



TEADUSMÕTE EESTIS (VI)
ELU- JA MAATEADUSED

TALLINN 2011

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

Facta non solum verba

SISUKORD

ELUTEADUSED

Saateks	
<i>Erast Parmasto</i>	6
Looduskaitsebioloogia – aimu ja otsuse vahel	
<i>Asko Lõhmus</i>	9
Elurikkuse informaatika	
<i>Urmas Kõljalg, Kessy Abarenkov</i>	17
Taimekoosluste mitmekesisus – mustrid ja mehhanismid	
<i>Martin Zobel, Meelis Pärtel</i>	27
Mükoriisaseente elurikkuse uuringud Eestis	
<i>Leho Tedersoo, Triin Naadel, Maarja Öpik, Ivika Ostonen</i>	35
Seenesüstemaatika aastatuhandete vahetuse eel ja järel	
<i>Kadri Põldmaa</i>	43
Evolutsiooniline putukaökoloogia fülogeneetiliseks lähenemiseks valmis	
<i>Toomas Tammaru</i>	49
Usun, et mõistan	
<i>Agu Laisk</i>	57
Klorofüll – füüsikat ja bioloogiat ühendav molekul	
<i>Arvi Freiberg</i>	73
Koolipoisist ökofüsioloogiks	
<i>Ülo Niinemets</i>	85

MAATEADUSED

Saateks	
<i>Dimitri Kaljo</i>	94
Mikropaleontoloogia ja biostratigraafia rollist ning ühest tähendusrikkast leiust Eestis	
<i>Tõnu Meidla, Jaak Nõlvak, Oive Tinn</i>	97
Siluri selgroogsed – ühe rühma arengulugu	
<i>Tiiu Märss</i>	117
Selgroogsete evolutsiooni kivistunud tõendeid Devoni ladestust	
<i>Elga Mark-Kurik</i>	125
Isotoobid Eesti aluspõhja uurimisel: kemostratigraafia ja keskkond	
<i>Dimitri Kaljo, Tõnu Martma</i>	133
Vulkaanilised kihid Eesti aluspõhjas ja nende kasutamine stratigraafias	
<i>Tarmo Kiipli, Toivo Kallaste</i>	141
Hoovused ja sette kivimid Ordoviitsiumi ja Vara-Siluri Balti basseinis	
<i>Enli Kiipli, Toivo Kallaste, Tarmo Kiipli</i>	145
Seismo-akustiline pidevsondeerimine – meetod, mis tõi murrangu Eestit naabermaadest lahutava Läänemere alade geoloogilistesse uuringutesse	
<i>Igor Tuuling</i>	151
Viimase Skandinaavia jäätumise dünaamika Läänemerest kagus	
<i>Volli Kalm, Aleksandr Gorchach, Katrin Lasberg, Katrin Kalla</i>	161
Mulla orgaaniline süsinik	
<i>Raimo Kölli</i>	169
Isotoop-paleoklimatoloogia	
<i>Rein Vaikmäe, Enn Kaup, Tõnu Martma</i>	177
Geograafia: kirjeldavatest uurimistest analüüsiva teaduseni.	
Ülevaade geograafia-alastest uurimistöödest Eestis	
<i>Ülo Mander, Rein Ahas</i>	185
Autoritest	196

ELUTEADUSED

SAATEKS

Eesti Teaduste Akadeemia ülevaadete sari TEADUSMÕTE EESTIS on ilmumas juba üheteistkümnendat kalendriaastat. Üllitatud kõited pole ühesugused, nagu pole ka nendes trükitud kirjutiste autorid. Käesolevas väljaandes ei taha me teadusasutuste või ülikoolide kaupa lihtsalt aru anda, mida viimasel ajal on uuritud, mida teadlased on oma ametlikesse aruannetesse kirja pannud. Kutsumise ja palusime kirjutama mitmeid neid, nii vanemaid kui ka nooremaid, kellel on näidata elu- ja maateadusi nende muutumises. Nagu kogu maailmas, nii ka Eestis peavad teadlased kätt teaduse pulsil. Nad tabavad, mis on teaduses päris uut – nii suurtes kui ka pisiprobleemides. Nad osalevad ka ise selle uue tegemises – mitte ainult importijatena, maaletoojatena, vaid uue loojatena.

Käesoleval raamatul on kolm osa, mille kirjutisi päris meelega pole püütud ühtse skeemi järgi koostada. Esimeses osas trükituis käsitletakse elu alates organismilisest kuni populatsioonide, liikide, koosluste tasemeni. Just neis erialades ja uurimistes on uudset lähenemist ja uusi meetodeid nii palju, et nende artiklite ülesehitus on raamatu teisest osast mõnevõrra erinev.

Teises kolmandikus on kolm tööd, mis jälgivad kolme teadussuuna kujunemist Eestis esimestest siinsetest sammudest maailmatasemele. Need kirjutised tuginevad eluteaduste n-ö fundamentaalsemale osale, mis käsitleb eluprotsesse alates molekulaarsest tasemest. Veel mõnikümmend aastat tagasi eristasid mitmed teaduslõulased, teadusadministraatorid ja end rahastamistarkadeks pidavad teaduspoliitikud “eesrindlikku” eksperimentaalbioloogiat ja “iganenud”, nn kirjeldavat bioloogiat. Siin raamatus toodust on näha, et see vahe-

tegemine oli nõrgal aluspõhjal. Kõik kolm teise osa ülevaadet näitavad, kuidas molekulaartasemel füsioloogiaalased laboritöö tulemused jõuavad makrorakendusteni elukooslustes – kas või põllul ja metsas. Raamatu esimeses osas näeme aga, et liigilise ja koosluse taseme uurimistes on endastmõistetavaks muutunud uurimismeetodid, mida varem peeti eksperimentaalbioloogide monopoliks. Lisaks muidugi veel puutepunktid filosoofiaga, millest tänapäeval ükski teadusharu päris mööda ei pääse.

Väärrib tähelepanu, et artiklite lõpus toodud kirjanduse viidetel on sageli autoreid rohkem kui üks – isegi kuni 67. Paarkümmend aastat tagasi, Eesti iseseisvuse taastamise alguses, tähendas see sageli meie nooremate teadlaste saamist maailma parimate teadlaskollektiivide noorliikmeteks. Mõnikord tähendas see oma ideede ja teotahte rakendamist meil veel puuduval, aga mujal olemasoleval heal teadusaparatuuril. Praeguseks oleme jõudnud targa tasakaalu suhetesse. Kujunenud on rahvusvahelisi teadlasrühmi, kus oleme võrdväärsed osalejad, mõnigi kord ka juhtgrupis. Märkimist väärib tunnustatud mükoriisaurijate koondi moodustumine, mille tegevusväli ulatub Eestist Seišellide ja Austraaliani. Samuti on laia rahvusvahelist haaret tunda ökofüsioloogilistes uuringutes. Teiselt poolt on suhteliselt isoleeritud nõukogude Eesti tingimustes pandud alus maailmas eesrindlikele taimelehe fotosünteesi uuringutele.

Viidatud uuemates kirjutistes on ülekaalus projektipõhiste uurimiste tulemused, vähe on seal üldistavaid (elutöö) kokkuvõtteid. Ilmselt on õigus Kadri Põldmaal, kes viitab projektilaadsete kõrval just püsitemaatiliste uurimiste tähtsusele – nii tea-

dusele üldse kui ka teadlaste individuaalse arengu suhtes. Tähelepanelik lugeja märkab sedagi, et Eesti teadus on osanud hoida kinni oma tulemuslikust eelisstrateegiast: leida ja arendada mujal tähelepanuta jäänud temaatikat. Sageli on see olnud eri teadusharude või -suundade kokkupuutealal, eriti süstemaatika (taksonoomia) ja ökoloogia, samuti bioloogia ja füüsika piiripiirkonnas. Viitame, et mitmete väiksemate või suuremategi elusolendirühmade eriteadlaste seas on eestlased tuntumad või isegi ainsad autoriteedid.

Mõned teadlased ja ka ajakirjanikud on nurisenud Eesti teadlaste keelekasutuse üle. Liiga palju avaldatavat teadustulemusi inglise või mõnes muus võõrkeeles, ja seda eesti keeles äratrükkimise arvel. Käesolev kogumik näitab autorite ja teemade valikuga veel kord: hea teadlane teeb oma tööd parimal võimalikul moel. Mida maailma teadlastel teada väärrib, see nendeni ka suure levikuga tea-

dusajakirjades või muul viisil jõuab. Samadest probleemidest ja laiemaltki kirjutavad meie teadlased ka emakeeles, küll Eesti Looduses, Loodusesõbras, Horisondis, Eesti Metsas, Akadeemias, küll populaarteaduslike raamatutena. Nad pole põlanud ka tõlkida ja kriitiliselt täiendada või toimetada valitud, tuntud autorite tõlketeoseid. Eesti elurikkust moodustavate liikide kohta käiv info on kõigile kättesaadavaks tehtud eElurikkuse aadressil Internetis, see on kättesaadav ka eesti-keelse nimega küsides. Meil suhteliselt üsna uue elurikkuse informaatika arendamine võimaldab teabe kättesaamist nii süvauurijale kui ka tavalisele loodusehuvilisele, nii ema- kui ka inglise keeles. Käesolev kogumik ongi kirjutatud nende jaoks, kes lisaks populaarteaduslikule tahavad eesti keeles lugeda ka süvenemist nõudvat teavet sellest, mida Eestis tehakse tänapäevaste elu- ja maateaduste suundumuste vallas.

Erast Parmasto

LOODUSKAITSEBIOLOOGIA – AIMU JA OTSUSE VAHEL

Asko Lõhmus

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

SISSEJUHATUS

Looduskaitseteadus küsib: mida peaks inimene tegema, et (elus)loodus Maal piisavas ulatuses säiliks? Niisuguses küsimuses peituvad lühidalt nii selle teaduse alusküsimused kui ka tekkelugu. Esiteks on tegu rakendamisele ja prognoosimisele, st tulevikule suunatud teadusega. Teiseks hõlmab küsimus arusaama, et elusloodust on inimesele vaja. Kolmandaks – midagi peaks tegema; sest üht-teist on läinud või minemas valesti. Looduskaitseteadus ongi tekkinud sedamööda, mida ulatuslikumaks on muutunud inimese mõju loodusele ning mida enam on inimene teadvustanud selles peituvaid kaudseid ohtusid oma elukvaliteedile. Otsesemate probleemidega, nagu loodusressurside tööstuslik kasutamine või inimesele nuhtluseks muutunud elusolendite tõrje, tegelevad juba varem välja kujunenud eriomased rakendusteadused (metsa- ja kalandusteadus, ulukibioloogia, taimekaitseuuringud jt).

Järgnevas tähistab LOODUSKAITSEBIOLOOGIA looduskaitseteaduse bioloogilist ja ökoloogilist osa. Ehkki ingliskeelset sõnaühendit *conservation biology* kasutatakse ajaloolistel põhjustel endiselt ka looduskaitseteaduse kohta tervikuna, on vajadus mõiste (taas)kitsendamise järele seda ilmsem, mida kaugemale areneb looduskaitse sotsiaalteaduslik käsitlus. Viimane küsib, kuidas, miks ja millises ulatuses inimesed loodust väärtustavad ning kuidas edendada nende väärtuste säilimist võimaldavat inimtegevust. Eesti teadlased on viimastel aastakümnetel avaldanud neil teemadel mõnikümne rahvusvahelise levikuga teadustööd, mida aga siin lähemalt ei käsitleta. Samuti hõlmab looduskaitsepraktika eluta looduse kaitset, ehkki LOODUSKAITSEGEOLOOGIA mõiste on juurdumata ning asjakohaseid uuringuid Eestis vähe.

Looduskaitsebioloogia kui teaduse iseloomulik joon on lähiseos ühiskondlike protsesside ja otsustega. See tuleneb arusaamast, et loodusega seotud olulisemad hüved on inimkonna ühiskasutuses ja looduskasutusega kaasnevad keskkonnamõjud puudutavad paljusid inimesi. Seepärast peab ka keskkonnaalane informatsioon olema avalik ja selle põhjal tehtud otsused jälgitavad. Kõige laiemalt mõistetuna peaks looduskaitsebioloogia niisiis andma loodusväärtusi puudutavat informatsiooni eeskätt AMETKONDLIKESSE OTSUSTUS-PROTSESSIDESSE – asendama “halba-aimamise” teadmise, mida teha. Praktikas on asi keerulisem, sest osa seesugusest informatsioonist ei eelda teadusloomet, viimane on küllaltki aeglane ja kallis, ning ametkondlik otsustusprotsess ise on paljudes riikides (ka Eestis) infopõhisuse asemel tugevasti politiseeritud.

LOODUSKAITSEBIOLOOGIA PÕHIKÜSIMUSED

Looduskaitsebioloogia objektiks on loodusväärtused – mõiste, mille sisu inimkond on ajaloos üha ümber mõtestanud. Tööstusrevolutsioonist lähtunud kitsalt utilitaarsete püüdluste järel tõi 20. sajand teadmiste tulva loodusväärtuste äärmise mitmekesisuse kohta ja arusaama, et nende eristamine “väärtusetust loodusest” käib vähemalt praegu inimkonnale üle jõu. Seepärast on viimase paarikümne aasta üldiseks keskkonnapoliitiliseks kokkuleppeks, et hoidmist väärivad eluslooduse kui terviku mitmekesisus (elurikkus). See ulatub isendite omadusi ja liikide evolutsiooni kujundavast pärikkusaine mitmekesisusest kogu elustiku piirkondlike eripäradeni.

Eluslooduse “valestiminimine” on looduskaitsebioloogia esimene suur uurimisvaldkond. Mis selle loodusega siis lahti on? Seda saame teada liiki-

de asurkondade, koosluste ja ökosüsteemide seisundit ja selle muutusi kirjeldades – INVENTEERIDES ja SEIRATES. Kuna lõviosa looduskaitse praktikast leiab aset kohalikul ja riiklikul tasandil, keskkonnapoliitikat kujundab aga üha enam rahvusvaheline kogukond, on ka ülevaateid tarvis nii kohalikus kui ka globaalses mastaabis. Kuna inimtegevus ja selle keskkonnamõju aina teisenevad, siis peab eluslooduse jälgimine olema küllaldaselt pidev. Suure osa informatsioonist annab (või peaks andma) riiklikult korraldatud seire; teaduse esmaseks ülesandeks on pakkuda välja sobiv meetodika ja eesmärgipärane korraldus (nt Teder jt 2007). Elurikkuse ülemaailmsete ülevaadete koostamisel kasutatakse mõistagi algallikatena eri maa-de teadlaste töid, siiski on mitu Eesti teadlast ka isiklikult osalenud suurte andmebaaside ja analüüside tegemisel (nt Costello jt 2010).

Mis eluslooduse “valestiminemisega” veel kaasneb ja sellest inimese käekäigu jaoks tuleneb? Mida peaks ja saaks ette võtta? Ohtusid ja nende vältimise viise käsitlevad looduskaitsebioloogilised alus- ja rakendusuuringud. Need võib jaotada kolmeks: 1) loodusväärtusi mõjutavate põhjuslike seoste selgitamine, 2) eelneva põhjal loodusväärtuste seisundi prognoosimine ning 3) looduskaitsepraktika tulemuslikkuse analüüs. Esimese puhul on kõige sagedamini tegu vaatluslike ja eksperimentaalsete väliuuringute kombinatsiooniga, teine hõlmab eeskätt matemaatilist modelleerimist ning kolmandat esindab kõige sagedamini “enne-pärast” tüüpi katse koostöös looduskaitsepraktikutega.

LOODUSKAITSEBIOLOOGIA EESTIS

Elusloodusega seotud väärtuste kujunemise ja püsimise jälgimiseks, põhjuste selgitamiseks, tuleviku prognoosimiseks ja rakenduste tõhususe hindamiseks kasutatakse paljusid meetodeid. Nende seas ei ole ühtki looduskaitsebioloogiale eriomast. Nii objekti kui meetodite mitmekesisuse tõttu puutuvad looduskaitsebioloogiasse kaudselt kõikvõimalikud bioloogilised ja keskkonnauuringud. Otseselt looduskaitsebioloogilisi töid saab siiski enam-vähem eristada selle põhjal, mil määral on

tulemusi interpreteeritud looduskaitse rakendusliku eesmärgi valguses.

Niisugune eristamine näitab Eesti looduskaitsebioloogia suurt tõusulainet viimasel kümnel aastal (joonis 1). See hõlmab nii teemade mitmekesisustumist, publikatsioonide kvaliteedi ja mõjukuse kasvu, omamaiste uurimisgruppide väljakujunemist kui ka mitme rahvusvahelise suurprojektiga liitumist. Rahvusvahelistes teadusväljaannetes avaldatud artiklite autorlus jaotub peamiselt Tartu Ülikooli (u 65%) ja Eesti Maaülikooli (u 25%) vahel, uurimissuund kuulub ka ühe teaduse tippkeskuse (FIBIR Tartu Ülikoolis) programmi. Otseselt ja eeskätt Eesti loodusväärtusi käsitleb neist töödest umbes 60%. Osakaal on suuremgi kogumikes ja kohalikes väljaannetes ilmunud publikatsioonide seas, mida on vähemalt teist samapalju kui rahvusvahelisi üllitisi. Märksa aeglasmalt edeneb paraku looduskaitsebioloogia rakenduslik pool – niihästi asjakohaste ametkondade kui ka vabauhenduste osalemine ning otseselt rakendussuunitlusega uuringute rahastamine.

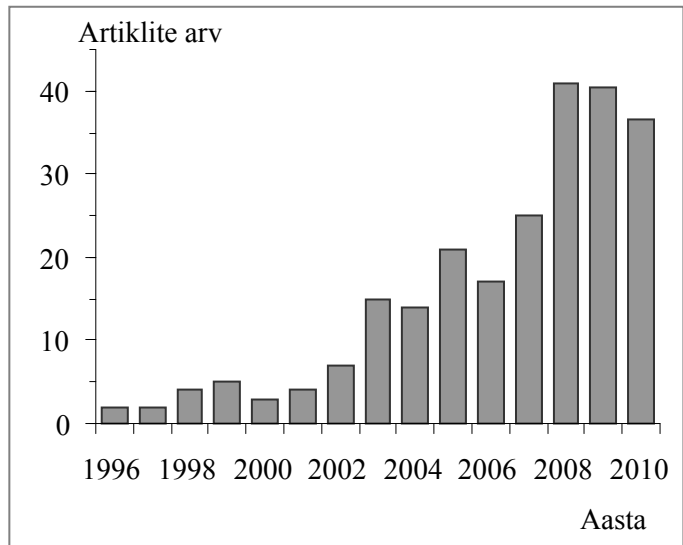
MAJANDAMISE MÕJU MAISMAAKOOSLUSTELE...

... on Eesti looduskaitsebioloogia kõige ulatuslikum, pikaajalisem ning praktilise looduskaitsetööga enim seotud uurimissuund. Selle üks lähtetähelepanekuid on, et mõnikord näib inimtegevus loodusväärtusi soosivat, teinekord mitte.

1970. aastate alguseks ilmnis, et traditsioonilise maakasutuse lakkamisel olid kiiresti hävimas Läänemere ümbruses (sh Eestis) sajanditega kujunenud PÄRANDKOOSLUSED. Alustati uuringuid eeskätt loopealsete ja puisniitude taimerikkuse kujunemise ja selle säilitamise võimaluste kohta. Samal ajal hakati teadvustama kaotusi, mida oli äsja Fennoskandia METSAELUSTIKULE põhjustanud intensiivmetsanduse kiire levik. “Puisniidu” ja “põlismetsa” uurimisliinid kujunesid 20. sajandi lõpuks välja ka Eestis, kuid praktiliste soovitude näiva vastuolu tõttu ei moodustanud need esialgu tervikut. Eestis valdavalt maharaiutud metsade asemele tekkinud niitudel leiti ju suurim taimerikkus (eriti väikeses, kuni 1 m² mastaabis) aladel,

Joonis 1.

Eesti looduskaitsebioloogiliste teadustööde arv 1996.–2010. a (Eesti autorite osalusel avaldatud kokku 237 rahvusvahelise levikuga teadustööd).



kus järjekindel niitmine, karjatamine ja võsa eemaldamine ei võimaldanud üksikudel lopsakatel liikidel valguskonkurentsiasuuri eeliseid saada (Kull, Zobel 1991). Seetõttu õnnestus võsastuva niidu vähenevat liigirikkust taastada, kui sealt raiuti noor mets ja asuti rohumaad uuesti majandama (Zobel jt 1996). Teisalt leidsid seente (sh samblike) ja sammalde uurijad, et paljud nende rühmade liigid ei ela mitte lihtsalt metsades, vaid üksnes põlispuistutes, sobides lausa metsade inimpuutumatus mõõdikuteks (Trass jt 1999). Põhjusks arvati põlismetsade erilisi ja suhteliselt püsivaid tingimusi, näiteks suurt hulka kõdupuitu, mille võivad pikapeale asustada tuhanded puiduga seotud liigid.

Paralleelselt uurimistööga edenes praktiline tegevus: niitude hooldamiseks asuti maksma toetusi ja soositi nende taastamist, põlismetsa elustikule planeeriti kaitsealasid ning põlisuse arvatavate tunnusliikide põhjal määratleti looduskaitselikult väärtuslikke metsaosi. Samas on algusest peale ilmne sisuliste probleemide olemasolu. Näiteks, mil määral ja kui kaua suudab rahaline toetus niitude traditsioonilist majandamist säilitada. Mida arvata rohkem kui 99% metsamaast, mis pole enam põlismets ega saa selleks ka lähitulevikus?

Tänapäeval püütaksegi kogu maailmas liikuda sedalaadi probleemide komplekssete lahenduste poole. Asjakohased uuringud on muutunud arusaama koosluste loodusväärtusele avalduva inimõju kohta palju mitmekesisemaks.

Esiteks, “puisniit-põlismets” dilemma tulenes osaliselt asjaolust, millist väärtust parasjagu uuriti. Seepärast on koosluste looduskaitseväärtuse uuringud muutunud üha enam paljusid liigirühmi ja mõõdikuid hõlmavateks ning laienenud ka silmaga nähtamatule mulla-elustikule ja veeökosüsteemidele. Selgub, et isegi suhteliselt sarnase elupaigandõudlusega liigirühmade jaoks väärtuslikud alad ei lange sugugi alati kokku (nt Lõhmus jt 2007; Vellak jt 2010). Seda uurimissuunda on aidanud laiendada rahvusvahelised ühisprojektid, mis ühtlasi võimaldavad anda hinnanguid poliitilistele püüdlustele kehtestada näiteks Euroopa Liidu keskkonnakasutusele ühtseid norme ja jälgimis-põhimõtteid. Eesti bioloogide osalusel analüüsitud suured andmekogumid Euroopa põllumajandusmaastike (Billeter jt 2008) ja metsade (Paillet jt 2010) elurikkuse kohta näitavad, et eri liigirühmad reageerivad ökosüsteemides avalduvale inimõjule erinevalt. Mõistagi on elustiku mitmekesisus ka looduslikel põhjustel piirkonniti üsna eri-

nev ning liikide areaalid väga mitmekesise ulatusega. Seepärast ei tohi üksiku liigirühma liigirikust tõlgendada ökosüsteemi elurikkuse (ammugi mitte selle "kvaliteedi") üldise indikaatorina isegi Eesti taolises väikeriigis, rääkimata suurtest regioonidest. Küll saab eristada piirkondliku maa-kasutuse jälgimiseks ja suunamiseks erinevaid inimõjusid ja elustikurühmi peegeldavaid "liigikomplekte" (Angelstam jt 2004).

Teiseks, on toimunud uuringute täpsustumine üldisest "majandamismõju seos liigirikkusega" vormist kas uuritavale kooslustele eriomaste liikide ja just nende jaoks vajalike tingimuste selgitamise, või konkreetsete majandamis- või hooldamisvõtete eristamise suunas. Sedakaudu on selgunud, et paljud liigid reageerivad ökosüsteemi kindlatele võtmekomponentidele, mida saab majandustegevuse käigus sihipäraselt säilitada. Nii saab võimaldada neil liikidel elada mitmesuguse inimõju tingimustes (nt Rosenvald, Lõhmus 2008). Sihipärase loodushoiu võtted erinevad tulemuslikkusest või toetavad lausa erisuguseid väärtusi (nt Jõgar, Moora 2008); mõistagi varieerub ka nende maksumus. Kinnitust on saanud teoreetilised oletused, et nii kahjustav kui soodustav inimõju avaldub paljudele liikidele (eriti soontaimedele) aastakümnete pikkuse hilinemisega (Kuussaari jt 2010). Järelikult ei pruugi hiljuti muutunud maakasutusega aladel liike väljasuremisest päästa nende elupaikade säilitamine "praeguses ulatuses" ning pikaajaline inimõju või selle puudumine on oluline tunnus koosluse käekäigu prognoosimiseks.

Rakenduslikus plaanis on see uurimissuund lõimumas geoinformaatika ja majandusteadusega. Eesmärgiks on vastata küsimusele, kuidas kombineerida erinevaid majandusvõtteid tegelikel maastikel, nii et võimalikult paljude loodusväärtuste seisund püsiks hea või isegi paraneks suures mastaabis ja pikas perspektiivis. Seda on võimalik lahendada kahel teineteist täiendaval moel: esiteks ruumilise planeerimisega, mis eeldab lähteandmete poolest mahukat modelleerimist. Teiseks teeks on kohanduv korraldus (*adaptive management*), kus majandusvõtete kasutamine on ühen-

datud seire ja uuringutega, mis puudusi kiiresti välja tuues võimaldaksid tegevusi muuta. Viimane eeldab omakorda lihtsaid indikaatoreid loodusväärtustega toimuvate muutuste sedastamiseks – nendegi määratlemiseks on Eestis tehtud mitukümmend teadustööd.

OHUSTATUD LIIKIDE POPULATSIOONIGENEETIKA...

... on moodsaid vahendeid kasutav, ent liigikaitseuuringute pikkadele traditsioonidele tuginev suund. Eesmärk on avastada ja kirjeldada niisuguseid liigisiseseid protsesse, mis ohustavad liike juba siis, kui nad on looduses veel üsna arvukad. Peamiseks huviobjektiks on olnud geneetiline vaesumine, mille tagajärjel eeldatavasti väheneb asurkondade vastupanuvõime muutuvates oludes. Vaesumist põhjustavad liigikaitsele juba ammugi muret teinud nähtused nagu asurkonna järsk vähenemine või killustumine, aga ka võõra geneetilise materjali ulatuslik sissevool, näiteks sissetoodud asurkonna (Vasemägi jt 2005) või arvuka lähiliigiga ristumise tagajärjel (Väli jt 2010).

Umbes kümnendik Eesti looduskaitsebioloogilistest uuringutest ongi viimasel kümnendil käsitletud liigisisest geneetilist mitmekesisust ja molekulaarsete tunnuste kasutamist ohustatud liikide või muul moel kaitsekorralduslikult oluliste liikide asurkondades toimuvate protsesside jälgimiseks. Uuritavaid liike pole palju, aga need on erinevad (mõned soontaimed, päevaliblikad, mere- ja mageveekalad, linnud ja imetajad) ja eeldatavasti peegeldavad protsesse ka teistel sarnase bioloogiaga liikidel. Sellised uuringud väljuvad enamasti Eesti piirest ja sünnivad rahvusvahelises koostöös. Need näitavad, et geneetiline mitmekesisus on rakendusliku ajaskaalaga võrreldes pikaajaliste protsesside tagajärg ning Euroopas lahutamatu seotud viimase mandrijäätmise järgsete (taas)levimisega. Rakenduslikult esmatahtis on eristada ja kaitsta nõnda välja kujunenud suhteliselt iseseisvalt evolutsioneeruvaid asurkondi (*evolutionary significant units*) (nt Gum jt 2009). Tähelepanu vääriks ka põhiareaali servaalad, kus liigi arvukus pole ehk kõrge, aga looduslik valik vormib

asurkondi tõhusalt ja isemoodi (Cassel, Tammaru 2003). Otsene inimõju on eriti Põhja-Euroopas (sh ka Eestis) tihtipeale raskesti eristatav. Näiteks võib pärandkooslustes tavaliste taimeliikide geneetiline koosseis olla nii asurkonna kui ka koosluse seisundi kiirem ja tunnuslikum näitaja kui üldiselt aeglane arvukuse langus (Helm jt 2009).

Olulisimaks tulevikusuunaks näib kujunevat süntees: kuidas looduskaitse peaks või saaks mõjutada evolutsiooniprotsesse – EVOLUTSIOONILINE LOODUSKAITSEBIOLOOGIA. Geneetilise vaesumise küsimusele lisandub siin probleem loodusliku valiku toimest inimegevuse mõjul, küsimused evolutsiooniprotsessidest killustunud asurkondades ning elutähtsate kohastumuste (nt haigusresistentsuse) soodustamisest looduskaitse võtetega.

INIMTEKKELISED ÖKOSÜSTEEMID

Majandusvõtete mõju vähendamine ja liikide kohastumisvõime suurendamine täidavad üldist eesmärki hoida elurikkust inimõju tingimustes. Väga intensiivse maakasutusega paikades (põllud, tööstusmaastikud, linnad) on aga omad spetsiifilised looduskaitseaspektid, mis muutuvad niisuguste alade laienedes järjest tähtsamaks. Neile on pühendatud ka rohkem kui kümnendik Eesti looduskaitsealadest teadustöödest.

Esiteks, traditsioonilise elurikkuse argumendi asemel asuvad inimtekkelistes ökosüsteemides esikohale nende ökosüsteemide põhifunktsioone tagavad loodusväärtused. Näiteks võib taimestiku kujunemiseks oluliste mükoriisaseente kooslus koosseisult küll erineda, aga jääda ühtmoodi toimivaks nii vanas metsas, lageraie järel tekkinud noores metsas kui isegi rapsipõllul (Uibopuu jt 2009). Intensiivses põllumajanduses kahjurite tõrjeks kasutatavad taimekaitsevahendid tapavad ka taimede tolmeldajaid (Mänd jt 2002) ning looduses püsivad ühendid võivad isegi keelustamise järel pikaks ajaks rikkuda põllumajandusmaastiku biotõrjevõime (Geiger jt 2010). Teiseks, ehkki võiks arvata, et niisugustes ökosüsteemides moodustavad tuntud ja tavalised liigid suhteliselt üheaolisi uudiskooslusi ja -seoseid, võivad seal kül-

alt tavapärastes seostes üllatuslikult elutseda ka ohustatud liigid. Näiteks kasvab Eesti põlevkivituha mägedel palju haruldasi käpalisi, mis tuleneb suuresti nendega sümbioosis elavate seente vastupidavusest (Shefferson jt 2008). Kolmandaks on oluline teada, kuidas mõjutavad inimtekkelised ökosüsteemid alasid nende ümber, näiteks saades tugipunktiks agressiivselt levivatele võõrliikidele (Ööpik jt 2008).

