

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND
BOTAANIKA ÕPPETOOL

Mairii Olesk

PEIPSI JÄRVE FÜTOPLANKTONI KOOSLUSE MUUTUSED SEoses
KLIIMAMUUTUSTEGA

Magistritöö

Juhendaja: Kalle Olli

TARTU 2024

INFOLEHT

Peipsi järve fütoplanktoni koosluse muutused seoses kliimamuutustega

Käesolev töö uurib kuidas on Peipsi fütoplanktoni biomass, liigirikkus ja koosluse struktuur muutunud enam kui poole sajandi vältel ja kas ja kui tugevalt mõjutavad Peipsi fütoplanktoni koosluse struktuuri erinevad keskkonnamuutujad – tuul, veetase ja veetemperatuur. Peipsi on eutroofne ja madal järv, mille fütoplanktonite kooslus on viimase 56 aasta jooksul märgatavalt muutunud.

Märksõnad: Peipsi, fütoplankton, kliimamuutused, tuul, veetase, veetemperatuur, eutrofeerumine

Changes in the Phytoplankton Community of Lake Peipsi in Relation to Climate Change

This paper examines how the biomass, species richness and community structure of the Peipsi phytoplankton have changed over more than half a century and whether and how strongly the structure of the Peipsi phytoplankton community has been influenced by different environmental variables – wind, water level and water temperature. Lake Peipsi is a eutrophic and shallow lake with a phytoplankton community that has changed significantly over the last 56 years.

Keywords: Peipsi, phytoplankton, climate change, wind, water level, water temperature, eutrophication

SISUKORD

INFOLEHT.....	2
SISSEJUHATUS	5
KESKKONNAFAKTORID, MIS MÕJUTAVAD FÜTOPLANKTONI KOOSLUST	7
1.1. Tuulte mõju	7
1.2. Veetaseme mõju	7
1.3. Veetemperatuuri mõju	8
PEIPSI JÄRVE FÜTOPLANKTONI KOOSLUSE AJALISED MUUTUSED	9
MATERJAL JA METOODIKA.....	10
1.4. Peipsi iseloomustus	10
1.5. Kogutud fütoplanktoni andmete iseloomustus	10
1.1. Fütoplanktoni proovide töötlemise metoodika	12
1.2. Keskkonnaandmete iseloomustus.....	12
ANDMEANALÜÜS	14
1.3. Fütoplanktonit iseloomustavad ühemõõtmelised mõõdikud	14
1.4. Fütoplanktonit iseloomustavad mitmemõõtmelised mõõdikud.....	14
1.5. Statistilised mudelid	15
• Meetriline multidimensionaalne skaleerimine (CMD).....	15
• Mitte-meetriline mitmemõõtmeline skaleerimine (NMDS).....	16
• Üldistatud aditiivsed mudelid (GAM).....	18
1.6. Andmeanalüüs R programmis	19
• Tuule ja ajatrendi mõjud.....	24
TULEMUSED	26
1.7. Koosluse ordinatsioon NMDS ja CMD meetodil.....	26
1.8. Koosluse struktuuri muutus ajas.....	27
1.9. Ühemuutujaliste mõõdikute - liigirikkuse ja biomassi muutus ajas	29
1.10. Kliimatiliste muutujate mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile	30
• Tuule mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile.....	30
• Veetaseme mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile	32
• Veetemperatuuri mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile	33

• Tuule mõju selgitamine	34
ARUTELU	35
1.11. Tuule mõju.....	37
1.12. Veetaseme mõju	38
1.13. Temperatuuri mõju	39
KOKKUVÕTE.....	41
SUMMARY	41
TÄNUAVALDUSED.....	42
KASUTATUD KIRJANDUS	43

SISSEJUHATUS

Veeökosüsteemide eutrofeerumine on üheks peamiseks veekogudes esinevaks probleemiks maailmas (Smith ja Val, 2003). Järvedes on eutrofeerumine muutunud fütoplanktoni koosluste muutuste võtmeteguriks (Harper, 1992). Tavaliselt viib eutrofeerumine ökosüsteemi heterogeensuse märgatava vähenemiseni, sest eutroofsetele tingimustele tundlike liikide osakaal koosluses väheneb (Reynolds, 1984). Fütoplankton on veeökosüsteemi kõige olulisem komponent, olles toiduahela esmane lüli. Kuna fütoplanktoni elutsüklil on väga kiire, reageerivad nad veekeskkonnas toimuvatele muutustele kiiresti, olles oluliseks veekvaliteedi näitajaks. Veekogu seisundit ja ökoloogilist kvaliteeti hinnatakse läbi veekvaliteedi näitajate, milleks võivad olla fütoplanktoni biomass, klorofüllü kontsentratsioon, vee läbipaistvus ning toitainete kontsentratsioon. Aga kas need näitajad muutuvad inimõju või millegi muu tagajärjel, ei ole hinnatud. See tähendab, et veekogu ökoloogilise kvaliteedi langemise all mõistetakse hetkel üksnes inimõjust tingitud muutusi (Nõges, 2020).

Jõgede kaudu kanduv toitainekoormus Peipsi järve on oluliselt vähenenud, aga seevastu ei ole elustikunäitajad paranenud (Nõges, 2020). See on tõstatanud küsimuse, miks ei ole eutrofeerumisest tingitud näitajad paranenud. Pole teada, kui suur on keskkonnafaktorite mõju Peipsi järve eutrofeerumisele. Sarnast trendi on täheldatud ka eutroofse ja madala Võrtsjärve kohta. Võrtsjärves on pärast 1980. aastat toitainete koguhulk järk-järgult vähenenud, aga sellegipoolest on fütoplanktoni biomass kasvaval trendil, samuti pole veel läbipaistvus paranenud ning seda regionaalse tuule kiiruse vähenemise tõttu (Janatian et al., 2020). Ülemaailmselt on täheldatud tuulekiiruse vähenemist (McVicar ja Roderick 2010, Vautard et al. 2010; Bichet et al. 2012). Lõuna-Eestis on keskmine tuulekiirus vähenenud alates 1996. aastast 30% ning samuti on muutunud tuule suund (Janatian et al., 2020). Kuna Võrtsjärv ja Peipsi on mõlemad suured ja madalad järved, saab Võrtsjärve uuringuid võtta eeskujuks Peipsi järve uurimisel. See tähendab, et järvi võivad sarnaselt mõjutada nii tuul läbi resuspensiooni kui ka veetase, mõjutades järves valgustingimusi.

Peipsi järve puhul on fütoplanktonit alati uuritud kui ühte muutujat. Peamiselt on uuritud Peipsi järve fütoplanktoni biomassi, klorofüllü ja toitainete kontsentratsiooni, liigirikkkust,

vee läbipaistvust, veetemperatuuri (Kangur et al., 2002; Laugaste et al., 1996, 2007; Laugaste ja Haberman, 2005; Nõges et al., 2008, 2020). Liigipõhist ja koosluse struktuuri liigi tasemel dünaamikat uuritud ei ole. Antud töös uuriti, kas ja kui tugevalt mõjutab Peipsi fütoplanktoni koosluse struktuuri, biomassi ja liigirikkust erinevad keskkonnamuutujad – tuul, veetase ja veetemperatuur. Samuti seda, kas koosluse struktuur on 56 aasta jooksul muutunud.

KESKKONNAFAKTORID, MIS MÕJUTAVAD FÜTOPLANKTONI KOOSLUST

Kliimast tingitud füüsilised kõikumised mõjutavad tugevalt veeökosüsteeme ja seda nii abiootiliselt kui ka biootiliselt (Winder ja Sommer, 2012).

1.1. Tuulte mõju

Tuulel on järvedele oluline mõju, kuna takistab soojuskihistumist segades erineva temperatuuriga veekihte (Magee ja Wu 2017; Woolway et al. 2017). Samuti mõjutab tuul lahustunud hapnikusisaldust ning resuspensiooni (Roberts et al., 2019). Setete resuspensioon viitab protsessile, kus veekogu põhjas olevad setted näiteks orgaanilised ained, muda või liiv tõusevad uuesti veesambasse. Setete resuspensioon võib mõjutada veekogu füüsikalisi, keemilisi ja bioloogilisi omadusi, sealhulgas vee läbipaistvust, toitainete kättesaadavust ja hapnikusisaldust. Resuspensioon sõltub tuule kiirusest, tuule ulatusest ja veesügavusest (Wu et al. 2016).

Tuule mõju järve keskkonnatingimustele mõjutab omakorda fütoplanktoni kooslusi. Tugevam kihistumine madalates järvedes soosib veesambas liikuvate liikide nagu tsüanobakterite ja viburiga vetikate kasvu, kuna nad suudavad vees vertikaalselt liikuda (Wilhelm ja Adrian 2008). Näiteks Taihu järve uuringud Hiinas on näitavad, et nõrgemad tuuled põhjustasid *Microcystis* biomassi suurenenud õitsenguala (Wu et al. 2015).

1.2. Veetaseme mõju

Kõikumised veetasemes mõjutavad valguse kättesaadavust, toitainete kontsentratsioone, fütoplanktoni produktsiooni (Reynolds, 2006) ning koosluse struktuuri (Laugaste et al., 2007; Nõges & Nõges, 1999).

Veetaseme muutused mõjutavad märkimisväärselt valguse levikut järve veesambas. Madalam veetase suurendab valguse tungimist sügavamatesse veekihtidesse, soodustades

fütoplanktoni kasvu, see võib põhjustada vetikaõitsenguid (Laugaste et al., 2007). Kõrge veetase vastupidi vähendab veesambas keskmist valguskiirgust ning see võib juhtuda isegi juhul, kui setete resuspensioon on vähenenud ja vee läbipaistvus paranenud (Nõges ja Nõges 1999). Valguse vähenemisele reageerivad fütoplanktoni liigid, keda valguse kättesaadavus piirab. Nende biomass ja primaarproduktsioon vähenevad, mis põhjustab omakorda koosluse struktuuri muutusi (Nõges ja Nõges, 1999).

Veetaseme muutused mõjutavad ka toitainete jaotumist järves. Madalama veetaseme korral toimub intensiivsem toitainete segunemine pindmise ja põhjakihi vahel, mis suurendab toitainete kättesaadavust fütoplanktonile (Reynolds, 2006). Kõrge veetase võib toitainete vertikaalset segunemist vähendada. Madal veetase soodustab setetest fosfori vabanemist ja denitrifikatsiooni, mis omakorda mõjutab toitainete suhteid vees ja selle kaudu fütoplanktoni koosluse struktuuri (Holmroos et al., 2009)

1.3. Veetemperatuuri mõju

Temperatuuri muutused võivad mõjutada fütoplanktoni kasvukiirust, liigilist koosseisu ja jaotumist veesambas (Reynolds, 2006). Optimaalsed ja soojad temperatuurid soodustavad fütoplanktoni kiiret kasvu ja suurendavad primaarproduktsiooni. Madalatel temperatuuridel aeglustub fütoplanktoni kasv, kuna biokeemilised protsessid toimuvad aeglasemalt. Erinevad fütoplanktoni liigid omavad erinevaid temperatuuri eelistusi ja taluvuspiire. Näiteks, mõned tsüanobakterid eelistavad kõrgemaid temperatuure ja võivad domineerida suvekuudel, kui veetemperatuurid on kõrgemad. Teised fütoplanktoni liigid, nagu ränivatikad, eelistavad madalamaid temperatuure ja võivad domineerida kevadel ja sügisel. Temperatuuristratifikatsioon järves võib mõjutada fütoplanktoni vertikaalset jaotumist. Suvekuudel, kui veekihid on stratifitseerunud, võib fütoplankton koonduda eufotilisse tsooni, kus valgus ja temperatuur on kasvuks optimaalsed.

PEIPSI JÄRVE FÜTOPLANKTONI KOOSLUSE AJALISED MUUTUSED

Pikaajalised muutused võivad olla tingitud nii looduslikest teguritest kui ka inimtegevusest, mõjutades fütoplanktoni kasvu, liigilist mitmekesisust ja kogu järve ökosüsteemi toimimist. Aja mõju fütoplanktoni kooslusele esindab muutusi, mis tulenevad pikaajalistest trendidest nagu eutrofeerumine, keskkonna muutlikus, neutraalne triiv ja kliimamuutused, mis on olulised järvede ökoloogiliste protsesside mõistmisel ning fütoplanktoni koosluste dünaamika ennustamisel.

Fütoplanktoni koosluse struktuuri mõjutab ka sesoonsus (Reynolds, 2006) ehk erinevatest aastaegadest tulenevad keskkonnatingimuste muutused, mis on parasvöötmes üsnagi tugevad. Fütoplanktoni sesoonne dünaamika (erinev koosluse struktuur aasta lõikes) on seotud ka hüdrokeemiliste parameetrite kõikumistega (Trifonova, 1990).

MATERJAL JA METOODIKA

1.4. Peipsi iseloomustus

Üldiselt loetakse Peipsit suureks madalaks järveks, mis püsivalt ei kihistu. Peipsi järve pindala on keskmiselt 3555km² (Keskkonnaportaal, 2024). Peipsi järvest kuulub Eestile 44% ja Venemaale 56% (Blank et al., 2017). Vee täielik vahetumine on aeglane, mis võtab ligikaudu kaks aastat (Kangur et al., 2008). Järv koosneb Peipsi Suurjärvest, mis asub põhja pool ning lõuna pool asuvast Pihkva järvest (Keskkonnaportaal, 2024). Mõlemat järve osa ühendab Lämmijärv. Peipsi Suurjärvel on keskmiseks sügavuseks 8,3m, Pihkva järvel 3,8m, Lämmijärvel 2,5m. Peipsi on ühendatud Võrtsjärvega Emajõe kaudu. Peipsi Suurjärv on eutroofne, Pihkva ning Lämmijärv on hüpertroofsed ehk väga tugevalt eutrofeerunud (Nõges 2020). Eesti ja Venemaa poolt tulenev üldfosfori koormus on jõgede sissevoolu kaudu vähenenud (Blank et al., 2017). Samuti on langenud selle keskmine kontsentratsioon veesambas. Samas püsib toitainete kontsentratsioon siiski püsivalt kõrgena, mis võib tuleneda järve setetest vabanevatest toitainetest veesambasse ehk sisekoormusest. Fütoplanktoni koosseisus domineerivad sinivetikad, mille õitsengud on intensiivistunud ja sagenenud (Nõges et al., 2020).

