

TEADUSMÕTE EESTIS (VI)
ELU- JA MAATEADUSED

Erast Parmasto, Agu Laisk, Dimitri Kaljo
(vastutavad toimetajad)

Helle-Liis Help, Siiri Jakobson, Ülle Rebo, Galina Varlamova

ISSN 1736-5015
ISBN 978-9949-21-823-3 (pdf)

© EESTI TEADUSTE AKADEEMIA

TAIMEKOOSLUSTE MITMEKESISUS – MUSTRID JA MEHCHANISMID

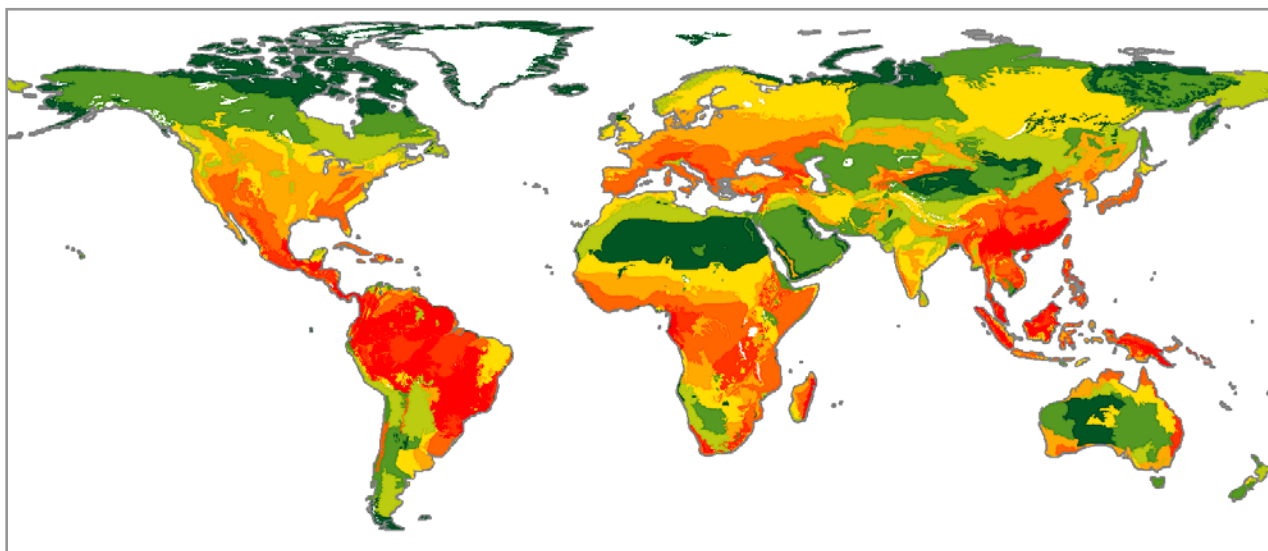
Martin Zobel, Meelis Pärtel

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

PILGUHEIT MITMEKESISUSE LOODUSLIKULE VARIEERUMISELE

Looduslikud taimekooslused erinevad üksteisest nii oma ülesehituse kui ka liigilise koosseisu poolest. Kooslused võivad olla bioloogiliselt mitmekesised, s.t koosneda paljudest liikidest (või ka genotüüpidest, funktsionaalsetest tüüpidest), kuid samas esineb suhteliselt ühetaolisi kooslusi. Mitmekesisus on eelkõige kvantitatiivne näitaja, mis iseloomustab liikide hulka ja biomassi või isendite arvu jaotust liikide vahel. Samas võib mitmekesisust iseloomustada ka kvalitatiivselt kindlate liikide esinemise või puudumise kaudu. Mitmekesisus on ise küll koosluse struktuurne karakteristik, kuid tal on ka sügav funktsionaalne sisu. Nimelt sõltub taimekoosluse arenemine ja funktsioneerimine suuresti tema liigilisest mitmekesisusest.

