

ELURIKKUSE MUSTRITE UURIMINE

Martin Zobel (Tartu Ülikool)

Teaduspreemia pikaajalise tulemusliku teadus- ja arendustöö eest

Sissejuhatus

Taimekoosluste ökoloogia kirjeldab liikide koosesinemise mustreid ning selgitab mustrite tekkemehhanisme. Looduslikud taimekooslused võivad olla bioloogiliselt väga mitmekesised, st koosneda paljudest liikidest (genotüüpidest), samas leidub kooslusi, mis on silmapaistvalt ühetaolised. Mitmekesisus on eelkõige arvuline näitaja, mis iseloomustab liikide üldist hulka ja proportsioone koosluses. Mõnel juhul on biomass liikide vahel jaotunud ühtlaselt, teisel juhul esinevad koosluses suure osakaaluga dominandid.

Liike saab iseloomustada ka nende omaduste põhjal, hinnates või mõttes liikide tunnuseid. Kvantitatiivne (liikide arv) ja kvalitatiivne (funktsionaalne eripalgalisus) mitmekesisus kujundavad koosluse ülesehituse, ruumilise struktuuri ja dünaamika.

Pärast bioloogilise mitmekesisuse konventsiooni allkirjastamist 1992. aastal Rio de Janeiros on elurikkus (eestikeelne vaste ingliskeelsele terminile *biodiversity*, kasutatakse ka vastet *bioloogiline mitmekesisus*) olnud suuremal või vähemal määral ühiskonna huviorbiidis. See on ühelt poolt hoogustanud koosluseökoloogia arengut, teisalt aga on poliitiline mõõde kohati hakanud varjutama sisu.

Käesolevas ülevaates keskendun eelkõige taimede elurikkuse uurimise teaduslikele aspektidele, mitte poliitikale. Rõhuasetus on nendel teemadel, millega olen Tartu Ülikoolis tegelnud. Kirjutan aga meie-vormis, sest lõviosa tööst on tehtud minu heade kolleegide ja õpilaste poolt või nende kaasabil.

Taimekoosluste elurikkuse mustrid

Globaalses skaalas kasvab elurikkus poolustelt ekvaatori suunas, geoloogiliselt nooremalt aladelt vanemate piirkondade suunas, absoluutse kõrguse kasvades kaasneb tavaliselt mitmekesisuse vähenemine (Kier jt, 2005). Globaalsed elurikkuse kontrastid võivad olla küllalt suured – kui näiteks tundras on tõenäoline

leida ühelt hektarilt 20–30 soontaimeliiki, siis troopilise vihmametsa hektarilt on mõnikord raske leida kaht sama liiki puud ja taimeliikide koguarv hektaril küündib tuhandeni.

Ühetaolise kliimaga alal varieerub elurikkus seoses mullaparametritega, sõltudes näiteks mullaviljakusest või reaktsioonist (pH). Seoste iseloom aga võib regiooniti erineda. Näiteks kui parasvöötme Euraasias taimede liigirikkus üldjuhul kasvab koos mulla pH tõusuga, siis troopika puhul on see seos tihti vastupidine (Pärtel, 2002). Juhul kui tegemist oleks funktsionaalse seosega, ei tohiks see geograafiliselt varieeruda. Paratamatult tekib küsimus, mis sellise omapärase olukorra kujundab.

Hoolimata oma väiksusest paistab Eesti silma taimekoosluste elurikkuse suure varieerumise poolest. Vähenedes ruumiskaalat hektarilt ruutmeetritele, on taimede liigirikkuse kontrast võrreldav globaalse kontrastiga tundra ja troopilise vihmametsa vahel. Näiteks kui kanarbikunõmmel leiame ruutmeetritl mõnel juhul ainult 2–3 liiki, siis lubjarikka mullaga puisniidul võib ühel ruutmeetril kasvada 60–70 liiki (Pärtel jt, 1996). Ka selline muster tekitab küsimuse, mis tingib elurikkuse nii suure variatsiooni väikeses samalaadse ajaloo ja kliimaga piirkonnas.



Mullaprofiili kirjeldamine ja proovide kogumine rabastuvas männikus. Hiljem määratakse mulla füüsikalised ja keemilised parameetrid ning uuritakse mullast eraldatud DNA-d. Esiplaanil on molekulaarse ökoloogia professor akadeemik Maarja Öpik ja Martin Zobel. Foto: erakogu

Elurikkust seletavad teooriad ja nende areng

Elurikkuse globaalse varieerumise põhjuseid on biogeograafias põhjalikult analüüsitud (Mittelbach jt, 2007). Liikide mitmekesisus mingis regioonis on positiivses seoses vastava piirkonna geograafilise ulatuse ja geoloogilise vanusega, aga olulist rolli mängivad ka muud elurikkust kujundavad mehhanismid, näiteks on keskmine temperatuur positiivses seoses mutatsioonide sagedusega.

