

**TARTU ÜLIKOOL**  
**EESTI MEREINSTITUUT**  
**MERESÜSTEEMIDE OSAKOND**

**Emil Kotta**

**Kliimamuutuste ilmingud rannikumere  
vetikakoosluste dünaamikas**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Francisco Rafael Barboza Gonzales

Jonne Kotta

Tartu 2025

## **Kliimamuutuste ilmingud rannikumere vetikakoosluste dünaamikas**

Uuring analüüsis Läänemere põhjataimestiku koosluste pikaajalisi muutusi ja nende seoseid keskkonnateguritega. Viimase 17 aasta jooksul tõusid talvised ja suvised temperatuurid ligikaudu 2 °C võrra, suurenes lainetuse intensiivsus ja muutus toitainete kättesaadavus. Samuti levis uurimisalal invasiivne ümarmudil. Kuigi vetikate üldkatvus jäi stabiilseks, vähenes peamise elupaigakujundaja, põisadru katvus talvetormide ja madala suvise produktsiooni tõttu, kuid viimastel aastatel on liik hakanud taastuma soojemate suvede toel. Niitvetikate massvohamine pärssis rannakarbi sigimist ning ümarmudil takistas karbi taastumist. Üldine arusaam, et Läänemere rannikumere ökosüsteeme kujundavad peamiselt eluta keskkonnategurid, sai uuringus täiendust – tulemused näitavad, et koosluste muutusi käivitavad küll eluta keskkonna muutused, kuid koosluste püsimine uues “tasakaaluseisundis” sõltub liikidevahelistest vastasmõjudest. Saadud tulemused rõhutavad pikaajaliste seireaegridade olulisust ökosüsteemide muutuste mõistmisel ning toovad esile vajaduse arvestada nii eluta keskkonna muutuste kui ka liikidevaheliste interaktsioonidega, sealhulgas võõrliikide mõjuga, et paremini hinnata Läänemere põhjalähedaste koosluste tulevikutrajektoore kliimamuutuse kontekstis.

*Märksõnad: suurvetikad, Fucus vesiculosus, kliimamuutused, võõrliigid, kumulatiivsed keskkonnamõjud*

## **Long-term changes in coastal seaweed communities in response to contemporary climate change**

The study examined long-term changes in benthic vegetation communities in the Baltic Sea and how these changes are linked to environmental variability. Over the past 17 years, winter and summer temperatures rose by about 2°C, wave activity intensified, and nutrient availability shifted. In addition, the invasive round goby spread in the area. While overall algal cover remained stable, the key habitat-former *Fucus vesiculosus* declined due to harsh winter storms and lower summer production. However, in recent years, the species has started to recover, supported by warmer summers. Meanwhile, filamentous algae proliferated, leading to a decline in the mussel population, while the round goby further hindered their recovery. The study challenges the common view that coastal ecosystems are mainly shaped by physical factors, showing that species interactions also play a crucial role in determining community stability. The findings highlight the importance of long-term monitoring to better understand ecosystem changes and stress the need to consider both environmental shifts and species interactions, including the impact of invasive species, to more accurately predict future ecosystem dynamics in the Baltic Sea.

*Key words: macroalgae, Fucus vesiculosus, climate change, non-indigenous species, cumulative environmental effects*

## SISUKORD

1. Sissejuhatus.....	4
2. Probleemi referatiivne ülevaade.....	7
2.1 Suurvetikate kooslused ja neid kujundavad tegurid.....	7
2.2 Kliimamuutused.....	9
2.3 Võõrliigid.....	11
2.4 Inimtegevuse kumulatiivsed mõjud mere ökosüsteemides.....	14
3. Materjal ja meetodid.....	17
3.1 Uurimisala.....	17
3.2 Andmete kogumine.....	17
3.3 Keskkonnamuutujad.....	18
3.4 Statistilised analüüsid.....	19
4. Tulemused.....	21
5. Arutelu.....	27
5.1 Tulemuste kokkuvõte.....	27
5.2 Keskkonnategurite mõju koosluste muutustele.....	28
5.3 Liigispetsiifilised vastused ja võrdlused.....	29
5.4 Keskkonnastress, varieeruvus ja ökoloogilise vastupanuvõime kadumine.....	29
5.5 Mõjud ökosüsteemi tasandil.....	31
5.6 Looduskaitse ja meremajandamine.....	32
6. Kokkuvõte.....	34
Kasutatud kirjandus.....	38

# 1. Sissejuhatus

Kliimamuutuste trendi jätkumisel prognoositakse äärmuslike loodusnähtuste, nagu mereleitsakute, tugevate tormide intensiivsuse ja sageduse tõusu. Samuti on võimalik, et hoovuste iseloom muutub täielikult. Suure mastaabiga muutused toovad mereökosüsteemides kaasa olulisi häireid (Smale & Vance, 2015; Saha et al., 2019). Lisaks äärmuslikele sündmustele on oodata, et aja jooksul muutuvad järk-järgult ka selliste sündmustega seotud keskkonnategurid, nagu keskmine temperatuur, lainekõrgus, hoovuste tugevus ja suund (Lee & Zhao, 2021). Lokaalsel tasandil võivad kliimamuutused otseselt või kaudselt mõjutada ka teisi keskkonnatingimusi, näiteks vähendada toitainete kättesaadavust taimede kasvuperioodi jooksul (Álvarez-Losada et al., 2020), muuta soolsuse taset (Skloris et al., 2014) ning mõjutada veekeskkonna pH-d (Garcia-Soto et al., 2021). Keskkonnatingimuste häired muudavad liikide levikut ja nende osatähtsust kooslustes, toiduvõrgustiku dünaamikat ning elupaikade seisundit. See võib viia organismide massilise hukkumiseni ning oluliselt vähendada bioloogilist mitmekesisust (Harley et al., 2006; Hoegh-Guldberg et al., 2017).

Merepõhja suurvetikate ja meriheinaakoosluste elupaigad kuuluvad Maa kõige kõrgema tootlikkusega ökosüsteemide hulka (Pansch et al., 2018). Need elupaigad moodustavad rannikumere ökosüsteemide toiduvõrgustike alustala (Krumhansl & Scheibling, 2012; Smale & Vance, 2015). Lisaks leevendavad taimerikkad elupaigad kliimamuutuste mõju, kuna suudavad siduda ja salvestada märkimisväärsel hulgal inimtekkelist süsinikku (Chemello et al., 2018). Teisalt mõjutavad kliimamuutused merepõhja taimi oluliselt, muutes need eriti tundlikuks erinevate häiringute suhtes (Halpern et al., 2008; Smale & Vance, 2015; Pansch et al., 2018; Álvarez-Losada et al., 2020). Kiired ja suuremastaapsed muutused toovad kaasa ökosüsteemi elementide vaheliste vastastikmõjude täieliku ümberkorralduse. Näiteks elupaika moodustavate suurvetikate biomassi vähenedes hakkavad konkurentsi puudumisel vohama oportunistlikud niitvetikad. Need vetikad on struktuurilt lihtsamad ja vähendavad mereorganismide elupaikade kvaliteeti (Chemello et al., 2018). Kliimamuutused toovad kaasa ookeanide hapestumise ja keskmise temperatuuri tõusu, võimendades eelnevaid mõjusid, mille tagajärjel väheneb suurvetikate elupaikades bioloogiline mitmekesisus ja nõrgeneb rannikumere ökosüsteemide vastupanuvõime teistele inimtekkelistele mõjuritele (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). Selle tulemusena väheneb suurvetikate elupaikade stabiilsus, sageneb oportunistlike niitjate vetikate vohamine ning võib tekkida olukord, kus

rannikuökosüsteemide olulised ökosüsteemi hüved muutuvad kättesaamatuks (Filbee-Dexter & Wernberg, 2018; Smith et al., 2023).

Seetõttu on merepõhja kiviste põhjade suurtaimestiku kooslused ideaalne looduslik “laboratoorium” inimtegevuse pikaajalise mõju uurimiseks (Chemello et al., 2018). Veelgi enam, suurvetikaid saab kasutada ka kliimamuutuste indikaatorliikidena, kuna nad on väga tundlikud temperatuuri, toitainete kättesaadavuse ja ookeanide hapestumise muutuste suhtes. Seetõttu mängivad nad olulist rolli mereökosüsteemide tervise jälgimisel ja seires (Wernberg et al., 2011). Pikaajalised andmed on olulised kliimamuutuste mõju hindamisel, sest merekoosluste reaktsioon keskkonnamuutustele võib olla etteaimamatu ja hilistunud. Lisaks võivad algselt märkamatud probleemid aja jooksul kumuleeruda, põhjustades aja jooksul märkimisväärseid muutusi (Christie et al., 2019). Pikaajaliste andmete nappus piirab võimet ökoloogilisi muutusi täielikult mõista, mis omakorda ei võimalda vastu võtta teadlikke ja tõhusaid juhtimisotsuseid (Filbee-Dexter & Wernberg, 2018). Seetõttu on hädavajalik hoida alal pika ajalooga seirevaatlusi, et eristada looduslikku muutlikkust kliimamuutustest tingitud nihetest. Sellisteks niheteks võivad olla liigilise koosseisu muutumine, biomassi vähenemine ja elupaikade seisundi halvenemine (Harley et al., 2006; Wernberg et al., 2011).

Käesolev uuring keskendub rannikumere suurvetikate pikaajalistele muutustele kliimamuutuste kontekstis, uurides koosluste pikaajalist muutlikkust ja sidudes seda muutlikkust keskkonnatingimustega. Uuring viidi läbi Eesti rannikumeres ava-Läänemere piirkonnas, hõlmates perioodi 2006. aastast kuni tänaseni. Läänemeri on tähelepanuväärne kliimamuutuste kiiruse poolest, kuna seda iseloomustavad intensiivsete mereleitsakute sagenemine, jääkatte vähenemine ja talviste tormide sagenemine (Kotta et al., 2018).

Töö hüpoteesiks on, et kiirete keskkonnatingimuste muutuste mõju avaldub selgelt elupaika moodustavate suurvetikate koosluste, peamiselt põisadru *Fucus vesiculosus*, liigilises koosseisus, liikide domineerimises ja koosluste toimimises. Samuti eeldati, et viimase 18 aasta jooksul on kliimamuutused soodustanud oportunistlike niitvetikate *Cladophora glomerata*, *Ceramium tenuicorne* ja *Vertebrata fucoides* esinemise sagedust ja biomassikasvu, mis omakorda pärsib substraadi koloniseerimist pikaajaliste liikide poolt. Keskkonnasurve intensiivistudes prognoositakse erinevate näitajate, nagu vetikakoosluste katvuse ja mitmekesisuse, suuremat varieeruvust. Sellised muutused viitavad omakorda koosluste vähenenud vastupanuvõimele ja suuremale süsteemi ebastabiilsusele (Benedetti-Cecchi et al., 2015). Suurenenud varieeruvus muutub tõenäoliselt veelgi ilmsemaks, kui rannikumere ökosüsteem jõuab kriitilise piirini, mille ületamine võib

põhjustada režiimihke (Carpenter & Brock, 2006). Eeldati ka, et suviste ja talviste suurvetikate koosluste dünaamika erineb oluliselt, tulenedes erinevate vetikaliikide rollist ökosüsteemis ning kliimamuutuste põhjustatud keskkonnategurite liigispetsiifilisest mõjust suurvetikate primaarproduksioonile ja biomassi kaole.

## 2. Probleemi referatiivne ülevaade

### 2.1 Suurvetikate kooslused ja neid kujundavad tegurid

Rannikumere elupaiku iseloomustavad suure biomassiga mitmekesised suurvetikate ja kõrgemate taimde kooslused. Sellised taimekooslused stabiliseerivad setteid, filtreerivad toitaineid, pakuvad toitu ja varjupaika selgrootutele, kaladele ja lindudele ning toetavad muid olulisi ökosüsteemi hüvesid (Field, 1998; Bello et al., 2010).

Suurtaimestiku kooslusi kujundavad looded, lainetus, rannikuhoovused ja setete ladestumine ning sellest tulenevalt on nad väga dünaamilised ja neid kooslusi iseloomustab suur ruumiline ja ajutine muutlikkus (Barale & Folving, 1996). Samal ajal on rannikualad tugeva inimtekkelise surve all, mille alla kuuluvad eutrofeerumine ehk veekogude rikastamine toitainetega, mereehitised, kalapüük, laevaliiklus, võõrliikide sissetoomine ja palju muud (Crain et al., 2008). Inimtekkeliste survete tagajärjel on rannikumere ökosüsteemides täheldatud suurtaimestiku koosluste levila vähenemist ja nende seisundi halvenemist (Lotze et al., 2006; Gerovasileiou et al., 2019). Selleks, et oskaksime hinnata inimtegevuste mõjusid, on tähtis võtmeelupaikade ruumiline kaardistamine. Elupaikade kaardistamine aitab tuvastada muutuste ulatust ja trende ning edendada tõhusamate majandus- ja taastamiskavade väljatöötamist. Rannikumere ökosüsteemide seisundi hindamisel kasutatakse laialdaselt suurvetikate katvusindikaatorit, kuna see ei nõua kõrget taksonoomilist pädevust ning annab mõõduka ajakuluga esindusliku tulemuse (Juane et al., 2008; Schneider et al., 2019).

Läänemeres täidab põisadru, *Fucus vesiculosus*, ökosüsteemi inseneri rolli (Malm & Isæus, 2005; Kautsky et al., 2017, 2019). Liigi kõrge produktiivsus ning suur biomass kivises rannikuvööndis on rannikuelupaikade struktuuri kujundamisel oluline. See loob omakorda keeruka võrgustiku, mis toetab paljusid teisi organisme, sealhulgas selgrootuid ja kalu (Haage, 1975, 1976; Kautsky & Kautsky, 1989; Wallentinus, 1991; Wikström & Kautsky, 2007). Seetõttu võivad muutused põisadru elupaiga struktuuris või seisundis oluliselt mõjutada kogu rannikumere ökosüsteemi.

Alates 20. sajandi keskpaigast on põisadru hulk erinevate inimtekkeliste tegurite tõttu Läänemeres vähenenud. Suurt mõju on avaldanud nii punktallikatest tulenev reostus, mis mõjutab kohalikke populatsioone, kui ka mere üldine eutrofeerumine, mis suurendab oportunistlike liikide osakaalu kogu regioonis (Lehtinen et al., 1988; Cederwall, 1990; Vogt

& Schramm, 1991; Schramm, 1996; Nilsson et al., 2004; Torn et al., 2006; Rinne & Salovius-Laurén, 2020). Läänemeres läbi viidud uuringud näitavad, et eutrofeerumine soodustab niitjate suurvetikate kasvu (Kiirikki & Blomster, 1996; Bonsdorff et al., 1997). Eutrofeerunud tingimustes on niitjatel vetikatel konkurentsieelis suuremate elupaika moodustavate liikide nagu *Fucus vesiculosus* ees. Niitjad vetikad moodustavad tihedaid matte, takistades põisadru kinnitumist kõvale substraadile (Kiirikki, 1996a). Lisaks kinnituvad niitjad vetikad epifuütselt olemasolevatele vetikatele, lämmatades peremeestaime ja pärssides seeläbi pikaealiste suurvetikate eluvõimet (Berger et al., 2003; Isæus et al., 2004). Lisaks seovad põhjale kinnitunud niitjad vetikad endaga suurel hulgal setteid, mis takistab teiste suurvetikate kinnitumist substraadile (Isæus et al., 2004). Oportunistlikud liigid on võimelised paremini ära kasutama kõrgenenud toitainete taset ja toitainete hooajalist muutlikkust, seda eriti kevadkuudel (Kiirikki, 1996b), mistõttu suudavad need liigid substraadi pärast tõhusamalt konkureerida, tõrjudes välja aeglasemalt kasvavaid mitmeaastased vetikad nagu põisadru (Berger et al., 2004; Nilsson et al., 2004). Selle tulemusel on eutrofeerumine põhjustanud kogu Läänemeres põisadru katvuse vähenemise ning niitjate suurvetikate massvohamise.

Kuid eutrofeerumine pole Läänemere ainuke probleem. Läänemeri on mitmete tegurite koosmõjul üha enam muutumas. Lisaks eutrofeerumisele mõjutavad merd kliimamuutused, ookeani hapestumine, ülepüük ja võõrliikide sissetoomine (Österblom et al., 2007; Korpinen et al., 2012; Andersen et al., 2017). Kõik need surved avaldavad mõju toiduvõrgustiku erinevatele elementidele ning nende vahelistele interaktsioonidele. Meie võimekus prognoosida survetegurite mõju erinevatel toiduvõrgustiku tasemetel on võrdlemisi piiratud, kuna puuduvad teadmised, kuidas inimtekkelised mõjud muudavad elupaikade struktuuri, toimimist ja liikidevahelisi vastasmõjusid. Kuigi mitmed uuringud on käsitlenud põisadru elupaiga seisundi halvenemist ja kadumist eutrofeerumise kontekstis (Airoldi et al., 2008; Rinne & Salovius-Laurén, 2020; Rinne et al., 2022) ja selle tagajärgi kalavarudele ja kalandusele (Rajasilta et al., 1999; Kautsky & Kautsky, 2000; Mattsson, 2019) ning toitainete ringlusele (Duarte et al., 2015), on väga vähe teadmisi, kuidas teised survetegurid kujundavad rannikumere kooslusi. Näiteks on väga palju määramatust selles osas, kuidas kliimamuutused kujundavad rannikumere elupaiku. Selline küsimus on asjakohane, kuna kliimamuutused on Läänemere regioonis proportsionaalselt kiiremad kui paljudes teistes meredes (Belkin, 2009).

## 2.2 Kliimamuutused

Viimastel aastakümnetel on kliimamuutusi peetud oluliseks ohuks looduslikele keskkondadele ja inimeste heaolule (Parmesan & Yohe, 2003; Thomas et al., 2004; Dietz et al., 2016). Tänapäevased kliimamuutused on kiired ja põhjustavad püsivaid muutusi nõu režiimihkeid looduslike süsteemide seisundis (Minobe, 1997; Yasunaka & Hanawa, 2002).

