

Ökosüsteemide toimimine ja kaitse (LTOM.01.006)

Siim-Kaarel Sepp

09 2025

Ökosüsteemide toimimine ja kaitse (LTOM.01.006)

Materjalid **PDF** formaadina

Koosluste ja ökosüsteemide struktuur

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

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

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:** Keskkonnaparameetrid (nt mullatüüp, niiskus, valgusrežiim) piiravad liikide hulka, kes antud kasvukohas füsioloogilises mõttes hakkama saavad (fundamentaalne nišš).
3. **Biootilised interaktsioonid:** Konkurents, mutualism, röövlus - piiravad (või soodustavad!) keskkonnaparameetritega sobivate liikide koosluses püsimist.
4. **Liigiteke ja väljasuremine:** Mõjutavad regionaalse liigifondi kujunemist evolutsioonilises ajaskaalas. Selleks, et liik saaks kuskil liigifondis olla, peab ta põhimõtteliselt olemas olema.

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

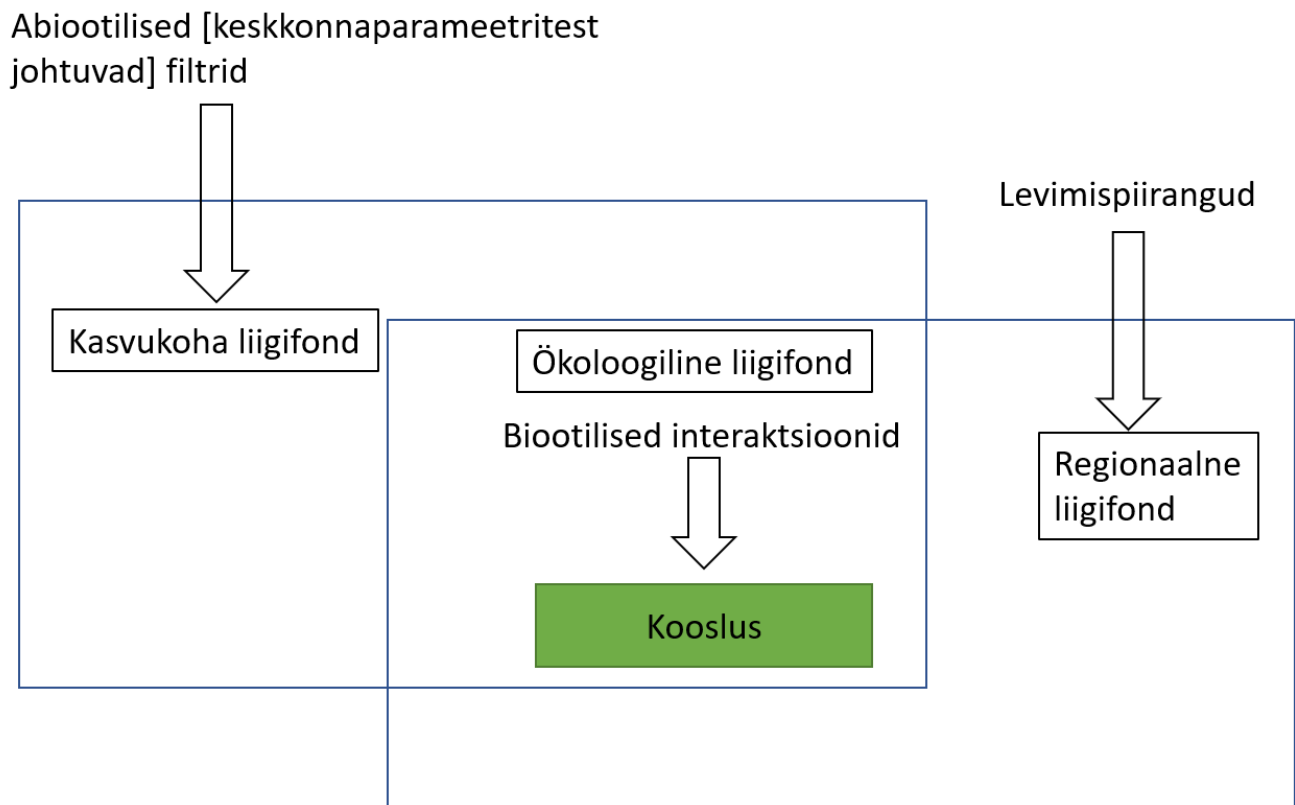


Figure 1: Koosluse kokkupanekut mõjutavad filtrid: levimis- ja keskkonnapiirangud ning biotoilised interaktsioonid.

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.

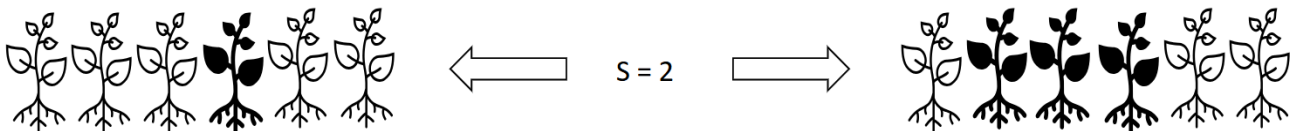


Figure 1: Liigirikkus (S) ei arvesta koosluse liikide ohtrussuhteid. Nii vasakulolev kahe liigiga (must ja valge) kooslus kui paremal olev kooslus on sama liigirikkusega, aga funktsionaalselt ilmselt küllaltki erinevad.

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:

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

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

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

Kus:

- $1 - \lambda$ 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 puudujäägiks ka proovivõtu täielikkus (sampling completeness). Tavaliselt loendatakse ökoloogiliste uurimistööde käigus aja ja raha piiratuse tõttu liike teatud kindla pingutusega (olgu see pingutus kas taimede loendamiseks kulunud aeg, DNA sekveneerimissügavus ehk ühest proovist järjestatud DNA-lõikude arv, filtrist läbi lastud jõevee maht vms). Olenevalt liikide ühtlusest võime teatud ühtlase proovivõtupingutuse tulemusena saada ühest punktist parema kirjelduse kui teisest.

Mõõdikute intuiitsus

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

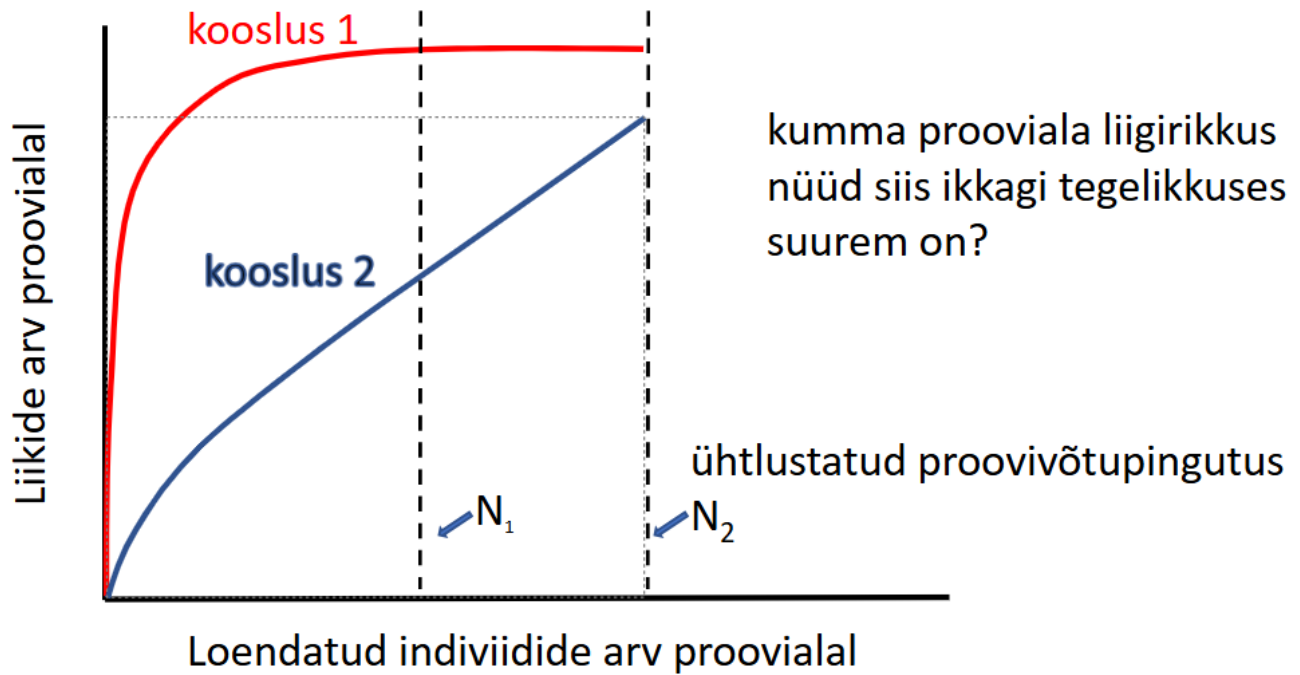


Figure 2: Kui proovivõtutingutuse N_1 puhul jääb mulje, et kooslus 1 on kaks korda liigirikkam kui kooslus 2, siis proovivõtutingutuse N_2 korral on liigirikkused küllalt sarnased. Kui liigirikkuse-loendatud indiviidide korrelatsioonikõverat mõtteliselt mööda x-telge edasi joonistada, võiks ennustada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

A



$$H'_A = 0,69$$

B = 2 × A



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

Kõik väga ilus.

