

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIA TEADUSKOND
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND

Teele Tuuling
ELUSORGANISMIDE MÕJU KESKKONNA HETEROGEENSUSELE
Bakalaureusetöö

Juhendaja: Riin Tamme, PhD

Tartu 2015

SISUKORD

Sissejuhatus	3
1. Keskkonna heterogeensus ja selle tekkepõhjused	4
2. Karjatamise mõju abiootilise keskkonna heterogeensusesele	6
3. Karjatamise mõju taimekoosluste liigirikkusele	7
4. Teiste rohusööjate mõju abiootilise keskkonna heterogeensusesele	8
5. Teiste rohusööjate mõju taimekoosluse heterogeensusesele	9
6. Näriliste mõju abiootilise keskkonna heterogeensusesele	10
7. Näriliste mõju taimestiku mitmekesisusele	11
8. Mullauuristajate mõju abiootilise keskkonna heterogeensusesele	12
9. Mullauuristajate mõju taimekoosluse mitmekesisusele	13
10. Mullaorganismide mõju abiootilise keskkonna heterogeensusesele	15
10.1 Termiidid	15
10.2 Sitasitikad	16
10.3 Vihmaussid	17
11. Mullaorganismide mõju taimede heterogeensusesele	18
11.1 Termiidid	18
11.2 Sitasitikad	20
11.3 Vihmaussid	20
12. Invasiivsete taimede ja puittaimede mõju abiootilise keskkonna heterogeensusesele	22
13. Invasiivsete taimede ja puittaimede mõju taimede mitmekesisusele	23
Kokkuvõte	25
Summary	27
Tänuavaldused	29
Kasutatud kirjandus	30
Lisad	35

SISSEJUHATUS

Keskkonna heterogeensus on üks olulisemaid tegureid, mis mõjutab elurikkust Maal. Keskkonna heterogeensus suurendab liigilist mitmekesisust uute elupaikade loomisel, varjupaikade pakkumisel ja keskkonna tingimuste mitmekesisemaks muutmisel (Stein *et al.* 2014). Keskkonna heterogeensusust saab käsitleda kui abiootilise substraadi (nt. mulla) heterogeensusust või biootilise keskkonna (nt. taimestik) heterogeensusust. Nii abiootilise keskkonna heterogeensusust kui ka taimede mitmekesisust mõjutavad omakorda nii abiootilised kui ka biootilised tegurid (Anderson *et al.* 2009). Käesolevas töös võrdlen biootiliste tegurite mõju mulla ruumilisele heterogeensusule ja taimede liigirikkusele. Elusorganismid võivad mõjutada taimede liigirikkust nii otseselt kui ka kaudselt mulla heterogeensusust mõjutades. Esiteks kirjeldan lähemalt, mis on keskkonna heterogeensus ja mis on selle tekkepõhjused. Veel kirjeldan, kuidas mõjutavad mulla heterogeensusust ja taimede liigirikkust karjatamine ja teised rohusööjad. Lisaks arutlen, milliste mehhanismidega muudavad keskkonna heterogeensusust väikesed imetajad. Järgmiseks uurin mullas elavate organismide mõju - alustades mullas elavatest imetajatest, kellel on kaevamiseks kohanenud jäsemed. Vaatlen ka, milliste mehhanismidega mõjutavad mulda ja taimede mitmekesisust väikesed mullaorganismid. Viimaks selgitan, millise toimega on invasiivsed taimed ja puittaimed abiootilise keskkonna heterogeensususe ja taimede liigirikkuse muutmisel.

1. KESKKONNA HETEROGEENSUS JA SELLE TEKKEPÕHJUSED

Keskkonna heterogeensust peetakse üheks tähtsaimaks elusorganismide liigirikkust mõjutavaks teguriks. Uute nišside teke, varjupaikade esinemine, isolatsioonis elamise võimalused ja erinev kohanemine on tegurid, mis lubavad liikide kooseksisteerimist, püsimist ja koosluse mitmekesisust. Stein ja teised (2014) võtsid kokku tulemused 192 varasemast teadustööst keskkonna ruumilise heterogeensuse ning taimede ja loomade liigirikkuse seosest. Nad leidsid, et maastiku, kliima, mulla ja topograafia heterogeensusel on positiivne seos liigirikkusega. Keskkonna ruumiline heterogeensus suurendab liikide mitmekesisust kolme põhilise mehhanismiga (Stein *et al.* 2014):

1. Keskkonna ruumiline heterogeensus tähendab, et esindatud on erinevad keskkonnatingimused ja elupaigatüübid. See omakorda võimaldab rohkematel liikidel kooseksisteerida.
2. Heterogeensemad alad pakuvad hõlpsamini kaitset ja varjualasid ebasoodsatest keskkonnatingimustest, mis omakorda peaks suurendama liikide püsivust.
3. Isolatsioonist tulenev uute liikide esinemine või mitmekülgsede keskkonnatingimustega kohanemine on samuti nähtused, mis peaksid keskkonna heterogeensusega suurenema.

Keskkonna heterogeensust põhjustavad omavahel seotud protsessid, moodustades järgmise ahela: tegur – substraat – heterogeensus (Pickett *et al.* 2003). Tegur ja substraat on aktiivsed komponendid ja heterogeensus on tulemus. Lisaks võib defineerida kontrollijaid, kes võivad tegurite efekti substraadile mõjutada (Pickett *et al.* 2000; Pickett *et al.* 2003). Heterogeensuse tegurid loovad, muudavad või säilitavad süsteemi funktsionaalseid ja struktuurseid omadusi erinevatel aja- ja ruumiskaaladel. Substraat on füüsiline pind, millel tegurid tegutsevad. Substraat võib olla nii abiootiline kui ka biootiline. Näiteks muld on substraadiks uuristavale mutile (tegur) ja rohumaa on substraadiks toituvale härjakarjale (tegur). Seega, keskkonna heterogeensusena võib käsitleda ka taimekoosluste struktuuri või liigilist mitmekesisust. Taimede mitmekesisus kui keskkonna heterogeensus määrab omakorda näiteks putukate või teiste loomade liigirikkuse. Keskkonna heterogeensust põhjustavad nii abiootilised kui ka biootilised tegurid (Anderson *et al.* 2009).

Abiootilised keskkonna heterogeensust põhjustavad tegurid on:

- Kliima. Vihmaperioodid mõjutavad vee kättesaadavuse ajalist heterogeensust. Piirkonades, kus sademeid on vähem, on niiskuse heterogeensus suurem. Sademetel on efekt ka mulla ruumilisele heterogeensusele – niisked mullad on suurema bioloogilise aktiivsusega ja toitainete kättesaadavusega kui kuivad mullad (Anderson *et al.* 2009).
- Tuli. Tuli põhjustab keskkonna heterogeensust, sest tulekahjusi ei esine igal pool ja põlengud ei ole ühtlased. Tulekahjudest tulenev heterogeensus sõltub tulekahju tüübist, sagedustest ja intensiivsusest (Anderson *et al.* 2009).
- Muld. Mulla heterogeensus hõlmab endas toitainete, happelisuse või mullatüüpi ruumilist varieerumist (Stein *et al.* 2014).
- Topograafia. Topograafiline heterogeensus võib esineda mikrotopograafilistelt struktuuridest suureskaalaliste topograafiliste reljeefideni (Stein *et al.* 2014).

Biootilised keskkonna heterogeensust põhjustavad tegurid on:

- Kariloomad ja rohusööjad loomad. Nende roojamisel ja urineerimisel on otsene efekt mulla toitainete sisaldusele. Oma selektiivse toitumisega väldivad rohusööjad seedimatuid taimeliike ja ohustavad söödavate liikide liigtarbimisel nende ellujäämist, muutes taimestiku heterogeensust. Rohusööjate ja kariloomade mõju keskkonna heterogeensusele on seotud ka teiste teguritega ja erineb piirkonniti (Anderson *et al.* 2009).
- Närilised. Närilised häirivad oma tegevusega nii taimestiku kui ka mulla heterogeensust. Närilised muudavad mulla keemilisi ja füüsilisi omadusi läbi uuristamise, roojamise ja urineerimise ning mõjutavad taimestiku struktuuri läbi selektiivse toitumise (Yoshira & Ohkuro 2010).
- Mullaorganismid. Termiidid, sitasitikad ja vihmaussid mõjutavad oma elutegevusega mulla keemilisi ja füüsilisi omadusi. Esiteks, nad uuristavad mullakihtidesse auke, seega kobestavad mulda. Teiseks, osalevad nad mulla murenemisprotsessis, kuna ehitavad käike toiduvarude hoidmiseks ja elupaikadeks. Lisaks muudavad nad veerežiimi mullas (Andersen 2001; Anderson *et al.* 2009).
- Taimestik. Üksikud puud muudavad enda vahetus läheduses valgustingimusi, toitainete ja vee kättesaadavust mullas ning pakuvad pelgupaika suurele hulgal organismidele (Anderson *et al.* 2009). Seega suurendavad puittaimed keskkonna

üldist heterogeensust. Võõrliikide invasioon mõjutab keskkonna heterogeensust põhjustades muutusi mullas ning aineringes (Parker & Schimel 2010).

- Inimmõju. Inimesed mõjutavad oma tegevusega nii biootilisi kui abiootilisi keskkonna heterogeensuse põhjustajad, olles seega ahelas kontrollijad. Lokaalsel skaalal fragmenteerivad maastikku nii üksikud asustused, sõiduteed või jalgrajad kui ka maaharimine. Põllumajanduse laienedes struktuurne heterogeensus kaob (Anderson *et al.* 2009).

Elusorganismide mõju taimede mitmekesisusele ja taimestiku heterogeensusele on palju uuritud (nt. Webster *et al.* 2004; Yoshira & Ohkuro 2010), kuid nad võivad põhjustada ka muutusi abiootiliste keskkonnatingimuste heterogeensuses. Seega, elusorganismid võivad avaldada korraga mõju abiootilise keskkonna ja taimestiku heterogeensusele ning nende omavahelistele seostele, mõjutades seeläbi ka heterogeensuse-mitmekesisuse seost. Antud töös võrdlengi, kuidas elusorganismid (vt ka Lisa 1) mõjutavad abiootilise keskkonna ruumilist heterogeensust ja taimestiku mitmekesisust.

