

Ökosüsteemide toimimine

Siim-Kaarel Sepp

04 2025

1 Ökosüsteemide toimimine ja kaitse (LTOM.01.006)

Sellelt lehelt leiate õppematerjalid toimumata jäänud loengute kohta.

Materjalid **PDF** formaadina

2 Koosluste ja ökosüsteemide struktuur

Ökoloogia üks põhiküsimusi on mõista, mis reeglite järgi komplekteeruvad või tekivad kooslused ja ökosüsteemid. **Kooslus** on kogum liikide populatsioone, kes ajas ja ruumis kooseksisteerivad ning üksteist mõjutavad, olles samal ajal mõjutatud ka keskkonnaparameetritest. Seega uurib koosluseökoloogia seda, kuidas need liikide kogumid looduses jaotuvad, mis neid ja nende koosseisu mõjutab (keskkond, omavahelised interaktsioonid).

Kooslusi võib defineerida erinevatel ruumi- ja organisatsioonilistel skaaladel, olenevalt uurimisküsimuse ulatusest. Näiteks võib kooslus olla parasvööteline niidukooslus, mille hulka kuulub liblikõieliste taimede ja nendega seotud mikroorganismide kooslus, mille hulka kuulub lämmastikku fikseerivate bakterite kooslus. Nende üksteise sees pesastunud (nested) tasemete uurimine võimaldab meil mõista ökoloogilisi protsesse erinevatel skaaladel.

2.1 Koosluste koosseisu mõjutavad protsessid

Koosluse koosseisu kujundavad mitmed protsessid:

2 Koosluste ja ökosüsteemide struktuur

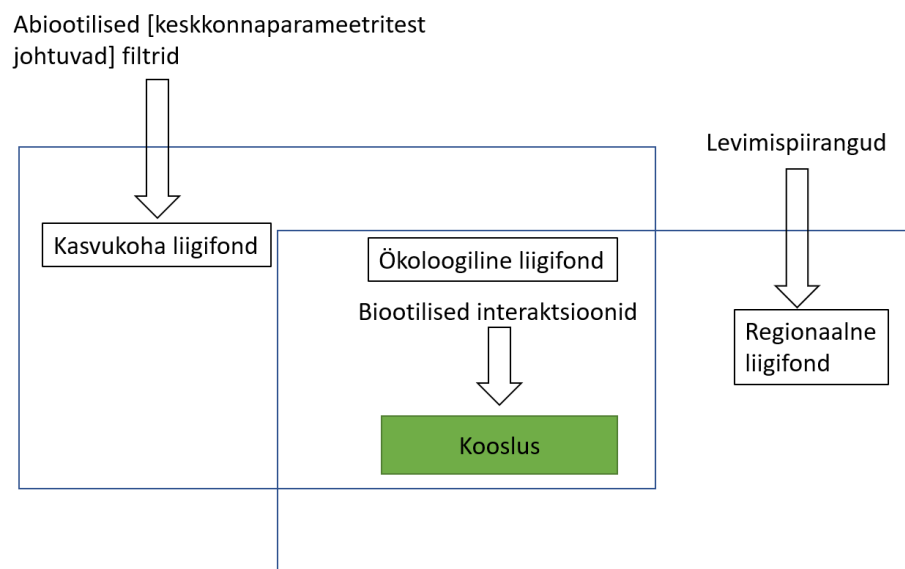


Figure 2.1: Koosluse kokkupanekut mõjutavad filtrid: levimis- ja keskkonnapiirangud ning biootilised interaktsioonid.

2.1 Koosluste koosseisu mõjutavad protsessid

1. **Levimispiirangud:** Liigid ei pruugi kooslusest puududa mitte seetõttu, et tingimused ei ole sobivad, vaid kuna nad ei ole kooslusesse jõudnud.
2. **Abioitilised filtrid:** Keskkonnaparameetrid (nt mullatüüp, niiskus, valgusrežiim) piiravad liikide hulka, kes antud kasvukohas füsioloogilises mõttes hakkama saavad (fundamentaalne nišš).
3. **Biootilised interaktsioonid:** Konkurents, mutualism, röövlus - piiravad (või soodustavad!) keskkonnaparameetritega sobivate liikide koosluses püsimist.
4. + **Liigiteke ja väljasuremine:** Mõjutavad regionaalse liigifondi kujunemist evolutsioonilises ajaskaalas. Selleks, et liik saaks kuskil liigifondis olla, peab ta põhimõtteliselt olemas olema.

Need ökoloogilised ja evolutsioonilised protsessid tingivad mustreid (liigirikkuse gradiendid, suktessioon, liigirikkuse-produktiivsuse korrelatsioon jne).