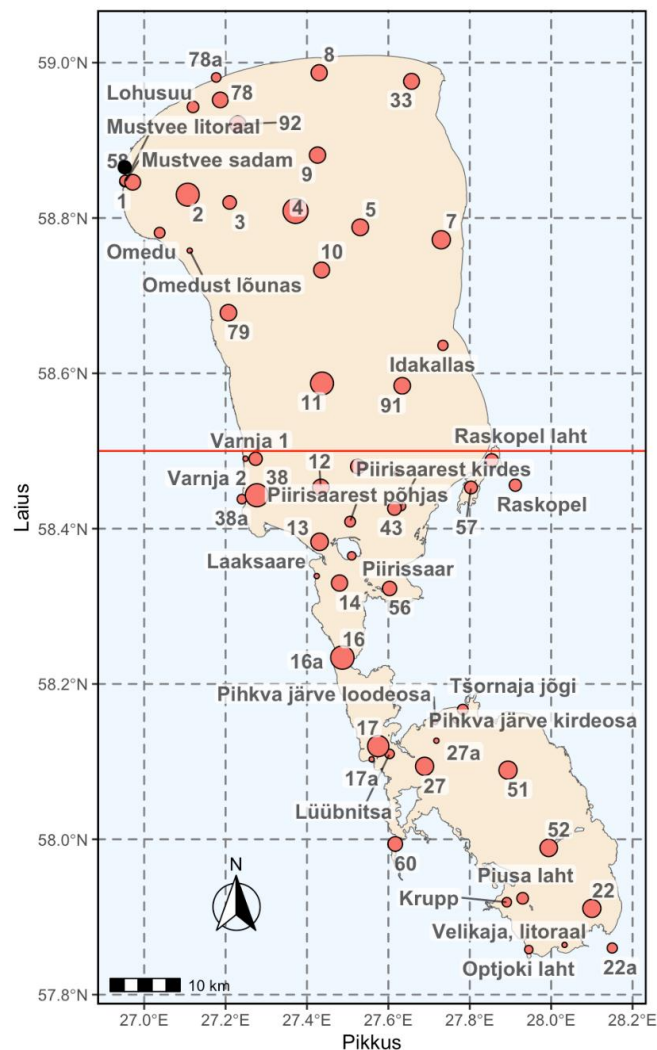
1.5. Kogutud fütoplanktoni andmete iseloomustus

Peipsi fütoplanktoni liigipõhised andmed on korrapäraselt kogutud ja analüüsitud Reet Laugaste poolt aastatel 1962-2018, kokku järjest 56 aastat (Laugaste, 2020). Aegade jooksul on proove kogutud erinevatest Peipsi järve osadest 61 jaamast (Joonis 1). Kokku võeti 2267 proovi ja leiti 941 taksonit. Peipsi keskkonnaseire käigus kogutakse fütoplanktoni proove batomeetriga, integreerituna pindmisest segunenud kihist ja eraldi sügavamast põhjalähedasest osast juhul, kui veesammas on kihistunud.

Kogutud andmed sisaldavad liikide loendustabelit, kus asuvad erinevad proovidest leitud taksonid, proovivõtu kuupäevad, isendite arvukused, iga leitud taksoni märgkaal. Samuti

proovide tabel, kus asuvad proovivõtu kuupäevad, koordinaadid, proovivõtu koht, sügavus ja veekiht, proovide kogujad (Reet Laugaste jt) ja määravad (Reet Laugaste).

Selleks, et kogutud andmed oleksid uuritavas piirkonnas võimalikult homogeenne ja võrreldavad, piirati uuringuala Suur-Peipsiga (põhja pool 58.5°N laiuskraadi, Joonisel 1). Tuule kiiruse, veetaseme -ja temperatuuri andmed on kogutud Tiirikoja järvejaamast. Kuna Tiirikoja järvejaam asub Peipsi Suurjärve loodeservas (Joonisel 1), siis ei pruugi järvejaamas mõõdetud tuul, veetase ja temperatuur olla kohandatavad näiteks Pihkva järvele. Antud andmete seleksioon aitab analüüsidest vältida andmete liigsest varieeruvusest tulenevaid probleeme.



Joonis 1. Peipsi uurimispunktide paiknemine kaardil. Sümboli suurus on proportsionaalne proovide arvuga konkreetselt punktist. Musta täpina on märgitud Peipsi Suurjärve loodeservas asuv Tiirikoja järvejaam. Analüüsiks kliimamuutjatega võeti ava-Peipsi põhjapoolsed proovipunktid, mis asuvad 58.5°N laiuskraadist põhja pool, piiri tähistab horisontaalne punane joon.

1.1. Fütoplanktoni proovide töötlemise metoodika

Fütoplanktoni proovid on kogutud Reet Laugaste ja tema kolleegide poolt ning liigind on määranud ja loendanud Reet Laugaste. Peipsi fütoplanktoni proovide exceli tabelid on saadaval Maaülikooli kollektsioonide veebilehel (Lake Peipsi, EMÜ *Dspace*).

Kuni 1988. aastani fikseerti proovid formaliiniga, hiljem Lugoli lahusega.

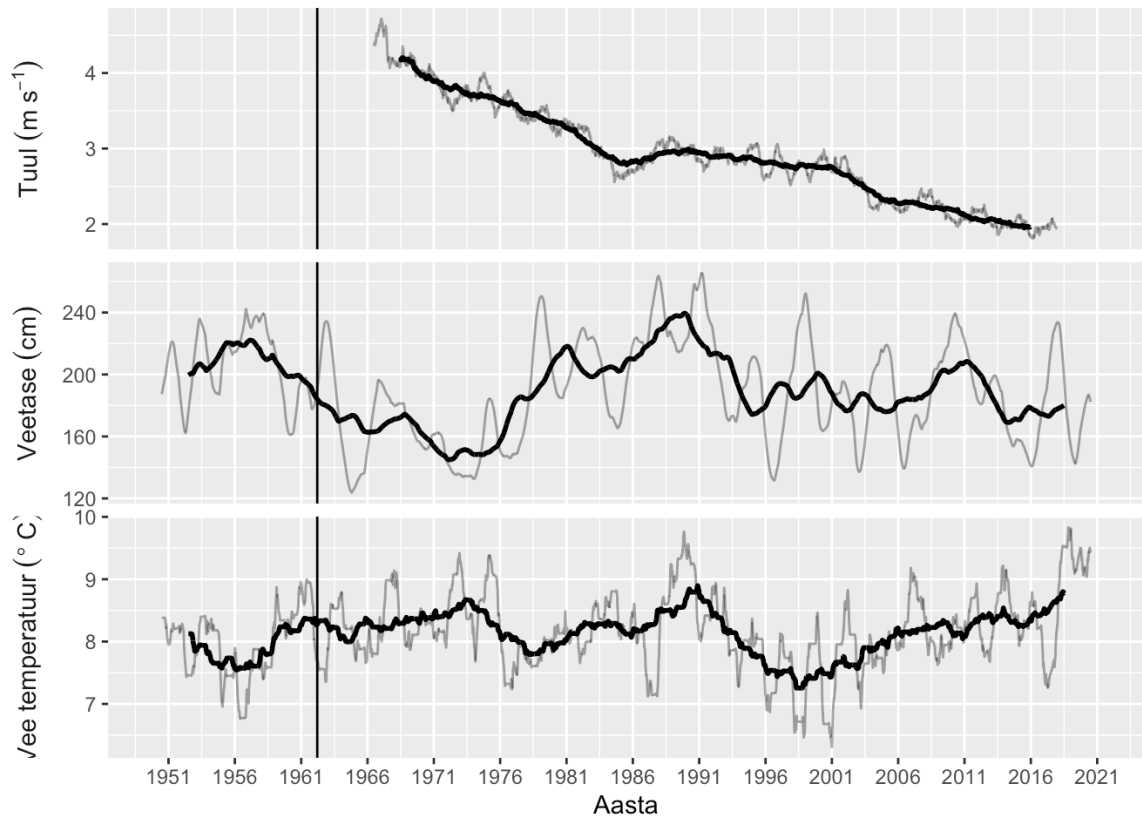
Aastatel 1962–1999 kontsentreeriti enne mikroskopeerimist proovid mõõtklaasis setitamise teel (Laugaste, 2020). Alates 1999. aastast võeti kasutusele Utermöhli meetod, kus seeditatakse 20-50 ml proovi spetsiaalses settekambris ja analüüsitakse invertteeritud mikroskoobiga (Utermöhl, 1958, *cit.* Laugaste, 2020).

Kasutati mikroskoobe Jenaval (suurendus 7x40) ja MBI-3 (suurendus 15x20 ja 15x40). Proovid loendati juhuslikel väljadel või transektidel, kasutades erinevaid mikroskoobi suurendusastmeid sõltuvalt uuritavast liigist või taksonist. Invertmikroskoobiga määrati väiksemad üherakulised organismid. Suuremaid makroskoopilisi kolooniaid loendati visuaalselt 500 ml mõõtesilindris.

Biomass arvutati poolt kindlaksmääratud geomeetriliste kujundite mõõtmete alusel (Edler, 1979, *cit.* Laugaste, 2020) ja teisendati biomassiks kasutades eritihedust 1 g/cm³. Arvestati nii üksikuid rakke, kolooniaid kui ka filamente.

1.2. Keskkonnaandmete iseloomustus

Tiirikoja järvejaamast pärinevad järgmised iga päev mõõdetud keskkonnamuutujad, mida kasutatakse andmeanalüüsis: tuule kiirus (ms⁻¹) aastatel 1966-2018, veetase (cm) aastatel 1950-2020, pinnavee temperatuur (°C) aastatel 1950-2020.



Joonis 2. Peipsi Tiirikoja järvejaamas mõõdetud keskmised tuule, veetaseme ja pinnavee temperatuuri pikaajalised trendid ilma sesoonse mõjuta. Peen joon tähistab ühe aasta liikuvat keskmist, jäme joon tähistab viie aasta liikuvat keskmist. Vertikaalne joon näitab fütoplanktoni proovide võtmise algust 1962. aastal. Meetod liikuv keskmine (ingl *moving average*) arvutab fikseeritud ajavahemike keskmistatud väärtusi, liikudes ajas edasi ühe andmepunkti ehk päeva kaupa.

Peipsi Tiirikoja järvejaama andmete põhjal on keskmine tuule kiirus aastate jooksul märkimisväärselt vähenenud. Jooniselt on näha, et alates mõõtmise algusest 1966. aastast kuni 2018. aastani on keskmine tuule kiirus langenud ligikaudu 4 m/s-st umbes 2 m/s-ni. Veetase on kõikunud ligikaudu 160 cm kuni 240 cm ehk 80 cm ulatuses ja temperatuuril on esinenud 10 aastased tsüklid.

ANDMEANALÜÜS

Fütoplanktoni koosluse struktuuri kirjeldamiseks on võimalik kasutada ühe- ja mitmemõõtmelisi muutujaid. Järgnevad analüüsid aitavad kvantitatiivselt kirjeldada ja mõista uuritava fütoplanktoni koosluse omadusi.

1.3. Fütoplanktonit iseloomustavad ühemõõtmelised mõõdikud

Ühemõõtmelised mõõdikud viitavad andmete mõõtmisele või esitamisele ühe dimensiooni kaudu. See tähendab, et igal andmepunktil on üks omadus või väärtus. Näiteks fütoplanktoni biomass (mürgkaal, arvutatuna mikroskopi poolt). Samuti alfa-elurikkuse mõõdikud, nagu liigirikkus (ingl *species richness*) ja ühtlus (ingl *evenness*). Lihtsaim mõõdik on liigirikkus ehk liikide arv proovis (D0). Teine mõõdik on Shannoni liigirikkus (D1), mis lisaks liikide arvule võtab arvesse ka nende ühtluse (Daly et al., 2018). Ühtlus näitab, kui võrdselt või ebavõrdselt on liikide biomassid proovis jaotunud. Kui kõikides liikide biomassid on lähedased, on kooslus ühtlane ja mitmekesisem. Kui üks või mõned liigid oma biomassilt domineerivad, ei ole kooslus nii ühtlane ega mitmekesine. Ühtluse mõõdikuteks on näiteks Pielou ja Hilli ehk Shannoni ühtluse indeksid.

1.4. Fütoplanktonit iseloomustavad mitmemõõtmelised mõõdikud

Mitmemõõtmelised mõõdikud viitavad andmetele, kus igal andmepunktil on mitu erinevat väärtust või tunnust, mida korraga mõõdetakse või analüüsitakse. Ordineerimine tähendab korrastamist, mis saadakse vaatluste järjestamise kaudu nende sarnasuse alusel (Remm et al., 2012). Kõik ordineerimismeetodid aitavad visualiseerida keerulisi mitmemõõtmelisi

andmeid lihtsamal kujul, tavaliselt kahes või kolmes mõõtnes ehk teljestikus (Clarke, 1993). Need meetodid võimaldavad tuvastada proovidevahelisi seoseid ja muuta need kergemini nähtavaks ja tõlgendatavaks.

Käesolevas töös kirjeldavad mitmemõõtmelised mõõdikud põhinevad koosluse ordinatsioonil. Üks proov sisaldab seal leiduvaid liike ja nende biomasse ehk proovi kooslust. Ordinatsioon paigutab need proovid sarnasuse järgi koordinaatsüsteemile – sarnase liigilise koosseisuga proovid paigutuvad üksteise lähedale. Mida erinevamad on proovides liigid või nende biomassid, seda kaugemal nad üksteisest asuvad. Töös kasutatakse ühte levinumat mitmemõõtmelist mõõdikut, milleks on mitte-meetriline multidimensionaalne skaleerimine (NMDS; R *vegan* paketi funktsioon *metaMDS*). Kuna sooviti mitte-meetrilise NMDS tulemusi võrrelda ning punkte selgemini kvantitatiivselt tõlgendada, kasutati ka selle meetrilist analoogi – meetrilist multidimensionaalset skaleerimist (CMD; R *stats* paketi funktsioon *cmdscale*).

