

TÜ Eesti Mereinstituut

UURING SUURVETIKATE KASVATAMISTEHNOLOOGIA KESKKONNAMÕJUDE KOHTA

Lõpparuanne

T. Paalme

Lepingu vastutav täitja



Uuringut toetab Keskkonnainvesteeringute Keskus

Tallinn 2017

SISUKORD

Sissejuhatus	5
1. Materjal ja metoodika	6
1.1 Juurdekasvukatsed.....	6
1.2 Toitainete sisalduse määramine	6
1.2.1 Veekeemia analüüsid	6
1.2.2 Lämmastiku ja fosfori sisalduse määramine vetikatalluses	7
1.3 Statistiline andmetöötlus.....	7
2. Põisadru (<i>Fucus vesiculolus</i>) kultiveerimiseks sobivad keskkonnatingimused	8
2.1 Liigi paljunemisbioloogia	8
2.2 Valgusnõudlus.....	9
2.3 Temperatuur	10
2.4 Soolsus	11
2.5 Substraat	11
2.6 Sesoonsus ja sünkroonsus.....	11
2.7 Toitained	12
2.8 Epibioos ja liikidevaheline konkurents	13
2.9 Hüdrodünaamika	14
2.10 Osmootne stress (kuivamine, madal soolsus ja külmumine)	14
2.11 Happesus.....	15
3. Kinnitunud agariku (<i>Furcellaria lumbricalis</i>) kultiveerimiseks sobivad keskkonnatingimused	16
3.1 Liigi paljunemisbioloogia.....	17
3.2 <i>Furcellaria lumbricalis</i> kasvukiirus ja primaarproduktioon ning seda mõjutavad keskkonnategurid	20
Valgus ja temperatuur	20
Epibiondid	25
Jää	26
4. Vetikate kultiveerimise (vetikafarmide) võimalik mõju merekeskkonna seisundile.....	27
4.1 Merevee kvaliteedi parandamine	27
4.2 Vetikate kultiveerimise mõju põhjaelustikule.....	33
4.3 Bioloogilise mitmekesisuse suurendamine	34
4.3.1 Vetikafarmid kui kunstlikud kalade kudesubstraadid	35

Kokkuvõte	37
Kasutatud kirjandus	38

Sissejuhatus

Uuringu eesmärgiks oli hinnata ja välja selgitada kahe, Eesti rannikumere suurvetikakoosluste võtmeliigi, põisadru (*Fucus vesiculosus*) ja kinnitunud agariku (*Furcellaria lumbricalis*) kasvuks ja paljunemiseks vajalikud ning optimaalsed keskkonnatingimused, mis võimaldaks nende liikide edaspidist edukat kultiveerimist. Optimaalsete kultiveerimistingimuste kirjeldamiseks kasutati nii olemasolevaid kirjandusandmeid, kui TÜ Eesti Mereinstituudi poolt läbi viidud varasemate uuringute ja eksperimentide tulemusi. Samuti viidi uuringu käigus läbi *in situ* ja laboratoorsed juurdekasvukatsed erinevate keskkonnatingimuste (valgus, temperatuur) juures.

Selgitamaks välja vetikate kultiveerimise(vetikafarmide) võimalikku mõju merekeskkonna seisundile, määrati agariku ja põisadru poolt aastas omastatud toitainete (lämmastiku ja fosfori) hulk. Samuti hinnati agariku võimalikku tähtsust ja potentsiaali kalade (räime) kudesubstraadina.

Uuringus osalesid:

Tiina Paalme, PhD – vastutav täitja, aruandlus

Liina Pajusalu, PhD – eksperimentaaluuringud

Priit Kersen, PhD – eksperimentaaluuringud, aruandlus

Teemar Püss, MSc – eksperimentaaluuringud

Silvie Lainela, MSc – keemilised analüüsid

Marko Rõõmusoks – keemilised analüüsid

1. Materjal ja metoodika

1.1 Juurdekasvukatsed

Katsed viidi läbi Kaugatoma lahe ja Abruca ümbruse looduslikest agarikukooslustest pärit vetikamaterjaliga. *In situ* läbiviidud juurdekasvu katsetes kasutati eelnevalt kaalutud ja puhastatud vetikamaterjali (ca 10 g märgkaal) inkubeerimiseks spetsiaalseid plastikust raamiga toestatud võrkusid (võrgusilm 1 mm; raami kõrgus 20 cm, diameeter 5,5 cm). Juurdekasvu katsed viidi läbi kahel sügavusel: 5 (Abruca) ja 8 m (Kaugatoma) 13.03. – 11.07.2016. Paralleelselt registreeriti mõlemas piirkonnas ka fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse hulka vetikate inkubatsioonisügavusel spetsiaalsete Odyssey valgussondidega.

Laboratoorsed agariku juurdekasvukatsed viidi läbi aprillis-augustis 2017 Abrukalt kogutud vetikamaterjaliga: ca 7 g vetikamaterjali inkubeeriti 600 ml keeduklaasides kahe erineva valguspäeva pikkuse (16 ja 8 t) ja kahe erineva temperatuuri (5 ja 10 °C) juures, s.o kokku 4 katseseeriat, PAR väärtus valgusfaasis oli $20\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Juurdekasvu arvutamiseks kasutati valemit: $\text{Juurdekasv}(\%) = M_1 - M_0$,

kus M_1 - vetika mass (märgkaal) katseperioodi lõpus

M_0 - vetika mass (märgkaal) katseperioodi alguses

1.2 Toitainete sisalduse määramine

1.2.1 Veekeemia analüüsid

Uurimisalalt kogutud veeproovid (reeglina kord kuus) sügavkülmutati hilisemaks laboratoorseks analüüsiks. Toitainete kontsentratsioonid (üldlämmastik (üldN), üldfosfor (üldP), fosfaadid (P-PO₄), silikaadid (Si-SiO₄) ja nitritid+nitraadid (N-NO_x) mõõdeti laboris spetsiaalse

vedelikanalüsaatoriga Skalar SAN^{plus} kasutades EVS-EN ISO 11905-1:2003, EVS-EN ISO15681-2:2005, EVS-EN ISO 16264:2004 ja EVS-EN ISO 13395:1999 metoodikaid.

1.2.2 Lämmastiku ja fosfori sisalduse määramine vetikatalluses

Vetikad kuivatati 60 °C juures ning purustati mikroverskis. 50 mg kaalutisele lisati 50mL oksüdanti (kaaliumperoksodisulfaat, boorhape, naatriumhüdrosiid). Saadud lahus autoklaaviti 30 min 120 °C juures rõhul 200kPa. Edasine üldlämmastiku ja -fosfori analüüs viidi läbi analoogselt veekeemia analüüsidega (lahjendused 1:20).

1.3 Statistiline andmetöötlus

Statistilise andmetöötluse läbiviimiseks kasutati arvutiprogrammi Statistica 7. Erinevuste olulisuse hindamiseks erinevate rühmade vahel kasutati ühe- või mitmefaktorilist dispersiaalanalüüsi ANOVA (Analysis of Variance) ja Bonferroni post hoc testi. Erinevused loeti statistiliselt oluliseks, kui $p < 0,5$.

2. Põisadru (*Fucus vesiculolus*) kultiveerimiseks sobivad keskkonnatingimused

2.1 Liigi paljunemisbioloogia

Põisadru on laialt-levinud Põhja-Atlandi mitmeaastane kahekojaline pruunvetikas, kellel on Läänemere riimveelises keskkonnas spetsiifiline fenoloogia. Vetikas kinnitub rannikumeres substraadile spetsiaalse kinnitusorganiga – haardkettaga (joonis 2.1.1), millest ulatub välja keskrootsuga vetikatallus. Vetika kasv toimub apikaalselt, moodustades dihhotoomselt paiknevaid harusid. Põisadru saab Läänemeres suguküpseks 4.-5. kasvuaastal ning üksikud isendid elavad kuni 20-aastaseks (Malm & Kautsky, 2004).



Joonis 2.1.1 Põisadru (*Fucus vesiculosus*) vegetatiivne tallus. Foto: TÜ Eesti Mereinstituut

Põisadru paljuneb eelkõige suguliselt, kuigi vähesel määral on võimeline paljunema ka vegetatiivselt, kõrvalharude eraldumise ja sellele järgneva kinnitumisega substraadile (Pereyra et al 2004). Tatarenkov kolleegidega (2005) näitas, et riimveelises Läänemeres on põisadru ääre-populatsioonid paljunevad valdavalt vegetatiivselt (soolsusel <6 psu). Põisadru suguline

paljunemine toimub retseptaaklite, mis on vetika harude otstes paiknevad paisunud piirkonnad, tekkimisega (joonis 2.1.2). Paljunemise käigus apikaalsed meristeemkoed paljunemisorganites surevad (Honkanen & Jormalainen, 2005). Vetikas on pruunvetikatele tüüpilise diplontse elutsükliga, kus kontseptaaklites küpsevad spermid ja munarakud ühinevad ning sügoodist hakkab arenema uus diploidne vetikas (noorjärk, ingl *germling*). Läänemere põhjaosas leidub suguküpseid põisadru talluseid maist juulini, kusjuures munarakkude intensiivseim vabanemine vette toimub Eesti populatsioonil mai lõpus (Forslund & Kautsky, 2013). Sarnaselt teistele pruunvetikaliikidele pole põisadru silmaga nähtavat sugulist dimorfismi, seega talluse sugu on morfoloogiliselt eristamatu (Schagerström & Kautsky, 2016).



Joonis 2.1.1 Põisadru talluse tippudes paiknevad retseptaaklid. Foto: TÜ Eesti Mereinstituut

2.2 Valgusnõudlus

Läänemere põhjaosas korreleerub põisadru sügavuslevik tugevalt merepõhja jõudva valgusintensiivsusega. Lainetusele avatud hea läbipaistvusega kasvupaikades võib vetikas kasvada kuni 9-10 m sügavuseni (Wahl et al. 2011). Vetika ülemine sügavuslevik piirneb ca 0,5–1 meetriga, mis on tingitud kaootilisest merevee taseme muutusest ning jääoludest. Vetikas aklimatiseerub sesoonse valguskiirguse muutumisega, nihutades oma fotosünteesi (FS) kompensatsioonipunkti (valgus, mille juures FS = hingamine) suvel $35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tasemelt

talvisele režiimile $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ juurde (Middelboe et al. 2006). Põisadru maksimaalsed fotosünteesiintensiivsust on katseliselt mõõdetud Botnia lahest pärit vetikaisenditel. Svahn ja teised (2012) näitasid laboritingumustes, et vetikas on kõige produktiivsem (FS mõõdetud fluorestsentsina) valguskiirgusel $600\text{--}700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Kusjuures vetika produktsiooni mõjutab ka valguse kvaliteet. Katseakvaariumis kasvades eelistab vetikas sinist valgust valgele, mille juures fotosüntees on efektiivsem. Kuna vetikas adapteerub hooajaliselt, siis kultiveerimiseks sobivat materjali kogudes peab arvestama valgustingimustega vetika kasvukohas ja aastaajaga. Näiteks veebruaris kogutud tallused fotosünteesivad kõige jõudsamalt $200\text{--}400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ juures, seevastu kevadel kogutud materjalile sobib valguskiirgus $400\text{--}600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Ekelund et al. 2008).

2.3 Temperatuur

Lõuna-Läänemere populatsioon. Põisadru on laia temperatuuritaluvusega suurvetikas. Hiljutised katsed näitasid, et Läänemere lõunaosa põisadru suudab kasvada veetemperatuuril $+5\text{...}+26^\circ\text{C}$. Seejuures väga soojas merevees ($+27^\circ\text{C}$) suudab põisadru ka pärast 3 nädalat viibimist normaalselt fotosünteesida (Graiff et al. 2015). Fotosünteesiks optimaalne temperatuurivahemik paikneb $+20\text{...}+26^\circ\text{C}$ juures.

Põhja-Läänemere populatsioon. Nygård ja Dring (2008) leidsid, et fotosünteesiks optimaalne veetemperatuur on liigil Läänemere põhjaosas $4\text{--}10^\circ\text{C}$. Samas Eesti rannikumeres läbi viidud katsed näitasid, et valgusküllastustingimustes ei ole märkimisväärsed erinevusi maksimaalsetes netofotosünteesi väärtustes aprillis ja juulis (veetemperatuurid vastavalt $8\text{--}12^\circ\text{C}$ ja $18\text{--}22^\circ\text{C}$) läbi viidud *in situ* mõõtmistes (Paalme & Kukk, 2003). Kõrge veetemperatuur koos madala soolsusega võivad Läänemeres pärssida liigi kasvu (Takolander et al 2017). Juba 8 päeva väga soojas ($\geq 26^\circ\text{C}$) merevees viibides lakkab adru fotosüntees ning tallus hakkab kärbuma. Retseptaklite areng on positiivses korrelatsioonis kevadise vee temperatuuriga, ning kasv kiireneb järsult alates $+2^\circ\text{C}$ (Kraufvelin et al 2012).

2.4 Soolsus

Põisadru soolsuse alumiseks taluvuspiiriks peetakse 3–4 psu. Läänemere põhjaosas puutub liik kokku pideva ökofüsioloogilise stressiga. Mesokosmi katses on näidatud, et nii Läänemere põisadru populatsiooni pikkuskasv kui ka biomassi juurdekasv on maksimaalne soolsusvahemikus 6–12 psu (Bäck et al. 1992). Vetikas kasvab kiiremini lainetuse eest kaitstud lahtedes võrreldes avatud rannikumerega. Fotosünteesiks ning juurdekasvuks optimaalne soolsusvahemik asub 10–20 psu juures (Nygård ja Dring, 2008). Põisadru ümberastustamisel tavapärasest mereveest (4 psu) soolasesse vette (24psu) vetika pikkuskasv oluliselt pidurdub (Johansson et al. 2017).

