmekesisuse kui liikidevahelise evolutsioonilise kauguse rolli üldise bioloogilise diversiteedi kujundamisel. Mitmete biodiversiteedi komponentide uurimisega on võimalik saavutada parem arusaamine mitmekesisusest ökosüsteemides.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade fülogeneetilisest mitmekesisusest ökosüsteemis. Eesmärgi täitmiseks uurin taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse mõju teistele troofilistele tasemetele ning vastupidi - teiste troofiliste tasemete mõju taimekoosluste fülogeneetilisele mitmekesisusele.

Kindlalt võib väita, et taimekoosluste ning teiste troofiliste tasemete vahelised interaktsioonid on olulised mitmekesisuse kujundajad, seda nii taimede kui ka teiste troofiliste tasemete puhul. Mõnede troofiliste tasemete nagu putukatest herbivooride liigirikkus on suurim fülogeneetiliselt mitmekesisustes taimekooslustes arvatavasti mitmekesisemate ökoloogiliste nišside ehk elutingimuste tõttu. Sageli tegutsevad teiste troofiliste tasemete liigid (spetsialiseerunud herbivoorid ja tolmeldajad, kuid tõenäoliselt mitte seened) fülogeneetiliselt lähedastel taimeliikidel. Sellel võib olla taimekooslusele vastandlik mõju: kõrgem herbivooria määr on taimedele negatiivne nähtus, samas saavad need kooslused tõenäoliselt efektiivsemalt tolmeldatud. Suured generalistidest herbivoorid põhjustavad aga taimekoosluste fülogeneetilist klasterdumist, sest püsima jäävad sarnaste herbivooriavastaste kaitsekohastumustega taimeliigid (mis on tihti lähisugulased).

Fülogeneetilise mitmekesisuse uurimisega on tegeletud alles võrdlemisi vähe aega. Seega on selge, et suhteliselt noore teadusharuna toimub selles pidev areng ning järjest rohkem saadakse uusi teadmisi. Oluline teadmine, milleni teadustöödega on hiljuti jõutud, on fülogeneetilise mitmekesisuse seos funktsionaalse mitmekesisusega. On leitud, et need kaks näitajat ei ole omavahel nii tihedalt seotud, kui varem arvati. Seega on erinevate troofiliste tasemete vaheliste interaktsioonide uurimisel oluline kasutada mõlemat näitajat, kuna liikide tunnused näivad olevat nendes interaktsioonides oluline komponent.

## **Tänuavaldus**

Soovin siiralt tänada oma suurepärast juhendajat Pille Gerholdi, kes oli alati valmis aitama ning kasulikke näpunäiteid jagama. Samuti soovin tänada oma pereliikmeid, kes olid toeks ja motiveerisid edasi töötama.

## Kasutatud kirjandus

Anacker, B. L., Klironomos, J. N., Maherali, H., Reinhart, K. O., & Strauss, S. Y. (2014). Phylogenetic conservatism in plant-soil feedback and its implications for plant abundance. *Ecology letters*, 17(12), 1613-1621

Becerra, J. X. (2015). On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201418643

Begley-Miller, D. R., Hipp, A. L., Brown, B. H., Hahn, M., & Rooney, T. P. (2014). White-tailed deer are a biotic filter during community assembly, reducing species and phylogenetic diversity. *AoB plants*, 6, plu030

Cadotte, M. W., Dinnage, R., & Tilman, D. (2012). Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93(sp8), S223-S233

Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823-843

Čeplová, N., Lososová, Z., Zelený, D., Chytrý, M., Danihelka, J., Fajmon, K., ... & Tichý, L. (2015). Phylogenetic diversity of central-European urban plant communities: effects of alien species and habitat types

Chen, H., Shao, K. T., & Kishino, H. (2015). Phylogenetic skew: an index of community diversity. *Molecular ecology*

Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A., & Petchey, O. L. (2013). High Loss of Plant Phylogenetic and Functional Diversity Due to Simulated Extinctions of Pollinators and Seed Dispersers in a Tropical Savanna. *Brazilian Journal of Nature Conservation*, 11(1), 36-42

Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298, 312

Dawson, W., Burslem, D. F. & Hulme, P. E. (2009). Herbivory is related to taxonomic isolation, but not to invasiveness of tropical alien plants. *Diversity and Distributions*, 15(1), 141-147

- Diez, J. M., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., Edwards, G., & Duncan, R. P. (2008). Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, 11(7), 674-681
- Dinnage, R. (2013). Phylogenetic diversity of plants alters the effect of species richness on invertebrate herbivory. *PeerJ*, 1, e93
- Dinnage, R., Cadotte, M. W., Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., & Tilman, D. (2012). Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters*, 15(11), 1308-1317
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61(1), 1-10
- Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Cloos, A. J., Strahan, G. E., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T., & Bücking, H. (2014). Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 203(2), 646-656
- Flynn, D. F., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M. I., & Naeem, S. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92(8), 1573-1581
- Forrestel, E. J., Donoghue, M. J., & Smith, M. D. (2015). Functional differences between dominant grasses drive divergent responses to large herbivore loss in mesic savanna grasslands of North America and South Africa. *Journal of Ecology*
- Gilbert, G. S., & Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(12), 4979-4983
- Hill, S. B. & Kotanen, P. M. (2009). Evidence that phylogenetically novel non-indigenous plants experience less herbivory. *Oecologia*, 161(3), 581-590
- Hillebrand, H., & Cardinale, B. J. (2004). Consumer effects decline with prey diversity. *Ecology Letters*, 7(3), 192-201

- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American naturalist*, 501-528
- Kembel, S. W., & Mueller, R. C. (2014). Plant traits and taxonomy drive host associations in tropical phyllosphere fungal communities 1. *Botany*, 92(4), 303-311
- Liu, X., Liang, M., Etienne, R. S., Wang, Y., Staehelin, C., & Yu, S. (2012). Experimental evidence for a phylogenetic Janzen–Connell effect in a subtropical forest. *Ecology letters*, 15(2), 111-118
- Mehrabi, Z., & Tuck, S. L. (2015). Relatedness is a poor predictor of negative plant–soil feedbacks. *New Phytologist*, 205(3), 1071-1075
- Moeller, D. A. (2004). Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 85(12), 3289-3301
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y., & Weiblen, G. D. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests?. *Science*, 313(5790), 1115-1118
- Pearse, I. S. & Hipp, A. L. (2009). Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43), 18097-18102
- Petermann, J. S., Fergus, A. J., Turnbull, L. A., & Schmid, B. (2008). Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. *Ecology*, 89(9), 2399-2406
- Reinhart, K. O., & Anacker, B. L. (2014). More closely related plants have more distinct mycorrhizal communities. *AoB plants*, 6, plu051
- Rezende, E. L., Lavabre, J. E., Guimarães, P. R., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448(7156), 925-928

- Sargent, R. D., Kembel, S. W., Emery, N. C., Forrestel, E. J. & Ackerly, D. D. (2011). Effect of local community phylogenetic structure on pollen limitation in an obligately insect-pollinated plant. *American Journal of Botany*, 98(2), 283-289
- Schuett, E. M. & Vamosi, J. C. (2010). Phylogenetic community context influences pollen delivery to *Allium cernuum*. *Evolutionary Biology*, 37(1), 19-28
- Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G. & Mirotchnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15(7), 637-648
- Tedersoo, L., Mett, M., Ishida, T. A., & Bahram, M. (2013). Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 199(3), 822-831
- Thompson, P. L., Davies, T. J., & Gonzalez, A. (2015). Ecosystem Functions across Trophic Levels Are Linked to Functional and Phylogenetic Diversity. *PloS one*
- Vamosi, J. C., Moray, C. M., Garcha, N. K., Chamberlain, S. A., & Mooers, A. Ø. (2014). Pollinators visit related plant species across 29 plant–pollinator networks. *Ecology and evolution*, 4(12), 2303-2315
- Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular ecology*, 18(4), 572-592
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 475-505
- Wehner, J., Powell, J. R., Muller, L. A., Caruso, T., Veresoglou, S. D., Hempel, S., & Rillig, M. C. (2014). Determinants of root-associated fungal communities within Asteraceae in a semi-arid grassland. *Journal of ecology*, 102(2), 425-436
- Weiblen, G. D., Webb, C. O., Novotny, V., Basset, Y., & Miller, S. E. (2006). Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, 87(sp7), S62-S75