Režiimihkele määratlemiseks on meil mitmeid võimalusi (Yletyinen et al., 2008; Overland et al., 2008; Conversi et al., 2015). Ökoloogias viitab režiimihke sageli märkimisväärsetele muutustele elupaikade struktuuris ning ökosüsteemi aine- ja energiarings (Noy-Meir, 1975; May, 1977; Scheffer et al., 2012). Režiimihke määratlemiseks on vaja tuvastada protsessid, mis on konkreetse muutuse põhjustajaks. Paraku on meie teadmised põhjuslikest seostest piiratud ja me ei suuda ennustada põhjuste ja tagajärgede kaudu seotud sündmuste ridu. Seetõttu on piiratud ka meie võimekus luua mudeleid, mis seovad eluta ja elusat keskkonda mõjutavaid tegureid (Scheffer et al., 2012). Selle asemel kasutatakse okeanograafias ja klimatoloogias sageli süsteemi üldisel nihkel põhinevat lähenemist. Ajaread jagatakse seega homogeenseteks osadeks, mille keskmised väärtused on omavahel statistiliselt erinevad (Overland et al., 2008).

Kliimamuutuste dünaamika mõistmine on oluline, kuna muutused võivad anda olulist infot kaudsetest mõjudest tulenevate riskide ja määramatuse kohta (Dietz et al., 2016; Donat et al., 2016; Ljungqvist et al., 2016; Slangen et al., 2016; Åström et al., 2016). Seoses vaatlusõrgustike laienemise ja prognoosimudelite arenguga on ilmastikunähtuste ning maismaa- ja veesüsteemide piirkondliku ennustamise täpsus oluliselt paranenud. Paremad prognoosivõimalused võimaldab uurida, kuidas kliimamuutused mõjutavad võtmetähtsusega looduslike keskkondi ja selle kaudu ka inimeste elutingimusi (Beaugrand, 2015; Reid, 2016).

Mitmed atmosfääri-, maismaa- ja veekeskonna uuringud näitavad, et Eesti on Põhja-Euroopa üks kõige dünaamilisema kliimasüsteemiga piirkondi, kus kliimamuutuste mõjud on eriti tugevad (Jaagus, 1997, 2006; Dippner et al., 2012; Nõges & Nõges, 2014; BACC, 2015). Need uuringud toovad esile, et viimastel aastakümnetel on piirkonda „raputanud“ mitmed ulatuslikud muutused eluta keskkonnas ja need sündmused on sageli olnud kiired, mitte järk-järgulised.

Klimatoloogilisi režiimihkeid on täheldatud üha rohkemates ülemaailmsetes füüsikalistes ja bioloogilistes protsessides, kusjuures 1980ndad aastad tähistavad eriti olulist muutust Maa

biogeofüüsikalistes süsteemides (Reid et al., 2016). 1989. aasta režiiminihe oli põhjustatud läänepoolse tsirkulatsiooni intensiivistumisest Põhja-Atlandil ja Euroopas veebruari- ja märtsikuu jooksul (Lehmann et al., 2002; Yasunaka & Hanawa, 2002; Rodinov & Overland, 2005), mis tõi ookeanilt kontinendile märksa soojema ja niiskema õhu ning põhjustas seeläbi leebemaid ilmastikutingimusi (Keevallik, 2011). Pärast atmosfääritingimuste muutust tõusis keskmine õhutemperatuur 2–3 kraadi võrra. Vahelduva ilmastiku tõttu tekkis mitu sulamisperioodi ning suurenes jõgede vooluhulk jaanuarist märtsini ja vähenes aprillis. Viimane oli peamiselt tingitud lume sajuhulga vähenemisest. Täheldatud talvine soojenemine põhjustas ka Läänemere vee temperatuuri tõusu. Pärast režiimihet suurenes ka keskmise õhuvoolu kiirus atmosfääris jaanuarist märtsini (Keevallik, 2011, 2014). Muutused tuuleoludes mõjutasid omakorda lainetust ja merevee taset (Hünicke et al., 2008). Mõjud olid kõige tugevamad läänepoolsetel rannikualadel, kus pikima efektiivse lainetuse suund ja tormituulte valdav suund ühtivad. Samuti on režiimihked nähtavad merevee taseme andmetes, eriti lahtedes, kuhu tugevad ja püsivad läänetuuled kuhjasid suurel hulgal vett.

1980ndate aastate lõpus ilmnunud lainemustrite muutused, merevee taseme tõus ja kaitsva jääkatte sulamine suurendasid neljakordselt rannaprotsesside dünaamikat. Suurimad muutused olid tingitud erosiooni- ja setete ümberpaigutamisest (Suursaar, 2013). Põhjasuunas avanevad rannikud saavutasid uue tasakaaluseisundi kiiresti, samas kui lääne suunaga rannikud on endiselt tugevate muutuste all (Tõnisson, 2011). Viimane on tõenäoliselt tingitud lainetuse intensiivsuse suurenemisest läänepoolsetel rannikualadel (Suursaar, 2014).

1988–1989. aasta režiiminihe atmosfääri tsirkulatsioonis põhjustas rannikuveekogudes ka järsu soolsuse vähenemise. See oli tingitud tasakaalu muutumisest Taani väinade kaudu sisse tuleva soolase vee ja sademetest toituvate jõgede (magevee) voogude vahel (Gunderson et al., 2002; Lass & Matthäus, 2008). Selline seos ei ole aga tingimata üheselt selgitatav, kuna ükski varasem (küll vähem intensiivsem) režiiminihe atmosfääri tsirkulatsioonis ei põhjustanud soolsuses märkimisväärseid muutusi. Need juhuslikud soolase vee lisandumised on pigem seotud ekstreemsete ilmastikutingimustega kui püsivate režiimihetega atmosfääri tsirkulatsioonis. Kohalikul tasandil võivad tuuleolud veeringluse mustreid täielikult muuta ning soodustada soolase ja toitainerikka süvavee transporti pinnakihi produktiivsesse kihti (Lips et al., 2017).

Kui režiimihete mõju on põhjalikult kirjeldatud eluta keskkonna näitajate puhul, siis selliste muudatuste mõju elustikule on võrdlemisi vähe uuritud. Merekeskkondadest on mitmeid

näiteid, kus kuumalained on põhjustanud vetikate õitsenguid (Lawrence, 1975), võtmetähtsusega liikide asendumist (Southward et al., 1995) ja muid suuri muutusi kogukonna struktuuris (Conners et al., 2002; Wernberg et al., 2016). Uuringud, kuidas kliimamuutustest tulenevad nihked avaldavad mõju Läänemere rannikumere elustikule, on puudulikud.

### *2.3 Võõrliigid*

Võõrliik on mittepärismaine liik ehk liik, mis on vaadeldava piirkonna ökosüsteemidesse sattunud inimese kaasabil. Võõrliigid võivad naturaliseeruda ning levida looduslikesse kooslustesse ja neis püsida. Võõrliike, mis naturaliseeruvad eriti ulatuslikult, nimetatakse invasiivseteks. Invasiivsed võõrliigid on peamisi ohte kohalikule elurikkusele ja ökosüsteemide toimimisele. Võõrliigid võivad oluliselt muuta ökosüsteemi eluta ja elusat osa, mõjutades olulisi ökosüsteemi funktsioone, nagu süsiniku ja toitainete ringlust, sidumist ja ladustamist, produktsiooni või elupaikade pakkumist (Katsanevakis et al., 2014; Anton et al., 2019; Ojaveer et al., 2023). Need muutused võivad viia ökosüsteeme ulatuslike režiimimuutusteni (Guy-Haim et al., 2018). Võõrliikide uurimine on pälvinud suurt tähelepanu nii baas- kui ka rakendusuuringutes. Sellest sõltumata on teadmised võõrliikide levikust märkimisväärselt paremini arenenud, kui arusaam liikide keskkonnamõjudest (Ricciardi et al., 2013). Lisaks on endiselt piiratud arusaam sellest, kuidas võõrliikide invasiooni all kannatavate elupaikade unikaalsed ja üldised omadused, nagu ressursside olemasolu, eluta keskkonna tingimused või kohaliku elustiku tunnused, võõrliike mõjutavad (Thomsen et al., 2011).

Bioloogilised invasioonid on inimtekkeliste globaalsete muutuste iseloomulik tunnusjoon (Ricciardi, 2007; Lewis & Maslin, 2015; Leroy et al., 2023). Alates 20. sajandi keskpaigast on liikide arv, mis on inimese tõttu levinud nende looduslikust levilast välja, enamikes maismaa- ning veeökosüsteemides märgatavalt suurenenud. Probleemi ajendiks on ülemaailmse kaubanduse ning reisimise osatähtsuse tõus (Early et al., 2016; Seebens et al., 2018; Bailey et al., 2020). Suurenenud on ka võõrliikide ökoloogiliste ja majanduslike mõjude kohta tehtud uurimuste hulk (Pejchar & Mooney, 2009; Simberloff et al., 2013; IPBES, 2019).

Hoolimata invasiivsete liikidega seotud aastakümnete pikkusest uurimistööst (Ruiz et al., 1997; Carlton, 1999; Katsanevakis et al., 2014; Seebens et al., 2017; Galil, 2018; Guy-Haim

et al., 2018), on teadmised suurema osa võõrliikide pikaajalistest ja kumulatiivsetest mõjudest ökosüsteemidele ja kooslustele endiselt piiratud (Ruiz et al., 1999; Ojaveer & Kotta, 2015). Enamik invasioonibioloogilisi arusaamu on piiratud populatsiooniuringutega, keskendudes ühele võõrliigile, kitsale geograafilisele alale ja/või lühiajalisele perioodile (Strayer et al., 2006; Watkins et al., 2021). Samas puuduvad standardiseeritud pikaajalised kooslustepõhised andmed invasioonide all kannatavatest elupaikadest, mis aitaksid tõlgendada, kuidas koosluste liigiline koosseis ja ökosüsteemi funktsioonid aja jooksul invasiooni tõttu muutuvad (Carlton, 2009).

Mereliste võõrliikide mõju on liigiti ja piirkonniti väga erinev, kuid enamik eelmise sajandi lõpu ja hilisematest invasioonidest ei ole tõenäoliselt veel lõplikku mõju saavutanud, kuna võõrliikide mõju on selgelt seotud ajaga, mis nad on oma uues elupaigas viibinud (Byers et al., 2015; Galil, 2021). Liikide, koosluste ja ökosüsteemi tasandi dünaamika pikemaajaline mõõtmine ja hindamine aitaks seega paremini mõista, millisel määral invasioonid mõjutavad merekeskkonna ökosüsteemide muutusi.

Kiskjatel on tähtis roll võõrliikide arvukuse kontrollimisel, kuna nad üldjuhul eelistavad võõrliike kohalikele liikidele (Colautti et al., 2004). Kui aga kiskjad ökosüsteemist puuduvad, võib kiskja sissetoomine vähendada või isegi hävitada saakloomade populatsioone või viia teiste ettearvamatute muutusteni (Burkepile & Hay, 2006). Üldjuhul on kõikides elupaikades kiskjad olemas, mistõttu on keeruline kvantitatiivselt hinnata nende ökoloogilist rolli kooslustes ja ökosüsteemides. Kuigi erinevate kiskja-saaklooma seoste testimine on teoreetiliselt võimalik, on praktikas tegu keerulise ettevõtmisega, sest neid vastasmõjusid on näha vaid suurtes ruumilistes mastaapides. Läänemeri on aga väga noor ökosüsteem ning põisadru kooslustes puudusid kiskjad, kes oleks oluliselt selles elupaigas elavatest suurselgrootutest toitunud. Juhtumeid invasiivsete kiskjate sissetoomisest ökosüsteemi saab aga kasutada, et mõista paremini kiskjate rolli uutes elupaikades (Nõomaa et al., 2022).

Ökosüsteemide toimimine sõltub kõikidest toiduvõrgustiku tasemetest panusest ja toimimisest. Esmatähtsad on eluta keskkonnategurite nagu valguse, toitainete ja soojuse kättesaadavus, mis määrab ära sünteesitava biomassi hulga ning seavad piirid järgmistele troofilistele tasemetele (Hill et al., 1995; Field et al., 1998; Chapin III et al., 2002). Samas on taimed ja herbivoorid mõjutatud kiskjatest, kes reguleerivad herbivooride ja sellest tulenevalt kaudseltsel ka taimede biomassi hulka (Mattson ja Addy, 1975; Hughes et al., 2014). Produktsioon ja kisklus toimivad samaaegselt ning nende interaktiivne mõju liikide mitmekesisusele,

biomassile ja produktiivsusele ökosüsteemide sees ja erinevate ökosüsteemide vahel vajab edasist uurimist (Burkepille ja Hay, 2006; Ripple et al., 2016). Selliseid protsesse mõjutab ka võõrliikide sissetung. Läänemeres on mitmeid võõrliike, mille mõju toiduahelale on hästi dokumenteeritud (Kotta et al., 2018).

Troofilise kaskaadi mõiste põhineb ideel, et muutused ühel troofilisel tasandil kanduvad edasi madalamatele tasanditele, põhjustades positiivseid ja negatiivseid tagasisidemehhanisme (Heath et al., 2014). Kiskjad võivad muuta ökosüsteeme otseselt või kaudselt, vähendades saakloomade populatsioone ja muutes energiavoogu toiduvõrgustikes troofiliste kaskaadide kaudu (Power, 1992; Preisser et al., 2005). Troofiliste kaskaadide tugevus varieerub sõltuvalt ökosüsteemi seisundist. Mõned ökosüsteemid on vähem vastupidavad suurenenud kiskluse survele (Heath et al., 2014).

Mobiilsed kiskjad on ökosüsteemides olulised, kuna nad suudavad tarbida ruumiliselt kaugel paiknevaid ressursse ning sellest tulenevalt avaldada olulist mõju suurtes ruumimastaapides (Levinton & Kelaher, 2004). Merekeskkonnas võivad sellised liigid dikteerida kohaliku elustiku tingimusi (Hastings et al., 2007; Jones et al., 2010).

Koosluste vastus mobiilsetele kiskjatele võib olla kiire või viibega, seda eriti heterogeensetes elupaikades, kus mõnel saakliigil võib olla võimalus taastuda (González-Moreno et al., 2017). Ümarmudil (*Neogobius melanostomus*) toodi Läänemerre 1991. aastal ja alates 2010. aastast on liik muutunud Eesti rannikualade toiduvõrgustikes oluliseks kiskjaks (Kotta et al., 2016; Skabeikis et al., 2019). Ümarmudil on kõigesõja, kes suudab toiduks kasutada enamikku kohalikest põhjaeluviisilistest selgrootutest, kuigi tema toidulaua domineerivad tavaliselt karbid (Nurkse et al., 2016; Nurkse et al., 2018). Läänemeres domineerib kõval põhjal söödav rannakarp, *Mytilus trossulus* ja pehmetel põhjadel balti lamekarp, *Macoma balthica*. Tegu on võtmetähtsusega elupaiku loovate liikidega, kes aitavad leevendada eutrofeerumise mõju ja mõjutavad toitumissuhete kaudu oluliselt pelaagilist keskkonda (Tomczak et al., 2009; Griffiths et al., 2017).

Invasiivne ümarmudil on juba vähendanud ressurside kättesaadavust mitmel troofilisel tasandil (Pennuto et al., 2018). Enne ümarmudila saabumist kontrollis kohalike herbivooride biomassi toitainete kättesaadavus (Kotta et al., 2008a, 2008b). Praegust ümarmudila invasiooni on seega võimalik ära kasutada, et uurida efektiivse kiskja sissetoomise ökoloogilisi tagajärgi rannikumere kooslustes. Võõrliigi saabumine liikidevaeses ökosüsteemi vähendab oluliselt selgrootute (sh karpide) populatsioonide arvukust, mõnikord

1–3 aastase viibega. Saaklooma arvukus ei taastu tihtipeale sissetungi eelsele tasemele ka kõrge produktsiooniga piirkondades, mis viitab sellele, et karbikoosluste võime toimida loodusliku veepuhastusfiltrina on hävimas (Nõomaa et al., 2022).

#### *2.4 Inimtegevuse kumulatiivsed mõjud mere ökosüsteemides*

Kuna inimtegevus on viimastel aastakümnetel intensiivistunud ja mitmekesistunud, siis samaaegselt kujundavad rannikumere elustikku mitmed survetegurid. Seetõttu on rannikumere tõhusaks kaitsmiseks ja taastamiseks vaja tegeleda erinevate surveteguritega samaaegselt. Inimtekkelised survetegurid võivad mõjutada ökosüsteeme lokaalselt (nt traalimine), kogu regioonis (hajureostus) või olla ülemaailmsed (kliimamuutused), raskendades kumulatiivsete mõjude uurimist (Dirzo et al., 2014). Rannikumere ökosüsteemid on eriti haavatavad, kuna nad on mõjutatud väga paljudest erinevatest surveteguritest, nagu saastamine toitainete ja toksiliste ainete, hüdro-morfoloogilised muutused, kalapüük, kaadamine, süvendamine, temperatuuri tõus ja merevee hapestumine (EEA, 2018; IPCC, 2022). Survetegurite kombineeritud mõju on enamikes veeökosüsteemides väga suur lähenedes koosluste taluvuspiirile (Breitburg & Riedel, 2005; Schinegger et al., 2016; Grizzetti et al., 2017; Reid et al., 2019).