2.5 Substraat

Põisadru elutsükkel on tähtsal kohal vetika noorjarkude (sügootide) substraadile settimine. On leitud, et märkimisväärne osa idanditest hävib veesambas. Seega sobiva/vaba kinnitumispinna olemasolu elupaiga vahetus läheduses on äärmiselt oluline tegur liigi arvukuse seisukohast. Malm ja teised (2003) näitasid, et Läänemeres soodustab aluseline substraat (nt amfiboliit, diabaas) põisadru noorjarkude ellujäämist ja seega tihedamat asurkonda. Seevastu happelised põhjasetted (liivakivi, graniit) soodustavad täisealiste adrude kinnitumist substraadile ja pikemat eluiga. Välikatsetega on näidatud, et põisadru sügootide substraadile settimist ja sellele järgnevat idanemist halvendab niitja pruunvetika *Pylaiella littoralis* olemasolu kasvupinnal (Råberg et al 2005). Niitjas vetikas konkureerib põisadriga peamiselt suvel, seega sügisesel on põisadru uuel populatsioonil oluliselt suurem võimalus idaneda ja suureks kasvada.

2.6 Sesoonsus ja sünkroonsus

Läänemeres tervikuna on põisadrul täheldatud kahte paljunemisperioodi – varakevadel (mai–juuni) ning hilissügisel (september–november). Samas Läänemere keskosas (Rootsi rannikul) paljuneb pruunvetikas siiski ainult suvel juunis/juulis (Berger et al. 2001). Eestis vetes on adrul

leitud küpseid isendeid maist-septembri lõpuni (Forslund & Kautsky, 2013). Suvel paljunevatel isenditel tekivad retseptaaklid (s.t tipmised paljunemiskoed) vegetatsiooniperioodile eelneval sügisel lühipäeva (8h:16h) tingimustes, mis saavad küpseks kevadel (Graiff et al 2017). Sügisel paljunevatel isenditel tekivad retseptaaklid kasvuhooaja kevadel, küpsevad suvel ning vabastavad gameete sügisel. Pärast paljunemist retseptaaklid lagunevad, kukuvad küljest ning vetikas hakkab looma uusi vegetatiivseid tippe enne järgmist paljunemistsükli (kestab 6–9 kuud). Vaatlused on näidanud, et põisadru sünkroniseerib gameetide vabanemist populatsioonis (Andersson et al. 1994). Vetikal on liigile spetsiifiline ööpäevarütm – tallusest vabanevad gameetid öhtutundidel (18:00-22:00). Paljunemist mõjutavad ka kuu faasid – gameetid vabanevad peamiselt 2 päeva enne täiskuud ja 2 päeva enne noorkuud (Andersson et al. 1994). Siiski peab arvestama, et vetikal on organismiväline viljastumine, järelikult ööpäevast rütmi mõjutavad koos erinevad abiootilised tegurid. Näiteks viljastumise edukus on adrul tugevasti seotud vee liikumisega. Soodne turbulents on alla 20 cm/sek. Samuti on põisadru sügootide substraadile settimise intensiivsus tugevasti ajastatud kuu faasidega (Serrão et al. 1996).

2.7 Toitained

Läänemere eutrofeerumine mõjutab põisadru elutsükli kriitilise tähtsusega etappe (leviste kinnitumine substraadile, idanemine, kasvamine). Berger ja teised (2004) töötasid Läänemere jaoks välja kontseptuaalse mudeli eutrofeerumise (toitainetega rikastumise) mõjust põisadru noorjärgkudele ja täiskasvanud vetikatele. Eksperimentaalselt on näidatud, et toitainete kontsentratsiooni tõustes põisadrul fotosüntees ja juurdekasv intensiivistub (Nygård ja Dring, 2008). Merevee toitelisuse tõus mõjub soodsalt ka põisadru noorjärgkude (*germlings*) ellujäämusele ning kasvule (Al-Janabi et al. 2016a). Samas on toitainete tõusul merevees ka kaudne negatiivne mõju põisadrule, kuna see soodustab epifüütsete makrovetikate kasvu (vt järgmine alapeatükk).

2.8 Epibioos ja liikidevaheline konkurents

Läänemeres puutub põisadru kokku pideva biosaastumisega (epifütismiga). Merevees on pidevalt olemas mikroorganismid (ränivetikad, niitjate vetikate spoorid, selgrootute larvid), kes on võimelised aasta läbi adru tallusele langema. Paljud uurimused on tõendanud, et põisadrul kasvavad epibiondid pärssivad tema juurdekasvu, kuna konkureerivad eelkõige valguse, aga ka toitainete pärast (Jormalainen et al 2008; Rohde et al 2008). Tallusele kinnitunud biokile (s.t mikrovetikad ja bakterid) ja niitjad vetikad vähendavad põisadru noorjarkude ellujäämust (Råberg et al 2005) samas kui sessiilsete loomade larvid mõjuvad pärssivalt põisadru täiskasvanud isendite kasvule. Tavapäraselt on põisadru noorjarkude (*germlings*) ellujäämus sügisest kevadeni tunduvalt kõrgem (50–60%) kui suvel (5–20%) tingituna peamiselt madalast herbivoorluse arvukusest ja epibiontide settimissurvest (Al-Janabi et al. 2016b).

Eesti rannikumeres on põisadrul leitud 16 epifüütset makrovetika ja 3 loomaliiki. *F. vesiculosus* epibiontide kooslustes domineerisid kolm makrovetikaliiki – punavetikas *Ceramium tenuicorne* ning pruunvetikad *Pilayella littoralis* ja *Elachista fucicola*. Sessiilsetest loomadest domineerisid *F. vesiculosus* epibiontide koosluste sõltuvalt piirkonnast *Electra crustulenta*, *Mytilus trossulus* ja *Balanus improvises* (Paalme 2015; joonis 2.8.1).



Joonis 2.8.1 Niitjate makrovetikatega kaetud põisadru. Foto: TÜ Eesti Mereinstituut

2.9 Hüdrodünaamika

Makrovetikate morfoloogiat mõjutab hoovuste kiirus ja lainetuse omapära. Aktiivse hüdrodünaamikaga kasvukohtades on tallused väiksemad kuid sitkema ehitusega (Haring et al. 2002). Väga tugevad hoovused (>6 m/s) rebivad juba 10 cm kõrgused põisadrud substraadilt lahti (Jonsson et al. 2006).

2.10 Osmootne stress (kuivamine, madal soolsus ja külmumine)

Põisadrul kui laia levikuga merevetikal esineb fenotüübiline varieeruvus ning keskkonnatingimuste taluvuse erisused Atlandi ja Läänemere populatsioonide vahel. Isegi kui vaadelda ainult Läänemere põhjaosa populatsiooni, esineb liigil märgatav geneetiline varieeruvus nii fotosünteesivõimes kui ka juurdekasvus (Rothäuser et al. 2016). Fotosünteesiintensiivsus (ETR_{max}) võib varieeruda erineva genotüübiga vetikatallustel kuni 2 korda, FS küllastuskiirgus üle 2 korra ning biomassi juurdekasv üle 3 korra.

Kuivamine. Eksperimendid näitavad, et põisadru Läänemere populatsiooni isendid on valdavalt kaotanud võime taluda kõigest 70 minutiks kuivale jäämisest tingitud stressi (Läänemere kirdeosas võimalik väga madala veeseisuga kevadel). Vetikatallused kaotavad selle aja jooksul 94% veesisaldusest (Rothäuser et al. 2016) ning ei suuda läbikuivanuna uuesti merevees taastada oma tavapärast fotosünteesitaset (Pearson et al. 2000; Rothäuser et al. 2016).

Külmumine. Põisadru on võimeline elama Läänemere talviti jäätavas merevees, taludes $-2,5^{\circ}\text{C}$ juures läbi külmumist 24h ja taastades oma tavapärase produktsioonivõime. Olles sattunud mitmeks tunniks -15°C juures kuivale, Läänemere põisadru enam normaalset fotosünteesivõimet taastada ei suuda (Pearson et al. 2000).

Madal soolsus. Liik talub lühiajaliselt (maksimaalselt 24 h) väga madalat merevee soolsust ($2,5$ psu), taastades oma algupärase produktsioonivõime täies ulatuses.

2.11 Happesus

Põisadru reageerib merevee hapestumisele ja soojenemisele füsioloogilise võimekuse muutumisega. Kui vee happesus ($p\text{CO}_2$) on tavapärasest kõrgem ($1100 \mu\text{atm}$) mõjub see noorjarkude suvisele kasvule soodsalt (Al-Janabi et al. 2016b). Vetika noorjarkude suhtelisele juurdekasvule (%/ööp) on soodsad hilissuvi ning sügis kui kasvukiirus võib tõusta kuni 4 %/ööp. Seevastu põisadru täiskasvanud talluste kasvu Läänemere hapestumine ei soodusta (Pajusalu et al. 2013).

3. Kinnitunud agariku (*Furcellaria lumbricalis*) kultiveerimiseks sobivad keskkonnatingimused

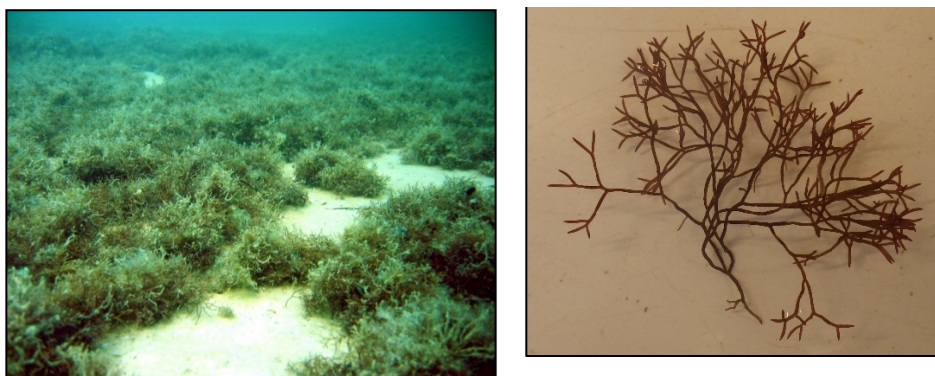
Agarik (*Furcellaria lumbricalis*) on Läänemeres ainuke laialdaselt levinud punavetikaliik (Kersen 2013). Liigil eristatakse kaht ekotüüpi – kinnitunud (joonis 3.1) ja kinnitumata (joonis 3.2) tallusega vormid (Kersen 2013).

Kinnitunud vorm on laialt levinud Atlandi ookeani põhja osas ja arktilistes ookeanides (Guiry & Guiry 2016). Kinnitumata agariku vormi võib tänapäeval leida ainult Eesti rannikumeres Kassari lahes (Kersen et al 2009).

Käesolevas peatükis käsitletaksegi eelkõige agariku kinnitumata vormi ekofüsioloogilisi näitajaid, paljunemisbioloogiat ja neid mõjutavaid keskkonnategureid



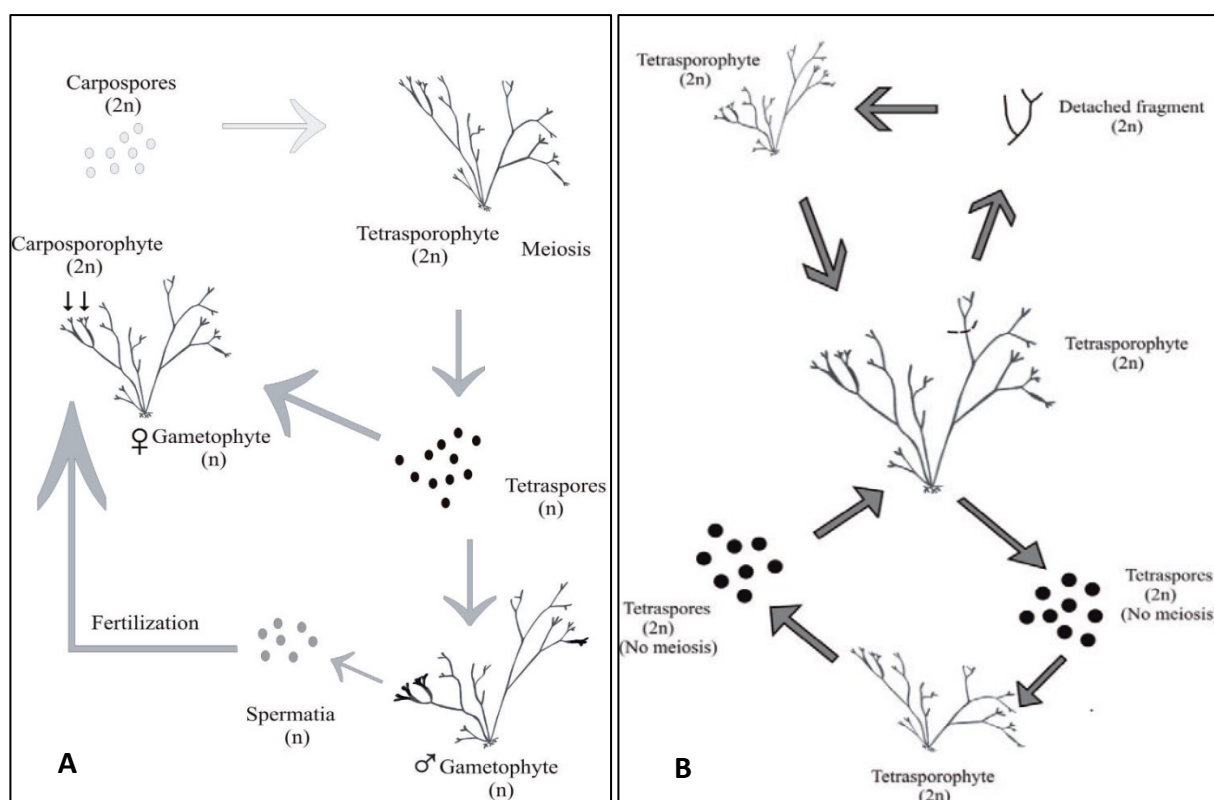
Joonis 3.1 Agariku (*F. lumbricalis*) kinnitunud vorm. Foto: TÜ Eesti Mereinstituut