Inimtekkeliste ökosüsteemide ja traditsioonilise looduskaitse ühenduslülina on iseseisvaks mõjuvaks uurimissuunaks kujunenud loodusväärtuste taastamise teaduslik alus – taastamisökoloogia (Sammul, Lõhmus 2005). Mõistagi ei ole looduses püsivat algseisu, mida täpselt taastada saaks ning nii “taastatud” asurkonnad kui ka kooslused asustavad ja arenevad ikkagi uudsetes, sageli tugeva inimõjuga tingimustes. Nende tulevik on sageli ettearvamatu. Näiteks on loomade puhul suurt tähelepanu pälvinud võimalus, et muutunud keskkond võib eksitada loomi valima atraktiivseid, kuid tegelikult ebasobivaid elupaiku – kujundades ÖKOLOOGILISE LÕKSU (nt Mägi jt 2009).

Kokkuvõttes pakuvad inimtekkelised ökosüsteemid äärmiselt huvitavat ja mõtlemapanevat vaatlusmaterjali nii ökoloogia praktikutele kui ka teoreetikutele. Teataval määral asendavad nad ju suuremahulisi eksperimente, mida teadlased oma jõududega kuidagi korraldada ei suudaks. Nende ökosüsteemide edasise käekäigu ja mõju prognoosimiseni on aga veel pikk tee.

TÄNUSÕNAD

Käsikirja edendanud märkuste eest tänan häid kolleege Piret Lõhmust, Tiit Maranit, Raivo Mändi, Marek Sammuli ja Kai Vellakut.

VIITED

Angelstam, P., Roberge, J.-M., Lõhmus, A., Bergmanis, M., Brazaitis, G., Dönz-Breuss, M., Edenius, L., Kosinski, Z., Kurlavicius, P., Larmanis, V., Lukins, M., Mikusinski, G., Račinskis, E., Stradzs, M., Tryjanowski, P. 2004. Habitat modelling as a tool for landscape-scale conservation – a review of

parameters for focal forest birds. *Ecol. Bull.*, 51, 427-453.

Billetter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., de Cock, R., Diekoetter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E., Zobel, M., Edwards, P. J. 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *J. Appl. Ecol.*, 45, 141-150.

Cassel, A., Tammaru, T. 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, nymphalidae): Implications for conservation. *Conserv. Genet.*, 4, 83-93.

Costello, M. J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P. 2010. A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PLoS ONE*, 5, e12110.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschamntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Onate, J. J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P. W., Inchausti, P. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 97-105.

Gum, B., Gross, R., Geist, J. 2009. Conservation genetics and management implications for European grayling, *Thymallus thymallus*: Synthesis of phylogeography and population genetics. *Fish. Manag. Ecol.*, 16, 37-51.

Helm, A., Oja, T., Saar, L., Takkis, K., Talve, T., Pärtel, M. 2009. Human influence lowers plant

genetic diversity in communities with extinction debt. *J. Ecol.*, 97, 1329-1336.

Jõgar, Ü., Moora, M. 2008. Re-introduction of a rare plant (*Gladiolus imbricatus*) population to a river floodplain – how important is meadow management? *Restor. Ecol.*, 16, 382-385.

Kull, K., Zobel, M. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *J. Veg. Sci.*, 2, 715-718.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. 2010. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 24, 564-571.

Lõhmus, A., Lõhmus, P., Vellak, K. 2007. Substratum diversity explains landscape-scale co-variation in the species-richness of bryophytes and lichens. *Biol. Conserv.*, 135, 405-414.

Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P., Tilgar, V. 2009. Low reproductive success of Great Tits in the preferred habitat: a role of food availability. *Ecoscience*, 16, 145-157.

Mänd, M., Mänd, R., Williams, I. H. 2002. Bumblebees in the agricultural landscape of Estonia. *Agric. Ecosys. Environ.*, 89, 69-76.

Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R. 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv. Biol.*, 24, 101-112.

Rosenvald, R., Lõhmus, A. 2008. For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecol. Manag.*, 225, 1-15.

Sammul, M., Lõhmus, A. (toim) 2005. Ökoloogiline taastamine. Eesti Looduseuurijate Seltsi 83. aastaraamat. Eesti Looduseuurijate Selts, Tartu.

- Shefferson, R. P., Kull, T., Tali, K. 2008. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailings hills. *Am. J. Bot.*, 95, 156-164.
- Zobel, M., Suurkask, M., Rosén, E., Pärtel, M. 1996. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland. *J. Veg. Sci.*, 7, 203-210.
- Teder, T., Moora, M., Roosaluuste, E., Zobel, K., Pärtel, M., Kõljalg, U., Zobel, M. 2007. Monitoring of biological diversity: a common-ground approach. *Conserv. Biol.*, 21, 313-317.
- Trass, H., Vellak, K., Ingerpuu, N. 1999. Floristical and ecological properties for identifying of primeval forests in Estonia. *Ann. Bot. Fenn.*, 36, 67-80.
- Uibopuu, A., Moora, M., Saks, Ü., Daniell, T., Zobel, M., Öpik, M. 2009. Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species. *Soil Biol. Biochem.*, 41, 2141-2146.
- Vasemägi, A., Gross, R., Paaver, T., Koljonen, M.-L., Nilsson, J. 2005. Extensive immigration from compensatory hatchery releases into wild Atlantic salmon population in the Baltic sea: spatio-temporal analysis over 18 years. *Heredity*, 95, 76-83.
- Vellak, K., Ingerpuu, N., Vellak, A., Pärtel, M. 2010. Vascular plant and bryophytes species representation in the protected areas network on the national scale. *Biodivers. Conserv.*, 19, 1353-1364.
- Väli, Ü., Dombrowski, V., Treinys, R., Bergmanis, U., Daroczi, S. J., Dravecky, M., Ivanovski, V., Lontkowski, J., Maciorowski, G., Meyburg, B.-U., Mizera, T., Zeitz, R., Ellegren, H. 2010. Widespread hybridization between the Greater Spotted Eagle *Aquila clanga* and the Lesser Spotted Eagle *Aquila pomarina* (Aves: Accipitiformes) in Europe. *Biol. J. Linn. Soc.*, 100, 725-736.
- Öpik, M., Kukk, T., Kull, K., Kull, T. 2008. The importance of human mediation in species establishment: analysis of the alien flora of Estonia. *Boreal Environ. Res.*, 13, 53-67.

ELURIKKUSE INFORMAATIKA

Urmas Kõljalg, Kessy Abarenkov

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut ja Loodusmuuseum

EESSÕNA

Käesolevas kirjatükis vaadeldakse elurikkuse informaatikat distsipliinina, mis talletab, sorteerib ja analüüsib integreeritult ökoloogia, geneetika ning taksonoomia alast informatsiooni. Elurikkuse informaatika oluliseks valdkonnaks on muuhulgas uute teaduslike analüüsimeetodite arendamine ning vastava tarkvara rakendamine.

Kuna andmestik talletatakse andmebaasides, siis tegeleb elurikkuse informaatika aktiivselt andmebaaside arendamiseks vajalike rahvusvaheliste standardite loomise ning rakendamisega. Üldistatult tagab elurikkuse informaatika bioloogilise mitmekesisuse e-taristu (või e-infrastruktuuri) ülesehituse ja toimimise.

SISSEJUHATUS

Viimase kahekümne aasta jooksul on elurikkust ehk bioloogilist mitmekesisust uurivates valdkondades toimunud kaks olulist muutust. Esiteks võeti 1990ndate alguses laialdaselt kasutusele polümeeraasi ahelreaktsioon (*polymerase chain reaction* ehk PCR). PCRi kasutatakse molekulaarbioloogias kindla DNA fragmendi paljundamiseks ehk amplifitseerimiseks. Reaktsiooni käigus võib saada mõnest üksikust DNA fragmendist kuni miljoneid koopiaid. See omakorda võimaldas rakendada uusi ja efektiivseid meetodeid amplifitseeritud DNA fragmendi nukleotiidses järjestuses määramiseks. Õige pea levisid need meetodid molekulaarbioloogiast teistesse teadusvaldkondadesse. Elurikkuse uuringutes hakati DNA nukleotiidses järjestuses kasutama taksonite fülogeneesi analüüsiks. Hiljem kasutati neid juba liikide määramiseks mulla-, õhu- ja veeproovidest ning teiste organismide kudetest. Kõige kiiremini hakkas liikide määramiseks DNA järjestusi kasutama mikrobioloogia, kuna bakterite identifitseerimine mulla- ja veeproovidest toimus selle ajani suhteliselt eba-

täpsete meetodite abil. Järgnesid uurijad, kes määrasid DNA abil taimejuurtest jm seeneliike. DNA nukleotiidses järjestuses määramine muutus järkjärgult lihtsamaks ja odavamaks, mis põhjustas andmestiku hulga plahvatusliku kasvu.

See töö kaasa teise väga olulise muutuse, mis on mõjutanud elurikkuse uuringuid. Kiirelt hakkas arenema bioinformaatika, mille peamiseks eesmärgiks oli uut tüüpi andmestiku analüüsimiseks vajaliku tarkvara loomine ning rakendamine. Eraldiseisva teemana kerkis esile nukleotiidses järjestuses talletamine andmebaasides, mis võimaldab vaba ligipääsu avaldatud andmestikule. Selleks loodi avalikud andmebaasid ehk nn geenipangad, mis tänapäeval moodustavad konsortsiumi *International Nucleotide Sequence Database Collaboration* (INSDC). Konsortsiumi moodustavad DDBJ (Jaapan), NCBI (USA) ja ENA (Euroopa) nukleotiidses järjestuses andmebaasid (<http://www.insdc.org>). Need kolm andmebaasi vahetavad omavahel andmeid, mis võimaldab ligipääsu kõigile DNA järjestustele ükskõik millise andmebaasi kaudu. Elurikkuse uuringute käigus saadud nukleotiidses järjestused talletatakse enamasti INSDC andmebaasides ning üldjuhul on nad seotud liigi või kõrgema taksoni nimega. Seetõttu on need andmebaasid, nagu ka bioinformaatika poolt loodud nukleotiidses järjestuses analüüsimiseks mõeldud tarkvara, kujunenud elurikkuse uurimise tähtsaks algallikaks.

ELURIKKUSE INFORMAATIKA ERISTUMINE BIOINFORMAATIKAST

Bioinformaatika spetsialiseerus aja jooksul üha enam molekulaarbioloogia teenindamisele ning eriti DNA järjestuses analüüsimisele. Elurikkuse uurimisel on aga väga oluline nukleotiidses järjestuses seostamine muu andmestikuga, nagu taksoni (peamiselt liigi) nimi, eluslooduse klassifikat-

sioon, leiukoha koordinaadid, kasvukoha kirjeldus, liigi ohustatus jm. See on andmestik, mis jäi bioinformaatika huviorbiidist vähemalt esialgu välja. Seetõttu hakkas 1990tel arenema suund, kus loodi sellise andmestiku analüüsimiseks mõeldud informaatika-alaseid lahendusi ja andmebaase. Termin ELURIKKUSE INFORMAATIKA (*biodiversity informatics*) võttis tõenäoliselt esmakordselt kasutusele *Canadian Biodiversity Informatics Consortium* juba 1992. a (<http://www.bgbm.org/BioDivInf/TheTerm.htm>).

Realse arengu sai elurikkuse informaatika peale OECD raporti *Report of the Working Group on Biological Informatics* ilmumist 1999. aastal. 2004 hakkas ilmuma teadusajakiri *Biodiversity Informatics*. Eelnimetatud OECD raport keskendus muuhulgas elurikkuse informaatika arendamise peamistele probleemidele ja esitas nüüdseks elluviidud plaani asutada *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF). GBIF arendab veebiportaali, et võimaldada elurikkuse andmestiku samaaegset otsingut kõigis süsteemiga ühinenud andmebaasides (<http://www.gbif.org>). Hetkel kuulub GBIFi võrgustikku 56 riiki, sh Eesti. Algselt keskendus GBIF loodusteaduslikes kogudes talletatud eksemplaride info, sh liigi nime ja asukoha edastamisele. Hiljem on hakatud edastama ka liigivaatluste andmeid ning nüüd tunneb GBIF juba huvi ka DNA-põhiste vaatluste vastu.

Sadades eraldi andmebaasides sisalduva informatsiooni samaaegne kättesaadavaks tegemine on seotud mitme tõsise probleemiga. Näiteks võib sama nimega andmeväljal olla andmebaasiti erinev info. Andmeväli "liigi nimi" võib mõnel juhul sisaldada lisaks liigi epiteedile ka perekonna nime jne. Seetõttu peab andmete GBIFi portaalis kuvamisele eelnema nn doonorandmebaasi andmeväljade seostamine GBIFi omadega. Parim lahendus andmevahetuseks on standardsed andmeväljad, mida järgib enamik andmebaaside arendajaid.

ELURIKKUSE INFORMAATIKA STANDARDID

Elurikkuse andmestiku standardeid arendati juba enne arvutipõhiste andmebaaside loomist ning seega ka enne elurikkuse informaatika kui eral-

diseisva distsipliini teket. *Biodiversity Information Standards* (TDWG, <http://www.tdwg.org>) on tõenäoliselt selles vallas tegutsevatest organisatsioonidest kõige olulisem. Kaks põhilist standardit, mida TDWG arendab, on *DarwinCore* (<http://www.tdwg.org/activities/darwincore>) ja *ABCD* (<http://www.tdwg.org/activities/abcd>). Mõlema standardi fookuses oli algselt loodusteaduslike kolleksioonidega seotud terminoloogia. Viimasel ajal on neid täiendatud ka teiste valdkondade, sh molekulaarbioloogia, oskussõnavaraga.

Genomic Standards Consortium (GSC) loodi 2005. a eesmärgiga tõhustada genoomide kirjeldamist ja genoomikat käsitlevate standardite koostamist. GSC annab välja ajakirja *Standards in Genomic Sciences* ning koondab mitmeid aktiivselt tegutsevaid töörühmi. Tähelepanu vääriv on INSDCi aktiivne osalemine selle konsortsiumi töös, mistõttu uued standardid leiavad kiiresti tee kolme suuremasse avalikku geenipanka. Elurikkuse informaatika arengu seisukohalt on oluline GSCi kasvav huvi elurikkuse alaste andmekogude vastu. 2010. a loodi sellel eesmärgil GSCi juurde *Biodiversity Working Group*. Selle töörühma eesmärgiks on tuua kokku molekulaarbioloogid, taksonoomid (süsteematikud), ökoloogid ja elurikkuse informaatikud ning tegelda eri distsipliinides arendatavate ontoloogiatega sidusega. GSCi ja *DarwinCore*'i standardite esimene ühtlustatud versioon valmib 2011. a sügiseks. Geenide, taksonite ja keskkonna-andmestiku integreeritud kasutamine teadustöös, sh andmebaaside loomises on käesoleva loo autorite huviorbiidis ligikaudu kümme aastat.

ELURIKKUSE INFORMAATIKA ALANE TEADUSTÖÖ EESTIS

Elurikkuse informaatika algusaega tuleks Eestis otsida 1970.–1980. aastatest. Käesolevas kirjutises vaadeldakse selle valdkonna arengut pärast OECD raporti ilmumist 1999. a, kui vastav termin võeti laialdaselt kasutusele. Samuti ei pretendeeri see kirjatükk täieliku ülevaate andmisele. Kindlasti on selles valdkonnas Eesti teadlaste uurimistöid ja arendusi, mis on autoritel kahe silma vahele jäänud.

2001. a installeeriti endises Eesti Teaduste Akadeemia Zooloogia ja Botaanika Instituudis, mis praegu kuulub Eesti Maaülikooli põllumajandus- ja keskkonnainstituudi koosseisu (PKI), relatsiooni- andmebaasi tarkvara MySQL. Selle baasil loodi järgmisel aastal tõenäoliselt Eesti esimene ja maailma üks esimesi andmebaasi mudeleid, mis integreeris DNA, taksonite ja keskkonna-alase andmestiku. Samal aastal hakkas Eesti ja Põhja- maade teadlaste võrgustik selle mudeli põhjal arendama andmebaasi UNITE, mis sai veebi kau- du kättesaadavaks 2003. a (<http://unite.ut.ee>) (joo-

nis 1). See andmebaas on mõeldud seente molekulaarseks määramiseks ning loodud süstemaatikute, ökoloogide ja informaatikute koostööna (Kõljalg jt 2005; Abarenkov jt 2010a). Samal aastal viidi üks osa elurikkuse informaatika alasest teadustööst üle Tartu Ülikooli, aga tihe koostöö PKI teadlastega jätkus. Mõlema ülikooli teadlased on siiani süsteemi olulised arendajad ning kasutajad. Viimase viie-kuue aasta jooksul on sama teadlaste rühma osalusel välja arendatud täiesti uus elurikkuse andmebaaside platvorm PlutoF (Abarenkov jt 2008; Abarenkov jt 2010b).

UNITE

A molecular database for the identification of fungi

unite

Home Run Analysis Annotations Search Pages Workbench Digital Repository Notes and news Acknowledgements

Number of UNITE barcoding sequences: **2968** ITS sequences of **1120** species from **155** genera.
 Number of fungal ITS sequences in database (UNITE + INSD): **163549**

The UNITE is primarily a fungal rDNA ITS sequence database, although we also welcome additional genes and genetic markers. UNITE focuses on high-quality ITS sequences generated from fruiting bodies collected and identified by experts and deposited in public herbaria. In addition, it also holds all fungal ITS sequences in the International Nucleotide Sequence Databases (INSD: NCBI, EMBL, DDBJ). Both sets of sequences may be used in any analyses carried out.

The main purpose of the database is to facilitate identification of environmental samples of fungal DNA. However, new important features include user **annotation** of INSD sequences to add metadata on, e.g., locality, habitat, soil, climate, and interacting taxa. The user can furthermore annotate INSD sequences with additional species identifications that will appear in the results of any analyses done.

UNITE is accompanied by a project management system called **PlutoF**, where users can store field data, document the sequencing lab procedures, manage sequences, and make analyses. PlutoF intends to make it possible for taxonomists, ecologists, and biogeographers to use a common platform for data storage, handling, and analyses, with the intent of facilitating an integration of these disciplines. A user can have an unlimited number of projects but still make analyses across any project data available to him. (**Read more**)

UNITE is a relational database built on a MySQL platform running on a Red Hat Linux Apache web server.

INDEXED IN
ISI Web of Knowledge[®]
Current Web Contents

Contact information • Contributors • History • How to cite UNITE
 Homepage is maintained by
 Kessy Abarenkov & R. Henrik Nilsson
 Last updated: 7 Mar, 2011

Powered by
MySQL

Joonis 1.
UNITE – seente molekulaarse määramise andmebaasi väljund.

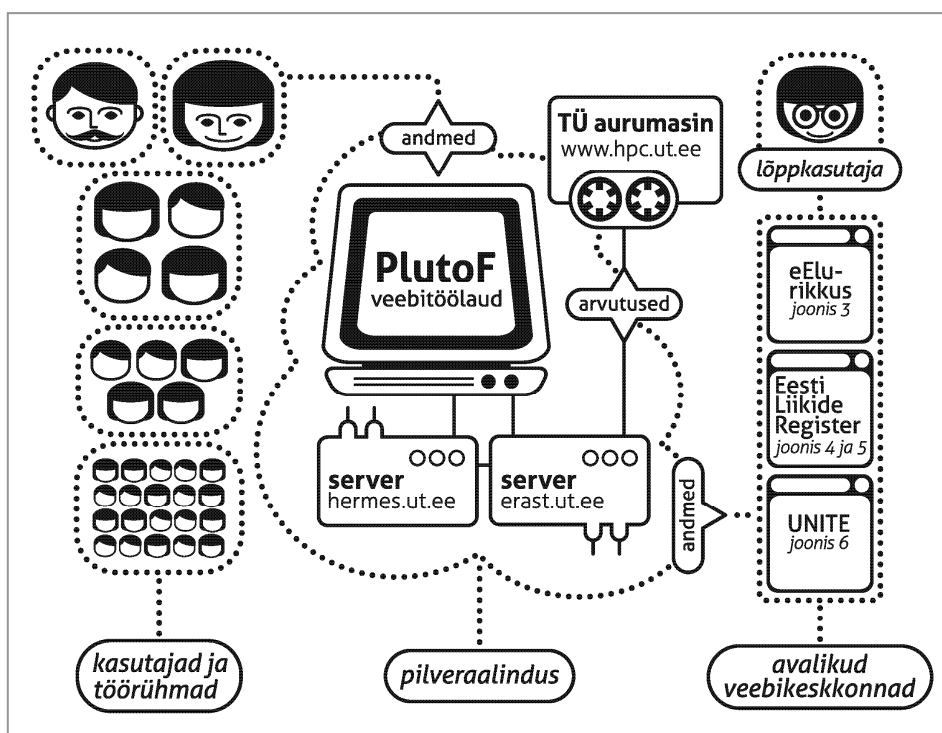
PLUTOF – ELURIKKUSE ANDMEBAASIDE KODU (vt joonis 2)

PlutoF on e-taristu, mis võimaldab kasutajal luua ja hallata mitmesuguseid elurikkuse andmebaase taksonoomiast keskkonnagenoomikani (Abarenkov jt 2010b, Abarenkov jt 2008). Tegemist ei ole andmebaasiga, vaid nn andmebaaside koduga, mis sisaldab servereid ning standardset ja unikaalset tarkvara. Teisiti öeldes pakub PlutoF kõhnal kliendil (*thin client*) põhinevat pilveandmebaasi (*cloud database*) teenust. PlutoF-platvormi moodustavad relatsioonilise andmebaasi tarkvara MySQL, mis jookseb *Red Hat Linux Apache*'i veebiserveris, ja veebitöölaud. MySQL andmemudel koosneb praegu enam kui 150 tabelist ning seda täiendatakse pidevalt. PlutoF-platvormi arendustöö aluseks on idee ühest andmebaasi mudelist, mis või-

maldab talletada elurikkusega seotud ökoloogilist, geneetilist, taksonoomilist jm infot. Samas on arendajate eesmärgiks anda kasutajatele võimalus luua piiramatult arv eraldi andmebaase, mille andmestikku saab samaaegselt hallata ning analüüsida.

Kasutajale on PlutoF-platvormi kõige silmapaistvam osa elurikkuse andmebaaside haldamiseks mõeldud veebi-töölaud (joonis 3), mis on programmeeritud järgmisi veebitehnoloogiaid kasutades: HTML, CSS, *JavaScript*, AJAX, PHP, Perl.

Veebitöölaua kaudu on kasutajal võimalik samaaegselt hallata nii oma isiklikku kui ka töörühma või projekti andmebaasi, mille liige ta on. Sisselogimisel määrab kasutajanimi, millistele andmebaasidele ja töövahenditele keegi ligi pääseb ning milliseid andmeid tal on õigus vaadata ja/või muu-

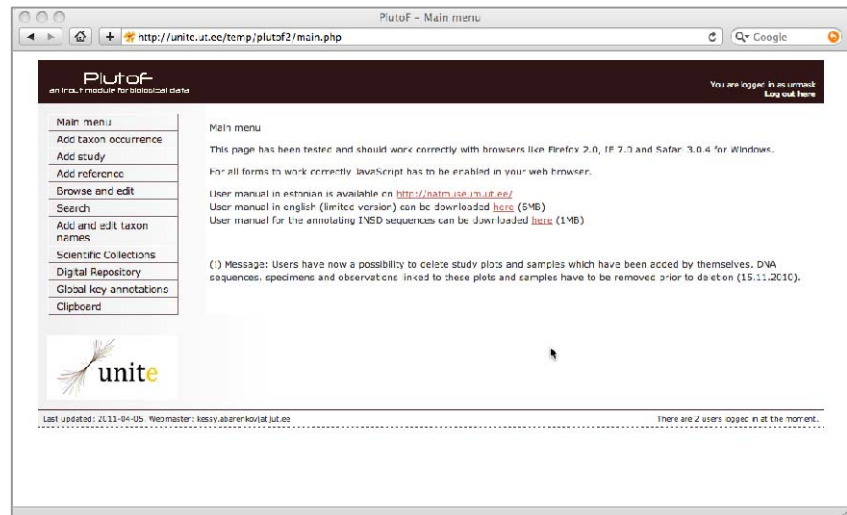


Joonis 2.
Skemaatiline joonis PlutoFi töö põhimõtetest.

PlutoF pakub kõhnale kliendile (kasutajad, sh töörühmad) pilveandmebaasi teenust üle veebilehitseja. Iga kasutaja võib omada mitut andmebaasi või kuuluda eri töörühmadesse, kellel on oma andmebaasid ja projektid. Iga andmebaas/projekt võib omada eraldiseisvat veebi-väljundit või kuvada andmeid koos teiste andmebaasidega. Koostöös TÜ Teadusarvutuste Keskusega pakub PlutoF pilveaalenduse teenust mahukamatele, geenijärjestustel põhinevatele analüüsidele.

Joonis 3.

PlutoF – veebi-töölaua elurikkuse andmebaaside haldamiseks ja pilveraallinduseks.



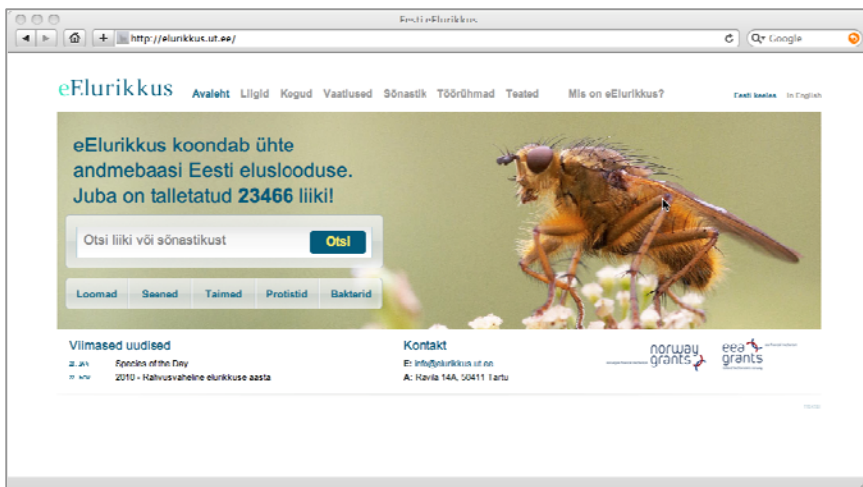
ta. Nii näiteks saavad eluslooduse klassifikatsioonis muudatusi teha ainult valitud eksperdid, Eesti loomakogude andmebaaside haldamise õigust omavad mõne üksiku asutuse töötajad, seente molekulaarse määramise andmebaasi saavad täiendada ainult rahvusvahelise töörühma UNITE liikmed jne. Veebi-töölaua kasutaja õigusi ja kuulumist mingisse kindlasse töörühma saavad taotleda kõik uurijad, asutused, looduskaitstajad, õpetajad, õpilased jt, kellel on soov oma andmebaase samal platvormil arendada.

Väljasorditud andmestiku saab kasutaja saata veebi-töölaua näpiststahvlile, kus on võimalik alustada erinevaid analüüse, sh kuvada andmeid *Google Maps* kaardirakendusel, viia läbi keskkonnagenoomika analüüse jm. Kui analüüsid ületavad teatud mahu, siis saadetakse need täitmiseks TÜ Teadusarvutuste Keskuse aurumasinasse ja sealt edasi arvutusmasinatesse ehk kateldes. Pilveraallinduse (*cloud computing, software-as-a-service*) põhimõttel töötava PlutoF-platvormi võimalusi kasutavad praegu kõige ulatuslikumalt seentega seotud andmebaasidega töötajad; keskkonnagenoomika analüüsid on esialgu võimalikud ainult seente põhjal. Loodetavasti arendatakse samal platvormil ka teisi suurtaksonite põhiseid andmebaase, mis rakendavad maksimaalselt PlutoFi poolt pakutavaid võimalusi.

Hetkel on PlutoF-platvormi oma andmebaaside koduks valinud Tartu Ülikooli zooloogilised, botaanilised ja mükoloogilised kogud, Eesti Maaülikooli zooloogilised ja mükoloogilised kogud, Tallinna Botaanikaiaia kogud, mõned erakogude omanikud, seente molekulaarset määrajat arendav rahvusvaheline konsortsium UNITE jne. 2011. a aprilli alguses oli PlutoFi veebi-töölaual 308 kasutajat umbes 20 riigist ja hõlmati üle 30 andmebaasi.

