

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

**TAIMEKOOSLUSTE FÜLOGENEETILISE BEETAMITMEKESISUSE
VARIEERUMINE ÖKOLOOGILISTEL JA EVOLUTSIOONILISTEL
PÕHJUSTEL**

Bakalaureusetöö

Bioloogia õppekava

12 EAP

Annika Kumar

Juhendajad: vanemteadur Pille Gerhold

Jhonny Capichoni Massante (MSc)

Tartu 2017

Kokkuvõte

Taimekoosluste fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumine ökoloogilistel ja evolutsioonilistel põhjustel

Fülogeneetilise beetamitmekesisuse uurimine annab uut informatsiooni bioloogilise mitmekesisuse kohta. Kaasates fülogeneetilist informatsiooni looduslike koosluste uurimisse, on võimalik teada saada, millised protsessid kooslusi mõjutavad.

Käesoleva töö eesmärgiks oli referatiivselt uurida, kas taimekoosluste fülogeneetiline beetamitmekesisus varieerub tänapäevastel ökoloogilistel või evolutsioonilistel ja ajaloolistel põhjustel ning mis seda varieerumist mõjutab. Selleks analüüsiti kaheksat teadusartiklit, milles oli mõõdetud fülogeneetilist beetamitmekesisust taimekooslustes maailma eri paigus. Töös antakse ka põgus ülevaade fülogeneetilise mitmekesisuse, fülogeneetilise beetamitmekesisuse ja selle mõõtmiseks kasutatavate levinumate mõõdikute kohta.

Uuritud artiklite põhjal saab järeldada, et fülogeneetiline beetamitmekesisus taimekoosluste vahel varieerub, aga põhjused, mis seda varieerumist määravad, on erinevad. Fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise levinumad ökoloogilised põhjused olid elupaikade vahelised abiootilised erinevused näiteks mullatüübis, õhutemperatuuris või sademete hulgas. Evolutsioonilistest põhjustest mõjutasid fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist geograafiline kaugus, kuid ka geograafilised barjäärid, liigiteke ja liikide levimise piirangud. Töös vaadeldi fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist maailma eri piirkondades nagu näiteks eri kontinentidel. Kontinentide sisese homogeensuse puudumise tõttu ei saa välja tuua üldisi seaduspärasusi fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumises. Üldiselt võib järeldada, et fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist põhjustavad ökoloogilised ja evolutsioonilised põhjused koos, sest vaid üksikutes töodes esinesid varieeruvuse peamiste põhjustena kas ainult ökoloogilised või evolutsioonilised põhjused. Siiski esinesid evolutsioonilised põhjused fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumisel veidi enam. Küll aga ei saa käesoleva töö aluseks olnud uurimuste valimi väiksuse tõttu kindlaid järeldusi teha ning oleks vaja valimit suurendada.

Märksõnad: fülogeneetiline beetamitmekesisus, ökoloogilised põhjused, evolutsioonilised põhjused, taimekooslused, ökoloogia

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

Summary

Variation in ecological and evolutionary drivers of phylogenetic betadiversity in plant communities

Research on phylogenetic betadiversity provides novel information about the patterns and drivers of biodiversity. Including phylogenetic information into studies of natural communities helps us to understand which ecological and evolutionary processes assemble communities.

The goal of this thesis is to analyse whether phylogenetic betadiversity varies in contemporary plant communities due to ecological or evolutionary processes and what causes this variation. The thesis gives an overview of phylogenetic diversity, phylogenetic betadiversity and the most common phylogenetic betadiversity metrics. Eight papers providing *in situ* information on phylogenetic betadiversity in plant communities were studied for the thesis.

It can be concluded that there is phylogenetic turnover between plant communities, but the causes of this turnover are different. The most common ecological cause of the variation in phylogenetic betadiversity is habitat specialisation (e.g. soil type, temperature or precipitation) whereas the most common evolutionary cause is spatial distance, but also geohistorical barriers, speciation and dispersal limitation. Variation in phylogenetic betadiversity in plant communities was observed in different regions, e.g. continents, in this work. However, because continents are not homogeneous no regional pattern in phylogenetic betadiversity could be detected. In general, variation in phylogenetic betadiversity is caused by both ecological and evolutionary mechanisms. Only a few works found either only ecological or evolutionary causes being responsible for the variation in phylogenetic betadiversity, with evolutionary causes occurring somewhat more. However, due to a relatively small sample of papers studied in this thesis, more work is needed to draw general conclusions.

Keywords: phylogenetic betadiversity, ecological causes, evolutionary causes, plant communities, ecology

CERCS code: B270 Plant Ecology

Sisukord

Kokkuvõte	2
Summary	3
Sissejuhatus	5
1. Fülogeneetiline mitmekesisus	6
2. Fülogeneetiline beetamitmekesisus ja selle mõõtmine	8
3. Taimekoosluste fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumine ökoloogilistel ja evolutsioonilistel põhjustel.....	15
4. Arutelu	23
Tänuavaldused.....	27
Kirjandus	28

Sissejuhatus

Loodusliku mitmekesisuse mustreid mõjutavate ökoloogiliste ja evolutsiooniliste mehhanismide uurimine on ökoloogias viimasel ajal jõudsalt arenenud ning oluliseks uurimissuunaks muutunud.

Kaasates fülogeneetilisi meetodeid koosluste uurimisse, on võimalik teada saada, kuidas evolutsioonilised ja ökoloogilised faktorid koosluseid kujundavad ning kuidas kooslustes olevate liikide omavahelised interaktsioonid mõjutavad evolutsioonilisi ja ökosüsteemide protsesse (Cavender-Bares jt. 2009, Anacker ja Harrison 2012). Fülogeneetiline beetamitmekesisus pakub ökoloogidele palju huvi ning seda peetakse üheks lahenduseks, mis aitaks aru saada, millised mehhanismid looduslikku mitmekesisust kujundavad ning järjest kiiremini suurenev fülogeneetilise informatsiooni hulk ja mõõtmisviiside areng on sellele kaasa aidanud (Feng jt. 2012). Fülogeneetilise beetamitmekesisuse uurimine annab võimaluse seda kombineerida tavapäraste beetamitmekesisuse mõõtmise tulemuste, keskkonnagradiendite või ökoloogiliste nišside analüüsidega ning koos võimaldavad teada saada, millised protsessid bioloogilist mitmekesisust kujundavad (Graham ja Fine 2008).

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on analüüsida taimekoosluste fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist ökoloogilistel ja evolutsioonilistel põhjustel.

Töös annab autor ülevaate, mis on fülogeneetiline mitmekesisus, mis on fülogeneetiline beetamitmekesisus, millised on fülogeneetilise beetamitmekesisuse levinumad mõõdikud ja millised on fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused taimekooslustes. Bakalaureusetöö uurimisküsimuse lahendamiseks on autor teinud kokkuvõtte erinevatest teemakohastest artiklitest, tulemused koondanud ning neid analüüsinud.

1. Fülogeneetiline mitmekesisus

Ökoloogias on fülogeneesi uurimine ja selle rakendamine eri valdkondades järjest kasvanud ning tähtsamaks muutunud, mõjutades ja laiendades meie arusaamu looduse mitmekesisusest (Tucker jt. 2016). Klassikaline viis bioloogilise mitmekesisuse hindamiseks on olnud liigiline mitmekesisus, kuid see ei ole iga kord täpne mitmekesisuse hindamisel, sest kooslustes pole alati võimalik kõiki liike kindlaks määrata (Faith 1992). Sellistes olukordades ongi fülogeneetilise mitmekesisuse uurimine täpsem, sest keskendub organismirühmade (taksonite) omavahelisele sugulusele (Faith 1992).

Koosluste fülogeneetilise struktuuri uurimine võimaldab teada saada nii tänapäevaste ökoloogiliste interaktsioonide põhjuseid kui ka siduda koosluste ökoloogiat biogeograafia ning tunnuste evolutsiooniga (Chave jt. 2007, Vamosi jt. 2009). Uurimustööde arv selles valdkonnas on aastatega järjest suurenenud, mis võimaldab tulemusi võrrelda, välja tuua meetodite positiivseid ja negatiivseid külgi ning tähele panna koosluste kujunemises seaduspärasusi (Vamosi jt. 2009).

