

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

Elise Joonas

**FUNKTSIONAALSE MITMEKESISUSE MÕJU TEHISLIKE
FÜTOPLANKTONIKOOSLUSTE SAAGIKUSELE**

magistritöö

juhendaja: vanemteadur Kalle Olli

Tartu 2015

Sisukord

Sissejuhatus	5
1. Funktsionaalse mitmekesisuse väljendamine ning kasutamine fütoplanktoni puhul	7
1.1. Funktsionaalse mitmekesisuse indeksid	8
1.2. Mitmekesisuse seos bioproduktiooniga	11
1.3. Fütoplanktoni funktsionaalne mitmekesisus	12
1.4. Fütoplanktoni funktsionaalselt olulised tunnused	13
2. Meetodid	17
2.1. Uurimisobjektid	17
2.2. Kasvutingimused	18
2.3. Katse ülesehitus	19
2.4. Kasutatud mitmekesisusindeksid	20
2.5. Andmeanalüüs	21
3. Tulemused	23
3.1. Indeksite seos saagikusega	23
3.2. Tunnuste seos saagikusega	24
3.3. Ületootlikkus kooslustes	27
4. Arutelu	28
4.1. Mitmekesisusindeksite seos koosluste saagikusega	28
4.2. Pidevate tunnuste seos saagikusega: alatootlikkuse põhjused	30
4.3. Binaarsete tunnuste seos saagikusega	32
Kokkuvõte	34
The influence of functional diversity on the productivity of artificial phytoplankton communities	36
Tänuõnad	38
Kirjandusloend	38
Lisad	42
Lisa 1 Koosluste liigiline koosseis ja saagikus	42

Sissejuhatus

Funktsionaalne mitmekesisus on loodusliku mitmekesisuse komponent, mis puudutab liikide talitlust ökosüsteemides (Petchey & Gaston 2006), erinedes valdavalt kasutuses olevatest lähenemistest, mis keskenduvad liikide arvule ning nende arvukustele. Funktsionaalse mitmekesisuse kasutamise eeliseks on võimalus luua põhjuslik seos liikide tunnuste ning erinevate ökosüsteemi protsesside, näiteks produktiivsuse (Tilman 1997; Díaz & Cabido 2001) või häiringutele vastupanemise (Mouillot *et al.* 2013) vahel. Taolise seose uurimine on tähtis ka looduskaitse seisukohalt: loodusliku mitmekesisuse hindamine liikide tunnuste kaudu võib aidata tõhusamalt säilitada ökosüsteemi funktsioone, millest sõltuvad inimkonna heaolu tagavad ökosüsteemide teenused (Cadotte *et al.* 2011).

Fütoplanktoni puhul, mis on ligi poole primaarproduktiooni tootja Maal (Longhurst *et al.* 1995), on funktsionaalse mitmekesisuse uurimine saanud suure tähelepanu osaliseks. Funktsionaalse mitmekesisuse uurimisel on fütoplanktoni kui mudelorganismi eeliseks nende ökoloogilist nišši defineerivate tunnuste hea määratletus (Litchman *et al.* 2008) ning fütoplanktoni oluliste funktsionaalsete tunnuste tugev seotus nende morfoloogiaga (Kruk *et al.* 2010). Kõige enam on fütoplanktoni puhul funktsionaalse mitmekesisuse meetoditest kasutatud funktsionaalsete rühmade loomist, kus rühmad põhinevad kas ajalis-ruumilisel koosinemisel (Reynolds & Huszar 2002), morfofunktsionaalsetel tunnustel (Salmaso & Padišák 2007; Kruk *et al.* 2010) või koguni taksonoomial (Behl *et al.* 2011; Stockenreiter *et al.* 2013). Säärased diskreetsed mõõdikud ei ole aga sageli kõige otstarbekamad funktsionaalse mitmekesisuse väljendamiseks, kuna rühmade loomine tähendab juba eos paljude subjektiivsete otsuste ning eeldustega arvestamist (Mason *et al.* 2005).

Funktsionaalse mitmekesisuse ning bioproduktiooni vahel on fütoplanktonikooslustes üldiselt leitud positiivne seos (Vogt *et al.* 2010; Behl *et al.* 2011; Santos *et al.* 2015). Pidevaid funktsionaalse mitmekesisuse indekseid on fütoplanktoni puhul kasutatud harva ning ka seose uurimisel bioproduktiooniga on taolisi mõõte kasutatud loetud kordadel (Vogt *et al.* 2010; Santos *et al.* 2015). Peale pidevate funktsionaalse mitmekesisuse

mõõtude on asjakohastes uurimustes piiratud funktsionaalse erinevuse väljendamisega taksonoomia põhjal, näiteks hõimkondade tasemel (Behl *et al.* 2011).

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida, kuidas mõjutab funktsionaalne mitmekesisus oma erinevates väljendusvormides Läänemere fütoplanktoniliikidest koosnevate koosluste produktsiooni (ehk saagikust) kontrollitud tingimustes ning võrrelda leitud seost teiste mitmekesisusmõõdikute mõjuga. Eelnevalt puudutatud probleemistik rajab teed järgnevatele hüpoteesidele:

- Funktsionaalne ehk tunnuseline mitmekesisus on fütoplanktonikooslustes saagikusega positiivselt seotud.
- Funktsionaalne mitmekesisus seletab fütoplanktonikoosluste saagikust liigirikkusest paremini.
- Ületootlikkus (koosluse liikide monokultuuride saagikuste ületamine nendest koosneva koosluse poolt) tuleneb pigem komplementaarsusest liikide ressursside tarbimisega seotud tunnustes kui valimiefektist.

1. Funktsionaalse mitmekesisuse väljendamine ning kasutamine

fütoplanktoni puhul

Looduslik mitmekesisus hõlmab endas palju komponente, mis muudab tema kvantifitseerimise keerukaks. Ometi on looduse mitmekesisuse või selle kao mõistmiseks vaja mitmekesisust arvuliselt väljendada. Liikide määratlemine ning nende olemuse mõistmine on ökoloogia seisukohalt primaarsed, mis väljendub ka loodusliku mitmekesisuse levinumate väljendusviiside keskendumises liikide arvule ja nende arvukustele. Klassikaliste mitmekesisusmõõdikute kasutamine põhineb aga eeldustel, et kõik liigid on olemuselt võrdsed ning erinevused liikide mõjus ökosüsteemile tulenevad vaid nende arvukuste varieeruvusest (Mouchet *et al.*, 2010), mille puhul on ilmseks puuduseks keeruka süsteemi liigne lihtsustamine. Liikide panuse ebavõrdsust ökosüsteemi toimimisele näitlikustas Tilman (1997) katse käigus rohumaaaliikidega: ilmnes, et eriomaste tunnustega liikide lisamine kooslusele või sealt samade liikide eraldamine võib tugevalt mõjutada kindlat ökosüsteemi protsessi, samas kui teistel liikidel vaadeldavale protsessile sarnast efekti ei ole. Kuigi liigilise mitmekesisuse kasutamine loodusliku mitmekesisuse mõõduna on vajalik ja möödapääsmatu, ei pruugi see olla sobivaim kõigiks ökoloogilisteks rakendusteks.

Seetõttu võivad kasulikuks osutada ka teistsugused lähenemised, mis avavad enam ökosüsteemi toimimise tagamaid. Funktsionaalne ehk tunnuseline mitmekesisus on loodusliku mitmekesisuse komponent, mis puudutab liikide ja isendite selliste tunnuste väärtust ja ulatust, mis on ökosüsteemi seisukohast olulised, sõltumata seejuures taksonoomilisest kuuluvusest (Petchey *et al.*, 2006). Funktsionaalse mitmekesisuse (FM) mõõdikute abil võib paremini mõista looduses esinevaid mustreid kui traditsioonilisi taksonoomilisi mõõtte kasutades, kuna FM põhineb eeldusel, et mitmekesisuse ja vaadeldava ökosüsteemi funktsiooni vahel leidub põhjuslik seos (Cadotte *et al.* 2011). FM võib olla indikaator koosluse struktuuri valitsevatele protsessidele (keskkonna- ja konkurentsifiltrid, häiringute mõju, keskkonnagradiendid) või indikaator ökosüsteemi funktsioonidele, näiteks produktiivsusele, vastupidavusele välise surve suhtes või toitaineringlusele (Villéger *et al.* 2008). Selliste huvipakkuvate omaduste tõttu on FM

kasutamine mitmekesisuse väljendamiseks muutunud viimastel kümnenditel üha laialdasemaks ning selleks on välja töötatud palju erinevaid meetodeid ja indekseid.

1.1. Funktsionaalse mitmekesisuse indeksid

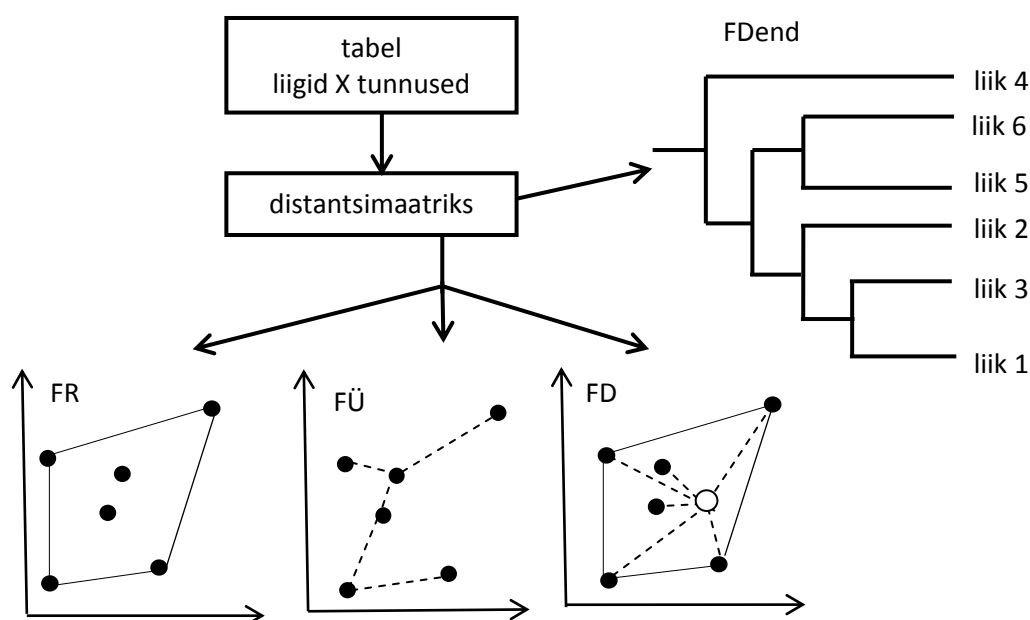
FM mõõtmise viise on välja töötatud rohkelt (Petchey & Gaston 2006; Villéger *et al.* 2008; Schleuter & Daufresne 2010; Laliberté & Legendre 2010). Loodud indeksid üritavad FM-i väljendada väga erinevatel viisidel, näiteks samastades FM-i liigirikkusega (Tilman 2001), luues funktsionaalseid rühmi (Petchey & Gaston 2006) või üritades iseloomustada liikide asetsemist tunnuse- ehk niširuumis (Mason *et al.* 2005; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010). Viimased seletavad FM-i lähtudes kahest perspektiivist: liikide poolt täidetud funktsionaalse ruumi ulatusest või funktsionaalse ruumi hõivamise viisist (Schleuter *et al.*, 2010).

Mason *et al.* (2005) töötasid välja kolm ühe pideva tunnuse alusel arvutatavat FM indeksit, mis puudutavad FM eri tahke: funktsionaalset rikkust (FR), funktsionaalset ühtlust (FÜ) ning funktsionaalset divergentsi (FD). Nimetatud indeksitest on loodud paindlikumaid edasiarendusi, mis võimaldavad kaasata mitmeid tunnuseid (Villéger *et al.* 2008) ning ka kvalitatiivseid tunnuseid (Laliberté *et al.*, 2010). Lisaks nimetatud kolmele indeksile kasutan antud töös FM väljendamiseks ka laialdaselt rakendatud ning lihtsalt hoomatavat funktsionaalse dendrogrammi (FDend) indeksit (Petchey *et al.*, 2006).

Funktsionaalse mitmekesisuse võimalike väljendajatena on kohati käsitletud ka liigirikkust ja fülogeneetilist mitmekesisust. Esimene saab toimida funktsionaalse mitmekesisuse tõelise asendajana aga vaid juhul, kui liigirikkuse kasvades suureneb lineaarselt ka liikide poolt hõivatud niširuum (Díaz & Cabido 2001). Fülogeneetilist mitmekesisust peetakse analoogselt funktsionaalse mitmekesisusega koosluses esinevate liikide mitmekesisust esindavaks (Vellend 2010), kuna evolutsioonilised lahknemised tulenevad liikide tunnuste muutumisest. Taoline lähenemine pole aga parim konvergenti esinemisel ega ka juhul, kui oluliselt ökosüsteemi protsesse mõjutavad tunnused ei ole taksonoomiliselt diskreetsed. Mõnes olukorras võib koguni üks tunnus, mis ei pruugi erineda taksonite vahel, peegeldada ökosüsteemi toimimist paremini kui keeruliselt arvutatavad indeksid (Leps *et al.* 2006). Siis toimib fülogeneetiline mitmekesisus funktsionaalse mitmekesisuse

väljendajana ainult juhul, kui vaadeldav tunnus ongi fülogeneetiliste liinide seas tugevalt konserveerunud.

