

TARTU ÜLIKOOL
ZOOLOOGIA JA HÜDROBIOLOOGIA INSTITUUT
IHTÜOLOOGIA JA KALANDUSE ÕPPETOOL

Velda Lauringson

**Eutrofeerumise mõju põhjaloomastiku kooslustele Eesti
rannikumeres.**

Magistritöö

Juhendajad: PhD Jonne Kotta
Prof. Toomas Saat

TARTU 2005

Sisukord

1.	Sissejuhatus	3
	1.1. Rannikumere eutrofeerumine	3
	1.2. Töö eesmärgid	7
2.	Materjal ja metoodika	9
	2.1. Andmed ja uurimisala	9
	2.2. Proovide kogumine ja töötlemine	11
	2.3. Statistiline andmetöötlus	12
3.	Tulemused	15
4.	Arutelu	30
	Tänuavaldus	36
	Kokkuvõte	37
	Summary	38
	Kasutatud kirjandus	39

1. Sissejuhatus

1.1. Rannikumere eutrofeerumine

Eutrofeerumine on üheks tõsisemaks inimtegevusest tulenevaks ohuks rannikumere ökosüsteemidele (Nixon, 1990; Gray, 1992). Nixon (1995) defineerib mere eutrofeerumist orgaanilise aine hulga suurenemisena ökosüsteemis. Cloern (2001) seevastu käsitleb eutrofeerumist kõigi ökosüsteemis toitainetega rikastumisel käivituvate protsesside kogumina. Eutrofeerumise mõju on kõige tuntavam tiheda inimasustusega rannapiirkondades, kus merre jõuab tööstuslike, põllumajanduslike ja linnaheitvete kaudu eriti suurtes kogustes biogeenseid toitaineid (põhiliselt lämmastiku- ja fosforiühendeid) (Cloern, 2001; Gray *et al.*, 2002). Läänemerd ümbritsevate maade intensiivse majandustegevuse tagajärjel on viimase 50 aasta jooksul mere lämmastikukoormus kasvanud neljakordseks ja fosforikoormus kaheksakordseks, põhjustades ka produktsiooni suurenemise kõigil toitumistasemetel (Elmgren, 2001). Läänemeri sarnaneb ökoloogilistelt tingimustelt suure estuaariga, iseloomulikud on vee soolsuse, temperatuuri ning hapnikusisalduse suured gradiendid (Kullenberg, 1981; Leppäkoski & Bonsdorff, 1989). Läänemeri on toitainete akumulatsiooniala, Taani väinade kaudu kandub toitaineid välja väga vähe (Wulff & Stigebrandt, 1989). Ulatuslik jääkate, nõrgad looded ja tugev soolsuskihistumine, mis raskendab vee segunemist, samuti looduslikult madal süvavee hapnikusisaldus muudab Läänemere eriti tundlikuks täiendava orgaanilise aine settimisele (Karjalainen, 1999; Cloern, 2001; HELCOM, 1996, 2002; Karlson *et al.*, 2002).

Mere toitainetega rikastumise esmaseks tagajärjeks on fütoplanktoni ja põhjataimestiku suurenev primaarproduktsioon (*e.g.* Granéli & Sundbäck, 1985; Howarth, 1988; Morand & Briand, 1996; Cloern, 2001), samuti nihked taimekoosluste liigilises koosseisus ja kõrgema põhjataimestiku ning mitmeaastaste vetikate järkjärguline asendumine oportunistlikuma elustrateegiaga niitjate vetikatega (Schramm, 1996; Martin & Kukk, 1997), mis võivad massiliselt vohades moodustada nn. suurvetikate õitsenguid ja katta põhja lausaliste mattidena (Fletcher, 1996; Morand & Briand, 1996; Valiela *et al.*, 1997),

kujundades ümber senised põhjakooslused (Bell, 1992; Schramm, 1996; Valiela *et al.*, 1997). Läänemere põhjataimestikule on tavaline põisadru koosluste kattumine niitjatest vetikatest pealiskasvuga (Vogt & Schramm, 1991; Schramm, 1996; Worm & Sommer, 2000), samuti põisadru ja meriheina koosluste leviku sügavuspiiri vähenemine seoses fütoplanktoni õitsengutest tingitud halvenenud valgustingimustega (Kautsky *et al.*, 1986; Olesen, 1996) ning sesoonsete triivivate vetikamattide esinemine (Vahteri *et al.*, 2000; Paalme *et al.*, 2004).

Suurenenud primaarproduktiooni tarbivad lagundajad ja herbivoorne zooplankton, madalatel merealadel aga olulisel määral ka hõljumi- ja taimetoiduline põhjaloomastik. Settiva orgaanika hulk suureneb, kuid hästiaereeritud tingimustes remineraliseeritakse suur osa toitainetest kiiresti. Orgaanilise aine lagundamine võib põhjalähedases vees põhjustada hapnikupuudust (Heip, 1995; Cloern, 2001; Grall & Chauvaud, 2002). Tarbimata jäänud orgaaniline aine mattub värske aine settimise ja makrofauna tegevuse tagajärjel ning hapniku juurdevoolu katkemisel algab aeglane anaeroobne mineralisatsioon, mis rikastab sette poorivett toitainetega (Kamp-Nielsen, 1992; Conley *et al.*, 1997; Herbert, 1999). Toitained väljuvad ringlusest lahustumatute või gaasiliste ühendite tekkimisel (Buchsbaum *et al.*, 1991; Herbert, 1999). Läänemere sügavatel aladel jõuavad lahustunud toitained tagasi eufootilisse kihti süvavete kerke piirkonnas või talvise vee segunemise ajal (Leppänen *et al.*, 1997; Karjalainen, 1999).

Põhjaloomastik on toitumistüübilt ja elustrateegialt väga mitmekesine ja seetõttu on mitmekesine ka eutrofeerumise mõju põhjaloomastikule. Fütoplanktoni, mikro- ja makrofütobentose suurem produktioon pakub rikkalikke toiduvarusid hõljumi-, taime- ja settetoidulistele põhjaloomadele (Renaud *et al.* 1999; Norkko *et al.*, 2000; Cardoso *et al.*, 2002; Rönnerberg & Bonsdorff, 2004). Selle tagajärjeks on sageli kiirem kasv, suurenenud arvukus ja biomass (Levinton, 1982, 1995; Kotta & Kotta, 1995; Posey *et al.*, 1999; Kotta, 2000; Kotta *et al.*, 2000; Kotta *et al.*, 2003). Triivivad vetikamatid takistavad pelaagiliste vastsete laskumist põhjale (Bonsdorff *et al.*, 1995), muutused põhjataimestiku liigilises koosseisus ja levikus võivad viia mitmete taimelembeste loomaliikide elupaikade kadumisele (Boström & Bonsdorff, 1997). Orgaanilise sette kogunemine

põhjal halvendab hapnikutingimusi, samuti kinnitumisvõimalusi sessiilsetele loomadele (Heip, 1995; Grall & Chauvaud, 2002).

Riimveelist lühikese ajalooga Läänemerd iseloomustab liigivaene põhjaloomastik (Segestråle, 1957; Hällfors *et al.*, 1981) ja ka põhjakoosluste funktsionaalne mitmekesisus on väga väike – mere magedamas põhjaosas esineb vaid mõni toitumisrühm ja iga toitumisrühm on tihti esindatud vaid ühe või kahe liigiga (Bonsdorff & Pearson, 1999). Seetõttu on koosluste ökoloogiline puhverdusvõime väga madal ning ühe liigi kadumine võib tähendada terve funktsiooni kadumist ja seeläbi kogu koosluse olulist funktsionaalset vaesumist.

Eutrofeerumise ulatust meres hinnatakse mitmete näitajate põhjal. Rootsi Keskkonnakaitseagentuur (*Swedish Environmental Protection Agency*) kasutab Rootsi ümbruse merevete seisundi hindamiseks süsteemi, kus mõõdetakse merevee klorofüll a sisaldust, põhjalähedast hapnikusisaldust, talvist toitainete sisaldust ja vee läbipaistvust ning nende näitajate põhjal hinnatakse piirkonna troofsus kas väga madalaks, madalaks, mõõdukaks, kõrgeks või väga kõrgeks (<http://www.internat.environ.se>). Tuleb aga märkida, et vee läbipaistvus sõltub tihti hüdroloogilistest tingimustest ja ka klorofüll a sisalduse ning põhjalähedase vee hapnikusisalduse mõõtmine ei peegelda merepiirkonna troofsust alati usaldusväärselt, kuna need näitajad võivad lühikeses ajaskaalas oluliselt kõikuda (Skogen *et al.*, 2004). Seetõttu on meie laiuskraadil parim loetletud kriteeriumitest talvine vee toitainete sisaldus (HELCOM, 2002). Siiski ei pruugi ka see näitaja täielikult kajastada tegelikku suvist produktsiooni, mille suuruse eriti oligotroofsetes tingimustes määrab ka toitainete regeneratsiooni kiirus eufootilises tsoonis (Capblancq, 1990; Zhang *et al.*, 2004). Ökoloogilises plaanis on eutrofeerumise puhul olulisima tähtsusega toitainete juurdevoolu tagajärjed veekogu elustikule. Samuti näitavad muutused elustikus kõige paremini inimtegevuse ja toitainete juurdevoolu mõju ulatust. Põhjaloomastiku kooslused on võrreldes planktiliste kooslustega paiksed ja pikaajalised, ka ei piira (erinevalt taimedest) nende vertikaalset levikut valgus. Seetõttu on põhjaloomastiku koosluste liigiline ja funktsionaalne koosseis, biomass ja produktsioon

head indikaatorid vee kvaliteedi hindamiseks (Pearson & Rosenberg, 1978; Grall & Chauvaud, 2002; Gray *et al.*, 2002).

1.2. Töö eesmärgid

Suurenenud primaarproduktiooni mõju elustikule on piirkonniti väga erinev ja vee toitainesisalduse mõõtmine ei võimalda seda üheselt modelleerida. Mitmesuguste keskkonnatingimuste kogum (loodete tugevus, soolsuskihistumine, veevahetuse kiirus, mikrokliimaatilised iseärasused, bioloogilised tegurid, näiteks bentiliste filtreerijate esinemine kooslustes) toimib ökoloogilise filtrina, mis mõjutab rannikumere ökosüsteemi reaktsiooni toitainete tõusule (Josefson & Rasmussen, 2000; Cloern, 2001; Grall & Chauvaud, 2002). Ökoloogilist filtrit moodustavate tegurite koosseis, mõju ja koosmõju on uus ja väheuuritud probleem. Käesolev töö on üheks esimeseks katsetuseks valdkonnas, kus võrreldaks koosluste reaktsioone toitainete sisalduse tõusule erinevate keskkonnatingimustega piirkondades, selgitamaks seoseid keskkonnaparameetrite väärtuste ja loomastiku reaktsioonimustrite vahel. Lisaks mahukale andmebaasile on nende seoste selgitamiseks vajalik vastav andmetöötlus, mis on teostatav tänu mitmemõõtmeliste statistiliste analüüsimeetodite märkimisväärsel arengule viimastel aastatel.

Käesoleva töö eesmärgiks on:

1. Kirjeldada statistiliselt seoseid eutrofeerumise ja põhjaloomastiku koosluste struktuuri vahel Eesti rannikumeres.
2. Urida, kas ning kuidas mõjutavad keskkonnatingimused ja põhjakoosluste funktsionaalne koosseis kirjeldatud seoseid.

Tööhüpoteesid on järgnevad:

- (1) Vee toitainesisalduse ja põhjaloomastiku biomassi vahel on positiivne seos madalatel ja suletud merealadel toitainesisalduse suure kõikumise ja aeglase veevahetuse tõttu (Josefson & Rasmussen, 2000).
- (2) Põhjaloomastiku reaktsioon suurenenud toitainesisaldusele on negatiivne sügavatel merealadel, kus orgaanika settimine alandab oluliselt vee hapnikusisaldust (Karjalainen, 1999; Gray *et al.*, 2002; Karlson *et al.*, 2002).

(3) Põhjaloomastik ei sõltu vee toitainete sisalduse muutustest hüdrodünaamiliselt aktiivsetel merealadel (frontaalaladel) nagu jõesuudmed, veealused nõlvad ja väinad. Sellistel alade kantakse orgaanika tihti ära juba enne settimist ja kooslusi kujundab oluliselt ka hoovuste põhjustatud füüsikaline stress. Jõesuudmetes ja nõlvaladel on vee toitainesisaldus tihti väga kõrge ning elustikku limiteerivad muud ressursid (Gray, 1992; Cloern, 2001).

(4) Põhjaloomastiku koosluste funktsionaalne mitmekesisus mõjutab põhjaloomastiku ja vee toitainete sisalduse vaheliste seoste iseloomu. Põhjaloomastiku erinevate toitumisrühmade esinemine mõjutab oluliselt toitainete dünaamikat veekogus (Kristensen *et al.*, 1992; Hatcher *et al.*, 1994; Davey & Watson, 1995; Hansen & Kristensen, 1998; Mortimer *et al.*, 1999; Bartoli *et al.*, 2000; James *et al.*, 2001) ja võib märgatavalt muuta eutrofeerumisega seotud protsesse nagu mudastumine, fütoplanktoni või makrovetikate õitsengud ning mitmeaastase suurtaimestiku hääbumine (Herman & Scholten, 1990; Cloern, 2001).