Erinevalt biogeograafiast töötab koosluseökoloogia lokaalses skaalas ning keskendub organismidevahelistele suhetele kui koosluste elurikkuse kujundajatele (Chesson, 2018). Liikide pikaajalise kooselu eelduseks on omavahelise konkurentsi minimeerimine, mis hoiab ära ühtede liikide väljatõrjumise teiste poolt. Näiteks kui liigid tarvitavad erinevaid ressursse või hangivad samu ressursse erinevatest ruumipunktidest eri ajahetkedel, ei konkureeri nad omavahel. Stressirohkes keskkonnas keskenduvad liigid pigem raskete tingimuste üleelamisele kui omavahelisele võitlusele. Seetõttu võib keskkonnatingimustest põhjustatud stress soodustada liikide kooselu.

Klassikaline koosluseökoloogia ei seleta piisavalt paljusid lokaalseid mustreid, näiteks Eesti taimekoosluste elurikkuse suurt varieerumist. Teooria edasine kontseptuaalne areng on toimunud peamiselt kahes suunas. Esiteks, kui varem seletati suureskaalalisi elurikkuse mustreid suureskaalaliste protsessidega ja väikeseskaalalisi mustreid väikeseskaalaliste protsessidega, siis nüüd toimub justkui skaalade kombineerimine – väikeseskaalalisi mustreid seletatakse suureskaalaliste protsessidega.

Teiseks on taimekoosluste mitmekesisuse seletamisel hakatud arvesse võtma heterotroofsete organismide mõju, olgu need siis imetajad, linnud, putukad või koguni mikroobid. Olgugi et fookuses on taimede elurikkus, ei järeldu sellest kuidagi, et seda varieerumist saab seletada ainult taimedest lähtudes.

Taimekoosluse elurikkus sõltub paljuski sellest, milliste organismide arvukust taim alla surub või soodustab. Kui taim soodustab enda ümber patogeensete mikroobide kogunemist, siis lõppkokkuvõttes surub ta alla iseennast. Kui aga taim soodustab endale kasulikke organisme, näiteks mükoriisaseeni, siis võib see talle pakkuda kaitset patogeenide eest. Seega võib taimede mitmekesisuse mustri selgitus (vähemalt teatavates piirides) tulla sealt, kust seda oodatagi ei osata – mikroobiökoloogiast (Bever jt, 2010).

Oma uurimistöodes olemegi tegelnud nende kahe elurikkuse kujunemist seletava suuna arendamisega. Skaalade kombineerimise raames oleme rakendanud elurikkuse suureskaalalise mustri kujunemist seletavaid teooriaid lokaalsete elurikkuse mustrite seletamiseks. Tähistame seda osa oma uurimistööst koondnimetusega „liigifondi teooria“.

Teiseks oleme taimeliikide kooselu seletamisel sisse toonud uue dimensiooni – positiivsed interaktsioonid taimede ja seente vahel. Konkreetselt oleme pühendu-

nud mükoriisa ehk seenjuure rolli uurimisele. Valdavalt oleme tegelnud kõige levinumale mükoriisatüübile (arbuskulaarne mükoriisa, AM) omaste krohmseente leviku, ökoloogia ja biogeograafiaga. Tähistame seda osa koondnimetusega „mükoriisa ökoloogia“.

Liigifondi teooria

Elurikkuse lokaalset mustrit kirjeldavad teooriad piirduvad mõne- kuni mõnesaja-aastase ajaskaalaga ning indiviidide mõõtmetele enam-vähem vastava ruumiskaalaga. Sellises skaalas saab uurida taimeliikide konkurentsi mehhanisme, mis viivad mõne liigi kadumisele ning tagavad edu teistele. Kogu varasem teooria keskendus sellele, kuidas juba olemasolev elurikkus säilib, aga vaatas mööda küsimusest, kuidas elurikkus kujunes.

Samas oli ja on elurikkuse mustrite kujunemine biogeograafia fookuses. Seega oli tekkinud olukord, et liigirikkuse kujunemist käsitleti biogeograafias suures skaalas, elurikkuse püsimist aga koosluseökoloogias väikeses skaalas. Paraku side ökoloogiliste ja biogeograafiliste teooriate vahel praktiliselt puudus.

Vajadus skaalasid kombineerida leidis laiemat kõlapinda tänu Ricklefsi (1987) teoreetilisele artiklile. Taylor jt (1990) sõnastasid esimesena nn liigifondi hüpoteesi, väites, et lokaalset elurikkust määravad suureskaalalised protsessid. Viimase all mõistetakse antud tingimustele kohastunud ning piirkonnas kättesaadavat liikide hulka. Zobel (1992) arendas liigifondi hüpoteesiga seotud teooriat edasi ja esitas üldistatult loetelu neist protsessidest, mis liigifondi – mingit elupaika potentsiaalselt asustavate liikide kogumit – kujundavad. Nendeks on evolutsioon, migratsioon (liikide liikumine mandrite ja regioonide vahel) ning liikide lähilevi maastikus ja ka koosluste piires.