Kontseptuaalselt eristavad ökoloogid kolme kombineeritud mõju tüüpi: domineeriv, aditiivne ja interaktiivne (sünergistlik või antagonistlik) (Folt et al., 1999). Suur osa kumulatiivsete mõjude mudelitest kasutab aditiivset lähenemist, kus erinevate survetegurite mõju summeeritakse. See on aga liiga lihtsustatud vaade, kuna looduses on interaktiivsed mõjud väga tavalised. Interaktsioonid tekivad siis, kui üks survetegur muudab teise surve mõju või mõjutab organismi tundlikkust teise surveteguri suhtes. Survetegurite interaktsioonide tuvastamine on eriti oluline keskkonnakorralduses tõhusate leevendusmeetmete kavandamiseks, kuna erinevat tüüpi vastastikmõjud nõuavad erinevaid lähenemisviise (Ormerod et al., 2010; Côté et al., 2016; Spears et al., 2021). Sünergistliku interaktsiooni korral võib ühe surveteguri leevendamine avaldada märkimisväärset positiivset mõju ökosüsteemi tervisele. Antagonistliku interaktsiooni korral võib aga ühe surveteguri leevendamine viia ökoloogilise seisundi edasise halvenemiseni (Spears et al., 2021).

Kuigi mitmed uuringud on käsitlenud survetegurite interaktsioonide esinemist (Côté et al., 2016; Jackson et al., 2016; Kroeker et al., 2017; Birk et al., 2020), ei ole nende mõju veel piisavalt prognoositav. See raskendab sobivate ja tõhusate leevendusmeetmete soovitamist.

Samas on paljude survetegurite mõju kooslustele ja ökosüsteemidele juba kindlaks tehtud. Esmatähtsal kohal on konkreetsete survete olemus nendest mõjutatud organismide tundlikkus (Ban et al., 2014; Côté et al., 2016). Survete tagajärjed sõltuvad suurel määral ka sellest, milline bioloogilise organisatsiooni tase on vaatluse all. Näiteks üksikisendid ja populatsioonid võivad olla mingitest survetest tugevalt mõjutatud, samas kui koosluse või ökosüsteemi tasemel mõjud on nõrgapoolsed. Tihti on kooslustes sama rolliga liike palju ning kui ühe liigi arvukus väheneb, siis teise sarnase rolliga liigi arvukus saab kasvada (Kroeker et al., 2017; Thompson et al., 2018a, 2018b; Turschwell et al., 2022). Ajas võivad organismid ka survetega kohaneda või kohastuda (Cambroner et al., 2018; Zhang et al., 2018; Orr et al., 2021). Lisaks survetegurite kombinatsioonidele ja organismirühmade tundlikkusele võivad oluliseks osutada survete ajastus, järjestus ja kestus (Debecker et al., 2017; Jackson et al., 2021; Lange et al., 2018; Brooks & Crowe, 2019).

Rannikumeri kuulub maailma kõige olulisemate veeökosüsteemide hulka seda nii ökoloogiliselt kui ka sotsiaalmajanduslikult. Samasse piirkonda on koondunud ka inimtegevuse ja sellest tulenevad surved (Dailianis et al., 2018; Gerovasileiou et al., 2019). Rannikuökosüsteemides elavad mereliigid on ohustatud paljudest inimtekkelistest surveteguritest ning paljudes merepiirkondades on juba tundlikkumad liigid kadunud ja elupaigad hävinenud. Pidevalt intensiivsemaks ja mitmekesisemaks muutuvad inimtekkelised survetegurid on suureks ohuks rannikumere ökosüsteemide kestlikkusele. Ökosüsteemi tundlikkust arvestava meremajandamise ja looduskaitse mudelite loomiseks vajame teadmisi võtmetähtsusega liikide kohta (Kotta et al., 2020).

Varasemad teadusuuringud on keskendunud peamiselt üksikute survetegurite mõjudele (Todgham ja Stillman, 2013) ning seetõttu on teadmised eri survete suhtelisest panusest ja nende koostoimete mõju rannikumere ökosüsteemi struktuurile ja toimimisele endiselt puudulikud. Viimase kümnendi jooksul on aga ilmunud hulgaliselt teadustöid, mis keskenduvad just kumulatiivsetele mõjudele ehk mitme surveteguri koostoimetele ning käsitlevad mõju erinevatele ökosüsteemi komponentidele ja hüvedele (Judd et al., 2015; Przeslawski et al., 2015; Gunderson et al., 2016).

Kumulatiivsed mõjud muudavad ökosüsteemi erinevaid osi erineval määral ning erinevalt, (Knights et al., 2013). Kumulatiivsete mõjude hindamise meetodid on üldjuhul väga lihtsustatud, et tagada teaduse ja poliitika vahelist suhtlust ning aidates seeläbi ületada lõhet teaduse ja meremajandamise otsuste tegemise vahel (Stelzenmüller et al., 2018).

Kumulatiivsete mõjude hindamise tõhusus sõltub aga teadmiste ja andmete kättesaadavusest eri tüüpi looduskeskkondade ja konkreetsete survete mõjude kohta.

Paljude koosluste, elupaikade ja ökosüsteemide puhul vajalikud andmed ja teadmised puuduvad. Näiteks on mereelupaikade kaardistamine sageli puudulik, kusjuures rannikualad on siiski paremini kaardistatud kui avamere elupaigad. Samuti on traditsiooniliste inimtekkeliste survetegurite (nagu toitainete koormus) mõju paremini uuritud kui uuemate tegevuste (tuuleparkide rajamise) mõju (Dannheim et al., 2019). Oluline on ka see, et meie arusaam eri survete koostoimetest erinevatele loodusväärtustele on endiselt piiratud (Andersson, 2011; Wake, 2019). Mitme stressori koosmõjude uurimine on suhteliselt uus uurimisvaldkond ning hea ennustusvõimega mudelite loomiseks on vajadus usaldusväärsete ja võrreldavate välivaatluste ja eksperimentaaluuringute järele. Eriti informatiivseks allikaks võib pidada pikaajalisi vaatlusi, kus ühte populatsiooni, kooslust või elupaika uuritakse sama meetodikaga aastakümneid. Sellised uuringud võimaldavad anda olulist teavet erinevate survete mõjude kohta liigi-, populatsiooni ka koosluse tasandil.

### 3. Materjal ja meetodid

#### 3.1 Uurimisala

Uurimisala asub ava-Läänemere kirdeosas (58.57°N, 22.30°E), Saaremaa põhjarannikul, Panga Panga piirkonnas. Regiooni iseloomustab riimvesi, mille soolsus ületab harva seitset. Veetemperatuur on hooajaliselt muutuv, ulatudes talvel 0°C-st kuni suvel umbes 20°C-ni. Uurimisala sügavus jääb ligikaudu  $4,5 \pm 1,5$  meetri vahele.

Piirkond on võrdlemisi avatud lainetele ning tormipäevi on peaaegu 60 päeva aastas. Kuna ala lähedal ei ole olulisemaid saasteallikaid, on punktallikatest pärinev toitainete koormus madal. Läänemeri on siiski võrdlemisi eutrofeerunud ökosüsteem ning sellest tulenevalt võib vees lahustunud toitainete sisaldus olla kõrge, seda eriti just talvekuudel. Mere aluspõhi koosneb tugevast lubjakivist, mille peal asetsevad ebakorrapärased rahnud ning väiksemad kivid, mis pakub põhjalähedastele kooslustele struktuurselt mitmekesisist ja stabiilset elupaika.

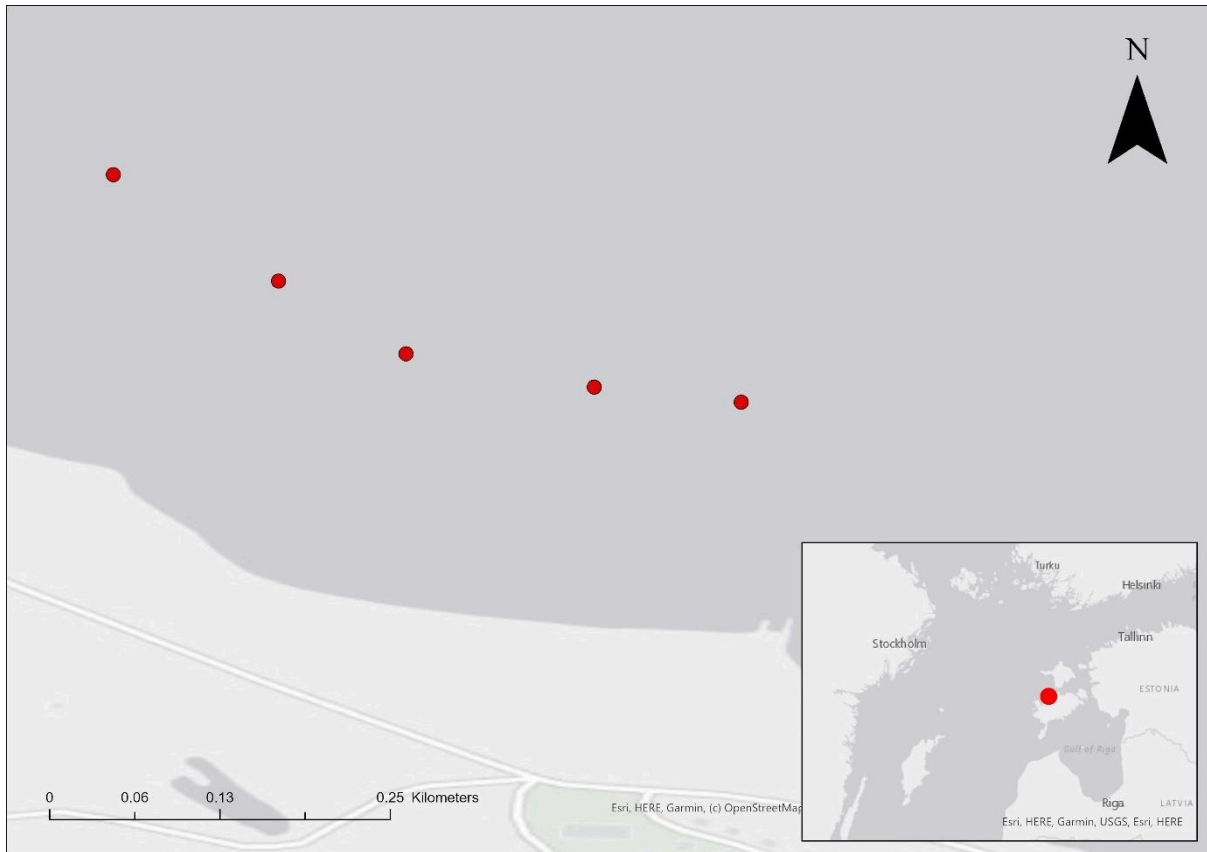
#### 3.2 Andmete kogumine

Andmed koguti aastatel 2006–2023. Suurvetikate kooslust kirjeldati kaks korda aastas (talvel ja suvel) viies erinevas jaamas, mis asusid üksteisest 50–100 meetri kaugusel. Jaamade paiknesid sügavusvööndis, kus suurvetikate kooslused on kõige paremini arenenud (joonis 1).

Põhjalähedasi kooslusi uuriti igas jaamas viies juhuslikult valitud 50 x 50 cm suurusega ruudus. Sukelduja protokollis igas ruudus sessiilse elustiku kogukatvuse (sh suurvetikad ja selgrootud) ning üksikute liikide katvuse. Katvushinnangute täpsus oli üks protsent. Organismid, mida ei olnud sukeldumise käigus võimalik liigini määrata, koguti hilisemaks laboratoorseks määramiseks.

Arvestades Läänemere tugevat sessoonsust, võimaldab uurimisdisain eristada aastaajalisi ning pikaajalisi trende, jälgides koosluste koosseisu muutusi suveperioodil, millele on iseloomulik suur tootlikkus ning talvisel perioodil, mida iseloomustab tormidest ja teistest häiringutest tingitud kaod koosluse biomassis. Kogutud vaatluste seostamine

keskkonnaandmetega võimaldab hinnata erinevate keskkonnategurite rolli koosluste muutlikkuses, tuues esile muutuste aluseks olevad mehhanismid.



Joonis 1. Suurvetikakoosluste vaatlusjaamade paiknemine uurimisalal.

### 3.3 Keskkonnamuutujad

Uurimisala hüdrodünaamikat modelleeriti kolmemõõtmelise arvutusmudeli GETM (General Estuarine Transport Model; Burchard & Bolding, 2002) abil, mis ennustab hoovuste, temperatuuri ja soolsuse dünaamikat erinevates sügavusvööndites, kohandudes kihistumise ja vertikaalse kiiruse jaotusega (Hofmeister et al., 2010; Klingbeil et al., 2018). Horisontaalset segunemist parametrizeeriti Smagorinsky (1963) meetodi alusel ning vertikaalset segunemist arvutati mudeliga GOTM (General Ocean Turbulence Model; Umlauf & Burchard, 2005).

Biogeokeemilisi protsesse modelleeriti ERGOM mudeliga (Ecological Regional Ocean Model; Neumann et al., 2002), mis põhineb lämmastikuringel ja hõlmab anorgaanilisi toitaineid ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{PO}_4$ ). ERGOM oli ühendatud GETM mudeliga FABM liidese kaudu

(Framework for Aquatic Biogeochemical Models; Bruggeman & Bolding, 2014), võimaldades toitainete ja hapnikuvoogude dünaamilist simulatsiooni.

Uurimisalal rakendati kõrge eraldusvõimega (100 m) hüdrodünaamika ja biogeokeemia paaritatud mudelite süsteemi, kasutades lähte- ja piiritingimustena Copernicuse mereandmeteenuuse merefüüsika ja -biogeokeemia Läänemere regiooni andmeid (CMEMS, 2025a; CMEMS, 2025b). Seejärel kasutati mudelite prognoose külastatud jaamades uurimisperioodi erinevate sesoonide (talv ja suvi) keskkonnanäitajate keskmiste väärtuste arvutamiseks.

Ümarmudila iga-aastast saaki uurimispiirkonnas kasutati selle olulise invasiivse liigi piirkondliku biomassi kaudse näitajana. Saagiandmed saadi Põllumajandus- ja Toiduametilt, mis tuginevad rannikukalurite kohustuslikele aruannetele. Rannikumere püügiruutude võrk koosneb umbes 10 x 18 km suurustest aladest. Selleks, et arvesse võtta erinevate püügiruutude pindala, jagati aastased ümarmudila saagid (kg) püügiruudu pindalaga (km<sup>2</sup>). Varasem uuring (Nõomaa et al., 2022) tuvastas tugeva seose pindalaga normeeritud kalurite aastase saagi ja riikliku rannikualade seireandmete vahel.

### *3.4 Statistilised analüüsid*

Kõik statistilised analüüsid viidi läbi R-keskkonnas (R Core Team, 2025). Üldkatvuse ning erinevate suurvetikate ja -selgrootute liikide katvuse trendide analüüsimiseks ja visualiseerimiseks viidi iga liigi katvuse andmete põhjal läbi ühefaktoriline ANOVA (faktor: aasta–sesoon), millele järgnes Tukey “Honest Significant Difference” (HSD) analüüs tuvastamiseks statistiliselt eristuvaid aastaid/sesooone, et tuvastada homogeenseid rühmi (R-is pakett agricolae, Mendiburu, 2021). Katvuse keskmiste hinnangute usaldusvahemikud määrati mitteparameetrilise bootstrap-meetodiga (Efron & Tibshirani, 1994), mille käigus kasutati andmeid korduvalt 1000 korda ja arvutati protsentilipõhised 95% usaldusvahemikud (Oksanen et al., 2024). Vegan paketi MetaMDS funktsiooni abil viidi läbi mitteparameetriline mitmemõõtmeline ordineerimine (NMDS), et uurida vetikate ja selgrootute koosluse koosseisu mustreid ja seostada neid keskkonnanäitajate muutlikkusega. Selleks, et hinnata koosluste ajalist eristumist kasutati Bray-Curtise sarnasusmõõdikut. Algandmete varieeruvuse säilitamise võimet kahemõõtmelises visualiseeringus hinnati stressimõõdiku abil.

Keskkonnamuutujate ja koosluse vaheliste seoste hindamiseks kasutati envfit funktsiooni, mis sobitas keskkonnaennustajad NMDS-i ordineerimispildile permutatsioonide kaudu (999 iteratsiooni). Analüüs andis vektorkoordinaadid, seoste tugevused ( $R^2$  väärtused) ja statistilised olulisuse hinnangud, tuues esile keskkonnategurid, mis on elustiku varieeruvusega kõige enam seotud. Koosluse struktuuri hooajalisi erinevusi visualiseeriti NMDS-i ordineerimispildi abil, kus keskkonnavektorid kajastasid seoste tugevust ja suunda. Joonistel kuvati ainult koosluste aastased tsentroidid (kordusmõõtmiste keskmised), et selgemalt esile tuua ajalised trendid.

Töös kasutatud metaandmed on kogunud Tartu Ülikooli Eesti mereinstituudi teadlased ning viimase viie aasta jooksul on välitöodesse panustanud ka töö autor. Töös kasutatud hüdrofüüsika ja -keemia mudelid valmisid Tallinna Tehnikaülikooli meresüsteemide instituudis. Andmete kokkukoondamine ning nende analüüs on läbi viidud töö autori poolt.

## 4. Tulemused

Aastatel 2006–2023 ilmnnes keskmistes suvetemperatuurides selge 2 °C soojenemistrend, samas kui talvised temperatuurid varieerusid aastate lõikes märkimisväärselt, kuid ilma selge suundumuseta. Talvine lainetuse intensiivsus suurenes ajas, näidates ka märkimisväärsed aastatevahelisi kõikumisi, samas kui suvised lainekõrgused jäid suhteliselt stabiilseks, kus esines vaid väiksemaid erinevusi. Toitainete kontsentratsioon näitas nii suvel kui talvel sarnast mustrit – tõus kuni 2010. aastate lõpuni, millele järgnes järsk langus. Samal ajal ilmnnes pH väärtustes vastupidine trend – ajaperioodi alguses olid väärtused madalamad, kuid 2020. aastatel kasvasid need märgatavalt. Hoolimata toitainete hulga hiljutisest vähenemisest, vähenes talvise fütoplanktoni biomass, samas kui suvine biomassi tase püsis endiselt kõrge (Joonis 2).

