

TARTU ÜLIKOOL

Loodus- ja tehnoloogiateaduskond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Kaspar Arme

**FÜLOGENEETILISELT TULETATUD JA
MORFOLOOGILISTE FUNKTSIONAALSETE
TUNNUSTE VÕRDLUS
MAKROÖKOLOOGILISTES MUSTRITES**

Magistritöö

Juhendaja: Kalle Olli, PhD

Tartu 2015

SISUKORD

SISSEJUHATUS	3
1. FUNKTSIONAALNE MITMEKESISUS	4
1.1 Funktsionaalne rikkus	4
1.2 Funktsionaalne ühtlus	5
1.3 Funktsionaalne divergents	6
1.4 Funktsionaalse mitmekesisuse indeksid	7
1.5 FD hindamine koosluse tasandil	8
2. FÜTOPLANKTON	9
2.1 Funktsionaalsed tunnused	9
2.2 Fülogeneesi tähtsus	10
3. MATERJAL JA METOODIKA	11
3.1 Läänemere fütoplanktoni algandmed	11
3.2 Mõõdetud tunnuste tabel	11
3.3 Ekstrapoleeritavate tunnuste algandmed	11
3.4 Meetodid väärtuste ekstrapoleerimiseks	12
3.5 Andmete ekstrapoleerimine ja andmetöötlus	12
3.6 Ekstrapoleerimise edukuse hindamine	13
3.7 Töö koostamine	14
4. TULEMUSED	15
4.1 Korrelatsioonid	15
4.2 Sesoonsed mustrid	17
4.3 Erinevate andmehulkade ekstrapoleerimine	18
ARUTELU	19
KASUTATUD MATERJALID	21
KOKKUVÕTE	24
SUMMARY	25

SISSEJUHATUS

Funktsionaalne mitmekesisus (*functional diversity*, edaspidi FD) on viimastel aastakümnetel kasutusele võetud mõiste, mis tänapäeval mängib liigilise mitmekesisuse kõrval üha olulisemat rolli, kuna see uurib ja hindab koosluse seisundit lisaks sealsete liikide arvukusele ka nende funktsioonide kaudu. Sageli kasutatakse koosluste seisundi ja mitmekesisuse hindamiseks liigirikkust ja sellel põhinevaid indekseid, kuid Weithoff *et al.* (2015) väidavad, et need meetodid on ebatäpsemad FD-d hindavatest indeksitest, eriti makroökoloogiliste mustrite ja sesoonse dünaamika kirjeldamisel. Seega on koosluste ja ökosüsteemide toimimisest parema ülevaate saamiseks vajalik hinnata nende funktsionaalset mitmekesisust. Selleks on vaja teada liikide funktsionaalsete tunnuste väärtuseid, mille mõõtmine on enamasti pikk ja töömahukas ülesanne ning haruldaste või krüptiliste liikide puhul võib andmestik jääda poolikuks. Viimastel aastatel on välja töötatud mitmed tarkvaralahendused (Bruggeman, 2011; Stekhoven & Bühlmann, 2012; Troyanskaya *et al.*, 2001; van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011), mis võimaldavad puuduvate tunnuse väärtuste tuletamist teiste liikide olemasolevate tunnuse väärtuste ja evolutsioonilise läheduse alusel. Niisugused meetodid, juhul, kui nad on usaldusväärsed, võimaldavad funktsionaalse mitmekesisuse hindamist kiirendada ja töömahtu vähendada. Lisaks on võimalik tuletatud tunnuste väärtuseid kasutada olukordades, kus algandmeid on liiga vähe funktsionaalse mitmekesisuse hindamiseks.

Antud töö eesmärgiks on kasutada kahte eri meetodit Läänemere fütoplanktoni funktsionaalsete tunnuste väärtuste hindamiseks ja uurida, kas ekstrapoleeritud väärtuste põhjal arvutatud FD-indeksid on võrreldavad mõõdetud tunnuste väärtuste alusel arvutatud indeksitega. Võrreldavust hinnatakse korrelatsioonide ja sesoonsete mustrite reprodutseeritavuse kaudu.

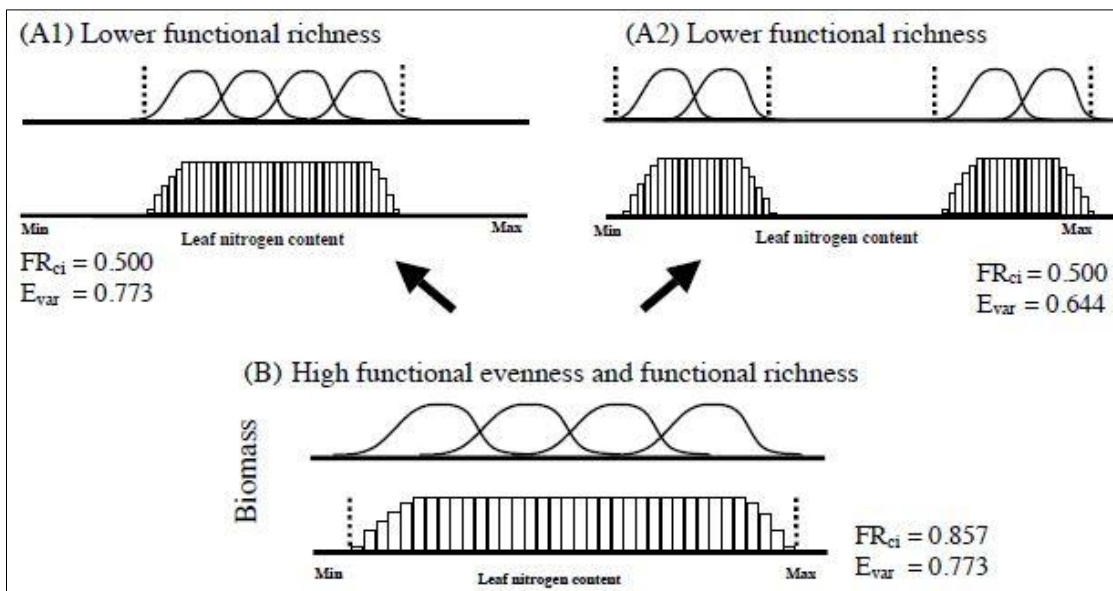
Töö hüpoteesideks on, et (i) ekstrapoleeritud tunnuste väärtuste ja mõõdetud tunnuste väärtuste põhjal arvutatud FD-indeksid korreleeruvad omavahel positiivselt ning (ii) ekstrapoleeritud tunnuste põhjal arvutatud indeksites esineb sesoonse dünaamika, mis korreleerub mõõdetud tunnuste abil saadud sesoonse dünaamikaga.

1. FUNKTSIONAALNE MITMEKESISUS

Funktsionaalsele mitmekesisusele puudub hetkel ühene definitsioon, kuid enamlevinud on Tilmani (2001) kirjeldus, mille kohaselt FD on antud ökosüsteemis elavate organismide funktsionaalsete tunnuste väärtused ja ulatus. Selleks, et FD-d arvuliselt hinnata, jaotatakse see osadeks: funktsionaalseks rikkuseks ja funktsionaalseks ühtluseks. Lisaks eristavad Mason *et al.* (2005) eelnevatest mõistetest veel funktsionaalset divergentsi, kusjuures kõik antud FD-tegurid on üksteisest sõltumatud.