2. KARJATAMISE MÕJU ABIOOTILISE KESKKONNA HETEROGEENSUSELE

Kariloomad mõjutavad nii otseselt kui ka kaudselt abiootilise keskkonna ruumilist heterogeensust herbivoorluse, väljaheidete ja taimede tallamise kaudu (Augustine & Frank 2001; Hirobe *et al.* 2013). Karjatamise mõju avaldub väiksemale suletud maastikualale. Samuti sõltub karjatamise mõju keskkonna heterogeensusele karjatamise intensiivsusest.

Hirobe ja teised (2013) võrdlesid Mongoolia looduslikke ja karjatatud rohumaaid ning leidsid, et mäletsejate karjatamisel on otsene efekt mulla toitainete sisaldusele, eriti kuivadel põõsastikutel aladel. Mäletsejad jaotavad oma seedeptsessis ümber suurel hulgal tarbitud aineid, nagu süsinik, lämmastik ja fosfor, mis hiljem satuvad väljaheidetena mulda. Nende väljaheidetes on toitainete hulk suurem kui taimekõdus, sest seedeptsessis toitainete hulk kontsentreerub (Taboada *et al.* 2011). Seega kariloomad mõjutavad läbi oma väljaheidete toitainete kättesaadavust taimedele ning mulla heterogeensust. Mongoolia rohumaadel muutus aga kariloomade tegevuse tagajärjel lämmastiku mineralisatsioon ja nitrifikatsioon homogeensemaks ja vähenes üldine toitainete hulk (Hirobe *et al.* 2013).

Auserwald ja teised (2010) leidsid oma uuringus Hispaania mahajäetud põllumaadel, et väljaheidete kontsentratsioonist ja jaotumisest sõltub, kui suur on karjatamise mõju

keskkonna heterogeensusele (Auerswald *et al.* 2010). Uriinist ja sõnnikust saadakse erinevaid toitained, seega mida üksteisele lähemale toimub urineerimise ja sõnniku väljaheitmine, seda heterogeensem on muld (Auerswald *et al.* 2010)

Loomade intensiivse trampimise ja tallamise tagajärjel võib halveneda veefiltreerumine ja suureneda mulla erosioon, mis vähendab mulla heterogeensust (Greenwood & McKenzie 2001). Intensiivne karjatamine tekitab olukorra, kus maapind saab liiga suure koormuse ning sademed võivad mullakihi eemaldada. See põhjustab keskkonna homogeniseerumise. Trampimisel muudetakse ka mulla kobedust ja mulla struktuuri, mis mõjutab mulla heterogeensust (Greenwood & McKenzie 2001; Taboada *et al.* 2011).

Mäletsejate intensiivsel toitumisel karjamaa taimedest, võivad maapinnale tekkida paljad laigud, mis põhjustavad mullavee kiiremat aurumist ja võib tekitada olukorra, kus mulda satub liiga palju soolasid, mis vähendab mullast toitainete kättesaamist (Taboada *et al.* 2011).

3. KARJATAMISE MÕJU TAIMEKOOSLUSTE LIIGIRIKKUSELE

Karjatamise mõju taimeliikide heterogeensusele maastikul on ruumilisest skaalast sõltuv. Väikesel skaalal põhjustab mäletsejate tegevus taimekoosluse mitmekesisuse tõusu, suurel skaalal selektiivse toitumise tõttu langust (Kohyani *et al.* 2008). Seega võib karjatamine olla taimsele liigirikkusele nii negatiivse kui ka positiivse mõjuga.

Karjatamise mõju taimede mitmekesisusele sõltub ka sellest, millise loomaga maastikku karjatatakse. Sochera ja teiste (2013) uuring näitas, et lammaste poolt karjatatud põldudel oli taimeliikide mitmekesisus suurem võrreldes hobuste või veiste poolt karjatatud aladega. Rueda ja teised (2013) teostasid sarnase uuringu Hispaanias Vahemereäärsetel poolkuivadel üheaastastest taimedest domineerival alal. Samuti selgus, et lammastega karjatatud aladel tõusis taimeliikide mitmekesisus (Rueda *et al.* 2013). Lambad on oma dieedis vähemvalivad kui teised herbivoorid, tarbivad nad ka kõrgemaid taimi, vähendades maastikul valguskonkurentsi (Sochora *et al.* 2013). Vähenenud valguskonkurents soodustab teiste taimede levikut.

Väiksemad kariloomad on oma toidu suhtes selekteerivamad ja selletõttu põhjustavad taimekoosluse heterogeensuse vähenemist. Rueda ja teised (2013) uurisid Hispaanias erinevate suurustega imetajate mõju ja leidsid, et väiksed imetajad herbivoorid on spetsiifilise

dieediga ja selekteerivad rohkem taimi, mida tarbivad toiduks. Nad valivad tavaliselt toitaineterikkamad liigid, mida esineb vähem, vähendades sellega taimset mitmekesisust (Rueda *et al.* 2013). Ka Bakker ja teised (2006), kes uurisid herbivooride mõju erineva produktiivsusega aladel, märkasid, et väiksed imetajatest herbivoorid toituvad selektiivselt, vähendades sellega taimeliikide mitmekesisust, kuna tarbivad ainult teatud liike.

4. TEISTE ROHUSÖÖJATE MÕJU ABIOOTILISE KESKKONNA HETEROGEENSUSELE

Looduslikud rohusööjad avaldavad mõju looduslike maastike keskkonna heterogeensusele. Nagu karjatavad loomad, mõjutavad ka teised herbivoorid abiootilist heterogeensust enamasti läbi oma tallamise ja väljaheidete. Samuti sõltub häiringu ulatus keskkonnale rohusööja suurusel. Rohusööjad mõjutavad mulla heterogeensust otseselt oma väljaheidete kaudu ja kaudselt läbi selektiivse söömise, mille käigus vähendavad taimekõdus olevat toitainete hulka ja seega satub mulda vähem toitaineid (Murray *et al.* 2013).

Murray ja teised (2013) uurisid USAs Michigani osariigis kitsekarja mõju mulla heterogeensusele. Nad leidsid, et kitsed oma väljaheidetega tõstavad mulla lämmastiku hulka. Kuna kitsed on sealsetel aladel talviti, siis lämmastik jõuab maapinnani alles kevadel, kui lumi on sulanud. Seega kitsede migratsioonil jõuab lämmastik mulda sempooselt, suurendades nii ruumilist kui ka ajalist keskkonna heterogeensust.

Suured rohusööjad avaldavad keskkonna heterogeensusele laiaulatuslikumat mõju. Kuna nende kehamass on suur, on ka nende toitumisvajadus suurem kui väiksematel loomad. Suured herbivoorid, näiteks elevantid ja põdrad, mõjutavad mulda nii oma väljaheidete kaudu kui ka elutegevuses tekitatud häiringutega.

Elevantid on keskkonna heterogeensuse mõjutamisel olulised seetõttu, et nende mõju on märkimisväärsem, kuna nad on suuremad ja tarbivad rohkem ning põhjustavad ulatuslikemaid häiringuid. Elevantid on võimelised vahel maha võtma ka terve puu, häirides sellega elupaiku (Staub 2013). Skarpe ja teised (2014) leidsid oma uuringus, et selektiivse herbivoorlusega mõjutavad elevantid taimekoosluste struktuuri ja ka taimekõdu hulka. Sõltuvalt aastaajast toituvad elevantid kas puuliikidest või rohunditest (Skarpe *et al.* 2014). Selline käitumine aeglustab või kiirendab lämmastikuringet, sest puude ja rohhtaime

taimeosade kõdunemine on erinev. Samuti muudavad elevandid mullila heterogeensust veekogude ääres, eritades uriini ja muid väljaheidet (Skarpe *et al.* 2014).

Teine suur rohusööja, kelle mõju keskkonna heterogeensusele on uuritud, on põder. Nagu elevantide mõju, on ka põtrade mõju suuremõõtmeline, sest nad vajavad eluks rohkem toitu, seega nad häirivad suuremat ala oma elutegevusel kui nendest väiksemad rohusööjad. Augustine ja Frank (2001) uurisid Yellowstone'i rahvuspargis põtrade väljaheidete mõju mullale, analüüsidest lämmastikurikkaid mullakoorikuid. Põdrad muutsid oma migratsioonil lämmastiku jaotust mullas, mis suurendas keskkonna heterogeensust, lämmastiku hulka ja mineralisatsiooni mullas ning primaarset produktsiooni. Seega nii kitsed (Murray *et al.* 2013) kui ka põdrad (Augustine & Frank 2001) tõstavad migratsioonil sempooselt keskkonna heterogeensust.

5. TEISTE ROHUSÖÖJATE MÕJU TAIMEKOOSLUSE HETEROGEENSUSELE

Rohusööjad mõjutavad taimede heterogeensust oma mõjuga domineerivatele taimeliikidele, samuti võivad nad mõjutada taimede regenereerimise võimalusi ning seemnete laialikandmist (Ollf & Ritchie 1998). Herbivooride efekt sõltub elukeskkonnast ja herbivooride liigist (Ollf & Ritchie 1998). Rohusööjad häirivad maastikku ka oma püherdamisel, tuhnimisel ja uuristamisel ning nende tegevuste tagajärjel võib muutuda taimekoosluste liigirikkus (Augustine & Frank 2001). Rohusööjate efekt sõltub ka nende suurusest.

Rohusööjad kontrollivad maastiku taimekoosluse liigirikust oma toitumisega. Paljudes uuringutes on leitud, et rohusööjad vähendavad oma selektiivsel toitumisel valguskonkurentsi ning selle kaudu suurendavad taimekoosluste liigirikust (Staub *et al.* 2013). Murray ja teised (2013) leidsid oma uuringus kitsedega, et kitsede selektiivsel dominantsete taimede söömisel vähenes valguskonkurents ning taimekoosluse liigirikkus suurenes. Webster ja teised (2004) uurisid Tennessee osariigis Great Smokey Mountains'i rahvuspargis mägikitsede pikaajalist mõju taimeliikide mitmekesisusele. Kuna kitsed toituvad varaõitsevatest taimedest, mis on herbivoorlusele tundlikud, siis taimekoosluse liigirikkus vähenes (Webster *et al.* 2004). Seega võivad rohusööjad loomad taimedele olla ka kahjuriteks, hävitades nende noori võrseid ja pärssides selle taimeliigi levikut.