Aastatel 2006–2023 püsis vetikate kogukatvus stabiilselt 90% ümber, välja arvatud kerge langus 2012. aastal ja alates 2021. aastast. Ajavahemikus 2006–2020 olid hooajalised erinevused vähesed, kuid alates 2020. aastast ilmnnes selge hooajaline lahknevus koos suurenenud katvuse varieeruvusega, viidates võimalikule koosluse struktuuri muutusele tõenäoliselt seoses muutuvate keskkonnatingimustega (Joonis 3).

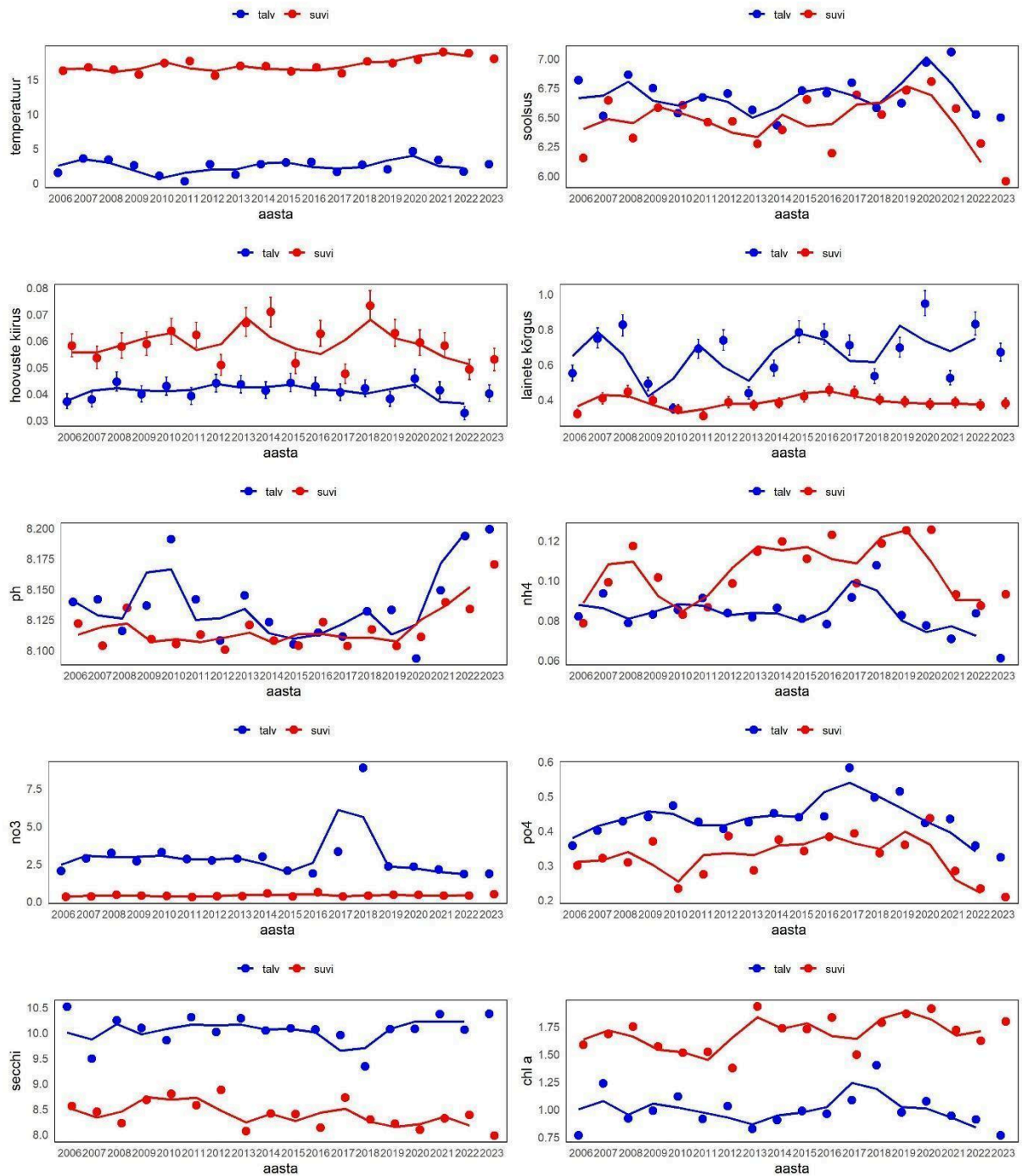
Uurimisalal domineeriva elupaigaliigi *Fucus vesiculosus* katvus vähenes järsult aastatel 2006–2013, millele järgnes järkjärguline taastumine 2020. aastatel. Siiski on liigi katvus viimase kümnendi jooksul muutunud aastate lõikes üha ebastabiilsemaks. Elupaika pakkuv *Chorda filum* esines algusaastatel kõrge ja kõikuva katvusega, kuid kadus peaaegu täielikult pärast 2016. aastat. Niitjate suurvetikate *Cladophora glomerata*, *Ceramium tenuicorne* ja *Vertebrata fucoides* levik laienes kõikidele sobivatele substraatidele, mille tõenäoline põhjus oli suviste temperatuuride tõus. Vetikate leviku laienemisega kaasnes *Mytilus trossulus* katvuse märkimisväärne langus, samas kui *Amphibalanus improvisus* katvus suurenes (Joonis 3).

Aastatevahelised üldkatvuse trendid suvises juurdekasvus ja talvistes kadudes olid üldiselt sarnased, välja arvatud anomaaliad aastatel 2012/2013 ja 2023. *F. vesiculosus* katvuse varajane vähenemine langes kokku talviste kadude suurenemise ja kõikuvate suviste juurdekasvudega. Kuigi *F. vesiculosus* taastumine toimus perioodidel, mil talvised kaod olid väikesed, tasakaalustas suurenenud suvine tootlikkus viimase kümnendi jooksul jätkuvalt

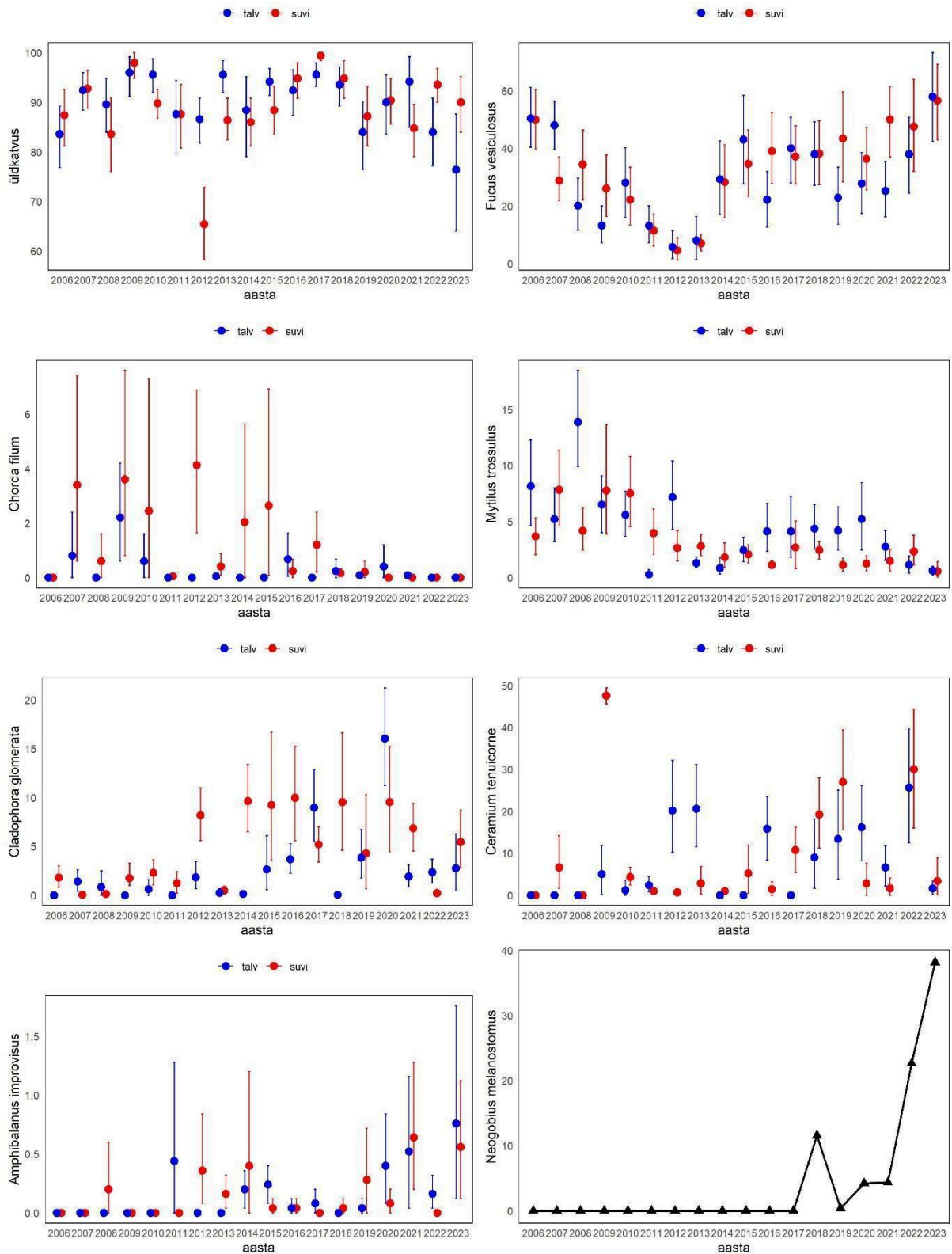
kõrgel püsinud talviseid kadusid. Uurimisperioodi jooksul vähenes *M. trossulus* tootlikkus ning aastatevaheline varieeruvus suurenes. Viimase kümnendi jooksul on liigi talvised kaod olnud minimaalsed, kuid suvine tootlikkus on olnud peaaegu olematu, takistades taastumist ja stabiilse karbikoosluse säilimist. Samal ajal on niitvetikate *C. glomerata* ja *C. tenuicorne* katvus suurenenud, mida iseloomustab viimaste aastate märkimisväärne suvine juurdekasv.

Mitmemõõtmeline ordineerimine näitas aastatevahelist varieeruvust koosluse katvuse struktuuris, kusjuures talvised ja suvised dünaamikad ilmutasid erinevaid mustreid. Üldiselt olid muutused talvel suuremad. Kui suvised kooslused lähenesid uurimisperioodi lõpuks oma algsele struktuurile, siis talvised kooslused kaldusid oluliselt algsest seisundist kõrvale. Suurimad muutused talvistes kadudes ja suvises juurdekasvus esinesid esimesel vaatlusaastal. Viimase talve kaod ületasid aga varasemate aastakümnete tasemeid (Joonis 4).

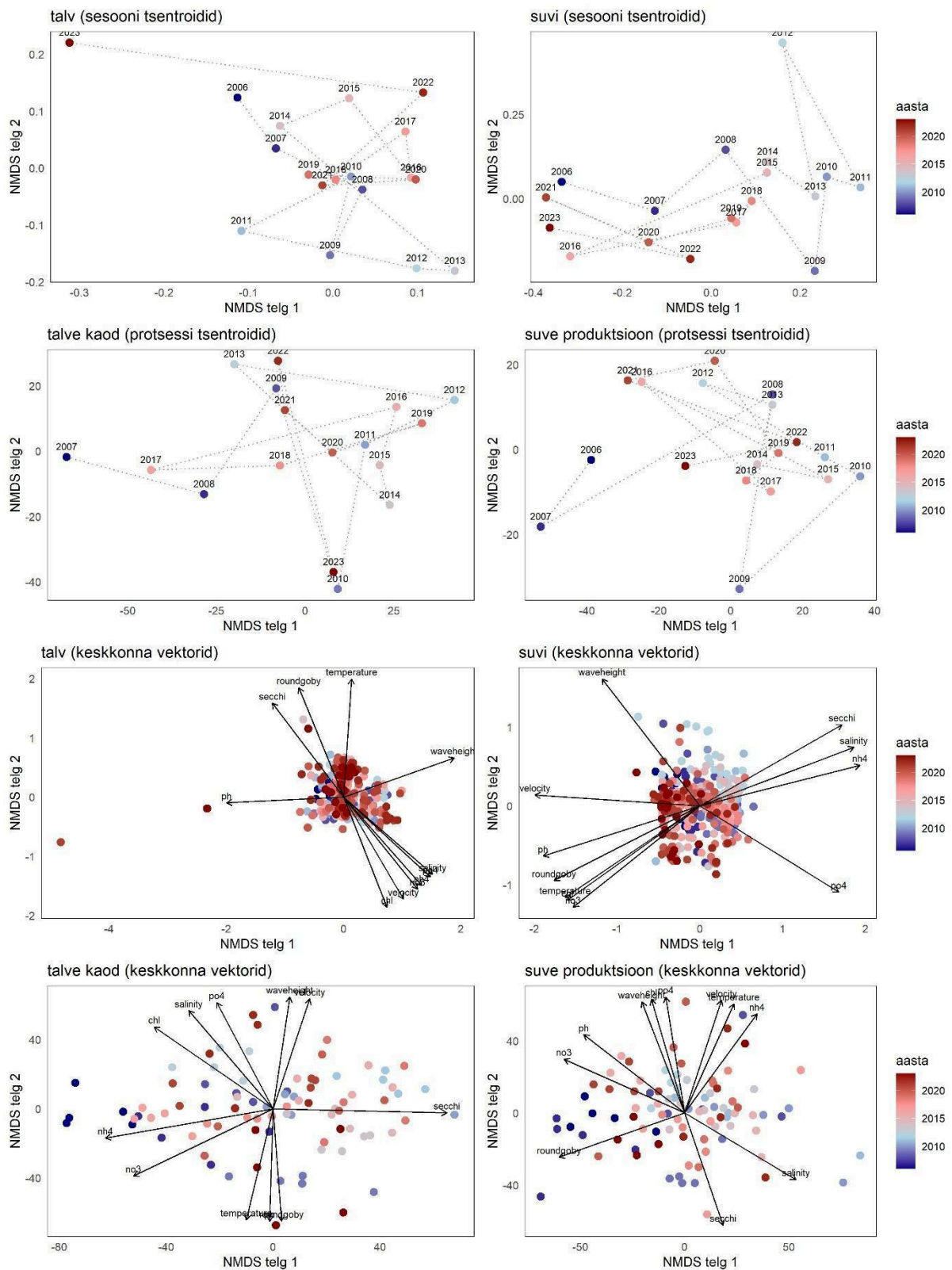
Suurvetikate koosluste varieeruvust selgitasid võrreldaval määral nii eluta keskkonnategurid kui ka ümarmudila tiheduse muutlikkus – selgelt domineerivaid keskkonnategureid ei tuvastatud. Kuigi talviste kadude ja suviste juurdekasvude seosed keskkonnateguritega olid sarnased, ilmnes ümarmudila oluline mõju just põhjakoosluste suviste aspektide puhul (Joonis 4).



Joonis 2. Keskkonnamuutujate hooajalised (talvised ja suvised) keskmised väärtused uurimisalal aastatel 2006–2023.



Joonis 3. Hooajaline vetikate kogukatvus, domineerivate vetika- ja selgrootute liikide katvus ning ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) aastase kogupüügi keskmised väärtused ( $\pm$  95% usaldusvahemikuga) uurimisalal aastatel 2006–2023.



Joonis 4. Suurvetikate liigilise koosseisu ja keskkonnategurite mitmemõõtmeline ordineerimine (NMDS) uurimisalal aastatel 2006–2023. Joonis esitab talvist ja suvist koosluse struktuuri (read 1 ja 3) ning hooajalisi protsesse, talviseid kadusid ja suviseid juurdekasve (read 2 ja 4). Joonistel on kujutatud NMDS-tsentroidid, mis esindavad iga aasta

keskmist liikide katvust või nende muutlikkust sesoonide lõikes (suvine juurdekasv või talvine kadu). Tsentroididele on projitseeritud uuritud keskkonnavektorid. Vasakpoolne veerg kajastab talve või talviseid kadusid, parempoolne veerg aga suve või suvist juurdekasvu. Keskkonnamuutujatena analüüsiti vee soolsust, temperatuuri, hoovuste kiirust, lainetuse kõrgust, toitainete sisaldust ( $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{PO}_4$ ), pH-d, Secchi sügavust, taimset hõljumit (klorofüll a) ning ümarmudila saagikust.

## 5. Arutelu

### 5.1 Tulemuste kokkuvõte

Uuringu tulemused kinnitasid kõiki esitatud hüpoteese. Pikaajalised vaatlused näitasid, et kuigi vetikate kogukatvus püsis suhteliselt stabiilsena, toimusid olulised muutused liikide koosseisus ja domineerivates liikides, rõhutades katvuse näitajate piiratust ökoloogiliste muutuste kajastamisel. Pikaajaliste elupaigaliikide, suurvetikate ja rannakarpide, katvus vähenes, samas kui neid asendavate oportunistlike niitvetikate katvus suurenes. Need muutused seostusid merevee soojenemise ja lainetuse intensiivistumisega, viidates kliimast tingitud koosluste ümberkujundamisele (Smale & Vance, 2015; Pansch et al., 2018; Álvarez-Losada et al., 2020).

Uuritud kooslustes domineeriva suurvetika *F. vesiculosus* katvus vähenes aastatel 2006–2013, tõenäoliselt talvise tormisuse tugevnemise ja suvise tootlikkuse vähenemise koosmõjul (Szewczyk et al., 2024). Talviste temperatuuride tõus ja sellest tulenev jääkate kadumine suurendasid talviste lainehäiringute sagedust, avaldades märkimisväärset mõju mitmeaastastele merepõhjas elavatele suurvetikatele.

Alates 2014. aastast hakkas *F. vesiculosus* katvus siiski taastuma, mida toetasid väiksemad talvised lainetusest tingitud mehhaanilised häiringud, mis vähendasid kadusid, ning tõusnud suvine tootlikkus, mida omakorda soodustasid mõõdukalt tõusnud temperatuurid, mis ei ületanud liigi optimumi. Hoolimata viimase kümnendi suurtest talvistest kadudest on suurenenud suvine tootlikkus suutnud neid kaotusi kompenseerida.