Fülogeneetiline mitmekesisus on bioloogilise mitmekesisuse üks tahke, mis mõõdab, kui kaugelt on mingit kooslust asustavad liigid omavahel suguluses (Webb jt. 2002). Fülogeneetiline mitmekesisus võib olla kas klasterdunud või hajutunud (Webb jt. 2002, Cavender-Bares jt. 2004). Klasterdumine tähendab, et fülogeneetiline mitmekesisus on väike, sest koosluses on lähisugulased ja hajutumine, et fülogeneetiline mitmekesisus on suur, sest koosluses on liigid omavahel kaugelt suguluses (Webb jt. 2002, Cavender-Bares jt. 2004).

Koosluste fülogeneetiline uurimine annab täpsemat informatsiooni koosluste kujunemise kohta ehk liigilise mitmekesisuse kõrval ka evolutsioonilise mitmekesisuse kohta (Chave jt. 2007). Koosluste fülogeneetika võrdleb tegelike koosluste fülogeneetilist mitmekesisust sama liikide arvu juures nullmudeli poolt ennustatud juhuslike koosluste fülogeneetilise mitmekesisusega (Swenson jt. 2006). Kui tegelik kooslus on võrreldes juhusliku kooslusega fülogeneetiliselt mitmekesisem, siis võib oletada, et kooslust võivad olla kujundanud negatiivsed interaktsioonid nagu näiteks konkurents lähedalt suguluses olevate liikide vahel (Swenson jt. 2006). Kui aga tegelik kooslus on juhuslikust kooslusest fülogeneetiliselt vaesem, siis on koosluses pigem lähedalt suguluses olevad taksonid, mis võivad omada sarnaseid tunnuseid ning selle põhjuseks võivad olla selektiivsed filtrid nagu näiteks keskkonnatingimused (Swenson jt. 2006).

Liigilise ja fülogeneetilise mitmekesisuse erinevuste välja toomiseks toon näite kolmest hüpoteetilisest kooslusest A, B ja C, kus igas koosluses on viis erinevat liiki. Liigid kooslustes A ja B kuuluvad samasse perekonda, aga koosluse C liigid viite erinevasse perekonda, mis on fülogeneesipuus kaugel lahknenu. Liigiline beetamitmekesisus nende kolme koosluse vahel on suur, kuna nendel koosustel pole ühiseid liike, kuid kooslused A ja B on fülogeneetiliselt sarnasemad ehk fülogeneetiline mitmekesisus on seal väike, sest neis olevad liigid pärinevad samast perekonnast. Fülogeneetiline mitmekesisus koosluses C on aga suur, sest liigid pole seal lähisugulased (Qian jt. 2013).

2. Fülogeneetiline beetamitmekesisus ja selle mõõtmine

Fülogeneetiline beetamitmekesisus on tuletatud liigilisest beetamitmekesisusest (Whittaker 1972), mille järgi mingi ala kogu mitmekesisus ehk gamma mitmekesisus koosneb kahest komponendist: alfa ja beeta mitmekesisusest. Alfa mitmekesisus on selle ala sees asuva ühe koosluse mitmekesisus ning beeta mitmekesisus on kooslustevaheline mitmekesisuse varieeruvus (Whittaker 1972). Fülogeneetiline beetamitmekesisus mõõdab seega fülogeneetilise mitmekesisuse varieeruvust koosluste vahel (Graham ja Fine 2008).

Liigiline beetamitmekesisus, mida kasutatakse kooslustevahelise erinevuse kirjeldamiseks, ei anna ülevaadet kooslustevaheliste fülogeneetiliste suhete erinevuse kohta (Feng jt. 2012). Liigiline mitmekesisus käsitleb kõiki liike võrdselt ega anna informatsiooni selle kohta, kui kauges minevikus on liigid üksteisest lahknenu (Qian jt. 2013).

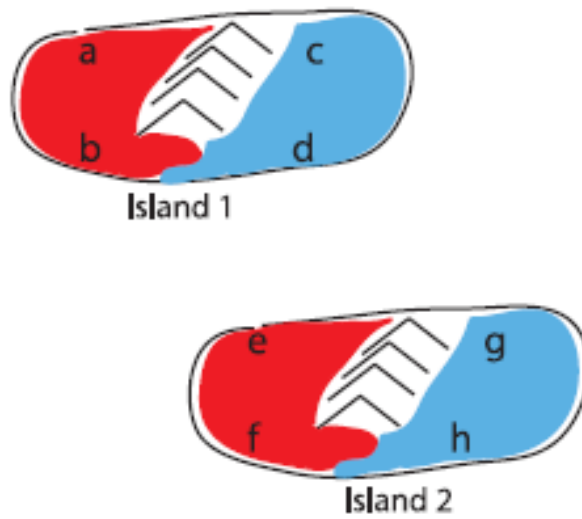
Fülogeneetilise informatsiooni kaasamine beetamitmekesisuse uurimisse on oluline mõistmaks, kuidas ökoloogilised, ajaloolised ja evolutsioonilised protsessid koosluseid kujundavad (Graham ja Fine 2008). Näiteks on Aasia, Põhja-Ameerika ning Euroopa parasvöetmelised metsad liigiliselt koosseisult väga erinevad - puuduvad ühised puuliigid - ning seetõttu on beetamitmekesisus koosluste vahel väga väike (Graham ja Fine 2008). Fülogeneetiliselt aga need piirkonnad nii erinevad ei ole, sest nendes metsades leidub sugulasliike (Graham ja Fine 2008). Koosluste fülogeneesi uurides on võimalik koosluse kohta palju rohkem teada saada, kui ainult ühiste liikide või perekondade olemasolu. Fülogeneetiline beetamitmekesisus võimaldab seega uurida, millised evolutsioonilised liinid ning millistel ajaperioodidel on mõjutanud liigilist koosseisu eri piirkondade vahel või kuidas on koosluste struktuur evolutsioonilises ajas kujunenud: näiteks olid nende parasvöetmeliste metsade tänapäevastel liikidel ühised eellased (Graham ja Fine, 2008). Kui kõik liigid oleksid omavahel sama kaugelt suguluses, siis oleks kahe koosluse vaheline liigiline ja fülogeneetiline beetamitmekesisus täpselt sama (Graham ja Fine 2008).

Fülogeneetiline beetamitmekesisus aitab uurida, kus täpselt toimuvad muutused koosluste fülogeneetilises struktuuris geograafilisel skaalal (Graham ja Fine 2008). Fülogeneetilise beetamitmekesisuse uurimine seob praeguste koosluste struktuuris ruumilise varieerumise evolutsiooniliste mehhanismidega, nagu näiteks liigiteke ja tunnuste evolutsioon, mis seda varieerumist põhjustavad (Graham ja Fine 2008).

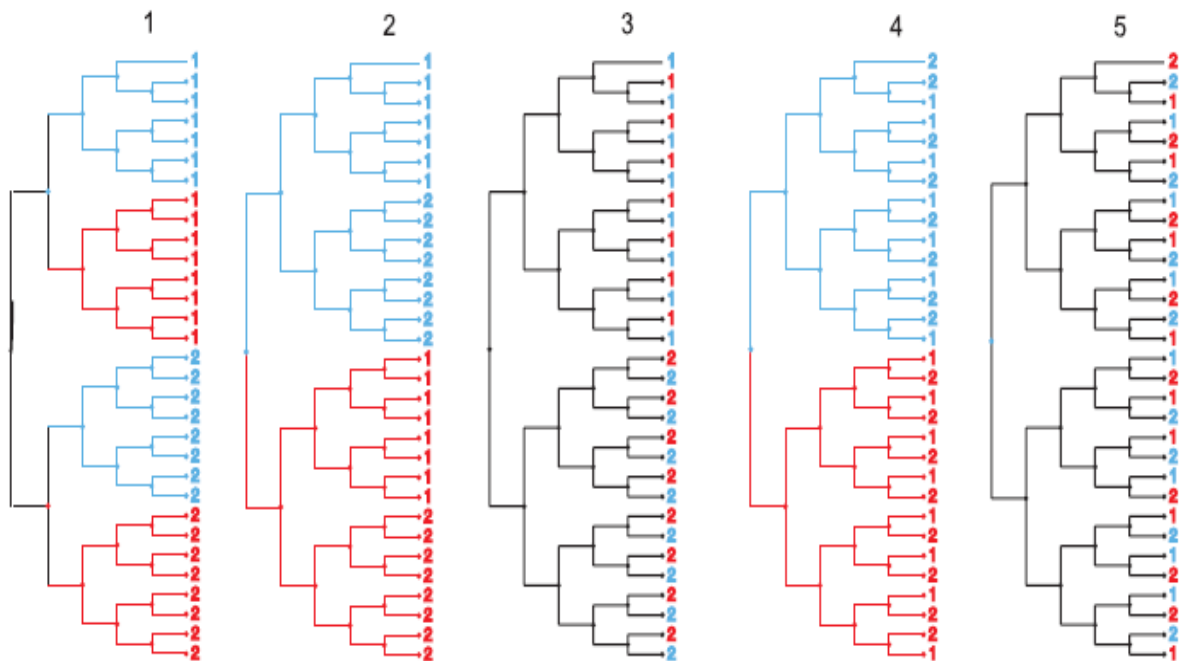
Fülogeneetiline beetamitmekesisus on hea vahend erinevates valdkondades uuritavate protsesside seletamiseks (Graham ja Fine 2008). Näiteks saab kaasata fülogeneetilist