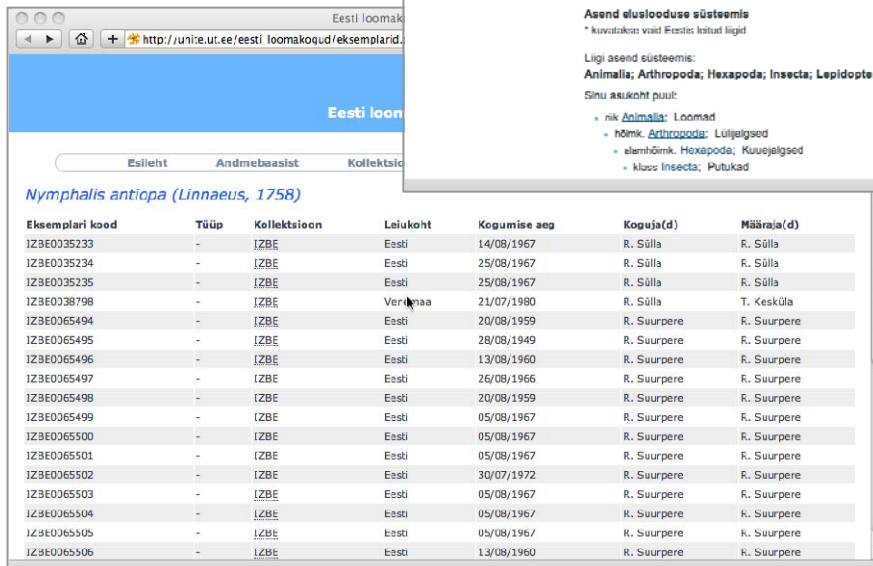
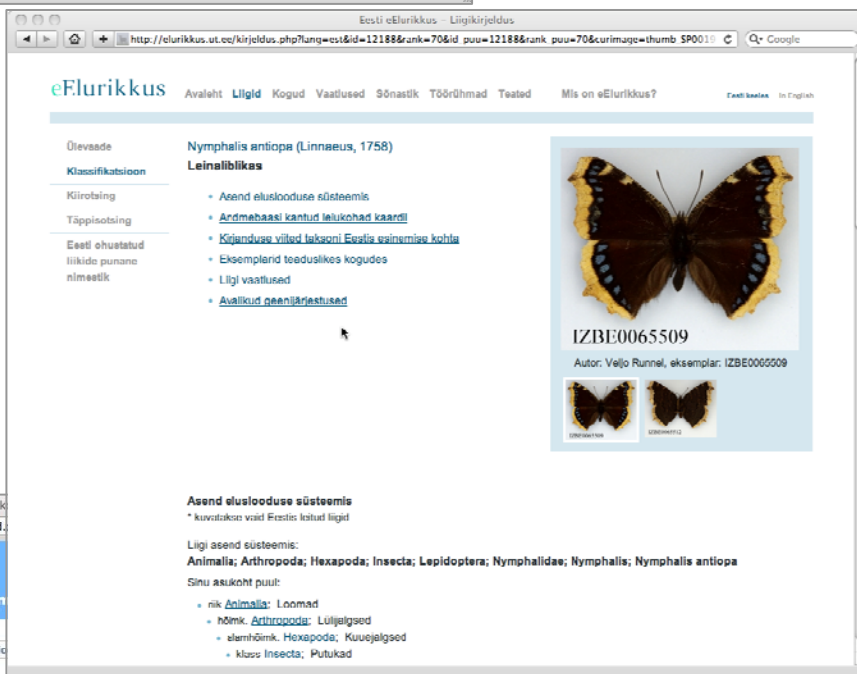
PLUTOFI KASULIKKUS UURIJALE. VEEBIRAKENDUS *E-ELURIKKUS*

Lisaks andmebaaside haldamisele on PlutoF-taristu baasil loodud avalikke veebirakendusi, mis kuvavad mitme eraldi andmebaasi teavet. Näiteks *EELURIKKUS* (<http://elurikkus.ut.ee>) võimaldab otsida nii eesti- kui ka ingliskeelset infot Eestist leitud elusolendite liikide kohta (joonis 4 ja 5). Aprilli alguses 2011 oli sellesse jõutud kanda teave 23 466 liigi kohta: ladinakeene nimi, selle sünonüümid, liigi asend elusolendite süsteemis, eesti-keelne nimi, viited leviku ja ökoloogia kohta Eestis, fotod, levikukaart, andmestik liigi esindatuse kohta teaduslikes kollektsioonides, andmed Eesti punasest nimestikust ja/või liigi kaitsmise kohta riiklikul tasandil. Näiteks joonisel 6 kuvatud hariliku lehternahkise (*Thelephora terrestris*) leviku-

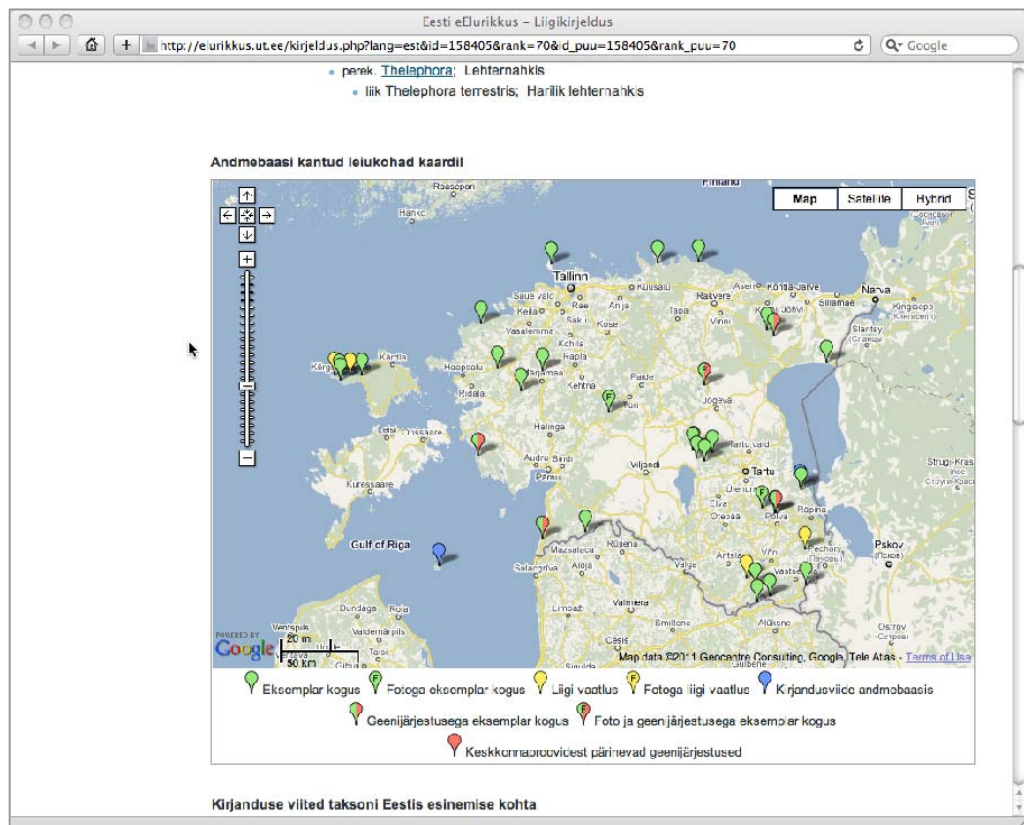


Joonis 4.
eFlurikkus, veebiväljundi esi-
leht. Siia koondub üksikisikute
ja asutuste andmebaasidest
Eesti liike puudutav info.

Joonis 5.
Leinaliblika infoleht eElurik-
kuse väljundis (paremal) ja sa-
ma liigi eksemplaride väljund
Eesti loomakogude rahvus-
likus andmebaasis (all).



Joonis 6. Hariliku lehternahkise levikukaart eElurikkuse väljundis. Info selle seeneliigi esinemise kohta pärineb teaduskogudest, kirjandusest, vaatlustest ja geenijärjestustest.



kaartil olev info pärineb teaduslikest kollektsioonidest, kirjandusest, vaatlustest ja geenijärjestustest. PlutoF-platvormil arendatavatest andmebaasidest on selle teabe aluseks Eesti Liikide Register, TÜ, EMÜ ja Tallinna Botaanikaia teaduskogude andmebaasid, info uurijate isiklikest andmebaasidest, geenijärjestuste andmebaasidest UNITE ja INSDC jm. Seega on tegemist veebiprojektiga, mis toetub suurele hulgale iseseisvatele andmebaasidele-projektidele, mille arv aja jooksul ilmselt kasvab – nagu ka selles kajastatavate liikide arv.

PlutoFi kasutamisega vabaneb üksikuuriija või töörühm vajaliku e-infrastruktuuri väljaarendamisest ning selle ülalpidamise kuludest. Tsentraalselt on lahendatud andmeturve ja -varundus. Lisaks sellele on PlutoF-platvormil lihtne teha andmebaase vastastikku kättesaadavaks veel enne salvestatud andmete avaldamist. See süvendab koostööd töörühmade vahel ja annab loodetavasti võimaluse

laiaulatuslikke analüüse kiirendatult teostada. Näiteks saavad töörühmad, kes võtavad eri kontinentidel sarnaseid bioloogilisi proove, säästlikult läbi viia ühiseid analüüse.

PlutoF analüüsides moodulisse lisandub pidevalt uusi töövahendeid. Praegu on kõige silmapaistavamalt välja arendatud geenijärjestuste analüüsil vajalikud töövahendid (Hartmann jt 2010; Nilsson jt 2010a, 2010b, 2011a, 2011b). Kimäärsete geenijärjestuste leidmise tarkvara (Nilsson jt 2010a) on lisaks PlutoF-platvormile võetud kasutusele ka NCBI andmebaasides. Tulevikus plaanitakse veebi-töölauale lisada uut fülogeneetika alast ja statistikatarkvara, mis võimaldaks kasutajal suunata andmeid analüüsidesse üha säästlikumalt.

ANDMETE PRIVAATSUS JA AVATUS

PlutoF-platvormi puhul on olulised andmete privaatsuse ja avatuse küsimused. Praegu saab and-

mebaasi omanik andmed piiramata ajaks lukustada. Probleemiks saab see juhul, kui need andmed avaldatakse teadusartiklis vm, aga uurija unustab need avalikuks teha. Või mida teha lukustatud andmetega, mille omanik siirdub muude tegevuste juurde (näiteks üliõpilane) või lahkub igaveseks? Kas rakendada andmete avalikustamise tähtaeg, mille möödudes andmed muutuvad automaatselt vabaks?

Kui pikk see periood peaks olema? Andmete avatuse küsimus on tänapäeva teaduses omaette kuum teema. Teadusliku andmestiku avalikustamise küsimusi on lahanud mitmed ülevaated ja artiklid (vt OECD 2007; Field jt 2009). Suurematel elurikkuse uurimise rahastajatel, nagu NERC (<http://www.nerc.ac.uk>) ja NSF (<http://www.nsf.gov>), on selles vallas oma poliitika. Üldsuundumus paistab olevat, et teaduse rahastajad ja kirjastajad hakkavad üha täpsemalt nõudma, kuidas ja kus peavad elurikkuse projekti andmed olema talletatud. Sellela keeldub fond projekti rahastamast ja kirjastaja uuringut avaldamast. Paljudes teadusajakirjades on juba mõnda aega rakendatud süsteem, kus nõutakse geenijärjestuste deponeerimist mõnda avalikku andmebaasi. PlutoF järgib üldise konsensuse saavutanud andmete avalikustamise ettepanekuid.

Põhimõtteliselt saab PlutoF-platvormil lubada ka lukustatud andmete piiratud kasutamist. Näiteks saab igaüks kasutada UNITE andmebaasi kuuluvaid lukustatud geenijärjestusi tundmatute seente geenijärjestuste identifitseerimiseks. Analüüsi tulemuses on lukustatud geenijärjestusega seotud statistika olemas, aga täpsemate andmete saamiseks tuleb otse omaniku poole pöörduda. Selline kasutusviis on loodetavasti viinud kokku teadlasi ja andmeid, mis muidu ei oleks olnud võimalik.

Avatuse ja privaatsusega seondub tunnustuse küsimus. Kuidas tunnustada, s.o tsiteerida omanikke, kes on oma andmed teistele kättesaadavaks teinud või olemaolevaid andmeid täiendanud? PlutoFil valmib lähitulevikus süsteem, mis võimaldab automatiseeritult andmetele tsiteeringuid lisada.

EESTI TEADUSE TEEKAART NATARC

NATARC on lühend, mis tähistab Eesti teaduse taristu teekaardi projekti “Loodusteaduslikud arhiivid ja andmevõrgustik”. Projekti raames arendatakse järgmise nelja aasta jooksul PlutoF-põhist infrastruktuuri mitmes väga olulises suunas. Eesmärgiks on luua ühtne PlutoF-põhine elurikkuse infosüsteem (*e-infrastructure*), mis võimaldab Eesti ja välismaistel uurijatel analüüsida omavahel seostatuna loodusteaduslikku andmestikku elusorganismide, ökosüsteemide kirjelduste ja geenijärjestusteni. Arendatav platvorm peab toetama läbimurdelisi avastusi loodusteaduste eri valdkondades, tagama Eesti bioloogilise mitmekesisuse ning keskkonna seisundi ja selle muutuste adekvaatse dokumenteerituse. Talletatud ja korrastatud andmekogu tehakse tarkvararakenduste abil kättesaadavaks Eesti ja välismaa teadlastele, Keskkonnaministeeriumi allasutustele jt.

Andmete pikaajaline talletamine PlutoF-platvormil tagatakse uue e-taristu arendamisega Tartu Ülikoolis ning andmebaasi koopiote talletamisega Eesti Maaülikooli serverites.

Lisaks PlutoF-platvormil arendatavatele andmebaasidele on Eestis mitmeid teisigi elurikkusega seotud olulisi, iseseisvate süsteemide rajatud andmebaase. Nimetamist väärivad kindlasti EELIS (Eesti Looduse Infosüsteem – Keskkonnaregister), ELUSi (Eesti Looduseuurijate Seltsi) loodusvaatluste andmebaas, EMÜ botaaniliste kogude andmebaas, Eesti Loodusmuuseumi andmebaasid, Tartu Ülikooli botaanika osakonna krohmseente andmebaas MaarjAM jt. NATARCi väljakutseks saab sellega ühineda soovivate erinevatel platvormidel olevate andmebaaside info kokkutoomine ühisele veebitöölauale. Viimast vajavad nii teadlased kui looduskaitsjad, õpetajad ja õpilased ning kindlasti ka poliitikud ja ametnikud, eelkõige loodusega seotud otsuste tegemisel.

TEADUS JA ELURIKKUSE INFORMAATIKA

Elurikkuse informaatika ja laiemalt kogu teaduse jaoks on üheks suuremaks väljakutseks rikkaliku

andmestiku kuhjumine, mida täiendatakse üha kiiremas tempos. Ühelt poolt on andmete tootjaks teadlased ja nende poolt kasutatavad instrumendid. Viimaste näiteks võib tuua DNA järjestajad (tulemuseks on geenijärjestused), mikroskoobid (tulemuseks pildid ja nendega seotud meta-andmestik), mulla, vee või õhu analüsaatorid, erinevad seiresüsteemid jne. Teine, ja mitte väiksem, osa andmestikust moodustub andmekorrastusega seotud arvutuste tulemusel, kusjuures algandmestik pärineb eelnimetatud jt instrumentidest. Elurikkuse informaatika ülesanne on tekkiva andmemassiivi organiseeritud talletamine ning tulevas-tele analüüsiledele kättesaadavaks tegemine. Sellela oleks väga keeruline liikuda faktimassiivilt ja empiirilisel teaduse faasil teaduslike hüpoteeside ja kontseptsioonide juurde. Teisalt peab teadus olema ligipääsetav ja hüpoteesid kontrollitavad, mis on tänapäeval tekkivate andmemassiivide puhul võimalik eelkõige korrastatud andmebaaside abil. Vastasel korral tasuks maksumaksja teadustöö eest, mille andmestik on 5–10 aasta pärast raskesti või üldse mitte kasutatav.

Lisaks andmete andmebaasides kättesaadavusele on oluline ka nende kvaliteet. INSDC andmebaasides talletatakse üha enam elurikkuse geenijärjestusi ja nendega seotud andmestikku olendi asukohta, kasvukeskkonna, selle kliima jm kohta. Talletatud andmed on üha paremini organiseeritud, mis teeb need suhteliselt hästi kättesaadavaks. Tõsisem on aga probleem, et üks osa andmestikust on halva kvaliteediga. Näiteks leiti hiljutises uurimuses (Longo jt 2011), et avalikes genoomijärjestuste andmebaasides NCBI, *Ensembl*, JGI ja UCSC on bakterite, taimede ja kalade nime all sisestatud küllalt suur kogus inimgenoomi järjestusi. Sellise andmestiku kasutamine teiste teadlaste poolt ilma kvaliteedi kontrollita võib arusaadavalt viia valejäreldesteni. Mitmed artiklid on käsitlenud seente geenijärjestuste kvaliteeti INSDC andmebaasides (Bidartondo jt 2008; Nilsson jt 2007, 2011b). Nendes olevaid seente rDNA ITS geenijärjestusi kasutatakse keskkonnagenoomika

analüüsides seente DNA-põhiseks määramiseks mullast, õhust, teiste organismide kudetest jm. Kuna INSDC andmebaasides on ligikaudu 20% ITS geenijärjestustest vigased, viib selle andmestiku kontrollimatu kasutamine vigaste tulemusteni. Kõige halvem on asjaolu, et valesti määratud geenijärjestused suurendavad INSDC-s talletatuna omakorda vigaste andmete hulka. Nad sisestatakse andmebaasi reeglina sellesama vale nime all. PlutoF-platvormil on seetõttu loodud eraldiseisev andmebaas INSDCs talletatud seente geenijärjestuste annoteerimiseks. Seal saab kasutaja arvates vigasele geenijärjestusele lisada senisest erineva taksoni nime, märkida, kas tegemist on kimäärse või madala kvaliteediga järjestusega, täiendada või lisada leiukoha, kasvukeskkonna jm andmeid. Annoteeritud andmestik, sh parandatud taksoni nimi kaasatakse PlutoF-platvormi põhisesse analüüsidesse, mis võimaldab vigaseid geenijärjestusi vältida. Praegu käivad läbirääkimised NCBI ja ENA andmebaasidega, et annoteeritud info liiguks ka INSDC andmebaasidesse. Loodetavasti vähendab see tulevikus vigaste geenijärjestuste arvu kasvu.

Suure andmemassiivi põhjal teadusliku hüpoteesi püstitamine ja kontrollimine vajab kahtlemata elurikkuse informaatika abi. Biogeograafia, koevolutsiooni, keskkonnagenoomika, süstemaatika, fülogeneesi, looduskaitse jt valdkondade eesliiniteaduse analüüs on reeglina seotud mahuka andmestikuga. Seeõttu on otstarbekas juba uuringu planeerimise faasis otsustada, milliseid elurikkuse informaatika töövahendeid kaasata ning pidada silmas, et andmeid ja tulemusi on vaja kasutada ka aastate pärast.

VIITED

Abarenkov, K., Kõljalg, U., Parmasto, E., Kuslapuu, A. 2008. PlutoF 1.0. Veebi-töölaud andmete sisestamiseks, toimetamiseks ja vaatamiseks (vaatlused, kollektsioonid, liigid jt taksonid, DNA-andmed jm). Kasutusjuhend looduseuurijale. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu.

- Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., Erland, S., Høiland, K., Kjoller, R., Larsson, E., Pennanen, T., Sen, R., Taylor, A. F. S., Tedersoo, L., Ursing, B. M., Vrålstad, T., Liimatainen, K., Peintner, U., Kõljalg, U. 2010a. The UNITE database for molecular identification of fungi – recent updates and future perspectives. *New Phytol.*, 186, 2, 281-285.
- Abarenkov, K., Tedersoo, L., Nilsson, R. H., Vellak, K., Saar, I., Veldre, V., Parmasto, E., Proust, M., Aan, A., Ots, M., Kurina, O., Ostonen, I., Jõgeva, J., Halapuu, S., Põldmaa, K., Toots, M., Truu, J., Larsson, K.-H., Kõljalg, U. 2010b. PlutoF – a web based workbench for ecological and taxonomic research, with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evol. Bioinform.*, 6, 189-196.
- Bidartondo, M. I., Bruns, T. D., Blackwell, M., Edwards, I., Taylor, A. F. S., Horton, T., Zhang, N., Kõljalg, U., May, G., Kuyper, T. W. *et al.* 2008. Preserving accuracy in GenBank. *Science*, 319, 5870, 1616.
- Field, D., Sansone, S.-A., Collis, A., Booth, T., Dukes, P., Gregurick, S. K., Kennedy, K., Kolar, P., Kolker, E., Maxon, M., Millard, S. E., Mugabushaka, A.-M., Perrin, N., Remacle, J. E., Remington, K., Rocca-Serra, P., Taylor, C. F., Thorley, M., Tiwari, B., Wilbanks, J. 2009. Omics Data Sharing. *Science*, 326, 5950, 234-236.
- Hartmann, M., Howes, C. G., Abarenkov, K., Mohn, W. W., Nilsson, R. H. 2010. V-Xtractor: An open-source, high-throughput software tool to identify and extract hypervariable regions of small subunit (16S/18S) ribosomal RNA gene sequences. *J. Microbiol. Meth.*, 83, 250-253.
- Kõljalg, U., Larsson, K.-H., Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., Erland, S., Høiland, K., Kjoller, R., Larsson, E., Pennanen, T., Sen, R., Taylor, A. F. S., Tedersoo, L., Vrålstad, T., Ursing, B. M. 2005. UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 166, 1063-1068.
- Longo, M. S., O'Neill, M. J., O'Neill, R. J. 2011. Abundant human DNA contamination identified in Non-Primate genome databases. *PLoS ONE*, 6, 2, e16410.
- Nilsson, R. H., Ryberg, M., Kristiansson, E., Abarenkov, K., Larsson, K.-H., Kõljalg, U. 2007. Taxonomic reliability of DNA sequences in public sequence databases: a fungal perspective. *PLoS ONE*, 1, 1, e59.
- Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Veldre, V., Nylander, S., De Wit, P., Brosche, S., Alfredsson, J. F., Ryberg, M., Kristiansson, E. 2010a. An open source chimera checker for the fungal ITS region. *Mol. Ecol. Resources*, 10, 1076-1081.
- Nilsson, R. H., Veldre, V., Hartmann, M., Unterseher, M., Amend, A., Bergsten, J., Kristiansson, E., Ryberg, M., Jumpponen, A., Abarenkov, K. 2010b. An open source software package for automated extraction of ITS1 and ITS2 from fungal ITS sequences for use in high-throughput community assays and molecular ecology. *Fungal Ecology* 3: 284-287.
- Nilsson, R. H., Veldre, V., Wang, Z., Eckart, M., Branco, S., Hartmann, M., Quince, C., Godhe, A., Bertrand, Y., Alfredsson, J. F., Larsson, K.-H., Kõljalg, U., Abarenkov, K. 2011a. A note on the incidence of reverse complementary fungal ITS sequences in the public sequence databases and a software tool for their detection and reorientation. *Mycoscience*, DOI: 10.1007/s10267010-0086-z. (Trükis).
- Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Larsson, K.-H., Kõljalg, U. 2011b. Molecular identification of fungi: rationale, philosophical concerns, and the UNITE database. *Open Appl. Informat. J.* (Trükis).
- OECD. 1999. Report of the Working Group on Biological Informatics. 74 pp. (<http://www.oecd.org/dataoecd/24/32/2105199.pdf>)
- OECD. 2007. Principles and guidelines for access to research data from public funding. 24 pp. (<http://www.oecd.org/dataoecd/9/61/38500813.pdf>)

TAIMEKOOSLUSTE MITMEKESISUS – MUSTRID JA MEHCHANISMID

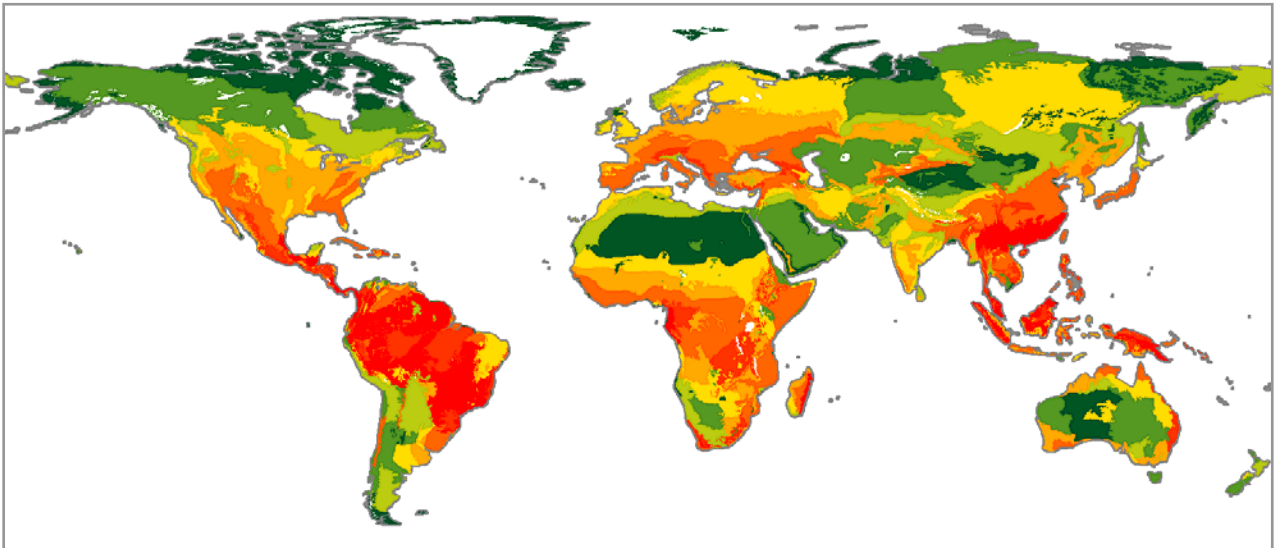
Martin Zobel, Meelis Pärtel

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 soontaime liiki, 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 väikeseskaalalise 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 liigirikkust 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.

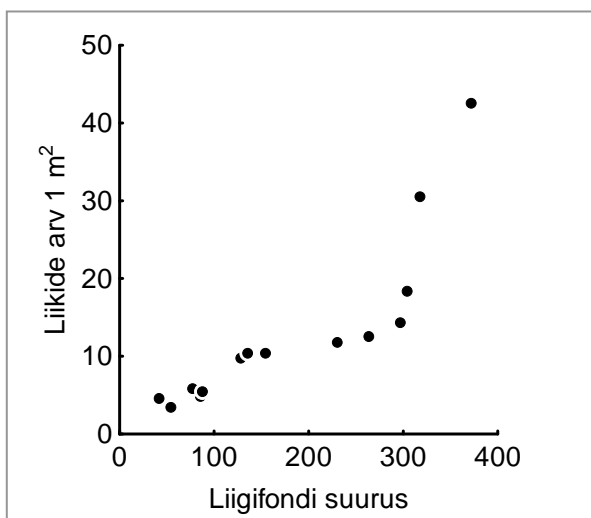
Sisuliselt on liigirikkkust selgitava teooria puhul tegemist olukorraga, kus biogeograafia käsitleb bioomide ja regioonide liigirikkkuse mustrit suureskaalalistele protsessidele (liigiteke, migratsioon) toetudes. Ökoloogia teooria aga selgitab lokaalset liigirikkkuse variatsiooni taimevaheliste ökoloogiliste 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 koosluse 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 liigirikkuste vahel, ilmusid Tartu Ülikooli uurimisgrupi töös (Pärtel jt 1996). Analüüsiti Eesti taimekooslusi ja leiti, et taimekoosluste väikeseskaalalise liigirikkuse (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 taimeliike. 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 teedrajavas 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.

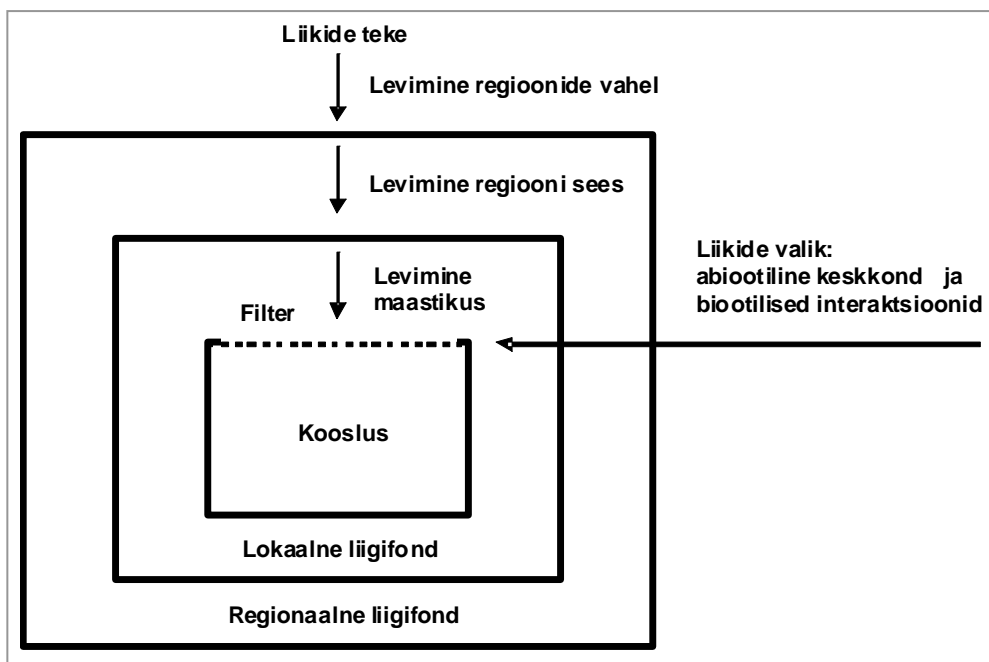
Mükoriisa on vaid üks näide sellest, kuidas ökoloogilised interaktsioonid kujundavad taimede kooselu. Tegelikult mängivad väga suurt rolli igasugused interaktsioonid taimede ja (ka patogeensete) mikroobsete organismide vahel (Bever jt 2010). Loomulikult on oluline osa ka taimede ja rohusööjate vahelistel 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 taim-, 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 fragmenteerimine mõjutab mikroobsete organismide populatsioone. Näiteks, kogemused suurte kaevandusala- de rekultiveerimisel kinnitavad, et seenesporide 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., Anhelme, 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.

MÜKORIISASEENTE ELURIKKUSE UURINGUD EESTIS

Leho Tedersoo, Triin Naadel, Maarja Öpik, Ivika Ostonen*

*Loodusmuuseum, Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

SISSEJUHATUS

Seente globaalne elurikkus maailmas on võrreldav putukate ja bakterite omaga. Seenjuur ehk mükoriisa on taimejuure ja seene ühisorgan, mille kaudu enamik maismaataimi ammutab mullast vees lahustunud toitaineid. Mükoriisset ühendust taime ja seente vahel võib lugeda üldjuhul mutualistlikuks suhteks, sest seensümbiont saab taimelt fotosünteesiproduktide näol kogu või väga olulise osa oma energiast. See sümbioos tekkis arvatavasti ordoviitsiumis, kui algelise ehitusega krohmseened (hõimkond *Glomeromycota*) asustasid esimeste maismaataimede risoide, moodustades põdsasjalt harunenud taimeraku-siseseid struktuure – arbuskuleid. Sellist arbuskulaarset mükoriisat (AM) moodustab enamus rohttaimi ja valdav osa troopilisi puuliike, mis domineerivad paljudes taimekooslustes siiani. Ka mitmed majanduslikult olulised kultuurtaimed, näiteks kartul, teraviljad (sh riis), kaunviljad, viljapuud, kohvi- ja teepuu moodustavad AM-i. Evolutsiooni käigus on hiljem iseseisvalt tekkinud teised mükoriisavormid – ektomükoriisa (EkM), erikoidne mükoriisa (ErM) ja orhidoidne mükoriisa (OM) ning nende mitmed vormid. EkM domineerib peamiselt parasvöötme okas- ja segametsade ning majanduslikult ja ökoloogiliselt tähtsamate troopiliste puusugukondade esindajatel. ErM on arenenud vaid teatud kanarbikulaadsete (*Ericales*) sugukondades, kus seensümbiontideks on peamiselt endofüütse eluviisiga kottseened (Cairney, Meharg 2003; Tedersoo jt 2009). Kanarbikulaadsed on laialt levinud parasvöötme ja vahemerelise kliimaga kooslustes ning mägistes troopikapiirkondades. OM interaktsioon hõlmab käpalisi (*Orchidaceae*) ja väga erineva eluviisiga kand- ning kottseeni. Paljud orhideed on evolutsioneerunud seente parasitideks – nende süsinikuallikaks on ektomükoriisse või saproobse eluviisiga seen, kes omakorda hangib süsinikku metsapuudelt või varisest.