Taimekoosluste globaalne variatsioon on üldjoontes suhteliselt hästi teada – mitmekesisus kasvab poolustelt ekvaatori suunas, geoloogiliselt nooremalt aladelt vanemate suunas, samas kui absoluutse kõrguse kasvades kaasneb tavaliselt mitmekesisuse vähenemine (Gaston 2000; Kier jt 2005) (joonis 1). Üldiselt aktsepteeritud ja õpikuteski korduva teadmise kohaselt on liigirikkus maksimaalne keskmise produktiivsusega aladel ning kahaneb nii äärmuslikult väheviljaka kui ka maksimaalselt viljaka keskkonna suunas (Grime 2001). Viimased andmed näitavad aga, et see üldiseks peetud seos kehtib pigem parasvöötme tingimustes, samas kui troopika aladel kasvab liigirikkus piki produktiivsugradienti (Zobel, Pärtel 2008).



Joonis 1.

Taimede liigirikkuse jaotus maailmas (roheline toon indikeerib madalat ja punane toon kõrget liigirikkust). Kier jt (2005) järgi.

Taimekoosluste mitmekesisuse varieerumine seoses mulla pH-ga on samuti piirkonniti erinev – kui parasvöötme Euraasias taimede liigirikkus reeglina kasvab koos mulla pH tõusuga, siis troopika puhul on see seos tihti vastupidine (Pärtel 2002). Globaalsed kontrastid võivad üldjoontes olla küllalt suured – kui näiteks tundras on tõenäoline leida ühelt hektarilt 10 soontaimeliiki, siis troopilise vihmametsa hektarilt on mõnikord raske leida kaht sama liiki puud ja kogu taimede liigirikkus küündib tuhandeni.

Eesti moodustab maailma taimkattest vaid imepiksese killukese, kuid ka selle piiratud valimi raames hakkab silma taimekoosluste mitmekesisuse erakordselt suur varieerumine. Juba Eesti taimekoosluste kirjelduste (Krall jt 1980; Lõhmus 2004; Paal 1997) pealiskaudnegi lugemine näitab, et taimekoosluste mitmekesisus erineb mitu korda. Detailidesse süvenedes selgub, et Eesti-sisene kontrast on täiesti võrreldav globaalsega. Kui näiteks kanarbikunõmmel leiame ruutmeetritl mõnel juhul ainult 2 liiki, siis lubjarikkal mullal levivate puisniitude puhul võib ühel ruutmeetril kasvada üle 70 soontaimeliigi (Zobel, Liira 1997).

Hoolimata sellest, kas töö toimub globaalsel või lokaalsel skaalal, on taimekoosluste uurijad ühesuguse väljakutse ees – anda selgitus, miks taimekoosluste mitmekesisus nii tugevasti varieerub. Miks 'mahub' ühte kooslusse vaid väike hulk liike, samas kui teiste puhul on mitmekesisus tohutu? Mida tähendab selline erinevus funktsionaalselt? Milline roll on siin loodusel ja milline inimesel?

LIIGIRIKKUST SELGITAVAD TEOORIAD

Taimede mitmekesisuse globaalse varieerumise põhjused on biogeograafias põhjalikult läbi analüüsitud (Mittelbach jt 2007). Taimeliikide mitmekesisus mingis bioomis (ökosüsteemide tüübis) või regioonis on positiivses seoses vastava piirkonna geograafilise ulatuse ja geoloogilise vanusega, aga olulist rolli mängivad ka muud mehhanismid, alates seosest keskmise temperatuuri ja mutatsioonide sageduse vahel ning lõpetades geo-

graafilise isolatsiooniga. Samas käsitlevad biogeograafilised selgitused suurt ruumiskaalat, keskendudes tervetele ökoregioonidele ja vöönditele. Ökoloogia töötab seevastu põhiliselt hoopis väikesemal skaalal ning võrdleb omavahel taimekooslusi ja ökosüsteeme ühe bioomi või regiooni piires. Seetõttu ei ole biogeograafias kasutatavad selgitused ökoloogiasse otseselt üle kantavad, ehkki ühiseid jooni leidub.