1.5. Statistilised mudelid

- **Meetriline multidimensionaalne skaleerimine (CMD)**

Meetriline mitmemõõtmeline skaleerimine (ingl *Metric Multidimensional Scaling*), antud töös edasipidi lühendina CMD, püüab paigutada andmed vähendatud dimensioonidesse, säilitades proovidevahelised kaugused võimalikult täpselt (Kruskal, 1964). Selle protsessi käigus on eesmärgiks, et esimesed dimensioonid selgitaksid võimalikult suure osa kogu andmekogumi varieeruvusest. Meetriline CMD on sobilik, kui andmed on linearsemad või kauguste säilitamine on analüüsis oluline, sest selle punktidel on selgem kvantitatiivne interpreteeritavus. Erinevalt NMDS analüüsist on CMD analüüsis olulised erinevused ja muustrid esindatud kohe esimestes dimensioonides. Seetõttu selgitab suurimat varieeruvust proovide vahel alati esimene dimensioon (x-telg). Teist suurimat varieeruvust proovide vahel esindab teine dimensioon (y-telg), olles ortogonaalne x-telje suhtes. Edasised

dimensioonid järgivad sama põhimõtet, kus iga järgnev dimensioon on ortogonaalne eelnevatele ja selgitab järjest vähem varieeruvust.

- **Mitte-meetiline mitmemõõtmeline skaleerimine (NMDS)**

Mitte-meetiline mitmemõõtmeline skaleerimine (ingl *Nonmetric Multidimensional Scaling*), antud töös edasipidi lühendina NMDS on üks ordineerimismeetoditest, mis paigutab proovide erinevuste järjestused vähendatud dimensioonidesse. NMDS sobib analüüsis, kus andmed ei järgi normaaljaotust või kus pole vaja teada, kui kaugel proovid üksteisest arvuliselt asuvad (Legendre ja Legendre, 2012). NMDS mudel säilitab proovidevahelised suhted madalas dimensioonis täpselt nii kui teised meetodid ehk loob täpsema ja usaldusväärsema visuaalse representatsiooni (Clarke, 1993). Mitte-meetiline tähendab, et ordinatsioonil ei säili proovipunktide vahelised algsed kaugused (Holland, 2008). NMDS kasutab ainult proovipunktide vaheliste kauguste järjestust (ingl *rank order*). Järjestus põhineb algsetel kaugustel, kuid seejärel keskendutakse vaid sellele, kas üks proov on teisest kaugemal või lähemal, mitte kui kaugel nad üksteisest arvuliselt on. Kui näiteks kaks proovi on algandmetes üksteisele lähemal ehk sisaldavad rohkem samu liike kui kolmas proov, siis peaksid need kaks proovi ka NMDS ruumis olema üksteisele lähemal kui see kolmas proov. Valmis mudeli NMDS paigutus on meetiline ning seda saab kasutada nagu mis tahes muud ordineerimistulemust (Oksanen et al., 2018).

NMDS mudeli sobivust hindab mõõdik koormus (ingl *stress*), mis kirjeldab, kui hästi vähendatud dimensioonidesse paigutatud proovidevahelised erinevused peegeldavad algsete andmete erinevusi ehk originaalkaugusi (Kruskal, 1964). Koormus on põhimõtteliselt ordineerimisruumi kauguste ja regressiooni poolt prognoositud kauguste vaheliste ruutude erinevuste summa (Kruskal, 1964). Madal koormus (<0.2) näitab, et mudel esitab andmeid usaldusväärset.

Madal koormuse väärtus näitab, et mudel esitab andmeid usaldusväärset ehk kaugused ordinatsioonil esindavad täpselt algandmete erinevusi (Clarke, 1993). Koormuse väärtus alla 0.1 peetakse suurepäraseks, väärtusi vahemikus 0.1 kuni 0.2 heaks. Väärtused üle 0.3 viitavad halvale sobivusele, mis tähendab, et ordinatsioonil on andmed paigutatud juhuslikult ja ei esinda originaalseid sarnasuste järjestusi. Koormuse hindamise abil

saadakse teada, kas on vaja rohkem dimensioone ehk telgi, et ordinatsioon esitaks algandmete mustreid tõepärasemalt (Legendre ja Legendre 2012).

· *NMDS analüüsi tugevused ja nõrkused*

Tugevused:

1. NMDS ei eelda, et andmete vahelised suhted oleksid lineaarsed, mis muudab selle sobivaks keeruliste, mitte-lineaarsete seoste analüüsimiseks ja visuaalseks lihtsustamiseks (Legendre ja Legendre, 2012). Seetõttu on NMDS kasulik ökoloogilisteks uuringuteks, kus koosluste gradiendid võivad olla väga suured (Clarke, 1993).
2. NMDS võimaldab kasutada erinevaid kaugusmaatrikseid olenevalt andmete ja analüüsi vajadustest nagu Bray-Curtis, Jaccard või Euclidean (Legendre ja Legendre, 2012). Samuti ei mõjuta puudu olevad kaugushinnangud mudeli toimimist. NMDS saab kokku võtta kaugused vähemates mõõtmetes, mille tulemusel on koormus madalam.
3. NMDS arvutused ei paiguta kõige suuremat mõju automaatselt esimesele teljele (Legendre ja Legendre, 2012). NMDS graafikuid võib pöörata ja tsentreerida kõikvõimalikesse asenditesse (Clarke, 1993). Läbi selle saab ise sobivaima paigutuse valida, et saavutada maksimaalne tõlgendatavus või sobivaim tulemuste illustreerimine. Skaleerimine aitab võrdsustada andmete mõju mudelile.

Nõrkused:

1. NMDS lahendused võivad olla mitmetähenduslikud ja sõltuvad algväärtustest, mis tähendab, et erinevad algkonfiguratsioonid võivad anda erinevaid koormuse väärtusi, mis tegelikult ei kajasta andmete algset paigutust (Clarke, 1993; Legendre ja Legendre, 2012). Usaldusväärse tulemise saamiseks on vaja mitmeid kordusi erinevate algväärtustega.

2. Koormuse väärtuse tõlgendamine võib olla subjektiivne ja mitte alati üheselt mõistetav (Clarke, 1993). Lahenduseks saab hinnata, kuidas muutub koormuse väärtus erinevate telgede arvuga ja valida telgede arv, kus koormus on väikseks muutunud ja rohkem oluliselt väiksemaks ei muutu. Saab kasutada ka teisi sobivuse meetodeid (Legendre ja Legendre, 2012).
3. NMDS-i jaoks puuduvad sageli sobivustestid, mis muudab keeruliseks määramise, kui hästi mudel tegelikke andmeid esindab (Legendre ja Legendre, 2012).

- **Üldistatud aditiivsed mudelid (GAM)**

Üldistatud aditiivsed mudelid (ingl *Generalised Additive Models*) on paindlikud ja tõhusad statistilise modelleerimise meetodid, mis võimaldavad analüüsida andmetes esinevaid keerukaid, mittelineaarseid ja mitte-parameetrilisi seoseid (Legendre ja Legendre, 2012). Selleks, et tabada andmetes erineva kujuga mitte-seoseid, kasutab GAM silumisfunktsioone (Zuur et al., 2007). Silumine tähendab, et joon ei lähe sirgelt läbi iga punkti, vaid on paindlik ja kulgeb andmepunktide keskmistest olles samal ajal ka sujuv ja looklev. Silumine esindab joont ümbritsevaid andmeid täpsemini ja muudab need kergemini tõlgendatavaks.

Iga silumisfunktsiooni panus on aditiivne (GeeksforGeeks, 2023). See võimaldab keeruliste seoste modelleerimist lihtsamate komponentide summana. GAM hõlmab lineaarseid sõltumatuid muutujaid, kuid lisab silumisfunktsioonide abil ka mittelineaarsed komponendid. Kui andmed on mitte-lineaarsed, jäävad GAM mudelid tänu oma aditiivsele struktuurile tõlgendatavateks.

GAM mudel on heaks valikuks, kui tegu on aegreaga ehk keeruka andmestruktuuriga (GeeksforGeeks, 2023), kus lineaarne sirge ei suudaks andmete variatiivsust edasi anda (Zuur et al., 2007). Samuti on GAM mudeliga võimalik koosluse struktuuri muutust kvantitatiivselt hinnata ja seda läbi mudeli kirjeldusvõime parameetri. Seletusvõime näitab, kui palju selgitab mudel andmete variatsiooni. Mida kõrgem see on, seda suurem on mudeli andmete variatsiooni selgitusvõime (Zuur et al., 2007). Seletusvõime võib varieeruda sõltuvalt andmete ja mudeli sobivusest, jäädes teoreetiliselt vahemikku 0 kuni 1 (Hastie & Tibshirani, 1990).

Akaike informatsioonikriteerium (AIC) on statistiline mõõdik, mida kasutatakse mudelite hindamiseks ja võrdlemiseks, et leida antud andmestiku jaoks parim võimalik mudel (Akaike, 1974). AIC arvutatakse valemiga $AIC = 2k - 2\log(L)$, kus k on mudeli parameetrite arv ja L on suurim tõepärasus (Akaike, 1974). AIC arvestab kahte aspekti - mudeli sobivust andmetele ja mudeli keerukust (Burnham ja Anderson, 2004). Mudeli sobivus tähendab, kui hästi mudel selgitab andmeid. Keerukus tähendab mudeli parameetrite arvu. AIC absoluutväärtused pole üksikult tõlgendatavad. Oluline on erinevus erinevate mudelite AIC väärtuste vahel. Madalam AIC väärtus tähendab, et mudel on suutnud andmeid hästi sobitada, samal ajal kasutades võimalikult vähe parameetreid, mis aitab vältida ülesobitumist.

1.6. Andmeanalüüs R programmis

Olemasolevatest Peipsi järve proovidest koostati klassikaline koosluse maatriks, kus tulpades on liigid ja ridades on proovid. Maatriks sisaldab liikide biomasse. Peipsi fütoplanktoni koosluse maatriks sisaldas algselt 2267 proovi ja 941 taksonit. Maatriksist eemaldati 90 sügavamate kihtide proovi, mille tulemusel jäi maatriksisse 2171 pinnakihi proovi ja 929 fütoplanktoni taksonit.

Esmalt loodi järgnevate piirangutega koosluse maatriksid, mis sisaldavad:

1. Ainult Suur-Peipsi osast kogutud proove. Täpsemalt proove, mis asuvad 58.5 laiuskraadil või sellest põhja pool (1115 proovi ja 724 taksonit).
2. Ilma kevadperioodita ehk suviseid Suur-Peipsi 890 proovi, kus on taksoneid 700. Parasvöötme fütoplankton on tavapäraselt ülimalt sesoonne - on kevadõitseng, mis on kõrgema biomassiga (tugeva eutrofeerumise tõttu Peipsis nii ei ole) ja väga teistsuguse liigilise koosseisuga võrreldes suvise kooslusega. Koosluse struktuuri varieeruvuse vähendamiseks keskenduti vaid suvisele perioodile. Seetõttu sätestatigi piiranguks ka sesoonsus - eemaldati kevadõitsengu proovid kuni 21. maini.

Koosluste analüüsi alustati NMDS ja CMD ordinatsioonidega. Antud analüüside usaldusväärsus ja täpsus paranevad, kui andmed on korrektselt standardiseeritud. Seega on enne analüüside teostamist oluline muuta proovidevahelised erinevused võrreldavaks (Legendre ja Legendre, 2012). Selleks kasutati Wisconsin'i standardiseerimist (ingl *Wisconsin double standardization*, R *vegan* paketi funktsioon *wisconsin*), mis muudab analüüsid vähem tundlikuks äärmuste ja erandväärtuste suhtes. Standardiseerimisel jagatakse iga ajapunkti liigi arvukus selle sama liigi maksimaalse arvukusega ning seejärel proovide väärtused nende summadega (Oksanen et al., 2020), mis võimaldab võrrelda eri liikide arvukusi ühtsel skaalal. Kui Wisconsin'i standardiseerimist ei kasutata, võivad tuvastatud erinevused proovide vahel tuleneda peamiselt proovide erinevatest suurustest või teatud liikide biomassi domineerimisest, mis võib proovide liigilist sarnasust varjutada. Seejärel loodi proovidevaheliste kauguste maatriks. Selleks arvutati paaride kaupa proovidevahelised kaugused Bray-Curtis' e meetodiga (R *vegan* paketi funktsioon *vegdist*). Meetod toob antud andmestikus välja, kui suur osa liigirikkusest on ühine või erinev kahe proovi vahel.

Kauguste maatriksi põhjal viidi läbi NMDS *analüüs* R *vegan* paketi funktsiooniga *metaMDS* (Oksanen et al., 2020). Valitud funktsioon võimaldab ordineerimisel suuremat automatiseerimist kui funktsioon *isoMDS*, sest kasutab oma arvutustes nii *isoMDS*-i kui ka mitmeid abifunktsioone (Holland, 2008). Oluline on hoolikalt valida, mitu dimensiooni ehk telge ordinatsioonidele valida. Telgede arv mõjutab, kuidas andmepunktid ruumis paiknevad ja kuidas need algset andmestikku esindavad. Kui valitakse liiga vähe telgi, võib see viia oluliste erinevuste mittetuvastamiseni. Liiga paljude telgede valimine võib raskendada oluliste mustrite märkamist või jõuda väärtõlgendusteni. Sobivate telgede arvu valimiseks viidi läbi ordineerimisi järjest suuremate telgede arvuga ja vaadati koormuse väärtuse muutumist, mis näitab, kui hästi mudel esindab andmete tegelikku struktuuri (Holland, 2008). Alguses, kui telgede arv on väike, võib ordinatsiooni koormuse väärtus olla kõrge, sest mudel ei suuda piisavalt hästi proovidevahelisi erinevusi väljendada. Kui telgede arvu järk-järgult suurendada, hakkab koormuse väärtus langema, mis näitab, et ordineerimine muutub täpsemaks ja esindab tegelikke kaugusi proovide vahel paremini (Clarke, 1993). Mingil hetkel jõutakse punktini, kus täiendavate telgede lisamine ei too kaasa märkimisväärset koormuse väärtuse vähenemist. See tähendab, et mudel on saavutanud optimaalse tasakaalu kauguste esitamise täpsuse ja telgede arvu vahel. Edasine telgede arvu

suurendamine ei paranda oluliselt ordineerimise kvaliteeti. Antud andmestikust tehti kindlaks, et rohkem kui nelja telje valimine koormuse väärtust oluliselt ei vähenda.

Teine oluline kriteerium telgede arvu valikul on see, kas ordinatsioon on tõlgendatav ja tulemused visuaalselt loogilised (Holland, 2008). Andmeanalüüsi planeerides eeldati, et sesoonsus ja pikaajaline trend mõjutavad fütoplanktoni koosluse struktuuri ortogonaalselt või on dimensionaalselt eristatavad, sest need mõjutavad kooslust erinevalt ja üksteisest sõltumatult. Eelmainitud põhjustel valiti ordinatsioonile neli telge ehk dimensiooni.