Samas kui mükoriisat moodustavate taime elurikkus on suhteliselt hästi teada, avastatakse igal aastal uusi seenerühmi, mis elavad taimejuurtega mutualistlikes suhetes. Suured ja silmatorkavad viljakehad esinevad vaid EkM seentel, ent suurim osa kõigi mükoriisaseente biomassist asub juurtes või mullas, kus hõre seeneniidistik jääb sageli palja silmaga nähtamatuks. Paljud seened paljunevad mittediagnostiliselt ega moodusta kunagi viljakehi, mistõttu nende avastamine ja kirjeldamine on raskendatud. Seetõttu kasutatakse seente määramiseks mullast ja juurtelt molekulaarseid meetodeid. Laialdaselt on levinud ribosomaalse DNA (rDNA) mittetranskribeeritava ITS regiooni primaarse järjestuse kasutamine seeneliikide eristamiseks. See geenilõik esineb genoomis kümnete või sadade koopiatena, on vähe konserveerunud ning seetõttu polümeraase ahelreaktsiooni käigus kergesti paljundatav (Nilsson jt 2009; Abarenkov jt 2010).

Krohmseente jaoks on ITS regioon osutunud ebasobivaks, kuna selle seenehõimkonna esindajate rakkudes on esindatud paljud tuumagenoomid ning ITS järjestused võivad olla seetõttu väga erinevad. AM seente määramiseks on enim levinud rDNA 18S ja 28S geenid (Öpik jt 2006). Kui veel mõne aasta eest määrati looduses esinevaid seeni üksikhaaval, siis tehnika areng on paaril viimasel aastal võimaldanud mullaorganisme määrata tuhandete kaupa, kasutades selleks pürosekveneerimist (Margulies jt 2005). Eesti teadlastel on oluline roll selle meetodi rakendamisel ja standardiseerimisel seenekoosluste kirjeldamiseks (Öpik jt 2009; Tedersoo jt 2010b; Unterseher jt 2011).

Ülalkirjeldatud meetodid ei võimalda siiski tuvastada seente funktsioone juurtes ja mullas. Seene-liigid ja -isendid ning kõrgemad taksonid erinevad üksteisest suurel määral oma funktsionaalsete

omaduste poolest. See on ajendanud paljusid teadlasi uurima elurikkuse ja ökosüsteemide toimimise seoseid nii maa peal kui ka mullas.

Molekulaarsete meetodite kasutamine on võimaldanud Eesti teadlastel uurida mükoriisaseente liigirikkust üle maailma. Käesolev üllitis annab ülevaate Eesti teadlaste panusest mükoriisete seente bioloogilise ja funktsionaalse elurikkuse uurimisel.

ARBUSKULAARNE MÜKORIISA

Hoolimata kõrge evolutsioonilisest vanusest ja dominantsusest Maa ökosüsteemides on AM seenete elurikkus teiste mükoriisatüüpidega võrreldes suhteliselt madal. Morfoloogiliselt on kirjeldatud veidi üle 200 krohmseente liigi, molekulaarsete liigi tasemel taksonitena ligi 300 (Öpik jt 2010) ning see arv suureneb pidevalt. Maailma üks liigirikkamaid krohmseente kooslusi asub Eestis Koeru salukuusikus. Sealse metsa kümnekonna alustaimestikuliigi juurtest on kindlaks tehtud üle 50 krohmseente liigi. Ühe taimeliigiga koos elamas on seal registreeritud üle 30 seeneliigi, ühe taimeisendiga aga kuni kümnekond (Öpik jt 2008, 2009). Kuna eri paikade AM seened pole samad ja paljud piirkonnad on seni vähe uuritud, on alust arvata, et AM seenete globaalne elurikkus on suurem kui paarsada liiki. Ka on Koeru salukuusiku krohmseente liigirikkuse uurituse põhjalikkus maailmas ainulaadne, mistõttu tegelikud AM seenete liigirikkuse tulipunktid võivad asuda hoopis mujal (Öpik jt 2010).

AM ja ka teiste seenekoosluste liigirikkuse uurimine taaselavnes 1990ndatel aastatel, kui DNA-põhised meetodid hakkasid võimaldama seenete määramist taimejuurtest. Traditsiooniline krohmseente taksonoomia põhineb valdavalt mullas tekkivate eoste morfoloogilistel tunnustel, samas kui juuresisesed seenestruktuurid võimaldavad parimal juhul sugukonna tasemeni määramist. Mullas eostena leiduvad AM seeneliigid aga ei pruugi olla taimejuurtes aktiivsed ning juuri koloniseerivad AM seened ei moodusta alati eoseid. Seetõttu ei anna eostepõhised AM seenete koosluste andmed nende levikust tõepärast pilti.

Tosinkonna aastaga kogunenud DNA-põhised krohmseente koosluste kirjeldused on tunduvalt muutnud meie arusaama nende seenete bioloogiast. Nüüdseks teame, et erinevates taimekooslustes on isesugused krohmseente kooslused (Öpik jt 2003, 2006). Nii nagu taimedel, on ka krohmseentel erineva elustrateegiaga liike: AM seenete metsaliigid eelistavad taimi, mis kasvavad vaid metsas, samas kui erinevaid kasvukohti asustavad AM seened elavad koos taimedega, mis kasvavad mitmetes erinevates kasvukohtades (Öpik jt 2009). Kasvukohageneralistidest eelistas partneritena AM seeni ka Lõuna-Euroopas invasiivne Hiina päritoluga palmiliik, kui ta istutati Euroopas eri looduslikesse kooslustesse (Mooraj jt 2011).

Mullas elunevate, paljale silmale nähtamatute krohmseente biogeograafia on hakanud selguma. Maailma sadakonnas eri paigas tehtud üksikuuringute analüüs näitas, et vaid väike osa AM seeneliikidest on levinud kõikjal maailmas; eri kliimavöötmetes ja mandritel elavad nende piirkondade spetsiifilised AM seeneliigid (Öpik jt 2010). Senised andmed AM seenete loodusliku mitmekesisuse kohta keskenduvad Euroopale ja Põhja-Ameerikale. Eesti teadlaste töö tulemusena on lootust, et mitmed praegu veel kaardil olevad valged laigud saavad lähiaastatel uuritud.

EKTOMÜKORIISA

Maailmas esineb hinnanguliselt 8000 taime- ja 20 000–25 000 seeneliiki, mis moodustavad EkMi. Nii taimede kui seenete seas on EkM iseseisvalt tekkinud mitukümmend korda (Brundrett 2009; Tedersoo jt 2010a). Eesti teadlased on eksperimentaalsete ja molekulaarsete meetoditega esimesena tuvastanud üle kümne uue EkM seenerühma (Kõljalg 1992; Tedersoo jt 2006a, 2010a). Enamik selliseid seeni moodustab koorikjaid või pisikesi kausikujulisi viljakehi, mis ei ärata tähelepanu.

Enamik EkM seenete kooslusi hõlmavad 100–200 liiki metsatuka kohta, ent tõenäoliselt on see arv tugevasti alahinnatud (Tedersoo jt 2006b). Järvselja ürgmetsa ühtainsat puud koloniseerib hinnanguliselt mitusada seeneliiki ja mitukümmend ühe

seeneliigi indiviidi (Bahram jt 2011). Mõneastaste metsapuude EkM seente bioloogiline mitmekesisus jääb siiski kümne piiresse, sõltudes puu vanusest, kasvukohast ja juuresüsteemi ulatusest (Tedersoo jt 2008b). Kohalikul skaalal struktureerib mulla seenekooslusi enim peremeestaim ja mullahorisont või mikroniis (Tedersoo jt 2003, 2008a, 2008b). Mõned EkM seeneliigid on väga eriomased teatud puuperekondadele, ent enamik dominantliike on siiski laia peremeeste ringiga. Suurem osa puuliike on oma seente suhtes samuti vähevalivad, ent üksikud taimed seonduvad väga väheste seeneliikidega (Suvi jt 2010). Arvatavasti on nii seentel kui ka taimedel peremehe-spetsiifilisus seotud fülogeneetilise päritoluga ja ekstreemsete mullastikutingimustega.

Kuna seente elurikkuse uurimist molekulaarsete meetoditega saavad endale lubada eeskätt Põhja-Ameerika ja Euroopa riigid ning Jaapan, siis enamik sellistest töödest ongi läbi viidud põhja-parasvöötme metsades. Et saada globaalset pilti EkM seente elurikkusest, kirjeldasid Eesti mükoloogid koos väliskolleegeidega paljusid varem uurimata troopilisi piirkondi, nagu Austraalia, Malaisia, Seišellid, Ecuador ja Kamerun (Tedersoo jt 2007b, 2008a, 2010bc; Peay jt 2010). Nende uuringute käigus selgus üllatav tõsiasi: vastupidiselt kõigile teistele uuritud organismirühmadele on EkM seente liigiline ja fülogeneetiline elurikkus troopikas märksa väiksem kui parasvöötmes. Tõenäoliselt on EkM tüüpi sümbioos tekkinud männilistega (*Pinaceae*) juura ajastul parasvöötme metsades või Lõuna-Aasia mägedes; paljud seenerühmad pole kohanenud troopiliste tingimustega. Troopiline muld ei pruugi EkM seentele sobida ka väga kiire lagunemise tõttu; mõjub ka peremeestaimede suhteline hajutatatus (Tedersoo, Nara 2010). Praegu koostatakse mudelit, et hinnata EkM seente elurikkust ja koosluseid enim mõjutavaid tegureid globaalsel skaalal.

ERIKOIDNE MÜKORIISA

ErM seened on arvatavasti juure-endofüüdid, mis 'kodustati' evolutsiooni jooksul ühel korral kanar-

bikulaadsete taimede poolt (Tedersoo jt 2009). Kuna ErM seeni määratakse peamiselt juureproovidest, on jäänud paljuski selgusetuks, millised seeneliigid on funktsionaalsed sümbiondid taimega ja millised vaid elavad juurtes. Kõik juurtega seonduvad seened ei moodusta ErM-i, kuid seda mükoriisat moodustavaid seeni leidub mitmetes üksteisest kaugetes seeneseltsides (*Helotiales*, *Chaetothyriales* ja *Sebaciales*). Eestist kogutud materjalist on määratud kõikidesse nendesse rühmadesse kuuluvaid liike (Selosse jt 2007). ErM seente positiivne mõju taimede kasvule on väga tugev nii looduslikel taimedel kui ka näiteks kultuurmustikatel (Cairney, Meharg 2003; Starast jt 2006). Arvatakse, et ErM seened on efektiivsemad orgaaniliste toitainete omastajad kui muud mükoriisaseened.

ORHIDOIDNE MÜKORIISA

Orhidoidset mükoriisat moodustavad seened on eluviisi poolest väga erinevad. Enamik rohelist orhideesid on fotosünteesivõimelised ning assotsieeruvad mullas leiduvate saproobidega, nt kauris kuldking ja hall käpp (Shefferson jt 2005, 2008). Paljud orhideed on vahetanud saproobid EkM seente vastu, sest puude juuri asustades on need ilmselt stabiilsemad ja pikaajalisemad partnerid. Orhideede interaktsioonid saproobide ja EkM seentega võivad olla küllaltki liigispetsiifilised, eriti fotosünteesivõime kaotanud liikidel (Taylor, Bruns 1997). Fotosünteesivate orhideede albiinovormide uuringud näitavad, et täielik sõltuvus seentest arenes välja enne, kui kitsas spetsiifilisus (Abadie jt 2006). Täielik sõltuvus kindlast seeneliigist võimaldab ilmselt seenelt efektiivsemat toitainete saamist, ent võib hõlpsalt viia orhideeliigi väljasuremiseni, kui antud seeneliigi populatsioone tabab kliimamuutustest või inimtegevusest tingitud hääbumine.

Enamus käpalisi on haruldased ja looduskaitsealused objektid paljudes riikides. Seetõttu on käpaliste seensümbiontide tuvastamisel tähtis ka looduskaitsealine aspekt: antud juhul tuleb kaitse alla võtta kogu kooslus, mitte vaid üksikud taimed.

Eestist kogutud käpaliste OM seente mitmekesisust on põhjalikult uuritud kaunil kuldkingal (*Cypripedium calceolus*), hallil käpal (*Orchis militaris*) ja valgel tolmpeal (*Cephalanthera longifolia*) (Shefferson jt 2005, 2008; Abadie jt 2006).

MÜKORIISA SEENTE FUNKTSIONAALNE ELURIKKUS

Mükoriisa tüübid erinevad üksteisest olulisel määral funktsionaalsete omaduste poolest. Lisaks esineb märkimisväärsed funktsionaalseid erinevusi seeneindiviidide ja -liikide ning isegi kõrgemate taksonite vahel (Ostonen jt 2009; Courty jt 2010). Need omadused tulenevad seente fülogeneetilisest päritolust ja seeneniidistiku ulatusest ning on seega teatud määral ennustatavad (Hobbie, Agerer 2010). Näiteks võivad seentaksoni erisused määrata 28% lepa EkM juurte funktsionaalsetest parameetritest (Ostonen jt 2009). Kõikide mükoriisa tüüpide puhul esineb seeneliikide vahel suuri erinevusi toitainete imamises. AM seente erineva liigilise koosseisuga kooslused võivad põhjustada taimedel mitmekordseid kasvuerinevusi (Moora jt 2004; Uibopuu jt 2009). Eriti tundlikud seenpartneri puudumisele või seenekoosluse liigilisele koosseisule võivad olla haruldased taimed. Eesti karukellaliigid mükoriisa seenteta peaaegu ei kasvanudki, nad andsid ka erineva kasvuvastuse erinevatele AM seenekooslustele (Moora jt 2004). EkM seentel on tuvastatud suuri erinevusi mulda eritavate ensüümide osas, mis sõltub ka ilmastikust ja mullaomadustest (Courty jt 2010). Seene-liikide funktsionaalne komplementaarsus lubab oletada, et taksonirikkad kooslused on looduslikes protsessides efektiivsemad (Baxter, Dighton 2005).

Parasiitsete käpaliste kitsas seondumine teatud seeneliikidega näitab, et elurikkus toodab uusi ökonišše ja suurendab seeläbi elurikkust. Orhideedega sarnaseid näiteid, kus taim saab mükoriisse seene üle võimust, on teada ka seenlillelistel (*Monotropaceae*), uibulehelistel (*Pyrolaceae*) ja mitmetel troopilistel varjutaimedel (Bidartondo jt 2002; Tedersoo jt 2007a). Kui orhideed on enamasti vähearvukad, siis seenlilli ja uibulehelisi

võib esineda ohtralt. Nendel taimedel on suhteliselt kõrge hingamis- ja transpiratsiooniaktiivsus, mis võimaldab neil hoolimata väikesest biomassist valitseda märkimisväärselt osa koosluse süsinikuringest (Tedersoo jt 2007a).

Ektomükoriisse seenekoosluse liigiline koosseis võib olla taimede juurtoitumise funktsionaalse efektiivsuse indikaator. Kõrge produktiivsusega kuusikutes on leitud, et suurem osa juuretippudest on koloniseeritud kaugeleulatuvaid risomorfe ja suurt mütseeli moodustavate EkM seente poolt (Ostonen et al, avaldamata andmed), mis toetab hüpoteesi, et EkM seeneniidistik on taime juures-tiku imava pinna suurendaja.

MÜKORIISAUURINGUTE TULEVIK

Mükorisoloogia ehk teadus mükoriisast on interdistsiplinaarne uurimisvaldkond, mis hõlmab seente ja taimede ökoloogiat, füsioloogiat ja molekulaarbioloogiat. Selle valdkonna uurimistulemustel on rakenduslikke väljundeid metsade, niitude jt ökosüsteemide produktsioonibioloogias ja teadmispõhisel majandamisel. Suur osa Eesti mükoriisauuringutest on keskendunud seente elurikkuse määramisele looduses. Rakendatakse ja arendatakse edasi uue põlvkonna sekveneerimismeetodeid (Öpik jt 2009; Moora jt 2011; Tedersoo jt 2010; Unterseher jt 2011) ning uuritakse seentaksonite funktsionaalseid erinevusi ja sümbioosipartnerite ökoloogilist komplementaarsust (Moora jt 2004; Uibopuu jt 2009). Selgitatakse EkM seente rolli puude juurtoitumises ja produktsioonis eri kliimaja metsavööndite metsades. Juuretippe koloniseerivate EkM seentaksonite mustrite analüüs looduslikul kliimagradiendil annab võimaluse ennustada muutusi metsade kasvus ja jälgida kliimamuutustega kohastumist. Kliima soojenemisel suurenevate sademete mõju lehtpuumetsade mükorisosfäärile uuritakse eksperimentaalselt FAHMi projekti (Kupper jt 2010) raames. Kavas on triipkoodistada tähtsamate Eesti seenerühmade liigid, mis võimaldab tulevikus seeni kiiresti ja efektiivselt määrata. Põhjaliku uurimise all on seente elurikkust ja koosluste struktuuri ning funktsionaalsust mõjutavad tegurid nii regionaal-

sel kui ka globaalsel tasemel (Öpik jt 2006, 2010; Ostonen jt 2009; Tedersoo, Nara 2010).

TÄNUSÕNAD

Täname oma tööühmade juhte (U. Kõljalg, K. Lõhmus, M. Zobel) mükoriisa alase uurimustöö algatamise eest Eestis. Täname partnereid paljudest ülikoolidest viljaka koostöö eest.

VIITED

Abadie, J.-C., Püttsepp, Ü., Gebauer, G., Faccio, A., Bonfante, P., Selosse, M.-A. 2006. *Cephalanthera longifolia* (Neottieae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and nonphotosynthetic individuals. *Can. J. Bot.*, 84, 1462-1477.

Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., Erland, S., Höiland, K., Kjøller, R., Larsson, E., Pennanen, T., Sen, R., Taylor, A. F. S., Tedersoo, L., Ursing, B., Vrålstad, T., Liimatainen, K., Peintner, U., Kõljalg, U. 2010. The UNITE database for molecular identification of fungi – recent updates and future perspectives. *New Phytol.*, 186, 281-285.

Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Tedersoo, L. 2011. A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 75, 313-320.

Baxter, J. W., Dighton, J. 2005. Diversity-functioning relationships in ectomycorrhizal fungal communities. Dighton, J., White, J. F., Oudemans, P. (eds). *The Fungal Community. Its Organization and Role in the Ecosystem*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 383-398.

Bidartondo, M. I., Redecker, D., Hijri, I., Wiemken, A., Bruns, T. D., Dominguez, L., Sersic, A., Leake, J. R., Read, D. J. 2002. Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 419, 389-392.

Brundrett, M. C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding global diversity of host plants by

resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*, 320, 37-77.

Cairney, J. W. G., Meharg, A. A. 2003. Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *Eur. J. Soil Sci.*, 54, 735-740.

Courty, P.-E., Franc, A., Garbaye, J. 2010. Temporal and functional pattern of secreted enzyme activities in an ectomycorrhizal community. *Soil Biol. Biochem.*, 42, 2022-2025.

Hobbie, E. A., Agerer, R. 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant Soil*, 327, 71-83.

Kupper, P., Söber, J., Sellin, A., Lõhmus, K., Tullus, A., Rääm, O., Lubenets, K., Tulva, I., Uri, V., Zobel, M., Kull, O., Söber, A. 2011. An experimental facility for Free Air Humidity Manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environ. Exp. Bot.* (Trükis).

Kõljalg, U. 1992. Mycorrhiza formed by basidiospores of *Tomentella crinalis* on *Pinus sylvestris*. *Mycol. Res.*, 96, 215-220.

Margulies, M., Egholm, M., Altman, W. E., Attiya, S., Bader, J. S., Bembien, L. A. and 50 others. 2005. Genome sequencing in open fabricated high density picoliter reactors. *Nature*, 437, 376-380.

Moora, M., Berger, S., Davison, J., Öpik, M., Bommarco, R., Bruehlheide, H., Kühn, I., Kunin, W. E., Metsis, M., Rortais, A., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Stout, J. C., Truusa, M., Westphal, C., Zobel, M., Walther, G. R. 2011. Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454-sequencing. *J. Biogeogr.*, DOI:10.1111/j.1365-2699.2011.02478.x.

Moora, M., Öpik, M., Sen, R., Zobel, M. 2004. Rare vs. common *Pulsatilla* spp. seedling performance in soils from contrasting native habitats. *Funct. Ecol.*, 18, 554-562.

Nilsson, R. H., Ryberg, M., Abarenkov, K., Sjökvist, E., Kristiansson, E. 2009. The ITS region as a target for characterization of fungal communities

using emerging sequencing technologies. *FEMS Microbiol. Lett.*, 296, 97-101.

Ostonen, I., Tedersoo, L., Suvi, T., Lõhmus, K. 2009. Does a fungal species drive ectomycorrhizal root traits in *Alnus* species? *Can. J. For. Res.*, 39, 1787-1796.

Peay, K. G., Kennedy, P. G., Davies, S. J., Tan, S., Bruns, T. D. 2010. Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytol.*, 185, 529-542.

Selosse, M.-A., Setaro, S., Glatard, F., Richard, F., Urcelay, C., Weiss, M. 2007. Sebaciniales are common mycorrhizal associates of *Ericaceae*. *New Phytol.*, 174, 864-878.

Shefferson, R. P., Kull, T., Tali, K. 2008. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine site tailings hills. *Am. J. Bot.*, 95, 156-164.

Shefferson, R. P., Weiss, M., Kull, T., Taylor, D. L. 2005. High specificity generally characterizes mycorrhizal association in rare lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Mol. Ecol.*, 14, 613-626.

Starast, M., Kõljalg, U., Karp, K., Vool, E., Noormets, M., Paal, T. 2006. Mycorrhizal colonization of half-high blueberry cultivars influenced by cultural practices. *Acta Hort.*, 715, 449-454.

Suvi, T., Tedersoo, L., Abarenkov, K., Gerlach, J., Beaver, K., Kõljalg, U. 2010. Mycorrhizal symbionts of *Pisonia grandis* and *P. sechellarum* in Seychelles: identification of mycorrhizal fungi and description of new *Tomentella* species. *Mycologia*, 102, 522-533.

Taylor, D. L., Bruns, T. D. 1997. Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 94, 4510-4515.

Tedersoo, L., Hansen, K., Perry, B. A., Kjølner, R. 2006a. Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza. *New Phytol.*, 170, 581-596.

Tedersoo, L., Jairus, T., Horton, B. M., Abarenkov, K., Suvi, T., Saar, I., Kõljalg, U. 2008a. Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytol.*, 180, 479-490.

Tedersoo, L., Kõljalg, U., Hallenberg, N., Larsson, K.-H. 2003. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytol.*, 159, 153-165.

Tedersoo, L., May, T. W., Smith, M. E. 2010a. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 20, 217-263.

Tedersoo, L., Nara, K. 2010. General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 185, 351-354.

Tedersoo, L., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Jairus, T., Sadam, A., Saar, I., Bahram, M., Bechem, E., Chuyong, G., Kõljalg, U. 2010b. 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytol.*, 188, 291-301.

Tedersoo, L., Pärtel, K., Jairus, T., Gates, G., Põldmaa, K., Tamm, H. 2009. Ascomycetes associated with ectomycorrhizas: molecular diversity and ecology with particular reference to the *Helotiales*. *Environ. Microbiol.*, 11, 3166-3178.

Tedersoo, L., Pellet, P., Kõljalg, U., Selosse, M.-A. 2007a. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory *Ericaceae* and *Orchidaceae*: ecological evidence for mixotrophy in *Pyroleae*. *Oecologia*, 151, 206-217.

Tedersoo, L., Sadam, A., Zambrano, M., Valencia, R., Bahram, M. 2010c. Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. *ISME J.*, 4, 465-471.

Tedersoo, L., Suvi, T., Beaver, K., Kõljalg, U. 2007b. Ectomycorrhizal fungi of the Seychelles: diversity patterns and host shifts from the native

Vateriopsis seychellarum (Dipterocarpaceae) and *Intsia bijuga* (Caesalpinaceae) to the introduced *Eucalyptus robusta* (Myrtaceae), but not *Pinus caribea* (Pinaceae). *New Phytol.*, 175, 321-333.

Tedersoo, L., Suvi, T., Jairus, T., Kõljalg, U. 2008b. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. *Environ. Microbiol.*, 10, 1189-1201.

Tedersoo, L., Suvi, T., Larsson, E., Kõljalg, U. 2006b. Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycol. Res.*, 110, 734-748.

Uibopuu, A., Moora, M., Saks, Ü., Daniell, T., Zobel, M., Öpik, M. 2009. Differential effect of arbuscular mycorrhizal fungal communities from ecosystems along management gradient on the growth of forest understorey plant species. *Soil Biol. Biochem.*, 41, 2141-2146.

Unterseher, M., Jumpponen, A., Öpik, M., Tedersoo, L., Moora, M., Dormann, C. F., Schnittler, M. 2011. Species abundance distributions and richness estimations in fungal metagenomics – lessons learned from community ecology. *Mol. Ecol.*, 20, 275-285.

Öpik, M., Metsis, M., Daniell, T. J., Zobel, M., Moora, M. 2009. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytol.*, 184, 424-437.

Öpik, M., Moora, M., Liira, J., Kõljalg, U., Zobel, M., Sen, R. 2003. Divergent arbuscular mycorrhizal fungal communities colonize roots of *Pulsatilla* spp. in boreal Scots pine forest and grassland soils. *New Phytol.*, 160, 581-593.

Öpik, M., Moora, M., Liira, J., Zobel, M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *J. Ecol.*, 94, 778-790.

Öpik, M., Moora, M., Zobel, M., Saks, Ü., Wheatley, R., Wright, F., Daniel, T. 2008. High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytol.*, 179, 867-876.

Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M., Reier, Ü., Zobel, M. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). *New Phytol.*, 188, 223-241.

SEENESÜSTEMAATIKA AASTATUHANDETE VAHETUSE EEL JA JÄREL

Kadri Põldmaa

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

Biosüsteematika on eluteaduste valdkond, mis kirjeldab elurikkust ja mõtestab selle mustreid eri tasanditel. Elusorganismide süstematiseerimisele eelneb nende leidmine looduses, varieeruvuse kirjeldamine ja analüüsimine. Nii kujuneb arusaam liikidest, nende fülogneesist ehk arenguloost ning seeläbi sugulussuhetest, millele tugineb tänapäeval kõige elusa rühmitamine. Ideaalis üheselt mõistetavaid nimetusi kasutav fülogeneetiline klassifikatsioon loob aluse eluslooduse mitmekesisuse ja interaktsioonide adekvaatseks kirjeldamiseks ökoloogias, looduskaitstes, põllumajanduses ja veel paljudes eluteaduste harudes. Järgnev peatükk püüab anda lühiülevaate biosüsteematika arengust Eestis viimase paarikümne aasta jooksul meie mükoloogiaalase teadustegevuse näitel. Pärineb ju ka ainus eestikeelne biosüsteematika õpik (Parmasto 1996) mükoloogi sulest. Kirjeldamisele tulevad Eesti rahvusvaheliselt tunnustatud seenesüsteematikute tööd biosüsteematika üldiste suundumuste taustal. Mahukas Eesti seenestikku käsitlev ning ka samblikke moodustavate seente alane kirjasõna vajaks täiendavat omaette ülevaadet.

Eesti iseseisvuse taastamine tõi kaasa suured muutused ka teaduses, luues senisest oluliselt paremad võimalused välismaa kolleegidega suhtlemiseks. Süsteematikutele sai samavõrd oluliseks takistuste kadumine talletatava uurimismaterjali muretsemiselt ning, finantside olemasolul, maailma mistahes otsas kogumiselt. Nimelt pole ühegi organismirühma arengulugu võimalik mõista ja selle põhjal klassifikatsiooni koostada, hõlmamata rühma globaalset mitmekesisust. Avardunud võimalustest kinnihaaramine viis eri piirkondade mitmete seenerühmade leviku ja taksonoomilise käsitluseni (Kalamees 2004a; Parmasto 2001, 2005).

Samasse aega langeb ka kolme erinevat seenerühma käsitlevate monograafiate üllitamine, mis põhinevad mahukate materjalide läbitöötamisel ja tulemuste sünteesil. Nii valmis taksonoomiline ülevaade Euraasia parasvöötme osa *Tomentella*-laadsetest seentest (Kõljalg 1996). Aastakümnete jooksul kogutu põhjal avaldas Ain Raitviir (2004) süstemaatilise käsitluse harjastikulistest (*Hyaloscyphaceae*) ja Kuulo Kalamees (2004b) ülevaate kobarheinikutest (*Lyophyllaceae*) Palearktises. Erast Parmasto koostatud maailma koorikuliste kandseente digitaalne andmebaas *Cortbase* (Parmasto 1997) koondab praeguseks 615 perekonna ja üle 8000 liigi kehtivaid ja sünonüümseid nimesid annoteeritud nimestikuna, mis interaktiivselt veebis kasutatavana (Parmasto jt 2004) aitab kaasa ühtlustatud nimekasutusele keerukates ja liigirohketes seenerühmades.

Varasematele uurimissuundadele lisandusid taksonoomia alased uurimused mõningatest seentel kasvavatest kottseenerühmadest (Põldmaa, Samuels 1999) ning pisisirmikutest (Saar 2003). Jätkusid uurimused sõsarliikide eristustunnuste varieeruvusest (Kullman 1998; Kullman, Brummelen 1992) ja tiksikulaadsete (*Helotiales*) perekondade piiritlemisest eoskoti ultrastruktuurist saadava uue info valguses (Leenurm jt 2000; Pärtel, Raitviir 2005).

Eesti mükoloogide arvukatel ekspeditsioonidel endise Nõukogude Liidu piires kogutud mahukate materjalide põhjal tehtud tööde avaldamine kestab tänaseni (Kalamees 2009; Kalamees, Raitviir 2006; Raitviir 2008). Hilisemal ajal iseloomustavad Eesti seenesüsteematikute globaalset haaret väga erinevate, meile kaugete, sageli troopiliste piirkondade valitud seenerühmade käsitlused.

Need paarkümmend kirjutist sisaldavad ka arvukalt teadusele uute liikide kirjeldusi (Gibbertoni jt 2003; Han jt 2009; Kõljalg, Dunstan 2001; Miettinen jt 2007; Parmasto 2006a, 2006b, 2010; Põldmaa 2007, 2011; Põldmaa, Samuels 2004; Raitviir 2003ab; Raitviir, Shin 2003; Saar, Læssøe 2006; Suvi jt 2010; Youru jt 2007).