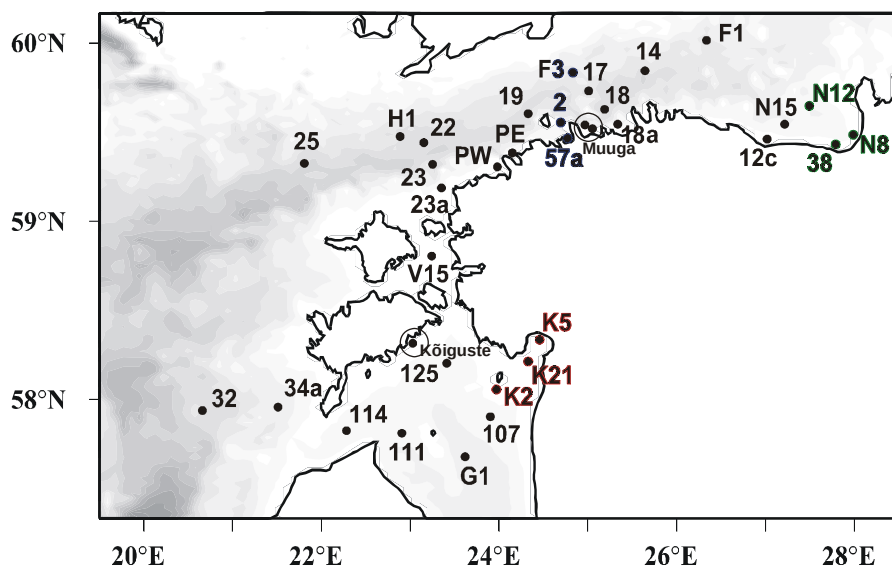
Kuna Läänemeri on subboreaalne veekogu, valiti eutrofeerumist iseloomustavaks kriteeriumiks merevee talvine toitainete sisaldus. Et eutrofeerumise algstaadiumis iseloomustab loomastiku biomass veekogu toitelisust paremini kui arvukus (Gray, 1992; Cloern, 2001), vaadeldakse põhjaloomastiku koosluste käitumist erinevatesse toitumisrühmadesse kuuluvate organismide biomassi muutustena.

Euroopa Liidu Veeraamdirektiivi kohaselt peavad Euroopa Liidu liikmesmaade veekogud 2015. aastaks olema heas ökoloogilises seisundis. Selle nõude täitmiseks tuleb kindlaks määrata puutumatu ökoloogilise seisundi kriteeriumid (European Union, 2000). Käesoleva töö eesmärk on ka teaduslikult põhjendada Euroopa Liidu Veeraamdirektiivist lähtuvat Eesti rannikumerealade veekvaliteedi määramiseks loodud tüüp-spetsiifilist klassifikatsiooni (<http://www.seiremonitor.ee/alam/12/>), mille 2001. aastal välja pakutud katsemudelil (TÜ Eesti Mereinstituut, 2002) puudub siiani piisav teaduslik põhjendus.

2. Materjal ja metoodika

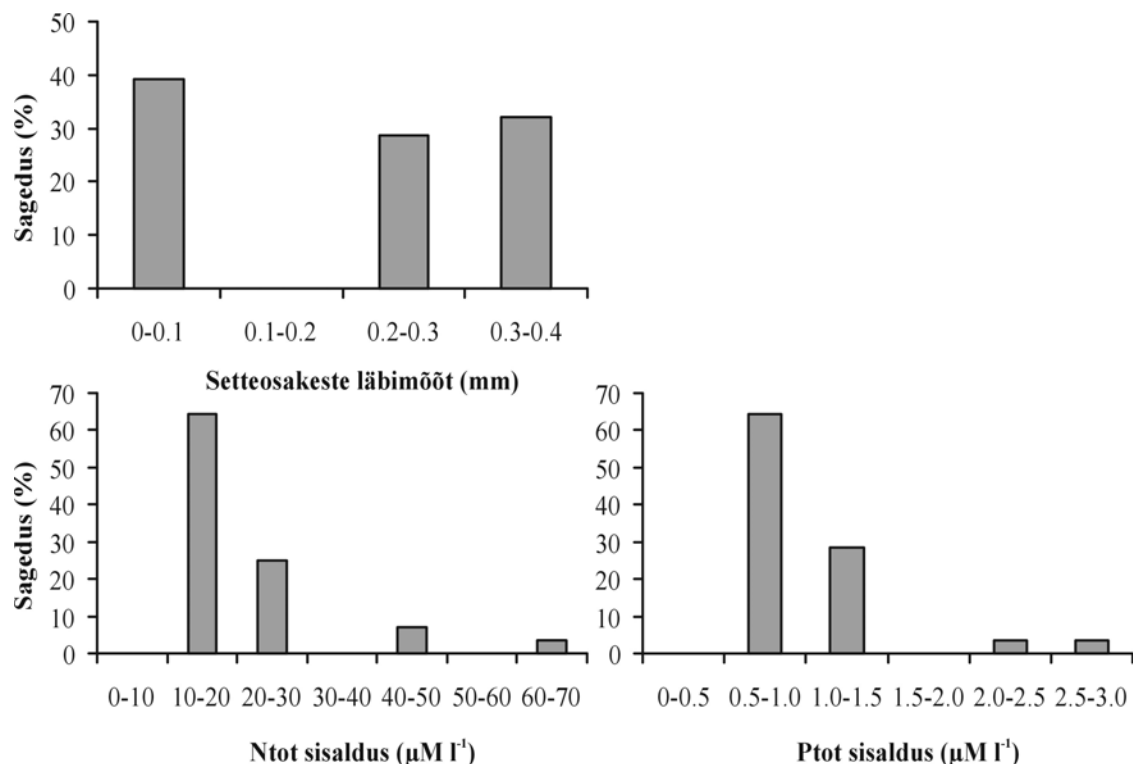
2.1. Andmed ja uurimisala

Käesolevas töös kasutati Eesti rannikumere seireprogrammi põhjakoosluste ja hüdrokeemia andmebaase (kättesaadavad TÜ Eesti Mereinstituudis). Seireprogrammi raames koguti aastatel 1993–2003 proove kokku 28 Eesti rannikumere piirkonnas (joonis 1). Igas rannikumere piirkonnas asus keskmiselt kaks proovipunkti. Piirkonnad erinesid üksteisest märgatavalt avatuse, vee sügavuse ja toitainesisalduse ning põhja iseloomu poolest (joonis 2). Valdasid peeneteralised setted liivast savimudani. Vee soolsus uurimisalal oli keskmiselt 4 – 7,5 ‰ ja sügavus vahemikus 0,8 – 110 m. Proovipunktid liigitati kirjanduse (Kullas *et al.*, 2000; Otsmann *et al.*, 2001) põhjal hüdrodünaamiliselt passiivseteks merepiirkondadeks ja aktiivseteks piirkondadeks ehk frontaalaladeks (jõesuudmed, nõlvad, väinad). Vee toitainesisaldus kõikus hüdrodünaamiliselt passiivsetes piirkondades alla kahe korra ja frontaalaladel 4–5 korda. Eesti rannikumere seireprogrammi andmebaasi põhjal määratleti hüpoksia esinemispiirkonnad, kus põhjalähedase veekihi hapnikusisaldus juhuslikult või regulaarselt langes alla 2 ml l⁻¹. Piirkonna avatuse hindamisel kasutati kahte näitajat – kaugust rannikust ja kaugust territoriaalmere lähtejoonest.



<u>Piirkonnad</u>	<u>Proovipunktid</u>	<u>Keskmine sügavus (m)</u>
Ava-Läänemeri, lõunaosa	32, 34a	62
Ava-Läänemeri, põhjaosa	25, H1	85
Gogland	F1	64
Irbe väin	114	29
Juminda	14	77
Keri	17	97
Kolga laht	18, 18a	62
Kõiguste laht	Kõiguste (7 proovipunkti)	4
Lahepera laht	PE	22
Liivi laht	107, 111, 125	31
Muuga laht, erosiooniala	Muuga (4 proovipunkti)	18
Muuga laht, akumulatsiooniala	Muuga (3 proovipunkti)	42
Naissaar	19	85
Narva laht	N12	41
Narva-Jõesuu	N8	15
Osmussaar	22, 23, 23a	58
Pakri laht	PW	23
Purtse	12c	12
Pärnu laht	K21	10
Pärnu jõesuu	K5	5
Ruhnu	G1	54
Saka	N15	23
Sillamäe	38	13
Tallinna laht, sügav	2	48
Tallinna laht, madal	57a	8
Tallinn-Helsingi	F3	78
Tibriku	K2	11
Väinameri	V15	7

Joonis 1. Uurimisala piirkonnad, proovipunktid ja keskmine sügavus piirkondade kaupa.



Joonis 2. Uurimisala vee üldlämmastiku (N_{tot}) ja üldfosfori (P_{tot}) talvised sisaldused ja põhjasetete granulomeetria.

2.2. Proovide kogumine ja töötlemine

Käesoleva töö autor osales põhjaloomastiku proovide kogumisel ja töötlemisel 2003. aastal. Proovivõtmismeetodid olid samad kogu uurimisperioodi jooksul. Põhjaloomastiku proovid koguti van Veeni põhjaammutiga ($0,1 \text{ m}^2$) suveperioodil ühes korduses ja kokku analüüsiti 527 proovi. Üks kordus proovipunkti kohta annab piisavalt esindusliku materjali loomakoosluste kohta, kuna piirkonnad on ruumiliselt homogeensed ja liikide arv väike. Igas proovis määrati settetüüp (liiv, liivmuda, liivsavi, muda, savimuda). Põhjasetted pesti kohe $0,25 \text{ mm}$ võrgusilmaga sõelal ja külmutati -20°C juures. Loomad eraldati, määrati ja loendati laboris stereomikroskoobi abil. Loomad kuivatati 48h vältel 60°C juures ning määrati biomass eristatud taksonite kaupa (kuivkaal g m^{-2}).

Põhjaloomad jagati toitumisrühmadesse – detriivoorid, filtreerijad, herbivoorid ja kiskjad – kirjanduse (Bonsdorff & Pearson, 1999) ja välivaatluste põhjal (Kotta, J., isiklik teade). Soolsuse ja vees lahustunud toitainete proovid koguti talvise vee segunemise perioodil. Üldfosfori (P_{tot}) ja -lämmastiku (N_{tot}), fosfaatide (PO_4) ja nitraatide (NO_3) sisaldust vees mõõdeti standardsete meetoditega. Lahustunud hapniku sisaldus veeproovides määrati seirereiside käigus laeva pardal ionomeetriga I-115M. Toitainete sisalduse määramiseks veeproovid külmutati ja enne analüüsimist sulatati toatemperatuuril 24 h vältel. Üldlämmastiku lõppmääramisel kasutati viiekordset (Pärnu piirkonna merevee puhul kümnekordset) lahjendust. Nitraatide, nitritite ja üldlämmastiku analüüsil kasutati autoanalüsaatorit AKEA ($\lambda_p = 520 \text{ nm}$). Spektrofotomeetrit Jenway 6400 kasutati fosforiühendite ($\lambda_p = 880 \text{ nm}$) ja nitritite ($\lambda_p = 545 \text{ nm}$) analüüsil. Toiteainete kolorimeetriline määramine veeproovides baseerus järgneval: ortofosfaatide sidumisel molübdeensiniseks kompleksiks, nitraatide redutseerimisel Cd-kolonnis nitrititeks ja nende järgneval reaktsioonil aromaatses amiiniga punakasvioletseks azo-ühendiks, kõikide fosfori- ja lämmastikuühendite oksüdeerimisel (120°C , 45 min) kaaliumpersulfaadi aluselise lahusega vastavalt ortofosfaatideks ja nitraatideks ning sellejärgsel analüüsil. Standardite kontrolliks kasutati VKI referentsmaterjale QC-RW1 ja -RW2 ning Merck standardlahuseid (Grasshoff, 1976; Solorzano & Sharp, 1980; Raimbault & Slawyk, 1991).

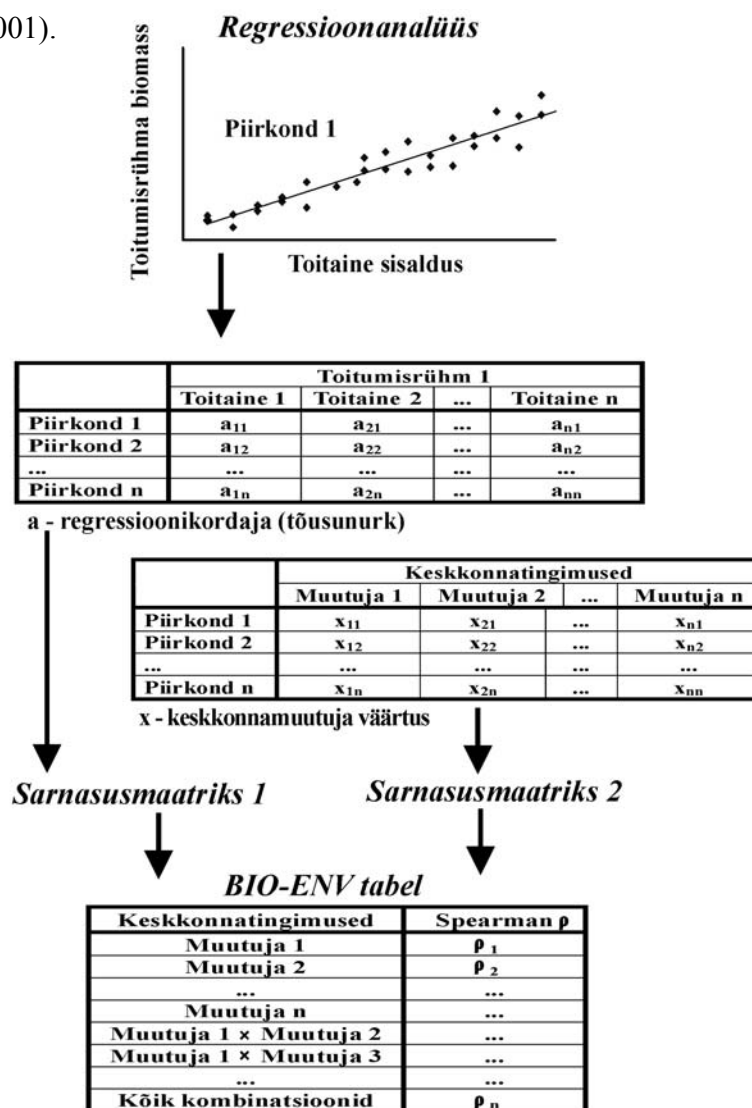
2.3. Statistiline andmetöötlus

Ühemõõtmelistel analüüsidel kasutati statistikaprogrammi "Statistica" (StatSoft, Inc., 2004) ja mitmemõõtmelistel analüüsidel programmi "Primer" (Clarke & Warwick, 2001). Statistiliseks usaldusnivooks valiti 0,05. Koosluste mitmekesisust kirjeldati Shannon-Wiener-i mitmekesisusindeksiga H' (Pielou, 1975), mis leiti nii põhjaloomastiku liikide kui toitumisrühmade biomassi põhjal. Keskkonnategurite ja toitumisrühmade biomasside vahelisi seoseid kirjeldati lineaarse või mittelineaarse regressioonianalüüsi abil. Polünoomi kasutati vaid juhul, kui see andis lineaarsest mudelist oluliselt täpsema seose. Toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahelised seosed leiti lineaarse

regressioonanalüüsi abil (Sokal & Rohlf, 1981). Lineaarse mudeli kasutamine on õigustatud Pearson-Rosenbergi mudeli seisukohalt (Pearson & Rosenberg, 1978), mis prognoosib põhjaloomastiku biomassi lineaarset suurenemist toitainete lisandumisel vähetoitelistel või mõõdukalt reostunud merealadel nagu Eesti rannikumeri (Kotta, 2000; Kotta et al., 2000; Kotta et al., 2003). Enne regressioonanalüüsi eemaldati biomassi andmete aegriidast autokorrelatsioonid (s.o. eelnevate aastate väärtuste mõju järgnevatele aastatele) (e.g. Chatfield, 1984; Viitasalo *et al.*, 1995). Edasises ühe- ja mitmemõõtmelises analüüsis kasutati ainult statistiliselt olulisi tõusunurga väärtusi, olulise seose puudumisel asendati väärtused nulliga. Põhjalähedase veemassi hüdrodünaamilise aktiivsuse (frontide olemasolu, puudumine), settetüübi ja hüpoksia (esineb, ei esine) mõju põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja piirkonna troofsuse vaheliste seoste esinemisele hinnati dispersioonanalüüsi (ANOVA) põhjal (Sokal & Rohlf, 1981).

Põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vaheliste seoste piirkondlikke erinevusi analüüsiti mitmemõõtmeliste meetoditega. Sarnasusmaatriksite koostamisel kasutati Bray-Curtis indekseid (Bray & Curtis, 1957). Keskkonnamuutujate mõju toitainete ja põhjaloomastiku vahelistele seostele leiti BIO-ENV analüüsi põhjal. BIO-ENV analüüsi käigus arvutati Spearmani astakkorrelatsioonikordajad (ρ) keskkonnaandmete ja toitainete-loomastiku vaheliste seoste sarnasusmaatriksite vahel (eraldi analüüsid positiivsete, negatiivsete ja kombineeritud väärtustega) (joonis 3). ρ väärtused näitavad, millised keskkonnategurid ennustavad kõige paremini põhjaselgrootute toitumisrühmade reaktsiooni veemassi muutuvale toitainesisaldusele (Clarke & Ainsworth, 1993). Korrelatsiooni olulisus määrati programmiga Relate (Clarke & Warwick, 2001). Koosluste funktsionaalset koosseisu erinevate keskkonnatingimustega piirkondades võrreldi mitmemõõtmelisel ordineerimisel („non-metric multidimensional scaling“). Koosluste funktsionaalse koosseisuna mõistetakse käesolevas töös koosluste struktuuri toitumisrühmade biomassi põhjal. Üksikute keskkonnatingimuste mõju koosluste funktsionaalsele koosseisule hinnati BIO-ENV analüüsiga. Erinevate keskkonnatingimustega piirkondade, samuti piirkondade, kus toitelisuse ja loomastiku vahel esines või puudus oluline seos, põhjaloomakoosluste

vahelised statistilised erinevused leiti ANOSIM permutatsioonitestiga. Erinevusi põhjustavad liigid või toitumisrühmad, samuti toitained leiti SIMPER analüüsi abil (Clarke, 1993). SIMPER analüüsi tulemuste esitamisel kasutati järgmisi indekseid: koosluste sarnasus – vaadeldava elupaiga põhjaloomastiku koosluste sarnasus SIMPER analüüsi põhjal (*average similarity within a group*); sarnasus/SD – liigi leviku ühtlus vaadeldavas elupaigas (*average similarity / standard deviation of similarity values*); kumulatiivne tähtsus – liigi kumulatiivne osakaal vaadeldava elupaiga koosluste sarnasuse põhjustajana (*cumulated % of the total similarity contributed by the species*) (Clarke & Warwick, 2001).



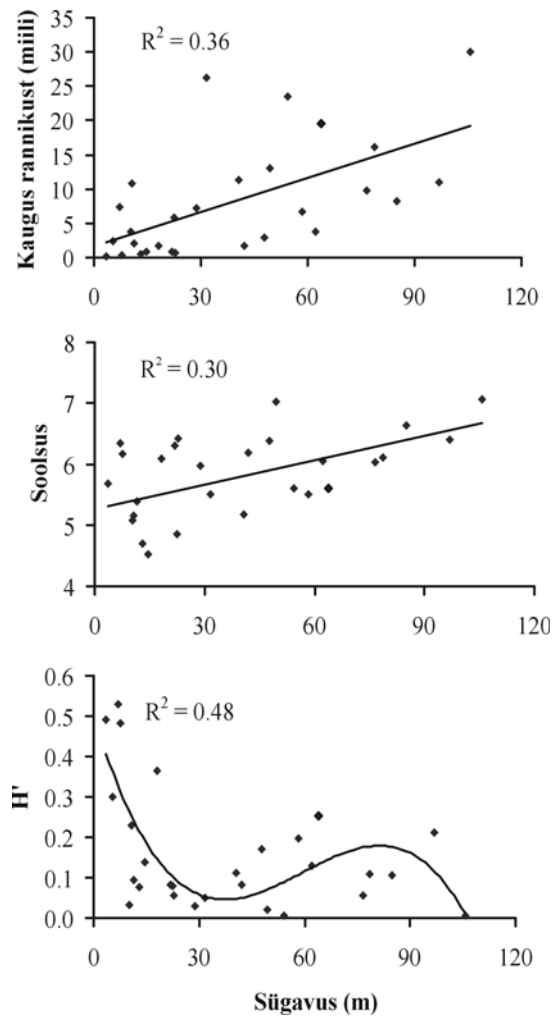
Joonis 3. Toitainete ja põhjaloomastiku vahelisi seoseid mõjutavate keskkonnatingimuste leidmiseks kasutatud meetodika.

3. Tulemused

Vaadeldud keskkonnateguritest olid omavahel positiivselt seotud piirkonna avatus ja vee sügavus ning sügavus ja soolsus (lineaarne regressioonanalüüs, $p < 0,05$) (joonis 4). Sügavuse ja sette teralisuse vahel olulist seost polnud (korrelatsioonanalüüs, $p > 0,05$).

Kokku määrati uurimisalal 46 põhjaselgrootute taksonit. Kooslustes domineerisid karbiliigid. Madalamates (< 20 m) ja soolasemates (> 5 ‰) piirkondades valdasid filtreerijad *Mytilus trossulus* Lamark ja *Mya arenaria* L. ning detrivoor *Cerastoderma glaucum* Bruguière. Madalamatel ja magedamatel merealadel levisid filtreerija *Dreissena polymorpha* Pallas ja detrivoor *Macoma balthica* (L.) kas koos või eraldi. Viis nimetatud karbiliiki moodustasid enam kui 90% kogu põhjaloomastiku kuivkaalust. *M. balthica* oli tavaline ka sügavamatel aladel. *M. balthica* oli iseloomulikem liik kõigi settetüüpide kooslustes, ehkki liivsavisel põhjal domineeris kohati *M. trossulus*. Mudapõhjade loomakooslused olid kõige varieeruvama koosseisuga ja väikseima *M. balthica* osakaaluga (tabel 1). Domineerivad karnivoorid olid uurimisalal *Saduria entomon* (L.) ja *Halicryptus spinulosus* von Siebold ning domineerivad herbivoorid *Hydrobia* spp. ja *Theodoxus fluviatilis* (L.). Koosluste funktsionaalne koosseis sõltus nii settetüübist (joonis 5) kui sügavusest (joonis 6). Enamiku settetüüpide loomakooslused erinesid üksteisest oluliselt, vaid liivmuda kooslused ei erinenud oluliselt liivsavi ja mudapõhjade kooslustest (ANOSIM, $p < 0,05$). Kõige selgemini eristusid liivaste ja savimudaste põhjade kooslused (joonis 5). Liivasematel põhjadel domineerisid kooslustes biomassilt filtreerijad ja mudasematel põhjadel detrivoorid (joonis 7). Uurimisala põhjaloomakoosluste toitumisrühmade mitmekesisus sõltus oluliselt vee sügavusest (regressioonanalüüs, $p < 0,05$) (joonis 4). Sügavamates merepiirkondades valdas detrivooride rühm. Madalamatel (< 20 m) merealadel oli koosluste mitmekesisus suurem tänu filtreerijate ja herbivooride esinemisele (joonis 8). Piirkonna toitetus ei avaldanud koosluste struktuurile kindlasuunalist mõju (MDS, joonis 9). Peamiste Eesti rannikumere alampiirkondade põhjaloomastiku kooslused olid funktsionaalselt koosseisult omavahel võrdlemisi sarnased. Selgemalt erinesid teineteisest vaid väga erineva sügavusega

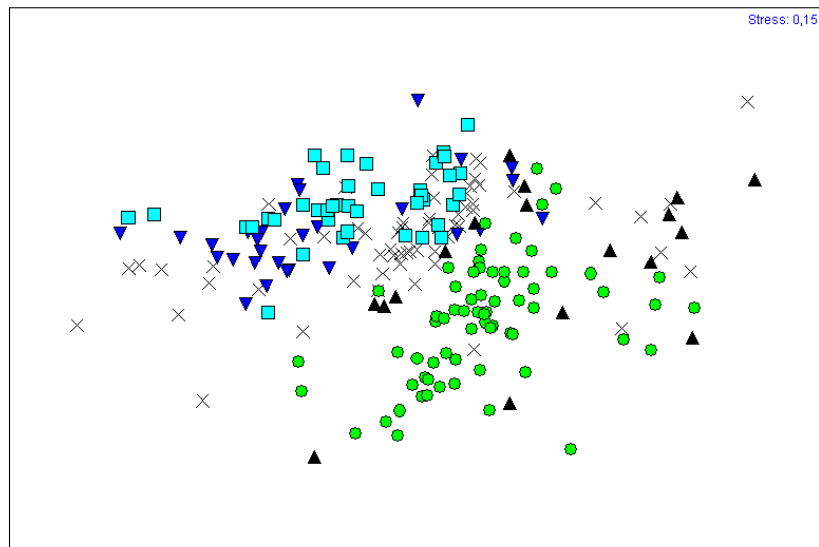
Läänemere avaosa ja Väinamere piirkonna kooslused (MDS, joonis 10). Ka soolsus ei mõjutanud oluliselt uurimisala koosluste funktsionaalset struktuuri (BIOENV, MDS).



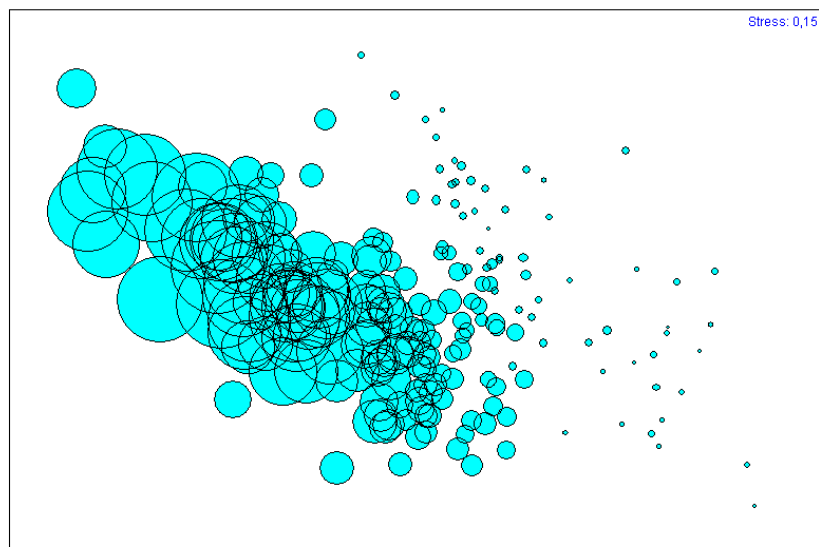
Joonis 4. Vee sügavuse seos piirkonna avatuse, soolsuse ja põhjaselgrootute koosluste toitumisrühmade mitmekesisusega.

Tabel 1. Loomakoosluste varieeruvus erinevatel põhjadel ja vaadeldud settetüüpidele kõige iseloomulikumat liigid SIMPER analüüsi põhjal. Koosluste sarnasus – vaadeldava põhjasette tüübi põhjaloomastiku koosluste sarnasus. Biomass – liigi keskmine biomass g m⁻². Sarnasus/SD – liigi leviku ühtlus vaadeldava põhja tüübi kooslustes. Kumulatiivne tähtsus – liigi kumulatiivne osakaal vaadeldava põhja tüübi koosluste sarnasuse põhjustajana.