Järgnenud empiirilised uurimused näitasid, et taimekoosluste elurikkuse muster kannab endas alati tugevat ajaloo jälge (Pärtel jt, 1996; Zobel jt, 2011). Taimeliikide peamised kohastumused kujunesid välja juba kunagistes liigitekkepiirkondades. Seetõttu peegeldab nüüdisaegne elurikkus vastavust praeguste ja kunagiste liigitekkepiirkondade tingimuste vahel. Kui need tingimused kestsid ajaloos pikka aega ja esinesid suurel pindalal, siis tekkis rohkem ka vastavate kohastumustega liike. Lisaks peegeldab praegusaegne kohalik elurikkuse muster edukaid ajaloolisi migratsioone. Elurikkamad on need paigad, kuhu liigid jõudsid kohale.

Ülemaailmselt kogunev info liikide ökoloogia ja leviku kohta lubas teha järgmise arenguhüppe ja välja töötada meetodid konkreetse piirkonda ja keskkonda sobiva liigifondi ennustamiseks (Carmona, Pärtel, 2021). Kui liik on piirkonnas olemas, võib maastike struktuur tema jõudmist kohalikku kooslusesse kas soodustada või takistada. Näiteks erinevate kasvukohtade rohkus, aga samuti veekogude ja mägede olemasolu võivad olla levimise looduslikuks takistuseks. Üha olulisemaks saab tänapäeval aga inimese mõju, mis maastike kujundamise kaudu oluliselt mõjutab liikide levikut.

Elurikkuse inimtekkelised muutused

Inimtegevuse negatiivset mõju elurikkusele on kirjeldatud ammu. Bioloogilise mitmekesisuse konventsiooni ellukutsumise peamiseks põhjuseks 1992. aastal oligi vajadus negatiivset mõju vähendada ja võimalusel protsess tagasi pöörata.

Suures plaanis on inimese negatiivne mõju elurikkusele suhteliselt hästi nähtav, sest vähemalt suuremate organismide (imetajad, linnud, soontaimed) liikide väljasuremine on enamasti piisavalt hästi dokumenteeritud. Praktika aga näitab üllataval kombel, et hinnata inimtegevuse mõju lokaalsele elurikkusele on tunduvalt raskem. See kehtib isegi siis, kui jätame vaatluse alt välja olukorrad, kus inimtegevus on kooslusi „rikastanud“ muudest piirkondadest pärit võõrliikidega (Ronk jt, 2017). Nii mõnedki globaalsed uurimused on veidi üllataval kombel järeldanud, et inimese mõju lokaalsele taimede elurikkusele kas ei ole statistiliselt oluline või on mingis osas positiivne (Vellend jt, 2013; Dornelas jt, 2014).

Sellistele järeldustele viib metoodika, mis ei suuda eristada elurikkuse looduslikku ja inimtekkelist varieerumist. Adekvaatse hinnangu inimtegevuse mõju kohta saab anda ainult siis, kui on olemas piisav info liigifondi kohta. Pärtel jt (2013) näitasid, et reaalset looduses mõõdetaval elurikkusel on alati kaks komponenti – regionaalne (liigifondi suurusest tulenev) ja lokaalne (kohalike protsesside poolt kujundatud).

Liigifondide suuruse erinevust arvestades tuleks elurikkust alati hinnata suhtelises skaalas, arvutades koosluse täielikkuse (*community completeness*). Viimane näitab, kui palju antud tingimustele sobivast liigifondist on vaadeldaval alal esindatud.

Eelnevast järeldub, et kui me suudame adekvaatselt ennustada liigifondi suurust ja koosseisu, saame sisuliselt ettekujutuse maksimaalsest looduslikust elurikkusest antud ruumipunktis. Teades reaalset elurikkust samas punktis, saame selle põhjal välja arvutada koosluse täielikkuse, mis näitab, kui suur osa potentsiaalsest elurikkusest on reaalset kohal. Täielikkus võib vähesel määral sõltuda ka looduslikest protsessidest, aga arvestades inimõju ulatuslikkust tänapäeva maastikes, võib eeldada, et täielikkus on suuresti siiski hinnang inimõju tugevusele. Juhul kui see loogika kehtib, oleks ökoloogide käsutuses esimest korda selline tööriist, mis lubab öelda, et antud ökosüsteemis on elurikkus suhteliselt madal või kõrge, pidades silmas võrdlust loodusliku, inimtegevusest vähe mõjutatud olukorraga.

