

Ökosüsteemide toimimine ja kaitse (LTOM.01.006)

Siim-Kaarel Sepp

02 2026

Ökosüsteemide toimimine ja kaitse (LTOM.01.006)

Materjalid PDF formaadina

Positiivsed interaktsioonid

Nimetagem positiivseteks liikidevahelisteks interaktsioonideks selliseid, kus üks liik saab teise liigi olema-solust kasu ning teisel liigil on, kui mitte ka hea, siis vähemalt ükskõik. Nagu ökoloogias tavaks, kätkevad needsamad positiivsed interaktsioonid palju erinevaid (ülemineku)vorme.

Sellegipoolest võime proovida positiivseid interaktsioone lahterdada kas:

- **Kohasuse netokasu** poolt ehk kuidas mõjutab interaktsioon liigi A ja B fitnessi:
 1. **Mutualism** (+ / +) - mõlemad liigivad saavad netokasu ning nende mõlema kohasus kasvab.
 2. **Kommensalism** (+ / 0) - kasu saab üks liik, kuid teisele liigile (nii positiivne kui negatiivne) mõju puudub
- või hoopis (evolutsionilise) **mehhanismi poolt**:
 1. **Fasilitatsioon ehk soodustamine** *sensu* @callaway2010 - ühe liigi (elupuhune) positiivne mõju teisele liigile. Fasilitatsiooni puhul peetakse positiivse mõju all silmas peamiselt elukeskkonna muutmist (meenutagem ka ökosüsteemi insenere). *Aga mitte ainult..*
 2. **Mutualism** - kahesuunalise tugeva evolutsionilise (retsiprookne koevolutsioon) taustaga liikidevaheline suhe, kus netokasu saab kumbki osapool ning mõlemale rakendub valikusurve interaktsiooni hoida.

Fasilitatsioon ehk soodustamine

NB! INGLISKEELSES TÄHENDUSVÄLJAS (ERITI TAIMKATTETEADUSEVÄLISELT) MÖISTETAKSE TERMINIT FACILITATION TIHTIPEALE LIKIDEVAHELISE POSITIIVSE INTERAKTSIOONINA SENSU LATO.

Praeguse kursuse kontekstis käitleme **fasilitatsiooni** *sensu* @callaway2010. **Fasilitatsioon** on mit-tetroofiline (elupuhune) positiivne interaktsioon, kus üks liik soodustab läheduses elava liigi elumust, kasvu või paljunemist ise kahju kannatamata.

Wherever lack of precipitation prevents a continuous cover of vegetation in Southern California, the dependence of certain annuals upon the presence of specific shrubs becomes evident.

(Went, 1942)

Teisisõnu - erinevalt mutualismist on fasilitatsioon sageli **ühesuunaline** (+/0) või asümmeetriline suhe, kus soodustav (fasiliteeriv) liik ise ei pruugi kasusaajast otsest kasu saada (nt suur puu pakub varju, aga ei "vaja" varjus kasvavat rohttaime). Sealjuures ei tähenda fasilitatsiooni elupuhusus seda, et ei toimiks evolutsionilised protsessid (st valik) - kasusaajal on kindlasti mõistlik evolutsioneeruda kasu paremini saama!

Toimemehhanismid

Fasilitatsioon toimib peamiselt kahel viisil:

1. **Otsene fasilitatsioon** toimub siis, kui fasiliteeriv (ehk soodustav) liik moduleerib omaenda füüsikalise-keemilist keskkonda nii, et sellest saavad kasu teised liigid. Üks liik leeendab teiste liikide **abiootilist stressi**.
2. **Kaudne fasilitatsioon** leibab aset, kui ühe liigi olemasolu koosluses vähendab teistele liikidele avalduvat **biootilist** survet, olgu see surve siis näiteks röövlus või konkurents (*näiteks kas või sihitu konkurentsiahel ehk kivi-paber-käärid-süsteem*).

Põetajataimed (*nurse plants*)

Klassikaline näide fasilitatsioonist on **põetajataimed**. Põetajataim on koosluses “kanda kinnitanud” taim (tavaliselt puitunud taim), kes loob enda võras ja selle all soodsa mikrokliima, võimaldades kasvukoha abiootiliste (või biootiliste!) tingimustega muidu häätta jäävatele teistel (taime-)liikidel püsima jäädva.



Figure 1: **Fasilitatsioon Püreneedes:** põõsakujuline ja väga kurjade okastega libliköieline *Echinospartum horridum* (hisp *Erizón*, torkav leetpõõsas) pakub varju (ja lämmastikku) näiteks män-niseemikule.

Põetajataimede võivad pakkuda tervet hulka erinevaid hüvesid @filazzola2014 järgi:

- Püüab tuule või veega levivaid seemneid
- Varjupaik ja/või toiduallikas seemneid levitavatele loomadele
- Tugistruktuur
- Aitab kaasa huumusetekkele
- Soodustab mulla mikroorganisme
- Suurendab mullaniiskust, toitainete- ja hapnikusisaldust
- Reguleerib mullareaktsiooni
- Reguleerib UV kiirgust ja temperatuuri
- Vari tuule, vihma ja lume eest
- Kaitse herbivooride vastu
- Soodustab tolmeldamist
- Muudab assotsieerunud taimede ruumilist jaotust
- Soodustab fülogeneetiliselt kaugete liikide koosseissteerimist
- ...

Fasilitatsiooni esinemissagedus ja olulisus ökosüsteemis sõltub sellest, kui soodsad on keskkonnatingimused. @bertness1994 sõnastatud **stressigradiendi hüpotees** (*Stress Gradient Hypothesis*):

- **Ebasoodsates tingimustes** (kõrbed, soolakud, mäestikud) domineerib liikidevahelistes suhetes **fasilitatsioon**, sest abiootiline stress on peamine limiteeriv faktor. Liigid vajavad üksteise abi ellujäämiseks.
- **Soodsates tingimustes** (parasvöötme viljakad niitud, vihmametsad) domineerib **konkurents**, sest ressursse on ellujäämiseks piisavalt ja peamiseks piiravaks faktoriks on ruum ja valgus, mille pärast tuleb võidelda.

Ontogeneetiline nihe

Eelnev pildinäide Püreneedes toimuvast fasilitatsioonist liblikõielise puhma poolt on klassikaline ka teises mõttes. Liblikõieline *erizón* pakub seemikutele nii mehaanilist kaitset Püreneede suhteliselt intensiivse karjatamissurve eest (taim on tõesti õudust tekitav!), kaitset ekstreemsete temperatuuride eest ja rikastab liblikõielisena vaest mäestikumulda veel lämmastikugagi.

Aga kui vaadata pikemat suktsessioonilist pilti, siis:

1. *Erizón* koloniseerib näiteks põlenud kasvukoha
2. Männiseeme langeb kurja põõsa alla, idaneb ja kasvab õndsas rahus
3. Mänd kasvab põõsast kõrgemaks
4. Mänd varjutab põõsa ja põetajataim lõpuks sureb
5. Tekib männimets

Mis juhtus? Fasilitatsioon (+ / 0) suhe transformeerus soodustatud taime ontogeneesi käigus tugevaks konkurentsiks (- / -), kusjuures tubli ja abivalmis leetpõõsas tõrjutakse konkurentsi käigus üldse välja!

Mutualism

Erinevalt niisama fakultatiivsetest suhetest on mutualism kooselu, mis on mõlemale osapoolele kasulik. Nagu juba enne mainitud, on toimub mutualismi puhul valikusurve mõlema osaleva liigi suhtes. Seda nimetatakse reitsiprookseks koevolutsiooniks ehk olukorraks, kus mõlemale liigile rakenduv valikusurve soosib mutualistliku suhte hoidmist.

Või siiski?

Nimelt on ka mutualismi puhul võimalik interaktsiooni paigutada mitmele eri gradiendile. Mutualismi saab jagada:

- **Obligaatne või fakultatiivne:**

- *Obligaatse mutualismi* puhul sõltub osalevate liikide ellujäämine täielikult teineteisest, sealjuures võib obligaatsus olla sümmeetrisiline (mõlema liigi ellujäämine on tihedalt seotud mutualistliku partneri olemasoluga) või asümmeetrisiline (eluliselt sõltub mutualistlikust partnerist ainult üks osapooltest).

Sümmmeetrisel obligaatse mutualismil ehk tuntuim näide on viigipuud ja neid tolmedavad herilased- viigipuu õisik on täiesti kinnine ja tema vilju ei tolmeda ükski muu ussi- ega püssirohi peale ülispetsialiseerunud herilase, kes ronib õisiku sisse munema ja kelle vastsed saavad vastutasuks kaitse ja toidu.

Asümmeetrisel obligaatse mutualismi näiteks võiks tuua meriroosi ja meriroosahvena (*clownfish*). Meriroosahven siseneb ilma meriroosi kaitsvate kombitsate (millega kala ennast aegapidi harjutab) varju otsimata kiiresti toiduahela ülemistesesse lülidesse, samas kui meriroos, keda kala küll natukene parasiitide ja meriroosi söövate teiste kalade eest kaitseb, saab elatud ka ilma meriroosahvenata.



- *Fakultatiivse mutualismi* puhul jäavad interaktsiooni potentsiaalsed osapooled ellu ka iseseisvalt - iseasi, mis elu see ka on. Selle näiteks viks tuua näiteks lehetäid ja sipelgad, kelle suhe on selgelt mutualistlik - sipelgad saavad kvaliteetset süsinikku ja lehetäid kaitset, aga kumbki osapool saab elatud ka ilma teiseta.

- **Spetsialiseerunud või mittespetsialiseerunud:**

- *Spetsialiseerunud mutualismi* puhul on kas üks või mõlemad osalevad liigid partnerile kitsalt spetsialiseerunud. Klassikaline näide on pikakannuseline komeetkäpp *Angraecum sesquipedale* ja temaga ülispetsiifiliselt koevolutsioneerunud, 30 cm pika londiga suru *Xanthopan morgani*.



- *Mittespetsialiseerunud mutualismi* puhul säärast spetsialiseerumist ei toimu. Selle näiteks on taimede ja arbuskulaarmükoriissete (AM) seente vaheline interaktsioon. Üks taimeliik (või isegi isend) võib mutualistliku suhte moodustada mitme erineva AM seeneliigiga ning üks AM seene liik (või isend) võib olla samaaegselt seotud mitme eri taimeliigiga.

Olgu siinkohal mainitud, et mida aeg edasi, seda rohkem peetakse ökoloogiateaduses spetsialiseerumist mitte binaarseks (on või ei ole) tunnuseks, vaid spetsialiseerumine on asukoht liikidevaheliste interaktsioonide toimumise **tõenäosuslikul gradiendil**.

- **Vahetatava ressursi järgi:**

- *Toit - troofiline mutualism* - suhe, kus partnerid osalevad (komplementaarselt) toitainete ja süsivesikute hankimises ja/või tootmises
- *Kaitse - kaitsemutualism* - suhe, kus üks liik vastutasuks toidu ja/või varjupaiga eest kaitseb teist liiki tolle vaenlaste vastu
- *Transport - levimismutualism* - suhe, kus üks liik aitab teisel liigil levida, saades ise vastutasuks toitu

Pange tähele, et üldiselt on ühe osapoole saadav tulu pea alati seotud toiduga, erinevus seisneb selles, mida saab vastu teine interaktsiooni osapool.

Ekspluatatiivne suhe

Lihtne on kõikide nende näidete peale mõeldes arvata, et mutualism on loomult heatahtlik suhe - tee head ja head tehakse sulle. Tegelikult võiks mutualismi siiski vaadelda kui retsiprookset ekspluatatsiooni ehk vastastikust ärakasutamist, kus kumbki partner saab netokasumi.

Mesilane ei tolmelda, ta käib söömas.

parasitism	kommensalism	mutualism
------------	--------------	-----------

Netokasum sõltub sellest, mis hinnaga on kummalegi osapoolle tema poolt äraantav ressurss (näiteks fotosünteetiliselt fikseeritud süsinik), ning sellest, kui piirav on partneri poolt saadud ressurss (näiteks mullast hangitud fosfaat). Sestap ujuvad säärased interaktsioonid pidevalt gradiendil, mille teises otsas on parasitism.

Troofiline mutualism

Nagu eelpool mainitud, on enamiku mutualistlike suhete puhul ühe osalise poolt saadav kasu toit. *Troofiline mutualismi* puhul saavad (peamiselt) toidu või energiaga seotud kasu mõlemad interaktsiooni osapooled.

Üks osapool on sageli spetsialiseerunud energia hankimisele (näiteks fotosünteesi teel) ning teine spetsifiliste mineraalainete või muude ressursside kättesaadavaks tegemisele.

Sümbioos

Et just troofilise mutualismi puhul on kõige sagedamini juttu ka sümbioosist, olgu siinkohal lahti seletatud sümbioosi mõiste.

- @begon2021: *Symbiosis* ('living together') is the term for such close physical associations between species, in which a 'symbiont' occupies a habitat provided by the body of a 'host'. Mutualists are sometimes symbionts, but mutualists need not be symbionts. For example, plants often gain dispersal of their seeds by offering a reward to birds or mammals in the form of edible fleshy fruits, and many plants assure effective pollination by offering a resource of nectar to animals that visit their flowers. These are mutualistic interactions but they are no symbioses. Likewise, commensalisms may or may not be symbiotic; sucker fish in the family Echeneidae are adapted to hitch a ride on sharks and are symbiotic commensals, in contrast to the many commensal species inhabiting reefs that have no intimate physical connection to the coral species that build them.

- Kunagi ilmavalgust nägevas ökoloogiaõpikus (Semchenko, *isiklik korrespondents*, 2025): Termin **sümbioos** (*symbiosis*) tuleneb kreekakeelsest sõnast „σύμβιοσις“ (*sümbioosis*), mis tähendab kooselu. Vanemas bioloogilises kirjanduses tähistati sellega igasugust kahe organismi pidevat intiimset koos elamist, sõltumata kasust või kahjust, mida üks või teine pool sellest sai. Ajapikku hakkas termin tähistama kahepoolset kasulikku ehk mutualistikku kooselu laias mõistes. Näiteks tähistas sümbioos vanemas ökoloogilises kirjanduses sisuliselt kogu mutualismi tänapäevases mõistes. Tänapäeval mõistetakse sümbioosi all siiski peamiselt välimatut süvakooselu – olukorda, kus üldjuhul mutualistikud organismid elavad pikajaliselt koos, tehes seda sageli ühes ja samas kehas. Kusjuures vähemalt üks neist organismidest on üldjuhul selline, et ilma teisega sümbioosis olemata polegi ta võimeline eksisteerima. Üldmõisteks igasuguste positiivsete interaktsioonide jaoks on praeguseks kujunenud mutualism, ning sümbioos on üks selle alamtüüpe.

Kuivõrd pideva intiimse kooselu puhul on reeglina üks liik oluliselt väiksemate mõõtmetega kui teine, tehakse osapooltel vahet, nimetades suuremat **peremeheks** (*host*) ja väiksemat **sümbiondiks** (*symbiont*). Sümbiondiks on reeglina ainurakne organism (bakter, protist, ainurakne rohevettikas), või seen, kes võib olla nii ainu- kui hulkarakne. Sümbioni mõju peremeesorganismile ei pruugi olla siiski alati positiivne, vaid võib olla ka neutraalne või negatiivne, sõltuvalt interaktsiooni kontekstist ja ka tõlgendusest. Mutualistikke interaktsioone, seejuures eriti sümbiootilisi saab tõlgendada kui paratamatut vastastikku parasitismi. Kuna igal elusorganismil on väga palju interaktsioone, ning neist suure osa moodustavad interaktsioonid nugilistega, siis sümbioos võibki olla arenenud sedalaadi

Giants of prehistory – the age of antagonism!

Name	Nationality	Lifespan	Age
Anton de Bary (symbiosis)	German	1831-1888	57
Albert B Frank (mycorrhiza)	German	1839-1900	61
Franciszek Kamienski (Monotropa mycorrhiza)	Polish	1851-1912	62
Robert Hartig (Hartig Net)	German	1839-1901	62
Carl Nägeli (1 st description of arbuscular mycorrhiza)	Swiss	1817-1891	74
S Riessek (1 st account of orchid mycorrhiza)	Austrian	1819-1871	53
Noël Bernard (details of orchid mycorrhiza)	French	1874-1911	36

Average age: 58

Giants of history – the age of mutualism!

Mycorrhiza type	Name	Nationality	Lifespan	Age
AM fungi	Barbara Mosse	British	1919-2010	90
	Geoff Baylis	New Zealand	1912-2013	100
Ectomycorrhiza	Elias Melin	Swedish	1889-1979	90
	Jim Trappe	American	1929-????	93+++
Ericoid mycorrhiza	Jack Harley	British	1911-1990	79
	Lewis Knudson	American	1884-1957	74
Orchid mycorrhiza	Hans Burgeff	German	1883-1976	93

Average age: 88

Mutualism > Antagonism ($P=0.0002$; $t=2.20$; $df=10$)



Figure 1: Sir David Read, tänapäevaste mükoriisauuringute *grand old man*, armastab oma ettekannetes võrrelda teadlasi, kes eeldasid, et taimedes leiduvad seenestruktuurid on parasiitsed (ülemine slaid), nendega, kes tööstasid sümbiotide mutualistiku rolli (alumine slaid). Tuleb välja, et mutualism on igas mõttes kasulikum kui antagonism - ka uurija elueale ($p < 0.001$)!

vastastikustest suhetest, mis algsest olid negatiivsed, ent mille käigus on osapooled arenenud üksteist oma kasuks ära kasutama, pöörates seeläbi interaktsiooni märgi miinusest plussi.

Antud kursuse kontekstis sooviks jäädä pisut konkreetsemale arvamusele: **sümbioos** on füüsiliselt integreeritud kooselu erinevat liiki organismide vahel [**punkt**]

Sümbioos ei ole mutualismi alatüüp, kuna samamoodi võib sümbiont (ehk peremehega intiimselt, füüsiliselt integreeritult koos elav liik) olla nii parasiit, kommensalist kui ka mutualist. Ärgem ajagem segamini kooselu “väljanägemist” interaktsiooni olemuse ning sellele rakenduva valikusurvega!

Maismaaökosüsteemide peamisi troofilisi mutualisme toimub mullas. Kui koolilaps õpib, et taimel on juur ja ta toitub autotroofselt, siis meie juba teame, et pea alati on taimed tihedalt seotud mitmesuguste oma elutegevuseks vajalike mikroorganismidega.

Mükoriisa

Mükoriisa on seene ja taimejuure *diferentseerunud* kooseluline vorm, kus taim ja seen on vastastikku kasulikus, mutualistikus ning sümbiootilises suhtes. Mükoriisat moodustab umbes 250 000 maismaataimeliiki (90% taimedest) ning umbes 50 000 seeneliiki (0,5 - 10% seentest).

Table 1: @vanderheijden2015 põhjal

Mükoriisatüüp	Taimerühmad	Taimeliike	Seeneliike (eel-datavasti)
		Seenerühmad	
Arbuskulaarne mükoriisa (AM)	Rohundid, kõrrelised, paljud puittaimed, kõder- ja maksasamblad	200 000	<i>Glomeromycotina</i> 300 – 1 600
Ektomükoriisa (EcM)	<i>Pinaceae</i> ja katteseemnetaimed (peamiselt parasvöötme piud-põosad), mõned maksasamblad	6 000	<i>Basidiomycota</i> , 20 000 <i>Ascomycota</i>
Orhidoidne mükoriisa (OrM)	<i>Orchidaceae</i>	20 000 – 35 000	<i>Basidiomycota</i> 25 000
Erikoidne mükoriisa (ErM)	<i>Ericaceae</i> , mõned maksasamblad	3 900	<i>Ascomycota</i> , > 150 (<i>Basidiomy-</i> <i>cota</i>)
Mittemükoriisad taimed (NM)	<i>Brassicaceae</i> , <i>Crassulaceae</i> , <i>Orobanchaceae</i> , <i>Proteaceae</i>	51 500	

Interaktsiooni käigus tekivad seene- ja taimejuurerakkude ühisstruktuurid, mille kaudu toimub orgaanilise süsiniku transport taimest seende ning vee ja mineraalainete transport seenest taime. **NB!** See on nii-öelda standarddefinitsioon - tegelikult osaleb mükoriisa ka näiteks patogeenide vastases kaitses jne. Mükoriisaseened elavad mükoriisatüübist sõltuvalt taimejuure koorkihis, juurte pinnal või juureepidermi rakkude ümber - teine ots mullas.

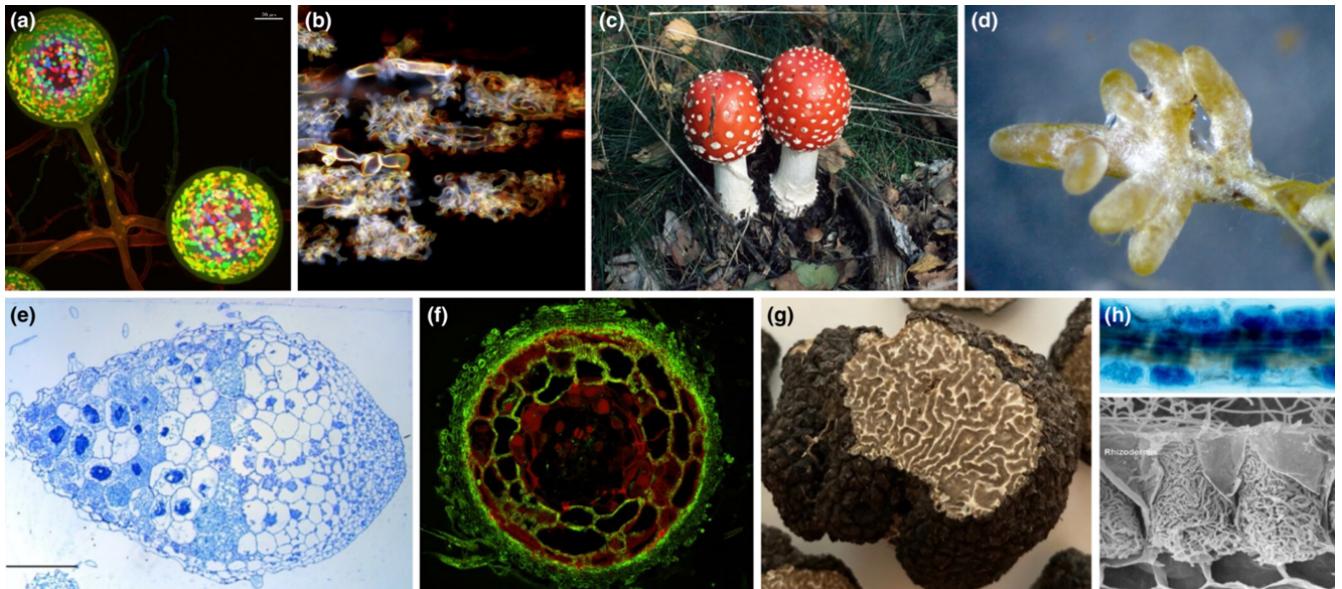


Figure 2: [@martin2024] Typical structures of various types of mycorrhizal symbioses. (a) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) spores of *Rhizophagus irregularis* containing hundreds of stained nuclei; photo courtesy of Vasilis Kokkoris (Vrije Universiteit, Amsterdam). Nuclei are visible due to staining with SYTO 13 Green Fluorescent nucleic acid dye. Each image is the result of c. 300 z stacks (0.35- m intervals) visualized using confocal laser scanning microscopy. Bar, 20 m. (b) AMF arbuscules in lettuce root cells colonized by an unknown species of native AMF. Hyphal threads were stained with WGA-Alexa Fluor 488, a chitin stain, and visualized using confocal laser scanning microscopy; photo courtesy of Jen McGale and Uta Paszkowski (University of Cambridge). (c) Fruiting body of the ectomycorrhizal fly agaric *Amanita muscaria*; photo courtesy of Marcel van der Heijden. (d) Ectomycorrhizal roots formed between the ectomycorrhizal mate bolet *Xerocomellus pruinatus* and pine ($\times 40$ magnification); photo courtesy of Marc Buée (INRAE). (e) Protocorms of the germinating orchid *Serapias vomeracea* colonized by hyphae of the mycorrhizal fungus *Tulasnella calospora*. Only the plant cells in the basal part of the orchid protocorm (left) contain mycorrhizal fungal coils, whereas the apical part of the protocorm (right) with the plant apical meristem is not colonized. The dark blue structures in some of the colonized protocorm cells correspond to partially collapsed (and consumed) fungal coils that deliver carbon and nutrients to the orchid protocorm (Perotto & Balestrini, 2023). Bar, 250 m. Photo courtesy of Silvia Perotto (Università di Torino). (f) Cross-section of a root of *Pinus sylvestris* colonized by the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. All typical features of the ectomycorrhizal symbiosis are shown, including a loose external mantle, aggregated internal mantle, and Hartig net encasing epidermal and cortical root cells. Fungal hyphae are stained in green with WGA-Alexafluor 488, while root cells are stained in red by propidium iodide (Bar, 50 m; photo courtesy of Maira de Freitas Pereira (INRAE)). (g) Ascocarp of the truffle *Tuber macrosporum*; photo courtesy of Janis Rogenmoser (University of Zurich). (h) Overview of root cells of *Erica carnea* colonized by hyphae of an ericoid mycorrhizal fungus stained in blue (top panel), and an electron micrograph showing *Pyrola minor* cells containing a large number of fungal hyphae forming pelotons; photo courtesy of Rosmarie Honegger (University of Zurich).

Mükoriisa on klassikaline troofiline mutualism. Taim seob fotosünteesi käigus atmosfäärist süsinikku ja toodab energiarikkaid suhkruid. Kuna seened on heterotroofid ja fotosünteesida ei suuda, saavad nad oma elutegevuseks vajaliku süsiniku taimelt – sageli loovutab taim seenele kuni 30% oma fikseeritud süsinikust (ja pakub suhteliselt stabiilset elukeskkonda juures/juure peal). Vastutasuks toimib seeneniidistik taime juurestiku pikendusena. Seenehüüfid on oluliselt peenemad kui taime juurekarvad, suutes tungida mullapoorigesse, kuhu taim ise ei ulatu, ning teha makrotoitained, näiteks fosfori ja lämmastiku, taimele paremini kättesaadavaks. Lisaks toitainetele võib seen varustada taime veega ning pakkuda kaitset teatud patogeenide ja raskmetallide eest.

Mükoriisse interaktsiooni moodustumine nõuab päris pikka biokeemilist signaaliseerimisrada, mis on evolutsioonis tõenäoliselt tekkinud taime- ja seenepoolse vastastikkuse keele “äraõppimisena”.