Samas elupaiku moodustava *C. filum* katvus on oluliselt vähenenud ega ole taastunud. Selle languse taga võib olla konkurents *C. filum* ja *F. vesiculosus*'e vahel või tõenäolisemalt lühiealiste oportunistlike vetikaliikide pealetung. Kuna aga teaduskirjanduses on vähe eksperimentaalseid uuringuid *C. filum* kohta, on sellise ulatusliku muutuse põhjuste täpsem hindamine keeruline.

*M. trossulus* katvus vähenes märkimisväärselt alates 2013. aastast. Tähelepanuväärne on, et *C. glomerata* ja *C. tenuicorne* katvuse suurenemine eelnes *M. trossulus*'e langusele, viidates võimalusele, et oportunistlike niitvetikate massvohamine takistas karbivastsete kinnitumist substraadile ja stabiilse asurkonna kujunemist. *M. trossulus*'e katvuse vähenemine langes

kokku ka *A. improvisus*'e katvuse suurenemisega, mis võib olla seotud suurenenud substraadi kättesaadavusega hilissuvel, ajal, mil niitjate vetikate katvus hakkab vähenema (Dorit et al., 1991).

Lisaks niitjate vetikate massvohamise survele avaldab *M. trossulus*'ele tugevat kisklussurvet invasiivse ümarmudila (*N. melanostomus*) suurenev asustustihedus uurimisalal. Ümarmudil saabus piirkonda ajal, mil *M. trossulus* katvus oli juba väike. Kuna liik tarbib intensiivselt põhjakarpe, võib ta takistada karpide taastumist ja nende asurkonna stabiliseerumist (Nõomaa et al., 2022). Kuigi ümarmudilat ei saa otseselt seostada *M. trossulus*'e esialgse langusega, võib ta siiski oluliselt pärssida liigi taastumisvõimet.

## 5.2 Keskkonnategurite mõju koosluste muutustele

Piirkondlikud keskkonnatrendid, eriti kiire soojenemine, on tuvastatud peamiste koosluste muutuste põhjustajatena. Läänemeri, mis kuulub maailma kõige kiiremini soojenevate merealade hulka (Belkin, 2009), läbib ulatuslikku ökoloogilist ümberkujundamist. Temperatuuri tõusu kiirenemine avaldab tugevat valikulist survet, soodustades soojalembelisi liike ja piirates külmalembeliste taksonite levikut. Mõjud ei piirdu siiski ainult otsese füsioloogilise stressiga – talviste temperatuuride tõus on vähendanud jääkatet, võimaldades suuremal osal lainete energiast jõuda merepõhjani ja põhjustades elupaiku moodustavate liikide, nagu *F. vesiculosus* ja *M. trossulus*, talvist suuremat suremust. Füüsilised häiringud koos pikaajaliste muutustega soolsuses, pH's ja toitainete kättesaadavuses loovad keerukaid ja kaudseid koosluste muutumise teid.

Sarnaseid põhjalähedaste koosluste ümberstruktureerimisi on kliimasoojenemise mõjul täheldatud kogu maailmas, toetades nišiteooriat ja kliimakohaste levikumudelite ennustusi, mis annavad ülevaate liikide ümberpaiknemise ja ökosüsteemide dünaamika muutuste kohta (Szewczyk et al., 2024). Läänemere erakordselt kiire kliimamuutuste tempo ja vähene liikide arv võivad aga neid mõjusid võimendada, suurendades piirkonna ökosüsteemide haavatavust ebastabiilsuse suhtes (Lanari et al., 2022).

### 5.3 Liigispetsiifilised vastused ja võrdlused

Uuringus vaadeldud koosluste ümberkorraldused näitasid selgelt liigispetsiifilisi vastuseid, mis sõltusid liigi omadustest ja keskkonnataluvusest. Suured elupaiku moodustavad pruunvetikad, mida võib võrrelda maismaal metsakooslustega, on katvuselt vähenenud, samas kui väiksemad ja kiirekasvulised niitvetikad on oma levikut suurendanud.

See muster vastab varasematele Läänemere uuringutele, kus *F. vesiculosus*'e arvukus on alates 20. sajandi keskpaigast vähenenud eutrofeerumise tõttu. Siiski erineb praegune kadu funktsionaalselt varasematest – varasemad langused olid seotud suurenenud pealiskasvu, vee läbipaistvuse vähenemise ja herbivooride survega (Orav-Kotta & Kotta, 2024). Praegune arvukuse langus tuleneb peamiselt talvise lainetuse tugevnemisest, samas kui taastumine sõltub kõrgemast suvisest tootlikkusest.

Liikidevaheline konkurents soodustab oportunistlike liikide levila laienemist, kuna need suudavad kiiresti hõivata ruumi ja ressursse tingimustes, mis on elupaiku moodustavatele liikidele ebasoodsad. Oportunistlikud liigid taluvad paremini keskkonnatingimuste muutlikkust, võimaldades neil kohaneda kiiremini kui pikaealised liigid.

Samas kujutab jätkuv veetemperatuuri tõus endast uut väljakutset. Arvestades Läänemere kiiret soojenemist, võib *F. vesiculosus* peagi jõuda oma soojustaluvuse ülemise piirini. Kui soojenemine jätkub samas tempos, võib suurenenud respiratsioon tarbida suure osa tootlikkusest, põhjustades liigi olulist vähenemist nii suvel kui ka talvel. Selle tulemusena võib *F. vesiculosus* asustustiheduse langus avalduda nii lokaalselt kui ka kogu regioonis.

Erinevalt mitmekesisematest mereökosüsteemidest, kus iga funktsiooni täidab mitu liiki ja ühe liigi kadumine ei pruugi ökosüsteemi toimimist oluliselt mõjutada, on liigivaesel Läänemerel selline ökosüsteemi vastupanuvõime oluliselt nõrgem. Seetõttu võivad bioloogilised vastused olla siin ulatuslikumad, viies järskude ja ootamatute muutusteni, mitte järkjärguliste niheteni, nagu täheldatud liigirikkamates süsteemides.

### 5.4 Keskkonnastress, varieeruvus ja ökoloogilise vastupanuvõime kadumine

Keskkonnatingimuste varieeruvuse kasv nõrgestab ökosüsteemide vastupanuvõimet ja viib need lähemale režiimihetetele (Carpenter & Brock, 2006; Dakos et al., 2012; Johnson & Dudgeon, 2023). Varajased hoiatavad indikaatorid, nagu võtmetähtsusega liikide katvuse

suurenenud varieeruvus ja muutused koosluste struktuuris, on olulised võimalike režiimimuutuste tuvastamisel ja ennetamisel. Uuringus kogutud andmed viitavad sellele, et *F. vesiculosus*'e domineeritud põhjakooslus on jõudmas kriitilisse üleminekuetappi, kus jätkuv stress võib viia süsteemi uude, elupaiku moodustavatele liikidele ebasoodsasse seisundisse.

Alates 2020. aastast on liikide katvused ja koosluste liigiline koosseis muutunud järjest varieeruvamaks, mis viitab lähenevale režiimihkele (Carpenter & Brock, 2006; Johnson & Dudgeon, 2023). Eksperimentaaluuringud on näidanud, et koosluste suurenenud ruumiline ja ajaline varieeruvus võib olla märk süsteemi ebastabiilsusest (Benedetti-Cecchi et al., 2015). Uuritud piirkonnas täheldatud ajutise varieeruvuse kasv viitab vähenenud võimele taluda tulevasi häiringuid (Dakos et al., 2012), suurendades ökosüsteemi haavatavust nii äärmuslike ilmastikuolude kui ka väikeste juhuslike häiringute suhtes.

Uuringuperioodi jooksul vähenes elupaiku moodustava *F. vesiculosus*'e katvus, samas kui oportunistlike niitvetikate (*C. glomerata*, *C. tenuicorne*) levik laienes, viidates üleminekule sesoonselt muutlikule, madalakasvulistest vetikatest domineeritud kooslusele. Selline muutus järgib globaalseid mustreid, kus kliimastressorid asendavad pikaealisi elupaiku moodustavaid liike kiiresti kasvavate lühiealiste liikidega, muutes ökosüsteemide toimimist (Wernberg et al., 2016; Filbee-Dexter & Wernberg, 2018). Kuigi *F. vesiculosus*'e katvuses on täheldatud osalist taastumist, viitab *C. filum*'i kadumine ja taastumise puudumine sellele, et mõne liigi kriitilised taluvuslaved on juba ületatud, mis võib oluliselt mõjutada selliste elupaikade struktuuri ja toimimist.

Võõrliikide sissetungid võivad koos kliimamuutustest tingitud häiringutega kiirendada režiimimuutusi, muutes konkurentsiolukorda ökosüsteemis (Dudgeon & Petraitis, 2022). Uuringus täheldati põhjaloomastiku koosluste ümberkujundamist, mida iseloomustas *M. trossulus*'e katvuse vähenemine ja *A. improvisus*'e katvuse tõus. See viitab rannakarpidest domineeritud koosluste üleminekut oportunistlike vetikate ja tõruvähkide poolt asustatud kooslustele.

Rannakarbi populatsiooni langus oli tõenäoliselt tingitud tugevate talvetormide mõjust, mis eemaldasid suure osa karpidest. Järgneval kevadel takistas niitjate suurvetikate vohamine noorte karpide kinnitumist substraadile. Hilisematel aastatel hoidis *M. trossulus*'e arvukust tõenäoliselt madalal tasemel invasiivne ümarmudil (*N. melanostomus*), kes on paljudes Läänemere piirkondades karbipopulatsioone oluliselt vähendanud (Behrens et al., 2022; Nõomaa et al., 2022).

Teine oluline tulemus on talviste ja suviste koosluste muutlikkuse suundade lahknevus pärast 2020. aastat. Kui hooajalised kooslused liikusid varem sünkroonis, siis viimastel aastatel on need muutunud üha erinevamateks ja varieeruvamateks. Selline lahknevus viitab tõenäoliselt soojenemisest tingitud suvistele oportunistlike suurvetikate vohamistele ja talvistele häiringutele, mis avaldavad ebaproportsionaalselt suurt mõju mitmeaastastele liikidele. Selline nn „vilkuv” käitumine – suurenenud varieeruvus ja hooajalise stabiilsuse kadu – võib olla märk sellest, et ökosüsteem läheneb kriitilisele üleminekupunktile (Johnson & Dudgeon, 2023).

Soojenemine ( $\sim +2\text{ }^{\circ}\text{C}$  keskmise suvetemperatuuri tõus), tugevnenud talvetormid ja võõrliikide arvukuse kasv on koosmõjus kiirendanud koosluste muutusi, suunates need püsivate muutuste radadele. Sellised nihked on sarnased kliimastressist tingitud režiimimuutustega, mida on dokumenteeritud teiste merede suurvetika-, meriheinakooslustes ja korallrahudes (Wernberg et al., 2016; Filbee-Dexter & Wernberg, 2018).

*Fucus vesiculosus*'e ja *Mytilus trossulus*'e domineeritud koosluste kadumine vähendab elupaikade struktuurset keerukust, toitainete omastamise võimekust ja toiduvõrgustike tuge. Samal ajal pakub niitvetikatele ja tõruvähkidele tuginev seisund oluliselt vähem ökosüsteemi hüvesid, nõrgendades funktsionaalset mitmekesisust ja ökosüsteemi stabiilsust.

### 5.5 Mõjud ökosüsteemi tasandil

Tuvastatud liigilise koosseisu muutustel on märkimisväärne mõju ökosüsteemi toimimisele ja stabiilsusele. Läänemeres, kus liigirikkus on looduslikult madal nii lühikese ajaloo kui ka riimveelise keskkonna tõttu, esineb vähesel määral liikide funktsionaalset kattuvust. Seetõttu võib võtmetähtsusega liigi kadumine avaldada ebaproportsionaalselt suurt mõju kogu ökosüsteemi struktuurile ja toimimisele, kuna puuduvad liigid, kes suudaksid seda rolli kompenseerida.

Varasemad uuringud on näidanud, et suurem bioloogiline mitmekesisus suurendab ökosüsteemi vastupanuvõimet, kuna sama funktsiooni täidavad mitmed liigid (Lanari et al., 2022). Praeguse uuringu tulemused osutavad aga selgelt elupaiku moodustavate liikide – *F. vesiculosus* ja *M. trossulus* – taandumisele, mis tõenäoliselt viib elupaigalise mitmekesisuse vähenemiseni ja toiduvõrgustike struktuuri oluliste muutusteni, põhjustades ahelreaktsioone kogu ökosüsteemis. Mitmekesisemates mereökosüsteemides võib rollide ülekatte olemasolu

aidata liikide kadumise mõju leevendada, kuid Läänemeres on selline kompenseerimisvõime piiratud.

Selged muutused keskkonnatingimustes viivad rannikumere kooslused ebastabiilsuse või koguni režiimimuutuste suunas, mida iseloomustavad järsud ja pikaajalised struktuursed ümberkorraldused. Läänemere hiljutises ajaloos on sarnaseid üleminekuid juba dokumenteeritud, eriti eutrofeerumise ja ülepuügi tagajärjel. Kuid praegune soojenemine ja liikidevaheliste seoste ümberkujunemine viitavad uuele kriitilisele piirile, kus ökosüsteemi kohanemisvõime võib olla ammendumas.

Väike liigiline ja funktsionaalne mitmekesisus ei vähenda üksnes ökosüsteemi vastupidavust kliimastressile, vaid suurendab ka haavatavust teistele survetele, näiteks invasiivsetele liikidele. *N. melanostomus*'e sissetung näitab, kuidas oportunistlikud võõrliigid saavad ära kasutada nõrgestatud ökosüsteeme, kus leidub neile vabu nišše. Läänemere kiired keskkonnamuutused ja vähene liigirikkus kujutavad endast ainulaadset väljakutset, rõhutades vajadust neid ökosüsteemi muutusi paremini mõista ja nendega tegeleda enne kriitiliste piiride ületamist.

### *5.6 Looduskaitse ja meremajandamine*

Uuringu tulemuste põhjal saab teha mitmeid soovitusi Läänemere rannikuökosüsteemide kaitse ja majandamise parandamiseks. Esiteks tuuakse välja pikaajalise seire tähtsuse. Paljud täheldatud muutused liigilises koosseisus ilmned järk-järgult aastakümnete jooksul ning said selgeks alles järjepideva seire tulemusena. Ilma pikaajaliste andmeteta oleks ajutiste kõikumiste ja tegelike suundumuste eristamine keeruline, mis omakorda piirab võimalust võtta õigeaegselt kasutusele sobivaid kaitsemeetmeid. Seetõttu on selliste vaatluste jätkamine ja laiendamine hädavajalik, et tuvastada varajasi looduslikke hoiatussignaale ning kohandada kaitse- ja majandamisstrateegiaid vastavalt uutele oludele, näiteks muutes kaitseesmäärke või vähendades lokaalseid surveid, kui võtmetähtsusega liikide arvukus langeb.

Teiseks on vaja, et seireprogrammid jätkaksid detailsete mõõtmistega. Tuginedes ainult agregeeritud näitajatele nagu üldkatvus või kaugseire andmed, on oht, et olulised ökoloogilised muutused jäävad märkamata. Pinnapealne hinnang võib anda eksliku mulje stabiilsusest, samal ajal kui koosluste liigiline koosseis muutub märkimisväärselt. Seetõttu on oluline eristada liike või tähtsamaid funktsionaalseid rühmi, et tabada sisulisi muutusi

ajaseeriatel. Kuigi kaugseire pakub väärtuslikku ülevaadet laiemas ruumilises mastaabis, ei pruugi selle taksonoomiline resolutsioon olla piisav koosluste muutuste tuvastamiseks. Seetõttu võib traditsioonilisest seirest loobumine ja kaugseirele üleminek anda petliku mulje ökosüsteemi stabiilsusest.

Kolmandaks peavad meremajandusega tegelevad riigiasutused tagama, et pikaajalised kohtvaatlused, mida teevad teadussukeldujad või veealused droonid olulistel elupaikades, säiliks ja võimalusel laieneks. Sellised programmid võimaldavad varakult tuvastada võtmetähtsusega liikide kadumist või invasiivsete liikide levikut, pakkudes võimalust rakendada ennetavaid kaitsemeetmeid, nagu elupaikade taastamine või sihipärane kaitse.

Lisaks toob uuring esile vajaduse kohanemisvõimelise looduskaitsekorralduse järele kliimamuutuste tingimustes. Kuna keskkonnatingimused Läänemeres muutuvad kiiresti, tuleb olemasolevaid baastasemeid ja hea ökoloogilise seisundi piirnorme regulaarselt uuendada, et need kajastaksid ökosüsteemi tegelikku seisundit uutes tingimustes. Aegunud võrdlusseisunditele toetumine võib viia ebatõhusate või sobimatute looduskaitsemeetmeteni. Läänemere rannikuökosüsteemide vastupanuvõime säilitamine eeldab mitte ainult paremat arusaama pikaajalistest muutustest, vaid ka pühendumist eesmärgipärasesse seiresse, integreeritud hindamismetoodikasse ning kohanemisvõimelistesse ja tulevikku suunatud juhtimisstrateegiatesse.

## **Tänuavaldused**

Oluline on rõhutada, et käesoleva uuringu aluseks olnud seire on läbi viidud teadlaste initsiatiivil ning seda ei ole rahastatud ühegi riikliku programmi kaudu. Tunnustan ja avaldan siirast tänu Jonne Kottale, Francisco Rafael Barboza Gonzalesele ning kõikidele teistele teadustöötajatele, kes on oma pühendumusega aidanud seda välivaatlust aastakümnete jooksul säilitada ja edasi viia.

## 6. Kokkuvõte

Läänemere rannikumere kivistel kooslustel on põisadru (*Fucus vesiculosus*) üks peamisi elupaigainsenere. Põisadru ning teiste pikaajaliste suurvetikate koosluste seisundit ohustavad kliimamuutused, võõrliigid ning toitainete sissevoolust tingitud kumulatiivsed mõjud. Kiired muutused võivad põhjustada sellistes elupaikades režiimihkeid, mille tuvastamiseks on aga vaja läbi viia pikaajalisi vaatlusi. Ilma pikaajaliste andmeseeriateta ei ole võimalik teadmispõhiste keskkonnakaitse otsuste vastuvõtmine.

