

Teaduspreemia geo- ja bioteaduste alal tööde tsükli „Gloaalne käsitus erinevate elustikurühmade funktsionaalsest mitmekesisusest“ eest

Carlos Pérez Carmona (kollektiivi juht),
Meelis Pärtel, Riin Tamme, Aurèle Éric Toussaint



Riin Tamme, Carlos Perez Carmona, Meelis Pärtel. Foto: Birgit Püve

OTSIMAS ELURIKKUSE MÕÕTMEID LOOMADE JA TAIMEDE SEAST, MAA ALT JA MAA PEALT

Meie töörühm uurib elurikkust. Võib-olla ei tundu see esmapilgul üldse nii tähtis kui mitmed teised uurimissuunad, nagu kliimamuutused, tervisekriisid või tehnoloogiauuendused. Ent organismide mitmekesisus ja nendevahelised suhted on inimese eluks hädavajalikud. Igal liigil on ökosüsteemides oma roll. Näiteks tagavad mikroorganismid mullaviljakuse ning taimed varustavad inimesi hapniku ja toiduga. Elurikkus aitab hoida kliimat stabiilsena, vett puhtana, põlluviljad tolmeldatud ja mitmed haigused kontrolli all. Nii on bioloogilise mitmekesisuse uurimine ja kaitsmine inimese eluks ja heaoluks otseselt vajalik. Selline praktiline põhjendus meie uurimisküsimusele on loomulikult oluline, aga elurikkusega seotud teadus saab inspiratsiooni ka looduse ilust. Praeguste teadmiste kohaselt teeb just elu ja selle mitmekesisus Maa kogu universumis eriliseks. Seega on inimese kahjulik mõju elurikkusele ju kosmiliselt suur mure. Meie uurimistöö eesmärk oli käsitleda ja mõõta elurikkuse selliseid aspekte, mis siiani on vähe tähelepanu pälvinud.

Funktsionaalne elurikkus: mis see on ja miks me seda uurime?

Maailmas on kirjeldatud üle miljoni erineva liigi ja palju rohkem on siiani teadusele tundmatud. See tohutu kogus eluvorme ja talitlusi ei ole Maal ühtlaselt jaotunud. Elurikkuse ebaühtlase jaotuse mõistmine on loodusteadlasi lummanud sajandeid ja ajendanud elurikkuse mõõtmisi maailma eri piirkondades. Taimeteadlased on elurikkuse võrdlemiseks enamasti lugenud liike kokkulepitud suurusega ruudukesel. Näiteks niitudel asetatakse maha puust või metallist raam, mille sees olevad eri liigid üles tähendatakse.⁵² Koosesinevad ja üksteist mõjutavad liigid moodustavad ökoloogilise koosluse.

Ökoloogilise koosluse elurikkus annab aimu ökosüsteemi seisukorrast. Liikide kokkulugemine on küll kõige tavalisem viis elurikkuse hindamiseks, siiski ei ole

⁵² Näiteks on Pärnumaal asuvalt Laelatu puisniidult leitud mitu väikese pindala taimeliikide mitmekesisuse maailmarekordit (Wilson jt, 2012). Ühe rekordi ettekujutamiseks ei ole isegi puust raami vaja. Kui möödate maa peal ruudu oma käelabaga, kus küljepikkuseks on kaugus laialisirutatud põidla otsast väikese sõrme otsani, saate ligikaudu pindala 0,04 m². Sama väikeselt alalt on Laelatul leitud rohkem taimeliike kui kusagilt mujalt, tervelt 42! Laelatu juurde pöördume hiljem tagasi. Lisaks liigirikkuse rekorditele on see ka oluliste ideede sünnikoht, mis on meie teadustööle hoogu andnud.

see piisav, et ökosüsteemide toimimisest aru saada. Näiteks taimekooslus, kus on vaid üksteisega sarnased kõrrelised, on halvemas seisukorras kui teine kooslus, kus lisaks kõrreliste on ka liblikõielisi ja puittaimi. Väga sarnaste liikidega kooslustel on kaks peamist probleemi (Auber jt, 2022; Galland jt, 2020). Esiteks on tõenäoliselt enamik liike tundlikud samade mõjude suhtes, näiteks suvine põud ja sellega kaasnev veepuudus ülemistes mullakihtides. Vaid kõrrelistest koosnev taimekooslus võib siis täielikult hävida, kuna kõikide liikide juured on ülemises mullakihis. Puud saaksid aga oma sügavate juurtega vee kätte ning võiksid seda isegi rohttaimedega jagada. Teiseks kipuvad sarnased liigid samamoodi kasutama ökosüsteemis olevaid ressursse, nagu vesi, valgus ja toitained. Nii võib osa ressurssidest jääda kasutamata ja ökosüsteemi toimimine (näiteks biomassi tootmine ja süsiniku talletamine) on piiratum, kui olud seda lubaksid.

Ökoloogias on oluline arvestada organismide funktsionaalseid erinevusi. Näiteks erinevad taimed selle poolest, kui tõhusalt nad muudavad päikesevalguse orgaaniliseks aineks, kui kiiresti paljunevad, kui palju vett tarbivad, kui palju süsinikku talletavad või kui kiiresti pärast surma lagunevad. Kõik sellised funktsionaalsed erinevused sõltuvad taimede tunnustest. Organismide tunnused on kõiksugused omadused, mida saab mõõta üksiku indiviidi juures. Kui tunnus on seotud kohastumusega mingi keskkonnatingimuse suhtes – teisisõnu organismi võimega nendes tingimustes ellu jääda, kasvada ja paljuneda (González-M. jt, 2021; Kamimura jt, 2023) – või avaldab tunnus mõju ökosüsteemi protsessidele, siis nimetatakse seda tunnust funktsionaalseks (Dawson jt, 2021). Kuigi need definitsioonid võivad tunduda abstraktsed, on paljud funktsionaalsed tunnused silmaga nähtavad. Taimetunnused hõlmavad näiteks seda, kui suured ja paksud on taime lehed, kui kõrge see on või kui palju kaaluvad selle seemned. Tavalisemad loomade tunnused on näiteks nende suurus, toitumine, eluiga ja paljunemise sagedus. Tunnused määravad, kuidas organismid reageerivad keskkonnatingimuste muutustele ja häiringutele ning kuidas nad mõjutavad teisi organisme ja ökosüsteemis toimuvaid protsesse (Conti jt, 2023; Daleo jt, 2023; Rodríguez-Alarcón jt, 2022; Trindade jt, 2021). Kokkuvõtteks võib öelda, et elurikkuse uurimine funktsionaalsete tunnuste kaudu lubab siduda paljusid ökoloogiaküsimusi konkreetsete mehhanismidega ja teha üldistusi, mida pelgalt liiginimede kokkulugemine ei võimalda.

Funktsionaalsete tunnuste kasutamine ökoloogias annab veel ühe eelise. Nii on võimalik võrrelda eri piirkondade elustikku, kus ühiseid liike on vähe või puuduvad need sootuks. Kuna elusolendid reageerivad keskkonnale just funktsionaalsete tunnuste kaudu, siis sarnaste tingimustega piirkonnad maailma eri otstes pakuvad elupaika sarnastele organismidele, isegi kui evolutsioonis on nad lahknenu juba mitmeid miljoneid aastaid tagasi. Näiteks on sarnane kliima nii Vahemere piirkonnas, aga ka teatud kohtades Californias, Tšiilis, Kapimaal Lõuna-Aafrikas ja Austraalia edelanurgas. Vahemere tüüpi ökosüsteemide elustik on kohastunud kuumade ja kuivade suvedega ning pehmete ja

niiskete talvedega. Kuigi nimetatud piirkonnad on üksteisest kaugel ja nende liigiline koosseis ei kattu, on sealsetel taimedel sarnased funktsionaalsed tunnused. Vahemerelise kliimaga piirkondade liikidel on tugevad vahakihiga lehed, vähendamaks veekadu, sügavale ulatuvad juurestikud paremaks vee kättesaamiseks ning seemned, mis vajavad idanemiseks põlenguid. Lisaks on sellistes ökosüsteemides palju üheaastaseid taimeliike, kelle terve elutsüklil toimub kiiresti ühe kevade jooksul, mil niiskust on rohkem. Kuivaks suveks on valmis seemned mulda ootele pandud ja taimed ise surnud. Seevastu Eestis ja teistes sarnase kliimaga piirkondades peavad taimed hakkama saama pika ja külma talvega ning lühikese ja jaheda suvega. Sellistes põhjapoolsetes piirkondades peavad taimedel olema teistsugused tunnused, mis lubavad ellu jääda miinuskraadide juures ja üle elada pimedat aja. Sellistesse ökosüsteemidesse sobivad näiteks okaspuud, kus nõeljad lehed (okkad) vähendavad veekadu ja liigse lume kogunemist. Valdavalt kasvavad seal mitmeaastased taimeliigid, kes koguvad talvel ellujäämiseks ressursse säilitusorganitesse. Nii on erinevalt Vahemere maadest Eesti taimede elurikkus moodustunud peamiselt liikidest, mis suudavad karmidel talvekuudel ellu jääda ja strateegiad suvise põua vältimiseks on tagaplaanil. Päriselu on muidugi mitmekesisem kui mainitud tüüpnaited. Nii nagu kohtab hispaanlasi ja prantslasi, kes on suutnud Eesti pimedas ja külmas keskkonnas ellu jääda, kasvada ja paljuneda, kuigi nende natuur on kohalikust keskmisest suhteliselt kaugel, leidub ka taimeliike ja funktsionaalseid tunnuseid, mis sobivad ühtviisi nii põhja- kui ka lõunapoolsetesse regioonidesse.

Oma tööde tsüklis keskendusime funktsionaalsete tunnuste mitmekesisuse mõõtmisele ja mõistmisele. On rida asjaolusid, miks funktsionaalse elurikkuse uurimine on keerulisem kui liikide kokkulugemine. Järgmistes osades kirjeldame meetodika väljakutseid ja leitud lahendusi ning toome välja oma peamised avastused funktsionaalse elurikkuse uuringutes.

Funktsionaalsete tunnuste paljusus muutuva maailma mõistmisel

Esimene väljakutse funktsionaalsete tunnuste uurimisel on see, et elusolenditel on väga palju tunnuseid, mida võiks uuringutesse kaasata. Näiteks üks populaarne taimetunnuste mõõtmise käsiraamat loendab ligi 60 erinevat tunnust, mis on siiski veel kaugel ammendavast nimekirjast (Pérez-Harguindeguy jt, 2013). Väga keeruline on valida konkreetse teadusküsimuse, ökosüsteemi või selle toimimise uurimiseks kõige asjakohasemad tunnused. Organismid toimivad tervikuna, mistõttu funktsionaalse elurikkuse mõistmiseks tuleks uurida erinevaid tunnuseid korraga (Carmona, 2023). Samas suureneb koos vaadeldavate tunnuste arvuga ka andmevajadus ning analüüside keerukus (Mammola jt, 2021).