3 Koosluse kirjeldamine

Koosluse koosseise võib kirjeldada ja võrrelda erineva detailsusastmega:

- Liigirikkus
- Liikide suhteliste ohtruste jaotus
- Mitmekesisus
- Liikide vaheldumine
- Liikide suhteliste ohtruste vaheldumine

3.1 Liigirikkus, mitmekesisus

Liigirikkus (**S**) on kõige lihtsamini mõistetav koosluse kirjeldamise parameeter - koosluses esinevate liikide arv. Aga üks tal ole ka puudujääke, kas või liigi defineerimine - mis on liik? Samuti ei kirjelda liigirikkus kuidagimoodi seda, kuidas isendite arvukus koosluses jaotunud on.

Mitmekesisuse mõõdikud arvestavad lisaks liikide arvule ka liikide (suhtelisi) **ohtrusi** ja mõnel juhul ka liikide tunnuseid või fülogeneetilisi suhteid (funktsionaalne või fülogeneetiline mitmekesisus). Mitmekesisuse indeksid võimaldavad lisaks liikide arvule hinnata, kui ühtlaselt on eri liikide isendid koosluses jaotunud.

Kõige tavalisemad mitmekesisuse mõõdikud on

3 Koosluse kirjeldamine

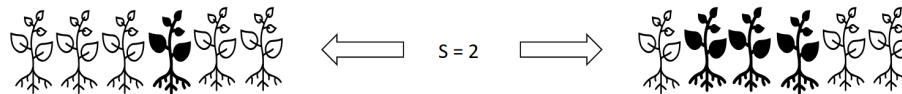


Figure 3.1: Liigirikkus (S) ei arvesta koosluse liikide ohtrussuhteid. Nii vasakulolev kahe liigiga (must ja valge) kooslus kui paremal olev kooslus on sama liigirikkusega, aga funktsionaalselt ilmselt küllaltki erinevad.

- **Shannoni indeks** (H' ; Shannon index, Shannon's diversity index, Shannon-Wiener index) - on tundlik nii liigirikkuse kui liikide ohtruse ühtluse suhtes.

Formaalselt väljendab **Shannoni indeks** määramatust juhuslikult valitud isendi liigilise kuuluvuse ennustamisel ja on defineeritud sedasi:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

Kus:

- H' on Shannoni indeks,
 - S on liigirikkus,
 - p_i on liigi i suhteline ohtrus koosluses,
 - \ln on naturaalogaritm.
- **Gini-Simpsoni indeks** ($1 - \lambda$; Gini-Simpson index) - annab suurema kaalu tavalisematele liikidele ning peegeldab eelkõige dominantsete liikide ohtrust.

Formaalselt väljendab **Gini-Simpsoni indeks** tõenäosust, et kaks juhuslikult kooslusest valitud isendit on eri liigist ja on defineeritud sedasi:

3.2 Koosluse kirjeldamise täielikkus

$$1 - \lambda = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

Kus:

- **1 - λ** on Gini-Simpsoni indeks),
- **S** on liigirikkus,
- **p_i** on liigi **i** suhteline ohtrus koosluses.

NB! Simpsoni indeks (; D, Simpson index) kirjeldab dominantsti, **mitte mitmekesisust!** See tähendab, Simpsoni indeks kirjeldab tõenäosust, et kaks juhuslikult valitud isendit on samast liigist, ehk kui Simpsoni indeks läheneb 1, on koosluses üks dominantne liik ja mida madalam on Simpsoni indeks, seda ühtlasem on koosluse liigiline koosseis.

Pange alati tähele, mida te arvutate!

Olgu siinkohal öeldud, et tegelikult ei kirjelda ei Shannoni indeks ega Gini-Simpsoni indeks tõelist mitmekesisust: vabatahtlikku lisalugemist mitmekesisusest - lugeda mõistlikkuse piirini.

3.2 Koosluse kirjeldamise täielikkus

Praktilises mõttes on liigirikkuse (ja sellest johtuvalt tegelikult ka mitmekesisuse) kirjeldamise puudujäägiks ka proovivõtu täielikkus (sampling completeness). Tavaliselt loendatakse ökoloogiliste uurimistööde käigus aja ja raha piiratuse tõttu liike teatud kindla pingutusega (olgu see pingutus kas taimede loendamiseks kulunud aeg, DNA sekveneerimissügavus ehk ühest proovist järjestatud DNA-lõikude arv, filtrist läbi lastud jõevee maht vms). Olenevalt liikide ühtlusest võime teatud ühtlase proovivõtupingutuse tulemusena saada ühest punktist parema kirjelduse kui teisest.