Koormuse väärtus kipub tõusma koos proovide arvu suurenemisega (Clarke, 1993). Kuna Suur-Peipsi maatriksil esineb laiuskraadi piirang ja kevadeta Suur-Peipsi maatriksil nii laiuskraadi kui ka sesoonsuse piirang, siis võeti kasutusele neli telge. Nelja teljega oli koormuse väärtus piisavalt madal (<0.2), mis näitab, et mudel esitab andmeid usaldusväärselt.

Selleks, et leida parim algsetele andmetele vastav paigutus, viidi NMDS protseduur läbi kuni 50 katsetust (*meaMDS* argument *trymax* = 50). Katsetused algavad juhuslikust kohast ja valivad madalama koormuse väärtuse järgi välja parima andmete paigutuse, mis katsetamine andis (Legendre ja Legendre, 2012). See protsess salvestas ja jättis alles alati madalaima koormusega lahenduse ja võrdles seda järgmise paigutuse koormuse väärtusega.

Peale proovide neljamõõtmelisse ruumi paigutamist (*proovidevaheliste kauguste põhjal) taheti teada, kuidas ajaline trend (aastad) ja sesoonsus (aastaajad) seostuvad proovide ja liikide paigutusega ordinatsiooniruumis. See tähendab, kas ja kui tugevalt muutujad aeg ja sesoonsus põhjustavad Peipsi järves fütoplanktoni koosluse struktuurimuutusi. Selleks paigutati keskkonnamuutujad vektoritena ordinatsiooniruumi (R paketi *vegan* funktsioon *envfit*), millega saab mõõta, kui tugevalt välised keskkonnamuutujad korreleeruvad proovide paiknemisega ordinatsioonil. Need välised muutujad ei mõjuta NMDS tulemusi, vaid aitavad neid seletada ja interpreteerida.

Joonised loodi funktsiooniga *ggplot* ja vaadeldi, kuidas proovid telgede suhtes paiknevad ning kuidas vektorid (keskkonnamuutujad aasta ja aasta-aeg) ordinatsiooniruumis asetsevad. Hinnati, milline telg ja vektor selgitab koosluse muutusi kõige rohkem. Selleks vaadeldi, milline telg korreleerub kõige rohkem keskkonnamuutujatega või andmete muutustega. Vektorite suund ja pikkus annavad vihjeid, milline telg selgitab kõige rohkem muutusi. Vektori suund näitab, millises suunas keskkonnamuutuja väärtus suureneb ehk kuidas muutuja mõjutab proovide vahelist kaugust. Vektori pikkus näitab, kui tugevalt

keskkonnamuutuja mõjutab proovide paiknemist ehk näitab muutuja mõju tugevust. Pikemad vektorid viitavad tugevamale mõjule.

Selleks, et selgemini visualiseerida ja tõlgendada seost aja ja koosluse struktuurimuutuse vahel, roteeriti ordinatsioon NMDS nii, et ajaline trend oleks paralleelne esimese ordinatsiooniteljega (R paketi *vegan* funktsioon *rotateMDS*). Samuti aitab see eristada pikaajalisi ja sesoonsed muutusi. Saadi ordinatsioon, mille esimese telje skoorid vastavad enim ajatrendile, teise telje skoorid sesoonsusele. NMDS esimese ja teise telje skoorid mudeldati GAM mudeliga uuringuperioodi ajavõrgustikule (56 aastat \times 365 päeva). Selleks loodi esmalt aja ja sesoonsuse väärtuste võrgustik aastatest 1962 kuni 2019 (funktsiooniga *expand.grid*). Ajalisi muutusi ordinatsiooni esimeste telgede väärtustes analüüsiti GAM mudeliga (R paketi *mgcv* funktsioon *gam*). GAM mudel aitab antud andmestikus tuvastada pikaajalised ja sesoonsed trendid ja mõista keerulisi ja mittelineaarseid seoseid aja, sesoonsuse ja MDS skooride vahel. Funktsioon *gam* paigutab mudeli ja annab selle seletusvõime.

Roteeritud ordinatsiooni telgedele, kus esimene telg oli paralleelne pikaajalise ajatrendiga ja teine sesoonsusega, sobitati kaks GAM mudelit - üks pikaajaliste mõjude (aastad) ja teine sesoonsuse (päev aastas) mõjude jaoks. GAM mudelite sõltuvad muutujad olid vastavalt ordinatsiooni esimese ja teise telje skoorid ning sõltumatuteks muutujateks proovivõtu aeg (ajatrend) ja päev aastas (sesoonne mõju). Selleks, et koosluse struktuuri pikaajalist ja sesoonsust varieeruvust selgemalt visualiseerida, prognoositi GAM mudelite väärtused uuele 56 aastat \times 365 päeva ajavõrgustikule (R paketi *gratia* funktsioon *evaluate_smooth*). Lisaks prognoositi GAM-ide põhjal pikaajalised ja sesoonsed äärejaotused (R paketi *mgcv* funktsioon *predict.gam*). Selleks jäeti sesoonsuse äärejaotuste prognoosimisel mudelist välja pikaajaline trend (aastad) ja pikaajalise äärejaotuste prognoosimisel jäeti mudelist välja sesoonsus (päev aastas). Tuues eraldi välja sesoonsuse ja pikaajaliste trendide äärejaotused, saame selgitada, kuidas iga tegur mõjutab sõltumatult fütoplanktoni koosluse struktuuri. See aitab tuvastada spetsiifilisi mustreid ja muutusi, mis on tingitud sesoonsest tsüklis *versus* pikaajalistest keskkonnamuutustest.

Lisaks hinnati, kas GAM mudelite ääremõjude tõusud ja langused on statistiliselt olulised (R paketi *gratia* funktsioon *derivatives*). Selleks arvutati funktsiooni tuletised, mis näitavad

tõusude ja languste muutumise kiirust ja aitavad kindlaks teha, millises osas on GAM kõvera tõusud-langused statistiliselt olulised. Seeljärel hinnati saadud mudeli sobivust mudeli seletusvõime abil. Selleks, et uurida liigirikkuse ja biomassi muutust ajas, viidi samad sammud läbi ka liigirikkuse ja logaritmitud biomassidega.

CMD ordinatsioon viidi läbi võimalikult analoogselt NMDS ordinatsiooniga. Liikide biomassid koosluse maatriksis ruutjuur-transformeeriti, misjärel standardiseeriti *wisconsin* funktsiooniga. Transformeeritud ja standardiseeritud koosluse maatriksist arvutati Bray-Curtis distantssimaatriks, mis seejärel ordineeriti. CMD teostati kasutades R *stats* paketi *cmdscale* funktsiooni, et luua nelja teljega ordinatsioon, mis säilitab proovidevahelised võimalikult täpsed kaugused. Sarnaselt NMDS ordinatsioonile lisatakse CMD ordinatsiooni joonisele keskkonnamuutujad *envfit* funktsiooni abil nooltena aja ja sesoonsuse gradiendid. Koormuse väärtust CMD mudelis ei kasutata, tulemusi hinnatakse varieeruvuse põhjal esimestes dimensioonides. Sarnaselt NMDS-le roteeriti CMD ordinatsioon nii, et esimene telg (x-telg) oleks paralleelne aja trendiga. Saadi ordinatsioon, mille esimese telje skoorid vastavad enim ajatrendile, teise telje skoorid sesoonsusele. Kliimatiliste muutujate keskmistamine

Fütopanktoni elutsükkel on kiire – rakud jagunevad tüüpiliselt üks kord päevas. Sellest saab järeldada, et koosluse struktuur reageerib keskkonnamuutustele kiiresti. Kuid ilmselt mitte nii kiiresti, kui äkilised ilmastikutingimused. Näiteks proovivõtupäeval puhuv tugev tuul ei pruugi veel oluliselt mõjutada sama päeva fütoplanktoni kooslust. Seega võiks samal päeval mõõdetud tuulest parem ennustusväärtus olla proovivõtule mitmel eelneval päeval puhunud tuulekiiruse keskmine. Kui mitmel päeval ehk millises ajaskaalas fütoplanktoni kooslus reageerib tuule muutustele, seda me ette ei tea, kuid saame analüüsida. Veetase ja -temperatuur ei muutu tavaliselt nii kiiresti kui tuul, mistõttu sama päeva mõõtmised võivad paremini kajastada koosluse struktuuri. Kuid me ei saa välistada, et ka veetasemel ja temperatuuril on teatud ajaline nihe fütoplanktoni koosluse struktuurile.

Koosluse muutuse uurimiseks tuli keskmistada proovivõtupäevale eelnevate päevade tuule kiirus, veetase ja -temperatuur. Testiti eri arv (1 kuni 150) päevade keskmiste mõju fütoplanktoni kooslusele. Selle kaudu saadi teada ajaskaalad, kui kiiresti fütoplanktoni kooslus reageerib välismõjudele ja kui pika aja jooksul koosluse uus struktuur stabiliseerub

ja palju enam ei muutu. Selle kaudu saadi teada, mitme päeva keskmist tuleks edasistes analüüsid kasutada.

Tuule kiiruse, veetaseme ja -temperatuuri andmete keskmistamiseks võeti esmalt MDS ja CMD mudelist kummaski kaks erinevat ordinatsiooni: (i) Suur-Peipsi ordinatsioon ilma kevadeta ja (ii) Suur-Peipsi ordinatsioon kõigi aastaaegadega. Viimast põhjusel, et aastaaeg mõjutab tugevalt vee temperatuuri. Samuti arvutati iga keskkonnamuutuja keskmised ühe kuni 150 päeva kohta enne proovivõtu päeva. Ordinatsioonid roteeriti nii, et vastavalt iga uuritava keskmise tuule/veetaseme/veetemperatuuri väärtused oleks paralleelsed ordinatsiooni esimese teljega. Seejärel hinnati GAM mudeliga vastavalt keskmistatud keskkonnamuutuja mõju koosluse struktuurile, ehk antud juhul roteeritud ordinatsiooni esimese telje skooridele. GAM mudeli seletusvõime iseloomustab vastavalt keskmistatud keskkonnamuutuja mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile. GAM mudelites on kirjeldavaks muutujaks keskmistatud tuul/veetase/veetemperatuur ja sõltuvaks muutujaks ordinatsiooni esimese telje skoorid. Tulemuseks saame GAM mudelite seletusvõimete vektori, milles iga väärtus tähistab fütoplanktoni koosluse struktuuri ja erinevas ajaskaalas keskmistatud keskkonnamuutuja vahelise seose tugevust. GAM mudelite seletusvõime vektor näitab, millistel keskkonnamuutujate ajaskaaladel on fütoplanktoni kooslusele kõige tugevam mõju. Visualiseeriti tugevaima mõjuga ajaskaalad, kus sõltuvaks muutujaks on vastavalt roteeritud ordinatsiooni esimese telje skoorid (iseloomustab fütoplanktoni koosluse struktuur antud proovis) ja kirjeldavaks muutujaks vastavalt keskmistatud keskkonnamuutuja.

- **Tuule ja ajatrendi mõjud**

Tuule tugeva ajatrendi tõttu (Joonis 2) ei ole põhimõtteliselt võimalik tuule mõju eristada muudest, potentsiaalselt ajatrendiga korreleeruvatest, kuid tuvastamata keskkonnamuutujatest. Enamgi veel, ei saa välistada, et ka täiesti stabiilses keskkonnas koosluse stuktuur muutuks juhusliku ja neutraalse driivi tulemusel (Hubbell 2001). Seega ei saa tuule mõju üks-üheselt omistada tuulele, see võib olla tingitud muudest mõjuritest.

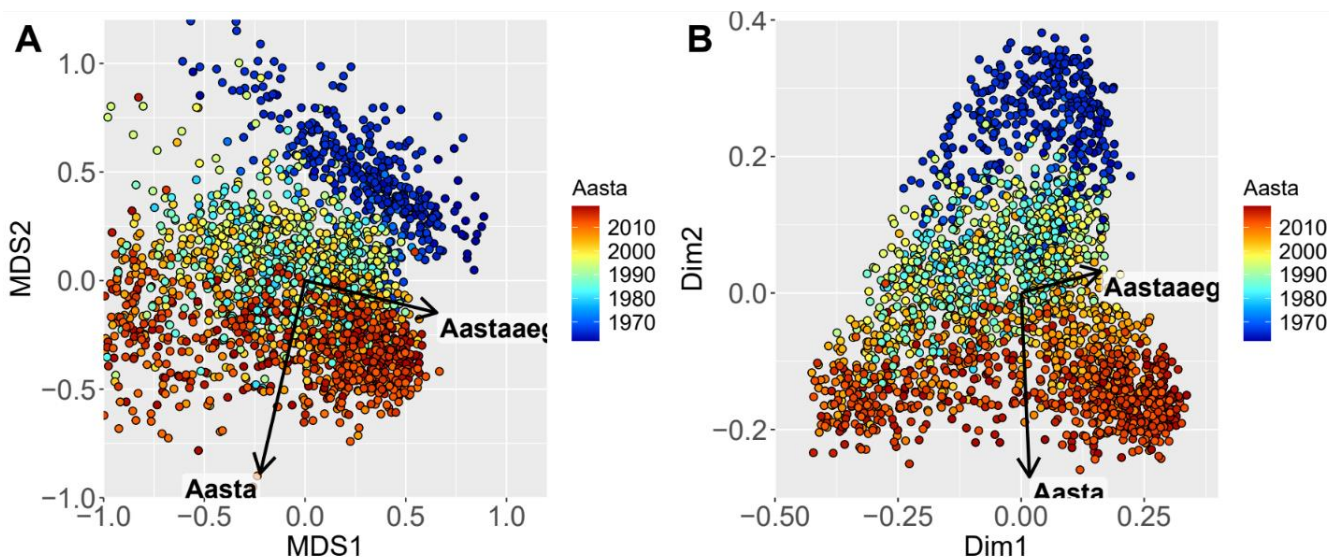
Probleemile läheneti viisil, et fütoplanktoni koosluse andmetest filtreeriti esmalt statistilise mudeliga välja pikaajalise trendi mõju ja seejärel testiti, kas mudeli jääkidel on veel mingi oluline seos tuulega.

Kasutati kahte viisi. Esiteks roteeriti ordinatsioon nii, et esimene telg oleks paralleelne parima seletusvõimega keskmistatud tuule väärtusega. Seejärel koostati GAM mudel, kus sõltuvaks muutujaks oli roteeritud ordinatsiooni esimese telje skoorid (kirjeldamaks fütoplanktoni koosluse struktuuri) ja seletavaks muutujaks ajatrend. Nüüd võeti selle mudeli jäägid uue GAM mudeli sõltumatuks muutujaks ja seletavaks muutujaks võeti vastavalt keskmistatud tuule väärtused. Kui uuel mudelil on mingisugune seletusvõime veel alles, oleks see tuule mõju, mis on ajast sõltumatu.