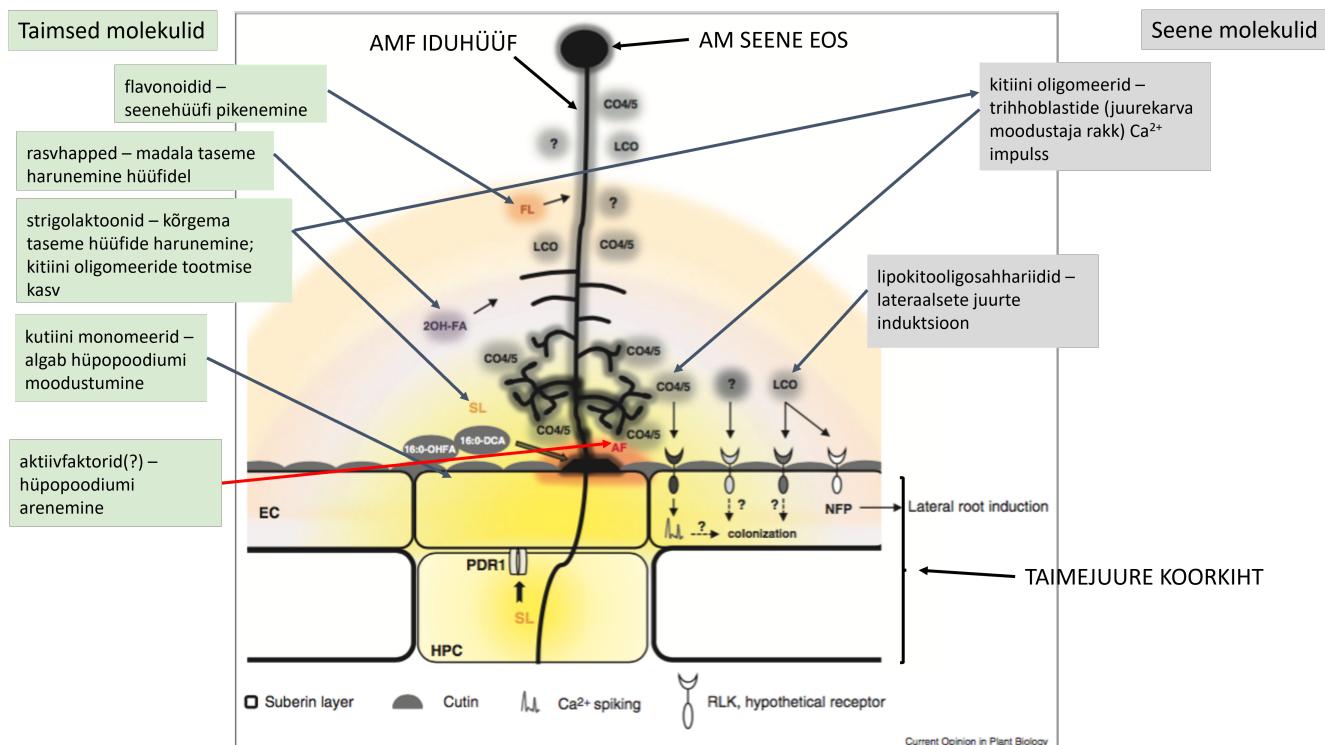


Figure 3: @nadal2013 järgi

Nimelt on näiteks arbuskulaarmükoriisa puhul näidatud, et seened on ära õppinud taimede stressivastusega (näiteks toitainetevaegusega) seotud hormoone tõlgendama signaalina mükoriisa moodustamiseks.

Roll ökosüsteemides

Mükoriisa moodustamine mõjutab taimede produktiivsust/kohasust ja seekaudu ka taimekoosluste elurikkust. Samamoodi on mükoriisne sümbioos (ja mükoriisaseened oma struktuuridega) väga olulisel kohal lämmastiku- (N), fosfori- (P) ja süsiniku- (C) ringes (ja talletamises).

Mükoriisa osatähtsus on suurim metsades. Boreaalsetes metsades võivad EcM seened transportida enamiku taimele vajalikust lämmastikust (N), eriti toitevaestes muldades. Rohumaadel seisneb mükoriisa (AM) tähtsus taimekoosluse koosseisu ja liigirikkuse moduleerimises, mitte nii väga biomassiproduktsionis.

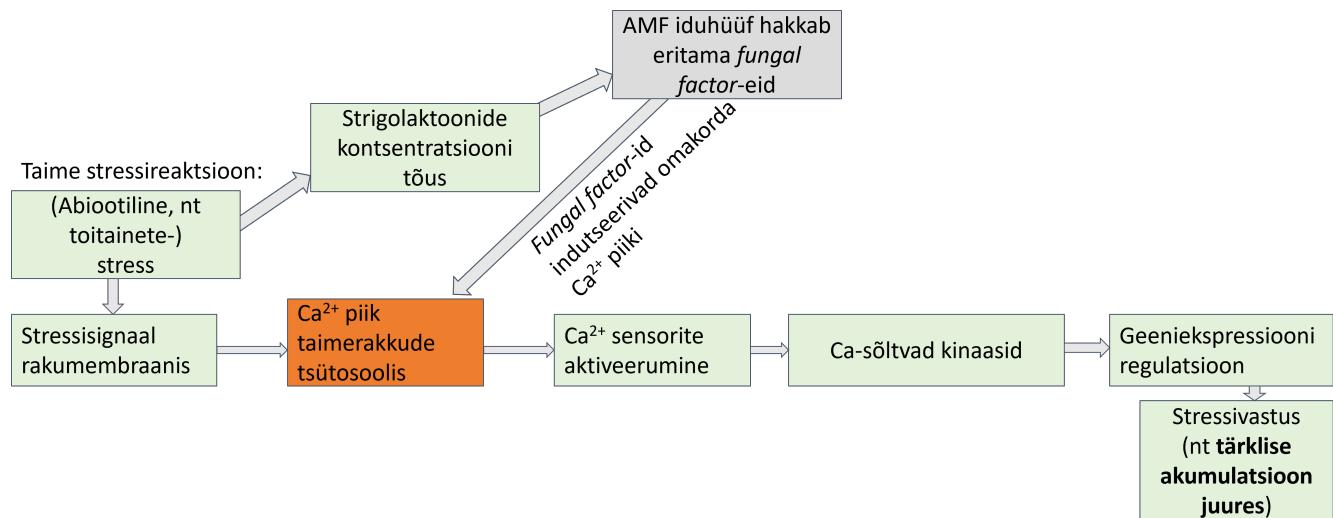


Figure 4: Arbuskulaarmükoriisse sümbioosi osapooled on koevolutsiooni käigus õppinud partneri signaalradasi ise kasutama. Taime stressireaktsioon toitainetevaegusele kutsub esile nii mükoriisaseenel vajalike toitainete akumulatsiooni juures (ehk seenele kättesaadavas osas). Seen omakorda võimendab taime stressivastust - kas ta teeb seda taime aitamiseks, see jäägu igaühe enda rikutuse tasemel arvamiseks.



Figure 5: Mükoriisased taimed domineerivad pea kõikides ökosüsteemides, välja arvatud varasuktsessioonilised kooslused, intensiivselt majandatud põllumaad ja väga suure P-limitatsiooniga muljad (kus domineerivad klasterjuurtega taimed, nt sugukonnast *Proteaceae*).

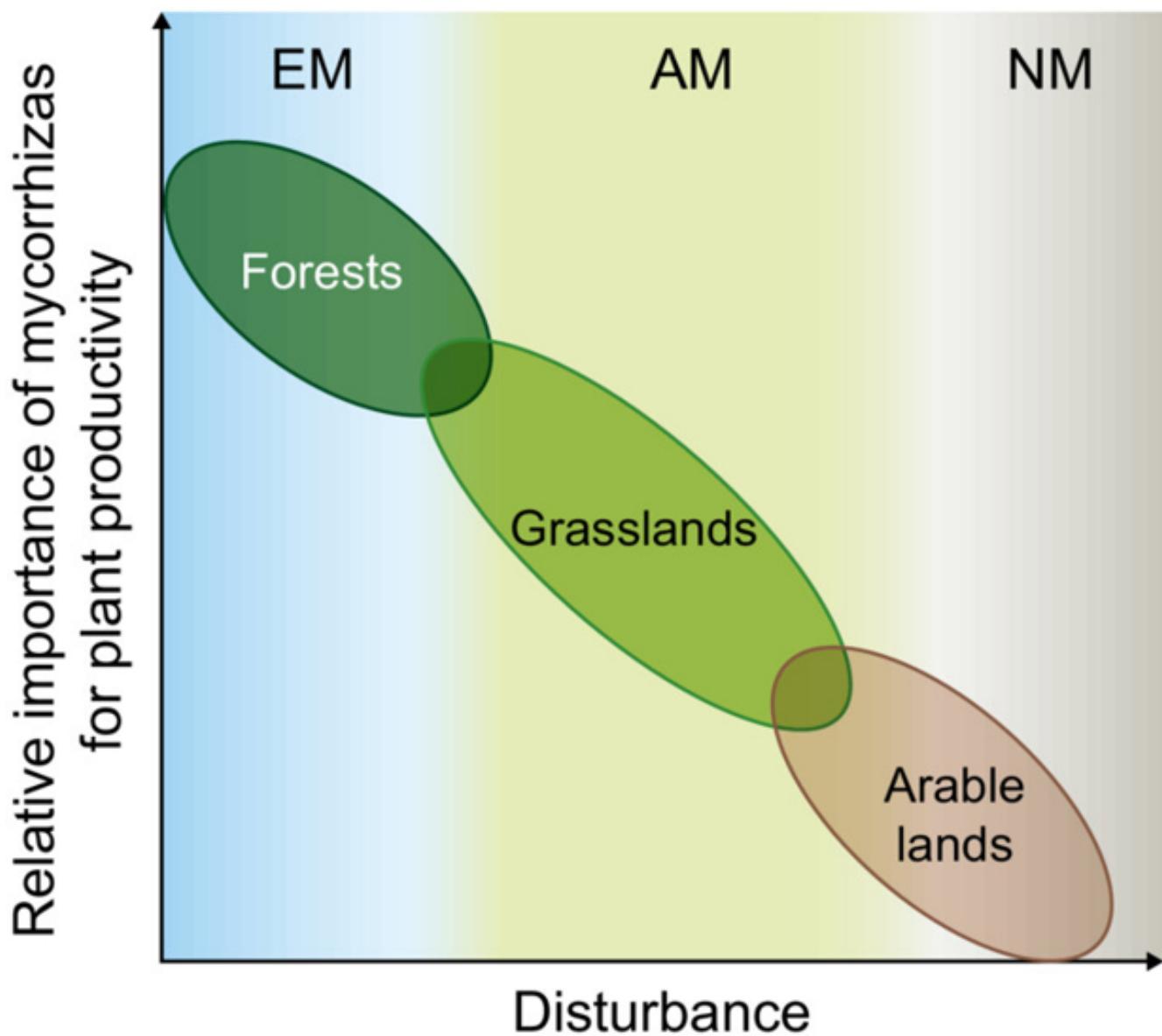


Figure 6: EM - ektomükoriisa AM - arbuskulaarmükoriisa; NM - mittemükoriissus. @martin2024 järgi.

- Süsinik (C)

5 - 50% taime poolt fotoassimileeritud süsinikust liigub mükoriisaseentele. Seente osised on jällegi raskemini lagundatavad kui taimed, mis tingib selle, et C jäab maa alla kauemaks "kinni". Osaliselt sellest johtuvalt ongi mullas on rohkem (orgaanilist) süsinikku kui atmosfääris ja maapealses taimestikus kokku.

Sealjuures on näidatud [@averill2014], et EcM poolt domineeritud kasvukohtades on süsiniku talletumine mullas suurem ku AM puhul. Seda seetõttu, et EcM (ja ErM) seened suudavad toota saprotroofseid (ehk orgaanilistest allikatest toitaineid, iseäranis lämmastikku, vabastavaid) ensüüme, konkureerides seekaudu lagundajabakteritega. Seetõttu väheneb nii C vabanemine keskkonda (sest et lagundajabakterite aktiivsus väheneb) ning taimed saavad seenele antud C ühiku kohta rohkem N vastu (mis omakorda tõstab C fotoassimileerimise taset).

- Lämmastik ja fosfor (N ja P)

AM seened võivad transportida kuni 90% taime omastatavast fosforist, EcM ja ErM seened võivad omakorda taimele viia kuni 80% viimase poolt vajatavast fosforist ja lämmastikust. Seekaudu vähenavad mükoriisaseened oluliselt ka toitainete leostumist ja denitrifikatsiooni ning stabiliseerivad toitainetevaru ja -voo stabiliseerimise kaudu ja ökosüsteemi (produktsiooni).

Globaalsel skaalal on näidatud, et AM seenete kohalolu koosluses vähendas mulla N_2O emissiooni ca 40% [@bender2014]. Põhjus võib olla muidugi hoopis kaudne, nimelt mõjutavad AM seened denitritseerijate bakterite koosseisu suurenendud N fikseerimise kaugu taimses või seene biomassis, mulla N kättesaadavuse vähendamise (vähem substraati denitritseerijatele) ning mullavee efektiivsema (ära-) kasutamise kaudu seenkte ja taimede poolt [@veresoglou2012].

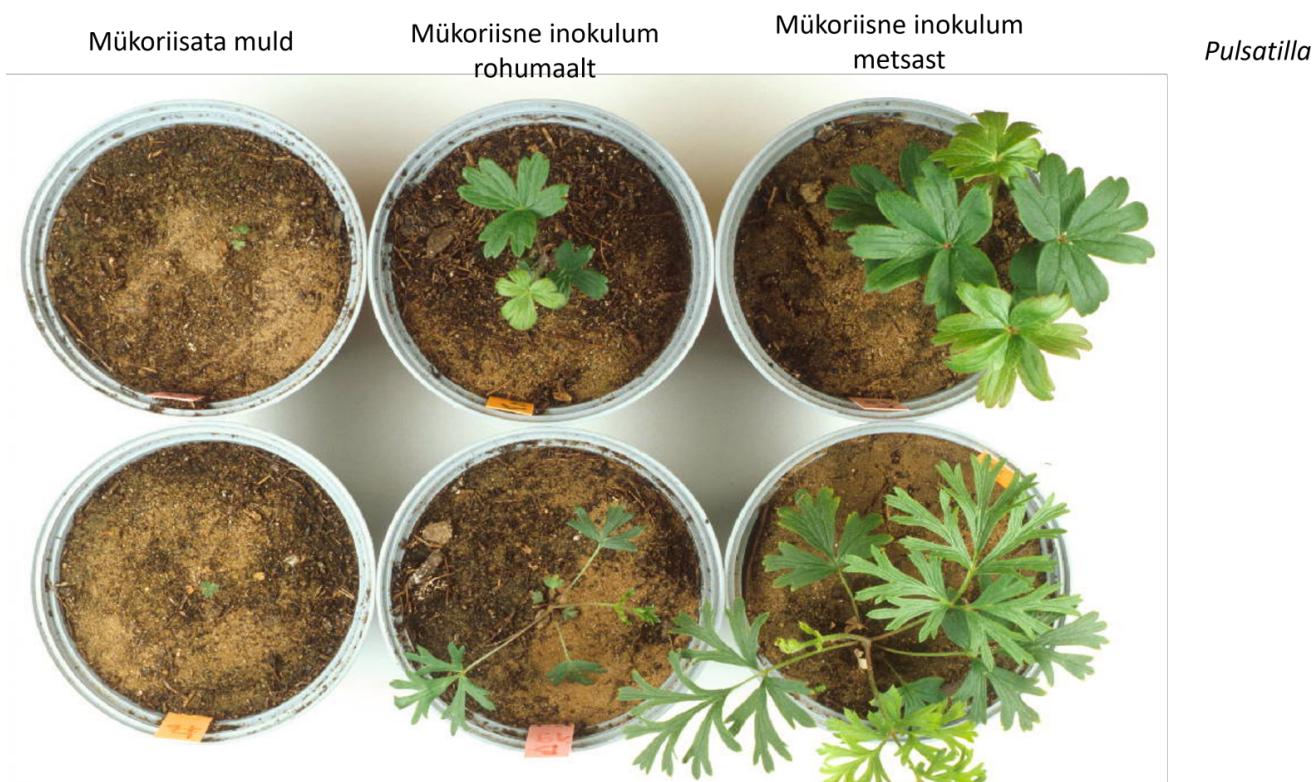
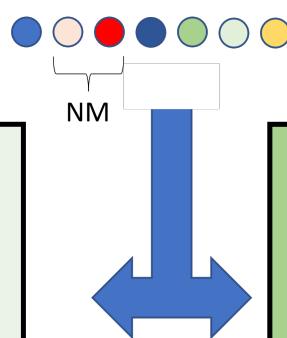


Figure 7: Karukella liigid kasvavad kõige paremini oma looduslikust kasvukohast päris mükoriisaseentega, ilma mükoriisata ei taha üldse kasvada. Pilt Mari Moora.

Mõju taimede mitmekesisusele

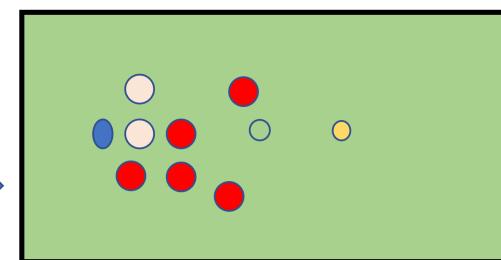
Üks esimesi selgeid näiteid, et AM seened on taimekoosluste struktuuri ja mitmekesustuse tugevad mõjutajaid [@grime1987] näitas, et mükoriisat sisalda muld (*vs* steriilne, või õigemini mükoriisata, muld) surus alal dominantse liigi. Seda seekaudu, et dominante liik, *Festuca ovina*, oli küll mükoriisne, aga ta ei reageeri kolonisatsioonile eriti. Seevastu subdominantsete liigid olid väga mükoriisned ja reageerisid mükoriisale tugevalt positiivselt (*mycorrhizal response*).

Mükoriisa suurendas mükoriissete idandite ellujäämust dominantse taimemättas
Samas tõrjus mittemükoriissete taimede idanemist
→ **mitmekesisus** suurennes



mükoriisaga koloniseeritud dominandi mätas
(*F. ovina*)

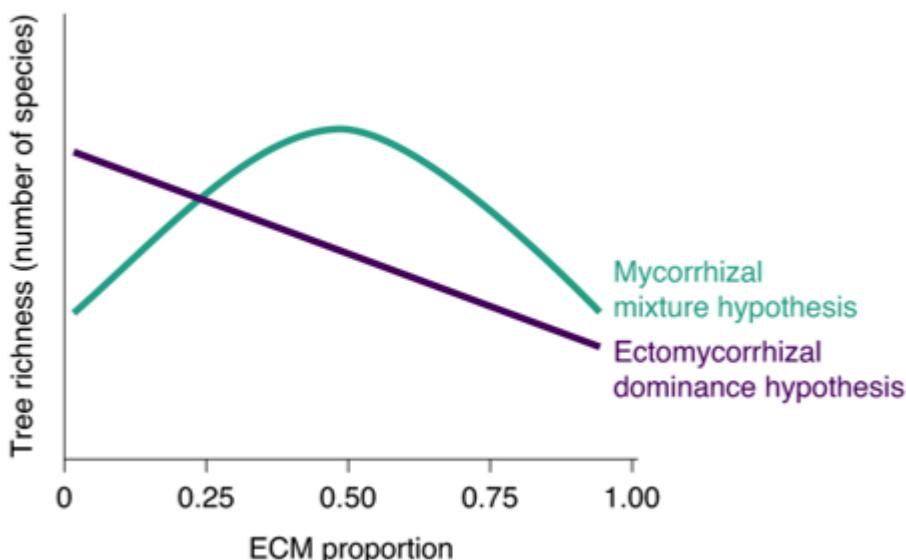
Steriilses keskkonnas tõrjus dominant välja mükoriissete taimede idandid
Samas said eelise mittemükoriissete taimed (*Arabis hirsuta*)



steriilselt kasvanud sama dominandi mätas
(*F. ovina*)

Mükoriisa mõju taimekoosluse mitmekesisusele sõltub ka mükoriisatüübist. @carteron2022 pakkus välja hüpoteesi, et kuna EcM pakub paremnat patogeenivastast kaitset (ekromükoriisa moodustab juuretipu ümber tiheda seenmantli), soodustab EcM mõne taimeliigi domineerimist ning AM soodustab liigirikkust.

a



Miks peaks parem patogeenivastane kaitse soodustama mõne liigi domineerimist?

 Tip

Sest et patogeenid on tihtipeale liigirikkust soosiv kas võrdsustav või isegi stabiliseeriv koosesisteerimise mehhanism, mis surub alla muidu domineerima kippuvate liikide kohasuse. Seda siis kas puhult seekaudu, et ohrat (ehk domineerivat liiki) kiputakse rohkem sööma (võrdsustav mehhanism), või siis seetõttu, et liigile spetsialiseerunud patogeenid tömbavad selle liigi paljunemisedukuse alla sellevõrra, mida lähemal täiskasvanud sama liigi isendile asutakse (Janzen-Connell'i hüpotees, stabiliseeriv mehhanism)

Võrgustikud ja *tit-for-tat*

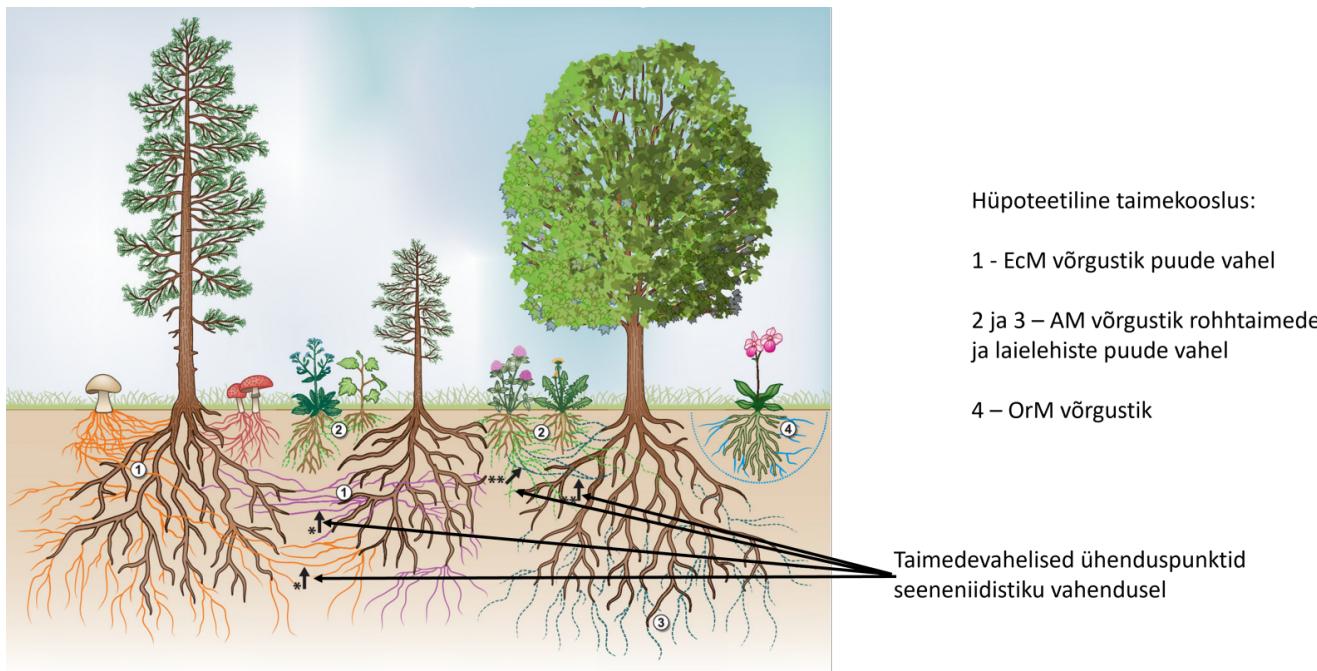


Figure 8: Mükoriissed võrgustikud taimekoosluses @vanderheijden2015 järgi.

Mükoriisse võrgustiku kaudu liiguvald süsinik ja toitained seenehüüfide kaudu ühest taimest teise. Boreaalsetes metsades allokeerivad täiskasvanud puud suure osa süsinikust mükoriisavõrgustikku ning osa sellest süsinikust (isotoopmärgistamise katsed) on leitud istikute/ noortest puudest. Seega toimub tõenäoliselt taimedevaheline C ülekanne. *Aga sellega on seotud hunnik vaidlemist, kel huvi, alustab näiteks kas või siit.*

Mitmeaastase taimestiku puhul on mükoriissed võrgustikud olulised idandite kasvu juures. Idandid koloniseeritakse mükoriisses koosluses juba ca 3 – 6 päeva jooksul ning need saavad seega kohese ligipääsu suhteliselt odavalt toitainete hankimise masinavärgile, mida pakub ja peab üleval ülejaanud vegetatsioon. Häiritud kooslustes, kus võrgustik puudub või lõhutakse regulaarselt, on nii kolonisatsioon kui idandite elumus väiksem.

Üldjuhul saab taim, kes panustab mükoriisavõrgustikku enim süsinikku, vastu ka rohkem toitaineid. Võimalik, et toimub nii taim- kui seenepoolne "tajumine" ning transportereid ehitatakse rohkem nendesse ühenduskohtadesse, kus toimub ülekanne kasulikuma partneriga. Aga alati on pettureid, ka mükoriisne sümbioos käib mööda parasitismi – mutualismi gradienti. @walder2012 näitas, et *Linum ussitatissimum*

investeeriis väga vähe C-d ühtsesse mükoriisavõrgustikku sorgoga, kuid sai seenelt 90% oma vajaminevast N ja P. Petmise ekstreemne näide on mükoheterotroofsed taimed (paljud käpalised, emajuurelised, kanarbikulised, maksasamblad), kes elavad mükoriisavõrgustiku epiparasiitidena.

Õhulämmastiku fikseerimine



Kahe lämmastikuaatomi vahelise kolmksideme lõhkumine nõuab tohutult energiat. Õnnek on selle töö enda kanda võtnud erinevad mikroorganismid. 1838. aastal kirjeldati esmakordsest nähtust, kus *Fabaceae* sugukonna taimed suurendavad mulla lämmastikusaldust (J. Bossingault) ning juba 1886 tähdeldati, et taimejuurte paiknevates mügarates elavad bakterid, kes seovad lämmastikkus (G. Hellrieger).

N_2 siduvad mikroorganismid paiknevad fülogeneesipuul laiali (parafüleetiline funktsionaalne rühm):

- *Rhizobia* (mügarbakterid) – moodustavad libliköieliste taimede juurtel mügaraid
- *Azotobacteriaceae* – aeroobsed lehe ja juure pinnal elavad
- *Enterobacteriaceae* – termiidide seedekulglas (harva lehepinnal ja juuremügarates)
- *Actinomycetes* (aktinomütseedid) – Frankia perekonna taimede juuremügarates
- *Cyanobacteria* – õis- ja sammaltaimed, samblikud

i N-fikseeriva sümbioosi hind taimele

Taimed on teatavasti võimelised omastama lämmastikku ka juurte kaudu mullast. Taimed eelistavad mullast omastada ammoniumioone (NH_4^+). Kahjuks enamik ammoniumi, mis mullas leida on, nitrifitseeritakse mikroobide poolt nitraadiks (NO_3^-).

Et nitraat tagasi ammoniumooniks redutseerida, kulub (kaudselt) 12 ATP.

Ülalolevast valemist nähtub, et õhulämmastiku N_2 fikseerimine maksab (ühe N-aatomi kohta) kokku umbes 14 ATP.

Sümbiootiline protsess on energeetiliselt kulukam!

Kuidas N-fikseeriv sümbioos tildse evolutsioneerunud on ja kuidas ta püsib?

Sest et fotosünteetiline energia on “odav energia”, aga N on tihtipeale keskkonnas limiteeriv!

Sümbiootiliselt fikseeritud lämmastik moodustab suurema osa maismaal aset leidvast N fikseerimisest (~45 megattonni aastas). Seetõttu on taimed võimelised kasvama lämmastiku poolest tunduvalt vaesematel muldadel kui muidu.

Sellega seotult on huvitav, et kuivörd näiteks primaarsuktsessiooni puhul (ehk olukorras, kus taimkate kujuneb puhtale maale, laavaväli, merest kerkinud maa vms), kus on enamasti limiteerivaks just mulla (või veel substraadi) lämmastikusaldus, võiksid olla N-fikseerivad libliköielised suurepärased pioneerliigid. Aga ei ole. Miks? Sest et neil on nii suured seemned (uba, hernes, jne..), et nad ei levi! N-fikseerimisega tegelevad suktsessiooni alguses hoopis vabal telavad bakterid ja samblikud (õigemini nende tsüaanobakteriaalne fotobiont). Samuti ei ole N-fikseerivaid kõrgemaid taimi palju hilissuktsessioonilistes kooslustes. Seda seetõttu, et N-fikseerimine on väga energiakulukas, aga väljakujunenud koosluses on limiteerivaks ressursiks tihtipeale just nimelt valgus (= energia).