Ökoloogias on välja töötatud mitmed liikide koeksisteerimise teooriad, mis selgitavad väikesemaskaalalise liigirikkuse varieerumist. Need teooriad baseeruvad valdavalt ökoloogiliste seoste analüüsil ühe taimekoosluse või ökosüsteemi piires. Esimese grupi moodustavad TASAKAALULISED TEOORIAD, mis eeldavad keskkonna muutumatust ajas. Populaarsemate, juba klassikalisteks kujunenud tasakaaluliste teooriate seas võib eelkõige nimetada kahte. Tilmani (1982; 1986) selgituse kohaselt on taimeliikide rahulikuks ja pikaajaliseks kooseluks vaja vähendada konkurentsi liikide vahel. Seda saab teha nõudluste diferentseerumise kaudu – erinevate ressursside kasutamine vähendab konkurentsi ning lubab paljuliigiliste koosluste teket ja püsimist. Selle õpetuse kohaselt on liigirikkuse varieerumise taga konkurentsisuhete erinev intensiivsus, mis omakorda sõltub ressursside hulgast ökosüsteemides. Ressursside defitsiit suurendab konkurentsi ja seega potentsiaalselt vähendab liigirikust osa liikide konkurentse väljatõrjumise tulemusena. Viimane on aga seda nõrgem, mida erinevamad on üksteisest koos esinevad liigid. Grime'i (1979) järgi laabub taimede kooselu paremini mõõduka stressi (näiteks mõõdukas toitelementide defitsiit) tingimustes. Seal on konkurents nõrgem tänu sellele, et taimede võitlus seostub eelkõige ebasoodsa eluta keskkonnaga. Järelikult on ka liigirikkus suurim mõõduka stressi tingimustes. Klassikalised MITTETASAKAALULISED TEOORIAD seevastu eeldavad, et keskkond muutub ajas pidevalt (Huston 1994; Chesson 1986). Tänu keskkonna dünaamilisusele on ühel ajahetkel edukam üks liik, järgmisel teine jne, mistõttu ükski neist ei saavuta konkrentsis otsustavat edu ning lõppkokkuvõttes osutub võimali-

kuks paljude liikide kooselu. Liigirikkus on tihti peale suurim mõõduka häirimise (väliste faktorite mõju, mis põhjustab taimeisendite biomassi kadu või surma) tingimustes, samas kui häirimiste ja dünaamika puudumine võib viia mõne taimeliigi domineerimiseni, liiga sagedased häiringud suruvad aga alla paljude taimeliikide uuenemise.

Tasakaalulisi ja mittetasakaalulisi teooriaid on edasi arendatud paljude autorite töödes, ülevaatliku vahekokkuvõtte kooseksisteerimise teooriate kohta pakub Chesson (2000). Väga paljus on kooseksisteerimise teooriate areng viimase kümneni jooksul olnud seotud matemaatiliste mudelite ehitamise ja uurimisega. Uuemaks suundumuseks on taimekoosluse mitmekesisuse sidumine heterotroofsete organismide mõjuga, olgu need siis imetajad, linnud, putukad või koguni mikroobid. Kuigi fookuses on taimede mitmekesisus, ei saa selle varieerumist ilmselt seletada ainult taimedest lähtudes. Näiteks ilmneb viimase aja töödest, et kindlad taimeliigid kas soodustavad teatavate mullamikroobide paljunemist või siis just suruvad neid alla ning sellest sõltub lõppkokkuvõttes taimekoosluse enda koosseis ja struktuur (Bever jt 2010). Seega võib taimede mitmekesisuse mustri selgitus, vähemalt teatavates piirides, tulla sealt, kust seda oodatagi ei osata – mikrobiökoloogiast.