1.1 Funktsionaalne rikkus

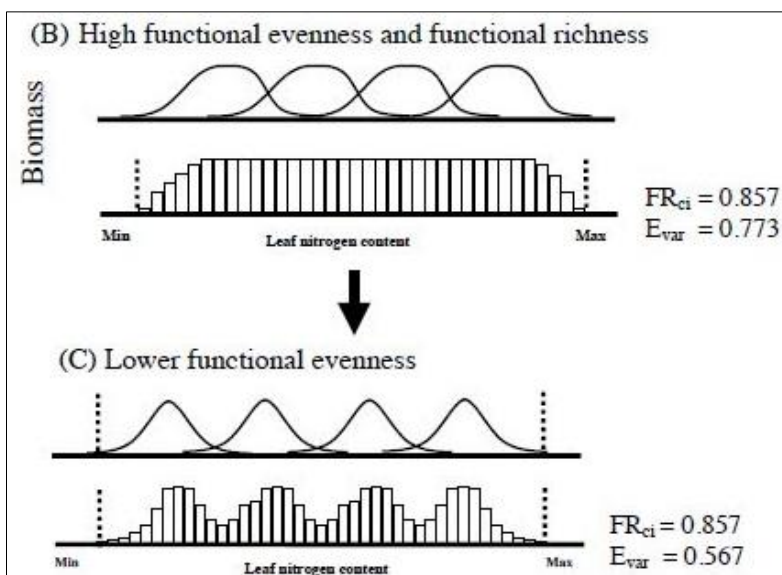
Liikide funktsionaalsed tunnused jaotatakse üldiselt kaheks – ressursikasutus (α -nišš), ja taluvus keskkonnatingimuste suhtes (β -nišš) (Mason *et al.*, 2005). Funktsionaalne rikkus väljendab ühe tunnuse väärtuste vahemikku koosluses ehk liikide jaotumist niši sees vastavalt nende funktsionaalsetele tunnustele (joonis 1). Kõrgem funktsionaalne rikkus viitab seega suuremale hõivatud niši alale, madal rikkus aga viitab olemasolevale, kuid kasutamata ressursile (α -niššides) või väiksemale vastupanuvõimele invasiivsete liikide suhtes (β -niššides). Samas ei tähenda kõrge funktsionaalne rikkus tingimata, et koosluses esineb rohkem liike kui madalama funktsionaalse rikkusega kooslustes (kuigi see on võimalik). Samuti ei anna funktsionaalne rikkus infot liikide ohtrussuhete kohta, mis tähendab, et madala biomassiga niši ala on võrdne kõrge biomassiga niši osaga funktsionaalse rikkuse arvutamisel (joonis 2) (Mason *et al.*, 2005).



Joonis 1. Funktsionaalne rikkus. Vertikaalteljel on ohtrus (biomass), horisontaalteljel funktsionaalse tunnuse väärtused (lehe lämmastikusisaldus). Normaalkaotused tähistavad individuaalseid liike, histogramm kujutab liikide summaarset ohtrust niši alas. Väiksem funktsionaalne rikkus tähendab seda, et summaarselt on väiksem niši osa hõivatud (graafik B versus graafik A1). Funktsionaalse rikkuse arvestamisel ei võeta arvesse täitmata niši alasid, seega on graafikul B suurem funktsionaalne rikkus kui graafikul A2, kuigi viimasel on funktsionaalse tunnuse minimaalse ja maksimaalse väärtuse amplituud suurem kui esimesel (Mason *et al.*, 2005).

1.2 Funktsionaalne ühtlus

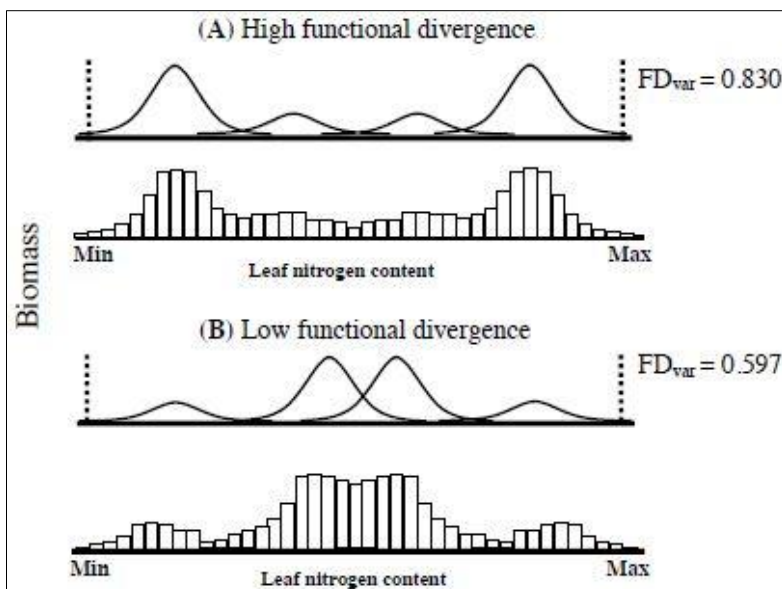
Funktsionaalne ühtlus kirjeldab liikide ohtruse (biomassi) jaotust mingi funktsionaalse tunnuse väärtuste skaalal. Kõrgem ühtlus näitab, et niši ala on tasakaalukamalt täitunud (joonis 2). See tähendab, et kui funktsionaalne ühtlus on madalam ja niši mingi osa on nii-öelda hõredalt täidetud, siis on antud kooslus vastuvõtlik liikidele, kes funktsionaalselt hõredalt täidetud niši osasse sobituvad. Samas kaasatakse funktsionaalse ühtluse arvutamisse ainult need niši alad, mis on täidetud, seega täiesti tühje vahemikke ignoreeritakse (Mason *et al.*, 2005).



Joonis 2. Funktsionaalne ühtlus. Vertikaalteljel on ohtrus (biomass), horisontaalteljel funktsionaalse tunnuse väärtused (lehe lämmastikuisaldus). Normaalkaotused tähistavad individuaalseid liike, histogramm kujutab liikide summaarset ohtrust niši alas. Graafikul B on funktsionaalne ühtlus kõrgem kui graafikul C, kus esinevad madalama ohtrusega niši osad. Samas on mõlemal graafikul funktsionaalne rikkus võrdne (Mason *et al.*, 2005).

1.3 Funktsionaalne divergents

Funktsionaalne divergents kirjeldab suurema biomassiga liikide omavahelist paiknemist niši alas (joonis 3). Kõrgem divergents viitab liikide suuremale eristumisele niši sees, mis omakorda tähendab väiksemat konkurentsi (Mason *et al.*, 2005).



Joonis 3 Funktsionaalne divergents. Vertikaalteljel on ohtrus (biomass), horisontaalteljel funktsionaalse tunnuse väärtused (lehe lämmastikuisaldus). Normaalkaotused tähistavad individuaalseid liike, histogramm kujutab liikide summaarset ohtrust niši alas. Graafikul A kujutatud koosluses on funktsionaalne divergents suurem kui graafikul B, kuna suurema biomassiga liigid paiknevad niši alal üksteisest kaugemal. Mõlemal graafikul on nii funktsionaalne rikkus kui ka ühtlus võrdsed (Mason *et al.*, 2005).

1.4 Funktsionaalse mitmekesisuse indeksid

Funktsionaalse mitmekesisuse indekseid saab arvutada nii pidevate kui ka diskreetsete tunnuste põhjal. Indeksite arvutamiseks kasutatakse kaugusmaatrikseid (näiteks Rao ruutentroopia indeks (FD_Q) või Functional Attribute Diversity indeks (FAD)), hierarhilist klassifikatsiooni (nt. Generalized Functional Diversity indeks (GFD)) või mõõdetud tunnuse standardiseeritud väärtuseid (nt. Functional Richness indeks ($FRic$)) (Mouchet *et al.*, 2010).

1.4.1 Kaugusmaatriksid

Kaugusmaatriksites paigutatakse liigid punktidenähtena oma funktsionaalsete tunnuste väärtuste alusel n -dimensionaalsesse ruumi, kus n on võrdne tunnuste arvuga. Erinevad indeksid mõõdavad punktidevaheliste kauguste summat, keskvärtust jne. Mõned indeksid, näiteks Rao ruutentroopia, võtavad arvesse ka liikide omavahelisi ohtrussuhteid, andes seega täpsema tulemuse kooslusesiseste interaktsioonide kohta (Petchey & Gaston, 2006).