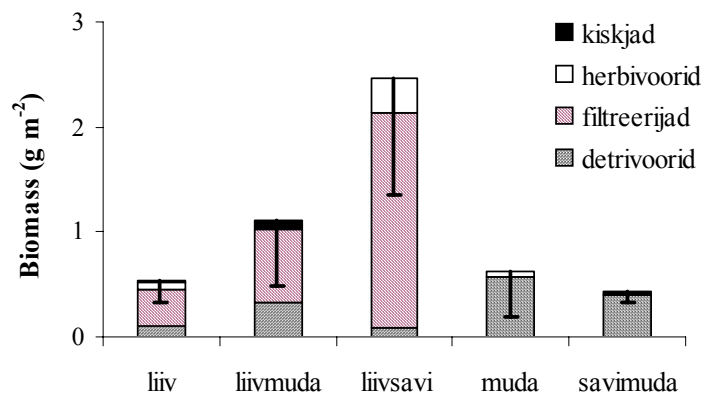
Liivmuda	Koosluste sarnasus: 26,66		
Liik	Biomass	Sarnasus/SD	Kumulatiivne tähtsus %
<i>Macoma balthica</i>	22,84	0,91	98,11
Muda	Koosluste sarnasus: 9,12		
Liik	Biomass	Sarnasus/SD	Kumulatiivne tähtsus %
<i>Macoma balthica</i>	6,64	0,30	44,96
<i>Monoporeia affinis</i>	0,03	0,27	82,62
<i>Pontoporeia femorata</i>	0,04	0,15	93,47
Savimuda	Koosluste sarnasus: 20,02		
Liik	Biomass	Sarnasus/SD	Kumulatiivne tähtsus %
<i>Macoma balthica</i>	21,77	0,64	84,99
<i>Pontoporeia femorata</i>	0,28	0,28	93,54
Liivsavi	Koosluste sarnasus: 24,39		
Liik	Biomass	Sarnasus/SD	Kumulatiivne tähtsus %
<i>Macoma balthica</i>	14,32	0,85	69,33
<i>Mytilus edulis</i>	33,97	0,47	92,46
Liiv	Koosluste sarnasus: 34,05		
Liik	Biomass	Sarnasus/SD	Kumulatiivne tähtsus %
<i>Macoma balthica</i>	22,88	1,14	99,24



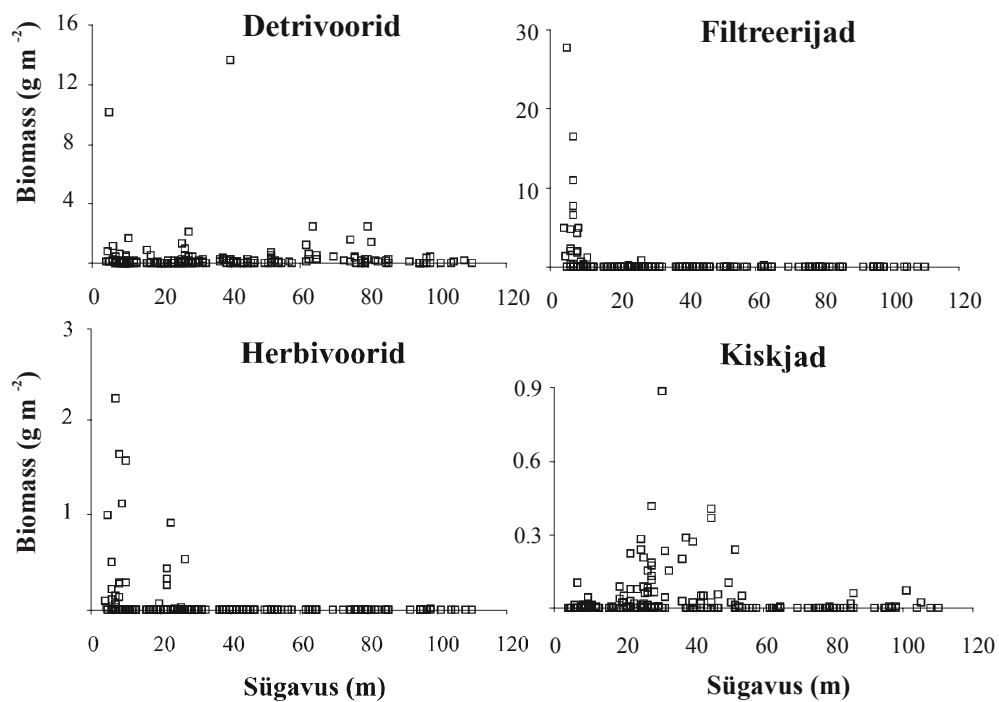
Joonis 5. Põhjaloomastiku koosluste mitmemõõtmeline ordineerimine (MDS). Joonisele on ekstrapoleeritud põhjasette tüübid: ○ – liiv, × – liivmuda, ▲ – liivsavi, ▼ – muda, □ – savimuda.



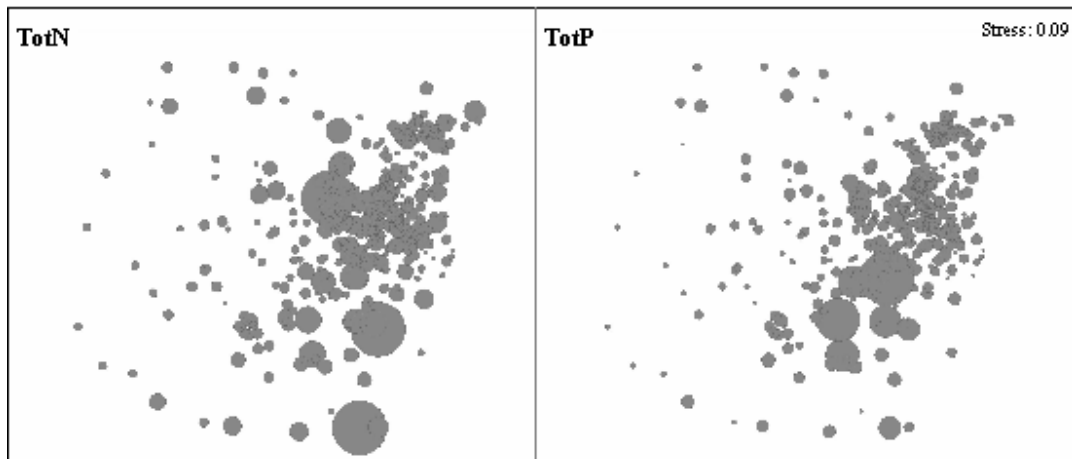
Joonis 6. Põhjaloomastiku koosluste mitmemõõtmeline ordineerimine (MDS). Ringide suurus näitab vee sügavust elupaigas (0,8 – 110 m).



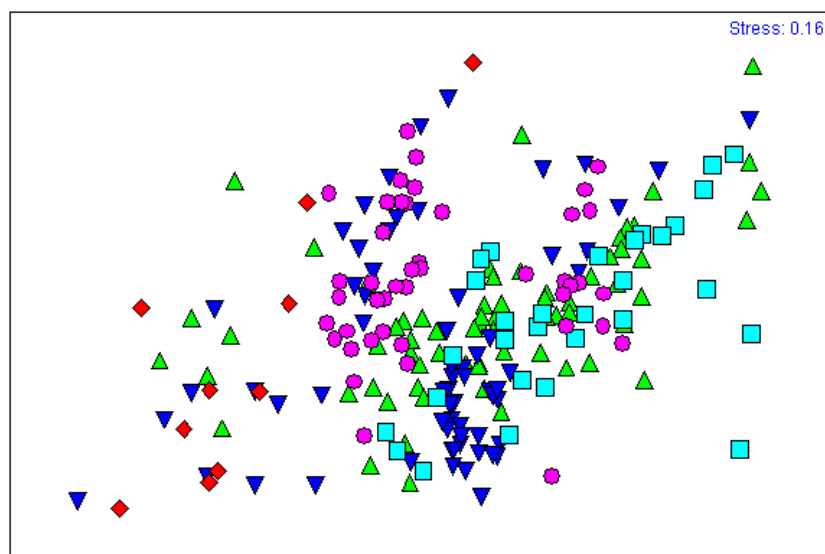
Joonis 7. Vaadeldud toitumisrühmade biomassid erinevat tüüpi setetel.



Joonis 8. Vaadeldud toitumisrühmade sügavuslevik uurimisalal.



Joonis 9. Põhjaloostiku koosluste mitmemõõtmeline ordineerimine (MDS). Ringide suurus näitab vee üldlämmastiku ja üldfosfori sisaldust proovipunktides.



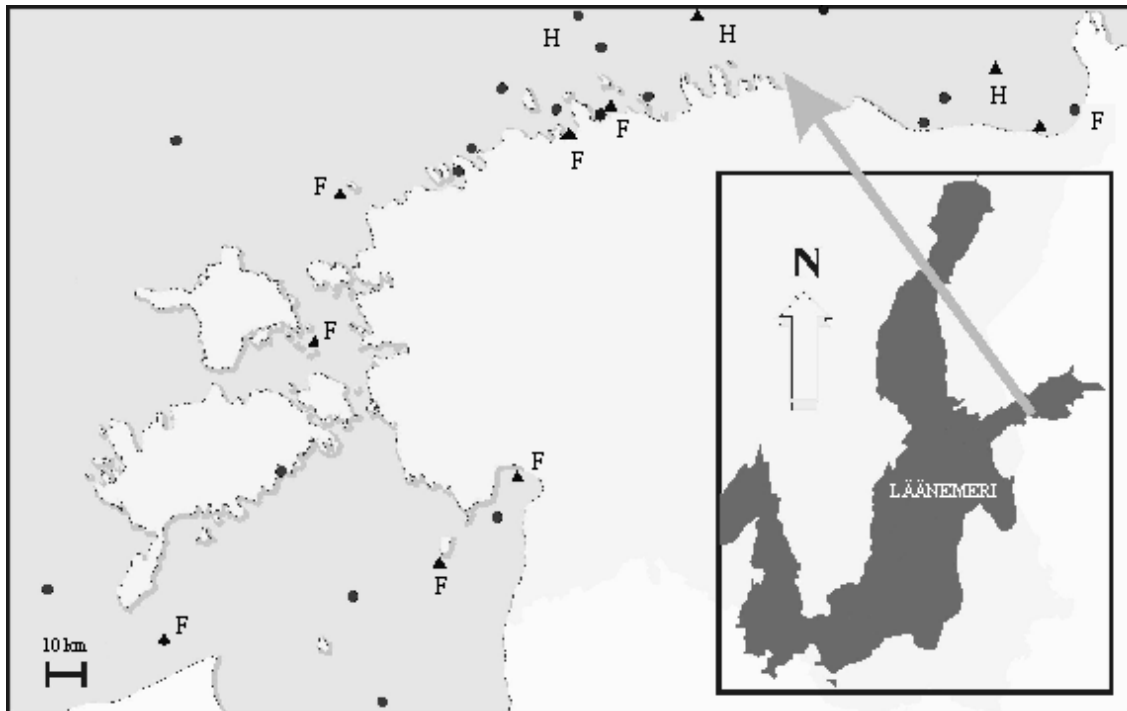
Joonis 10. Põhjaloostiku koosluste mitmemõõtmeline ordineerimine (MDS). Joonisele on ekstrapoleeritud Eesti rannikumere alampiirkonnad: ▼ – Liivi laht, □ – Läänemere avaosa, ○ – Soome lahe idaosa, ▲ – Soome lahe lääneosa, ◆ – Väinameri.

Toitainete talvise sisalduse ja põhjaloostiku toitumisrühmade biomassi vahel puudus oluline seos 10 (36%) ja esines 18 (64%) vaadeldud piirkonnas (lineaarne

regressioonianalüüs, $p < 0,05$) (joonis 11). Sel moel eristunud kaks piirkondade rühma ei erinenud oluliselt ei avatuse, soolsuse, uurimisperioodi keskmise talvise toitainete sisalduse ja selle kõikumise, sügavuse, põhjasette omaduste ega põhjaloomastiku koosluste struktuuri poolest (ANOVA, ANOSIM, $p > 0,05$). Kakandilise *Saduria entomon* (L.) biomass oli küll mõnevõrra suurem ja karbiliikide *M. trossulus*, *C. glaucum* ning *M. arenaria* biomassid väiksemad neis piirkondades, kus põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahel esines oluline seos, võrreldes piirkondadega, kus nimetatud seos puudus, kuid erinevused polnud statistiliselt olulised (SIMPER).

Vaadeldud toitainetest oli kõige nõrgem seos vee üldfosfori sisalduse ja põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi vahel. Toitumisrühmade seast oli vee toitainete sisaldusel tugevaim seos detrivooride biomassiga, järgnesid filtreerijad, kiskjad ja herbivoorid (regressioonianalüüs, tabel 2).

Frontide mõjupiirkonnas (jõesuudmed, nõlvad, väinad) oli põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi seos vee toitainete sisaldusega oluliselt nõrgem kui hüdrodünaamiliselt stabiilsemates piirkondades (ANOVA, tabel 3, joonis 12). Aladel, kus esines hüpoksia, oli põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi seos vee toitainesisaldusega veidi nõrgem kui hea hapnikuvarustusega aladel, kuid erinevused polnud statistiliselt olulised (ANOVA, tabel 3, joonis 12). Niisiis ei toetanud meie andmed hüpoteesi, mille kohaselt toitainete sisaldus mõjutab põhjaloomastikku oluliselt aladel, kus esineb hüpoksia.



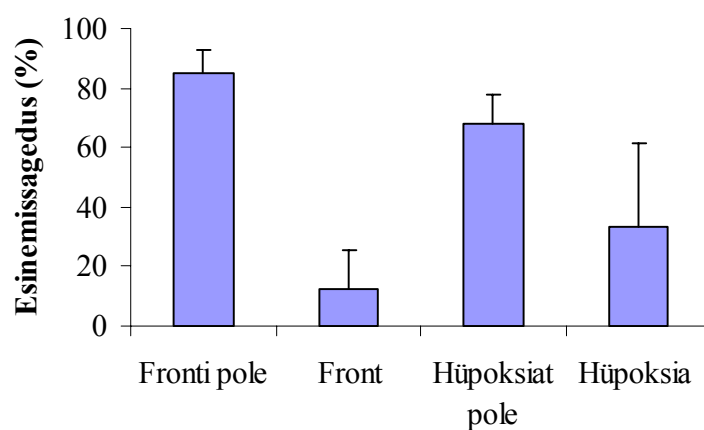
Joonis 11. Seoste esinemine põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahel Eesti rannikumeres. Ringid tähistavad piirkondi, kus esines oluline seos põhjaloomastiku biomassi ja vee talvise toitainete sisalduse vahel ($p < 0,05$). Kolmnurgad tähistavad alasid, kus nimetatud seos puudus. F – frontaalalad, H – hüpoksia esinemisalad

Tabel 2. Piirkondade osakaal (% kõigist piirkondadest, $n = 28$), kus esines seos põhjaloomastiku erinevate toitumisrühmade biomassi ja vee talvise toitainete sisalduse vahel (lineaarne regressioonanalüüs, $p < 0,05$).

<i>Toitumisrühm</i>	NO_3	N_{tot}	PO_4	P_{tot}	<i>Kokku</i>
Detrivoorid	11	11	18	7	39
Filtreerijad	0	4	4	4	11
Herbivoorid	0	4	4	0	4
Kiskjad	14	7	7	4	18
Kokku	25	25	25	14	

Tabel 3. Frontide ja hüpoksia mõju statistiliselt oluliste seoste esinemisele põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee talvise toitainete sisalduse vahel.

Näitaja	<i>df</i>	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
Front	1	30036	22,8	<0,001
Hüpoksia	1	3219	1,371	0,252



Joonis 12. Frontide ja hüpoksia mõju põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee talvise toitainete sisalduse vaheliste seoste esinemisele. Y-teljel on oluliste seoste keskmine esinemissagedus $\pm$ S.E. ($p < 0,05$).