Elevandid on megaherbivoorid ja erinevalt mäletsejatest on nende seedimisprotsess oluliselt lühem ning nad saavad toituda ka taimeliikidest, millel on väiksem toiteväärtus (O’Kane *et al.* 2011). Seetõttu mõjutavad nad suuremat hulka erinevaid taimeliike kui väiksemad herbivoorid. Nad võivad toituda nii puuliikidest kui ka rohundiliikidest, sõltuvalt aastaajale (Young *et al.* 2009). Elevandid viivad ökosüsteemis läbi muutusi – langetavad puid, muudavad metsad põõsastikeks ja tõrjuvad alalt mäletsejad (Young *et al.* 2009). Oma toitumise käigus ohustavad nad puittaimede liigirikkust koosluses. Elevandid võivad hävitada täiskasvanud puid või põõsaid tüve täieliku murdmisega, puukoore närimisega, väljajuurimisega ja lehestiku arengu takistamisega (O’Connor *et al.* 2007). Kuna elevandid elavad ainult veekogude ääres, sest vajavad eluks palju vett, siis ohustatud on ainult taimeliigid, kes kasvavad veekogude lähedal (O’Connor *et al.* 2007).

Staub ja teised (2013) uurisid elevantide mõju taimkatte heterogeensusele Malawis Majete looduskaitse reservaalal. Nad leidsid, et elevantide eelistatud toitumine domineerivatest akaatsialiikidest tekitab konkurentsi vähenemise teiste liikide juures, suurendades sellega elupaigatüüpide arvu ja taimset liigirikkust. Seega on taimekonkurentsis elevantide mõju taimekoosluste liigirikkusele positiivne (Staub *et al.* 2013).

6. NÄRILISTE MÕJU ABIOOTILISE KESKKONNA HETEROGEENSUSELE

Närilised on enamasti rohunditest ja seemnetest toituvad väikesed imetajad. Nad tekitavad oma elutegevusega maastikul häiringuid, põhjustades keskkonna heterogeensust. Närilised uuristavad urge, mille käigus muudavad mulla füüsikalisi ja keemilisi omadusi, samuti oma toitumisel ja väljaheidetega muudavad nad keskkonna heterogeensust.

Yoshira ja Ohkuro (2010) uurisid siberi ümisejate häiringu mõju Mongoolia stepis. Siberi ümisejad muudavad taimset kooslust ja mulla keemilisi ja füüsikalisi omadusi läbi uuristamise, mäletsemise, roojamise ja urineerimise. Looduses tegutsesid ümisejad rohkem oma urgude ümber, seega kontsentreeritumal alal (Yoshira & Ohkuro 2010). Järjekult tõstavad närilised keskkonna heterogeensust urgude vahetus läheduses. Nad kobestavad oma uuristamisega mulda, samuti satub väljaheidete kaudu mulda rohkem lämmastikku.

Davidson ja Lightfoot (2007) uurisid rohusööjatest näriliste mõju mullale New Mexico osariigis USAs. Nad leidsid, et preeriakoerte ja kangururottide koosesinemisel tekkis rohkem erinevaid elupaigatüpe. Mõlemad liigid loovad ka üksi heterogeensust, kuid koosmõjul on

heterogeensus veelgi suurem (Davidson & Lightfoot 2007). Põhjus on selles, et nende näriliste urgude sturktuur ja funktsionaalsus on erinev. Urgude ehitamisel moodustuvad erinevad mullakihid, vee filtratsiooni erinevused ja häiringu intensiivsus (Davidson & Lightfoot 2007). Seega erinevate liikide urgude ehitamine võib olla keskkonna heterogeensus suhtes üksteist täiendav.

Kopraid on nimetatud ökosüsteemi insenerideks, kuna nende ehitusaktiivsus võib muuta, säilitada ja luua elupaiku, samal ajal suurendades nii biootiliste kui abiootiliste ressursside kättesaadavust nii endale kui ka teistele liikidele (Collen & Gibson 2001; Rosell *et al.* 2005).

Rosell ja teised (2005) uurisid Euroopa ja Ameerika kopraliikide häiringu mõju keskkonna heterogeensussele. Tammide ehitamine on kobraste suurim häiringutegevus. Kobraste elutegevuse käigus tekivad kopratiigid ja setetest tekib mulda palju orgaanilist materjali. Seega ka kopratiikide ümber olevad veekoguäärsete alade mullad on suurema toitainete sisaldusega. Rosell ja teised (2005) leidsid ka, et kopratammide ehitusel tekivad erinevad elupaigatüübid, mis sobivad liikidele, kes siin muidu ei eksisteeriks. Kopratammide ehituseks murravad koprad maha üksikuid puid, mille kõdunemisel tekib rohkem orgaanilist ainet ning keskkonna heterogeensus suureneb (Collen & Gibson 2001).

7. NÄRILISTE MÕJU TAIMESTIKU MITMEKESISUSELE

Väikesed närilised muudavad taimsete liigirikkust oma urgude ehitamise käigus, samuti selektiivsel toitumisel ning erinevate elupaigatüüpide loomisega.

Yoshira ja Ohkuro (2010) leidsid oma uuringus, et dominantsete konkureerivate taimede mitmekesisus tõusis koos kaugusega urgudest, häiringust sõltuvate liikide rohkus suurenes aga urgude lähedusega. Seega nad näitasid, et näriliste tekitatud häiring on taimse mitmekesisuse jaoks vajalik. Häiringu käigus vähendatakse domineerivate taimeliikide kasvu, et tekitada ruumi ja ressursse teistele taimeliikidele, mis tavaliselt on mittesöödavad (Yoshira & Ohkuro 2010). Mida rohkem on erinevaid elupaigatüüpe maastikul, seda suurem on seal esinevate taimeliikide mitmekesisus. Davidson ja Lightfoot (2007) uurisid kahe erineva uruehitamisviisiga närilise mõju ühele maastikule ja leidsid, et liikide koosmõju tekitas rohkem erinevaid elupaigatüüpe, seega suurenes taimestiku liigirikkus. Rosell ja teised (2005) leidsid samuti, et kopra häiringu tagajärjel tekivad uued elupaigatüübid – näiteks tammide

kokkuvarisemisel tekivad mudaväljad, millel saab hakata arenema uus maapealne taimekooslus. Seega väikeste näriliste elutegevuse tagajärjel suureneb elupaigatüüpide arv, mis annab võimaluse taimeliikidele, kes muidu sellel alal konkurentsiti tõttu ei kasvaks. Närilised leevendavad domineerivate taimede osakaalu kooslustes. Lisaks, mida rohkem erineva urukäitumisega närilisi elab ühel maastikul, seda mitmekesisem on häiring ja suureneb valik erinevatele elupaigatüüpidele, mis soodustab taimeliikide mitmekesisust.

Collen ja Gibson (2001) leidsid oma uuringus, et kopratammid võivad avaldada taimeestiku heterogeensusele ka negatiivset mõju, kuna tammide moodustamisel murravad koprad maha suuri puid, mis omakorda ohustab suurte puuliikide kooslusi. Ka mõju domineerivatele taimedele on närilise mõjualas negatiivne, kuna surutakse alla nende arvukust (Collen & Gibson 2001). Samas domineeriva liigi taandumine soodustab paljude teiste liikide levimist ja üldises plaanis taimekoosluse mitmekesisus siiski suureneb (Collen & Gibson 2001).

8. MULLAUURISTAJATE MÕJU ABIOOTILISE KESKKONNA HETEROGEENSUSELE

Muld muutub nii endogeensete kui ka eksogeensete protsesside käigus (Questad & Foster 2006). Mulla omadusi muudavad oma elutegevusega mitmed peamiselt mullas elavad imetajaliigid. Mullauuristajad on imetajad, kes on kaevumiseks kohandatud jäsemetega ja põhjustavad oma elutegevusega eksogeenseid protsesse. Eksogeensed protsessid kujundavad maapinda jõududega, mis tulevad maapinnalt või maapinna alt, sellist tegevust nimetatakse ka zoogeomorfiliseks aktiivsuseks (Questad & Foster 2006). Vaatlen siin lähemalt, kuidas muudavad mulla heterogeensust mutid ja uruhiirted. Nad mõlemad on mulla all elavad uuristajad, kuid toitumisviisilt ja eluviisilt erinevad. Mõlemad liigid segavad erinevaid mullakihte oma häiringutegevusel, mille tagajärjeks on suurem toitainete hulk mullas, kuid nad tegutsevad erinevat tüüpi muldadel.

Mutid on kaevamiseks kohanenud jäsemetega imetajaliigid, kes toituvad enamasti vihmaussidest. Mutiliigid tekitavad maa-aluste käikude ehitamisega väikeseskaalalisi häiringuid, tõstes selle käigus mulla heterogeensust (Seifan *et al.* 2010). Häiringus olevad mullad on kõrgema toitainete sisaldusega, sest mullakihid on segatud. Mutid muudavad sügavamate kihtide mullad niiskemaks ja tõuseb ka mullatemperatuur (Seifan *et al.* 2010).

Mullas on rohkem hapnikku, mis soodustab mikroorganismide tegevust. Mulla heterogeensus muutub muti uuristamise käigus, tulemuseks võib olla nii toitainetevaesem kui ka -rikkam muld (Canals & Sebastia 2000). See sõltub elupaigatüübist ja mullatüübist. Mutid segavad oma uuristamisega erinevad mullakihid, mille tagajärjel muutub muld horisontaalskaalas heterogeensemaks, kuid vertikaalselt homogeensemaks.