Probleemi üks lahendus on valida suhteliselt väike hulk tunnuseid, mis siiski annaksid võimalikult palju teavet uuritavate organismide ökoloogiast. Oluline osa meie uurimistööde tsüklil keskendub selle lahenduse poole liikumisele nii

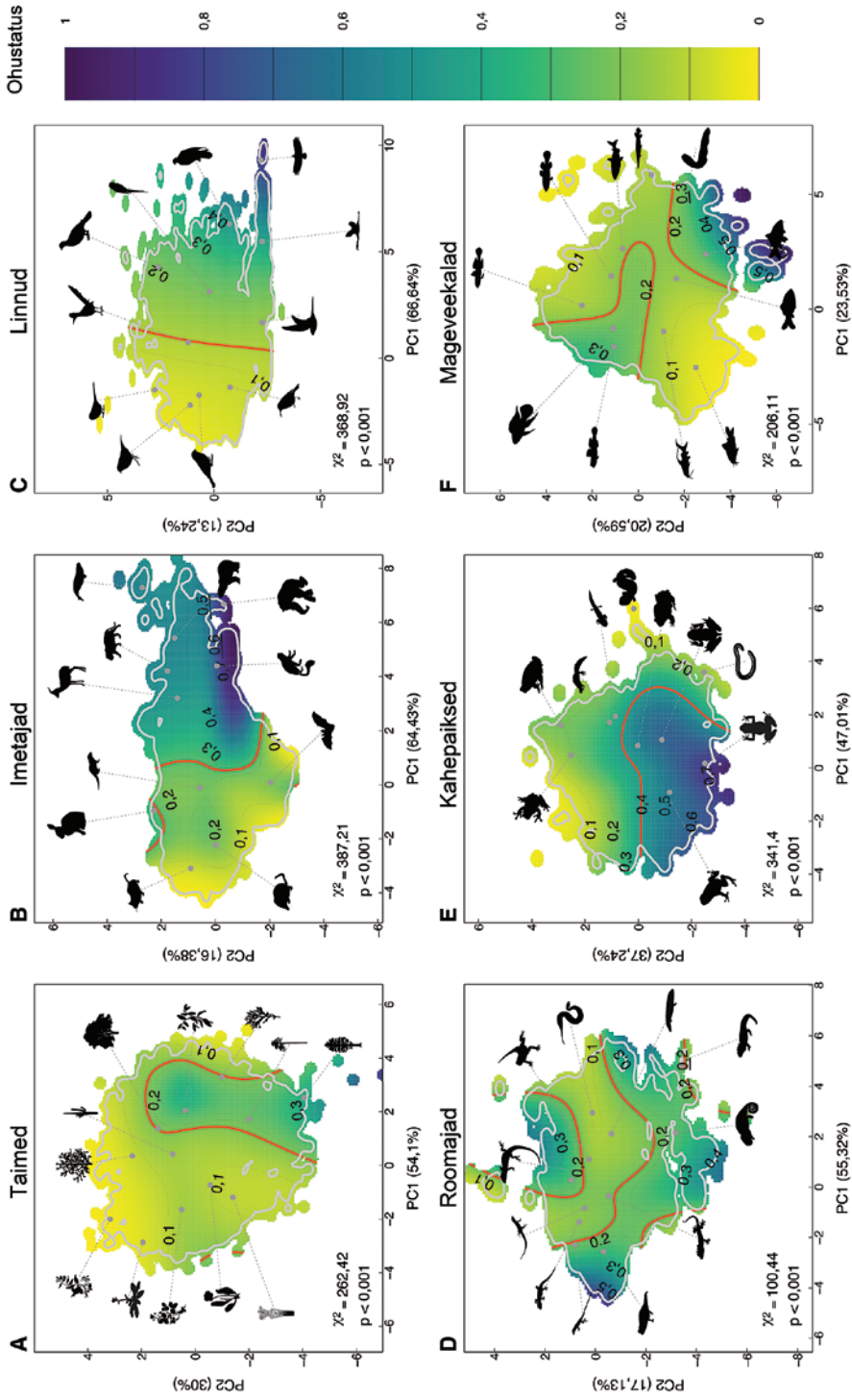
taimeriigi uurimisel – seda käsitleme allpool põhjalikumalt – kui ka loomade funktsionaalsete tunnuste uurimisel, hõlmates nii selgroogsete (Carmona jt, 2021b; Germain jt, 2023; Rodríguez-Caro jt, 2023; Toussaint jt, 2021) kui ka selgrootute rühmi (Micó jt, 2020; Silvestre jt, 2021; Wong, Carmona, 2021). Nendes töödes oleme leidnud, et enamikul juhtudel saab kirjeldada suure osa uuritava organismirühma funktsionaalsest varieeruvusest kahe koordinaattelje abil (joonis 1). Selgroogsetel loomadel esindab üks telg peamiselt organismide suurust, mis on tugevalt seotud nende bioloogiaga, eriti eluea ja elukäigu tempoga. Teine telg näitab nende paljunemisstrateegiat, eraldades sageli palju- nevad ja suure pesakonnaga liigid neist, kes paljunevad harvem ja saavad korruga vähem järglasi.

Kuhu erinevad liigid kahemõõtmelises tunnusruumis paigutuvad, võib määrata nende saatuse muutuvast maailmas. Kõigis selgroogsete loomade rühmades (imetajad, linnud, roomajad, kahepaiksed ja kalad) on globaalselt kõige suuremas väljasuremisharus suured, pikaealised ja aeglaselt paljunevad liigid (Carmona jt, 2021b; Toussaint jt, 2021; joonis 1). Ilmekas näide on imetajad, kus enim ohus- tatud tunnusruumi osas leiame erinevad primaatide liigid. Nendest koguni 70% võivad praeguste trendide jätkumisel tulevatel sajanditel välja surra. Öko- süsteemide talitlusele oleks see suureks ohuks, kuna liikide kadumisega jääks tunnusruumi oluline tühik ja primaatide elupaikades ei saaks nende rolli täita ükski teine loomarühm. Maailma ökosüsteemide haavatavust näitab ka see, et väga suurt osa globaalsest tunnusruumist esindavad viis või vähem liiki. Nendel liikidel on ainulaadsed tunnused. Nende kaitse on kriitilise tähtsusega, sest nende väljasuremine tähendaks ka teatud funktsionaalsete strateegiatega täielikku kadumist meie planeedilt. See oleks tõsine löök ökosüsteemidele, nagu tõendab ajalooline dodo, hiidalg ja mammuti väljasuremine.

Funktsionaalse mitmekesisuse üldistatud käsitlus

Teine väljakutse funktsionaalse mitmekesisuse uurimisel on iga liigi panuse eristamine. Kui tavamõistes annab iga liik elurikkusele võrdse sisendi (koosluses võib leiduda üks, kümme või 40 erinevat liiki, kuid üldjuhul mitte 2,17 liiki),⁵³ siis funktsionaalsel lähenemisel tuleb arvestada, kui erinevad on liikide tunnused. Üldsõnaliselt saab ökoloogilise koosluse funktsionaalset mitmekesisust määrat- leda kui „kooslust moodustavate organismide tunnuste varieerumist“ (Carmona jt, 2016). Kui tahta seda aga konkreetset mõõta, läheb asi keeruliseks. Juba „tun- nuste varieerumist“ võib väga erinevalt mõista. Võime leida, kui erinevad on koosluse kõige äärmuslikumate tunnustega liigid või kui erinevad on kõigi liikide tunnused keskmiselt või kui ühtlaselt on tunnused koosluses jaotunud või kui eri-

⁵³ Taksonoomilise elurikkuse hindamiseks on olemas meetodeid, mis arvestavad ka seda, kui ühtlane on liikide arvukus koosluses. Sel juhul on võimalik leida ka mitmekesisuse murdarvulisi väärtuseid.

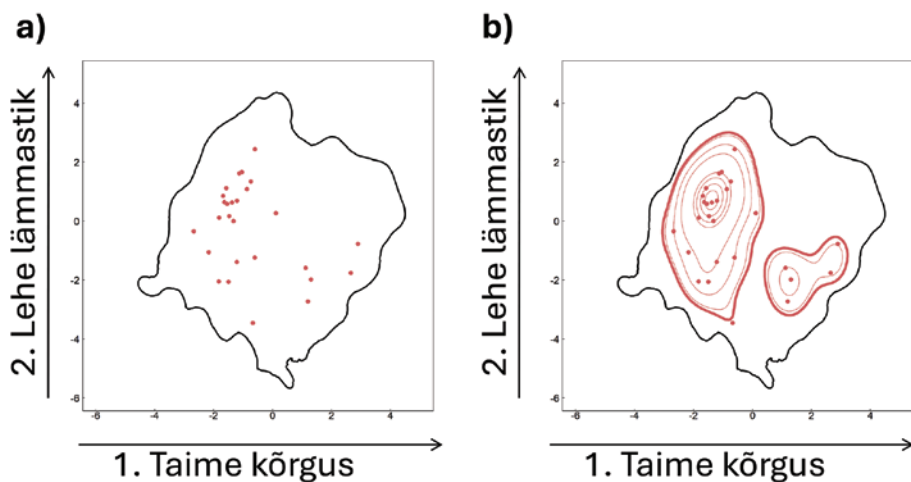


Joonis 1. Väljasuremisohhtaimede, imetajate, lindude, roomajate ja mageveekalade funktsionaalses tunnusruumis (PC1 telg näitab organismi suurusega seotud tunnuseid ja PC2 telg elukäigu kiirusega seotud tunnuseid). Värviskaala näitab, kui suur on tõenäosus, et selles tunnusruumi osas on väljasuremisohus liigid. Lillad toonid tähistavad suurt ja kollased väikest tõenäosust. Kohandatud Carmona jt (2021b) järgi.

nevad on kõige arvukamate liikide tunnused või kui palju liike saaks kooslusest eemaldada, ilma et see mõjutaks oluliselt selle toimimist, kuna teised sarnaste tunnustega liigid jääksid alles, või millised on koosluse keskmised tunnuste väärtused. Kõigil sellistel funktsionaalse elurikkuse aspektidel on erinevad omadused ja nende jaoks on palju erinevaid mõõdikuid. Kahjuks tuleb teaduses ette, et valitakse oma uurimisküsimuste või andmete jaoks sobimatud meetodid. Metodoloogiline virvarr koos eespool mainitud tunnuste valiku küsimustega on viinud olukorrani, kus erinevaid funktsionaalse elurikkuse uuringuid on raske võrrelda ja üldpilti luua. Oma uurimistöös oleme välja töötanud praktilised lahendused, et parandada ökoloogide arusaamist funktsionaalsest elurikkusest. Selleks oleme seda uurimisvaldkonda analüüsinud ja asjaolusid selgitanud (de Bello jt, 2021; Carmona 2023; Carmona jt, 2023; Dawson jt, 2021; Mammola jt, 2021) ning töötanud välja uudsed meetodid funktsionaalse elurikkuse erinevate aspektide hindamiseks. Eriti kasulikuks on osutunud ühtse tõenäosusliku raamistiku rakendamine, mille abil on uuritud mitmeid ökoloogilisi küsimusi.