beetamitmekesisust tunnuste, liigitekke (sh mäestikes), ökoloogiliste niššide, neutraalsete ja deterministlike protsesside, geograafiliste barjäärade mõju uurimisse (Graham ja Fine 2008). Fülogeneetilise beetamitmekesisuse abil on võimalik uurida, kas ökoloogilisi koosluseid kujundavad pigem neutraalsed või deterministlikud protsessid (Graham ja Fine 2008). Fülogeneetiline beetamitmekesisus aitab ka lokaalsete (näiteks biotilised interaktsioonid ja keskkonna filtreerimine) ja regionaalsete (näiteks tunnuste evolutsioon, liigiteke ja liikide levimine) protsesside sidumisega paremini mõista bioloogilist mitmekesisust kujundavad mehhanisme (Leprieur jt. 2012).

Fülogeneetilist beetamitmekesisust suunavate geograafiliste ja ökoloogiliste faktorite mõju demonstreerimiseks toon hüpoteetilise näite kahest saarest, kus mõlemal on kaks erinevat elupaika - kuiv ja märg mets. Saared asuvad teineteisest 100 km kaugusel ning mõlema keskel asub elupaiku eraldav mäestik. Uurides erinevaid kombinatsioone ökoloogiliste niššide konserveerumisest ja liikide takistatud levimistest, saab koostada viis erinevat hüpoteetilist fülogeneesipuud, mis näitavad, mil määral on geograafilised ja ökoloogilised põhjused fülogeneetilist beetamitmekesisust mõjutanud (Graham ja Fine 2008.) Kui koosluste kujunemise põhjuseks oleksid geograafilised põhjused ning liikide levimine oleks saartel takistatud, siis oleks fülogeneetilise beetamitmekesisuse väärtus saarte vahel suur (joonis 2, klaadid 1-3). Kui aga liikide levimine takistatud pole, siis on koosluste fülogeneetiline beetamitmekesisus väike või juhuslik (joonis 2, klaadid 4 ja 5). Fülogeneetiliste niššide konserveerumise puhul on fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõjutajaks peamiselt kasvukoht (joonis 2, klaadid 1,2 ja 4). Samas kui niššide konserveerumist pole, siis lähedalt suguluses olevad liigid võiksid elada erinevates elupaikades (joonis 2, klaad 3). Nullmudeli puhul ei ole koosluse kujundajaks ei geograafia ega keskkond (joonis 2, klaad 5) (Graham ja Fine 2008). Looduses selliseid lihtsustatud ja selgeid klaade ei esine nagu joonisel 2 on kujutatud, aga nende põhjal on võimalik uurida, kuidas ja kui palju ökoloogiliste niššide konserveerumine ja liikide takistatud levimine kooslusi kujundavad. Toodud näide on lihtsustatud, sest on ainult kaks erinevat elupaika, saared on isoleeritud, liigid kasvavad ainult ühes elupaigas ja ühel saarel ning kõrgusgradiende arvesse ei võetud (Graham ja Fine 2008).



Joonis 1. Kaks hüpoteetilist saart, kus mõlemal on kaks erinevat elupaika, märg (sinine ala) ja kuiv (punane ala) palmimets. Saared asuvad üksteisest 100 km kaugusel ning kummagi saare keskel asub mäestik. Saartel analüüsiti nelja 1 ha suurust ala, mõlemas elupaigas kahte ala, mis asusid üksteisest 25 km kaugusel. Uuritavad alad on esimesel saarel alad a ja b kuivas metsas ning c ja d märjas metsas, teisel saarel e ja f kuivas ning g ja h märjas metsas (Graham ja Fine 2008).



Joonis 2. Saarte 1 ja 2 palmimetsade (Joonis 1) viis hüpoteetilist fülogeneesipuud, kus kujutatakse koosluste fülogeneetilist struktuuri kujundavate geograafiliste ja ökoloogiliste (keskkonnaga seotud) põhjuste erinevaid võimalikke kombinatsioone. Lihtsustuseks kasvavad kõik liigid vaid ühes elupaigatüübis ja ühel saarel, mille tõttu kõigil fülogeneesipuudel esineb ökoloogiliste nišside konserveerumine ja liikide levimine on piiratud. Klaadi 1 puhul on näha, et seda on kujundanud peamiselt geograafiline kaugus ning teisena keskkond. Klaadi 2 on kujundanud peamiselt keskkond ning teisena geograafiline kaugus. Mõlemal juhul esineb ökoloogiliste nišside konserveerumine kuiva ja märja keskkonna suhtes ja liikide piiratud levimine saare suhtes. Klaadi 3 kujundajaks on ainult geograafiline kaugus ning seda on mõjutanud ka nišside labiilsus ja liikide takistatud levimine. Klaad 4 on kujundanud ainult keskkond ning seal esineb ökoloogiliste nišside konserveerumine, kus liikide levimine takistatud pole. Klaadi 5 puhul on struktuur täiesti juhuslik (Graham ja Fine 2008).

Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutatakse erinevaid mõõdikuid, mis kõik arvutavad koosluste vahelist fülogeneetilist erinevust ehk seda, kas mingit kooslust asustavad liigid on fülogeneetiliselt pigem sarnased või erinevad teist kooslust asustavatest liikidest. Mõned mõõdikud mõõdavad fülogeneetilist sugulust kogu fülogeneesipuu ulatuses, teised mõõdikud vaid fülogeneesipuu juure lähedal ning kolmandad mõõdikud vaid fülogeneesipuu tippudes. Fülogeneesipuu juure lähedal toimunud taksonite lahknemine näitab, et lahknemine on toimunud kauges minevikus ning okste tipus toimunud lahknemine näitab hilisemaid sündmusi (Duarte jt. 2014). Järgnevalt käsitletakse levinumaid fülogeneetilise beetamitmekesisus mõõdikuid.

Summaarse suguluse indeks NRI (*Net Relatedness Index*; Webb 2000, Webb jt. 2002) on fülogeneetilise alfamitmekesisuse indeks, mis mõõdab fülogeneetilist mitmekesisust üle kogu fülogeneesipuu, kõigi liigipaaride vahelise keskmise fülogeneetilise kauguse abil. Selle indeksi beetaanalooz beetaNRI mõõdab selle kauguse erinevust koosluste vahel (Gonzalez-Caro jt. 2014). Lähima taksoni indeks NTI (*Nearest Taxon Index*; Webb 2000, Webb jt. 2002) mõõdab kooslusesisest fülogeneetilist kaugust lähimate ehk hilisema lahknemisega liikide vahel ning indeksi beetaanalooz beetaNTI mõõdab selle kauguse erinevust koosluste vahel (Gonzalez-Caro jt. 2014). BeetaNRI ja beetaNTI negatiivsed väärtused näitavad oodatust suuremat fülogeneetilist erinevust koosluste vahel, mis tähendab, et kooslustes on pigem kaugelt suguluses olevad liigid (Gonzalez-Caro jt. 2014). BeetaNRI arvutatakse järgmiselt:

$$beetaNRI = \frac{(keskmine(beetaMPD_{juhuslik}) - beetaMPD_{vaadeldud})}{standardhälve(beetaMPD_{juhuslik})}$$

kus MPD (ingl. k. *Mean Pairwise Distance*) on keskmine liigipaaride vaheline fülogeneetiline kaugus koosluses ning beetaMPD on koosluste vaheline fülogeneetiline kaugus. BeetaNTI arvutatakse samamoodi nagu beetaNRI.

BeetaNRI ja beetaNTI analoogmõõdikud on vastavalt COMDIST ja COMDISTNT (Duarte jt. 2014). COMDIST arvutab keskmist fülogeneetilist kaugust liikide vahel kahes eri koosluses (Duarte jt. 2014). COMDISTNT mõõdab keskmist fülogeneetilist kaugust lähima sugulaseni eri kooslustes ehk mõõdab sugulust fülogeneesipuu tippude vahel eri kooslustes.