Uruhiired (*Microtus*) on mullas elavad imetajad, kes toituvad maa-alustest taimeosadest ja seemnetest. Sarnaselt muttidele, tekitavad ka uruhiired oma elutegevuse käigus mulda käike, mõjutades nii mulla heterogeensust. Nad pesitsevad maa-alustes urgudes, mida ehitatakse nii pesadeks kui ka varjualuseks kiskjate eest (Questad & Foster 2006). Uruhiired tegutsevad aktiivsemalt kevadeti ja varasuvel, kui mullad on kõige enam murenevad ja kalmudel võrsuvad taimeliigid (Hoshino *et al.* 2014). Nad eelistavad tugevalt karjatatud alasid, kus on lühema kasvuga taimeliigid (Hoshino *et al.* 2014). Uruhiired muudavad mulla füüsikalisi omadusi, mille kaudu tõuseb keskkonna heterogeensus. Nad transpordivad sügavamate kihtide mullad pealmistesse kihtidesse ja mõjutavad mulla koostist urineerimise ja muude väljaheidetega. Uruhiirte häiring muudab mulla kobedust, niiskuse määra ja toitainete kvaliteeti. Urgude aladel on kõrgem süsiniku ja lämmastiku sisaldus (Questad & Foster 2006). Seega mulla toitainete hulk uruhiirte häiritud aladel suureneb. Nagu ka muti häiringukäitumine, transpordivad uruhiired sügavamate kihtide mullad pealmistesse kihtidesse ja mõjutavad mullakoostist urineerimise ja muude väljaheidetega.

9. MULLAUURISTAJATE MÕJU TAIMEKOOSLUSE MITMEKESISUSELE

Mutid mõjutavad taimeistiku liigirikkust läbi mullamuutuste oma elutegevuse käigus. Samuti tekitavad nad uusi elupaiku. Suureskaalaliselt ja väikeseskaalaliselt on muutused erinevad. Kasvukohtade produktiivsus ja häiringuulatus on peamised taimekoosluse mõjutajad (Seifan *et al.* 2010). Suurel skaalal muti elutegevuse tagajärjel taimede liigirikkus väheneb läbi mulla produktiivsuse tõusu (Seifan *et al.* 2010). Mida produktiivsem on muld, seda väiksem on liigirikkus, sest domineerivatale liikidele on produktiivne muld hea ja nad kasvavad kõrgemaks takistades varjujäävate liikide kasvu.

Väikesel skaalal aga pakuvad lagealad hea elupaiga kiiretele invasiivsetele liikidele, sest seal puudub tugev valguskonkurents (Seifan *et al.* 2010). Mutid loovad uued kasvualad invasiivsetele liikidele, samuti suurendavad nad temperatuuri mullas, mis soodustab kiiremat

vegetatsiooni arengut kevadel, sest lumikate lahkub kiiremini, ja samuti on lagealadel valguse kättesaamine lihtsam (Canals & Sebastia 2000). Canals ja Sebastia (2000) leidsid oma uuringus Püreneedes, et parimad koloniseerujad muti lagealadel on lühikese elueaga ja mittemükorriissed taimeliigid. Nende taimeliikide heterogeensus suurenes muti tegevuse tagajärjel. Seega muttide mullahunnikute moodustumisel tekivad uued elupaigatüübid, kus saavad lihtsalt levida invasiivsed taimeliigid (Canals & Sebastia 2000). Invasiivsete taimede levik esialgu suurendab koosluse taimestiku heterogeensust.

Üldiselt peetakse uruhiirt taimekahjuriks, sest ta toitub taimejuurtest. Mitmed uuringud näitavad aga ka positiivset seost uruhiirte ja taimekoosluste liigirikkuse vahel (Fehmi & Bartolome 2002; Questad & Foster 2006; Hoshino *et al.* 2014). Uruhiirte meeliselupaigaks on aktiivselt karjatatud alad, mille mullakiht on trambitud. Ülekarjatatud aladel uuristavad nad käike ja seega kobestavad mulda, mis mõjub positiivselt taimsele liigirikkusele (Hoshino *et al.* 2014). Mullas suureneb lämmastiku kättesaadavus taimedele ning uruhiired vähendavad ka domineerivate taimede hävitamisel konkurentsi, mis tekitab võimaluse teistele nõrgematele liikidele (Questad & Foster 2006). Samamoodi vähendasid ka mutid domineerivate taimede konkurentsi ja võimaldasid teiste taimeliikide levikut.

Uruhiire tegevuse käigus muutub mullatemperatuur kõrgemaks, see põhjustab kiirema vee aurumise mullast, mis omakorda soodustab katteta maastikulaikude esinemise urgudel ja need paljad maa-alad on heaks pinnaseks kiirete invasiivsete taimeliikide idenemiseks (Questad & Foster 2006). Seega uruhiired oma häiringutegevusega pakuvad elupaika uutele ajutistele liikidele, mille käigus väikeseskaalaliselt tõuseb taimekoosluse liigirikkus. Fehmi & Bartolome (2002) uurisid Kalifornia uruhiire mõju Kalifornia karjamaadele ja mõõtsid ruumilist kaugust taimeliikide ja mügri kalmude vahel, et indikeerida erinevate taimeliikide kasvamist urgude lähedal või kaugemal. Urgude vahetus läheduses oli liigirikkus suurem kui uruhiireta kontrollalal, seega väikeseskaalaliselt mügri häiring suurendab taimeliikide mitmekesisust ning suureskaalaliselt vähendab, kuna püsikud olid invasiivsete taimeliikide poolt ohustatud (Fehmi & Bartolome 2002). Seega sarnaselt muttidele, ka uruhiired suureskaalaliselt vähendavad taimestiku mitmekesisust ja väikeseskaalaliselt suurendavad.

10. MULLAORGANISMIDE MÕJU ABIOOTILISE KESKKONNA HETEROGEENSUSELE

Mullaorganismid tekitavad oma uuristuste ja ehitustegevuse käigus keskkonna heterogeensust. Termiidid, sitasitikad ja vihmaussid mõjutavad oma häiringutegevusel muldasid erineval viisil, kuid üldiselt sõltub nende mõju sellest, missugune on nende eluviis ja kaevamistüüp. Nad muudavad pesade ehitamisel toitaineteringet, veerežiimi ja mulla kobedust ja struktuuri.

10.1 Termiidid

Termiidid on mullaorganismid, kes erinevatel maastikutüüpidel muudavad mulla heterogeensust. Nende elutegevuse käigus toimuvad muutused mullas võivad olla nii mulla toitainete mitmekesisust suurendavad kui ka vähendavad (Sileshi *et al.* 2010; Van der Plas *et al.* 2013) Termiitide liigiline mitmekesisus on suur ning nad kasutavad erinevaid pesitsus- ja toitumisstrateegiaid (Sileshi *et al.* 2010).

Termiidid mõjutavad mulla heterogeensust mitmel viisil:

1. Pesade ehitamine. Pesade ehitamiseks kasutavad termiidid tavaliselt mulda, mis transporditakse sügavamatest mullakihtidest ja sisaldab rohkem savi, katioone, anorgaanilist süsinikku ja eraldatavat nitraati ja ammooniumi (Van der Plas *et al.* 2013). Pesade ehitamisel muutub mulla struktuur peenemaks ja see võimaldab suuremat veepotentsiaali (Van der Plas *et al.* 2013). Seega pesade ehitamise käigus suureneb mullas toitainete hulk (Sileshi *et al.* 2010).

2. Mikrotopograafia ja äravool. Sileshi ja teised (2010) leidsid, et termiitide alamsugukonda *Odontotermes* kuuluvad liigid ehitavad termiidikäike, mis koosnevad kanalitest ja läbikäikudest, iga käik on umbes 2 m kõrge ja 1 km pikk. Piisavalt tugeva vihmajärgu ajal käituvad termiitide käigud kui veekanalid. Seega termiidid kontrollivad oma käikudega vee äravoolu ning veepotentsiaali mullas. Mikrotopograafilised muutused põhjustavad muutusi toitainete sisalduses mullas ja ka nende kättesaadavust taimede poolt (Joseph *et al.* 2012).

3. Mulla tekstuuri ja tihedus. Ehitustegevuse ja uuristamise käigus transpordivad termiidid suurel hulgal erinevaid mullaosakesi. Selle käigus segunevad sügavamate kihtide

mullad pealmiste kihtide omadega. Termiidid eelistavad suuremate ja keskmise suurusega mullaosakeste liigutamist, seega nad soodustavad mullakihistumist (Sileshi *et al.* 2010).

4. Toitainete kättesaadavus. Termiidipesadel olevad toitained on kalmu erodeerumise käigus aeglaselt vabanevad. Erodeerumise tagajärjeks on ruumiliselt produktiivsemate alade moodustumine, mida nimetatakse ka viljakussaarteks. See suurendab ka keskkonna heterogeensust (Sileshi *et al.* 2010).

5. Toitainete ringlus. Termiidid, kes toituvad surnud puidust, kõdust ja rohust, kiirendavad huumuse moodustumist ja mineraalelementide ringet. Nad koguvad ja väljutavad aeglaselt lämmastikku ümbritsevasse mullasüsteemi (Sileshi *et al.* 2010). Lämmastiku hulka suurendades tõstab termiitide tegevus keskkonna heterogeensust. Termiidid lagundavad herbivooride tekitatud sõnnikut ja töötlevad suurt hulka huumuskihti, mille käigus toimub toitainete kiirem tagasi ringlusesse vabanemine (Sileshi *et al.* 2010). Termiidid soodustavad kõdukihi teket, milles olevad toitained on võimelised kiirelt tagasi toitainete ringlusesse minema, tõstes sellega mulla toitainete ruumilist heterogeensust. Puidutarbijad termiidid fikseerivad oma seedeptsessi kaudu õhulämmastiku. Samuti termiitide suremisel tekib palju kõdumaterjali, mis on toitainerikas (Sileshi *et al.* 2010). Suurematel kalmudel ja üleüldse termiitsetel muldadel on leitud kordades suuremad kogused lämmastikku, süsinikku, kaltsiumi ja kaaliumi, samuti pH suurenenud väärtused (Holdo & McDowell 2004; Joseph *et al.* 2010). See näitab, et toitainete sisaldus suureneb termiitide tegevuse tagajärjel.

10.2 Sitasitikad

Sitasitikad on mullaorganismid, kes oma elutegevuse käigus muudavad mulla heterogeensust. Nad mõjutavad toitainete sisaldust ja aineriinget mullas (Nichols *et al.* 2008). Nad on mardikaliigid, kes toituvad nii vastsetena kui ka mardikaeas loomade väljaheidetest (Nichols *et al.* 2008). Kui nad leiavad sõnniku, matavad selle toitumiseks või pesaehituseks mulla alla, sellise tegevuse tagajärjel paraneb mulla õhurikkus ja viljakus (Andersen 2001).