Funktsionaalse mitmekesisuse indeksite arvutamine toimub mitmes etapis (joonis 1). FM indeksite kui tunnusepõhiste indeksite arvutamise esimeseks sammuks on liikide ning nende tunnuste koondamine tabelisse. Teine etapp antud töös kasutatud FM indeksite arvutamisel on tunnusetabeli alusel liikidevahelise funktsionaalse distantsi ehk funktsionaalse erinevuse mõõtmine, milleks harilikult kasutatakse kas eukleidilist või Goweri meetodit (Mouchet *et al.* 2008).



Joonis 1. Kujutatud on töös kasutatud FM indeksite arvutamise etapid (koostatud Petchey *et al.* (2006), Villéger *et al.* (2008) ning Mouillot *et al.* (2013) jooniste põhjal). Kõigi indeksite arvutamisel koostatakse tabel liikidest ja nende tunnustest, millest arvutatakse distantsimõõdiku abil liikidevahelised distantsid ehk erinevused. Koosluse funktsionaalne dendrogramm (FDend) konstrueeritakse klasterdamismeetodite abil, misjärel liidetakse leitud harude pikkused. Funktsionaalse rikkuse (FR), funktsionaalse ühtluse (FÜ) ning funktsionaalse divergentsi (FD) arvutamisel luuakse peakoordinaatanalüüsi abil uued funktsionaalse ruumi teljed ning, kasutades erinevaid meetodeid, uuritakse liikide paiknemist selles ruumis.

Petchey *et al.* (2002) poolt FM mõõtmiseks välja pakutud funktsionaalse dendrogrammi meetodi (joonis 1) puhul on võetud eeskujul evolutsioonilise bioloogia kladogrammidest. FDend puhul ei ole puu topoloogia seotud küll fülogeneesi, vaid liikide funktsionaalsete

tunnuste sarnasuse või lahknevusega. FDend arvutamise järgmiseks etapiks pärast liikidevaheliste distantside mõõtmist on klasterdamis- ehk rühmitamise meetodi rakendamine. FDend arvutamise viimaseks sammuks on leitud puu harude kogupikkuse liitmine (Petchey *et al.*, 2002). Funktsionaalselt kõige mitmekesisem on selle indeksi alusel suurima harude pikkuste summaga kooslus.

Funktsionaalse rikkuse, ühtluse ja divergentsi arvutamise puhul analüüsitakse distantsimaatriksit peakoordinaatanalüüsi käigus ning saadud telgede abil luuakse funktsionaalne ruum (Laliberté *et al.*, 2010), kus liigid paiknevad vastavalt omavahelistele funktsionaalsetele kaugustele. Nende indeksite arvutamise eeliseks on kategoriseerimise etapi puudumine, mis piirab nende indeksite arvutamisel vaja minevat subjektiivsete otsuste tegemise hulka (Mason *et al.* 2005). Liikide paiknemist tunnuseruumis uurivad erineval viisil kolm indeksit, mis on kujutatud joonise 1 alaosas.

Kuigi funktsionaalset rikkust kasutatakse ka koondmõistena liikide arvukusi mitte kaasavate indeksite kohta, peetakse antud töös silmas kindlat indeksit FR. See indeks hindab liikide hajuvust funktsionaalses ruumis minimaalse ruumala kaudu, mis hõlmab kõiki liike (Laliberté *et al.*, 2010). Koosluse poolt hõivatud funktsionaalse ruumi arvutamiseks on Cornwell *et al.* (2006) välja pakkunud kumera kesta meetodi. Mida suurema ruumi koosluse liigid katavad, seda suurem on FR.

Funktsionaalse ühtluse indeks (FÜ) mõõdab, kas liikide tunnused jaotuvad hõivatud tunnuseruumis ühtlaselt, see tähendab võrdsete vahemaadega lähimate naabrite vahel, ja kas nende tunnuste esinemise arvukus erineb (Schleuter *et al.*, 2010). Antud töös kasutatud funktsionaalse ühtluse indeks põhineb minimaalse ulatusega puul, mis ühendab kõiki liike tunnuseruumis (Villéger *et al.* 2008). Indeksi väärtus on suurim kattuvuse puhul optimaalse jaotusega puuga, mille puhul kõik liikidevahelised vahemaad ning ka liikide arvukused on võrdsed (Schleuter & Daufresne 2010).

Funktsionaalse divergentsi indeksi arvutamisel tuvastatakse esmalt kumera kesta ehk kõiki liike tunnuseruumis hõlmava ruumala raskuskese. Seejärel arvutatakse liikide hälbed antud keskmest, mida saab kaaluda ka arvukuste või suhteliste biomasside alusel (Schleuter *et al.*, 2010). Kõrge divergents annab märku liikide koondumisest tunnuseruumi äärtesse ning suurest funktsionaalsest varieeruvusest (Schleuter & Daufresne 2010).

Funktsionaalne divergents on suurim, kui kõik liigid asuvad kumeral kestal ning võrdsetel kaugustel selle raskuskeskmest (Villéger *et al.* 2008).

1.2. Mitmekesisuse seos bioproduksiooniga

Mitmekesisuse mõju bioproduksioonile on olnud kaua loodusteadlaste huviorbiidis. Juba Charles Darwin märkis oma tähtteoses „Liikide tekkimine“: „Katseliselt on tõestatud, et kui ühele maalapile külvata ühte liiki, teisele samasugusele aga mitmesse erinevasse perekonda kuuluvaid heintaimi, siis kasvatatakse viimasel juhul rohkem taimi üles ning saadakse suuremal hulgal kuiva heina kui esimesel (2012:135).” Taimede puhul on uuringud mitmekesisuse mõjust ökosüsteemi toimingutele keskendunud valdavalt bioproduksioonile lühiajalistes katsetes rohumaakooslustega (Hooper *et al.* 2005), mille puhul on täheldatud taimede bioproduksiooni suurenemist liigirikkuse kasvades (Tilman 2001). Liigirikkuse positiivne efekt bioproduksioonile võib aga tuleneda hoopis funktsionaalsest mitmekesisusest, kuna liigirikastes kooslustes leidub tõenäolisemalt erinevamate tunnustega liike. Sellele viitab ka leid, et uurimustes, kus on avastatud liigirikkuse positiivne mõju bioproduksioonile, esineb sarnane seos väga valdavalt ka FM ja bioproduksiooni vahel (Díaz & Cabido 2001). Koosluse liigilist struktuuri (tulenevalt liikide tunnustest või funktsionaalsetest tüüpidest) peetakse vähemalt sama suureks ökosüsteemi protsesside mõjutajaks kui liigirikkust või funktsionaalsete rühmade arvu koosluses (Hooper *et al.* 2005).

Mitmekesisuse positiivne mõju bioproduksioonile väljendub selles, et kooslused toodavad rohkem biomassi kui neid moodustavate liikide monokultuurid. Olukorda, kus kooslus saavutab kõrgema biomassi võrreldes oma kõige produktiivsema monokultuuriga, nimetatakse ületootlikkuseks (Schmidtke *et al.* 2010). Ületootlikkust saab selgitada kahe teineteist mitte välistava mehhanismi, valimiefekti ja komplementaarsuse abil (Schmidtke *et al.* 2010). Komplementaarsus peegeldab erinevusi ressursikasutuses (Loreau, 2010), näiteks esinevad kahel tsüanobakteriliigil perekonnast *Synechococcus* erinevad kaaspigmendid (fükoerütriin ja fükotsüaniin), mis võimaldavad neil komplementaarselt kasutada fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse erinevaid lainepikkusi ning selle tõttu vaatamata muudele sarnasustele edukalt koos eksisteerida (Stomp *et al.* 2004).

Valimiefekti teooria alusel sisaldavad mitmekesisemad kooslused tõenäolisemalt liiki, kellel esinevad olulised tunnused kindla ökosüsteemi protsessi mõjutamiseks (Behl *et al.* 2011), näiteks rohke biomassi tootmiseks.

1.3. Fütoplanktoni funktsionaalne mitmekesisus

Veekogude pinnakihtides kasvavad fototroofsed bakterid ja protistid ehk fütoplankton toodavad ligi 50% kogu globaalsest primaarproduktioonist (Longhurst *et al.* 1995). Olgugi et fütoplankton on võrreldes maismaataimestikuga vaevumärgatav, mõjutab fütoplanktoni koosluste struktuur suuresti paljude ainete (sh süsiniku, lämmastiku ja fosfori) biogeokeemilisi ringeid (Litchman *et al.* 2008), on toiduallikaks troofilistele võrgustikele, mängib võtmerolli globaalses kliimaregulatsioonis, süsiniku sekvesteerimises ja hapnikutootmises (Ptacnik *et al.* 2008; Salmaso *et al.* 2012). Fütoplankton on hea mudelsüsteem paljudele kesksetele ökoloogilistele küsimustele vastamiseks oma väiksuse, kiire põlvkondade vahetumise, suure arvukuse ja kerge manipuleeritavuse tõttu laboris (Litchman *et al.* 2008).

Fütoplanktonikooslustes tuleb FM mõju ilmsiks, kui liikidel esinevad erinevad tunnused mõnele keskkonnatingimusele reageerimise või mõne ressursi omandamise suhtes, eriti valguse ja toitainete kasutamises ning vastupanuvõimes herbivooridele (Corcoran & Boeing 2012). Paljud fütoplanktoni tunnused, näiteks pigmendiline koostis, mõne toitaine või vitamiini vajamine, on omased kindlatele evolutsioonilistele liinidele ning seetõttu on fütoplanktoni fundamentaalsed nišid osalt taksonoomiliste piiridega (Litchman & Klausmeier 2008). Seega võib FM fütoplanktoni puhul osaliselt kattuda taksonoomilise mitmekesisusega ning kooslused, kus esinevad liigid mitmest taksonoomilisest rühmast, võivad olla produktiivsemad ja stabiilsemad just tänu funktsionaalsetele erinevustele taksonoomilise rühma tasemel (Corcoran & Boeing 2012). Säärane seos ei pruugi kehtida aga kõigi tunnuste puhul. Näiteks on rohevetikate hõimkonnas väga erinevate eluvormide ja -strateegiatega liike: alates üherakulisest pikoplanktonist (alla 2 μm) kuni pikki filamente ning suuri paljurakulisi kolooniaid moodustavate liikideni (Salmaso *et al.* 2007). Kuigi fütoplanktoni puhul on paljud tunnused taksonoomilistes rühmades

konserveerunud, esineb siiski ka rühmade siseselt palju liikide nišše määravaid lahknemisi, millega tuleb arvestada.

Fütoplanktoni puhul on FM mõõdikutest peamiselt kasutatud funktsionaalsete rühmade meetodit. Fütoplanktoni funktsionaalsel rühmitamisel on seni rakendatud kahesuguseid lähenemisi: liikide koosinemisel põhinevaid ning teisalt funktsionaalseid rühmasid, mis on funktsionaalsete tunnuste alusel eelnevalt paika pandud või klasterdamismeetoditega loodud. Esimeste sekka kuulub ökoloogiliste kategooriate meetod (Reynolds *et al.* 2002), mis seob fütoplanktoni taksoneid nende elupaiga tingimustega, ent ei loo põhjuslikke seoseid fütoplanktonil esinevate tunnuste ja nende mõju vahel ökosüsteemile. Teisi rühmitamisi on fütoplanktoni jaoks loodud mitmeid, valdavalt mageveeliikide (Kruk *et al.* 2010) ning sageli vaid kindlate veekogude elustike alusel (Salmaso *et al.* 2007, Pálffy *et al.* 2013), kasutades kombinatsioone fütoplanktoni morfofunktsionaalsetest tunnustest. Liikide koondamine funktsionaalsetesse rühmadesse toob endaga paraku kaasa informatsioonikao ja pidevate funktsionaalsete tunnuste diskreetsesse struktuuri paigutamise (Villéger *et al.* 2008). Funktsionaalse rühmitamise kasutamise puhul ökosüsteemi protsesside ning mitmekesisuse vahel on enam piiravaid kui kasulikke tahke (Santos *et al.* 2015), mistõttu tuleks eelistada siiski pidevate FM mõõtude kasutamist.

