

**TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
LOODUSRESSURSIDE ÕPPETOOL**

**Kaisa Tihkan**  
**FUNKTSIONAALSETE TOITUMISRÜHMADE SEOS  
VÄIKEVEEKOGUDE HÜDROPERIOODIGA**

Bakalaureusetöö  
12 EAP

Juhendaja: MSc Maarja Vaikre

**TARTU 2016**



## INFOLEHT

### FUNKTSIONAALSETE TOITUMISRÜHMAD SEOS VÄIKEVEEKOGUDE HÜDROPERIOODIGA

Antud töö on ülevaade hüdroperioodi mõjust väikeveekogudes elavate liikide funktsionaalsetele toitumisrühmadele. Kirjeldati väikeveekogude eripära, funktsioone ja kaitseväärtust. Seostati funktsionaalseid toitumisrühmi toiduobjektide ja keskkonnateguritega. Uuriti hüdroperioodi mõju veekogu omadustele ja elustikule. Lisaks vaadeldi ka ise hüdroperioodi mõju erinevatele funktsionaalsetele toitumisrühmadele mardikate näitel. Analüüsi andmed võeti kümnest teadusartiklist, kus oli märgitud väikeveekogudest leitud isendite liigi loetelu ja veekogu hüdroperiood. Püsivate ja ajutiste väikeveekogude toitumisrühmade osakaalud sarnanesid teineteisele ja otsest hüdroperioodi mõju ei leitud.

*Märksõnad:* hüdroperiood, väikeveekogu, funktsionaalsed toitumisrühmad, mardikad

### THE EFFECT OF HYDROPERIOD ON FUNCTIONAL FEEDING GROUPS

This study gives an overview of the effect of hydroperiod on functional feeding groups in ponds and pools. The special characteristics of ponds and pools, their functions and conservation value were described. Functional feeding groups were associated with food sources and environmental factors. The effect of hydroperiod on pond and pool community and water chemistry were investigated. In addition, a study was conducted to examine the effects of hydroperiod on functional feeding groups of Coleoptera species. The data of the study was collected from ten scientific articles, that had the information on the hydroperiod and the species collected from ponds and pools. As a result, the proportion of feeding groups was similar in both, temporary and permanent ponds and pools, and direct effect of the hydroperiod was not found.

*Keywords:* hydroperiod, temporary pond, permanent pond, pool, functional feeding group, Coleoptera



## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	6
2. Materjal ja metoodika.....	9
3. Väikeveekogud .....	10
3.1 Väikeveekogude mõiste ja eripärad .....	10
3.2 Väikeveekogude ohustatus ja kaitse.....	12
4. Funktsionaalsed toitumisrühmad .....	14
4.1 Funktsionaalsete toitumisrühmade uuringud veeökosüsteemides .....	14
4.2 Seos toiduobjektide ja keskkonnateguritega.....	15
5. Hüdroperiood ja selle mõju biotilistele ja abiootilistele teguritele .....	19
5.1 Hüdroperioodi mõiste.....	19
5.2 Mõju kooslusele ja liigirikkusele .....	19
5.3 Mõju röövtoidulistele loomadele .....	21
5.4 Mõju varise lagundajatele.....	21
5.5 Mõju taimedele .....	22
5.6 Mõju veekogu abiootilistele omadustele .....	22
6. Funktsionaalsete toitumisrühmade seos veekogu hüdroperioodiga.....	24
6.1 Mardikate funktsionaalsete toitumisrühmade uuringu tulemused .....	24
6.2 Arutelu .....	25
Kokkuvõte .....	27
The effect of hydroperiod on functional feeding groups (Summary) .....	29
Tänuavaldused .....	31
Kasutatud kirjandus .....	32
Otsesed viited.....	32
Kaudsed viited .....	39
Lisa 1 .....	40

# 1. Sissejuhatus

Inimtegevuse põhjustatud liikide massiline väljasuremine ja elupaikade kadumine on tõstnud uurimise alla liikide ja liigirikkuse rolli ökosüsteemide funktsioneerimisel. Aina rohkem uuritakse ökosüsteemide toimimist ja võimalusi nende säilitamiseks, sest liikide väljasuremine ei tähenda ainult langust liikide arvus vaid ka geneetilise ja funktsionaalse mitmekesisuse kadu populatsioonide, koosluste, ökosüsteemide, maastiku ja globaalsel tasandil (Naeem *et al.*, 1999). Funktsioonil ja funktsionaalsusel on ökoloogias mitu tähendust, aga selles töös kirjeldab see mõiste organismide rolli ökosüsteemi loomisel ja säilitamisel ning strateegiaid millega organismid tagavad oma ellujäämise ökosüsteemis (Jax, 2005).

Funktsionaalne mitmekesisus on seotud liikide ökoloogiliste rollide arvukuse ja varieeruvusega ökosüsteemis. Liikidele ei saa omistada ühte kindlat rolli, vaid need sõltuvad kontekstist ja ökosüsteemist, kus nad parasjagu elavad (Jax, 2005). Funktsionaalset mitmekesisust saab mõõta, jagades liigid erinevatesse funktsionaalsetesse rühmadesse funktsionaalsete omaduste alusel ning uurides liikide ja isendite jagunemist vastavates rühmades. Elustiku funktsionaalsed omadused on organismide mõõdetavad omadused, mis on tähtsad ökosüsteemi toimimiseks (Petchey & Gaston, 2006). Funktsionaalsed omadused on näiteks kehasuurus ja –kuju, substraadile kinnitumise viis, toitumisviis, paljunemine, elukestus, levikustrateegiad jm (Lamouroux *et al.*, 2004). Veekogusid on uuritud funktsionaalsete rühmade abil juba üle 40 aasta erinevates piirkondades üle maakera (Cummins, 1974; Wiggins *et al.*, 1980; Wallace & Webster, 1996; Bazzanti *et al.*, 2009). Oluline on meeles pidada, et geograafiliselt eraldatud sarnastes elupaikades täidavad samu funktsionaalseid rolle erinevad taksonid (Cummins, 1974). Funktsionaalne mitmekesisus on oluline bioloogilise mitmekesisuse komponent, mille säilitamine nõuab erinevate keskkonnatingimustega veekogude kaitsmist, sest see tagab loomuliku varieeruvuse funktsionaalselt vaeste ja mitmekesiste veeökosüsteemide vahel (Heino, 2005).

Kui eesmärgiks on kirjeldada ökosüsteemi seisundit on funktsionaalne lähenemine kõige parem (Cummins *et al.*, 2005). Kuna liikide funktsionaalsed omadused on tugevalt seotud looduslike keskkonnatingimustega, reageerivad nad tõenäoliselt ka antropogeensetele keskkonna muutustele (Heino, 2005). Liigilise mitmekesisuse kasvul jagunevad isendid

võrdselt erinevatesse funktsionaalsetesse kategooriatesse, mis tagab ökoloogiliste ressursside optimaalse jagunemise taksonite vahel (Bazzanti *et al.*, 2009).

Suurselgrootute funktsionaalsuse hindamine veeökosüsteemides pakub alternatiivset või täiendavat moodust taksonoomilisele lähenemisele (Heino, 2005). See meetod on kiirem kui taksonoomiline, sest ei nõua nii spetsiifilist liigitamist. Isegi kui võrreldavates veekogudes on taksonoomilised koosseisud erinevad, siis funktsionaalselt võivad need olla küllaltki sarnased (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). Seetõttu võimaldab funktsionaalsete rühmade uurimine võrrelda omavahel veekogusid, ka erinevates regioonides (Heino *et al.*, 2002). Kuigi enamasti veekogude liigiline mitmekesisus korreleerub funktsionaalse mitmekesisusega (Bazzanti *et al.*, 2009) on ka erandeid. Meyer & Whiles (2008) uurisid erinevusi selgrootute koosluste vahel looduslikel ja taastatud märgaladel ning leidsid, et veekogude selgrootute liigirikkus, arvukus ja biomass olid sarnased. Funktsionaalsete toitumisrühmade poolest ei olnud nad tasakaalus, millest järeldati, et taastatud veekogude funktsionaalsete koosluste taastumine on pikaajaline protsess (5-16 aastat). Seega on veeökosüsteeme oluline uurida ka funktsionaalsetest aspektidest.

Troofiliste ja ökoloogiliste suhete uurimist mageveekogudes raskendab toidu omastamisviiside ja toiduobjektide rohkus. Suurselgrootud on tarbijad, kes paigutuvad keskmistele troofilistele tasemetele, mida mõjutavad *bottom-up* ja *top-down* regulatsioon. Neil on oluline mõju toitaineringele, primaarproduksioonile ja laguahelale (Wallace & Webster, 1996). Liikide funktsionaalsetesse toitumisrühmadesse jagamise pakkus välja Cummins (1974), tuues välja, kuidas suured erinevused liikide morfoloogiliste, füsioloogiliste ja geneetiliste kirjelduste vahel näitab kui eksitav on kasutada taksonoomilist jaotust ökoloogilistele küsimustele vastamiseks. Ta jagas veekogude fauna toidu omastamise viisi järgi kuude erinevasse toitumisrühma: kraapijad (*scrapers*), peenestajad (*shredders*), kogujad (*collector-gatherers*), filtreerijad (*collector-filterers*), herbivoor-torkajad (*herbivore-piercers*) ja röövloomad (*predators*). Suurselgrootute jaotamine funktsionaalsetesse toitumisrühmadesse annab võimaluse kirjeldada selgrootute morfoloogilisi ja käitumuslikke omapärasid toitu omandamisel voolu- ja seisuveekogudes (Cummins & Klug, 1979). Taksonite jagamine rühmadesse toitumisviisi ja ligikaudse toidutüübi alusel (Heino 2005) on tõestanud oma vajalikkust, sest see on lihtsustanud ökoloogiliste ja troofiliste suhete uurimist veeökosüsteemides (Anderson & Cummins, 1979). Samuti võimaldab see jälgida muutusi keskkonnas, sest liikide arvukus erinevates

funktsionaalsetes toitumisrühmades on seotud väikeste muutustega keskkonnategurites (Heino, 2000).

Eestis on väikeveekogud vähe uuritud elupaigad ja pole kindlalt teada nende kaitseväärtust selgrootute mitmekesisuse säilitamisel. Enamus uuringuid on tähelepanu pööranud kahepaiksete elukohtadele ja inimtegevuse mõjule nendes elupaikades, samuti otsitakse ka tõhusaid lahendusi elupaikade taastamiseks (Rannap *et al.*, 2009). Suurselgrootutest on uuritud kiililiste (*Odonata*) elupaiku ja nende taastamise võimalusi (Torp, 2014). Lisaks on vaadeldud metsakuivenduse mõju väikeveekogude suurselgrootutele (Vaikre *et al.*, 2015).