Dark Diversity Network

Ülalkirjeldatud põhimõtete kontrollimiseks kutsus professor Meelis Pärtel 2019. aastal ellu taimeökoloogide rahvusvahelise võrgustiku DarkDivNet eesmärgiga koguda globaalseid andmeid taimekoosluste täielikkuse hindamiseks ja selle seostamiseks inimõju tugevusega. Võrgustiku liikmed kogusid taimede elurikkuse andmeid kokku 5415 proovipunktist, töö tulemused avaldati ajakirjas

Nature (Pärtel jt, 2025). Vähese inimõjuga kooslustes oli keskmiselt kohal 35% liigifondist. Seega piiravad lokaalset elurikkust oluliselt ka mitmesugused looduslikud protsessid, nagu levimisbarjäärid maastikes, frugivooria (viljade söömine loomsete organismide poolt), taimevaheline konkurents jms. Sellistes piirkondades, kus inimese ökoloogiline jalajälg oli tugev, oli esindatud vähem kui 20% liigifondist. Inimese mõju elurikkusele avaldub seega koosluse täielikkuse vähenemise kaudu.

Metoodilisest seisukohast väga oluline tulemus oli see, et elurikkuse absoluutne väärtus ei seondunud ökoloogilise jalajälgiga. Seega ilma liigifondi arvesse võtmata oleks käesolev uurimus andnud varasemast juba tuttava tulemuse – inimtegevus ei mõjuta kohalikku elurikkust. Arvestades reaalselt elurikkuse potentsiaali – liigifondi –, oli aga võimalik eristada looduslikku variatsiooni ja inimõju poolt põhjustatud elurikkuse kadu.

Kas suhted organismide vahel mõjutavad elurikkust?

Kui regionaalses liigifondis esinevad liigid levivad potentsiaalselt sobivasse kasvukohta, puutuvad nad kokku erinevate organismidega. Liigi lõplik püsijäämine sõltub kohapealsetest suhetest teiste organismidega. Varem on koosluseökoloogia pööranud eriti suurt tähelepanu just taimevahelise konkurentsi uurimisele, pidades nimelt seda suhet peamiseks kooslust kujundavaks teguriks.

Lisaks konkurentstile toimivad taimekoosluses aga veel mitmed muud suhted. Paljud loomsed organismid kasutavad taimi toiduks, selline suhe on kasulik sõojale ja kahjulik söödavale. Suhe võib aga olla mutualistlik, st kasulik mõlemale osapoolale. Näiteks on viimastel aastatel pööratud suurt tähelepanu taime ja seene vastastikku kasuliku kooselu vormile – seenjuurele ehk mükoriisale. Lisaks seentele mängivad taime elukäigu kujundamisel olulist rolli ka paljud muud mutualistlikud mikroobid, kelle hulgas on vetikaid, baktereid, viirusi. Pere-meelorganismi koos kõigi seotud mikroorganismidega nimetatakse Margulise (1991) eestvõttel holobiondiks ehk tervikorganismiks. Holobiont toimib ühtse ökoloogilise ja evolutsioonilise üksusena.

Kui taime kooselu mikroobsete organismidega oli teada juba ammu, siis mikroobide mõju taimekoosluste struktuurile ja dünaamikale on tänu uutele meetoditele hakatud nägema alles üsna hiljuti. Mikroobide olemasolu ja osalus ökosüsteemides on tohutult mitmekesine ja paljuski veel tundmatu (Tederloo jt, 2020).

Mükoriisa ökoloogia

Mükoriisa ehk seenjuur on vastastikku kasulik kooselu taime ja seene vahel: seen aitab taimel omandada mullast toitaineid ja vett ning kaitseb patogeenide

eest, saades taimelt vastutasuks elutegevuseks vajalikke süsivesikuid. Looduses imabki suur osa taimi toitaineid just mükoriisaseente mullas olevate seeneniitide, mitte oma juurte kaudu. Mükoriisaseente hüüfid eritavad mulda aineid, mis tõstavad mullaosakeste sidusust ja parandavad mulla struktuuri.

Eristatakse mitut mükoriisatüüpi. Enim levinud ja evolutsiooniliselt vanim on (vesikulaar-)arbuskulaarne mükoriisa (AM), mida moodustavad seemed hõimkonnast *Glomeromycota* ligikaudu 80% taimeliikidega enamikus mais-maaökosüsteemides. Ektomükoriisa on mitmete kott- ja kandseente rühmade kooselu peamiselt puittaimedega valdavalt parasvöötme metsades, aga ka mujal. Erikoidne mükoriisa kottseente ja kanarbikulaadsete taimede vahel on valdav mükoriisatüüp nõmmedel, tundras ning mägedes; orhidoidset mükoriisat moodustavad kandseened käpalistega, monotropoidset mükoriisat kandseened ja klorofüllita kanarbikulaadsed taimed jne.