Seda tõenäosuslikku käsitlust kutsume lühendiga TPD (ingl *trait probability density*) ning see lähtub tunnuste jaotuse tõenäosustihedusest (Carmona jt, 2016, 2019). Kuigi see käsitlus avaldati esmakordselt siis, kui Carlos töötas Tšehhimaal, oleme selle rakendusi arendanud just oma töörühmas Eestis. TPD käsitluse selgitamiseks on kõige lihtsam vaadelda tunnuseid mitmemõõtmelise tunnusruumi telgedena. Kujutame ette kahemõõtmelist ruumi, mille telgedeks on taime kõrgus ja lehe lämmastiksisaldus (joonis 2a). Kõik taimed kogu maailmas võiksid leida oma koha sellel tasapinnal, kui me teaksime nimetatud kahe tunnuse väärtusi. Lihtsuse huvides oletame, et kõik sama taimeliigi isendid moodustavad ühe punkti, justkui oleks neil kõigil sama kõrgus ja lämmastiksisaldus. Me teame, et see ei ole tõsi (ja oluline osa meie tööde tsüklist on keskendunud just liigisisesele tunnuste varieeruvusele: Dawson jt, 2021; Puglielli jt, 2022; Rodríguez-Alarcón jt, 2022; Wong, Carmona, 2021), kuid see teeb asja seletamise lihtsamaks. Nüüd on meil tunnusruumis hulk punkte, millest igaüks vastab erinevale taimeliigile. Funktsionaalse elurikkuse kirjeldamiseks peame need punktid mingil moel rühmitama. Võtame näiteks vaatluse alla need 42 taimeliiki, mis kasvasid Laelatu 20 × 20 cm² suurusel maailmarekordiga ruudukesel (Kull, Zobel, 1991). Need 42 punkti moodustavad graafikul mingi kujundi (joonis 2b). Ilmselgelt on mitmed liigid sarnaste tunnuste kombinatsioonidega ning vastavas joonise osas on punkte tihedalt. Seevastu mõned liigid on teistega võrreldes hoopis teistsuguse kõrguse ja lämmastiksisaldusega ning nad paiknevad tunnusruumis teistest eemal. Uuritava koosluse TPD funktsioon kirjeldab matemaatiliselt, kui tihedalt paiknevad liigid selles tunnusruumis. Võime ette kujutada koosluse funktsionaalset struktuuri „maastikuna“, kus samakõrgusjoontega tähistatud „künnad“ näitavad suure liigitihedusega alasid ja „madalikud“ kohti, kus liike on hõredalt (joonis 2b).

Aastate jooksul oleme välja töötanud mitmeid meetodeid ja arvutiprogramme



Joonis 2. Uuritavat taimekooslust saab esitada kahemõõtmelises tunnusruumis (must kontuur hõlmab kõiki maailma uuritud taime liike) punktidenähtena, mis tähistavad liike (a). Nende punktide jaotuse järgi saame leida tunnuste tõenäosustihedused ja mõõta koosluse funktsionaalset struktuuri (b).

tunnusruumide erinevate aspektide hindamiseks, aga ka erinevate koosluste võrdlemiseks (Carmona jt, 2016, 2017, 2019, 2024; Trindade jt, 2023). Paljudes oma töödes on need tõenäosuslikud meetodid lubanud võrrelda erinevaid ruumi- ja ajaskaalasid ning mitmeid taksonoomilisi rühmi. Toome siin vaid mõned näited. Võrdlesime selgroogsete loomade tunnusruumide erinevates biogeograafilistes riikides ja hindasime võimalikku funktsionaalset elurikkuse kadu maailma eri piirkondades, kui ohustatud liigid peaksid ka tegelikult välja surema (Toussaint jt, 2021). Kuigi seni on arvatud, et võõrliigid võiksid asendada mingis kohas väljasurnud pärismaiste liikide funktsionaalseid strateegiaid, näitasime hiljuti, et vähemalt lindude puhul see nii ei ole (Toussaint jt, 2024). Lisaks leidsime roomajaid käsitlevas uuringus, et igal inimtegevusel (nt keskkonnanõustamine või võõrliikide loodusesse toomine) on oma mõju erinevate tunnustega liikidele (Rodríguez-Caro jt, 2023). Nendes töödes oleme analüüsinud väga suuri ruumiskaalasid, samuti käsitletud koosluse tasemel toimuvat. Näiteks leidsime, et rohumaade taime liigid muutuvad veepuudusel üksteisega sarnasemaks (Rodríguez-Alarcón jt, 2022). Teadmine, et põud vähendab taime funktsionaalset mitmekesisust ja seega ka ökosüsteemi toimimist, on ohu märk neile piirkondadele, kus kliimamuutuste käigus jääb sademeid vähemaks.

Tunnused on eriti silmatorkav elurikkuse aspekt isegi liike mittetundvale inimesele – igaüks võib eristada metsa rohumaast vaid selle järgi, kuidas sealsed liigid välja näevad. Oma töös oleme läinud ka teise äärmusesse, uurides seda osa elurikkusest, mida ei ole võimalik näha ka heal liigitundjal – oleme uurinud tumedat elurikkust (Pärtel jt, 2019). Näiteks metsa tume elurikkus hõlmab neid

liike, mida seal parasjagu ei ole, kuigi nad on olemas ümbruskonna sarnastes metsatukkades. Puuduolev osa potentsiaalsest elurikkusest võib anda väga olulist teavet ökosüsteemi olukorra kohta. Oleme välja töötanud meetodid tumeda elurikkuse leidmiseks liikide koosinemiste mustrite põhjal. Idee seisneb selles, et kui näeme uurimisregioonis kahte mingit kindlat liiki sageli koos kasvamas, kuid ainult üks neist on uuritavas koosluses kohal, kuulub teine liik tõenäoliselt selle koosluse tumedasse elurikkusesse (Carmona, Pärtel, 2021). Ka tumeda elurikkuse uurimiseks oleme välja töötanud tõenäosusliku matemaatilise metoodika koos arvutiprogrammidega. Neid meetodeid kasutades oleme analüüsinud, kuidas tunnused on seotud tõenäosusega, et mingi liik on tumedas elurikkuses (Fujinuma, Pärtel, 2023; Trindade jt, 2021). Rakendades nii tumeda elurikkuse kui ka tunnusruumi metoodikat õietolmu andmestikule, saime kirjeldada Eesti ja lähiümbruse vaadeldud ja tumeda elurikkuse muutusi ning tunnusruumi kujunemist viimase 14 500 aasta jooksul pärast jääaega (Trindade jt, 2020, 2023).

Otsimas taimede püsivat raskuskeset

Itaalia ja hispaania lauljatel on tavaks tõlkida oma populaarseimad laulud teineteise keelde ning tihti on see toonud välismaal ka märkimisväärset edu. Need laulud on hea läbimüügiga, aga lähevad enamasti kiirelt moest. Erandiks oli 1980-ndate alguses itaalia laulja Franco Battiato, kelle mitmed hispaania keelde tõlgitud laulud muutusid Carlose sünnimaal ülimalt populaarseks. Tema teosed erinesid teistest oma kirjanduslike ja poeetiliste laulusõnade poolest. Battiato laulud meeldisid muusikas mõtet ja sügavust hindavatele kuulajatele ja neid kuulatakse tänini. Tema suurim hitt „Centro di gravità permanente“ („Püsiv raskuskeset“; Battiato, 1981) kujutas võitset ja ebasiiraid tegelasi, millele laulu refrään vastab üleskutsega stabiilsuse ja tõe otsimiseks („Cerco un centro di gravità permanente / Che non mi faccia mai cambiare idea sulle cose sulla gente“⁵⁴). Nii jääb kõlama igatsus püsiva pidepunkti järele keset kõike mööduvat ja pealiskaudset.

Püsiva raskuskeskme otsimine Battiato laulus seostub hästi meie teadustööga⁵⁵ „Fine-root traits in the functional spectrum of plant form and function“ („Peenjuurte tunnused taimede eluvormide ja funktsioonide tunnusruumis“; Carmona jt, 2021a). Nii nagu Battiato otsib oma laulusõnades stabiilset punkti keset kõikuvat reaalsust ja pealiskaudsust, püüdsime meie leida taimede funktsionaalses ökoloogias peamisi alustõdesid, mis selgitavad taimetunnuste väga mitmekesisist maailma. Allpool kirjeldame isiklikke meenutusi, kuidas me selle

⁵⁴ „Ma otsin püsivat raskuskeset / See ei pane mind kunagi muutma oma meelt asjade, inimeste suhtes.“

⁵⁵ On väidetud, et ajakirjas Nature artikli avaldamine on teaduses sama mis olümpiamängudel kuldmedali võitmine spordis. Kuna keegi meist ei ole profisportlane, ei oska me öelda, kui täpne see võrdlus on. Igal juhul on Eesti autorite juhtimisel ajakirjas Nature avaldatud artiklite hulk üsna sarnane Eesti sportlaste olümpiavõitude arvuga.

teadusartiklini jõudsimel. Meie lugu toob välja teadustöö ettearvamatusel ja näitab, kui oluline on olla valmis kiirelt kinni haarama haruldastest võimalustest. Nagu Louis Pasteur kunagi ütles: „Juhus soosib ettevalmistatud meelt“.

Viimase kümne aasta jooksul on eri organismide tunnuste andmestikud plahvatuslikult kasvanud. Näiteks TRY andmebaasis (Kattge jt, 2020) leidub üle 15 miljoni mitmesuguse tunnuse mõõtmise tulemust enam kui 300 000 taimetaksoni kohta. Kui nii palju andmeid on vabalt kasutada, võib olla raske otsustada, milliseid tunnuseid oma uuringu jaoks valida ja millised kõrvale jätta. Üks viis suure hulga andmete sünteesimiseks on analüüsida eri tunnuste omavahelisi seoseid (Grime, 2001; Reich jt, 2003) ja teha kindlaks, kui palju sõltumatuid koordinaattelgi on tunnusruumi edukaks kirjeldamiseks vaja.