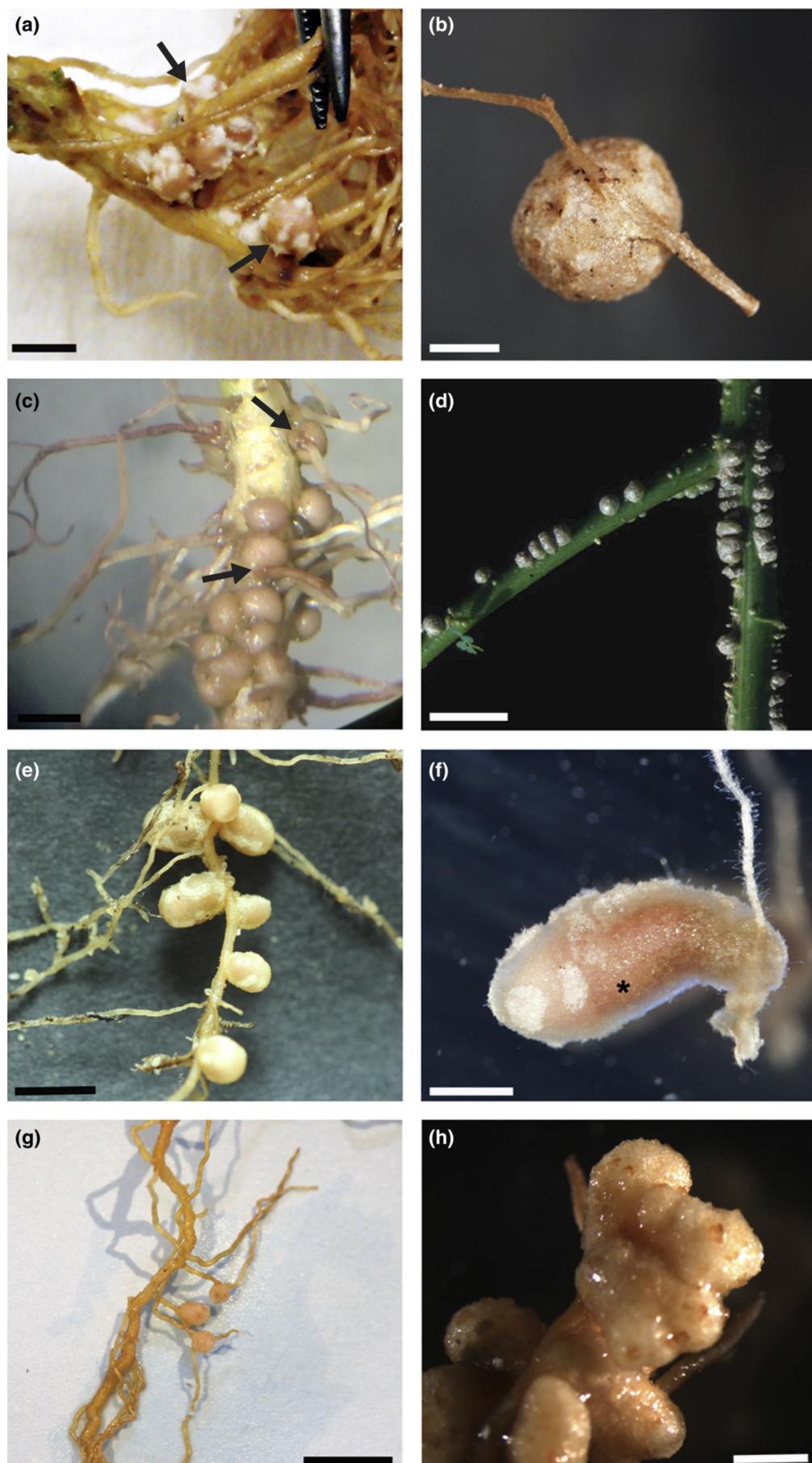


Figure 9: Nodule morphologies across the Leguminosae (tribes indicated in parentheses). (a) Spherical determinate desmodioïd-type nodules with lenticels (arrows) on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae) (photograph courtesy of Wendy Liu). (b) Determinate nodule on the Australian native *Hardenbergia comptoniana* (Phaseoleae). (c) Dalbergioid nodules on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae). (d) Determinate nodules on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae). (e) Determinate nodules on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae). (f) Determinate nodule on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae). A black asterisk (*) marks a specific feature. (g) Determinate nodules on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae). (h) Determinate nodules on the South African legume *Dipogon lignosus* (Phaseoleae).

Difusne troofiline mutualism

Troofiline mutualism ei pea alati olema otsene ja füüsiliselt integreeritud sümbioos kahe liigi vahel. Ökosüsteemides esineb ka **difusset ehk hajusat trooflist mutualismi**, kus ressursivahetus toimub keerukamate võrgustike kaudu.

Klassikaline näide on metsaökosüsteemi aineringe. Puude varis, mis on küll rikas süsiniku poolest, aga suhteliselt kehv mineraaltoitainete allikas, langeb maapinnale. See varis on tähtsaks toiduallikas mullas elatavale selgrootutele (näiteks vihmaussidele ja hooghännalistele) ning lagundajamikroobidele. Nemed saavad varisest eluks vajaliku energia, lagundades selle käigus keerulised orgaanilised ühendid lihtsamateks mineraalideks. Need vabanevad ja kergesti kättesaadavad toitained on omakorda hädavajalikud puude kastuks. Otsest füüslist kontakti iga taime ja vihmaassi vahel küll ei ole, kuid nende elutegevus on ressursside tasandil vastastikku sõltuv.

Veelgi laiemalt vaadates võib difusne mutualism siduda täiesti erinevaid ökosüsteeme. Hea näide on anadroomsete lõhede ränne ookeani ja mageveekogude vahel [@helfield2003], millega nad seovad maismaa- ja veeökoüsteemide ressursivood:

1. Jõeäärsete puude lehevaris on toiduks erinevatele vees elavatele selgrootutele
 2. Neidsamu selgrootuid söövad hea isuga lõhe noorjärgud, kes veel jões elavad
 3. Ühel heal hetkel migreeruvad need noorjärgud merre, kus on toitu palju rohkem
 4. Kudemiseks migreeruvad täiskasvanud isendid tagasi samasse jõkkke, kudevad ja surevad
 5. Kudenuud lõhede lagunemisest vabaneb hulk lämmastikku
 6. Puude lämmastikuga varustatus paraneb (kuni 26% puudeni jõuvast lämmastikust võib pärineda lagunevatest lõhedest).
 7. Lämmastikuga rikastatud lehevaris langeb jõkke ja pakub külluslikumat toidulauda selgrootutele
 8. .. keda söövad lõhe noorjärgud
-

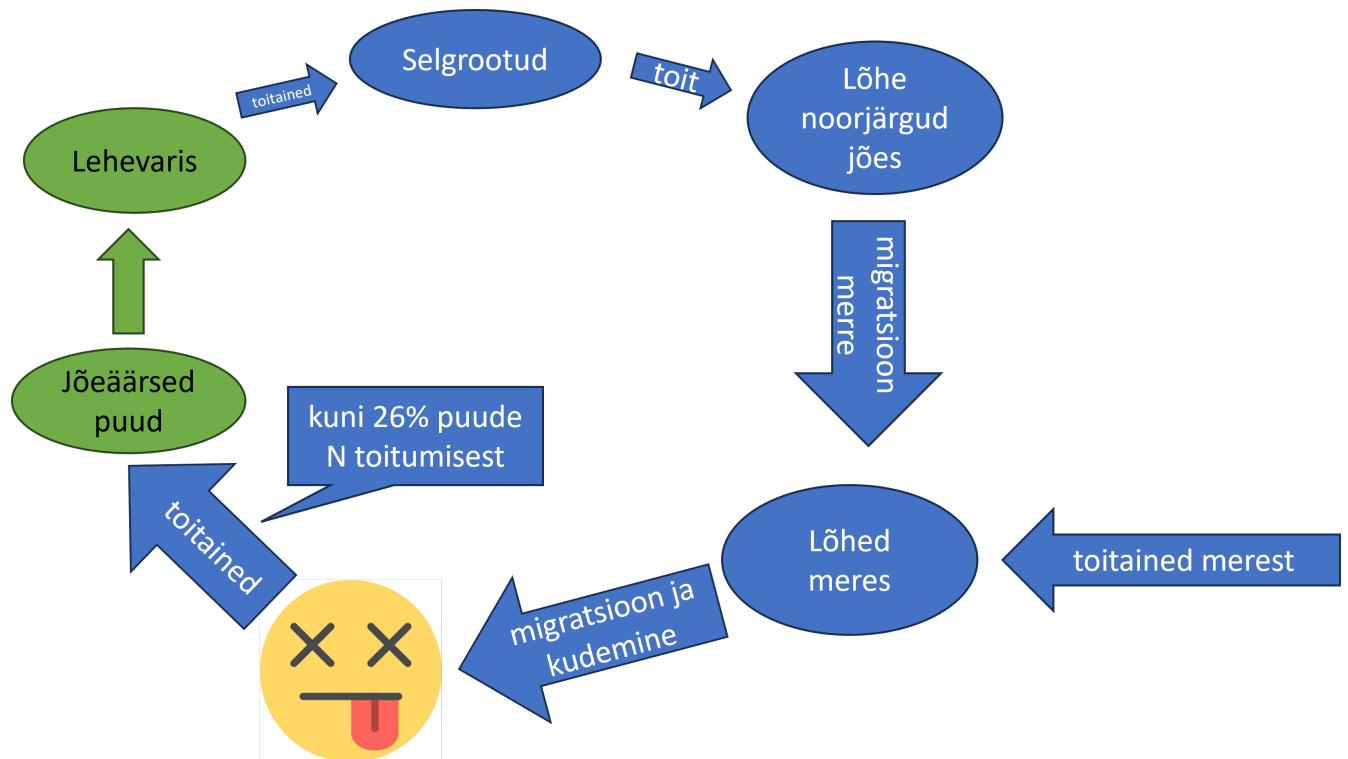


Figure 10: Lõhede ja kaldataimestiku vaheline difuusne troofline mutualism.

Nišš

nidus (lad.) - pesitsema

Mis on ökoloogiline nišš?

Kui me räägime elurikkusest, ehk tegelikult sellest, miks ja kuidas erinevad liigid samas kasvukohas koos kasvada saavad, ei saa üle eba ümber ökoloogilise niši mõistest. Nimelt on nišš enamike kooseksisteerimise teooriate alusraamistik. Lühidalt öeldes on **ökoloogiline nišš** liigi erinevate ökoloogiliste amplituudide summa üle kõigi talle oluliste keskkonnagradientide.

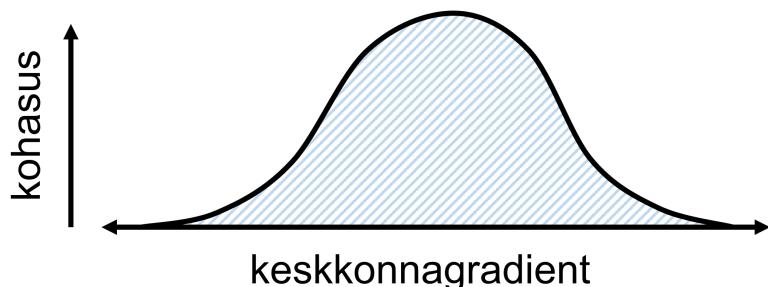


Figure 1: Liigi ökoloogiline amplituud ühe keskkonnaparanteetri suhtes on liigi kohasuse ja keskkonnaparameetri väärustete vahelise suhte kõvera alune pindala (viirutatud ala).

Ökoloogilise niši n-ö ülesanne on püüda kooslus struktureerida funktsionaalseteks alaosadeks ja seekaudu üldistada arusaama koosluse ülesehitusest. Nišiteoória aitab vastata näiliselt lihtsale küsimusele: miks elavad liigid just seal, kus nad elavad, ja kuidas on võimalik, et piiratud ressurssidega kasvukohas saab koos eksisteerida suur hulk erinevaid liike?

Niši mõiste areng

Joseph Grinnell ja elupaiganišš (1917, 1927)

Esimesena hakkas niši mõistet süstemaatiliselt kasutama Joseph Grinnell, kes uuris peamiselt linde ning defineeris niši linnuliigi toitumis- ja pesapaigavajaduste ning muude kohastumustena, mis määrasid selle liigi koha koosluses.

Sellist lähenemist nimetataksegi kirjanduses Grinnelli nišks (*Grinnelian niche*): nišš on abiootiline ehk elupaiganišš (*habitat niche*) - osa keskkonnast. Nišš oli liigi elutegevuseks vajalike abiootiliste ja biotiliste faktorite kogum.

Charles Elton ja funktsionaalne nišš (1927)



Figure 2: Joseph Grinnell uuris peamiselt kalifornia pilalindu. Kevin Cole, CC BY 2.0

Umbes samaaegselt arendas Charles Elton välja veidi funktsionaalsema lähenemise. Tema jaoks oli nišš (loomaliigi "koht biootilises keskkonnas", st liigi suhe teiste koosluse liikide suhtes. Seda nimetataksegi nt ka Eltoni nišiks (*Eltonian niche*) ning see on olemuselt pigem biootiline nišš.

Kui Grinnell keskendus sellele, millise elupaika liik vajab, siis Elton nägi nišsi biootiliste ja abiootiliste kohastumuste kompleksina nii kui organismi rolli koosluses (näiteks kohta toiduahelas).

G. Evelyn Hutchinson ja n-mõõtmeline hüperruum (1944, 1957)

Tänapäevase niškäsiltluse kvantitatiivse raamistiku lõi G. E. Hutchinson:

- 1944 *nišš* on kõikide organismi mõjutavate keskkonnafaktorite summa
- 1957 *nišš on hüperkeha, mis asetseb n-mõõtmelises hüperruumis*. Selle hüperruumi telgedeks on kõik erinevad keskkonnaparameetrid (nt temperatuur, niiskus, resursid), mis on liigi elutegevuse jaoks limiteerivad.

Miks see oluline on? Sellepärast, et teoreetiliselt "elab" nišš nüüd eukleidilises ruumis ja selle kallal saab rakendada igasuguseid matemaatilisi vigureid. Nišš ei ole enam abstrakne mõiste, vaid mõõdetav, kvantitatiivne nähtus.

⚠ Warning

Tegelikult see ruum päris kohe eukleidiline ei ole. Miks? Esiteks sellepärast, et keskkonnaparameetritel ei ole samad ühikud - mis on eukleidiline kaugus 15°C ja 400mm aastase sademete hulga vahel? Teiseks sellepärast, et igasugused gradiendid - ehk teljed ehk n-ruumi mõõtmed - ei ole üksteisest sõltumatud (ehk ortogonaalsed, mis on eukleidilise ruumi eeldus), näiteks on mullasügavus korrelatsioonis mulaniiskusega. Kui me matemaatilisi vigureid siiski rakendada tahame, tuleb telgi transformeerida. Selleks kasutame näiteks ordinatsiooni (komponentanalüüs PCA, NMDS, ...), et n-mõõtmeline ruum meile sobivasse vormi suruda.

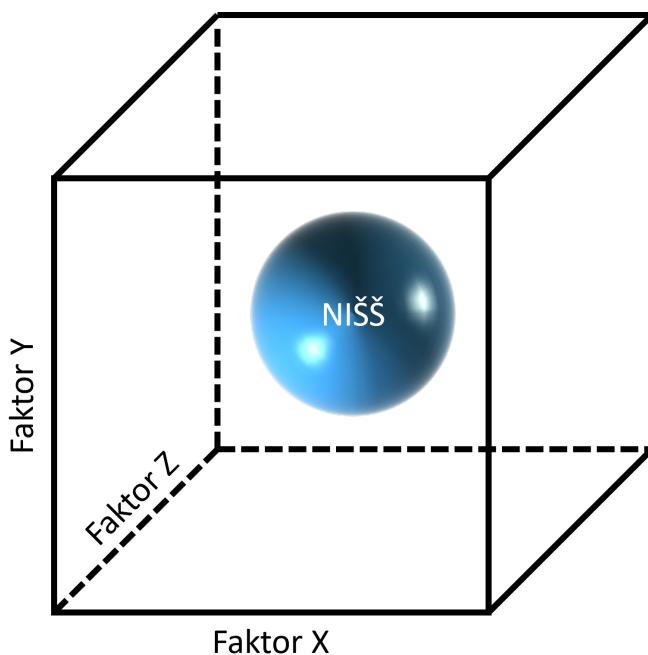


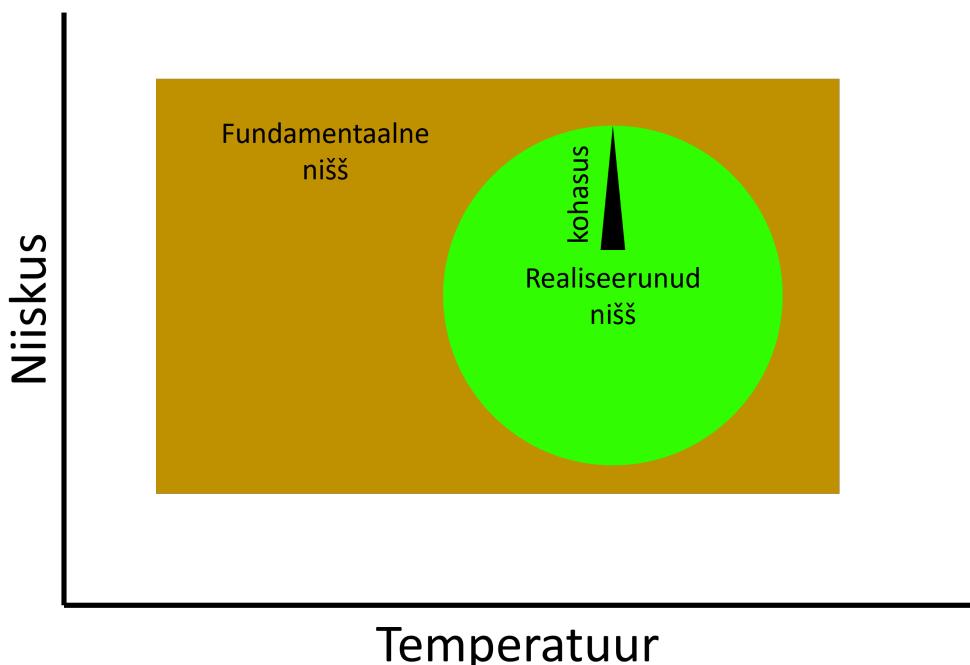
Figure 3: Nišš on hüperkeha, mis asetseb n-mõõtmelises ruumis.

Fundamentaalne ja realiseerunud nišš

Hutchinson tõi nišiteooriasse veel ühe olulise arenduse. Nimelt jagas ta niši kaheks eri tasemeeks:

- **Fundamentaalne nišš** - liigi autökoloogiliste keskkonnapiiride kogum. Fundamentaalne nišš on maksimaalne potentsiaalne keskkonnatingimuste vahemik, kus liik suudaks elada, kui puuduksid biootilised interaktsioonid.
- **Realiseerunud nišš** - liigi sünökoloogiliste piiride kogum, ehk see osa fundamentaalsest nišist, mille liik tegelikkuses, päris elus, hõivab. Fundamentaalse ja realiseerunud niši erinevus võimaldab hinnata biootiliste interaktsioonide rolli koosluse kujundamisek.

Klassikaliselt peetakse peamiseks fundamentaalse ja realiseerunud niši vaheliste erinevuste põhjus-tajaks konkurentsii teiste liikidega.



Aga meie teame seda, et samamoodi kujundavad realiseerunud nišši positiivsed liikidevahelised interaktsioonid. Üldiselt paistab nii, et obligaatsed (eriti mutualistlikud) interaktsioonid kipuvad realiseerunud nišši kahandama ning fakultatiivsed positiivsed interaktsioonid võivad realiseerunud nišši võrreldes fundamentaalsega hoopistükkis laiendada [@stephan2021].

🔥 Caution

Pange tähele, et pildiallkirjas on autorid kasutanud terminit *facilitative* positiivse mõjuga liikidevaheliste interaktsioonide katusterminina. Meie kursuse mõistes on fasilitatsioon spetsiifilisem termin - kel meeles läinud, vaatab siit.

Niši püsivus

Klassikalise nišiteooria üks põhipostulaate on **Gause printsipi ehk konkurentse väljatõrjumise printsipp**, mis väidab, et kaks liiki saavad stabiilselt kooseksisteerida ainult juhul, kui nende nišid on piisavalt erinevad.

Et niššidevahelist erinevust tekitada, on võimalik näiteks ka evolutsioneeruda.

Sellise evolutsiooni klassikaliseks näiteks on Darwini sirgud Galapagose saarestikus [@lack1947]. Nimelt sõltub kolme sirguliigi (*Geospiza spp.*) noka pikkus sõltuvalt sellest, kas liikide areaalid on allo- või sümpatrilised.

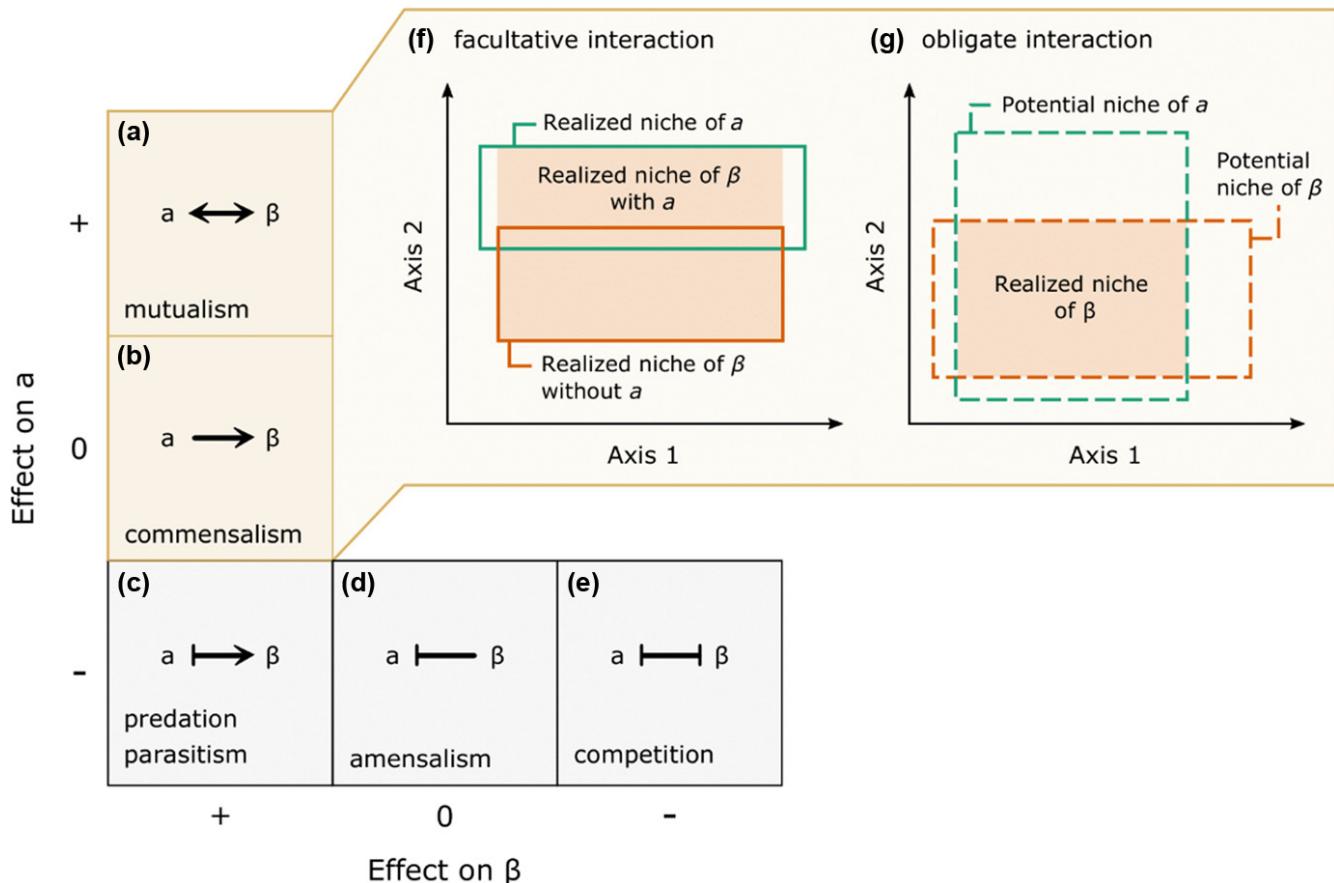


Figure 4: A conceptual illustration of possible interaction types, and how positive species' interactions may influence a species' niche. We choose to define a species' potential niche as the range of environments it could occupy if biotic interactions were not limiting. Following Jackson and Overpeck (2000), we define a species' realized niche as the projection of the actual geographical distribution back into niche space – i.e. accounting for both biotic interactions and dispersal limitation. Panels (A)-(E) classify all possible interaction types between two species α and β based on the effect that the interaction has on each species. Panels (A) and (B) characterize mutualistic and commensalistic interactions, respectively, which are the main focus of this review study. We consider these interactions to be facilitative, as they do not have a priori direct negative consequences for either interacting partner. Panels (C), (D) and (E) characterize predation and parasitism, amensalism and competition, which we exclude from our literature review. Panels (F) and (G) present the effect that facultative and obligate positive interactions would theoretically have on α and β 's realized niches. In this illustration, species α is the focal species; in (F), species α allows species β to expand its realized niche, while in (G), species α constrains species β 's realized niche. Joonis @stephan2021.

COMPETITIVE DISPLACEMENT IN CATTAILS

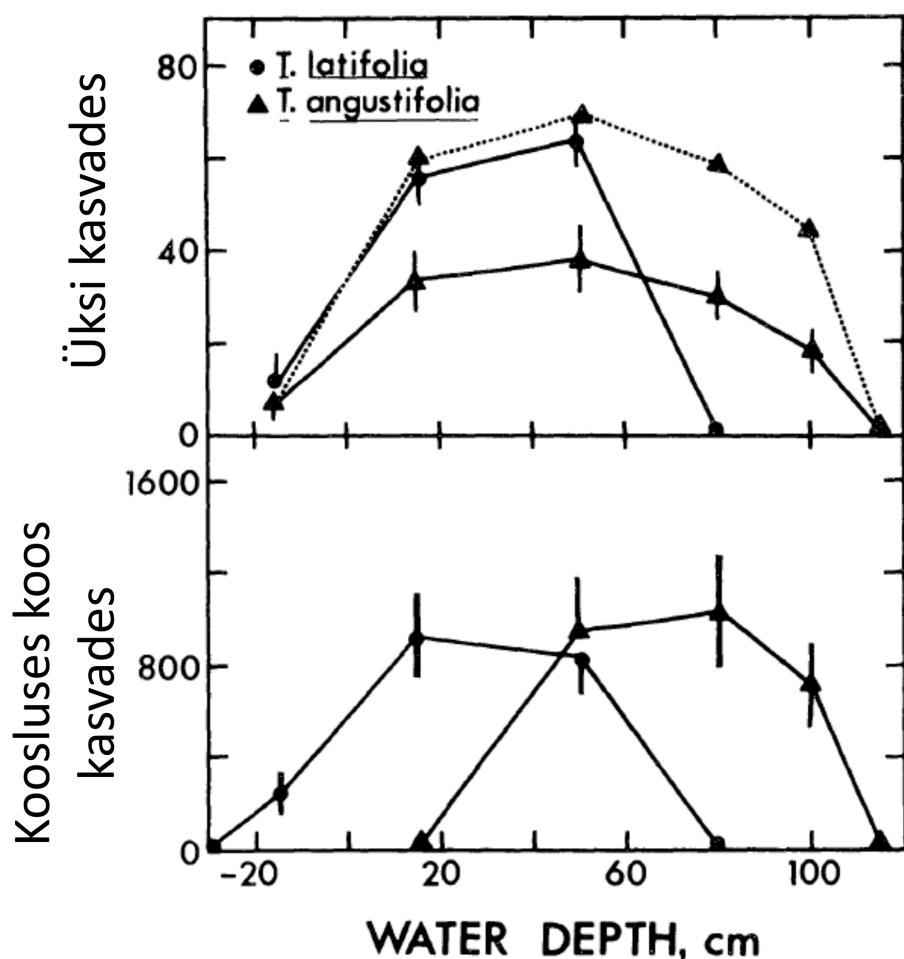


Figure 5: Eraldi kasvades on kahe hundinuia liigi veesügavuse amplituudid sarnased – **funktsionaalsed nišid kattuvad**. Koosluses toimib asüümmeetriline konkurents: *T. latifolia* tõrjub teise hundinuia välja – **realiseerunud nišid erinevad**. Joonis @grace1981.