Teine viis on kasutada kanoonilist ordinatsioon *ion*. Kanoonilised analüüsid (ingl *Canonical Analysis* või *constrained ordination*) on statistilised meetodid, mida kasutatakse kahe või mitme muutuja vaheliste seoste mõistmiseks (Legendre ja Legendre, 2012). Need meetodid aitavad uurida mitmemõõtmeliste andmete struktuuri, hinnates muutujate vahelisi lineaarseid seoseid. Kanooniline analüüs ühendab kahe meetodite perekonna - ordinatsiooni ja regressiooni omadused. See loob sõltuva muutuja maatriksi (y), mis on seotud teatud piiranguga sõltumatu muutuja maatriksiga (x). Analüüs võimaldab otseselt testida ökoloogilisi hüpoteese, tuues esile kogu sõltuva muutuja variatsiooni, mis on seotud sõltumatu muutujaga. Viis, kuidas x ja y vaheline seos luuakse, erineb kanoonilise analüüsi meetodite vahel. Antud töös kasutati distantipõhist kanoonilist ordinatsiooni (ingl *distance-based redundancy analysis*; R paketi vegan funktsioonid *capscale* ja *dbrda*). Kasutati ruutjuurega transformeeritud ja *wisconsin* standardiseeritud koosluse tabelist arvutatud Bray-Curtis distantismaatriksit (nagu ja NMDS ja CMD puhul). Analüüs on kaheastmeline. Esmalt ordineeriti distantismaatriks (y) koos tuule vektoriga (x). Seejärel korraldati analüüsi, lisades tingimusliku sõltumatu muutujana ajatrend. Analüüs tuvastas tuule mõju fütoplanktoni koosluse varieeruvusele, kui ajatrendi mõju oli juba välja taandatud. Kui teise mudeli puhul kahaneb tuule mõju oluliselt võrreldes esimesega, siis järelikult on suur osa tuule mõjust seletatav ajatrendiga.

TULEMUSED

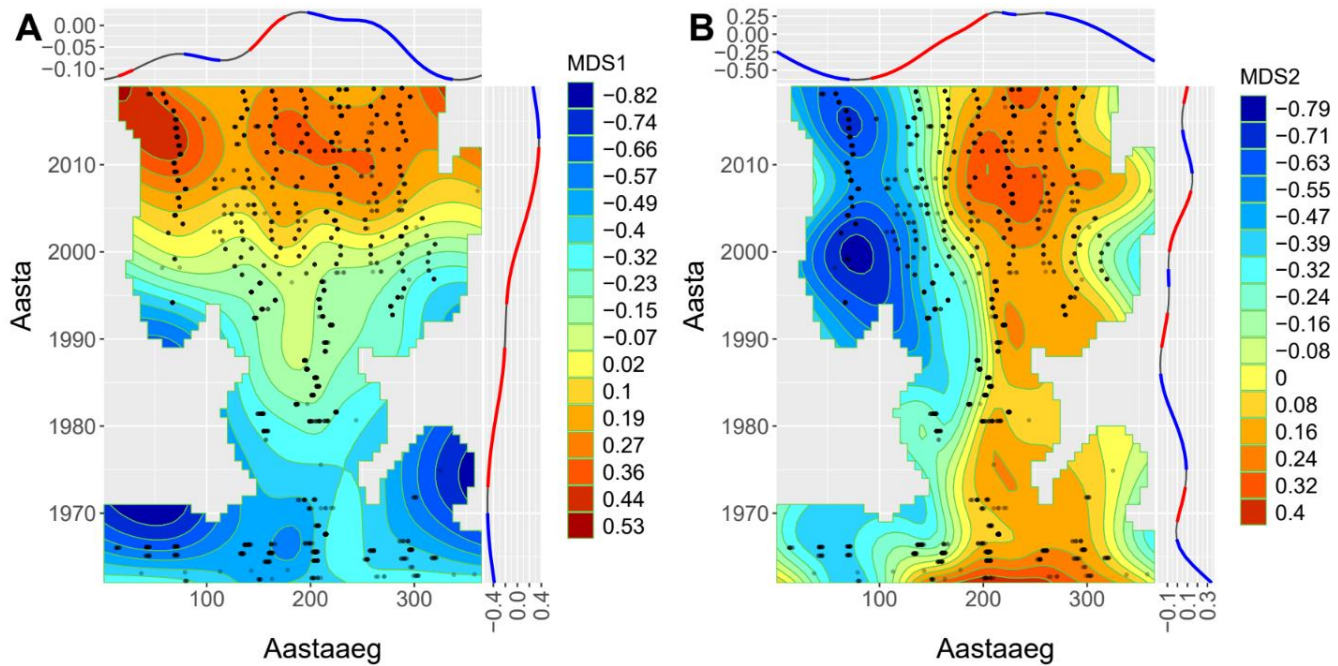
1.7. Koosluse ordinatsioon NMDS ja CMD meetodil



Joonis 3. Fütoplanktoni koosluse ordinatsioon NMDS (A) ja CMD meetodil (B). Joonisel on paigutatud andmed koordinaatsüsteemile, kus iga punkt esindab ühte vaatlust ning nende asukoht koordinaatsüsteemis peegeldab nende sarnasust või erinevust. Punktide värvid tähistavad proovivõtu aastat. Vektorid näitavad aasta ehk aja trendi ja aastaaja ehk sesoonsuse muutuse suunda. Vektori suund näitab, kuidas muutuja mõjutab proovide vahelist kaugust. Vektori pikkus näitab muutuja mõju tugevust. Kuigi NMDS ja CMD ordinatsioonid erinevad mõnevõrra vaatluste paigutustelt, on üldpilt väga sarnane.

Fütoplanktoni kooslust mõjutas aastaaeg ehk sesoonsus ja märkimisväärselt ajatrend. Kooslus muutus aja jooksul tugevalt – joonisel 3 on siniselt tähistatud 1970. aastate ja punaselt tähistatud 2018. aasta proovid paigutunud ordinatsioonil üksteisest kaugele. Sesoonsus ja aeg on praktiliselt ortogonaalsed (90° nurga all, risti suundadega). See tähendab, et nende kahe muutuja mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile avaldub erinevates suundades ehk nad on statistiliselt sõltumatud. Kuna aasta ja aastaaeg üksteist ei mõjutanud, saab mõlemat muutujat vaadelda eraldi ja seda selleks, et mõista nii pikemaajalisi kui ka hooajalisi mõjusid fütoplanktoni kooslusele. Nii mitte-meetrilise (NMDS) kui ka meetrilise (CMD) ordinatsiooni visuaalid on üldiselt sarnased.

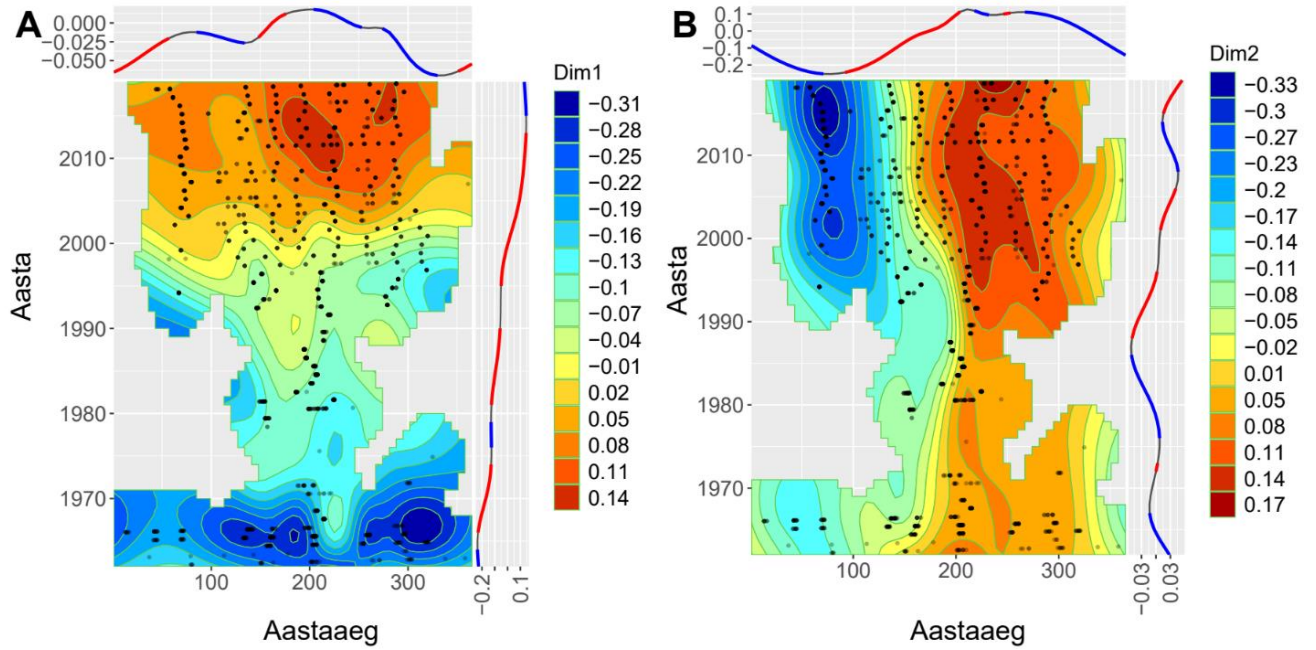
1.8. Koosluse struktuuri muutus ajas



Joonis 4. Fütoplanktoni koosluse struktuuri trendi ja sesoonsuse komponendid NMDS järgi. Põhijooniste värviskaala vastab koosluse struktuuri muutuse ajatrendile (A; NMDS ordinatsiooni 1. telg) ja sesoonselt (B; NMDS ordinatsiooni 2. telg). Punktid tähistavad proove, kaks punkti sama või lähedase värvitooni sees on koosluse struktuurilt sarnased. Statistiliselt olulised tõusud äärejaotustes on märgitud punasega ja langused sinisega.

Jooniselt on näha, et koosluse struktuur on süsteemselt muutunud nii pikaajaliselt (Joonis 4A) kui ka sesoonselt (Joonis 4B). Pikaajaline trend näitab, et 1970 aastate proovid on tumesinisel taustal, mis on ordinatsiooni skaalal väga erinevad 2010 ja edasi punasel taustal proovidest. Need kooslused asetsevad värviskaalal üksteisest kaugel, seega on kooslused struktuurilt väga erinevad.

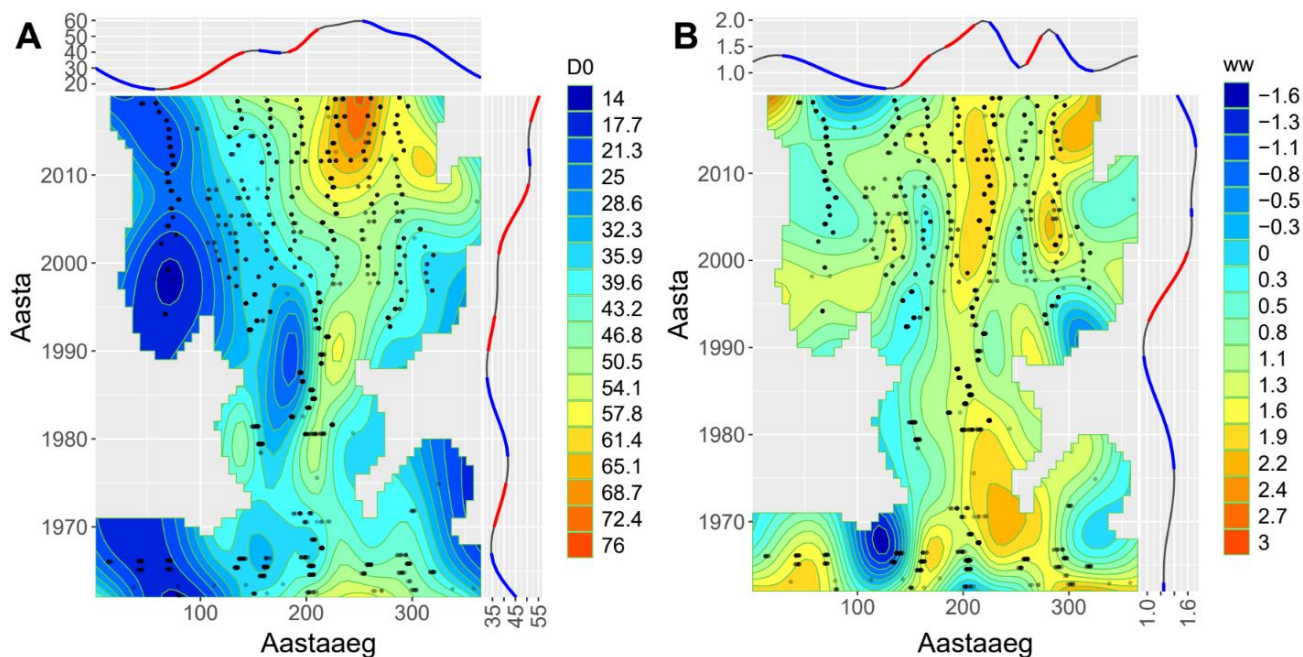
Sesoonsuse jooniselt (Joonis 4B) on näha, et talv-kevad-sügisperioodil on erinev koosluse struktuur võrreldes hilissuvisega. Näiteks talvised märtsi proovid asetsevad tumesinisel taustal ning hilissuvised (august, september, oktoober) paiknevad punasel taustal.



Joonis 5. Fütoplanktoni koosluse struktuuri trendi ja sesoonsuse komponendid CMD järgi. Äärejaotuste statistiliselt olulised tõusud on märgitud punasega ja langused sinisega. Trendipindade üldine muster ja interpretatsioon on sarnane joonisega 4.

Pikaajalisel trendil on näha statistiliselt olulist koosluse muutust peaaegu terve uurimisperioodi jooksul (Jooniste 4A ja 5A y-äärejaotuse punased ja sinised osad). Sesoonsuse trendil (Jooniste 4B ja 5B x-äärejaotused) on näha statistiliselt olulist koosluse muutust kogu aasta kestel.