Joonis 3.2 Agariku (*F. lumbricalis*) kinnitumata vorm. Foto: TÜ Eesti Mereinstituut

3.1 Liigi paljunemisbioloogia

Punavetikatele klassist Florideophyceae, sh liigile *F. lumbricalis*, on iseloomulik kolme faasiline elutsükkel: gametofüüt (haploidne suguline faas), tetrasporofüüt (iseseisev diploidne faas) ja karposporofüüt s.o diploidne faas, mis sõltub emasest gametofüüdist (Dixon & Irvine 1977, Kostamo 2008; joonis 3.1.1A). Mageveelises Läänemeres ei läbi *F. lumbricalis* täielikku elutsükli ning paljuneb ainult talluse fragmentatsiooniga ja sporofüütidega (Eriksson & Johansson 2005, Kostamo and Mäkinen 2006; joonis 3.1.1B)

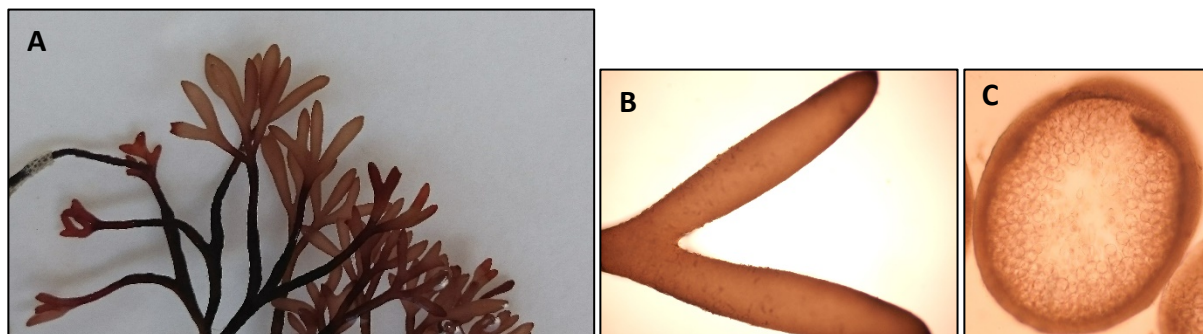


Joonis 3.1.1 Agariku (*F. lumbricalis*) suguline (A) ja mittesuguline (B) paljunemine (Kostamo, 2008 järgi)

Kostamo (2008) andmetel, tuginedes Läänemere põhja osa kinnitunud agariku kooslustes läbi viidud vaatlustele, esineb soolsustel alla 7 psu ainult isaseid gametofüüte (joonis 3.1.2A) ja tetrasporofüüte (joonis 3.1.3). Katsed on näidanud, et looduslikes tingimustes võivad

kinnitunud vormi sekundaarsed risoidid fragmenteeruda ja kinnituda uuesti substraadile (Johansson, 2002).

Kinnitunud *F. lumbricalis* isased gametofüütidel on fertiilses olekus (oktoobris-mais) paisunud helekollakad või roosakad apikaalsed tipud (Dixon & Irvine 1977; joonis 3.1.2B,C).



Joonis 3.1.2 Isane gametofüüt (A), apikaalsed tipud (B) ja tipu läbilõige (C); leitud 14.04.2017 Abruka vetest 4,5 m sügavuselt kogutud materjalis. Fotod: TÜ Eesti Mereinstituut

Emased gametofüüdid, mis arenevad detsembrist jaanuarini, on sarnased sporofüütidele, kuid nende apikaalsed tipud on veidi kitsenenud (Dixon & Irvine 1977). Tetrasporofüütide tallusel on paisunud kollakad või kergelt rohekad apikaalsed tipud (joonis 3.1.3A,B), kui nad on talvel fertiilses seisus (Kostamo 2008)



Joonis 3.1.3 Tetrasporofüüt (A), apikaalsed tipud (B), tipu läbilõige (C) ja tetraspoor (D). Fotod: TÜ Eesti Mereinstituut

F. lumbricalis vegetatiivsetel rakkudel, spooridel või gameetidel ei ole sarnaselt teiste punavetikatega viburit (Graham et al. 2009) ja seetõttu ei saa nad iseseisvalt kaugele levida. Seega on vee liikumine (lainetus, hoovused) väga oluliseks teguriks punavetikate levimisel

(Fletcher & Callow 1992, Gaylord et al. 2002). Vee liikumine võib soodustada ka gameetide vabanemist vette (Gordon & Brawley 2004). Seega agariku kinnitunud vormi kultiveerimisel tuleks kindlasti vältida seisvat vett, samas spooride settimiseks on eelduseks vee vaikne vool. Lisaks on väga tähtis spooride settimiseks ja nende edasiseks arenemiseks sobiva substraadi olemasolu (Rueness & Tananger 1984, Kersen et al., avaldamata). Teadaolevalt mõjutab vetikaspooride ellujäämist ja sellest sõltuvalt ka nende edasist rohkust (asustustihedust) looduses kivimi tüüp. Suure tõenäosusega soodustavad aluselised substraadid (sh amfiboliit ja diabaas) spooride settimist. Teiselt poolt, happelised substraadid (liivakivi, graniit) soodustavad risoidide kinnitumist substraadile (Malm et al. 2003).

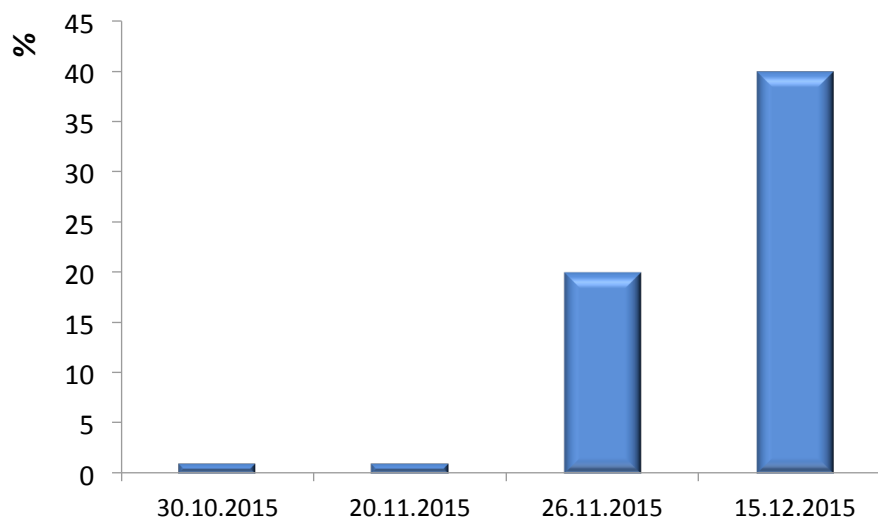
Vetikate kultiveerimisel meres on otstarbekas kasutada spooride settimiseks tehissubstraate, näiteks horisontaalseid plaate punavetikate puhul. Sellised polümeersed substraadid, kuhu tekib kergesti biokile, võivad aktiveerida spooride settimist (Qian et al. 2007). Samas tuleb rõhutada, et spooride settimise määra ja spooridest uute vetikate arenemise vahel on pöördvõrdeline suhe (Kerrison et al. 2017).

F. lumbricalis vegetatiivset paljunemist looduslikes tingimustes soodustavad ka rannakarbi (*Mytilus* spp) büssuse niidid (Qvarfordt 2006). Johansson (2002) näitas, et rannakarbi esinemine merepõhjas omab väga olulist tähtsust *F. lumbricalis* fragmentide uuesti substraadile kinnitumisel.

Kahjuks ei ole seni õnnestunud laboratoorsetes tingimustes kasvatada tetraspooridest kinnitunud *F. lumbricalis*. Seetõttu on väljatöötamisel erinevad biofunktsionaalsed pinnad (substraadid) ja pinnakattematerjalid (nt köite, võrkude katmiseks), mis aktiveeriksid tetraspooride settimist ja ellujäämist.

Agarik on lühipäeva makrovetikas sarnaselt teistele liikidele seltsist Gigartinalis (Bird et al. 1979, Guiry & Cunningham 1984). Liik reageerib lühikesele päevapikkusele (<8 h), kui veetemperatuur on piisavalt madal (<10° C; Kersen et al., avaldamata) tetraspooride vabanemisega vette. Seega, vetikate kunstliku kultiveerimise puhul on väga oluline teada täpselt aega, millal koguda loodusest algmaterjal, kuna tetraspooride eraldumise aeg on väga lühike, enamasti varatalvel (Dixon & Irvine 1977, Kostamo 2008). Analüüsides käesoleva projekti käigus kogutud

vetikamaterjali selgus, et ka Eesti rannikumerest (Kaugatoma laht) kogutud materjalis esineb tetraspooridega isendeid enim detsembris (joonis 3.1.4).



Joonis 3.1.4 Tetraspooride esinemise % *F. lumbricalis* isenditel; kogutud Kaugatoma lahest 4,5 m sügavuselt

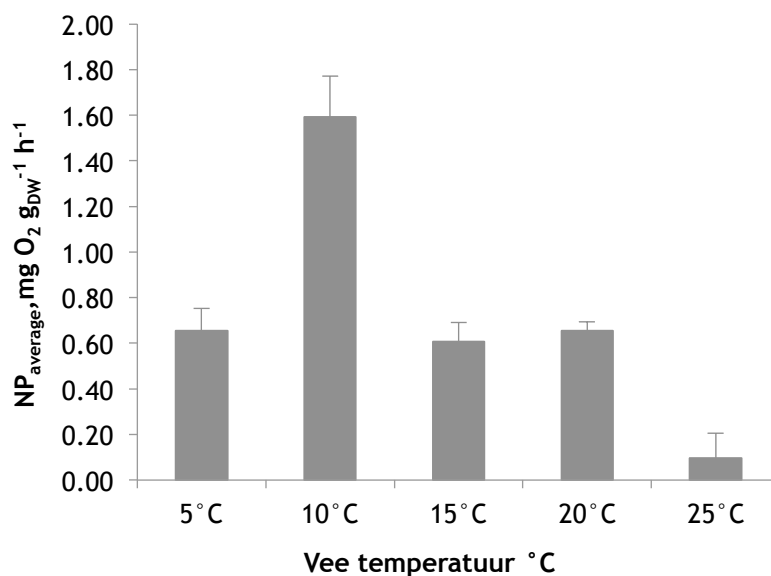
3.2 *Furcellaria lumbricalis* kasvukiirus ja primaarproduksioon ning seda mõjutavad keskkonnategurid

Valgus ja temperatuur

Agarikule on iseloomulik suhteliselt madal fotosünteesiline aktiivsus ja sellest tingitult ka madal juurdekasvu kiirus. *F. lumbricalis* looduslikes kooslustes leiab suurem osa aastasest biomassi juurdekasvust aset kevadel ja varasuvel (Martin et al. 2006a,b). Talvisel perioodil on valgustingimused Läänemere põhja osas autotroofse produktsiooni jaoks ebapiisavad. Samas on Johansson ja Snoeijs (2002) andmetel kinnitunud *F. lumbricalis* fotosünteesi kompensatsioonipunkt madal, s.o ainult $16 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ja seetõttu võimaldavad Läänemere kirdeosas valgustingimused juba märtsi alguses *F. lumbricalis* madalat produktsiooni, isegi ilma lumikatteta jää all (Paalme & Mäkinen 1997).

Agariku fotosüntees on küllastunud PAR väärtuste 116 (varieerub sesoonselt 40 – 60) $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ juures (Johansson & Snoeijs, 2002; Wallentinus 1978). Vegetatiivne kasv on soodustatud pikapäeva tingimustes: 16 – 18 h valgust (Bird et al. 1979; vt meie katsed allpool).