Mardikaliigid jagunevad pesaehitustüübi järgi kolmeks grupiks. Iga grupp tarbib erinevat sõnnikut ja paigutab sõnnikut isemoodi, tekitades erinevaid ökoloogilisi muutusi (Andersen 2001). *Paracoprid* ehk tunneliehitajad liigid kaevavad pesakonna pallid vertikaalsetesse kambritesse väljaheite leiukoha lähedal; *Telocoprid* ehk veeretajad liigid transpordivad oma pallid horisontaalselt eemale, enne kui matavad maa alla; *Endocoprid* ehk elanikud kaevavad oma vastsed kohe sõnniku sisse (Nichols *et al.* 2008). Nichols ja teised

(2008) leidsid oma uuringus, et kõigil kolmel pesitsustüübil on mullale erinev mõju. Tunneliehitajad ja veeretajad liigid liigutavad sõnnikupallid mulla alla, mille käigus segatakse mullas toitainete rikast orgaanilist materjali. Suurenenud orgaanilise materjali tõttu aktiveerub mikroorganismide tegevus ja toimuvad keemilised muutused mulla ülemistes kihtides (Nichols *et al.* 2008). Sõnnikut mulla alla mattes vähendavad sitasitikad lämmastiku haihtumist läbi ammoniumi moodustamise ja suureneb labiilse lämmastiku hulk (Nichols *et al.* 2008). Seega, sitasitikad suurendavad pesade ehitamise ja toitumise käigus mulla heterogeensust. Sitasitikate ja termiitide maa-aluste käikude ehitamisel on sarnane mõju keskkonna heterogeensusele. Käikude ehitamisel nad segavad mullakihte, mis tõstab toitaine sisaldust mullas.

10.3 Vihmaussid

Vihmaussid on kõige suurema biomassiga organismid maismaa ökosüsteemis (Blouin *et al.* 2013). Seega on nende mõju keskkonna heterogeensusele suur. Nad on heterotroofsed organismid, kes tüüpiliste ökosüsteemi inseneridena osalevad taimse orgaanilise aine lagundamisel (Blouin *et al.* 2013). Orgaanilise aine lagundamise käigus eraldub mulda toitaineid, seega suureneb keskkonna heterogeensus. Sarnaselt nii termiitidele kui ka sitasitikatele uuristavad ka vihmaussid käike ja sellega segavad erinevaid mullakihte, mis suurendab keskkonna heterogeensust. Sitasitikad osalevad kõdukihi moodustamisel, muudavad mulla struktuuri ja mineralisatsiooni ning mõjutavad toitainete ringlust mullas.

Vihmaussil on mulla tekkeprotsessis kõdukihi moodustamise juures väga suur osa (Blouin *et al.* 2013). Kõdukiht moodustub vihmausside uuristamise, koprolitide moodustamise ja väljaheidete tekkimise tagajärjel (Eisenhauer *et al.* 2009). Samuti moodustavad nad koprolite, millel on erosiooni juures tähtis roll. Erosioon on oluline tegur mulla moodustumisel (Blouin *et al.* 2013).

Vihmaussid muudavad mineralisatsiooni otse läbi lämmastiku vabastamise oma seedeprotsessis või kaudselt, muutes mulla füüsikalisi omadusi ja fragmenteerides orgaanilist materjali (Araujo *et al.* 2004). Blouin ja teised (2013) leidsid, et lõhkumise rolliga vihmaussid lõhuvad makroosakesed ja pakkija rolliga vihmaussid moodustavad kobemullast mikroosakesed. Selline tegevus reguleerib mulla struktuuri ja soodustab toitainete hulga suurenemist mullas. Uuringute järgi tõstavad vihmaussid kuni 15% ulatuses mulla kobedust, samas võivad seda ka vähendada (Blouin *et al.* 2013). Sizmur ja teised (2011) leidsid oma

uuringus, et vihmausside häiringuga mullas on suurem orgaaniline sisaldus, eriti suurem süsinikuhulk.

Vihmausside tegevus tõstab ka mulla lämmastiku sisaldust mullas. Nad tarbivad mulla mikroobset biomassi ning selle käigus vabaneb lämmastik, mis kiirendab aineriinget ja mikroobsete kudede mineraliseerumist (Araujo *et al.* 2004). Vihmausside ja mikroorganismide koostööl muutub mikroobne kooslus ja aktiivsus, ning suureneb keskkonna heterogeensus (Araujo *et al.* 2004). Seega on vihmaussid lagundamisprotsesside ja toitaineteringe protsessides olulised liikmed.

11. MULLAORGANISMIDE MÕJU TAIMEDE HETEROGEENSUSELE

Mullaorganismid mõjutavad taimede mitmekesisust mitmel moel. Esiteks nad kobestavad oma uuristustega mulda ja seetõttu pakuvad paljudele taimeliikidel sobivat kasvukeskkonda. Nii termiidid, sitasitikad kui ka vihmaussid kiirendavad toitaineringlust, soodustades taimeliikide levikut. Termiidid võivad avaldada taimede mitmekesisusele ka negatiivset mõju (Sileshi *et al.* 2010). Sitasitikad osalevad taimeseemnete sekundaarsel levimisel ning kaitsevad seemneid ja parandavad nende ellujäämist (Slade *et al.* 2011). Vihmaussid mõjutavad taimeliikide mitmekesisust sümbioosi kaudu liblikõielistega (Eisenhauer *et al.* 2009) ja mulla koostise muutmisega (Blouin *et al.* 2013).

11.1 Termiidid

Termitide mõju taimekoosluse heterogeensusele võib olla nii negatiivne kui ka positiivne. Positiivne mõju seisneb mulla kobestamises ja mullakihtide segamises pesade ehituse käigus, mis muudab mulla toitaineterikkamaks. Seega suureneb toitainete kättesaadavus taimedele, mis soodustab liikide levikut. Sileshi ja teised (2010) leidsid, et osad taimeliigid eelistavad kasvada kalmumuldadel, maatriksmuldadel neid ei esine. Kalme ehitavad termiidid on ühed tähtsamad taimse mitmekesisuse kontrollijad lokaalsel skaalal (Sileshi *et al.* 2010). Kalmude ehitamisega segavad termiidid mullakihte, mis vabastab toitaineid ja muudab need kättesaadavamaks taimedele. Kalmudel domineerivad enamasti stressi tolereerivamad okaspuuliigid, kes ka valguse suhtes vähemnõudlikud (Van der Plas *et al.* 2012). Seega termiitsetel muldadel suureneb okaspuuliikide arvukus.

Van der Plas ja teised (2012) leidsid oma uuringus Aafrika savannides 67 puuliiki, millest 44 liiki esinesid kontrollaladel ja 59 kalmudel. 23 puuliiki olid unikaalsed ainult kalmudele, mis näitas, et kalmud on liigirikkamad. Avastati, et kalmudel on enamasti okaspuuliigid, kes moodustasid puukooslusi, mis olid liigirikkamad kui ümbritsevas savannis leiduvad puukooslused. Valguskonkurents suurendab okaspuude liigirikkust, sest nad on valguse suhtes vähemnõudlikud, kuid vähendab teiste valgustundlike liikide mitmekesisust. Joseph ja teised (2012) nägid oma uuringus Aafrika Miombo metsamaadel, et kalmudele muutusid iseloomulikuks puuviljaliigid. Kalmualadel on suurenenud kaaliumi hulk, mis on puuviljapuude arengu juures oluline. Seega taimeliikide heterogeensus suurenes tänu termiidide häiringutegevusele, mille käigus suurenes mullas kaaliumi hulk. Mida suurem häiringuala termiidi poolt, seda mitmekesisem on puitaimede kooslus – äärealadel esinevad maatriksliigid ja termiididaladele iseloomulikud puuliigid (Joseph *et al.* 2012). Seega termiidid suurendavad toitainete hulka mullas, mis soodustab taimekoosluste heterogeensusust.

Grant ja teised (2012) avastasid, et oma uuristamisega toovad termiidid ülemistesse kihtidesse rohkem savi, mis tõstab vee kinnipidavust ja pakub konkurentsieeliseid teatud taimeliikidele. Vee kättesaadavuse suurenemine võimaldab taimeliikide mitmekesisuse suurenemist.

Termiidid avaldavad taimestikule ka negatiivset mõju. Mõned termiidiliigid on rohusööjad. Selleks on *Trinervitermes* perekond, kes on evolutsioonis arendanud rohusöömise võime. Nad ehitavad suuri kuplikujulisi pesi ja on karjamaadel kahjuriteks, mõjutades taimede mitmekesisust negatiivselt (Sileshi *et al.* 2010). Seega need termiidiliigid vähendavad taimeliikide mitmekesisust oma selektiivse herbivoorlusega. Samuti leidub liike, kes toituvad puidust ja tekitavad sellega kahju puiduliikidele, näiteks *Macrotermatinae* sugukonda kuuluvad seeni kasvatavad termiidid (Sileshi *et al.* 2010). Seened on puuliikidele kahjulikud, ohustades liikide mitmekesisust. *Odontotermes* perekonda kuuluvad termiidiliigid on kahjuriteks teraviljapõldudel, puudel ja metsades (Sileshi *et al.* 2010). Sarnaselt mügridele on *Odontotermes* liigid herbivoorid, kes taimeosi süües häirivad taimekooslusi, seega seavad ohtu liigilise mitmekesisuse. Termiidid vähendavad taimeliikide heterogeensusust peamiselt nendest toitudes.

Van der Plas ja teised (2012) leidsid, et savanni kalmudel olevad puukooslused on küll tihedad, kuid lehed ja muud söödavad taimeosad on toitainetevaesemad. Toitainetevaesemad isendid põhjustavad nähtuse, et ungulaadid ei eelista termiidide poolt häiritud kooslusi oma

toitumisel. Seega ei elimineerita valguskonkurentsi, mis vähendab taimset mitmekesisust. Antud uuring näitas termiitide põhjustatud kaudset mõju taimekoosluse mitmekesisusele (Van der Plas *et al.* 2012).