Kuna fütoplanktoni puhul on mitmed tunnused piiritletud taksonoomiliselt, on funktsionaalseid rühmi loodud ka taksonoomia alusel, näiteks on fütoplanktoniliike rühmitatud hõimkondade tasemel (Behl *et al.* 2011; Stockenreiter *et al.* 2013). Kasutatud on ka fütoplanktoni rühmitamist otseselt tema poolt läbi viidavate toimingute alusel, näiteks kaltsifitseerijateks, lämmastiku fikseerijateks, silifitseerijateks ja dimetüülsulfaadi tootjateks (Nair *et al.* 2008). Pidevaid funktsionaalse mitmekesisuse mõõte on rakendatud harva (Vogt *et al.* 2010; Santos *et al.* 2015).

1.4. Fütoplanktoni funktsionaalselt olulised tunnused

Fütoplanktoni puhul on tegu väga mitmekesise ökoloogilise rühmaga, kelle mitmekesisus on pakkunud ainet olulistele ökoloogilistele probleemipüstistustele, näiteks Hutchinsoni planktoni paradoksile (1961). Fütoplanktoni elu veekeskkonnas põhineb suspensioonis elamisel, valguse absorbeerimisel, toitainete omastamisel ja herbivooria vältimisel

(Naselli-Flores 2013), millest tuleneb nende teguritega seonduvate tunnuste olulisus fütoplanktoni ökoloogias. Oluliste funktsionaalsete tunnuste sekka kuuluvad füsioloogilised, morfoloogilised või elukäiguga seotud tunnuseid, näiteks ressursikasutamise võimekus, käitumine ning paljunemine (Behl *et al.* 2011).

Fütoplanktoni liikide funktsioone oleks tõhus uurida nende funktsionaalsete tunnuste, näiteks kasvukiiruse, maksimaalse toitainete omastamise kiiruse või toitainete omastamise poolküllastuskonstandi alusel (Litchman *et al.*, 2008). Selline info on aga enamike liikide kohta kättesaamatu ning mitte ka tingimata vajalik, kuna suure osa funktsionaalsete omaduste varieerumisest võib selgitada lihtsate morfoloogiliste tunnuste abil. Morfoloogilised tunnused on tugevalt seotud funktsionaalsete omadustega, näiteks kasvu- ja vajumiskiirusega, vastupanuvõimega herbivooriale, populatsiooni arvukuse ning biomassiga (Kruk *et al.* 2010). Fütoplanktoni funktsionaalsete tunnuste seas on morfoloogilised omadused seega kasulikuks algpositiooniks mõistmaks nende suhteid elukeskkonnaga ning sealsete protsessidega.

Fütoplanktoni puhul peetakse suurust juhtivaks tunnuseks. Fütoplanktoni rakusuurused varieeruvad üle nelja suurusjärgu ja nende mass üle seitsme suurusjärgu, mis on võrreldav erinevusega mooni ja tamme vahel (Naselli-Flores 2013). Selline mitmekesisus viitab, et fütoplanktonil ei esine universaalset parimat suurust, vaid et muutuvate valikusurve all osutuvad kasulikuks erinevad mõõtmed (Litchman *et al.* 2010). Suuruse olulisus seisneb suuresti pöördvõrdelises seoses maksimaalse metabolismi kiiruse ja organismi suuruse vahel (Finkel *et al.* 2009), mis annab eelise väikeserakulistele plankteritele. Rakusuurusest, väljendatuna raku pindala, raku ruumala või maksimaalse lineaarmõõtme kaudu (Reynolds & Huszar 2002), sõltuvad nii maksimaalne toitainete omastamise kiirus, toitainete omastamise poolküllastuskonstant, toitainete difusiooni kiirus, valguse omastamise efektiivsus, klorofüllü või toitainete sisaldus rakus, vajumiskiirus, populatsiooni suurus ning ka troofilised suhted (Finkel *et al.* 2009). Hõljuvuse suhtes on samuti eelis väikeserakulistel plankteritel: Stokesi seaduse järgi on vajumiskiirus ümara kujuga planktoniraku puhul proportsionaalne raku raadiuse ruuduga. Suuremate rakkudega fütoplanktonite eeliseks on seevastu väiksem vastuvõtlikkus herbivooriale (Stanca *et al.* 2013) ning võime varuda rakku rohkem toitaineid, mis teeb nad toitainekitsikuses konkurentsivõimelisemateks (Alejandra Paredes *et al.* 2011).

Lisaks fütoplanktoni rakusuurusele on oluline ka raku kuju antud suuruse juures. Mõnedel suurerakulistel vetikatel on pikenenud kuju, et suurendada oma eripinda ehk pinda ruumalaühiku kohta (Stanca *et al.* 2013). Pikenenud rakud suudavad sama ruumalaga ümarate rakkudega võrreldes omastada tõhusamalt toitaineid ning maksimaliseerida kloroplastide paljastatust valgusele (Litchman *et al.* 2010; Stanca *et al.* 2013). Niisamuti tagab suurem eripind suurema hõõrdumispinna ruumala kohta, luues seega vormilise vastupanu settimisele (Reynolds 2006).

Kõik fütoplankterid on fotoautotroofid, millest tuleneb valguse neelamisega seotud tunnuste olulisus fütoplanktoni funktsioonide vaatlemisel. Valguse ajalis-ruumiline kättesaadavus nii kvaliteedi (spektraalse koostise) kui ka kvantiteedi poolest võib olla väga erinev, isegi veekogude pelagiaali näiliselt homogeenses keskkonnas (Behl *et al.* 2011), mistõttu on fütoplanktonil palju pigmente, et taolises olukorras kõige efektiivsemalt toime tulla. Põhiliseks fotosünteetiliseks pigmendiks on fütoplanktonil klorofüll: a. Kaaspigmentid ehk fükobiliinid, karotenoidid, klorofüllid b ja c, suurendavad kasutatava valguse spektri ulatust, neelates valgust komplementaarselt klorofüll a neeldumisalaga (Litchman *et al.*, 2008). Pigmentide sisalduse alusel saab fütoplanktonitaksonid jagada nelja rühma: tsüanobakterid (sisaldavad klorofüllid a ja fükobiliine), rohevetikad ja euglenofüüdid (sisaldavad klorofüllid a ning b), heterokondid, dinoflagellaadid ja haptofüüdid (sisaldavad klorofüllid a ning c), krüptofüüdid (sisaldavad klorofüllid a, c ning fükobiliine) (Pálffy *et al.* 2013). Kuna erinevate pigmentide sisaldus on kõrgete taksonite seas konserveerunud tunnus, võib komplementaarsust valguse kasutamises hinnata ka vaid taksonoomilise kuuluvuse alusel (Striebel *et al.* 2009). Mitmekesisetes fütoplanktonikooslustes leiduv suur hulk fotosünteetiliselt aktiivseid pigmente võimaldab olemasolevaid valgusolusid tõhusamalt kasutada (Stockenreiter *et al.* 2013), millest on osalt tingitud fütoplanktoni mitmekesisuse ja primaarproduktiooni positiivne seos (Striebel *et al.* 2009).

Fütoplanktoni konkurentsisis on oluline ka alternatiivsete toitainelike kasutamise võime. Näiteks esineb niitjatel tsüanobakteritel ning mõnedel sümbiootilisi tsüanobaktereid omavatel plankteritel võime lämmastikku fikseerida (Litchman *et al.*, 2008). Miksotroofsetel fütoplankteritel esineb aga alternatiivne süsiniku omastamise viis heterotroofsetelt teiste rakkude neelamise näol (Litchman *et al.*, 2008).

Mikro- ja makrotoitained, näiteks lämmastik, fosfor, raud, molübdeen, tsink ja teised, on fütoplanktoni jaoks hädavajalikud ressursid, lisaks neile vajavad ränivetikad ja silikoflagellaadid ka räniühendeid (Litchman *et al.*, 2008). Kuigi ränipantsri moodustamine on teistest materjalidest kestadega võrreldes vähem energiakulukas (Martin-Jézéquel *et al.* 2000), võivad need kiirendada veekogu valgustatud tsoonist väljasettimist (Salmaso *et al.*, 2007).

Viburid võimaldavad plankteritel kindlas suunas liikuda ja muuta oma positsiooni veesambas, samas kui viburita rakud (näiteks ränivetikad) on Stokesi seaduse meelevallas (Kjørboe 1993). Viburite omamine on eriti vajalik veekogude kihistumise tingimustes, mil vee turbulentsist ei piisa fütoplanktonirakkude hõljumas püsimiseks (Alejandra Paredes *et al.*, 2011). Lisaks sellele võib liikumine iseenesest muuta planktereid võimekamateks toitainekonkurentideks: liikudes vahetub rakku ümbritsev toitainetest ammendunud vee piirkiht kiiremini ning sellele lisaks suureneb toitainete omastamise kiirus toitainemolekulide advetiivse transpordi tõttu rakupinnale (Kjørboe 1993).

2. Meetodid

Antud uurimuse teostasin suures osas iseseisvalt, juhendaja Kalle Ollilt saadud teoreetiliste ja praktiliste nõuannete abil. Juhendajaga arutledes sündis katse ülesehituse idee ja teostus ning juhendaja koostas ka juhise, millele toetudes ja mida arendades viisin läbi andmeanalüüsi.

2.1. Uurimisobjektid

Uurimisobjektideks olid mitte-akseenilised fütoplanktoni puhaskultuurid. Katsetes kasutasin seitset fütoplanktoniliiki: kaht rohevetikat *Monoraphidium contortum* Komàrková-Legnerová, 1969 ja *Brachiomonas submarina* Bohlin, 1897, ränivetikat *Thalassiosira pseudonana* Hasle & Heimdal, 1970, haptofüüte *Isochrysis galbana* Parke, 1949 ja *Diacronema lutheri* Bendif & Véron, 2011, vaguviburlast *Heterocapsa triquetra* (Ehrenberg) F. Stein, 1883, krüptomonaadi *Rhodomonas salina* (Wislouch) D. R. A. Hill & R. Wetherbee, 1989. Kasutasin kaheksat antud liikide kontekstis asjakohast ning liikide konkurentsivõimega seotud tunnust (tabel 1), et arvutada funktsionaalse mitmekesisuse indekseid.

Tabel 1. Funktsionaalse mitmekesisuse indeksite arvutamiseks kasutatud liikide funktsionaalsete tunnuste väärtused. Mikso- miksotroofia (0 - ei esine, 1 – esineb, sama edaspidi); Si- räni kasutamise võime; liikuvus; fūko, chl_b, chl_c- vastavalt fotosünteesiliste pigmentide fūkobiliini, klorofüll b ja klorofüll c esinemine; suurus- keskmine rakuläbimõõt (µm); S/V- eripind (µm⁻¹).

	mikso	Si	liikuvus	fūko	chl _b	chl _c	suurus	S/V
<i>T. pseudonana</i>	0	1	0	0	0	1	4,44	1,83
<i>I. galbana</i>	0	0	1	0	0	1	4,81	1,5
<i>D. lutheri</i>	0	0	1	0	0	1	6,25	1,15
<i>B. submarina</i>	0	0	1	0	1	0	5,45	3,29
<i>M. contortum</i>	0	0	0	0	1	0	4,62	9,1
<i>R. salina</i>	0	0	1	1	0	1	6,69	1,45
<i>H. triquetra</i>	1	0	1	0	0	1	9	0,35

Mikstroofia esineb antud valimis fakultatiivselt vaid liigil *H. triquetra* (Legrand *et al.* 1998) ning selle olulisus seisneb alternatiivsete toiduallikate tarbimise võimes (Litchman & Klausmeier 2008). Räni kasutamise võime, mis on omane ränivetikale *T. pseudonana* (Graham & Wilcox 2000), võib anda konkurentsiseelise, kuna ränivetikatel kalduvad olema märkimisväärselt kõrgemad toitainete omastamise maksimaalsed kiirused kui teistel rühmadel: nad on nn kiirusspetsialistid ning saavad kiirelt omandada toitainevoo (Litchman 2007). Liikumist võimaldav vibur, mis esines antud uurimuses viiel liigil, on biomassi tootmise seisukohalt tähtis, aidates rakku ümbritsevat toitainetest ammendunud vee piirkihti kiiremini vahetada ja soodustada nii toitainete kättesaadavust (Kjørboe 1993). Erinevad fotosünteetiliselt aktiivsed pigmendid neelavad valgust erinevatel lainepikkustel ning koos esinedes tagavad komplementaarse valguse kasutamise (Striebel *et al.* 2009). Klorofüll c on fütoplanktonirühmade seas laialt levinud ning seda esineb antud uurimuses neil juhtudel, kui ei esine klorofüll b (Graham & Wilcox 2000). Klorofüll b esineb proklorofüütide, eugleniidide ning rohevetikate puhul (Graham & Wilcox 2000), antud uurimuses kahel rohevetikaliigil. Fükobiliine leidub vaid tsüanobakteritel ja krüptofüütidel (Graham & Wilcox 2000), nende seas liigil *R. salina*.