Taimeliigid on kohastunud eluks kindlates keskkonnatingimustes. Nii ei üllata meid see, et angerpist kasvab loopealsel ja jänesekapsas laaneuusikus. Samuti teame, et need liigid ei kasva Amazonase vihmametsas, nii nagu Amazonase liigid ei kasva Eesti metsades. Paraku ei võimalda arusaam taimede ja keskkonna suhetest seletada kogu bioloogilist mitmekesisust. Angerpisti võime leida kõigist loometsadest, mägitarna aga vaid mõnest. Jänesekapsas kasvab peaaegu kõigis laane- ja salukuusikuis, ent koldnõges on märksa hõredama levikuga.

Põhjuseid võib olla mitmesuguseid. Killustatud maastikes on mõnede taimeliikide seemned levimisel edukamad kui teised. Maastikus võib puududa taimele vajalik tolmeldaja või tegutseb seal just sellele taimeliigile iseloomulik kahjur. Aga tihti ei ole taime esinemisele või puudumisele lihtsat selgitust. Võib küsida, kas taime levikut ja ohtrust võib mõjutada ka sobivate mükoriisaseente olemasolu antud kasvukohas.

Idee, et mükoriisa võib mõjutada mitte ainult taimeisendite kasvu ja paljunemist, vaid selle kaudu ka taimede edukust konkurentsist ja lõppkokkuvõttes koosluse elurikkust, ütlesid selgelt välja Grime jt (1987). Nad näitasid oma teedrajas eksperimentis, et taimede kooselu sõltub seenjuure esinemisest või puudumisest. Kui koos kasvanud katsetaimedel esines mükoriisa, leevendus konkurents taimede vahel ning ükski liik ei saavutanud sellist võimekust, et oleks teised välja tõrjunud. Ilma mükoriisata süsteemis väljendus selgelt tugevamate liikide domineerimine, mis pikas ajaskaalas viib nõrgemate liikide väljatõrjumisele.

Arendasime Tartu töögrupis Grime'i ideed edasi, püüdes muuta eksperimendi tingimusi looduslähedasemaks. Seetõttu nakatasime taimejuuri mitte laboris kasvatatud seenekultuuridega, vaid erinevate loodusest pärinevate AM-seenekooslustega. Sellise eksperimendi ülesehituse puhul tekib aga õigustatud küsimus, milliseid seeneliike need looduslikud kooslused sisaldavad?

Suurt osa juurtes elavaid AM-seeni ei saa paraku määrata välimuse järgi, liikide (genotüüpide) äratundmine on võimalik vaid molekulaarseid meetodeid

appi võttes. Viimase aja molekulaarbioloogia edusammud on loonud võimaluse määrata mikroobseid organisme looduslikust keskkonnast nende pärilikkusaine järjestuste alusel kiiresti ja efektiivselt (Õpik jt, 2009). Nii saab mulla- või juureproovist määrata kõik seal leiduvad seened, ilma et neid peaks tingimata palja silmaga nägema. Et määrata liigi täpsusega, tuleb teada otsitavate liikide geneetilist varieeruvust kasutatavas markerregioonis.

Meie poolt kasvuhoones läbi viidud katsed näitasid, et katsetaimede kasv sõltus väga oluliselt sellest, millise seenekooslusega olid nende juured nakatatud. Ilma mükoriisata kasvanud katsetaimed jäid küll ellu, aga nende biomass oli väga väike. Kui kasutasime palumännikut pärinevat madala mitmekesisusega seenekooslust, kasvasid katsetaimed märgatavalt paremini kui ilma mükoriisata variandis. Kasutades aga kuiva rohumaa elurikast seenekooslust, kasvasid katsetaimed veel oluliselt paremini (Moora jt, 2004).

Selline näivalt lihtne tulemus – seenekoosluste erinev mõju katsetaimede kasvule – muutis oluliselt arusaama taimekoosluste mitmekesisuse kujunemisest. Taimede edukus ja sellest sõltuv kooselu teiste taimedega sõltub seega lisaks abiootilisele keskkonnale (muld, kliima) ja makroorganismidele (teised taimed, loomad) olulisel määral ka ökosüsteemi nähtamatust komponendist – mikroobi-kooslusest. Taimele sobivate mükoriisaseente esinemine või puudumine antud kohas võib olla taime edukusele kriitilise tähtsusega.