Kui aga ohtrused pole võrdsed

A



$$H'_A = 0,45$$

B = 2 × A



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



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

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

Kui võtta arvesse ka eelpool mainitud tõsiasja, et meile tuttavad mitmekesisuse mõõdikud ei kirjelda (vähemalt intuiitiivselt) tõelist mitmekesisust, tuleb appi võtta **transformatsioon** ja **ekstrapolatsioon**.

Hilli arvud

Hilli arvud (^qD; Hill numbers, effective number of species) on mitmekesisusemõõdikute perekond, mille abil on võimalik mitmekesisust väljendada **intuiitiivselt** (ja matemaatiliselt korrektsemalt - nad on additiivsed(?)) (**doubling property**) ehk algset kooslust kahekordistades on ka indeksi väärtus kaks korda

suurem). Hilli arvude omapäraks on **parameeter q** , mis väljendab dominantsetele liikidele antavat kaalu mitmekesisuse arvutamisel.

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

Kus:

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

Kui $q \rightarrow 1$, siis:

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

Hilli arv kirjeldab, mitu võrdse ohtrusega liiki peaks koosluses olema selleks, et liikide keskmine suhteline ohtrus võrduks kirjeldatavas koosluses mõõdetuga. Ehk teisisõnu, **Hilli arv näitab, mitu võrdse ohtrusega liiki annaks sama mitmekesisuse väärtuse.**

Juhtumisi:

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

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

Hilli arvud:

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

Proovime järele

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 väärtuste jada loome
                     a) { # liikide ohtruste vektor
  qs <- seq(from, to, by) # loome q väärtuste jada
  p <- a / sum(a) # liikide ohtrused suhtelisteks ohtrusteks
  t_df <- tibble(
    q = qs,
    D_q = map_dbl(qs, ~ f_hill_number(p, .x))
  )
  return(t_df)
}

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

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

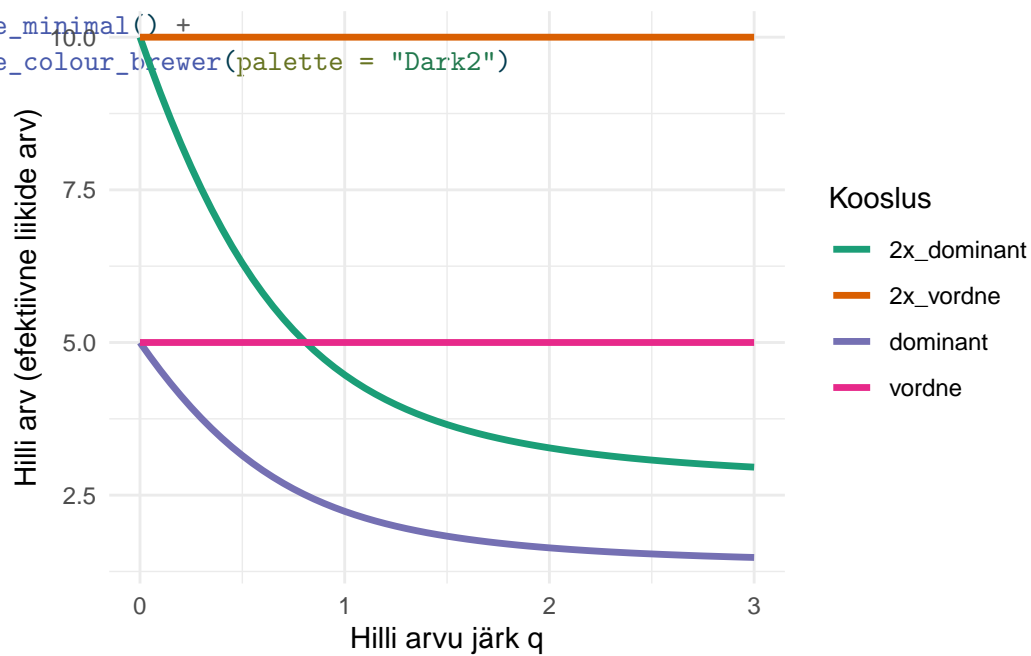
hill_df_3 <- f_hill_df(a = c(40, 5, 5, 1, 1)) # selgelt domineeriv liik

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",
  "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 “kahekordistatud” koosluse puhul sama järku Hilli arv 2x suurem.

Kuidas käituvad Shannoni indeks ja Gini-Simpsoni indeks võrreldes 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 võrdselt jaotunud
  if (S == 1) {
    p_dom <- 1
  } else {
    p_dom <- c(rep(0.9 / log(S, base = 2), log(S, base = 2)), rep(0.1 / (S - log(S, base = 2)),
  }

  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)
}

```

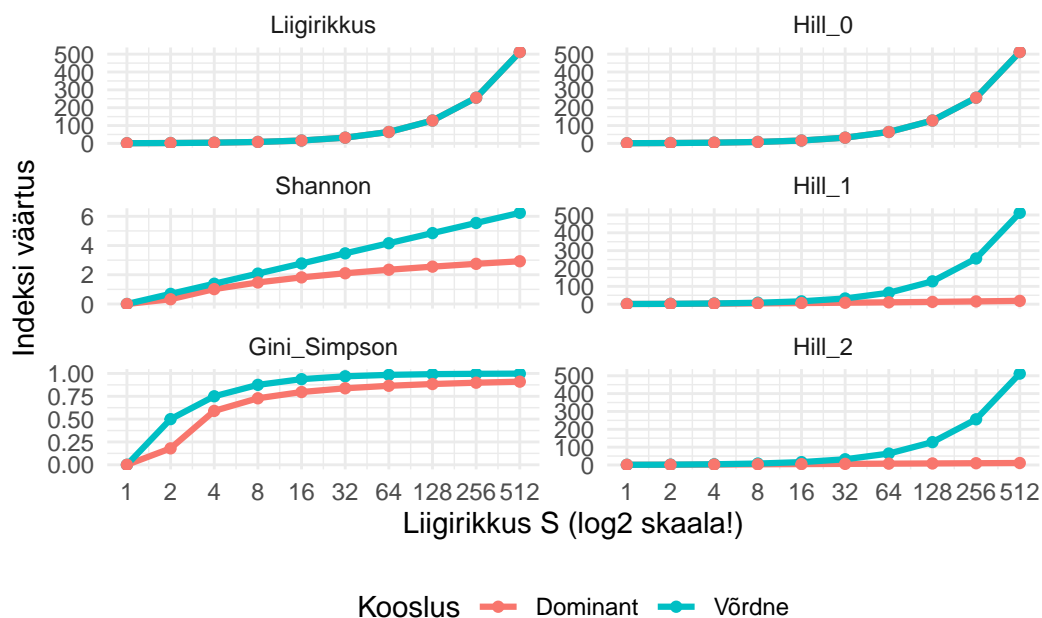
```

# 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") %>%
  mutate(Index = factor(Index, levels = c("Liigirikkus", "Hill_0", "Shannon", "Hill_1", "Gini_Simpson", "Hill_2")))