Bakalaureusetöö eesmärk on uurida nii ajutiste kui alaliste väikeveekogude funktsioneerimist. Töös käsitletakse väikeveekogude olemust, funktsionaalsete toitumisrühmade seoseid ökosüsteemiga ja hüdroperioodi mõju väikeveekogu elustikule. Väikeveekogusid on oluline uurida, sest need on levinud erinevates maastikutes üle maakera, aga ometi on neile vähe tähelepanu pööratud. On teada, et neil on suur beetamitmekesisus ja nad panustavad keskkonna bioloogilise mitmekesisuse kasvu (De Meester *et al.*, 2005). Otsustasime lisaks kirjanduse analüüsile ka ise vaadelda hüdroperioodi mõju erinevatele funktsionaalsetele toitumisrühmadele veemardikate näitel. Mardiklased (*Coleoptera*) valisime selle pärast, et nad on kõige arvukam suurselgrootute selts väikeveekogudes ja esindatud kõige suurema taksonite arvuga (Culioli *et al.*, 2006; Florencio *et al.*, 2009) ning nende liigid esindavad kõiki funktsionaalseid toitumisrühmi (Colburn *et al.*, 2008). Kõige rohkem tuleb mardikate liigirikkus esile troopilistel aladel, kuigi erandina vesilased (*Haliplidae*), vesimardiklased (*Helophoridae*) ja sugukond *Amphizoidae* näitavad kõige suuremat liigirikkust just parasvöötmes (Jäch & Balke, 2008). Mardikad on inimestele tähtsad kolmest aspektist: keskkonna bioindikatsioon, kahjurid ja kahjuritõrje ning toit ja meditsiin. Veemardikad on head bioindikaatorid kuna mõned liigid veedavad osa oma elust ka maismaal ja muutus veekogus või seda ümbritsevas keskkonnas kajastub veemardikate arvukuse või liigirikkuse muutuses (Jäch & Balke, 2008).



## 2. Materjal ja metoodika

Väikeveekogude funktsioneerimise uurimiseks otsiti teadusartikleid esialgu interneti andmebaasidest erinevate otsingusõnade abil. Väikeveekogude peatüki kirjutamiseks kasutati andmebaasides kombineeritult otsingusõnu „pool“, „pond“, „ephemeral“, „temporary“ ja „vernal“. Funktsionaalsete toitumisrühmade peatüki kirjutamiseks kasutati erinevalt kombineerides otsingusõnu „functional feeding group“, „FFG“, „macroinvertebrates“ ja „insects“ ning hüdroperioodist ülevaate saamiseks „hydroperiod“, „pond“ ja „pool“. Alapeatükkide kirjutamiseks lisati täpsustavaid sõnu nagu „conservation“, „predators“ jne. Teadusartikleid leiti järgnevatest andmebaasidest: Scopus, Researchgate, JSTOR, ScienceDirect, BioOne, Springer Link ja Google Scholar. Lisaks interneti andmebaasidele kasutati ka Tartu Ülikooli raamatukogu, kust leiti informatsiooni töö kirjutamiseks kolmest raamatust (Merivee & Remm, 1973; Masing, 1992; Arold, 2005).

Lisaks kirjanduse analüüsile vaadeldi ka ise hüdroperioodi mõju veemardikate funktsionaalsetele toitumisrühmadele. Selleks otsiti andmebaasidest nii ajutistes kui alalistes väikeveekogudes läbiviidud suurselgrootute uuringuid ning koostati veemardikate liiginimekirjad (lisa 1). Uuringutes väljatoodud liikidele määrati toitumisrühmad mitme teadusartikli abiga (Merritt *et al.*, 1996; Heino, 2000; Epele & Archangelsky, 2012). Vesimardiklaste (*Hydrophilidae*) sugukonna liigid kuuluvad vastse ning valmiku staadiumis erinevatesse funktsionaalsetesse rühmadesse. Juhul kui artiklis ei täpsustatud, kas leitud isendid olid vastsed või valmikud, siis käsitleti liigini määratud isendid valmikutena ja perekonnani määratud isendid vastsetena. Uuringu läbiviimiseks kasutati otsingusõnu „lentic“, „macroinvertebrates“, „pond“, „pool“, „assemblage“, „community“, „species“ ja „functional feeding group“. Vastavad artiklid, kust saadi informatsiooni uuringu läbiviimiseks, leidsin järgnevatest andmebaasidest: Scopus (Fairchild *et al.*, 2000; Fairchild *et al.*, 2003; Culioli *et al.*, 2006; Boix *et al.*, 2011; Perez-Bilbao *et al.* 2014), Springer Link (Boix *et al.*, 2001; Florencio *et al.*, 2009), ScienceDirect (Nicolet *et al.*, 2004), Google Scholar (Kenk, 1949) ja JSTOR (Shneider & Frost, 1996). Välja valitud artiklites pidid kindlasti olema märgitud veekogu hüdroperiood päevades või kuudes ja põhjalik loetelu seal elavatest liikidest.

### 3. Väikeveekogud

#### 3.1 Väikeveekogude mõiste ja eripärad

Lihtsustatult saab väikeveekogusid kirjeldada, kui korduva kuivaperioodiga seisuveekogud. Selle definitsiooni alla läheb suur hulk looduslikke ja inimloodud veekogusid, alates väikestest lompidest, mis sisaldavad vett paar päeva pärast vihma, kuni püsivate veekogudeni, mis võivad kuivada ainult paariks nädalaks mõnel aastal (Williams *et al.*, 2001). Väikeveekogude veetase kõigub märkimisväärselt (Kenk, 1949), sest neil puudub püsiv vee juurde- ja äravool. Seega reguleerivad selliste veekogude veetaset peamiselt sademed, evapotranspiratsioon ja põhjaveetase (Brooks & Hayashi, 2002). Ajutised väikeveekogud kuivavad vähemalt korra aastas ning on enamasti lühiajalised. Nende veemaht, temperatuur ja keemilised omadused muutuvad kiiresti ning elustikus domineerivad kiire arengu ja suure viljakusega veekogu kuivamist taluvad loomad ja taimed (Masing, 1992). Väikeveekogudel on väike valgla ja selle tõttu erinevad nende füüsikalise-keemilised näitajad märkimisväärselt olenevalt kohalikust geoloogiast ja maakasutusest. Selline heterogeensus vee omadustes ja elupaikades tagab väikeveekogudes kõrge mitmekesisuse, aga muudab nad haavatavaks inimtegevusele ja muudele mõjutajatele (Williams *et al.*, 2003).

Peamine erinevus ajutiste ja alaliste väikeveekogude vahel on see, et kuigi ka alalised väikeveekogud võivad ajuti ära kuivada, ei ole sealsel elustikul kohastumusi kuivaperioodi üleelamiseks (Williams, 1997). Üldiselt on ajutiste ja püsivate väikeveekogude fauna küllaltki sarnane (Kenk, 1949), aga kuivaperiood kujundab ajutistes väikeveekogudes elavatele loomadele raskendatud tingimused ja ainult väike osa liikidest on kohanenud nende elupaikadega. Lühiajalises veekogus elamise eelis seisneb sealses väiksemas konkurentsis, sest looduslik valik on soosinud ainult neid liike, kes on leidnud võimalused kuivaperioodi üleelamiseks või sinna levimiseks uuel märjaperioodil (Wiggins *et al.*, 1980). Ajutistes veekogude elustiku võib jagada kaheks: liigid, kes on laia levikuga ja elavad muu hulgas ka püsiveekogudes ning liigid, kes esinevad ainult ajutistes veekogudes. Sellised on näiteks suuremad lõpusjalgsed (*Branchiopoda*), kelle elutsükli läbi viimiseks on oluline veekogu perioodiline kuivamine (Williams, 1997).

Väikeveekogud on oluline elupaik nii selgrootutele, kui ka kahepaiksetele. Ühendkuningriikides on jõgede ja järvede selgrootufaunat uurides leitud, et väikeveekogud on pisut liigirikkamad võrreldes suuremate püsiveekogudega ning seal leidub rohkem haruldasi liike (Williams *et al.*, 2003; Biggs *et al.*, 2005). Ajutised veekogud muudab ainulaadseks asjaolu, et liikidel peab toimuma mitu käitumuslikku ja füsioloogilist kohastumust enne kui nad on võimelised kasutama selliste veekogude ressursse (Wiggins *et al.*, 1980). Kuna väikeveekogud on nii erilised elupaigad on seal ka kõrge endemism. Näiteks uurisid King *et al.* (1996) Põhja-California väikeveekogusid ja leidsid, et 51% selle piirkonna veekogudes elavatest vähilaadsetest (*Crustacea*) on endeemsed. Võrreldes järvede ja jõgedega puuduvad väikeveekogudest tavaliselt kalad ja seetõttu leidub väikeveekogudes liike, mida kaladega veekogudes ei esine (Heino, 2000). Näiteks kahepaiksed paljunevad väikeveekogudes edukalt, sest seal ei ela kalu, kes toituks nende vastsetest (Joly *et al.*, 2001).

Kuigi ajutised veekogud on tuntud oma muutuvate koosluste tõttu, on nende troofilised tasemed ökoloogiliselt stabiilsemad kui võiks arvata (Stein *et al.*, 2003). Väikeveekogud on enamasti heterotroofsed süsteemid ehk nende sekundaarproduktioon baseerub väljast poolt sisse toodud orgaanilisel süsinikul ning sealsed organismid on võimelised töötelma orgaanilist ainet allpool optimaaltemperatuuri (Cummins, 1974). Kuigi väikeveekogud on isoleeritud ja väikese sügavusega, pakuvad nad elukohta organismidele, kes mõjutavad oluliselt ümbritseva maastiku toiduvõrgustikke. Väikeveekogud toimivad liikumiskoridoride ja astmekividena, enamasti kahepaiksetele aga ka suurselgrootutele ühest veekogust teise liikumisel (Biggs *et al.*, 2005). Loomade ja taimede levimine teistesse veekogudesse toimub tihti üleujutuste ajal, kui kõrge veetaseme tõttu on erinevad veekogud omavahel ühenduses (Leibowitz, 2003) või lendavad nad ise uude elupaika (Williams, 1997). Väikeveekogude kadumine mõjutab otseselt näiteks kahepaikseid, kes sõltuvad sigimisajal ajutistest veekogudest, ja teisi organisme nagu roomajad ja veelinnud, kes elavad väikeveekogusid ümbritsevas maastikus (Colburn, 2004).

Väikeveekogudel on mitu olulist funktsiooni ökosüsteemides. Näiteks on ajutiste väikeveekogude funktsioon olla valglate äravoolu puhvrid, sest nad suudavad talletada vett ja vabastada seda aeglaselt, mis vähendab üleujutuse riski (Williams *et al.*, 2001). Bioloogilise mitmekesisuse vähenemisel on negatiivne mõju veeökosüsteemi funktsioonidele nagu näiteks toitainete mineraliseerumine ja primaarproduktioon (Stoler & Relyea, 2011). Väikeveekogud on olulised mudelsüsteemid, mida kasutatakse ökoloogia,

evolutsioonibioloogia ja looduskaitsebioloogia edendamisel. Väikeveekogud on laialt levinud üle maakera, mis võimaldab neid uurida ja võrrelda erinevates kõrgusvahemikes, kliimavöötmetes või ökoregioonides (de Meester *et al.*, 2005).

### 3.2 Väikeveekogude ohustatus ja kaitse

20. sajandi jooksul on väikeveekogude arvukus drastiliselt vähenenud. Euroopas on hinnanguliselt kadunud rohkem kui 50% nendest ainulaadsetest elupaikadest, kohati kuni 90% ning need elustikud, mis on alles jäänud on kaotanud oma kvaliteedi ja ühenduvuse (Hull, 1997, Rannap *et al.*, 2009 kaudu). Peamiselt on need liigirikkad elupaigad kadunud seoses inimtegevusega metsades ja põldudel ning urbaniseerumisega (Williams *et al.*, 2001; Colburn, 2004). Väikeveekogud on looduskaitse vaatepunktist olulised elupaigad, sest oma väikeste mõõtmete ja lihtsa koosluse ülesehituse tõttu toimivad väikeveekogud hoiatusena pikaajaliste mõjude eest suurematele veekogudele. Väikeveekogusid ohustavad tihti otsene elupaikade hävitamine (tiikide täitmine või süvendamine) või muu tugeva mõjuga inimtegevus (reostus, eutrofeerumine, võõrliikide sisse toomine) (De Meester *et al.*, 2005). Oma väikeste mõõtmete tõttu on väikeveekogud haavatavad degradeerumisele, mida põhjustavad pinnavee reostus, liigne kalade arvukus ja ebatavaliselt kõrge veelindude arvukus. Osaliselt kaitseb väike valgla väikeveekogusid, sest need on väiksema tõenäosusega mõjutatud reostuse ja muude kahjustavate mõjude poolt (Biggs *et al.*, 2005).