3 Koosluse kirjeldamine

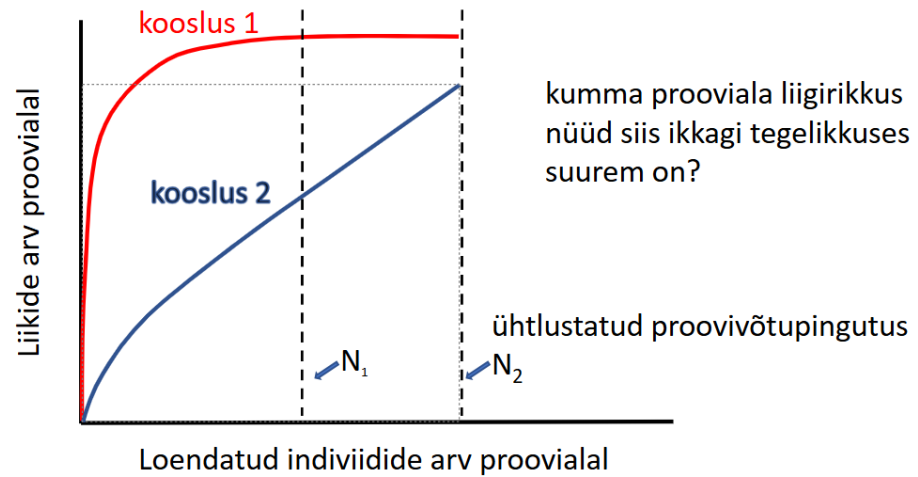


Figure 3.2: Kui proovivõtupingutuse N_1 puhul jääb mulje, et kooslus 1 on kaks korda liigirikkam kui kooslus 2, siis proovivõtupingutuse N_2 korral on liigirikkused küllalt sarnased. Kui liigirikkuse-loendatud indiviidide korrelatsioonikõverat mõtteliselt mööda x-telge edasi joonistada, võiks ennustada hoopis kolmandat olukorda

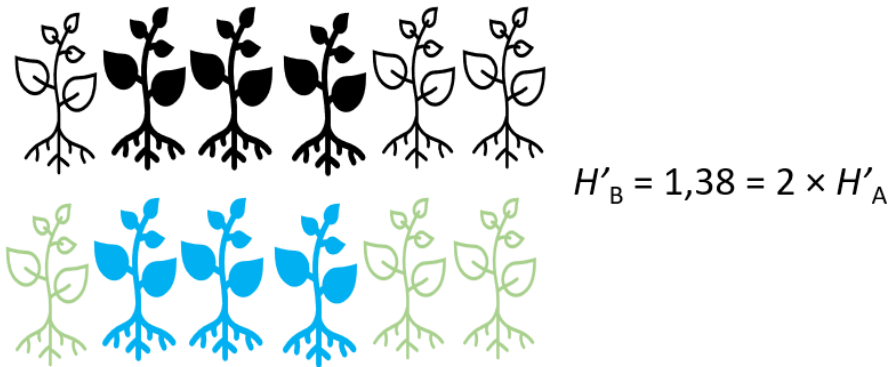
3.3 Mõõdikute intuiitsus

Shannoni ja Gini-Simpsoni (ja paljude teiste) indeksitega on veel üks iseloomulik häda. Oletagem, et (Shannoni näitel) meil on kahe võrdse ohtrusega liigiga kooslus A ning meil on kooslusest A kaks korda mitmekesisem kooslus B, mis on tekitatud sedamoodi, et, “korrutada” kooslus A kahega. Seega on meil kooslus A kahe võrdse ohtrusega liigiga ning kooslus B nelja võrdse ohtrusega liigiga. Kui arvutada mõlema koosluse kohta Shannoni indeks H' , ilmneb, et $H'_B = 2H'_A$.

A



B = 2 × A



Kõik väga ilus.

3 Koosluse kirjeldamine

Kui aga ohtrused pole võrdsed

A



$$H'_A = 0,45$$

B = 2 × A



$$H'_B = 1,14 \neq 2 \times H'_A$$



ilmneb, et $H'_B \neq 2H'_A$.

Miks see meid huvitab? Sest et kui kaks korda mitmekesisem kooslus (koosluses B oli mõlemal juhul kaks korda rohkem samade ohtrussuhetega liike kui koosluses A) ei ole alati kaks korda suurema mitmekesisuse indeksiga, siis **me ei saa erineva liigirikkusega koosluseid lineaarsel skaalal võrrelda!**

Kui võtta arvesse ka eelpool mainitud tõsiasja, et meile tuttavad mitmekesisuse mõõdikud ei kirjelda (vähemalt intuitiivselt) tõelist mitmekesisust,

tuleb appi võtta **transformatsioon** ja **ekstrapolatsioon**.

3.4 Hilli arvud

Hilli arvud (qD ; Hill numbers, effective number of species) on mitmekesisusemõõdikute perekond, mille abil on võimalik mitmekesisust väljendada **intuitiivselt** (ja matemaatiliselt korrektsemalt - nad on additiivsed(?)) (**doubling property**) ehk algset kooslust kahekordistades on ka indeksi väärtus kaks korda suurem). Hilli arvude omapäraks on **parameeter** q , mis väljendab dominantsetele liikidele antavat kaalu mitmekesisuse arvutamisel.