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

```



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

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

Hilli arvude ekstrapoleerimine

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

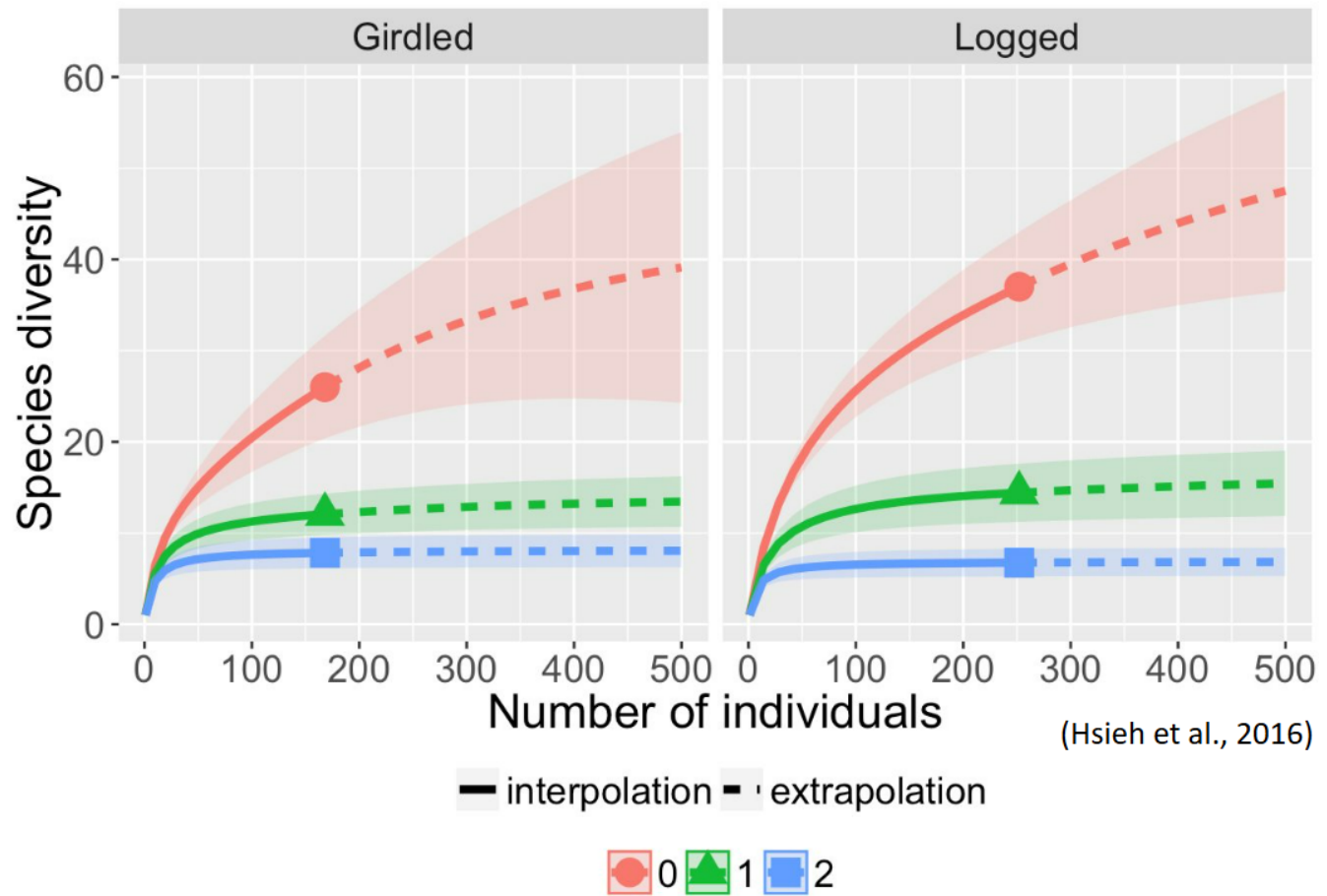


Figure 3: Hilli arve kasutades on võimalik matemaatiliselt ennustada, mis oleks mitmekesisus “täieliku” proovivõtupingutuse puhul - ehk siis kui me koosluse kõik liigid üles leiaksime

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 tõenäoliselt tegelikult on, 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

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

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

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 päikeseenergia abil süsiniku, mille energia kulgeb herbivooride kaudu näiteks kiskjateni ja lagundajateni.

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

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

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

Troofiline püramiid

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

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

Lindeman 1942

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

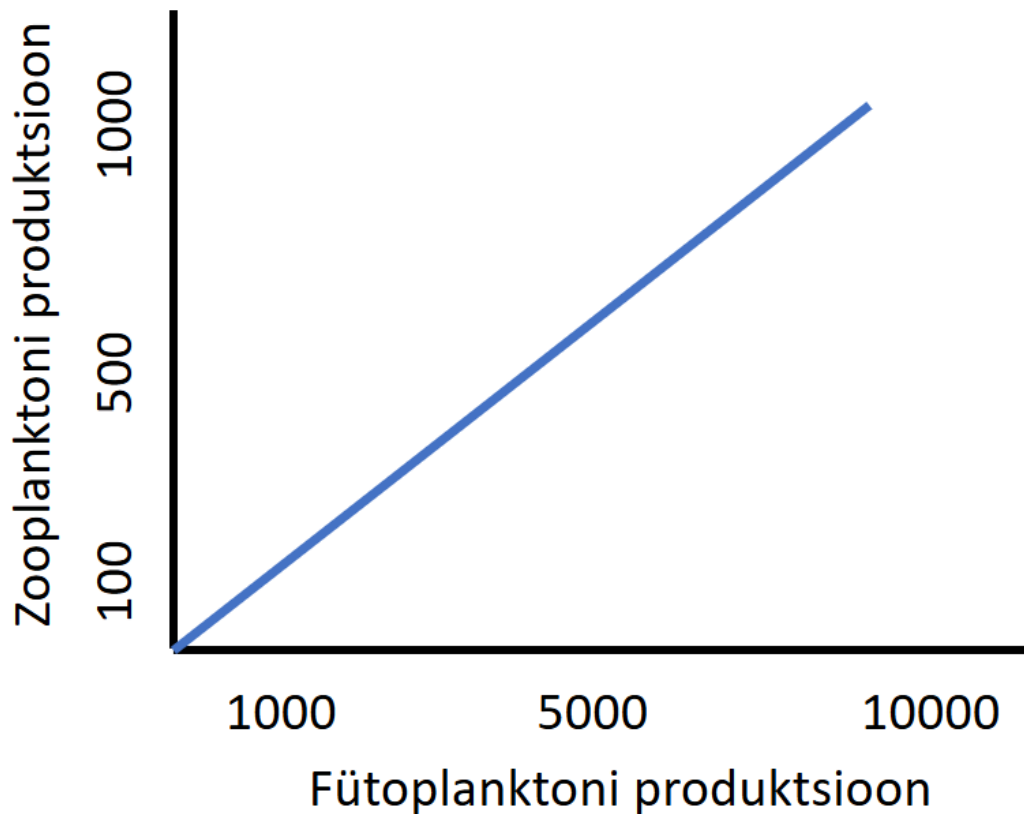


Figure 1: Reeglina on iga troofilise taseme produktsioon 1/10 eelmise taseme produktsioonist

Koralliökosüsteemis on haide biomass tavaolukorras sama suur kui saakloomade oma. Samuti on kehasu-
uruse ja biomassi suhe positiivne, mis viitaks justkui tagurpidisele troofilisele püramiidile. 1/10 reeglit
järgides peaks ju suuremate (mereökosüsteemis 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 hälbumise võimalikke põhjuseid:

- parem energia ülekandefektiivsus - 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 jätta
- toiduahela produtsentide ja herbivooride “ajalooline kohalolek” - näiteks surnud orgaanilise aienena
- kõrgema troofilise taseme organismide kehasuuruse tõus
- mingisugune alloktoonne [eksogeenne; mujalt pärinev] energi juurdevoog
- herbivooride kõrge mobiilsus - liiguvad “kooslusest” välja toitu otsima

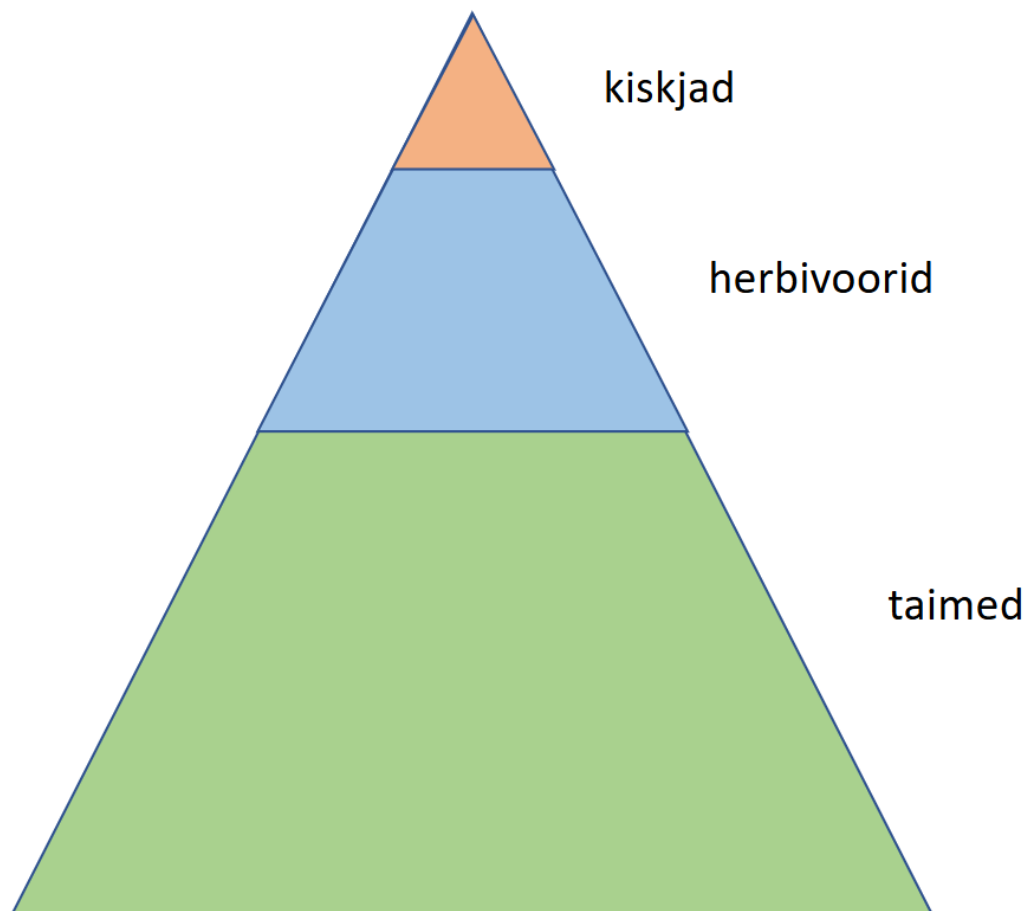


Figure 2: Ideaalne troofiline püramiid

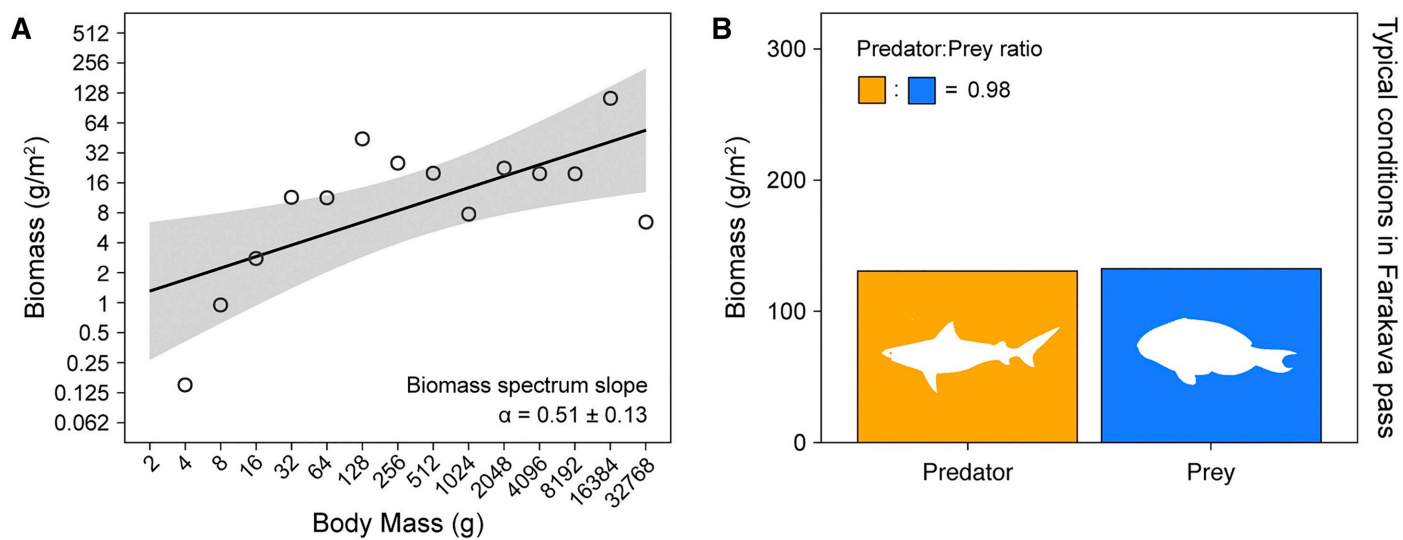


Figure 3: Haide biomass koralliökosüsteemis on sama suur kui saakloomade oma.

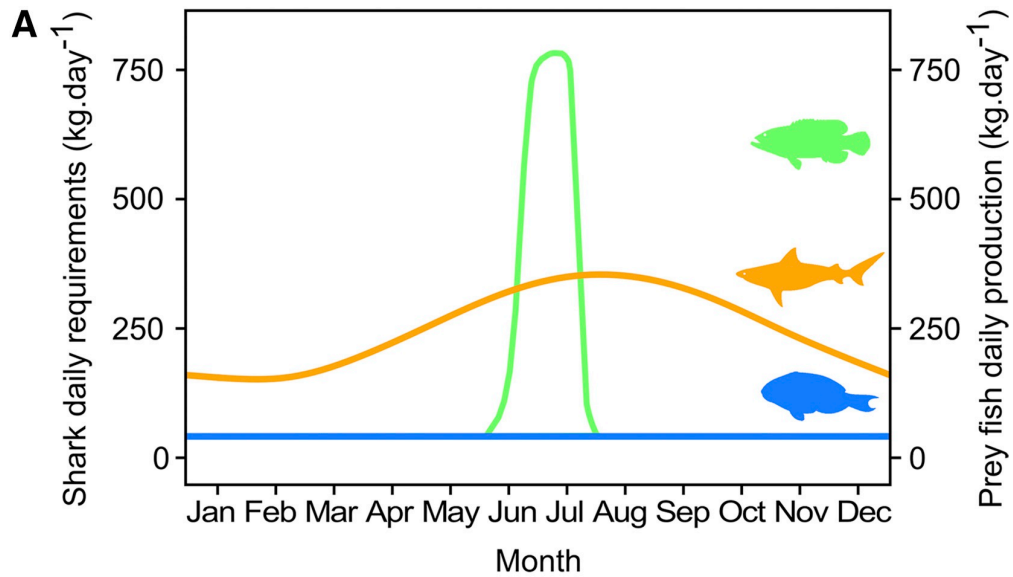


Figure 4: Haide toiduvajadus (oranž joon) varieerub aasta jooksul, kuid on kohaliku saakloomakoosluse populatsiooni produktsioonist (sinine joon) madalam. Juunis ja juulis rändavad piirkonda aga kudema tulnud kalad, kelle biomass (roheline) joon ületab kõvasti haide toiduvajadust.

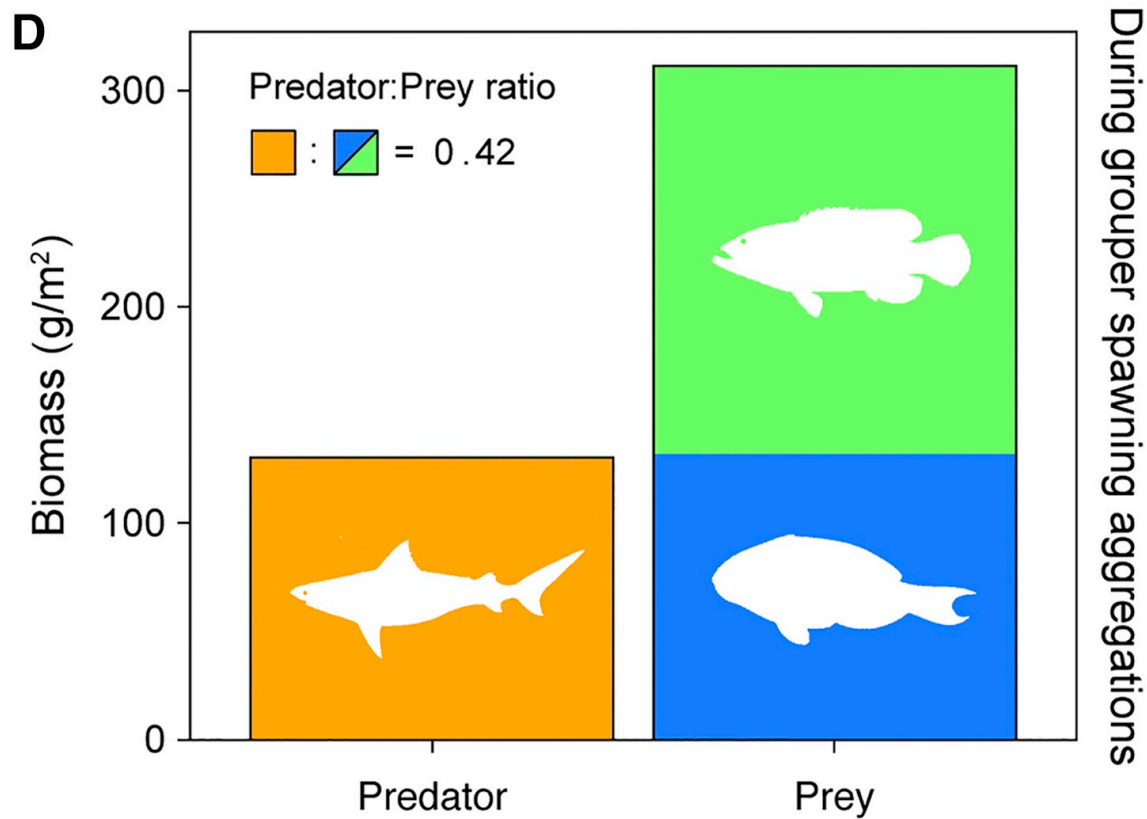


Figure 5: Kudema tulnud kalad (rohelised) vähendavad kiskja-saaklooma suhet rohkem kui poole võrra, lähenedes normaalsele toidupüramiidile.

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-alla** (*top-down*) kontroll.

Alt-üles

Alt-üles kontrollitud süsteemis sõltub kõrgemate troofiliste tasemete arvukus peamiselt toiduahela esimest lüli piiravatest ressurssidest - näiteks valgus, toitained, vesi. Säärastes süsteemides põhjustab ressursside lisandumine suurema primaarproduktiooni ja sellest johtuvalt suurema herbivooride → karnivooride → 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).

Ülalt-alla