Globaalsel tasemel ohustab väikeveekogusid kliimamuutus. Sel sajandil prognoositud temperatuuri tõus globaalse kliimasoojenemise tõttu muudab evapotranspiratsiooni intensiivsemaks. Väikeveekogud kaotavad vett kiiremini ja nende hüdroperiood lüheneb, mis takistab kahepaiksetel ja teistel veeliseeluvuvisiga organismidel oma elutsükleid läbi viimast. Väiksemate väikeveekogude (madalamad, väiksem pindala) kadumine suurendab alles jäänud veekogude ja sealsete metapopulatsioonide isolatsiooni (Brooks, 2004). Põllu- ja metsamajanduse kasvav surve viljakat maad juurde saada ja tootlust tõsta viib tihti märgalade kraavitamiseni. Selline tegevus hävitab väikeveekogud ja nende elustiku kiiresti ja lõplikult (Williams, 1997). Eestis on kuivendatud palju põllumajandus- ja metsamaid kraavitamise ja drenaaži abil, et kiirendada lumesulamis- ja vihmavee äravoolu. Selline inimesepoolne vee ära juhtimine takistab põhjavee moodustumist ja kahandab pinnavee hulka õhukese pinnakattega aladel samuti takistab see looduslike väikeveekogude tekkimist

(Arold, 2005). Metsakuivendusest mõjutatud veekogudes on vähem liike kui mõjutamata veekogudes, sest kuivendamine muudab väikeveekogude kooslused maastiku skaalal homogensemaks (Vaikre *et al.*, 2015). Suislepp *et al.* (2011) uurisid kraavitamise mõju kahepaiksetele ja leidsid, et kraavid on väiksema mitmekesisuse ja halvema kvaliteediga, kui looduslikud väikeveekogud. Lisaks võivad need mõjuda kahepaiksetele ökoloogilise lõksuna, sest kraavide vee äravool on kiirem, kui looduslikes väikeveekogudes ning kahepaiksed ei jõua seal metamorfoosi läbi viia.

Väikeveekogud on oma väiksuse ja muutlikuse tõttu jäänud suurema tähelepanuta. Isegi Euroopa Liidu Veepoliitika Raamdirektiiv (2000/60/EC), mille eesmärk on kehtestada maismaa pinnavee, üleminekuvee, rannikuvee ja põhjavee kaitse raamistik, ei kaasa terminit väikeveekogud, tiigid ega kraavid. Seetõttu on vähetõenäoline, et keskkonnaseires jälgitakse ka väikeveekogusid ja nende olukorda. Ometi on väikeveekogud olulised kohaliku magevee liigirikkuse säilitamisel. Väikeveekogude kaitse on nende valglä väikeste mõõtmete tõttu täiesti teostatav, samas kui jõgede ja järvede kaitse on väga kulukas ja keeruline (Williams *et al.*, 2003). Säilitamis- ja kaitsmisotsused peavad olema tehtud maastiku tasandil ja arvesse võtma funktsionaalseid kooslusi, mitte ainult üksikuid liike (Simovich, 2005). Ameerika Ühendriikides luuakse väikeveekogudest sõltuva elustiku kaitseks pidevalt juurde tehisveekogusid. Kaitset võib edukaks nimetada, kui loodud veekogud säilitavad loodusliku liigirikkuse ja hüdrorežiimi ning pakuvad elupaika ka endeemsetele liikidele (King *et al.*, 1998). Lisaks tehisveekogude loomisele tegeletakse ka väikeveekogude taastamisega. Meyer & Whiles (2008) leidsid oma uuringus, et taastatud väikeveekogude suurselgrootute mitmekesisus taastub küllaltki kiiresti. Lisaks esines taksoneid, kes olid taastatud veekogudes arvukamad, kui looduslikes, näiteks ogakärblased (*Stratiomyidae*) ja kiililised (*Odonata*). Samas funktsionaalsuse taastamine võtab kauem aega, osaliselt sellepärast, et liikidel kellel puudub aktiivne levimisvõime on taastatud veekogudesse jõudmine raskendatud. Nad järeldasid, et hüdroperioodil on oluline roll suurselgrootute koosluste kujundamisel ja taastumisprotsessil.

## 4. Funktsionaalsed toitumisrühmad

### 4.1 Funktsionaalsete toitumisrühmade uuringud veeökosüsteemides

Funktsionaalseid toitumisrühmi on uuritud juba mitukümmend aastat erinevates veekogudes. Ilmselt on siiaaani kõige rohkem uuritud neid väikestes vooluveekogudes, sest enamik artikleid, mis käsitlevad toitumisrühmi on läbi viidud just nendes ökosüsteemides. Neotroopilistes piirkondades on toitumisrühmasid kasutatud vooluveekogude ökoloogilise seisundi (Cummins *et al.*, 2005) ja funktsionaalse mitmekesisuse hindamiseks (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). Tomanova ja Usseglio-Polatera (2007) vaatlesid uuringus ka kaheksa erineva funktsionaalse omaduse seost erinevate elupaiga omadustega ja leidsid, et erinevad veekogud sarnanesid funktsionaalselt, kuigi erinesid taksonoomiliselt ning isendite funktsionaalsed omadused olid seotud vähemalt ühe elupaiga tunnusega. Mitu toitumisrühmade uuringut on läbi viidud Soome vooluveekogudes, kus uuriti samuti suurselgrootute funktsionaalse mitmekesisuse suhet peamiste keskkonnateguritega (Heino, 2005) ning liigirikkusega (Heino *et al.*, 2002). Soomes tehtud uuringu tulemused erinesid neotroopilisest selle poolest, et veekogude toitumisrühmade osakaalud erinesid arktiliste ja boreaalsete regioonide vahel. Toitumisrühmade ning jõgede suuruse ja harunemise seost uurides on avastatud, et jõgedes domineerivad ülem- ja alamjooksul erinevad toitumisrühmad (Hawkins & Sedell, 1981; Heino *et al.*, 2005). Jõe varjulisel ülemjooksul on ülekaalus peenestajad, alamjooksul aga kogujad. Röövtoidulised selgrootud terves jões ühtlaselt levinud. Samuti on alamvoolus esindatud mitmed filtreerijate ja kraapijate liigid, kes ülemvoolus puuduvad.

Seisuveekogude kirjeldamiseks on funktsionaalseid rühmi kasutatud vähem. Toitumisrühmi on kasutatud näiteks järve funktsionaalseks iseloomustamiseks, et edendada selle kaitset (Wang *et al.*, 2007). Bazzanti & Della Bella (2004) uurisid ajutistes ja alalistes väikeveekogudes elavate selgrootute toitumis- ja käitumisrühmi. Bazzanti *et al.* (2009) uurisid väikeveekogusid Kesk-Itaalia kaitsealal, eesmärgiga leida seoseid keskkonnategurite ja funktsionaalsete rühmade vahel. Nii ajutistes kui püsivates väikeveekogudes domineerisid funktsionaalsete toitumisrühmade aspektist kogujad ja röövlloomad. Looduslike ja taastatud märgalade taksonoomiliste ja funktsionaalsete rühmade erinevuste uurimisel on jõutud järeldusele, et taksonoomilised rühmad taastuvad kiiremini kui funktsionaalsed (Meyer &

Whiles, 2008). Kuigi enamasti kasutatakse funktsionaalseid toitumisrühmi mageveekogude koosluste uurimiseks, on seda kasutatud ka näiteks Läänemere makrozoobentose kirjeldamiseks. Bonsdorff & Pearson (1999) uurisid keskkonna mõju Läänemeres elavatele erinevatele funktsionaalsetele rühmadele, seal hulgas ka toitumisrühmadele ning töid välja, et ida ja põhja poole liikudes muutusid lahed funktsionaalselt vaesemaks. Hoopis teise lähenemise toitumisrühmadele leidsid Ward & Cummins (1979) kui nad uurisid laboris koguaja (*Paratendipes albimanus*) arengut toites teda erinevate toiduobjektidega. Sellised uuringud pakuvad rohkem teadmisi erinevate toitumisrühmade kohta ja võivad olla abiks ökosüsteemide funktsionaalsete omaduste uurimisel.

#### 4.2 Seos toiduobjektide ja keskkonnateguritega

Funktsionaalsete toitumisrühmade osakaal veekogus muutub sõltuvalt toiduobjektide kättesaadavusest. Toiduobjekte eristatakse osakeste suuruse, klorofüllil olemasolu ja valgusisalduse järgi (Cummins & Klug, 1979). Söödav orgaaniline materjal varieerub veekogudes raskesti omastatavast kergesti lagundatavani. Kasvava toitainerikkuse järgi võib materjali reastada: puit, lehevaris, peenefraktsiooniline orgaaniline aine ehk FPOM (*fine particulate organic matter*), taimekõdu ja niitjad vetikad, elusad vetikad ning lõpuks loomne toit (Anderson & Cummins, 1979). Detriit on väga oluline toiduallikas jõgede ja muude veekogude ökosüsteemides. See jagatakse üldiselt jämedafraktsiooniliseks orgaaniliseks aineks ehk CPOM (*coarse particulate organic matter*), mis on suurem kui 1 mm, ning peenefraktsiooniliseks orgaaniliseks aineks, mis on väiksem kui 1 mm (Cummins & Klug, 1979). CPOM koosneb puidust, lehevarisest ja surnud veeorganismide jäänustest ning FPOM koosneb peamiselt veeorganismide väljaheidetest, lisaks veel puidu ja lehe fragmentidest ning mikroorganismidest (Anderson & Cummins, 1979). Perifüüton ehk pealiskasv hõlmab endas erinevaid vetikarakke (suurus alla 0,5 cm) ja nende pinnal elavaid bakterikolooniaid. Makrofüüdid on õistaimed, samblad ja makrovetikad, mis pakuvad lisaks toidule ka varjupaiku röövlomade eest. Röövlomadele on toiduobjektiks teised selgrootud (Cummins & Klug, 1979).

Kõiki isendeid pole võimalik liigitada ühte kindlasse rühma, sest nad omastavad toitu mitmel viisil või toituvad erinevatest toiduobjektidest. Obligatoorsed liigid ehk spetsialistid saavad kõik kasvaks ja paljunemiseks vajalikud toitained ühel kindlal toiduomastamise viisil.

Fakultatiivsed liigid ehk generalistid suudavad toiduobjekte omandada mitmel erineval viisil. Mõlemal on omad eelised. Generalistid saavad paremini hakkama oludes, kus mõni kindel toiduallikas on vähenenud või kadunud ning spetsialistid suudavad efektiivsemalt omandada toitaineid oma toidust spetsiifiliste ensümaatiliste võimete ja soolestikus elavate mikroobide tõttu (näiteks kõrge tselluloosi sisaldusega toidus) (Cummins & Klug, 1979).

Liikide arvukus erinevates funktsionaalsetes toitumisrühmades on seotud väikeste muutustega keskkonnategurites. See näitab, kui oluline on magevee suurselgrootute kooslustes vaadelda liigirikkust ja funktsionaalseid toitumisrühmi eraldi (Heino, 2000). Veekogu omadused, mis põhjustavad erinevusi toitumisrühmade osakaalus on näiteks vee värvus (Bazzanti *et al.*, 2009), puude katvus (Subramanian & Sivaramakrishnan, 2005), temperatuur (Ward & Cummins, 1979), sügavus (Heino *et al.*, 2002) jne. Temperatuur võib tugevalt mõjutada toitumisrühmade toiduobjektide hulka ja kvaliteeti, mis tähendab, et selle kaudu mõjutab temperatuur ka toitumisrühmade arvukust (Cummins & Klug, 1979).