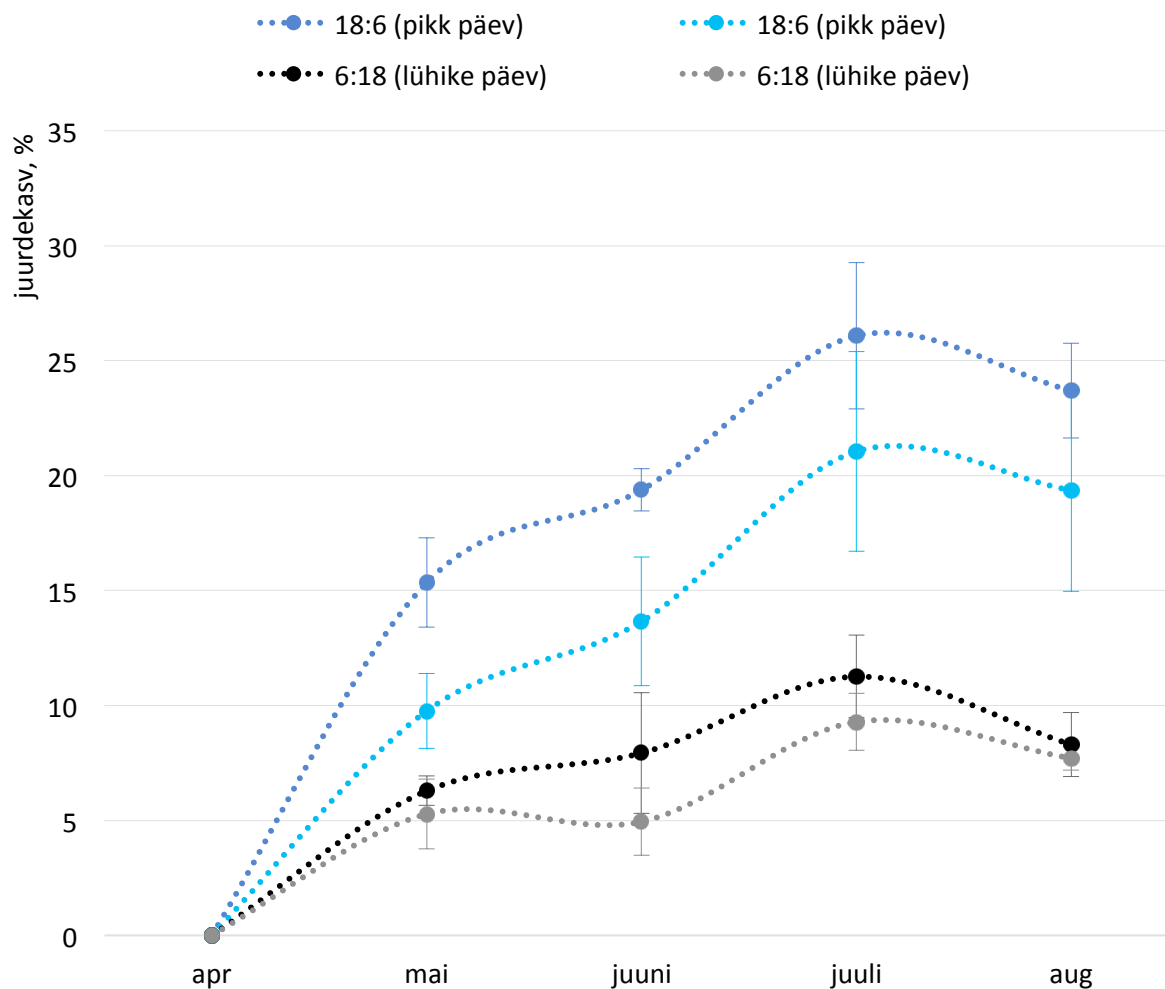
Agarik on hästi kohastunud madalate temperatuuridega: talub -2°C ; minimaalne kasv $<0^{\circ}\text{C}$; maksimaalne kasv 15°C , optimaalne $10\ldots 20^{\circ}\text{C}$, letaalne $\geq 27^{\circ}\text{C}$ (Bird et al. 1979; Novaczek & Breeman 1990). Pajusalu jt (2016) leidsid, et *F. lumbricalis* fotosünteesi temperatuurioptimum on 10°C (joonis 3.2.1).



Joonis 3.2.1 Kinnitunud agariku netofotosüntees erinevate veetemperatuuride juures (Pajusalu jt 2016 järgi)

Ka käesoleva projekti raames läbi viidud laboratoorsed katsed, kus vetikaid inkubeeriti kompensatsioonipunkti lähedase valgusintensiivsuse juures ($20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) kahel erineval veetemperatuuril (5°C ja 10°C) ja valguspäeva pikkusel (18 vs 6 tundi), näitasid, et kinnitunud agarik on võimeline edukalt kasvama ka suhteliselt „kehvades“ valgustingimustes, mis on iseloomulikud meie rannikumerele. Vetikamaterjal koguti aprillis, agariku aktiivse kasvuperioodi alguses ja määrati katseperioodi (4 kuud) jooksul kord kuus biomassi juurdekasv (märgkaalus). Nagu on näha jooniselt 3.2.2 mõjutavad agariku juurdekasvu nii veetemperatuur kui valguspäeva pikkus (ANOVA: $F=11,49$, $p=0,004$), kusjuures pikapäeva tingimustes on

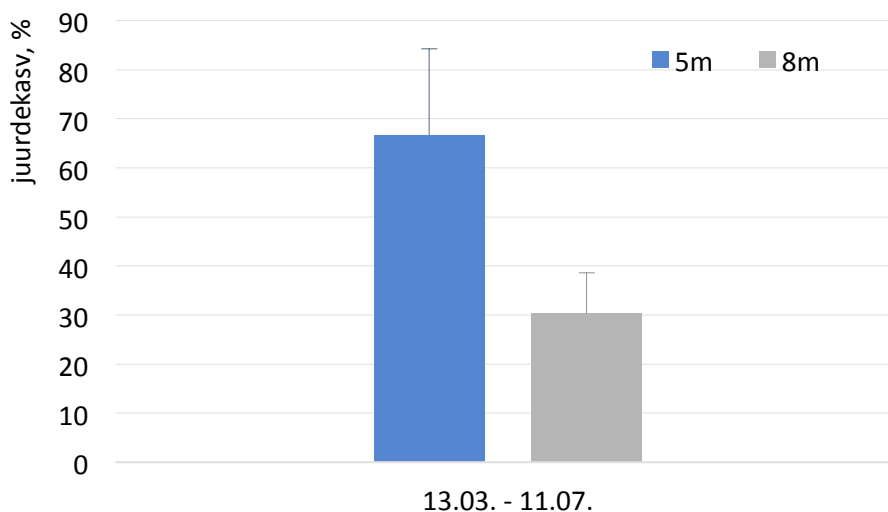
veetemperatuuri mõju märkimisväärne (ANOVA: $F=13,88$. $p=0,0029$). Kõrgeim juurdekasv katses määrati 10°C juures pikapäeva tingimustes läbiviidud katseseeria – juurdekasv kolme kuuga 26% algkaalust, võrdluseks lühipäeva tingimustes 5 °C juures inkubeeritud vetikatel määrati juurdekasvuks ainult 8%.



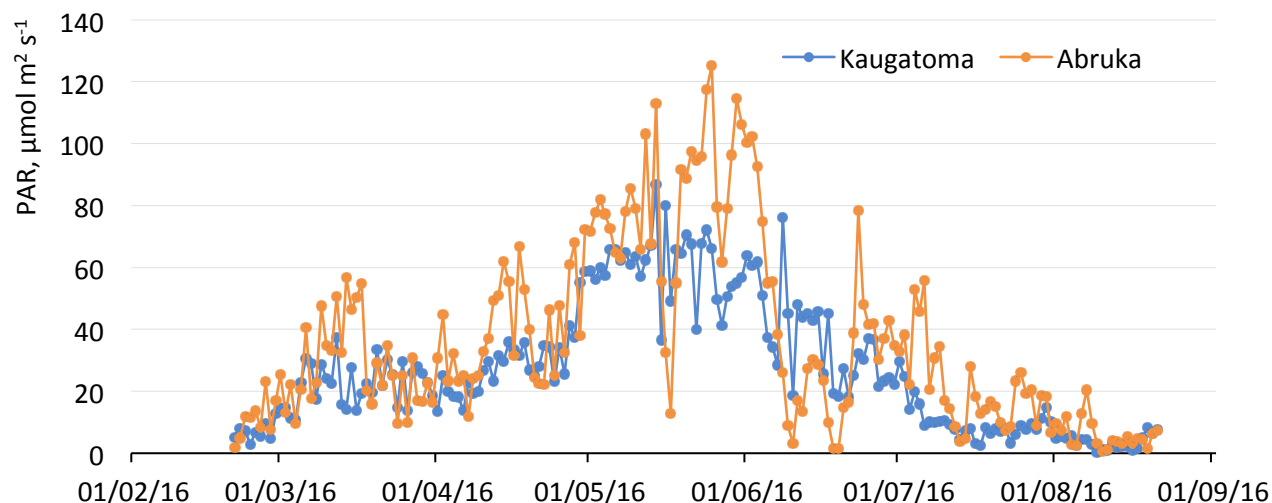
Joonis 3.2.2 *F. lumbricalis* juurdekasv (%) laboratoorsetes tingimustes erineva valguspäeva pikkuse ja veetemperatuuri juures

Kinnitunud agariku kõrgeimad primaarproduktiooni ($3,2 \text{ mg C g}^{-1}\text{DW } 24 \text{ h}^{-1}$) kui ka biomassi juurdekasvu ööpäevased väärtused (2,7%) mõõdeti Eesti rannikumeres juunis-juulis (Martin et al. 2006a,b).

2016. a. käesoleva projekti raames läbi viidud *in situ* (Abruca ja Kaugatoma) juurdekasvu katsed näitasid, et *F. lumbricalis* biomassi kasv vetika aktiivsel kasvuperioodil on suuresti sõltuv kultiveerimissügavusest (ANOVA: $F=17,75$, $p=0,0022$) – 5 m sügavusel on agariku juurdekasv üle kahe korra kõrgem kui 8 m sügavusel (joonis 3.2.3). Erinevused juurdekasvus on suure tõenäosusega tingitud erinevustest valgustingimustest, s.o erinev inkubeerimissügavus + Abruca ja Kaugatoma võimalik lokaalne eripära, eelkõige vee läbipaistvus, mis võib oluliselt mõjutada valgustingimusi (joonis 3.2.4).



Joonis 3.2.3 *F. lumbricalis* juurdekasv (%) agariku aktiivsel kasvuperioodil kahel erineval sügavusel (Abruca 5 m ja Kaugatoma 8 m) läbiviidud juurdekasvu katsetes



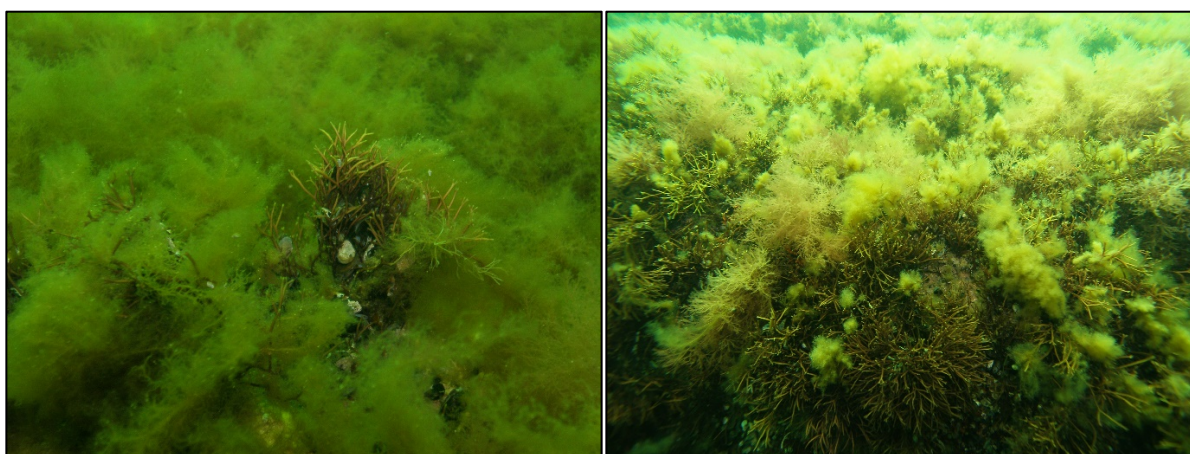
Joonis 3.2.4. Valgustingimuste (PAR ööpäevased maksimumid) varieeruvus Kaugatoma ja Abruka katsepiirkonnas, vastavalt 8 ja 5 m sügavusel.

Lisaks valgus- ja temperatuuritingimustele mõjule, näitasid Pajusalu jt (2013, 2016), et tulevikus prognoositud CO_2 sisalduse tõus merevees võib tõsta agariku fotosünteesilist aktiivsust ja seeläbi ka vetika kasvukiirust.

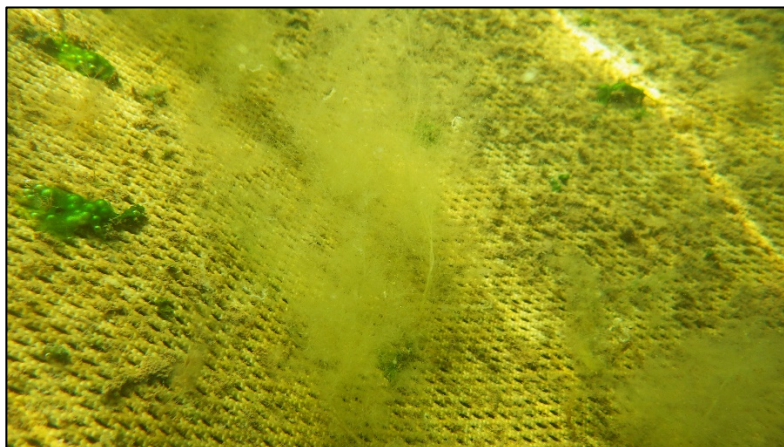
Planeerides kinnitunud agariku kultiveerimist, tuleb lisaks vetika kasvu sesoonsetele iseärasustele kindlasti arvestada ka optimaalse kasvusügavusega ja vetikamaterjali tihedusega (nt sumpades/mahutites kultiveerimisel), kuna nii sügavus kui tihedus mõjutavad mõlemad oluliselt valguse kättesaadavust ja seetõttu fotosünteesi ja juurdekasvu kiirust (Martin et al. 2006a,b, Kotta et al. 2008, Paalme et al. 2013a). Soovituslikult võiks vetikate tihedus kultiveerimisel olla võrreldav tema looduslike populatsioonide tihedusega, kuna suuremate tiheduste korral ei pääse valgus kõigi isenditeni (Paalme et al. 2013a). Looduslikes kooslustes on kinnitunud agariku biomass kuivkaalus ca 400 g m^{-2} .