Eelmise sajandi üheksakümnendad tähistavad suurte muutuste ajajärku biosüsteemaatika arengus. Kirjeldavast teadusharust oli kujunenud teaduslikke hüpoteese esitav ja üha enam DNA järjestuste analüüsile tuginev eluteaduste valdkond. Seni kirjeldati liike ja klassifitseeriti neid kõrgematesse taksonoomilistesse kategooriatesse suuresti organismirühma uurija sisetunde järgi, mis tugines morfoloogilis-anatoomiliste tunnuste tõlgendamise kogemustele. Esimene uut, oluliselt rangemat arenguloopõhist paradigmat järgiv töö Eestis oli morfoloogis-kladistiline käsitlus liibuvate viljakehadega puitulagundavatest kandseenest (Parmasto 1995). Kladistilisele meetodile omast säästuprintsiipi rakendades näidati, et 142 oletatavalt ühistekkelise perekonna kõrval on suur osa taksoneid parafüleetilised. Üksnes morfoloogiliste tunnuste kasutamine ei võimaldanud siiski ühest põlvnemissuhete tuvastamist. Sellele vaatamata eristati töös kümnekond hästi põhjendatud ühistekkelist seenerühma ning mitmedki neist on leidnud toetust hilisemate autorite arvukates analüüsid.

Eesti Vabariigi taastamise järgsele majanduslikule kitsikusele vaatamata õnnestus Eesti mükoloogidel õige pea hüpata ka hoogsalt startinud molekulaarse biosüsteemaatika reele, suuresti tänu juba pikka aega edukalt toimunud rahvusvahelisele koostööle. Traditsioonilisele organismide kirjeldamisele lisandus üha enam geenide DNA järjestuse määramine. Nõnda oli ühtäkki kasutada kordades rohkem tunnuseid, selgitamiseks liikide piire, arengulugu ja levimisteid. Seeläbi keskenduti elusorganismide uue, sugulussuhetel põhineva süsteemi loomisele, mille käigus heideti kõrvale paljud harjumuspärased, kuid tänapäeva mõistes kunstlikud rühmad. Esimesed Eesti seene-süsteemaatikute osalusel Rootsi molekulaarlabo-

rites saadud tulemused avaldati 1990. aastate teises pooles (Hallenberg jt 1996; Hallenberg, Parmasto 1998). Morfoogiliste ja molekulaarsete tunnustabelite kriitiline võrdlev analüüs (Parmasto, Hallenberg 2000) näitas ühinemist biosüsteemaatika peavooluga.

Eeldused Eesti mükoloogide kujunemisel hinnatud seene-ekspertideks lõi nende keskendumine halvasti tuntud seenerühmadele. Ka seente viljakehadel parasiteerivate helekottseenelaadsete (*Hypocreales*) puhul innustab maailma eri paigus senitundmatute liikide leidmine ja süsteemi paigutamine. Ribosomaalse DNA järjestuste analüüsidel ilmnes, et selliste seente rühmad on eristunud erinevatele peremeesseene-rühmadele spetsialiseerumise käigus (Põldmaa jt 1999; Põldmaa 2000). Nüüdseks standardiks kujunenud mitmete geenide järjestuste analüüs vähendab tulemuste sõltuvust andmestiku ja analüüsi erisustest, võimaldades robustsemate fülogeneesihüpoteeside püstitamist. Üleniidikute (*Hypomyces*) puhul õnnestus nelja geeni ühise analüüsi abil kummutada senine arvamus, et kandseentel parasvõotmes levinud liigid kasvavad troopikaski. Ka morfoloogilised tunnused toetasid maailma ühes või teises troopilises regioonis kasvava liigi eristamist, millest enamik kirjeldati teadusele uutena (Põldmaa 2011).

Põhjalik morfoloogilise ja molekulaarse andmestiku integreerimine on võimaldanud teha uudseid taksonoomilisi järeldusi teisteski seener perekondades. Saar jt (2009) tõendasid, et vägagi sarnased pisisirmikud perekondadest *Cystoderma* ja *Cystodermella* ei moodusta ühistekkelist rühma. Sarnaselt mitmete seenerühmadega ei leidnud toetust vaid värvuserisustel põhinevad liigid. Üllatavaks osutusid tulemused kottseeneperekonna *Geopora* käsitlemisel. Nimelt ei õnnestu selles geneetiliselt selgelt eristuvaid rühmi üksteisest ei välisega mikrotunnuste alusel eristada (Tamm jt 2010). See juhatab edasi biosüsteemaatika üldisemate küsimusteni liigi olemasolust ja selle mõistmisest inimese poolt.

Molekulaarsete tunnuste kasutuselevõtt avas mükoloogias seniolematud võimalused mitte ainult

seente fülogeneesi tuvastamiseks ja sellele tuginevaks taksonite piiritlemiseks, vaid ka nende 'tõelise' mitmekesisuse kirjeldamiseks erinevates ökosüsteemides. Tuleb meenutada, et seened elavad osaliselt või täielikult seeneniidistikuna kasvusubstraati peitunult. Kui seni tuli mükoloogidel ökoloogilisi hinnanguid anda eelkõige viljakehade põhjal, siis nüüdsest võimaldab valitud geenilõigu võrdlemine andmebaasidesse kogutuga mistahes keskkonnast pärit hüüfijupi liigilist määramist. Selles valdkonnas leidsid rakendust ka Eesti mükoloogide teadmised, kel on õnnestunud ühendada eksponentsiaalselt kuhjuvate keskkonnaandmete interpreteerimine klassikalise biosüsteemaatika teadmisega ühest või teisest seenerühmast (vt ka käesoleva kogumiku peatükki Urmas Kõljalt). Uurimused mükoriisaseente mitmekesisusest (Kõljalg jt 2000, 2002) said aluseks uue teadusuuna kujunemisele Tartus, mida käsitleb kogumikus Leho Tedersoo jt peatükk.

Biosüsteemaatika on paratamatult eriala, kus suuremate üldistusteni ei jõuta teadlaskarjääri algjärgus. Aastatepikkune süvenemine valitud organismirühmadesse loob aga unikaalseid väärtusi, mis on vägagi nõutud tänapäeva rahvusvaheliste koostööprojektide kavandamisel ja teostamisel. Seeläbi on Eesti mükoloogid andnud ja annavad olulise panuse liigirohkete seenerühmade arenguloo selgitamise ja tulemuste interpreteerimise taksonite piiritlemise ja ökoloogia aspektist (Larsson jt 2004, 2006). Urmas Kõljala ja Erast Parmasto osalemine kogu seeneriigi uue, fülogeneetilise klassifikatsiooni koostamisel (Hibbett jt 2007) on viinud nii nende kui ka Eesti biosüsteemaatika siiani kõige tsiteeritavama artiklini.

Morfoloogilised uuringud kipuvad tänapäeval üha hõlpsamalt palju andmeid tootva DNA järjendamise taustal sageli tunduma liialt kohmakate ja kulukatena, seda eelkõige töötajas mõõdetuna. Nii hakkab paraku taandarenema silmaga nähtava elu äratundmise ja analüüsi võime. Selliseid oskusi taastootmata me kaua ei kesta: seenesüsteemaatika pikaajase traditsiooni jätkumisel Eestis saavad seega määravaks noored, kel tahtmist ja oskust ka metsas seentele otsa vaadata.

VIITED

- Gibbertoni, T. B., Parmasto, E., Cavalcanti, M. A. D. 2003. Non-poroid Hymenochaetaceae (Basidiomycota) of the Atlantic rain forest in Northeast Brazil, with a preliminary check list of Brazilian species. *Mycotaxon*, 87, 437-443.
- Hallenberg, N., Larsson, E., Mahlapuu, M. 1996. Phylogenetic studies in Peniophora. *Mycol. Res.*, 100, 179-187.
- Hallenberg, N., Parmasto, E. 1998. Phylogenetic studies in species of Corticiaceae growing on branches. *Mycologia*, 90, 640-654.
- Han, J.-G., Raitviir, A., Shin, H.-D. 2009. Three new species of Lachnum (Hyaloscyphaceae, Helotiales) from Korea. *Mycotaxon*, 107, 455-461.
- Hibbet, D. S., *et al* [67 autorit, ka Kõljalg, U. ja Parmasto, E.] 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycol. Res.*, 111, 509-547.
- Kalamees, K. 2004a. Synopsis of the species of the family Lyophyllaceae (Tricholomatales) in Nordic countries. *Folia Cryptogam. Est.*, 40, 15-17.
- Kalamees, K. 2004b. Palearctic Lyophyllaceae (Tricholomatales) in Northern and Eastern Europe and Asia. *Scripta Mycol.*, 18, 1-135.
- Kalamees, K. 2008. Some agarics in the subalpine and alpine belts of the Altaj (Russia) and Tyan'-Shan' (Kyrgyzstan) mountains. *Sommerfeltia*, 31, 133-138.
- Kalamees, K. 2009. The genera Conocybe and Pholiotina (Agaricomycotina, Bolbitiaceae) in temperate Asia. *Folia Cryptogam. Est.*, 45, 23-47.
- Kalamees, K., Raitviir, A. 2006. Macromycetes of Ainovy islands (Murmansk region, Russia). *Meddelelser om Grønland, Bioscience*, 56, 139-147.
- Kullman, B. 1998. Two sibling species of the genus Byssonectria (Pezizales). Suppression of spore development under environmental stress. *Mycotaxon*, 69, 197-207.
- Kullman, B., Brummelen, J. 1992. Studies on the character variability in the Ramsbottomia crechqueraultii complex (Pezizales). *Persoonia*, 15, 93-99.

- Kõljalg, U. 1996. *Tomentella* and related genera in temperate Eurasia. *Synops. Fung.*, 9, 1-213.
- Kõljalg, U., Dahlberg, A., Taylor, A. F. S. 2000. Diversity and abundance of resupinate thelephoroid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Mol. Ecol.*, 9, 1985-1996.
- Kõljalg, U., Dunstan, W. 2001. *Pseudotomentella larsenii* sp. nov. (Thelephorales), a common ectomycorrhiza former in dry eucalypt woodland and forests of Western Australia. *Harv. Paper. Bot.*, 6, 123-130.
- Kõljalg, U., Tammi, H., Timonen, S., Agerer, R., Sen, R. 2002. ITS rDNA sequence-based positioning of Pink-type ectomycorrhizas and *Tomentolopsis* species from boreal and temperate forests. *Mycol. Progress*, 1, 1, 81-92.
- Larsson, K.-H., Larsson, E., Kõljalg, U. 2004. High phylogenetic diversity among corticioid homobasidiomycetes. *Mycol. Res.*, 108, 9, 983-1002.
- Larsson, K.-H., Parmasto, E., Fischer, M., Langer, E., Nakasone, K. K., Redhead, S. 2006. Hymenochaetales: a molecular phylogeny for the hymenochaetoid clade. *Mycologia*, 98, 926-936.
- Leenurm, K., Raitviir, A., Raid, R. 2000. Studies of the ultrastructure of *Lachnum* and related genera (Hyaloscyphaceae, Helotiales, Ascomycetes). *Sydowia*, 52, 30-45.
- Miettinen, O., Kõljalg, U. 2007. *Amaurodon sumatranus* (Thelephorales, Basidiomycota), a new species from Indonesia. *Mycotaxon*, 100, 51-59.
- Parmasto, E. 1995. Corticioid fungi: a cladistic study of a paraphyletic group. *Can. J. Bot.*, 73, 843-852.
- Parmasto, E. 1996. Biosüsteemata teooria ja meetodid. Lühioepik. TÜ Kirjastus, Tartu.
- Parmasto, E. 1997. CORTBASE – A nomenclatural database of corticioid fungi (Hymenomycetes). *Mycotaxon*, 61, 467-471.
- Parmasto, E. 2001. Hymenochaetoid Fungi (Basidiomycota) of North America. *Mycotaxon*, 79, 107-176.
- Parmasto, E. 2005. New data on rare species of *Hydnochaete* and *Hymenochaete* (Hymenochaetales). *Mycotaxon*, 91, 137-163.
- Parmasto, E. 2006. *Dichochaete*, *Hydnochaete* and *Hymenochaete* (Hymenochaetales, Hymenomycetes) in Costa Rica. *Folia Crypt. Est.*, 42, 81-84.
- Parmasto, E. 2010. Clavariachaetaceae, a family of neotropical Hymenochaetales (Basidiomycota) including clavarioid, pileate and resupinate species. *Folia Crypt. Est.*, 47, 51-57.
- Parmasto, E., Gilbertson, R. L. 2006a. The genus *Hymenochaete* (Basidiomycota, Hymenomycetes) in the Hawaiian Islands. *Mycotaxon*, 94, 189-214.
- Parmasto, E., Hallenberg, N. 2000. A taxonomic study of phlebioid fungi (Basidiomycota). *Nordic J. Bot.*, 20, 105-118.
- Parmasto, E., Nilsson, H., Larsson, K. H. 2004. Cortbase version 2 – extensive updates of a nomenclatural database for corticioid fungi (Hymenomycetes). *PhyloInformatics*, 5, 1-7.
- Pöldmaa, K. 2000. Generic delimitation of the fungicolous Hypocreaceae. *Studies in Mycology*, 45, 83-94.
- Pöldmaa, K. 2007. Records of *Hypomyces*, including two new species, from Chanchamayo, Peru. *Mycotaxon*, 102, 183-197.
- Pöldmaa, K. 2011. Tropical species of *Cladobotryum* and *Hypomyces* producing red pigments. *Studies Mycol.*, 68, 1-34.
- Pöldmaa, K., Larsson, E., Kõljalg, U. 1999. Phylogenetic relationships in *Hypomyces* and allied genera, with emphasis on species growing on wood-decaying homobasidiomycetes. *Can. J. Bot.*, 77, 1756-1768.
- Pöldmaa, K., Samuels, G. J. 1999. Aphyllorphicolous species of *Hypomyces* with KOH-negative perithecia. *Mycologia*, 91, 177-199.
- Pöldmaa, K., Samuels, G. J. 2004. Fungicolous Hypocreaceae (Ascomycota : Hypocreales) from Khao Yai National Park, Thailand. *Sydowia*, 56, 79-130.

- Pärtel, K., Raitviir A. 2005. The ultrastructure of the ascus apical apparatus of some Dermataceae (Helotiales). *Mycol. Progress*, 4 , 149–159.
- Raitviir, A. 2003a. New or forgotten Helotiales From Greenland 1. Dermateaceae and Hyaloscyphaceae. *Mycotaxon*, 87, 359-378.
- Raitviir, A. 2003b. Some new records and species of dryadicolous fungi from Greenland and northern Asia. *Mycotaxon*, 86, 215-226.
- Raitviir, A. 2004. Revised Synopsis of the Hyaloscyphaceae. *Scripta Mycol.*, 20, 1-133.
- Raitviir, A., Shin, H. D. 2003. New and interesting inoperculate Discomycetes from Korea. *Mycotaxon*, 85, 331-340.
- Raitviir, A. 2008. The Helotiales of the Magadan and Chukotka areas of the Russian Arctic. *Sommerfeltia*, 31, 179-190.
- Saar, I. 2003. The genera *Cystoderma* and *Cystodermella* (Tricholomataceae) in temperate Eurasia. *Mycotaxon*, 86, 455-473.
- Saar, I. , Læssøe, T. 2006. Two new *Cystoderma* species from high Andean Ecuador. *Mycotaxon*, 96, 123-127.
- Saar, I., Põldmaa, K. Kõljalg, U. 2009. The phylogeny and taxonomy of genera *Cystoderma* and *Cystodermella* (Agaricales) based on nuclear ITS and LSU sequences. *Mycol. Progress*, 8, 59-73.
- Suvi, T., Tedersoo, L., Abarenkov, K., Beaver, K., Gerlach, J., Kõljalg, U. 2009. Mycorrhizal symbionts of *Pisonia grandis* and *P. sechellarum* in Seychelles: identification of mycorrhizal fungi and description of new *Tomentella* species. *Mycologia*, 102, 522-533.
- Tamm, H., Põldmaa, K., Kullman, B. 2010. Phylogenetic relationships in genus *Geopora* (Pyronemataceae). *Mycol. Progress*, 9, 4, 509-522.
- Yorou, N. S., Kõljalg, U., Sinsin, B., Agerer, R. 2007. Studies in African theleporoid fungi: 1. *Tomentella capitata* and *Tomentella brunneocystidia*, two new species from Benin (West Africa) with capitate cystidia. *Mycol. Progress*, 6, 7-18.

EVOLUTSIOONILINE PUTUKAÖKOLOOGIA FÜLOGENEETILISEKS LÄHENEMISEKS VALMIS

Toomas Tammaru

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

Evolutsiooniline ökoloog vaatab ümbritsevat elu samasuguse siira huviga nagu iga teinegi looduseuurija, kuid ta vaatab seda omamoodi, mõtleb omamoodi mõtteid. Ta küsib *miks?* Tõsi küll, ka need teised küsivad sageli *miks?*, aga need küsivad teistmoodi. Evolutsioonilise ökoloogi jaoks tähendab miks-küsimus pärimist evolutsiooniliste jõudude kohta, jõudude kohta, mis on aegade jooksul kujundanud elusorganisme sellisteks, nagu me neid näeme – kuidas nad elavad ja milline on nende välimus. Miks muneb kuldnokk pessa viis muna ja miks on sinilille õied sinised? Evolutsiooniline ökoloog muidugi usub, et tähtsaimaks (küll mitte ainsaks) loodust kujundanud jõuks on olnud looduslik valik: kindlasti on ajuti olnud ka kuus muna munevaid kuldnokki ja muud värvi sinililli, kuid valik on sellised genotüübid elimineerinud, nende sigimisedu on olnud väiksem. Evolutsiooniline ökoloog püüab valikut mõista ja mõõta – miks läheb valet värvi sinililledel kehvasti? Küsimuse esitab evolutsiooniline ökoloog enamasti selliste tunnuste ja omaduste kohta, mis on silmaga nähtavad. See on ka mõistetav – meile nähtavad tunnused on enamasti tajutavad ka teistele oleseliikidele ja just seetõttu vahendavad need tunnused interaktsioone organismi ja keskkonna vahel, näiteks mõjutavad liblikarööviku ärasöömise tõenäosust linnu poolt. Evolutsioonilist ökoloogi muidugi huvitab just selline evolutsioon, mis sünnib vastasmõjust organismi ja keskkonna vahel, muidu polekski ta evolutsiooniline ökoloog.

Evolutsiooniline ökoloogia pole kaugeltki veel valmis. Me ei tea vastuseid paljudele esmapilgul vägagi lihtsatele küsimustele. Nii näiteks pole siiani rahuldavat seletust üldteada tõsiasi, et väga paljud loomad on kõhu alt heledamad kui

selja poolelt. Usutavaid hüpoteese on muidugi välja pakutud mitmeid ja juba ammu, kuid senini on puudu sellise rangusastmega tõestused, mida tänapäevaste kriteeriumide kohaselt ka tõestusteks peetakse. Teisisõnu, meil pole rahuldavat arusaama ökoloogilistest interaktsioonidest, milles on ilmnenud kõhu alt heledamate loomade edu teistsuguse värvuskeemiga liigikaaslaste ees. Küsimusena sama lihtne ja selge, kuid vastusena usutavasti suurusjärke keerukam on probleem sugulise sigimise eelistes suguta sigimise ees. Siiani pole ammendavat selgitust asjaolule, miks nii paljud olesed sigivad suguliselt, samas kui saab ju ka oluliselt lihtsamalt – nagu arvukad vegetatiivselt ja partenogeneetiliselt paljunevad oleseliigid on meelde tuletamas.

KEHASUURUS UURITAVA TUNNUSENA

Kaugeltki valmis pole ka kehasuuruse evolutsiooniline ökoloogia, kuigi suurus on ehk iga elusolendi ilmsem ja kahtlemata ka ökoloogiliselt “tähtis” omadus. Kehasuurusel on mõju pea igale organismi interaktsioonile keskkonnaga, ja enamasti on see mõju märkimisväärne. Sellest hoolimata ei mõista me veel hästi kehasuuruse evolutsiooni. Üldjuhul on üsna lihtne näha looduslikku valikut, mis soosib suuremaid isendeid. Tõepoolest, asjaomastes katsetes leiame pea alati, et suuremad isendid on loodusliku valiku poolt eelistatud ehk siis fenotüübiliselt suuremate isendite kohasus (*fitness*) on kõrgem. Päril nii see looduses siiski olla ei saa, sest muidu peaksime nägema kehasuuruse pidevat evolutsioneerumist ehk siis isendite mõõtmete lakkamatut suurenemist põlvkonnast põlvkonda. Seda me ei näe ja asjal peab olema seletus, ehk siis – eeldusel, et suurem olla on üldse võimalik – peab suurel kehal olema ka

hind (*cost*). Teisisõnu, suur olemise kasud peavad olema tasakaalustatud suur olemise kahjudega, s.t suurem olla peab ühtlasi olema ka millegi poolest halvem. Paraku on selgunud, et “suuruse kahjude” eest vastutavaid loodusliku valiku surveid pole sugugi lihtne leida. Küsimust võib pidada üheks kesksemaks evolutsioonilises ökoloogias: arvestades kehasuuruse olulisust kõikmõeldavates ökoloogilistes interaktsioonides, pole arusaam selle tunnuse üht- või teistsuguseid väärtusi soosivat keskkonnast sugugi mitte teisejärguline meie maailma pika aja jooksul kujundanud protsesside mõistmisel.

Kehasuuruse hinna probleem on eriti ilmne putukate puhul, eelkõige seetõttu, et emasputuka sigimisedu – munetud munade arv – on sageli suisa võrdeline tema kehakaaluga. Miks ei evolutsioneeru putukad suuremaks, kuigi looduslik valik näib seda igati soosivat? Lihtne oleks kirjutada seletus mingi füsioloogilise piirangu arvele: selge see, et puht füüsikaliselt tuleb piir ükskord ette. Füsioloogidel poleks ilmselt raske leida sadu üksteisest enam-vähem sõltumatuid põhjusi, miks putukad ei või olla hobuse suurused. Sellise lähenemisega siiski maailma ära ei seleta, sest valdav osa putukaliikidest on mitme suurusjärgu kaugusel sellistest kehamõõtmetest, mille funktsionaalset võimalikkust on maailma suurimad putukad oma olemasoluga veenvalt tõestanud. Põhimõtteliselt võib piirang siiski olla puhtalt geneetiline: suur olla oleks ehk parem küll, kuid populatsioonides võivad puududa suur olemise geenid, mille sagedust looduslik valik saaks tõsta. Üldjuhul see nii ei ole: putukapopulatsioonides leitakse tüüpiliselt parasjagu kõrgeid kehasuuruse päritavuskoeffitsiendi (*heritability*) väärtusi. Ka kunstliku valiku katsed tõendavad, et putukad võivad suuremaks evolutsioneeruda ja teha seda parasjagu kiiresti. Seega tuleb putukate väiksuse põhjust otsida ikkagi ökoloogilistest valikusurveidest. Lahendus kehasuuruse hinna küsimusele peab olema meie silmade kõrgusel, selliste faktorite koosmõjus, mida igapäevaselt näeme ja ühekaupa võttes usume mõistvat. Selline nähtava ja mõistetamatu kooselu teebki siinkirjutaja meelest evolutsioonilise ökoloogia eriti põnevaks.

KATSE JA MUDEL

Putukate kehasuuruse küsimus on olnud Tartu Ülikooli putukaökoloogide uurimistöös läbivaid teemasid pooleteise aastakümne vältel, ehk siis töörühma kogu senise tegevusaja jooksul. Oluliseks uurimisobjektiks on kujunenud viljapuutupslane – lennuvõimetute emastega liblikaliik. Valik ei ole juhuslik, sest otsisime teadlikult keskmisest lihtsamast mudelsüsteemi ehk siis liiki, mille puhul oleks tavalisest vähem faktoreid, mida looduses on keeruline mõõta. Nukust koorunud tupslaste emased ei lahku oma mõnepäevase elu jooksul koorumise paigast ja seetõttu on kõik valmikuelus toimuv jälgitav ja mõõdetav. Evolutsioonilis-ökoloogilises uurimistöös vajame eelkõige kohasuse (sigimisedu) hinnangut, mida ei ole võimalik liblika kohta anda tema elu jooksul munetud mune kokku lugemata. Liikuvate valmikutega putukate korral on ülesanne sageli ületamatult raske, kuid tupslase puhul mitte. Katsete seeria tulemusena selgus, et tupslaseemase munade arv on tugevas lineaarses, peaaegu võrdelises seoses tema kehakaaluga (Tammaru jt 2002, joonis 1). Kui nii, on ka tupslase puhul suurte kehamõõtmete hinna probleem olemas ja väärib tähelepanu.

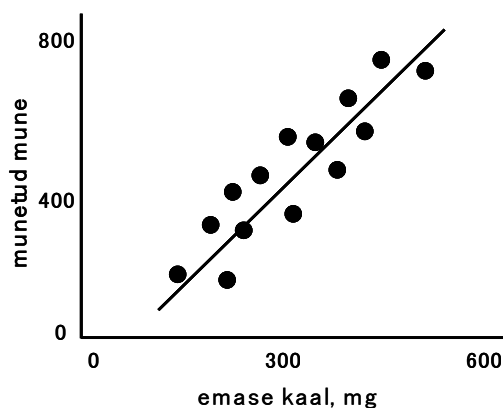
Kuni poolegrammise kehakaaluga jääb tupslane kaugele putuka kehasuuruse füsioloogilisest lagi-väärtusest ning üldise piiranguga ei saa tema kehamõõtmest seega seletada. Siiski on võimalik, et piirangud on kaasatud kehasuuruse determinatsiooni ja sedakaudu ka evolutsiooni mingil eripärasemal viisil. Näiteks nii viisi, et võimalikud pole just igasugused vastse kasvukõvera plastilised ja ehk ka evolutsioonilised muutused. Putuka kasvukõvera olulise elemendi moodustavad diskreetsed kasvujärgud: kiire “vaba” kasvu faasid on üksteisest eraldatud aeganõudvate kestumistega, mil vastne vahetab välised kitiniseerunud osad uute ja suuremate vastu. On igati usutav, et ühe kasvujärgu sees – kestumata – ei saa kasvada piiramatu ja kui ka kasvujärgude arv on fikseeritud, pole putukavastse kasvukõveral just palju muutumisvabadust. Just sellist piirangut oletasime varem hallavaksiku kehasuuruse väärtusi seletades (Tammaru 1998), kuid tupslase puhul tuli selline lähe-

nemine kõrvale heita. Nimelt selgus, et selle liigi kasvujärkude arv on varieeruv ja mõjutatav keskkonnatingimuste poolt (Esperk, Tammaru 2006, 2010). Tupslase uurimisel täheldatu ärgitas asja laiemalt analüüsima. Üksikuurimustena avaldatud üldistades (Esperk jt 2007ab) järeldasime, et kasvujärkude arvu liigisisene varieeruvus on putukamaailmas laialt levinud ja fikseeritud kasvujärkude arvu pole vähemalt üldjuhul põhjust vaadelda piiranguna.

Oluliste arenguliste piirangute puudumisel saame ja tohime tupslase kehasuuruse seletamisel otsida suur olemise ökoloogilist hinda. Evolutsioonilise ökoloogia üldistes mudelites on hinda nähtud eelkõige kõrgemas noorjärkude suremuses. Suureks saamaks, tuleb kauem kasvada ja seeläbi väheneda tõenäosus suguküpsuseni jõuda. Idee tasandil pea triviaalne lähenemine, ent probleemid tekivad selle kvantitatiivseks muutmisel. Nimelt on putukatel enamasti viljakuse sõltuvus emase kehakaalust nii tugev ja vastse kasvukiirus sedavõrd suur, et tasakaalustamiseks suuruse eelist, peaksime eeldama ebarealistlikult kõrget suremust (Tammaru 1998). Üks võimalik lahendus oleks suremusrisi positiivne sõltuvus suurusest (PSS). Tõepoolest, putu-

ka elukäigu modelleerimise tulemused (Remmel jt 2011) näitavad, et valmiku optimaalne kehasuurus on väga tundlik PSS kohta käivate oletuste suhtes. Eeldades hetkelise suremusrisi kolmekordistumist vastse kehapikkuse kahekordistumisel ennustab mudel igati usutavaid kehasuuruse väärtusi. Oleme Tartus palju vaeva näinud mõõtmaks looduses liblikaröövikute suremuse (eelkõige lindude poolt ärasõõmise tõenäosuse) sõltuvust kehasuurusest ja oleme leidnud, et PSS reaalsed väärtused on mudeli poolt ennustatuga kooskõlas (Teder, Tammaru 2001; Mänd jt 2007; Remmel, Tammaru 2009; Remmel jt 2011). Katsete huvitava kõrvaltulemusena leidsime muuhulgas, et kaitseja hoiatusvärvusega röövikute suremuses suurt erinevust pole (vt ka Sandre jt 2007).

Siiski pole põhjust arvata, et tupslase (ja üldisemalt putukate) kehasuurus ja kehasuuruse sõltuvus keskkonnatingimustest (kasvukõvera plastilisus) on lõpuni seletatav ökoloogiliste valikusurvetega, ehk siis vaadeldav adaptiivsena (loodusliku valiku poolt optimaalseks kujundatuna). Oleme koostanud (seni avaldamata) mudeli, mis tugineb detailsetele originaalteadmistele (Esperk, Tammaru 2004, Tammaru, Esperk 2007) liblikaröövikute



Joonis 1.

Viljapuutupslase lennudevõimetu emane ning ligikaudne sõltuvus tema kehakaalu ja munetud munade arvu vahel.

kasvukõverast. Mudelis oleme evolutsioonilise ökoloogia kontekstis esmakordselt eraldi modelleerinud kasvujärgusisest kasvu ja kestumisprotsessi. See lähenemine on võimaldanud analüüsida üksteisest lahus kasvujärgusisest kasvu ja kasvujärkude arvu. Tulemus on üllatavalt selge: kasvujärkude arv on vaadeldav adaptiivsenä (optimaalsena), samas kui kestumiste vaheline kasv seda ei ole. Järeldame, et kestumiste vahelise kasvu iseloom ei ole vaid loodusliku valiku kujundada, vaid seda mõjutavad oluliselt piirangud, mille täpsem füsioloogiline taust vajab edasist selgitamist. Arusaama sellisest piirangust toetavad mitmed teisedki tähelepanekud, näiteks ilmnes, et viis, kuidas emased isastest suuremaks kasvavad, on fülogeneetilisel kaugelgi liblikaliikidel üllatavalt samasugune (Tammaru jt 2010). Selline sarnasus lubab oletada, et mitte igasugused muutused kasvujärgusiseses kasvukõveras pole evolutsiooni käigus realiseerunud. Mänguruumi siiski jääb, piirangud ei välista ka adaptiivset evolutsiooni kasvujärgusisest kasvukõverates. Seda illustreerivad näiteks meie leitud süstemaatilised erinevused isas- ja emasputukate kasvukõvera reaktsioonides keskkonnatingimustele (Teder, Tammaru 2005; Stillwell jt 2010).