Rakusuurust mõõtsin käesolevas töös CASY® automaatse rakuloenduriga (mudel TT, Schärfe Systems, Reutlingen, Saksamaa). Kuigi kõigi liikide puhul on tegu nanofütoplanktoniga (kuuluvad suurusklassi 2-20 µm) (Reynolds 2006), erinevad suurima (*H. triquetra*) ja väikseima liigi (*T. pseudonana*) läbimõõdud enam kui kahekordselt. Kaasasin tunnuste sekka ka nii kujust kui ka suurusest sõltuva tunnuse: pindala ja ruumala suhte ehk eripinna. Pindala ja ruumala arvutasin Sun ja Liu (2003) ning Hillebrand ja Dürselen (1999) kirjeldatud valemite alusel, võttes aluseks rakkude mõõtmete suhted ning CASY® rakuloenduri väljastatud andmed keskmisest rakusuurusest kooslustes.

2.2. Kasvutingimused

Eelkasvasin vetikaid alandatud lämmastiksisaldusega (100 µM) L1 söötmes (Andersen 2005) 17°C juures 100 ml Erlenmeyer kolbides Termaks kasvukambris (Termaks AS, Norra), kus oli valgustugevuseks 200 µmol m⁻²s⁻¹, valgustsükli pikkuseks 16 tundi ning pimedatsükli pikkuseks 8 tundi. Söötme valmistasin Soome lahest võetud mereveest,

mille filtreerisin Whatman® GFC filtritega (nominaalne poori suurus 1,2 µm). Seejärel lisasin veele L1 söötmele vastava hulga toitaineid, ning autoklaavisin söötme 120°C juures.

Katseperioodil asetasin vetikakooslused ühtlase temperatuuri (17°C) tagamiseks termostateeritud vesivanni. Katseperioodil oli valgustugevuseks 40-50 µmol m⁻²s⁻¹ ning valgustsüklid samad inkubaatoris olnutega. Katses kasutasin vähendatud lämmastikusisaldusega (60 µM) L1 söödet, tagamaks, et vetikate kasvu statsionaarne faas saabuks lämmastiku limitatsiooni tõttu ja rakutihedus statsionaarses faasis ei oleks nii kõrge, et põhjustada fütoplanktonil enesevarjutamist. Katsekolbe loksutasin korra päevas, et nende sisu enne proovivõttu homogeniseerida. Katse toimus 50 ml kolbidega, mis olid 30 ml ulatuses täidetud vetikakultuuriga ja suletud silikoonkorkidega. Silikoonkorke läbistasid süstlanõelad, mille kaudu toimus kultuuride gaasivahetus, võeti proove ning lisati värsket söödet. Gaasivahetuseks pumbati akvaariumipumbaga eelnevalt filtreeritud (poorisuurusega 0,2 µm) steriilne õhk läbi süstlanõela kolbi, õhk väljus läbi teise nõela. Söödet ei aereeritud, kuna pidev turbulents võinuks häirida viburiga vetikate kasvu. Kooslustele lisati automaatse söötmejagajaga (ISMATEC PNC peristaltiline pump) pidevalt värsket söödet 5 ml (1/6 kultuuri ruumalast) ööpäevas. Sama koguse kultuuri (5 ml) eemaldas iga päev mõõtmisteks. Katseühikud toimisid seega poolkemostaatidena, kus värsket söödet lisandus pideva voona, kuid kultuuri eemaldati kord päevas. Nii vältisin akuutse toitainepuuduse teket ning tagasin vajaliku vedeliku hulga proovivõtmisteks.

2.3. Katse ülesehitus

Seitsmest liigist on võimalik moodustada 127 erineva liigikombinatsiooniga kooslust. Katse mahu piiranguks osutus 48 kooslust, mille valisin võimalikult 127 põhimõttel, et iga liigirikkuse tase (1-7 liiki) oleks võimalikult võrdselt esindatud. Esineda sai vaid üks 7-liigiline kooslus, seitse 1- ja 6-liigilist kooslust. Seega jaotasin ülejäänud võimalused teiste liigirikkuse tasemete vahel võimalikult võrdselt ning lõin kaheksa 2-liigilist, kaheksa 3-liigilist, üheksa 4-liigilist ning kaheksa 5-liigilist kooslust. Koosluste liigilist koosseisu võib näha lisas 1.

Katse teostasin kolmes 8-päevases osas, igas osas oli korraga katses 18 juhuslikult valitud kooslust kolmes replikatsioonis. Kontrollid teostasin monokultuuridega kolmes korduses L1 (nitraadi kontsentratsioon 880 μM) söötmes. Kontrollide roll oli näidata, et kõik katsesse võetud kultuurid kasvavad antud katse tingimustes ootuspäraselt, ning et suurema nitraadisisalduse juures kasvanud kontrollide rakutihedus on silmnähtavalt suurem kui manipulatsioonide oma. See näitab, et rakutiheduse platoo saabus manipulatsioonides lämmastiku limitatsiooni tõttu.

Katseks ettevalmistamisel jälgisin vetikate füsioloogilist seisukorda, mõõtes nende fluorestsentssaagist (Fv/Fm) Phyto-PAM fütoplanktoni analüüsijaga (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Saksamaa). Fluorestsentssaagist mõõtes tagasin, et kõik katsesse läinud kultuurid olid heas füsioloogilises seisundis (mille indikaatoriks oli kõrge Fv/Fm). Katse alguses lisasin inokulumid vastavalt CASY® rakuloenduri rakutiheduse näitudele: igas katseüksuses oli katse alguses sama palju rakke ning mitmeliigilistes kooslustes oli liikide arvukus võrdne. Võrdse rakutiheduse eelistamisega võrdsetele biomassidele inokulumide lisamisel üritasin vähendada võimalust, et väikeserakulised ja kiirekasvulised liigid asuksid kooslustes varakult domineerima.

Kultuuride saagikuse (mõõdetuna femtoliitrites ehk 10^{-15} liitrites ml kohta) ja rakutiheduse (rakku ml^{-1}) mõõtmiseks kasutasin igapäevaselt CASY® rakuloendurit. Kooslused saavutasid saagikuse tootmises statsionaarse faasi ehk platoo harilikult 5.-6. katsepäeval, pärast mida jäi koosluste saagikus katse lõpuni sarnasele tasemele. Andmeanalüüsis kasutasin viimasel katsepäeval mõõdetud saagikust ja andmeid koosluste keskmiste rakusuuruste kohta.

2.4. Kasutatud mitmekesisusindeksid

Funktsionaalse mitmekesisuse väljendamiseks valisin dendrogrammi (FDend) harude pikkuste summa indeksi (Petchey & Gaston 2006; Mouchet *et al.* 2008) ning kolm erinevaid mitmekesisuse tahke uurivat indeksit: funktsionaalse rikkuse (FR), funktsionaalse divergentsi (FD) ning funktsionaalse ühtluse (FÜ) (Mason *et al.* 2005; Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010). FDend ja FR on sageli tugevas positiivses korrelatsioonis liigirikkusega, FÜ ning FD mitte (Schleuter *et al.*, 2010). Sellegipoolest ei

ole kaks esimest indeksit triviaalselt liigirikkusega seotud, mis tähendab, et nende indeksite seos liigirikkusega ei ole üksühene (Villéger *et al.* 2008). Funktsionaalsete rühmade rikkuse arvutamine, mida fütoplanktoni puhul valdavalt kasutatakse, osutus antud juhul väikese liikide hulga tõttu põhjendamatuks ega leidnud kasutust.

FD, FÜ ja FR arvutamiseks kasutasin statistikaprogrammi R jaoks loodud paketti „FD“ (Laliberté & Shipley 2011). FDend arvutamisel kasutasin paketti „ade4“ (Dray & Dufour 2007) ning paketi „picante“ funktsiooni „pd“ (Kembel *et al.* 2010). Kuigi „pd“ on kavandatud algselt üheks fülogeneetilise mitmekesisuse arvutamise variandiks, saab evolutsiooniliste kauguste asemel funktsionaalseid distantse kasutades arvutada sama funktsiooni alusel ka FDend indeksit. Fülogeneetilise mitmekesisuse (FüLM) arvutamiseks rakendasin paketi „picante“ funktsiooni „mpd“ (Kembel *et al.* 2010), mis näitab keskmisi fülogeneetilisi kaugusi igas koosluses.

Funktsionaalse mitmekesisuse indeksite mõõtmisel andsin Goweri distantssimöödiku vahendusel kolmele pigmentile 1/3 kaalust, et vältida pigmentide olulisuse ülehindamist indeksite arvutamisel. Funktsionaalse ühtluse ja divergentsi arvutamisel võinuks kaasata ka liikide arvukusi kooslustes, ent antud töös seda ei tehtud ning liikide arvukused loeti vaikimisi võrdseks. Isegi arvukustega kaalumata kirjeldavad antud indeksid liikide jaotumist tunnuseruumis.

Funktsionaalse mitmekesisuse indekseid ei saanud arvutada iga liikide arvuga koosluste puhul. Dendrogrammi puhul olid indeksi väärtuste arvutamine võimalik alates 2-liigilistest kooslustest. Funktsionaalset rikkust, funktsionaalset ühtlust ning funktsionaalset divergentsi sai hinnata alles alates 3-liigilistest kooslustest. Fülogeneetilisel mitmekesisusel puudusid väärtused vaid monokultuurides.

2.5. Andmeanalüüs

Kõik statistilised analüüsid teostasid statistikaprogrammis R. Kõigi mitmekesisusindeksite seost koosluste saagikusega uurisin regressiooni abil, mille mudelite kohasust analüüsisin gvlma meetodil (Global Validation of Linear Model Assumptions) (Pena & Slate 2014), mis

hindab mudeli jaotuse ebasümmeetrilisust, järsakust, seose funktsiooni ning jääkide muuthajuvust.

Kuna andmetes esines lineaarregressiooni puhul jääkide hajuvuse heteroskedastilisus, kasutasin GLS meetodit, mis võimaldab arvestada jääkide hajuvuse struktuuri. Selleks kasutasin paketi „nlme“ funktsiooni „gls“ (Pinheiro *et al.* 2013). Hajuvusstruktuuride vahel valimisel võtsin arvesse erinevate mudelite Akaike informatsioonikriteeriumi (AIC) suurust, eelistades samade andmete põhjal erinevate jääkide hajuvuse struktuuridega arvutatud regressioonide puhul väikseima AIC tulemusega mudeleid. Väljendamaks indekse seost saagikusega kasutasin GLS regressiooni jääkide hajuvuse struktuuri varPower (Zuur *et al.* 2009). Analüüsid teostasid standardiseeritud indekse väärtustega (keskmiseks 0 ja standarhälbeks 1) ning logaritmitud saagikuse väärtustega.

Ületootlikkuse tuvastamiseks kooslustes võrdlesin koosluste katse lõpuks saavutatud saagikust nendes sisalduvate liikide kõige produktiivsema liigi monokultuuri replikaatide saagikuste keskmisega. Kui koosluse saagikus oli kõrgem kui leitud keskmine, loeti kooslus ületootlikuks.

Viimaks uurisin, kas kasutatud tunnustel on iseseisvalt olulist mõju koosluste saagikusele. Kui tunnus oli pidev, standardiseerisin selle tõusude võrreldavaks muutmiseks. Koosluste keskmise eripinna leidmiseks kasutasin tunnuste tabelis leidunud väärtusi ning võtsin keskmise väärtuse kõigi liikide eripinna suurusest, kes koosluses esindatud olid. Koosluste binaarsete tunnuste mõju saagikusele hindasin t-testi kaudu.