Et selgitada seenjuure mõju taime elukäigule, kasvatatakse katsetaimi koos erinevate mükoriisaseentega kasvuhoones. Fotol paremalt teine on koosluseökoloogia professor Mari Moora. Foto: erakogu

Saadud tulemustest järeldus, et taimede elurikkuse mustrite seletamiseks vajame infot ka selle kohta, kus levivad neile sobivad seenpartnerid. Meie üllatuseks olid meid huvitavate AM-seente levikut ja mitmekesisust puudutavad andmed väga lünklikud. Kuna uue põlvkonna sekveneerimisplatvormid lubasid seente molekulaarset määramist mulla- ja juureproovidest oluliselt kiirendada, tuli algelt välja töötada meetodiline baas uuringute teostamiseks, mis päädis AM-seente elurikkuse globaalse andmebaasi loomisega (Öpik jt, 2010). Järgmiseks sammuks sai AM-seente globaalse elurikkuse mustri uuring (Davison jt, 2015), mida hiljem täiendasime (Pärtel jt, 2017; Davison jt, 2018). Leidsime, et paljud seeneliigid on globaalse levikuga, kuid siiski peegeldub ka nende jaotuses ajaloo jälg ning lisasime ka info teiste mikroobsete organismide kohta (Vasar jt, 2022).

AM-seente toel püsib taimekoosluste elurikkus suurem, sest konkurents erinevate taimeliikide vahel on tänu mükoriisale paremini tasakaalustatud (Zobel jt, 2023). Eksperimentaalsetes süsteemides õnnestub küllalt tihti luua olukord, kus seenjuure olemasolu tasakaalustab liikidevahelist konkurentsi, võimendades samal ajal liigisisest konkurentsi. Looduslikes kooslustes tagab sellise mehhanismi töötamine kahtlemata lokaalses skaalas tunduvalt suurema taimeliikide mitmekesisuse, kui seda võiks oodata ilma mükoriisata kooslustes. Ektomükoriisete puude puhul, milleks on ka meie tavalised okaspuud kuusk ja mänd,



Välieksperimendi rajamine kuusiku ökosüsteemis. Uuritakse mükoriisaseente mõju metsa alustaimestiku liikide kasvule ja uuenemisele. Esiplaanil vasakul on molekulaarse ökoloogia professor akadeemik Maarja Öpik ja paremal koosluseökoloogia professor Mari Moora. Foto: erakogu

samuti enamik lehtpuid, võib aga olukord olla vastupidine – mükoriisa parandab nimetatud liikide hakkamasaamist sedavõrd, et kujuneb välja mingite puuliikide lausaline domineerimine.

Meie edasised uurimused on suunatud taimede ja seente kooselu paremale mõistmisele ja seeläbi paremale arusaamisele AM-seente rollist taimepopulatsioonide ja koosluste kujundamisel (Zobel jt, 2024; Moora jt, 2025). Ühtaegu püüame ka kirjeldada AM-seeneliikide ökoloogiat (Davison jt, 2021) ja seenekoosluste struktuuri ning elurikkust kujundavaid mehhanisme (Davison jt, 2024; Hiiesalu jt, 2025).

Kokkuvõtteks – kuidas kujuneb taimekoosluste elurikkus

Klassikaline koosluseökoloogia keskendus pikka aega lokaalsete protsesside uurimisele. Selle põhjal kujunes välja arusaam, kuidas elurikas kooslus toimib ja püsib. Biogeograafia omakorda keskendus elurikkuse globaalsete mustrite seletamisele. Tänu sellele teame näiteks, miks on troopika liigirikkam kui parasvöõde. Samas ei seletanud ökoloogia seda, miks lokaalses skaalas esineb niivõrd suur elurikkuse variatsioon – samas kliimavööndis esinevad kõrvuti looduslikult väga elurikas ja väga eluvaene kooslus.

Oleme elurikkuse seletamisel kasutanud skaalade kombineerimist, seletades suureskaalaliste protsesside kaudu väikeseskaalalisi mustreid. Elurikkuse kujunemine mingis koosluses on evolutsiooniliste ja ajalooliste protsesside, liikide levimise ja kõikvõimalike biotiliste suhete kogutulemus.

Elurikkuse seletamine annab olulist taustainformatsiooni ka elurikkuse kaitsjatele ja looduse majandajatele. Kaitsealuse koosluse seisundi hindamisel tuleks eelkõige kirjeldada tema täielikkust, st kui palju potentsiaalsetest asukatest on realselt kohal. Taimekoosluse taastamisel on vaja teada, kas maastikus on olemas lokaalne liigifond, mis toetaks sobivate liikide saabumist. Kui sellist fondi enam pole, saab kooslusi taastada vaid populatsioonide kunstliku taasasustamise kaudu. Ilma liigifondi kui taustsüsteemi arvesse võtmata ei saa teha kaalukaid prognoose eluslooduse tuleviku kohta.