Uuring käsitleb Läänemere põhjataimestiku koosluste pikaajalisi muutusi aastatel 2006–2023 ning seostab neid vee temperatuuri, soolsuse, valgusolude, lainetuse, toitainete režiimi ja võõrliikide varieeruvusega. Uuringuperioodi jooksul tõusid talvised ja suvised temperatuurid ligikaudu 2 °C võrra ning täheldati olulisi muutusi lainetuse intensiivsuses ja toitainete kättesaadavuses. Uuringualale saabus ka invasiivne ümarmudil (*Neogobius melanostomus*).

Kuigi vetikate kogukatvus püsis üldjoontes stabiilsena, vähenes märkimisväärselt peamise elupaigakujundaja *Fucus vesiculosus* katvus, mis langes 2006–2013 perioodil 50%-lt 10%-le. Langust põhjustasid talvised lainetusega seotud suurenenud suremus ja madal suvine produktsioon, mis pärssis liigi taastumisvõimet. Alates 2014. aastast hakkas *F. vesiculosus* taastuma – talvised kaod püsisid, kuid kõrgemad suvetemperatuurid suurendasid produktsiooni, kompenseerides varasemaid kaotusi.

Samal ajal suurenesid märkimisväärselt niitjate suurvetikate, näiteks *Cladophora glomerata* ja *Vertebrata fucoides*, katvused, tõenäoliselt kõrgemate suvetemperatuuride tõttu. Seevastu teine elupaigakujundaja *Chorda filum* peaaegu kadus. Niitvetikate laienemine kõikidele kättesaadavatele substraatidele tõenäoliselt pärssis *Mytilus trossulus*'e sigimisedukust, kuid samal ajal soodustas *Amphibalanus improvisus*'e katvuse tõusu. Järgnevatel aastatel piiras *M. trossulus*'e populatsiooni taastumist invasiivne ümarmudil, kes hoidab siiani karbipopulatsioone ajalooliselt madalaimal tasemel.

Üldine arusaam, et Läänemere rannikumere ökosüsteeme kujundavad peamiselt eluta keskkonnategurid, sai uuringus täiendust – tulemused näitavad, et koosluste muutusi käivitavad küll eluta keskkonna muutused, kuid koosluste püsimine uues “tasakaaluseisundis” sõltub liikidevahelistest vastasmõjudest. Kuigi praegune merevee soojenemine jääb veel elupaiku moodustavate liikide taluvuspiiridesse, võib soojenevate

suvetemperatuuride jätkumisel oodata *F. vesiculosus*'e katvuse vähenemist ja niitvetikate domineerimise kasvu.

Saadud tulemused rõhutavad pikaajaliste seireaegridade olulisust ökosüsteemide muutuste mõistmisel ning toovad esile vajaduse arvestada nii eluta keskkonna muutuste kui ka liikidevaheliste interaktsioonidega, sealhulgas võõrliikide mõjuga, et paremini hinnata Läänemere põhjalähedaste koosluste tulevikutrajektoore kliimamuutuse kontekstis.

## Long-term changes in coastal seaweed communities in response to contemporary climate change - Abstract

The coastal sea is characterized by dynamic communities in which the seaweed *Fucus vesiculosus* is a primary habitat engineer. At the same time, the success of bladder wrack and other perennial macroalgae are in danger due to human activities (including climate change), invasive species and the cumulative effect of other stressors (such as nutrients). Abrupt changes can trigger regime shifts, highlighting the need for long-term monitoring of coastal systems. Without long-term data series, it is not possible to make knowledge-based environmental protection decisions.

This study investigates long-term, climate-driven changes in benthic seaweed communities in the Baltic Sea from 2006 to 2023. We assessed how shifts in temperature, salinity, light conditions, wave intensity, and nutrient regimes are associated with the cover of seaweed and invertebrate species. Over the study period, winter and summer temperatures rose by nearly 2 °C, alongside changes in wave dynamics and nutrient availability. The invasive species *Neogobius melanostomus* was first noted during this time.

Despite overall stability in total seaweed cover, the key habitat-forming species *Fucus vesiculosus* experienced a significant decline in cover from 50% to 10% between 2003 and 2013. This decline was driven by increased wave-induced losses during winter and low summer productivity, which constrained the recovery capacity. Since 2014, this trend has reversed despite similar winter losses, with higher temperatures enhancing summer productivity, driving recovery, and offsetting earlier declines.

The filamentous algae *Cladophora glomerata* and *Vertebrata fucooides* expanded in response to higher summer temperatures, whereas another habitat-former *Chorda filum* nearly disappeared. Along with the expansion of the filamentous algae to all available substrates, *Mytilus trossulus* recruitment was inhibited, while barnacle recolonization was facilitated. In subsequent years, the introduction of the predatory round goby (*Neogobius melanostomus*) further reduced *M. trossulus* populations to their historically lowest coverages.

The general understanding that the coastal ecosystems of the Baltic Sea are primarily shaped by abiotic environmental factors was expanded upon in this study – the results show that while changes in communities are indeed triggered by changes in the abiotic environment, the persistence of these communities in a new "equilibrium state" depends on interactions

between species. Although current seawater warming remains within the tolerance limits of habitat-forming species, continued increases in summer temperatures may lead to a decline in the coverage of *Fucus vesiculosus* and an increase in the dominance of filamentous algae.

These findings emphasize the value of long-term time series in disentangling ecological processes and highlight the need to account for both abiotic conditions, biotic interactions and novel species introductions when projecting Baltic Sea benthic community structure under accelerating climate change.

## Kasutatud kirjandus

- Airoidi, L., Balata, D., & Beck, M. W. (2008). The gray zone: Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1), 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.034>
- Álvarez-Losada, Ó., Arrontes, J., Martínez, B., Fernández, C., & Viejo, R. M. (2020). A regime shift in intertidal assemblages triggered by loss of algal canopies: A multidecadal survey. *Marine Environmental Research*, 160, 104981. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104981>
- Andersen, J. H., Carstensen, J., Conley, D. J., Dromph, K., Fleming-Lehtinen, V., Gustafsson, B. G., Josefson, A. B., Norkko, A., Villnäs, A., & Murray, C. (2017). Long-term temporal and spatial trends in eutrophication status of the Baltic Sea. *Biological Reviews*, 92(1), 135–149. <https://doi.org/10.1111/brv.12221>
- Andersson, G., Breggren, H., Cronberg, G., & Gelin, C. (1978). Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 59(1), 9–15. <https://doi.org/10.1007/BF00017602>
- Andersson, M. H. (2011). Offshore wind farms – Ecological effects of noise and habitat alteration on fish [Doctoral dissertation, Stockholm University]. Department of Zoology, Stockholm University.
- Ansong, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brockerhoff, E. G., Brundu, G., Capinha, C., Causton, C. E., Celesti-Grapow, L., & Essl, F. (2018). Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10), E2264–E2273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Anton, A., Geraldi, N. R., Lovelock, C. E., Apostolaki, E. T., Bennett, S., Cebrian, J., Krause-Jensen, D., Marbà, N., Martinetto, P., Pandolf, J. M., Santana-Garcón, J., & Duarte, C. M. (2019). Global ecological impacts of marine exotic species. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 787–800. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0851-0>
- Åström, D. O., Åström, C., Rekker, K., Indermitte, E., & Orru, H. (2016). High summer temperatures and mortality in Estonia. *PLOS ONE*, 11(5), e0155045. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155045>
- BACC Author Team II. (2015). Second assessment of climate change for the Baltic Sea

Basin. Springer-Verlag.

- Bailey, S. A., Brown, L., Campbell, M. L., Canning-Clode, J., Carlton, J. T., Castro, N., Chainho, P., Chan, F. T., Creed, J. C., Curd, A., Darling, J., Fofonoff, P., Galil, B. S., Hewitt, C. L., Inglis, G. J., Keith, I., Mandrak, N. E., Marchini, A., McKenzie, C. H., Occhipinti-Ambrogi, A., Ojaveer, H., Pires-Teixeira, L. M., Robinson, T. B., Ruiz, G. M., Seaward, K., Schwindt, E., Son, M. O., Therriault, T. W., & Zhan, A. (2020). Trends in the detection of aquatic non-indigenous species across global marine, estuarine and freshwater ecosystems: A 50-year perspective. *Diversity and Distributions*, 26(12), 1780–1797. <https://doi.org/10.1111/ddi.13167>
- Ban, S. S., Graham, N. A. J., & Connolly, S. R. (2014). Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs. *Global Change Biology*, 20(3), 681–697. <https://doi.org/10.1111/gcb.12453>
- Barale, V., & Folving, S. (1996). Remote sensing of coastal interactions in the Mediterranean region. *Ocean & Coastal Management*, 30(3), 217–233.
- Beaugrand, G. (2015). Theoretical basis for predicting climate-induced abrupt shifts in the oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130264. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0264>
- Behrens, J. W., Ryberg, M. P., Einberg, H., Eschbaum, R., Florin, A.-B., Grygiel, W., Herrmann, J. P., Huwer, B., Hüseyin, K., Knospina, E., Nõomaa, K., Oesterwind, D., Polte, P., Smoliński, S., Ustups, D., van Deurs, M., & Ojaveer, H. (2022). Seasonal depth distribution and thermal experience of the non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea: Implications to key trophic relations. *Biological Invasions*, 24(3), 527–541. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02662-w>
- Belkin, I. M. (2009). Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Progress in Oceanography*, 81(1-4), 207-213. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.04.011>.
- Benedetti-Cecchi, L., Tamburello, L., Maggi, E., & Bulleri, F. (2015). Experimental perturbations modify the performance of early warning indicators of regime shift. *Current Biology*, 25(14), 1867–1872. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.035>
- Bennett, S., Wernberg, T., Harvey, E. S., Santana-Garcon, J., & Saunders, B. J. (2015). Tropical herbivores provide resilience to a climate-mediated phase shift on temperate reefs. *Ecology Letters*, 18(7), 714–723. <https://doi.org/10.1111/ele.12450>
- Berger, R., Bergström, L., Granéli, E., & Kautsky, L. (2004). How does eutrophication affect different life stages of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea?—A conceptual model. In *Biology of the Baltic Sea: Proceedings of the 17th BMB Symposium*, 25–29

- November 2001 (pp. 243–248). Springer Netherlands.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-017-0920-0\\_22](https://doi.org/10.1007/978-94-017-0920-0_22)
- Berger, R., Henriksson, E., Kautsky, L., & Malm, T. (2003). Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 37(1), 1–11. <https://doi.org/10.1023/A:1022136900630>
- Birk, S., Chapman, D., Carvalho, L., Spears, B. M., Andersen, H. E., Argillier, C., Auer, S., Baattrup-Pedersen, A., Banin, L., Beklioglu, M., Bondar-Kunze, E., Borja, A., Branco, P., Bucak, T., Buijse, A. D., Cardoso, A. C., Couture, R.-M., Cremona, F., de Zwart, D., ... Hering, D. (2020). Impacts of multiple stressors on freshwater biota across spatial scales and ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 4(7), 1060–1068. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1216-4>
- Bonsdorff, E., Blomqvist, E. M., Mattila, J., & Norkko, A. (1997). Long-term changes and coastal eutrophication: Examples from the Åland Islands and the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *Oceanologica Acta*, 20, 319–329.
- Breitburg, D. L., Riedel, G. F., Norse, E. A., & Crowder, L. B. (2005). Multiple stressors in marine systems. In E. A. Norse & L. B. Crowder (Eds.), *Marine conservation biology: The science of maintaining the sea's biodiversity* (pp. 167–182). Island Press. [https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/25003/serc\\_Breitburg\\_MarineConservationBiology\\_Chapter10.pdf?sequence=1&isAllowed=y](https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/25003/serc_Breitburg_MarineConservationBiology_Chapter10.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- Brooks, P. R., & Crowe, T. P. (2019). Combined effects of multiple stressors: New insights into the influence of timing and sequence. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 387. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00387>
- Bruggeman, J., Bolding, K. 2014. A general framework for aquatic biogeochemical models. *Environmental Modelling & Software*, 61, 249–265. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.04.002>
- Burchard, H., Bolding, K. 2002. GETM – A general estuarine transport model: Scientific documentation (Technical Report EUR 20253 EN). European Commission.
- Burkpile, D. E., & Hay, M. E. (2006). Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: Context-dependent effects. *Ecology*, 87(12), 3128–3139. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3128:HVNCOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3128:HVNCOM]2.0.CO;2)
- Byers, J. E., Smith, R. S., Pringle, J. M., Clark, G. F., Gribben, P. E., Hewitt, C. L., Inglis, G. J., Johnston, E. L., Ruiz, G. M., Stachowicz, J. J., & Bishop, M. J. (2015). Invasion expansion: Time since introduction best predicts global ranges of marine invaders. *Scientific Reports*, 5, 12436. <https://doi.org/10.1038/srep12436>

- Cambronero, M. C., Marshall, H., De Meester, L., Davidson, T. A., Beckerman, A. P., & Orsini, L. (2018). Predictability of the impact of multiple stressors on the keystone species *Daphnia*. *Scientific Reports*, 8, 17572. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35861-z>
- Carlton, J. T. (1999). The scale and ecological consequences of biological invasions in the world's oceans. In O. Sandlund, P. Schei, & Å. Viken (Eds.), *Invasive species and biodiversity management* (pp. 195–212). Kluwer Academic Publishers.
- Carlton, J. T. (2009). Deep invasion ecology and the assembly of communities in historical time. In G. Rilov & J. A. Crooks (Eds.), *Biological invasions in marine ecosystems: Ecological, management, and geographic perspectives* (pp. 13–56). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_2)
- Carpenter, S. R., & Brock, W. A. (2006). Rising variance: A leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters*, 9(3), 311–318. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00877.x>
- Cederwall, H. (1990). Biological effects of eutrophication in the Baltic Sea, particularly the coastal zone. *Ambio*, 19(3), 109–112.
- Chapin, F. S. III, Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology* (1st ed.). Springer.
- Chemello, S., Vizzini, S., & Mazzola, A. (2018). Regime shifts and alternative stable states in intertidal rocky habitats: State of the art and new trends of research. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214, 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.013>
- Christie, H., Sogn Andersen, G., Bekkby, T., Fagerli, C., Gitmark, J., Gundersen, H., & Rinde, E. (2019). Shifts between sugar kelp and turf algae in Norway: Regime shifts or fluctuations between different opportunistic seaweed species? *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00072>
- CMEMS. 2025a. Baltic Sea physics reanalysis. E.U. Copernicus Marine Service Information (CMEMS). Marine Data Store (MDS). <https://doi.org/10.48670/moi-00013> (Accessed on 01-01-2025)
- CMEMS. 2025b. Baltic Sea biogeochemistry reanalysis. E.U. Copernicus Marine Service Information (CMEMS). Marine Data Store (MDS). <https://doi.org/10.48670/moi-00012> (Accessed on 01-01-2025)
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7(8), 721–733. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x>

- Conners, M. E., Hollowed, A. B., & Brown, E. (2002). Retrospective analysis of Bering Sea bottom trawl surveys: Regime shift and ecosystem reorganization. *Progress in Oceanography*, 55(1–2), 209–222. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00079-0](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00079-0)
- Conversi, A., Dakos, V., Gårdmark, A., Ling, S., Folke, C., & Mumby, P. J. (2015). A holistic view of marine regime shifts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130279. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0279>
- Côté, I. M., Darling, E. S., & Brown, C. J. (2016). Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1824), 20152592. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2592>
- Crain, C. M., Kroeker, K., & Halpern, B. S. (2008). Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, 11(12), 1304–1315. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x>
- Dailianis, T., Smith, C. J., Papadopoulou, N., Gerovasileiou, V., Sevastou, K., Bekkby, T., Bilan, M., Billett, D., Boström, C., Carreiro-Silva, M., Danovaro, R., Frascchetti, S., Gagnon, K., Gambi, C., Grehan, A., Kipson, S., Kotta, J., McOwen, C. J., Morato, T., Ojaveer, H., & Scrimgeour, R. (2018). Human activities and resultant pressures on key European marine habitats: An analysis of mapped resources. *Marine Policy*, 98, 1–10.
- Dakos, V., van Nes, E. H., D'Odorico, P., & Scheffer, M. (2012). Robustness of variance and autocorrelation as indicators of critical slowing down. *Ecology*, 93(2), 264–271. <https://doi.org/10.1890/11-0889.1>
- Dannheim, J., Bergström, L., Birchenough, S. N. R., Brzana, R., Boon, A. R., Coolen, J. W. P., Dauvin, J.-C., De Mesel, I., Derweduwen, J., Gill, A. B., Hutchison, Z. L., Jackson, A. C., Janas, U., Martin, G., Raoux, A., Reubens, J., Rostin, L., Vanaverbeke, J., Wilding, T. A., Wilhelmsson, D., & Degraer, S. (2019). Benthic effects of offshore renewables: Identification of knowledge gaps and urgently needed research. *ICES Journal of Marine Science*, 77(3), 1092–1108. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz018>
- De Aguiar, F. S., de Sousa Gomes-Gonçalves, R., & Araújo, F. G. (2020). Fish and benthic invertebrate relationship and their association to environmental variables in tropical sandy beaches. *Environmental Biology of Fishes*, 103, 1309–1321. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-01024-0>
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin,

- L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- De Mendiburu, F. (2021) *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R Package Version 1.3-5. <https://cran.r-project.org/web/packages/agricolae/index.html>
- Debecker, S., Dinh, K. V., & Stoks, R. (2017). Strong delayed interactive effects of metal exposure and warming: Latitude-dependent synergisms persist across metamorphosis. *Environmental Science & Technology*, 51(4), 2409–2417. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b04989>
- Dietz, S., Bowen, A., Dixon, C., & Gradwell, P. (2016). ‘Climate value at risk’ of global financial assets. *Nature Climate Change*, 6, 676–679. <https://doi.org/10.1038/nclimate2972>
- Dippner, J. W., Möller, C., & Hänninen, J. (2012). Regime shifts in North Sea and Baltic Sea: A comparison. *Journal of Marine Systems*, 105, 115–122. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.05.011>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Donat, M. G., Lowry, A. L., Alexander, L. V., O’Gorman, P. A., & Maher, N. (2016). More extreme precipitation in the world’s dry and wet regions. *Nature Climate Change*, 6, 508–513. <https://doi.org/10.1038/nclimate2941>
- Dorit, R. L., Walker, W. F., & Barnes, R. D. (1991). *Zoology* (p. 742). Saunders College Publishing.
- Duarte, L., Rossi, F., Docal, C., & Viejo, R. M. (2015). Effects of alga *Fucus serratus* decline on benthic assemblages and trophic linkages at its retreating southern range edge. *Marine Ecology Progress Series*, 527, 87–103. <https://doi.org/10.3354/meps11248>
- Dudgeon, S.R. and Petraitis, P.S. (2022), Experimental evidence for resilience of rockweeds on rocky shores in the Gulf of Maine, USA. *Limnol Oceanogr*, 67: S211-S223. <https://doi.org/10.1002/lno.11941>
- Early, R., Bradley, B. A., Dukes, J. S., Lawler, J. J., Olden, J. D., Blumenthal, D. M., Gonzalez, P., Grosholz, E. D., Ibañez, I., Miller, L. P., Sorte, C. J. B., & Tatem, A. J. (2016). Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications*, 7, 12485.