Sellise paljude tunnuste sünteesi varajane näide on nn leheökoonoomia spekter, mis iseloomustab eri taimeliikide lehtede olemust ühe teljena (Wright jt, 2004). Spektri ühes otsas on „kiire“ strateegiaga taimeliigid, kellel on väheste vahenditega moodustatavad, kuid lühiajalised lehed. Teises otsas on „aeglase“ strateegiaga liigid, kelle lehtede moodustamine on kallim, aga need kestavad palju kauem. Milline neist strateegiatest on ökosüsteemis levinud, sõltub keskkonnatingimustest. Näiteks toitainevaeses ja karmis keskkonnas on rohkem levinud taimed, mis investeerivad vastupidavatesse, pikaajalistesse lehtedesse. See strateegia vähendab halbades tingimustes vajadust sageli lehti asendada, kuid ka lehtede fotosüntees on vähetõhus ja kasv aeglane. Seevastu viljakas ja soodsas kasvukohas on tavalisemad taimed n-õ odavate lehtedega, mida tihti vahetatakse uute vastu. Rikkalikes keskkonnatingimustes tagab selline strateegia kiire kasvu ja konkurentsieelise, kuid toitainevaesemates oludes oleks see liialt raiskav. Ökosüsteemis valitsev leheökoonoomia mõjutab ka sealseid protsesse: kiired strateegiad hoogustavad toitainete ringlust ja produktsiooni, samas kui aeglasel strateegial aitavad kaasa süsiniku pikaajalisele säilitamisele ja toitainete varule. Eri strateegiate osakaal mõjutab omakorda elurikkust, energiavoogusid ja vastupanuvõimet keskkonnamuutustele. Mitmed lehetunnused näitavad, kus liik selles spektris asub, näiteks lehtede eripind (lehe pindala jagatud kuivatatud lehe kaaluga), lämmastikusisaldus või fotosünteesi võime. Neil tunnustel on oma eripärad ning mõnda neist on lihtsam mõõta kui teisi. Kuna kõik nimetatud tunnused on hästi seotud leheökoonoomia spektriga, on paljude teadusküsimuste puhul piisav, kui mõõta neist vaid ühte. See muudab mõistagi funktsionaalse ökoloogia uuringud lihtsamaks.

Viimasel ajal on välja pakutud ka teisi taimetunnuste üldistatud sünteesi. Parim näide on taimede vormide ja funktsioonide globaalne spekter (ingl *global spectrum of plant form and function*, GSPFF; Díaz jt, 2016). See koondab kuus peamist maapealset tunnust, mis kirjeldavad taimede kasvu, vastupidamist ja paljunemist: taime kõrgus, seemnemass, varre eritihedus, lehe pindala, lehe eripind ja lehe lämmastikusisaldus. GSPFF näitas, et suurema osa nende kuue

olulise tunnuse varieeruvusest võib kokku võtta kahe mõõtmega. Üks telg kirjeldab taime maapealsete osade suurust, mis varieerub madalatest väikeste seemnetega liikidest kõrgete suurte seemnetega liikideni. Tunnusruumi sellel teljel eristuvad näiteks rohhtaimed puudest. Teine telg on suuresti sarnane lehe-ökoonomia spektriga, millest tegime juttu eespool. Seega tasub meelde jätta, et taimeliigi suurus ei määra, kuidas ta oma lehti majandab. See tähendab, et suurtel puudel võivad olla nii säästlikud lehestrateegiad (nt mänd) kui ka õhukesed ja odavad lehed (nt pärn). Samad erisused võivad olla ka rohhtaimedel. GSPFF-i skeem võimaldab paigutada kõik maailma taimed lihtsasse kahemõõtmelisse ruumi, mis annab üsna hea ettekujutuse, millised on iga taimeliigi peamised omadused ja omavahelised funktsionaalsed sarnasused.

Vaatamata ülevaatlikkusele puudusid GSPFF-i süsteemis paljud taimede elu olulised aspektid, eelkõige taimede maa-alused tunnused. Muld on taime eluks kriitilise tähtsusega ja maa-alused tunnused on võtmeks arusaamises, kuidas taimed saavad mullast toitaineid ja vett, mismoodi nad võistlevad selles teiste liikidega, talletavad süsinikku, elavad üle ebasoodsad ajad ning suudavad paljuneda ja levida kloonalselt. See, et maa-alused tunnused GSPFF-i süsteemist puudusid, ei olnud tingitud vähestest teadmistest nende tähtsusest, vaid neid oli liiga vähe uuritud. Tõele au andes on ikka veel maa-aluste taimetunnuste andmete hulk üsna pisike. Siiski ei jäänud puuduv maa-alune aspekt meie jaoks märkamata. 2018. aastal valmistas Carlos ette isegi taotluse Euroopast rahastuse saamiseks, mille üks peamisi eesmärke oli lisada GSPFF-i tunnusruumi maa-alused tunnused. Õnneks või õnnetuseks ei olnud see projekt tollal piisavalt küps Euroopast rahastuse saamiseks. Väiksemat osa plaanidest, kus taimejuurte tunnuste osa oli välja jäänud, rahastati 2019. aastal Eesti teadusagentuuri stardigrandiga. Kuna taimede maa-aluste tunnuste andmed sel ajal piisavalt kättesaadavad ei olnud ning puudus ka piisav rahastus nende tunnuste mõõtmiseks suurel hulgal liikidel, jäi see idee ajukäärude vahele oma õiget aega ootama.

Aeg läks edasi ja 2020. aastal avaldati taimede peenjuurte tunnuste andmebaas koos juurte ökonoomika tunnusruumi käsitlesega (ingl *root economic space*, RES; Bergmann jt, 2020). Taimede maa-alusest osast on just peenjuured eriti huvitavad. Nende abil toimub mullast toitainete ja vee omastamine, mõjutades seega biogeokeemilist aineringet ja mulla süsinikuvaru. RES võtab neli peamist peenjuurte tunnust (läbimõõt, eripikkus ehk juurefragmendi pikkus kuivkaalu kohta, lämmastikusisaldus ja tihedus). Sarnaselt GSPFF-i tunnusruumiga saab seda kompleksi esitada kahemõõtmelise ruumi abil. Selle tasapinna üks telg iseloomustab peenjuurte kooselu sümbiontsete seentega. Telje ühes otsas on jämedamate juurtega liigid, mis sõltuvad tugevamalt mükoriisaseentest (ostasisse-strateegia; Bergmann jt, 2020). Teises otsas on peenikeste ja odavate juurtega liigid, mis suudavad mullas tõhusalt toimetada ja on vähem sõltuvad mükoriisaseentest (tee-ise-strateegia). RES-i tunnusruumi teine telg iseloomustab juurte talitlusi koe tasemel, mis on olemuselt võrreldav leheökoonomiaga.

Selle telje ühes otsas on suure juurte koetihedusega liigid, kelle juured kasvavad aeglaselt, aga elavad kaua ning hõlmavad lõpuks mullas suure ruumi. Teises otsas on aga liigid, kelle juured on suure lämmastikuisaldusega, mis on seotud tõhusa toitainete omandamisega, aga lühema elueaga. Nagu ka GSPFF-i tunnusruumi puhul, paigutuvad taimeliigid RES-i tasapinnale nii, et nende asukoht sümbioositeljel ei ole seotud juurekudede teljega.

Kui nii GSPFF kui RES olid välja pakutud, oli taimeteadlastele üsna selge, kuidas taimeliikide tunnused on seotud maa peal ja kuidas need on seotud maa all. Kuid me ei teadnud täpselt, millised on need seosed, kui vaadata taime tervikuna. Ühelt poolt oli mõistlik eeldada, et mõned juure- ja lehetunnused on tihedalt seotud. Näiteks olid mõned varasemad uuringud kasutanud tollal olemasolevaid väiksemaid andmestikke ja leidnud korrelatsiooni juurte ja lehtede lämmastikuisalduse vahel. Teised uuringud võrdlesid rohttaimede ja puude seemikuid ning näitasid tugevat seost juure eripikkuse ja lehe eripinna vahel. Samuti on mõned uuringud näidanud erinevusi puit- ja rohttaimede juurte läbimõõdus, nii et GSPFF-i tunnusruumi taimede suuruse telg ja RES-i ruumi sümbioositelg võivad suuresti kattuda. Kui need tööd oleksid üldistatavad kogu taimeriiigile, langeks maapealsete ja peenjuurte tunnuste ühendamisest tuleneva tunnusruumi mõõtmete hulk neljalt (kui maapealsete ja peenjuurte tunnuste teljed oleks sõltumatud) kolmele või isegi kahele mõõtmele. Väiksema mõõtmete arvuga tunnusruum kinnitaks nn taimeökoonoomia spektri hüpoteesi (Reich, 2014), mille järgi kehtib kõigis taimekudedes (nii maa peal kui ka maa all) ühesugune „kiire-aeglase“ talitlustüüpide jaotus. Samas oli laual ka võimalus, et taimede maapealsete ja maa-aluste tunnuste varieeruvus on ikkagi teineteisest sõltumatu. Sel juhul oleks liikide asukoha kirjeldamiseks tunnusruumis vaja nelja mõõdet. Kuigi taimeökoonoomia spektri hüpotees oli taimeökoloogide seas populaarne, ei olnud selle tõestuseks kindlat empiirilist toetust. Mitmed uuringud, mis olid otsinud seost juure- ja lehetunnuste vahel, ei olnud seda leidnud. Küsimus oli taimeökoloogias lõplikult lahendamata, kuna üksikuuringud said kasutada vaid üksikuid tunnuseid ja loetud hulga liike, mis piirasid tulemuste üldistamist.

RES tunnusruumi kirjeldav käsikiri tehti eeltrüki avalikuks 2020. aasta alguses. Meil kulus paar kuud, kuni selle avastasime. Selleks ajaks olime juba mõnda aega töötanud GSPFF-i tunnusruumiga ja seostasime taimeliikide ohustatust nende funktsionaalsete tunnustega (Carmona jt, 2021b, vt ka joonis 1). 2020. aasta alguses liitus meie naabertöörühma kolleeg Guillermo Bueno mõneks kuuks Carlose stardigrandiga. Võime öelda, et Guille on meie uurimisrühma viies biitel.⁵⁶ Ta lahkus Eestist pärast hulka siintöötatud aastaid 2023. aasta alguses,

⁵⁶ Meie tollane kolleeg Sabrina Träger, kes töötab nüüd Saksamaal, mängis samuti olulist rolli taimede tunnusruumi uurimisel. Kahjuks ei ole viieliikmelised bändid nii atraktiivsed kui biitlid; me eelistame teda mitte pidada kuuendaks *spice girl*'iks või kuuendaks *backstreet boy*'ks.

kuna sai püsiva töökoha Hispaanias. Kuigi teda ei ole teaduspreemia eesmärgel esitatud töörühmas, on tema panus, pühendumus ja pidev heatujulisus meie tööd märkimisväärselt toetanud. Guille töötas mükoriisaga seotud tunnustega. Need ei ole küll juurte tunnused, kuid on siiski tugevalt seotud juurte tee-ise- ja ostsisse-strateegiatega. Tema ülesandeks oli uurida, kuidas mükoriisatunnused GSPFF-i tunnusruumiga seostuvad.

Umbes samal ajal sai alguse COVID-i pandeemia ja kontori kohvirmuuseumi kolimine. See-eest saame aga märkida täpse hetke, mil meie taimeliikide tunnusruumi artikli idee alguse sai. Olime oma kolleegi Mari Mooraga arutanud, kuidas kaasata mükoriisatunnused taimede tunnusruumi ja 21. aprillil 2020 kell 15.33 saatis ta väga lühikese e-kirja Carlosele ja Guillele teemaga „artikkel“:

Tere, Guille ja Carlos!