Epibiondid

Vetikate kultiveerimisel on üheks keerukamaks probleemiks optimaalse kasvusügavuse valik, et tagada soodsad valgustingimused kasvuks, aga samal ajal vältida üht suurimat probleemi vetika kultiveerimisel – s.o kultiveeritavate vetikate või kultiveerimisahendite ülekasvamist taimsete ja/või loomsete epibiontidega. Enamasti on epibiontideks valgusnõudlikud kiiresti kasvavad niitjad makrovetikad, kes võistlevad peremeesvetikaga valguse, toitainete ja substraadi pärast, aga ka epifüütsed loomad, kes võivad nii halvendada valgustingimusi, konkureerida substraadi pärast, kui põhjustada liige raskuse tõttu kultiveerimisvahendite purunemist (Titlyanov and Titlyanova 2010, Lüning and Mortensen 2015). Eesti rannikumeres kasvaval kinnitunud agarikul on kokku leitud 17 epifüütset makrovetikaliiki (Paalme et al. 2013b). Kõige sagedamini võib leida agarikul kasvamas pruunvetikat *Pylaiella littoralis* ning punavetikaid *Ceramium tenuicorne* ja *Polysiphonia fucoides*, kelle biomass sõltub sügavusest ja varieerub sõltuvalt aastaajast ning kasvukohast (joonis 3.2.5. Loomadest on kõrgeim biomass ja arvukus *F. lumbricalis* tallusel söödaval karbil *Mytilus trossulus* ning sammalloomal *Einhornia crustulenta* (Paalme et al. 2013b). Võrreldes põisadruga (*Fucus vesiculosus*) on agariku epibiootiline koormus märgatavalt kõrgem (Kersen et al. 2013). Võimalikele probleemidele vetikate kultiveerimisel eutroofses Eesti rannikumeres viitasid ka OÜ Vormsi Agar poolt läbiviidud kultiveerimiskatsed lahtise agarikuga, kus täheldati kasvusumpade massilist ülekasvamist niitjate vetikatega (Paalme 2015; joonis 3.2.6)



Joonis 3.2.5 Epifüütidega kaetud *F. lumbricalis* Fotod: TÜ Eesti Mereinstituut



Joonis 3.2.6 Vetikate kultiveerimissumpade üle kasvamine vetikatega. Foto: TÜ Eesti Mereinstituut

Eelpool kirjeldatust tulenevalt oleks soovitatav kultiveerida agrikku sügavamal kui 3-4 m (sõltuvalt kultiveerimispiirkonna veeläbipaistvusest), kus valgustingimused on epifüütsete vetikate jaoks suboptimaalsed, aga samas rahuldavad agariku valgusnõudluse, et tagada maksimaalne juurdekasv.

Jää

Oluliseks keskkonnateguriks, mida tuleb kindlasti arvestada Eesti rannikumeres vetikate kultiveerimisel, on jää võimalikud kahjustused. Kiirikki (1996) näitas, et jää liikumisest tingitud mehhaanilised kahjustused võivad tugevalt kahjustada rannikumere avatud lahtedes kasvavaid vetikakooslusi. Seega agariku kultiveerimisel aastaringselt tuleb arvestada sellega, et jääkahjustused võivad ulatuda 5 m sügavuseni.

4. Vetikate kultiveerimise (vetikafarmide) võimalik mõju merekeskkonna seisundile

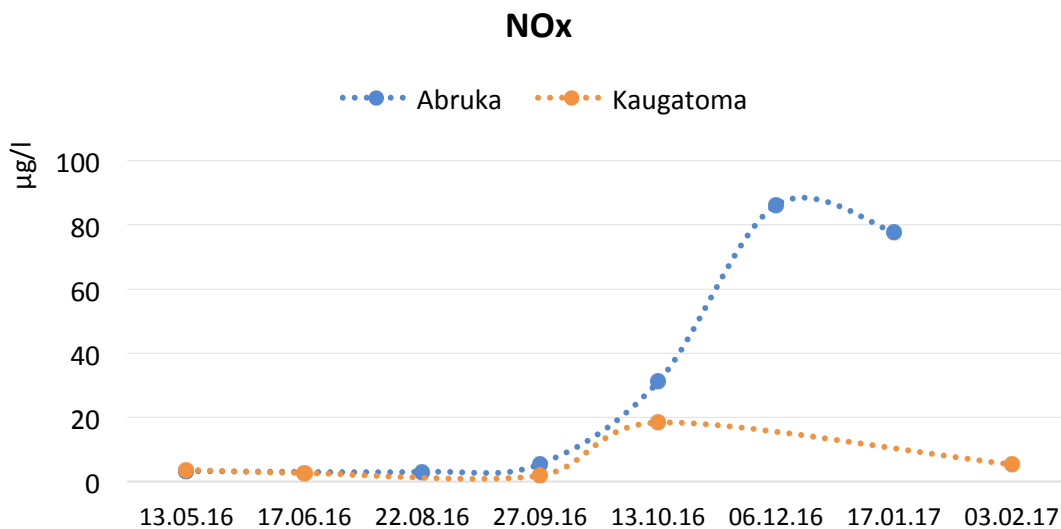
4.1 Merevee kvaliteedi parandamine

Maailma teaduskirjanduses on tänapäeval valdavaks seisukoht, et suurvetikate kultiveerimisel on eelkõige positiivne mõju merekeskkonnale, kuna sellega eemaldatakse veest inimtegevuse tagajärjel sinna kogunenud anorgaanilisi ja orgaanilisi ühendeid, vähendades sellega rannikumerede eutrofeerumist (Morand & Merceron, 2005). Eksperimendid on näidanud, et suurvetikad võivad omastada ligi 90% anorgaanilistest ühenditest, mis on sattunud maailmamerre põllumajandusest, merekultuuridest ja suurlinnadest (Buschmann et al., 2001; Hurtado et al., 2001, 2006; Lüning & Pang, 2003). Seetõttu nähakse tänapäeval kiiresti kasvavate suurvetikate kultiveerimist kui ühte võimalikku lahendust võitluses lokaalse eutrofeerumisega.

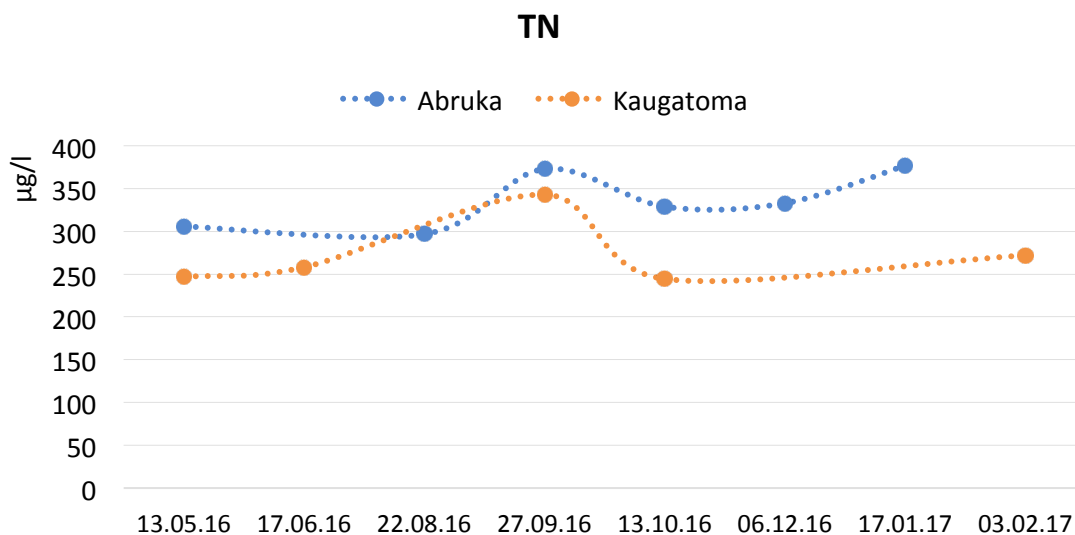
Makrovetikad vajavad kasvu tagamiseks mitmeid erinevaid keemilisi ühendeid, millest olulisemad on lämmastiku- ja fosforiühendid, mida omastatakse mereveest (valdavalt nitraate ja fosfaate). Toitainete omastamise kiirus sõltub vetikaliigist, tema morfoloogiast ja elutsüklist (Wallentinus 1984). Reeglina omastavad kõige kiiremini toitaineid niitjad üheaastased rohe- ja pruunvetikad ning on seetõttu võimelised kiiresti reageerima ka lühiajalistele lokaalsetele toitainete kontsentratsioonide muutustele merevees. Mitmeaastaste vetikate, sh agariku ja põisadru toitainete omastamise kiirus on märkimisväärselt madalam ja nad ei suuda kindlasti konkureerida üheaastaste niitjate vetikatega. Samas on mitmeaastased vetikad võimelised talletama oma talluses piisavat toitainete varu, mille arvel tagatakse juurdekasv aktiivsel kasvuperioodil, kui toitainete kontsentratsioonid merevees on reeglina madalad.

Joonistel 4.1.1 – 4.1.4 on esitatud käesoleva projekti raames läbiviidud merevee toitainete sisalduse analüüside tulemused kahes uurimispiirkonnas: Abruca ümbruses (4m) ja Kaugatoma lahes (4–7m). Analüüsides ilmnes, et nitritite-nitraatide sisaldus merevees on nendes piirkondades maist oktoobrini väga madal (Abruca prk < 5,5 µg l⁻¹ ja Kaugatoma lahes < 3,6 µg l⁻¹).

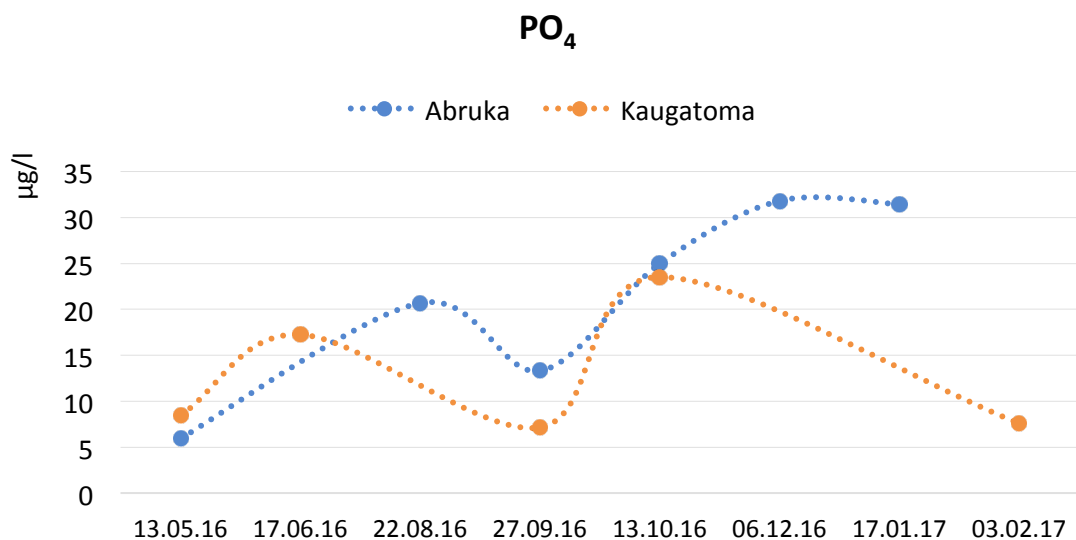
¹⁾, järsk toitainete sisalduse tõus leiab aset oktoobris-detsembris, kui nitritite-nitraatide sisalduse maksimaalsed väärtused tõusevad kuni $86,3 \mu\text{g l}^{-1}$. Ka fosfaatide sisaldus uurimispiirkondade merevees näitab sesoonset varieeruvust ning sarnaselt nitritite-nitraatide sisaldusele, toimub nende sisalduse märkimisväärsim tõus merevees oktoobris-detsembris (kuni $31,8 \mu\text{g l}^{-1}$).



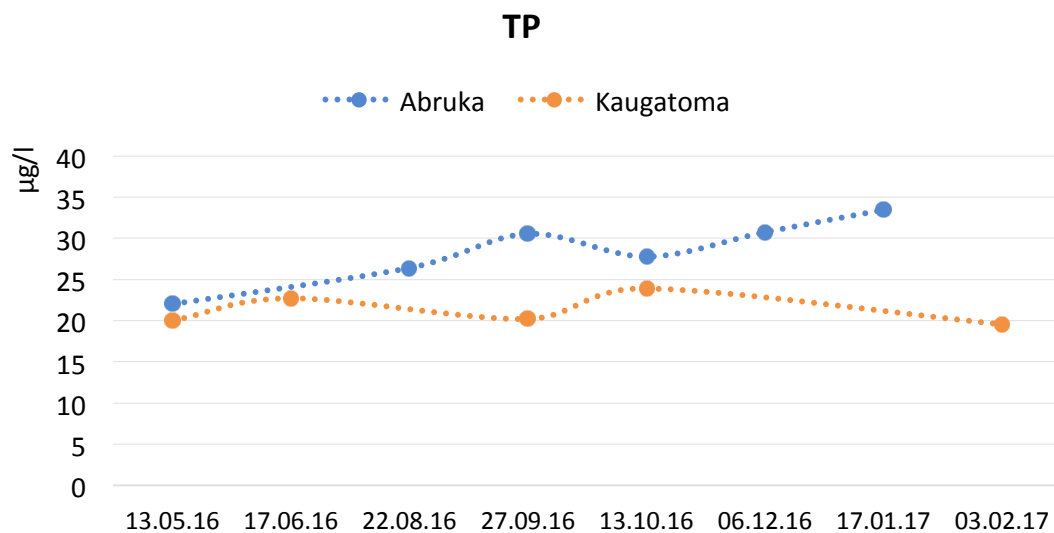
Joonis 4.1.1 NO₂+NO₃ sisalduse sesoonsed muutused merevees Abruka ja Kaugatoma lahe uurimispiirkonnas



Joonis 4.1.2 Üldlämmastiku sisalduse sesoonsed muutused merevees Abruka ja Kaugatoma lahe uurimispiirkonnas



Joonis 4.1.3 Fosfaatide sisalduse sesoonsed muutused merevees Abruka ja Kaugatoma lahe uurimispiirkonnas



Joonis 4.1.4 Üldfosfori sisalduse sesoonsed muutused merevees Abruka ja Kaugatoma lahe uurimispiirkonnas