**Kraapijad** toituvad perifüütonist ja muust sarnasest kraapides seda kividelt ja orgaaniliselt substraadilt (Cummins & Klug, 1979). Morfoloogiliselt on neil tekkinud mitu kohastumust vastavaks toitumiseks. Kraapijate suised on arenenud selliseks, et võimaldavad kraapida või riivida vetikaid. Kehad on kas lamenenud või on kõhupoolel imur, millega kiirevoolulises vees substraadile kinnituda (Merritt & Cummins, 1996, Heino, 2005 kaudu). Peamised esindajad on teod (*Gastropoda*) ja ühepäevikulised (*Ephemeroptera*) (Bazzanti *et al.*, 2009). Kraapijate rohkus veekogus on otseselt mõjutatud vetikate produktsioonist. Kraapijaid ei mõjuta otseselt veekogu hüdroperiood vaid pigem kaudselt vee läbipaistvus ja temperatuur, valguse intensiivsus ning toitainete rohkus, sest need tegurid kontrollivad kraapijatele toiduks olevate vetikate kasvu (Bazzanti & Della Bella, 2004; Bazzanti *et al.*, 2009). Heino *et al.* (2002) uurisid funktsionaalseid toitumisrühmi erinevates ökoregioonides Soomes ja avastasid, et kraapijaid mõjutab oluliselt vee läbipaistvus, sest sellest oleneb perifüütoni produktsioon.

**Peenestajad** toituvad elavatest või lagunevatest soontaimede kudedest ning CPOM-ist, sealhulgas ka puidust ja lehekõdust (Merritt & Cummins, 1996, Heino, 2005 kaudu). Nad panustavad oma tegevusega FPOM-i juurde tootmisesse, mis on toiduks kogujatele ja filtreerijatele (Wallace & Webster, 1996), seetõttu mõjutavad peenestajad oma elutegevusega otseselt FPOM-st toituvaid organisme. Lisaks on peenestajatele oluline, et



CPOM, millest nad toituvad oleks rohkelt koloniseeritud mikroorganismide poolt, mis tõstab selle toiteväärtust (Anderson & Cummins, 1979). Peenestajate arvukust mõjutab CPOM-i hulk veekogus. Tomanova & Usseglio-Polatera (2007) leidsid oma uuringus, et peenestajate osakaal kasvas ojades, kui CPOM-i oli külluses. Peenestajate toitumisrühma esindajad on näiteks sääriksääsklaste (*Tipulidae*) ja järvevanalaste (*Limnephilidae*) vastsed (Cummins & Klug, 1979). Peenestajad sõltuvad rohkem veekogu kalda omadustest kui veekogu sisestest keskkonnateguritest. See tähendab, et allotigeenne produktsioon on neile olulisem, kui autigeenne. Seega on peenestajate arvukus ja liigirikkus kõige suurem veekogudes, mida ümbritsevad lehtpuud ja põõsad (Heino, 2000; Subramanian & Sivaramakrishnan, 2005). Samuti mõjutab neid lehevarise liigiline koosseis (Stoler & Relyea, 2011). Vahtralehed kõdunevad kõige kiiremini ja on elupaigaks rohkematele mikroorganismidele, kui teised taimeliigid (Fish & Carpenter, 1982). Paljude peenestajate elutsükel on häälestatud sügisese lehevaringu järgi, kus nende peamine kasv toimub hilissügisel ja talvel (Anderson & Cummins, 1979).

**Kogujad** korjavad veekogu põhjast peenefraktsioonilist orgaanilist ainet (Merritt & Cummins, 1996, Heino, 2005 kaudu). Esindajad on näiteks mudapäeviklased (*Caenidae*) (Cummins & Klug, 1979) ja surusääsklased (*Chironomidae*) (Ward & Cummins, 1979). Kogujad on tundlikud veekogu temperatuuri ja toidu kvaliteedi suhtes. Ward & Cummins (1979) uurisid temperatuuri ja toidu kvaliteedi mõju *Paratendipes albimanus* kasvule ja arengule tema elu jooksul ning avastasid, et temperatuur kontrollib kasvu erinevatel aastaegadel, aga sama oluline mõjutaja on ka detriidi kvaliteet. Madalama toiteväärtusega detriit (vähem mikroobikolooniaid) võib aeglustada või peatada isendi kasvu, samas kui toitainerikas detriit kiirendab mitme põlvkonna tekkimist. Olgugi, et kogujad on üks olulisemaid saakloomi röövtoidulistele selgrootutele, on nende rolli veekogude funktsioneerimisel arvatavasti kõige vähem uuritud (Wallace & Webster, 1996)

**Filtreerijad** koguvad peenefraktsioonilist orgaanilist ainet veesambast spetsiaalsete filtrite abil, näiteks suuharjased, jalgade harjased ja võrgud (Capinera, 2004). Peamised esindajad on karbid (*Bivalvia*) ja mõned surusääsklaste (*Chironomidae*) liigid (Bazzanti *et al.*, 2009). Filtreerijad võivad osaleda CPOM-i juurde tootmises. Nad toituvad FPOM-ist ja tekitavad juurde suuremate mõõtmetega orgaanilist ainet väljaheidete kujul (Wallace & Webster, 1996). Filtreerijaid mõjutab tugevalt veekogus oleva sestoni hulk ja kvaliteet (Wallace & Merritt, 1980). Neid esineb arvukamalt püsiveekogudes, sest suurem sügavus pakub rohkem

vett mida filtreerida võrreldes väikeveekogudega (Bazzanti *et al.*, 2009). Filtreerijaid võib mõjutada ka nende elupaikade omavaheline ühendatus. Heino *et al.* (2002) pakkusid välja, et filtreerijaid leiab rohkem jõgedes, mis on ühendatud paljude järvedega, kus jõed kannavad kaasa järvest pärinevat orgaanilist materjali, sest see pakub suure toidubaasi filtreerijatele.

**Herbivoor-torkajad** toituvad elusatest soontaimedest ja vetikatest imedes raku- ja koevedelikke (Merritt & Cummins, 1996, Heino, 2005 kaudu). Peamised esindajad on pisiehmselehed (*Trichoptera*), kellel on selliseks toitumiseks arenenud vastavad suised. Nende väike kasv võimaldab ronida makrovetikatel ja üksikshaaval rakkudest vedelikke imeda (Cummins & Klug, 1979). Lisaks kuuluvad sellese toitumisrühma ka mõned vesimardiklaste (*Hydrophilidae*) perekondade valmikud (Meyer & Whiles, 2008). Herbivoor-torkajate arvukust mõjutab makrofüütide rohkus ja liigirikkus veekogus. Seega on neile oluline veekogu happelisus, vee värvus ja varjulisuus, mis kontrollivad fotosünteesijate kasvu (Keeley & Zedler, 1998).

**Röövloomad** ründavad teisi loomi ning neelavad saaklooma tervelt või imevad nende kehavedelikke (Merritt & Cummins, 1996, Heino, 2005 kaudu). Samas võivad aeg-ajalt ka teiste toitumisrühmade esindajad juhuslikult alla neelata elus loomi, mis on toitainerikas lisa nende tavatoidule (Cummins & Klug, 1979). Oma toitumisviisiga reguleerivad röövtoidulised selgrootud saakloomade arvukust ning võivad seeläbi mõjutada toitainete kättesaadavust veekogudes (Wallace & Webster, 1996). Väikeveekogudes levinud röövtoidulised selgrootud on näiteks ujurlased (*Dytiscidae*) ja kiililised (*Odonata*). Röövtoidulisi suurselgrootuid mõjutab veekogus olev taimkate. Nilsson *et al.* (1994) leidsid oma uuringus, et ujurite arvukus ei sõltu veekogu suurusest ja kasvab kui taimkate on lopsakas ja mitmekesine. Tõenäoliselt seletab seda see, et taimed pakuvad kaitset ja varju suurselgrootutele, kes muidu oma suurte mõõtmete tõttu on kerge saak selgroogsetele (Heino, 2000).

## 5. Hüdroperiood ja selle mõju biotilistele ja abiootilistele teguritele

### 5.1 Hüdroperioodi mõiste

Hüdroperiood on aeg, mille vältel veekogu sisaldab vett. Väikeveekogusid võib hüdroperioodi alusel mitmeti jaotada. Näiteks kestuse järgi on olemas lühike (alla 4 kuu), keskmine (4-11 kuud) ja pikk (üle aasta) hüdroperiood (Tarr *et al.*, 2005). Lisaks jagasid Comin & Williams (1994, Williams, 1996 kaudu) ajutised väikeveekogud kaheks: vahelduvad, mis sisaldavad vett tsükliliselt või mille kuivamise aega saab enam-vähem ennustada, ning episoodilised, mis on ettearvamatu hüdroperioodiga.

Hüdroloogilise aasta alguses on väikeveekogud täiesti kuivad või sisaldavad väga vähe pinnavett. Veekogud hakkavad jälle täituma sügise lõpus, kui pinnas küllastub sadeveest (Brooks & Hayashi, 2002). Külmemas kliimavöendis asuvad väikeveekogud jäätuvad talvel sageli põhjani (Kenk, 1949). Veekogud saavutavad oma maksimaalse veemahu kevadise suurveega (Brooks & Hayashi, 2002). Ajutised väikeveekogud kuivavad tavaliselt kevade lõpus või suve alguses. Väikeveekogude veetaseme kõikumist ja veekogu kuivamise ajastust mõjutavad tugevalt ilmastikuolud. Veetase tõuseb enamasti vihma ja sulavee tõttu ning langeb evapotranspiratsiooniga. Peale ilmastiku mõjutavad väikeveekogude hüdroperioodi ka maastiku füüsikalised omadused (muld, aluskivimid jne), märgala suurus ja ühendatus ning kliimaatilised tingimused (Brooks, 2004), mistõttu varieerub veekogude hüdroperiood ka maastiku mastaabis – enamasti täituvad lähestikku asuvad veekogud küll üheaegselt, kuid kuivavad eri aegadel (Florencio *et al.*, 2009).