UUTE SELGITUSTE POOLE

Liikide kooseksisteerimise eelkirjeldatud teooriad on elegantsed ja hästi läbi töötatud. Nende viga aga on paraku selles, et nad vaatlevad liigirikkkuse mehhanisme liiga kitsalt. Esiteks piirduakse mõne kuni mõnesaja aastase ajaskaalaga, samas kui taimekooslused on suures osas tunduvalt vanemad, kõnelemata taimeliikidest. Teiseks piirduakse ruumiskaalaga, mis enam-vähem vastab indiviidide mõõtmetele. Sellisel skaalal on tõepoolest sobilik uurida interaktsioone liikide vahel, aga näiteks ajalooliste protsesside mõistmiseks on see täiesti ebasobiv. Kolmandaks eeldatakse, et peamine ökoloogiline suhe, millest taimede kooselu sõltub, on taimevaheline konkurents.

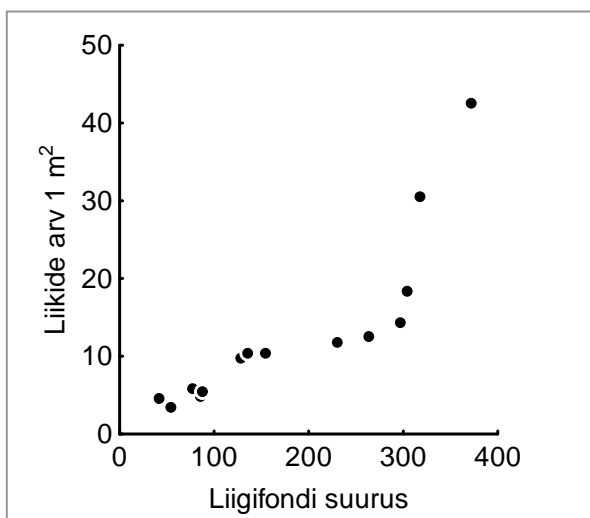
Sisuliselt on liigirikkkust selgitava teooria puhul tegemist olukorraga, kus biogeograafia käsitleb bioomide ja regioonide liigirikkkuse mustrit suureskaalalistele protsessidele (liigiteke, migratsioon) toetudes. Ökoloogia teooria aga selgitab lokaalset liigirikkkuse variatsiooni taimevaheliste ökoloogiliste seoste kaudu. Paraku puudub side läheneemisviiside vahel. Viimane on aga ilmselgelt oluline, sest liikidevahelised interaktsioonid ühe süsteemi piires sõltuvad ju samuti suureskaalalistest protsessidest – näiteks sellest, millised liigid üldse on antud piirkonda ja konkreetseesse kooslusesse jõudnud.

Nii mõneski 20. sajandi algupoole ja keskpaiga monograafias on liigilise lokaalse mitmekesisuse probleemile lähenetud geograafilis-ajaloolisest vaatepunktist. Esimeseks laiemat kõlapinda leidnud väljakutseks klassikalistele liigirikkkust seletavatele teooriatele oli aga kindlasti Ricklefsi (1987) artikkel. Selles rõhutati vajadust vaadelda liigirikkkust mitte ainult ühe koosluse kontekstis, vaid uurida ka seda, kust liigid pärinevad ning kuidas nad on kohale jõudnud. Sama ideed arendasid edasi Hodgson (1987) ning Taylor jt (1990). Need autorid tõid ökoloogiateooriasse termini “liigifondi hüpotees” ning väitsid, et lokaalse liigirikkkuse varieerumise peamine määraja on olemasoleva liigifondi suurus. Viimase all mõistetakse antud tingimustele kohastunud ning piirkonnas ‘kättesaadavat’ liikide hulka. Mingis koosluses kasvavad liigid ei ole ju reeglina evolutsioneerunud mitte praegusajal vaadeldavas kasvukohas, vaid hoopis kuskil mujal ning migreerunud praegusesse kasvukohta aastatuhandete või isegi miljonite jooksul. Zobel (1992) ja Eriksson (1993) püüdsid üldistatult esitada 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 sees. Järgnevad uurimused on üha selgemalt näidanud, et liigid kannavad endas ‘ajaloo jälge’, s.t nende kohastumused vastavad üldiselt tingimustele, mis valitsesid kunagistes liigitekke tsentrites (Wiens jt

2010). Seetõttu peegeldab nüüdisaegne taimede mitmekesisuse muster eelkõige migratsiooni ehk liikide kohalejõudmise ajalugu ning kohalike tingimuste vastavust kunagiste liigitekke tsentrite tingimustele. Teisisõnu väljendub kohalikus taimkattes tugev ajalooline mõju. Kindlasti on lokaalsed ökoloogilised seosed samuti olulised, eriti mis puutub taimekoosluste reageerimist muutuvatele keskkonnatingimustele. Suuremas plaanis jääb lokaalsete protsesside mõju aga vähem oluliseks.