Vastupidiselt ülalmainitule kontrollivad **ülalt-alla** süsteemis tarbijad (peamiselt kiskjad) alamate tasemete ohtrust. Ülalt-alla kontrolli kutsutakse ka troofiliseks kaskaadiks (*trophic cascade*) - meenu-tagem näiteks päskiviliike. Mõju suund primaarproduktentidele võib sõltuda ka troofiliste tasemete arvust:

- 3-tasemeline toiduahel: kiskja kontrollib saaklooma (nt herbivoor) arvukust, kelle ohtruse vähenemine suurendab omakorda viimase ressursi (nt taimed) ohtrust
- 4-tasemeline toiduahel: tippkiskja vähendab primaarse kiskja ohtrust, herbivooride arvukus tõuseb, taimede biomass/ohtrus 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.

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

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 primaarproduktente). Koosluse tasemel kaskaadid on tavalisemad veeökosüsteemides:
 - suhteliselt homogeenne keskkond – mosaiikses kasvukohas ja keerukate toiduahelatega süsteemis kaskaadid sumbuvad

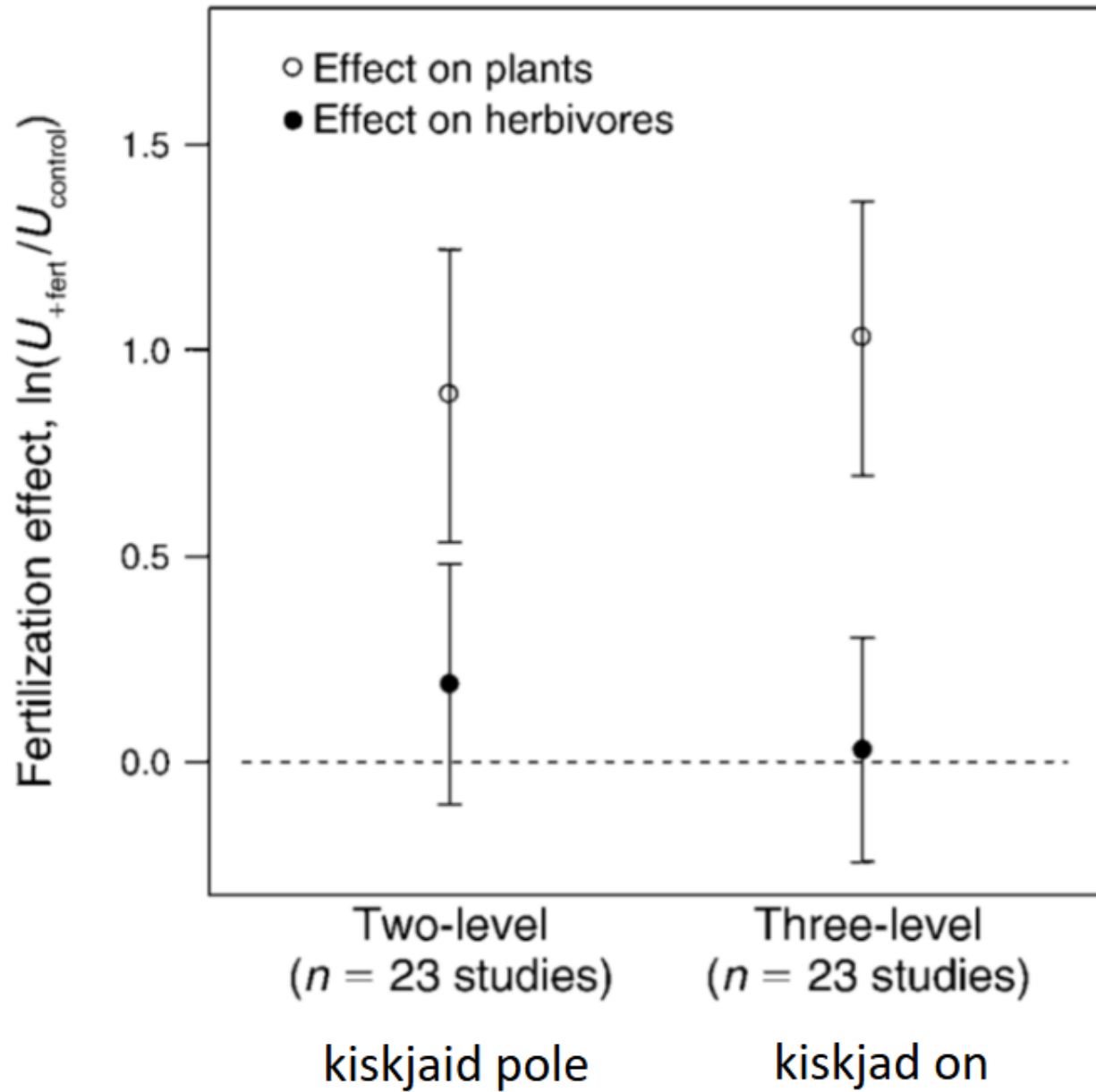


Figure 6: Meta-analüüsis näidati, et väetamine mõjuatab küll primaarprodutsente (effect on plants) - ehk ühe taseme piires toimub bottom-up kontroll. See mõju ei kipu aga ei herbivooridele ega kiskjatele edasi kanduma. Borer et al. 2006 Ecology

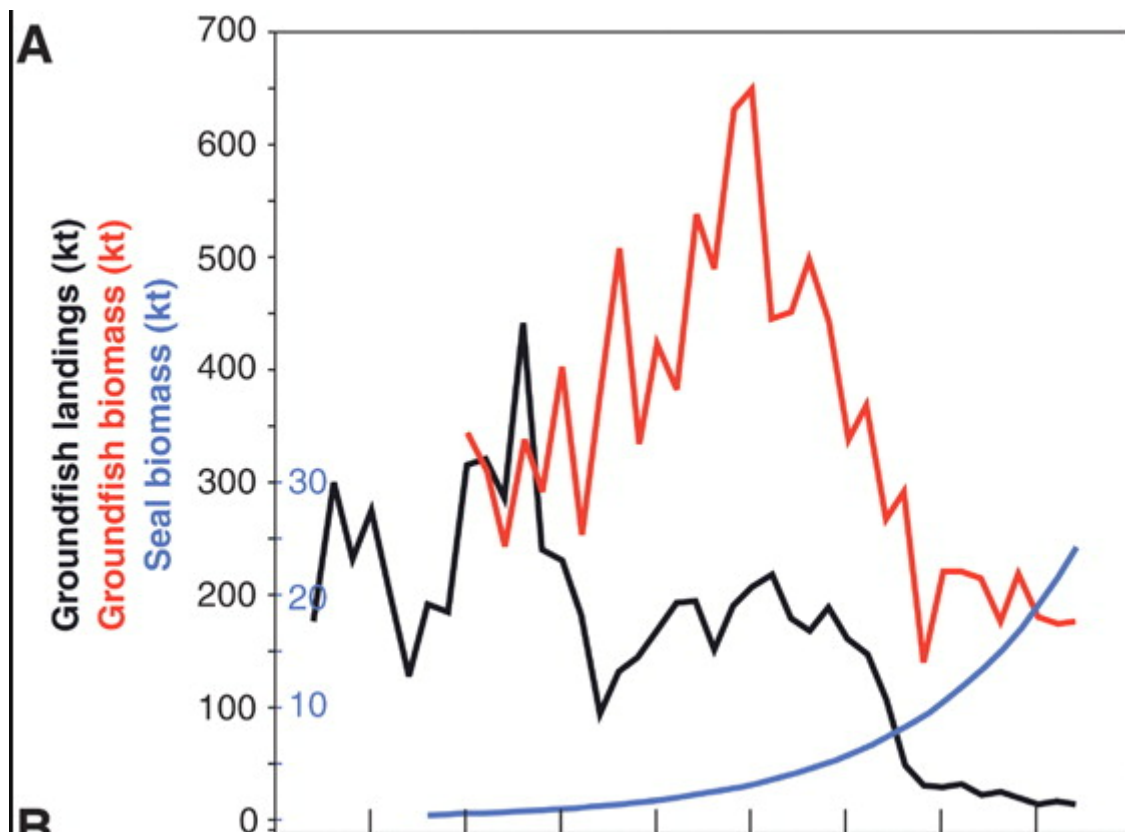


Figure 7: Tursa ja teiste sarnaste majanduslikult oluliste kalade väljapüüdmine (must joon - sadamasse jõudnud kalade biomass)

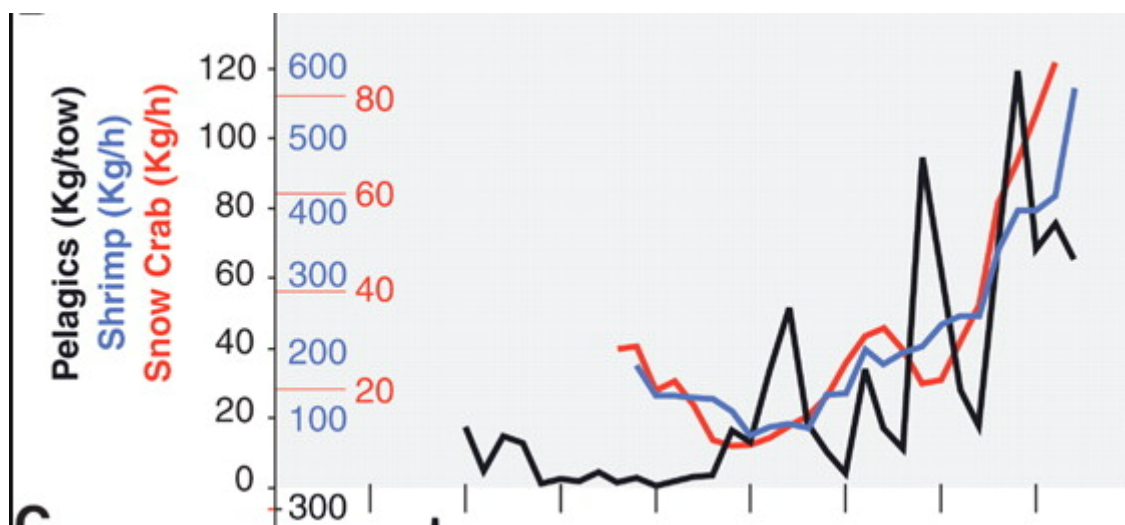


Figure 8: Väiksemate kalade ja selgrootute arvukuse tõus

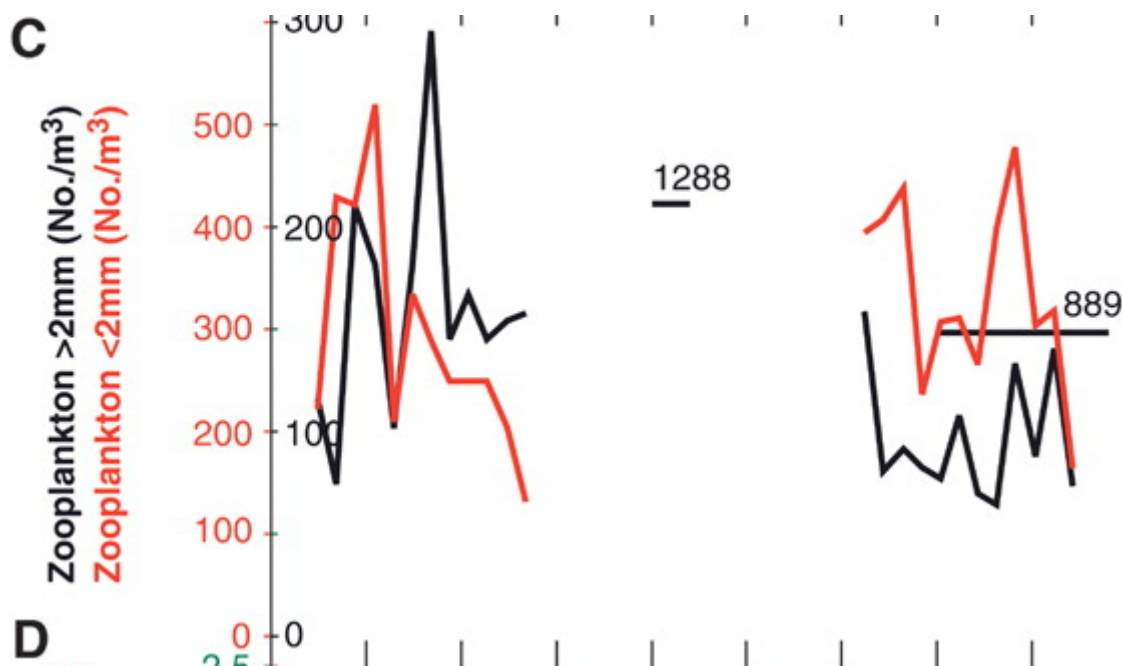


Figure 9: Zooplanktoni arvukuse langus

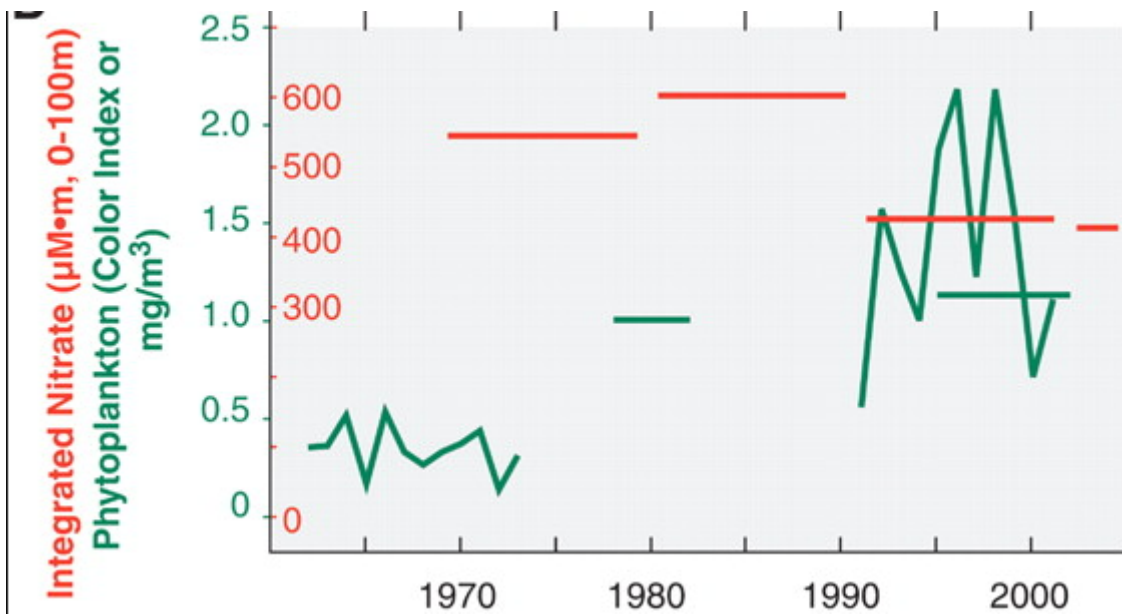