1.4.2 Hierarhiline klassifikatsioon

Hierarhilise klassifikatsiooni meetod põhineb dendrogrammide koostamisel ja okste pikkuste mõõtmisel. Dendrogramme võib koostada funktsionaalsete tunnuste alusel (Mouchet *et al.*, 2010; Petchey & Gaston, 2006) või fülogeneesi alusel.

Funktsionaalsete tunnuste hierarhiline klassifitseerimine tähendab spetsiifiliste tunnuste koondamist üldisemate tunnuste alla. Nii saab näiteks koosluses olevaid organisme jaotada energia ja süsiniku omastamise viisi järgi: kõige suuremad funktsionaalsed jaotused on foto- ja kemoautotroofia ning kemoheterotroofia, kus viimane jaguneb omakorda herbi- ja karnivooriaks jne (Gaston & Petchey, 2006).

1.4.3 Näited FD-indeksitest

Rao ruutentroopia mõõdab distantsimaatriksi alusel paarikaupa liikide funktsionaalset erinevust ja võtab sealjuures arvesse liikide ohtrussuhteid (Botta-Dukát, 2005; Rao, 1982).

Keskmine liigipaaride vaheline distants (*mean pairwise distance*, edaspidi mpd) väljendab koosluse liikide keskmist fülogeneetilist või funktsionaalset kaugust kas fülogeneetilisel või funktsionaalsel distantsimaatriksil (Tsirogannis & Sandel, 2013).

Funktsionaalne dispersioon ($FDis$) mõõdab liikide kaalutud keskmist kaugust maatriksi tsentroidist. Kaaluks on liigi suhteline ohtrus koosluses (Laliberté & Legendre, 2010).

1.5 FD hindamine koosluse tasandil

Kooslustes või ökosüsteemides toimivate protsesside mõistmiseks ja kirjeldamiseks on vaja uurida korraga paljusid funktsionaalseid tunnuseid, mis mõjutavad antud koosluse toimimist. Siinkohal on probleemiks oluliste ja ebaoluliste tunnuste eristamine, kuna ühe koosluse kõikide tunnuste kaasamine FD arvutamisse on väga kulukas ja töömahukas ning erinevate tunnuste kombinatsioonide kasutamine võib anda märgatavalt teistsuguseid tulemusi. Üheks võimaluseks olulisi tunnuseid kindlaks määrata on kasutada eelnevaid uurimustöid, teine võimalus on eristada ise olulisemad tunnused ebaolulisematest, kasutades kas teooriat või mõõdetud väärtuseid kasutades. Viimasel juhul kaasneb aga võimalus, et eksperimendi käigus uuritud tunnused ei anna täit ülevaadet ehk kooslust võivad veel suuremal määral mõjutada tunnused, mida eksperimendis ei uuritud (Petchey & Gaston, 2006).

2. FÜTOPLANKTON

Fütoplankton on üks vee-ökosüsteemide põhikomponente, kelle koosseisust ja produktiivsusest sõltub ülejäänud süsteemi ülesehitus (Olenina, 2006). Fütoplanktoni näol on tegemist mitmekesise polüfüleetilise organismirühmaga, kuhu kuulub hulk tsüanobaktereid (*Cyanobacteria*) ja mikrokoopilisi fotosünteesivaid eukarüoote (Edwards *et al.*, 2013).

Fütoplanktoni produktsiooni ja liigilist koosseisu ökosüsteemis limiteerivad mitmed abiootilised tegurid, näiteks valgus, toitained ning temperatuur, aga ka biootilised tegurid nagu zooplankton (Litchman & Klausmeier, 2008; Tillman *et al.*, 1982, Bruggeman, 2011). Koosluse toimimise seisukohast on seega oluline teada fütoplanktoni liikide ökoloogilisi rolle ehk millised on nende funktsionaalsed tunnused.

2.1 Funktsionaalsed tunnused

Litchman ja Klausmeier (2008) jaotasid fütoplanktoni funktsionaalsed tunnused kolme ökoloogilise funktsiooni – paljunemise, ressursi omandamise ja kiskluse vältimise – vahel. Kõige suurem mõju kooslusele on ressursi omandamisega seotud tunnustel.

Ühe tähtsama ressursi – valguse – kasutamist mõjutavaks tunnuseks on näiteks erinevate kaaspigmentide (fükobiliinid, karotenoidid) olemasolu, mis laiendavad fütoplanktoni poolt kasutatavat valgusspektri ala (Falkowski & Raven, 2007). Valguse omastamist mõjutavad veel ka raku suurus, kuju ja mitmed teised tunnused (Litchman & Klausmeier, 2008).

Valguse kõrval on olulisteks ressursideks erinevad makro- ja mikrotoitained, näiteks lämmastik, fosfor, raud, räni jne (Litchman & Klausmeier, 2008).

Atmosfäärilämmastiku fikseerimise võime on fütoplanktoni hulgas olemas vaid osadel tsüanobakteritel, kes varustavad ülejäänud kooslust biosünteesiks vajalike lämmastikühenditega (Herrero & Flores, 2008).

Paljude tunnuste vahel esineb lõivsuhe, mis tähendab, et ühe tunnuse väärtused suurenevad teise tunnuse arvelt ja vastupidi. Näiteks miksotroofia (võime energiat omastada nii auto- kui heterotroofselt), mis on levinud dinoflagellaatide (*Dinophyceae*) ja krüptofüütide (*Cryptophyta*) hulgas, on lõivsuhtes anorgaaniliste ainete omastamisvõimega. Miksotroofia on kasulik madalate toitainete kontsentratsioonide juures, kuid eutroofsetes tingimustes jäävad miksotroofsed liigid konkurentsivõimeliselt enamasti spetsialiseerunud (ainult auto- või

heterotroofsetele) liikidele alla (Troost *et al.*, 2005; Litchman *et al.*, 2007). Lõivsuhe võib esineda ka kahe erineva toitaine, näiteks fosfori ja räni, omastamisvõime vahel (Tillman, 1977).

2.2 Fülogeneesi tähtsus

Mitmed funktsionaalsed tunnused, näiteks raku kuju, erinevate pigmentide olemasolu, liikumisvõime jne, on evolutsioonis konserveerunud ehk tunnustel on tugev fülogeneetiline taust ja suurtes ühise fülogeneesiga fütoplanktoni rühmades on teatud tunnuste väärtused sarnased. Sellised evolutsioonis varem väljakujunenud tunnused määravad tihti ära antud rühma ökoloogilise rolli (Webb *et al.*, 2002).

3. MATERJAL JA METOODIKA

Flynn *et al.* (2011) pakkusid välja, et liikide funktsionaalsete tunnuste väärtuseid saab ennustada fülogeneesi põhjal (näiteks juhul, kui uuritavas koosluses on teada funktsionaalsete tunnuste väärtused mingi osa liikide puhul, ülejäänute puhul mitte). Seda põhjusel, et fülogeneetilisel lähedastel liikidel on tõenäoliselt sarnasemad tunnused kui evolutsioonis varem lahkenud liikidel ehk funktsionaalsed tunnused on sageli teatud määral evolutsiooniliselt konserveerunud. Sellel eeldusel põhinevad ka rakenduslikud meetodid, mida käesolevas töös on kasutatud.

3.1 Läänemere fütoplanktoni algandmed

Töös on kasutatud 19 549 kvantitatiivse fütoplanktoni proovi andmeid ja 517 579 liigispetsiifilist andmerida, mis on kogutud aastatel 1966 kuni 2008 üle kogu Läänemere. Proovivõtupunktid on jaotatud vesikondade kaupa kuueks: Soome lahe, Liivi lahe, Botnia lahe, Belti väinade, Sundi väina ja Läänemere avaosa proovid. Igas proovis on ära määratud leitud liigid ja nende liikide märgkaalud mikrogrammides liitri kohta ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) (Olli *et al.*, 2013).