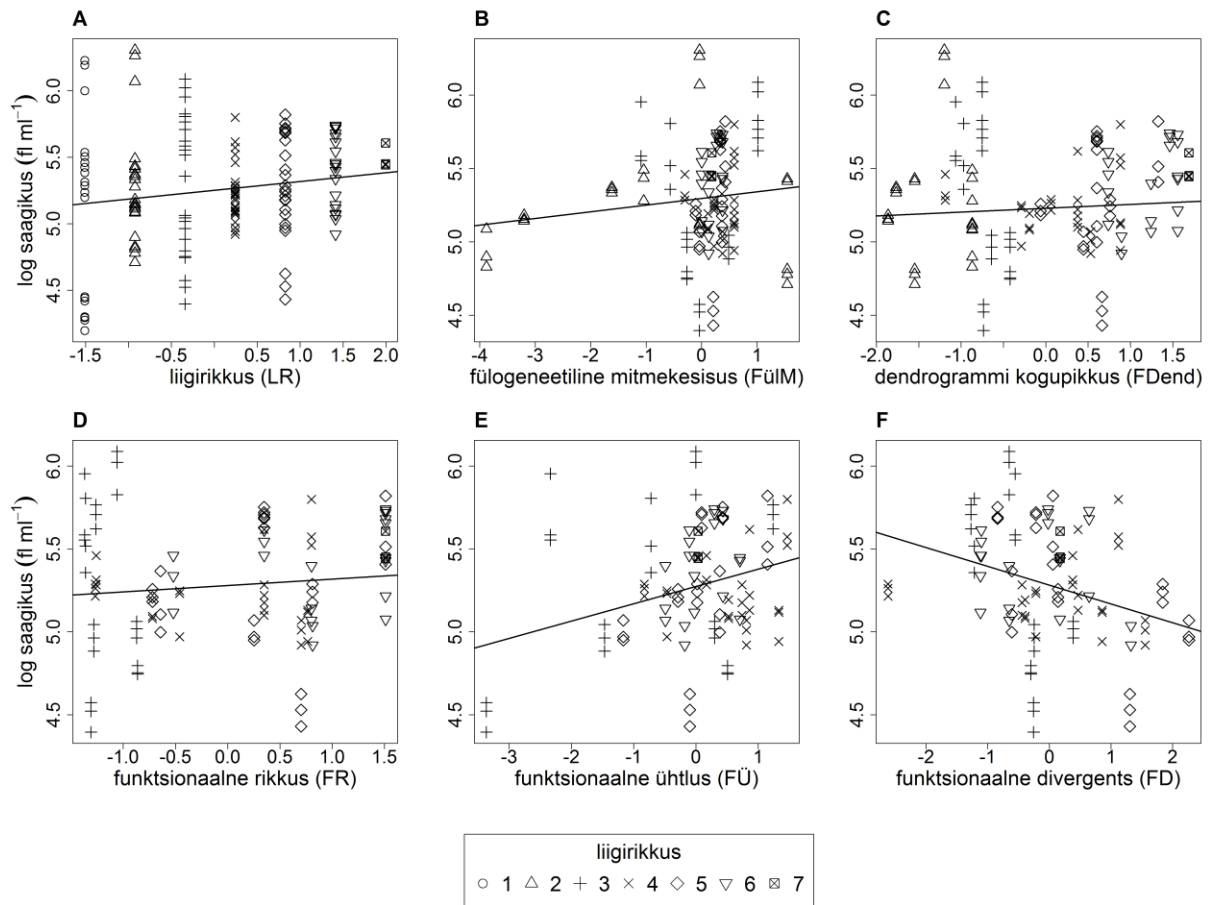
3. Tulemused

3.1. Indeksite seos saagikusega

Fütoplanktonikoosluste katse lõpus mõõdetud saagikused sõltusid GLS regressiooni tulemuste kohaselt statistiliselt olulisel tasemel kahest indeksist kuuest (tabel 2): funktsionaalsest ühtlusest (FÜ) ning funktsionaalsest divergentsist (FD). Liigirikkus (LR), funktsionaalne rikkus (FR), fülogeneetiline mitmekesisus (FüM) ja dendrogrammi harude pikkuste summa (FDend) olid saagikusega positiivses, ent mitte olulises seoses (joonis 2 ning tabel 2). Üldiselt tõusis saagikus indeksite väärtuse kasvades, ent erandiks oli FD, mille seos saagikusega oli negatiivne.

Tabel 2. GLS regressiooni tulemused mitmekesisusindeksite standardiseeritud väärtuste ($SD=1$, $\bar{x}=0$) seosest fütoplanktonikoosluste logaritmitud lõpliku saagikusega. Lühendid: LR-liigirikkus; FüM-fülogeneetiline mitmekesisus; FDend- funktsionaalne dendrogramm; FR- funktsionaalne rikkus; FÜ- funktsionaalne ühtlus, FD- funktsionaalne divergents; N- analüüsi kaasatud replikaatide arv; DF- vabadusastmete arv.

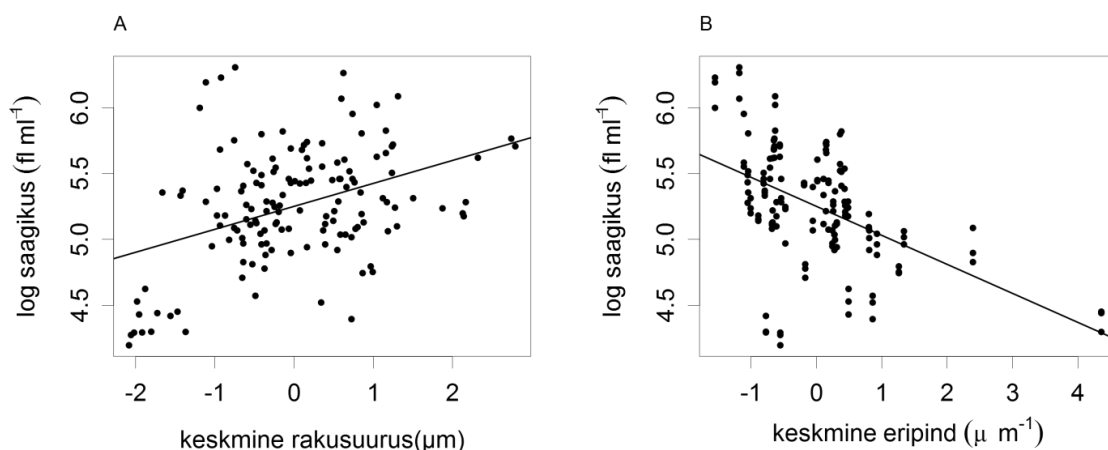
	N	DF	tõus	SE	t	p
LR	144	142	0,066	0,039	1,66	0,098
FüM	123	123	0,045	0,028	1,59	0,113
FDend	123	123	0,026	0,041	0,631	0,529
FR	99	97	0,038	0,038	0,998	0,320
FÜ	99	97	0,104	0,031	3,267	0,001
FD	99	97	-0,113	0,031	-3,607	0,0005



Joonis 2. Fütoplanktonikoosluste lõplikud saagikused kuue mitmekesisusindeksi standardiseeritud (SD=1, \bar{x} = 0) väärtustel. Sirged esindavad GLS-regressiooni tulemusi. Liigirikkuse tasemed on esindatud erinevate sümbolite näol kõigi indeksite graafikutel.

3.2. Tunnuste seos saagikusega

Uurides tunnuste iseseisvat efekti saagikusele selgus, et saagikust olulisest mõjutanud tunnuseid leidis nii pidevate kui binaarsete tunnuste seas. Saagikus sõltus lineaarregressiooni tulemuste alusel oluliselt ja positiivselt koosluse keskmisest standardiseeritud rakuuurusest ($R^2=0.15$, $b=0.17$, $df=142$, $F=26.8$, $p<7*10^{-7}$), nagu võib näha ka jooniselt 3. Saagikus vähenes standardiseeritud eripinna suurenedes lineaarregressiooni tulemuste kohaselt olulisel määral ($R^2=0.2$, $b=-0.2$, $df=142$, $F=48$, $p=1*10^{-10}$).



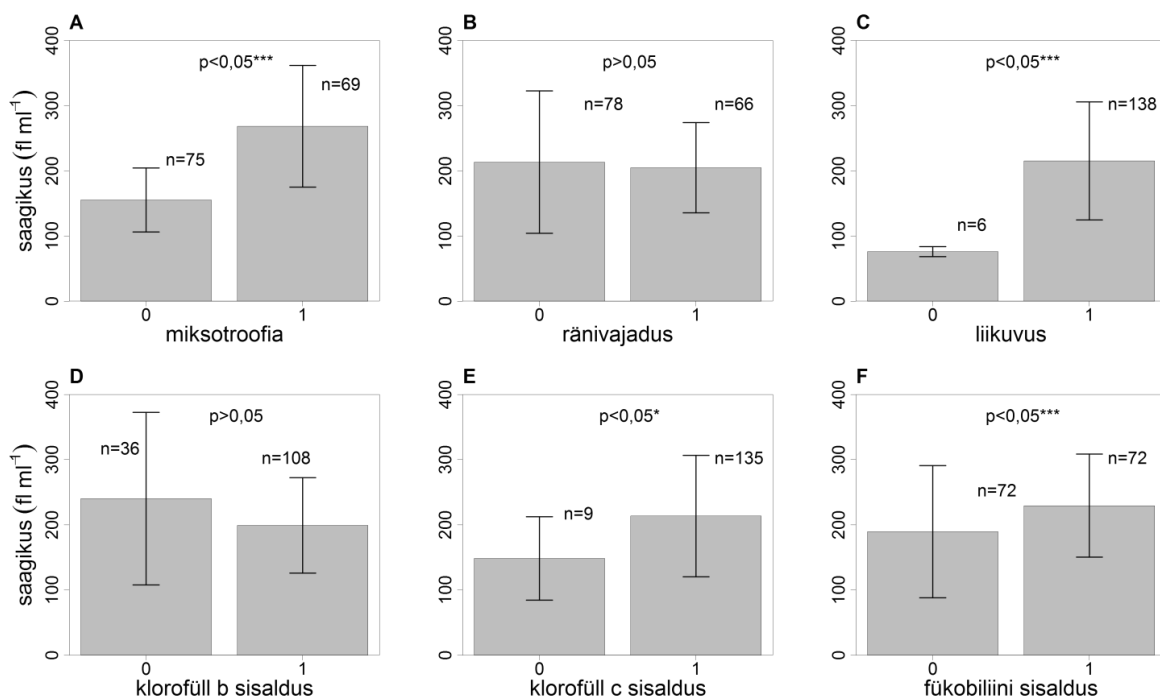
Joonis 3. Fütoplanktonikoosluste lõplike saagikuste seos A) koosluste keskmise rakusuuruse ning B) koosluste keskmise eripinna standardiseeritud ($SD=1$, $\bar{x}= 0$) väärtustega. Sirged esindavad lineaarregressiooni tulemusi.

Regressioonimudelite (lineaarregressiooni ja GLS regressiooni) abil leitud seoste tugevusi võrdlesin tõusude absoluutväärtuse alusel (tabel 3), mida võimaldas sõltumatu muutuja standardiseerimine analüüsides. Võrdlust sai teostada alates 3-liigilistest kooslustest, kuna väiksema liigirikkusega kooslustes puudusid FR, FÜ ning FD väärtused. Tugevaim seos saagikusega esines eripinnal, millele järgnesid rakusuurus ning FD. Kõige nõrgem seos saagikusega esines FR puhul.

Tabel 3 Töös kasutatud mudelite seoste tugevuse võrdlus alates 3-liigilistest ($N=99$) kooslustest. Sõltuva muutuja saagikuse väärtused on analüüsides logaritmitud, pidevad sõltumatud muutujad tõusude võrdlemise võimaldamiseks standardiseeritud ($SD=1$, $\bar{x}= 0$). Lühendid: lm-lineaarregressioon.

	analüüs	tõus	SE	t	F	p
LR	GLS	0,04	0,03	1,1	-	0,26
FülM	GLS	0,06	0,03	1,8	-	0,07
FDend	GLS	0,039	0,04	0,9	-	0,34
FR	GLS	0,038	0,03	0,9	-	0,320
FÜ	GLS	0,1	0,03	3,2	-	0,001
FD	GLS	-0,11	0,03	-3,6	-	0,0005
rakusuurus	lm	0,13	0,03	3,4	12,2	0,0007
eripind	lm	-0,35	0,04	-8,1	65,9	$1,5 \cdot 10^{-12}$

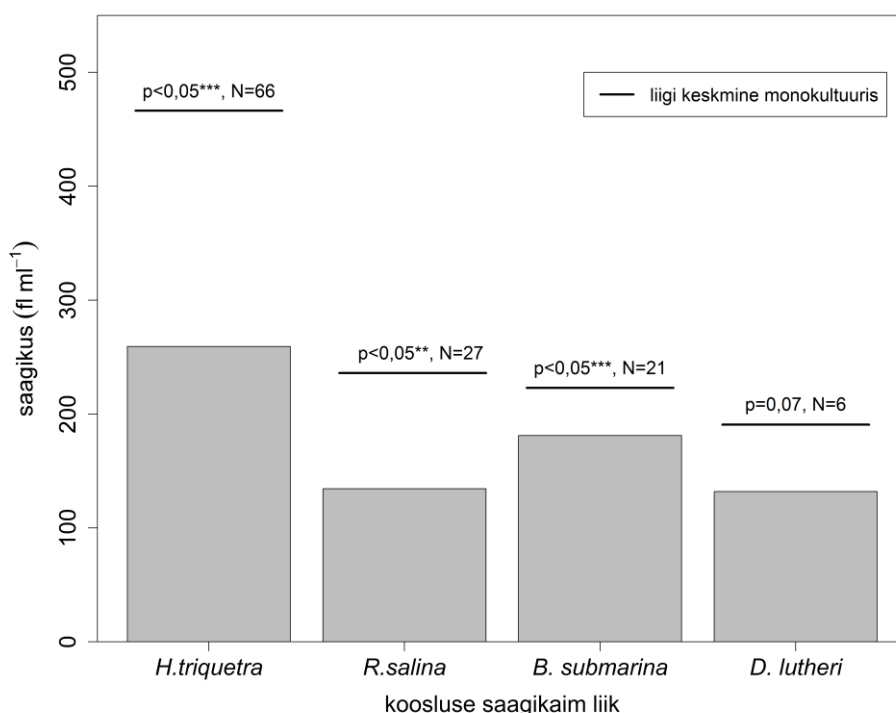
Töös vaadeldavaid binaarseid tunnuseid sisaldanud või mitte sisaldanud koosluste keskmiste saagikuste võrdlus on välja toodud joonisel 4. Miksotroofe (antud töös *H. triquetra*) sisaldanud koosluste keskmine saagikus oli oluliselt suurem neid mitte sisaldanud kooslustest. Niisamuti ületas fükobiliini sisaldava liigiga (antud töös *R. salina*) koosluste keskmine saagikus oluliselt antud pigmenti mitte sisaldavate liikidega koosluste keskmist saagikust. Liikuvus, mis esines küll enamikel kooslustest, andis kõrgema keskmise saagikuse suhtes olulise eelise seda omanud kooslustele. Klorofüll b, mis sisaldus kahes rohevetikaliigis, oli saagikuse seisukohalt pigem pärssiva mõjuga, kuid erinevus ei olnud statistiliselt oluline. Klorofüll c sisaldanud kooslustel kaldusid olema oluliselt kõrgemad saagikuse väärtused kui neid mitte sisaldanud kooslustel. Räni kasutamise võime puhul ei olnud võimalik tuvastada olulist erinevust koosluste vahel, millele antud tunnus omane oli ning millel seda ei leidunud.