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}, \quad q \geq 0, \quad q \neq 1$$

Kus:

- qD on Hilli arv järku q (Hill number of order q),
- S on liigirikkus,
- p_i on liigi i suhteline ohtrus koosluses,
- q on Hilli arvu järk (order q)

Kui $q \rightarrow 1$, siis:

$${}^1D = \exp \left(- \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \right)$$

Hilli arv kirjeldab, mitu võrdse ohtrusega liiki peaks koosluses olema sell-eks, et liikide keskmine suhteline ohtrus võrduks kirjeldatavas koosluses

3 Koosluse kirjeldamine

mõõdetuga. Ehk teisisõnu, **Hilli arv näitab, mitu võrdse ohtrusega liiki annaks sama mitmekesisuse väärtuse.**

Juhtumisi:

- kui $q = 0$, siis
 ${}^0D = S$,
ehk **liigirikkus S** ,
- kui $q \rightarrow 1$, siis
 ${}^1D = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right) = \exp(H')$,
ehk **Shannoni eksponent $\exp(H')$** (Exponent of Shannon),
- kui $q = 2$, siis
 ${}^2D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} = \frac{1}{\lambda}$,
ehk **Simpsoni pöördindeks $1/\lambda$** (Inverse Simpson).

Mida kõrgem on parameeter q , seda vähem tundlik on indeks haruldastele liikidele!

Hilli arvud:

- koondavad levinud mitmekesisuse mõõdikud ühte süsteemi
- on intuitiivselt tõlgendatavad
- on võrreldavad erinevatel skaaladel
- on paindlikud - parameetrit q võib vastavalt küsimusele muuta

3.4.1 Proovime järele

Arvutame nelja erineva koosluse Hilli arvud 0 ... 3

```
suppressWarnings(suppressPackageStartupMessages(library(tidyverse)))
```


3.4 Hilli arvud

```
# Funktsioon Hilli arvu arvutamiseks
f_hill_number <- function(p, # p on liikide suhteliste ohtruste vektor,
                          q) { # q on Hilli arvu järk
  if (q == 1) { # erijuht kui q -> 1
    return(exp(-sum(p * log(p)))) # arvutame Shannoni eksponendi
  } else {
    return((sum(p^q))^(1 / (1 - q))) # arvutame Hilli arvu standardvalemiga
  }
}

# Funktsioon koosluse põhjal erinevate Hilli arvude arvutamiseks
f_hill_df <- function(from = 0, # q parameetri vahemiku algus
                     to = 3, # q parameetri vahemiku lõpp
                     by = 0.05, # mis sammuga me q väärtuste jada loome
                     a) { # liikide ohtruste vektor
  qs <- seq(from, to, by) # loome q väärtuste jada
  p <- a / sum(a) # liikide ohtrused suhtelisteks ohtrusteks
  t_df <- tibble(
    q = qs,
    D_q = map_dbl(qs, ~ f_hill_number(p, .x))
  )
  return(t_df)
}

# Arvutame Hilli arvud nelja erineva viie liigiga koosluse kohta
hill_df_1 <- f_hill_df(a = c(10, 10, 10, 10, 10)) # võrdsed ohtrused

hill_df_2 <- f_hill_df(a = c(10, 10, 10, 10, 10,
                           10, 10, 10, 10, 10)) # võrdsed ohtrused, 2x rohkem liike

hill_df_3 <- f_hill_df(a = c(40, 5, 5, 1, 1)) # selgelt domineeriv liik
```