Loodan, et teil läheb kenasti. Lisatud on üks artikkel, mis arvestades meie tööd tunnusruumiga võiks huvi pakkuda.

Tervitustega, Mari

Kirjale oli lisatud seesama peenjuurte RES-i tunnusruumi artikkel, mille juurde kuulus ka globaalne peenjuurte tunnuste andmestik! Säätame lugejat sellele järgnenud e-kirjade jadast. Tunni aja jooksul olime jõudnud otsusele, et peame uurima, milline on seos maapealsete ja -aluste tunnuste vahel. Küsimus oli pakiline ka seetõttu, et kuna piisav hulk andmeid sai avaldatud, siis oli see just üks neist küsimustest, mida ka teised töörühmad tahaksid uurida. Nädala pärast olime moodustanud tuumikrühma (Aurèle, Riin, Sabrina Träger, Guille ja Carlos; joonis 3) uue andmestikuga tutvumiseks. Kulus paar nädalat, kuni kõik andmed olid analüüsiks valmis. Tunnuste andmekogud võivad sisaldada infot väga erinevates vormides ning terade eraldamine sõkaldest võib olla vaevaline. Õnneks oli Riinul sellega kogemusi ja ta sai mai lõpuks analüüsiks sobiva andmestiku valmis. Kokku saime meid huvitavate maapealsete ja -aluste tunnuste väärtused 300–1700 liigi kohta alates täisandmestikust kuni lünklikuma, kuid siiski analüüsitava andmestikuni.

Juba esimesed analüüsid näitasid äärmiselt põnevaid tulemusi. Kohe sai selgeks, et maapealsete ja peenjuurte tunnuste varieerumise ühtseks kirjeldamiseks on vaja nelja mõõdet! Seejuures oli tähelepanuväärne, et kaks mõõdet olid seotud maapealsete tunnustega ja kaks peenjuurte tunnustega. Need neli mõõdet vastasid täpselt GSPFF-i ja RES-i tunnusruumide tasapindadele. See tulemus muutis taimede funktsionaalse ökoloogia paradigmat: taimeökonoomia spektri hüpoteesi meie globaalne analüüs ei toetanud. See tähendab, et kui soovime mõista mõne taimeliigi üldist ökoloogilist strateegiat, tuleb koguda teavet nii maapealsete kui ka -aluste tunnuste kohta. Nii nagu taime kõrgus ei anna infot selle kohta, millised lehed tal on, ei saa ka ainult maapealsete tunnuste uuri-



Joonis 3. Laelatu välibaasis töötavate ökoloogide mitmekesine kooslus.

misega ennustada peenjuurte tunnuseid ja talitlusi. Väga põnev oli tõdeda, et evolutsioonil oli taimedele pakkuda nii palju erinevaid viise, kuidas oma elu kõige paremini sättida.

Tuleme tagasi Carlose lapsepõlve aegsesse 1980-ndate Hispaaniasse, kui kõikjal kõlasid itaalia laulja Battiato järjekordsed hittlaulud ja laste seas muutus populaarseks mänguasi „moeratas“. See koosnes mitmest ühendatud kettast, kus igapähe oli erinevad riietusesemed – pükstest ja kuubedest kuni mütside ja käekottideni välja. Rataste pööramisega sai neist luua suure hulga riietuse variante. Tuleb välja, et taimedel toimub asi sarnaselt. Nad suudavad kombineerida erinevaid maapealseid ja -aluseid tunnuseid lugematul viisil. Ükski kombinatsioon ei ole põhimõtteliselt võimatu. See tunnuste kombinatsioonide mitmekesisus lubabki taimedel hakkama saada nii erinevates keskkonnatingimustes.

Olime nii põnevil, et otsustasime kõik muu töö kõrvale jätta ja broneerisime mõneks päevaks Tartu ülikooli Laelatu välibaasi Pärnumaal. Jagasime tööülesanded ära: Aurèle ja Carlos analüüsisid andmeid ning Sabrina, Guille ja Riin töötasid läbi kirjanduse ning koostasid artikli sissejuhatuse ja arutelu. Oluline ülesanne oli kordamööda söögi valmistamine – hea toit soodustab teadustööd!⁵⁷ Neil päevil avastasime veel, et eri sugukondadest pärit või erine-

⁵⁷ Samuti kulus hulga kohvi, mis on teadusmaailmas oluline „määrdeaine“ (kuigi selleks võivad olla ka muud joogid; de Bello jt, 2013).

vaid bioome asustavad taimed erinevad üksteisest oma maapealsete tunnuste poolest palju rohkem, võrreldes peenjuurte tunnuste varieerumisega. Lihtsamalt öeldes, kuigi põhjamaise metsa ja troopilise vihmametsa taimed võivad meie jaoks väga erinevad välja näha, sest me näeme ainult nende maapealseid osi, oleks väga raske öelda, millisesse bioomi need taimed kuuluvad, kui me näeksime ainult nende peenjuuri. Taimed on oma maapealsete osade tunnuste poolest palju mitmekesisemad. Seda saab seletada muutlike keskkonnatingimustega, mis on palju rohkem tuntavad ülevalpool mullapinda. Samuti mõjutavad häiringud (nt põlengud ja suured taimtoidulised loomad) taimede maapealseid osi rohkem kui maa-aluseid.

Pärast Laelatult naasmist oli meil varsti käsikirja esimene mustand valmis ning algas selle viimistlemine koos ülejäänud kaasautoritega: Meelis, Mari Moora, Martin Zobel, Sandra Díaz ja Alison Munson. Lisandus hulk ideid ja täiustusi ning abiks tulid ka kaasautorite varasemad kogemused kõrgetasemeliste teadustööde avaldamisega.⁵⁸ Pärast lühikest suvepuhkust oli artikkel septembri lõpuks valmis ja saatsime selle 1. oktoobril 2020 ajakirja Nature. Kui kõik senine selle tööga seotu oli olnud teadustöö mõistes väga kiire, siis nüüd muutus protsess väga aeglaseks. Kuigi nelja retsensendi arvamused olid algusest peale üldiselt positiivsed, tuli meil siiski läbida neli retsenseerimisvoorut, millest igaüks võttis aega umbes kolm kuud. Võrreldes algselt esitatud versiooniga ei muutunud käsikirjas midagi olulist ja enamik muudatusi oli seotud tulemuste tõlgendamisega.⁵⁹ Igatahes võeti artikkel 2021. aasta juuni lõpus vastu ja avaldati septembri lõpus ehk peaaegu aasta pärast esitamist. Seejärel võtsime ühendust Brasiilia kunstniku Luis Gustavo Barretoga, kes oli varem illustreerinud meie raamatupeatükke (de Bello jt, 2021). Tema suurepärase loomingu, mis kujutas meie uurimistööd (joonis 4) valiti ajakirja Nature esikaanele.

Nagu olime arvanud, alustasid ka mõned teised töörühmad samade andmete analüüsimist. RES-i kirjeldanud töörühma töö avaldati (Weigelt jt, 2021) paar nädalat enne meie kirjutatud artikli vastuvõtmist.⁶⁰ Mõneti kummaline, et hoolimata samadest andmetest ja sarnastest analüüsidesid lahkesid kahe

⁵⁸ Oma teaduspreemia saanud tööde tsükliks oleme teinud tihedat koostööd teadlastega, kes on väga erinevad oma päritolu, kultuuritausta, isiksuse tüübi ja kogemuste osas. Me ei oska öelda, kui üldine see trend on, kuid meie kogemus viitab küll positiivsele seosele inimeste mitmekesisuse ning töö tulemuslikkuse vahel.

⁵⁹ Retsenseerimise suurim mõju oli ehk töö pealkirjale. Kuigi me oleme rahul ka avaldatud töö pealkirjaga, arvame, et ka meie esialgne pealkiri oli hea: „Vascular plant trait diversity is globally higher above- than belowground“ („Taimetunnuste mitmekesisus maa peal on suurem kui maa all“).

⁶⁰ Weigelt jt (2021) artikli avaldamise ajaks oli ajakiri Nature meie töö põhimõtteliselt vastu võtnud koos märkusega, et selle artikli võib siiski tagasi lükata, kui mujal avaldatakse vahepeal midagi sarnast. Nii et need nädalad tundusid väga pikad. Teadus ei ole nõrganärvilistele.



Joonis 4. Meie teadustööd illustreeriv kunstiteos, mis jõudis ajakirja Nature kaanele. Autor: Luis Gustavo Barreto.

teadustöö järeldused oluliselt. Erinevalt meie tööst leidis teine rühm osade lehtede ja peenjuurte tunnuste vahel tiheda seose. See ajendas neid kirjutama meie tööle kommentaari (Weigelt jt, 2023), millele me omakorda kirjutasime vastuse (Bueno jt, 2023).

Kuidas on siis võimalik, et me jõudsime nii erinevatele tulemustele? Kas taime-tunnuste jaoks ei olegi olemas eri taimeosi hõlmavat ühtset käsitlust, „püsivat raskuskeset“? Uurides hoolikalt nii meie kui ka teise töörühma analüüse, jõudsime vaadet avardava järelduseni. Kaks töörühma olid jõudnud sisuliselt samadele tulemustele ja kirjeldasid samu seoseid, kuid tegid seda erinevatest vaatenurkadest. Tehnilistesse üksikasjadesse laskumata oli peamine erinevus selles, et teine töörühm oli liialt usaldanud neljamõõtmelise ruumi üksikuid

kahemõõtmelisi kujutisi.⁶¹ Meie aga arvutasime otse seoseid neljamõõtmelises ruumis, mis on parim viis sellist tunnusruumi õigesti mõista. Kuigi me ei ole päris kindlad, et veensime teise rühma liikmeid meie argumentide paikapidavuses, arvame, et näitasime olemasolevaid andmeid arvestades veenvalt oma tõlgenduse tõesust. See „olemasolevate andmete arvestamine“ on oluline aspekt, kuna tunnuste andmeid oli mõlemal töörühmal just niipalju, et esimesed globaalsed analüüsid olid võimalikud. Kogu maailma taimede mitmekesisusest esindab see vaid umbes ühte tuhandikku.

Andmelünkade täitmiseks oleme algatanud ülemaailmse teaduskoostöö võrgustiku TraitDivNet (<https://macroecology.ut.ee/en/traitdivnet/>), kus sajad teadlased kõigilt mandritelt mõõdavad taimekoosluste maapealseid ja peenjuurte tunnuseid. Selle ühise jõupingutuse tulemus võimaldab varsti nii meil endil kui ka kõigil teistel oma tulemusi suurema valimiga kontrollida. Mis veelgi olulisem, saame hinnata, kui universaalsed on tunnusruumi seosed. Võib-olla see, mis on reegel ühes maailmanurgas, ei kehti mujal. Võib-olla taimeökoonoomia hüpotees sobib üksikute ökosüsteemide jaoks, kuid mitte globaalselt. Funktsionaalse ökoloogia teadusharu hoiab meid lähiaastatel põnevil, pakkudes loodetavasti uudseid vaatenurki taimetunnustele ja nende ökoloogilisele tähtsusele.