FÜLOGENEETILINE LÄHENEMINE

Eespool refereeritud töodes oleme detailselt uurinud ühte mudelliiki, viljapuutupslast; mõõtnud talle mõjuvaid loodusliku valiku surveid ja formaliseerinud arusaamise matemaatiliselt. See on evolutsioonilise ökoloogia üks lähenemisviis, millel on mõistagi omad puudused. On selge, et sellisel viisil ei jõua me läbi uurida rohkem kui murdosa maamuna oleseliikidest, samas kui järeldada tahame midagi ka teiste, katseliselt uurimata liikide kohta. Tahes-tahtmata peame otsustama, millistele liikidele on näiteks tupslase uurimisel saadud tulemused üldistatavad ja millistele mitte. Teisisõnu vajame eeldus-ennustus tüüpi süsteemi liikidevahelise võrdluse tasemel. Milliste putukaliikide puhul on meie arusaamine kehasuurust mõjutavatest evolutsioonilistest jõududest kehtiv ja milliste puhul mitte? Tartu putukaökoloogid

USUVAD, et tupslase uurimisel põhinev arusaam on üldistatav eelkõige varusigijatele (*capital breeders*). Varusigijad on putukad, kelle puhul on valmiku toitumise tähtsus munade tootmisel vähene kuni olematu, vastandina tulusigijatele (*income breeders*) sigivad nad seega vastseas kogutud ressursside arvelt (vt nt Tammaru, Haukioja 1996; Javoš jt 2011). Kehasuuruse evolutsiooni kontekstis on selline vahetegemine oluline eelkõige seetõttu, et just varusigija puhul on põhjust eeldada tugevat positiivset seost kehamassi ja viljakuse vahel. Tulusigijatel on asjad teisiti ja seetõttu on ka nende kehasuurusele mõjuvad valikusurved oluliselt teistsugused.

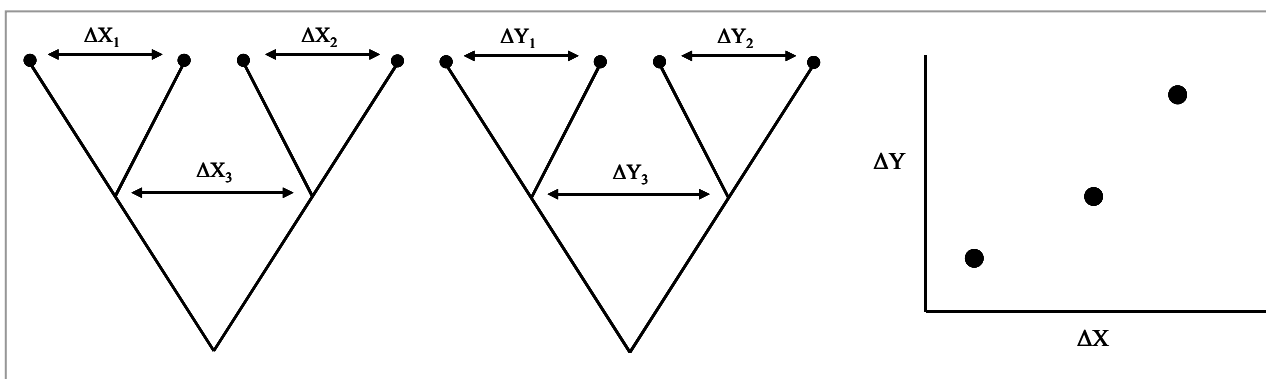
Eelmises lõigus esitasime väite erinevate tunnuste seose kohta liikidevahelise võrdluse tasemel, see sai kirja USUVAD-stiilis. Olemaks teadus, ei tohi evolutsiooniline ökoloogia mõistagi jääda selliste hüpoteeside tasemele, olgugi need heas kooskõlas nii loogika kui meie arusaamisega elusloodusest (*adaptive story telling*). Vajame tõestusi ja õnneks on meil tänapäeval kasutada meetoodika ka selliste väidete tõestamiseks, mis ütlevad midagi eri tunnuste liigiomaste väärtuste vaheliste seoste kohta. Nii saame range teaduslikkusega näiteks uurida, kas puud on suurema tõenäosusega kahekojalised kui rohttaimed, kas põhja pool elavatel imetajaliikidel on väiksemad kõrvad või kas varusigimine on liblikatel seotud valmiku suurema kehamassiga. Sellise võimaluse varasem puudumine võib esmapilgul tunduda parasjagu üllatavana. Pole ju sugugi keeruline kokku lugeda kahekojalised liigid nii puude kui rohttaimede hulgas ja rakendada saadud sagedustabelile hii-ruut-testi. Eks varem nii toimitigi, kuid lisaks analüüsile tehti seejuures ka oluline viga. Asja üle sügavamalt juureldes selgub nimelt, et iga liik omaette (näiteks selline, kus taim on korraga nii kahekojaline kui ka puu) ei paku ühte sõltumatut tõendit nende kahe tunnuse evolutsioonilise seose kohta. Teisisõnu, liiki sõltumatu tõendina käsitlev statistiline analüüs hindab vabadusastmeid (enamasti suisa fataalsel määral) üle. See on nii seetõttu, et liigid ei ole sõltumatud, vaid on kujunemisel hierarhilise evolutsioonipuu osadena üksteisest sõltuvad. Tunnuste sei-

sundid ja väärtused pole seetõttu igal liigil iseseisvalt välja kujunenud, vaid on suuremal või vähemal määral eellastelt päritud. Näiteks, kuna kõik pajud on kahekojalised ja samas ka puittaimed, tekkis evolutsioonis selline tunnuste kombinatsioon tõenäoliselt ühe korra pajude ühisel eellasel. Seetõttu pakuvadki nelisada maailma pajuliiki kokku vaid ühe ja mitte nelisada tõendit puuks olemise ja kahekojalisuse seose kohta.

Eeltoodud probleemi vältimiseks peame tunnuste vaheliste evolutsiooniliste seoste uurimisel ja tõestamisel arvestama mitte evolutsioonipuu tippe, vaid sõltumatuid kahe tunnuse evolutsioneerumise juhtusid. Meie näite puhul peaksime otsima, kus veel – lisaks pajudele – on kahekojalisus ja puuks olemine tekkinud omavahelises seoses ning lugema sellised juhud evolutsioonipuu peal kokku. Saadud andmestikule on siis juba võimalik rakendada statistilist analüüsi ning küsida, kas eri tunnuste seotud evolutsioneerumise juhte on usaldatavalt palju, et püstitatud hüpoteesi kinnitada (joonis 2). Sellist lähenemist tuntakse evolutsioonilise ökoloogia kõnepruugis lihtsalt võrdleva analüüsina (*comparative analysis*). Tegemist on praegusajal kiiresti areneva ja seetõttu tavakasutajale

veel parasjagu arusaamatu statistiliste meetodite valdkonnaga. Eelnevalt ilmneb ka põhjus, miks on võimalus metodoloogiliselt korrektseteks võrdlevateks analüüsideks avanenud alles hiljuti. Fülogeneetilisel (tekkeloolisel) sõltumatute tõendite leidmiseks peab teada olema fülogeneesipuu. Kasutusvalmite, piisavalt usaldusväärsete fülogeneesi rekonstruktsioonide järsult tõusnud kättesaadavus on asjaolu, mis on hetkel muutmas evolutsioonilise ökoloogia metodoloogilist tasakaalu. Hüpoteese saab nüüd kontrollida tunnuste väärtusi fülogeneesipuule kandes ja arvutiprogrammi kasutades, ise katset läbi viimatagi. Viimast muidugi juhul, kui uuritavate tunnuste seisundid või väärtused on raamatust võtta.

Tartu putukaökoloogid on seadnud sihiks analüüsida kehasuuruse ja meie hüpoteesi kohaselt sellega tihedalt seotud varusigimise astme seotust muude ökoloogilise huvitavate tunnustega. Rakendame liblikatele tänapäevaseid fülogeneetilisi-võrdlevaid meetodeid ning püüame liikidevahelise võrdluse abil mõista, millised liblikad on evolutsioneerunud teistest suuremateks ja kus, lahti harutada erinevate omavahel korreleerunud tunnuste vaheliste põhjuslike seoste pusa.



Joonis 2.

Sõltumatute kontrastide meetodi põhimõte: kui uurime, kas tunnuste X ja Y evolutsioon on omavahel seotud, tuleb uurida seost tunnuste väärtuste erinevuste (kontrastide, ΔX ja ΔY), mitte liigimaste väärtuste endi vahel. Skeemil on nelja liigi (harude tipud) põlvnemissuhteid kirjeldav fülogeneesipuu, tunnuste X ja Y väärtused on nelja tänapäeval elava liigi jaoks teada, samas kui sügavamate sõlmede (harunemiskohtade) kasutamisel tuleb väärtusi rekonstrueerida ehk teha põhjendatud oletused X ja Y väärtuste kohta tänapäevaste liikide eellastel.

Seni on peamiseks uuritavaks rühmaks vaksiklased, eelkõige selle liblikasugukonna esindajate liigirohkuse ja ökoloogilise mitmekesisuse tõttu. Samuti seepärast, et Tartus on Jaan Viidalepa elutöö tulemusena tekkinud ja areneb edasi (Õunap jt 2008, 2009, 2011) vaksikute fülogeneetilise süstemaatika traditsioon. Pürime seega teaduse eesliinile nii vaksikute sugupuu loomisel kui ka selle kasutamisel evolutsioonilise ökoloogia tarbeks. Seni avaldatud tööd on fülogeneesipuu analüüsil olnud metodoloogiliselt lihtsad – oleme näidanud, et emaste lennuvõimetus on vaksiklaste hulgas korduvalt evolutsioneerunud (Snäll jt 2007; Wahlberg jt 2010), kuid oleme edukalt õppimas ka parasjagu keeruliste statistiliste analüüside tegemist fülogeneesipuude baasil.

Fülogeneetilise lähenemisviisi kasutuselevõtuga seotud metodoloogiliste muutuste laiem mõju loodusteaduslikule kultuurile tõstab loodetavasti taas suuremasse ausse looduse praktilise tundmise. Katseliste meetodite kasutajal võib eduks piisata ühe liigi tundmisest, võrdlev ökoloog niiviisi töötada ei saa. Vähim, mis ta oskama peab, on uuritava liigid metsast kinni püüda. Muidugi on ka mõistlike hüpoteeside genereerimine võrratult produktiivsem ja ehedam, kui võrdlev-ökoloogiline andmebaas on lisaks arvuti kõvakettale ka uurija peas. Viimane aspekt on siin käsitletud teadusvaldkonna arengu seisukohalt ehk globaalselt limiteerivaim, õnneks pole praegu Tartus lood selle asjaga sugugi halvasti.

VIITED

Esperk, T., Tammaru, T. 2004. Does the “investment principle” model explain moulting strategies in Lepidopteran larvae? *Physiol. Entomol.*, 29, 56-66.

Esperk, T., Tammaru, T. 2006. Determination of female-biased sexual size dimorphism in moths with a variable instar number: the role of additional instars. *Eur. J. Entomol.*, 103, 575-586.

Esperk, T., Tammaru, T. 2010. Size compensation in moth larvae: attention to larval instars. *Physiol. Entomol.* 35, 222-230.

Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S. 2007a. Intra-specific variability in number of larval instars in insects. *J. Econ. Entomol.*, 100, 627-645.

Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S., Teder, T. 2007b. Achieving high sexual size dimorphism in insects: females add instars. *Ecol. Entomol.*, 32, 243-256.

Javoiš, J., Molleman, F., Tammaru, T. 2011. How to quantify income breeding? An example from geometrid moths. *Entomol. Exp. Appl.* (Trükis).

Mänd, T., Tammaru, T., Mappes, J. 2007. Size-dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evol. Ecol.*, 21, 485-498.

Rommel, T., Davison, J., Tammaru, T. 2011. Quantifying predation on folivorous insect larvae: The perspective of life-history evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* (Trükis).

Rommel, T., Tammaru, T. 2009. Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment. *J. Anim. Ecol.*, 78, 973-980.

Rommel, T., Tammaru, T., Mägi, M. 2009. Seasonal mortality trends in tree-feeding insects: a field experiment. *Ecol. Entomol.*, 34, 98-106.

Sandre, S.-L., Tammaru, T., Mänd, T. 2007. Size-dependent colouration in larvae of *Orgyia antiqua* (Lepidoptera: Lymantriidae): a trade-off between warning effect and detectability? *Eur. J. Entomol.*, 104, 745-752.

Snäll, N., Tammaru, T., Wahlberg, N., Viidalepp, J., Ruohomäki, K., Savontaus, M.-L., Huoponen, K. 2007. Phylogenetic relationships of the tribe Opepropterini (Lepidoptera, Geometridae): a case study of the evolution of female flightlessness. *Biol. J. Linn. Soc.*, 92, 241-252.

Stillwell, R. C., Blanckenhorn, W. U., Teder, T., Davidowitz, G., Fox, C. W. 2010. Sex differences

in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annu. Rev. Entomol.*, 55, 227-245.

Tammaru, T. 1998. Determination of adult size in a folivorous moth: constraints at instar level? *Ecol. Entomol.*, 23, 80-89.

Tammaru, T., Esperk, T. 2007. Growth allometry of immature insects: larvae do not grow exponentially. *Funct. Ecol.*, 21, 1099-1105.

Tammaru, T., Esperk, T., Castellanos, I. 2002. No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): larger is always better. *Oecologia*, 133, 430-438.

Tammaru, T., Esperk, T., Ivanov, V., Teder, T. 2010. Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. *Evol. Ecol.*, 24, 161-175.

Tammaru, T., Haukioja, E. 1996. Capital breeders and income breeders among Lepidoptera: consequences to population dynamics. *Oikos*, 77, 561-564.

Teder, T., Tammaru, T. 2001. Large larvae of a flush-feeding moth are not at a higher risk of para-

sitism: implications for the moth's life history. *Eur. J. Entomol.*, 98, 277-282.

Teder, T., Tammaru, T. 2005. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108, 321-334.

Wahlberg, N., Snäll, N., Viidalepp, J., Ruohomäki, K., Tammaru, T. 2010. The evolution of female flightlessness among Ennominae of the Holarctic forest zone (Lepidoptera, Geometridae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 55, 929-938.

Õunap, E., Javoš, J., Viidalepp, J., Tammaru, T. 2011. Phylogenetic relationships of selected European Ennominae (Lepidoptera: Geometridae). *Eur. J. Entomol.*, 108, 267-273.

Õunap, E., Mironov, V., Viidalepp, J. 2009. Molecular phylogeny of the genus *Lythria* and description of the male genitalia of *L. venustata* (Lepidoptera: Geometridae: Sterrhinae). *Eur. J. Entomol.*, 106, 643-650.

Õunap, E., Viidalepp, J., Saarma, U. 2008. Systematic position of *Lythriini* revised: transferred from *Larentiinae* to *Sterrhinae* (Lepidoptera, Geometridae). *Zool. Scripta*, 37, 405-413.

USUN, ET MÕISTAN

Agu Laisk

Tartu Ülikooli molekulaar-ja rakubioloogia instituut

Pealkiri sisaldab kahte vastuolulist sõna, aga omal ajal ülikoolis õpetatud dialektiline “vastuolude ühtsus” on olnud mulle üks kasulikumaid mõistmisi elus. Nii nagu muudeski eluvaldkondades, jääb ka teaduses lõpuks määravaks usk oma tõesse. Aga dialektika seisneb siin usus, et su tõde ei ole lõplik. Teaduses tuleb olla valmis oma usku salgama. Selleks ajaks, kui teised teadlased hakkavad sinu tõde uskuma (kui nii tõepoolest peaks juhtuma!), peab endal juba uus usk olema. Siin ehk erinebki teaduslik maailmavaade religioosest kõige selgemalt – toimub kestev eituse eitamine.

STRATEEGIA AEGADE ALGUSEST

1960. aastatel oli Nõukogude Liidus toiduainetega kitsas. Teadlastelt oodati probleemile lahendust ja eraldati jõudumööda ka vahendeid. Juhtiv roll oli muidugi bioloogide käes, kes aga mõistsid, et põllukultuuride produktiivsus sõltub esmajärjekorras päikesekiirguse otstarbekast kasutamisest fotosünteesis. Pealegi, just hiljuti oli ilmunud jaapanlaste M. Moni ja T. Saeki töö, milles näidati, et taimkattes on kriitiline probleem valguse ebaühtlane jaotus lehtede vahel. Ülemised lehed saavad tavaliselt liiga palju valgust, mida nad ei suuda fotosünteesis kasutada. Alumised lehed aga on liigselt varjutatud ja ei saa rakendada fotosünteesiaparadi kogu võimsust. Kui õnnestuks päikesekiirgust lehtede vahel ühtlasemalt jaotada, võiks põldude saagikust tõsta...

Päikesekiirguse mõõtmine taimkattes ei olnud aga bioloogidele tuttav, seetõttu pöörduski Moskva Timirjazevi nimelise Taimefüsioloogia Instituudi professor Anatoli Aleksandrovitš Nitšiporovitš abipalvega Eesti NSV Teaduste Akadeemia Füüsika ja Astronoomia Instituudi atmosfäärifüüsika sektori juhataja Juhan Rossi poole, kes oli kollee-

gidega avaldanud rea töid taimkatte albeedo alal – teaduslik termin tähistab taimkattelt atmosfääri tagasi peegeldunud ja hajunud kiirguse suhtelist osa. Töötati välja üsna täiuslik taimkatte produktiooni teooria, mille peaideeks oli taimelehtede paigutus, mille puhul ülemised lehed oleksid püstisemad ja alumised horisontaalsemad. Siis varjaksid ülemised lehed alumisi vähem ja kiirgusenergia jaotuks lehtede vahel ühtlasemalt. Füüsikutena jäi meie osaks näidata, missuguse kujuga peaksid taimed olema, taimede aretamine meie ülesannete hulka ei kuulunud.

Nendes töodes jäi minu osaks aparatuuri väljatöötamine ja ehitamine, võimaldamaks mõõta kiirguse muutlikkust. Üks spektrofotomeeter liikus pikkadel trossidel, mida sai seadistada erinevale kõrgusele. Teine liugles alumiiniumist toru (tolleaegse hüppeteiba!) sees ning vaatas välja läbi aukude rea. Mõõtmised näitasid, et taimelehele langeva kiirguse statistiline jaotus on kahe teineteisest suhteliselt kaugel asuva maksimumiga, üks varjulehtede, teine otseses päikesekiirguses asuvate lehtede jaoks. Niisuguse kiirguse jaotusfunktsiooni kombineerisin taimelehe FOTOSÜNTEESI FUNKTSIOONIGA – fotosünteesi kiiruse mitteliineaarse, küllastuva sõltuvusega valguse intensiivsusest. Taimkatte kõikide lehtede jaoks summeerituna andis see kogu põllu fotosünteesi kiiruse antud ajahetkel. Summeerituna kevadest sügiseni – arvestades ilmastiku muutlikkust – saadi fotosünteesi produktiivsuse teoreetiline väärtus. Arvutustes oli kaks peamist küsitavust – esiteks, kuidas ilm (päikesepaiste, temperatuur, vee kättesaadavus) muutub aja jooksul, ja teiseks, kuidas lehe fotosünteesi kiirus sõltub valguse intensiivsusest. Viimane oli küll teadaolevalt küllastuv funktsioon, kuid tol ajal ei olnud veel teada, kui palju muutusid selle parameetrid – algtõus ja platoo

kõrgus – sõltuvalt lehe asendist taimel ja lehe vanusest. Mõõtmiste ja arvutuste põhjal kaitsesin Tartu Ülikoolis kandidaaditöö (Laisk 1968b), eeldades, et lehe fotosünteesi funktsiooni omadusi täpsustavad tulevikus meie kolleegid-bioloogid.

Varsti sai aga selgeks, et Moskva ja Leningradi bioloogide arusaamad fotosünteesi funktsioonist arenevad aeglaselt, põhjuseks vajaliku mõõteaparatuuri puudumine. Siis pöördus Juhan Ross minu poole ettepanekuga hakata ise fotosünteesi mõõtma, ehitades selleks ka vajaliku aparatuuri. Ettepanek pakkus pinget, kahtlesin aga selle bioloogilise sisuga töö perspektiivikuses Tõravere Observatooriumi kuplite vahel. Aparaadiehituse võimalused tundusid siiski nii põnevad, et udune üldperspektiiv polnudki tähtis.

Küllap aitas otsusele kaasa ka teise noore eksperimentaalfüüsiku, Vello Oja ilmumine Tõravere. Meie teed Velloga ühtisid juba päris alguses. Tore, et see kahe teadlase “dimeer” on tänapäevani stabiilsena püsinud. Pikad diskussioonid Velloga rongisõidul Tartust Tõravere ja tagasi aitasid tungida probleemide sügavustesse ja häälestasid meie mõtlemise sedavõrd ühele lainele, et mõistame teineteist poolelt sõnalt. Seetõttu kasutangi allpool määratlust “meie”, mõeldes selle all enamasti ennast ja Vellot, hiljem (1983) liitus “meiega” ka keemik Hillar Eichelmann.

Tulles tagasi algaastate juurde, just 1960ndate lõpus ja 1970ndate alguses kujunes välja minu strateegiline lähenemine teadusele. Ühelt poolt olen alati olnud huvitatud uute mõõteaparatuuride konstrueerimisest ja valmistamisest eesmärgiga, et meie kasutatavad mõõteriistad oleksid erinevad poes müüdavatest. Tahtsin, et need võimaldaksid mõõta rohkem parameetreid, paindlikumalt ja täpsemalt kui kolleegidel võimalik (Laisk 1970a; Laisk, Oja 1979). Küllap sel moel realiseeruski minu lapsepõlvhobi, raadioaparatuuride ehitamine. Teisest küljest ergutas produktsiooniteooriast saadud algtooge (pluss minu füüsika-teoreetilise kallakuga ülikooliharidus) edasi töötama fotosünteesi protsessi detailse matemaatilise mudeli kallal, seades

sihiks selle keeruka biokeemilise süsteemi funktsionaalse (põhjusliku) matemaatilise kirjeldamise (Laisk 1968a). Nii sai pandud sisuline alus komplekssele taimede fotosünteesi eksperimentaalsele ja teoreetilisele uurimisele. Lihtsalt väljendudes püstitasin endale küsimuse, mis määrab taimelehe fotosünteesi kiiruse? Niisuguse juhtlõnga olemasolu on olnud teadustöö sihikindlaks arenguks väga oluline, aidates kõrvale jätta juhuslikes suundades liikuvaid ideid, mida katsetulemused on ette sõõtnud.

Sellel näiliselt lihtsal küsimusel oli aga suurem sisuline tähtsus, kui esmapilgul paistiski. Mäletan täpselt aega, millal see küsimus esmakordselt kerkis. Olime aparatuuri valmis saanud ja meie laboratoorium-buss asus Jõgeva Sordiaretusjaama maisipõllul, kus mõõtsime erinevate lehtede fotosünteesi sõltuvusi valgusest ehk VALGUSKÕVERAID. Kasutasime valgusallikana slaidiprojektorit, et ka sügaval taimkatte põhjas asuvatele lehtedele tugevat valgust anda. Üks niisugune leht oligi parasjagu aparaadis, kui pidime töö lõunaks katkestama. Tunni pärast tagasi tulles ootas meid üllatus – leht, mille fotosüntees oli enne olnud aeglane ka kõige tugevamas valguses, näitas nüüd üsna kiiret fotosünteesi. Selle lehe FOTOSÜNTEESI FUNKTSIOON oli muutunud tunni jooksul! Füüsikutena olime harjunud, et kui mingisugune sõltuvus on mõõdetud, võib sellega edaspidi alati arvestada. Tol hetkel aga kohtusime esmakordselt bioloogilise objektiga tema muutlikkuses ja kohastumises. Küsisin Juhan Rossilt, kuidas võtta arvesse, et fotosünteesi funktsioon sõltub sellest, missugused olid keskkonna tingimused eelneva tunni jooksul? Ta arvas, et peaksime siiski mõõtma neid funktsioone nii, nagu nad hetkel on ja arvestama muutlikkust statistilise jaotuse abil. Statistika on aga meetod, mille teaduslik sisu on suuresti ammendatud ja nõutav on vaid reeglite tundmine. Mina tahtsin teada, MIKS fotosüntees muutus. Siin nägi Juhan kohe ohtu, et uurimistöö muutub sedavõrd bioloogiliseks, et Tõraveres tema juhtimisel jätkamine muutub küsitavaks. Siis tekkiski meie vahele lõhe, mis niipea ei kadunud.

Olles tõepoolest olemuselt bioloogiline, ei saanud minu töö olla esindatud Astrofüüsika ja Atmosfäärifüüsika Instituudi ametlikes plaanides. Tegelikult jäi see “põrandaalune” töö ellu suurel määral tänu toleaegele direktori, astronoomi ja akadeemiku Aksel Kippereri suhtumisele, kes ütles Juhanile lihtsalt: “Kui on hea teadus, las ta siis olla”. Lahendus tuli alles 1985. aastal, kui saabusin tagasi esimeselt edukalt teaduslikult lähetuselt Austraalia Rahvusülikoolist Canberras. Siis otsustati instituudis luua biofüüsika labor minu juhatusel. Huvitav, et teine astronoom, akadeemik Jaan Einasto, oli minu peamine toetaja Teaduste Akadeemia liikmeks valimisel. Ilmselt on astronoomidel professionaalne võime kaugelt vaadates asjade sisu mõista!

Ülalöeldu kokkuvõtteks võin kinnitada, et iseene identifitseerimine teaduses – oma kuuluvuse määramine – on väga tähtis. Teaduse sisu määramine objekt, mida uuritakse, mitte aga meetodid, mida rakendatakse. Ma mõistsin, et taimelehe kohta esitatud küsimus – MIKS fotosüntees muutus – tegi minust tõepoolest bioloogi. Taipasin, et vastavalt kuuluvusele pean omandama bioloogias traditsiooniliste üldiste teadmiste fooni ja keelekasutuse, vastasel juhul ei võta see seltskond mind kunagi omaks. Nüüd mõistan tagantjärele, et tegin ainuõige otsuse. Ainult et päriselt omaks ei ole mind siiski võetud, sest ma ei saanud loobuda füüsikas tavalisest kvantitatiivsest mõtlemisviisist, teiselt poolt aga ei ole suutnud piisavalt ära õppida väga mahukat bioloogiateadust. Midagi sarnast on vist ka erinevate rahvuste integreerimisega – mis ei saa lõpuni toimuda, sest integreeruvad osapooled ei kaota oma juuri ega omanda uut kultuuritausta kunagi täielikult.

Niimoodi kujunenud algtingimused olid väga erinevad võrreldes noorele (läänemaailma) teadlasele tavalistega. Läänepoolsete teadussuundade ja teaduskeskuste otsesed mõjud minimeeris muidugi kõigepealt piiratud suhtlus. Kitsad materiaalsed võimalused sundisid valima odava, kuid siiski originaalse uurimismetoodika. Kõik koos – füüsikaline kooliharidus koos kaasneva teoreetilise-ma-

temaatilise mõtlemisega, huvi ehitada originaalseid mõõteriistu, piiratud võimalused traditsioonilisteks biokeemilisteks katseteks – tingis, et loobusin bioloogias levinud reduktsionistlikust mõtteviisist, mille kohaselt oleksin pidanud taimelehe fotosünteesiaparadi osadeks lahutama ja selle üksikuid osi võimalikult detailselt uurima. Selle asemel püüdsin mõista taimelehe tervikliku fotosünteesi kiirust määravaid ja piiravaid tegureid, mis aga osutus riskantseks eesmärgiks. Kõigepealt on objekti valik tervikliku lehe näol ebasümpaatne nendele samadele reduktsionistidele, kelle jaoks leht on “liiga keeruline” ning kelle arvates oleks tulemuslikum uurida selle osi, mis olevat “lihtsamad” ja mida saab välise kemikaalide abil otsesemalt mõjutada. Teiseks pörkusid püüded omaloodud aparatuuri abil taimelehel mõõdetavate optiliste ja gaasivahetusega seotud parameetrite arvu laiendada hinnangule, et meie kasutatavad meetodid jäävad oma kaugemale ulatuva füüsikalise-matemaatilise loogika tõttu bioloogide ringkonnas väheusutatavaks ja meie mõõtmistulemusi ei saa teised kontrollida. Analüüsiks kasutatavate matemaatiliste mudelite kohta on arvatud, et need on liiga keerulised ja sisaldavad liiga palju tõestamata eeldusi. Füüsikas tavaline mõtteviis, milles teoreetiliste tulemuste vastavust katsetele loetaksegi eelduste kehtivuse tõestuseks (nt sellel põhineb usk kvantmehaanika kehtivusse), on bioloogia valdkonnale võõras. Rekursiivne mõtlemine ei ole arusaadav. Vastuolude tulemusena on minu omaaegne naiivne usk füüsikalise-matemaatilise mõtlemise ja aparadihituse rakendamisse fotosünteesi kui bioloogilise protsessi mõistmise eesmärgil realiseerunud üsna vaevaliselt. Kuid ilmselt teaduse tegemine ei peagi kerge olema. Õigemini, teaduse tegemine on ise alati kergem ja mõnusam, kui kolleegide veenmine oma tulemuste õigsuses.

ESIMESED LÄBIMURDED – CO₂ LIIKUMINE ÕHUST ENSÜÜMIDENI

1960. aastate lõpuni mõeldi fotosünteesist kui protsessist, mis sõltub valgusest. Minu esimene uuendus selles mõtlemises oli vaadelda fotosünteesi keemiliste reaktsioonide süsteemina, mille

poorne, siis gaaside kontsentratsioon ühtlustub seal kiiresti ja on ikkagi õigesti arvatav kõigi lehe rakkude jaoks, ükskõik kas gaasivahetus toimub ühe või kahe külje õhulõhede kaudu. Ärgem unustagem, et mõõtmised taandatakse niikuinii lehesisesele CO₂ kontsentratsioonile ja kineetiliste konstantide arvutustes ei ole vahet, kas kontsentratsioon juhtus olema veidi kõrgem või madalam. Huvitav on seejuures asjaolu, et näiteks kloroplastide väljaprepareerimine lehest on reduktsionistidel loetud täiesti aktsepteeritavaks võtteks!

Tehnilised uuendused on käinud käsikäes teadusliku mõtte arenguga, võimaldades mõõta ikka enam ja täpsemini kui varem. Üldises plaanis tahaksin rõhutada, et oma originaalse niši kindlustamiseks peaks iga eksperimentaalse labori juurde kuuluma ka teadusliku aparatuuri ehitus. Meie kollektiivis on kuldsed käed Heikko Rämmal ja Bah-tijor Rasulovil. Kahjuks on säärane mõtteviis – minusse Juhan Rossi poolt süstitud – kaasajal üsna unustusse vajunud (ja selle “oma nišiga” seotud raskustest oli ka juba juttu).