<https://doi.org/10.1038/ncomms12485>

- Efron, B., & Tibshirani, R.J. (1994). *An Introduction to the Bootstrap* (1st ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9780429246593>
- European Environment Agency. (2018). *European waters: Assessment of status and pressures 2018* (EEA Report No. 7/2018). Publications Office of the European Union. <https://www.eea.europa.eu/publications/state-of-water/>
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237–240. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>
- Filbee-Dexter, K., & Wernberg, T. (2018). Rise of turfs: A new battlefield for globally declining kelp forests. *BioScience*, 68(2), 64–76. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix147>
- Folt, C. L., Chen, C. Y., Moore, M. V., & Burnaford, J. (1999). Synergism and antagonism among multiple stressors. *Limnology and Oceanography*, 44(3, Part 2), 864–877. [https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3\\_part\\_2.0864](https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0864)
- Galil, B. S. (2018). Poisonous and venomous: Marine alien species in the Mediterranean Sea and human health. In G. Mazza & E. Tricarico (Eds.), *Invasive species and human health* (pp. 1–15). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781786390981.0001>
- Galil, B. S. (2021). Non-indigenous species along the Israeli Mediterranean coast: Tally, policy, outlook. *Hydrobiologia*, 848(9), 2011–2029. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04420-w>
- Garcia-Soto, C., Cheng, L., Caesar, L., Schmidtko, S., Jewett, E. B., Cheripka, A., Rigor, I., Caballero, A., Chiba, S., Báez, J. C., Zielinski, T., & Abraham, J. P. (2021). An overview of ocean climate change indicators: Sea surface temperature, ocean heat content, ocean pH, dissolved oxygen concentration, Arctic sea ice extent, thickness and volume, sea level and strength of the AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation). *Frontiers in Marine Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.642372>
- Gerke, M., Cob Chaves, D., Richter, M., Mewes, D., Schneider, J., Hübner, D., & others. (2018). Benthic grazing in a eutrophic river: Cascading effects of zoobenthivorous fish mask direct effects of herbivorous fish. *PeerJ*, 6, e4381. <https://doi.org/10.7717/peerj.4381>
- Gerovasileiou, V., Smith, C. J., Sevastou, K., Papadopoulou, N., Dailianis, T., Bekkby, T., Fiorentino, D., McOwen, C. J., Amaro, T., Bengil, E. G. T., Bilan, M., Boström, C.,

- Carreiro-Silva, M., Cebrian, E., Cerrano, C., Danovaro, R., Frascchetti, S., Gagnon, K., Gambi, C., ... Scrimgeour, R. (2019). Habitat mapping in the European seas – Is it fit for purpose in the marine restoration agenda? *Marine Policy*, 106, 103521. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.103521>
- González-Moreno, P., Pino, J., Cózar, A., García-de-Lomas, J., & Vilà, M. (2017). The effects of landscape history and time-lags on plant invasion in Mediterranean coastal habitats. *Biological Invasions*, 19, 549–561. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1314-z>
- Griffiths, J. R., Kadin, M., Nascimento, F. J. A., Tamelander, T., Törnroos, A., Bonaglia, S., ... Bonsdorff, E. (2017). The importance of benthic–pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world. *Global Change Biology*, 23, 2179–2196. <https://doi.org/10.1111/gcb.13642>
- Grizzetti, B., Pistocchi, A., Liqueste, C., Udias, A., Bouraoui, F., & van de Bund, W. (2017). Human pressures and ecological status of European rivers. *Scientific Reports*, 7, 205. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00324-3>
- Gunderson, A. R., Armstrong, E. J., & Stillman, J. H. (2016). Multiple stressors in a changing world: The need for an improved perspective on physiological responses to the dynamic marine environment. *Annual Review of Marine Science*, 8, 357–378. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033953>
- Gunderson, L. H., & Pritchard, L. (Eds.). (2002). *Resilience and the behavior of large-scale systems*. Island Press.
- Guy-Haim, T., Lyons, D. A., Kotta, J., Ojaveer, H., Queirós, A. M., Chatzinikolaou, E., Arvanitidis, C., Como, S., Magni, P., Blight, A. J., Orav-Kotta, H., Somerfield, P. J., & Crowe, T. P. (2018). Diverse effects of invasive ecosystem engineers on marine biodiversity and ecosystem functions – A global review and meta-analysis. *Global Change Biology*, 24, 906–924. <https://doi.org/10.1111/gcb.14007>
- Haage, P. (1975). Quantitative investigations of the Baltic *Fucus* belt macrofauna: Quantitative seasonal fluctuations (Contributions from the Askö Laboratory, Stockholm University, Vol. 1, pp. 1–88).
- Haage, P. (1976). Quantitative investigations of the Baltic *Fucus* belt macrofauna, 3: Seasonal variation in biomass, reproduction and population dynamics of the dominant taxa (Contributions from the Askö Laboratory, Stockholm University, Vol. 10, pp. 1–84).
- Halpern, B., Walbridge, S., Selkoe, K., Kappel, C., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J., Casey, K., Ebert, C., Fox, H., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H., Madin, E., Perry, M., Selig, E., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. (2008). A Global map of

- human impact on marine ecosystems. *Science* (New York, N.Y.), 319, 948–952.  
<https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Harley, C. D. G., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Hastings, A., Byers, J. E., Crooks, J. A., Cuddington, K., Jones, C. G., Lambrinos, J. G., ... Wilson, W. G. (2007). Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters*, 10(2), 153–164. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00997.x>
- Heath, M. R., Speirs, D. C., & Steele, J. H. (2014). Understanding patterns and processes in models of trophic cascades. *Ecology Letters*, 17(1), 101–114.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12200>
- Hill, W. R., Ryon, M. G., & Schilling, E. M. (1995). Light limitation in a stream ecosystem: Responses by primary producers and consumers. *Ecology*, 76(4), 1297–1309.  
<https://doi.org/10.2307/1940936>
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the World's marine ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523–1528.  
<https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E. S., Skirving, W., & Dove, S. (2017). Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
- Hofmeister, R., Burchard, H., Beckers, J.-M. 2010. Non-uniform adaptive vertical grids for 3D numerical ocean models. *Ocean Modelling*, 33, 70–86.  
<https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2009.12.003>
- Hughes, J. M., Stewart, J., Lyle, J. M., & Suthers, I. M. (2014). Top-down pressure on small pelagic fish by Eastern Australian salmon *Arripis trutta*: Estimation of daily ration and annual prey consumption using multiple techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 459, 190–198.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.05.026>
- Hunnicke, B., Luterbacher, J., Pauling, A., & Zorita, E. (2008). Regional differences in winter sea level variations in the Baltic Sea for the past 200 years. *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography*, 60(1), 384–393.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0870.2007.00298.x>
- IPBES. (2019). In Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Guèze, M., Agard, J.,

- Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y. J., Visseren-Hamakers, I. J., Willis, K. J., & Zayas, C. N. (Eds.), Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (p. 56). IPBES Secretariat.
- IPCC. (2022). Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability (H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, & B. Rama, Eds.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Isæus, M., Malm, T., Persson, S., & Svensson, A. (2004). Effects of filamentous algae and sediment on recruitment and survival of *Fucus serratus* (Phaeophyceae) juveniles in the eutrophic Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 39(3), 301–307. <https://doi.org/10.1080/09670260410001714732>
- Jaagus, J. (1997). The impact of climate change on the snow pattern in Estonia. *Climatic Change*, 36, 65–77. <https://doi.org/10.1023/A:1005374516074>
- Jaagus, J. (2006). Climatic changes in Estonia during the second half of the 20th century in relationship with changes in large-scale atmospheric circulation. *Theoretical and Applied Climatology*, 83(1–4), 77–88. <https://doi.org/10.1007/s00704-005-0161-0>
- Jackson, M. C., Loewen, C. J. G., Vinebrooke, R. D., & Chimimba, C. T. (2016). Net effects of multiple stressors in freshwater ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 22, 180–189. <https://doi.org/10.1111/gcb.13028>
- Jackson, M. C., Pawar, S., & Woodward, G. (2021). The temporal dynamics of multiple stressor effects: From individuals to ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(5), 402–410. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.01.005>
- Johnson, C. R., & Dudgeon, S. (2023). Understanding change in benthic marine systems. *Annals of Botany*, 133(1), 131–144. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad187>
- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Byers, J. E., Crooks, J. A., Lambrinos, J. G., & Talley, T. S. (2010). A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, 119(12), 1862–1869. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18782.x>
- Juanes, J. A., Guinda, X., Puente, A., & Revilla, J. A. (2008). Macroalgae, a suitable indicator of the ecological status of coastal rocky communities in the NE Atlantic.

- Ecological Indicators, 8(4), 351–359. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.04.004>
- Judd, A. D., Backhaus, T., & Goodsir, F. (2015). An effective set of principles for practical implementation of marine cumulative effects assessment. *Environmental Science & Policy*, 54, 254–262. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.07.008>
- Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M. E., Oztürk, B., Grabowski, M., Golani, D., & Cardoso, A. C. (2014). Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: A pan-European review. *Aquatic Invasions*, 9(4), 391–423. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
- Kautsky, H., Martin, G., & Snoeijs-Leijonmalm, P. (2017). The phytobenthic zone. In P. Snoeijs-Leijonmalm, H. Schubert, & T. Radziejewska (Eds.), *Biological oceanography of the Baltic Sea* (pp. 387–455). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2_11)
- Kautsky, L., & Kautsky, H. (1989). Algal species diversity and dominance along gradients of stress and disturbance in marine environments. *Vegetatio*, 83, 259–267. <https://doi.org/10.1007/BF00031698>
- Kautsky, L., & Kautsky, N. (2000). The Baltic Sea, including Bothnian Sea and Bothnian Bay. In C. R. C. Sheppard (Ed.), *Seas at the millennium: An environmental evaluation* (Vol. 1, pp. 121–133). Elsevier.
- Kautsky, L., Qvarfordt, S., & Schagerström, E. (2019). *Fucus vesiculosus* adapted to a life in the Baltic Sea: Impacts on recruitment, growth, re-establishment and restoration. *Botanica Marina*, 62(1), 17–30. <https://doi.org/10.1515/bot-2018-0026>
- Keevallik, S. (2011). Shifts in meteorological regime of the late winter and early spring in Estonia during recent decades. *Theoretical and Applied Climatology*, 105(1–2), 209–215. <https://doi.org/10.1007/s00704-010-0375-6>
- Keevallik, S., & Soomere, T. (2014). Regime shifts in the surface-level average air flow over the Gulf of Finland during 1981–2010. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 63(4), 428–437. <https://doi.org/10.3176/proc.2014.4.10>
- Kiirikki, M. (1996a). Dynamics of macroalgal vegetation in the northern Baltic Sea – Evaluating the effects of weather and eutrophication. *Walter Andréa Nottbeck Foundation Scientific Reports*, 12, 1–15.
- Kiirikki, M. (1996b). Mechanisms affecting macroalgal zonation in the northern Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 31(3), 225–232. <https://doi.org/10.1080/09670269600651421>
- Kiirikki, M., & Blomster, J. (1996). Wind induced upwelling as a possible explanation for

- mass occurrences of epiphytic *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta) in the northern Baltic Proper. *Marine Biology*, 127(2), 353–358. <https://doi.org/10.1007/BF00942120>
- Klingbeil, K., Lemarié, F., Debreu, L., Burchard, H. 2018. The numerics of hydrostatic structured-grid coastal ocean models: State of the art and future perspectives. *Ocean Modelling*, 125, 80–105. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2018.01.007>
- Knights, A., Koss, R. S., & Robinson, L. (2013). Identifying common pressure pathways from a complex network of human activities to support ecosystem-based management. *Ecological Applications*, 23(4), 755–765. <https://doi.org/10.1890/12-1137.1>
- Korpinen, S., Meski, L., Andersen, J. H., & Laamanen, M. (2012). Human pressures and their potential impact on the Baltic Sea ecosystem. *Ecological Indicators*, 15(1), 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.023>
- Kotta, J., Fetissof, M., Szava-Kovats, R., Aps, R., & Martin, G. (2020). Online tool to integrate evidence-based knowledge into cumulative effects assessments: Linking human pressures to multiple nature assets. *Environmental Advances*, 2, 100026. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2020.100026>
- Kotta, J., Herkül, K., Jaagus, J., Kaasik, A., Raudsepp, U., Alari, V., Arula, T., Haberman, J., Järvet, A., Kangur, K., Kont, A., Kull, A., Laanemets, J., Maljutenko, I., Männik, A., Nõges, P., Nõges, T., Ojaveer, H., Peterson, A., Reihan, A., Rõõm, R., Sepp, M., Suursaar, Ü., Tamm, O., Tamm, T., & Tõnisson, H. (2018). Linking atmospheric, terrestrial and aquatic environments: Regime shifts in the Estonian climate over the past 50 years. *PLOS ONE*, 13(12), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209568>
- Kotta, J., Jaanus, A., & Kotta, I. (2008a). Haapsalu and Matsalu Bay. In U. Schiewer (Ed.), *Ecology of Baltic Coastal Waters* (pp. 245–258). Springer-Verlag.
- Kotta, J., Lauringson, V., Martin, G., Simm, M., Kotta, I., Herkül, K., et al. (2008b). Gulf of Riga and Pärnu Bay. In U. Schiewer (Ed.), *Ecology of Baltic Coastal Waters* (pp. 217–243). Springer-Verlag. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-73524-3\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-540-73524-3_10)
- Kotta, J., Nurkse, K., Puntila, R., & Ojaveer, H. (2016). Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in a regional sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169, 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.11.029>
- Kotta, J., Wernberg, T., Jänes, H., Kotta, I., Nurkse, K., Pärnoja, M., et al. (2018). Novel crab predator causes marine ecosystem regime shift. *Scientific Reports*, 8, 1–7.

<https://doi.org/10.1038/s41598-018-23282-w>

- Kroeker, K. J., Kordas, R. L., & Harley, C. D. G. (2017). Embracing interactions in ocean acidification research: Confronting multiple stressor scenarios and context dependence. *Biology Letters*, 13(3), 20160802. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0802>
- Krumhansl KA & Scheibling RE. (2012). Production and fate of kelp detritus. *Marine Ecology Progress Series*, 467, 281–302. <https://doi.org/10.3354/meps09940>
- Lanari, M., Horta, P. A., & Copertino, M. S. (2022). Functional redundancy and stability in a subtidal macroalgal community in the Southwestern Atlantic coast. *Marine Environmental Research*, 173, 105519. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105519>
- Lange, K., Bruder, A., Matthaei, C. D., & Brodersen, J., Paterson, R. A. (2018). Multiple-stressor effects on freshwater fish: Importance of taxonomy and life stage. *Fish and Fisheries*, 19(5), 974–983. <https://doi.org/10.1111/faf.12305>
- Lass, H.-U., & Matthäus, W. (2008). General oceanography of the Baltic Sea. In R. Feistel, G. Nausch, & N. Wasmund (Eds.), *State and evolution of the Baltic Sea, 1952–2005: A detailed 50-year survey of meteorology and climate, physics, chemistry, biology, and marine environment* (pp. 5–44). John Wiley & Sons.
- Lawrence, J. M. (1975). On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 13, 213–286.
- Lee, S., & Zhao, J. (2021). Adaptation to climate change: Extreme events versus gradual changes. *Journal of Economic Dynamics and Control*, 133, 104262. <https://doi.org/10.1016/j.jedc.2021.104262>
- Lehmann, A., Krauss, W., & Hinrichsen, H.-H. (2002). Effects of remote and local atmospheric forcing on circulation and upwelling in the Baltic Sea. *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography*, 54(3), 299–316.
- Lehtinen, K.-J., Notini, M., Mattsson, J., & Landner, L. (1988). Disappearance of bladder-wrack (*Fucus vesiculosus* L.) in the Baltic Sea: Relation to pulp-mill chlorate. *Ambio*, 17(6), 387–393.
- Leroy, B., Bellard, C., Dias, M. S., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., Oberdorff, T., Robuchon, M., & Tedesco, P. A. (2023). Major shifts in biogeographic regions of freshwater fishes as evidence of the Anthropocene epoch. *Science Advances*, 9(46), eadi5502. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi5502>
- Levinton, J., & Kelaher, B. (2004). Opposing organizing forces of deposit-feeding marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300(1-2), 65–82.