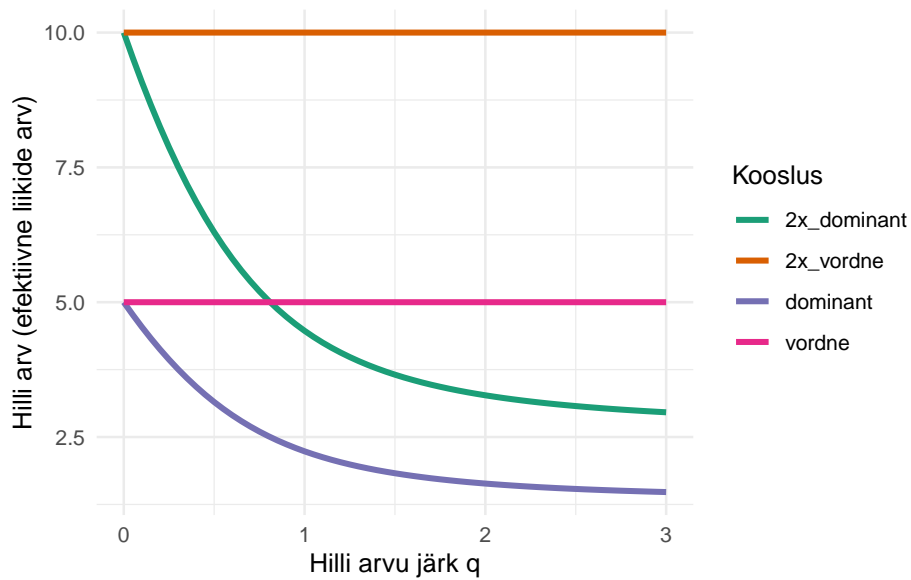
3 Koosluse kirjeldamine

```
hill_df_4 <- f_hill_df(a = c(40, 5, 5, 1, 1,
                             40, 5, 5, 1, 1)) # 2 selgelt domineerivat liik

# Paneme tabelid kokku:
hill_df <- bind_rows(
  hill_df_1,
  hill_df_2,
  hill_df_3,
  hill_df_4,
  .id = "kooslus"
) %>%
  mutate(kooslus = recode(kooslus,
                           "1" = "vordne",
                           "2" = "2x_vordne",
                           "3" = "dominant",
                           "4" = "2x_dominant"))

# Joonistame
ggplot(hill_df, aes(x = q, y = D_q, colour = kooslus)) +
  geom_line(linewidth = 1.2) +
  labs(
    x = "Hilli arvu järk q",
    y = "Hilli arv (efektiivne liikide arv)",
    colour = "Kooslus"
  ) +
  theme_minimal() +
  scale_colour_brewer(palette = "Dark2")
```

3.4 Hilli arvud



Olenemata Hilli arvu järgust q , on “kahekordistatud” koosluse puhul sama järku Hilli arv 2x suurem.

3.4.2 Kuidas käituvad Shannoni indeks ja Gini-Simpsoni indeks võrreldes Hilli arvudega

```
# Erinevad liigirikkused
S_values <- c(1, 2^(1:9))

# Funktsioon mitmekesisuse indekseid arvutamiseks
f_div <- function(S) {

  # Võrdsed ohtrused
  p_equal <- rep(1 / S, S)
```

3 Koosluse kirjeldamine

```
# Dominante 70%, teised võrdselt jaotunud
if (S == 1) {
  p_dom <- 1
} else {
  p_dom <- c(rep(0.9 / log(S, base = 2), log(S, base = 2)), rep(0.1 / (S - 1), S - 1))
}

t_tib <- tibble(S = numeric(),
               Kooslus = character(),
               Liigirikkus = numeric(),
               Hill_0 = numeric(),
               Shannon = double(),
               Hill_1 = double(),
               Gini_Simpson = double(),
               Hill_2 = double())

for (type in c("Võrdne", "Dominant")) {
  p <- if (type == "Võrdne") p_equal else p_dom

  H <- -sum(p * log(p)) # Shannon
  D1 <- exp(H)          # Hill järk 1
  GiniSimpson <- 1 - sum(p^2) # Gini-Simpson
  D2 <- 1 / sum(p^2)     # Hill järk 2

  t_tib <- bind_rows(t_tib,
                    tibble(
                      S = S,
                      Kooslus = type,
                      Liigirikkus = S,
                      Hill_0 = S,
                      Shannon = H,
                      Hill_1 = D1,
```

3.4 Hilli arvud

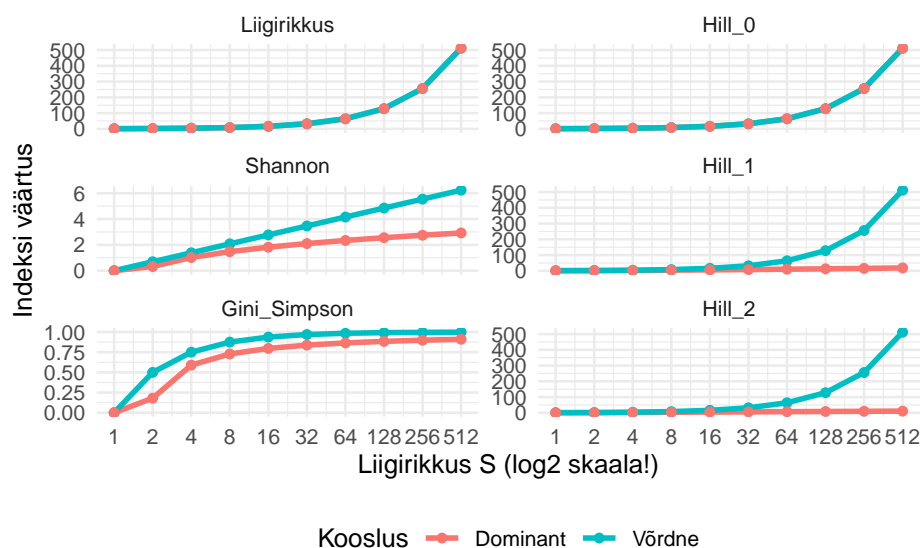
```
Gini_Simpson = GiniSimpson,
Hill_2 = D2
))
}
return(t_tib)
}

# Rakendame funktsiooni kõigi liigirikkuste peal
div_df <- bind_rows(lapply(S_values, function(S) {
  f_div(S)
}))

# Mudime joonise tegemise jaoks
div_long <- pivot_longer(div_df, cols = c(Liigirikkus, Hill_0, Shannon, Hill_1, Gini_Simpson),
  names_to = "Index", values_to = "Value") %>%
  mutate(Index = factor(Index, levels = c("Liigirikkus", "Hill_0", "Shannon", "Hill_1", "Gini_Simpson")))

# Joonistame
ggplot(div_long, aes(x = S, y = Value, colour = Kooslus)) +
  geom_line(linewidth = 1.1) +
  geom_point() +
  facet_wrap(~ Index, scales = "free_y", ncol = 2) +
  scale_x_continuous(trans = "log2", breaks = S_values) + # X-telg log2 skaalas
  labs(
    x = "Liigirikkus S (log2 skaala!)",
    y = "Indeksi väärtus"
  ) +
  theme_minimal() +
  theme(legend.position = "bottom")
```