KAS LIIKIDE ARV RUUTMEETRIL SÕLTUB LIIKIDE ARVUST REGIOONIS?

Küsimus ise on lihtne, aga selle uurimine pole sugugi triviaalne, sest väikese- ja suureskaalaline liigirikkus pole juba definitsiooni järgi sõltumatud. Samuti tohib võrrelda ainult selliste liikide arvu, mis potentsiaalselt võiksid asustada samu, sarnase ökoloogiaga elupaiku. Vastava otsustuse tegemine eeldab aga massilise informatsiooni olemasolu liikide ökoloogiliste nõudluste kohta. Eksisteerib siiski teatavaid statistilisi võtteid, kuidas nimetatud



Joonis 2.

Taimede liikide arv 1 m² Eesti erinevates taimekooslustes on seotud liigifondi suurusega – liikide hulgaga Eesti flooras, mille elupaiga eelistused sobivad vastavate keskkonnatingimustega. Pärtel jt (1996) järgi.

seose tugevust uurida. Juhul, kui olulist seost õnnestuks näidata, oleks see oluliseks argumendiks liigifondi teooria kasuks. Selle järgi ei sõltu koosluste liikide arv ja koosseis mitte ainult lühiajalistest väikeseskaalalistest ökoloogilistest interaktsioonidest (nagu näiteks konkurents isendite ja liikide vahel), vaid ka piirkonna liigifondist. Viimane omakorda sõltub evolutsioonilistest protsessidest minevikus, taimkatte ajaloost ja liikide levimisvõimest. Esimesed lahendused, mille abil tõestati empiiriline seos erineval ruumiskaalal mõõdetud liigirikkkuste vahel, ilmusid Tartu Ülikooli uurimisgrupi töös (Pärtel jt 1996). Analüüsiti Eesti taimekooslusi ja leiti, et taimekoosluste väikeseskaalalise liigirikkkuse (näiteks mõõdetuna ühel ruutmeetril) peamine määraja on ökoloogiliselt sobivate liikide olemasolu Eesti regionaalses flooras (joonis 2) – nii kummaline kui see esmapilgul ka ei näi.

Seega, loopealsete taimekooslused on liigirikkad mitte seetõttu, et näiteks niiskuse defitsiit mullas pärsib konkurentsi ja seetõttu saab rohkem taime-liike rahulikult külge külje kõrval elada, vaid esmajoones ajaloolis-bio-geograafilistel põhjustel. Pärast jääaja lõppu oli meile Lõuna- ja Ida-Euroopa ning Väike-Aasia refuugiumitest migreerunud palju valguslembeseid ja lubjarikkale mullale kohastunud taime-liike. Käesolevaks ajaks on analoogilisi töid, kus vaadeldakse ajaloo mõju taimekooslusele, publitseeritud rohkem (Brewer jt 2003; Harrison, Grace 2007), kuid tihti jääb uurimisi piiravaks teguriks liikide ökoloogia kohta käiva informatsiooni vähesus.

KAS ÖKOLOOGILISED INTERAKTSIOONID ON TÄHTSAD?

Eelnevast nähtub, et ühe konkreetse taimekoosluse liigiline koosseis sõltub sellest, kui palju on regionaalses flooras vastavate kohastumustega liike ja milline on nende levimisvõime. Mis aga juhtub siis, kui nad tänu oma kohastumustele, osalt ka juhuse tahtel, jõuavad sobivasse kasvukohta? On ilmne, et kohapeal puutuvad nad kokku erinevate organismidega ning liigi lõplik koosluses püsijäämine sõltub interaktsioonidest organismide vahel.