Joonis 4. Fütoplanktonikoosluste lõpliku saagikuse keskmiste väärtuste võrdlus vaadeldud binaarseid tunnuseid sisaldanud (1) või neid mitte sisaldanud (0) kooslustes. Piirid tähistavad ± 1 standardhälve ulatust.

3.3. Ületootlikkus kooslustes

Ületootlikkus esineb, kui mitut liiki sisaldava polükultuuri saagikus ületab temas sisalduvate liikide kõige tootlikuma liigi monokultuuri saagikuse. Antud uurimuses esines ületootlikkust vaid marginaalselt kahel replikaadil kokku 121 polükultuuri replikaadist, mis koosnesid liikidest *H.triquetra* ning *R. salina*. Kõige tootlikumaks liigiks oli *H. triquetra*, mille keskmine saagikus monokultuuris (466 fl ml^{-1}) oli vaatamata juba mainitud kahele replikaadile oluliselt suurem võrreldes teiste seda liiki sisaldavate polükultuuridega (joonis 5). Kuna kõik kooslused ei sisaldanud liiki *H. triquetra*, võrdlesin ülejäänud polükultuuride saagikusi neis sisalduvate liikide monokultuuride replikaatide keskmise väärtusega. Sama soodumus jätkus polükultuuride puhul, mille tootlikumaks liigiks monokultuuris olid *R. salina* ning *B. submarina*: monokultuuride keskmine saagikus oli olulisemalt suurem neid sisaldanud polükultuuride omast. Seevastu *D. lutheri*, mis oli monokultuuri keskmiselt saagikuselt liikidest neljas, saagikus monokultuurina ei olnud oluliselt erinev temaga võrreldud polükultuuride saagikusest.



Joonis 5. Polükultuuride keskmine saagikus (tulpadena) võrreldes nendes sisalduva monokultuuris kõige tootlikuma liigi saagikusega t-testi tulemusel. Koosluse monokultuurina saagikamate liikide maksimaalsed saagikused on joonisele märgitud joontena: *H. triquetra* 466 fl ml^{-1} , *R. salina* 236 fl ml^{-1} , *B. submarina* 223 fl ml^{-1} , ning *D. lutheri* 190 fl ml^{-1} .

4. Arutelu

4.1. Mitmekesisusindeksite seos koosluste saagikusega

Saagikuse olulisteks mõjutajateks indeksite seas osutusid positiivse efektiga funktsionaalne ühtlus ning negatiivse efektiga funktsionaalne divergents. Vaatamata sellele, et antud töös ei võetud indeksite puhul arvesse liikide arvukusi, peegeldavad saadud väärtused siiski liikide tunnuseruumis paiknemise erinevaid aspekte. FÜ arvutuskäiku liikide arvukusi mitte kaasates mõõdab indeks, kui sarnased on liikide vahemaad tunnuseruumis võimaliku optimaalseima jaotusega, mille puhul kõigi lähimate naaberliikide vahelised distantsid on võrdsed (Schleuter & Daufresne 2010). Suur FÜ näitab seega liikide ühtlast jaotumist, madal aga eraldi liigikobarate esinemist või ebaregulaarset jaotumist tunnuseruumis (Schleuter & Daufresne 2010). Eeldades ühtlast ressursi kättesaadavust niširuumis, näitab madal FÜ niširuumi alakasutust, mis võib avalduda madalama produktiivsuse, madalama stabiilsuse ning suurema võõrliikide sissetungi võimalusena (Mason *et al.* 2005). Antud katses olid madalatel FÜ väärtustel väiksem ka koosluste saagikus. See viitab, et koosluse liikide ühtlane paiknemine tunnuseruumis võimaldas kasutada tõhusamalt kättesaadavate ressursside ulatust koosluste tunnustekomplekti piires ning saagikust seekaudu suurendada.

Eeldades liikide arvukuste võrdsust kooslustes, näitab FD indeks, mil määral on liigid koondunud hõivatud tunnuseruumi äärmustesse (Mason *et al.* 2005). Indeksi väärtus on seda väiksem, mida lähemal liikide väärtused keskmale asuvad, ning seda suurem, mida kaugemal liigid tunnuseruumis üle kõigi liikide arvutatud keskmistest kaugustest asuvad (Schleuter & Daufresne 2010). Kõrge FD näitab seega kõrget nišieristuse määra ja madalat konkurentsi ressurssidele (Mason *et al.* 2005), mis esines antud eksperimendi tulemuste alusel pigem väiksema saagikuse korral. See võib näidata, et komplementaarne ehk nišieristusel põhinev ressursikasutus ei olnud antud katses saagikust määrav.

Funktsionaalse rikkuse indeksid, mille hulka võib lugeda nii funktsionaalse rikkuse kui ka funktsionaalse dendrogrammi (mõlemad osutavad niširuumi kasutamise määrale) (Schleuter & Daufresne 2010), näitasid küll positiivset, ent mitte olulist seost koosluste

saagikusega. See tähendab, et tunnuseruumi hõlmamine iseenesest ei ole niivõrd määrav koosluse lõplikule saagikusele kui liikide tunnuseruumis paiknemise aspektid. FDend-ile nagu ka FR-ile on sageli omane korreleeruvus liigirikkusega (Schleuter & Daufresne 2010), eriti olukorras, kus liikide valim on küllalt heterogeenne ning tunnuste poolest kattumatu. Dendrogrammi harude pikkuste summa ega funktsionaalne rikkus ei pruugi seega antud juhul olla tähenduslikud ja sõltumatud seletajad saagikusele.

Fülogeneetilise mitmekesisuse puhul, mis ei olnud saagikust oluliselt määravaks indeksiks, tõstatus olukord, mil rohkemate liikidega kooslused olid indeksi alusel vähem mitmekesised samu liike sisaldavatest vähemate liikidega kooslustest. Kasutatud indeks väljendab keskmist fülogeneetilist distantssi koosluse liikide vahel (Kembel *et al.* 2010) ning tekitab olukorra, kus indeksi tulemused on adekvaatselt võrreldavad vaid sama liikide arvuga koosluste seas. FülM indeks rikub seega mitmekesisusindeksite monotoonsuse reeglit, mis nõuab, et liikide lisandumisel kooslusesse ei tohi mitmekesisus väheneda, kuid võib jääda samaks (Schweiger *et al.* 2008). Seetõttu ei ole saadud FülM indeksi tulemused antud katse piires eriti kõnekad, kuna koosluste liigilised koosseisud on väga sarnased. Kuigi on olemas ka mitmeid teisi indekseid fülogeneetilise mitmekesisuse väljendamiseks, esineb ka nende puhul suuresti kas siin tõstatunud probleem või siis, vastupidi, liigne korreleeruvus liigirikkusega (Schweiger *et al.* 2008).

Liigirikkus ei olnud oluline saagikuse mõjutaja, nagu ka teised kasutatud indeksid, mis üldiselt liigirikkusega korreleeruvad (FDend, FR (Schleuter & Daufresne 2010)). Sellistest tulemustest võib järeldada, et funktsionaalne mitmekesisus, pigem kui liigirikkus, määrab ja seletab koosluse saagikust. Kuigi liigirikkust on traditsiooniliselt seostatud kõrgema bioproduktiooniga, leidub ka tõendeid, et enamuse sellest mõjust võib seletada funktsionaalse mitmekesisuse ja funktsionaalse identiteedi efektidele tuginedes (Mouillot *et al.* 2011). Minu katses osutusid oluliseks sellised saagikuse seosed funktsionaalse mitmekesisuse indeksitega, mis ei kirjeldanud, kui suure osa tunnuseruumist liigid enda alla hõlmasid, vaid kuidas nad tunnuseruumis paiknesid.

4.2. Pidevate tunnuste seos saagikusega: alatootlikkuse põhjused

Standardiseeritud muutujate tõusude alusel, mida sai arvutada alates 3-liigilistest kooslustest, osutusid tugevaimateks eripinna ning rakusuuruse seosed saagikusega, millele järgnesid FÜ ja FD efektid. Antud liikide valimi puhul osutusid seega kaks suure seletusvõimega tunnust saagikust tugevamalt määravaks kui erinevad mitmekesisusindeksid. Iseseisvate tunnuste ja ökosüsteemi protsesside seoste vaatlemine võibki teatud olukordades osutada ökosüsteemi toimimist paremini väljendavaks kui seoste otsimine mitte eriti oluliste tunnuste kombinatsiooni põhjal arvatud indeksite kaudu (Leps *et al.* 2006).

Suurust, väljendatuna kas pindala, ruumala või (nagu ka antud töös) suurima lineaarmõõdme kaudu, saab pidada fütoplanktoni puhul juhtivaks tunnuseks, mis on võimsaks ennustajaks fütoplanktonikoosluste toimimisele (Reynolds & Huszar 2002). Paljud aspektid fütoplanktoni ökoloogias on mõjutatud just rakusuuruse poolt. Nagu ka teiste organismide puhul, suureneb fütoplanktonitel maksimaalne kasvukiirus (biomassi suurenemine biomassi ühiku kohta) rakusuuruse vähenedes (Kruk *et al.* 2010). Fütoplanktoni suurus mõjutab ainevahetuse taset (kasvu- ning fotosünteesi kiirust), valguse neeldumise määra, toitainete difusiooni, omastamist ning nõudlust, vajumiskiirust, maksimaalset arvukust ning vastuvõtlikkust herbivooriale (Finkel *et al.* 2009). Rakusuurus on üldjoontes pöördvõrdelises seoses eripinnaga, mistõttu saab nende tunnuste mõjusid vaadelda koos.

Eripinna ning rakusuuruse seos kehtib ka seoste puhul fütoplanktoni arvukuse ning biomassiga: arvukus kasvab eripinna suurenedes ja kahaneb suurima lineaarmõõdme kasvades, samas kui koosluse biomass suureneb suurima lineaarmõõdu kasvades, ent väheneb eripinna kasvades (Kruk *et al.* 2010). Säärane seos võib tuleneda väiksemate (üldisemalt suurema eripinnaga) rakkude suuremast süsiniku ja lämmastiku sisaldusest ruumalaühiku kohta võrreldes suuremate rakkudega (Verity *et al.* 1992). Väiksematel rakkudel on üldiselt ka kõrgem toitainete omastamise kiirus (Finkel *et al.* 2009). Seega võivad erineva suurusega fütoplanktoniliike sisaldavates kooslustes muude mõjurite (nt herbivooride) puudumisel domineerida nimelt väikeserakulised liigid. Võib oletada, et väiksemad rakud omandavad kiiremini toitaineid, tootes seejuures oma suurema suhtelise

toitainesisalduse tõttu sama koguse toitainete abil vähem biomassi kui oleksid suutnud suuremad aeglasema kasvuga rakud.

Antud katses oli väikseima keskmise rakusuurusega liigiks *Thalassiosira pseudonana*, kes kuulub ühtlasi ka ränivetikate ehk suurima kasvu- (Raven *et al.* 2005) ja toitainete omastamise kiirusega (Litchman 2007) fütoplanktonirühma sekka. Nende faktorite kokkulangemisel ühe liigi puhul võib oletada, et *T. pseudonana* on võimekas toitainekonkurent ning kiire kasvaja, kes võis kooslustes esinedes arvukuse poolest domineerida. Segukultuurides võivad kiirekasvulised ja samas väheproduktiivsed liigid monopoliseerida enamiku toitainetest ning takistada konkurentidel nende monokultuuridega sama kõrge saagikuse saavutamist (Schmidtke *et al.* 2010). Väikeserakulistele planktoniliikidele omase väikese biomassi ja suure arvukuse moodustamise kalduvuse tõttu võis liiki *T. pseudonana* sisaldanud koosluste saagikus jääda madalamaks kui teiste liikide monokultuuride saagikuste põhjal võinuks ennustada.