- Venail, P., Gross, K., Oakley, T. H., Narwani, A., Allan, E., Flombaum, P., ... & Cardinale, B. J. (2015). Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*
- Veresoglou, S. D., & Rillig, M. C. (2014). Do closely related plants host similar arbuscular mycorrhizal fungal communities? A meta-analysis. *Plant and soil*, 377(1-2), 395-406
- Whitfeld, T. J., Novotny, V., Miller, S. E., Hrcek, J., Klimes, P., & Weiblen, G. D. (2012). Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology*, 93(sp8), S211-S222
- Vieira, M. C., Cianciaruso, M. V., & Almeida-Neto, M. (2013). Plant-Pollinator coextinctions and the loss of plant functional and phylogenetic diversity. *PloS one*, 8(11), e81242
- Yessoufou, K., Davies, T. J., Maurin, O., Kuzmina, M., Schaefer, H., Bank, M., & Savolainen, V. (2013). Large herbivores favour species diversity but have mixed impacts on phylogenetic community structure in an African savanna ecosystem. *Journal of Ecology*, 101(3), 614-625
- Yguel, B., Bailey, R., Tosh, N. D., Vialatte, A., Vasseur, C., Vitrac, X., Jean, F. & Prinzing, A. (2011). Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters*, 14(11), 1117-1124

# Relationship between plant community phylogenetic diversity and associated trophic levels

Riin Olvet

## Summary

In addition to the studies of the classical measure of species richness, an increasing number of scientific works deals with phylogenetic diversity, i.e. evolutionary distance between species, to understand its role in shaping biodiversity. Studying several components of biodiversity helps to achieve better knowledge on total diversity in ecosystems.

The aim of this study is to provide an overview of the patterns and possible mechanisms of phylogenetic diversity in ecosystems. For this I examine the impact of plant community phylogenetic diversity on other trophic levels and *vice versa* - the impact of other trophic levels on plant community phylogenetic diversity.

The results of my study reveal that interactions between plant communities and other trophic levels are important factors in shaping diversity. The interactions are reciprocal: there is evidence that the structure of plant communities influences other trophic levels, and *vice versa*, other trophic levels can have an influence on plant communities. I found that the diversity of some trophic levels such as insect herbivores is highest in phylogenetically diverse plant communities most probably because of high availability of ecological niches. Specialist insect herbivores as well as pollinators are mostly associated with phylogenetically poor plant communities. Interestingly, this pressure on closely related plant species is two-fold: herbivores cause damage to close relatives whereas close relatives are better pollinated. However, large generalist herbivores cause phylogenetic clustering in plant communities due to herbivore-resistant traits in close relatives.

Phylogenetic diversity has been in a focus of ecological research for quite a short period of time. It is clear that this relatively new branch of science is under development and new knowledge is being gained constantly. Important knowledge shown by recent research includes the unclear relationship between phylogenetic and functional diversity. It has been found that these two measures are not that closely related than assumed previously.

Therefore it is important to use both measures when studying interactions between trophic levels because species' traits seem to be an important component in these interactions.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Riin Olvet,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Taimekoosluste fülogeneetilise mitmekesisuse seos teiste troofiliste tasemetega,

mille juhendaja on Pille Gerhold,

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **25.05.2015**