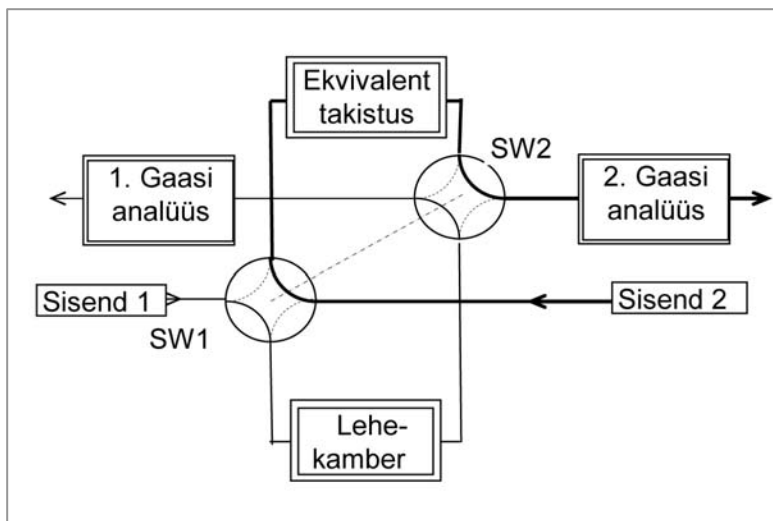
RUBISCO – SEAL KUS LÕPEB FÜÜSIKA

Esimene biokeemiline aste CO₂ assimilatsioon on selle seostumine kahekordselt fosforüülitud 5-süsinikulise suhkru, ribuloos 1,5-bisfosfaadiga (RuBP) viimase karboksüülimise teel. Vastav ensüüm kannab nime RuBP karboksülaas-oksügenaas, lühendatult Rubisco (miks veel ka OKSÜGENAAS, sellest allpool). Kasutades aparatuuri suurepäraseid võimalusi – eriti seda, et arvutame CO₂ kontsentratsiooni ensüümi aktiivsaitide lähedal – oleme olnud pioneerid Rubisco kineetika uurimisel intaktses (elavas) lehes (Laisk, Oja 1976; Laisk jt 2002). Süsihappegaasi neeldumise kiirus – seega fotosünteesi kiirus – ongi ju Rubisco töökiirus *in vivo*. Kui seada see vastavusse CO₂ kontsentratsiooniga Rubisco aktiivsaitides, saamegi Rubisco ensüümreaktsiooni klassikalise kineetilise kõvera, milles reaktsiooni kiirus esitatakse funktsioonina substraadi kontsentratsioonist. Elava lehe puhul on aga probleemiks, et samaaegselt fotosünteesiga,

milles CO₂ neeldub, toimub ka hingamine, mille käigus CO₂ lehest väljub. Klassikaline võte samaaegselt toimuvate protsesside eristamiseks on ühe protsessi järsk katkestamine tingimuste muutmise abil, eeldusel et teine jätkub veel mõnda aega endise kiirusega. Niisugustest katsetest tuleb aga uus tehniline vajadus aparatuuri järele, mis võimaldaks kiiresti muuta keskkonna tingimusi taimelehe ümber ja otsekohe mõõta sellele järgnevat muutusi CO₂ sidumise (või eraldumise) kiiruses.

ÜKS LEHT, AGA KAKS MÕÖTESÜSTEEMI

Fotosünteesi ja hingamise eristamiseks leiutasime (vastav autoritunnistuskki on olemas) mitmekanalilise mõõtesüsteemi, mis on lehe kontakt-termo-stateerimise kõrval meie teine tähtis tehniline uuendus. Enne meid toimus mitme mõõtekanaliga aparatuuri kasutamine sedaviisi, et mõõdetavate lehtede arvu minimaalsete lisakuludega suurendamise eesmärgil lülitati ühe CO₂-gaasianalüsaatori külge järgemööda mitut lehekambrit. Meie idee oli vastupidine – ühte lehekambrit lülitatakse mitme eelnevalt erinevatele gaaside kontsentratsioonidele häälestatud gaasianalüsaatori mõõteahelasse. Ehitasime mitu mõõtesüsteemi (esialgu kolm, aga hiljem kaks). Neist igaüks häälestatakse erinevale sisendkontsentratsioonile, kuid lehekambri asemel on ekvivalentne tühi ruum (joonis 2). Iga mõõtekanal sisaldab gaasianalüsaatorit, mis lehekambri puudumisel näitab sisendkontsentratsiooni ehk “nulljoont”. Kui üks neist “ekvivalentidest” äkitselt asendada lehekambriga, siis leht satub otsekohe uude gaasikeskkonda, vastav analüsaator aga hakkab viivitamatult näitama lehe poolt tekitatud muutusi gaasi koosseisus. Et gaasi kontsentratsiooni muutused toimuksid võimalikult kiiresti, viisime kõik ruumalad miinimumini. Näiteks lehekamber katab 3 cm diameetriga leheketta, jättes selle kohale 3 mm gaasiruumi. Nii saavutasime võimaluse muuta gaasi kontsentratsiooni 0,5 s jooksul ja mõõta vastavaid fotosünteesi muutusi ajalise lahutusvõimega 1,5 s, seega umbes suurusjärgu võrra kiiremini, kui oli tol ajal tavaliselt saa-



Joonis 2.

Kahekanalilise fotosünteesi mõõtesüsteemi skeem. Kaks gaasivoolu (kanalid 1 ja 2) koos vastavate analüsaatoritega on häälestatud erinevatele CO₂ ja O₂ kontsentratsioonidele. Mõlemas kanalil on sarnase ruumalaga kamber, kuid leht on vaid kanalil 1. Selles kanalil näitavad analüsaatorid lehe fotosünteesi seelses gaasikeskkonnas, kanalil 2 aga nulljoont. Kui kambrite asukohad kraanide SW veerandpöörde abil kiiresti vahetatakse, siis hakkavad kanalil 2 gaasianalüsaatorid otsekohe näitama lehe fotosünteesi kanalil 2 gaasikeskkonnas, kanalil 1 analüsaatorid aga nulljoont.

vutatav (Laisk 1977; Laisk, Oja 1971, 1998). Kuigi esmakordselt publitseeritud juba 1970ndatel aastatel, on meie mitmekanaliline mõõtesüsteem siiani unikaalne võimaluse poolest muuta kiiresti gaasikontsentratsiooni ja mõõta sellele järgnevaid kiireid muutusi lehe fotosünteesis. See, et mugavaks mõõtmiseks on vaja kahte komplekti CO₂ ja O₂ analüsaatoreid, ei ole eesti teaduse praeguse rahastamise juures ülesaamatuks probleemiks.

Pealegi on mõõtmine ka ühte komplekti kasutades võimalik, kuid tunduvalt ebamugavam.

RUBISCO – KARBOKSÜLAAS JA OKSÜGENAAS

Tänu kahekanalilisele mõõtesüsteemile oleme võimalised erineva relaksatsiooniajaga protsesse edukalt lahutama. Näiteks hingamise mõõtmiseks tarvitseb vaid viia leht äkitselt mõõtekanalisse, mis on eelnevalt häälestatud CO₂ nullkontsentratsioonile. Kuna fotosüntees lakkab CO₂ äravõtmisel viivitamatult, hingamine aga sellele ei reageeri (või reageerib aeglaselt), siis näeme otsekohe CO₂ väljumist lehest, eristades niimoodi fotosünteesilise CO₂ neeldumise hingamises toimuvast CO₂ eraldumisest.

Minu teadusmõtte liikumine saigi julgustava algtouke erilise CO₂ väljumise protsessi, nn valgus-

hingamise (fotorespiratsiooni) olemuse selgitamisest, eristades seda tavalisest mitokondriaalsest hingamisest. 1960ndate aastate lõpuks oli tähele pandud, et valguse katkestamise järel toimub suhteliselt kiire CO₂ väljumine hingamisprotsessist, kuid vaibub mõne minutiga tavalise mitokondriaalse hingamise nivoole. Hingamise lisakomponent on sõltuvuses valgusest, CO₂ kontsentratsioonist ja O₂ kontsentratsioonist. Vastavalt ilmsele kineetilisele seosele fotosünteesiga sai protsess nimeks FOTORESPIRATSIOON, kuid selle mehhanism oli tundmatu. Tänu meie kiiretoimelisele mõõtesüsteemile muutus juba 1960ndate aastate lõpus võimalikuks mõõta detailsemaid seoseid kahe protsessi vahel. Selgus, et fotosünteesi ja fotorespiratsiooni kiirused on tihedas seoses CO₂/O₂ kontsentratsioonide suhtega Rubisco reaktsioonisaitides. Kahe protsessi kineetikate vahekorid oli just niisugune, nagu CO₂ ja O₂ konkureeriksid ühele ja samale aktseptorile, milleks on RuBP (Laisk, Oja 1972). Taimelhel tehtud mõõtmiste baasil tulingi välja julge hüpoteesiga, et RuBP karboksülaas peab ühtlasi olema ka oksügenaas. Kui konkurents juhtub edu olema O₂ molekulil, siis 5C aktseptorist (RuBP) ei teki mitte kaks 3C produkti (2 PGA), vaid PGA + 2C orgaaniline hape fosfoglükolaat.

Viimati nimetatu edasise metabolismi käigus eraldubki CO₂ (2C + 2C → 3C + CO₂). Sellest tegin oma esimese ettekande rahvusvahelisel konverentsil Moskvast 1969. a, kus oli külaliseks ka Andrew Benson, üks CO₂ taandamise tsükli autoreid koos Melvyn Calviniga. Ta kommenteeris minu ettekannet väga lühidalt sõnadega *good kinetics*. Sellest aitas mulle, et edaspidi oma visiooni õigsusse uskuda. Sellesama rahvusvahelise konverentsi kogumikus ilmus matemaatiline mudel, milles esmakordselt oli näidatud, et CO₂ ja O₂ konkurendid RuBP-le (Laisk 1970b). Oli aga ebameeldivalt ootamatu leida, et trükis ilmunud versioonis oli O₂ jooniselt kadunud ja jäänud vaid CO₂. Ju ei meeldinud see uudne skeem mõnele läänepoolsele retsensendile või toimetajale (Nõukogude Liidus ei olnud tol ajal teisi teadlasi, kel oleks olnud selles küsimuses oma arvamus).

Edasi arenes arusaam atmosfääri hapniku konkureerivast, aga vajalikust rollist fotosünteesis. Kui õhulõhed sulguvad nt veepuuduse tõttu, siis CO₂ enam lehte ei pääse, O₂ aga kõrge kontsentratsiooni tõttu ikka veel pääseb. Jätkub RuBP oksügeniseerimine ja eralduva CO₂ uuesti sidumine ning seetõttu jätkab fotosünteesiaparatuur normaalset funktsioneerimist ka suletud õhulõhede taga, vältides kontrollimatuid ülereduktsiooni protsesse.

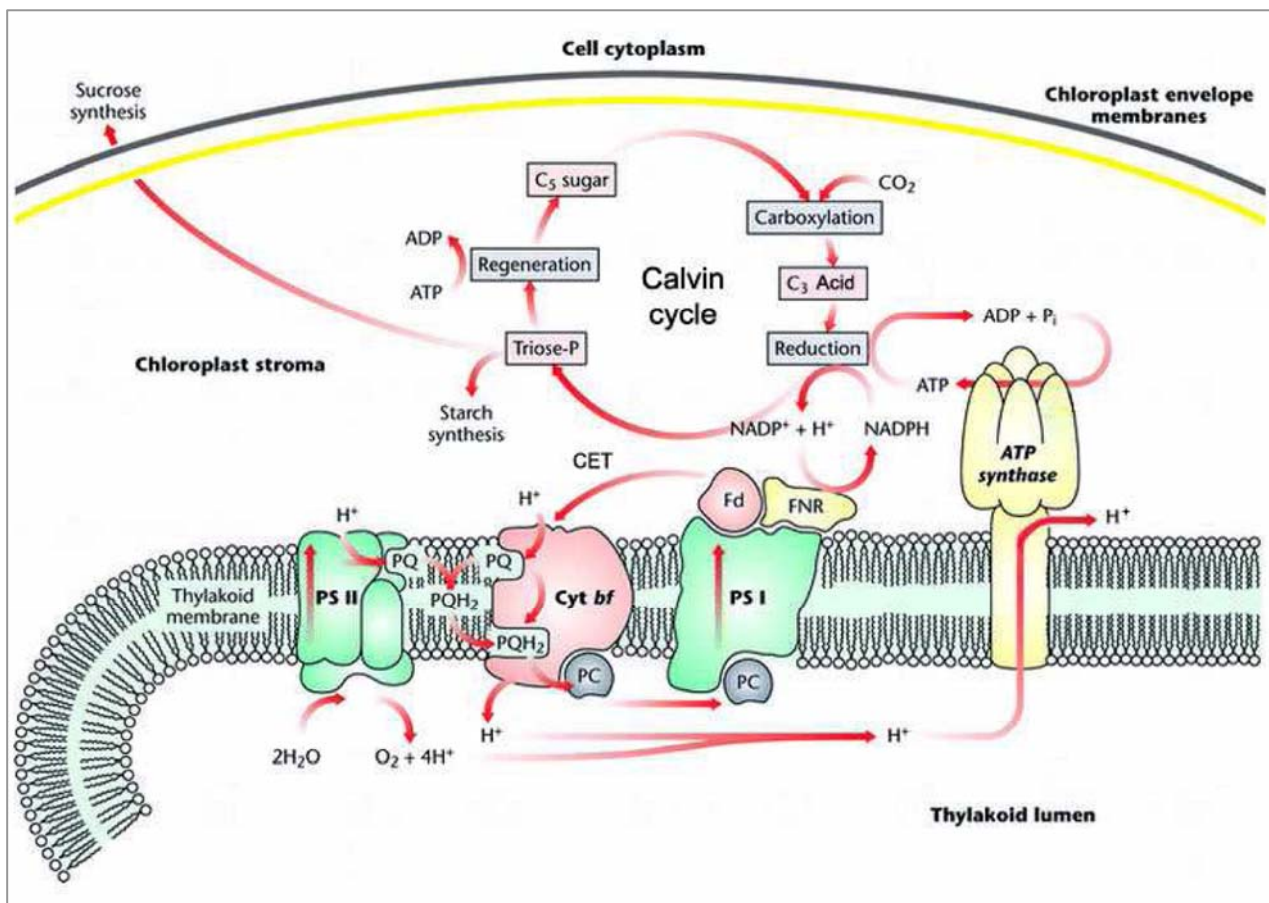
SÜSIHAPPEGAAS PEEGELDAB PROOTONITE LIIKUMIST

Taimelehe süsihappegaasi-vahetuse mõõtmiste meetodilise tipptaseme saavutasime lehe CO₂ MAHTUVUSE muutusi uurides. Taime kloroplastides (aga mitte mujal rakkudes) on kõrge karboanhüdraasi aktiivsus. See on ensüüm, mis katalüüsib vees lahustunud CO₂ sidumist veega, nii et moodustub süsihape, mis aga kohe dissotsieerub: CO₂ + H₂O ↔ HCO₃⁻ + H⁺. Reaktsiooni pK on 6,1, nii et pH 6,1 juures on CO₂ ja HCO₃⁻ kontsentratsioonid võrdsed, pH 7,1 juures on HCO₃⁻ kümme korda, aga pH 8,1 juures sada korda rohkem kui lahustunud CO₂. Maksimaalne määr, kui palju “mahub” lehte CO₂ + HCO₃⁻ kokku, sõltub

pH väärtusest kloroplastides. Siit järeldub, et lehe CO₂ mahtuvust saab kasutada kloroplastide pH määramiseks (Oja jt 1986). Katsetes näitasime, et kloroplastide pH jääb keskmiselt 7,5 ja 8,2 vahemikku ja sõltub suhteliselt vähe fotosünteesi olemasolust või puudumisest (Laisk jt 1989; Siebke jt 1990). Saadud tulemus oli oluline, kuna varasema arvamuse kohaselt toimub fotosünteesi käigus kloroplasti strooma pH suur tõus, mis omakorda aitab aktiveerida CO₂ assimilatsiooni ensüüme. Meie näitasime, et vastavas aktivatsiooni-süsteemis peab siiski domineerima mingi teine mehhanism, mis üsna varsti ka kindlaks tehti – ensüümide tiolrühmade taandamine sulfhüdrüülrühmadeks ferredoksiini toimel.

Üks kavalamaid võtteid oli kloroplasti tegeliku puhvermahtuvuse määramine, kasutades selle kooramist (tiitrimist) kõrge CO₂ kontsentratsiooni kui happe abil. Tavaliselt fotosünteesi uuringutes rakendatavad CO₂ kontsentratsioonid kuni 2000 ppm (0,2 %) ei suuda kloroplasti pH-puhvrit märkimisväärselt hapustada. Mõõtmisteks valmistasime eriaparatuuri, mis võimaldas tõsta CO₂ kontsentratsiooni kuni 20% (Oja, Laisk 1995). Katsed näitasid, et kui CO₂ kontsentratsioon tõusis üle 1%, hakkas kloroplasti CO₂ mahtuvus vähenema (seega kloroplasti pH hakkas langema). Sel suunal tehtud töödetsükli tulemusena on ilmnenud, et lehe kloroplasti ümbritsevas membraanis on pH stabilisatsiooni süsteem, mis funktsioneerib koostöös stroomas sisalduvate puhvritega (Hauser jt 1995).

Kloroplasti pH absoluutväärtused on küll olulised, kuid fotosünteesi protsessiga on neil seos vaid ensüümide aktiivsuse pH-sõltuvuse kaudu. Otsene seos aga on kiiretel pH muutustel, mis kaasnevad fotosünteesi muutustega. Fotosünteesi käigus transporditakse kloroplasti sees prootoneid pidevalt ühest kompartmendist teise, mis on omavahel biomembraaniga eraldatud (nn tülakoidi membraan, joonis 3). Ühel kompartmendil (strooma) on ruumala suurem ja tema pH on aluselisem, teisel kompartmendil (luumen) on ruumala väiksem ja pH suhteliselt happeline. Seega on pH muutustega



Joonis 3.

Elektronide ja prootonite liikumine fotosünteesi käigus. PS II ja PS I – fotosüsteemid II ja I; cyt b₆f – tsütokroom b₆f kompleks; PQ – plastokinoon; PC – plastotsüaniin.

kaasnevad CO₂ mahtuvuse muutused mõõdetavad stroomas, kuid mitte luumenis (kus bikarbonaat dissotsieerub vähe ja ruumala on väike).

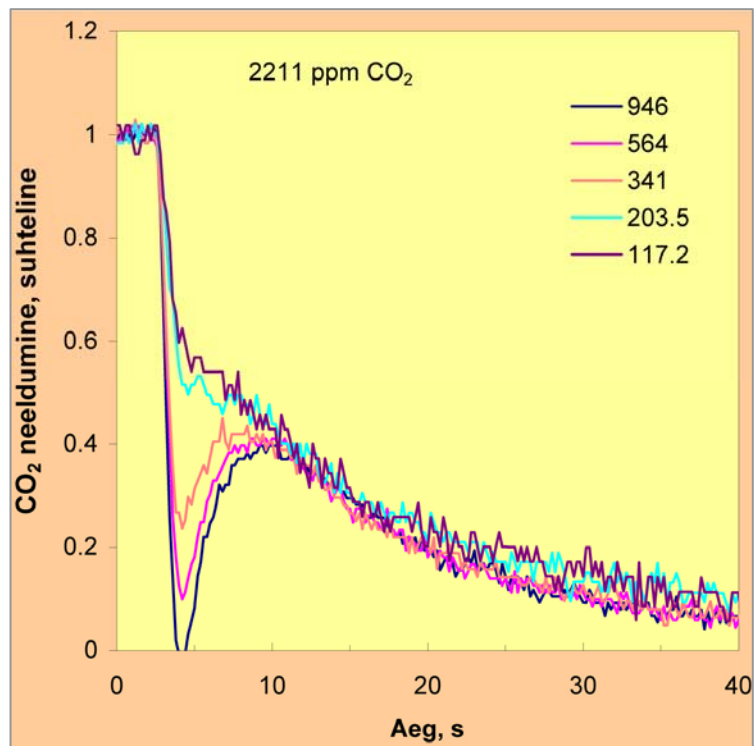
Kloroplasti valgustades pumbatakse prootonid elektronide vooga paardunult stroomast luumenisse. Stroomasse tagasi saavad nad vaid läbi ATP süntaasi ensüümi, käivitades keemilise potentsiaali muutuse abil ATP sünteesi. Pilt on küll kvalitatiivselt selge, kuid selle kohta, kui palju niimoodi liikuvaid prootoneid ikka on ning kui suured on tegelikud pH muutused nii stroomas kui ka luumenis, informatsioon esialgu puudub. Kuigi ülalkirjeldatud strooma pH mõõtmised tegime juba aas-

taid tagasi, sai tookord siiski suhteliselt vähe tähelepanu pööratud fotosünteesiga otseselt seotud pH muutustele, sest tollase tehnika tundlikkus jäi väheseks. Tänapäeval oleme selle metoodika uuesti üles soojendanud, et kindlaks teha fotosünteesi käigus strooma ja luumeni vahel tsirkuleerivat prootonite kogust. On ju oodata, et pärast valguse katkestamist prootonite transport stroomast luumenisse lakkab otsekohe, väljavool luumenist stroomasse läbi ATP süntaasi aga kestab edasi, kuni prootoneid jätkub. Tulemusena peaks strooma veidi hapustuma, millele vastavalt on oodata CO₂ väljavoolu lehest. Rakendades lisavõtteid CO₂ kontsentratsiooni stabiliseerimiseks ja kasu-

Joonis 4.

Lehe pimendamisele järgneb CO₂ väljavise, mis peegeldab kloroplasti sees läbi ATP süntaasi ensüümi liikuvate prootonite kogust. Mõõtmised tehti kõrgel CO₂ kontsentratsioonil 2211 ppm ja joonisel näidatud valguse intensiivsustel ($\mu\text{mol kvante m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Valgus katkestati kui aeg = 3 s.



tades parimat saadaolevat CO₂ analüsaatorit, registreerisimegi vaid mõne sekundi kestva valgusjärgse CO₂ väljaviske, mida põhjustas strooma hapustumine sinna luumenist läbi ATP süntaasi tagasi saanud prootonite mõjul (joonis 4). Lehest väljuva CO₂ hulga järgi otsustades oli luumenisse kogunenud üsna suur kogus prootoneid, ca 100 $\mu\text{mol m}^{-2}$ lehe kohta ehk umbes 100 H⁺ iga ATP süntaasi kohta. Teades, et nii suur kogus prootoneid ei saanud olla vabalt veekeskkonnas, vaid pidi olema seotud luumenisse avanevate valkude polaarsete rühmadega (luumenis puuduvad teised puhvrid), saame viimaste kohta ootamatult kõrge hinnangu. Sellest tulenevad aga olulised järeldused. Kuna kõik luumenisse kogunenud prootonid on seotud membraani laetud rühmadega (vabu prootoneid on lahuses hinnanguliselt vaid 1:60000 seotu kohta), peavad need liikuma ATP süntaasi poole hüpeldes naabersaitide vahel, mitte lahuse kaudu. See on kooskõlas varem esitatud hüpoteesiga prootonite liikumise kohta mingites

membraanis asuvates kanalites. Meie tulemus aga näitab, et prootonite hulk on tegelikult sedavõrd suur, et erilisi kanaleid ei olegi vaja, vaid kogu membraani pind töötab prootonite ülekandjana.

RUBISCO JAGAB PIIRAVAT ROLLI ATP SÜNTAASIGA

Kuni 1970ndate aastate keskpaigani valitses arusaam, et fotosünteesi (ja ka sellega seotud fotorespiratsiooni) kiirus on määratud peamiselt ainsa ensüümi, Rubisco kineetikaga. Meie panime aga tähele, et statsionaarseisus mõõdetud fotosünteesi sõltuvus CO₂ kontsentratsioonist ei vasta Rubiscole omasele hüperboolsele (Michaelis-Menteni) kõverale, vaid küllastub palju järsemalt. Tekkis kahtlus, et kõrgetel CO₂ kontsentratsioonidel hakkab reaktsiooni kiirust piirama teise substraadi, RuBP saabumise kiirus. Selle tõestamiseks tegime tol ajal originaalse katse, mis osutus võimalikuks vaid meie (juba tol ajal piisavalt) kiiretoimelise

süsteemi rakendamisel (Laisk, Oja 1974). Asetasime lehe statsionaarseisus suhteliselt madala CO₂ sisaldusega keskkonda, milles fotosünteesi piiravaks teguriks oli CO₂ kättesaadavus, nii et teine substraat, RuBP kogunes maksimaalsel määral. Nüüd andsime lehele väga kõrget CO₂ kontsentratsiooni vaid lühikestes (1–3 s) impulssides. Selgus, et CO₂ impulssides sidus leht gaasi palju suurema kiirusega kui statsionaarseisus. Tulemus näitas, et kuni RuBP on olemas piisaval hulgal, on Rubisco ensüüm võimeline katalüüsima pea kaks korda kiiremini kui statsionaarseisus kunagi võimalik. Sellest katsest alates tuli fotosünteesi kiirust määravate tegurite hulka arvata ka RuBP sünteesiga seotud protsessid, kus aga osalevad ATP ja NADPH – ained, mida sünteesitakse otseselt fotosünteesi valgusreaktsioonide poolt (Laisk, Oja 1976). Fotosünteesi kiirust määravate protsesside ring laienes seega valgusreaktsioonidele ja elektrontranspordile.

Katset õnnestus mul tutvustada 1976. aastal Gordoni konverentsil New Hamptonis (New Hampshire, USA), kuhu olin saabunud eraviisilise külalastajana poolsalaja. Sain kohe kutse mitmesse laborisse ja suhted lääne teadlastega hakkasid arenema. Näiteks rahvusvahelisel fotosünteesikongressil Pekingis (2010) ütles professor Joe Berry Stanfordist, et seda klassikalist katset õpetab ta tudengitele tänini põhikursuses.

HAPNIKU ERALDUMINE NÄITAB LÄMMASTIKU TAANDAMIST

Siiani oleme rääkinud fotosünteesist ainult kui CO₂ sidumise ja taandamise protsessist. Klassikaline fotosünteesi võrrand aga näitab, et iga neeldunud CO₂ molekuli kohta peab eralduma üks O₂ molekul: CO₂ + 2 H₂O + 8 kvanti = CH₂O + H₂O + O₂. Detailsemalt vaadeldes eraldub hapnik otse fotosünteesiprotsessi “alguses”, kus kaks vee molekuli valgusenergia toimel lagundatakse, neilt eemaldatud 4 elektroni (e⁻) suunatakse rea ülekandjate kaudu lõpuks CO₂ taandamiseks (luumenisse vabanevad prootonid väljuvad ATP sün-

taasi kaudu), kaks hapniku aatomit aga kombineeruvad ja eralduvad O₂ kujul (joonis 3). Juhul, kui osa e⁻ kasutatakse mitte CO₂ taandamiseks, vaid näiteks lämmastikühendite (NO₂⁻) taandamiseks, et neist sünteesida aminohappeid ja neist omakorda hiljem valke, eraldub fotosünteesis hapnikku rohkem, kui süsihappegaasi seotakse.

Fotosünteesi uuringud tegelikult algasidki hapniku eraldumise mõõtmistega (Otto Warburg), aga 20. sajandi alguses olid selleks kasutatud meetodid väga aeglased ja vähetäpsed. Ka selles osas tõime sisse uuenduse, hakates fotosünteesis toimuvate kiirete üleminekuprotsesside mõõtmiseks kasutama tsirkoonium-elektroodil põhinevat O₂ analüsaatorit (Oja, Laisk 2000). Esimesed tulemused näitasid, et O₂/CO₂ voogude suhe on väga lähedane väärtusele 1,0 (Laisk jt 2007). H. Eichelmann aga pani väga madalate valguse intensiivsuste puhul tähele, et kuigi absoluutsed vood olid väikesed, oli nende suhteline erinevus suur. Kui tubaka taimi kasvatati toitelahustel, milles lämmastik lisati ühel juhul nitraadi NO₃⁻, teisel juhul ammooniumi NH₄⁺ kujul, ilmnisid selged erinevused. Nitraadil kasvatatud taimedel oli madalatel valguse intensiivsustel O₂/CO₂ suhe kuni 2, kuigi absoluutne erinevus piirdus vaid väärtusega 1 μmol m⁻² s⁻¹ (fotosüntees võib olla sellest kuni mitukümmend korda kiirem). Ammooniumil kasvatatud taimedel oli see erinevus vaevumärgatav. Katsetega lahendasime kirjanduses kaua kestnud vaidluse, mis puudutas CO₂ ja NO₂⁻ taandamise omavahelist konkurentsi fotosünteesis genereeritud elektronidele. Näitasime, et mis puutub reaktsiooni kiiruskonstantidesse, siis nitriti taandamine konkureerib väga edulalt CO₂ taandamisega. Ainult et nitriti taandamise reaktsioonide maksimumkiirus on väga väike ja see küllastub ammu enne, kui küllastuvad CO₂ taandamise reaktsioonid (Eichelmann jt 2011).

OPTILISED MÕÕTMISED – UUS HORISONT

Paralleelselt CO₂ neeldumise ja O₂ eraldumisega on võimalik mõõta ka paljusid optilisi parameetreid, mis iseloomustavad fotosünteesilist elektron-

transporti. Arenes välja uus suund meie aparadi-ehituses – optilised mõõtmised. Arendasime oma laboris välja klorofüllü fluorestsentsi ja lehe optilise tiheduse väikeste muutuste mõõtmise tehnikad, kasutades algmaterjalina Ulrich Schreiberi (Würzburg) töötlusi. Vastavalt valitud lainepikkusele iseloomustavad optilise tiheduse muutused erinevate elektronikandjate redoks-seisundi muutusi, samuti pigmentide neeldumisribade väikesi nihkeid elektrilise potentsiaali vahe tõttu biomembraani külgedel. Meie parim elektroonikasaa- vutus on ehk moduleeritud signaalil põhinev spektrofotomeetiline võimendi signaali ja müra suhtega 10^5 , mis võimaldab edukalt mõõta promilli suurusjärgus muutusi lehe optilises läbilaskes.

Selleks, et oleks võimalik samaaegselt lehte mitmetest valgusallikatest valgustada ja mitut optilist parameetrit nende omavaheliste mõjudeta (varjutamata) mõõta, töötasime välja optilistel kiududel valgusjuhi, milles iga valgusti ja iga mõõteriist on lehega omaette, sõltumatu kiudude kimbu kaudu ühendatud. Kolleeg Heikko Rämmal jätkub kannatust, et mitu tuhat kiudu igaüks individuaalselt oma kohale kinnitada. Tänu sellele on meie käsutuses maailmas konkurentsitult kõige täiuslikum seade lehe fotosünteesi kompleksseks gasomeet- riliseks ja optiliseks uurimiseks (Laisk, Oja 1998; Laisk jt 2002; Oja jt 2008), mis pälvis innovatsioonipremia Rahvusvahelise Fotosünteesiuurijate Seltsi Pekingi kongressil (2010; joonis 5).