3.2 Mõõdetud tunnused

Kontrollandmetena on töös kasutatud kümne binaarse tunnuse mõõdetud väärtuseid 716 Läänemere fütoplanktoni liigi kohta. Mõõdetud tunnusteks on lämmastiku sidumisvõime, ränist rakuseina moodustamise võime, liikumisvõime, ujuvus, kaaspigmentide (fükobiliinid, klorofüll b ja c) olemasolu, kolooniate ja rakuahelate moodustamine ning auto- ja heterotroofsus.

3.3 Ekstrapoleeritavate tunnuste algandmed

Puuduvate tunnuste väärtuste ekstrapoleerimisel kasutati Bruggemani (2011) töös avaldatud andmetabelit, mis on koostatud 28 kirjandusallika alusel. Tabel sisaldab kuue pideva tunnuse logaritmitud väärtuseid 126 fütoplanktoni taksoni kohta. Tunnusteks on maksimaalne kasvukiirus, raku diameeter, pindala, ruumala, pikkus ja afiinsus fosfaatide suhtes.

Ekstrapoleerimiseks kasutatud tunnused ja kontrollandmetena kasutatud mõõdetud tunnused on üksteisest sõltumatud.

3.4 Meetodid väärtuste ekstrapoleerimiseks

Väärtuste ekstrapoleerimiseks kasutati PhyloParsi ja phyEstimate meetodeid. PhyloPars on veebipõhine rakendus (Bruggeman *et al.*, 2009), phyEstimate R-is „picante“ paketi sisalduv algoritm (Kembel, *et al.*, 2010). Mõlemad meetodid kasutavad taksonite omavahelisi fülogeneetilisi kaugusi puuduvate väärtuste ekstrapoleerimiseks. Arvutamisel eeldatakse, et fülogeneetiliselt lähedasematel taksonitel on tunnuste väärtused tugevamalt korreleeritud kui fülogeneetiliselt kaugematel taksonitel ning väärtused muutuvad ainult geenitriivi tagajärjel (Garland & Ives, 2000; Bruggeman *et al.*, 2009). PhyloPars hindab lisaks veel fenotüübilist varieeruvust, mis tähendab, et algandmetes sisalduvaid väärtuseid võetakse kui üksikuid mõõtmistulemusi, mitte kui taksonite tunnusväärtuseid ehk arvestatakse mõõtmisviga. Samuti võtab meetod arvesse allomeetriat ehk sarnaste tunnuste (näiteks raku pikkus ja pindala, raku suurus ja kasvukiirus) väärtustel lubatakse korreleeruda (Bruggeman *et al.*, 2009).

3.5 Andmete ekstrapoleerimine ja andmetöötlus

Nii PhyloPars kui phyEstimate meetodi puhul on andmete ekstrapoleerimiseks vajalik sisestada algandmestik koos taksonite fülogeneesipuuga (joonis 4). Käesolevas töös on fülogeneesipuu asendusena kasutatud taksonite klassifikatsiooni, mis koostati maailma mereliikide andmebaasi (WoRMS Editorial Board, 2015) abil.

Ekstrapoleeritud ja mõõdetud tunnuste väärtuste alusel koostati distantssimaatriksid (joonis 4). Mõõdetud tunnuste puhul kasutati maatriksi koostamiseks Goweri distantssi, mis võimaldab kasutada korraga nii pidevaid kui ka diskreetseid tunnuseid. Ekstrapoleeritud tunnuste puhul kasutati eukleidilist distantssi. Distantssimaatriksite alusel arvutati kaks funktsionaalse mitmekesisuse indeksit – mpd ja Rao ruuttentroopia, et muuta binaarsed ja pidevad tunnused omavahel võrreldavateks. Indeksid arvutati igale andmestikule eraldi ehk kokku saadi mõlema indeksi kohta kolm väärtuste tabelit (joonis 5). Andmetöötlus ja statistika tehti programmis R.

3.6 Ekstrapoleerimise edukuse hindamine

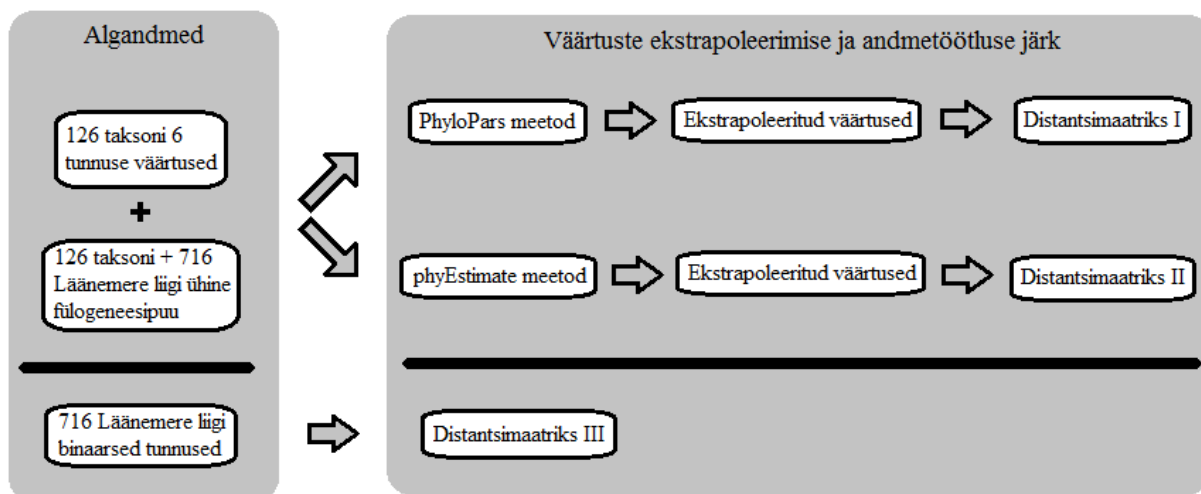
Ekstrapoleerimise edukuse hindamiseks korreleeriti omavahel mõõdetud tunnuste ja ekstrapoleeritud tunnuste põhjal arvatud indekseid üle kogu Läänemere ja vesikondade kaupa eraldi. Erinevaid indekseid ja vesikondi omavahel ei korreleeritud.

Mpd indeksi põhjal arutati ka vesikondade keskmine sesoonne dünaamika vahemikus 1970–2008. Dünaamika puhul hinnati mpd väärtuseid kevadel ja suvel, kuna Cebriani ja Valiela (1999) kohaselt on need suvel kõrgemad kui kevadel.

Penone *et al.* (2014) väitsid, et ekstrapoleerimismeetodite edukus on negatiivses korrelatsioonis ekstrapoleeritavate andmete proportsiooniga ehk mida suuremale hulgale liikidele tunnuste väärtuseid ekstrapoleerida, seda ebatäpsemad need väärtused on.