Näiteks kahest suuruse ning ka teiste tunnuste poolest väga erinevast liigist *H. triquetra* ning *T. pseudonana* koosnevates kooslustes saavutas saagikus maksimaalselt 168 fl ml⁻¹ (koosluste saagikused välja toodud lisas 1). *H. triquetra* saagikus monokultuuris ning ka liike *H. triquetra* ja *R. salina* (kaht suurima rakusuurusega liiki valimis) sisaldava koosluse saagikus ületas seda tulemust enam kui kolmekordselt. Taolise efekti tagamaaks võis olla kasvuks vajalike toitainete hõivamine kiirekasvulise ränivetika poolt ning vähema biomassi tootmine nende toitainete varal.

Üheski koosluses peale liikidest *H. triquetra* ning *R. salina* koosneva kombinatsiooni kolme replikaadi ei esinenud ületootlikkust ehk suurema saagikuse saavutamist võrreldes koosluses sisalduvate liikide kõige tootlikuma monokultuuriga (Schmidtke *et al.* 2010). Ületootlikes kooslustes esinenud liikide näol oli tegu kahe suurima ning monokultuuris tootlikuma liigiga valimis, samas esines neil ka unikaalseid tunnuseid: *R. salina* sisaldas ainsa liigina fükobiliini, *H. triquetra* oli aga ainus mikstroofiaks võimeline liik. Kõige tootlikum liik monokultuuris ei pruugi aga sugugi osutada domineerivaks tootjaks kooslustes (Hooper *et al.* 2005). Kuna alatootlikkuse esinemise oluliseks mehhanismiks on väheproduktiivse liigi olemasolu (Schmidtke *et al.* 2010), saab oletada, et väikeserakulised liigid (nende seas *T. pseudonana*) olid alatootlikkuse põhjustajateks. Kuigi ületootlikud

kooslused koosnesid kahest liigist, ei või järeldada valimiefekti domineerimist koosluste saagikuse määramisel, kuna nende puhul oli tegu ka kahe suurima liigiga valimis. Saagikuse mõjutajateks ei olnud seega ei valimiefekt ega nišieristus, vaid pigem allomeetria.

Katsete alguses lisasin liikide inokulume mitte inokulumikultuuride saagikuse, vaid nende rakutiheduse järgi, et nimelt vältida väikeserakulistele liikide domineerimise soodustamist. Kasutasin samas katsekoosluste kasvatamiseks vähendatud lämmastikuisaldusega söödet, et vältida planktoni isevarjutamise tekkimise ohtu. Kuna aga väikestel rakkudel on väiksem minimaalne raku metabolismi vajadus, võivad nad ellu jääda palju madalamatel ressursikontsentratsioonidel kui suuremad rakud (Irwin *et al.* 2006), samuti domineerivad väikesed liigid stabiilsetes tingimustes, kus herbivooria puudub (Verdy *et al.* 2009). Sellises keskkonnas võis seega tekkida eelisolukord väikeserakulistele planktoniliikidele. Teisalt võis oligotroofiline keskkond soosida ka *H. triquetra* kui valimi ainsa mikstroofi kasvu (Litchman 2007).

4.3. Binaarsete tunnuste seos saagikusega

Binaarsete tunnuste seose puhul saagikusega peab silmas pidama, et enamik kooslusi, kus mingit tunnust ei esinenud, olid ühe- või kaheliigilised. Kuna liigirikkus ei osutunud saagikust oluliselt mõjutavaks, on binaarsete tunnuste mõju säärane uurimine siiski põhjendatud. Sellegipoolest tõstatus binaarsete tunnuste mõjude uurimisel teisi probleeme, näiteks esinesid kolm binaarsetest tunnustest, mikstroofia, ränisisaldus ning fükobiliini sisaldamine, vaid ühel liigil valimist. Taolises olukorras on keeruline eristada, kas leitud seosed saagikusega tulenevad kindla tunnuse esinemisest või liigi muudest omadustest.

Mikstroofia esinemine muutis teda sisaldanud kooslused oluliselt saagikamaks, ent võis olla põhjustatud hoopis teistest liigile *H. triquetra* omastest tunnustest, näiteks selle liigi suurest rakusuurusest, mis on antud töö tulemuste alusel oluline saagikust mõjutav tegur. Ka fükobiliini sisaldus kui ainult liigile *R. salina* (*H. triquetra* järel monokultuuris tootlikuimale ning ka suuruse poolest järgmisele liigile) omane tunnus, võis osutada oluliseks saagikuse oluliseks tõstjaks analoogsel põhjusel.

Klorofüll c sisaldumine koosluses suurendas oluliselt katse lõpuks saavutatud saagikust. Antud pigmenti ei sisaldanud samas vaid 3 manipulatsiooni 48 variandist, mille hulka kuulusid kahe rohevetika, liikide *B. submarina* ning *M. contortum*, monokultuurid ning nendest koosnev kaheliigiline kooslus. Kuigi *B. submarina* on monokultuuri saagikuselt võrreldav *R. salina* monokultuuriga, saavutas kahest rohevetikast koosnev kooslus vaid ligi poole *B. submarina* monokultuuri saagikusest. Seega võib arvata, et tulemuse põhjuseks oli väikese rakusuurusega liigi *M. contortum* domineerimine kahest rohevetikast koosnevas koosluses.

Liikuvuse mõju osutus samuti koosluse biomassi oluliselt suurendavaks tunnuseks, ent seda ei esinenud vaid 6 replikaadil, liikide *T. pseudonana* ja *M. raphidium* monokultuuridel. Nimetatud kahe liigi puhul võis lisaks viburi puudumisele tähtsaks osutada ka, et tegu oli kahe väikseima ning monokultuuris väikseima saagikusega liigiga valimis.

Kokkuvõte

Funktsionaalset mitmekesisust kasutatakse aina laialdasemalt, kuna see võimaldab seostada liikide tunnuseid ökosüsteemi funktsioonidega, näiteks bioproduksiooni ja stabiilsusega (Tilman 1997; Díaz & Cabido 2001; Mouillot *et al.* 2013). Funktsionaalse mitmekesisuse erinevaid väljendusviise on kasutatud ka fütoplanktoni puhul, ent seni on pigem piirdunud funktsionaalsete rühmitamistega (Reynolds & Huszar 2002; Salmaso & Padisák 2007; Kruk *et al.* 2010; Pálffy *et al.* 2013), mis ei ole nii universaalselt kasutatavad kui pidevad funktsionaalse mitmekesisuse indeksid. Fütoplanktoni mitmekesisuse seos bioproduksiooniga on üldiselt positiivne (Ptacnik *et al.* 2008), ent selle seose uurimiseks on harva kasutatud funktsionaalse mitmekesisuse mõõte (Vogt *et al.* 2010; Behl *et al.* 2011; Santos *et al.* 2015).

Uurimaks kontrollitud tingimustes fütoplanktoni koosluste saagikuse seost mitmekesisusega, kasvasin eksperimendi käigus seitsmest Läänemere fütoplanktoniliigist koosnevat kooslusi poolkemostaadi tingimustes. Kaheksapäevase katseperioodi lõpuks mõõdetud saagikusi võrdlesin liikide tunnuste alusel arvatud nelja funktsionaalse mitmekesisuse indeksiga (funktsionaalne rikkus, ühtlus ja divergents (Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010), funktsionaalne dendrogramm (Petchey & Gaston 2002)), samuti ka fülogeneetilise mitmekesisuse indeksiga (Schweiger *et al.* 2008) ning liigirikkusega. Kõrvutasin ka funktsionaalse mitmekesisuse indeksite arvutamiseks kasutatud kaheksa tunnuse seoseid koosluste saagikusega, et tuvastada tunnuste iseseisvat efekti, mis võib olla indeksitest koguni parema seletusvõimega (Leps *et al.* 2006).

Ainuke positiivne oluline seos saagikusega leidis indeksitest funktsionaalse ühtluse puhul, mis näitab, et saagikus oleneb väga sellest, kui ühtlaselt olid liigid võimelised kasutama neile kättesaadavaid ressursse (Mason *et al.* 2005). Avastatud oluline negatiivne seos funktsionaalse divergentsiga tähistab, et saagikus oli suurem pigem madalal nišieristuse tasemel (Mason *et al.* 2005), mis välistab nišieristuse olulise rolli koosluste saagikuse määramisel. Ebaoluliseks osutusid saagikuse seosed liigirikkuse ning kahe sellega

seonduva indeksi, fülogeneetilise mitmekesisuse ning funktsionaalse rikkusega, millest võib järeldada liigirikkkuse halvemat seletusvõimet saagikusele antud katse piires.

Iseseisvate pidevate tunnuste, koosluste keskmise rakusuuruse ning eripinna puhul ilmnes tugevam efekt koosluste saagikusele kui mitmekesisusindeksite puhul. Fütoplanktoni puhul dikteeribki rakusuurus suuresti nii füsioloogiat kui ka ökoloogiat (Finkel *et al.* 2009). Suurematele rakkudele on omane suurema biomassi, ent samas väiksemate arvukuste moodustamine võrreldes väikeste rakkudega (Kruk *et al.* 2010), mistõttu koosluse liikide suurem keskmine rakusuurus tingis ka suurema saagikuse. Suurerakulised liigid ei pruukinud aga kooslustes alati domineerida, kuna väikeserakulistel liikidel on valdavalt kõrgem toitainete omandamise kiirus (Kruk *et al.* 2010). Kuna viimastel on ka kalduvus suurema toitainesisalduse tõttu (Verity *et al.* 1992) sama hulga toitainete kohta toota vähem biomassi, võis väikeserakuliste liikide domineerimine päädida väiksema saagikusega ning alatootlikkusega (Schmidtke *et al.* 2010). Vaatamata eelnevale ei või siiski järeldada valimiefekti domineerimist koosluste saagikuse määramisel, vaid pigem allomeetriliste mõjude ülekaalu.

The influence of functional diversity on the productivity of artificial phytoplankton communities

Functional diversity is being used extensively because of the opportunity it offers to associate the traits of species in an ecosystem to ecosystem functions, such as productivity and stability (Tilman 1997; Díaz & Cabido 2001; Mouillot *et al.* 2013). There are abounding indexes available that can be used to quantify functional diversity (Schleuter & Daufresne 2010; Laliberté & Legendre 2010). Nevertheless, for phytoplankton the more subjective functional grouping method has been more widely used (Reynolds & Huszar 2002; Salmaso & Padisák 2007; Kruk *et al.* 2010; Pálffy *et al.* 2013). The more universal continuous measures of functional diversity have been seldom applied (Vogt *et al.* 2010; Santos *et al.* 2015). A positive overall relationship has been found between both taxonomic and functional diversity of phytoplankton communities and their productivity (Ptacnik *et al.* 2008; Vogt *et al.* 2010; Behl *et al.* 2011; Santos *et al.* 2015).

I cultivated artificial phytoplankton communities consisting of seven Baltic Sea species in semi-continuous cultures to study the effect of diversity, especially functional diversity, on phytoplankton community productivity, measured as biomass yield. The yield of production measured on the eighth day of the experiment was compared to the values of four functional diversity indexes (functional richness, evenness and divergence (Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010), functional dendrograms (Petchey & Gaston 2002)), a measure of phylogenetic diversity (Schweiger *et al.* 2008), and species richness. The independent effects on the yield of the eight used functional traits were also analyzed, because these can sometimes offer even more insight into an ecosystem process than diversity indexes (Leps *et al.* 2006).

Functional evenness had the only positive and significant effect on the production, which indicates that the final yield was strongly affected by how homogeneously the species present were capable of using the nutrients available to them (Mason *et al.* 2005). The negative effect of functional divergence on the production of the communities shows a decrease of productivity with increasing niche differentiation (Mason *et al.* 2005), which

can mean that complementarity was not the driving force behind the production rate of the communities. Species richness and two diversity indexes correlating with it (functional richness and phylogenetic diversity) did not affect productivity in a significant way. This implies a weaker explanatory power of indexes correlated with species richness within this experiment.

Two of the independent continuous measures, the average cell size and the surface to volume ratio, showed an even stronger influence on the yield of the communities than the diversity indexes. Because cell size is a highly influential determinant in phytoplankton physiology and ecology (Finkel *et al.* 2009), this connection is somewhat expected. Communities with bigger phytoplankton cells tend to have larger biomasses and to be less abundant than communities consisting of smaller-celled species (Kruk *et al.* 2010). This explains the positive relationship between productivity and cell size that occurred in the communities. Nevertheless, the large-celled species may not have dominated in the communities, because of the higher nutrient uptake rate intrinsic to the smaller cells (Kruk *et al.* 2010). The smaller cells might produce less yield because they have a higher intracellular nutrient concentration (Verity *et al.* 1992) and may use the same amount of nutrients to produce less yield. Because of this the domination of the smaller cells that would have occurred due to their high nutrient uptake rates might have resulted in underyielding (Schmidtke *et al.* 2010). Neither niche complementarity, nor the selection effect, but allometry was the relevant driver of the production rates of the communities.