Figure 10: Fütoplanktoni ohtruse (roheline joon) tõus; nitraadikontsentratsiooni (punane joon) langus.

- tarbitavate organismide suhteliselt kiire populatsioonidünaamika võrreldes tarbijatega – nt puude populatsiooni muutus tippkiskja kadumisel ei avaldu (vähemalt mitte kiiresti), samas planktoni elutsükel 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 hüpoteesiga (**HSS hypothesis**), kus nad ennustasid ülalt-alla troofiliste kaskaadide tavalisust ning mis võiks lihtsustatult kõlada nii: “Maailm on roheline sellepärast, et kiskjad hoiavad herviboore vaos ja roheline biomass saab akumuldeeruda.”

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

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 survet näiteks lemmingute, põhjapõtrade poolt. 1981. aastal pakkus ta välja HSS edasiarenduse - **hypothesis of exploitation ecosystems (EEH)**, mis sedastab, et troofiliste tasemete arv ja ülalt-alla kontrolli tugevus sõltub ökosüsteemi produktiivsusest.

Primaarproduktiooni vähenedes herbivoore kontrolliv troofiline kaskaad laguneb, sest et püsisoojaste kiskjate koosluse ülalpidamiseks ei jagu energiat (meenutagem jälle $\frac{1}{10}$ 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 survet

III Produktiivsetes süsteemides suruvad kiskjad herbivooride ohtruse alla ning vähendavad survet taimekooslusele.

Y-kujuline toiduahel

Seni käsitlesime toiduahelat lineaarsena - energia liigub primaarprodutsentidelt herbivoorideni ja sealt omakorda karnivoorideni. 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.

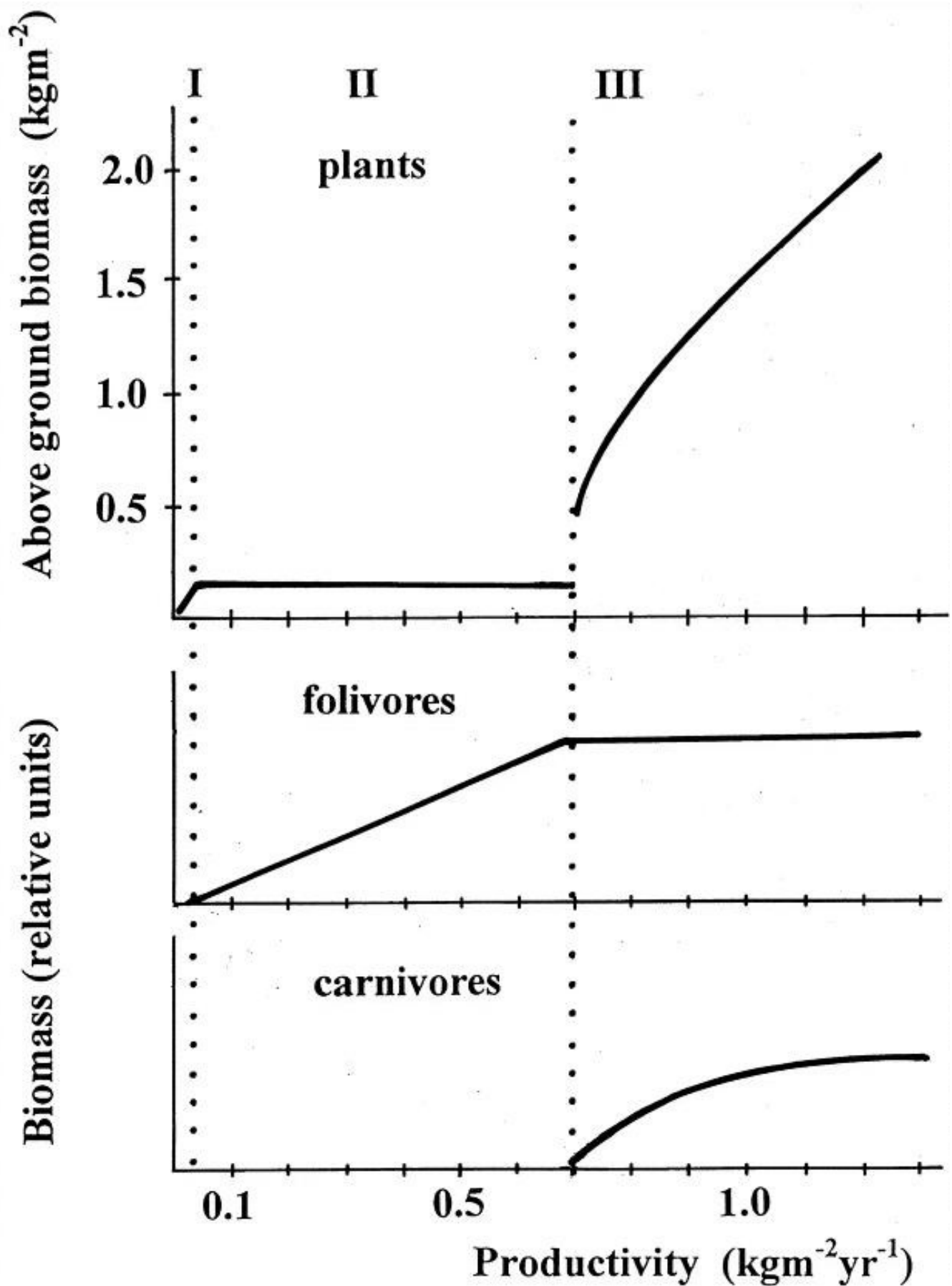