Eelnevate indeksite analoogid on ka D_{pw} ja D_m . Keskmine paaridevahelise kauguse erinevus D_{pw} mõõdab kahe koosluse vahel liigipaaride vahelise fülogeneetilise kauguse erinevust ja seda väljendatakse kujul:

$$D_{pw} = \frac{\sum_{i=1}^{nk_1} \delta_{ik_2} + \sum_{j=1}^{nk_2} \delta_{jk_1}}{2}$$

kus δ_{ik_2} on keskmine liigipaaride vaheline fülogeneetiline kaugus liikide i koosluses k_1 ja kõigi koosluse k_2 liikide vahel ja δ_{jk_1} on keskmine liigipaaride vaheline fülogeneetiline kaugus liikide j koosluses k_2 ja kõigi koosluse k_1 liikide vahel (Swenson 2011, Zhang jt. 2013).

Keskmine lähima taksoni kauguse erinevus D_m mõõdab fülogeneetiliselt lähimate liikide vahelise fülogeneetilise kauguse erinevust kooslustes ning seda väljendatakse kujul:

$$D_{nn} = \frac{\sum_{i=1}^{nk_1} \min \delta_{ik_2} + \sum_{j=1}^{nk_2} \min \delta_{jk_1}}{2}$$

kus $\min \delta_{ik_2}$ on koosluse k_2 lähim takson liigile i koosluses k_1 ja $\min \delta_{jk_1}$ on koosluse k_1 lähim takson liigile j koosluses k_2 (Swenson 2011, Zhang 2013).

Fülogeneetiline Sørenseni sarnasuse indeks on Sørenseni indeksi versioon ja see mõõdab seda, kui sarnased on kaks kooslust fülogeneetiliselt, kui neil on ühiseid liigipaare (Kubota jt. 2014). Fülogeneetiline Sørenseni sarnasuse indeks on väljendatud kujul:

$$PhyloSor = \frac{BL_{k_1 k_2}}{(BL_{k_1} + BL_{k_2}) \times \frac{1}{2}}$$

kus $BL_{k_1 k_2}$ on koosluste k_1 ja k_2 ühiste fülogeneesipuu okste kogupikkus ning BL_{k_1} ja BL_{k_2} on vastavalt koosluste k_1 ja k_2 fülogeneesipuu okste kogupikkused (Swenson 2011). Mida suurem PhyloSor väärtus, seda suurem sugulus esineb (Feng jt. 2012).

Erinevuse mõõdik UniFrac mõõdab kahe koosluse vahelist unikaalset fülogeneetilist osa ehk fülogeneesipuu oksa, mis on kas ühes või teises koosluses, aga mitte mõlemas. Seda väljendatakse kujul:

$$UniFrac = \sum_l^n BL_l \times \left| \frac{k_{1l} k_{2l}}{k_{1T} k_{2T}} \right|$$

kus n tähistab fülogeneesipuu okste arvu, BL on oksa l pikkus, k_{1l} ja k_{2l} on oksast l põlvnevate liikide arv kooslustes k_1 ja k_2 , k_{1T} ja k_{2T} on kooslustes k_1 ja k_2 olevate liikide koguarv (Lozupone ja Knight 2005, Swenson 2011).

Rao D mõõdiku standardiseerimisel koosluste vahelise erinevusega alfamitmekesisuse põhjal saame mõõdiku Rao H, mis väljendatakse kujul:

$$Rao's H = \frac{Rao's D}{(\sum_i^{S_{k_1}} f_i \delta_{k_1} + \sum_j^{S_{k_2}} f_j \delta_{k_2}) \times 1/2}$$

$$Rao's D = \sum_i \sum_j \delta_{ij} f_{ik_2} f_{jk_1}$$

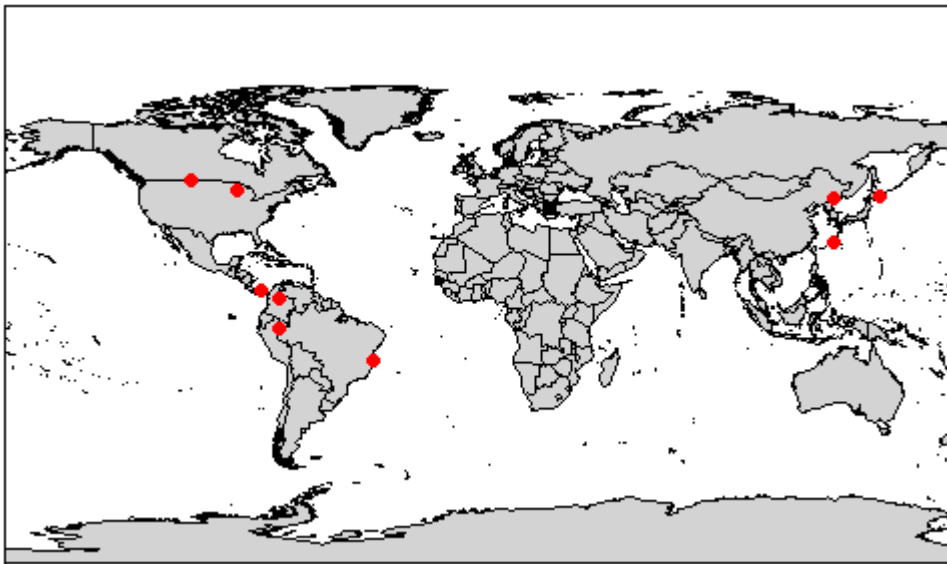
kus δ_{ki} on liikide keskmine paaridevaheline fülogeneetiline kaugus koosluses k_i , δ_{jk_1} on liikide keskmine paaridevaheline fülogeneetiline kaugus koosluses k_j ; f_i ja f_j on liikide i ja j suhteline rohkus/ülehuik kooslustes k_i ja k_j (Swenson 2011).

3. Taimekoosluste fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumine ökoloogilistel ja evolutsioonilistel põhjustel

Käesoleva töö eesmärgiks on välja selgitada, kas taimekoosluste fülogeneetiline beetamitmekesisus varieerub pigem tänapäevastel ökoloogilistel või evolutsioonilistel ja ajaloolistel põhjustel, ning mis seda varieerumist määrab. Ökoloogilisi ja evolutsioonilisi protsesse suunavate põhjuste leidmine on huvitanud teadlasi juba pikalt. Üheks võimaluseks teada saada, kuidas on tänapäevased kooslused kujunenud, on kaasata analüüsidesse fülogeneetilist infot.

Ökoloogiliste põhjuste all mõistetakse seda, kui liikide levik on seotud tänapäevaste keskkonnatingimustega nagu näiteks elupaikade vaheline erinevus (elupaiga filtreerimine) abiootilistes tingimustes nagu näiteks mullatüübis, õhutemperatuuris või sademete hulgas (nt. Fine ja Kembel 2011, González-Caro jt. 2014, Zhang jt. 2013). Evolutsioonilised põhjused on näiteks geograafilised barjäärid, geograafiline kaugus, liikide levimise piirangud ja liigiteke (Kubota jt. 2011, Qian jt. 2013, Wang jt. 2015).

Töös analüüsiti taimekoosluste fülogeneetilist beetamitmekesisust käsitlevaid artikleid (Joonis 3) ning kokkuvõtvad tulemused on koondatud Tabelisse 1.



Joonis 3. Töös analüüsitud artiklite uurimisalade asukohad, mõõtmaks fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist taimekooslustes.

Tabel 1. Töös analüüsitud artiklid ja neis uuritud taimekoosluste fülogeneetilist beetamitmekesisust mõjutavad ökoloogilised ja evolutsioonilised põhjused.