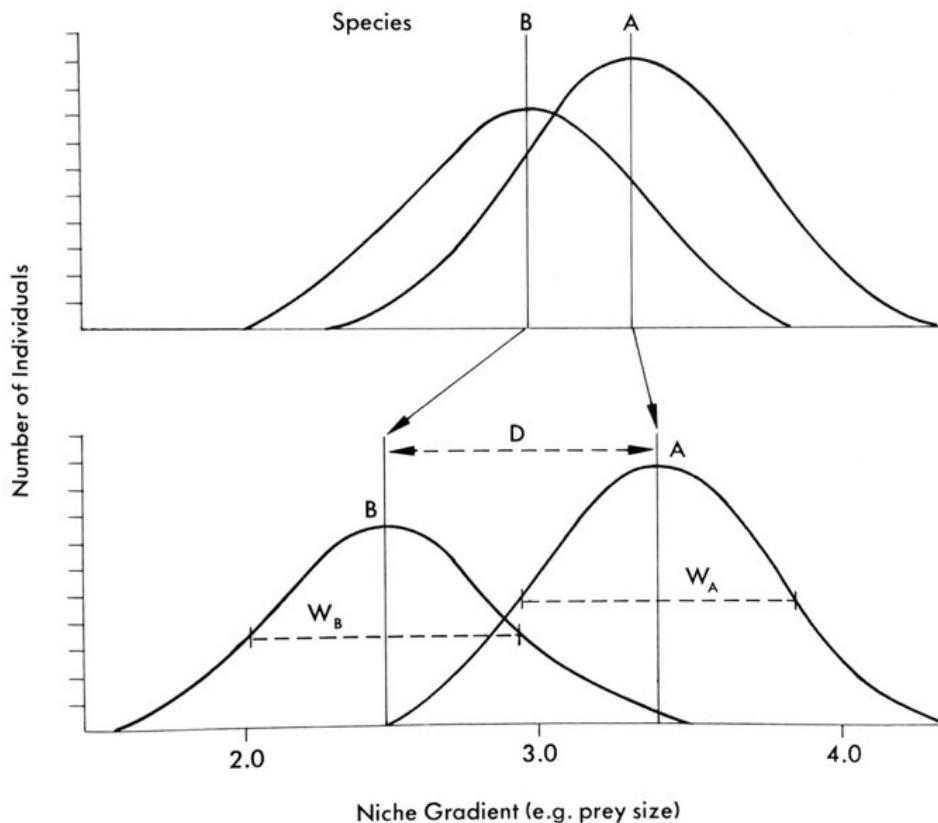
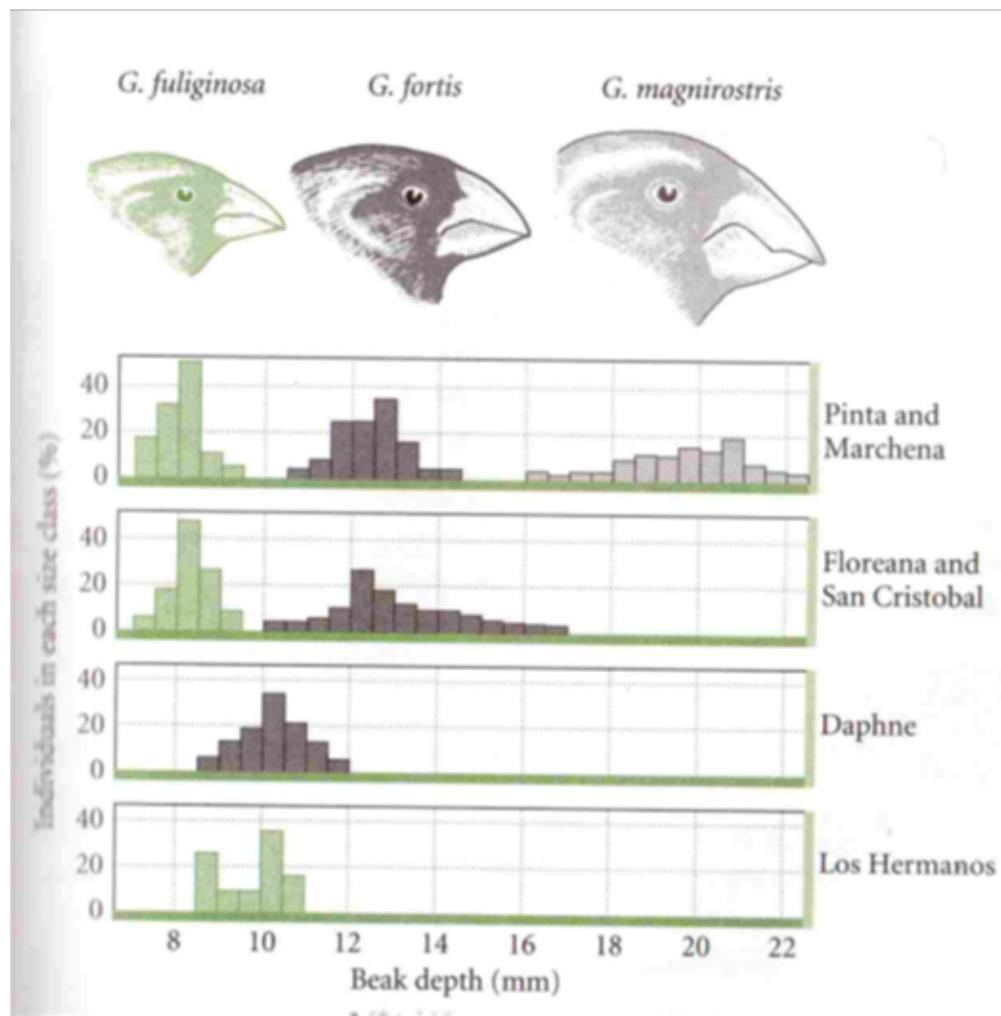


Figure 6: Teoorias on nii, et kooseksisteerivad liigid evolutsioneeruvad liikide ökoloogiliste optimumide vahelise kauguse D , ja ökoloogiliste amplituudide (hajuvuse), W_A ja W_B , võrdsustumise suunas.



Sellise nähtuse nimi on **tunnuste lahnemine**(*character displacement*) - sarnaste nõudlustega liikide teatavate tunnuste ecolutsiooniline lahnemine konkurents'i toimel areaalide sümpatrilises piirkonnas. Funktsionaalsete tunnuste lahnemisel muutuvad ka nišid ning teoria järgi väheneb ka konkurents.

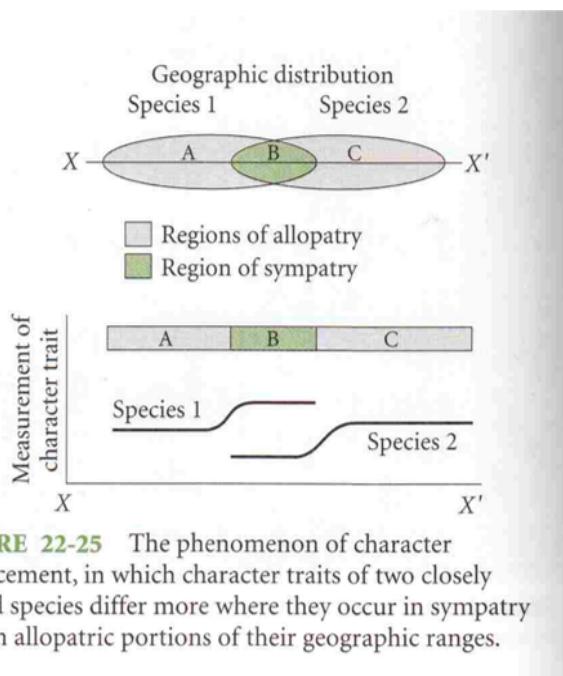


FIGURE 22-25 The phenomenon of character displacement, in which character traits of two closely related species differ more where they occur in sympatry than in allopatric portions of their geographic ranges.

Põhimõtteliselt on **fundamentaalsed nišid stabiilsed** seni kuni liik geneetiliselt ei muutu.

Küll aga võivad nišid muutuda näiteks ontogeneesi käigus - seda nimetatakse *regeneratsiooninišiks* [@grubb1977]. **Regeneratsiooniniš** on tingimuste komplekt, mis on vajalik täiskasvanud indiviidi asendumiseks järgmise põlvkonna täiskasvanud inividuidiga. Ühesõnaga tingimused, mis võimaldavad noorjärgu ellujäämise.

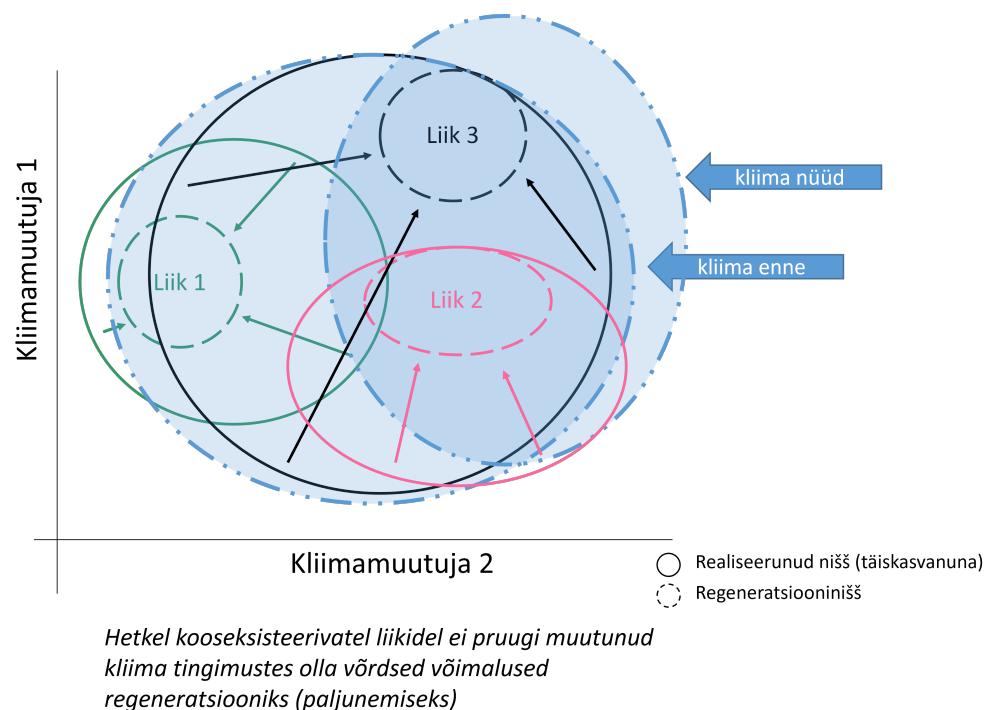


Figure 7: Regeneratsiooninišš võib olla oluline näiteks kliimamuutuste kontekstis. Pikaaliste liikide n-ö täiskasvanuea realiseerunud nišš võib olla palju laiem ning katta ka uued kliamaatiliset tingimused, samas kui nende liikide regeneratsiooninišš muutunud kliimatingimustega ei klapi. See on üks mehhanismidest, kuidas võib tekkida väljasuremisvõlg.

Kooseksisteerimise teooriad

Ökoloogia üks peamisi probleeme/eesmärke on olnud saada aru sellest, mis tingimustel mingid liigid koosluses koos elada saavad.

Peaasjalikult algas teoreetiline töö selle küsimusega 20. sajandi I veerandil ehk umbes täpselt 100 aastat tagasi. Ameeriklane Alfred James Lotka (1925) ja itaallane Vito Volterra (1926) pakkusid enam-vähem samaaegselt välja matemaatilise raamistikku kirjeldamaks seda, kuidas kaks liiki interakteeruvad ning konkureerivad samadele limiteerivatele ressurssidele.

Lotka-Volterra võrrandid:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)$$

, kus:

- N_1 ja N_2 on liikide 1 ja 2 populatsiooni arvukus
- r_1 ja r_2 on kummagi liigi "loomuomane" populatsiooni kasvukiirus
- K_1 ja K_2 on keskkonna kandevõime kummagi liigi suhtes (maksimaalne liigi populatsiooni arvukus, mis keskkonda [ehk kasvukohta, ökosüsteemi, vms] ressursside poolest mahub, eeldusel, et teist liiki üldse pole)
- α_{12} on liigi 2 konkurentne mõju liigile 1. Näituseks, kui $\alpha_{12} = 2$, siis tarbib üks liigi 2 indiviid kahe liigi 1 indiviidi ressursi
- α_{21} on liigi 1 konkurentne mõju liigile 2

Stabiilselt kooseksisteerimiseks on vajalik täita kriteerium: $K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ ja $K_2 < \frac{K_1}{\alpha_{12}}$, mis lihtsustatult tähendab, et *liigisisene konkurents peab olema tugevam kui liikidevaheline konkurents*. Ehk iga liik peab omaenda populatsiooni kasvu piirama (ressursside äratarbimisega, territoriaalsusega, vms) rohkem kui konkureeriva liigi populatsiooni kasvu.

Huvitaval kombel olid Lotka ja Volterra vastavalt matemaatik-füüsikaline keemik ja matemaatik-füüsik, mitte bioloogid.

Sellest raamistikust inspireerituna tegi vene bioloog G. F. Gause (1934) hulga katseid kingloomadega (*Paramecium*), mille käigus ta demonstreeris Lotka-Volterra võrrandite paikapidavust mittestabiilse kooseksisteerimise korral.

Nimelt kasvatas ta kahte esiteks kahte liiki, *P. aurelia* ja *P. caudatum*, eraldi katseklaasides, söötes neile kindla mingit bakterisegu. Kummagi liigi populatsioon kasvas eraldi eksponentiaalselt seni, kuni joudis keskkonna kandevõimeni K , ehk siis populatsiooni suuruseni, mil ressurssi rohkemate isendite ülalpidamiseks enam ei jahunud.

Järgmiseks pani Gause kahte liiki kingloomad sama algse populatsiooni suursegaga kokku ühte katseklaasi ja andis neile sama bakterisegu samas ratsioonis. Juhtus see, et pärast algset mõlema populatsiooni kasvu rauges *P. caudatum* populatsiooni kasv ning populatsioon langes lõpuks 0 isendini. Miks? Sest et *P. aurelia* oli kergelt parem konkurent - leidis bakterid paremini üles ja sõi nad kiiremini ära. Kuna kumbki liik kasutas sama ökoloogilist nišši (vees hõljuvate bakterite söömine), tõrjus üks liik teise välja.

Ja vähe sellest, Gause tegi ka teise katse, kus ta pani koos samasse katseklaasi kasvama juba eelmisest loost tuttava kinglooma, *P. caudatum*, kes toitub, nagu enne mainitud, vees hõljuvatest bakteritest, ning uue kinglooma, *P. bursaria*, kes toitub veekolonni põhja settivatest pärmidest. Juhtus see, et mõlemad liigid püsisisid katseklaasis pikaajaliselt koos. Miks? Sest et liikide nišid (toitumiseks kasutatav veekolonni osa) olid erinevad.

Sellest johtuvalt sõnastas ta **Gause printsibi** (1934), mis väidab, püsivaks kooseksisteerimiseks peavad liigid erinema oma bioloogiliste vajaduste või ökoloogiliste niššide poolest.

Sellest omakorda järeldus näiteks, et kasvukohas (ökosüsteemis) kooseksisteerivate liikide arv on võrdne kasvukoha keskkonnaparameetri amplituud jagatud liikide nišiamplituudidega (niši laius, *niche breadth*) [@macarthur1967].

Ressursside suhete hüpotees

Klassikalise kasvukoha nišipõhise jagamise edasiarenduseks võiks pidada Tilmani **ressursside suhete hüpoteesi** (*resource ratio hypothesis*). Kui Gause räägib konkurentsist ühele limiteerivale ressursile, siis Tilmani hüpotees väidab, et mitu liiki saab kooseksisteerida, kui nende nõudlused **erinevatele** ressurssidele on erinevad (ehk neile optimaalsete ressursitasemete omavahelised suhted erinevad) ja kui keskkond neid ressursse vastavas suhtes ka pakub!

Kui liik A on natukene parem konkurent näiteks mullalämmastiku kasutamisel ja liik B natukene parem konkurent näiteks päikesevalguse püüdmisel, võivad need kaks liiki püsivalt kooseksisteerida nende kahe ressursi keskmistel tasemetel. Kui valgust on suhteliselt palju, aga lämmastikku väga vähe, võidak (tõrjub teise liigi lokaalselt välja) liik A, sest et lämmastik on palju limiteerivam ressurss, aga A suudab lämmastikku palju paremini hankida. Kui lämmastikku on väga palju, tõrjub liik B liigi A välja, sest liik B suudab piisava lämmastikku puhul palju paremini konkureerida valguse suhtes (näiteks efektiivselt varjutades, omades suuremat lehe eripinda, vms).

See on muide üks algupärane seletus sellele, miks (*vist, vaieldakse*) liigirikkus kipub olema kõrgeim keskmiselt produktiivsetes kasvukohtades.

Kahjuks ei seleta need teooriad näiteks ülimalt liigirikaste koosluste esinemist (toopiline mets, erinevad mikrobioomid, jne) - ei ole võimalik leida nii palju erinevaid piirvaid faktoreid või jagada niširuumi nii paljude erinevate liikide vahel, kui koosluses tegelikult on. Tänapäevased kooseksisteerimise teooriad otsivad tegelikult lihtsustatult vastust küsimusele

miks on liigirikkad kooslused hoolimata konkurentsest väljatõrjumisest (*Gause printsipi*) siiski *võimalikud?*

Modern Coexistence Theory (MCT)

Nišiteoreetikute töö tulemusena, õigemini niši kontseptsiooni suure taaselustamisenä, pakkus Peter Chesson sajandi alguses välja kaasaegse kooseksisteerimise teoria (MCT) [@chesson2003; @chesson2000]. See

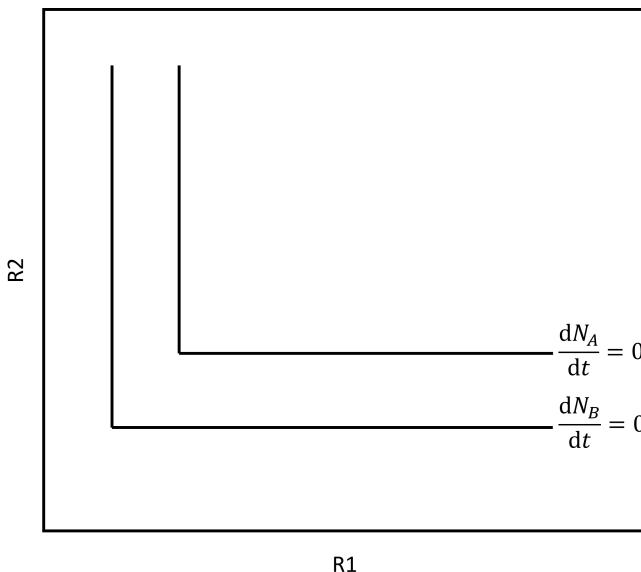


Figure 1: Oletame, et keskkonnas on kaks populatsiooni kasvu limiteerivat ressurssi, R1 ja R2 (mis on omavahel sõltumatud). Oletame, et meil on ka kaks liiki, A ja B, kes konkureerivad nende kahe limiteeriva ressursi üle. Jooned joonisel näitavad kummagi liigi populatsiooni kasvu nulltaset ehk ressursitaset, mille juures liigi populatsioon on stabiilse ohtrusega $\frac{\Delta N}{\Delta t} = 0$. Kuna liik A suudab mõlema ressursi puhul säilitada positiivset populatsiooni kasvu ressursi madalamal tasemel, tõrjub ta lõppkokkuvõtteks liigi B kooslusest välja sellepärast, et ressursside äratärimisel “kannatab” liik A välja madalamad ressursitasemed, samas kui liigi B populatsiooni kasvukiirus on nendel tasemetel juba negatiivne (st populatsiooni ohtrus väheneb).

sedastab, et stabiilse kooseksisteerimise eelduseks on, et liikide ohtrused süsteemis (koosluses, ökosüsteemis) ei ilmuta **pikaajalisi** trende. See tähendab, et **stabiilseks kooseksisteerimiseks peab iga liik suurma madalast ohtrusest taastuda**, samal ajal ülejäänud kooslusega interakteerudes. Formaalselt on stabiilne (st stabiilselt, pikaajaliselt püsiva elurikkusega) kooslus krjeldatud säärasel: iga koosluse liigi populatsiooni kasvukiirus on madala arvukuse juures positiivne, st **iga liik suudab madala arvukuse juures konkurentide ekvilibriumkooslust invadeerida - mutual invasion criterion**.

(Konkurentide koosluse) invadeerimise võime sõltub liikidevaheliste nišierinevuste ja kohasuste (ökoloogilises mõttes - konkurentsivõime) erinevuse koosmõjust.

Liikidevahelist kooseksisteerimist kujundavad MCT järgi **stabiliseerivad ja võrdsustavad mehhanismid**.

Stabiliseerivad mehhanismid

Stabiliseeriv mõju tuleneb otseselt liikidevahelistent funktsionaalsetest (e niši-) erinevustest, mistõttu **liigisisene limiteeriv mõju (= konkurents) on suurem kui liikidevaheline**.

Chessoni teoorias on stabiliseerivate mehhanismide seas äärmiselt oluline nähtus nimega **stabiilne varu (storage effect)**. See seletab, kuidas konkureerivad liigid saavad kooseksisteerida tänu keskkonnafluktuaatsioonidele, mitte niivõrd ressursiniši jagamisele. Teisisõnu eristuvad liigid mitte nende ressursside poolest, mida nad kasutavad, vaid selle poolest, **millal või kus nad samu ressursse kõige aktiivsemalt kasutavad**.

Selleks on vajalik täita kolm tingimust:

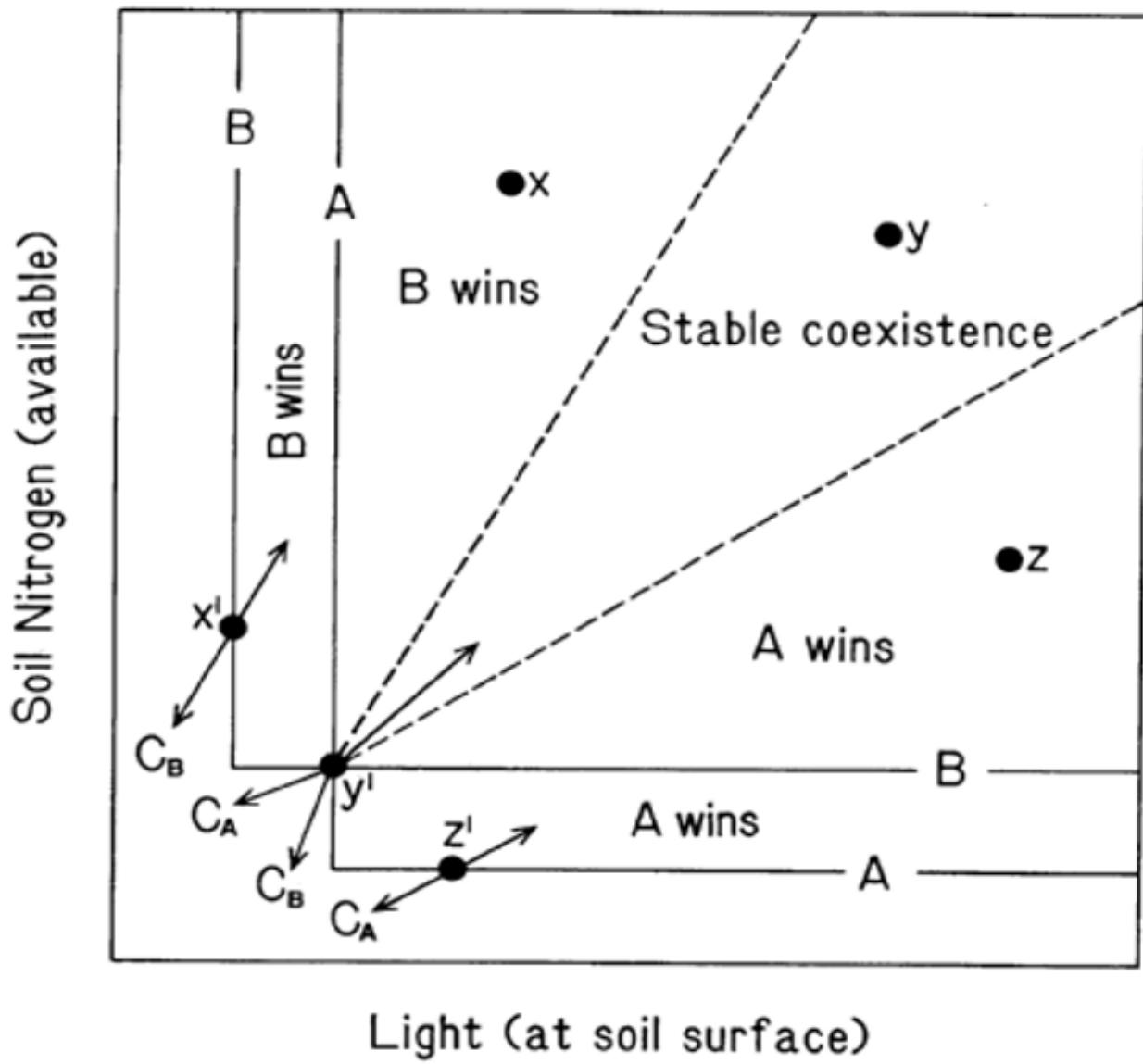


Figure 2: Kui liikide populatsiooni nullkasvijooned on erinevate ressursside puhul vastupidised, on teatud tingimustel võimalik stabiilne koosesisteerimine.

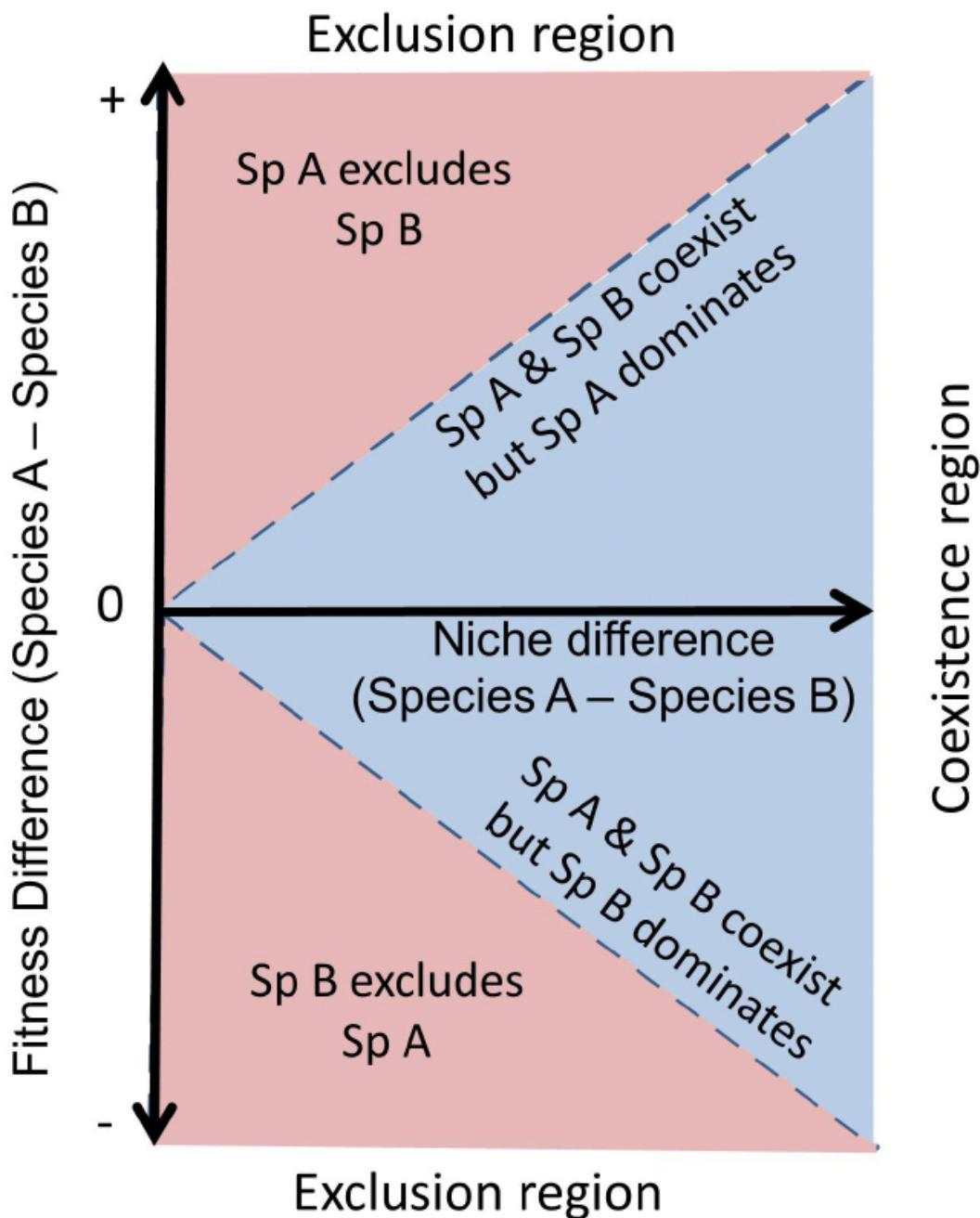


Figure 3: Kui kahe konkurendi vaheline nišierinevus (*niche difference*) on suurem kui nende kohasuse (konkurentsivõime) erinevus (*fitness difference*), võivad nad koosluses (stabiilselt!) kooseksisteerida (sinine ala). Kui kohasuse erinevused on aga suuremad kui nendevaheline nišierinevus, tõrjub üks, suurema konkurentsivõimega, liik teise välja (punane ala). Kohasuse erinevus mõjutab ka seda, kumb liik stabiilse kooseksisteerimise puhul dominantne on. Joonis @valladares2015.