Kokkuvõtteks

Meie teekond taimede „püsiva raskuskeskme“ avastamiseks ei ole kindlasti jõudnud lõpliku tõeni, vaid on pigem suunda näitav pingutus. Mõnikord tunneme end nagu Sisyphos, kes on sunnitud järjepidevalt lükkama kivi ülesmäge, kuigi see iga kord tagasi alla veereb. Kui oleme tunnusruumis midagi uut leidnud, tekivad kohe küsimused uute uurimata mõõtmete kohta – maa-alune taime suurus, õite ja viljade tunnused, taime keemiline koostis, klonaaalsus, fenoloogia jne –, mis meie arusaama taimede elust (ja kannatuse) uuesti proovile panevad. Kuid selles töös on ka palju meeldivat.

Meie uurimistöö eesmärk ei ole üks ja ainus teooria, mis selgitab kõiki taimede funktsioone, vaid siiras soov loodusest paremini aru saada. Ökoloogi teadustööga kaasnev elurikkuse mõistmine on oluline hüvitus kõigi kogetud raskuste eest. Meil on hea meel, kui saame astuda sammu võrra lähemale elu keerukuse mõistmisele ja tuletada meelde, milline peaks olema inimese roll ökosüsteemis.⁶² Oma kogemuse järgi võime öelda, et ei piisa, kui kaitsta ainult seda osa loodusest, mida me mõistame ja väärtustame. Hinnata tuleb ka neid salapäraseid ökosüsteemide lülisid, mis on meile veel nähtamatud ja uurimata. Loodetavasti aitab meie uurimistöö kaasa elurikkuse hoidmisele, kuna sellest sõltub inimkonna tulevik.

⁶¹ Neljamõõtmelist ruumi saab paberil või ekraanil kujutada kuue erineva kahemõõtmelise joonisena, kuid igal joonisel jääb kaks mõõdet arvestamata.

⁶² Tänapäeva inimesed on ju otsustanud end nimetada *Homo sapiens* 'iks ehk mõistusega inimeseks, mitte „majanduskasvu inimeseks“ või „uusarenduste inimeseks“.

VIITED

- Auber, A., Waldoock, C., Maire, A., Goberville, E., Albouy, C., Algar, A. C., McLean, M., Brind'Amour, A., Green, A. L., Tupper, M., Vigliola, L., Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Beger, M., Tjiputra, J., Toussaint, A., Violle, C., Mouquet, N., Thuiller, W., Mouillot, D. 2022. A functional vulnerability framework for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 13(1), 4774, <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32331-y>
- de Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T. C., Götzenberger, L., Moretti, M., Berg, M. P. 2021. *Handbook of Trait-Based Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- de Bello, F., Klimešová, J., Herben, T., Prach, K., Šmilauer, P. 2013. Serious research with great fun: The strange case of Jan Šuspa Lepš (and other plant ecologists). *Folia Geobotanica*, 48(3), 297–306, <https://doi.org/10.1007/s12224-013-9170-4>
- Bergmann, J., Weigelt, A., Van Der Plas, F., Laughlin, D. C., Kuyppe, T. W., Guerrero-Ramirez, N., Valverde-Barrantes, O. J., Bruelheide, H., Fresche, G. T., Iverse, C. M., Kattge, J., McCormack, M. L., Meie, I. C., Rilli, M. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweene, C. J., Van Ruijven, J., Yor, L. M., Mommer, L. 2020. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 6(27), eaba3756, <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba3756>
- Bueno, C. G., Toussaint, A., Träger, S., Díaz, S., Moora, M., Munson, A. D., Pärtel, M., Zobel, M., Tamme, R., Carmona, C. P. 2023. Reply to: The importance of trait selection in ecology. *Nature*, 618(7967), E31–E34, <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06149-7>
- Carmona, C. P. 2023. Harnessing traits for ecology: a counter perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(11), 1012–1013, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.06.008>
- Carmona, C. P., Bello, F., Mason, N. W. H., Lepš, J. 2019. Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology*, 100(12), e02876, <https://doi.org/10.1002/ecy.2876>
- Carmona, C. P., Bueno, C. G., Toussaint, A., Träger, S., Díaz, S., Moora, M., Munson, A. D., Pärtel, M., Zobel, M., Tamme, R. 2021a. Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature*, 597(7878), 683–687, <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03871-y>
- Carmona, C. P., de Bello, F., Beccari, E., Mason, N. W. H. 2023. Functional Diversity Measures – Scheiner, S. M. (ed), *Encyclopedia of Biodiversity*, Elsevier.
- Carmona, C. P., de Bello, F., Mason, N. W. H., Lepš, J. 2016. Traits without borders: Integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(5), 382–394, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.003>

Carmona, C. P., de Bello, F., Sasaki, T., Uchida, K., Pärtel, M. 2017. Towards a common Toolbox for rarity: A response to Violle et al. *Trends in Ecology and Evolution* 32(12), 889–891, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.09.010>

Carmona, C. P., Pavanetto, N., Puglielli, G. 2024. funspace: An R package to build, analyse and plot functional trait spaces. *Diversity and Distributions*, 30(4), e13820, <https://doi.org/10.1111/ddi.13820>

Carmona, C. P., Pärtel, M. 2021. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data. *Global Ecology and Biogeography*, 30(1), 316–326, <https://doi.org/10.1111/geb.13203>

Carmona, C. P., Tamme, R., Pärtel, M., Brosse, S., Gonzalez-M, R., Gonzalez-Suarez, M., Capdevila, P., Salguero-Gómez, R., de Bello, F., Toussaint, A. 2021b. Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Science Advances*, 7(13), eabf2675, <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf2675>

Conti, L., Valencia, E., Galland, T., Götzenberger, L., Lepš, J., E-Vojtkó, A., Carmona, C. P., Májeková, M., Danihelka, J., Dengler, J., Eldridge, D. J., Estiarte, M., García-González, R., Garnier, E., Gómez, D., Hadincová, V., Harrison, S. P., Herben, T., Ibáñez, R., Jentsch, A., Juergens, N., Kertész, M., Klumpp, K., Krahulec, F., Louault, F., Marrs, R. H., Ónodi, G., Pakeman, R. J., Pärtel, M., Peco, B., Peñuelas, J., Rueda, M., Schmidt, W., Schmiedel, U., Schuetz, M., Skalova, H., Šmilauer, P., Šmilauerová, M., Smit, C., Song, M., Stock, M., Val, J., Vandvik, V., Ward, D., Wesche, K., Wisser, S. K., Woodcock, B. A., Young, T. P., Yu, F-H., Zobel, M., Bello, F. de. 2023. Functional trait trade-offs define plant population stability across different biomes. *Proceedings of the Royal Society B*, 290, 20230344, <https://doi.org/10.1098/RSPB.2023.0344>

Daleo, P., Alberti, J., Chaneton, E. J., Iribarne, O., Tognetti, P. M., Bakker, J. D., Borer, E. T., Bruschetti, M., MacDougall, A. S., Pascual, J., Sankaran, M., Seabloom, E. W., Wang, S., Bagchi, S., Brudvig, L. A., Catford, J. A., Dickman, C. R., Dickson, T. L., Donohue, I., Eisenhauer, N., Gruner, D. S., Haider, S., Jentsch, A., Knops, J. M. H., Lekberg, Y., McCulley, R. L., Moore, J. L., Mortensen, B., Ohlert, T., Pärtel, M., Peri, P. L., Power, S. A., Risch, A. C., Rocca, C., Smith, N. G., Stevens, C., Tamme, R., Veen, G. F., Wilfahrt, P. A., Hautier, Y. 2023. Environmental heterogeneity modulates the effect of plant diversity on the spatial variability of grassland biomass. *Nature Communications*, 14, 1809, <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37395-y>

Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P., Duthie, A. B. 2021. The traits of „trait ecologists“: An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, 11(23), 16434–16445, <https://doi.org/10.1002/ece3.8321>

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B.,

Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D., Gorné, L. D. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171, <https://doi.org/10.1038/nature16489>

Fujinuma, J., Pärtel, M. 2023. Decomposing dark diversity affinities of species and sites using Bayesian method: What accounts for absences of species at suitable sites? *Methods in Ecology and Evolution*, 14(7), 1796–1807, <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14109>

Galland, T., Carmona, C. P., Götzenberger, L., Valencia, E., de Bello, F. 2020. Are redundancy indices redundant? An evaluation based on parameterized simulations. *Ecological Indicators*, 116, 106488, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106488>

Germain, R. R., Feng, S., Buffan, L., Carmona, C. P., Chen, G., Graves, G. R., Tobias, J. A., Rahbek, C., Lei, F., Fjeldså, J., Hosner, P. A., Thomas, M., Zhang, G., Nogués-Bravo, D. 2023. Changes in the functional diversity of modern bird species over the last million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(7), e2201945119, <https://doi.org/10.1073/PNAS.2201945119>

González-M., R., Posada, J. M., Carmona, C. P., Garzón, F., Salinas, V., Idárraga-Piedrahita, Á., Pizano, C., Avella, A., López-Camacho, R., Norden, N., Nieto, J., Medina, S. P., Rodríguez-M., G. M., Franke-Ante, R., Torres, A. M., Jurado, R., Cuadros, H., Castaño-Naranjo, A., García, H., Salgado-Negret, B. 2021. Diverging functional strategies but high sensitivity to an extreme drought in tropical dry forests. *Ecology Letters*, 24(3), 451–463, <https://doi.org/10.1111/ele.13659>

Grime, J. P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2 ed. John Wiley and Sons, Chichester, UK, 456 lk.