Senine liikide koeksisteerimise teooria on valdavalt tegelnud konkurentsi uurimisega, pidades just seda peamiseks kooslust struktureerivaks protsessiks. Konkurents on interaktsioon, kus toimub "võitlus" ühise ressursi pärast ning kannatavad tegelikult mõlemad osapooled. Samas toimivad taimekoosluses lisaks konkurentsile ka mitmed muud interaktsioonid. Näiteks on viimastel aastatel pööratud suurt tähelepanu taime ja seene vastastikku kasuliku kooselu vormile – seenjuurele ehk mükoriisale. Grime ja kaasautorid (Grime jt 1987) näitasid oma teedrajas uurimuses, et kasvuhoonesse rajatud mudelkooslustes võib taimede kooselu oluliselt sõltuda mükoriisast. Nimetatud katses soodustas seenjuure olemasolu suhteliselt rohkem neid taimeliike, mis muidu jääksid konkurentsivõitluses teistele alla. Mükoriisa toel püsib ka koosluste liigirikkus suurem, sest konkurents erinevate taimeliikide vahel on tänu sümbioosile paremini tasakaalustatud. Sellest alates on läbi viidud palju eksperimentaalseid uurimusi, kus selgitatakse seenjuure rolli taimedevahelistes interaktsioonides ning selle kaudu looduslikes taimekooslustes (Moorra, Zobel 2010).

Küllalt tihti õnnestub eksperimentides luua olukord, kus seenjuure olemasolu tasakaalustab liikidevahelist konkurentsi, võimendades samal ajal liigisisest konkurentsi. Looduslikes kooslustes tagab sellise mehhanismi "töötamine" kahtlemata tunduvalt suurema taimeliikide mitmekesisuse, kui seda võiks oodata ilma mükoriisata kooslustes. Tugeva liigisisese konkurentsi tõttu surutakse alla oma liigikaaslasi, samas kui konkurents eri taimeliikide vahel on nõrgem. Nii saab võimalikuks liigirikka taimekoosluse püsimine pikema aja vältel.

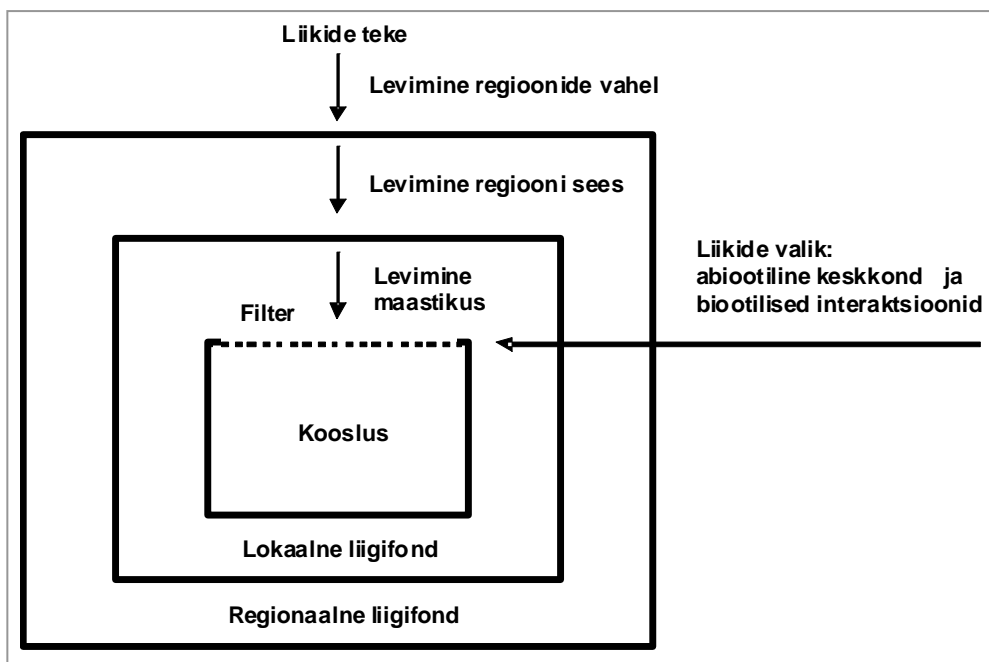
Mükoriisa on vaid üks näide sellest, kuidas ökoloogilised interaktsioonid kujundavad taimede kooselu. Tegelikult mängivad väga suurt rolli igasugused interaktsioonid taimede ja (ka patogeensete) mikroobsete organismide vahel (Bever jt 2010). Loomulikult on oluline osa ka taimede ja rohusööjate vahelistel interaktsioonidel (Hillebrand jt 2007), olgu viimasteks kas imetajad või putukad. Taimed küll enamasti konkureerivad pii-