11.2 Sitasitikad

Sitasitikate mõju taimekoosluste mitmekesisusele toimub peamiselt läbi seemnete sekundaarse levimise. Nad ei toitu seemnetest, seega ei tee neid idanemiskõlbmatuks, vaid liigutavad seemneid kogemata koos sõnnikuga oma pesadesse (Slade *et al.* 2011). Niimoodi suurendavad sitasitikad seemnete ellujäämist kuna kaitsevad neid mulla all teiste liikide poolt ärasõõmise eest. Seega suureneb ka liikide mitmekesisus, kuna erinevate taimeliikide seemned saavad võimaluse idaneda. Seemnete matmine võib olla kasulik mitmel moel: maetult on seemned kaitstud ärasõõmise eest ja maa sisse mattunult on neil paremad mikrokliimaatilised tingimused kui maapinaal olles (Andersen 2001). Mida väiksemad on seemned, seda tihedamini satuvad need sitasitikate sõnnikupallide sisse. Seemne idanemisedukuse määrab see, kui sügavale need on maetud ning kui suur on sõnniku hulk nende ümber (Slade *et al.* 2011).

Andersen (2001) uuris sitasitika rolli troopilise puuliigi *Micropholis guyanensis* subsp. *guyanensis* ellujäämises Amazonase äärses Manause linnas. Ta leidis, et väiksema sõnnikuhunnikuga ümbritsetud seemnete matmissagedus oli väiksem kui suurema hulgaga kaetud seemnetel. Röövlite eest olid sügavamal olevad seemned paremini kaitstud, kuid nende idanemise ja väljakerkimise tõenäosus oli jällegi väiksem. Kuna suur hulk *Micropholis guyanensis* seemnetest on puuviljasööjate poolt seeditud ja nende väljaheitest toituvad sitasitikad, siis on sitasitikate seemnematmisel siiski üldiselt positiivne efekt seemne ellujäämisele ja idanemisele (Andersen 2001).

11.3 Vihmaussid

Blouin ja teised (2013) uurisid vihmausside mõju Euroopa ökosüsteemides. Selgus, et vihmausside efekt on kompleksne ja tuleneb taimede ja vihmausside omavahelistest suhetest. Taimede liigirikkus sõltub vihmausside mitmekesisusest ja vastupidi.

Paljud uuringud näitavad, et vihmausside tegevus mullas avaldab positiivset mõju taimekasvule. On viis mehhanismi, mille kaudu vihmaussid mõjutavad taimset produktsiooni positiivselt (Blouin *et al.* 2013):

1. suurendavad orgaanilise aine mineralisatsiooni, mis soodustab toitainete kättesaadavust,
2. modifitseerivad mulla õhulisust ja agregatsiooni, mis muudab taimedes oleva vee ja hapniku hulka,
3. pestitsiidide ja parasiitide biokontroll,
4. mikroobse aktiivsuse kaudu taime kasvuregulaatorite tootmist,
5. sümbiontide edendamine.

Vihmaussid on võtmelagundajad, kes mõjutavad taimekooslust. Kuna vihmaussid suurendavad toitainete hulka mullas, siis parandavad nad taimekasvu ning võimaldavad liigirikkuse suurenemist (Milcu *et al.* 2006).

Maa-alune taimekonkurents suureneb taimede liigilise mitmekesisuse kasvades. Mulla füüsikalisi omadusi muutes, mõjutavad vihmaussid ka taimedevahelist konkurentsi ja taimede kasvu. Liblikõieliste juurtel on lämmastikunoodulid, mistõttu on neid ümbritsevad mullad lämmastikurikkad, see meelitab ligi ka vihmaussid, kes elavad sümbioosis liblikõielistega (Eisenhauer *et al.* 2009). Vihmaussid ja liblikõielised loovad mutualistlikke suhteid ja mõjutavad ökosüsteemi funktsioone, lagundamist ja taimset produktiivsust (Eisenhauer *et al.* 2009). Järeldan, et liblikõielised taimeliigid soodustavad vihmausside elutegevust ning vastupidi – vihmaussid toodavad lämmastikku liblikõielistele, siiski vahel nad ka konkureerivad lämmastiku pärast. Selline lämmastiku hulka suurendav sümbioos on ka teistele taimeliikidele hea, võimaldades nende levikut. Milcu ja teised (2006) leidsid oma uuringutes ka konkurentsis elavaid mullaorganisme ja taimeliike, nad olid lämmastiku suhtes konkureerivad ja pärssisid teineteise tegevust.

Teriidid mõjutavad oma uuristustega mullavee sisaldust (Sileshi *et al.* 2010) ning ka vihmaussid muudavad oma uuristuste moodustamise käigus vee liikumise protsessi. Vihmausside uuristamisel võivad käikude läbimõõdud või ühenduskohad suurenedada, see tõstab vee filtreeruvust ja juhtivusvõimet, kõrvaluuristuste moodustamine ja tihenemine hoopis madaldab vee juhtivusvõimet (Blouin *et al.* 2013). Taimeliikide mitmekesisuse jaoks võib erinevatel uuristustel olla nii negatiivne kui ka positiivne efekt. Vihmausside käigud mõjutavad vee kättesaadavust taimeliikidele.

12. INVASIIVSETE TAIMEDE JA PUITTAIMEDE MÕJU ABIOOTILISE KESKKONNA HETEROGEENSUSELE

Taimed ise mõjutavad samuti keskkonna heterogeensust. Eriti on uuritud invasiivsete taimeliikide mõju keskkonnale (Parker & Schimel 2010; West & Donovan 2004). Samuti mõjutavad üksikud suured puud ja põõsad keskkonna heterogeensust, sest nende juured erinevad rohttaimede juurestikust (Pärtel & Helm 2007).

Invasiivsed taimeliigid muudavad keskkonna heterogeensust otseselt, mõjutades mulla struktuuri ja seal toimivat ning kaudselt, mõjutades kõdukihi koostist. Võõrliigid muudavad toitainete sisaldust kõdus, mis omakorda muudab lämmastikuringet, lämmastiku hulka ja selle mikroobset töötlemist mullas (Parker & Schimel 2010). Võõrliigid levivad enamasti püsikutega kaetud maastikele ja tekitavad muutuseid mullas. Invasiivsetel liikidel on looduslikest liikidest erinev eluviis ja evolutsiooniline ajalugu, millest tulenevad ka muutused mulla lämmastikuringes (Parker & Schimel 2010). Püsikutel on pikemad juured ja pikem vegetatsiooniaeg, seega kasutavad nad rohkem ja kauem aega lämmastikku. Ajutistel üheaastastel taimeliikidel, kes on tavaliselt invasiivsed liigid, on lühemad juured ja lühem vegetatsiooniaeg, seega kasutavad lämmastikku vähem (Parker & Schimel 2010). Taimeliikide erinevus ressursside kasutamise efektiivsusel põhjustab tagajärgi mikroobsele aktiivsusele ning suureneb mulla heterogeensus (West & Donovan 2004). Lee ja teised (2012) uurisid Lõuna-Indiana osariigis Ameerika Ühendriikides invasiivse taimeliigi *Microstegium vimineum* mõju lämmastiku sisaldusele mullas. Väikeseskaalaliselt suurendas invasiivse liigi levik keskkonna heterogeensust.

Puuliikide invasioon rohumaadele mõjutab samuti mulla heterogeensust. Puude ja rohttaimede juuresüsteemid erinevad ning nende mõju mullale on erinev, seega puuliikide invasioon rohumaale tekitab erinevuse mulla heterogeensuses (Pärtel & Helm 2007). Puittaimedel on pikemad ja mahukamad juured, mis tekitavad ka heterogeensemata mulda (Pärtel & Helm 2007). Sarnaselt invasiivsetele rohttaime liikidele, tekitavad ka invasiivsed puittaimed mullaviljakuses erinevusi kohalikust taimeliigist teistsuguse kasvuviisi ja erineva toitainete nõudluse tõttu. Seega mulla heterogeensus rohumaal, kuhu puittaim levib, suureneb.

Pugnaire ja teised (2004) uurisid Hispaanias põõsaliikide ja madalama rinde koosmõju mulla heterogeensusele. Nad leidsid, et põõsaliigid muudavad mullakeskkonda heterogeensemaks. Põõsa juurte ümber oleval mullas oli rohkem mullamikroobe ja seeni, kes

tootsid toitaineid ja seega suurendasid alal mulla heterogeensust (Pugnaire *et al.* 2004). Mida suurem maa-alune taime osa, seda suurem on mõju keskkonna heterogeensusele.

13. INVASIIVSETE TAIMEDE JA PUITTAIMEDE MÕJU TAIMEDE MITMEKESISUSELE

Taimekoosluse mitmekesisusele mõjuvad invasiivsed taimeliigid suureskaaliselt liigirikkust vähendades. Mitmed uuringud näitavad invasiivsete liikide poolt põhjustatud bioloogilise mitmekesisuse vähenemist ning ka taimeliikide väljasuremist. Eriti on võõrliikide levikust ohustatud endeemsed liigid, mis on niigi vähearvukad ja tundlikud igasugusele konkurentsile (Levine *et al.* 2003). Invasiivsed liigid vähendavad kohaliku taimekoosluse mitmekesisust mitmel viisil:

1. Toitainete ringlust muutes. Invasiivsed taimeliigid kasutavad toitaineid mullast efektiivsemalt ja selle käigus tõrjuvad kohalikud liigid välja. Lämmastikku fikseerivad invasiivsed taimed eritavad aineid, mis takistavad lämmastiku fikseerimist teiste liikide poolt ning halveneb samuti toitainete kättesaadavust kohalikele liikidele (Charles & Dukes 2006).
2. Konkurents. Invasiivsed taimed pakuvad konkurentsi kohalikele taimeliikidele, nii valguse kui ka vee kättesaadavusele ja ka toitainete hulga suhtes (Levine *et al.* 2003). Mõningatel juhtudel on tagajärjed negatiivsed ja tõrjutakse kohalik liik välja (Thalmann *et al.* 2015). Maastiku struktuuri muutes võivad invasiivsed liigid muuta ala sobimatuks kohalikele liikidele; samuti on märgatud, et invasiivsed liigid võivad eritada mulda soolasid, mis häirib kohalike taimeliikide elutegevust (Charles & Dukes 2006).
3. Veerežiimi muutes võivad invasiivsed taimed tekitada erosiooni, mis vähendab taimeliikide mitmekesisust, sest elupaigad hävivad (Levine *et al.* 2003)
4. Tulerežiimi negatiivne mõju. Kui kõrged tuld tõkestavad liigid madalamate invasiivsete liikide poolt välja tõrjutakse, väheneb taimekoosluse liigirikkus (Levine *et al.* 2003).