Figure 11: I - ühetasemeline toiduahel (herbivoorid praktiliselt ei kontrolli taimekooslust, sest et herbivooride pidamiseks süsteemis ei jagu energiat); II - kahetasemeline toiduahel (herbivoorid on, aga kiskjaid ei ole võimalik pidada); III - kolmetasemeline toiduahel. Oksanen & Oksanen 2000 The American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

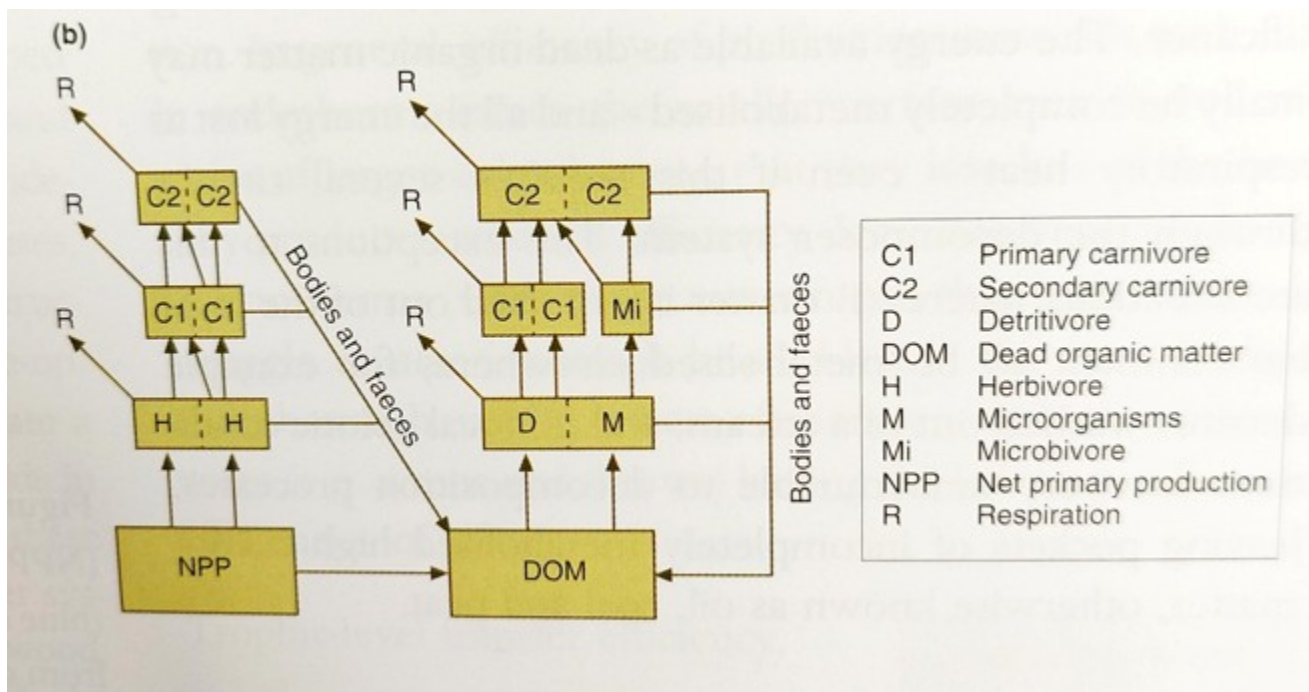


Figure 12: Osa energiat ei liigu primaarprodutsentidelt tippkiskjateni mitte läbi herbivooride, vaid suur osa primaarproduktiooni sureb enne tarbitud saamist (Begon & Townsend, 2021)

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

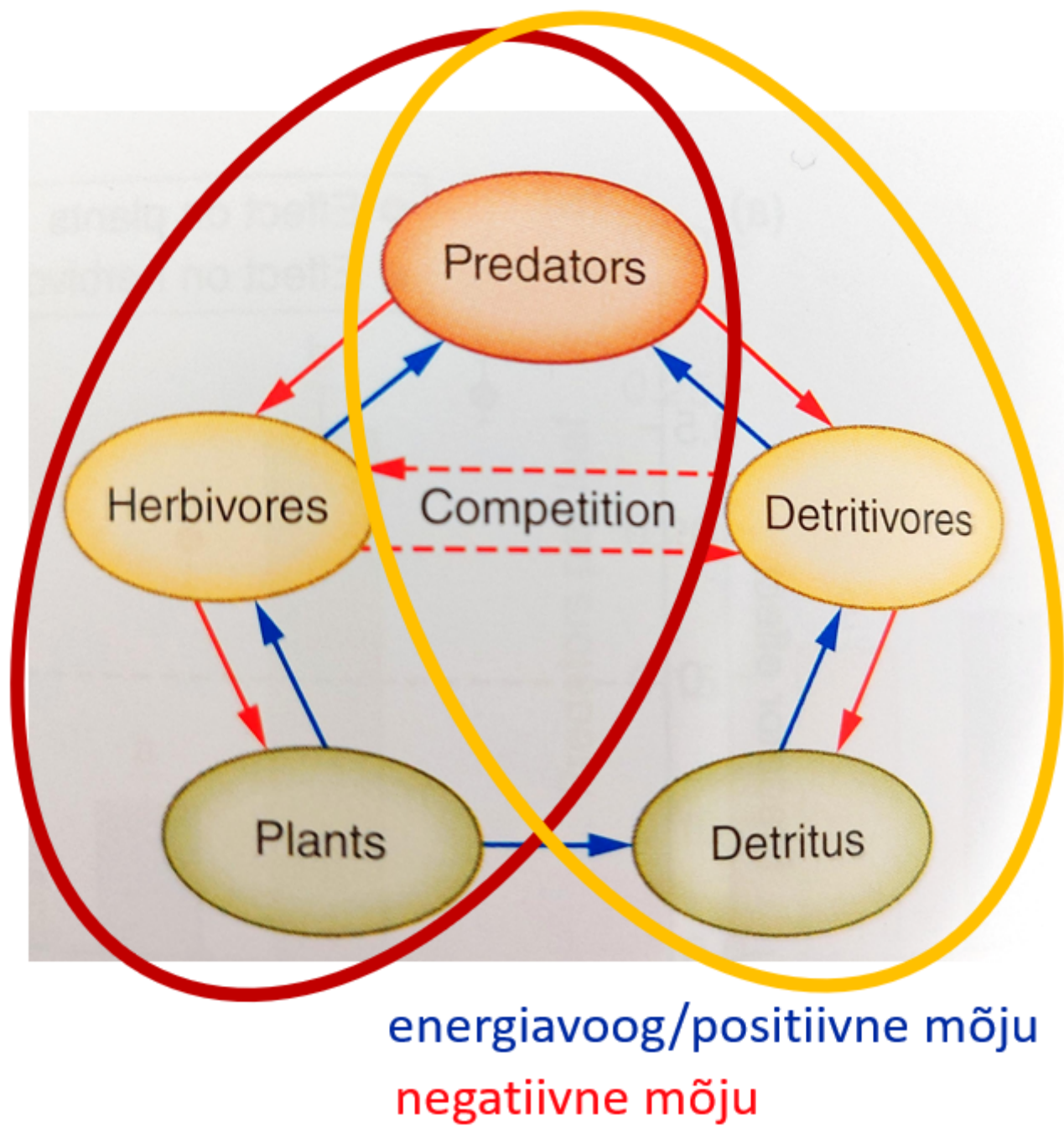


Figure 13: ATCH – apparent trophic cascade hypothesis; Polis & Strong 1996. Skeem modifikatsioonidega Begon & Townsend (2021) järgi

Koosluse stabiilsus

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

Häiringuid võib jagada kaheks:

- *press* - pikaajaline püsiv kindlasuunaline muutus mingites (näiteks keskkonna-) faktorites. Viib tihti peale 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 maastikupõlengud, 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): pikaajalsed kliimatrendid tähendavad *press* fooni tõusu. Kui sellele foonile lisada veel *pulse*-häiringud, võivad keskkonnatasemed ületada populatsioonide ellujäämisläve (d) ning põhjustada lokaalseid väljasuremisi (e).

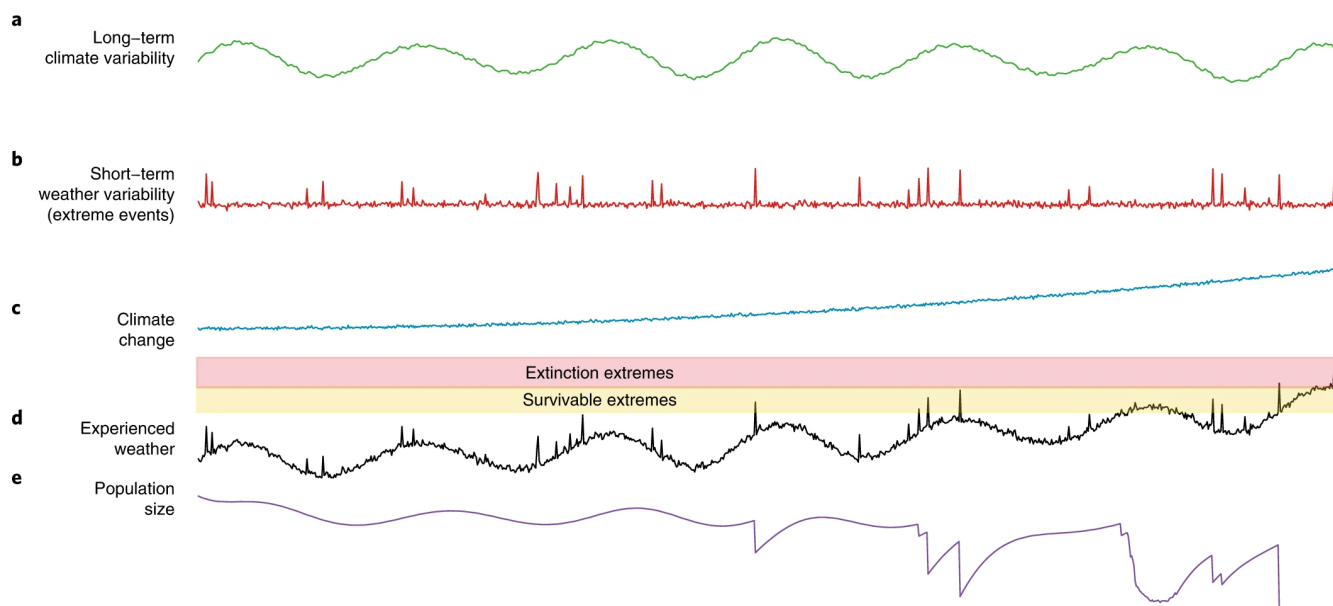


Figure 1: Harris et al. 2018 Nature Climate Change

Stabiilsuse mõõdikud

- **Vastupanuvõime** (*resistance*) näitab, mil määral kooslus häiringule reageerib. Kui vastupanuvõime on maksimaalne, ei mõjuta häiring kooslust või koosluse/toiduvõrgustiku funktsiooni 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 interaktsioonivõrgustike struktuurist. Peaasjalikult