ratud ressursside pärast, nagu valgus või mineraaltoitained, siiski esineb looduses ka selliseid suhteid, kus ühe taimeliigi olemasolu soodustab teise kasvu ja paljunemist (Brooker jt 2008). Taimekoosluse puhul on tegemist keeruka suhtevõrgustikuga, mille kõik detailid pole veel kaugeltki selged.

KOKKUVÕTTEKS: KUIDAS TAIMEKOOSLUSED KUJUNEVAD?

Niinimetatud klassikalised koeksisteerimise teooriad käsitlevad olukordi, kus mingi konkreetne protsess, näiteks taimedevaheline konkurents, kujundab taimekoosluse struktuuri ja mitmekesisust. Taolised selgitused on antud aja- ja ruumiskaalal kindlasti õiged ja vajalikud. Samas sõltub igasuguste ökoloogiliste interaktsioonide iseloom, olgu see konkurents, sümbioos või herbivooria (suhe taime ja rohusööja vahel), ikkagi sellest, millised konkreetset taimeliikide, seene- ja loomaliigid antud koosluses toimivad. Piltlikult võiks klassikalist liikide koeksisteerimise teooriat võrrelda isoleeritud süsteemide uurimisega termodünaamikas, samas kui kooslused ja ökosüsteemid tegelikult sarnanevad pigem avatud süsteemidega. Liigifondi teooria pakub palju üldisema selgituse, lähtudes seisukohast, et ökoloogiliste süsteemide funktsioneerimise määrab esmajoonel asjaolu, millised konkreetset liigid antud süsteemi kohale jõuavad. Seetõttu on taimekoosluste kujunemist just sellisteks, nagu nad tänapäeval on, võimalik mõista vaid juhul, kui arvestatakse ühtlasi ka suureskaalalisi ja pikaajalisi protsesse. Viimati nimetatute näiteks võib tuua liigitekke, migratsiooni mandrite ja regioonide vahel, samuti ka liikide liikumise koosluste vahel ja konkreetse koosluse piires. Liigifondi teooria väidab, et bioloogilise mitmekesisuse määr mingis koosluses on evolutsiooniliste ja ajaloolistest protsesside, liikide levimise ja kõikvõimalike interaktsioonide mõjude kogutulemus (joonis 3).

Kooslused ei kujuta endast isoleeritud süsteeme, populatsioonide ja koosluste säilimiseks on vaja asustatud elupaikade võrgustikku – metakooslust. Liigirikkuse uurimise tulemused kannavad olulist sõnumit ka looduse kaitsjatele ja majandajatele.



Joonis 3.
Taimekoosluse kujunemist mõjutavad protsessid. Zobel (1997) järgi, lihtsustatult.