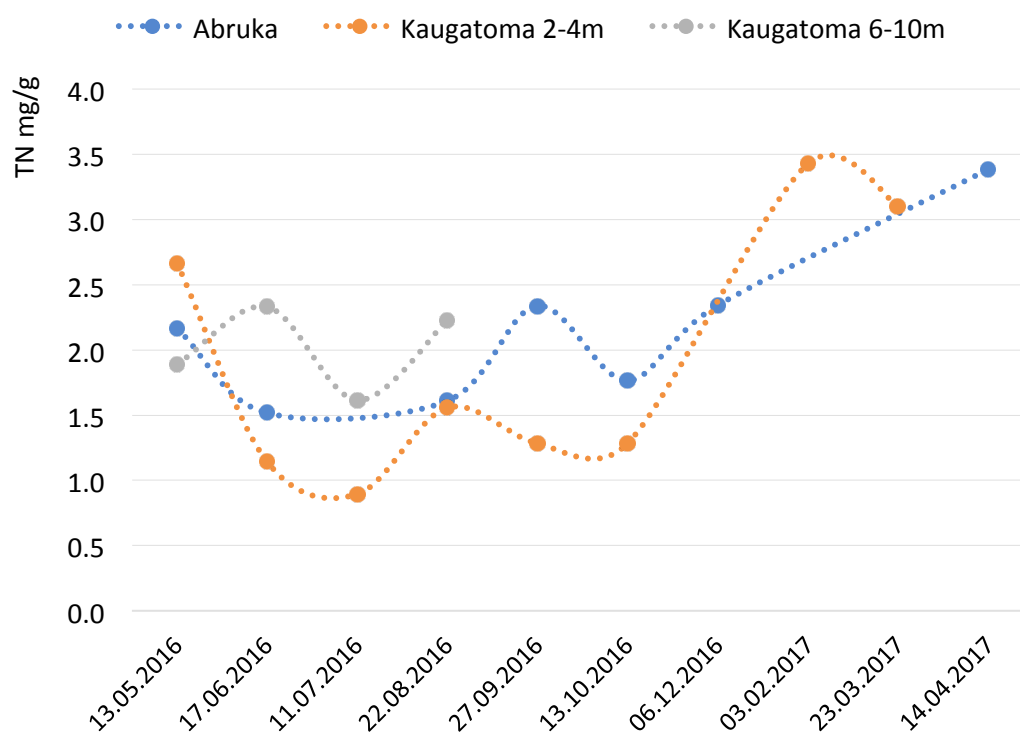
Agariku talluse lämmastiku ja fosfori sisaldus on vetika aktiivsel kasvuperioodil reeglina madalam kui talvel-varakevadel (joonised 4.1.5 ja 4.1.6). Lämmastiku sisalduse kõrgeimad

väärtused määrati Kaugatoma lahe ja Abruca vetikamaterjalist vahetult enne agariku aktiivse kasvuperioodi algust veebruaris-aprillis (max 3,4 mg g⁻¹), madalaimad aga agariku aktiivsel kasvuperioodil juunis-juulis (min 0,9 mg g⁻¹).

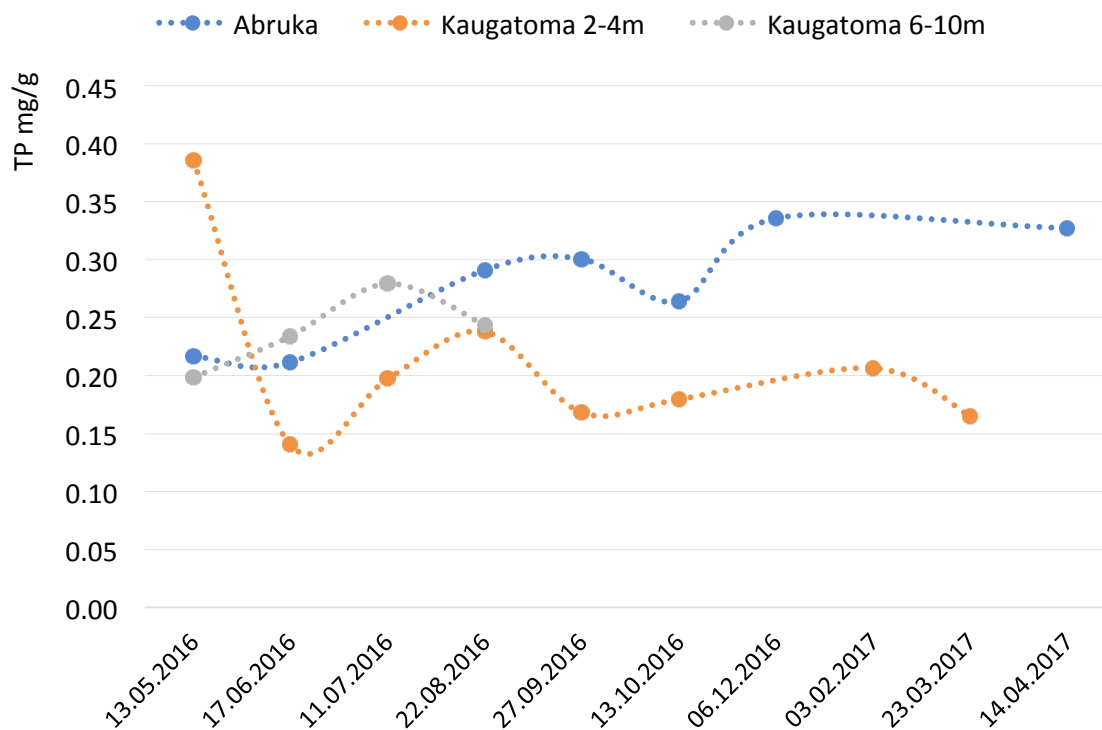
Võttes aluseks lämmastiku sisalduse aastased muutused agariku talluses, peaks agarik oma lämmastikuvarude taastamiseks akumuldeerima mereveest ca 2 g lämmastikku 1 kg (kuivkaal) vetika kohta.

Fosfori sisaldus agariku talluses on ca 10 korda väiksem kui lämmastiku sisaldus. Kõrgeimad fosfori sisalduse väärtused määrati talvel-kevadep kogutud materjalist (max 0,39 mg g⁻¹), madalaimad väärtused määrati juunis kogutud vetikamaterjalist (0,14 mg g⁻¹).

Seega, võttes aluseks fosfori sisalduse muutused agariku talluses, peab vetikas oma fosforivarude taastamiseks omastama mereveest ca 0,2 g fosforit 1 kg (kuivkaal) vetika kohta.



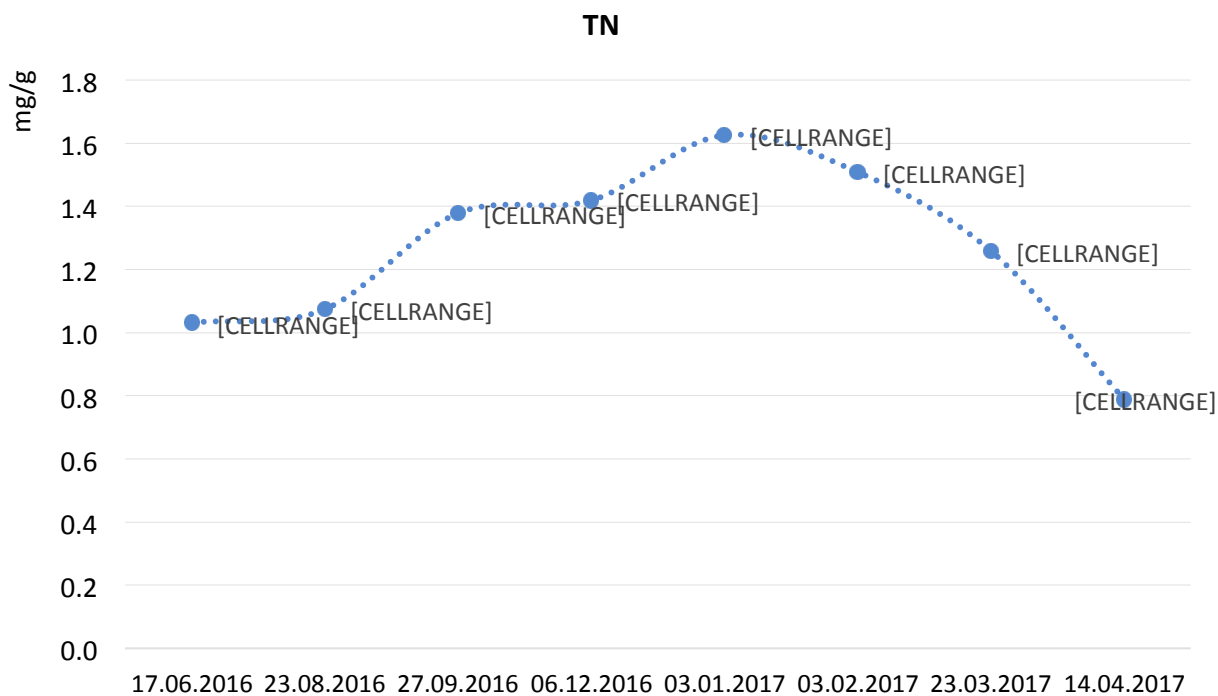
Joonis 4.1.5 Lämmastiku sisalduse sesoonsed muutused agariku talluses Abruca ja Kaugatoma lahe uurimispiirkonnas



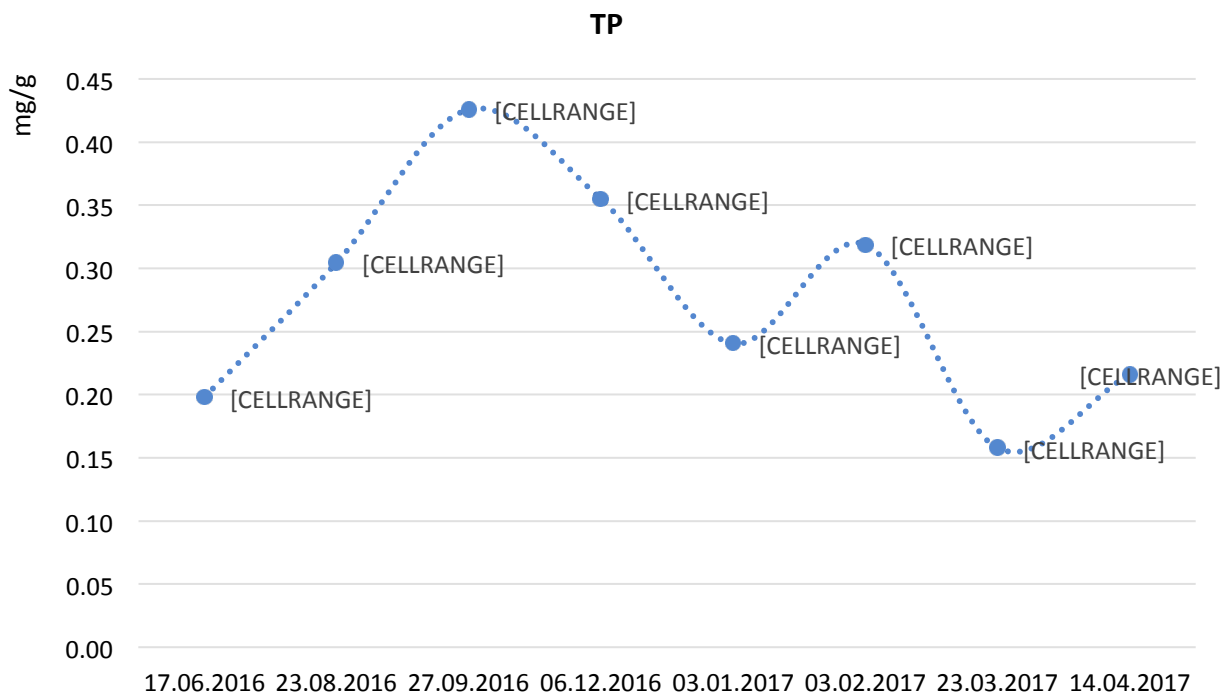
Joonis 4.1.6 Fosfori sisalduse sesoonsed muutused agariku talluses Abruka ja Kaugatoma lahe uurimispiirkonnas

Analüüsides Abruka, Kaugatoma, Küdema ja Lohusalu piirkondadest kogutud põisadru talluste toitainete sisaldust (joonised 4.1.7 ja 4.1.8), ilmnes et sarnaselt agarikule on lämmastiku sisaldus vetikas kõrgeim talveperioodil, ent maksimaalsed lämmastiksisaldused olid ca 2 korda väiksemad kui agarikus ($\max 1,6 \text{ mg g}^{-1}$), minimaalsed sisaldused olid aga agarikuga praktiliselt samal tasemel ($\min 0,79 \text{ mg g}^{-1}$). Põisadru talluse fosforisisalduse maksimaalne väärtus mõõdeti septembri lõpus ($0,43 \text{ mg g}^{-1}$), edasi täheldati reeglina fosforisisalduse langust kuni aprillini ($\min 0,16 \text{ mg g}^{-1}$). Siinkohal tuleb tähelepanu juhtida sellele, et analüüsitud vetikamaterjal oli pärit erinevatest piirkondadest (merevee erinev toitainete sisaldus), mis kindlasti omab teatavat mõju toitainete sisaldusele põisadru talluses.

Võttes aluseks meie poolt määratud lämmastiku ja fosfori sisalduste muutused, peaks põisadru oma toitainete varu taastamiseks omastama mereveest ca 0,8 g lämmastikku ja 0,3 g fosforit 1 kg (kuivkaal) vetika kohta.



Joonis 4.1.7 Lämmastiku sisalduse sesoonsed muutused agariku talluses



Joonis 4.1.8 Fosfori sisalduse sesoonsed muutused agariku talluses

Kui võtta aluseks nii agariku kui põisadru puhul nende keskmised looduslikud kasvutihedused, s.o vastavalt 400 ja 300 g m⁻² (TÜ Eesti Mereinstituudi põhjataimestiku andmebaas) ja eelpool toodud analüüside tulemused, siis kultiveerides vetikaid näiteks 10 km² alal oleks potentsiaalselt/hüpoteetiliselt võimalik selles piirkonnas agariku poolt eemaldada veest aastaga ca 8 t lämmastikku ja 0,8 t fosforit ning põisadru kultiveerimisel ca 2,4 t lämmastikku ja 0,9 t fosforit. Eesti rannikumere üldist toitainete koormust arvestades ei mõjuta eelpool toodud lämmastiku ja fosfori kogused kindlasti märkimisväärselt Läänemere toitainete bilanssi, küll aga võiks omada lokaalset tähtsust – näiteks kui kultiveerida vetikaid kala või karbikasvatuste vahetus läheduses.