### 5.2 Mõju kooslusele ja liigirikkusele

Hüdroperiood on üks peamisi kooslusi struktureerivaks ning taksonoomilist ja funktsionaalset liigirikkust mõjutavaks teguriks väikeveekogudes (Schneider, 1999; Therriault & Kolasa, 2001; Boix *et al.*, 2004; Mura & Brecciaroli, 2003; Della Bella *et al.*, 2005; Heino, 2005; Schneider & Frost, 1996). Kuigi hüdroperioodi pikenedes liigiline mitmekesisus kasvab tänu püsiveekogudele omaste liikide lisandumisega, võivad kaduda ajutistele veekogude omased liigid (Williams, 1996; Mura & Brecciaroli, 2003; Della Bella *et al.*, 2005; Karaouzas *et al.*, 2015). Seega põhjustavad muutused hüdroperioodi pikkuses

ka muutusti koosluste struktuuris. Ajutisi veekogusid asustavad need vähesed liigid, kes suudavad elada sellistes ettearvamatutes paikades ja ajastada oma elutsükli kuivaperioodide järgi (Therriault & Kolasa, 2001). Nende liikide kohastumusi saab jagada kolmeks: füsioloogiline taluvus, elutsükli modifikatsioon ja migratsioon (Williams, 1997). Füsioloogilise taluvusega kaasneb tihti diapaus ehk puhkeseisund, mille puhul aeglustub ainevahetus ning areng seiskub, et üle elada ebasoodsad keskkonnatingimused (Masing, 1992). Selline kohastumus on iseloomulik ajutiste veekogude elustikule, sest püsiveekogudes esineb sellist nähtust harva (Williams, 1998). Pärast kuivaperioodi on enamasti esimestena esindatud taksonid, kes läbisid kuivaperioodi diapausis (Schneider, 1999). Elutsükli modifikatsiooni puhul võib olla kohastumusteks kiire kasv, lühike eluiga, väike kehasuurus jne. Migratsiooni saab jagada aktiivseks ja passiivseks. Aktiivne migratsioon toimub lennuvõimelistel liikidel, näiteks paljud lutikalised (*Heteroptera*) ja mardikalised (*Coleoptera*), kes talvituvad püsiveekogudes ning levivad kevadel uutesse väikeveekogudesse (Williams, 1997; Florencio *et al.*, 2009). See seletab ka nende taksonite kõrget arvukust ajutistes veekogudes kevadel (Florencio *et al.*, 2009). Passiivselt migreeruvad isendid levivad erinevate vektorite kaudu nagu näiteks veelinnud, imetajad, tuul ja üleujutused (Williams, 1997).

Kui veekogud hakkavad kuivama, siis elanikud hajuvad, surevad või lähevad oma elutsükli kuivaresitentsesse etappi (Stein *et al.*, 2003). Harva ja ebakorrapäraselt kuivavates veekogudes toimuvad pärast kuivamist suuremad muutused koosluses, kui nendes, kus kuivamine on pidev ja elustik on sellega kohanenud. Lühikese kestvusega väikeveekogude kooslused varieeruvad aastate vahel rohkem, kui pika hüdroperioodiga veekogudes (Schneider, 1999). Väikeveekogude kuivamissagedusel on otsene mõju liigirikkusele, sest see lähtestab pidevalt koosluse ülesehituse ja arengu (Therriault & Kolasa, 2001). Liigirikkus ja isendite arvukus veekogudes väheneb, kui veekogu kuivamissagedus tõuseb. Veekogu hüdroperioodi pikenedes hakkab veekogu elama rohkem neid taksoneid, kellel pole kohastumusi kuivaperioodideks (Schneider & Frost, 1996). Ootamatult varajane ajutiste veekogude kuivamine võib mõjuda halvasti metapopulatsioonidele ning liikidele kellel ei esine diapausi, sest nende veest sõltuvad arengu staadiumid peatatakse (Hulsmans *et al.*, 2008).

### 5.3 Mõju röövtoidulistele loomadele

Veekogu hüdroperioodi pikenedes kasvab röövtoiduliste selgrootute ja selgroogsete (kahepaiksed) liigirikkus ja arvukus (Schneider & Frost, 1996). Pika hüdroperioodiga väikeveekogudes, mis on täidetud veega kauem kui aasta, mõjutab kisklus saakloomade arvukust ja levikut ning kujuneb ajutise veekogu kooslusest erinev kooslus. Seda põhjustavad võtmeliigid, kes saavad läbi viia oma elutsükli tänu pikenenud hüdroperioodile. Suure muutuse koosluses põhjustavad näiteks selgsõudurid (*Notonecta*) ja kiili (*Odonata*) vastsed, kes kontrollivad alalistes veekogudes efektiivselt vesikirpude (*Daphnia*) arvukust ja selle tõttu saavutavad keriloomad (*Rotifera*), kes on toiduks vesikirpudele, kõrge arvukuse ja liigirikkuse (Schneider, 1999). Ajutise väikeveekogu kuivamisel koonduvad röövtoidulised loomad ning see toob kaasa suured muutused koosluses. Väiksemad liigid satuvad kiskluse surve alla ja nende arvukus väheneb drastiliselt (Boix *et al.*, 2004). Paljud ajutistes veekogudes elavad röövtoidulised suurselgrootud on sünkroniseeritud hüdroperioodiga sel viisil, et alustavad kevadperioodil toitumisega alles siis, kui vähilaadsed (*Crustacea*) ja teise suurselgrootud saavutavad maksimaalse arvukuse (Cummins & Merritt, 2005).

Erinevalt alalistest veekogudest, kus peamised kiskjad on kalad, on väikeveekogudes suurem roll röövtoidulistel suurselgrootutel (Søndergaard *et al.*, 2005). Tarr *et al.* (2005) uurisid hüdroperioodi mõju röövtoidulistele selgrootutele ja leidsid, et hüdroperiood on see, mis määrab domineeriva röövlooma liigi veekogus. Lühikese hüdroperioodiga väikeveekogudes domineeris perekond käbaujur (*Acilius*), aga hüdroperioodi pikenedes muutusid domineerivaks selgsõudurid (*Notonecta*). Pika (üle 11 kuu) ja keskmise pikkusega (4–11 kuud) hüdroperioodiga veekogud erinesid küllalt palju teineteisest domineerivate röövtoiduliste selgrootute poolest. Käbaujurite isendeid oli arvukalt keskmise hüdroperioodiga veekogudes, aga alalistes veekogudes esines neid vähe, samas tondihobud (*Aeshna*) eelistasid pikema hüdroperioodiga veekogusid.

### 5.4 Mõju varise lagundajatele

Muutused veetasemes põhjustavad veekogus pideva üleujutuse ja kuivamise, mis paljastab perioodiliselt veekogude kaldad ja põhja. See on oluline vastava elupaiga ökoloogiliste

rotsesside säilitamiseks nagu näiteks orgaanilise materjali lagundamine ja turba kujunemine märgaladel. Mikroorganismid on tähtsad lehevarise töötledjad, kes varise koloniseerimisega muudavad selle kergesti seeditavaks orgaaniliseks materjaliks (Ryder, 1995). Varise koloniseerimist bakterite ja seente poolt võib nimetada ka eeltöötlemiseks, kuna see suurendab varise toiteväärtust (Webster & Benfield, 1986).

Veekogu kuivamisel muutunud hapnikutingimused ja niiske pinnas pakuvad optimaalsed tingimused mikroorganismide kasvuks. Vaheldumine märja- ja kuivaperioodi vahel tagab maksimaalse lagundamisaktiivsuse mikroorganismide poolt (Battle & Golladay, 2001), sest varise lagundamine toimub paremini aeroobsetest tingimustes, kui anaeroobsetes (Ryder, 1995).

### 5.5 Mõju taimedele

Ajutiste veekogude veetaimed on samuti kohanenud pideva kuiva ja märja perioodi vaheldumisega. Need taimed kasutavad CAM ja C<sub>4</sub> fotosünteesi, mis tagavad eduka fotosünteesi toimumise ka äärmistes kuiva tingimustes (Keeley & Zedler, 1998). Väikeveekogude perioodiline veega täitumine ja kuivamine soodustab vastavale elupaigale sobiva endeemse taimkatte teket (Colburn, 2008). Maismaataimed, mis kasvavad kuivaperioodil ajutiste veekogude põhjas on kohanenud üleujutustega ja kasvavad kiiresti, et areng jõuaks paljunemiseni. Sellises muutavas keskkonnas kasvamine kindlustab neile ligipääsu arenguks vajaliku vee ning põhjasetetest kätte saadavate toitainete juurde (Wiggins, 1980). Taimed võivad ka ise osaleda ajutiste veekogude tekkes kogudes vett näiteks tüve õõnsustesse või lehtede vahele (Colburn, 2008).

### 5.6 Mõju veekogu abiootilistele omadustele

Hüdroperioodi pikkus mõjutab erinevaid veekogu füüsikalisi-keemilisi näitajaid. Üldistatult on lühema hüdroperioodiga väikeveekogudes alalistest veekogudest madalam pH, madalam temperatuur ja madalam lahustunud hapniku sisaldus (Tarr *et al.*, 2005; Bazzanti *et al.*, 2009). Paljud ajutiste veekogude füüsikalisi-keemilised omadused sõltuvad sademetest ja valgla omadustest (Florencio *et al.*, 2009). Lisaks mõjutab suve jooksul keskmise

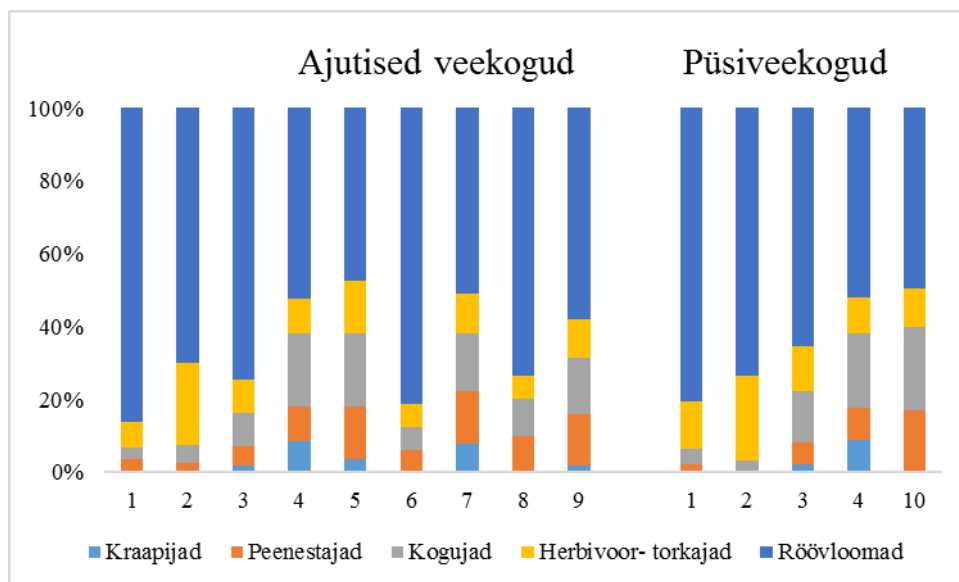
hüdroperioodiga väikeveekogusid kõrge temperatuur, mille tõttu hooaja lõpu poole, kui veekogu hakkab kuivama, väheneb hapnikutase veekogus (Waterkeyn *et al.*, 2008).

Püsivates veekogudes akumuleeruvad orgaanilised setted iga-aastaselt veekogu põhja ja kuhjuvad. Ajutises veekogus oksüdeerub enamik märjal perioodil akumuleerunud orgaanilisest materjalist kuiva perioodil, seega aastate jooksul setteid ei kuhju. Kuigi leidub ka erandeid, siis üldiselt takistab selline perioodiline kuivamine veekogude kinnikasvamist (Williams *et al.*, 2001). Ajutiste veekogude põhjasetetes akumuleeruvad toitained on pärast veekogu kuivamist kättesaadavad soontaimedele ja tagavad suvel rikkaliku taimekasvu kuivanud veekogu põhjas. Seega, maismaataimed töötavad kui vahelüli setetesse jäänud toitainete ringlusesse tagasi saatmisel. Toitainete sidumine taimekudedesse muudab need kättesaadavaks detritivooridele ja herbivooridele järgmisel märjaperioodil (Wiggins *et al.*, 1980).