Nii näiteks on looduskaitsealade planeerimisel väga oluline võtta arvesse koosluste mosaiiki maastikes. Vastasel juhul võivad väikesed lokaalpopulatsioonid hakata kaduma ning kogu koosluse liigirikkus väheneb pöördumatult (Krauss jt 2010). Väärtusliku taimekoosluse, näiteks puisniidu või loopealse taastamisel on vaja teada, kas maastikus on olemas lokaalne liigifond, mis toetaks liikide saabumist taastatavasse kooslusse. Kui sellist fondi enam pole, saab kooslusi taastada vaid populatsioonide kunstliku taasasustamise kaudu. Ilma liigifondi kui taustsüsteemi arvesse võtmata ei saa teha kaalukaid prognoose looduse käitumise kohta. Täiesti läbi uurimata on küsimus, kas inimtegevuse surve ja loodusmaastike fragmenteerumine mõjutab mikroobsete organismide populatsioone. Näiteks, kogemused suurte kaevandusala- de rekultiveerimisel kinnitavad, et seenespooride puudumine võib vähemalt mõnel juhul takistada mükoriisa arengut ja seeläbi ka rikutud alade asustamist taimede poolt (Smith, Read 2008). Analooigne olukord võib valitseda haruldaste tai-

meliikide puhul, kus populatsiooni võib piirata vajaliku seensümbiondi puudumine. Uurimist vajavate küsimuste ring on lai ning lisaks fundamentaalsetele teadmistele looduse kohta võib teadus anda vastuseid ka küsimusele, kuidas oleks optimaalne loodusega ringi käia nii, et negatiivne mõju mitmekesisusele oleks minimaalne ning aladel, kus mitmekesisus on hävinud, oleks võimalik seda taastada.

VIITED

Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M. C., Stock, W. D., Tibbett, M., Zobel, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 25, 468-478.

Brewer, S. W., Rejmanek, M., Webb, M. A. H., Fine, P. V. A. 2003. Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *J. Biogeogr.*, 30, 1669-1688.

- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielborger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J. Ecol.*, 96, 18-34.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.*, 31, 343-366.
- Chesson, P. L. 1986. Environmental variability and the coexistence of species. Diamond, J. (ed). *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 240-256.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68, 371-374.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley, Chichester.
- Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. J. Wiley, Chichester.
- 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, 420-422.
- Harrison, S., Grace, J. B. 2007. Biogeographic affinity helps explain productivity-richness relationships at regional and local scales. *Am. Naturalist*, 170, S5-S15.
- Hillebrand, H., Gruner, D. S., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Elser, J. J., Harpole, W. S., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., Smith, J. E. 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 104, 10904-10909.
- Hodgson, J. G. 1987. Why do so few plant species exploit productive habitats? An investigation into cytology, plant strategies and abundance within a local flora. *Funct. Ecol.*, 1, 243-250.
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Kuper, W., Kreft, H., Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *J. Biogeogr.* 32, 1107-1116.
- Krall, H., Pork, K., Aug, H., Püss, Ö., Rooma, I., Teras, T. 1980. Eesti NSV looduslike rohumaaade tüübid ja tähtsamad taimekooslused. Eesti NSV Põllumajandusministeeriumi Informatsiooni ja Juurutamise Valitsus, Tallinn.
- Krauss J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Ockinger, E., Partel, M., Pino, J., Poyry, J., Raatikainen, K. M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol. Lett.*, 13, 597-605.
- Lõhmus, E. 2004. Eesti metsakasvukohatüübid. 2. Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., Mccune, A. R., Mcdade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecol. Lett.*, 10, 315-331.
- Moor, M., Zobel, M. 2010. Arbuscular mycorrhizae and plant-plant interactions. Pugnaire, F. I. (ed). *Positive plant interactions and community dynamics*. CRC Press, London, 79-98.
- Paal, J. 1997. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. KKM Info- ja Tehnokeskus, Tallinn.

- Pärtel, M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83, 2361-2366.
- 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, 111-117.
- Ricklefs, R. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167-171.
- Smith, S. E., Read, D. J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3. Academic Press, Amsterdam.
- Zobel, K., Liira, J. 1997. A scale-independent approach to the richness vs biomass relationship in ground-layer plant communities. *Oikos*, 80, 325-332.
- Zobel, M. 1992. Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 65, 314-320.
- Zobel, M., Pärtel, M. 2008. What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecol. Biogeogr.*, 17, 679-684.
- 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.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. Diamond, J. (ed). *Community Ecology*. Harper, Row, New York, 344-380.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Dam-schen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.*, 13, 1310-1324.