<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.12.008>

- Lewis, S. L., & Maslin, M. A. (2015). Defining the Anthropocene. *Nature*, 519(7542), 171–180.
- Lips, U., Laanemets, J., Lips, I., Liblik, T., Suhhova, I., & Suursaar, Ü. (2017). Wind-driven residual circulation and related oxygen and nutrient dynamics in the Gulf of Finland (Baltic Sea) in winter. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 195, 4–15.
- Ljungqvist, F. C., Krisic, P. J., Sundqvist, H. S., Zorita, E., Brattström, G., & Frank, D. (2016). Northern Hemisphere hydroclimate variability over the past twelve centuries. *Nature*, 532, 94–98.
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., & Jackson, J. B. C. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312(5781), 1806–1809.
- Malm, T., & Isæus, M. (2005). Distribution of macroalgal communities in the central Baltic Sea. *Annales Botanici Fennici*, 42, 257–266.
- Mattson, W. J., & Addy, N. D. (1975). Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science*, 190(4214), 515–522. <https://doi.org/10.1126/science.190.4214.515>
- Mattsson, E. (2019). Importance of *Fucus vesiculosus* (bladderwrack) for coastal fish communities in the Baltic Sea (Master's thesis, Stockholm University).
- May, R. M. (1977). Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269(5628), 471–477.
- Minobe, S. (1997). A 50–70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America. *Geophysical Research Letters*, 24(6), 683–686.
- Neumann, T., Fennel, W., Kremp, C. (2002). Experimental simulations with an ecosystem model of the Baltic Sea: A nutrient load reduction experiment. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(3), 7-1–7-19. <https://doi.org/10.1029/2001GB001450>
- Nilsson, J., Engkvist, R., & Persson, L. E. (2004). Long-term decline and recent recovery of *Fucus* populations along the rocky shores of southeast Sweden, Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 38(4), 587–598. <https://doi.org/10.1007/s10452-004-5665-7>
- Nõges, P., & Nõges, T. (2014). Weak trends in ice phenology of Estonian large lakes despite significant warming trends. *Hydrobiologia*, 731(1), 5–18.
- Nõomaa, K., Kotta, J., Szava-Kovats, R., Herkül, K., Eschbaum, R., & Vetemaa, M. (2022). Novel fish predator causes sustained changes in its prey populations. *Frontiers in*

- Marine Science, 9, 849878. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.849878>
- Noy-Meir, I. (1975). Stability of grazing systems—application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 63(2), 459–481.
- Nurkse, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H., & Ojaveer, H. (2016). A successful non-native predator, round goby, in the Baltic Sea: Generalist feeding strategy, diverse diet and high prey consumption. *Hydrobiologia*, 777, 271–281. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2795-6>
- Nurkse, K., Kotta, J., Rätsep, M., Kotta, I., & Kreitsberg, R. (2018). Experimental evaluation of the effects of the novel predators, round goby and mud crab on benthic invertebrates in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(1), 25–31. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001965>
- Ojaveer, H., & Kotta, J. (2015). Ecosystem impacts of the widespread non-indigenous species in the Baltic Sea: Literature survey evidences major limitations in knowledge. *Biological Invasions*, 19(3), 799–813.
- Ojaveer, H., Einberg, H., Lehtiniemi, M., Outinen, O., Zaiko, A., Jelmert, A., & Kotta, J. (2023). Quantifying impacts of human pressures on ecosystem services: Effects of widespread non-indigenous species in the Baltic Sea. *Science of the Total Environment*, 858, 159975.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C. J. F., Weedon, J., & Borman, T. (2024). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-8. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> [accessed 03.02.2025]
- Orav-Kotta, H., Kotta, J. Food and habitat choice of the isopod *Idotea baltica* in the northeastern Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514, 79–85 (2004). <https://doi.org/10.1023/B:hydr.0000018208.72394.09>
- Ormerod, S. J., Dobson, M., Hildrew, A. G., & Townsend, C. R. (2010). Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(1), 1–4. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02395.x>
- Orr, J. A., Luijckx, P., Arnoldi, J.-F., Jackson, A. L., Piggott, J. J. (2021). Rapid evolution

- generates synergism between multiple stressors: Linking theory and an evolution experiment. *Global Change Biology*, 27(1), 1–13. <https://doi.org/10.1111/gcb.15633>
- Österblom, H., Hansson, S., Larsson, U., Hjerne, O., Wulff, F., Elmgren, R., et al. (2007). Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems*, 10(6), 877–889. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9069-0>
- Overland, J. E., Rodionov, S., Minobe, S., & Bond, N. (2008). North Pacific regime shifts: Definitions, issues and recent transitions. *Progress in Oceanography*, 77(2-3), 92–102.
- Pansch, C., Scotti, M., Barboza, F., Al-Janabi, B., Brakel, J., Briski, E., Bucholz, B., Franz, M., Ito, M., Paiva, F., Saha, M., Sawall, Y., Weinberger, F., & Wahl, M. (2018). Heat waves and their significance for a temperate benthic community: A near-natural experimental approach. *Global Change Biology*, 24. <https://doi.org/10.1111/gcb.14282>
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pejchar, L., & Mooney, H. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(9), 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.016>
- Pennuto, C. M., Cudney, K. A., & Janik, C. E. (2018). Fish invasion alters ecosystem function in a small heterotrophic stream. *Biological Invasions*, 20(4), 1033–1047. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1609-8>
- Power, M. E. (1992). Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, 73(5), 1675–1688. <https://doi.org/10.2307/1940019>
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I., & Benard, M. F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86(2), 501–509. <https://doi.org/10.1890/04-0719>
- Przeslawski, R., Byrne, M., & Mellin, C. (2015). A review and meta-analysis of the effects of multiple abiotic stressors on marine embryos and larvae. *Global Change Biology*, 21(6), 2122–2140.
- R Core Team. (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rajasilta, M., Mankki, J., Ranta-Aho, K., & Vuorinen, I. (1999). Littoral fish communities in the Archipelago Sea, SW Finland: A preliminary study of changes over 20 years. *Hydrobiologia*, 393, 253–259. <https://doi.org/10.1023/A:1003523308309>
- Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T., Kidd, K. A.,

- MacCormack, T. J., Olden, J. D., Ormerod, S. J., Smol, J. P., Taylor, W. W., Tockner, K., Vermaire, J. C., Dudgeon, D., & Cooke, S. J. (2019). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 94(3), 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Reid, P. C., Hari, R. E., Beaugrand, G., Livingstone, D. M., Marty, C., Straile, D., et al. (2016). Global impacts of the 1980s regime shift. *Global Change Biology*, 22(2), 682–703. <https://doi.org/10.1111/gcb.13106>
- Ricciardi, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology*, 21(2), 329–336. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x>
- Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., & Lockwood, J. L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs*, 83(3), 263–282. <https://doi.org/10.1890/13-0183.1>
- Rinne, H., & Salovius-Laurén, S. (2020). The status of brown macroalgae *Fucus* spp. and its relation to environmental variation in the Finnish marine area, northern Baltic Sea. *Ambio*, 49(1), 118–129. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01175-0>
- Rinne, H., Blanc, J. F., Salo, T., Nordström, M. C., Salmela, N., & Salovius-Laurén, S. (2022). Variation in *Fucus vesiculosus* associated fauna along a eutrophication gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 275, 107976. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107976>
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Schmitz, O. J., Constant, V., Kaylor, M. J., Lenz, A., et al. (2016). What is a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(8), 842–849. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.010>
- Rodionov, S. N., & Overland, J. E. (2005). Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 62(3), 328–332.
- Ruitton, S., Francour, P., & Boudouresque, C. F. (2000). Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50(2), 217–230. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0546>
- Ruiz, G. M., Carlton, J. T., Grosholz, E., & Hines, A. (1997). Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: Mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist*, 37(6), 621–632.
- Ruiz, G. M., Fofonoff, P., Hines, A. H., & Grosholz, E. D. (1999). Non-indigenous species as

- stressors in estuarine and marine communities. *Limnology and Oceanography*, 44(3 part 2), 950–972. [https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3\\_part\\_2.0950](https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0950)
- Saha, M., Barboza, F., Somerfield, P., Al-Janabi, B., Beck, M., Brakel, J., Ito, M., Pansch, C., Nascimento-Schulze, J., Thor, J., Weinberger, F., & Sawall, Y. (2019). Response of foundation macrophytes to near-natural simulated marine heatwaves. *Global Change Biology*, 26, 1–14. <https://doi.org/10.1111/gcb.14801>
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Lenton, T. M., Bascompte, J., Brock, W., & Dakos, V. (2012). Anticipating critical transitions. *Science*, 338(6105), 344–348. <https://doi.org/10.1126/science.1225244>
- Schinegger, R., Palt, M., Segurado, P., & Schmutz, S. (2016). Untangling the effects of multiple human stressors and their impacts on fish assemblages in European running waters. *Science of The Total Environment*, 573, 1079–1088. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.143>
- Schneider, S. C., Hjermann, D. O., & Edvardsen, H. (2019). Do benthic algae provide important information over and above that provided by macrophytes and phytoplankton in lake status assessment? Results from a case study in Norway. *Limnologica*, 76, 28–40.
- Schramm, W. (1996). The Baltic Sea and its transition zones. In M. J. W. (Ed.), *Marine benthic vegetation: Recent changes and the effects of eutrophication* (pp. 131–163). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-61398-2\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-61398-2_6)
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., & Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8, 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D., Aronson, J., & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Skabeikis, A., Morkūnė, R., Bacevičius, E., Lesutienė, J., Morkūnas, J., Poskiene, A., et al. (2019). Effect of Round Goby (*Neogobius melanostomus*) invasion on Blue Mussel (*Mytilus edulis trossulus*) population and winter diet of the Long-tailed Duck (*Clangula hyemalis*). *Biological Invasions*, 21(3), 911–923. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1869-y>
- Skliris, N., Marsh, R., Josey, S. A., Good, S. A., Liu, C., & Allan, R. P. (2014). Salinity

- changes in the World Ocean since 1950 in relation to changing surface freshwater fluxes. *Climate Dynamics*, 43(3), 709–736. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2131-7>
- Slangen, A. B. A., Church, J. A., Agosta, C., Fettweis, X., Marzeion, B., & Richter, K. (2016). Anthropogenic forcing dominates global mean sea-level rise since 1970. *Nature Climate Change*, 6(7), 701–705.
- Smagorinsky, J. (1963). General circulation experiments with the primitive equations: I. The basic experiment. *Monthly Weather Review*, 91(3), 99–164. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(1963\)091<0099:GCEWTP>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(1963)091<0099:GCEWTP>2.3.CO;2)
- Smale, D., & Vance, T. (2015). Climate-driven shifts in species' distributions may exacerbate the impacts of storm disturbances on North-east Atlantic kelp forests. *Marine and Freshwater Research*, 66. <https://doi.org/10.1071/MF14155>
- Smith, K., Burrows, M., Hobday, A., King, N., Moore, P., Sen Gupta, A., Thomsen, M., Wernberg, T., & Smale, D. (2023). Biological impacts of marine heatwaves. *Annual Review of Marine Science*, 15. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032122-121437>
- Southward, A. J., Hawkins, S. J., & Burrows, M. T. (1995). Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology*, 20(2), 127–155.
- Spears, B. M., Chapman, D., Carvalho, L., Rankinen, K., Stefanidis, K., Ives, S., Vuorio, K., & Birk, S. (2021). Assessing multiple stressor effects to inform climate change management responses in three European catchments. *Inland Waters*. <https://doi.org/10.1080/20442041.2020.1827891>
- Stelzenmüller, V., Coll, M., Mazaris, A. D., Giakoumi, S., Katsanevakis, S., Portman, M. E., Degen, R., Mackelworth, P., Gimpel, A., Albano, P. G., Almpanidou, V., Claudet, J., Essl, F., Evagelopoulos, T., Heymans, J. J., Genov, T., Kark, S., Micheli, F., Pennino, M. G., Rilov, G., Rumes, B., Steenbeek, J., & Ojaveer, H. (2018). A risk-based approach to cumulative effect assessments for marine management. *Science of The Total Environment*, 612, 1132–1140. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.289>
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(11), 645–651. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.07.007>
- Suursaar, Ü., Alari, V., & Tõnisson, H. (2014). Multi-scale analysis of wave conditions and

- coastal changes in the north-eastern Baltic Sea. *Journal of Coastal Research*, SI70, 223–228.
- Suursaar, Ü., Tõnisson, H., Kont, A., & Orvik, K. (2013). Analysis of relationships between near-shore hydrodynamics and sediment movement on Osmussaar Island, western Estonia. *Bulletin of the Geological Society of Finland*, 85, 35–52.
- Szewczyk, T. M., Moore, P. J., Smale, D. A., Adams, T., & Burrows, M. T. (2024). Mechanistic simulations of kelp populations in a dynamic landscape of light, temperature, and winter storms. *Ecological Modelling*, 488, 110590. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110590>
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145–148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- Thompson, P. L., MacLennan, M. M., & Vinebrooke, R. D. (2018b). Species interactions cause non-additive effects of multiple environmental stressors on communities. *Ecosphere*, 9(3), e02518. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2518>
- Thompson, P. L., MacLennan, M. M., & Vinebrooke, R. D. (2018a). An improved null model for assessing the net effects of multiple stressors on communities. *Global Change Biology*, 24(2), 517–525. <https://doi.org/10.1111/gcb.13852>
- Thomsen, M. S., Olden, J. D., Wernberg, T., Grifn, J. N., & Silliman, B. R. (2011). A broad framework to organize and compare ecological invasion impacts. *Environmental Research*, 111(7), 899–908. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2011.05.024>
- Todgham, A. E., & Stillman, J. H. (2013). Physiological responses to shifts in multiple environmental stressors: relevance in a changing world. *Integrative and Comparative Biology*, 53(4), 539–544.
- Tomczak, M. T., Müller-Karulis, B., Järv, L., Kotta, J., Martin, G., & Minde, A. (2009). Analysis of trophic networks and carbon flows in south-eastern Baltic coastal ecosystems. *Progress in Oceanography*, 81(1-4), 111–131. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.04.017>
- Tõnisson, H., Suursaar, Ü., Orviku, K., Jaagus, J., Kont, A., & Willis, D. A., et al. (2011). Changes in coastal processes in relation to changes in large-scale atmospheric circulation, wave parameters and sea levels in Estonia. *Journal of Coastal Research*, SI64, 701–705.
- Torn, K., Krause-Jensen, D., & Martin, G. (2006). Present and past depth distribution of bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Botany*, 84(1), 53–62.

<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.07.011>

- Turschwell, M. P., Connolly, S. R., Schafer, R. B., de Laender, F., Campbell, M. D., Mantyka-Pringle, C., Jackson, M. C., Kattwinkel, M., Sievers, M., Ashauser, R., Coté, I. M., Connolly, R. M., van den Brink, P., & Brown, C. J. (2022). Interactive effects of multiple stressors vary with consumer interactions, stressor dynamics and magnitude. *Ecology Letters*, 25(7), 1483–1496. <https://doi.org/10.1111/ele.14013>
- Umlauf, L., Burchard, H. 2005. Second-order turbulence closure models for geophysical boundary layers: A review of recent work. *Continental Shelf Research*, 25, 795–827. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.08.004>
- Vogt, H., & Schramm, W. (1991). Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic): What are the causes? *Marine Ecology Progress Series*, 69, 189–194. <https://doi.org/10.3354/meps069189>
- Wake, B. (2019). Experimenting with multistressors. *Nature Climate Change*, 9, 357.
- Wallentinus, I. (1991). The Baltic Sea gradient. In A. C. Mathieson & P. H. Nienhuis (Eds.), *Intertidal and littoral ecosystems* (Vol. 24, pp. 83–108). Elsevier.
- Watkins, H. V., Yan, H. F., Dunic, J. C., & Côté, I. M. (2021). Research biases create overrepresented “poster children” of marine invasion ecology. *Conservation Letters*, 14(3), e12802. <https://doi.org/10.1111/conl.12802>
- Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C., de Bettignies, T., Cure, K., Depczynski, M., Dufois, F., Fromont, J., Fulton, C. J., Hovey, R. K., Harvey, E. S., Holmes, T. H., Kendrick, G. A., Radford, B., Santana-Garcon, J., Saunders, B. J., Smale, D. A., Thomsen, M. S., Tuckett, C. A., Tuya, F., Vanderklift, M. A., & Wilson, S. (2016). Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 353(6295), 169–172. <https://doi.org/10.1126/science.aad8745>
- Wernberg, T., Russell, B. D., Thomsen, M. S., Gurgel, C. F. D., Bradshaw, C. J. A., Poloczanska, E. S., & Connell, S. D. (2011). Seaweed communities in retreat from ocean warming. *Current Biology*, 21(21), 1828–1832. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.028>
- Wikström, S. A., & Kautsky, L. (2007). Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(1-2), 168–176. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.009>
- Winkelmann, C., Hellmann, C., Worischka, S., Petzoldt, T., & Benndorf, J. (2011). Fish predation affects the structure of a benthic community: Fish affect benthic community

- structure. *Freshwater Biology*, 56(5), 1030–1046.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02543.x>
- Yasunaka, S., & Hanawa, K. (2002). Regime shifts found in the Northern Hemisphere SST field. *Journal of the Meteorological Society of Japan*, 80(1), 119–135.
- Yletyinen, J., Bodin, Ö., Nordström, M., Weigel, B., Bonsdorff, E., & Blenckner, T. (2008). Regime shifts in marine ecosystems: Detection, prediction and management. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8), 402–409. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.008>
- Zhang, C., Jansen, M., De Meester, L., & Stoks, R. (2018). Thermal evolution offsets the elevated toxicity of a contaminant under warming: A resurrection study in *Daphnia magna*. *Evolutionary Applications*, 11(9), 1425–1436.  
<https://doi.org/10.1111/eva.12637>

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

Mina, Emil Kotta,  
(autori nimi)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose  
, “Kliimamuutuste ilmingud rannikumere vetikakoosluste dünaamikas”  
(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja(d) on

, Francisco Rafael Barboza Gonzales ja Jonne Kotta  
(juhendaja nimi)

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;

2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Emil Kotta  
22.05.2025