Artikkel	Uurimisala asukoht	Ökoloogilised/ tänapäevased põhjused	Evolutsioonilised/ ajaloolised põhjused
Duarte jt. 2014	Atlantilised metsad Lõuna-Ameerikas		Liigiteke
Fine ja Kembel 2011	Peruu	Elupaikade vaheline erinevus (mullatüüp)	Geograafiline kaugus
González-Caro jt. 2014	Lõuna-Ameerika loodeosa (Kolumbia)	Elupaikade vaheline erinevus (õhutemperatuur)	
Kubota jt. 2011	Ryukyu saared (Nansei saared)		Geograafiline kaugus, geograafilised barjäärid
Kubota jt. 2014	Jaapani saarestik	Elupaikade vaheline erinevus (õhutemperatuur)	Geograafiline kaugus
Qian jt. 2013	Põhja-Ameerika	Elupaikade vaheline erinevus (õhutemperatuur ja sademed)	Geograafiline kaugus
Zhang jt. 2013	Panama	Elupaikade vaheline erinevus (sademete hulk) (D_{pw})	Geograafiline kaugus (D_m)
Wang jt. 2015	Hiina ja USA	Elupaikade vaheline erinevus (suurel skaalal)	Liikide levimise piirangud (väikesel skaalal)

Duarte jt. (2014) uurisid fülogeneetilise beetamitmekesisuse mustreid Lõuna-Ameerikas Brasiilia idaranniku atlantilistes metsades, hõlmates alasid ka Argentiinas ja Paraguays. See piirkond on bioloogilise mitmekesisuse üheks tulipunktiks endeemsete liikide rohkuse tõttu (Duarte jt. 2014). Uuritavad metsad on jaotatud liikide leviku põhjal tihedateks, sega- ning sesoonseteks metsadeks. Tihedad metsad asuvad Atlandi ookeani rannikul ning hõlmavad madalike ja nõlvade metsi (Duarte jt. 2014). Kliima on seal varieeruv - kuum ja niiske madalikel, jahe ja niiskem nõlvadel (Duarte jt. 2014). Segametsad asuvad Lõuna-Brasiilia mägismaa platool ning nende kliima on troopiline või subtroopiline (Duarte jt. 2014). Sesoonsed metsad levivad sisemaal, kus on eristatavad kaks aastaaega, mis muutuvad troopilisest suvisest vihmaperioodist subtroopiliseni talvel koos madalate temperatuuride ja väheste sademetega (Duarte jt. 2014). Antud kogumis kõige sagedasemalt esinevad liigid on laialt levinud kogu atlantilises metsas, kus nad kasvavad erinevates metsatüüpides ja keskkonnatingimustes (Duarte jt. 2014). Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati erinevaid mõõdikuid: COMDIST, COMDISTNT, UniFrac ja Rao H. Terminaalsed fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõdikud (COMDISTNT, UniFrac and Rao H) ehk fülogeneesipuu tippude vahelist fülogeneetilist erinevust mõõtvad indeksid näitasid fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist metsade vahel paremini kui basaalsed mõõdikud (COMDIST). Autorid järeldavad, et fülogeneetiline lahkumine on neis metsatüüpides suhteliselt hiline (Duarte jt. 2014). Tulemused näitasid, et segametsad erinesid fülogeneetiliselt tihedatest ja sesoonsetest metsadest tunduvalt rohkem kui kaks viimast omavahel. Seda võib seletada osaliselt sellega, et segametsades on suurem fülogeneetiline alfamitmekesisus võrreldes teiste metsadega (Duarte jt. 2014). Segametsad on liigiliselt väga mitmekesised ning selle põhjuseks võib olla segametsade troopiliste liikide fülogeneetiliste nišside konserveerumine, mis ei luba neil liikidel levida subtroopilistele aladele, samas aga võimaldab kasvada segametsades ka parasvöötme liikidel (Duarte jt. 2014).

Fine ja Kembel (2011) uurisid samuti troopilisi vihmametsi Lõuna-Ameerikas, kuid Peruu Amazonase kallastel. Uuriti toitainetevaeseid valge liivmullaga ja toitainerikkamaid *terra firme* mullaga vihmametsi, kusjuures need metsad on erineva päritoluga: valge liivmuld on pärit eelkambriumi aegsetest setetest, see on väga toitainetevaene ning on Lõuna-Ameerikas üle 200 miljoni aasta levinud, *terra firme* mullad on aga hilisema päritoluga (Miotseen, <20 miljonit aastat tagasi) ning on toitainete poolest rikkamad. Valgete liivmuldade ja *terra firme* muldadega metsades on väga vähe ühiseid liike (Fine ja Kembel 2011). Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati keskmist liigipaaride vahelist fülogeneetilist kaugust (beetaNRI) ja keskmist fülogeneetilist kaugust lähima sugulasliigini (beetaNTI). Mõlema

metsatüübi puhul olid üksteisele geograafiliselt lähemal asuvad metsad fülogeneetilist sarnasemad (Fine ja Kembel 2011). *Terra firme* metsades sõltus fülogeneetiline beetamitmekesisus lisaks geograafilisele kaugusele tähelepanuväärselt tugevalt ka veel mullastruktuurist: sarnase mullastruktuuriga aladel kasvasid fülogeneetilist sarnased kooslused (Fine ja Kembel 2011). *Terra firme* metsade puhul oli fülogeneetiline beetamitmekesisus väiksem koosluste puhul, mis asusid üksteisest vähem kui 2-3 laius- või pikkuskraadi kaugusel (umbes 200-300 km kaugusel) (Fine ja Kembel 2011). Geograafilised põhjused fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumises valgete liivmuldadega ja *terra firme* metsades olid tugevamad kui varieeruvus koosluse sees (Fine ja Kembel 2011).

González-Caro jt. (2014) uurisid fülogeneetilist alfa- ja beetamitmekesisust Lõuna-Ameerika troopilistes metsades keskkonnagradiendil. Piirkonda iseloomustavad laial keskkonnagradiendil olevad erinevat tüüpi metsad, mis geograafiliselt asuvad üksteisele lähedal (González-Caro jt. 2014) Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati indekseid beetaNTI ja beetaNRI. Autorid leidsid, et temperatuuri muutused on tugevasti seotud fülogeneetilise mitmekesisusega. Analüüsi erinevaid keskkonna muutujaid, milleks olid aasta keskmine, miinimum ja maksimum temperatuur, aasta keskmine, miinimum ja maksimum sademete hulk ning aurumine (González-Caro jt. 2014). Kõige paremini kirjeldas fülogeneetilist beetamitmekesisust temperatuur: väiksema temperatuuride erinevusega kooslustes oli fülogeneetiline varieeruvus oodatust väiksem ning suurema temperatuuride erinevusega kooslustes oli fülogeneetiline varieeruvus oodatust suurem (González-Caro jt. 2014). Leiti, et fülogeneetiline beetamitmekesisus koosluste vahel on seotud keskkonna parameetrite ja mitte geograafilise kaugusega (González-Caro jt. 2014). Seose puudumine fülogeneetilise beetamitmekesisuse ja geograafilise kauguse vahel võis olla tingitud sellest, et uuritavad kooslused paiknesid kolmes eri mäestikus. Need mäestikud paiknevad üksteisele küll geograafiliselt lähedal, kuid seal valitsevad erinevad keskkonnatingimused, mis on omakorda põhjustatud sellest, et neil mäestikel pole ühtset päritolu, vaid nad on iseseisvalt tekkinud (González-Caro jt. 2014). Selletõttu võibki selles uurimissüsteemis järeldada, et ökoloogiline kaugus pole geograafilise kaugusega lineaarselt seotud ning keskkonnamuutujad on koosluste fülogeneetilise struktuuriga tugevamalt seotud (González-Caro jt. 2014).

Kubota jt. (2011) uurisid fülogeneetilist beetamitmekesisust Ryukyu (Nansei) saarestikus Taiwani ja Jaapani vahel. Saarestik on jaotatud põhja-, kesk-, ja lõunapoolseteks saarteks ning neid osi eraldavad Tokara ja Kerama ookeanisüvikud, mis on ajalooliselt mõjutanud saarestiku tänapäevase floora kujunemist (Kubota jt. 2011). Uuriti ookeanisüvikute, saartevahelise geograafilise kauguse, pindala ja kõrguse mõju fülogeneetilisele

beetamitmekesisusele. Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati mõõdikut UniFrac (Kubota jt. 2011). Leiti, et Tokara ookeanisüviku mõju fülogeneetilisele beetamitmekesisusele oli väga suur, samas kui Kerama süviku mõju oli vähene. Leiti, et ka geograafiline kaugus omab tähelepanuväärset mõju fülogeneetilisele beetamitmekesisusele (Kubota jt. 2011). Tokara ookeanisüviku tekkimisega saarte kesk- ja põhjaosa vahele suurenes saartevaheline fülogeneetiline beetamitmekesisus, samas kui Kerama ookeanisüviku vähetähtis roll fülogeneetilisele beetamitmekesisusele näitab, et see on ajalooliselt ilmselt hiljem tekkinud (Kubota jt. 2011). Ryukyu saarte floora fülogeneetilise struktuuri kujundajaks on olnud Tokara ookeanisüvik ning geograafilise kaugusega piiratud liikide levimine kahelt naabersaarelt (Kubota jt. 2011).