BIO-ENV analüüsi põhjal ennustas põhjaloomakoosluse toitumisrühmade mitmekesisus eraldi vaadelduna kõige paremini vee toitainete sisalduse ja põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi vahelise lineaarse regressioonikordaja absoluutväärtust (BIOENV, Spearmani $\rho = 0,215$). Kõigi vaadeldud tegurite kombineerimisel kirjeldas

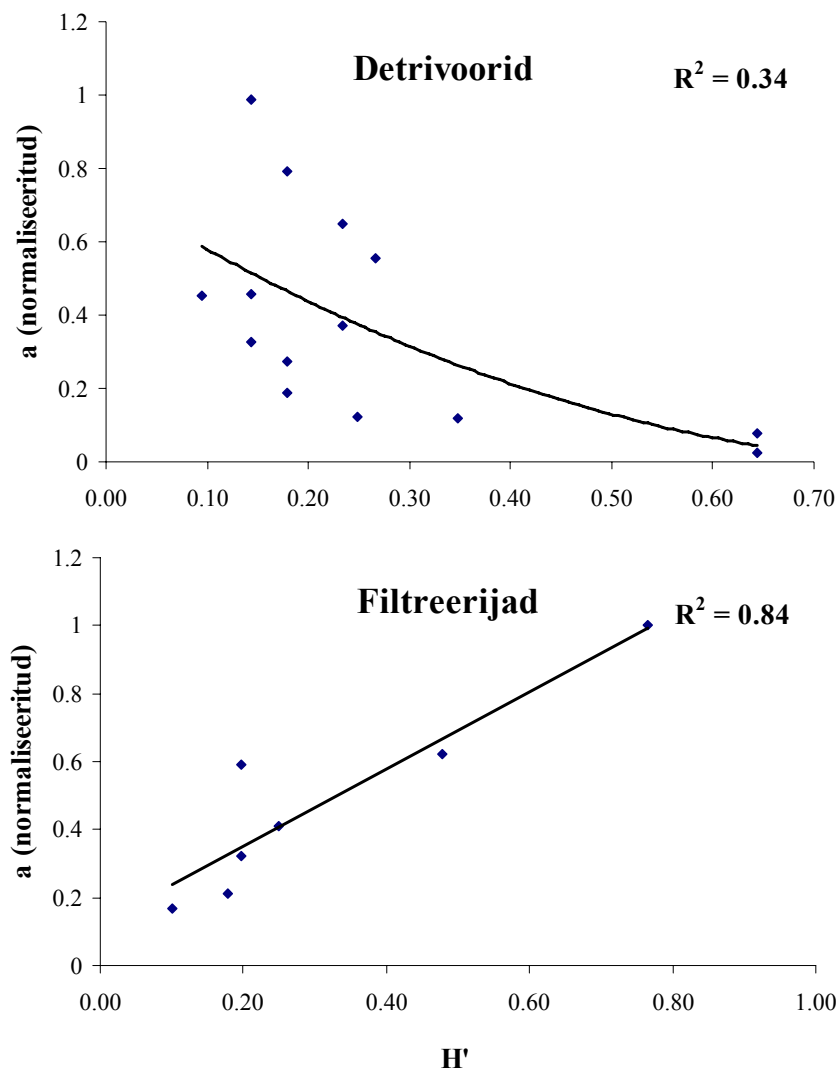
seoste iseloomu kõige paremini sügavuse, vee 11 aasta keskmise talvise N_{tot} ja P_{tot} sisalduse, sette tüübi ja põhjakoosluse toitumisrühmade mitmekesisuse koosmõju (BIOENV, Spearmani $\rho = 0,430$, tabel 4).

Erinevate toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahelised seosed sõltusid koosluse mitmekesisusest erinevalt (SIMPER, joonis 13). Detrivooride biomassi seos vee lämmastiku- ning fosforiühendite sisaldusega oli mitmekesisemates kooslustes nõrgem (regressioonanalüüs, $p < 0,05$). Seevastu filtreerijate biomassi ja vee toitainete sisalduse vahelised seosed olid mitmekesisemates kooslustes tugevamad (regressioonanalüüs, $p < 0,01$). Et andmete nullväärtused kõrvaldati analüüsist, ei mõjutanud tulemusi filtreerijate puudumine sügavatel aladel.

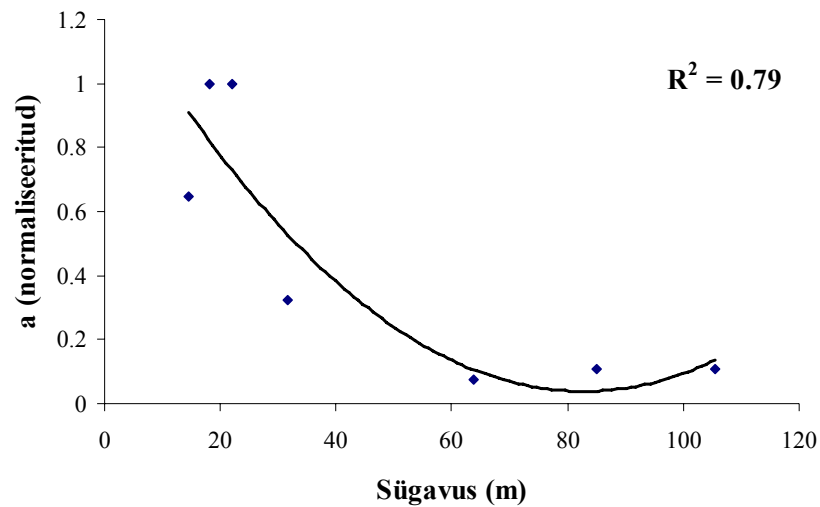
Tabel 4. Keskkonnamuutujad, mis kirjeldasid kõige paremini seoseid põhjaselgrootute toitumisrühmade biomassi ja vee toitainesisalduse vahel. Analüüsil kasutati ainult statistiliselt oluliste korrelatsioonide tõusunurkasid.

Sarnasusmaatriks	Olulised keskkonnatingimused	ρ
Lineaarsete regressioonikordajate absoluutväärtused	- sügavus 11 aasta keskmine talvine N_{tot} ja P_{tot} sisaldus - sette tüüp - põhjaloostiku koosluse toitumisrühmade mitmekesisus	0,430
Positiivsete lineaarsete regressioonikordajate absoluutväärtused	- sügavus 11 aasta keskmine talvine N_{tot} ja P_{tot} sisaldus - põhjaloostiku koosluse toitumisrühmade mitmekesisus	0,492
Negatiivsete lineaarsete regressioonikordajate absoluutväärtused	sette tüüp	0,602

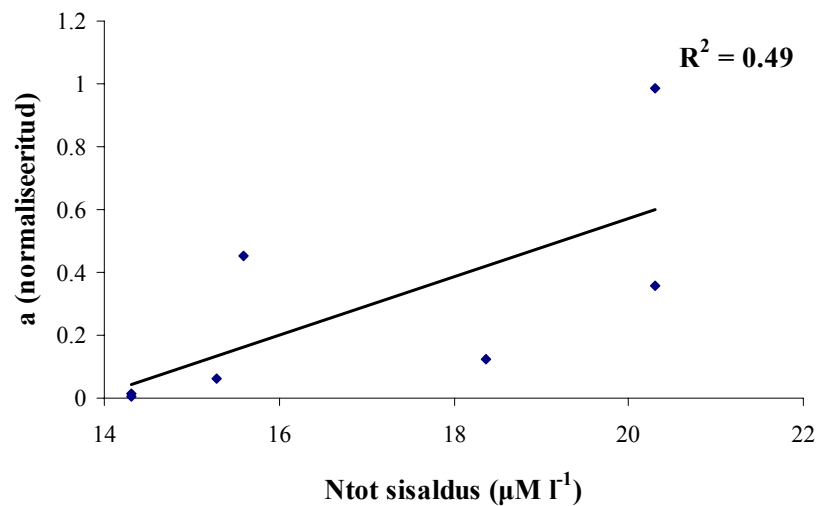
Põhjaselgrootute biomassi ja vee üldlämmastiku sisalduse vaheline seos oli madalatel merealadel tugevam (SIMPER, regressioonanalüüs, $p < 0,01$, joonis 14). Üldlämmastiku sisalduste suurenemisel muutus üldfosfori ja PO_4 sisalduste seos detritivooride biomassiga tugevamaks (SIMPER, regressioonanalüüs, $p < 0,05$, joonis 15). Üldfosfori sisalduste suurenemisel muutusid kõigi toitumisrühmade biomassi seosed üldfosfori sisaldusega nõrgemaks (SIMPER, regressioonanalüüs, $p < 0,01$, joonis 16).



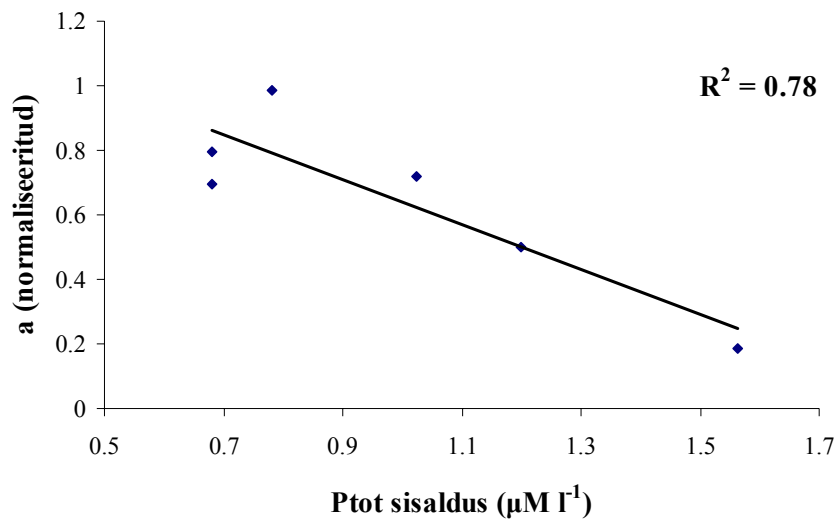
Joonis 13. Detritivooride ja filtreerijate biomassi ning vee lämmastiku- ja fosforiühendite sisalduse vaheliste seoste tugevus sõltuvalt koosluse mitmekesisusest ($p < 0,05$). X-teljel on koosluste liigiline mitmekesisus. Y-teljel on toitumisrühma biomassi ja vee lämmastiku- või fosforisisalduse vahelise olulise lineaarse regressioonikordaja normaliseeritud väärtus.



Joonis 14. Põhjaloomastiku kõigi toitumisrühmade biomassi ja vee üldlämmastiku sisalduse vaheliste seoste tugevuse sõltuvus vee sügavusest ($p < 0,01$). Y-teljel on toitumisrühma biomassi ja vee lämmastikusisalduse vahelise olulise lineaarse regressioonikordaja normaliseeritud väärtus.



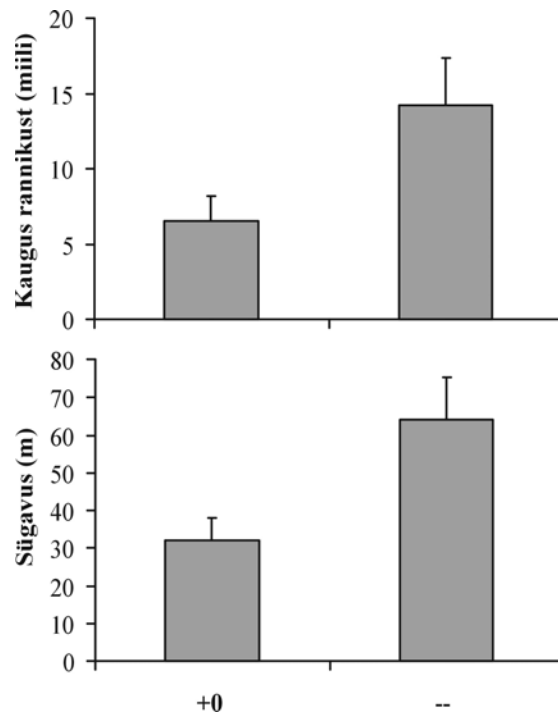
Joonis 15. Detritivooride biomassi ja vee fosforühendite sisalduse vahelise seose tugevuse sõltuvus vee üldlämmastiku sisaldusest ($p < 0,05$). Y-teljel on detritivooride ja vee fosforisisalduse vahelise olulise lineaarse regressioonikordaja normaliseeritud väärtus.



Joonis 16. Põhjaloostiku kõigi toitumisrühmade biomassi ja vee üldfosfori sisalduse vaheliste seoste tugevuse sõltuvus vee üldfosfori sisaldusest ($p < 0,01$). Y-teljel on toitumisrühma biomassi ja vee üldfosfori sisalduse vahelise olulise lineaarse regressioonikordaja normaliseeritud väärtus.

Kiskjate ja herbivooride biomass kas ei sõltunud vee toitainesisaldusest või korreleerus sellega positiivselt (positiivsed regressioonikordaja väärtused). Seevastu detritivooride ja filtreerijate biomass võis toitainete lisandumisel nii suurendada kui vähendada. Positiivsed seosed põhjaloostiku biomassi ja vee toitainete sisalduse vahel esinesid hüdrodünaamiliselt stabiilsetes piirkondades (ANOVA, $df = 1$, $F = 16,01$, $p < 0,001$). Positiivsete seoste iseloomu kirjeldas keskkonnatingimustest kõige paremini vee sügavuse, 11 aasta keskmise N_{tot} ja P_{tot} sisalduse ja põhjakoosluste toitumisrühmade mitmekesisuse kombinatsioon (BIOENV, $\rho = 0,492$) (tabel 4). Sügavamatel aladel oli põhjaloostiku biomassi seos vee toitainete sisaldusega sagedamini negatiivne (ANOVA, $df = 1$, $F = 6,48$, $p = 0,017$) (joonis 17). Negatiivsete seoste iseloomu mõjutas sette tüüp (BIOENV, $\rho = 0,602$) (tabel 4). Nii biogeense fosfori kui lämmastiku sisalduse kasvades langes detritivooride biomass mudastel ja filtreerijate biomass liivastel põhjadel (ANOSIM, $p < 0,05$, SIMPER). Liivmudastel põhjadel oli filtreerijate biomass seotud ainult vee fosforiühendite sisaldusega, kuna liivastel ja savimudastel põhjadel oli

detrivooride biomass seotud vaid vee biogeensete lämmastikuühendite sisaldusega (ANOSIM, $p < 0,05$, SIMPER).