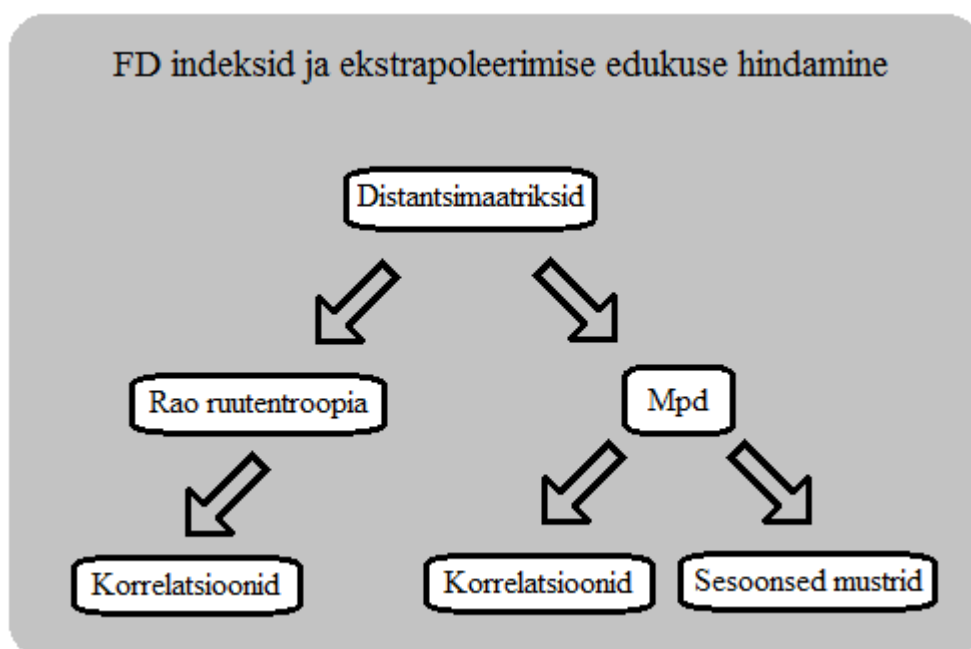
Väite kontrollimiseks ekstrapoleeriti käesolevas töös phyEstimate meetodiga 63 mõõdetud funktsionaalse tunnuse väärtuse põhjal puuduvad väärtused 1528 fütoplanktoni liigile eesmärgiga uurida, kas ekstrapoleeritud tunnuste väärtused sõltuvad (i) mõõdetud tunnustega liikide hulgast ja/või (ii) liikide hulgast, millele puuduvad tunnused ekstrapoleeritakse.

Lisaks ekstrapoleeriti maksimaalse kasvukiiruse väärtuseid samadele liikidele, kuid muudeti algandmete hulka nii, et ühes algandmestikus oli 30 väärtust ja teises 63. Ekstrapoleeritud väärtuseid võrreldi omavahel.



Joonis 4. Andmete ekstrapoleerimise ja töötlemise protsess. 126 taksoni tunnuste väärtuste ja nende taksonite ning 716 Läänemere liigi ühise fülogeneesipuu alusel ekstrapoleeriti PhyloPars'i ja phyEstimate'i meetoditega puuduvad tunnuste väärtused. Mõlema meetodi kaudu saadud andmete ja mõõdetud tunnuste alusel koostati igale andmestikule distantsimaatriks.

FD indeksid ja ekstrapoleerimise edukuse hindamine



Joonis 5. Funktsionaalse mitmekesisuse indeksid ja ekstrapoleerimise edukuse hindamine. Iga distantsimaatriksi alusel arvutati kaks FD indeksit – Rao ruutentroopia ja mpd. Indeksite väärtuseid korreleeriti erinevate meetodite ja mõõdetud tunnuste vahel. Erinevaid indekseid omavahel ei korreleeritud. Mpd põhjal arvutati lisaks keskmine sesoonne dünaamika Läänemere vesikondade kaupa.

3.7 Töö koostamine

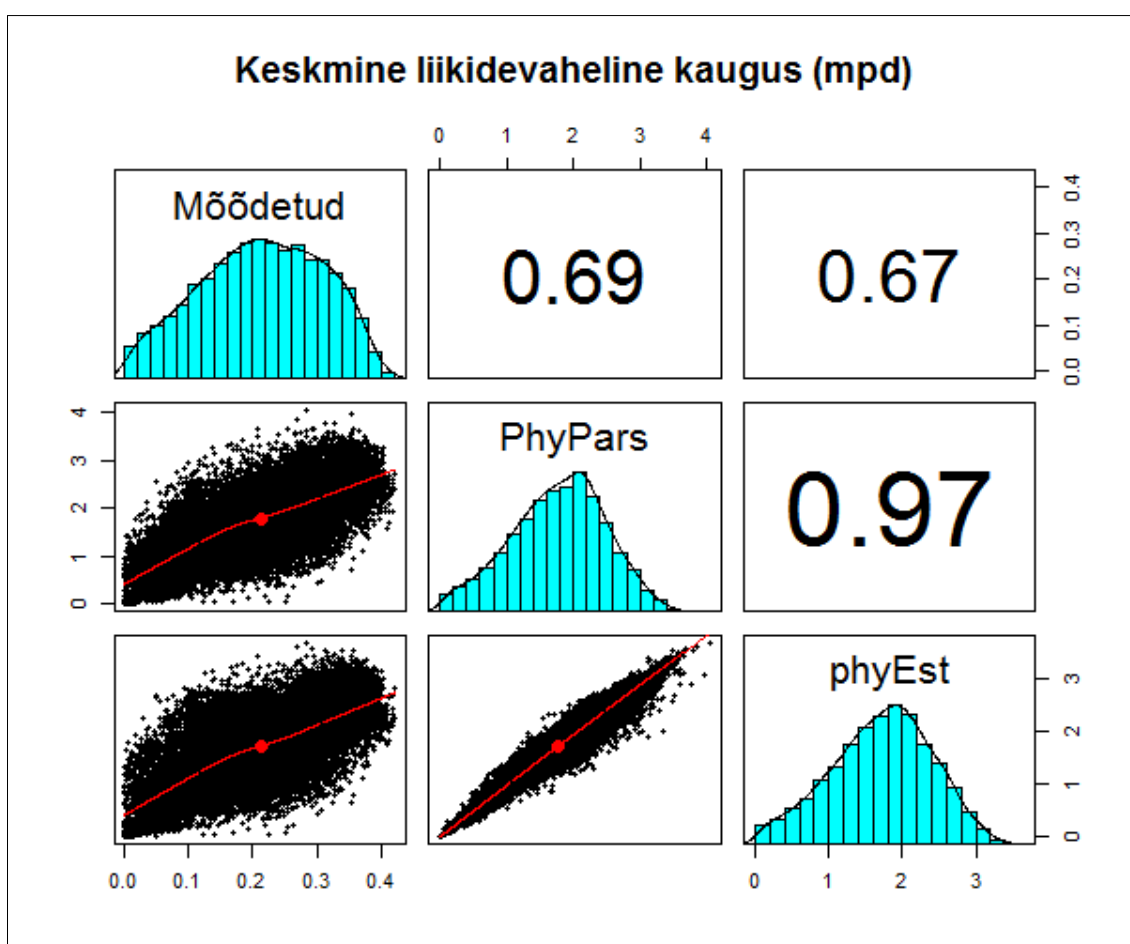
Töös kasutati eelnevalt kogutud algandmeid (Bruggeman, 2011; Olli *et al.*, 2013). PhyEstimate meetodiga andmete ekstrapoleerimise ja andmetöötluse (distantsimaatriksite koostamine) viis läbi töö juhendaja. Töö autor ekstrapoleeris andmeid PhyloPars meetodiga ja viis läbi statistilise andmeanalüüsi.