3 Koosluse kirjeldamine



Hilli arvud kasvavad nii võrdsete ohtrustega koosluse puhul kui dominantliikidega koosluse puhul proportsionaalselt liigirikkusega - kui kooslust “korrutada” kahega, siis on ka Hilli arv 2x suurem. Shannon ja Gini-Simpson seda omadust ei ilmuta.

Pange tähele, et dominantse liigiga koosluste Hilli arvud kasvavad väga vähe (sest et efektiivselt on liike vähe!)

3.4.3 Hilli arvude ekstrapoleerimine

Hilli arvude matemaatilisest stabiilsusest tulenevalt on neil veel üks imeline omadus. Neid on võimalik teatavaid jaotusi kasutades **ekstrapoleerida**.

Võttes arvesse koosluses olevaid *singleton*’e ja *doubleton*’e ehk siis liike, keda on koosluses kas üks või kaks, on võimalik ennustada (teatavates

3.4 Hilli arvud

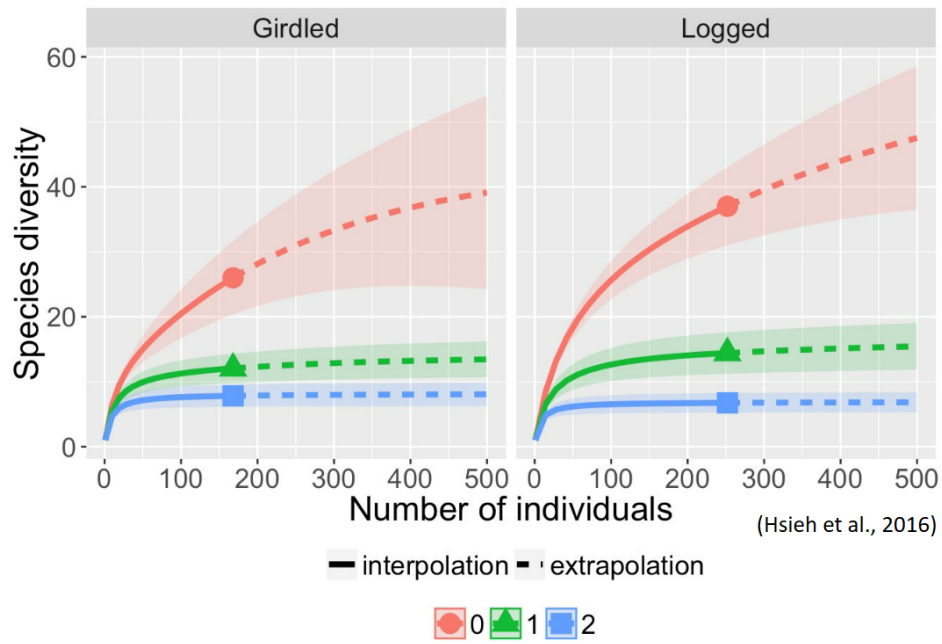


Figure 3.3: Hilli arve kasutades on võimalik matemaatiliselt ennustada, mis oleks mitmekesisus “täieliku” proovivõtupingutuse puhul - ehk siis kui me koosluse kõik liigid üles leiaksime

3 Koosluse kirjeldamine

usaldusintervallides), kui mitu liiki koosluses tõenäoliselt tegelikult on, st proovida eemaldada proovivõtu ebatäielikkusest tekkinud müra.

3.5 Ühtlus

Ühtlus (*evenness*) kirjeldab seda, kui ühtlaselt on liigid (biomassid, isendid, DNA-järjestused) koosuses jaotunud. Teisisõnu võimaldab ühtlus kui ühikuta parameeter võrrelda omavahel erineva liigirikkusega koosluste struktuuri.