## 6. Funktsionaalsete toitumisrühmade seos veekogu hüdriperioodiga

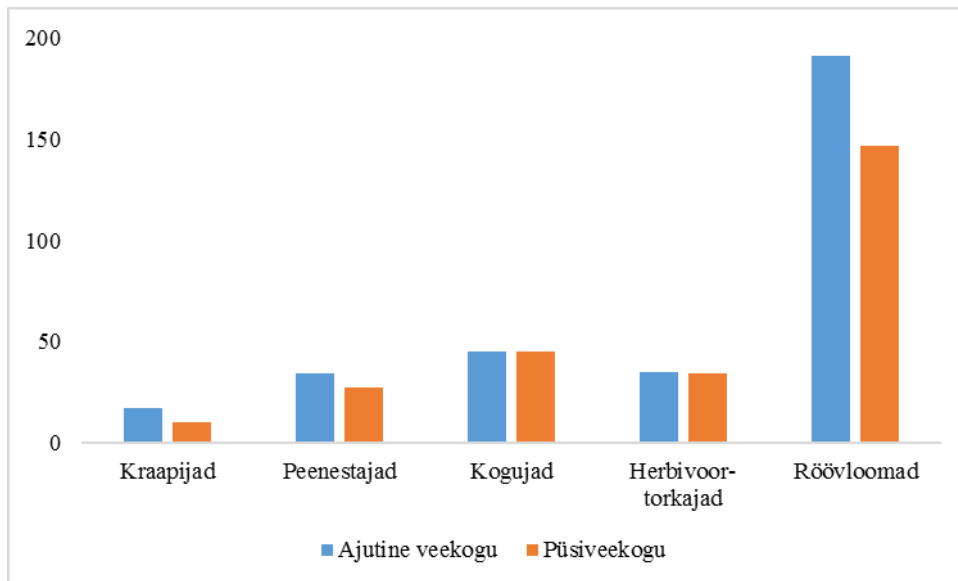
### 6.1 Mardikate funktsionaalsete toitumisrühmade uuringu tulemused

Vaadeldes funktsionaalsete toitumisrühmade osakaalu püsivates ja ajutistes väikeveekogudes leiti, et veemardikate liikide arv nendes funktsionaalsetes rühmades oli mõlemas veekogutüübis sarnane ning alalistes veekogudes esindatud toitumisrühmad esinesid ka ajutistes veekogudes (joonis 1). Nii ajutistes kui alalistes veekogudes olid kõige liigirikkam toitumisrühm röövloomad (ajutistes 61% ja püsivates 60%) (joonis 2). Samas ei ole see tulemus ootamatu, sest kõige liigirikkamad sugukonnad nii ajutistes kui ka püsivates veekogudes olid röövtoidulised ujurlased (*Dytiscidae*) ja vesimardiklased (*Hydrophilidae*), kelle vastsed on röövtoidulised. Vesimardiklaste valmikud on kogujad ja see toitumisrühm oli liigirikkuselt teine mõlemas veekogus. Kõige vähem olid esindatud kraapijaid, kusjuures viies artiklis ei esinenud ühtegi kraapijate toitumisrühma kuuluvat veemardika liiki. Ligi pooled uuritud liikidest (47%) olid esindatud nii ajutistes, kui püsivates veekogudes. Kohati oli püsiveekogude veemardikate liigirikkus funktsionaalsetes toitumisrühmades väiksem, seda just röövloomade, aga ka kraapijate ja peenestajate puhul (joonis 2).



Joonis 1. Ajutistes ja püsivates väikeveekogudes elavate mardikate toitumisrühmade osakaalud uuringute kaupa (allikad on ära toodud lisas 1).





Joonis 2. Veemardikate liigiline mitmekesisus funktsionaalsete toitumisrühmade sees ajutistes ja püsivates veekogudes.

## 6.2 Arutelu

Kuigi on leitud, et hüdroperiood on üks olulisemaid väikeveekogude liigirikkust ja kooslusi mõjutav tegur, mis tõenäoliselt mõjutab ka veekogude funktsioneerimist, on vähe uuritud hüdroperioodi ja selgrootute funktsionaalsete omaduste (ka toitumisrühmade) vahelist seost. Leiti ainult üks artikkel, kus oli uuritud hüdroperioodi mõju väikeveekogude toitumisrühmadele. Bazzanti & Della Bella (2004) uurisid Vahemere regiooni ajutisi ja püsivaid väikeveekogusid Itaalias ja leidsid, et püsivate veekogude funktsionaalsete toitumisrühmade arvukus vastas üldjoontes ajutiste veekogude omale. Tõenäoliselt seletab seda see, et kuigi püsivate ja ajutiste veekogude liigiline koosseis erineb, siis erinevad liigid täidavad samu funktsionaalseid ülesandeid (Bazzanti *et al.*, 2009). Ainuke erinevus eelmainitud uuringu ajutiste ja püsivate väikeveekogude vahel seisnes filtreerijate suuremas arvukuses püsiveekogudes, mille selgituseks pakkusid nad, et püsiveekogude suurem sügavus pakub filtreerijatele kõrgemat veesammast, millest sestonit filtreerida. Antud töös uuritud artiklitest ei leitud ühtegi filtreerijast mardikaliiki *Spercheidae* sugukonnast, keda teatakse küll elavat seisuveekogudes, aga paistab, et väikeveekogud ei ole talle sobilikud elupaigad (Jäch, 1998). Seega, selle analüüsi tulemusi ei saanud võrrelda filtreerijate eripäradega, mida Bazzanti & Della Bella (2004) leidsid.

Ometi võiks eeldada, et hüdroperioodil on mõju ka teistele funktsionaalsetele toitumisrühmadele. Nagu kirjandust läbi töötades leiti, mõjutab hüdroperiood mikroorganisme ja veekogu füüsikalisi-keemilisi omadusi. Veekogu ajutine kuivamine muudab veekogu mikroobide koosluse mitmekesisemaks ja tõstab sellega detriidi toiteväärtust (Webster & Benfield, 1986), mille tõttu võiks kuivavates veekogudes olla peenestajate liigirikkus suurem. Samale järeldusele jõudsid ka Tomanova & Usseglio-Polatera (2007) kui nad uurisid toidukvaliteedi seost peenestajate arvukusega. Kraapijad ja herbivoor-torkajad ei sõltu tõenäoliselt veekogu hüdroperioodist väga palju, vaid hoopis fotosünteesijate kasvust ja veekogu omadustest, mis seda toetavad. Mõlemat rühma leidub rohkem veekogudes, mis on avatud maastikul ja selgema veega, sest mõlemad tegurid soodustavad taimede kasvu (Heino *et al.*, 2002). Röövtoiduliste selgrootute puhul määrab hüdroperiood selle, mis liigid saavad veekogus areneda. Näiteks leidsid Tarr *et al.* (2005) oma uuringus, et püsiveekogudes olid domineerivad röövloomad tondihobulased (*Aeshnidae*), aga ajutistes veekogudes ujurlased (*Dytiscidae*), mille põhjuseks arvati olevat tondihoblulaste pikaajaline vastestaadium ja kuivaresistentsete kohastumuste puudumine.

Antud töö analüüs ei näidanud märkimisväärseid erinevusi ajutiste ja püsiveekogude toitumisrühmade vahel, kuigi oodati teistsuguseid tulemusi, sest hüdroperiood mõjutab oluliselt liigirikkust ja ökosüsteemi toimimist. Erinevad liigid jagunesid mõlemas veekogus enamasti võrdselt toitumisrühmadesse ja ligi pooled liigid asustasid mõlemat veekogutüüpi. Samas näitas uuring, kui suur osakaal on röövtoidulistel mardikatel väikeveekogus. Artiklites, kus olid andmed nii ajutiste kui püsivate veekogude liigilise koosseisu kohta, olid ajutised veekogud liigirikamad ning seda just röövtoiduliste selgrootute suurenenud liigirikkuse tõttu (Kenk, 1949; Fairchild *et al.*, 2003; Pérez-Bilbao *et al.*, 2014). Ajutistes väikeveekogudes ei ela kalu ja selle pärast saavad nendes veekogudes domineerivateks röövloomadeks suurselgrootud (Søndergaard *et al.*, 2005). Teistes toitumisrühmades erines liigirikkus veekogudes ainult ühe või kahe liigi võrra. Seega paistab, et hüdroperiood mõjutab peamiselt ainult röövloomi, vähemalt mardikate puhul. Kindlasti on edaspidi sarnase uuringu tegemisel vaja suurendada andmemahutu, sest see toob arvatavasti esile suuremad toitumisrühmade erinevused erineva hüdroperioodiga veekogudes. Samuti mardiklaste asemel mõne muu seltsi uurimine muudab toitumisrühmade osakaalu, sest veemardikate kõige liigirikamad sugukonnad on peamiselt röövtoidulised.

## Kokkuvõte

Liigirikkuse vähenemist erinevates elupaikades on märgatud üle maailma. Selleks, et seda langust paremini mõista ja protsessi aeglustada on hakatud uurima erinevate liikide rolle ökosüsteemide funktsioneerimisel. Organismide funktsionaalsetel omadustel põhinev lähenemine võimaldab vaadelda elupaiga ja elustiku vahelisi sidemeid ning seostada neid muutustega keskkonnatingimustes. Selle tõttu on ökosüsteemi seisundi kirjeldamiseks funktsionaalne lähenemine informatiivsem, kui taksonoomiline lähenemine. Elustik jaotatakse erinevate funktsionaalsete omaduste alusel rühmadesse, mis väljendavad organismide rolli ökosüsteemis. Funktsionaalne mitmekesisus väljendab seda, kui palju erinevate funktsionaalsete omadustega rühmi on antud ökosüsteemis. Veeökosüsteemide selgrootu elustiku ökoloogiliste ja troofiliste suhete uurimisel on levinud meetod nende funktsionaalsetesse toitumisrühmadesse jagamine. Toiduobjektide alusel jaotatakse veekogu fauna kuude toitumisrühma: kraapijad, kogujad, peenestajad, filtreerijad, herbivoor-torkajad ja röövloomad. Kuna toitumisrühmad on tihedalt seotud ka keskkonnatingimuste ja toiduobjektide arvuga, annavad need kasulikku infot veekogu seisundi kohta.

Väikeveekogud on ainulaadsed elupaigad, mille elustik erineb püsiveekogudest just selle poolest, et need liigid on kohanenud veekogu kuivamisega. Samuti pakuvad nad elupaika paljudele endeemsetele liikidele ja rikastavad mitmekesisust. Näiteks väikeveekogudes ei ole kalu ja selle tõttu saavad seal elada selgrootute ja kahepaiksete liigid, kes ei saa jagada elupaika röövtoiduliste selgroogsetega. Eestis on väikeveekogusid uuritud küllaltki vähe. Ometi on mitmed uuringud tõestanud väikeveekogude tähtsat rolli liigilise ja funktsionaalse mitmekesisuse säilitamisel. Selle pärast on nende ohustatud elupaikade edasine uurimine ja kaitsmine oluline.

Hüdroperioodi mõju väikeveekogude biotilistele ja abiootilistele teguritele on suur. Selle pikkus määrab veekogude kooslused, sest ainult ajutistes veekogudes elavatel liikidel on tekkinud spetsiifilised kohastumused kuivaperioodi üle elamiseks. Nende liikide kohastumused on füsioloogiline taluvus, elutsükli modifikatsioon ja migratsioon. Lisaks määrab hüdroperiood domineeriva röövtoidulise selgrootu liigi veekogus. Varise lagundajatele on veekogu kuivamine oluline. Kuivades on varist koloniseerivatel mikroorganismidel parem ligipääs hapnikule ja kooslus on mitmekesisem. Veekogu

abiootilised tegurid sõltuvad palju hüdroperioodist, sest veetase ja veekogu suurus mõjutavad füüsikalis-keemilisi näitajaid. Samuti takistab veekogude pidev kuivamine setete kuhjumist ja veekogu kinnikasvamist.