Meie teiseks eesmärgiks on olnud mikroobidega arvestamine taimede elurikkuse seletamisel. Kaua aega jäid need silmale nähtamatud organismid ökoloogia huviorbiidist täielikult välja. Seoses molekulaarsete meetodite arenemisega tekkis võimalus uurida mikroobide elurikkuse mustreid ja kõrvutada neid makroorganismide mustritega. Meie erihuviks kujunesid mikroskoopilised seened, mis elavad vastastikku kasulikus suhtes taimejuurtega. Kuivõrd mõjutavad sellised seened taimekoosluste struktuuri ja elurikkust, on paljuski veel lahtine.

Teame vähe ka sellest, millisel määral mõjutab inimtegevuse surve mükoriisa-seente populatsioone. Praeguseks on kirjeldatud olukordi, kus seenekooslused vaesustuvad. Sellisel juhul võib kujuneda olukord, kus taim ei leia omale sobivat

seenpartnerit. On ka vastupidiseid näiteid – inimese poolt sihipäraselt ümber asustatud taimeliigid võivad tänu nendele kaasa pandud mükoriisale tunda ennast uues elukohas liigagi turvaliselt, levida kontrollimatult ja oluliselt muuta kohalikku loodust.

Järgmise sammuna koosluste ökoloogias tuleks ühendada nn klassikaline ökoloogia, mis on välja kujunenud makroorganismide uurimise põhjal, ja nüüdisaegne mikroobiökoloogia. On ju taimed ja loomad oma olemuselt holobiondid – süsteemid, mis koosnevad makroorganismist ja sellega assotsieerunud mikroobidest. Ehitades nüüdisaegse ökoloogia üles holobiontide ökoloogiana, aitab see meil näha taimekoosluste ja ökosüsteemide ajaloolist kujunemist, tänapäevast toimimist ja tuleviku protsesse täiesti uue nurga alt. Paljulubavaid arengusuundi näeme muuhulgas mitte ainult ökoloogias endas, vaid ka rakenduslikes tegevustes, nagu seda on põllumajandus (Niinemets, Zobel, 2025) ja meditsiin (Pärtel, 2026).



Laelatu puisniit Lääne-Eestis paistab silma oma erakordse väikeseskaalalise liigirikkusega – ühelt ruutmeetrilt on leitud üle 70 soontaimeliigi. Sellise ebaharilikult kõrge elurikkuse seletamine on koosluseökoloogiale paras proovikivi. Fotol külastavad niitu 2008. aastal (vasakult) taimeökoloogia professor Bryan Foster Ameerika Ühendriikidest, Martin Zobel ning Tartu Ülikooli botaanikaprofessor Meelis Pärtel.
Foto: erakogu

VIITED

- Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M. jt. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(8), 468–478.
- 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.
- Chesson, P. 2018. Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of Ecology*, 106(5), 1773–1794.
- Davison, J., Gerz, M., Hiiesalu, I., Moora, M., Semchenko, M., Zobel, M. 2024. Niche types and community assembly. *Ecology Letters*, 27(1):e14327.
- Davison, J., Moora, M., Semchenko, M., Adenan, S. B., Ahmed, T., Akhmetzhanova, A. A. jt. 2021. Temperature and pH define the realised niche space of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 231(2), 763–776.
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bâ, A. jt. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349(6251), 970–973.
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Ainsaar, L., Ducousso, M., Hiiesalu, I. jt. 2018. Microbial island biogeography: isolation shapes the life history characteristics but not diversity of root-symbiotic fungal communities. *Isme Journal*, 12(9), 2211–2224.
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. jt. 2014. Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science*, 344(6181), 296–299.
- Grime, J. P., Mackey, J. M. L., Hillier, S. H., Read, D. J. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 328(6129), 420–422.
- Hiiesalu, I., Doležal, J., Moora, M., Öpik, M., Pärtel, J., Vahter, T. jt. 2025. Latitudinal and Elevational Trends in Arbuscular Mycorrhizal Community Niche Structure. *Ecology Letters*, 28(11):e70241.
- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Kuper, W., Kreft, H. jt. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*, 32(7), 1107–1116.
- Margulis, L. 1991. Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis. – Margulis, L., Fester, R. (eds). *Symbiogenesis and Symbiontism*. Cambridge: MIT Press, 1–14.

Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B. jt. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10(4), 315–331.

Moora, M., Davison, J., Kohout, P., Zobel, M. 2025. The importance of the plant mycorrhizal collaboration niche across scales. *Nature Reviews Biodiversity*, 1(4), 262–273.

Moora, M., Öpik, M., Sen, R., Zobel, M. 2004. Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology*, 18, 554–562.

Niinemets, Ü., Zobel, M. 2025. Ecological intensification index: reducing global footprint of agriculture. *Trends in Plant Science*, 30(4), 373–381.

Pärtel, M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83, 2361–2366.