Ühtluse mõõdikuid on mitmeid erinevaid, ühe näiteks saab ühtlust tule-
tada Hilli arvudest

$$E = \frac{{}^qD}{{}^{q-1}D}$$

Meenutage, kuidas käituvad erinevat järku Hilli arvud võrdsete ohtrustega koosluse puhul ja ebavõrdsete ohtrustega koosluste puhul. Mis puhul on Hilli arvu järkude kaudu tuletatav ühtlus suurim, mis puhul väikseim? Mis piirides E varieerub?

4 Ordinatsioon

Looduslikud kooslused on kompleksed ja mitmemõõtmelised (S-mõõtmelised; S - liigirikkus) üksused, iseäranis liigirikkad kooslused. Mitmemõõtmeliste nähtuste kirjeldamiseks ja võrdlemiseks tuleb abiks võtta ordinatsioon ja multivariaatanalüüs.

Ordinatsioonimeetodid aitavad mitmemõõtmelist ruumi “tasandada”, üritades leida väike arv telgi (vektoreid), mis korreleeruksid võimalikult hästi võimalikult paljude mitmemõõtmelise ruumi telgede variatsiooniga.

Kellel vaja kasutada, siis väga kena alguse erinevate meetoditega tutvumiseks saab **siit**.

5 Koosluste energeetiline struktuur

Kooslus saab olla struktureeritud ka energiavoogude mõistes. Primaarproduktendid assimileerivad päikeseenergia abil süsiniku, mille energia kulgeb herbivooride kaudu näiteks kiskjateni ja lagundajateni.

Elusorganismid moodustavad **biomassi**, mida mõõdetakse kas energia, kuivmassi või süsinikuhulgana pindalaühiku kohta. Enamiku sellest biomassist moodustavad maismaal taimed ja veeökosüsteemides enamasti vetikad, kuna nemad tegelevad primaarprodukttsiooniga.

- Koosluse/ökosüsteemi **kogu primaarprodukttsioon** (*GPP*; *gross primary production*)- toodetud biomassi hulk pindalaühiku kohta ajaühikus ($\text{nt } \text{kg} \times \text{ha}^{-1} \times \text{aasta}^{-1}$)
- **Netoprimaarprodukttsioon** (*NPP*; *net primary production*) - kogu primaarprodukttsioon miinus autotroofne (taimede/sinivetikate/.. poolt toime pandav) respiratsioon (ehk elutegevuseks kulunud energia)
- **Sekundaarprodukttsioon** (*secondary production*) - heterotroofse biomassi kasv pindalaühiku kohta ajaühikus
- Ökosüsteemi **netoprodukttsioon** (*NEP*; *net ecosystem production*) - kogu primaarprodukttsioon miinus kogu respiratsioon

Need energiavood liiguvad ökosüsteemis troofiliste tasemete kaudu. Mida suurem on primaarprodukttsioon, seda suurem on sekundaarprodukttsioon, üldreeglina on iga järgmise troofilise taseme produkttsioon $\frac{1}{10}$ eelmisest tasemest.