Varasemalt on hüdroperioodi mõju toitumisrühmadele uuritud vähe. Bazzanti & Della Bella (2004) uurisid vastavat teemat Itaalias, kus leidsid, et ajutistes ja püsivates väikeveekogudes toitumisrühmade arvukus ei erine märkimisväärselt. Erand oli vaid filtreerijate toitumisrühm. Antud töös viidi läbi sarnane uuring, kus vaadeldi hüdroperioodi mõju väikeveekogude toitumisrühmade liigirikkusele. Tulemustest sai järeldada, et ajutiste ja püsiveekogude funktsionaalsete rühmade osakaal ja liigirikkus sarnanesid teineteisele ja otsest hüdroperioodi mõju ei leitud. Selle põhjuseks võib olla see, et peaaegu pooled liikidest ei eelistanud ühte veekogu teisele, vaid elasid mõlemas veekogutüübis. Teised, kellel esines eelistus jagunesid võrdselt erinevatesse funktsionaalsetesse toitumisrühmadesse. Edaspidi peaks uurima hüdroperioodi mõju suurema andmemahuga, kus oleks esindatud võrdselt ajutiste ja püsiveekogude valim, sest töös antud hüdroperioodi mõjude ülevaate põhjal, on eeldust arvata, et funktsionaalne koosseis võib ajutistes ja püsivates väikeveekogudes erineda.

## The effect of hydroperiod on functional feeding groups (Summary)

Over the last century, in different habitats all across the world, biodiversity has been on the decline. In order to understand said decline in biodiversity and implement proper mitigation techniques, several research studies have made the functions of different species in ecosystems their primary focus. A function-based analysis facilitates an understanding of the relations between habitat and biota and associates them to changes in the environment. This is why a functional approach is much informative than a taxonomic method of analysis. Biota in general, is divided into different functional groups based on the functional traits that represent the roles of organisms in the ecosystem. Functional diversity expresses the abundancy of functional traits within an ecosystem. A common method for studying the trophic and ecological connections of aquatic invertebrates within ecosystems is dividing them into functional feeding groups. Aquatic fauna is divided into 6 feeding groups based on their main food source- scrapers, collector-gatherers, collector-filterers, shredders, herbivore-piercers and predators. The condition of a given water body can be determined from its inherent feeding groups.

Pools and ponds are unique habitats where their component biota differs that of permanent water bodies with respect to their desiccation-resistant stages. Small freshwater bodies are an important habitat to endemic species and supports an abundant and diverse fauna. Also, since fish do not live in pools, those habitats are abundant in invertebrate and amphibian species that would not be able to coexist with predatory fish. Although many studies have pointed out the importance of pools and ponds in conserving taxonomic and functional diversity, they are virtually understudied in Estonia.

Hydroperiod has a considerable effect on the biotic and abiotic attributes of ponds and pools. The length of a hydroperiod determines the communities living within those ecosystems. This is because temporary waterbodies have obtained specific adaptations to survive the dry period. These adaptations are: physiological resistance, life history modification and migration. In addition, hydroperiod determines the dominant predator species in the water body. Dry phase is important for the consumers of leaf litter. Micro-organisms that colonize the leaf litter have better access to oxygen and so, the community is more diverse during drying stage. Hydroperiod has a great impact on the abiotic attributes of the water body,

because water level and size influence the physiochemical properties of the water. Also, the continuous drying which stops it from filling in.

Very little work has been done to examine the effect of hydroperiod on functional feeding groups. A similar study by Bazzanti & Della Bella (2004) showed that the macroinvertebrate abundance in the functional feeding groups was similar in permanent and temporary waterbodies. However, an exception to this was present only in the collector-filterer feeding group. A study was conducted to investigate the effects of hydroperiod on functional feeding groups of Coleoptera. As a result, the proportion of feeding groups was similar in both temporary and permanent ponds and pools, and a direct effect of hydroperiod was not found. This could be caused by the fact that almost half of the species did not have a preference for a specific water body. They lived in both of the afore-mentioned waterbodies. Those who had a preference for a hydroperiod were divided equally within the functional feeding groups. Future studies on the effect of hydroperiod should be based on much larger data, where permanent and temporary water bodies are represented equally in hopes of acquiring more accurate data on the effect of hydroperiod.

## Tänuavaldused

Täna oma juhendajat Maarja Vaikret abivalmiduse ning asjatundliku abi eest.

# Kasutatud kirjandus

## Otsesed viited

- Anderson, N.H., Cummins, K.W. 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 335–342
- Arold, I. 2005. Eesti maastikud. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu.
- Battle, J.M., Golladay, S.W. 2001. Hydroperiod Influence on Breakdown of Leaf Litter in Cypress-gum Wetlands. *The American Midland Naturalist* 146: 128–145.
- Bazzanti, M., Della Bella, V. 2004. Functional Feeding and Habit Organization of Macroinvertebrate Communities in Permanent and Temporary Ponds in Central Italy. *Journal of Freshwater Ecology* 19: 493–497
- Bazzanti, M., Della Bella, V., Grezzi, F. 2009. Functional characteristics of macroinvertebrate communities in Mediterranean ponds (Central Italy): Influence of water permanence and mesohabitat type. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 45: 29–39
- Biggs, J., Williams, P., Withfield, M., Nicolet, P., Weatherby, A. 2005. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 693–714
- Boix, D., Magnusson, A.M., Gascón, S., Sala, J., Williams, D.D. 2011. Environmental Influence on Flight Activity and Arrival Patterns of Aerial Colonizers of Temporary Ponds. *Wetlands* 31: 1227–1240
- Boix, D., Sala, J., Moreno-Amich, R. 2001. The faunal composition of Espolla pond (NE Iberian peninsula): the neglected biodiversity of temporary waters. *Wetlands* 21: 577–592
- Boix, D., Sala, J., Quintana, X.D., Moreno-Amich, R. 2004. Succession of the animal community in a Mediterranean temporary pond. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 29–49
- Bonsdorff, E., Pearson, T.H. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Australian Journal of Ecology* 24: 312–326



- Brooks, R.T. 2004. Weather-related effects on woodland vernal pool hydrology and hydroperiod. *Wetlands* 24: 104–114
- Brooks, R.T., Hayashi, M. 2002. Depth-area-volume and hydroperiod relationships of ephemeral (vernal) forest pools in southern New England. *Wetlands* 22: 247–255
- Capinera, J.L. (toimetaja). 2004. *Encyclopedia of entomology*, volume 1–3. Springer, Netherlands
- Colburn, E.A. 2004. Vernal pools. *Natural History and Conservation*. The McDonald & Woodward Publishing Company, Blacksburg, Virginia.
- Colburn, E.A. 2008. Temporary waters. *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press: Oxford, 3516–3527
- Colburn, E.A., Weeks, S.C., Reed, S.K. 2008. Diversity and ecology of vernal pool invertebrates. *Science and conservation of vernal pools in northeastern North America*. CRC Press, Boca Raton: 105–26
- Culioli, J.L., Foata, J., Mori, C., Orsini, A., Marchand, B. 2006. Temporal succession of the macroinvertebrate faunain acorsican temporary pond. *Vie et Milieu - Life and Environment* 56 : 215–221
- Cummins, K.W. 1974. Structure and Function of Stream Ecosystems. *Bioscience* 24: 631–641
- Cummins, K.W., Klug, M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 10: 147–172
- Cummins, K.W., Merritt, R.W., Andrade, P.C.N. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 69–89
- De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van De Meutter, F., De Bie, T., Michels, E., Brendonck, L. 2005 Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 715–725
- Della Bella, V., Bazzanti, M., Chiarotti, F. 2005. Macroinvertebrate diversity and conservation status of Mediterranean ponds in Italy: water permanence and mesohabitat influence. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 583–600

- Epele, L.B., Archangelsky, M. 2012. Spatial Variations in Water Beetle Communities in Arid and Semi-Arid Patagonian Wetlands and Their Value as Environmental Indicators. *Zoological Studies* 51: 1418–1432
- Fairchild, G.W., Cruz, J., Faulds, A.M., Short, A.E.Z., Matta, J.E. 2003. Microhabitat and landscape influences on aquatic beetle assemblages in a cluster of temporary and permanent ponds. *The North American Benthological Society* 22: 224–240
- Fairchild, G.W., Faulds, A.M., Matta, J.F. 2000. Beetle assemblages in ponds: effects of habitat and site age. *Freshwater biology* 44: 523–534
- Fish, D., Carpenter, S.R. 1982. Leaf litter and larval mosquito dynamics in tree-hole ecosystems. *Ecology* 63: 283–288
- Florencio, M., Serrano, L., Gómez-Rodríguez, C., Millán, A., Diaz-Paniagua, C. 2009. Inter- and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia* 634: 167–183
- Hawkins, C.P., Sedell, J.R. 1981. Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology* 62: 387–397
- Heino, J. 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia* 418: 229–242
- Heino, J. 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology* 50: 1578–1587
- Heino, J., Muotka, T., Paavola, R., Hämäläinen, H., Koskenniemi, E. 2002. Correspondence between regional delineations and spatial patterns in macroinvertebrate assemblages of boreal headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 397–413
- Heino, J., Parviainen, J., Paavola, R., Jehle, M., Louhi, P., Muotka, T. 2005. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia* 539: 121–130
- Hulsmans, A., Vanschoenwinkel, B., Pyke, C., Riddoch, B.J., Brendonck, L. 2008. Quantifying the Hydroregime of a Temporary Pool Habitat: A Modelling Approach for Ephemeral Rock Pools in SE Botswana. *Ecosystems* 11: 89–100

- Jäch, M.A. 1998. Annotated check list of aquatic and riparian/littoral beetle families of the world. *Water beetles of China* 2: 25–42
- Jäch, M.A., Balke, M. 2008. Global diversity of water beetles (*Coleoptera*) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 419–442
- Jax, K., 2005. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos* 111: 641–648
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., Grolet, O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15: 239–248
- Karaouzas, I., Dimitriou, E., Lampou, A., Colombari, E. 2015. Seasonal and spatial patterns of macroinvertebrate assemblages and environmental conditions in Mediterranean temporary ponds in Greece. *Limnology* 16: 41–53
- Keeley, J.E., Zedler, P. H. 1998. Characterization and global distribution of vernal pools. *Koguteoses Witham, C.M., Bauder, E.T., Belk, D., Ferren Jr., W.R., Ornduff, R. (toimetajad), Ecology, conservation, and management of vernal pool ecosystems – Proceeding from a 1996 conference* lk 1–4.
- Kenk, R. 1949. The animal life of temporary and permanent ponds in southern Michigan. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, No. 71*
- King, J.L. 1998. Loss of diversity as a consequence of habitat destruction in California vernal pools. p. 119–123. In C. W. Witham, E. T. Bauder, D. Belk, W. R. Ferren, Jr., and R. Ornduff (eds.) *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems—Proceedings from a 1996 Conference*. California Native Plant Society, Sacramento, CA, USA.
- King, J.L., Simovich, M.A., Brusca, R.C. 1996. Species richness, endemism and ecology of crustacean assemblages in northern California vernal pools. *Hvdrobiologia* 32: 85–116
- Lamouroux, N., Dolédec, S., Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 449–466
- Leibowitz, S.G. 2003. Isolated wetlands and their functions: an ecological perspective. *Wetlands* 23: 517–531
- Masing, V. (koostaja). 1992. *Ökoloogialeksikon: loodusteaduslik oskussõnastik*. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn
- Merivee, E., Remm, H. 1973. *Mardikate määraja*. Kirjastus Valgus, Tallinn.