Kubota jt. (2014) uurisid Jaapani saarestiku liigilist ja fülogeneetilist beetamitmekesisust. Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati Sørenseni sarnasuse indeksi fülogeneetilist analoogi PhyloSor (Kubota jt. 2014). Uuriti metsade üleüldist ja funktsionaalsete gruppide fülogeneetilist beetamitmekesisust (Kubota jt. 2014). Metsad jagati okasmetsadeks, heitlehisteks laialehelisteks ja igihaljasteks laialehisteks metsadeks (Kubota jt. 2014). Autorid uurisid seoseid evolutsiooniliste (süvikud, kaugus ja piirkond) ja ökoloogiliste (heterogeensus, miinimum temperatuur, aastane sademete hulk) põhjuste vahel ja leidsid, et fülogeneetiline beetamitmekesisus sõltub ruumilisest kaugusest ning temperatuuri miinimumide erinevusest koosluste vahel (Kubota jt. 2014). Okasmetsade puhul leiti, et fülogeneetiline beetamitmekesisus sõltub nõrgalt veel ka kõrguste erinevusest (Kubota jt. 2014). Kui kõrvutada fülogeneetilist beetamitmekesisust geograafiliste barjääride (Tsugaru ja Tokara süvikud) ja geograafilise kaugusega, siis näeb, et need faktorid on mõjutanud Jaapani saarestiku liigilist mitmekesisust (Kubota jt. 2014). Geograafilised barjäärid mõjutasid fülogeneetilist beetamitmekesisust okasmetsades ja igihaljastes laialehistes metsades, mis olid levinud üle rohkem kui kahe piirkonna, samas kui saarestiku keskel levinud heitlehiseid laialehiseid metsi mitte (Kubota jt. 2014). Fülogeneetiline sarnasus kahaneb koosluste vahel geograafilise kauguse suurenedes liikide levimise piirangute, keskkonnatingimuste muutuste ja evolutsioonilise lahknemise tõttu (Kubota jt. 2014). Kuna fülogeneetiline beetamitmekesisus on vahemaast vähem sõltuv kui liigiline beetamitmekesisus, siis saab järeldada, et fülogeneetiliselt lähedased liigid on mõjutanud liikide tänapäevast levikut Jaapani saarestiku metsades (Kubota jt. 2014).

Qian jt. (2013) uurisid Põhja-Ameerika õistaimede fülogeneetilist ja liigilist beetamitmekesisust vastavalt PhyloSor ja Sørenseni indeksite abil. Uuritavaks alaks oli Mehhikost põhjapoole jääv piirkond, mis jaotati laiuskraadilisteks tsoonideks ning

pikkuskraadide järgi kaheks, ida ja lääne osaks (Qian jt. 2013). Ökoloogilise kauguse mõõtmiseks analüüsiti erinevaid keskkonnamuutujaid nagu aastane keskmine temperatuur, külmima kuu (jaanuar) õhutemperatuur, jaanuari ja juuli keskmiste temperatuuride vahe, aastane sademete hulk, suvine sademete hulk, tegelik ja arvatav aurumine (Qian jt. 2013). Leiti, et üldiselt nii geograafiline kui ka ökoloogiline kaugus mõlemad mõjutavad fülogeneetilist beetamitmekesisust, seletades 76% fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumisest nii laiuskraadidel kui ka pikkuskraadidel (Qian jt. 2013). Ökoloogilistest põhjustest mängis keskkonnagradiendi kujundamisel laiuskraadidel sademete gradient suuremat rolli kui temperatuurigradient ja pikkuskraadidel vastupidi (Qian jt. 2013). Fülogeneetiline beetamitmekesisus oli suurematel laiuskraadidel väiksem ning idaosas suurem kui lääneosas (Qian jt. 2013). Kolmes tsoonis (A, B ja C) mõjutasid tsoonide vahelised keskkonna erinevused fülogeneetilist beetamitmekesisust rohkem kui geograafiline kaugus, samas kui tsoonis D mõjutas geograafiline kaugus fülogeneetilist beetamitmekesisust enam (Qian jt. 2013). Sellist erinevust seletati sellega, et tsoonides A, B ja C mõjutavad keskkonnagradiendi rannikualade ja sisemaa erinev kliima, samas kui tsoonis D on kliima üsnagi monotoonne (Qian jt. 2013). Teiseks seletuseks on tsoonide A, B ja C suurem keskkonna heterogeensus võrreldes tsooniga D (Qian jt. 2013). Pikkuskraadilistes tsoonides mõjutas fülogeneetilist beetamitmekesisust rohkem geograafiline kui ökoloogiline kaugus (Qian jt. 2013). Aga kahe tsooni, ida ja lääne, vahelisteks erinevusteks oli, et idatsoonis mõjutasid geograafiline ja ökoloogiline kaugus koos fülogeneetilist beetamitmekesisust rohkem kui läänetsoonis (Qian jt. 2013). Selle põhjuseks võib olla suurem ebastabiilsus ehk väljakujunemata kooslused jääaja poolt mõjutatud Põhja-Ameerika lääneosas (Qian jt. 2013). Autorid arvavad, et Põhja-Ameerika idaosas peegeldab koosluste liigiline muutumine lõuna-põhja suunal jääaja järgset rekolonisatsiooni, Põhja-Ameerika lääneosas aga ei ole liikide muutumine lõuna-põhja suunal täiel määral mõjutatud rekolonisatsioonist, sest Alaska oli liikidele refuugium (Qian jt. 2013). Ka on kliimavöötmel Põhja-Ameerika ida- ja lääneosas erinevad – läänes ulatuvad vöötmel vahemerelisest (kuiv parasvöetmeline) kuni boreaalseni, idas subtroopilisest (niiske) boreaalseni (Qian jt. 2013). Töös leiti, et liigiline beetamitmekesisus on suurem fülogeneetilisest beetamitmekesisusest, mis viitab sellele, et liikide vaheldumine kahe koosluse vahel tähendab liikide vaheldumist sarnastest kladidest ning selletõttu on kooslustes pigem lähisugulastest liigid (Qian jt. 2013).

Zhang jt. (2013) uurisid fülogeneetilist beetamitmekesisust Panama troopilistes metsades ning leidsid, et see sõltub nii geograafilisest kaugusest kui ka keskkonnatingimuste muutustest. Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati keskmise fülogeneetilise erinevuse (D_{pw}) ja keskmise lähima taksoni kauguse (D_m) mõõdikuid (Zhang jt. 2013).

Tulemused näitasid, et fülogeneetiline beetamitmekesisus koosluste vahel oli oodatust keskmiselt kõrgem, millest autorid järeldasid, et liikide vaheldumine koosluste vahel on basaalne, mitte lihtsalt ühe liigi vaheldumine teisega (Zhang jt. 2013). Eelkõige käis see nende koosluste kohta, mis asusid geograafilise ja ökoloogilise gradiendi vastaspooltel (Zhang jt. 2013). Fülogeneetilist beetamitmekesisust mõjutasid nii ökoloogilised põhjused nagu näiteks keskkonna filtreerimine ja liikide vahelised interaktsioonid (näiteks konkurents) kui ka evolutsioonilised põhjused nagu liigiteke, liikide takistatud levimine, ökoloogiliste niššide evolutsioon (Zhang jt. 2013). Tulemused näitasid, et fülogeneetiline beetamitmekesisus oli seotud keskkonna gradiendiga, aga seda efekti oli raske eristada liikide levimist takistavate tegurite mõjust (Zhang jt. 2013). Autorid järeldavad, et nii geograafiline kaugus kui ka keskkonnatingimuste erinevus mõjutavad fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist, kuid geograafiline kaugus mõjutab seda natuke rohkem (Zhang jt. 2013). Geograafilise kauguse ja keskkonnategurite mõju eristamist raskendab asjaolu, et uuritavas Panama kanali piirkonnas esineb vihmagradient, mis muudab keskkonna ja geograafiliste mõjude eraldamise raskemaks: kooslused võivad erineda üksteisest mõlema faktori poolest korruga (Zhang jt. 2013). Autorid järeldavad ka, et fülogeneetilist beetamitmekesisust mõjutavad liikide levimist takistavad tegurid. Geograafiline kaugus mõjutab fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist tugevalt sellepärast, et mitmekesisustes troopilistes süsteemides vahelduvad liigid väga kiiresti, kui koosluste valim on ruumilises skaalas väike (Zhang jt. 2013). Leiti ka, et keskmine paaridevaheline fülogeneetiline kaugus (D_{pw}) sõltub rohkem kõrgusest merepinnast ja sademete hulgast ning keskmine lähima taksoni kaugus (D_m) ruumilisest kaugusest (Zhang jt. 2013).