Pärtel, M., Degtjarenko, P., Davison, J., Helm, A., Jõks, M., Kõljalg, U., Kook, E., Mander, Ü., Niinemets, Ü., Org, E., Peet, A., Tillmann, V., Vasar, M., Voor, T., Võsaste, M., Zárate Martínez, O., Zobel, M. 2026. Urban soil Gammaproteobacteria diversity, shaped by biodiverse land use, predicts a lower risk of developing allergy in children. *Urban Forestry & Urban Greening* 122: 129514, <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2026.129514>

Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., van der Maarel, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, 75(1), 111–117.

Pärtel, M., Tamme, R., Carmona, C. P., Riibak, K., Moora, M., Bennett, J. A. jt. 2025. Global impoverishment of natural vegetation revealed by dark diversity. *Nature*, 641(8064), 917–924.

Pärtel, M., Öpik, M., Moora, M., Tedersoo, L., Szava-Kovats, R., Rosendahl, S. jt. 2017. Historical biome distribution and recent human disturbance shape the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 216(1), 227–238.

Ricklefs, R. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.

Ronk, A., Szava-Kovats, R., Zobel, M., Pärtel, M. 2017. Observed and dark diversity of alien plant species in Europe: estimating future invasion risk. *Biodiversity and Conservation*, 26(4), 899–916.

Zobel, M. 1992. Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 65, 314–320.

Zobel, M., Koorem, K., Moora, M., Semchenko, M., Davison, J. 2024. Symbiont plasticity as a driver of plant success. *New Phytologist*, 241(6), 2340–2352.

Zobel, M., Moora, M., Pärtel, M., Semchenko, M., Tedersoo, L., Öpik, M. jt. 2023. The multiscale feedback theory of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(2), 171–182.

Zobel, M., Otto, R., Laanisto, L., Naranjo-Cigala, A., Partel, M., Fernandez-Palacios, J. M. 2011. The formation of species pools: historical habitat abundance affects current local diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 251–259.

Taylor, D. R., Aarssen, L. W., Loehle, C. 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 58, 239–250.

Tedersoo, L., Bahram, M., Zobel, M. 2020. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480), 867–+.

Vasar, M., Davison, J., Sepp, S. K., Mucina, L., Oja, J., Al-Quraishy, S. jt. 2022. Global soil microbiomes: A new frontline of biome-ecology research. *Global Ecology and Biogeography*, 31(6), 1120–1132.

Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Beausejour, R., Brown, C. D. jt. 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(48), 19456–19459.

Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M. jt. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystem distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*, 188, 223– 241.



Martin Zobel

Foto: Erlend Štaub

Sündinud 25. veebruaril 1957 Tallinnas

1975 Tallinna 1. Keskkool (praegu Gustav Adolfi Gümnaasium)

1980 Tartu Ülikool, bioloog

1984 Tartu Ülikool, bioloogiakandidaat (vastab PhD-le)

Töötanud Tartu Ülikoolis erinevatel ametikohtadel, alates 1992 taimeökoloogia professor, alates 2026 emeriitprofessor

1996 uurija Uppsala Ülikoolis

1999 külalisprofessor Kopenhaageni Ülikoolis

2010 Eesti Teaduste Akadeemia liige

2026 EMBO (European Molecular Biology Organization) liige

2007–2011 International Association for Vegetation Science asepresident

2000–2004 Ecography peatoimetaja

2005–2006 Restoration Ecology toimetaja

2007–2022 Journal of Vegetation Science toimetaja

Professor Martin Zobel on Eesti taimeteaduse ja ökoloogia valdkonna silmapaistvaim teadlane, kelle elutöö tulemusena on Eesti ökoloogiakoolkond saavutanud suure rahvusvahelise tunnustuse. Zobel kaitses teaduskraadi Tartu Ülikoolis

1984. aastal professor akadeemik Hans-Voldemar Trassi juhendamisel, keskendudes Eesti loopealsete taimekoosluste ökoloogiaale. Tema järgnev teaduslik tegevus on keskendunud taimeliikide kooseksisteerimise mehhanismidele, liigirikkuse kujunemisele ja poollooduslike koosluste dünaamikale. Zobelilt poolt arendatud liigifondi kontseptsioon on oluliselt mõjutanud ökoloogilise teooria arengut globaalses teadusruumis. Zobel on tuntud kui teadlane, kes ei pelga esitada uusi ja julgeid teooriaid. Tema käsitus taimede ja nende mikroobsete partnerite – eelkõige mükoriisaseente – koosmõjust on avanud uusi vaatenurki taimekoosluste mõistmisel. Ta on üks esimesi, kes rakendas molekulaarseid meetodeid mükoriisaseente uurimisel koosluste tasandil, sidudes mikrobioloogia ja klassikalise taimeteaduse.