Invasiivsed liigid mõjutavad haruldasi liike ja nende arvukust negatiivselt. Thalmann ja teised (2015) uurisid invasiivsete taimede mõju Gruusias olevatele liigirikastele rohumaadele. Leiti üheksa invasiivset liiki, kes osutasid tugevat mõju kohalikule

taimekooslusele. Need liigid naturaliseerusid ja tõrjusid haruldased liigid välja. Seega invasiivsete liikide levik Gruusia rohumaadel ohustab kohalikku taimsekoosluse heterogeensust (Thalmann *et al.* 2015).

KOKKUVÕTE

Keskkonna heterogeensust ja taimede mitmekesisust mõjutavad abiootilised ja biootilised tegurid nii positiivselt, mulla ja taimede heterogeensust suurendades, kui ka negatiivselt, heterogeensust vähendades. Käesolevas töös võrdlen elusorganismide mõju abiootilise keskkonna ja taimestiku heterogeensusele (Lisa 1). Leidsin organismide häiringuprotsessides sarnasusi ja erinevusi. Kariloomadel ja teistel rohusööjatel on sarnased mehhanismid, mille kaudu nad abiootilise keskkonna heterogeensust mõjutavad, näiteks trampimine, püherdamine ja väljaheidete mahajätmine. Erinevalt teistest rohusööjatest on karjatamine sõltuv inimtegevusest. Taimset mitmekesisust mõjutavad herbivoorid kas positiivselt, kui eemaldavad kõrgekasvulised taimeliigid ning selle kaudu saavad eelise teised taimeliigid, või negatiivselt, kui söövad ära noored võrsed pärssides sellega taimeliikide kasvu. Närilised muudavad abiootilise keskkonna heterogeensust mulda uuristades ja sarnaselt kariloomadele ja teistele rohusööjatele ka oma väljaheidetega. Taimede heterogeensust mõjutavad närilised nii oma selektiivse toitumisega kui ka uute elupaigatüüpide loomisega. Mullauuristajad muudavad mulla heterogeensust uuristamisel mulla kihte segades. Nii mutid kui uruhiired muudavad oma elutegevusel mulla füüsikalisi ja keemilisi omadusi, mille kaudu suureneb või väheneb mulla heterogeensus. Mõlemate perekondade tegevused on sarnased, kuid nad eelistavad erinevaid elupaiku. Taimekoosluste mitmekesisust mõjutavad nad sarnaselt närilistele uute elupaikade loomisega ja uruhiired häirivad taimi ka herbivoorlusega ning kaudselt mulda kobestades. Mullaorganismid mõjutavad abiootilise keskkonna heterogeensust peamiselt mullaprotsesside kaudu. Nad muudavad pesade ehitamisel mullas aineriinget, veerežiimi ning mulla kobedust ja struktuuri. Termiidid mõjutavad mulla heterogeensust nii pesade ehitamisel, mikrotopograafiat ja äravoolu muutes, mulla tekstuuri ja tihedust mõjutades kui ka toitainete kättesaadavust ja -ringlust mõjutades. Mullaorganismide mõju taimede mitmekesisusele väljendub läbi mulla härimise. Invasiivsed taimed muudavad mulla heterogeensust mulla struktuuri muutmisega ja samuti kõdukihis olevate toitainete erinevuse kaudu, mis muudab lämmastiku hulka ja -ringet. Üksikud puuliigid ja põõsad muudavad mulla heterogeensust erineva juureehitusega. Nad tekitavad ise heterogeensust ning suurendavad toitainete hulka enda vahetus läheduses.

Invasiivsed taimed mõjutavad taimekoosluste mitmekesisust toitainete ringlust muutes ja kohalike liikidele konkurentsi pakkudes ning vee- ja tulerežiimi muutmisega.

Elusorganismidel on erinev mõju mulla ja taimestiku heterogeensusele ning seega võivad nad muuta ka heterogeensuse-liigirikkuse seost. Nad mõjutavad abiootilise keskkonna heterogeensust, kuid erinevates suundades. Lisaks, taimestiku heterogeensusele on osadel elusorganismidel, näiteks rohusööjatel ja närilistel otsene mõju, kuid mullaorganismid ja invasiivsed taimed mõjutavad taimede liigirikkust enamasti kaudselt läbi muutuste mulla heterogeensuses.

The effect of biotic factors on environmental heterogeneity

Teele Tuuling

SUMMARY

Both abiotic and biotic factors are impacting on environmental heterogeneity and plant species diversity. Biotic factors may have a positive or negative effect on altering soil heterogeneity and plant diversity. In this thesis I compared the effects of biotic factors on abiotic and plant heterogeneity and found similarities and differences in disturbance processes by organisms. Grazing animals and other bigger herbivores impact abiotic heterogeneity by similar disturbing activities, like poaching, wallowing and with their urine and faeces. Herbivores have rather positive effect on plant diversity if they extirpate higher growing plant species and allow other plants to spread, or negative effect when they reduce plant vegetation by grazing on plant buds and saplings. Rodents are impacting on abiotic heterogeneity by burrowing and similarly to grazers and other herbivores through their faeces. By selective grazing and creating new habitats, rodents are affecting plant diversity as well. Burrowing soil mammals, e.g. moles and voles are influencing the soil while mixing different soil layers and also changing soil physical and chemical properties. Their life activities are similar but moles and voles prefer different habitats. Burrowing soil organisms are impacting plant diversity by creating new habitats and also mixing the soil. Voles are also herbivores, so they impact plants by grazing their roots. Soil organisms impact on soil heterogeneity by modifying the soil. While building mounds, they alter nutrient cycle in soil, water filtration, soil bulk density and structure. Termites alter soil heterogeneity by building mounds, changing microtopography and drainage, impacting on soil bulk density and texture and also affecting soil nutrients. Soil organisms impact on plant diversity indirectly by changes in the soil. Invasive plant species change soil heterogeneity by impacting soil structure and also making changes in the chemical composition of plant debris. Single trees and shrubs are impacting soil heterogeneity through their root systems. Also these create heterogeneity, by increasing nutrient availability nearby. Invasive plant species alter plant diversity by changing nutrient cycles, through competition with local species and also by altering water and fire regimes.

Biotic factors have varying impacts on soil heterogeneity and plant diversity, so they can change the relationship between heterogeneity and diversity as well. Biotic factors impact

on soil but in different directions. Additionally, some factors, for example grazing and rodent activity, have a direct effect on plant diversity but soil organisms and invasive plants influence plant diversity indirectly through changes in soil heterogeneity.

TÄNUAVALDUSED

Soovin tänada oma juhendajat Riin Tammet, kelle nõuanded ja soovitatud kirjandus oli suureks abiks töö kirjutamisel.

KASUTATUD KIRJANDUS

1. Andersen, E. 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 61-78.
2. Anderson T.M., Dempewolf, J., Metzger, K.L., Reed, D.N. & Serneels, S. 2009. The spatial distribution of vegetation types in Serengeti ecosystem: the influence of rainfall and topographic relief on vegetation patch characteristics. *Journal of Biogeography* 36: 770-782.
3. Araujo, Y., Luizo, F.J. & Barros, E. 2004. Effect of earthworm addition on soil nitrogen availability, microbial biomass and litter decomposition in mesocosms. *Biology and Fertility of Soils* 39: 146-152.
4. Auerswald, K., Mayer, F. & Schnyder, H. 2010. Coupling of spatial and temporal pattern of cattle excreta patches on a low intensity pasture. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88: 275-288.
5. Augustine, D.J. and Frank, D.A. 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology* 82: 3149-3162.
6. Bakker, E.S., Ritchie, M.E., Olf, H., Milchunas, D.G. & Knops, J.M.H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780-788.
7. Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J.E., Cluzeau, D. & Brun, J.J. 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science* 64: 161-182.
8. Canals, R.M. & Sebastia, M.T. 2000. Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills. *Journal of Vegetation Science* 11: 23-30.
9. Charles, H. & Dukes, J.S. 2006. 13 impacts of invasive species on ecosystem services. *Ecological Studies* 193: 9-15.
10. Collen, P. & Gibson, R.J. 2001. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the

subsequent effects on fish – a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 439–461.

11. Davidson, A.D. & Lightfoot, D.C. 2007. Burrowing rodents increase landscape heterogeneity in a desert grassland. *Journal Of Arid Environments* 72: 1133-1145.
12. Eisenhauer, N., Milcu, A., Nitschke, N., Sabais, A.C.W., Scherber, C. & Scheu, S. 2009. Earthworm and belowground competition effects on plant productivity in a plant diversity gradient. *Oecologia* 161: 291–301.
13. Fehmi, J.S. & Bartolome, J.W. 2002. Species richness and California voles in an annual and perennial grassland. *Western North American Naturalist* 62: 73–81.
14. Greenwood, K.L. & McKenzie, B.M. 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41: 1231–1250.
15. Hirobe, M., Kondo, J., Enkhbaatar, A., Amartuvshin, N., Fujita, N., Sakamoto, K., Yoshikawa, K. & Kielland, K. 2013. Effects of livestock grazing on the spatial heterogeneity of net soil nitrogen mineralization in three types of Mongolian grasslands. *Journal of Soils and Sediments* 13: 1123-1132.
16. Holdo, R.M. & McDowell, L.R. 2014. Termite mounds as nutrient-rich food patches for elephants. *Biotropica* 36: 231-239.
17. Hoshino, B., Ganzorig, S., Sawamukai, M., Kawashima, K., Baba, K., Kai, K. & Nurtazin, S. 2014. The impact of land cover change on patterns of zoogeomorphological influence: Case study of zoogeomorphic activity of *Microtus brandti* and its role in degradation of Mongolian steppe. *Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 2014 IEEE International* 3518-3521.
18. Joseph, G.S., Seymour, C.L., Cumming, G.S., Cumming D.H.M. & Mahlangu, Z. 2012. Termite mounds as islands: woody plant assemblages relative to termitariumsize and soil properties. *Journal of Vegetation Science* 24: 702-711.
19. Kohyani, P.T., Bossuyt, B., Bonte, D. & Hoffmann, M. 2008. Grazing as a management tool in dune grasslands: evidence of soil and scale dependence of the effect of large herbivores on plant diversity. *Biological Conservation* 141: 1687-1694.
20. Lee, M.R., Flory, S.L. & Phillips, R.P. 2012. Positive feedbacks to growth of an invasive grass through alteration of nitrogen cycling. *Oecologia* 170: 457-65.