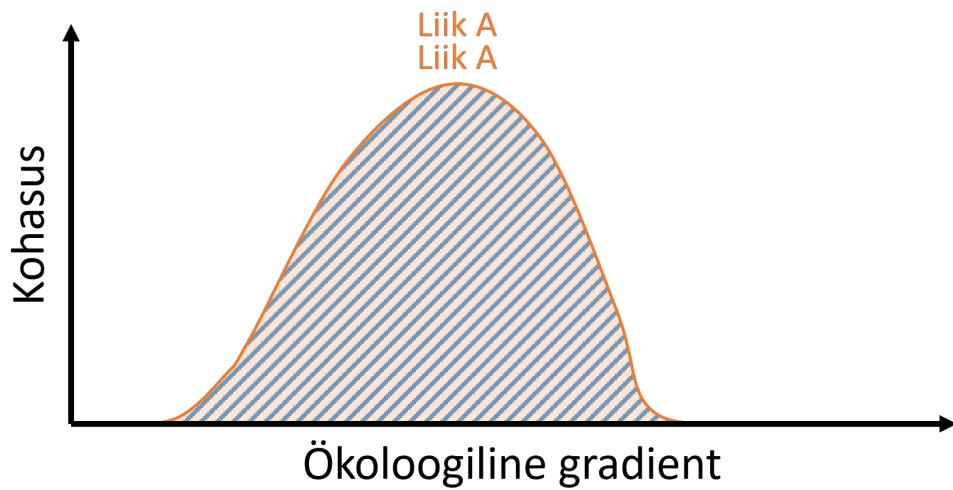
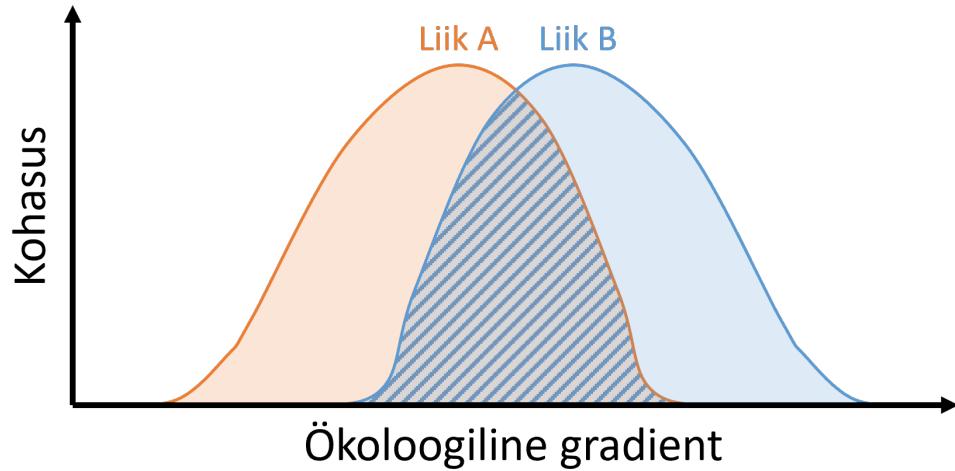


Figure 4: Konkurents määr (viirutatud ala) sõltub liikide (või isendite) ökoloogiliste nišside vahelisest kattuvusest. Mida suurem on kattuvus, seda suurem on konkurents määr.

1. Erinevatel liikidel peab olema diferentseerunud vastus keskkonnale. Näiteks liik A kasvab paremini kuivematele, liik B paremini märjematele suvedel.
2. Keskkonnaparametrite ja konkurentsi tugevuse vahel on korrelatsioon. Korrelatsioon stabiliseeriva niši limitatsiooni mõttes - kui liigil A on hea (kuivem) aasta, kasvab tema populatsioon kiiresti. Suurenenuud populatsioon aga tähendab, et liik A kogeb liigisiseselt suuremat isenditevahelist konkurentset survet kui see oleks kehval aastal, kui populatsiooni tihedus on väiksem.
3. Liikide populatsioonidel peab olema kasvu **puhver**. Liik peab olema võimeline "kehvad" ajad (st mil tema kohasus on suhteliselt väiksem) üle elama - näiteks seemnepangana mullas, puhkestaadiumis munadena, pikaaaliste täiskasvanud isenditena.

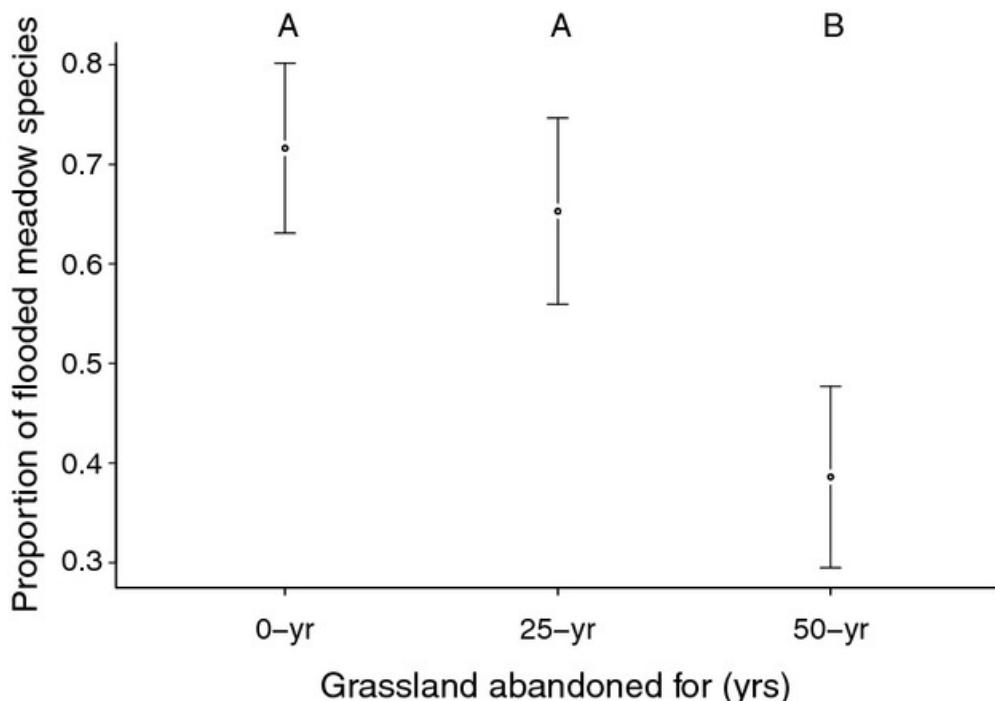


Figure 5: Majandamise lõppedes püsivad luhaniidule omaste liikide seemned mulla seemnepangas elu-jõulisena tükk aega. Isegi 50 aastat pärast hooldamise lõpetamist moodustasid seemnepangast 34 - 42% luhaniidu liigid [@metsoja2014].

Võrdsustavad mehhanismid

Võrdsustavad mehhanismid vähendavad liikidevahelist kohasuste erinevust - teisisõnu on need mingid mõjud, mis kas suruvad alla muidu parema konkurendi konkurentsivõimet või tõstavad muidu kehvema konkurendi konkurentsivõimet.

Lihtne näide võrdsustavast mehhanismist on päiskivilik, näiteks tarbija, kes sööb muidu domineerima kippuvat liiki, vähendads viimase (ökoloogilist) kohasust.

Siinkohal tore näde sellest kuidas mutualisti ja patomeeni olemasolu süsteemis võib olla mingile troofilisele tasemele võrdsustava mõjuga [@albornoz2017].

Nimelt on Austraalias hulk väga fosforivaeseid ökosüsteeme (fosforivaes on harilikult vanad troopilised mullad), kuhu on evolutsioneerunud kasvama väga omapärase juurearhitektuuri - klasterjuurtega - taimed näiteks prootealiste sugukonnast.

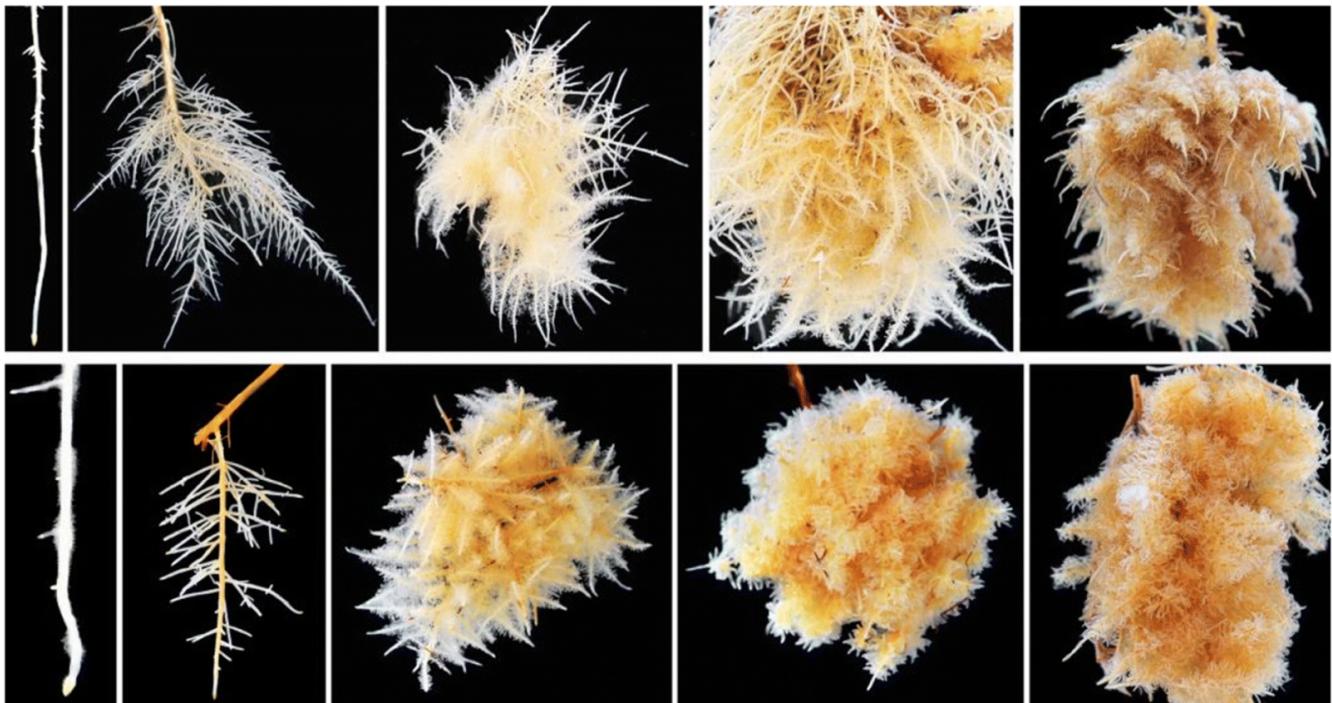


Figure 6: Kahe *Banksia* perekonna liigi klasterjuurte areng [@cawthray2021].

Fosforühendid on mullas väga väheliikuvad, mistõttu ülitihedate klasterjuurte omamine annab fosforivaestes muldades väga suure konkurentsieelise. Ometigi koosesisteerivad needsamad prootealised looduslikes kooslustes mitmete teiste toitumistüüpidega taimedega, näiteks ektomükoriisidest mürdilised.

Olgugi, et ka ektomükoriisa aitab tublisti kaasa igasuguste toitainete omastamisele, ei ole see siiski fosfori omastamisel nii tõhus kui klasterjuured. Kuidas siis on nii, et prootealised kõiki teisi liike kohe välja ei tõrju?

Ilmneb, et erinevat tüüpi liikide vaheline konkurents sõltus sellest, kas süsteem on patogeen. Patogenivabas keskkonnas olid prootealised mürdilistega samas potis kasvades selgelt konkurentsivõimelised. Kui aga süsteemi lisati looduslikule kasvukohale omane juurepatogeen, võrdsustus klasterjuurtega ja ektomükoriissete taimeliikide konkurentsivõime, kuna ektomükoriisne seenmantel pakub juurele head kaitset patogeeni vastu.

Tegemist on klassikalise konkurentsivõime ja kaitse vahelise lõivsuhtega! Lihtsalt selle nüansiga, et kaitset pakub mutualistlik kolmas osapool.

Samal ajal, kui Chesson enda teooriat arendas ja tutvustas, toimus koosesisteerimise mõistmisel paralleelselt paradigmamuutus, mis pakkus alternatiivi senistele selgitustele. Nimelt hüpotiseeris @hubbell2001 oma **neutraalse teooriaga**, et koosesisteerimiseks ei ole niššidevahelisi erinevusi üldse vaja. Tema väitis, et liigid koosesisteerivad seetõttu, et nende demograafilised parameetrid (st näiteks populatsiooni kasvukiirused) on hoopis nii sarnased, et liikidevahelised interaktsioonid on kõikidele liikidele praktiliselt sama tugeva

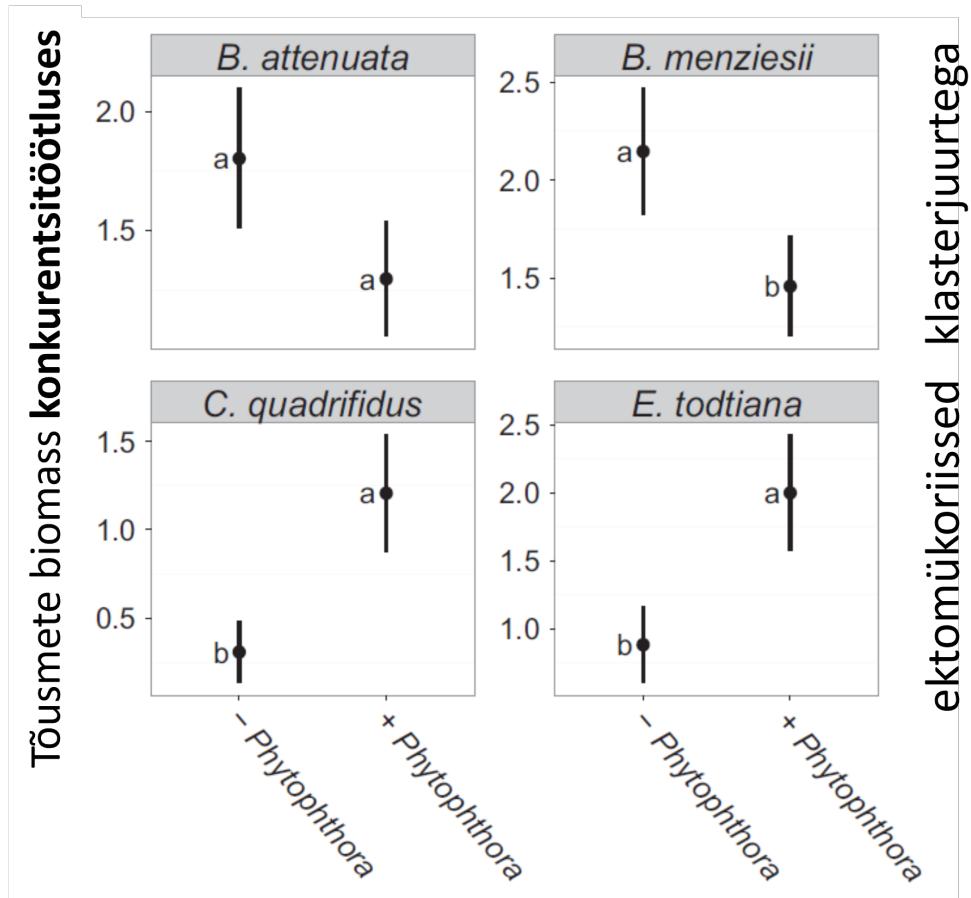


Figure 7: Prootealiste sugukonna taimeliikide tõusmete biomass oli konkurentsitöötuses (st mitut liiki koos kasvatades) tunduvalt kõrgem kui ektomükoriissetel mürdiliste sugukonna taimeliikidel. Olukord muutus, kui süsteemi lisati kolmas troofiline tase - patogeen *Phytophthora*.

mõjuga. Elurikkust saab seega seletada hoopiski stohastiliste (st juhuslike) sündmuste jadana, mistõttu mõned populatsioonid satuvad domineerima ning mõned surevad välja.

Liigifondi teoria

Chessoni MCT (kaasaegne koosesisteerimise teoria) vaatleb elurikkust koosluses toimuvate, niisi- ja konkurentsipõhiste aspektist ning Hubbelli neutraalne teoria postuleerib, et koosluses toimuvalt protsesid ja sellest johtuv liigirikkus on puhtalt juhusliku iseloomuga.

Umbes kümme aastat enne Chessoni ja Hubbelli vahelist mõõduvõttu hakkas pead kergitama elurikkuse teoria, mis samuti postuleeris, et koosluse liigilist koosseisu ei kujunda nii väga kohalikud liikidevahelised interaktsioonid, vaid **liigifondisuurus**. *Liigifond* on hulk kõikidest regioonis olemasolevatest liikidest, kes on võimelised antud kasvukohas elama.

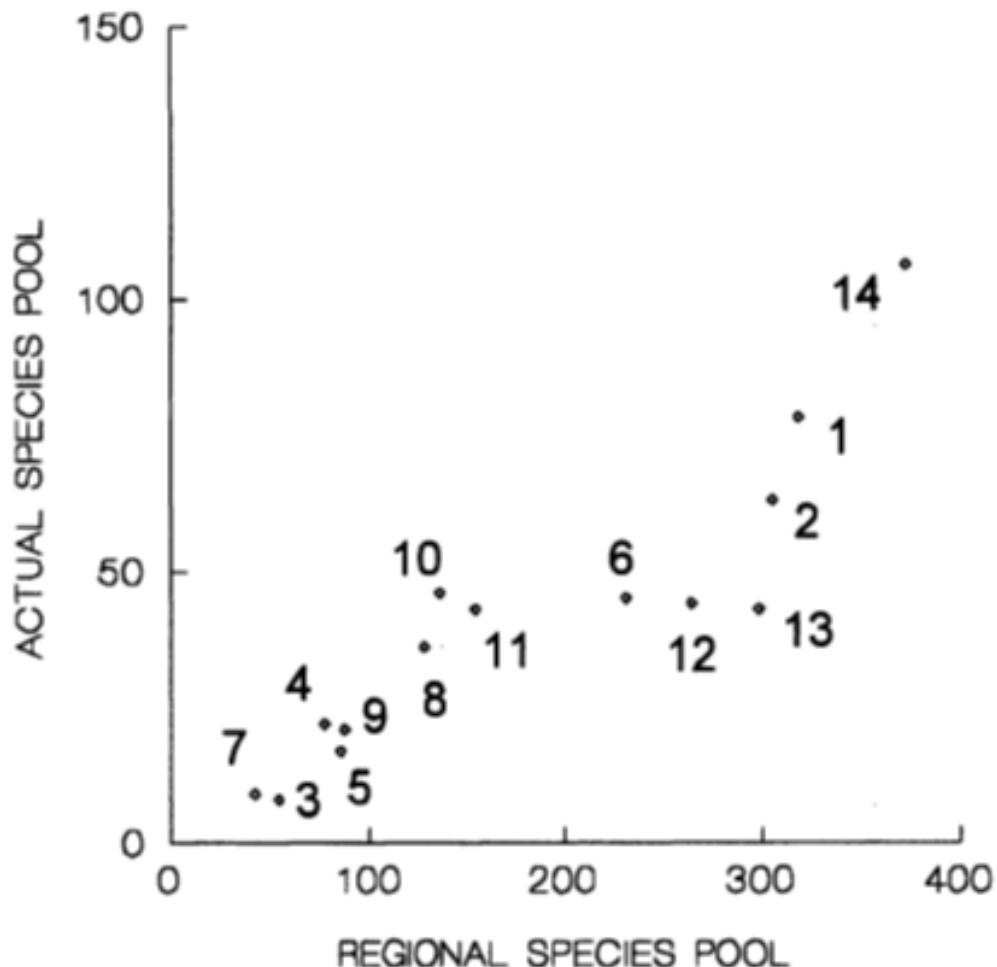


Figure 8: Regionaalse ja kohaliku (kasvukoha) liigifondi vaheline seos 14 Eesti taimekoosluse näitel [@pär-tel1996].

Sealjuures võib liigifondi kujunemist ja sellest johtuvat elurikkust vaadelda kahel eri tasemel:

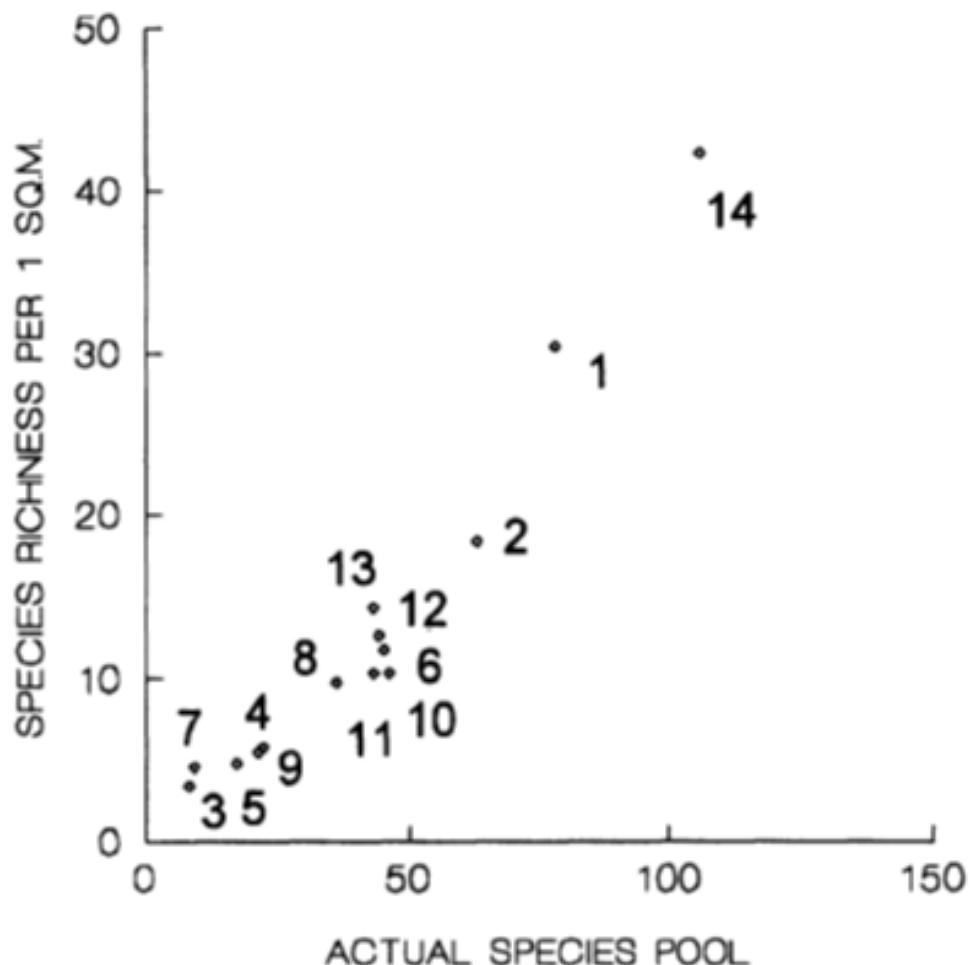


Figure 9: Kohaliku (kasvukoha) liigifondi suurusest sõltub ka väikeseskaalaline elurikkus kasvukohas [[@pärtel1996](#)].

- **Liigifondi hüpotees I:** koosesisteerivate liikide arvu määrab liigiteke ja ajalooline migratsioon

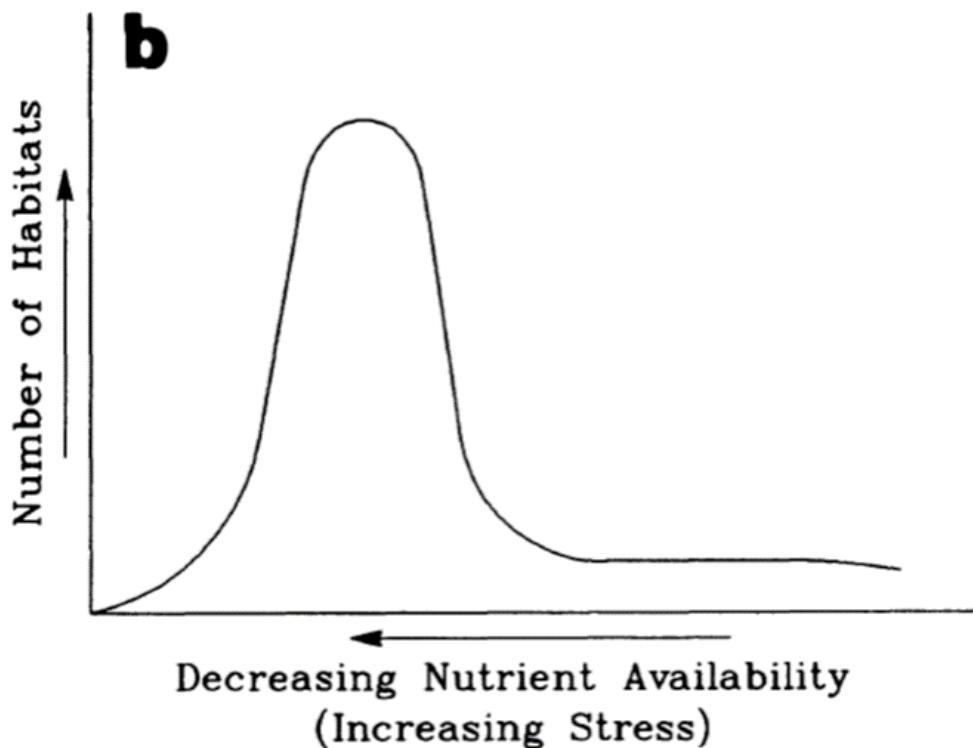


Figure 10: @taylor1990 pakkus välja alternatiivse seletuse produktiivsuse-liigirikkuse kõverale. Selle hüpoteesi järgi sõltub lokaalne liigirikkus seda tüüpi kasvukoha "tavalisusest". Näiteks võiks liigirikkus mullaviljakuse gradiendi kummagi otsa poole liikudes väheneda mitte sellepärast, et piiravaks on konkurents (viljakatel muldadel) või stress (väga väheviljakatel muldadel), vaid sellepärast, et gradienti otstesse jäävaid, ekstreemsemaid kasvukohti on (ajalooliselt, pindalaliselt) vähem ja sellevõrra vähem on liigiteke sellistes kasvukohtades toimuda saanud.