Joonis 17. Piirkondade, kus põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi seos vee toitainete sisaldusega oli negatiivne (–), ja piirkondade, kus seos oli positiivne või puudus (+0), keskmine sügavus ja kaugus rannikust ($\pm S. E.$).

Arutelu

Töö tulemused näitavad, et põhjaselgrootute toitumisrühmade biomass on seotud veemassi toitainete sisaldusega. Positiivsete seoste sage esinemine viitab sellele, et enamasti on Eesti rannikumere kooslustes valdavaks toidulimitatsioon. Limiteeriva toitaine sisalduse mõõdukal tõusmisel on sageli täheldatud primaarproduktsooni kasvu ja tarbijate suurenenud biomassi mereökosüsteemides (de Jonge, 1990; de Jonge & Essink, 1991; Bonsdorff *et al.*, 1991; Gray, 1992), sealhulgas ka Läänemeres (Josefson, 1990; Heip, 1995; Kotta & Kotta, 1995; Kotta, 2000; Kotta *et al.*, 2000; Karlson *et al.*, 2002). Pearson-Rosenbergi mudeli põhjal (Pearson & Rosenberg, 1978) suureneb põhjaloomastiku biomass esialgu koos orgaanilise aine sisaldusega, seejärel väheneb ja võib uuesti veidi suureneda seoses oportunistlike liikide osakaalu suurenemisega kooslustes. Käesoleva töö tulemused näitavad, et Eesti rannikumere madalamate piirkondade põhjafauna kooslused on valdavalt biomassi esialgse tõusu faasis.

Suurenenud primaarproduktsooni tagajärjel settiv orgaanika kandub kiiresti ära erosioonialadelt, nagu järsud nõlvad või põhjahoovuste mõjualad, ning koguneb hüdrodünaamiliselt stabiilsematel akumulatsioonialadel (Skogen *et al.*, 2004). See võib olla üheks seletuseks põhjaloomastiku ja vee toitainete vaheliste seoste puudumisele Eesti rannikumere frontaalaladel.

Kõige rohkem mõjutas põhjaselgrootute ja toitainete vahelisi seoseid põhjaloomastiku koosluste toitumisrühmade mitmekesisus. Bentilised filtreerijad toodavad vees hõljuvast orgaanikast toitudes rohkesti fekaale, importides nii settesse suurtes kogustes orgaanilist ainet (Cloern, 1982; Kautsky, 1995; Dame, 1996; Peterson & Heck, 2001; Kotta & Møhlenberg, 2002) ja suurendades detriivooridele kättesaadava toidu hulka (Tenore *et al.*, 1985; Grant *et al.*, 1995; Kautsky 1995). See võib selgitada, miks detriivooridel ei täheldatud toidulimitatsiooni arvuka filtreerijapopulatsiooni esinemisel. Filtreerijate suurem tundlikkus vee toitainesisalduse muutustele mitmekesisemates kooslustes võib olla tingitud toidukonkurentsist teiste toitumisrühmadega. Uurimisala levinuim detriivoor

Macoma balthica võib kasutada erinevaid toitumisviise ja toituda võimalusel edukalt ka hõljumist (Ólafsson, 1986). Tänu mitmekesisematele toitumisstrateegiatele on sellised mitteselektiivsed detrivoorid konkurentsivõimelised obligatoorsetest filtreerijatest sageli edukamad (Weigelt, 1991). Et kaevuvad detrivoorid parandavad setete gaasirežiimi ja vähendavad mürgiste redutseeritud ühendite eraldumist (Anderson & Meadows, 1978; Hansen & Kristensen, 1998), võib filtreerija monokoosluses teatud juhul tekkida ka olukord, kus fütoplanktoni õitsengule järgnev ebasoodsast gaasirežiimist tingitud stress varjutab toidulimitatsiooni. Nii võib detrivooride olemasolul filtreerijate biomassi suurema tõenäosusega limiteerida toit ja detrivooride puudumisel gaasirežiim. Filtreerijate biomassi tugevamat seost vee toitainesisaldusega mitmekesisest koosluses võib põhjustada ka see, et väikese mitmekesisusega kooslused levivad tihti suure häirituse korral ja neid reguleerib mingi tugev stressitegur (jäät, hoovused). Mitmekesisemad kooslused arenevad mõõduka häirituse juures ja olulisem limiteerija on toidu kättesaadavus (Beukema & Cadée, 1997; Dial & Roughgarden, 1998). Siiski, antud töö tulemused toetasid seda hüpoteesi vaid osaliselt, kuna detrivooride seos toitelisusega oli tugevam väiksema funktsionaalse mitmekesisusega kooslustes.

Põhjakoosluste toitumisrühmade mitmekesisust mõjutavad mitmesugused abiootilised keskkonnategurid, neist tuntuimad on sügavus ja soolsus. Näiteks filtreerijate osakaal kooslustes väheneb sügavuse ja suureneb soolsuse kasvades, detrivooride puhul on täheldatud vastupidist (Bonsdorff & Pearson, 1999). Põhjaloostiku koosluste funktsionaalse struktuuri muutused sügavus- ja soolsusgradiendil mõjutavad samuti põhjaloostiku reaktsiooni toitainete sisalduse tõusule. Käesoleva töö tulemuste põhjal pole soolsuse erinevused Eesti rannikumere piirkondades siiski piisavad mõjutamiseks põhjakoosluste koosseisu ja reaktsiooni toitelisuse muutustele. Uurimisala põhjaloostiku koosluste funktsionaalne koosseis sõltus aga sügavusest ja sette tüübist. Need keskkonnategurid osutusid ka olulisteks koosluse omaduste ja vee toitainete sisalduse vaheliste seoste mõjutajateks. Võib oletada, et mitmed abiootilised keskkonnategurid toimivad seostele peamiselt kaudselt, mõjutades bioloogilisi parameetreid, vaadeldud juhul koosluste funktsionaalset koosseisu. Cloerni (2001) poolt esitatud ökoloogilise filtri mudelit täiendades võib väita, et filter toitainete lisandumise ja ökosüsteemi reaktsiooni

vahel sisaldab kahesuguseid abiootilisi parameetreid. Ühed parameetrid (frontide tugevus) mõjutavad elustiku reaktsiooni otseselt ja teised (sügavus, sette tüüp) peamiselt kaudselt läbi teatud biootiliste parameetrite (toitumisrühmade mitmekesisus), mis omakorda mõjutavad elustiku reaktsiooni. Kindlasti ei saa aga väita, et põhjaloomastiku toitumisrühmade mitmekesisuse määravad ainult sügavus ja sette tüüp, nagu ei saa käesoleva uuringu põhjal välistada ka sügavuse ja sette tüübi otsest mõju vaadeldud seostele põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahel.

Erinevalt mageveekogudest on meredes primaarproduktiooni limiteerivaks toitaineks enamasti lämmastik (Granéli *et al.*, 1990; Kivi *et al.*, 1993). Siiski võib fosfor madala soolsusega aladel muutuda limiteerivaks kõrgetel üldlämmastiku kontsentratsioonidel (Granéli *et al.*, 1990; Yurkovskis *et al.*, 1993). Lämmastik- või fosforlimitatsiooni ülekaal estuaarides on tihti vaidlusi põhjustanud (Cloern, 2001) ja tundub, et parasvöötmes on tegemist sesoonselt muutuva nähtusega, kus kevadine fosforlimitatsioon asendub suvel lämmastiklimitatsiooniga (Conley, 2000). Kui vee toitainesisaldustel põhineva N:P suhte hindamine annab põhiliselt teavet vaid antud hetkel pelaagilist primaarproduktiooni limiteeriva toitaine kohta, siis põhjaloomastiku koosluste seosed vee toitainete sisaldusega näitavad, milliste toitainete juurdevoolust sõltub piirkonna sekundaarne produktioon. Madalatel merealadel võib põhjaloomastik kasutada vastavalt sette orgaanikasisaldusele rohkem kas bentilisi või pelaagilisi toiduvarusid (setet või hõljumit) ehk siis erinevate ajaperioodide (ja erinevate toitainete poolt limiteeritud) produktiooni. Rannikumeres on enamik toitumisahelaid tihedalt seotud bentilise produktiooniga (Kautsky, 1995). Põhjaloomastiku produktiooni kaudselt mõjutavad toitained näitavad, millise limitatsiooniperioodi, piirkonna või taimerühma produktiooni tarbivad efektiivselt kõrgemad loomad. Näiteks on huvitav, et Narva jõe suudmele lähimas vaatluspunktis korreleerus detritivooride biomass mitte vee lämmastiku- ja fosforiühendite, vaid hoopis biogeense räni (SiO_4) sisaldusega (lineaarne regressioonanalüüs, $r = 0,84$, $p < 0,01$). See võib olla tingitud jõesuudme vee suurest fosfori- ja lämmastiksisaldusest (Pitkänen *et al.*, 1993; HELCOM, 2002) ja sellega seotud ränilimitatsioonist (Yurkovskis *et al.*, 1999). Põhjaloomastiku ränilimitatsioon võib viidata sellele, et jõe suudmeala põhjaloomastiku produktioon sõltub oluliselt bentilistest ränivetikatest, kelle arengut

ränipuudus pidurdab. N:P suhte langus eufootilises kihis ja soe, tuulevaikne ilm põhjustavad lämmastikku fikseerivate sinikute (*Cyanobacteria*) massarengut (Olli, 1996; Yurkovskis *et al.*, 1999; Kanoshina *et al.*, 2003). See võib oluliselt mõjutada piirkonna aine- ja energiavahetust, kuna sinikud moodustavad kohalikele tarbijatele sageli raskesti kättesaadava toiduvaru, triivides pinnakogumikena tuule mõjul teistesse piirkondadesse (Stal *et al.*, 2003) ja lagunedes enamasti juba pindmises veekihis (Kononen, 1992).

Arvestades seda, et veemassis hetkel limiteeriv toitaine võib olla väga vähe seotud ökosüsteemi koguproduktiooni limiteerimisega, on madalate merealade ökosüsteemide põhilisi toiduahelaid mõjutavad toitained huvipakkuv, ehkki väheuuritud valdkond. Käesoleva töö autori andmetel oli vee fosforisisaldus uurimisala põhjaloomakoosluste struktuuriga seotud põhiliselt kõrge talvise vee lämmastiksisaldusega piirkondades. Põhjakoosluste lämmastik- või fosforlimitatsioon oli uurimisalal seotud erinevate settetüüpide levikuga. Siin peituvate võimalike põhjuslike seoste kindlakstegemine vajaks aga täiendavaid eksperimentaaluuringuid. Sette tüübiga seotud erinevused põhjaloomastiku funktsionaalses koosseisus ja vee sügavuses võivad tingida erinevate ajaperioodide ja taimerühmade produktiooni tarbimise. Oluliselt mõjutab aineringet ka põhjataimestiku olemasolu ja liigiline koosseis, mis samuti sõltub sügavusest ja põhja tüübist (Trei, 1991). Erinevad taimerühmad ja nende detriit on põhjaloomastikule erineva toiteväärtusega (Buchsbaum *et al.*, 1991; Paalme *et al.*, 2002), mitmete suurtaimede detriit lagundatakse põhiliselt mikroobsetes toiduahelates (Buchsbaum *et al.*, 1991). Bentilist ja planktilist primaarproduktiooni võivad limiteerida erinevad toitained: fütoplankton ja põhjataimestiku erinevad liigid suudavad varuda kudedesse erineval määral fosforit või lämmastikku (Wallentinus, 1984; Lavery & McComb, 1991 (1); Morand & Briand, 1996; Pedersen & Borum, 1996; Valiela *et al.*, 1997; Lehvo *et al.*, 2001), samuti võivad mõned oportunistlikud suurvetikad põhjustada hapnikupuudust allolevas veekihis ja seeläbi täiendavate toitainete vabanemist setteist (Lavery & McComb, 1991 (2); Krause-Jensen *et al.*, 1999). Samuti on põhjaselgrootud madalatel merealadel omakorda võimelised primaarproduktiooni ja seda limiteerivaid toitaineid oluliselt mõjutama. Filtreerijad, tuues toitaineid planktonist bentilistesse süsteemidesse (Herman & Scholten, 1990; Josefson & Rasmussen, 2000), väetavad põhjalähedast vett

(Hatcher *et al.*, 1994; James *et al.*, 2001) ja soodustavad seeläbi suurvetikate (Kotta J., publitseerimata andmed) või kõrgemate taimede (Reusch *et al.*, 1994) kasvu. Herbivoorid reguleerivad otseselt põhjataimestiku biomassi ja liigilist koosseisu (Hauxwell *et al.*, 1998; Duffy & Hay, 2000; Balducci *et al.*, 2001; Duffy & Harvilicz, 2001; Orav-Kotta & Kotta, 2004). Kaevuvad põhjaloomaliigid nagu *Hediste diversicolor* (Müller) võivad setete biokeemiat ja ainevahetust oluliselt muuta, vähendades näiteks lämmastiku ja fosfori kättesaadavust taimedele (Anderson & Meadows, 1978; Kristensen *et al.*, 1992; Davey & Watson, 1995; Hansen & Kristensen, 1998; Bartoli *et al.*, 2000).

Kokkuvõtvalt võib öelda, et madalate merealade põhjaloomastiku toitumisrühmade produktsiooni sõltuvust erinevatest toitainetest mõjutavad lisaks planktilistele protsessidele väga paljud keerukad põhjakoosluste koosseisust olenevad seosed. Seetõttu oleks põhjaloomastiku koosluste omaduste ja vee toitainete sisalduse vaheliste põhjuslike seoste (koosluste kaudse toitainelimitatsiooni) uurimiseks vajalik vaatlusaluse piirkonna põhjalooma- ja taimekoosluste detailne analüüs ning fütoplanktoni ja efemeerse fütobentose ajalise dünaamika kaasamine uuringusse.