4. TULEMUSED

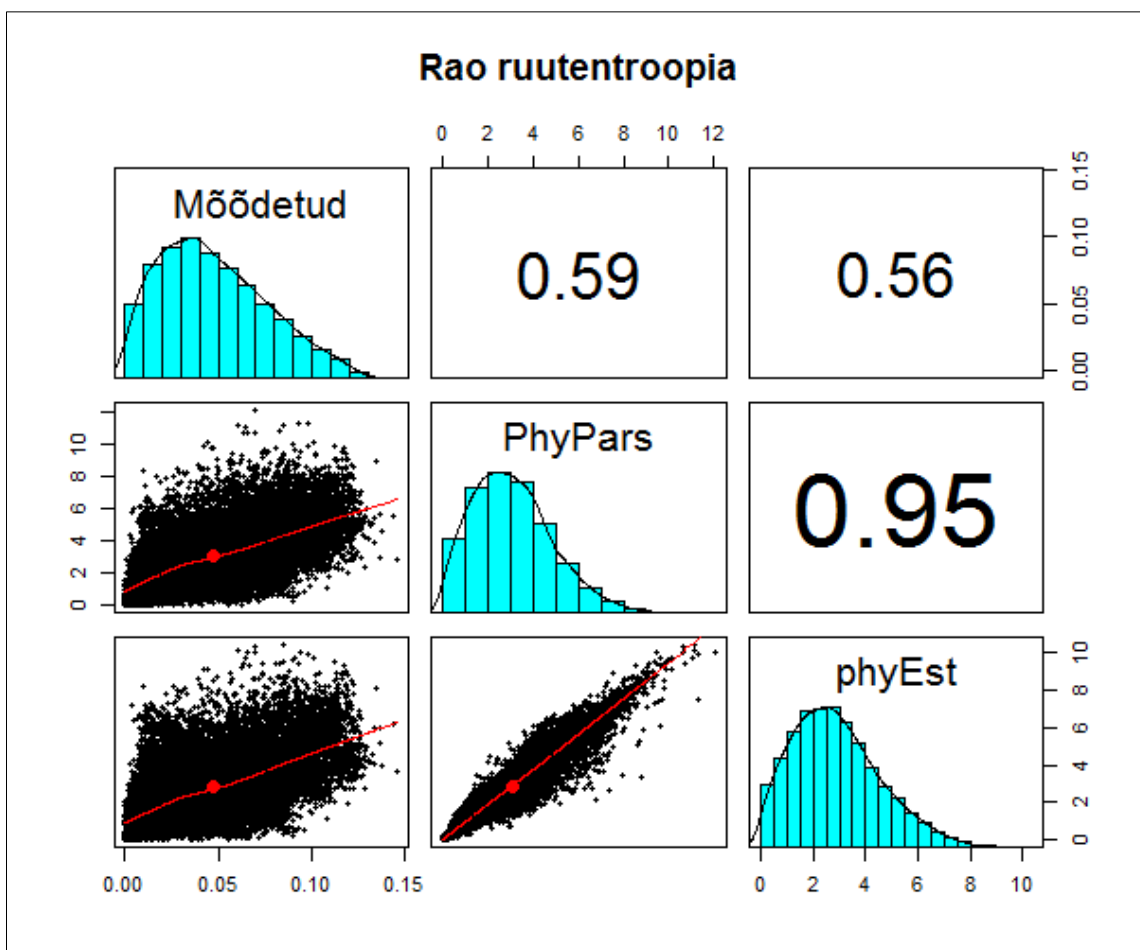
4.1 Korrelatsioonid

Mõõdetud ja ekstrapoleeritud tunnuste vahel esines mõlema indeksi korral kogu Läänemere ulatuses positiivne korrelatsioon. Kõrgemad olid korrelatsioonid ekstrapoleeritud väärtuste vahel ($r=0,95-0,97$), madalamad oli korrelatsioonid mõõdetud väärtuste põhjal arvutatud indeksite ja ekstrapoleeritud väärtuste vahel ($r=0,56-0,69$). Näitena on välja toodud korrelatsioonid mpd ja Rao ruutentroopia indeksite vahel (joonised 6 ja 7).

Tabelis 1 on välja toodud ka teiste FD-indeksite (funktsionaalne rikkus, ühtlus ja dispersioon) korrelatsioonid ekstrapoleeritud ja mõõdetud tunnuste vahel.



Joonis 6. Korrelatsioonimaatriks mpd kohta. Esitatud on korrelatsioonid graafiliselt ja korrelatsioonikordajatena kogu Läänemere ulatuses. Histogrammidel on kujutatud indeksi väärtused andmestike kaupa. Numbrid tähistavad korrelatsioonikoefitsente.



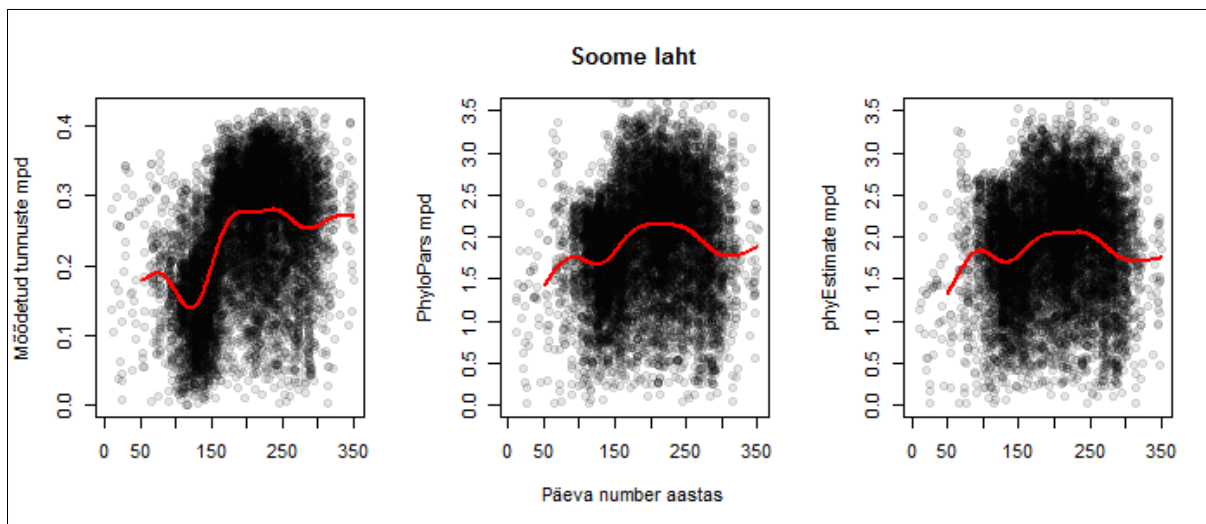
Joonis 7. Korrelatsioonimaatriks Rao ruuentroopia kohta. Esitatud on korrelatsioonid graafiliselt ja korrelatsioonikordajatena kogu Läänemere ulatuses. Histogrammidel on kujutatud indeksi väärtused andmestike kaupa. Numbrid tähistavad korrelatsioonikoefitsiente.

Tabel 1. Korrelatsioonid ekstrapoleeritud ja mõõdetud tunnuste vahel erinevate FD-indeksite kaupa. Kõikide korrelatsioonide p-väärtus jääb alla 0,001 piiri.

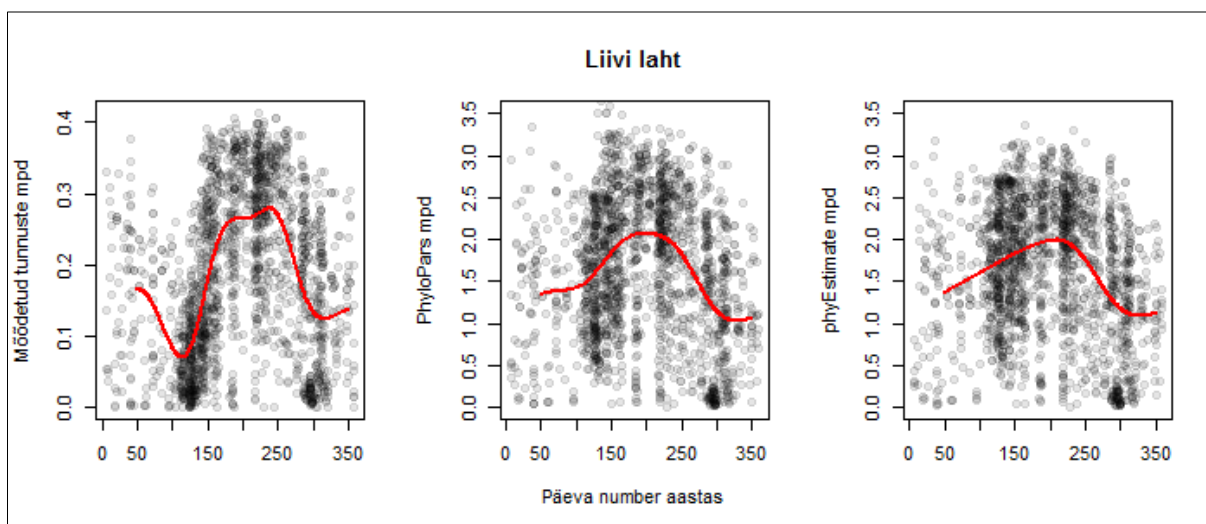
FD-indeks	PhyPars/mõõdetud tunnused	phyEstimate/mõõdetud tunnused
Mpd	$r=0,689, df=19\ 488$	$r=0,673, df=19\ 488$
Rao ruuentroopia	$r=0,586, df=19\ 529$	$r=0,560, df=19\ 529$
Funktsionaalne rikkus	$r=0,645, df=19\ 376$	$r=0,618, df=19\ 381$
Funktsionaalne dispersioon	$r=0,625, df=19\ 529$	$r=0,607, df=19\ 529$
Funktsionaalne ühtlus	$r=0,398, df=19\ 427$	$r=0,408, df=19\ 427$