- **Liigifondi hüpotees II:** koosesisteerivate liikide arvu määrab diaspooride (leviste) kättesaadavus (levik maastikes ja kooslustesse)

Liigifondi teoria võlu seisneb selles, et erinevalt Chessoni ja Hubbelli teoriatest ei välista see oma postulaatide poolest tegelikult kumbagi protsessi. Kuigi liigifondi teoria tegeleb peaasjalikult liikide jõudmisega kooslusesse, ei eeldata liikide võrdset hakkamasaamist või ainult juhuslike protsesside toimumist koosluses. Liigifondist kohale jõudnuna võivad liigi püsimist koosluses endiselt kujundada ka biotilised interaktsioonid (konkurents, aga ka mutualistlikud interaktsioonid).

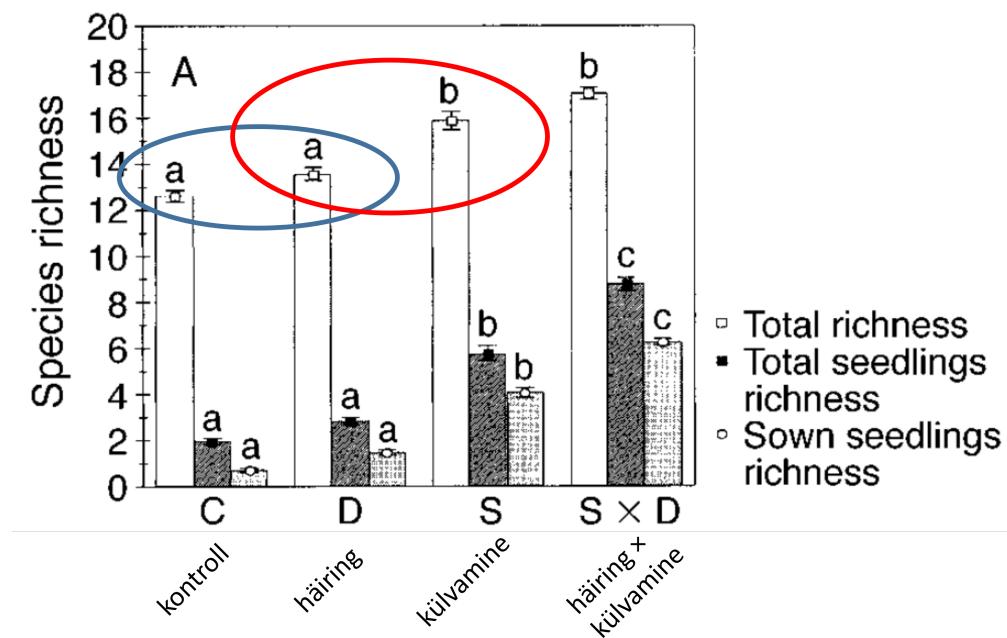


Figure 11: Külvamine (liigifondist kooslusesse jõudvate liikide hulga kunstlik suurendamine) suurendas alvaril väikeseskaalalist (10×10 cm) liigirikkust sõltumata algsest liikide arvust. Samas kui häiring, mida võiks vaadelda kui keskkonnafluktuatsiooni, mis suurendab stabiilselt kooseksisteerivate liikide arvu konkurentsete interaktsioonide poolt kujundatud koosluses, üldist liigirikkust ei tõstnud [zobel2000].

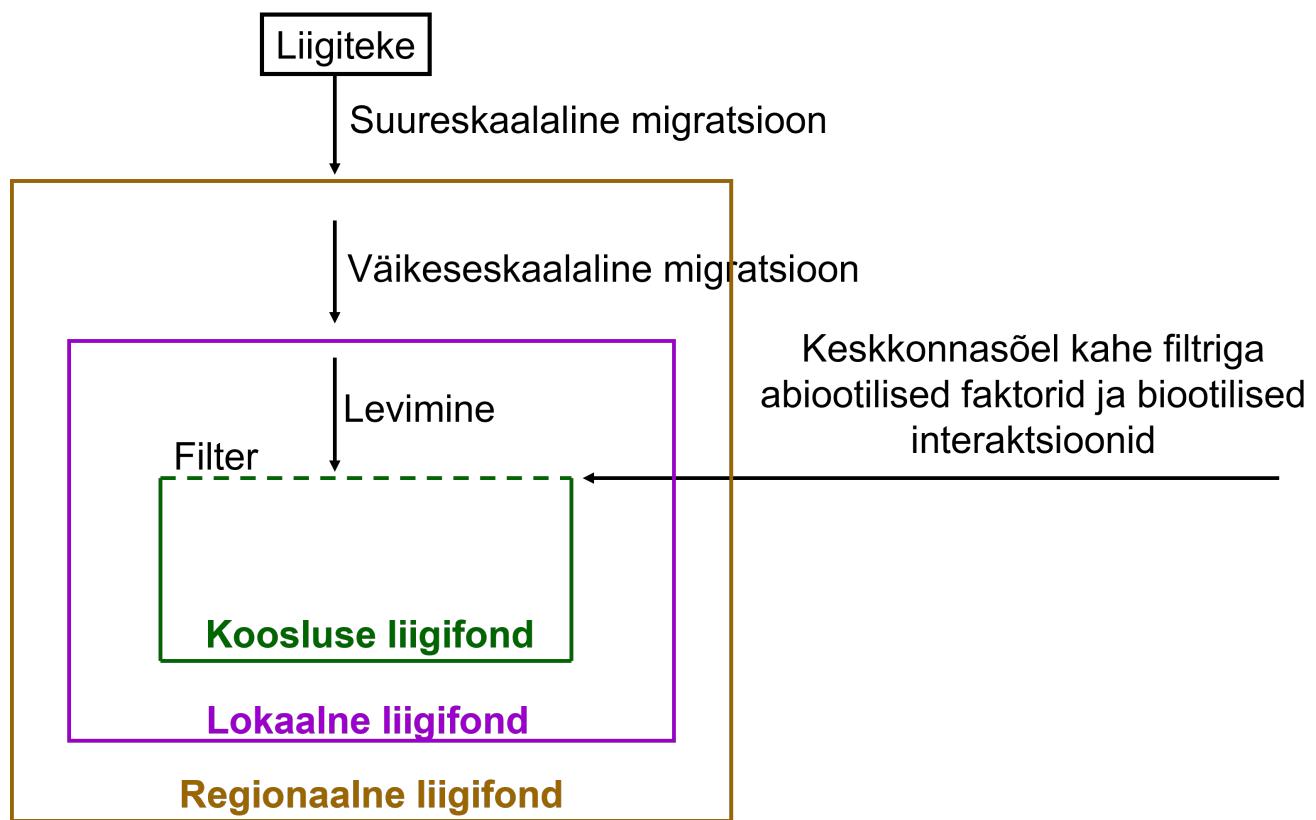


Figure 12: Liigifondi teoria järgi kujundavad koosluse elurikkust erineval skaalal toimuvad protsessid (filtrid). @zobel1997 põhjal.

Koosluste ja ökosüsteemide struktuur

Ökoloogia üks põhiküsimus 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 keskkonnaparametritest. Seega uurib koosluseökoloogia seda, kuidas need liikide kogumid looduslike 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 libliköieliste 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.

Koosluste koosseisu mõjutavad protsessid

Koosluse koosseisu kujundavad mitmed protsessid:

1. **Levimispiirangud:** Liigid ei pruugi kooslusest puududa mitte seetõttu, et tingimused ei ole sobivad, vaid kuna nad ei ole kooslusesse jõudnud.
2. **Abiootilised filtrid:** Keskkonnaparametrid (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!) keskkonnaparametritega sobivate liikide koosluses püsimist.
4. **Liigiteke ja väljasuremine:** Mõjutavad regionalse liigifondi kujunemist evolutsionilises ajaskaalas. Selleks, et liik saaks kuskil liigifondis olla, peab ta põhimõtteliselt olemas olema.

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

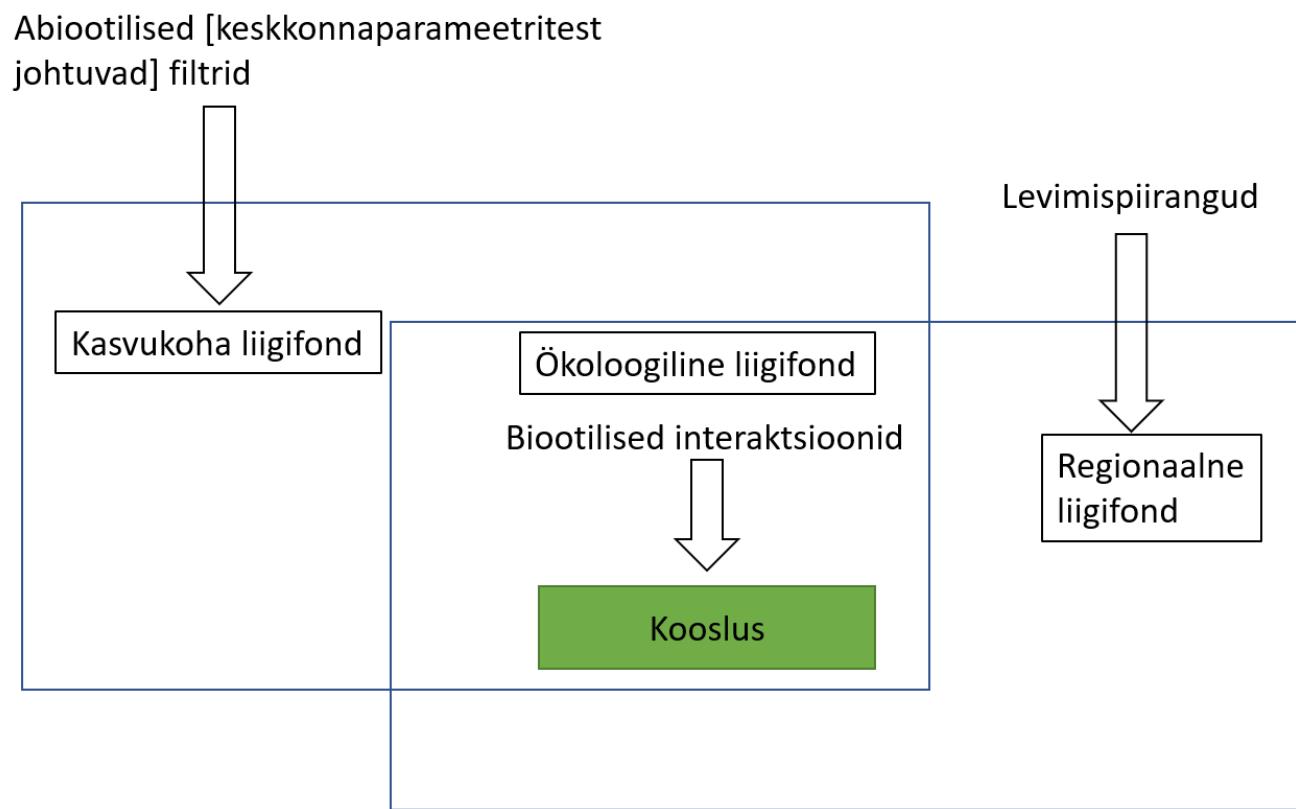


Figure 1: Koosluse kokkupanekut mõjutavad filtri: levimis- ja keskkonnapiirangud ning biootilised interaktsioonid.

Koosluse kirjeldamine

Koosluse koosseise võib kirjeldada ja võrrelda erineva detailsusastmega:

- Liigirikkus
- Liikide suhteliste ohtruste (*abundance*) jaotus
- Mitmekesisus
- Liikide vaheldumine
- Liikide suhteliste ohtruste vaheldumine

Liigirikkus, mitmekesisus

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

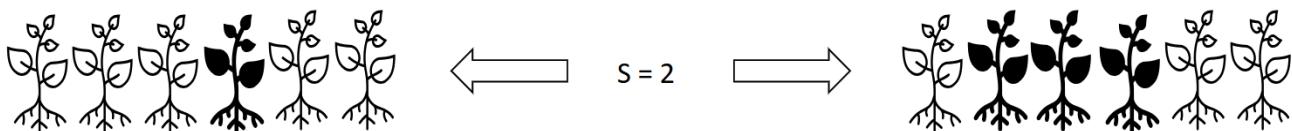


Figure 1: Liigirikkus (S) ei arvesta koosluse liikide ohtrussuhteid. Nii vasakulolev kahe liigiga (must ja valge) kooslus kui paremal olev kooslus on sama liigirikkusega, aga funktsionaalselt ilmselt küllaltki erinevad.

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

- **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:

Koosluse kirjeldamine

- **H'** on Shannoni indeks,
 - **S** on liigirikkus,
 - **p_i** on liigi **i** suhteline ohtrus koosluses,
 - **ln** on naturaallogaritm.
- **Gini-Simpsoni indeks** (**1 - S**; 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:

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

Kus:

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

NB! Simpsoni indeks (**1 - D**, Simpson index) kirjeldab dominantsi, **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.

Koosluse kirjeldamise täielikkus

Praktilises mõttes on liigirikkuse (ja sellest johtuvalt tegelikult ka mitmekesisuse) kirjeldamise puudu-jäägiks 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-löikude arv, filtrist läbi lastud jõevee maht vms). Olenevalt sellest, kui võrdselt on koosluse individuid liikide vahel jaotunud, võime sama proovivõtupingutuse tulemusena saada ühest punktist parema kirjelduse kui teisest.

(*Proovivõtupingutus - sampling effort - tähistab seda, kui palju (ressurssi) me koosluse kirjeldamiseks kulutame. Näiteks: loendame tolmedajate külastusi igal öiel 10 minutit; võtame igast punktist 5 gramma mulda.*)

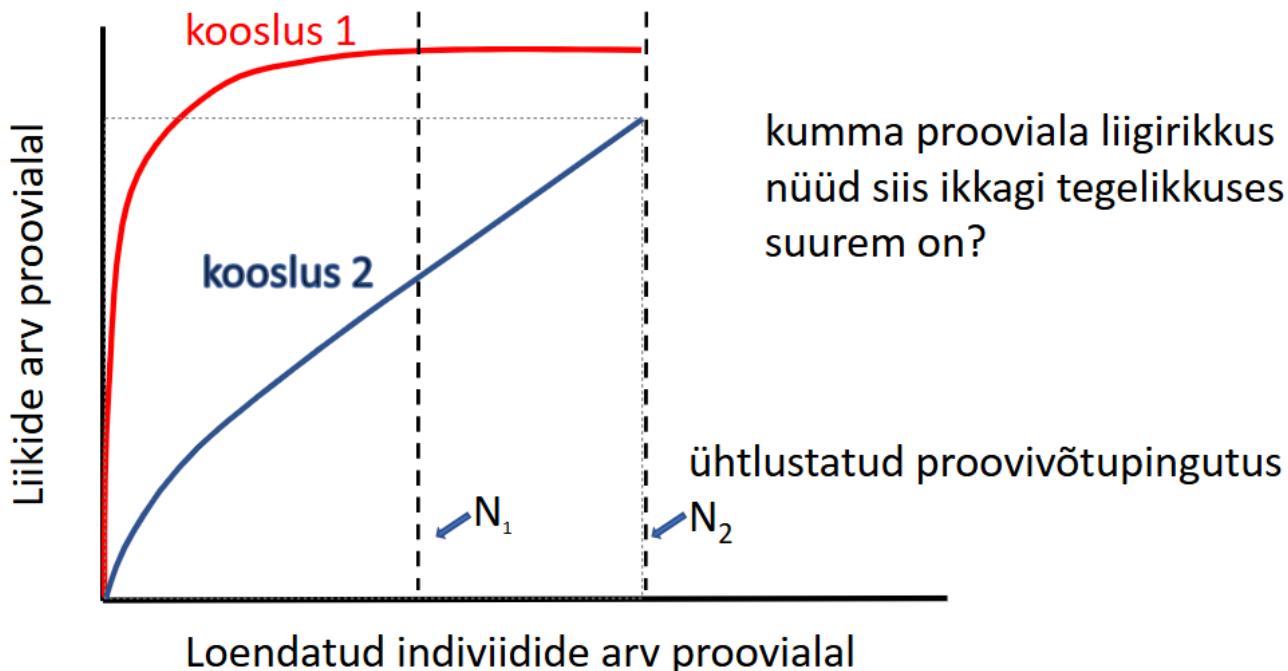


Figure 2: Kui proovivõtupingutuse N_1 puhul jäab mulje, et kooslus 1 on kaks korda liigirikkam kui kooslus 2, siis proovivõtupingutuse N_2 korral on liigirikkused küllalt sarnased. Kui liigirikkuse-loendatud indiviidide korrelatsioonikõverat mõtteliselt mööda x-telge edasi joonistada, võiks ennustada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

Mõõdikute intuitiivsus

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 Shannon'i indeks H' , ilmneb, et $H'_B = 2H'_A$.

A

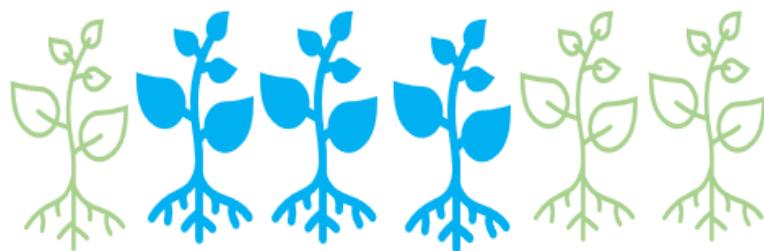


$$H'_A = 0,69$$

$$B = 2 \times A$$



$$H'_B = 1,38 = 2 \times H'_A$$



Kõik väga ilus.

Kui aga ohtrused pole võrdsed

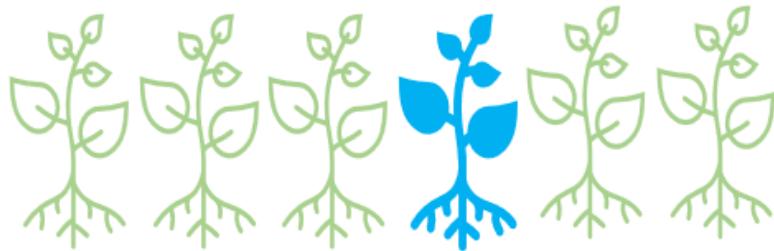
A



$$H'_A = 0,45$$

 $B = 2 \times A$ 

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



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

Miks see meid huvitab? Sest et 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) töelist mitmekesisust, tuleb appi **transformatsioon ja ekstrapolatsioon**.

Hilli arvud

Hilli arvud (^aD; 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 väärthus kaks korda suurem). Hilli arvude omapäräks on **parameeter q**, mis väljendab dominantsetele liikidele antavat kaalu mitmekesisuse arvutamisel.

Koosluse kirjeldamine

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

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 järv (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 selleks, et liikide keskmise suhteline ohtrus võrduks kirjeldatavas koosluses mõõdetuga. Ehk teisisõnu, **Hilli arv näitab, mitu võrdse ohtrusega liiki annaks sama mitmekesisuse väärtsuse.**

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/** (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

Proovime järelle

Arvutame nelja erineva koosluse Hilli arvud 0 ... 3

```

suppressWarnings(suppressPackageStartupMessages(library(tidyverse)))

# 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 väärustete jada loome
                       a) { # liikide ohtruste vektor
  qs <- seq(from, to, by) # loome q väärustete 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)) # võrdsed ohtrused, 2x rohkem liike

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

hill_df_4 <- f_hill_df(a = c(40, 5, 5, 1, 1,
                           40, 5, 5, 1, 1)) # 2 selgelt domineerivat liiki, 2x rohkem liike

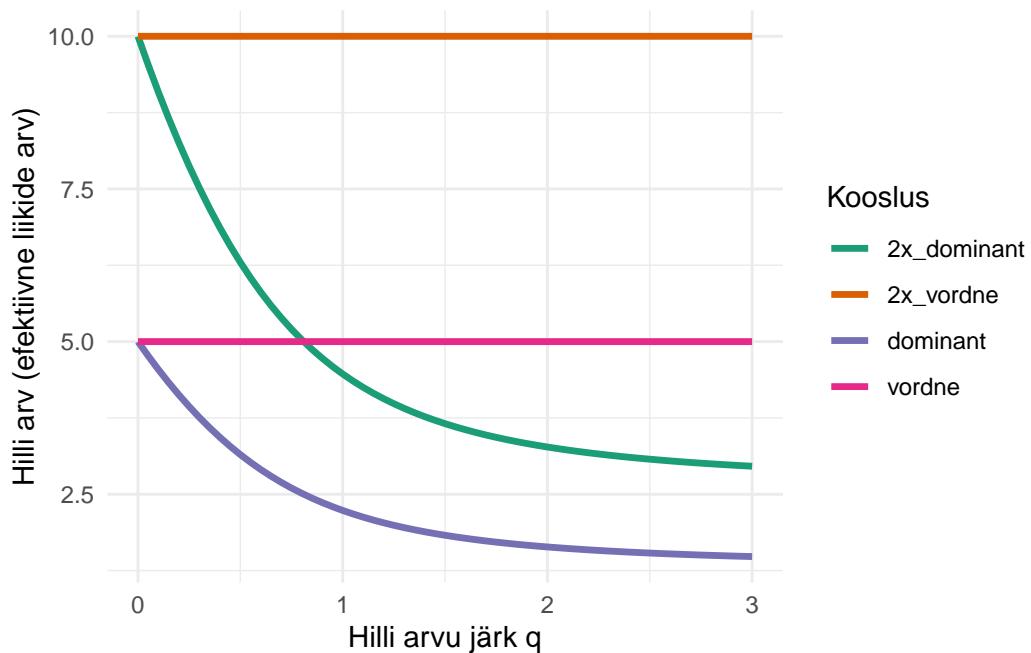
# Paneme tabelid kokku:
hill_df <- bind_rows(
  hill_df_1,
  hill_df_2,
  hill_df_3,
  hill_df_4,
  .id = "kooslus"
) %>%
  mutate(kooslus = recode(kooslus,
                          "1" = "vordne",
                          "2" = "2x_vordne",
                          "3" = "dominant",

```

Koosluse kirjeldamine

```
"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")
```



Olenemata Hilli arvu järgust q , on “kahekordstatud” koosluse puhul sama järu Hilli arv $2x$ suurem.

Kuidas käituvad Shannon'i indeks ja Gini-Simpsoni indeks vörreldes Hilli arvudega

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

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

  # Võrdsed ohtrused
```

```

p_equal <- rep(1 / S, S)

# Dominante 70%, teised võrdsesti 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 - log(S, base = 2)), 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,
                        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)
}))

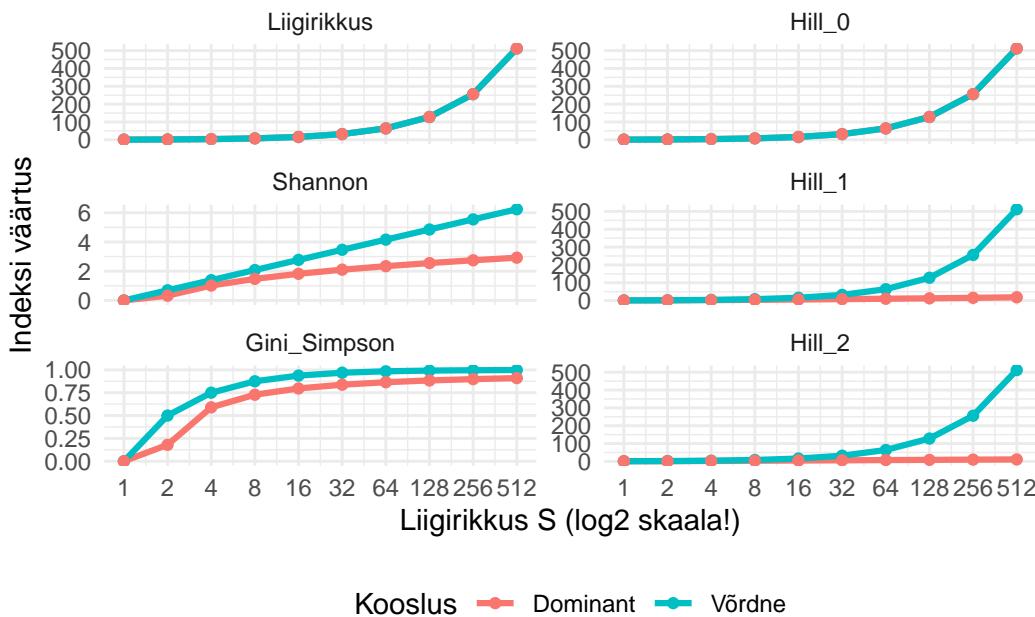
# Mudime joonise tegemise jaoks
div_long <- pivot_longer(div_df, cols = c(Liigirikkus, Hill_0, Shannon, Hill_1, Gini_Simpson, Hill_2),
                           names_to = "Index", values_to = "Value") %>%

```

Koosluse kirjeldamine