Kamimura, V. de A., Loiola, P. de P., Carmona, C. P., Assis, M. A., Joly, C. A., Santos, F. A. M., Vieira, S. A., Alves, L. F., Martins, V. F., Ramos, E., Ramos, R. F., de Bello, F. 2023. Trait interactions effects on tropical tree demography depend on the environmental context. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 59, 125732, <https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2023.125732>

Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar, C. C., Aleixo, I., Ali, H., Amiaud, B., Ammer, C., Amoroso, M. M., Anand, M., Anderson, C., Anten, N., Antos, J., Apgaua, D. M. G., Ashman, T. L., Asmara, D. H., Asner, G. P., Aspinwall, M., Atkin, O., Aubin, I., Baastrop-Spohr, L., Bahalkeh, K., Bahn, M., Baker, T., Baker, W. J., Bakker, J. P.,

Baldocchi, D., Baltzer, J., Banerjee, A., Baranger, A., Barlow, J., Barneche, D. R., Baruch, Z., Bastianelli, D., Battles, J., Bauerle, W., Bauters, M., Bazzato, E., Beckmann, M., Beekman, H., Beierkuhnlein, C., Bekker, R., Belfry, G., Belluau, M., Beloiu, M., Benavides, R., Benomar, L., Berdugo-Lattke, M. L., Berenguer, E., Bergamin, R., Bergmann, J., Bergmann Carlucci, M., Berner, L., Bernhardt-Römermann, M., Bigler, C., Bjorkman, A. D., Blackman, C., Blanco, C., Blonder, B., Blumenthal, D., Bocanegra-González, K. T., Boeckx, P., Bohlman, S., Böhning-Gaese, K., Boisvert-Marsh, L., Bond, W., Bond-Lamberty, B., Boom, A., Boonman, C. C. F., Bordin, K., Boughton, E. H., Boukili, V., Bowman, D. M. J. S., Bravo, S., Brendel, M. R., Broadley, M. R., Brown, K. A., Bruelheide, H., Brumnich, F., Bruun, H. H., Bruy, D., Buchanan, S. W., Bucher, S. F., Buchmann, N., Buitenwerf, R., Bunker, D. E., Bürger, J., Burrascano, S., Burslem, D. F. R. P., Butterfield, B. J., Byun, C., Marques, M., Scalon, M. C., Caccianiga, M., Cadotte, M., Cailleret, M., Camac, J., Camarero, J. J., Company, C., Campetella, G., Campos, J. A., Cano-Arboleda, L., Canullo, R., Carbognani, M., Carvalho, F., Casanoves, F., Castagneyrol, B., Catford, J. A., Cavender-Bares, J., Cerabolini, B. E. L., Cervellini, M., Chacón-Madrigal, E., Chapin, K., Chapin, F. S., Chelli, S., Chen, S. C., Chen, A., Cherubini, P., Chianucci, F., Choat, B., Chung, K. S., Chytrý, M., Ciccarelli, D., Coll, L., Collins, C. G., Conti, L., Coomes, D., Cornelissen, J. H. C., Cornwell, W. K., Corona, P., Coyea, M., Craine, J., Craven, D., Cromsigt, J. P. G. M., Cseceserits, A., Cufar, K., Cuntz, M., da Silva, A. C., Dahlin, K. M., Dainese, M., Dalke, I., Dalle Fratte, M., Dang-Le, A. T., Danihelka, J., Dannoura, M., Dawson, S., de Beer, A. J., De Frutos, A., De Long, J. R., Dechant, B., Delagrange, S., Delpierre, N., Derroire, G., Dias, A. S., Diaz-Toribio, M. H., Dimitrakopoulos, P. G., Dobrowolski, M., Doktor, D., Dřevojan, P., Dong, N., Dransfield, J., Dressler, S., Duarte, L., Ducouret, E., Dullinger, S., Durka, W., Duursma, R., Dymova, O., E-Vojtkó, A., Eckstein, R. L., Ejtehadi, H., Elser, J., Emilio, T., Engemann, K., Erfanian, M. B., Erfmeier, A., Esquivel-Muelbert, A., Esser, G., Estiarte, M., Domingues, T. F., Fagan, W. F., Fagúndez, J., Falster, D. S., Fan, Y., Fang, J., Farris, E., Fazlioglu, F., Feng, Y., Fernandez-Mendez, F., Ferrara, C., Ferreira, J., Fidelis, A., Finegan, B., Firn, J., Flowers, T. J., Flynn, D. F. B., Fontana, V., Forey, E., Forgiarini, C., François, L., Frangipani, M., Frank, D., Frenette-Dussault, C., Freschet, G. T., Fry, E. L., Fyllas, N. M., Mazzochini, G. G., Gachet, S., Gallagher, R., Ganade, G., Ganga, F., García-Palacios, P., Gargaglione, V., Garnier, E., Garrido, J. L., de Gasper, A. L., Gea-Izquierdo, G., Gibson, D., Gillison, A. N., Girollo, A., Glasenhardt, M. C., Gleason, S., Gliesch, M., Goldberg, E., Gödel, B., Gonzalez-Akre, E., Gonzalez-Andujar, J. L., González-Melo, A., González-Robles, A., Graae, B. J., Granda, E., Graves, S., Green, W. A., Gregor, T., Gross, N., Guerin, G. R., Günther, A., Gutiérrez, A. G., Haddock, L., Haines, A., Hall, J., Hambuckers, A., Han, W., Harrison, S. P., Hatingh, W., Hawes, J. E., He, T., He, P., Heberling, J. M., Helm, A., Hempel, S., Hentschel, J., Hérault, B., Hereş, A. M., Herz, K., Heuertz, M., Hickler, T., Hietz, P., Higuchi, P., Hipp, A. L., Hirons, A., Hock, M., Hogan, J. A., Holl, K., Honnay, O., Hornstein, D.,

Hou, E., Hough-Snee, N., Hovstad, K. A., Ichie, T., Igić, B., Illa, E., Isaac, M., Ishihara, M., Ivanov, L., Ivanova, L., Iversen, C. M., Izquierdo, J., Jackson, R. B., Jackson, B., Jactel, H., Jagodzinski, A. M., Jandt, U., Jansen, S., Jenkins, T., Jentsch, A., Jespersen, J. R. P., Jiang, G. F., Johansen, J. L., Johnson, D., Jokela, E. J., Joly, C. A., Jordan, G. J., Joseph, G. S., Junaedi, D., Junker, R. R., Justes, E., Kabzems, R., Kane, J., Kaplan, Z., Kattenborn, T., Kavelenova, L., Kearsley, E., Kempel, A., Kenzo, T., Kerkhoff, A., Khalil, M. I., Kinlock, N. L., Kissling, W. D., Kitajima, K., Kitzberger, T., Kjøller, R., Klein, T., Kleyer, M., Klimešová, J., Klipel, J., Kloeppe, B., Klotz, S., Knops, J. M. H., Kohyama, T., Koike, F., Kollmann, J., Komac, B., Komatsu, K., König, C., Kraft, N. J. B., Kramer, K., Kreft, H., Kühn, I., Kumarathunge, D., Kuppler, J., Kurokawa, H., Kurosawa, Y., Kuyah, S., Laclau, J. P., Lafleur, B., Lallai, E., Lamb, E., Lamprecht, A., Larkin, D. J., Laughlin, D., Le Bagousse-Pinguet, Y., le Maire, G., le Roux, P. C., le Roux, E., Lee, T., Lens, F., Lewis, S. L., Lhotsky, B., Li, Y., Li, X., Lichstein, J. W., Liebergesell, M., Lim, J. Y., Lin, Y. S., Linares, J. C., Liu, C., Liu, D., Liu, U., Livingstone, S., Llusia, J., Lohbeck, M., López-García, Á., Lopez-Gonzalez, G., Lososová, Z., Louault, F., Lukács, B. A., Lukeš, P., Luo, Y., Lussu, M., Ma, S., Maciel Rabelo Pereira, C., Mack, M., Maire, V., Mäkelä, A., Mäkinen, H., Malhado, A. C. M., Mallik, A., Manning, P., Manzoni, S., Marchetti, Z., Marchino, L., Marcilio-Silva, V., Marcon, E., Marignani, M., Markesteyn, L., Martin, A., Martínez-Garza, C., Martínez-Vilalta, J., Mašková, T., Mason, K., Mason, N., Massad, T. J., Masse, J., Mayrose, I., McCarthy, J., McCormack, M. L., McCulloh, K., McFadden, I. R., McGill, B. J., McPartland, M. Y., Medeiros, J. S., Medlyn, B., Meerts, P., Mehrabi, Z., Meir, P., Melo, F. P. L., Mencuccini, M., Meredieu, C., Messier, J., Mészáros, I., Metsaranta, J., Michaletz, S. T., Michelaki, C., Migalina, S., Milla, R., Miller, J. E. D., Minden, V., Ming, R., Mokany, K., Moles, A. T., Molnár, A., Molofsky, J., Molz, M., Montgomery, R. A., Monty, A., Moravcová, L., Moreno-Martínez, A., Moretti, M., Mori, A. S., Mori, S., Morris, D., Morrison, J., Mucina, L., Mueller, S., Muir, C. D., Müller, S. C., Munoz, F., Myers-Smith, I. H., Myster, R. W., Nagano, M., Naidu, S., Narayanan, A., Natesan, B., Negoita, L., Nelson, A. S., Neuschulz, E. L., Ni, J., Niedrist, G., Nieto, J., Niinemets, Ü., Nolan, R., Nottebrock, H., Nouvellon, Y., Novakovskiy, A., Nystuen, K. O., O'Grady, A., O'Hara, K., O'Reilly-Nugent, A., Oakley, S., Oberhuber, W., Ohtsuka, T., Oliveira, R., Öllerer, K., Olson, M. E., Onipchenko, V., Onoda, Y., Onstein, R. E., Ordonez, J. C., Osada, N., Ostonen, I., Ottaviani, G., Otto, S., Overbeck, G. E., Ozinga, W. A., Pahl, A. T., Paine, C. E. T., Pakeman, R. J., Papageorgiou, A. C., Parfionova, E., Pärtel, M., Patacca, M., Paula, S., Paule, J., Pauli, H., Pausas, J. G., Peco, B., Penuelas, J., Perea, A., Peri, P. L., Petisco-Souza, A. C., Petraglia, A., Petritan, A. M., Phillips, O. L., Pierce, S., Pillar, V. D., Pisek, J., Pomogaybin, A., Poorter, H., Portsmouth, A., Poschlod, P., Potvin, C., Pounds, D., Powell, A. S., Power, S. A., Prinzing, A., Puglielli, G., Pyšek, P., Raevel, V., Rammig, A., Ransijn, J., Ray, C. A., Reich, P. B., Reichstein, M., Reid, D. E. B., Réjou-Méchain, M., de Dios, V. R., Ribeiro, S., Richardson, S., Riibak, K., Rillig, M. C., Riviera, F., Robert, E. M. R.,