- Merritt, R.W., Wallace, J.R., Higgins, M.J., Alexander, M.K., Berg, M.B., Morgan, W.T., Cummins, K.W., Vandeneeden, B. 1996. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee river-floodplain ecosystem. *Florida Scientist* 59: 216–274
- Meyer, C.K., Whiles, M.R. 2008. Macroinvertebrate communities in restored and natural Platte River slough wetlands. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 626–639
- Mura, G., Brecciaroli, B. 2003. The zooplankton crustacean of the temporary waterbodies of the Oasis of Palo (Rome, central Italy). *Hydrobiologia* 495: 93–102
- Naeem, S., Chapin III, F.S., Costanza, R., Ehrlich, P.R., Golley, F.B., Hooper, D.U., Lawton, J.H., O'Neill, R.V., Mooney, H.A., Sala, O.E., Symstad, A.J., Tilman, D. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology* 4: 1–11
- Nicolet, P. 2001. Temporary ponds in the UK: a critical biodiversity resource for freshwater plants and animals. *Freshwater Forum* 17: 16–25.
- Nicolet, P., Biggs, J., Fox, G., Hodson, M.J., Reynolds, C., Withfield, M., Williams, P. 2004. The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation* 120: 261–278
- Nilsson, A.N., Elmberg, J., Sjöberg, K. 1994. Abundance and species richness patterns of predaceous diving beetles (*Coleoptera, Dytiscidae*) in Swedish lakes. *Journal of Biogeography* 21: 197–206
- Perez-Bilbao, A., Benetti, C.J., Garrido, J. 2014. Aquatic Coleoptera assemblages in protected wetlands of North-western Spain. *Journal of Limnology* 73: 81–91
- Petchey, O.L., Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters* 9: 741–758
- Rannap, R., Lõhmus, A., Briggs, L. 2009. Restoring ponds for amphibians: a success story. *Hydrobiologia* 634: 87–95
- Ryder, D. S. 1995. Seasonal water regimes and leaf litter processing in a wetland on the Swan Coastal Plain, Western Australia. *Marine and Freshwater Research Journal* 46: 1077–1084
- Schneider, D.W. 1999. Snowmelt ponds in Wisconsin: influence of hydroperiod on invertebrate community structure. *Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America: Ecology and management* 299–318

- Schneider, D.W., Frost, T.M. 1996. Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society* 15: 64–86
- Simovich, M.A. 2005. Considerations for the Management of Vernal Pool Faunal Communities. *Planning for Biodiversity: Bringing Research and Management Together* 29–41
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J.P. 2005. Pond or lake: does it make any difference? *Archiv für Hydrobiologie* 162: 143–165
- Stein, K.J., Mitchell, J.C., Smith, E.P., Waldon, J.L. 2003. Trophic Level Distribution of Ephemeral Pool Insects: Uniformity among Pools. *Journal of Freshwater Ecology* 18: 549–556
- Stoler, A.B., Relyea, R.A. 2011. Living in the litter: the influence of tree leaf litter on wetland communities. *Oikos* 120: 862–872
- Subramanian, K.A., Sivaramakrishnan, K.G. 2005. Habitat and microhabitat distribution of stream insect communities of the Western Ghats. *Current Science* 89: 976–987
- Suislepp, K., Rannap, R., Lõhmus, A. 2011. Impacts of artificial drainage on amphibian breeding sites in hemiboreal forest. *Forest Ecology and Management* 262: 1078–1083
- Tarr, T.L., Baber, M.J., Babbitt, K.J. 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 321–334
- Therriault, T.W., Kolasa, J. 2001. Desiccation frequency reduces species diversity and predictability of community structure in coastal rock pools. *Israel Journal of Zoology* 47: 477–489
- Tomanonva, S., Usseglio-Polatera, P. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology; Archiv für Hydrobiologie* 170: 243–255
- Torp, T. 2014. Väikeveekogude taastamise mõju ohustatud kiililiikidele. Tartu
- Vaikre, M., Remm, L., Rannap, R. 2015. Macroinvertebrates in woodland pools and ditches and their response to artificial drainage in Estonia. *Hydrobiologia*, Springer—Switzerland
- Veepoliitika Raamdirektiiv, 2002. Euroopa Parlamendi ja Euroopa Liidu Nõukogu direktiiv 2000/60/EÜ. Keskkonnaministeerium. 63

- Wallace, J.B., Merritt, R.W. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 25: 103–132
- Wallace, J.B., Webster, J.R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41: 115–139
- Wang, H.-Z., Xu, Q.-Q., Cui, Y.-D., Liang, Y.-L. 2007. Macrozoobenthic community of Poyang Lake, the largest freshwater lake of China, in the Yangtze floodplain. *Limnology* 8: 65–71
- Ward, G.M., Cummins, K.W. 1979. Effects of food quality on growth of a stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (meigen) (diptera: *Chironomidae*). *Ecology* 60: 57–64
- Waterkeyn, A., Grillas, P., Vanschoenwinkel, B., Brendonck, L. 2008. Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biology* 53: 1808–1822
- Webster, J.R., Benfield, E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 17: 567–594
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J., Smith, I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archives of Hydrobiology*, 58: 97–206
- Williams, D.D. 1996. Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society* 15: 634–650
- Williams, D.D. 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 7: 105–117
- Williams, D.D. 1998. The role of dormancy in the evolution and structure of temporary water invertebrate communities. *Archives of Hydrobiology Special Issues: Advanced Limnology*, 52: 109–124.
- Williams, P., Biggs, J., Fox, G., Nicolet, P., Whitfield, M. 2001. History, origins and importance of temporary ponds. *Freshwater Forum* 17: 7–15
- Williams, P., Withfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P., Sear, D. 2003. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation* 115: 329–341

## Kaudsed viited

- Comin, F.A., Williams, W.D. 1994. Parched continents: our common future? *Limnology Now: A Paradigm of Planetary Problems* (toimataja Margalef, R.) 473– 527. Elsevier, Amsterdam
- Hull, A. 1997. The Pond Life Project: a model of conservation and sustainability. In Boothby, J. (ed.), *British Pond Landscape, Proceedings of the UK Conference of the Pond Life Project*. Liverpool: 101–109.
- Merritt R.W., Cummins K.W. 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing, Dubuque

# Lisa 1

Allikas	Aasta	Riik	Valim	Veekogu püsivus	Ümbrus	Sügavus	Pindala/ diameeter	Kogu liigirikkus/ mardikate liigirikkus
1	1996	USA, Wisconsin	5 ajutist ja 2 alalist veekogu	10 – 3650 päeva I veekogu (vk)- 10 päeva, ajutine II vk- 18 päeva, ajutine III vk- 53 päeva, ajutine IV vk- 87 päeva, ajutine V vk- 101 päeva, ajutine VI vk-730 päeva, alaline VII vk-3650 päeva, alaline	Vahtra domineeritud segametsad	Maks. sügavus 29,2 - 189 cm I vk- 29,2 cm, II vk- 42,6 cm, III vk- 63,9 cm, IV vk- 56,3 cm, V vk- 107 cm, VI vk- 165 cm, VII vk- 189 cm,	I vk- 33 m <sup>2</sup> II vk- 90 m <sup>2</sup> III vk- 233 m <sup>2</sup> IV vk- 157 m <sup>2</sup> V vk- 302 m <sup>2</sup> VI vk- 302 m <sup>2</sup> VII vk- 1803 m <sup>2</sup>	76 taksonit 50 mardikaliiki
2	1949	USA, Lõuna-Michigan	2 ajutist (I ja II) ja 2 alalist (III ja IV) veekogu	I vk -7 kuud II vk- 8 kuud III vk püsiv IV vk püsiv	I veekogu (vk)- metsa ääres, osaliselt ulatuvad puud üle veekogu II vk- avatud rohumaal III vk- üheskaldas on järsk teekraavi kallak ja teiselpool soine kallas IV vk- Huroni jõe paisuvesi, liigirikas taimkate	I vk- maks. sügavus 50 cm II vk- maks. sügavus 60 cm III vk- maks. sügavus 80 cm IV vk- maks. sügavus kuni 1 m	I vk- diameeter (diam) 32 m kõige laiemas kohas II vk- diam. 45 m III vk- diam. 60 m kõige laiemas kohas IV vk- diam. 95 m kõige laiemas kohas	289 taksonit 50 mardikaliiki



Lisa 1 (järg)

Allikas	Aasta	Riik	Valim	Veekogu püsivus	Ümbrus	Sügavus	Pindala/ diameeter	Kogu liigirikkus/ mardikate liigirikkus
3	2003	USA, Põhja-Delaware	3	Kõiki jälgiti märtsist maini I vk- püsiv II vk- ajutine III vk- ajutine	I veekogu (vk)-kopratalemi taga II vk- avatud III vk- varjuline	I vk- maks. sügavus 32 cm II vk- maks. sügavus 33 cm III vk- maks. sügavus 28 cm	-	I vk- 37 liiki 7 sugukonda II vk- 30 liiki 5 sugukonda III vk- 29 liiki 4 sugukonda Kokku 66 mardikaliiki
4	2014	Loode-Hispaania	24	8 perioodilist ja 16 püsivat	Erinevad märgalad	-	-	105 mardikaliiki
5	2004	Inglismaa ja Wales	71	-	-	Keskmine sügavus 47 cm	Keskmine pindala 1258 m <sup>2</sup>	242 suurselgrootute liiki 55 mardikaliiki
6	2006	Itaalia, Lõuna-Korsika	1	Täitub novembris ja kuivab juuni alguses, Umbes 7 kuud. 188 päeva	Põõsad ja iileks tammed ümbritsevad tiiki. Tiigi keskel on väike puhmastega saareke.	Keskm. sügavus 12,6 cm Maks. sügavus 42 cm	Maks. pindala 1000 m <sup>2</sup>	35 taksonit 16 mardikaliiki
7	2009	Edela-Hispaania	22	Kuival aastal 0,4-8,9 kuud; Märjal aastal 4,2-12 kuud	-	Maks. sügavus kuival aastal 9,5-142 cm	Maks. pindala 25-122 672 m <sup>2</sup>	123 taksonit 63 mardikaliiki

## Lisa 1 (järg)

Allikas	Aasta	Riik	Valim	Veekogu püsivus	Ümbrus	Sügavus	Pindala/ diameeter	Kogu liigirikkus/ mardikate liigirikkus
8	2001	Ibeeria poolsaare kirdeosa	1	Keskm. 81 päeva	Asub rohumaal	Maks. sügavus 450 cm Keskmine sügavus 130 cm	Keskmine pindala 26 044 m <sup>2</sup>	113 taksonit 30 mardikaliiki
9	2011	Kanada. Lõuna-Ontario	2	I vk- 3 kuud II vk- 5 nädalalt	Ümbritsetud segaleht-metsade ja heina-põldudega	I vk- maks. sügavus 0,3 m II vk- maks. sügavus 0,7 m	I vk- pindala 2000 m <sup>2</sup> II vk- pindala 1000 m <sup>2</sup>	68 liiki 57 mardikaliiki
10	2000	USA, Pennsylvania	18	püsiv	Madalad inimloodud tiigid	Keskm. sügavus 1,5 m	Suurus 1000-31000 m <sup>2</sup>	77 mardikaliiki

(– tähendab, et andmed puudusid)

### Allikad

1- Schneider & Frost 1996; 2- Kenk, 1949; 3- Fairchild *et al.*, 2003; 4- Pérez-Bilbao, 2014; 5- Nicole *et al.*, 2004; 6- Culioli *et al.*, 2006; 7- Florencio *et al.*, 2009; 8- Boix *et al.*, 2001; 9- Boix *et al.*, 2011; 10- Fairchild *et al.*, 2000

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

Mina, Kaisa Tihkan,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Funktsionaalsete toitumisrühmade seos väikeveekogude hüdroperioodiga“, mille juhendaja on Maarja Vaikre,

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, **12.05.2016**