```
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 väärustus"
  ) +
  theme_minimal() +
  theme(legend.position = "bottom")
```



Hilli arvud kasvavad nii võrdsete ohtrustega koosluse puhul kui dominantliikidega koosluse puhul proporsionaalselt 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!).

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 usaldusintervallides), kui mitu liiki koosluses töenäoliselt tegelikult on,

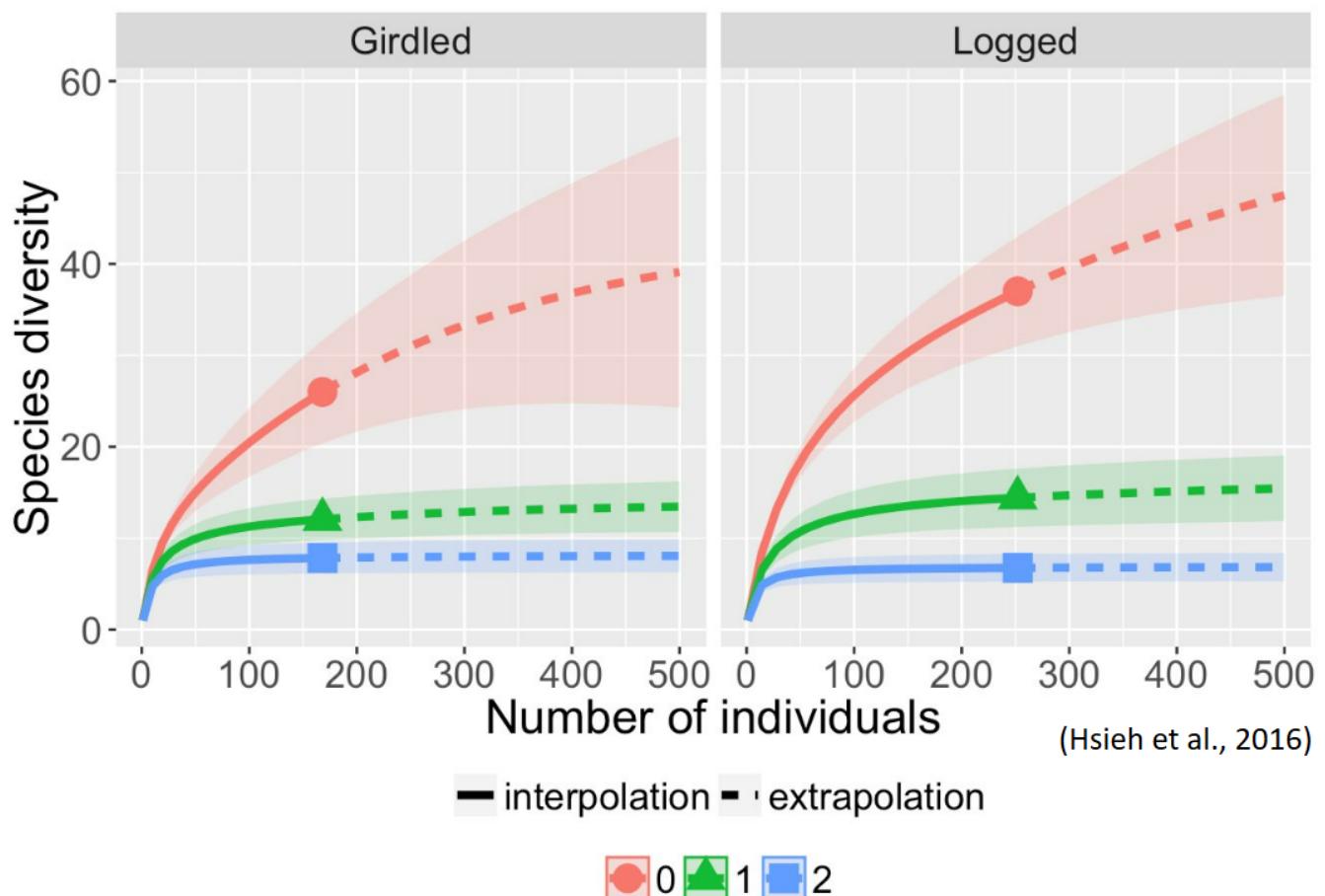


Figure 3: Hilli arve kasutades on võimalik matemaatiliselt ennustada, mis oleks mitmekesisus “täieliku” proovivõtupingutuse puhul - ehk siis kui me koosluse kõik liigid üles leiaksime

Koosluse kirjeldamine

st proovida eemaldada proovivõtu ebatäielikkusest tekkinud müra.

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 tuletada Hilli arvudest

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

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

Ordinatsioon

Looduslikud kooslused on komplekssed 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](#).

Koosluste energeetiline struktuur

Kooslus saab olla struktureeritud ka energiavoogude mõistes. Primaarprodutsendid assimileerivad päike-seenergia abil süsiniku, mille energia kulgeb herbivooride kaudu näiteks kiskjateni ja lagundajateni.

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

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

Need energiavood liiguvalt ökosüsteemis troofiliste tasemete kaudu. Mida suurem on primaarproduktsioon, seda suurem on sekundaarproduktsioon, üldreeglina on iga järgmiste troofiliste taseme produktsioon $\frac{1}{10}$ eelmisest tasemest.

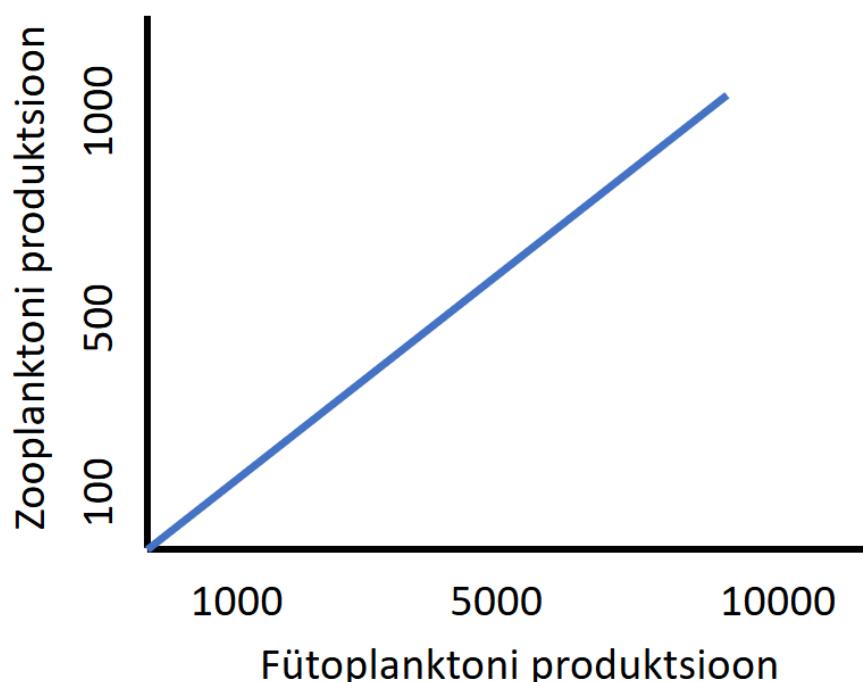


Figure 1: Reegliga on iga troofilise taseme produktsioon $1/10$ eelmise taseme produktsioonist

Troofiline püramiid

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

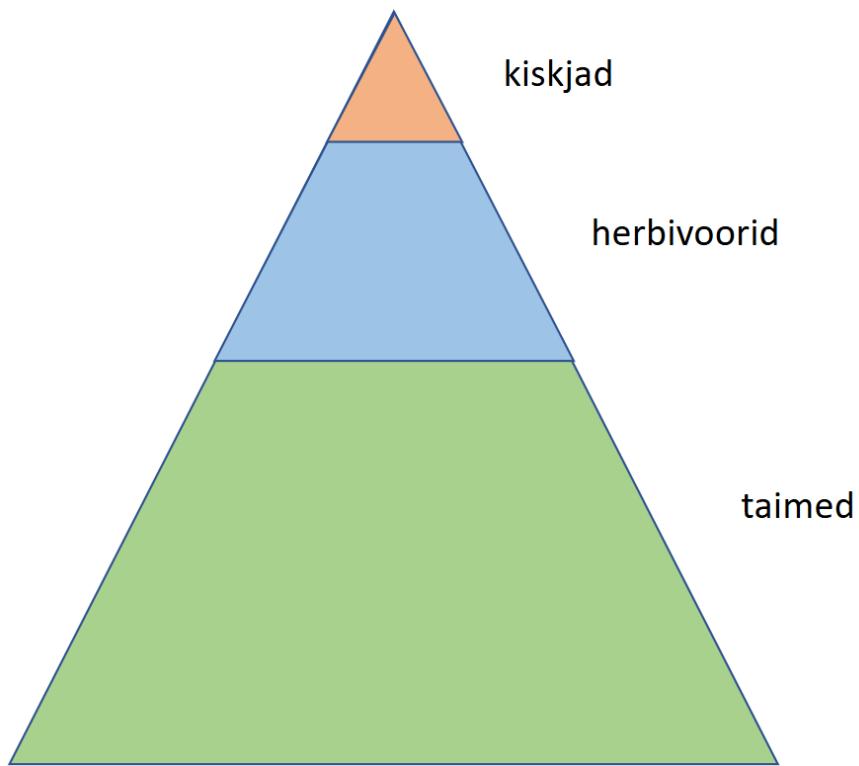


Figure 2: Ideaalne troofiline püramiid

„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

Siiski leidub ka erandeid.

Tagurpidine troofiline püramiid

Extreme Inverted Trophic Pyramid of Reef Sharks Supported by Spawning Groupers

Mourier, Johann et al.

Current Biology, Volume 26, Issue 15, 2011 - 2016

Korallikosüsteemis on haide biomass tavaolukorras sama suur kui saakloomade oma. Samuti on kehasuuruse ja biomassi suhe positiivne, mis viitaks justkui tagurpidisele troofilisele püramiidile. 1/10 reeglit järgides peaks ju suuremate (mereökösüsteemis eelduslikult kõrgemal troofilisel tasemel olevate) elukate biomass olema väiksem! Kuidas see energia ei kao?

Energia kaob muidugi, kuid haid söövad kord aastas kudemiseks kohale rännanud kalasid. Saagi biomass selleks perioodiks mitmekordistub ja toimub **eksogeenne** energia sissevool süsteemi.

$\frac{1}{10}$ reeglist hälbitmisse võimalikke põhjuseid:

Typical conditions in Farakava pass

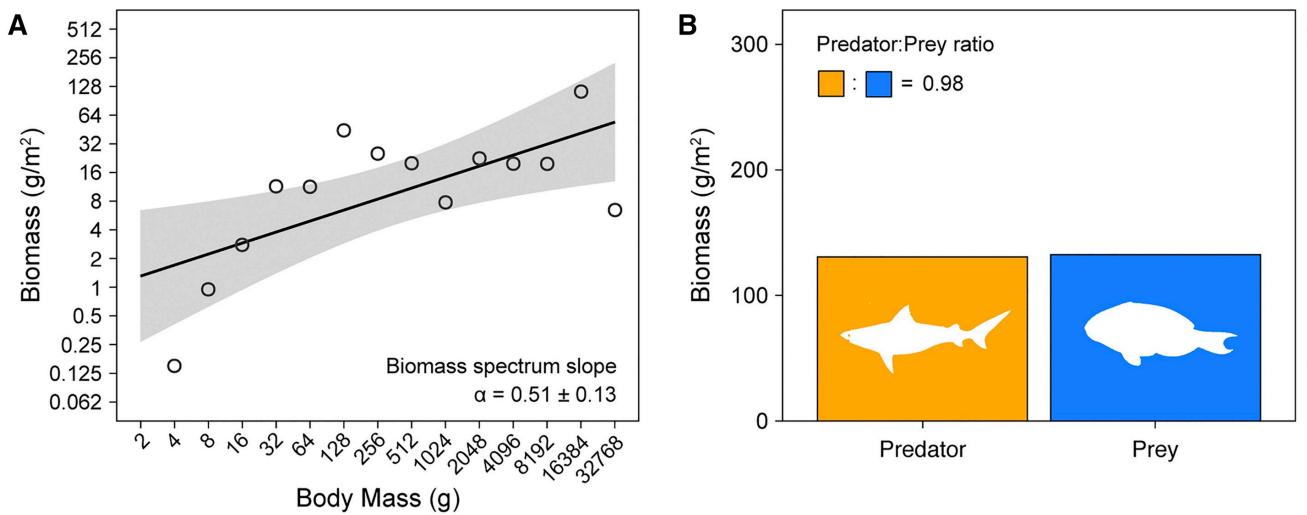


Figure 3: Haide biomass korallioökosüsteemis on sama suur kui saakloomade oma.

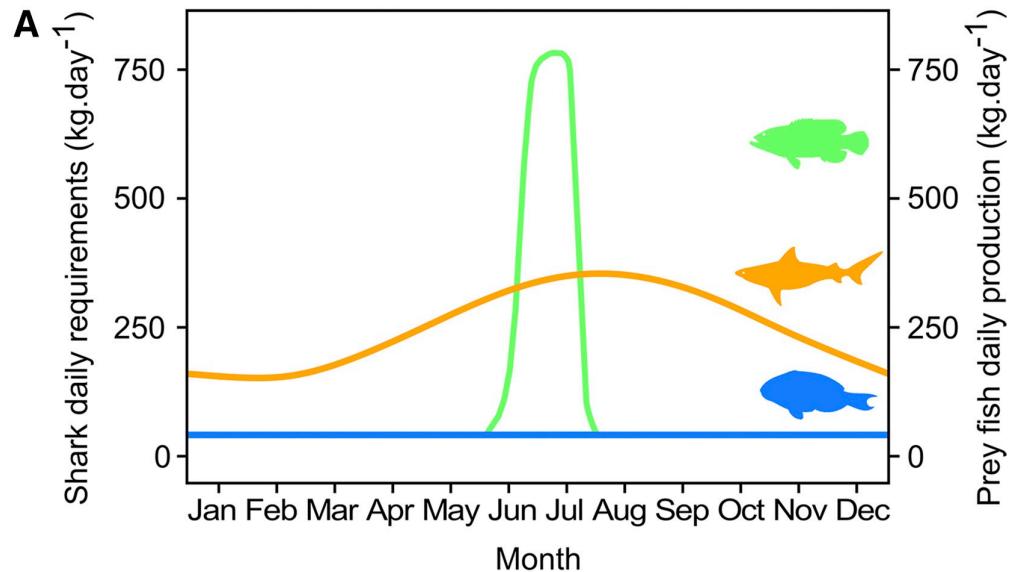


Figure 4: Haide toiduvajadus (oranž joon) varieerub aasta jooksul, kuid on kohaliku saakloomakoosluse populatsiooni produktsioonist (sinine joon) madalam. Juunis ja juulis rändavad piirkonda aga kudema tulnud kalad, kelle biomass (roheline) joon ületab kõvasti haide toiduvajadust.

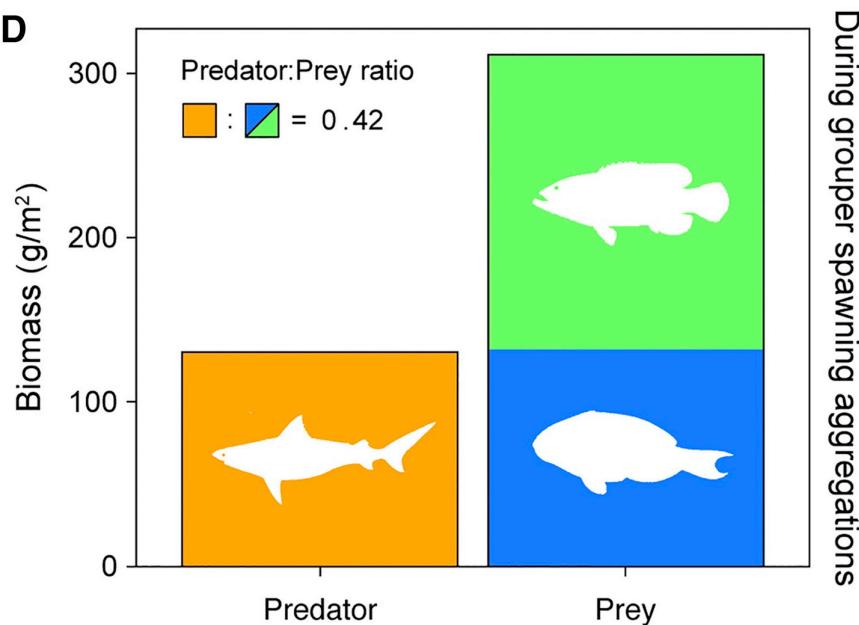


Figure 5: Kudema tulnud kalad (rohelised) vähendavad kiskja-saakloomaga suhet rohkem kui poole võrra, lähenedes normaalsele toidupüramiidile.

- parem energia ülekandeefektiivsus - näiteks parema söödavuse või efektiivsema jahipidamise kaudu
- kiire tarbitava troofilise taseme uuenemiskiirus (*turnover*)
- mosaiikne kasvukoht - soodustab erinevate ressursside kasutamist-jagamist
- omnivooria - kiskja saab herbivooride taseme osaliselt vahele jäätta
- toiduahela produtsentide ja herbivooride “ajalooline kohalolek” - näiteks surnud orgaanilise ainena
- kõrgema troofilise taseme organismide kehasuuruse tõus
- mingisugune alloktoonne [eksogeenne; mujalt pärinev] energi juurdevoog
- herbivooride kõrge mobiilsus - liiguvad “kooslusest” välja toitu otsima

Toiduahela kontroll

Kumb ots toiduahelat kontrollib?

Toiduahela “kontrollivaks” lüliks võiksime pidada seda troofilist taset, kellest sõltub toiduahela teiste tasemete ohtrus ja/või produktiivsus. Ökoloogias kirjeldatakse kahte paradigmat: **alt-üles (bottom-up)** ja **ülalt-all (top-down)** kontroll.

Alt-üles

Alt-üles kontrollitud süsteemis sõltub kõrgemate troofiliste tasemete arvukus peamiselt toiduahela esimest lüli piiravatest ressurssidest - näiteks valgus, toitained, vesi. Säärasates süsteemides põhjustab ressursside lisandumine suurema primaarproduktiiooni ja sellest johtuvalt suurema herbivooride → kar-nivooride → tippkiskjate arvukuse.

Alt-üles kontroll toimib süsteemides või (alam-)toiduahelates, kus tarbijad ei mõjuta (eriti) oma tarbitavaid organisme, näiteks detritivooria (surnud orgaanilisest ainest toitumine) või nektari- ja granivooria (seemnete söömine).

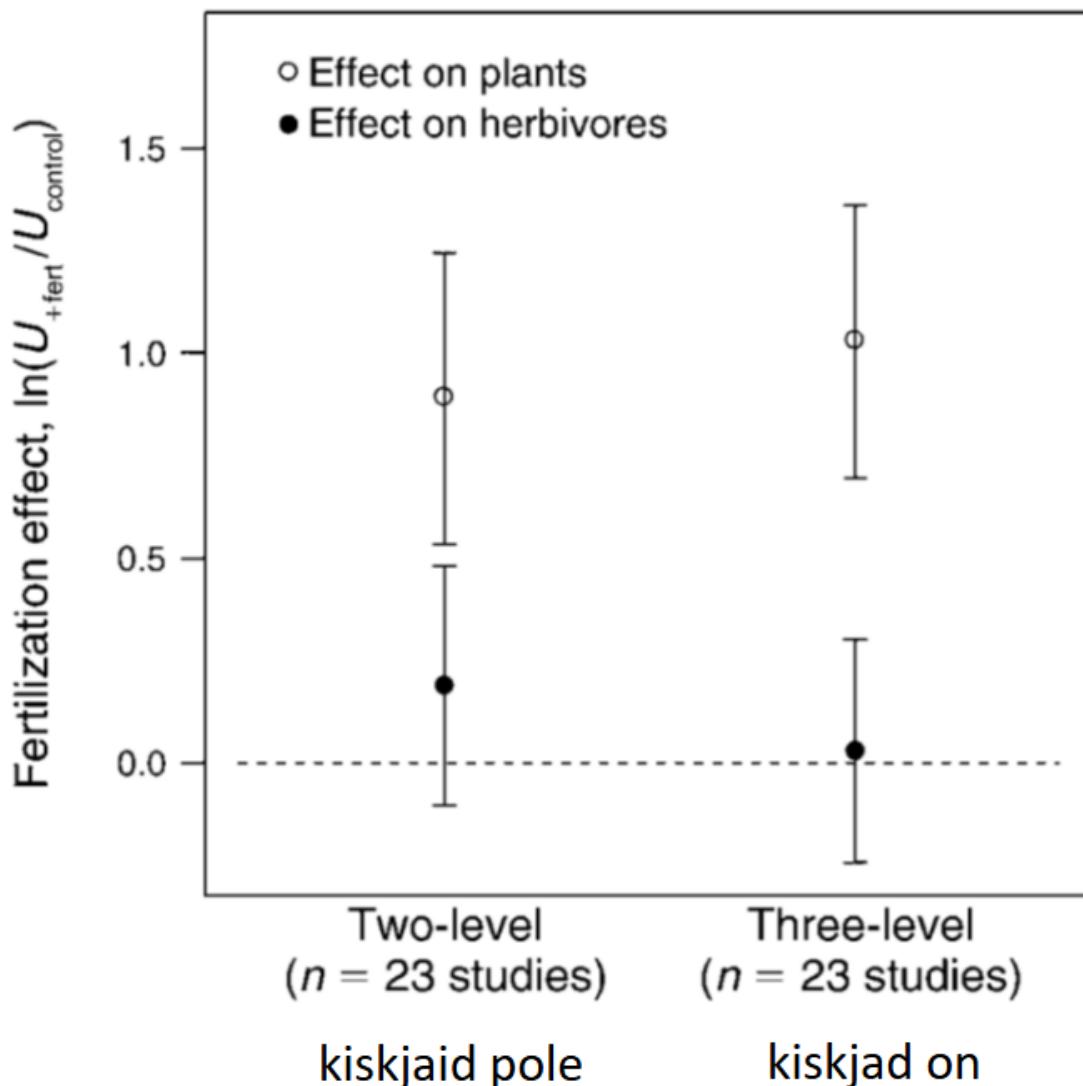


Figure 6: Meta-analüüs is näidati, et väetamine mõjuhtab küll primaarprodutsente (effect on plants) - ehk ühe taseme piires toimub bottom-up kontroll. See mõju ei kipu aga ei herbivooridele ega kiskjatele edasi kanduma. Borer et al. 2006 Ecology

Ülalt-alla

Vastupidiselt ülalmainitule kontrollivad **ülalt-allä** süsteemis tarbijad (peamiselt kiskjad) alamate tasemete ohtrust. Ülalt-allä kontrolli kutsutakse ka troofiliseks kaskaadiks (*trophic cascade*) - meenutagem näiteks päiskiviliike. Mõju suund primaarprodutsentidele võib sõltuda ka troofiliste tasemete arvust:

- 3-tasemeline toiduahel: kiskja kontrollib saakloomaa (nt herbivoor) arvukust, kelle ohtruse vähene-

Kooshuste energеetiline struktuur

mine suurendab omakorda viimase ressursi (nt taimed) ohtrust

- 4-tasemeline toiduahel: tippkiskja vähendab primaarse kiskja ohrust, herbivooride arvukus tõuseb, taimede biomass/ohrus väheneb

Troofiline kaskaad mereelukate näitel

Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S., & Leggett, W. C. (2005). Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Science*, 308(5728), 1621–1623. <https://doi.org/10.1126/science.1113075>

X-teljel on aastad 1965 - 2000.

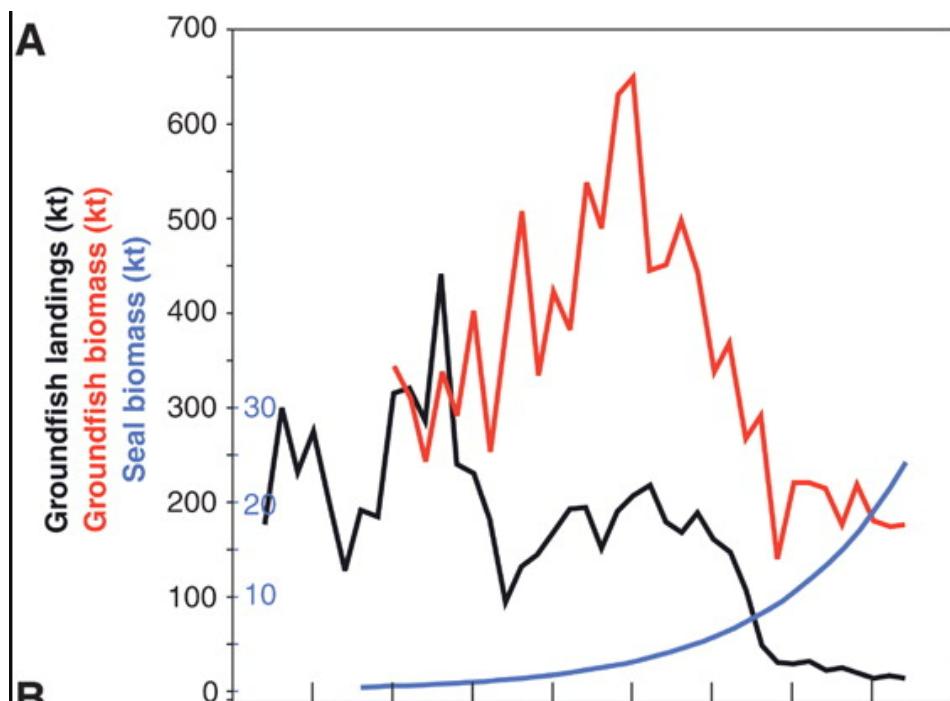


Figure 7: Tursa ja teiste sarnaste majanduslikult oluliste kalade väljapüüdmine (must joon - sadamasse jõudnud kalade biomass)

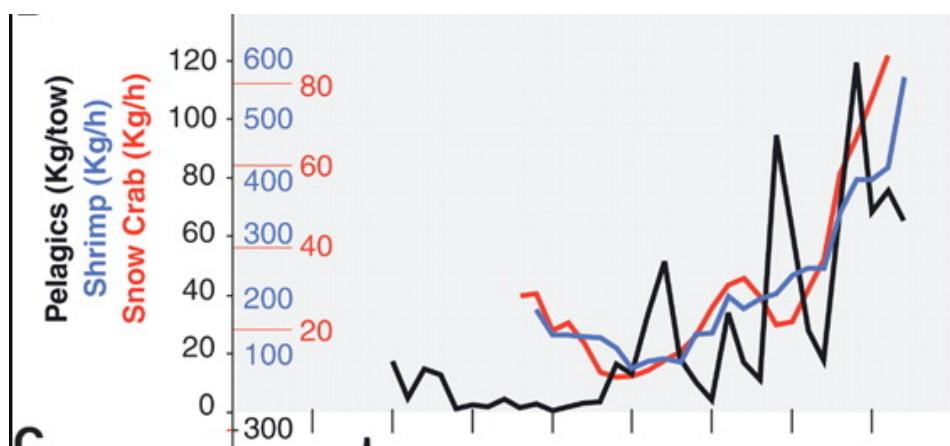


Figure 8: Väiksemate kalade ja selgrootute arvukuse tõus

Suurte kiskjate (tursk jt) väljapüüdmise tõttu vähenes oluliselt mereökosüsteemide oluline limiteeriv toitaine - lämmastik. **Muutus terve ökosüsteem.**

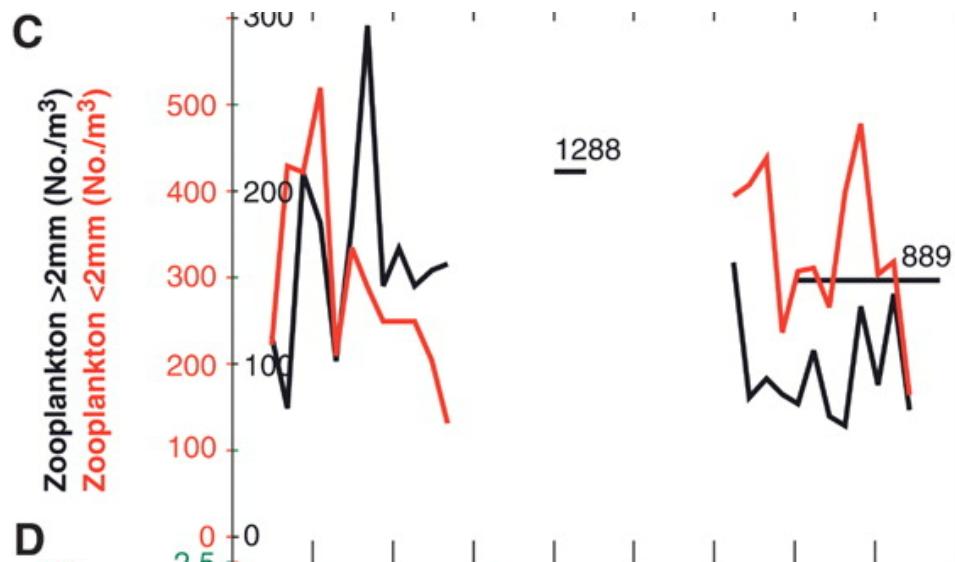


Figure 9: Zooplanktoni arvukuse langus

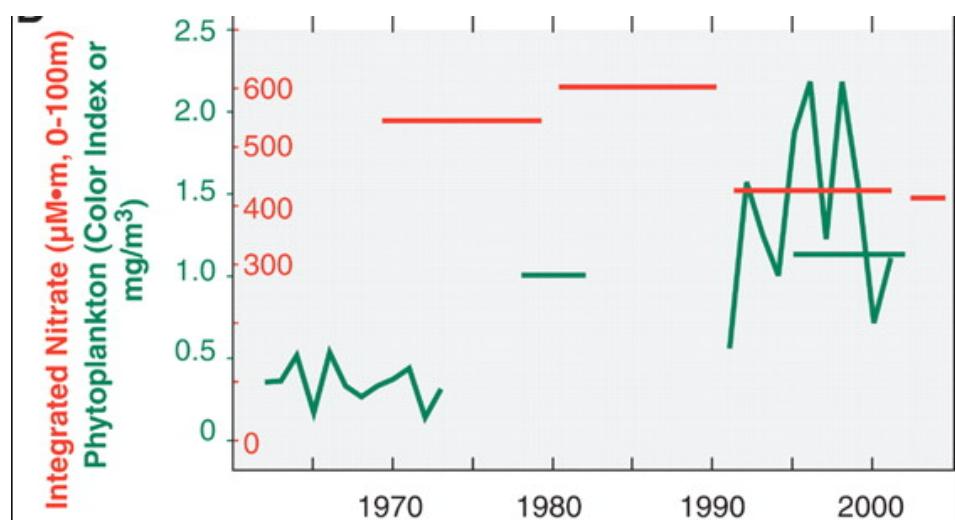


Figure 10: Fütoplanktoni ohtruse (roheline joon) tõus; nitraadikontsentratsiooni (punane joon) langus.

Troofiline kaskaad võib aset leida kas *koosluse* või *liigi* tasemel

- *liigi tase* - suhteliselt spetsialiseerunud tarbija mõjutab oma saakliiki, kes võib-olla mõjutab ka mõnda taimeliiki. Liigi tasemel kaskaadid on tavalisemad maismaaökosüsteemides, sest (toiduobjektile) spetsialiseerumisi on rohkem.
- *koosluse tase* - kiskjate *kooslus* kontrollib herbivooride *kooslust*, kes kontrollivad tervet taimekooslust (või muid primaarprodutsente). Koosluse tasemel kaskaadid on tavalisemad veeökosüsteemides:
 - suhteliselt homogeenne keskkond – mosaiikses kasvukohas ja keerukate toiduahelatega süsteemis kaskaadid sumbuuvad
 - tarbitavate organismide suhteliselt kiire populatsioonidünaamika võrreldes tarbijatega – nt puude populatsiooni muutus tippkiskja kadumisel ei avaldu (vähemalt mitte kiiresti), samas planktoni elutsükkel on küllalt lühike
 - tarbitavad organismid on suhteliselt kõigile „söödavad“ – kalad pistavad (*ja see on taimeökoloogi üldistus*) kõike, mis suust alla läheb

“Why is the world green?”

Klassikaline näide troofilisest kaskaadist on herbivooride ohtruse vähenemine karnivooride tõttu ning sellest johtuv taimse biomassi kasv. Selle nähtused võtsid 1960. aastal kokku Hairston, Smith ja Slobodkin oma hüüpoteesiga (**HSS hypothesis**), kus nad ennustasid ülalt-allta troofiliste kaskaadide tavalisust ning mis võiks lihtsustatult kõlada nii: “Maailm on roheline sellepärast, et kiskjad hoiavad herbivoore vaos ja rohelise biomass saab akumuleeruda.”

Ja tõepoolest, tihtipeale HSS toimib - kiskjad kontrollivad *top-down* primaarprodutsentide ohrust.

Hypothesis of exploitation ecosystems

Igal pool aga niimoodi ei ole. Tundraaladel töötava ökoloogina ei jätnud Lauri Oksanen tähele panemata kõrgematel laiuskraadidel aset leidvat meeletut herbivoorset surve näiteks lemmingute, põhjapõtrade poolt. 1981. aastal pakkus ta välja HSS edasiarenduse - ***hypothesis of exploitation ecosystems (EEH)***, mis sedastab, et troofiliste tasemete arv ja ülalt-allta kontrolli tugevus sõltub ökosüsteemi produktiivsusest.

Primaarproduksiooni vähenedes herbivoore kontrolliv troofiline kaskaad laguneb, sest et piisoojaste kiskjate koosluse ülalpidamiseks ei jagu energiat (meenutagem jälje $\frac{1}{10}$ reeglit). Süsteemsemalt:

I Väga väheproduktiivsetes süsteemides saavad elada ainult taimed (vmt primaarprodutsendid)

II Vähe- kuni keskmiselt produktiivsetes süsteemides jagub energiat herbivooride ülalpidamiseks, kes omakorda avaldavad taimekooslusele tugevat surve

III Produktiivsetes süsteemides suruvad kiskjad herbivooride ohtruse alla ning vähindavad surve taimekooslusele.

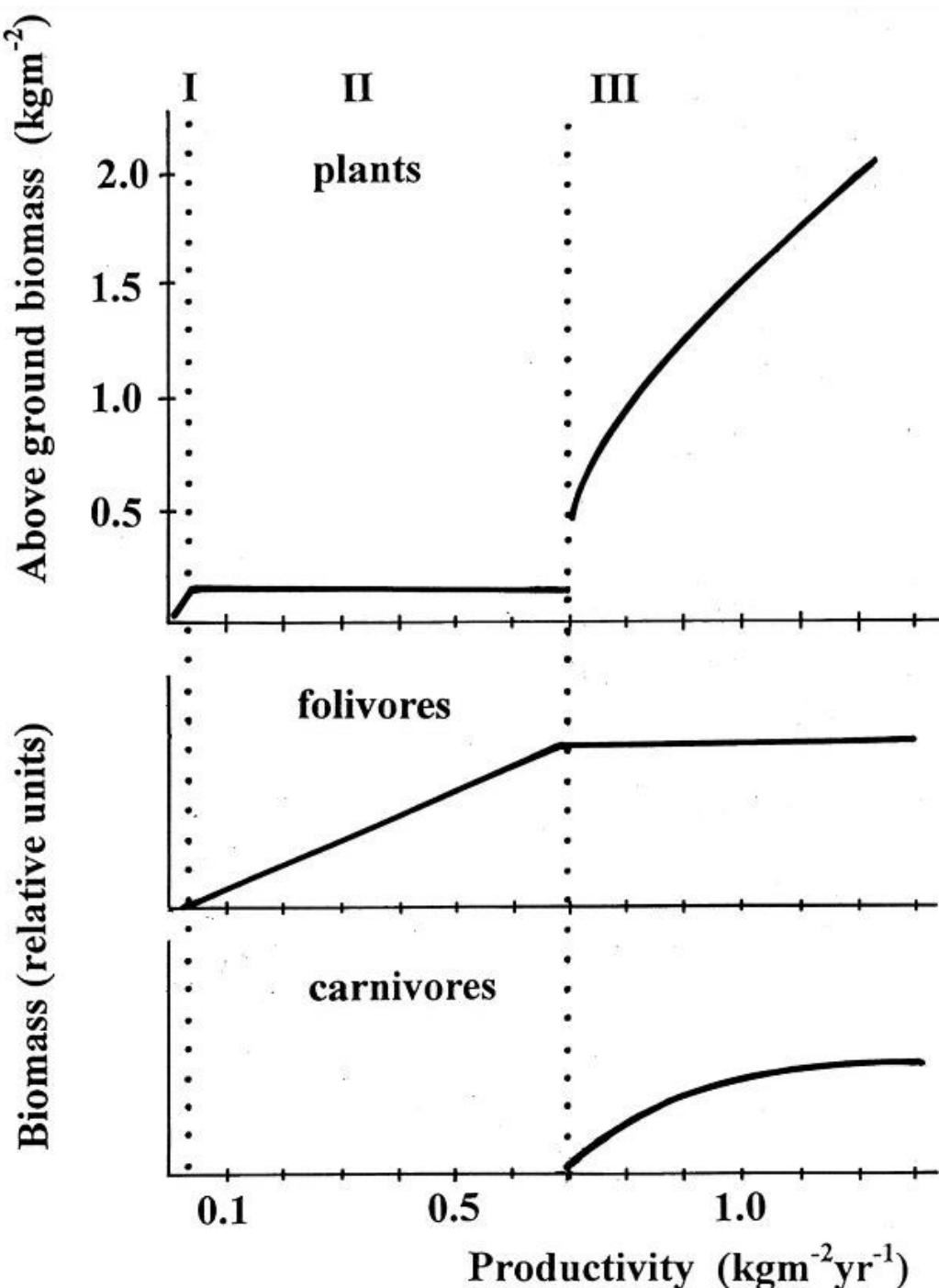


Figure 11: I - ühetasemeline toiduahel (herbivoorid praktiliselt ei kontrolli taimekooslust, sest et herbivooride pidamiseks süsteemis ei jagu energiat); II - kahetasemeline toiduahel (herbivoorid on, aga kiskjaid ei ole võimalik pidada); III - kolmetasemeline toiduahel. Oksanen & Oksanen 2000 The American Naturalist

Y-kujuline toiduahel

Seni käsitlesime toiduahelat lineaarsena - energia liigub primaarprodutsentidel herbivooride ja sealt omakorda karnivooride. Selle klassikalise toiduahela kõrval toimib paralleelselt ka taine ahel - **laguahel**, kus energia liigub surnud orgaanilise aine, lagundajate ja detritivooride kaudu. Need kaks paralleelset ahelat moodustavad **Y-kujulise toiduvõrgustiku**:

- Üks haru esindab “klassikalist toiduahelat” (taimed → herbivoorid → kiskjad)
- Teine haru on **laguahel** (surnud orgaaniline aine → lagundajad/detritivoorid → kõrgema troofilise taseme tarbijad)

Nende kahe haru energiavood ja liikidevahelised interaktsioonid on tihtipeale seotud. Näiteks võivad kiskjad tarbida nii herbivoore kui detritivoore.

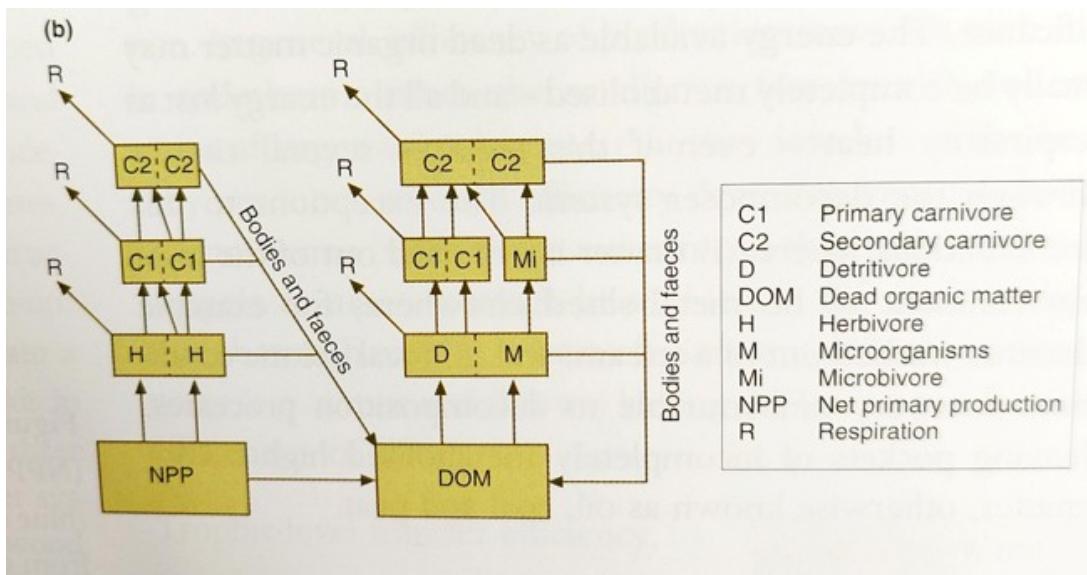


Figure 12: Osa energiat ei liigu primaarprodutsentidel tippkiskjateni mitte läbi herbivooride, vaid suur osa primaarproduktiooni sureb enne tarbitud saamist (Begon & Townsend, 2021)

Näiline troofiline kaskaad

ATCH - *apparent trophic cascade hypothesis* (Polis & Strong 1996):

- Produktiivsuse kasvades kasvab taimede biomass, väheneb herbivooride biomass ja kasvab kiskjate biomass *top-down kontroll*
- Tänu taimede biomassi kasvule kasvab varise biomass, kasvab variselagundajate biomass ja kasvab kiskjate biomass *bottom-up kontroll*
- **Kombinatsioonis aga:** rohkem energiat liigub läbi laguahela, toites kiskjat, kes kontrollib omakorda herbivooride arvukust → detritivooride ja herbivooride vaheline **näiline konkurents** (läbi ühise kiskja)
- Leiab aset **positiivne tagasiside:** detritivooride suhtelise ohtruse kasv mõjub positiivselt kiskjatele, kes kontrollivad herbivoore → rohkem taimset biomassi → veel rohkem varist → veel rohkem kiskjaid

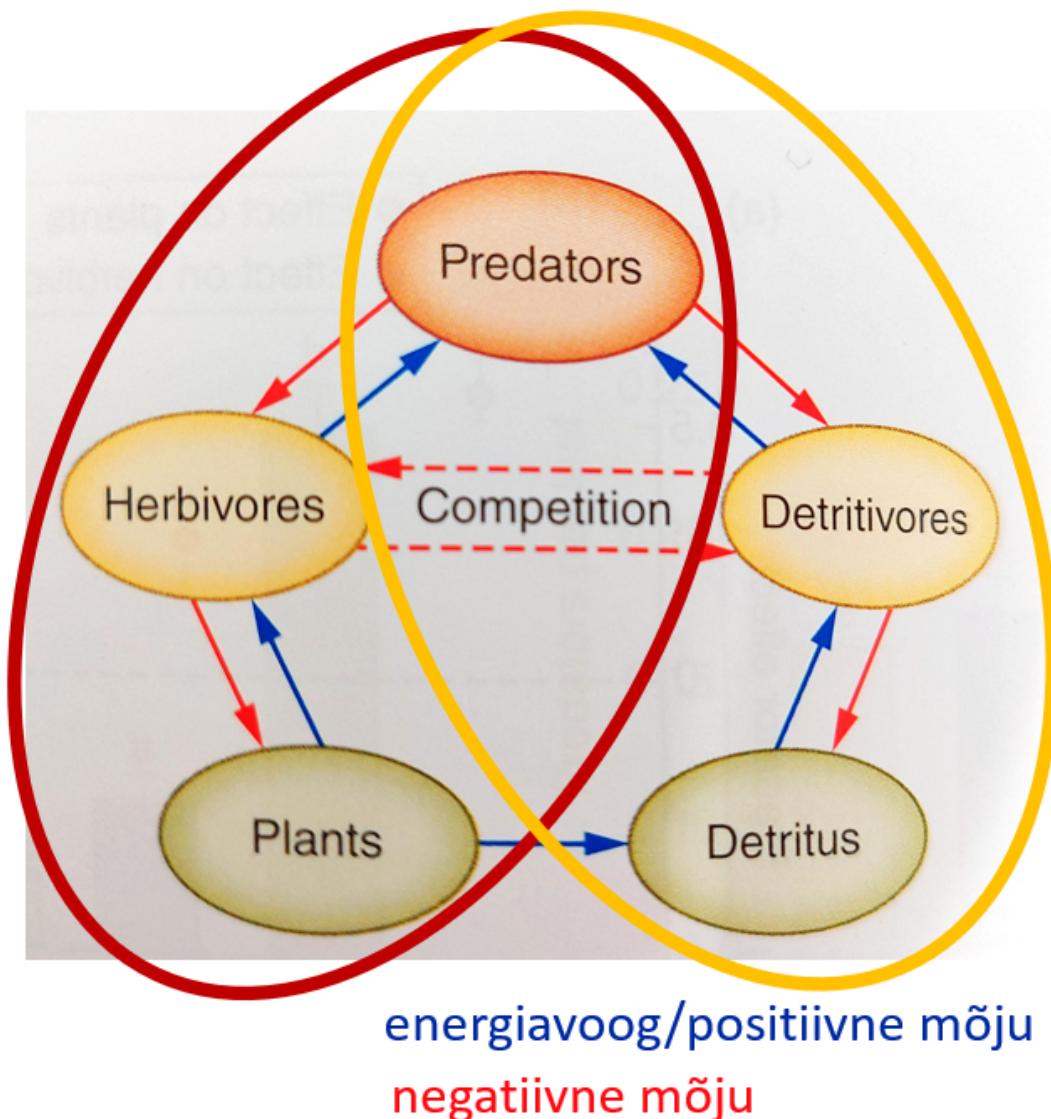


Figure 13: ATCH – apparent trophic cascade hypothesis; Polis & Strong 1996. Skeem modifikatsioonidega Begon & Townsend (2021) järgi

Koosluse stabiilsus

Koosluse stabiilsus kirjeldab koosluse või toiduahela toimetulekut häiringute valguses. Stabiilsus (või mittestabiilsus) avaldub koosluse vastusena häiringule.

Häiringuid võib jagada kaheks:

- *press* - pikajaline püsiv kindlasuunaline muutus mingites (näiteks keskkonna-) faktorites. Viib tihtipeale püsivate muutusteni. Näiteks kliima soojenemine, eutrofeerumine, linnastumine, metsaraie, mereveetaseme tõus.
- *pulse* - lühiajaline, kindlapiiriline sündmus, mis ökosüsteemi mõjutab. Mõju võib olla ajutine või püsiv (oleneb stabiilsusest). Näiteks maaistikupõlengud, tormid, üleujutused, kahjurirünnakud.

Press ja *pulse* toimivad tihtipeale koosmõjus - vastus *pulse* häiringule sõltub *press*-i tasemest. Organismid on tegelikult üldiselt kohanenud nii *press* (paneel a järgneval joonisel) kui *pulse* (b) häiringutega, samuti soodustavad *pulse* häiringud keskkonna heterogeensuse soodustamise kaudu kooseksisteerimist ja seega mitmekesisust.

Koosmõju ilmestab hästi kliimamuutus (c): pikajalised kliimatrendid tähendavad *press* fooni tõusu. Kui sellelefoonile lisada veel *pulse*-häiringud, võivad keskkonnatasemed ületada populatsioonide ellujäämisläve (d) ning põhjustada lokaalseid väljasuremisi (e).

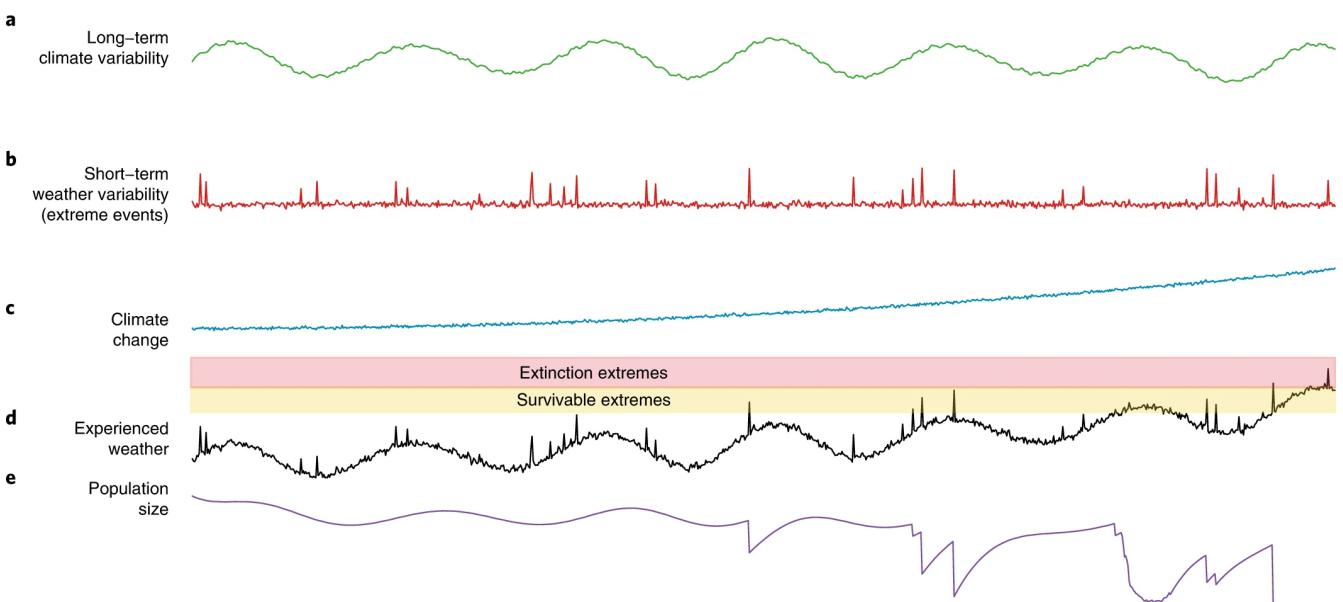


Figure 1: Harris et al. 2018 Nature Climate Change

Stabiilsuse mõõdikud

- **Vastupanuvõime** (*resistance*) näitab, mil määral kooslus häiringule reageerib. Kui vastupanuvõime on maksimaalne, ei mõjuta häiring kooslust või koosluse/toiduvõrgustiku funksiooni üldse.
- **Säilenõtkus** (*resilience*) näitab, kui kiiresti kooslus häiringu poolt põhjustatud muutusest taastub.
- **Robustsus** (*robustness*) näitab koosluse vastupanuvõimet lokaalsetele väljasuremistele - kui suur osa koosluse liikidest võib välja surra enne süsteemi täielikku kollabeerumist.

Võrgustiku struktuur

Koosluse stabiilsus sõltub lisaks häiringute tüübile (*press vs pulse*) ka interaktsionivõrgustike struktuurist. Peaasjalikult tuuakse stabiilsust suurendavate võrgustikutopoloolistide näitajatena välja interaktsionivõrgustiku (so troofilised, konkurentsed, mutualistlikud ja fasilitatiivsed interaktsioonid) **pesastumist** (*nestedness*) ja **modulaarsust** (*modularity*).

Pesastunud võrgustiku puhul interakteeruvad spetsialistid liikidega, kellega interakteeruvad ka sama taseme generalistid. Säärane ülekate tekib interaktsionide puhvri - kui spetsalist või tema interaktsionipartner peaks süsteemist kaduma, säilitavad generalistide poolt peetavad interaktsionid süsteemi funksiooni. Pesastumine tagab seega nii süsteemi *robustsuse* (st vastupanuvõime lokaalsetele väljasuremistele) kui ka liigirikkuse, võimaldades spetsialiseerunud liikidel generalistide poolt ülalpeetavatel interaktsioonidel “liugu lasta”.

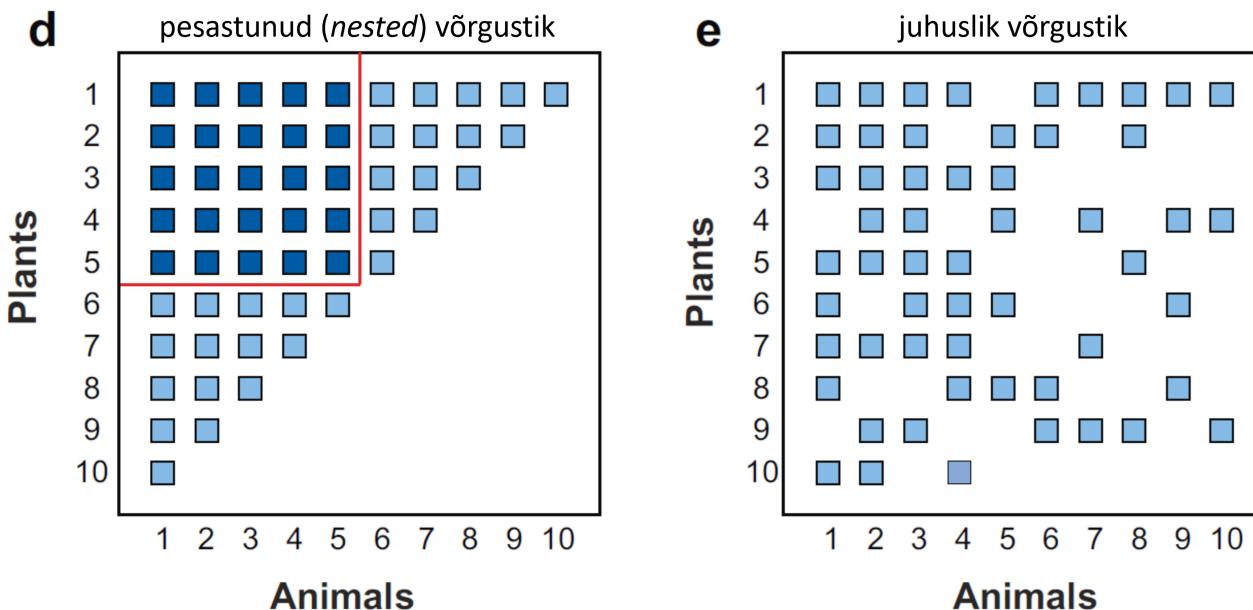


Figure 2: Nestedness – spetsialistid interakteeruvad liikidega, kellega interakteeruvad ka generalistid. Bascompte & Jordano 2007 Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.

Modulaarsus tähendab, et võrgustik on jaotatav alaühikuteks - mooduliteks -, millesiseselt liigid üksteisega suhteliselt tugevamalt interakteeruvad, samas kui teiste moodulitega interaktsioonid piuduuvad või on nõrgad. Modulaarsus esineb tihemini maismaaökosüsteemides (meenutagem liigi vs koosluse

tasemel troofiliste kaskaadide esinemist). Modulaarsus takistab häiringu mõju levimist üle terve süsteemi.

Joonistame ideaalselt modulaarse taimede ja tolmedajate interaktsioonivõrgustiku