1.9. Ühemuutujaliste mõõdikute - liigirikkuse ja biomassi muutus ajas

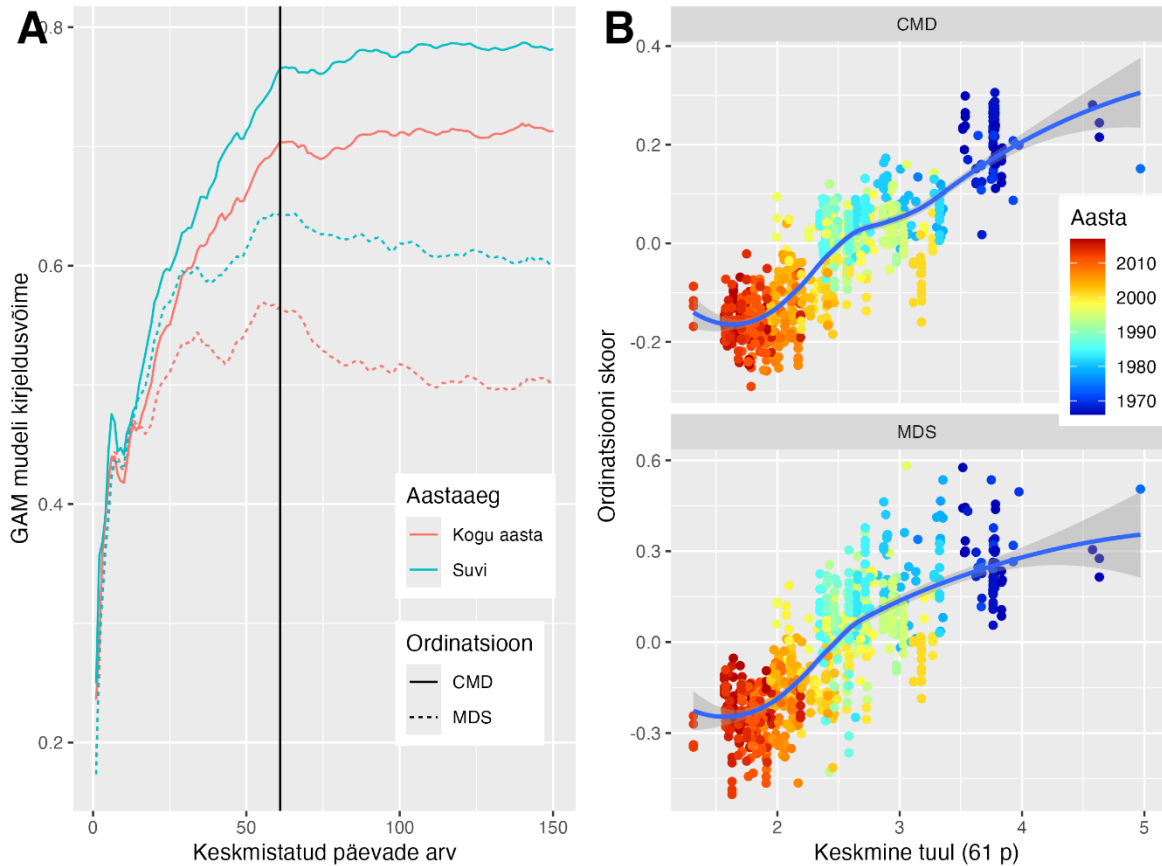


Joonis 6. Fütoplanktoni liigirikkus (D0; A) ja logaritimitud biomass (ww; B) pikaajalise trendi ja seasoonsuse komponendid. Joonise detailid on samad mis joonisel 5.

Liigirikkus oli suvel kõrgem kui muudel aastaaegadel. Pikaajaline trend on muutlik ja tagasihoidlik. Liigirikkus pole vähenenud, alates 2000. aastast oli märgata teatud tõusu. Biomassi muutlikkus oli väga heterogeenne. Sesoonselt olid suuremad biomassid hilissuvel ja sügisel. Biomassi kaks haripunkti olid juuli lõpus ja oktoobri alguses ning nende haripunktide vahel oli septembri alguses langus. Selget pikaajalist trendi biomassil ei ole.

1.10. Kliimaatiliste muutujate mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile

- Tuule mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile



Joonis 8. Tuule mõju ajaskaalad (A) ja proovivõtu eelse 61 päeva keskmise tuule mõju suvise fütoplanktoni koosluse struktuurile NMDS ja CMD ordinatsioonide järgi (B). Tuule mõju tuleb selgemalt esile kui analüüsida vaid suviseid fütoplanktoni koosluseid ja kui kasutada meetrilist koosluse ordinatsiooni (A). Tuule mõju koosluse struktuurile on sujuv ja selgelt on näha tuule tugevuse korrelatsiooni ajaga (B). Sooja tooni sümbolid, mis tähistavad hilisemaid kooslusi, on koondunud graafiku nõrgema tuule piirkonda x-telje suunas vasakul poolel ja külma tooni sümbolid, mis vastavad varasematele kooslustele on graafiku tugevama tuule piirkonnas paremal pool. Vertikaalne joon näitab ajaskaalat (61 päeva), mille järel kooslus on täielikult kohanenud eelneva perioodi tuuletugevusega ja enam ei muutu. CMD ordinatsiooni korral on GAM mudeli kirjeldusvõime 78%, (AIC = -2090) NMDS ordinatsioonil 65% (AIC = -1006).

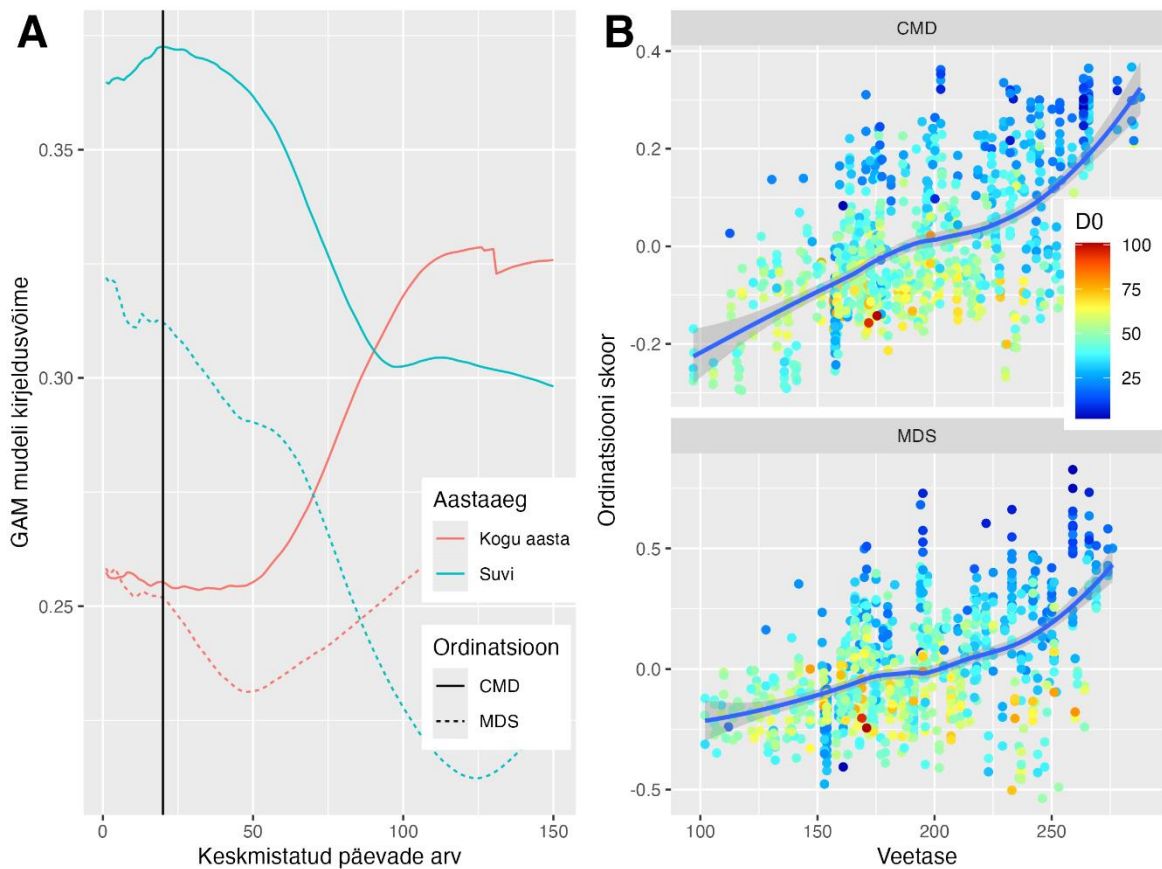
Mõõtmispäeva tuule mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile oli tagasihoidlik (GAM mudeli kirjeldusvõime ca 0.2), kuid suurenes järsult, kui arvestada eelneva nädala keskmist

tuut (Joonis 8A). Seejärel GAM mudeli kirjeldusvõime paranes sujuvamalt kuni kahe kuu (61 päeva) ajaskaalani, misjärel saabus platoo ja kooslus enam ei muutunud.

Optimaalse tuule keskmistamise ajaskaala (61 päeva) mõju koosluse struktuurile oli valdavalt sujuv (Joonis 8B). Mõju muutus oli järsem tuule keskmistel tugevustel (2 - 4 m/s) ja tagasihoidlikum väga nõrga tuulega (< 2 m/s) ja tugeva tuulega (> 4 m/s).

Meetrilisel mudelil on suurem andmete variatsiooni selgitusvõime kõrgem (78%) ja Akaike informatsioonikriteerium madalam (AIC = -2090) kui mittemeetrilisel, vastavalt 65% ja AIC = -1006). Seega näitab meetriline ordinatsioonimudel paremat tasakaalu mudeli keerukuse ja andmete sobivuse vahel.

- Veetaseme mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile



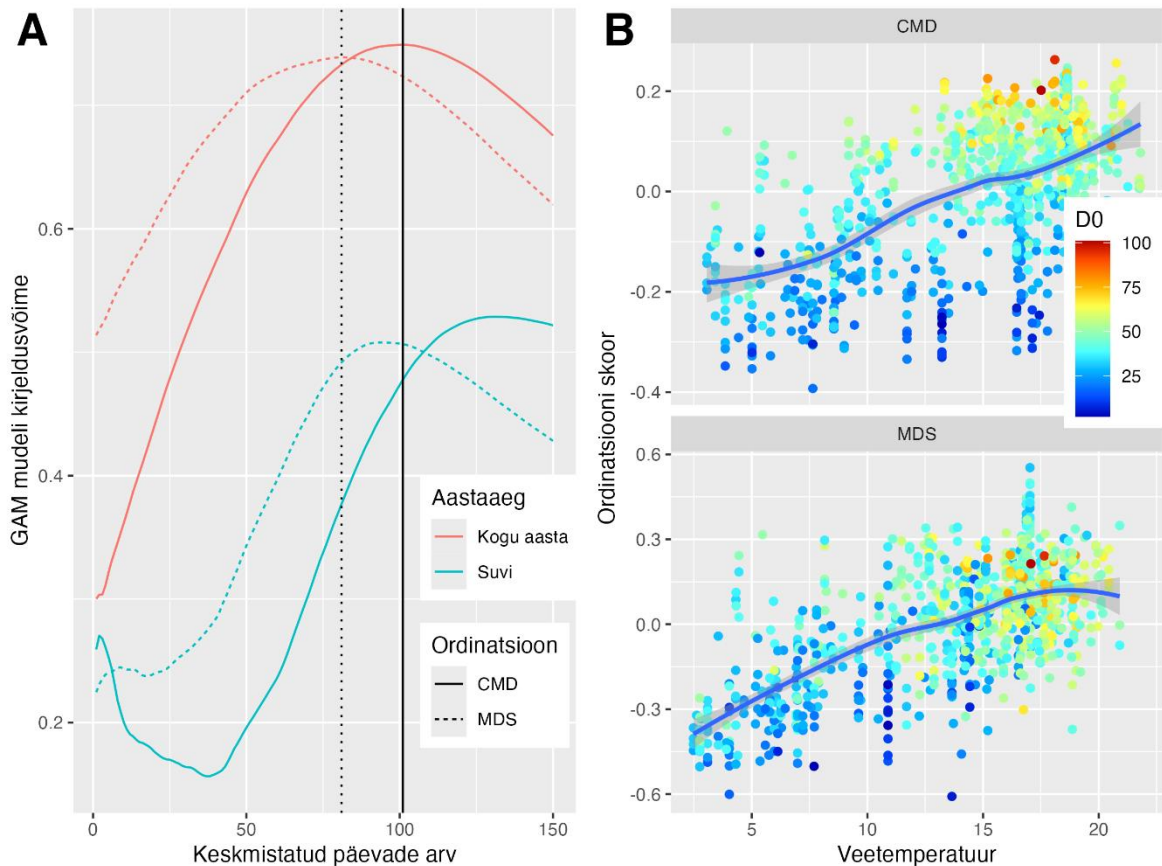
Joonis 9. Veetaseme mõju ajaskaalad (A) ja veetaseme mõju suvise fütoplanktoni koosluse struktuurile NMDS (proovivõtupäeval) ja CMD (20 päeva keskmine) ordinaatsioonide järgi (B). Veetaseme mõju tuleb selgemalt esile suviste koosluste puhul ja kui kasutada meetrilist koosluse ordinaatsiooni (A). Koosluse struktuuri oluline osa on ka liigirikkus; liigirikkamad kooslused on tähistatud soojade toonidega (B) ning need paiknevad sagedamini GAM silumisjoonest allpool (B). Vertikaalne joon näitab ajaskaalat (20 päeva), mille järel CMD ordinaatsiooni järgi on kooslus kohanenud eelneva perioodi keskmise veetasemega. B paneelil on CMD ordinaatsiooni korral on GAM mudeli kirjeldusvõime 37%, (AIC = -1314) NMDS ordinaatsioonil 30% (AIC = -368).

Kuna veetase ei kõigu päeva jooksul äärmuslikult kiiresti, on fütoplanktoni struktuur juba proovi võtmise päeval veetaseme mõjudega kohanenud (Joonis 9A). CMD mudelis on 20 päeva veetaseme keskmine ja MDS mudelis ühe päeva keskmine (Joonis 9B).

Veetaseme muutus on olnud üsna sujuv. Koosluse muutus on olnud ühtlane, aga selge. Veidi järsem koosluse muutus on toimunud veetaseme maksimumide juures (Joonis 9B).

Meetriline CMD mudel on veidi eelistatum (seletusvõime 37%, AIC = -1314) kui MDS mudel (seletusvõime 29,8%, AIC = -368).