tuuakse stabiilsust suurendavate võrgustikutopoloogiliste näitajatenä välja interaktsioonivõrgustiku (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 tekitab interaktsioonide puhvri - kui spetsialist või tema interaktsioonipartner peaks süsteemist kaduma, säilitavad generalistide poolt peetavad interaktsioonid süsteemi funktsiooni. Pesastumine tagab seega nii süsteemi *robustsuse* (st vastupanuvõime lokaalsetele väljasuremistele) kui ka liigirikkuse, võimaldades spetsialiseerunud liikidel generalistide poolt ülalpeetavatel interaktsioonidel “liugu lasta”.

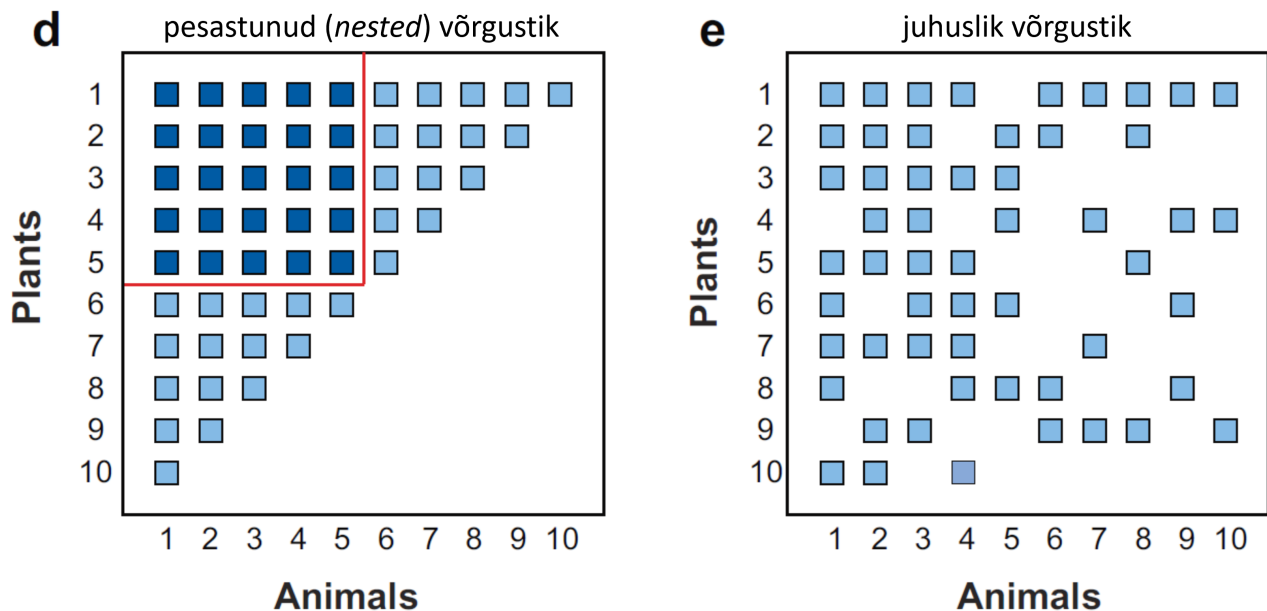


Figure 2: Nestedness – spetsialistid interakteeruvad liikidega, kellega interakteeruvad ka generalistid. Bascompte & Jordano 2007 Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.

Modulaarsus tähendab, et võrgustik on jaotatav alaühikuteks - mooduliteks -, millesiselt liigid üksteisega suhteliselt tugevamalt interakteeruvad, samas kui teiste moodulitega interaktsioonid puuduvad 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 tolmeldajate interaktsioonivõrgustiku

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

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

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

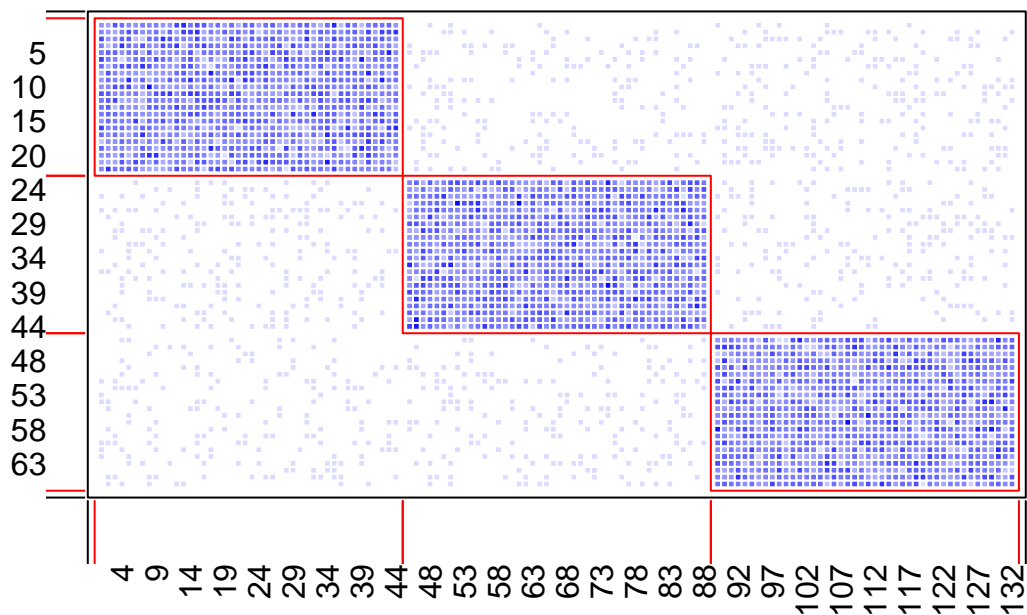
# Loo moodulid
set.seed(123)
moodulid <- list(
  moodul1 = list(rows = 1:(madal/3), cols = 1:(korge/3)),
  moodul2 = list(rows = (madal/3+1):(madal/3*2), cols = (korge/3+1):(korge/3*2)),
  moodul3 = list(rows = (madal/3*2+1):madal, cols = (korge/3*2+1):korge)
)

# 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)
```



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