21. Levine, J.M., Vila, M., Antonio, C.M.D., Dukes, J.S., Grigulis, K. & Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of Biological Science* 270: 775–781.
22. Milcu, A., Partsch, S., Langel, R. & Sheu, S. 2006. The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos* 112: 513-524.
23. Murray, B.D.M., Webster, C.R., Bump, J.K. 2013. Broadening the ecological context of ungulate–ecosystem interactions: the importance of space, seasonality, and nitrogen *Ecology* 94: 1317–1326.
24. Nichols, E., Spector, S. Louzada, J., Larsen, T., Ameszquita, S., Favila, M.E. & The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461-1474.
25. Ollf, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
26. Parker, S.S. & Schimel, J.P. 2010. Invasive grasses increase nitrogen availability in California grassland soils. *Invasive Plant Science and Management* 3: 40-47.
27. Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L. & Benning, T.L. 2003. Biotic and abiotic variability as key determinants of savanna heterogeneity at multiple spatio-temporal scales. In: du Toit, J.T., Rogers, K.H. & Biggs, H.C. (eds.). *The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity*, pp. 22-40. Island Press, Washington, DC..
28. Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L. & Jones, C.G. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance, and transformation. In: Hutchings, M.L., John, E.A. & Stewart, A.J.A. (eds.). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*, pp. 33-52. Blackwell Science, London,.
29. Pugnaire, F.I., Armas, C. & Valladares, F. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
30. Questad, E.J. & Foster, E.B. 2006. Vole disturbances and plant diversity in a grassland metacommunity. *Oecologia* 153: 341-351.

31. Rennes, A., Tillman, R.W., Syers, J.K. & Bowler, D.G. 2012. Effect of mole drainage on surface runoff from a soil under pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 20: 45-49.
32. Rosell, F., Bozsér, O., Collen, P. & Parker, H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* 35: 248-276.
33. Rueda, M., Rebollo, S. & Garcia-Salgado, G. 2013. Contrasting impacts of different-sized herbivores on species richness of Mediterranean annual pastures differing in primary productivity. *Oecologia* 172: 449-59.
34. Seifan, M., Tielbörger, K., Schloz-Murer, D. & Seifan, T. 2010. Contribution of molehill disturbances to grassland community composition along a productivity gradient. *Acta Oecologica* 36: 569-577.
35. Sileshi, G.W., Arshad, M.A., Konate, S. & Nikunika, P.O.Y. 2010. Termite-induced heterogeneity in African savanna vegetation: mechanisms and patterns. *Journal of Vegetation Science* 21: 923-937.
36. Sizmur, T., Palumbo-Roe, B., Watts, M.J. & Hodson, M.E. 2011. Impact of the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.) on As, Cu, Pb and Zn mobility and speciation in contaminated soils. *Environmental Pollution* 159: 742-748.
37. Skarpe, C., Aarrestad, P.A., Andreassen, H.P., Dhillion, S.S., Dimakatso, T., du Toit, J.T., Halley, D.J., Hytteborn, H., Makhabu, S., Mari, M., Marokane, W., Masunga, G., Modise, D., Moe, S.R., Mojaphoko, R., Mosugelo, D., Motsumi, S., Neo-Mahupeleng, G., Ramotadima, M., Rutina, L., Sechele, L., Sejoe, T.B., Stokke, S., Swenson, J.E., Taolo, C., Vandewalle, M. & Wegge, P. 2004. The return of the giants: ecological effects of an increasing elephant population. *Ambio* 33: 276-282.
38. Slade, E.M., Mann, D.J., & Lewis, O.T. 2011. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation* 144: 166-174.
39. Sochera, S.A., Pratia, D., Bocha, S., Müller, J. & Baumbach, H. 2013. Interacting effects of fertilization, mowing and grazing on plant species diversity of 1500 grasslands in Germany differ between regions. *Basic and Applied Ecology* 14: 126-136.

40. Staub, C.G., Binford, M.W. & Stevens, F.R. 2013. Elephant herbivory in Majete Wildlife Reserve. *African Journal of Ecology* 51: 536-543.
41. Stein, A., Gerstner K. and Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866–880.
42. Taboada, M.A., Rubio, G. & Chaneton, J. 2011. Grazing impacts on soil physical, chemical, and ecological properties in forage production systems. In: Hatfield, J.L. & Sauer, T.J. (eds.). *Soil Management: Building a Stable Base for Agriculture*, pp. 301-320. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America, Madison, WI.
43. Thalmann, D.J.K., Kikodze, D., Khutsishvili, M., Kharazishvili, D., Guisan, A., Broennimann, O. & Müller-Schärer, H. 2015. Areas of high conservation value in Georgia: present and future threats by invasive alien plants. *Biological Invasions* 17: 1041–1054.
44. Van der Plas, F., Howison, R., Reinders, J., Fokkema, W. & Olf, H. 2013. Functional traits of trees on and off termite mounds: understanding the origin of biotically-driven heterogeneity in savannas. *Journal of Vegetation Science* 24: 227–238.
45. Webster, C.R., Jenkins, M.A. & Rock, J.H. 2005. Long-term response of spring Xora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park, USA. *Biological Conservation* 125: 297-307.
46. West, J.B. & Donovan, L.A. 2004. Effects of individual bunchgrasses on potential C and N mineralization of longleaf pine savanna soils. *Journal of the Torrey Botanical Society* 131: 120–125.
47. Yoshihara, Y., Ohkuro, T., Buuveibaatar, B., Jamsran, U. & Takeuchi, K. 2010. Spatial pattern of grazing affects influence of herbivores on spatial heterogeneity of plants and soils. *Oecologia* 162: 427-34.

LISAD

Lisa 1. Käesolevas bakalaureusetöös kasutatud näited elusorganismide (tegur) mõjust mulla ja taimestiku (substraat) heterogeensusele.

Ala	Tegur	Substraat	Mõju heterogeensusele	Viide
Mongoolia rohumaa	Karjatamine	Muld	-	Hirobe <i>et al.</i> 2013
Hispaania põllumaa	Karjatamine	Muld	Väikesel skaalal + Suurel skaalal -	Auerswald <i>et al.</i> 2010
Põhja-Ameerika ja Euroopa rohumaad	Karjatamine	Taimestik	-	Bakker <i>et al.</i> 2006
Belgia ja Loode-Prantsusmaa rannik	Karjatamine	Taimestik	+	Kohyani <i>et al.</i> 2008
Saksamaa karjamaad	Karjatamine	Taimestik	+	Sochera <i>et al.</i> 2013
Yellowstone'i rahvuspark	Rohusööjad	Muld	+	Augustin & Frank 2001
USA Michigani osariigi poolsaareäärne putkeala	Rohusööjad	Muld	+	Murray <i>et al.</i> 2013
Hispaania Vahemereäärne poolkuiv karjamaa	Rohusööjad	Taimestik	+	Rueda <i>et al.</i> 2013
Tennessee Great Smokey Mountain'i mäestik	Rohusööjad	Taimestik	-	Webster <i>et al.</i> 2014
Põhja - Botswana	Rohusööja - elevant	Muld	+	Skarpe <i>et al.</i> 2014
Malawi Majete looduskaitseala	Rohusööja - elevant	Taimestik	+	Staub <i>et al.</i> 2013

Aafrika savanni metsamaa	Rohusööja - elevant	Taimestik	+	O’Kane <i>et al.</i> 2011
Krugi looduspark, Lõuna - Aafrika	Rohusööja - elevant	Taimestik	-	Young <i>et al.</i> 2009
Mongoolia stepp	Närlised	Muld	+	Yoshira & Ohkuro 2010
New Mexico osariigi kõrbemaastik	Närlised	Muld	+	Davidson & Lightfoot 2007
Uus-Meremaa karjamaa	Maa alused närlised - mutt	Muld	-	Rennes <i>et al.</i> 2012
Hispaania Pürneed	Maa alused närlised - mutt	Muld	+	Canals & Sebastia 2000
Mongoolia stepp	Maa alused närlised – uruhiir	Muld	+	Hoshino <i>et al.</i> 2014
Saksamaa alpimäestik	Maa alused närlised - mutt	Taimestik	-	Seifan <i>et al.</i> 2010
Kalifornia karjamaa	Maa alused närlised – uruhiir	Taimestik	Suurel skaalal – väikesel skaalal +	Fehmi & Bartolome 2002
Kansase rohumaa	Maa alused närlised – uruhiir	Taimestik	+	Questad & Foster 2006
Kasvuhoone katse	Mullaorganismid - vihmaussid	Muld	+	Araujo <i>et al.</i> 2004
Aafrika savann	Mullaorganismid - termiidid	Taimestik	+	Van der Plas <i>et al.</i> 2013
Aafrika Miombo metsamaa	Mullaorganismid - termiidid	Taimestik	+	Joseph <i>et al.</i> 2012
Amazonas – Manuse linna maastik	Mullaorganismid - sitasitikas	Taimestik	+	Andersen 2001
Jena eksperiment	Mullaorganismid - vihmaussid	Taimestik	+	Eisenhauer <i>et al.</i> 2009
California rohumaad	Invasiivsed taimed	Muld	+	Parker & Schimel 2010
Lõuna-indiaana rohumaa	Invasiivsed taimed	Muld	+	Lee <i>et al.</i> 2012
Lõuna-Carolina liivamäed	Invasiivsed taimed	Muld	+	West & Donovan 2004
Gruusia rohumaa	Invasiivsed taimed	Taimestik	-	Thalmann <i>et al.</i> 2015
Lääne-Eesti paepealne	Puittaimed	Muld	+	Pärtel & Helm 2007

rohumaa				
Hispaania Sierra mäestikuala	Põõsad	Muld	+	Pugnaire <i>et al.</i> 2004

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, **Teele Tuuling**.

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Elusorganismide mõju keskkonna heterogeensusele, mille juhendaja on **Riin Tamme**.

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **26.05.2015**