Wang jt. (2015) uurisid Hiinas ja USA-s 25 ha suuruste parasvöötme metsade fülogeneetilist ja funktsionaalset beetamitmekesisust. Hiinas uuriti kirde-Hiinas Changbaishani looduskaitsealal asuvat hilis-suktsessionilist metsa ning USA-s kirde Wisconsinis asuvat kesk-suktsessionilist Wabikoni metsa (Wang jt. 2015). Metsades olevad puud jaotati tüve diameetri järgi väikesteks (dbh < 10 cm) ja suurteks (dbh > 10 cm) (Wang jt. 2015). Fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõtmiseks kasutati keskmise fülogeneetilise erinevuse (D_{pw}) mõõdikut (Wang jt. 2015). Suurte ja väikeste puude fülogeneetiline mitmekesisus oli metsades erinev (Wang jt. 2015). D_{pw} väärtus hilis-suktsessionilise Changbaishani metsa suurte puudel oli kõrgem kui väiksematel puudel, kuid kesk-suktsessionilises Wabikoni metsas olid tulemused vastupidised (Wang jt. 2015). See näitab, et võrreldes kesk-suktsessionilise metsaga on hilis-suktsessionilises metsas täiskasvanud puud omavahel pigem kaugelt suguluses (Wang jt. 2015). Kokkuvõtteks leiti selles töös, et antud aladel sõltub fülogeneetiline beetamitmekesisus tugevalt skaalast (Wang jt. 2015). Suurematel vahemaadel kui 150 m oli suurim fülogeneetilise

beetamitmekesisuse mõjutaja elupaiga filtreerimine ehk kasvukoha tüüp (Wang jt. 2015). Väiksematel vahemaadel aga liikide levimise piirangud (Wang jt. 2015). Väga väikestel kaugustel (vähem kui 20m) seletasid fülogeneetilist varieeruvust vähesel määral ka liikide vahelised interaktsioonid (Wang jt. 2015).

4. Arutelu

Kõigis käesolevas töös analüüsitud uurimustes varieerus fülogeneetiline beetamitmekesisus taimekoosluste vahel (Tabel 1). Uurimustes kasutati erinevaid fülogeneetilise beetamitmekesisuse mõõdikuid. Kahes töös uuriti fülogeneetilist beetamitmekesisust Sørenseni indeksi fülogeneetilise analoogi PhyloSor abil (Qian jt. 2013, Kubota jt. 2014), kahes töös keskmise fülogeneetilise erinevuse (D_{pw}) abil (Zhang jt. 2013, Wang jt. 2015), Zhang jt. (2013) kasutasid ka keskmise lähima taksoni kauguse (D_{nn}) indeksit, kahes töös kasutati beetaNRI ja beetaNTI mõõdikuid (González-Caro jt. 2014, Kubota jt. 2014) ning kahes kasutati indeksit UniFrac (Kubota jt. 2011 ja Duarte jt. 2014). Erinevate mõõdikute kasutamise tõttu ei saa fülogeneetilise beetamitmekesisuse suurust otse võrrelda, küll aga tulid välja olulised erinevused taimekoosluste vahelise fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise ökoloogiliste ja evolutsiooniliste põhjuste osas (Tabel 1). Ühes uurimuses (González-Caro jt. 2014) leidsid autorid, et varieerumise põhjused on ainult ökoloogilised, kahe uurimuse (Kubota jt. 2011 ja Duarte jt. 2014) autorid järeldasid, et põhjused on ainult evolutsioonilised ning ülejäänud uurimuste (Fine ja Kembel 2011, Qian jt. 2013, Zhang jt. 2013, Kubota jt. 2014, Wang jt. 2015) autorid leidsid, et fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused on nii ökoloogilised kui ka evolutsioonilised.

Fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise ökoloogilistest põhjustest olid levinumad elupaikade vahelised abiootilised erinevused. Fine ja Kembel (2011) leidsid, et varieerumist mõjutavad erinevused mullatüübis. González-Caro jt. (2014) ning Kubota jt. (2014) leidsid, et varieerumist põhjustavad õhutemperatuuri erinevused. Zhang jt. (2013) leidsid, et varieerumist mõjutavad erinevused sademete hulgas. Qian jt. (2013) leidsid oma töös, et nii sademete hulk kui ka õhutemperatuuri erinevused mõjutavad fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist. Fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise evolutsioonilistest põhjustest olid käesolevas töös vaadeldud uurimustes levinum geograafiline kaugus (Fine ja Kembel 2011, Kubota jt. 2011, Qian jt. 2013, Zhang jt. 2013, Kubota jt. 2014). Veel olid evolutsioonilistest põhjustest levinud liigiteke (Duarte jt. 2014), geograafilised barjäärid (Kubota jt. 2011) ja liikide levimise piirangud (Wang jt. 2015).

Tabelis 1 analüüsitud tööde järgi saab üldiselt välja tuua, et fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist põhjustavad nii ökoloogilised kui ka evolutsioonilised põhjused koos. Viies töös kaheksast varieerus fülogeneetiline beetamitmekesisus ökoloogilistel ja evolutsioonilistel põhjustel. Erinevate artiklite põhjal saab öelda, et enamasti oli

fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjuseks geograafiline kaugus koosluste vahel koos mingi ökoloogilise põhjusega. Näiteks Fine ja Kembel (2011) leidsid, et elupaikade vaheline erinevus ja geograafiline kaugus mõjutasid varieeruvust enim. Kubota jt. (2014) töös jõudsid autorid järeldusele, et geograafiline kaugus ning keskmine miinimum temperatuur koosluste vahel koos mõjutasid varieerumist. Qian jt. (2013) tõid välja, et nende uuritud alal põhjustas fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist geograafiline kaugus ning keskkonnagradiendil sademete hulk (laiuskraadidel) ja temperatuur (pikkuskraadidel). Samas tuli välja, et laiuskraadidel varieerus fülogeneetiline beetamitmekesisus olles suurematel laiuskraadidel madalam (Qian jt. 2013). Kui fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist põhjustasid kas ainult ökoloogilised või evolutsioonilised põhjused, siis võis see olla tingitud uuritava piirkonna omapärasest. Näiteks, González-Caro jt. (2014) said hinnata puhtalt ökoloogiliste põhjuste mõju fülogeneetilisele beetamitmekesisusele, kuna nende uuritud süsteemis ei olnud kaugus otseselt seotud ökoloogilise kaugusega, sest paljud uuritud alad olid jaotunud kõrgetes elupaikades kolmes eri mäestikus. Kubota jt. (2011) töös leiti, et Ryukyu saarestiku fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise peamiseks põhjuseks on evolutsioonilised põhjused. Geograafilised barjäärid, nimelt Tokara ookeanisüvik, on saarestiku ruumilise isolatsiooni põhjuseks (Kubota jt. 2011, Kubota jt. 2014). Jaapani saarestiku biogeograafiline ajalugu erineb teiste kontinentaalsete piirkondade ajaloost, mis on piirkonna omapära ja mitmekesisuse üks põhjuseid (Kubota jt. 2014).

Fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumine kas ökoloogilistel või evolutsioonilistel põhjustel võib sõltuda ka skaalast, kus seda mõõdetakse. Näiteks Wang jt. (2015) töös tuli selgelt välja, et suuremal skaalal (vahemaa 150-250 m) oli varieerumise põhjuseks peamiselt elupaiga filtreerimine ja vahemaadel alla 150 m oli fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjuseks liikide levimise piirangud. Väga väikesel skaalal (alla 20 m) mõjutasid varieerumist ka liikidevahelised interaktsioonid (Wang jt. 2015). Siit võib järeldada, et suuremal skaalal mõjutab fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist elupaiga filtreerimine, sest suurema skaala puhul on tõenäolisemalt tegemist erinevate elupaikadega. Väiksemal skaalal võivad elupaikade vahelised erinevused olla küll väiksemad, kuid siiski võivad esineda liikide levimise piirangud evolutsioonilistel põhjustel nagu näiteks geograafilised barjäärid. Kuna sellise tulemuseni jõuti ainult ühes töös, siis on edasised uurimused vajalikud laiaulatuslikemate järelduste tegemiseks.