4.2 Vetikate kultiveerimise mõju põhjaelustikule

Planeerides tööduslikku suurvetikate kultiveerimist tuleb kindlasti tähelepanu pöörata looduslikele põhjakooslustele kultiveerimise piirkonnas. Kirjanduse andmetel on tänapäeval suurim kahju suurvetikate monokultuuride kunstliku kasvatamisega tekitatud madalatele

väikestele lahtedele ja laguunidele, jõgede suudmealadele, kus kultiveeritate vetikate all kasvav looduslik põhjakooslus (vetikad ja meriheinad) on praktiliselt hävinud (sh Chritchley, 1993; Trono, 1993). Põhjaelustik on tundlik ja reageerib reeglina ka väikestele keskkonnatingimuste muutustele, eriti valgustingimuste halvenemisele.

Vältimaks või leevendamaks vetikate tööduslikust kultiveerimisest tingitud negatiivset mõju loodulikule põhjaelustikule, on soovitatud erinevaid meetmeid, näiteks mitte kasvatada suurvetikaid pidevalt (üle kahe aasta) ühes ja samas kohas (Titlyanov & Titlyanova, 2010), st kultiveerides vetikaid võrguliinidel või sumpades, tuleks neid ümber paigutada, et vältida nii pidevat valguskliima halvenemist nende all kui ka vetikate kasvatamisega kaasnevat orgaanilise aine võimalikku settimist põhjale. Kultiveerimismeetodite valikul tuleks eelistada võimaluse korral köieliine (veesambas), kuna nende negatiivne mõju valgustingimustele kasvanduste all on väiksem, kui kasutada näiteks suuri sumpasid.

Teiseks lahenduseks oleks viia kultiveerimine läbi piirkondades, kus sügavused ületaks 15-18 m (s.o arvestades valgustingimusi Eesti rannikumeres reeglina footilisest tsoonist väljas), kus kultiveerimise negatiivne mõju põhjaelustikule, esmajoones fütobentosele oleks praktiliselt välistatud.

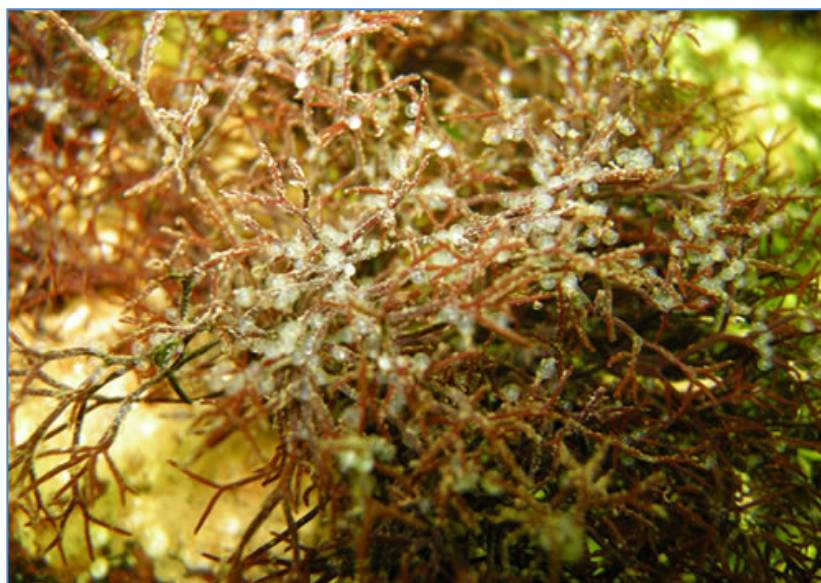
4.3 Bioloogilise mitmekesisuse suurendamine

Suurvetikate kunstliku kultiveerimisega, eriti avameres paiknevate farmide puhul, kaasneb reeglina bioloogilise mitmekesisuse märgatav suurenemine kultiveerimisalal, kuna uus kunstlik keskkond meelitab sinna kalu, selgrootuid loomi ja põhjaloomastikku, mis omakorda meelitab sinna neist toituvaid linde ja loomi (näiteks hülgeid). Kultiveeritav vetikas ja selle kasvatamiseks kasutatavad erinevad vahendid ja konstruktsioonid (köied, võrgud, parved jne, võivad olla uueks substraadiks nii epifüütsetele vetikatele kui selgrootutele loomadele, samuti pakkuda varju ja kaitset kalade noorjärkudele ning olla kalade kudealadeks. (Steneck et al., 2004; Notoya, 2010; Kraan, 2013).

4.3.1 Vetikafarmid kui kunstlikud kalade kudesubstraadid

Agariku (*F. lumbricalis*) looduslikud kooslused on Läänemere peamise kalaliigi räime üheks eelistatumaks kudesubstraadiks (Olenin & Labanauskas 1995, Maksimov et al. 1996, Fedotova 2010; joonis 4.3.1.1).

Agariku eelis kudesubstraadina, näiteks põisadru ees, seisneb tema mitmemõõtmelises morfoloogilises ehituses – suur pind võimaldab suure hulga marjaterade kinnitumiseks ja nende hea õhustamise, mis on eduka arengu tagatiseks (Saskov et al 2014). Samas on leitud räime marja ainult ühel kolmandikul räime potentsiaalsetel kudealadel 4-8 m sügavusel kasvavates agariku kooslustes, kuna räime kudemist mõjutab oluliselt ka kudeala geomorfoloogiline ehitus (eelistab järske nõlvu), samuti koeb räim ka reeglina juba traditsioonilistel välja kujunenud kudealadel (Saskov et al 2014). Eestis paiknevad suuremad räime kudealad Pärnu lahe piirkonnas, Saaremaa ja Muhu lõunarannikul, Soome lahe rannikumeres, Väinameres ja Kihnu madalikul.



Joonis 4.3.1.1 Räimemarjaga kaetud agarik (Foto M. Bučas)

Eelpool toodud arvesse võttes ei saa täielikult välistada, et vetikafarmides kultiveeritavad vetikad (sh agarik) ei oleks räimele sobivaks kudesubstraadiks. Ilmselt tuleb siin arvestada ka kasutatava kultiveerimismeetodiga, s.o sumbad või köied veesambas vs kultiveerimine merepõhjal, kuna kirjanduse andmeil eelistab räim kudesubstraadina kõvadele põhjadele kinnitunud taimestikku. Kahjuks on suurvetikate kultiveerimine Eestis alles algusfaasis ja seega ei saa me toetuda konkreetsetele uuringutele. Arvestades ka võimalikke potentsiaalseid Eesti tingimustesse sobivaid vetikafarmide suurusi, võime me ainult spekuloida, et ilmselt ei kujune agariku ega põisadru tulevastest farmidest olulist täiendust räime kudealadele. Samas ei ole välistatud, et mõned teised kala- või loomaliigid võivad leida rajatavates farmides endale sobiva kudesubstraadi või elupaiga.

Kokkuvõte

Põisadru (*Fucus vesiculosus*) ja kinnitunud agariku (*Furcellaria lumbricalis*) eduka kultiveerimise aluseks on teadmised nende liikide ökofüsioloogiast. Abiootilistest keskkonnateguritest on nii põisadru kui agariku fotosüntees ja sellest sõltuvalt kasvukiirus kõige enam mõjutatud valgustingimustest, so fotosünteesiliselt aktiivsest kiirgusest (PAR), mis jõuab läbi veesamba vetikani. Seega tuleb kultiveerimismeetodite valikul eelkõige tagada vetikatele optimaalne või selle lähedane valguskliima s.o eelkõige sobiv kultiveerimissügavus, aga ka vetikamaterjali tihedus kultiveerimisvahenditel (kõied, võrgud, plaadid jne.), et valgus jõuaks ühtlaselt kõigi kultiveeritavate vetikateni. Kuna mõlemad liigid on kohastunud Läänemere suhteliselt külma veega, siis ka temperatuuri roll vetikate kasvus on valguse tähtsusest märkimisväärselt väiksem. Kultiveerimisel tuleb nii agariku kui põisadru puhul arvestada ka sellega, et soodsates valgustingimustes on oht nii vetikate kui kultiveerimisvahendite üle kasvamisele epifüütidega, s.o eelkõige niitjate kiiresti kasvavate makrovetikatega. Selle vältimiseks on soovitatav vetikaid kasvatada sügavustes, kus valgusintensiivsus epifüütide massiliseks kasvuks on ebapiisav (reeglina sügavamal kui 4 m Eesti rannikumere tingimustes).

Meie poolt läbi viidud uuring näitas, et nii lämmastiku kui fosfori sisalduse vähenemine agariku ja põisadru tallustes nende aktiivsel kasvuperioodil viitab sellele, et vetikad taastavad oma toitainete varud reeglina sügis-talvisel perioodil, kui merevee toitainete sisaldus on suhteliselt kõrge ning fütoplankton ja kiiresti kasvavad niitjad rohe ja pruunvetikad ei konkureeri mitmeaastaste vetikatega toitainete pärast. Võttes aluseks põisadru ja agariku talluste toitainete sisalduse muutused, peaks nad omastama veest aastaga vastavalt 0,8 ja 2 g lämmastikku ning 0,3 ja 0,2 g fosforit 1 kg vetika kohta. Seega omavad nad teatavat positiivset mõju veekvaliteedile.

Agariku (*F. lumbricalis*) looduslikud kooslused on Läänemere peamise kalaliigi räime üheks eelistatumaks kudesubstraadiks. Samas ei kujune ilmselt aga agariku ega põisadru tulevastest farmidest olulist täiendust räime kudealadele, kuna räime kudemist mõjutab oluliselt kudeala geomorfoloogiline ehitus ning samuti koeb räim ka reeglina juba traditsioonilistel välja kujunenud kudealadel.

Kasutatud kirjandus

- Al-Janabi, B., Kruse, I., Graiff, A., Karsten, U. and Wahl, M., 2016b. Genotypic variation influences tolerance to warming and acidification of early life-stage *Fucus vesiculosus* L.(Phaeophyceae) in a seasonally fluctuating environment. *Marine biology*, 163(1), 14.
- Al-Janabi, B., Kruse, I., Graiff, A., Winde, V., Lenz, M. and Wahl, M., 2016a. Buffering and amplifying interactions among OAW (Ocean Acidification & Warming) and nutrient enrichment on early life-stage *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) and their carry over effects to hypoxia impact. *PloS one*, 11(4), p.e 0152948.
- Andersson, S., Kautsky, L. and Kalvas, A., 1994. Circadian and lunar gamete release in *Fucus vesiculosus* in the atidal Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, pp.195–201.
- Bäck, S., Collins, J.C. and Russell, G., 1992. Effects of salinity on growth of Baltic and Atlantic *Fucus vesiculosus*. *British Phycological Journal*, 27(1), 39–47.
- Berger, R., Bergström, L., Granéli, E. and Kautsky, L., 2004. How does eutrophication affect different life stages of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea? – a conceptual model. In *Biology of the Baltic Sea* (pp. 243–248). Springer Netherlands.
- Berger, R., Malm, T. and Kautsky, L., 2001. Two reproductive strategies in Baltic *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology*, 36(3), 265–273.
- Bird, N.L., L.C.-M. Chen and McLachlan, J. 1979. Effects of temperature, light and salinity on growth in culture of *Chondrus crispus*, *Furcellaria lumbricalis*, *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta), and *Fucus serratus* (Fucales, Phaeophyta). *Bot. Mar.*, 22, 521–528.
- Buschmann, A. H., Correa, J. A., Westermeier, R. et al. 2001. Red Algal Farming in Chile: A Review, *Aquaculture*, 194, 203–220.
- Critchley, A.T. 1993. *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta): An Economically Important Agarophyte, *Seaweed Cultivation and Marine Ranching*, Kanagawa International Fisheries Training Center; JICA, pp. 98–113.
- Dixon, S.P. and Irvine, L.M. 1977. *Seaweeds of the British Isles. Vol. 1 Rhodophyta. Part1 Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. Natural History Museum, London. pp. 250.
- Ekelund, N.G., Nygård, C.A., Nordström, R. and Gylle, A.M., 2008. In situ study of relative electron transport rates in the marine macroalga *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea at different depths and times of year. *Journal of applied phycology*, 20(5), 751–756.
- Eriksson, B.K. and Johansson, G. 2005. Effects of sedimentation on macroalgae: species-specific responses are related to reproductive traits. *Oecologia*, 143, 438–448.
- Fedotova, E.A. 2010. Industrial-environmental characteristics of Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) in the Lithuanian economic zone.PhD thesis, Kaliningrad State Tech. Univ., p. 152 (vene keeles)