Tänuõnad

Olen siiralt tänulik oma juhendaja Kalle Ollile tema pideva ja aktiivse kaasamõtlemise, didaktiliselt suunava juhendamisstiili, nii konstruktiivse kriitika kui kannustavate kiituste eest. Riina Klais oli abiks nõuga ning Lara Podkuiko sõbraliku toega. Taavi Hallimäe oli asendamatult kannatlik ja mõistev ning ühtlasi ainuke, kes kogu tööprotsessi selle hiilguses ja viletsuses minuga läbi elas.

Kirjandusloend

- Alejandra Paredes, M., & Montecino, V. 2011. Size diversity as an expression of phytoplankton community structure and the identification of its patterns on the scale of fjords and channels. *Continental Shelf Research* 31: 272–281.
- Andersen, R. 2005. *Algal culturing techniques*. Academic Press.
- Behl, S., Donval, A., & Stibor, H. 2011. The relative importance of species diversity and functional group diversity on carbon uptake in phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography* 56: 683–694.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Corcoran, A. a, & Boeing, W.J. 2012. Biodiversity increases the productivity and stability of phytoplankton communities. *PLoS one* 7: e49397.
- Cornwell, W.K., Schwilk, L.D.W., & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–71.
- Darwin, C. 2012. *Liikide tekkimine* (I. Puura, M. Viikmaa, & O. Tinn, Eds.). Eesti Looduseuurijate Selts, Tartu.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Dray, S., & Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1–20.
- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, a., Rees, T. a. V., & Raven, J. a. 2009. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32: 119–137.
- Graham, L.E., & Wilcox, L.W. 2000. *Algae*. Prentice Hall.
- Hillebrand, H., Dürselen, C., Kirschtel, D., Pollinger, U., & Zohary, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403–424.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J.,

- Vandermeer, J., & Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hutchinson, G. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137–145.
- Irwin, A., Finkel, Z., Schofield, O.M., & Falkowski, P.G. 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 28: 459–471.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., & Webb, C.O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463–1464.
- Kjørboe, T. 1993. Turbulence, water column structure and phytoplankton cell size. *Advances in marine biology* 29: 72.
- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lüring, M., Reynolds, C.S., & Scheffer, M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55: 614–627.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Laliberté, E., & Shipley, B. 2011. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Legrand, C., Graneli, E., & Carlsson, P. 1998. Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate *Heterocapsa triquetra*. *Aquatic Microbial Ecology* 15: 65–75.
- Leps, J., Bello, F. De, Lavorel, S., & Berman, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481–501.
- Litchman, E. 2007. Resource competition and the ecological success of phytoplankton. In Falkowski, P.G. & Knoll, A.H. (eds.), *Evolution of Primary Producers in the Sea*, pp. 351–376. Academic Press.
- Litchman, E., & Klausmeier, C. a. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 615–639.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C. a., Thomas, M.K., & Yoshiyama, K. 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia* 653: 15–28.
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., & Caverhill, C. 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research* 17: 1245–1271.
- Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365: 49–60.
- Martin-Jézéquel, V., Hildebrand, M., & Brzezinski, M. 2000. Silicon metabolism in diatoms: Implications for growth. *Journal of Phycology* 36: 821–840.
- Mason, N., Mouillot, D., Lee, W., & Wilson, J. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 1: 112–118.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., & Villéger, S. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117: 794–800.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.

- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N.W.H. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6: e17476.
- Mouillot, D., Graham, N. a J., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution* 28: 167–77.
- Nair, A., Sathyendranath, S., Platt, T., Morales, J., Stuart, V., Forget, M.H., Devred, E., & Bouman, H. 2008. Remote sensing of phytoplankton functional types. *Remote Sensing of Environment* 112: 3366–3375.
- Naselli-Flores, L. 2013. Morphological analysis of phytoplankton as a tool to assess ecological state of aquatic ecosystems: the case of Lake Arancio, Sicily, Italy. *Inland Waters* 4: 15–26.
- Pálffy, K., Présing, M., & Vörös, L. 2013. Diversity patterns of trait-based phytoplankton functional groups in two basins of a large, shallow lake (Lake Balaton, Hungary) with different trophic state. *Aquatic Ecology* 47: 195–210.
- Pena, E.A., & Slate, E.H. 2014. gvlma: Global Validation of Linear Models Assumptions.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–58.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & Team, R.D.C. 2013. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Ptacnik, R., Solimini, A.G., Andersen, T., Tamminen, T., Brettum, P., Lepistö, L., Willén, E., & Rekolainen, S. 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 5134–8.
- Raven, J., Finkel, Z., & Irwin, A. 2005. Picophytoplankton: bottom-up and top-down controls on ecology and evolution. *Vie et Milieu* 55: 209–215.
- Reynolds, C., & Huszar, V. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.
- Reynolds, C. 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Salmaso, N., & Padisák, J. 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 578: 97–112.
- Salmaso, N., Naselli-Flores, L., & Padisák, J. 2012. Impairing the largest and most productive forest on our planet: how do human activities impact phytoplankton? *Hydrobiologia* 698: 375–384.
- Santos, A.M.C., Carneiro, F.M., & Cianciaruso, M. V. 2015. Predicting productivity in tropical reservoirs: The roles of phytoplankton taxonomic and functional diversity. *Ecological Indicators* 48: 428–435.
- Schleuter, D., & Daufresne, M. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469–484.
- Schmidtke, A., Gaedke, U., & Weithoff, G. 2010. A mechanistic basis for underyielding in phytoplankton communities. *Ecology* 91: 212–21.
- Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., & Kühn, I. 2008. A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia* 157: 485–495.

- Stanca, E., Cellamare, M., & Basset, A. 2013. Geometric shape as a trait to study phytoplankton distributions in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia* 701: 99–116.
- Stockenreiter, M., Haupt, F., Graber, A.-K., Seppälä, J., Spilling, K., Tamminen, T., & Stibor, H. 2013. Functional group richness: implications of biodiversity for light use and lipid yield in microalgae (A. Buschmann, Ed.). *Journal of Phycology* 49: 838–847.
- Stomp, M., Huisman, J., Jongh, F. De, & Veraart, A.J. 2004. Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature* 432: 5–8.
- Striebel, M., Behl, S., Diehl, S., & Stibor, H. 2009. Spectral niche complementarity and carbon dynamics in pelagic ecosystems. *The American Naturalist* 174: 141–7.
- Sun, J., & Liu, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331–1346.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., & Smith, G. 2009. Dealing with Heterogeneity. In *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, pp. 71–100. Springer.
- Tilman, D. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity*, pp. 109–120.
- Vellend, M. 2010. Measuring phylogenetic biodiversity. In *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, pp. 193–206. Oxford University Press.
- Verdy, A., Follows, M., & Flierl, G. 2009. Optimal phytoplankton cell size in an allometric model. *Marine Ecology Progress Series* 379: 1–12.
- Verity, P.G., Robertson, C.Y., Tronzo, C.R., Andrews, M.G., Nelson, J.R., & Sieracki, M.E. 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnology and Oceanography* 37: 1434–1446.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–301.
- Vogt, R.J., Beisner, B.E., & Prairie, Y.T. 2010. Functional diversity is positively associated with biomass for lake diatoms. *Freshwater Biology* 55: 1636–1646.

Lisad

Lisa 1 Koosluste liigiline koosseis ja saagikus

Katse koosluste liigiline koosseis, tähistatuna liikide perekonna initsiaalidena (T- *Thalassiosira pseudonana*, I- *Isochrysis galbana*, D- *Diacronema lutheri*, B- *Brachiomonas submarina*, M- *Monoraphidium contortum*, R- *Rhodomonas salina*, H- *Heterocapsa triquetra*). Järjekorranumber saagikuse alusel väljendab, kuhu asetused koosluste replikaadid saagikuse järjekorras väiksemast suuremaks.

koosluse number	liigid	replikaat	järjekorranumber saagikuse alusel	saagikus (fl ml ⁻¹)
1	T	1	3	73.2
1	T	2	2	71.9
1	T	3	1	66.5
2	I	1	4	73.3
2	I	2	6	73.7
2	I	3	8	83.1
3	D	1	64	181
3	D	2	81	203
3	D	3	70	188
4	B	1	110	254
4	B	2	89	218
4	B	3	78	197.6
5	M	1	10	84.9
5	M	2	11	85.8
5	M	3	5	73.6
6	R	1	93	227
6	R	2	106	246
6	R	3	101	235
7	H	1	141	489
7	H	2	137	403
7	H	3	142	507
8	TR	1	53	168
8	TR	2	45	161
8	TR	3	50	166
9	TH	1	75	196
9	TH	2	97	229
9	TH	3	105	242
10	ID	1	58	173
10	ID	2	56	171
10	ID	3	61	178
11	IB	1	21	123
11	IB	2	19	119
11	IB	3	16	111
12	IR	1	83	207

12	IR	2	85	212
12	IR	3	88	215
13	BM	1	46	162
13	BM	2	22	125
13	BM	3	24	134
14	BR	1	94	228
14	BR	2	92	224
14	BR	3	95	228
15	RH	1	143	525
15	RH	2	139	432
15	RH	3	144	548
16	IDM	1	7	81.1
16	IDM	2	12	92
16	IDM	3	14	96.8
17	IDH	1	112	258
17	IDH	2	136	385
17	IDH	3	114	266
18	IBM	1	39	158
18	IBM	2	35	151
18	IBM	3	29	143
19	IBH	1	138	412
19	IBH	2	140	440
19	IBH	3	135	339
20	IMR	1	30	143
20	IMR	2	38	155
20	IMR	3	23	132
21	IRH	1	108	249
21	IRH	2	86	212
21	IRH	3	133	332
22	DBM	1	18	116
22	DBM	2	17	115
22	DBM	3	20	121
23	BRH	1	124	301
23	BRH	2	118	276
23	BRH	3	131	319
24	TIDB	1	72	190
24	TIDB	2	31	144
24	TIDB	3	69	187
25	TIBH	1	59	177
25	TIBH	2	76	197
25	TIBH	3	48	164
26	TDBM	1	34	150
26	TDBM	2	25	137
26	TDBM	3	40	159
27	TDBH	1	68	185
27	TDBH	2	117	275

27	TDBH	3	54	169
28	TDMH	1	55	169
28	TDMH	2	52	167
28	TDMH	3	27	140
29	TMRH	1	113	263
29	TMRH	2	109	250
29	TMRH	3	132	330
30	IDBR	1	82	203
30	IDBR	2	102	235
30	IDBR	3	77	197
31	IDMH	1	66	184
31	IDMH	2	79	198
31	IDMH	3	74	193
32	IBMR	1	47	163
32	IBMR	2	44	160.9
32	IBMR	3	63	180
33	TIDBM	1	15	102
33	TIDBM	2	9	84
33	TIDBM	3	13	92.7
34	TIDMR	1	28	141
34	TIDMR	2	32	144
34	TIDMR	3	41	159
35	TIBMH	1	107	248
35	TIBMH	2	91	223
35	TIBMH	3	134	337
36	TIBRH	1	123	296
36	TIBRH	2	122	293.6
36	TIBRH	3	130	315
37	TDBMR	1	80	198
37	TDBMR	2	60	177
37	TDBMR	3	71	189
38	TDBRH	1	125	301
38	TDBRH	2	119	278
38	TDBRH	3	127	305
39	IDBMR	1	73	192
39	IDBMR	2	62	178
39	IDBMR	3	65	183
40	DBMRH	1	33	148
40	DBMRH	2	49	165
40	DBMRH	3	87	214
41	TIDBMR	1	36	154
41	TIDBMR	2	37	154
41	TIDBMR	3	26	137
42	TIDBMH	1	126	304
42	TIDBMH	2	129	311
42	TIDBMH	3	120	286

43	TIDBRH	1	103	235
43	TIDBRH	2	111	256
43	TIDBRH	3	116	274
44	TIDMRH	1	90	221
44	TIDMRH	2	42	159
44	TIDMRH	3	57	171
45	TIBMRH	1	99	232
45	TIBMRH	2	96	228
45	TIBMRH	3	43	160
46	TDBMRH	1	128	308
46	TDBMRH	2	67	184
46	TDBMRH	3	121	293
47	IDBMRH	1	104	235
47	IDBMRH	2	84	208
47	IDBMRH	3	51	166.9
48	TIDBMRH	1	100	233
48	TIDBMRH	2	115	272
48	TIDBMRH	3	98	231

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

Mina, _____ Elise Joonas _____,
(*autori nimi*)

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

_____“Funktsionaalse mitmekesisuse mõju tehislike fütoplanktonikoosluste
saagikusele”_____

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ Kalle Olli _____,
(*juhendaja nimi*)

- 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 18.05.2015