Mõnes töös tuli välja, et fülogeneetiline beetamitmekesisus varieerus kas ökoloogilistel või evolutsioonilistel põhjustel, aga nendes tulemustes ei saanud täiesti kindel olla valimi väiksuse tõttu (Fine ja Kembel 2011, Zhang jt. 2013). Näiteks *terra firme* metsade puhul oli

fülogeneetilist beetamitmekesisuse klasterdumist näha koosluste puhul, mis asusid üksteisest vähem kui 2-3 laius- või pikkuskraadi kaugusel (umbes 200-300 km kaugusel) (Fine ja Kembel 2011). See võis olla põhjustatud näiteks mingisuguse ökoloogilise sorteerimise tõttu, mis sõltub erinevatest mullatingimustest. Ka võib olla, et ruumiline ja/või elupaiga heterogeensus on mõjutanud üsna hilist liigiteket (Fine ja Kembel 2011). Need põhjused koos mõjutavad tõenäoliselt kõrget fülogeneetilist beetamitmekesisust *terra firme* metsade vahel (Fine ja Kembel 2011). Et täpsemalt teada saada, kus varieerumine aset leiab ja millised mulla muutujad on kõige olulisemad, oleks vaja valimit suurendada (Fine ja Kembel 2011). Ka Zhang jt. (2013) leidsid, et liigirikastes ja troopilistes metsades Panamas, kus alade valim on väike, pole fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused nii selged, sest seal näeb, et varieerumise põhjustest ei saa välistada liikide levimise piiranguid koos geograafilise kaugusega.

Käesolevas töös uuritud alad paiknesid maailmas erinevates kohtades, hõlmates nii Põhja- kui Lõuna-Ameerikat ning alasid Hiinas ja Jaapani saarestikus. Kolmes töös (Fine ja Kembel 2011, González-Caro jt. 2014, Duarte jt. 2014) uuriti Lõuna-Ameerikas Amazonase vihmametsi. Zhang jt. 2013 uurisid Kesk-Ameerikas Panama troopilisi metsi. Põhja-Ameerikat uurisid kaks tööd (Qian jt. 2013, Wang jt. 2015). Aasia kohta oli kaks tööd (Kubota jt. 2011, Kubota jt. 2014). Võiks eeldada, et samas regioonis on fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused sarnased, kui regioon on biogeograafiliselt homogeenne. Selle töö jaoks uuritud artiklite põhjal sellist seaduspära välja tuua ei saa. Näiteks Lõuna-Ameerika erinevates piirkondades mõjutavad fülogeneetilist beetamitmekesisust erinevad põhjused. Loodeosas Kolumbias leidsid autorid (González-Caro jt. 2014), et fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise taga on ökoloogilised põhjused (õhutemperatuuri erinevused). Peruu (Fine ja Kembel 2011) jällegi nii ökoloogilised (mullatüüp) kui ka evoutsioonilised põhjused (geograafiline kaugus). Brasiilia idaranniku atlantilistes metsades (Duarte jt. 2014) olid olulised evolutsioonilised põhjused (liigiteke). Uuritud tööde põhjal saab öelda, et Lõuna-Ameerika vihmametsades mõjutavad fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist erinevad põhjused.

Ida-Aasias uuritud alade kohta tuli välja, et nii Kubota jt. (2011) kui ka Kubota jt. (2014) töös olid fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise üheks põhjuseks geograafiline kaugus. Kuid Kubota jt. (2011) töös oli oluline põhjus ka geograafiline barjäär Tokara ookeanisüviku nõol, millel on oluline roll Ryukyu saarte mitmekesisuse kujundamisel. Kubota jt. (2014) töös mõjutas fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumist lisaks geograafilisele kaugusele ka temperatuurigradient.

Samuti on Põhja-Ameerikas fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused erinevad. Qian jt. (2013) töös tuleb välja, et varieerumise põhjuseks on keskkonnagradiend (sademed ja temperatuur) ning geograafiline kaugus. Wang jt. (2015) toovad varieerumise põhjusteks suurel skaalal elupaiga filtreerimise ning väiksemal skaalal liikide levimise piirangud. Kahe töö erinevuseks on küll uuritud alade suurus ja skaala. Qian jt. (2013) töös uuriti tervet Põhja-Ameerikat Mehhikost põhja pool, Wang jt. (2015) töös uuriti aga USA-s Wisconsinis olevat metsa.

Kuna valitud töödes olevad piirkonnad ei ole homogeenised, siis ei saa välja tuua piirkonnaga seotud fülogeneetilise beetamitmekesisuse üldiseid seaduspärasusi. Juba ühe piirkonna või bioomi sees on uuritud artiklite järgi fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused erinevad. Lisaks võivad fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjused sõltuda ka skaalast, kus seda mõõdetakse. Analüüsitud artiklite põhjal (vt. Tabel 1) võib välja tuua, et enam on fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjuseks evolutsioonilised põhjused, sest uuritud töödes esines neid rohkem kui ökoloogilisi põhjuseid. Vaid ühes töös (González-Caro jt. 2014) toodi fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumise põhjusena välja ainult ökoloogilised faktorid. Samas tuleb antud järeldusse suhtuda teatud kriitikaga, sest käesoleva töö valim artiklitest on kindlate järelduste tegemiseks natuke liiga väike ning oleks kindlasti vaja edasisi uurimusi.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid Pille Gerholdi ja Jhonny Capichoni Massantet igakülgse abi ja toe eest bakalaureusetöö kirjutamisel ning sellise huvitava teema välja pakkumise eest. Täna ka Karolin Luike motiveerimise ja toe eest sel teekonnal.

Kirjandus

Anacker, B.L. & Harrison, S.P., 2012. Historical and ecological controls on phylogenetic diversity in Californian plant communities. *The American Naturalist*, 180(2), 257-269.

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

Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V. & Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693-715.

Chave, J., Chust, G. and Thébaud, C., 2007. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. *Scaling Biodiversity*, 151-167.

Duarte, L.D.S., Bergamin, R.S., Marcilio-Silva, V., Seger, G.D.D.S. & Marques, M.C.M., 2014. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. *PLoS One*, 9(8), e105043.

Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1-10.

Feng, G., Zhang, J., Pei, N., Rao, M., Mi, X., Ren, H. & Ma, K., 2012. Comparison of phylobetadiversity indices based on community data from Gutianshan forest plot. *Chinese Science Bulletin*, 57(6), 623-630.

Fine, P.V. & Kembel, S.W., 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34(4), 552-565.

González-Caro, S., Umaña, M.N., Álvarez, E., Stevenson, P.R. & Swenson, N.G., 2014. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 145-153.

Graham, C.H. & Fine, P.V., 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(12), 1265-1277.

- Kubota, Y., Hirao, T., Fujii, S.J. & Murakami, M., 2011. Phylogenetic beta diversity reveals historical effects in the assemblage of the tree floras of the Ryukyu Archipelago. *Journal of Biogeography*, 38(5), 1006-1008.
- Kubota, Y., Hirao, T., Fujii, S.J., Shiono, T. & Kusumoto, B., 2014. Beta diversity of woody plants in the Japanese archipelago: the roles of geohistorical and ecological processes. *Journal of Biogeography*, 41(7), 1267-1276.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P.F., Bellwood, D.R. & Mouillot, D., 2012. Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS One*, 7(8), e42760.
- Lozupone, C. and Knight, R., 2005. UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(12), 8228-8235.
- Qian, H., Swenson, N.G. & Zhang, J., 2013. Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 22(10), 1152-1161.
- Swenson, N.G., 2011. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS One*, 6(6), e21264.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K., 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87(10), 2418-2424.
- Zhang, J.L., Swenson, N.G., Chen, S.B., Liu, X.J., LI, Z.S., Huang, J.H., MI, X.C. & Ma, K.P., 2013. Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematics and Evolution*, 51(1), 71-85.
- Tucker, C.M., Cadotte, M.W., Carvalho, S.B., Davies, T.J., Ferrier, S., Fritz, S.A., Grenyer, R., Helmus, M.R., Jin, L.S., Mooers, A.O. & Pavoine, S., 2016. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*. 92(2017), 698–715.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O., 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18(4), 572-592.

Wang, X., Wiegand, T., Swenson, N.G., Wolf, A.T., Howe, R.W., Hao, Z., Lin, F., Ye, J. & Yuan, Z., 2015. Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. *Ecology*, 96(4), 1062-1073.

Webb, C.O., 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145-155.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. and Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475-505.

Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213-251.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Annika Kumar,

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

Taimekoosluste fülogeneetilise beetamitmekesisuse varieerumine ökoloogilistel ja evolutsioonilistel põhjustel,

mille juhendajad on Pille Gerhold ja Jhonny Capichoni Massante,

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

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

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

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

Tartus, **24.05.2017**