- Veetemperatuuri mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile



Joonis 10. Veetemperatuuri mõju ajaskaalad (A) ja mõju kogu aasta fütoplanktoni koosluse struktuurile NMDS (81 päeva keskmine) ja CMD (101 päeva keskmine) ordinatsioonide järgi (B). Veetemperatuuri mõju tuleb selgemalt esile kogu aasta koosluste puhul (A). Eri ordinatsioonid erinevad ajaskaalade poolest (B), kuid kirjeldusvõime on üsna sarnased. Soojade toonidega (B) tähistatud liigirikkamad kooslused paiknevad sagedamini ülalpool GAM silumisjoont (B), eriti CMD ordinatsiooni puhul. Vertikaalsed jooned tähistavad olulisi ajaskaalasid (81 ja 101 päeva). B paneelil on CMD ordinatsiooni korral on GAM mudeli kirjeldusvõime 42%, (AIC = -1405) NMDS ordinatsioonil 46% (AIC = -773).

CMD ja MDS kasutavad vastavalt 101 ja 81 päeva veetemperatuuri keskmist (Joonis 10A), sest veetemperatuur muutub pikema perioodi jooksul ja seda sesoonsusega kaasas käivate

muude keskkonnamõjude tõttu. Veetemperatuur mõjutab koosluse struktuuri (Joonis 10B). CMD ja MDS mudeli tulemused on sarnased.

- **Tuule mõju selgitamine**

- *GAM mudeli jääkide meetod*

Roteerides suvised koosluse MDS ordinatsiooni nii, et esimene telg oleks paralleelne tuule tugevusega (61 eelneva päeva keskmine) ja analüüsid ordinatsiooni esimese telje skoori kui sõltuvat muutajat ajatrendi vastu (sõltumatu muutja), saame mudeli kirjeldusvõimeks 78%, mis on väga kõrge. Seega, ajatrend seletab 78 % vastavalt roteeritud ordinatsiooni esimese telje, mis on paralleelne tuule mõjuga, väärtuste varieeruvusest. Kui nüüd analüüsida selle mudeli jääkide sõltuvust tuulest, on GAM mudeli kirjeldusvõime ainult 3.2 % (ja mudeli p-väärtus marginaalne 0.007). Praktiliselt sama tulemuse annab ka CMD ordinatsioon: esimese telje skooride sõltuvus ajast on 78% ja mudeli jääkide sõltuvus tuulest vaid 2.3 % (mudeli p-väärtus 0.07, mis on statistiliselt mitte-oluline). Seega fütoplanktoni koosluse struktuuri pikaajaline muutus seletab ära ka praktiliselt kogu tuule mõju kooslusele.

- *Kanoonilise ordinatsiooni meetod*

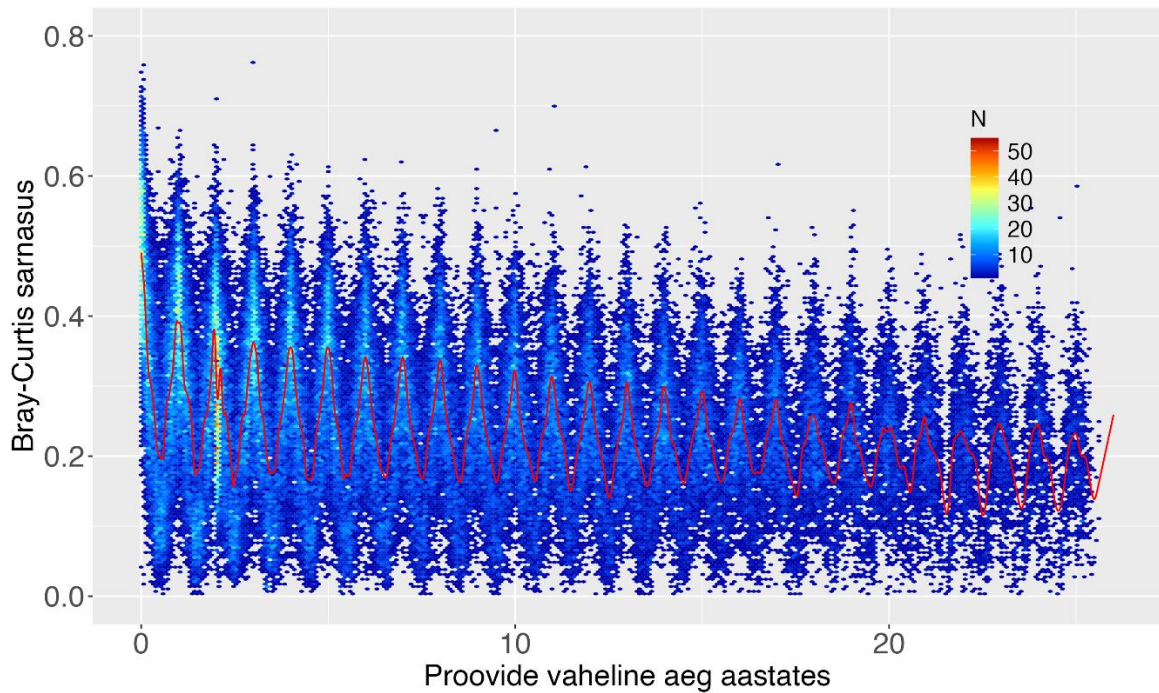
Ordineerides suvise koosluse ruutjuur-transformeeritud ja *wisconsin* standardiseeritud Bray-Curtis distantssimaatriksit koos tuule (61 päeva keskmine) kui välise mõjumutujaga (R paketi *vegan* funktsioon *capscale*), on tuule mõju kvantifitseerimiseks võimalik kasutada permutatsioonilist pseudo-F väärust, mis oli 31.3. Kui lisame ordinatsioonimudelisse ajatrendi kui tingimusliku välismõjuri, kahaneb tuule mõju pseudo-F väärtusena 6.4-ni (mudeli p-väärtus on < 0.001). See on suur pseudo-F väärtuse kukkumine, mis viitab, et suurem osa tuule mõjust on seletatav ajatrendiga. Kuigi tuule mõju on statistiliselt oluline ka pärast ajatrendi mõju eemaldamist, on sisuline interpretatsioon väga sarnane GAM mudeli meetodiga. Jäeb sedastada, et tugevalt korreleeruvate väliste muutjate mõju eristamine koosluse struktuurile on statistiliselt väga keeruline.

ARUTELU

Peipsi järve pikaajaliste andmeridade analüüs näitab, et fütoplanktoni kooslus on aja jooksul palju muutunud – kooslus pole täna enam see, mis ta oli 20 või 50 aastat tagasi. Muutunud on koosluse struktuur – liigid ja liikide proportsioonid koosluses, kuid mitte niivõrd ühemõõtmelised muutujad nagu liigirikkus või fütoplanktoni biomass. Koosluse struktuuri muutus on erakordselt ilmekas ja tuvastati kahe eraldi ordinatsiooni meetodiga – nii meetrilise kui mitte-meetrilise mitmedimensionaalse skaleerimisega. Liigirikkus ja biomass on küll aastakümnetega varieerunud, kuid kindlasuunalist trendi ei ole. Siit järeldub, et mitmemõõtmeline koosluse struktuur on oluliselt tundlikum mõõdik keskkonnamuutuste jälgimiseks, kui lihtsad ühemõõtmelised muutujad, nagu fütoplanktoni biomass või liigirikkus.

Koosluse struktuuri ajaline muutus tähendab, et kui võtame kaks juhuslikku fütoplanktoni proovi, siis mida suurem on proovivõtu ajaline vahe, seda suurem on keskmiselt koosluste vaheline erinevus. Koosluste vahelist erinevust on võimalik mõõta näiteks Bray-Curtis erinevuse indeksiga (Legendre ja Legendre, 2012). Bray-Curtis erinevustel on kaks ajaskaalat: (i) sesoonne, mis näitab koosluse struktuuri sesoonset muutust aasta sees ja (ii) pikaajaline (Joonis 11).

Jooniselt 11 on näha, et samal aastal, aga kuue kuulise vahega võetud fütoplanktoni proovid on väga erinevad (sesoonne erinevus). Samas eri aastatel, aga samal aastaajal võetud proovid on suhteliselt sarnased (aastatevaheline erinevus). Pikaajaliselt aastatevaheline erinevus järjest suureneb (koosluse pikaegne muutus), kuid sesoonne erinevus püsib ja on mõõdetav aastakümneid.



Joonis 11. Kooslustevahelise Bray-Curtis´e sarnasuse (y-telg) vähenemine sõltuvalt koosluste vahelise kauguse ajast (x-telg). Kaks juhuslikud kooslus kogu 56 a aegrea hulgest, mis on üksteisele ajaliselt väga lähedal, on suure sarnasusega. Kui kahe koosluse ajaline distants on kuus kuud, on kooslused väga väikese sarnasusega (sesoonsuse vastasfaas). Kui kooslused on 12 kuulise distantsiga, on sarnasus taas väga suur, aga veidi väiksem kui samas sesoonses faasis kuid sama aasta kooslused. Koosluste sesoonne sarnasusmuster säilib läbi aastakümnete (joonisel näidatud 25 a), kuid selle amplituud väheneb ajas, mis kirjeldab pikaajalist struktuurset muutust. Värviskaala tähistab igas kahemõõtmelises ruumipunktis olevate koosluse paaride arvu. Punane joon on GAM mudeli siluja.

Erinevalt tavapärasest parasvöötme veekogust (Reynolds, 2006) ei ole Peipsis selgelt eristuvat biomassi maksimumiga fütoplanktoni kevadõitsengut. Fütoplanktoni biomassi maksimum on suvel ning seostub õitsenguid põhjustavate sinivetikate vohamisega. See viitab võimalusele, et Peipsis ei ole fütoplanktoni kasv toitainete poolt piiratud, vaid pigem valguse poolt, mis on teine oluline ressurss vetikate arenguks (Reynolds, 2006). Tavapärase parasvöötme fütoplanktoni kevadõitseng on tingitud talvel akumulunud toitainete kasutamisest kohe, kui piisav valguse intensiivsus seda kevadel võimaldab. Suvine biomassi miinimum on tingitud toitainete limitatsioonist. Peipsis ei kajastu suvine toitainete limitatsioon madalamas biomassis. Samuti on fütoplanktoni liigirikkus suurem suvises koosluses. Kõrge suvine biomass, ressursside piisavus ja väljakujunenud kooslus soosivad suvist liigirikkust.

Sarnaselt tavapärase parasvöötme veekoguga (Graham *et al.*, 2004), on Peipsi kevadine fütoplanktoni koosluse struktuur väga erinev suvisest kooslusest. On selgelt väljajoonistuv kevadõitsengu kooslus, mis maikuu jooksul läheb üle suviseks koosluseks.

Analüüsitud kliimatilistest teguritest, tuul, veetase, veetemperatuur, olid kõik olulised fütoplanktoni koosluse struktuuri mõjutajatena.

1.11. Tuule mõju.

Kõige tugevamaks mõjutajaks võib pidada tuult, mis ökoloogilisest lähtekohast on igati mõistetav. Tuul põhjustab vee segunemist, mis toob pinnale sügavamatest kihtidest toitaineid. Samas sügavamale segunenud fütoplanktoni rakud kannatavad valguse puuduses (Reynolds, 2006). Kõik see mõjutab liikide konkurentsivõimet ja avaldub teatud ajanihkega koosluse struktuuris. Pikemad suvised tuulevaiksed perioodid soosivad sinivetikate vohamist. Sinivetikad on teistest vetikarühmadest temperatuuritundlikumad. Võrreldes teiste rühmadega kiireneb sinivetikate kasv temperatuuri tõustes ebaproportsionaalselt palju.

Analüüsides tuule mõju erinevaid ajaskaalasisid ilmnes, et proovivõtupäeval mõõdetud tuulel on koosluse struktuurile vaid marginaalne mõju. Mõju koosluse struktuurile tõusis järsult, kui arvestada proovivõtule eelneva nädala tuuletugevust. Siit järeldub, et nädal on kohane ajaskaala fütoplanktoni koosluse kiireks kohanemiseks välisele survele. Koosluse kohanemine jätkub ka pikematel ajaskaaladel, kuid kahanevas tempos. Analüüsides näitavad, et lõplik koosluse väljakujunemine ja kohanemine välisele survele saabub alles kahe kuu möödudes (ca 60 päeva). See on esmalt üllatav, arvestades fütoplanktoni kiiret elutsükli (Reynolds, 2006) ja näitab, et ka kiire eluringiga organismidel võtab uude tasakaalupunkti jõudmine arvestatava aja.

Maismaa tuule pikaajaline kahanev trend on erakordselt ilmekas ka Tiirikoja järvejaama mõõtmistest nähtuvalt. Kas ja kuivõrd on tuule trend mõjutanud Peipsi fütoplanktoni koosluse struktuuri pikaajalist muutust, on olemasolevate andmete alusel raske üheselt järeldada. Kasutades kahte erinevat andmetöötluste lähenemist ilmnes, et suur osa fütoplanktoni koosluse struktuuri muutusest on seletatav ajatrendiga. Kui pikaajaline mõju

eemaldada, jääb küll alles statistiliselt oluline tuule mõju, kuid see mõju on oluliselt väiksem kui ajatrendi arvestamata.

Peipsi järv on madal ja tuule kiiruse pikaajaline vähenemine võib tulevikus veelgi piirata segunemise sügavust ja intensiivsust. See võib soojematel suvekuudel põhjustada veekihtide kihistumist, mis Peipsi puhul on oluline kvalitatiivne ökosüsteemi muutus. Kliimamuutuste tõttu toimuv õhutemperatuuri tõus võib tulevikus põhjustada veelgi soojemat pindmist veekihti, mille tõttu tekib veekogu põhjas hapnikuvaegus ehk hüpoksia (Tellier *et al.*, 2022). Hapnikupuudus põhjakihtides põhjustab fosfori eraldumist setetest ehk sisekoormust, mis veelgi hoogustab eutrofeerumist (Holmroos *et al.*, 2009). Suur toitainete kogus põhjustab veelgi suuremaid veeõitsenguid ja aitab kaasa orgaanilise aine ületootmisele. Suur fütoplanktoni biomass kasvatab hapniku öist tarbimist ning selle tulemusena langeb öine hapnikusisaldus, samas kui päeval põhjustab kõrge biomass ja fotosüntees hapnikuga üleküllastatust. Hapnikutaseme suured ööpäevased kõikumised nõrgestavad kalade populatsioone (Lushchak *et al.*, 2006), mis võib tulevikus kaasa tuua kalade massilist hukkumist Peipsis.