- Fletcher, R.L. and Callow, M.E. 1992. The settlement, attachment and establishment of marine algal spores. *Brit. Phycol. J.*, 27, 303–329.
- Forslund, H. and Kautsky, L., 2013. Reproduction and reproductive isolation in *Fucus radicans* (Phaeophyceae). *Marine Biology Research*, 9(3), 321–326.
- Gaylord, B., Reed, D.C., Raimondi, P.T., Washburn, L. and McLean, S.R. 2002. A Physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated nearshore. *Ecology*, 83, 1239–1251.
- Gordon, R. and Brawley, S.H. 2004. Effects of water motion on propagule release from algae with complex life histories. *Mar. Biol.*, 145, 21–29.
- Graham, L.E., Graham, J.M. and Wilcox, L.W. 2009. *Algae*. 2nd edition. Benjamin Cummins, San Francisco. pp. 714.
- Graiff, A., Dankworth, M., Wahl, M., Karsten, U. and Bartsch, I., 2017. Seasonal variations of *Fucus vesiculosus* fertility under ocean acidification and warming in the western Baltic Sea. *Botanica Marina*, 60(3), 239–255.
- Graiff, A., Liesner, D., Karsten, U. and Bartsch, I., 2015. Temperature tolerance of western Baltic Sea *Fucus vesiculosus* – growth, photosynthesis and survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471, 8–16.
- Guiry, M.D. and Cunningham, E.M. 1984. Photoperiodic and temperature responses in the reproduction of north-eastern Atlantic *Gigartina acicularis* (Rhodophyta: Gigartinales). *Phycologia*, 23, 357–367.
- Guiry, M.D. and Guiry, G.M. 2016. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 13 June 2016.
- Haring, R.N., Dethier, M.N. and Williams, S.L., 2002. Desiccation facilitates wave-induced mortality of the intertidal alga *Fucus gardneri*. *Marine Ecology Progress Series*, 232, 75–82.
- Honkanen, T. and Jormalainen, V. 2005. Genotypic variation in tolerance and resistance to fouling in the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Oecologia*, 144, 196–205.
- Hurtado, A. Q., Agbayani, R. F., Sanares, R. and de Castro_Mallare, M. T. R. 2001. Seasonality and Economic Feasibility of Cultivating *Kappahycus alvarezii* in Panagatan Cays, Caluya, Antique, Philippines, *Aquaculture*, 199, 295–310.
- Hurtado, A. Q., Critchley, A. T., Trespoe, A. and Lhonneur, G. B. 2006. Occurrence of *Polysiphonia* Epiphytes in *Kappaphycus* Farms at Calaguas Is., Camarines Norte, Philippines, *J. Appl. Phycol.*, 18, 301–306.
- Johansson, D., Pereyra, R.T., Rafajlović, M. and Johannesson, K., 2017. Reciprocal transplants support a plasticity-first scenario during colonisation of a large hyposaline basin by a marine macro alga. *BMC ecology*, 17(1), 14.
- Johansson, G. 2002. Factors affecting the distribution of rocky-shore macroalgae on the Swedish Coast: morphological, physiological, reproductive and genetic aspects. Ph.D. thesis, Uppsala University, Uppsala, Sweden.

- Johansson, G. and P. Snoeijs. 2002. Macroalgal photosynthetic responses to light in relation to thallus morphology and depth zonation. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 63–72.
- Jonsson, P.R., Granhag, L., Moschella, P.S., Åberg, P., Hawkins, S.J. and Thompson, R.C., 2006. Interactions between wave action and grazing control the distribution of intertidal macroalgae. *Ecology*, 87(5), 1169–1178.
- Jormalainen, V., Wikström, S.A. and Honkanen, T., 2008. Fouling mediates grazing: intertwining of resistances to multiple enemies in the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Oecologia*, 155(3), 559–569.
- Kerrison, P.D., M.S. Stanley, K.D. Black and Hughes, A.D. 2017. Assessing the suitability of twelve polymer substrates for the cultivation of macroalgae *Laminaria digitata* and *Saccharina latissima* (Laminariales). *Algal Research*, 22, 127–134.
- Kersen, P. 2013. Red seaweeds *Furcellaria lumbricalis* and *Coccotylus truncatus*: community structure, dynamics and growth in the Northern Baltic Sea. Ph. D. thesis, Tallinn University, Tallinn, Estonia.
- Kersen, P., H. Orav-Kotta, J. Kotta and Kuk, H. 2009. Effect of abiotic environment on the distribution of the attached and drifting red algae *Furcellaria lumbricalis* in the Estonian coastal sea. *Estonian J. Ecol.*, 58, 245–258.
- Kostamo, K. 2008. The life cycle and genetic structure of the red alga *Furcellaria lumbricalis* on a salinity gradient. Ph. D. thesis, University of Helsinki, Helsinki, Finland.
- Kostamo, K. and Mäkinen, A. 2006. Observations on the mode and seasonality of reproduction in *Furcellaria lumbricalis* (Gigartinales, Rhodophyta) populations in the Northern Baltic Sea. *Bot. Mar.*, 49, 304–309.
- Kotta, J., Paalme, T., Kersen, P., Martin, G., Herkül, K. and Möller, T. 2008. Density dependent growth of the red algae *Furcellaria lumbricalis* and *Coccotylus truncatus* in the West Estonian Archipelago Sea, Northern Baltic Sea. *Oceanologia*, 50(4), 577–585.
- Kraufvelin, P., Ruuskanen, A.T., Bäck, S. and Russell, G. 2012. Increased seawater temperature and light during early springs accelerate receptacle growth of *Fucus vesiculosus* in the northern Baltic proper. *Marine biology*, 159(8), 1795–1807.
- Lüning, K. and Pang, S. 2003. Mass cultivation of seaweeds: current aspects and approaches. *J. Appl. Phycol.*, 15, 115–119.
- Maksimov, J., Labanauskas, V. and Olenin, S. 1996. Baltic herring reproduction and bottom communities studies in the Klaipeda-Palanga area (the Baltic Sea Lithuanian coast). *Zuvininkyste Lietuvoje*, 143–154.
- Malm, T. and Kautsky, L., 2004. Are Bladderwrack (*Fucus vesiculosus* L.) holdfasts that support several fronds composed of one or several genetic individuals? *Aquatic botany*, 80(3), 221–226.
- Malm, T., Kautsky, L. and Claesson, T. 2003. The density and survival of *Fucus vesiculosus* L. (Fucales, Phaeophyta) on different bedrock types on a Baltic Sea moraine coast. *Botanica Marina*, 46(3), 256–262.
- Martin, G., Paalme, T. and Torn, K. 2006a. Growth and production rates of loose-lying and attached forms of the red algae *Furcellaria lumbricalis* and *Coccotylus truncatus* in Kassari Bay, the West Estonian Archipelago Sea. *Hydrobiologia*, 554, 107–115.

- Martin, G., Paalme, T. and Torn, K. 2006b. Seasonality pattern of biomass accumulation in a drifting *Furcellaria lumbricalis* community in the waters of the West Estonian Archipelago, Baltic Sea. *J. Appl. Phycol.*, 18, 557–563.
- Middelboe, A.L., Sand-Jensen, K. and Binzer, T. 2006. Highly predictable photosynthetic production in natural macroalgal communities from incoming and absorbed light. *Oecologia*, 150(3), 464–476.
- Morand, P. and Merceron, M. 2005. Macroalgal Population and Sustainability. *J. Coast. Res.*, 21, 1009 – 1020.
- Notoya, M. 2010. Production of biofuel by macroalgae with preservation of marine resources and environment. In: Israel, A., Einav, R., Seckbach, J. (eds). *Seaweeds and their Role in Globally Changing Environments. Series: Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, Vol. 15. Springer, 480 pp.
- Notoya, M. 2010. Production of biofuel by macroalgae with preservation of marine resources and environment. In: Israel, A., Einav, R., Seckbach, J. (eds). *Seaweeds and their Role in Globally Changing Environments. Series: Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, Vol. 15. Springer, 480 pp.
- Novaczek, I. and Breeman, A.M. 1990. Thermal ecotypes of amphi-Atlantic algae. II. Cold-temperate species (*Furcellaria lumbricalis* and *Polyides rotundus*). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 44, 475–485.
- Nygård, C.A. and Dring, M.J. 2008. Influence of salinity, temperature, dissolved inorganic carbon and nutrient concentration on the photosynthesis and growth of *Fucus vesiculosus* from the Baltic and Irish Seas. *European Journal of Phycology*, 43(3), 253–262.
- Olenin, S and Labanauskas, V. 1994. Mapping of the underwater biotopes and spawning grounds in the Lithuanian coastal zone. *Zuvinkyste Lietuvoje*, 70-76.
- Paalme, T. 2015. Grandiprojekti ETF8775 “Looduslike ja antropogeensete tegurite mõju epibiontide kooslustele Läänemere fütobentilistel võtmeliikidel *Furcellaria lumbricalis* ja *Fucus vesiculosus*” lõpparuanne
- Paalme, T. and Kuk, H. 2003. Comparison of net primary production rates of *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. and other dominating macroalgal species in Kõiguste Bay, northeastern Baltic Sea. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology*, 52(2), 125–133.
- Paalme, T. and Mäkinen, A. 1997. Variation in primary productivity of different Baltic macroalgal species in different seasons. NorFa project report, 9630.002-M. Nordisk Forskerutdanningsakademi, Oslo.
- Paalme, T., Kersen, P. and Treier, R. 2013b. Composition of macroalgal epiphytic assemblages on habitat-forming macroalgae *Fucus vesiculosus* and *Furcellaria lumbricalis* in the Baltic Sea. *ECSA 53: Estuaries and coastal areas in times of intense change, Shanghai, China, 13-17 October*. [P054].
- Paalme, T., Kotta, J. and Kersen, P. 2013a. Does the growth rate of drifting *Furcellaria lumbricalis* and *Coccolytus truncatus* depend on their proportion and density? *Proc. Estonian Acad. Sci.*, 62, 141–47.

- Pajusalu, L., Martin, G., Paalme, T. and Põllumäe, A. 2016. The effect of CO₂ enrichment on net photosynthesis of the red alga *Furcellaria lumbricalis* in a brackish water environment. *PeerJ* 4:e2505 <https://doi.org/10.7717/peerj.2505>.
- Pajusalu, L., Martin, G., Põllumäe, A. and Paalme, T., 2013. Results of laboratory and field experiments of the direct effect of increasing CO₂ on net primary production of macroalgal species in brackish-water ecosystems. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 62(2), 148–154.
- Pearson, G., Kautsky, L. and Serrão, E. 2000. Recent evolution in Baltic *Fucus vesiculosus*: reduced tolerance to emersion stresses compared to intertidal (North Sea) populations. *Marine Ecology Progress Series*, 202, 67–79.
- Pereyra, R.T., Huenchunir, C., Johansson, D., Forslund, H., Kautsky, L., Jonsson, P.R. and Johannesson, K. 2013. Parallel speciation or long-distance dispersal? Lessons from seaweeds (*Fucus*) in the Baltic Sea. *Journal of evolutionary biology*, 26(8), 1727–1737.
- Qian, P.Y., Lau, S.C., Dahms, H.U., Dobretsov, S. and Harder, T. 2007. Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. *Mar. Biotechnol.*, 9, 399–410.
- Qvarfordt, S. 2006. Phytobenthic communities in the Baltic Sea-seasonal patterns in settlement and succession. Ph. D. thesis, Stockholm University, Stockholm, Sweden.
- Råberg, S., Berger-Jönsson, R., Björn, A., Granéli, E. and Kautsky, L. 2005. Effects of *Pilayella littoralis* on *Fucus vesiculosus* recruitment: implications for community composition. *Marine Ecology Progress Series*, 289, 131–139.
- Rohde, S., Hiebenthal, C., Wahl, M., Karez, R. and Bischof, K. 2008. Decreased depth distribution of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Western Baltic: effects of light deficiency and epibionts on growth and photosynthesis. *European Journal of Phycology*, 43(2), 143–150.
- Rothäusler, E., Sjöroos, J., Heye, K. and Jormalainen, V. 2016. Genetic variation in photosynthetic performance and tolerance to osmotic stress (desiccation, freezing, hyposalinity) in the rocky littoral foundation species *Fucus vesiculosus* (Fuciales, Phaeophyceae). *Journal of phycology*, 52(5), 877–887.
- Rueness, J. and Tananger, T. 1984. Growth in culture of four red algae from Norway with potential for mariculture. *Hydrobiologia*, 116/117, 303–307.
- Šaškov, A., Šiaulus, A., Bučas, M. and Daunys, D. 2014. Baltic herring (*Clupea harengus membras*) spawning grounds on the Lithuanian coast: current status and shaping factors. *Oceanologia*, 56, 789–804.
- Schagerström, E. and Kautsky, L. 2016. Macroscopic sexual dimorphism in *Fucus radicans* (Phaeophyceae) with implications for its reproductive ecology. *Botanica Marina*, 59(6), 485–490.
- Serrão, E.A., Pearson, G., Kautsky, L. and Brawley, S.H. 1996. Successful external fertilization in turbulent environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(11), 5286–5290.

Steneck, R., Vavrinec, J. and Leland, A. 2004. Accelerating trophic-level disfunction in kelp forest ecosystems of the western north Atlantic. *Ecosystems*, 7, 323–332

Svahn, C., Maria Gylle, A. and Ekelund, N.G. 2012. Photosynthetic activity in marine and brackish water strains of *Fucus vesiculosus* and *Fucus radicans* (Phaeophyceae) at different light qualities. *Photochemistry and photobiology*, 88(6), 1455–1460.

Takolander, A., Leskinen, E. and Cabeza, M. 2017. Synergistic effects of extreme temperature and low salinity on foundational macroalga *Fucus vesiculosus* in the northern Baltic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 495, 110–118.

Titlyanov, E. A. and Titlyanova, T. V. 2010. Seaweed Cultivation: Methods and Problems *Russian Journal of Marine Biology*, 36, 227–242.

Trono, G. C., Jr. 1993. *Eucheuma* and *Kappaphycus*: Taxonomy and Cultivation, *Seaweed Cultivation and Marine Ranching*, Kanagawa International Fisheries Training Center; JICA, pp. 75–88.

Wahl M., Jormalainen V., Eriksson B. K., Coyer J. A., Molis M., Schubert H., Dethier M., Karez R., Kruse I., Lenz M., Pearson G., Rohde S., Wikström S. A. and Olsen J. L. 2011. Stress ecology in *Fucus*: abiotic, biotic and genetic interactions. *Adv. Mar. Biol.*, 59, 37–105.

Wallentinus, I. 1978. Productivity studies on Baltic macroalgae. *Bot. Mar.*, 21, 365–380.

Wallentinus, I. 1984. Partitioning of nutrient uptake between annual and perennial seaweeds in a Baltic archipelago area. *Hydrobiologia*, 116-117, 363–370.