Vee hapnikusisaldus on sügavatel merealadel üks olulisemaid põhjaloomastiku kooslusi kujundavaid tegureid (Laine *et al.*, 1997; Karlson *et al.*, 2002). Loomaliigid ja toitumisrühmad erinevad oma tundlikkuselt hapnikupuudusele. Oportunistlikud hulkharjasussid taluvad hapnikupuudust hästi, kuna kirpvähiliste *Monoporeia affinis* Lindström ja *Pontoporeia femorata* Kröyer arvukus väheneb juba mõõduka ja karbi *Macoma balthica* arvukus tugeva hapnikupuuduse korral (Gray *et al.*, 2002; Karlson *et al.*, 2002). Filtreerijad on hapnikupuudusele sageli tundlikumad kui detriivoorid ((Riisgård & Poulsen, 1981; Heip, 1995). Eutrofeerumise tagajärjel suureneb ka sügavatel aladel orgaanilise aine settimine (Karjalainen, 1999), mille lagundamisel tarbitakse hapnikku ja väheneb põhjalähedase veekihi hapnikusisaldus (Grasshoff & Voipio, 1981). Kuigi paljud vaatlused on näidanud põhjaloomastiku vähenemist või perioodilist kadumist Läänemere sügavates piirkondades (Andersin *et al.*, 1978; Cederwall & Elmgren, 1980; Laine *et al.*, 1997; HELCOM, 2002), ei täheldatud antud töös hapnikupuuduse olulist mõju põhjaloomastiku seostele vee toitainete sisaldusega. Siiski olid põhjaloomastiku

toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahelised seosed sügavatel aladel sagedamini negatiivsed kui madalates piirkondades. Võrreldes eelnevalt mainitud töödega on Eesti rannikumeri väga avatud ja siin esinevad tugevad hoovused. Seetõttu on hüpoksiaperioodid käesolevas töös vaadeldud aladel ilmselt harvad ja lühiajalised. Positiivsete seoste vähesus, samuti nõrgem seos põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee üldlämmastiku sisalduse vahel sügavamatel aladel näitavad sügavate piirkondade põhjaloomastiku nõrka seotust kohaliku pelaagilise primaarprodukttsiooniga.

Tänuavaldus

Avaldan südamest tänu oma juhendajatele dr. Jonne Kottale ja prof. Toomas Saadile toetuse ja abi eest käesoleva töö valmimisel. Tänan ka oma armsaid vanemaid, kelle toetuseta see töö kindlasti poleks valminud. Samuti tänan eriti dr. Ilmar Kottat ja kõiki teisi TÜ Eesti Mereinstituudi töötajaid, kes on mulle nõuannetega abiks olnud ja kelle aastatepikkuse töö tulemusi on käesolevas uurimuses kasutatud. Stiililiste märkuste eest tänan dr. Maria-Kristiina Lotmanit.

Kokkuvõte

Inimasustuse eksponentsiaalne kasv mereäärsetel aladel on jätkuvalt ohuks rannikumere ökosüsteemidele, põhjustades ka suurenevat huvi selliste ökosüsteemide kaitse vastu. Käesolev töö pakub võimalust hinnata, millal ja kuidas on põhjaloomastiku koosluseandmed kasutatavad vee kvaliteedi hindamiseks Läänemere liigivaeses ökosüsteemis. Vaadeldud seosed vee talvise toitainesisalduse ja põhjaloomastiku toitumisrühmade suvise biomassi vahel annavad materjali edasisteks vaatlusteks ja eksperimentaaluuringuteks, mis võimaldaksid hinnata leitud seoste põhjuslikkust ja kinnitada või ümber lükata käesolevas töös esitatud hüpoteese. Töö annab ka teadusliku põhjenduse Euroopa Liidu Vee Raamdirektiivis ettenähtud rannikumerealade tüpoloogiale ja klassifikatsioonisüsteemile. Uurimuses ilmnenu suured erinevused põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahelistes seostes viitavad tõhusalt toimivale ökoloogilisele filtrile toitainete lisandumise ja elustiku vahel. Uurimisala põhjaselgrootute kooslused olid head veekvaliteedi näitajad kõikjal peale frontaalalade (estuaarid, nõlvad, väinad). Põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi seosed vee toitainesisaldusega sõltusid sügavusest ja settetüübist. Ehkki vaatlusandmed ei võimaldanud põhjendada negatiivsete seoste esinemist hüpoksiaga, olid negatiivsed seosed siiski sagedasemad sügavatel aladel. Käesolev uurimus näitas, et regulaarselt mõõdetud abiootilistest keskkonnateguritest on sügavus ja sette tüüp kõige sobivamad Eesti rannikumere tüüpalade määramiseks, kuid kindlasti tuleks arvestada ka frontide esinemisega. Põhjaloomastiku toitumisrühmade biomassi ja vee toitainete sisalduse vahelistes seoste iseloomu mõjutas oluliselt põhjaloomastiku koosluste funktsionaalne mitmekesisus. Tõenäoliselt muudavad erinevate funktsionaalsete rühmade vahelised vastasmõjud märkimisväärselt rannikumere ökosüsteemi aineringet. Seetõttu peaks veekogu seisundi hindamiseks loodav klassifikatsioonisüsteem loomastiku biomassi kõrval kindlasti hõlmama ka sellist bioloogilist näitajat nagu põhjaloomastiku funktsionaalne mitmekesisus.

The Impact of Eutrophication on Zoobenthos Communities in the Coastal Sea of Estonia

Summary

Exponential growth of human populations in the coastal areas in recent years leads to the increasing concern about the marine ecosystems. The present study provides a tool describing when and how the community data of macrozoobenthos can be used for the assessment of water quality in the species poor ecosystem of the Baltic Sea. Described relationships between the winter nutrient concentrations in water and the biomass of zoobenthic feeding guilds in summer point to the need of further observations and experimental studies. As observational data cannot prove any casualities, experiments are needed to support hypotheses presented in this paper. The paper provides a scientific validation of the environmental classification in compliance with EU WFD. Observed differences in nutrient-invertebrate relationships among study sites indicate the importance of environmental factors that act as a filter to modulate the ecosystem responses to eutrophication. In general benthic invertebrates were a good indicator of nutrient enrichment except for frontal areas (river estuaries, bank slopes, straits). The response of macrozoobenthos to changing nutrients varied along depth gradient and between different sediment types. The presence of hypoxic events did not explain the occurrence of negative nutrient-invertebrate relationships. However, the frequency of negative nutrient-invertebrate relationships increased with depth. The study showed that depth and sediment type were the best regularly monitored abiotic variables that could be used to determine the type areas within the Estonian coastal sea, with the presence of fronts to be taken into account, too. The nutrient-invertebrate relationships were significantly modified by the functional diversity of invertebrate communities. It is likely that interactions between and within the functional groups affect the flows and storage of matter in coastal ecosystems. Thus, besides total biomass values, the environmental classification should also incorporate such biological measures as benthic functional diversity in order to better describe the quality status of waterbody.

Kasutatud kirjandus

- Andersin, A.-B., J. Lassig, L. Parkkonen & H. Sandler, 1978. The decline of macrofauna in the deeper parts of the Baltic Proper and the Gulf of Finland. Kieler Meeresforschungen. Sonderheft. 4: 23–52.
- Anderson, J. G. & P. S. Meadows, 1978. Microenvironments in marine sediments. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 76B: 1–16.
- Balducci, C., A. Sfriso & B. Pavoni, 2001. Macrofauna impact on *Ulva rigida* C. Ag. production and relationship with environmental variables in the lagoon of Venice. Marine Environmental Research 52: 27–49.
- Bartoli, M., D. Nizzoli, D. T. Welsh & P. Viaroli 2000. Short-term influence of recolonisation by the polychaete worm *Nereis succinea* on oxygen and nitrogen fluxes and denitrification: a microcosm simulation. Hydrobiologia 431: 165–174.
- Bell, P. R. F., 1992. Eutrophication and coral reefs – some examples in the Great Barrier Reef lagoon. Water Research 26: 553–568.
- Beukema, J. J. & G. C. Cadée, 1997. Local differences in macrozoobenthic response to enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area: food is only locally a limiting factor. Limnology and Oceanography 42: 1424–1435.
- Bonsdorff, E., K. Aarnio & E. Sandberg, 1991. Temporal and spatial variability of zoobenthic communities in archipelago waters of the northern Baltic Sea – consequences of eutrophication? International Review of Hydrobiology 76: 433–450.
- Bonsdorff, E., A. Norkko & C. Boström, 1995. Recruitment and population maintenance of the bivalve *Macoma balthica* (L.) – factors affecting settling success and early survival on shallow sandy bottoms. Rmt: Eleftheriou, A., A.D. Ansell & C.J. Smith (toim.), Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters. Proceedings of the 28th European Marine Biology Symposium, Olsen & Olsen, Frederiksborg: 253–260.
- Bonsdorff, E. & T. H. Pearson, 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: a functional-group approach. Australian Journal of Ecology 24: 312–326.

- Boström, C. & E. Bonsdorff, 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 37: 153–166.
- Bray, J. B. & J. T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349.
- Buchsbaum, R., I. Valiela, T. Swain, M. Dzierzeski & S. Allen, 1991. Available and refractory nitrogen in detritus of coastal vascular plants and macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 72: 131–143.
- Capblancq, J., 1990. Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments: an overview. *Hydrobiologia* 207: 1–14.
- Cardoso, P. G., A. I. Lilleboe, M. A. Pardal, S. M. Ferreira & J. C. Marques, 2002. The effect of different primary producers on *Hydrobia ulvae* population dynamics: a case study in a temperate intertidal estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 277: 173–195.
- Cederwall, H. & R. Elmgren, 1980. Biomass increase of benthic macrofauna demonstrates eutrophication of the Baltic Sea. *Ophelia*, suppl. 1: 287–304.
- Chatfield, C., 1984. *The analysis of Time Series. An Introduction*. 3. köide. Chapman and Hall, London, 286 lk.
- Clarke, K. R., 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117–143.
- Clarke, K. R. & M. Ainsworth, 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92: 205–219.
- Clarke K. R. & R. M. Warwick, 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2. köide. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 176 lk.
- Cloern, J. E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay? *Marine Ecology Progress Series* 9: 191–202.
- Cloern, J. E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223–253.
- Conley, D. J., 2000. Biogeochemical nutrient cycles and nutrient management strategies. *Hydrobiologia* 410: 87–96.

- Conley, D. J., A. Stockenberg, R. Carman, R. W. Johnstone, L. Rahm & F. Wulff, 1997. Sediment–water nutrient fluxes in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45: 591–598.
- Dame, R. F., 1996. *Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach*. CRC Press, Boca Raton, FL, 254 lk.
- Davey, J. T. & P. G. Watson, 1995. The activity of *Nereis diversicolor* (Polychaeta) and its impact on nutrient fluxes in estuarine waters. *Ophelia* 41: 57–70.
- Dial, R. & J. Roughgarden, 1998. Theory of marine communities: The intermediate disturbance hypothesis. *Ecology* 79: 1412–1424.
- Duffy, J. E. & A. M. Harvilicz, 2001. Species-specific impacts of grazing amphipods in an eelgrass bed community. *Marine Ecology Progress Series* 223: 201–211.
- Duffy, J. E. & M. E. Hay, 2000. Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecological Monographs* 70: 237–263.
- Elmgren, R., 2001. Understanding human impact on the Baltic ecosystem: changing views in recent decades. *Ambio* 30: 222–231.
- European Union, 2000. Directive of the European Parliament and the Council Establishing a Framework for Community Action in the Field of Water Policy. Legislative acts and other instruments. ENV221 CODEC 513. European Union.
- Fletcher, R. L., 1996. The Occurrence of “Green Tides” – a Review. Rmt: Schramm, W. & P. H. Nienhuis (toim.), *Marine Benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication*. Springer, Berlin: 7–30.
- Grall, J. & L. Chauvaud, 2002. Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* 8: 813–830.
- Granéli, E. & K. Sundbäck, 1985. The response of planktonic and microbenthic algal assemblages to nutrient enrichment in shallow coastal waters, southwest Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 85: 253–268.
- Granéli, E., K. Wallström, U. Larsson, W. Granéli & R. Elmgren, 1990. Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Ambio* 19: 142–151.
- Grant, J., A. Hatcher, D. B. Scott, P. Pocklington, C. T. Schafer & G. Winter, 1995. A multidisciplinary approach to evaluating benthic impacts of shellfish aquaculture. *Estuaries* 18: 124–144.

- Grasshoff, K., 1976. Methods of Seawater Analysis. Chemie, New York, 317 lk.
- Grasshoff, K. & A. Voipio, 1981. Chemical oceanography. Rmt: Voipio, A. (toim.), The Baltic Sea. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 30: 183–218.
- Gray, J. S., 1992. Eutrophication in the sea. Rmt.: Colombo, G., I. Ferrari, V. U. Ceccherelli & R. Rossi (toim.), Marine Eutrophication and Population Dynamics. Proceedings of the 25th European Marine Biology Symposium, Olsen & Olsen, Frederiksborg: 3–15.
- Gray, J. S., R. S. Wu & Y. Y. Or, 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. Marine Ecology Progress Series 238: 249–279.
- Hansen, K. & E. Kristensen, 1998. The impact of the polychaete *Nereis diversicolor* and enrichment with macroalgal (*Chaetomorpha linum*) detritus on benthic metabolism and nutrient dynamics in organic-poor and organic-rich sediment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 231: 201–223.
- Hatcher, A., J. Grant & B. Schofield, 1994. The effects of suspended mussel culture (*Mytilus* spp.) on sedimentation, benthic respiration and sediment nutrient dynamics in a coastal bay. Marine Ecology Progress Series 115: 219–235.
- Hauxwell, J., J. McClelland, P. J. Behr & I. Valiela, 1998. Relative importance of grazing and nutrient controls of macroalgal biomass in three temperate shallow estuaries. Estuaries 21: 347–360.
- Heip, C., 1995. Eutrophication and zoobenthos dynamics. Ophelia 41: 113–136
- HELCOM, 1996. Third Periodic Assessment of the State of the Marine Environment of the Baltic Sea, 1989–1993. Baltic Sea Environmental Proceedings 64B: 1–252
- HELCOM, 2002. Environment of the Baltic Sea area 1994–1998. Baltic Sea Environmental Proceedings 82B: 1–215.
- Herbert, R. A., 1999. Nitrogen cycling in coastal marine ecosystems. FEMS Microbiology Reviews 23: 563–590.
- Herman, P. M. J. & H. Scholten, 1990. Can suspension-feeders stabilise estuarine ecosystems? Rmt: Barnes, M. & R. N. Gibson (toim.), Trophic Relationships in the Marine Environment. Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium, Aberdeen University Press, Aberdeen, 104–116.