Roberts, S., Robroek, B., Roddy, A., Rodrigues, A. V., Rogers, A., Rollinson, E., Rolo, V., Römermann, C., Ronzhina, D., Roscher, C., Rosell, J. A., Rosenfield, M. F., Rossi, C., Roy, D. B., Royer-Tardif, S., Rüger, N., Ruiz-Peinado, R., Rumpf, S. B., Rusch, G. M., Ryo, M., Sack, L., Saldaña, A., Salgado-Negret, B., Salguero-Gomez, R., Santa-Regina, I., Santacruz-García, A. C., Santos, J., Sardans, J., Schamp, B., Scherer-Lorenzen, M., Schleuning, M., Schmid, B., Schmidt, M., Schmitt, S., Schneider, J. V., Schowanek, S. D., Schrader, J., Schrod, F., Schuldt, B., Schurr, F., Selaya Garvizu, G., Semchenko, M., Seymour, C., Sfair, J. C., Sharpe, J. M., Sheppard, C. S., Sheremetiev, S., Shiodera, S., Shipley, B., Shovon, T. A., Siebenkäs, A., Sierra, C., Silva, V., Silva, M., Sitzia, T., Sjöman, H., Slot, M., Smith, N. G., Sodhi, D., Soltis, P., Soltis, D., Somers, B., Sonnier, G., Sørensen, M. V., Sosinski, E. E., Soudzilovskaia, N. A., Souza, A. F., Spasojevic, M., Sperandii, M. G., Stan, A. B., Stegen, J., Steinbauer, K., Stephan, J. G., Sterck, F., Stojanovic, D. B., Strydom, T., Suarez, M. L., Svenning, J. C., Svitková, I., Svitok, M., Svoboda, M., Swaine, E., Swenson, N., Tabarelli, M., Takagi, K., Tappeiner, U., Tarifa, R., Tauougourdeau, S., Tavsanoglu, C., te Beest, M., Tedersoo, L., Thiffault, N., Thom, D., Thomas, E., Thompson, K., Thornton, P. E., Thuiller, W., Tichý, L., Tissue, D., Tjoelker, M. G., Tng, D. Y. P., Tobias, J., Török, P., Tarin, T., Torres-Ruiz, J. M., Tóthmérész, B., Treurnicht, M., Trivellone, V., Trolliet, F., Trotsiuk, V., Tsakalos, J. L., Tsiripidis, I., Tyskland, N., Umehara, T., Usoltsev, V., Vadeboncoeur, M., Vaezi, J., Valladares, F., Vamosi, J., van Bodegom, P. M., van Breugel, M., Van Cleemput, E., van de Weg, M., van der Merwe, S., van der Plas, F., van der Sande, M. T., van Kleunen, M., Van Meerbeek, K., Vanderwel, M., Vanselow, K. A., Vårhammar, A., Varone, L., Vasquez Valderrama, M. Y., Vassilev, K., Vellend, M., Veneklaas, E. J., Verbeeck, H., Verheyen, K., Vibrans, A., Vieira, I., Villacís, J., Violle, C., Vivek, P., Wagner, K., Waldram, M., Waldron, A., Walker, A. P., Waller, M., Walther, G., Wang, H., Wang, F., Wang, W., Watkins, H., Watkins, J., Weber, U., Weedon, J. T., Wei, L., Weigelt, P., Weiher, E., Wells, A. W., Wellstein, C., Wenk, E., Westoby, M., Westwood, A., White, P. J., Whitten, M., Williams, M., Winkler, D. E., Winter, K., Womack, C., Wright, I. J., Wright, S. J., Wright, J., Pinho, B. X., Ximenes, F., Yamada, T., Yamaji, K., Yanai, R., Yankov, N., Yguel, B., Zanini, K. J., Zanne, A. E., Zelený, D., Zhao, Y. P., Zheng, J., Zheng, J., Ziemińska, K., Zirbel, C. R., Zizka, G., Zo-Bi, I. C., Zotz, G., Wirth, C. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119–188, <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>

Kull, K., Zobel, M. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, 2(5), 715–718, <https://doi.org/10.2307/3236182>

Mammola, S., Carmona, C. P., Guillerme, T., Cardoso, P. 2021. Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 35(9), 1869–1885, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13882>

Micó, E., Ramilo, P., Thorn, S., Müller, J., Galante, E., Carmona, C. P. 2020.

Contrasting functional structure of saproxylic beetle assemblages associated to different microhabitats. *Scientific Reports*, 10(1), 1520, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58408-6>

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., Vos, A. C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., Cornelissen, J. H. C. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234, <https://doi.org/10.1071/bt12225>

Puglielli, G., Carmona, C. P., Varone, L., Laanisto, L., & Ricotta, C. 2022. Phenotypic dissimilarity index: Correcting for intra- and interindividual variability when quantifying phenotypic variation. *Ecology*, 103(11), <https://doi.org/10.1002/ecy.3806>

Pärtel, M., Carmona, C. P., Zobel, M., Moora, M., Riibak, K., Tamme, R. 2019. DarkDivNet – A global research collaboration to explore the dark diversity of plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 1039–1043, <https://doi.org/10.1111/jvs.12798>

Reich, P. B., Wright, I. J., Bares, J. C., Craine, J. M., Oleksyn, J., Walters, M. B., Journal, I., Reich, P. B., Westoby, M. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143–S164, <https://doi.org/10.1086/374368>

Reich, P. B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Rodríguez-Alarcón, S., Tamme, R., Carmona, C. P. 2022. Intraspecific trait changes in response to drought lead to trait convergence between – but not within – species. *Functional Ecology*, 36(8), 1900–1911, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14099>

Rodríguez-Caro, R., Graciá, E., Blomberg, S., Cayuela, H., Grace, M., Carmona, C. P., Pérez-Mendoza, H., Giménez, A., Salguero-Gómez, R. 2023. Anthropogenic impacts on threatened species erode functional diversity in chelonians and crocodylians. *Nature Communications*, 14, 1542, <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37089-5>

Silvestre, M., Carmona, C. P., Azcárate, F. M., Seoane, J. 2021. Diverging facets of grassland ant diversity along a Mediterranean elevational gradient. *Ecological Entomology*, 46(6), 1301–1314, <https://doi.org/10.1111/EEN.13077>

Toussaint, A., Brosse, S., Bueno, C. G., Pärtel, M., Tamme, R., Carmona, C. P. 2021. Extinction of threatened vertebrates will lead to idiosyncratic changes in functional diversity across the world. *Nature Communications*, 12(1), 5162, <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25293-0>

Toussaint, A., Pärtel, M., Carmona, C. P. 2024. Contrasting impacts of non-native and threatened species on morphological, life history, and phylogenetic diversity in bird assemblages. *Ecology Letters*, 27(2), e14373, <https://doi.org/10.1111/ele.14373>

Trindade, Diego P. F., Carmona, C. P., Pärtel, M. 2020. Temporal lags in observed and dark diversity in the Anthropocene. *Global Change Biology*, 26(6), 3193–3201, <https://doi.org/10.1111/gcb.15093>

Trindade, Diego P. F., Carmona, C. P., Reitalu, T., Pärtel, M. 2023. Observed and dark diversity dynamics over millennial time scales: fast life-history traits linked to expansion lags of plants in northern Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290, 20221904, <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1904>

Trindade, Diego P. F., Pärtel, M., Carmona, C. P., Randlane, T., Nascimbene, J. 2021. Integrating dark diversity and functional traits to enhance nature conservation of epiphytic lichens: a case study from Northern Italy. *Biodiversity and Conservation*, 30(8–9), 2565–2579, <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02211-w>

Weigelt, A., Mommer, L., Andraczek, K., Iversen, C. M., Bergmann, J., Bruelheide, H., Fan, Y., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Kattge, J., Kuyper, T. W., Laughlin, D. C., Meier, I. C., van der Plas, F., Poorter, H., Roumet, C., van Ruijven, J., Sabatini, F. M., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., York, L. M., McCormack, M. L. 2021. An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. *New Phytologist*, 232(1), 42–59, <https://doi.org/10.1111/NPH.17590>

Weigelt, A., Mommer, L., Andraczek, K., Iversen, C. M., Bergmann, J., Bruelheide, H., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Kattge, J., Kuyper, T. W., Laughlin, D. C., Meier, I. C., van der Plas, F., Poorter, H., Roumet, C., van Ruijven, J., Sabatini, F. M., Semchenko, M., Sweeney, C. J., Valverde-Barrantes, O. J., York, L. M., & McCormack, M. L. 2023. The importance of trait selection in ecology. *Nature*, 618, E29–E30, <https://doi.org/10.1038/S41586-023-06148-8>

Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., Pärtel, M. 2012. Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796–802, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>

Wong, M. K. L., Carmona, C. P. 2021. Including intraspecific trait variability to avoid distortion of functional diversity and ecological inference: Lessons from natural assemblages. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(5), 946–957, <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13568>

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827, <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Carlos Pérez Carmona

Sündinud 19. mail 1980 Madridis Hispaanias

- 1998 Alcalá de Henares IES Complutense keskkool
- 2006 Madridi tehnikaülikool, metsandus (BSc ja MSc)
- 2010 Madridi autonoomne ülikool, ökoloogia (MSc)
- 2012 Madridi autonoomne ülikool, ökoloogia (PhD)

Pärast ülikooliõpinguid töötanud järeldoktorina Norra loodusuringute instituudis (2012–2013), Madridi autonoomses ülikoolis Hispaanias (2013–2014) ning Lõuna-Tšehhi ülikoolis České Budějovices (2014–2016). Alates 2017. aastast töötanud Tartu ülikoolis teadurina ja kaasprofessorina ning 2024. aastast on funktsionaalse ökoloogia professor. Ta on toonud Eestisse funktsionaalse elurikkuse uurimise kompetentsi ning arendanud meetodikat erinevate elustikurühmade funktsionaalse elurikkuse uurimiseks.

2021 Tartu ülikooli aumärk

Meelis Pärtel

Sündinud 3. novembril 1969 Tallinnas

- 1988 Viimsi keskkool
- 1993 Tartu ülikool, bioloogia (MSc)
- 1994 Uppsala ülikool, taimeökoloogia (litsensiaadikraad)
- 1997 Tartu ülikool, taimeökoloogia ja ökofüsioloogia (PhD)

Pärast ülikooliõpinguid töötanud järeldoktorina Regina ülikoolis Kanadas (1998–2001). Alates 2002. aastast on Tartu ülikoolis botaanikaproffessor ja botaanika osakonna juhataja. Ta on panustanud taime makroökoloogia arengusse ning funktsionaalsete tunnuste ja tumeda elurikkuse uurimisse.

Tunnustus

- 1998, 2009 Eesti riigi teaduspreemia
(geo- ja bioteaduste valdkonna aastapreemia)
- 2009 Tartu ülikooli aumärk
- 2023 Eesti looduskaitsemärk
- 2023 Valgetähe IV klassi teenetemärk

Riin Tamme

Sündinud 26. jaanuaril 1986 Tallinnas

- 2005 Saue gümnaasium
- 2008 Tartu ülikool, ökoloogia ja elustiku kaitse (BSc)
- 2010 Tartu ülikool, maismaaökoloogia (MSc)
- 2015 Tartu ülikool, botaanika ja mükoloogia (PhD)

Pärast ülikooliõpinguid töötanud järel doktorina Uus-Lõuna-Walesi ülikoolis Austraalias (2015–2017). Alates 2017. aastast on Tartu ülikoolis makroökoloogia teadur. Ta on keskendunud taimede taksonoomilise ja funktsionaalse elurikkuse uurimisele.

Aurèle Eric Toussaint

Sündinud 16. juulil 1988 Saint-Dié-des-Vosges'is Prantsusmaal

- 2006 La Haie Griselle'i keskkool
- 2010 Lorraine'i ülikool, bioloogia (BSc)
- 2012 Paul Sabatier' ülikool, biostatistika (MSc)
- 2016 Paul Sabatier' ülikool, ökoloogia, elurikkus ja evolutsioon (PhD)

Pärast ülikooliõpinguid töötanud Tartu ülikoolis järel doktorina (2017–2019) ja teadurina (2020–2023). Alates 2024. aastast on Prantsusmaa elurikkuse ja keskkonna uurimiskeskuse (CNRS CRBE) teadur. Ta on keskendunud taimede ja selgroogsete loomade funktsionaalse elurikkuse uurimisele.