1.12. Veetaseme mõju

Valguslimitatsioon on oluline tegur, mis mõjutab fütoplanktoni kasvu ja produktiivsust veekogudes, sest nad sõltuvad fotosünteesiks vajalikust valgusest (Reynolds, 2006). Kuna Peipsi on madal, keskmiselt 8 m sügavusega järv, siis muudab veetaseme kõikumine 80 cm ulatuses oluliselt veesiseseid valgustingimusi. Kui veetase on madal, siis on pimedat tsooni põhjas vähem ehk sellisel juhul limiteerib valgus fütoplanktoni elutegevust vähem (Reynolds, 2006). Kõrge veetasemega on pimedat tsooni veesambas rohkem, siis võib valgus fütoplanktoni kasvu ja paljunemist piirata. Seega, mida madalam on Peipsi veetase, seda paremad on keskmiselt valgustingimused ja sobivamad elutingimused fütoplanktonile.

Erinevalt tuule tugevusest, ei ole Peipsi veetase pikaajaliselt ühesuunaliselt muutunud, küll aga on tuvastatavad 10-20 aastased tsüklilised kõikumised. Lühiajaliselt kõigub Peipsi veetase ka sesoonselt – veetase on reeglina kõrgem kevadise suurvee ajal ja veetase alaneb

suvel. Kui analüüsida veetaseme mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile kogu aasta vältel, toimivad samaaegelt kaks eraldi mehhanismi – (i) veetaseme sesoonne seos sesoonse koosluse muutusega (kevadõitseng vs suvine kooslus) ja (ii) veetaseme mõju läbi valgustingimuste muutumise veesambas. Kaks eraldi samaaegset mehhanismi hägustavad veetaseme mõju koosluse struktuurile (Joonis 9) ja kui me elimineerime sesoonse mõju, analüüsides vaid suvist kooslust, on veetaseme mõju oluliselt selgepiirilisem.

Veetaseme mõju ajaskaala vastab eeldustele – suvine veetase ei kõigu olulisel määral päevases ajaskaalas, mistõttu proovivõtu päeval mõõdetud veetase on piisavalt hea koosluse koosseisu ennustaja. Suvine CMD ordinatsiooni analüüs näitab, et kahekümne päeva keskmine veetase on marginaalselt informatiivsem kui sama päeva veetase. Selle põhjus võib olla tuulest tingitud ööpäevases skaalas toimuv veetaseme väikeseamplituudiline muutus ja sellest tekkiv seis. Seisist tuleneva varieeruvuse keskmistamine võib olla põhjus, miks 20 päevane proovivõtupäevale eelneva veetaseme keskmistamine on marginaalselt parem koosluse struktuuri ennustaja kui rangelt sama päeva veetase.

1.13. Temperatuuri mõju

Veel on suur soojusmahtuvus ja sarnaselt veetasemele ei muutu vee temperatuur päevases ajaskaalas väga palju. Kui arvestada pikemat proovivõtule eelnevat perioodi, muutub keskmise veetemperatuuri mõju koosluse struktuurile järjest olulisemaks ja seda kuni enam kui kolmekuulise ajaskaalani. Temperatuuri mõju fütoplanktoni koosluse struktuurile on igati eeldustekohane (Reynolds, 2006). Koosluses leidub alati sooja- ja jahedamalembeseid liike ning vastavalt temperatuurimuutusele muutub piisava aja vältel koosluse liigiline koosseis ja liikide proportsioonid.

Ka veetemperatuuril on arusaadavalt väga tugev sesoonne komponent ja kui arvestada kogu aastat, on temperatuuri mõju kooslusele märgatavalt tugevam. Kuid ka kevadõitsengule järgnev fütoplanktoni kooslus on küllalt tugevalt mõjutatud temperatuuri poolt.

Ootamatu oli, et nii suvise kui kogu aasta arvestuses on veetemperatuuri mõju ajaskaala erakordselt pikk, praktiliselt kolmandik kuni pool aastat. Teiseks, erinevalt tuule tugevusest

ja veetasemest on veetemperatuuri mõju mitte-meetrilise ja meetrilise mitmemõõtmelise skaleerimisega hinnatud koosluse struktuurile praktiliselt võrdne. Peamine erinevus kahe ordinatsiooni võrdluses on ajaskaalades. Mitte-meetrilise skaleerimise korral saavutab kooslus temperatuuri muutudes stabiilsuse varem. Selle metodoloogilise erinevuse ökoloogiline interpretatsioon on ebaselge.

Tuule ja veetaseme puhul on seos koosluse struktuuriga tugevam just meetrilise skaleerimise korral. Mitte-meetriline mitmedimensionaalne skaleerimine annab enamasti parema kahemõõtmelise visuaali kui meetriline skaleerimine (Clarke, 1993). Samas ordinatsiooniskooride edasisel statistilisel analüüsil on meetrilisel skaleerimisel teatud eelis.

KOKKUVÕTE

Peipsi fütoplanktoni koosluse struktuur on aastakümnetega oluliselt muutunud. Kuna liigirikkus on varieerunud, kuid püsinud suhteliselt stabiilne, võib koosluse muutuse taga eeldada liikide vaheldumist – osad liigid on kadunud, osad on juurde tulnud. Samuti võivad olla muutunud liikide proportsioonid. Milline on täpsem koosluse muutuse mehhanism, vajab edasist uurimist. Analüüsitud kliimaatilistest muutujatest on fütoplanktoni suvisele koosluse struktuurile olulisim tuule mõju, järgnevad vee temperatuur ja veetase. Kui arvestada kogu aastat, siis on veetemperatuuri mõju võrreldav tuule mõjuga.

SUMMARY

The structure of the phytoplankton community in Lake Peipsi has changed significantly over the decades. While species richness has varied but remained relatively stable, it can be assumed that the changes in the community are due to species turnover—some species have disappeared, and others have emerged. Additionally, the proportions of species may have changed. The exact mechanism of community change requires further investigation.

Among the analyzed climatic variables, wind has the most significant impact on the summer structure of the phytoplankton community, followed by water temperature and water level. Considering the entire year, the impact of water temperature is comparable to that of wind.

TÄNUAVALDUSED

Täna väga oma juhendajat lõputöö juhendamise eest.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723.
- Bichet, A., Wild, M., Folini, D. and Schär, C. (2012). Causes for decadal variations of wind speed over land. Sensitivity studies with a global climate model. *Geophys. Res. Lett.* 39: L11701.
- Blank, K., Loigu, E., Laugaste, R., & Haberman, J. (2017). The ecological state of Lake Peipsi (Estonia/Russia): Improvement, stabilization or deterioration? *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 66(1), 18.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261–304.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143.
- Daly, A., Baetens, J., & De Baets, B. (2018). Ecological Diversity: Measuring the Unmeasurable. *Mathematics*, 6(7), 119.
- Edler, L. (ed.), 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. *Baltic Marine Biologists WG 9*.
- GeeksforGeeks. (2023). Generalized Additive Models Using R, <https://www.geeksforgeeks.org/generalized-additive-models-using-r/>, 25.05.24
- Graham, J., Kent, A., Lauster, G. (2004). Seasonal Dynamics of Phytoplankton and Planktonic Protozoan Communities in a Northern Temperate Humic Lake: Diversity in a Dinoflagellate Dominated System. *Microb Ecol* 48, 528–540.
- Harper, D. M. (1992). Eutrophication of freshwaters.
- Holland, S. M. (2008). Non-Metric Multidimensional Scaling (MDS).

- Holmroos, H., Niemistö, J. Weckström, K. and Horppila, J. (2009). Seasonal variation of resuspension-mediated aerobic release of phosphorus. *Boreal Environ. Res.* 14: 937–946.
- Hubbell, S. P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32). *Princeton University Press*.
- Janatian, N., Olli, K., Cremona, F., Laas, A., & Nõges, P. (2020). Atmospheric stilling offsets the benefits from reduced nutrient loading in a large shallow lake. *Limnology and Oceanography*, 65(4), 717–731.
- Kangur, K., Milius, A., Möls, T., Laugaste, R., & Haberman, J. (2002). Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 5(3), 363–377.
- Kangur, A., Kangur, P., Pihu, E., Vaino, V., Tambets, M., Krause, T., Kangur, K. (2008). Kalad ja kalapüük. Raamatus: Peipsi (teadustoimetajad Haberman, J., Timm, T., Raukas, A.). lk 317- 340. Eesti Maaülikooli Põllumajandus- ja Keskkonnainstituut. *Eesti Loodusfoto*, Tartu. 472 lk
- Keskkonnaportaal. (2024). Peipsi järv, <https://register.keskkonnaportaal.ee/register/body-of-water/8380546>, 06.05.2024
- Kruskal, J. B. (1964). Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika*, 29(2), 115–129.
- Lake Peipsi. Eesti Maaülikooli Dspace. Kasutatud 28.03.2022, <http://hdl.handle.net/10492/4542>, 28.03.2022
- Laugaste, R., Jastremskij, V. V., & Ott, I. (1996). Phytoplankton of Lake Peipsi-Pihkva: Species composition, biomass and seasonal dynamics. *Hydrobiologia*, 338(1–3), 49–62.

- Laugaste, R., & Haberman, J. (2005). Seasonality of zoo- and phytoplankton in Lake Peipsi (Estonia) as a function of water temperature. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology*, 54(1), 18.
- Laugaste, R., Haberman, J., Krause, T., & Salujõe, J. (2007). Significant changes in phyto- and zooplankton in L. Peipsi in recent years: What is the underlying reason? *Estonian Journal of Ecology*, 56(2), 106.
- Laugaste, R. (2020). Lake Peipsi phytoplankton samples (1962-2018) - methods and comments. *Eesti Maailikooli DSpace*. <https://doi.org/10.15159/eds.mthds.20.01>
- Legendre, P., Legendre, L. F. J., & TotalBoox, T. B. X. (2012). Nonmetric multidimensional scaling (MDS). *Numerical Ecology. Elsevier Science*, 444-451.
- Lushchak, V. I., & Bagnyukova, T. V. (2006). Effects of different environmental oxygen levels on free radical processes in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 144(3), 283-289.
- Magee, M. R. and Wu, C. H. (2017). Response of water temperatures and stratification to changing climate in three lakes with different morphometry. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 21: 6253–6274.
- McVicar, T. R., and Roderick, M. L. (2010). Atmospheric science: Winds of change. *Nature Geosci.* 3: 747–748.
- Nõges, P. (2020). Uuring Peipsi järve füüsikalise-keemilise ja fütoplanktoni kvaliteedinäitajate klassipiiride täpsustamiseks: aruanne.
- Nõges, T., & Nõges, P. (1999). The effect of extreme water level decrease on hydrochemistry and phytoplankton in a shallow eutrophic lake. In N. Walz & B. Nixdorf (Eds.), *Shallow Lakes '98* (pp. 277–283). *Springer Netherlands*.

- Nõges, T., Laugaste, R., Nõges, P., & Tõnno, I. (2008). Critical N:P ratio for cyanobacteria and N₂-fixing species in the large shallow temperate lakes Peipsi and Võrtsjärv, North-East Europe. *Hydrobiologia*, 599(1), 77–86.
- Nõges, P. (2020). Uuring Peipsi järve füüsikalise-keemilise ja fütoplanktoni kvaliteedinäitajate klassipiiride täpsustamiseks. Aruanne.
- Nõges, T., Janatian, N., Laugaste, R., & Nõges, P. (2020). Post-soviet changes in nitrogen and phosphorus stoichiometry in two large non-stratified lakes and the impact on phytoplankton. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01369.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Oksanen, M. J. (2018). Package 'vegan'. *Community ecology package, version*, 2(3).
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... & Wagner, H. (2020). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. 2019. *Community Ecol*, 8, 732-740.
- Peeters, F., Straile, D., Lorke, A., & Livingstone, D. M. (2007). Earlier onset of the spring phytoplankton bloom in lakes of the temperate zone in a warmer climate. *Global Change Biology*, 13(9), 1898-1909.
- Remm, K., Remm, J., & Kaasik, A. (2012). Ruumiliste loodusandmete statistiline analüüs
- Reynolds, C. S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton. *Cambridge university press*.
- Reynolds, C. S. (2006). The Ecology of Phytoplankton.
- Smith, V.H. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem. (2003). *Environ Sci & Pollut Res* 10, 126–139.
- Zhang, C. and Chen, L. (2023). A review of wind-driven hydrodynamics in large shallow lakes: Importance, process-based modeling and perspectives. *Cambridge Prisms: Water*, 1, e16, 1–8

- Zuur, A. F., Leno, E. N., & Smith, G. M. (2007). Analysing ecological data. *Springer*. 1k 98-99, 73, 397-398
- Tellier, J. M., Kalejs, N. I., Leonhardt, B. S., Cannon, D., Höök, T. O., & Collingsworth, P. D. (2022). Widespread prevalence of hypoxia and the classification of hypoxic conditions in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 48(1), 13-23.
- Trifonova, I. S. (1990) Ecology and succession of lake phytoplankton. Leningrad: Nauka,.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik.
- Vautard, R., Cattiaux, J., Yiou, P., Thépaut, J.-N. and Ciais, P. (2010). Northern Hemisphere atmospheric stilling partly attributed to an increase in surface roughness. *Nat. Geosci.* 3: 756.
- Wilhelm, S., and R. Adrian, R. (2008). Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton. *Freshwater Biol.* 53: 226–237.
- Winder, M., and Sommer, U. (2012). Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, 698(1), 5–16.
- Woolway, R. I., Meinson, P., Nöges, P., Jones, I. D. and Laas, A. (2017). Atmospheric stilling leads to prolonged thermal stratification in a large shallow polymictic lake. *Clim. Change* 141: 759–773.
- Wu, T., Qin, B., Brookes, J. D., Shi, K., Zhu, G., Zhu, M., Yan, W. and Wang, Z. (2015). The influence of changes in wind patterns on the areal extension of surface cyanobacterial blooms in a large shallow lake in China. *Sci. Total Environ.* 518-519: 24–30.

Wu, T., Timo, H., Qin, B., Zhu, G., Janne, R. and Yan, W. (2016). In-situ erosion of cohesive sediment in a large shallow lake experiencing long-term decline in wind speed. *J. Hydrol.* 539: 254–264.

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Mairii Olesk,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihlitsentsi) minu loodud teose

Peipsi järve fütoplanktoni koosluse muutused seoses kliimamuutustega,

mille juhendaja on Kalle Olli,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

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

Mairii Olesk

23.05.2024