- Howarth, R. W., 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 89–110.
- Hällfors, G., Å. Niemi, H. Ackefors, J. Lassig & E. Leppäkoski, 1981. Biological oceanography. Rmt.: Voipio, A. (toim.), The Baltic Sea. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 30: 219–274.
- James, W. F., J. W. Barko & H. L. Eakin, 2001. Phosphorus recycling by zebra mussels in relation to density and food resource availability. *Hydrobiologia* 455: 55–60.
- De Jonge, V. N., 1990. Response of the Dutch Wadden Sea ecosystem to phosphorus discharges from the River Rhine. *Hydrobiologia* 195: 49–62.
- De Jonge, V. N. & K. Essink, 1991. Long term changes in nutrient loads and primary and secondary production in the Dutch Wadden Sea. Rmt: Elliott, M. & J-P. Ducrottoy (toim.), *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons*. Olsen & Olsen, Fredensborg, 307–316.
- Josefson, A. B., 1990. Increase of benthic biomass in the Skagerrak-Kattegat during the 1970s and 1980s - effects of organic enrichment? *Marine Ecology Progress Series* 66: 117–130.
- Josefson, A. B. & B. Rasmussen, 2000. Nutrient retention by benthic macrofaunal biomass of Danish estuaries: importance of nutrient load and residence time. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50: 205–216.
- Kamp-Nielsen, L., 1992. Benthic-pelagic coupling of nutrient metabolism along an estuarine eutrophication gradient. *Hydrobiologia* 235/236: 457–470.
- Kanoshina, I., U. Lips & J.-M. Leppänen, 2003. The influence of weather conditions (temperature and wind) on cyanobacterial bloom development in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Harmful Algae* 2: 29–41.
- Karjalainen, M., 1999. Effect of anthropogenic nutrient loading on the development of the state of the Baltic Sea - An overview. Walter and Andrée de Nottbeck Foundation Scientific Report 17, 35 lk.
- Karlson, K., R. Rosenberg & E. Bonsdorff, 2002. Temporal and spatial large-scale effects of eutrophication and oxygen deficiency on benthic fauna in Scandinavian and Baltic waters – a review. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 40: 427–489.

- Kautsky, U., 1995. Ecosystem Processes in Coastal Areas of the Baltic Sea. Ph.D. thesis. Stockholm University.
- Kautsky, N., H. Kautsky, U. Kautsky & M. Waern, 1986. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. Marine Ecology Progress Series 28: 1–8.
- Kivi, K., S. Kaitala, H. Kuosa, J. Kuparinen, E. Leskinen, R. Lignell, B. Marcussen & T. Tamminen, 1993. Nutrient limitation and grazing control of the Baltic plankton community during annual succession. Limnology and Oceanography 38: 893–905.
- Kononen, K., 1992. Dynamics of the toxic cyanobacterial blooms in the Baltic Sea. Finnish Marine Research 261: 1–36.
- Kotta, I., H. Orav-Kotta & J. Kotta, 2003. Macrozoobenthos assemblages in highly productive areas of the Estonian coastal sea. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology 52: 149–165.
- Kotta, J., 2000. Impact of Eutrophication and Biological Invasions on the Structure and Functions of Benthic Macrofauna. Dissertationes Biologicae Universitatis Tartuensis, 63, Tartu University Press: 1–160.
- Kotta, J. & I. Kotta, 1995. The state of macrozoobenthos of Pärnu Bay in 1991 as compared to 1959-1960. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Ecology 5: 26–37.
- Kotta, J., I. Kotta & I. Viitasalo, 2000. Effect of diffuse and point source nutrient supply on the low diverse macrozoobenthic communities of the northern Baltic Sea. Boreal Environmental Research 5: 235–242.
- Kotta, J., & F. Møhlenberg, 2002. Grazing impact of *Mytilus edulis* L. and *Dreissena polymorpha* (Pallas) in the Gulf of Riga, Baltic Sea estimated from biodeposition rates of algal pigments. Annales Zoologici Fennici 39: 151–160.
- Krause-Jensen, D., P. B. Christensen & S. Rysgaard, 1999. Oxygen and nutrient dynamics within mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum*. Estuaries 22: 31–38.
- Kristensen, E., F. O. Andersen & T. H. Blackburn, 1992. Effects of benthic macrofauna and temperature on degradation of macroalgal detritus – the fate of organic carbon. Limnology and Oceanography 37: 1404–1419.

- Kullas, T., M. Otsmann & Ü. Suursaar, 2000. Comparative calculation of flows in the straits of the Gulf of Riga and the Väinameri. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Engineering 6: 284–294.
- Kullenberg, G., 1981. Physical oceanography. Rmt.: Voipio, A. (toim.), The Baltic Sea. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 30: 135–181.
- Laine, A. O., H. Sandler, A.-B. Andersin & J. Stigzelius, 1997. Long-term changes of macrozoobenthos in the eastern Gotland basin and the Gulf of Finland (Baltic Sea) in relation to the hydrographical regime. Journal of Sea Research 38: 135–159.
- Lavery, P. S. & A. J. McComb, 1991 (1). The nutritional eco-physiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in Peel Inlet, Western Australia. Botanica Marina 34: 251–260.
- Lavery, P. S. & A. J. McComb, 1991 (2). Macroalgal-sediment nutrient interactions and their importance to macroalgal nutrition in a eutrophic estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science 32: 281–295.
- Lehvo, A., S. Bäck & M. Kiirikki, 2001. Growth of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) in the Northern Baltic Proper: Energy and Nitrogen Storage in Seasonal Environment. Botanica Marina 44: 345–350.
- Leppäkoski, E. & E. Bonsdorff, 1989. Ecosystem variability and gradients. Examples from the Baltic Sea as a background for hazard assessment. Rmt: Landner, L. (toim.), Chemicals in the Aquatic Environment. Advanced Hazard Assessment. Springer Verlag, Berlin, 6–58.
- Leppänen, J.-M., H. Pitkänen, O. Savchuk, S. Basova, V. Drabkova, V. Gran, A.-S. Heiskanen, J. Koponen, I. Shpaer & N. Silina, 1997. Eutrophication and its effects on the Gulf of Finland. Rmt: Sarkkula, J. (toim.), Proceedings of the Final Seminar of the Gulf of Finland Year 1996. Suomen Ympäristökeskus, Helsinki, 31–49.
- Levinton, J. S., 1982. Marine Ecology. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 526 lk.
- Levinton, J. S., 1995. Marine Biology. Function, Biodiversity, Ecology. Oxford University Press, New York, Oxford, 420 lk.

- Martin, G. & H. Kukk, 1997. Benthic littoral vegetation as an indicator of the eutrophication situation in the coastal urban area of Tallinn Bay. Estonian Marine Institute Report Series 8: 1–10.
- Morand, P. & X. Briand, 1996. Excessive growth of macroalgae: A symptom of environmental disturbance. *Botanica Marina* 39: 491–516.
- Mortimer, R. J. G., J. T. Davey, M. D. Krom, P. G. Watson, P. E. Frickers & R. J. Clifton, 1999. The effect of macrofauna on porewater profiles and nutrient fluxes in the intertidal zone of the Humber Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48: 683–699.
- Nixon, S. W., 1990. Marine eutrophication: a growing international problem. *Ambio* 19: 101.
- Nixon, S. W., 1995. Coastal marine eutrophication – a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199–219.
- Norkko, J., E. Bonsdorff & A. Norkko, 2000. Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: Species specific responses to a transient resource. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 248: 79–104.
- Ólafsson, E. B., 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 55: 517–526.
- Olesen, B., 1996. Regulation of light attenuation and eelgrass *Zostera marina* depth distribution in a Danish embayment. *Marine Ecology Progress Series* 134: 187–194.
- Olli, K., 1996. Mass occurrences of cyanobacteria in Estonian waters. *Phycologia* 35 (Suppl. 6): 156–159.
- Orav-Kotta, H & J. Kotta, 2004. Food and habitat choice of the isopod *Idotea baltica* in the northeastern Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514: 79–85.
- Otsmann, M., Ü. Suursaar & T. Kullas, 2001. The oscillatory nature of the flows in the system of straits and small semienclosed basins of the Baltic Sea. *Continental Shelf Research* 21: 1577–1603.
- Paalme, T., H. Kukk, J. Kotta & H. Orav, 2002. ‘In vitro’ and ‘in situ’ decomposition of nuisance macroalgae *Cladophora glomerata* and *Pilayella littoralis*. *Hydrobiologia* 475/476: 469–476.

- Paalme, T., G. Martin, J. Kotta, H. Kukk & K. Kaljurand, 2004. Distribution and dynamics of drifting macroalgal mats in Estonian coastal waters during 1995–2003. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology. Ecology* 53: 260–268.
- Pearson, T. H. & R. Rosenberg, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 16: 229–311.
- Pedersen, M. F. & J. Borum, 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 142: 261–272.
- Peterson B. J., & K. L. Jr. Heck, 2001. Positive interactions between suspension-feeding bivalves and seagrasses – a facultative mutualism. *Marine Ecology Progress Series* 213: 143–155.
- Pielou, E. C., 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley and Sons, N.Y., 165 lk.
- Pitkänen, H., T. Tamminen, P. Kangas, T. Huttula, K. Kivi, H. Kuosa, J. Sarkkula, K. Eloheimo, P. Kauppila & B. Skakalsky, 1993. Late summer trophic conditions in the North-East Gulf of Finland and the River Neva Estuary, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37: 453–474.
- Posey, M. H., T. D. Alphin, L. Cahoon, D. Lindquist & M. E. Becker, 1999. Interactive effects of nutrient additions and predation on infaunal communities. *Estuaries* 22: 785–792.
- Raimbault, P. & G. Slawyk, 1991. A semiautomatic, wet-oxidation method for the determination of particulate organic nitrogen collected on filters. *Limnology and Oceanography* 36: 405–408.
- Renaud, P. E., D. A. Syster & W. G. Jr. Ambrose, 1999. Recruitment patterns of continental shelf benthos off North Carolina, USA: Effects of sediment enrichment and impact on community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 237: 89–106.
- Reusch, T. B. H., A. R. O. Chapman & J. P. Gröger, 1994. Blue mussels *Mytilus edulis* do not interfere with eelgrass *Zostera marina* but fertilize shoot growth through biodeposition. *Marine Ecology Progress Series* 108: 265–282.

- Riisgård, H. U. & E. Poulsen, 1981. Growth of *Mytilus edulis* in net bags transferred to different localities in a eutrophicated Danish fjord. *Marine Pollution Bulletin* 12: 272–276.
- Rönnberg, C. & E. Bonsdorff, 2004. Baltic Sea eutrophication: area-specific ecological consequences. *Hydrobiologia* 514: 227–241.
- Schramm, W., 1996. The Baltic Sea and Its Transition Zones. Rmt: Schramm, W. & P. H. Nienhuis (toim.), *Marine Benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication*. Springer, Berlin: 131–159.
- Segerstråle, S., 1957. Baltic Sea. *Geological Society of America. Memoir* 67: 757–800.
- Skogen, M. D., H. Søiland & E. Svendsen, 2004. Effect of changing nutrient loads to the North Sea. *Journal of Marine Systems* 46: 23–38.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf, 1981. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Teine trükk. W. H. Freeman, San Francisco, California, USA, 859 lk.
- Solorzano, L. & J. H. Sharp, 1980. Determination of total dissolved nitrogen in natural waters. *Limnology and Oceanography* 25: 751–754.
- Stal, L. J., P. Albertano, B. Bergman, K. von Bröckel, J. R. Gallon, P. K. Hayes, K. Sivonen & A. E. Walsby, 2003. BASIC: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in the Baltic Sea—responses to a changing environment. *Continental Shelf Research* 23: 1695–1714.
- StatSoft, Inc., 2004. *Electronic Statistics Textbook*. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/stathome.html>.
- Tenore, K. R., J. Corral, N. Gonzalez & E. Lopez-Jamar, 1985. Effects of intense mussel culture on food chain patterns and production in coastal Galicia, NW Spain. *Proc. Int. Symp. Utilization of Coastal Ecosystems: Planning, Pollution and Productivity*. Rio Grande, Brazil 1: 321–328.
- Trei, T., 1991. *Taimed Läänemere põhjal*. Valgus, Tallinn, 144 lk.
- TÜ Eesti Mereinstituut, 2002. *Rannikumere veekvaliteedi klasside süsteemi sobivuse kontrollimine bioloogiliste parameetrite alusel. 2002 aasta vaatluste aruanne*, Eesti Mereinstituudi Raamatukogu, Tallinn, 37 lk.

- Vahteri, P., A. Mäkinen, S. Salovius, & J. Vuorinen, 2000. Are Drifting Algal Mats Conquering the Bottom of the Archipelago Sea, SW Finland? *Ambio* 29: 338-343.
- Valiela, I., J. McClelland, J. Hauxwell, P. J. Behr, D. Hersh & K. Foreman, 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography* 42: 1105–1118.
- Viitasalo, M., I. Vuorinen & S. Saesmaa, 1995. Mesozooplankton dynamics in the northern Baltic Sea: implications of variations in hydrography and climate. *Journal of Plankton Research* 17: 1857–1878.
- Vogt, H. & W. Schramm, 1991. Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic); what are the causes? *Marine Ecology Progress Series* 69: 189–194.
- Wallentinus, I., 1984. Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Marine Biology* 80: 215–225.
- Weigelt, M., 1991. Short and long term changes in the benthic community of the deeper part of Kiel Bay (Western Baltic) due to oxygen depletion and eutrophication. *Meeresforschung* 33: 197–244.
- Worm, B. & U. Sommer, 2000. Rapid direct and indirect effects of a single nutrient pulse in a seaweed–epiphyte–grazer system. *Marine Ecology Progress Series* 202: 283–288.
- Wulff, F. & A. Stigebrandt, 1989. A time-dependent budget model for nutrients in the Baltic Sea. *Global Biogeochemical Cycles* 3: 63–78.
- Yurkovskis A., E. Kostrichkina & A. Ikauniece, 1999. Seasonal succession and growth in the plankton communities of the Gulf of Riga in relation to long-term nutrient dynamics. *Hydrobiologia* 393: 83–94.
- Yurkovskis, A., F. Wulff, L. Rahm, A. Andruzaitis & M. RodriguezMedina, 1993. A nutrient budget of the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37: 113–127.
- Zhang, Y., L. Zhu, X. Zeng & Y. Lin, 2004. The biogeochemical cycling of phosphorus in the upper ocean of the East China Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 369–379.