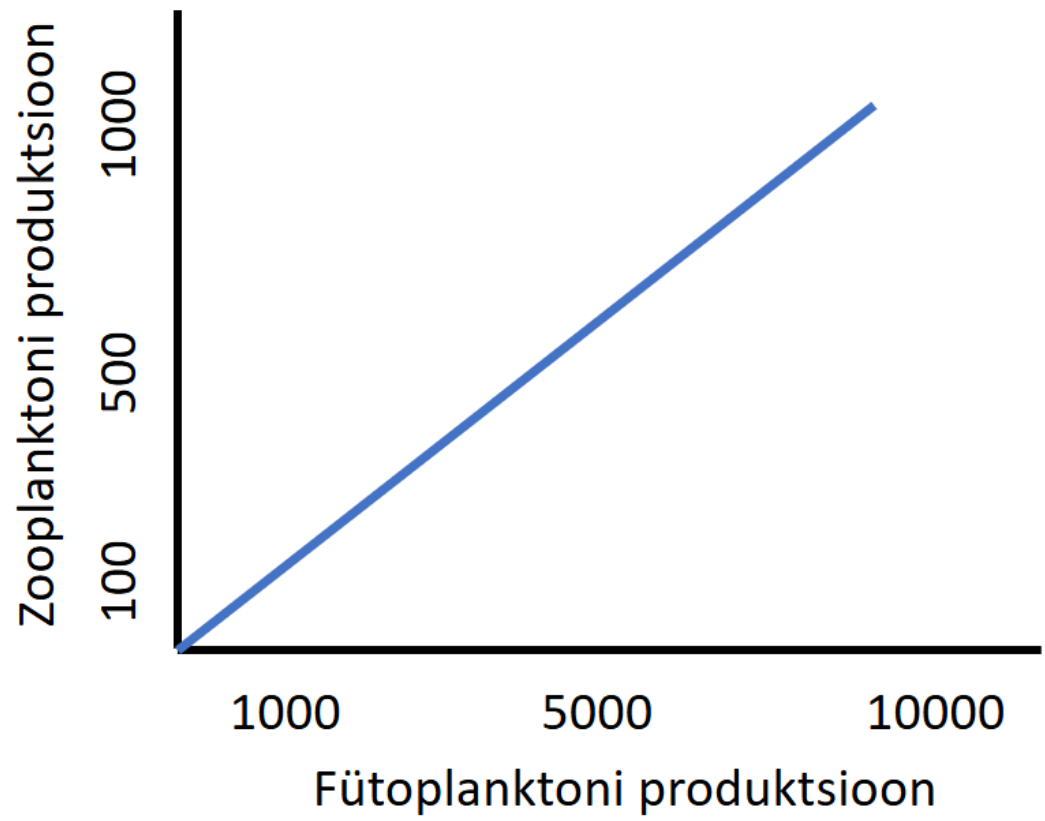


Figure 5.1: Reeglina on iga troofilise taseme produktsioon 1/10 eelmise taseme produktsioonist

5.1 Troofiline püramiid

1:10 reeglit järgides peaks seega koosluse energeetiline struktuur välja nägema selline:

„The weight of all predators must always be much lower than that of all food animals, and the total weight of the latter much lower than the plant production“

Lindeman 1942

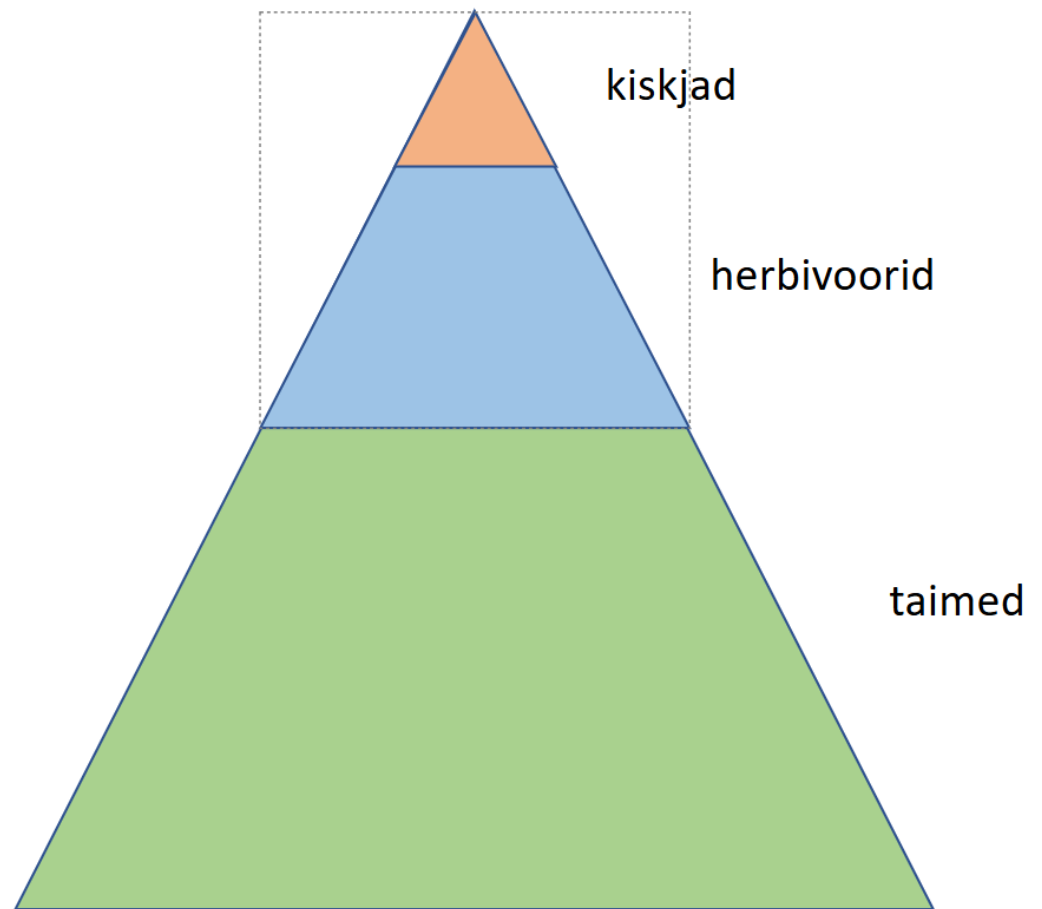


Figure 5.2: Ideaalne troofiline püramiid