```
suppressWarnings(suppressPackageStartupMessages(library(bipartite)))

# Liikide arvud
n <- 3
madal <- 22 * n
korge <- 44 * n

# Tühi maatriks
mat <- matrix(NA, nrow = madal, ncol = korge)

# Loome moodulid
set.seed(123)
moodulid <- list(
  moodul1 = list(rows = 1:(madal/3), cols = 1:(korge/3)),
  moodul2 = list(rows = (madal/3+1):(madal/3*2), cols = (korge/3+1):(korge/3*2)),
  moodul3 = list(rows = (madal/3*2+1):madal, cols = (korge/3*2+1):korge)
)

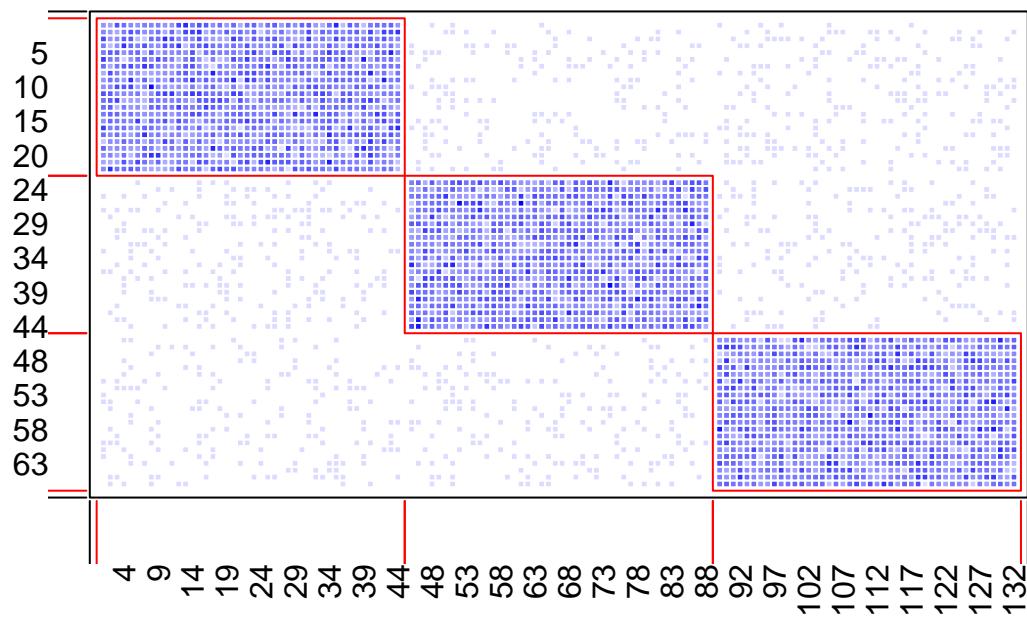
# Moodulisisene kõrge interaktsioonisagedus
for (mod in moodulid) {
  mat[mod$rows, mod$cols] <- abs(rnorm(length(mod$rows)*length(mod$cols),
                                         mean = 0.7, sd = 0.2))
}

# Moodulitevaheline harv interaktsioon
mat[is.na(mat)] <- sample(c(0, abs(rnorm(1, mean = 0.2, sd = 0.1))), 
                           size = sum(is.na(mat)),
                           replace = TRUE,
                           prob = c(0.8, 0.2))

# Arvutame modulaarsuse
modularity <- computeModules(mat)

# Joonistame
plotModuleWeb(modularity)
```

Koosluse stabiltsus



Kujutagem ette, et read on koosluse taimeliigid ja tulbad on koosluse putuktolmchodajad. Värvi tugevus näitab interaktsioonide tugevust (näiteks ühe taimeliigi õite külastamise sagedus seda liiki tolmedajate poolt). Kui peaksid kaduma taimeliigid 2-18, on töenäoline, et kooslusest surevad lokaalselt välja ka putukaliigid 1-43, aga mõju on töenäolisemalt lokaliseeritud esimeses moodulis - informatsioon (võrgustikuteooria mõttes) ei levi teistes moodulitesse.