4.2 Sesoonsed muustrid

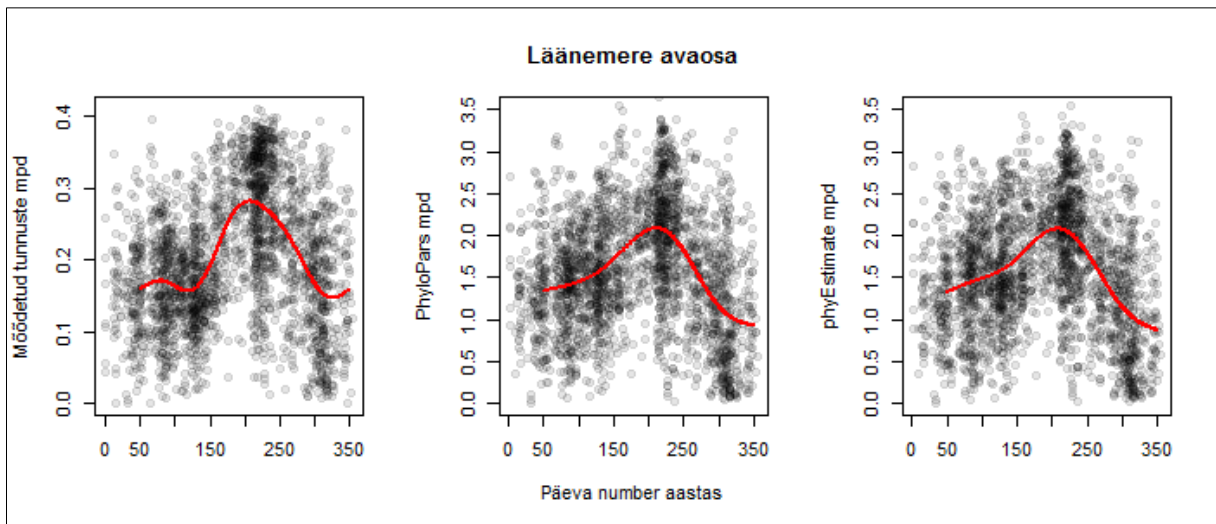
Mõõdetud tunnuste põhjal arvatud funktsionaalse mitmekesisuse indeksid näitasid spetsiifilist sasoonsust (madalamad indeksi väärtused kevadel, kõrgemad suvel). Näitena on toodud sasoone muster Eestiga piirnevatel aladel: Soome lahes, Liivi lahes ja Läänemere keskosas (joonised 8-10). Selgelt sarnane muster ilmnes ka ekstrapoleeritud tunnuste põhjal arvatud indeksite puhul (joonised 8-10).



Joonis 8. Soome lahe sasoone dünaamika. Arvutatud mõõdetud ja kahe meetodiga ekstrapoleeritud tunnuste mpd väärtuste alusel.



Joonis 9. Liivi lahe sasoone dünaamika. Arvutatud mõõdetud ja kahe meetodiga ekstrapoleeritud tunnuste mpd väärtuste alusel.



Joonis 10. Läänemere avaosa sesoonne dünaamika. Arvutatud mõõdetud ja kahe meetodiga ekstrapoleeritud tunnuste mpd väärtuste alusel.

4.3 Erinevate andmehulkade ekstrapoleerimine

63 mõõdetud liigi väärtuste alusel puuduvate väärtuste ekstrapoleerimisel erinevale hulgale liikidele (500, 1000, 1500) selgus, et samade liikide puhul jäid ekstrapoleeritud väärtused identseteks.

Samas mõõdetud väärtuste liikide vähendamisel muutusid ekstrapoleeritud väärtused võrreldes esialgsete tulemustega.

ARUTELU

Mõlemad ekstrapoleerimise edukust hindavad meetodid (korrelatsioonid mõõdetud andmetega ja sesoonsed mustrid) näitasid positiivseid tulemusi ja võib väita, et fütoplanktoni funktsionaalsete tunnuste väärtuste ekstrapoleerimine annab mõõdetud tunnuste väärtustega võrreldavaid tulemusi.

Ekstrapoleerimiseks kasutatud meetodid töötasid võrdselt hästi ja andsid nii mõõdetud tulemustega korreleerides kui ka sesooneid mustreid hinnates sarnaseid tulemusi. Meetodite omavahelised erinevused tulenevad arvutusprotsessi nüanssidest, näiteks PhyloPars võtab ekstrapoleerimisel arvesse fenotüübilist varieeruvust ja allomeetriat, phyEstimate mitte.

Väärtuste ekstrapoleerimise seisukohalt on oluline tunnuste fülogeneetiline signaal, kuna käesolevas töös kasutatud ekstrapoleerimismeetodid eeldavad, et tunnuste väärtused on fülogeneetiliselt lähedasematel liikidel sarnasemad ehk vähemalt mingil määral evolutsioonis konserveerunud. Seega võib järeldada, et fülogeneetilise signaalita (nt. divergeerunud) tunnuste ekstrapoleerimine selliste meetoditega sisukaid tulemusi ei anna. On olemas ka meetodeid, mis ekstrapoleerivad tunnuse väärtuseid ilma fülogeneesi arvestamata (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011), kuid neid antud töös ei käsitletud.

Sesoone dünaamika osas avaldusid ekstrapoleeritud tunnuste osas mustrid, mis sarnanesid tugevalt mõõdetud tunnuste põhjal arvutatud mustritega. Kõik arvutatud mustrid järgisid ka Cebriani ja Valiela (1999) poolt välja pakutud dünaamikat, mille kohaselt on fütoplanktoni funktsionaalne mitmekesisus madalam kevadeti ja kõrgem suviti. Seega on kinnitatud mõlemad püstitatud hüpoteesid ja täidetud töö eesmärk.

Testid erineva algväärtuste hulgaga samadele taksonitele väärtuste ekstrapoleerimisest ja sama algandmestikuga erinevale taksonite hulgale väärtuste ekstrapoleerimisest näitasid, et ekstrapoleeritavad väärtused sõltuvad algandmete hulgast, kuid ekstrapoleeritavate väärtuste hulk tulemusi ei mõjuta. See lükkab ümber Penone *et al.* (2014) väite, et mida suuremale hulgale taksonitele väärtuseid ekstrapoleerida, seda ebatäpsemad on ekstrapoleerimise tulemused.

Antud töö näitab, et funktsionaalsete tunnuste väärtuste ekstrapoleerimine annab edukaid tulemusi ning käsitletud ekstrapoleerimismeetodite abil saadud tunnuste väärtuseid võib kasutada ökoloogiliste seaduspärade ja koosluste kirjeldamiseks. Veelgi enam, tunnuste ekstrapoleerimine on mõttekas ka küllalt väikese mõõdetud tunnustega liikide arvu korral.

Samas, kui mõõdetud tunnustega liikide arv suureneb tulevikus, muutub ekstrapoleerimise tulemus ainult paremaks.

KASUTATUD MATERJALID

- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, **16**(5), 533–540.
- Bruggeman, J. 2011. A phylogenetic approach to the estimation of phytoplankton traits: phytoplankton traits from phylogeny. *Journal of Phycology*, **47**(1), 52–65.
- Buuren, S. van, & Groothuis-Oudshoorn, K. (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, **45**(3).
- Diaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecol & Evol.* **16**, 11, 646-655.
- Diaz, S., Lavorel, S., Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS.* **104**, 52, 20684-20689.
- Diaz, S., Symstad, A., Chapin III, F., Wardle, D., Huenneke, L. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *TRENDS in Ecol & Evol.* **18**, 3, 140-146.
- Edwards, K. F., Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2013). Functional traits explain phytoplankton responses to environmental gradients across lakes of the United States. *Ecology*, **94**(7), 1626–1635.
- Etienne Laliberté and Pierre Legendre (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**, 299–305.
- Falkowski, P. G., & Raven, J. A. (2007). *Aquatic photosynthesis* (2nd ed). Princeton: Princeton University Press.
- Flynn, D., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M., Naeem, S. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology.* **92**, 8, 1573-1581.
- Herrero, A., & Flores, E. (Eds.). (2008). *The cyanobacteria: molecular biology, genomics, and evolution*. Norfolk, UK: Caister Academic Press.
- Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2008). Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**(1), 615–639.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist.* **101**, 377-385.

- Mason, N., Mouillot, D., Lee, W., Wilson, J. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *OIKOS*. **111**, 112-118.
- Mouchet, M., Villéger, S., Mason, N., Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* **24**, 867-876.
- Olenina, I. (2006). Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. [<http://epic.awi.de/30141/1/bsep106.pdf>]. 22. april 2015.
- Olli, K., Trikk, O., Klais, R., Ptacnik, R., Andersen, T., Lehtinen, S., & Tamminen, T. (2013). Harmonizing large data sets reveals novel patterns in the Baltic Sea phytoplankton community structure. *Marine Ecology Progress Series*, **473**, 53–66.
- Penone, C., Davidson, A. D., Shoemaker, K. T., Di Marco, M., Rondinini, C., Brooks, T. M., ... Costa, G. C. (2014). Imputation of missing data in life-history trait datasets: which approach performs the best? *Methods in Ecology and Evolution*, **5**(9), 961–970.
- Petchey, O. & Gaston, K. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Letters*. **9**, 741-758.
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, **21**(1), 24–43.
- Reich, P., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S., Flynn, D., Eisenhauer, N. (2012). Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*. **336**, 589-592.
- S.W. Kembel, P.D. Cowan, M.R. Helmus, W.K. Cornwell, H. Morlon, D.D. Ackerly, S.P. Blomberg, and C.O. Webb (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Stekhoven, D. J., & Bühlmann, P. (2012). MissForest - nonparametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics*, **28**(1), 112–118.
- Stubbs, W. & Wilson, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecol.* **92**, 557-567.
- Tilman, D. (1977). Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and Theoretical Approach. *Ecology*, **58**(2), 338.

- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of biodiversity* (Levin, S. A. ed). 109-120. Academic Press.
- Tilman, D., Kilham, S. S., & Kilham, P. (1982). Phytoplankton Community Ecology: The Role of Limiting Nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**(1), 349–372.
- Troost, T. A., Kooi, B. W., & Kooijman, S. A. L. M. (2005). Ecological specialization of mixotrophic plankton in a mixed water column. *The American Naturalist*, **166**(3), E45–61.
- Troyanskaya, O., Cantor, M., Sherlock, G., Brown, P., Hastie, T., Tibshirani, R., ... Altman, R. B. (2001). Missing value estimation methods for DNA microarrays. *Bioinformatics*, **17**(6), 520–525.
- Tsirogiannis, C., & Sandel, B. (2013). Computing the Skewness of the Phylogenetic Mean Pairwise Distance in Linear Time. In: A. Darling & J. Stoye (eds.), *Algorithms in Bioinformatics*, Springer Berlin Heidelberg, pp. 170–184.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). PHYLOGENIES AND COMMUNITY ECOLOGY. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**(1), 475–505.
- WoRMS Editorial Board (2015). World Register of Marine Species. [<http://www.marinespecies.org>] 18. mai 2015.

KOKKUVÕTE

Funktsionaalne mitmekesisus (FD) hindab koosluste toimimist ja seisundit sealsete liikide ökoloogiliste funktsioonide kaudu. Liigi ökoloogilise funktsiooni hindamiseks on vajalik teada tema funktsionaalseid tunnuseid, mille mõõtmine võib olla raske (kui tegemist on näiteks haruldase liigiga) või kallis (kui uuritavaid liike on palju). Viimastel aastatel on välja töötatud mitmed meetodid puuduvate andmete ekstrapoleerimiseks, mis võimaldavad muuta mõõtmisprotsessi kergemaks ja funktsionaalse mitmekesisuse hinnanguid täpsemaks.

Käesolevas töös kasutati kahte fülogeneesil põhinevat ekstrapoleerimismeetodit – PhyloPars ja phyEstimate – Läänemere fütoplanktoni liikide funktsionaalsete tunnuste hindamiseks. Töö hüpoteesideks oli, et (i) ekstrapoleeritud tunnuste väärtuste ja mõõdetud tunnuste väärtuste põhjal arvutatud FD-indeksid korreleeruvad omavahel positiivselt ning (ii) ekstrapoleeritud tunnuste põhjal arvutatud indeksites esineb sesoonse dünaamika, mis korreleerub mõõdetud tunnuste abil saadud sesoonse dünaamikaga.

Tulemuste osas esinesid positiivsed korrelatsioonid nii mõõdetud tunnuste ja ekstrapoleeritud tunnuste vahel kui ka erinevate ekstrapoleerimismeetodite vahel, kõikide arvutatud FD-indeksite kohta. Samuti näitasid mõõdetud ja ekstrapoleeritud tunnuste põhjal arvutatud FD-indeksid spetsiifilisi sesoonseid mustreid (kevadeti madalamad indeksi väärtused, suvel kõrgemad).

Tulemuste põhjal võib järeldada, et fütoplanktoni funktsionaalsete tunnuste väärtuste ekstrapoleerimine annab mõõdetud tunnuste väärtustega võrreldavaid tulemusi, seda nii korrelatsioonide kui ka sesoonsete mustrite näol.

SUMMARY

COMPARING PHYLOGENETICALLY ESTIMATED AND MEASURED FUNCTIONAL TRAITS USING MACROECOLOGICAL PATTERNS

Kaspar Arme

Functional diversity (FD) evaluates the functioning and the ecological state of a community through the functional roles of its constituent species. In order to determine the ecological role of a certain species it is necessary to know its functional traits which is often complicated (in the case of a rare species) or expensive (if there are a lot of species in the community) to measure. However, many methods have been developed in the last few years, which enable to estimate missing trait values using measured values and phylogeny.

Two of these methods (PhyloPars and phyEstimate) were used in this study to estimate missing trait values for phytoplankton species of the Baltic Sea. It was hypothesised that (i) there is a positive correlation between the functional diversity indices based on the estimated traits and measured traits, and (ii) the FD indices based on the estimated trait values show seasonal patterns that correlate to the seasonal patterns derived from FD indices based on measured values.

The results showed that there is indeed a positive correlation between measured and estimated trait values for all of the FD indices used. The indices also showed a specific seasonal pattern (lower indice values in spring, higher values in summer) for both measured and estimated trait values.

In conclusion, both methods performed well and provided reliable results which was demonstrated by positive correlations and specific seasonal patterns between measured and estimated functional trait values.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kaspar Arme,

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

Fülogeneetiliselt tuletatud ja morfoloogiliste funktsionaalsete tunnuste võrdlus makroökoloogilistes muustrites,

mille juhendaja on Kalle Olli,

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, **28.05.2015**