Joonis 5.

Vello Oja oma kuningriiki valitsemas. Rahvusvahelise fotosünteesiuurijate teadusliku ühingu innovatsioonipremiaga autasustatud aparatuur, mis mõõdab CO_2 , O_2 ja veeauru voogusid, klorofüllü fluorestsentsi ja lehe spektri väikesi muutusi.

Viimase aastakümne olulisemad tulemused ongi saavutatud optiliste ja gasomeetriliste mõõtmiste ühenduses.

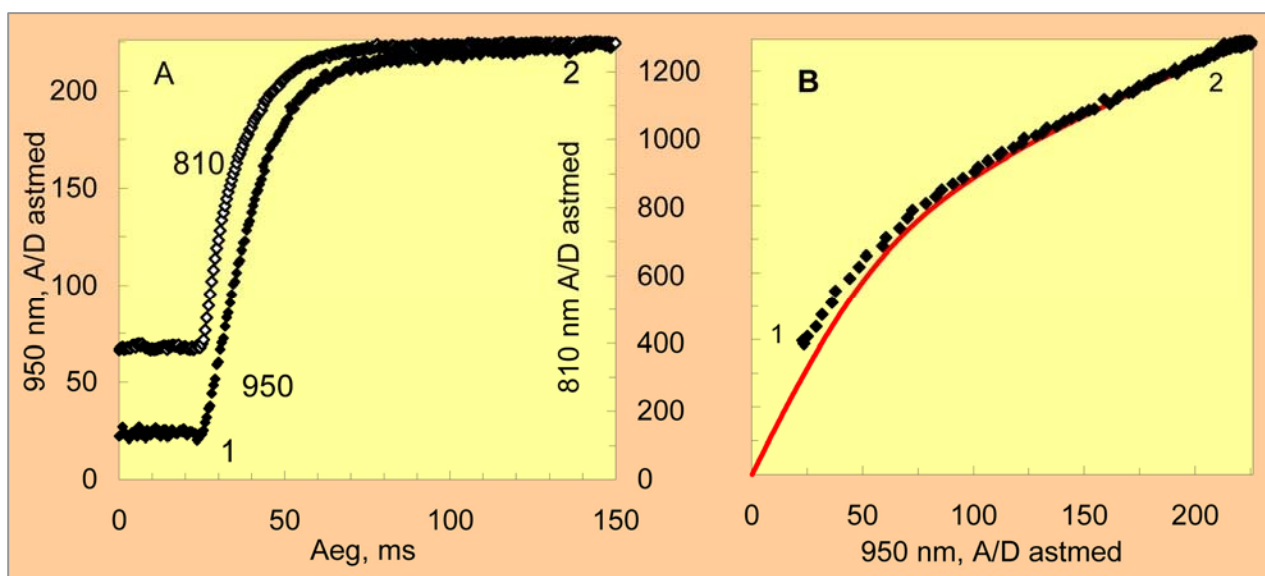
ELEKTRONIDE LIIKUMISE KIIRUSE OPTILINE MÕÕTMINE

Nagu juba öeldud, fotosünteesis vesi ($2 \text{ H}_2\text{O}$) lagundatakse ja elektronid (4 e^-) eraldatakse fotolüüsil fotosüsteemi II (PS II) abil. Elektronide liikumisel läbi transportahela muutub elektronikandjate spektraalne neeldumiskoeffitsient sõltuvalt sellest, kas antud kandjal on või ei ole elektroni (on see redutseeritud või oksüdeeritud seisundis). Näiteks fotosüsteemi I (PS I) doonorpigmenti P700 oksüdeerumisel (kui valguskvant sellelt elektroni eemaldab) neeldumine väheneb 700 nm juures, kuid suureneb 810 nm juures. Muutused on väikesed (lehe läbilase muutub maksimaalselt 1%), kuid meie optilise süsteemi ja uue spektrofotomeetriga hästi registreeritavad. Kahjuks aga ei ütle ühe elektronikandja keskmine re-

doks-seisund midagi selle kohta, kui kiiresti elektronid sellele kandjale saavad ja sealt lahkuvad.

Et mõõta elektronide liikumise kiirust, kasutasime ka siin transiendi valguse katkestusega. Nimelt jätkavad elektronid kohe pärast pimendamist endise kiirusega PS I doonorpigmentile saabumist, aga sealt enam ei lahku. Kui pigment (P700) oli kas või osaliselt oksüdeeritud valguse käes, siis pimeduses hakkab see redutseeruma kiirusega, mis võrdub elektronide liikumise kiirusega läbi ahela. Niisiis, tuli mõõta P700 redoks-seisundiga seotud optilise signaali muutumise algkiirust vahetult pärast valguse katkestust (Laisk, Oja 1994). Kuna P700 redutseerumise protsess kestab üldse umbes 10 ms, siis algkiiruse määramiseks sai kasutada vaid 1–2 ms, mille jooksul lehe läbilase muutus 0,1% või veelgi vähem (joonis 6).

Need katsed lubasid näidata, et liikuvate elektronikandjate difusiooni kiirus ei piira fotosünteesi kiirust. Ka fotosünteesilist elektrontransporti kont-



Joonis 6.

Lehe läbilaske muutus 810 ja 950 nm lainepikkusel pärast järsku pimendamist ajahetkel 25 ms. Kahe paneelil A esitatud kõvera omavahelisest suhtest (paneel B) saab näidata, et plastotsüaniini (PC, joonis 3) ja PS I doonorpigmenti P700 redoks-seisundid on väga lähedased termodünaamilisele tasakaalule (arvutatud punane joon).

rollitakse vastavalt taime vajadustele siiski keemiliste signaalidega (nt prootonite termodünaamilise vasturõhuga), mitte kloroplasti membraanstruktuuri anatoomiliste parameetritega (Oja jt 2008, 2010). Teiseks selgus, et tsükliline elektrontransport ümber fotosüsteemi I võis olla üsna kiire. Isegi nii kiire, et tekkis kahtlus selle kaua usutud võimes toetada ATP sünteesi, sest tsükli kiirus jäi praktiliselt konstantseks, kui ATP tarbimist vähendati. Näiteks, kui viisime fotosünteesilise CO₂ assimilatsiooni nullini CO₂ gaasist eemaldamise teel, jäi tsükliline elektronide transport ümber PS I ikkagi praktiliselt konstantseks sõltumata sellest, kuivõrd või kas üldse fotosünteesis ATP-d tarbiti. Tuli järeldada, et vaadeldud juhtudel tsükliline elektrontransport ei põhjustanud ATP sünteesi mingilgi määral.

Tulemus on vastuolus pool sajandit valitsenud hüpoteesiga, et tsükliline elektrontransport on alati prootonite transpordiga paardunud ja põhjustab ADP fosforüülimist. Oleme esitanud uue hüpoteetilise mehhanismi, mis võimaldab tsüklilise elektrontranspordi muutlikku seost prootonite transpordiga (Laisk jt 2010). Sel teemal kaitses doktoritöö meie ainuke õpilane üle paljude aastate, Eero Talts (Talts jt 2008). Tähtsaim on aga seik, et elektronide ringlemine PS I ümber omandab nüüd hoopis uue tähenduse. Fotosüntees on nimelt suure vaba energia langusega toimuv biokeemiliste reaktsioonide süsteem, mida ei ole võimalik peatada (tagasi pöörata) produkti kogunemisega. On püstitatud rida hüpoteese selle kohta, kuidas taim saab reguleerida fotosünteesi kiirust madalamaks olukorras, kus kogunema hakkavat fotosünteesi produkti piisavalt ei tarbita. Meie arvates tsükliline elektrontransport ongi üks võimalus selleks – elektronid saadetakse transportahelasse tagasi, juhul kui neid ei saa kasutada fotosünteesi produkti (taandatud süsinikühendite) sünteesiks. Elektronide tsirkuleerimine olukorras, kus nende edasipääs on takistatud, on üks lihtsamaid võimalusi valgusenergia ohutuks muutmiseks soojuseks.

MATEMAATILINE MUDEL – MÖTLEMISE ABIVAHEND

Fotosünteesist arusaamise saab hästi kompaktsel kujul matemaatilise mudelina kirja panna. Selleks tuleb kõik protsessis osalevad reaktsioonid esitada diferentsiaalvõrrandite süsteemina, milles iga võrrand kirjeldab üksiku osareaktsiooni kineetikat. Meie poolt kokku pandud matemaatiline mudel katab kogu fotosünteesi protsessi alates valguse neeldumisest ja lõpetades suhkru, tärklise ja aminohapete sünteesiga (Laisk jt 2006). Võttes arvesse veel regulatiivseid seoseid, saame süsteemi rohkem kui 30st võrrandist. Sellelaadseid süsteeme on ennegi kokku pandud, kuid nii keeruka võrrandisüsteemi käitumine sõltub kardinaalselt selles osaleva rohkem kui paarisaja kineetilise konstandi väärtustest. Paljusid neist ei ole võimalik muidu teada saada, kui uurides tervikliku fotosünteesisüsteemi käitumist mitmesugustes võimalikult äärmuslikes katsetingimustes. Taimeleht esindabki just taolist terviklikku süsteemi ja selline maksimaalsete võimalustega katsesüsteem asub meie laboris. Mudeli häälestamine reaalsuse lähedale on osutunud võimalikuks ainult tänu modelleeritava protsessi väga põhjalikule eksperimentaalsele tundmisele.

Erinevused mudeli käitumise ja taimelehe fotosünteesilise käitumise vahel püütakse viia minimaalseks mudelit täiustades, kuid täielikku kokkulangevust ei saavuta niikuinii, kuni me fotosünteesi kõigiti ja läbinisti ei mõista. Matemaatilise modelleerimise teaduslik väljund ei ole kokkulangevus mudeli ja tegelikkuse vahel, vaid just erinevus. Kokkulangevus näitab, et mõistame uuritavat objekti õigesti ja võime edaspidi oma arusaamu tehniliste probleemide lahendamiseks rakendada (nt nüüdisajal konstrueeritakse edukalt sildu ja pilvelõhkujaid materjalide tugevuse ja mehaanikaseaduste matemaatilise rakendamise alusel). Fotosünteesi mudelites katsetega kokkulangevust veel ei saavutata. Erinevus näitab, et meie arusaamades on veel lünki ning nende otsimist ja täitmist tuleb

ikka veel jätkata. Niisugune peaidee ongi 2009. aastal Springeri kirjastuselt minu kaastoimetamisel ilmunud kogumikul *Photosynthesis in silico*, mis sisaldab minult koos kaasautoritega kaks peatükki (Laisk jt 2009).

AITÄH KAUAEGSETELE TÖÖKAASLASTELE!

Tekstis tarvitasin peamiselt määratlust MEIE. On arusaadav, et kirjeldatu ei ole üksikisiku töö, vaid sai tehtud ainult tänu kõrgelt kvalifitseeritud kollektiivi ühendatud jõupingutustele.

Vello Oja on loogilise füüsikalise mõtlemisega teadlane. Temal on olnud väga suur osa aparatuuri edasiarendustes, ta on ka loonud meetodikad kõige keerulisematele uutele mõõtmistele, mida teised saavad jätkata.

Hillar Eichelmann on teinud sadu ja veel sadu katseid eelkirjeldatud keeruliste meetodikate järgi, suhtudes kriitiliselt vähimassegi ebakõlasse. Nii töödeldud andmehulgad rahuldavad ka rangeima statistika nõudeid.

Bahtijor Rasulov tuli Tartusse Dušanbest 1990ndatel aastatel, kui tema kodumaal käis sõda. Ta on ainuke minu niigi vähestest juhendatavatest, kes jõudis omaaegse teaduste doktori kraadini (DSc). Peamiselt just tema kuldsed käed on valmistanud meie gaasisüsteemid, millest mõni on praegu Umeå, Washingtoni osariigi ja Wisconsin osariigi ülikoolides ning Connecticuti osariigi Põllumajandusjaamas, kolm aga jätkavad teenistust meie Tartu laboris. Viimastel aastatel on Rasulov ette võtnud täiesti uue teema – isopreeni eraldumise taimelehest. See gaasiline aine omab tähtsust atmosfääri keemias, muuhulgas ka seoses osooni tekkimisega maapinnalähedastes õhukihtides. Isopreeni sünteesi biokeemiline rada on aga tihedas seoses fotosünteesi energieetikaga, kuna selles osalevad ATP ja NADPH. Täna on Bahtijorilt ilmumas juba neljas kaalukas artikkel selle ala juhtivas ajakirjas.

Evi Padu oskab hästi teha biokeemilisi analüüse, mis vajalikult täiendavad gasomeetrilisi ja optilisi mõõtmisi. Tema toa ukse taga võib peaaegu alati leida hulgakesi istumas ja lamamas eksamijärjekorras ootavaid üliõpilasi.

Irina Bichele on iseloomult novaator – isegi nii palju, et uued mõtted pressivad peale enne, kui vanad saavad eest ära vormistatud. Ta on vedanud osooni mõju uurimist taimede fotosünteesiaparatuurile. Tööd alustas omal ajal Heino Moldau, kes jätkab praegu edukas Hannes Kollisti kollektiivis. Bichele on püüdnud mõista, mida tähendab “surm” raku – kas fotosünteesiv kloroplast võib veel elus olla, kui rakk on juba surnud? Mida tähendab individuaalse raku surm rakkude kollektiivis, nagu seda on taimeleht? Aga tõeliselt särava lööb Irina füüsika praktikumis mitmesajapealist tudengite karja valitsedes.

Heikko Rämme käte all valmivad peenimad elektroonilised ja optilised seadmed, niipea kui neid vaid uute katsete jaoks küsida.

Eero Talts on minu viimaste aastate ainuke doktorant, kes jõudis kaitsmiseni. Tema tehtud on nii mõndagi tsüklilisest elektrontranspordist, samuti seadis ta meie laboris sisse Rubisco hulga määramise tehnika.

Oma paljudest välismaa kolleegidest tahaksin nimetada nelja. Barry Osmond (Canberra) on alati uskunud, et meie pingutused on tehtud õiges suunas. Tema toimetatuna ilmus monograafia (Laisk, Oja 1998). Ulrich Heber (Würzburg) oli esimesi väliskülalisi meie laboris ja tema õpetas mind mõtetega “laialt mängima”, mida on ehk tunda ka selles loos. David Walker (Sheffield) juhatas mind fotosünteesi valgusreaktsioonide juurde. Koos Gerry Edwardsiga (Pullman, WA) jõudsime C₄ fotosünteesi mõistmiseni.

Tahaksin lõpuks veel rõhutada, et Eesti praegune teadusteemade alusel finantseerimine on parim teaduse rahastamise süsteem (isegi kui see tulevikus ümber nimetatakse, on peaaegu, et juhendaja hallatav teemapõhisus säiliks). Ainult niisugune süsteem võimaldab teadlaste paraja suurusega rühmal pikka aega koos töötades omandada piisavalt kõrget kvalifikatsiooni kaugeleulatuva strateegilise eesmärgi saavutamiseks. Olles ise muusikalebene inimene, meenutab teaduskollektiiv mulle orkestrit. Kui kõigil liikmetel on täpsed noo-

did ees, tuleb oodatud muusika suhteliselt kergeti, muidugi eeldusel, et pillimeestel on vajalik mängutehnika. Aga niimoodi tuuakse kuuldavale ainult helilooja poolt mõeldud. Džässorkestris annab juht ette vaid üldise harmoonia, konkreetne meloodialiin jääb pillimeeste luua ja on igal korral uus. Džässmuusika on kollektiivi looming, millest mängijad ei tüdine ka aastatega. Minu lemmik on džäss ning seda ka teaduses.

Nii nagu Tallinn, ei saa ka teadus kunagi valmis. Iga vastatud küsimus sünnitab mitu uut, mis jällegi ootavad vastuseid. Oma teaduseteele tagasi vaadates tahaks veel kord rõhutada valulist vastuolu, millele alguses ei tulegi. Et luua teaduses uut, tuleb teha ja öelda midagi muud ja teisiti, kui varem on öeldud. Seda “teisiti tehtut” ja “uudselt öeldut” peavad aga mõistma ja uskuma teisedki teadlased. Näiteks “uskumatult” kõrgele viidud tehniline tase või ideeline originaalsus sõna-sõnalt tähendabki usutamatus. Eriti, kui see originaalsus lähtub kusagilt tundmatust perifeeriast, nagu seda on Eesti. (Just hiljuti sain USAst e-kirja, kus mul soovitati Tartu Ülikooli aadress asendada g-maili omaga, sest nende filtrid suunavat minu .ee lõpuga lähetused spami hulka.) Parajus uudsuses võetakse teadusmaailmas avasüli vastu ja publikatsioonipunkte saab suhteliselt lihtsalt. Teaduslik kirjandus on küllastatud artiklitega, milles raporteeritud edusammud on üldjuhul ettearvatavad (kuigi ehk olid antud konkreetsel juhul veel tõestamata), sest nad on loogilises kooskõlas mõne üldtunnustatud paradigmaga. Tõelises teaduses käib rebimine teiste teadlaste midagi tõeliselt uut uskuma veenmise nimel, kas siis uut katset, mudelit, teooriat, paradigmat... Sisuliselt käib propagandavõitlus teiste teadlaste oma usku pööramise eest – võitlus oma “koguduse”, “jüngrite” hulga suurendamise eest (mille teaduslik nimi on näiteks “koolkond”). Liiga kardinaalsed ususalgamised tõmbavad esialgu vähe jüngreid kaasa. Jääb üle vaid uskuda, et kunagi kaugemas tulevikus ka minu teaduslik “kogudus” tasapisi kasvab. Sest tõde peab ju võitma – nii ma usun.

VIITED

- Eichelmann, H., Oja, V., Laisk, A. 2011. The rate of nitrite reduction in leaves as indicated by O₂ and CO₂ exchange during photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 62, 2205-2215.
- Hauser, M., Eichelmann, H., Oja, V., Heber, U., Laisk, A. 1995. Stimulation by light of rapid pH regulation in the chloroplast stroma *in vivo* as indicated by CO₂ solubilization in leaves. *Plant Physiol.* 108, 1059-1066.
- Laisk, A. 1968a. Prospects of mathematical modelling of the photosynthetic function of leaves. Ross, V. (ed). *Photosynthesis and Productivity of Plant Canopies*. Institute of Physics and Astronomy. Acad. Sci. Estonian SSR, Tartu. (In Russ).
- Laisk, A. 1968b. Statistic nature of attenuation of radiation in plant canopy. Mullamaa, U. (ed). *Regime of Sun Radiation in Plant Canopies*. Institute of Physics and Astronomy, Acad. Sci. Estonian SSR, Tartu. (In Russ).
- Laisk, A. 1970a. An instrument for the measurement of the transparency of plant canopies. *Unique Instruments*. COMECON, Moscow. (In Russ).
- Laisk, A. 1970b. A model of leaf photosynthesis and photorespiration. PUDOC Publishing, Wageningen.
- Laisk, A. 1977. Kinetics of photosynthesis and photorespiration in C₃ plants. *Nauka*, Moscow. (In Russ).
- Laisk, A., Eichelmann, H., Oja, V. 2006. C₃ photosynthesis *in silico*. *Photosynth. Res.*, 90, 45-66.
- Laisk, A., Eichelmann, H., Oja, V., Talts, E., Scheibe, R. 2007. Rates and roles of cyclic and alternative electron flow in potato leaves. *Plant Cell Physiol.*, 48, 1575-1588.
- Laisk, A., Nedbal, L., Govindjee (eds). 2009. *Photosynthesis in silico. Understanding Complexity from Molecules to Ecosystems*. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Laisk, A., Oja, V. 1971. A three-channel apparatus for detailed investigation of the leaf CO₂ ex-

- change. Frey, T. (ed). Estonian Contributions to the International Biological Programme II, 113–128. Institute of Zoology and Botany, Acad. Sci. Estonian SSR, Tartu.
- Laisk, A., Oja, V. 1972. A mathematical model of leaf photosynthesis and photorespiration. II. Experimental verification. Nitchiporovitch, A. A. (ed). Theoretical Foundations of the Photosynthetic Productivity. Nauka, Moscow, 362-368. (In Russ).
- Laisk, A., Oja, V. 1974. Leaf photosynthesis in short pulses of CO₂. The carboxylation reaction *in vivo*. Fiziologija Rastenij (Sov. Plant Physiol.), 21, 6, 1123-1131. (In Russ).
- Laisk, A., Oja, V. 1976. The potential (maximum) rate of photosynthesis is determined by reactions of ribulosediphosphate resynthesis. Proc. Acad. Sci. Estonian SSR, Biol., 25, 2, 146-150. (In Russ).
- Laisk, A., Oja, V. 1979. A set of instruments for investigation of the kinetics of photosynthesis in leaves. Growth chamber, gas exchange measurement system, a unit for ¹⁴CO₂ injection. Fiziologija Rastenij (Sov. Plant Physiol.), 26, 1, 199-206. (In Russ).
- Laisk, A., Oja, V. 1994. Range of the photosynthetic control of postillumination P700 reduction rate in sunflower leaves. Photosynth. Res., 39, 39-50.
- Laisk, A., Oja, V. 1998. Dynamic Gas Exchange of Leaf Photosynthesis. Measurement and Interpretation. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Laisk, A., Oja, V., Kiirats, O., Raschke, K., Heber, U. 1989. The state of photosynthetic apparatus in leaves as analyzed by rapid gas exchange and optical methods: the pH of the chloroplast stroma and activation of enzymes *in vivo*. Planta, 177, 350-358.
- Laisk, A., Oja, V., Rasulov, B., Rämman, H., Eichelmann, H., Kasparova, I., Pettai, H., Padu, E., Vapaavuori, E. 2002. A computer-operated routine of gas exchange and optical measurements to diagnose photosynthetic apparatus in leaves. Plant Cell Environ., 25, 923-943.
- Laisk, A., Talts, E., Oja, V., Eichelmann, H., Peterson, R. 2010. Fast cyclic electron transport around photosystem I in leaves under far-red light: a proton-uncoupled pathway? Photosynth. Res., 103, 79-95.
- Oja, V., Eichelmann, H., Anijalg, A., Rämman, H., Laisk, A. 2010. Equilibrium or disequilibrium? A dual-wavelength investigation of photosystem I donors. Photosynth. Res., 103, 153-166.
- Oja, V., Laisk, A. 1995. Measurement of the rate of CO₂ solubilization in leaf tissue with the help of a zirconium-oxide oxygen analyser. J. Exp. Bot., 45, 401-406.
- Oja, V., Laisk, A. 2000. Oxygen yield from single turnover flashes in leaves: non-photochemical excitation quenching and the number of active PSII. Biochim. Biophys. Acta, 1460, 291-301.
- Oja, V., Laisk, A., Heber, U. 1986. Light-induced alkalization of the chloroplast stroma *in vivo* as estimated from the CO₂ capacity of intact sunflower leaves. Biochim. Biophys. Acta, 849, 355-365.
- Siebke, K., Laisk, A., Oja, V., Kiirats, O., Raschke, K., Heber, U. 1990. Control of photosynthesis in leaves as revealed by rapid gas exchange and measurements of the assimilatory force *F_a*. Planta, 182, 513-522.
- Talts, E., Oja, V., Rämman, H., Rasulov, B., Anijalg, A., Laisk, A. 2008. Dark inactivation of ferredoxin-NADP reductase and cyclic electron transport under far-red light in sunflower leaves. Allen, J. F., Gantt, E., Golbeck, J. H., Osmond, B. (eds). Photosynthesis. Energy from the Sun: 14th Int. Congr. on Photosynthesis. Springer, 687-690.

KLOROFÜLL – FÜÜSIKAT JA BIOLOOGIAT ÜHENDAV MOLEKUL

Arvi Freiberg

Tartu Ülikooli Füüsika Instituut
Tartu Ülikooli Molekulaar- ja rakubioloogia instituut

SELGITUSEKS

See ei ole rangelt teaduslik traktaat. Pigem on tegemist autori subjektiivse tagasivaatega 40 aastasele perioodile Tartu Ülikooli Füüsika Instituudis (enne 1989. aastat Eesti NSV Teaduste Akadeemia Füüsika Instituut), vaadatuna läbi bioloogilist huvi pakkuvate molekulide (nii seda teemat esialgu nimetati) uurimistöö prisma. Autor pole pelgalt olnud selle protsessi tunnistaja, vaid aktiivse osaluse kaudu ka otsene mõjutaja ning suunaja. Teadusteema laialivalguvast nimest hoolimata oli algusest peale tegemist eelkõige klorofüllilaadsete fotosünteesiliste pigmentide uurimisega. Huvitav on sellega seoses jälgida füüsikainstituudi katseobjektide ringi muutumist läbi aegade. Alguses, möödunud sajandi 50. aastatel, uuriti põhiliselt suurt rakenduslikku tähtsust omavaid luminofoore. Viimased rajanesid laia keelutsooniga leelishalogeniid-ühenditel, millele andis funktsiooni väike kogus lisatud leelismuldmetallide ioone. Luminofooride omaduste parandamiseks süveneti puhta (st lisandivaba) aluskristalli omadustesse. Ideede ammutamiseks käsitleti ka eksootilisi vääriskaaside kristalle, mis eksisteerivad vaid krüogeensetel temperatuuridel. Eelmise sajandi 60. aastatel tekitasid elevust väikeste molekulaarsete lisanditega (O_2^- , NO_2^- jt) dopeeritud leelishalogeniid-kristallid, mille optilistes spektrites leiti luminofooridega võrreldes väga kitsaid, nn foononvabu jooni. Neid jooni kutsuti ka Mössbaueri efekti optiliseks analoogiks, sest saksa teadlane Rudolf Mössbauer oli just hiljaaegu (1961) saanud Nobeli füüsikapreemia ülikitsaste resonantsjoonte avastamise eest gamma-footonite neeldumis- ja kiirgusspektrites. Struktuursed spektrid on lamedatest palju kõnekamad, andes rikkalikult võimalusi materjalide tundmaõppimiseks. Uurimiste

käesoleva teema seisukohalt tähtis nihkumine anorgaanilistelt orgaaniliste ühendite suunas toimus möödunud sajandi 60.–70. aastate vahetusel – seega just siis, kui allakirjutanu Tallinna Polütehnilist Instituuti lõpetama asus. Hakati tänapäeva mõistes maatriks-spektroskoopiat arendama, uurides selektiivsel laserergastusel klaasjasse või kristallilisse keskkonda kinnistatud orgaanilisi lisandimolekule. Kui objektide hulka ilmusid ka orgaanilised molekulaarkristallid, olid loodud kõik tingimused veel keerukamate orgaanilise aine struktuuride, nagu pigment- Valk kompleksid või roheliste taimede kloroplastid ning vastavate protsesside (fotosüntees) uurimiseks. Just siis kõik algaski.

ENNE ALGUST

Klorofüllu uurimise algust Tartus võib, ehkki teatud mööndustega, seostada kromatograafia looja Mihhail Tsweti (1872–1919) nimega. Tswett sobib suurepäraselt kaasaegse ettekujutusega biofüüsikust. Genfi ülikoolis õppis ta võrdselt füüsikat, keemiat ja botaanikat, doktorikraadi kaitses aga füsioloogias. Teda huvitasid taimedele värvi andvad pigmendid. Soovist neid üksteisest eraldada ja üksikhaaval uurida kasvaski välja kromatograafia kui analüütilise keemia tähtis meetod, mille avastamisaastaks on pakutud nii 1903. kui ka 1906. aastat. Just enne seda oli M. Tswett üritanud Tartu Ülikoolis kanda kinnitada. Kahjuks edutult. Tema 1910. aastal Varssavi Ülikoolis kaitstud teine doktoritöö (sest Vene tsaaririik ei tunnistanud välisriikide diplomeid) kandis pealkirja “Taim- ja loomariigi kromofüllid” (Ilomets 2003). Ülaltehtud mööndus seisneb selles, et Tswett asus Tartu Ülikoolis tööle tükk aega pärast oma teedrajavaid avastusi. Aastatel 1917–1918 oli ta Tartu Ülikooli botaanikaprofessor ja ühtlasi botaanikaiaia juhataja.

KLOROFÜLLI LISANDIMOLEKULIDE SELEKTIIV-SPEKTROSKOPIA

1970. aastal kaitses Rein Avarmaa (1940–1987) oma kandidaadiväitekirja väikeste lisandimolekulide spektroskoopiast. Tekkis küsimus, mida teha edasi? Tema juhendaja Karl Rebane (1926–2007) soovitas suunda muuta ja hakata hoopis biomolekule uurima. Mõistagi madalatel temperatuuridel ja selektiivsel laserergastusel. Ootuse kohaselt, mis hiljem tõeks osutus, avalduvad kitsad foononvabad jooned suurte molekulide spektrites just niisamuti nagu ka väikestes lisandimolekulides. Teema nii radikaalne muutus polnud Reinule esialgu meeltnõõda. Vähemalt kõrvaltvaatajale jäi selline mulje. Vastumeelsus oli igati põhjendatud, sest füüsikainstituudis puudus (ja puudub siiani) nii tarindus kui ka praktiline kogemus bio-objektide valmistamiseks. Siiski kuulusid K. Rebase ettepanekud nende kilda, mida tollastes oludes polnud võimalik eirata. Saatuse tuli seekord Reinule appi. Just see eelmise sajandi kümnend läheb teaduse ajalukku kahe uue suurepärase spektroskoopia meetodiga, mida siiaaani tahkiste uurimiseks suure eduga kasutatakse. Kõigepealt nägi ilmavalgust nn fluoretsentsi kitsenemise meetod (Szabo 1970) ja siis loodi 1974. aastal koduinstituudis spektraalse augusälkamise tehnika (Gorokhovskii jt 1974). Kitsajoonelistel laseritel põhinevad spektroskoopia võtted võimaldavad üle saada spektrite mittehomogeensusest laienemisest (joonte laienemine, mis on põhjustatud objekti heterogeensusest), mis üksikmolekuli struktuursema ja informatiivsema spektri (nn homogeense spektri) pahatihti tundmatuseni moonutab. Mõlemad meetodid võimaldavad kümneid, vahel isegi sadu tuhandeid kordi tavapärasest paremat lahutust, mis lubab mõõdetud spektritest tuletada homogeensete spektrite tõelise kuju ja väga täpselt mõõta elektron-foonon ja elektron-võnke vastastastikmõjusid (need on mõjud, mille vahendusel elektroni ergastusenergia muundub kristallvõre soojusenergiaks). Reinul oli ettenägelikkust ja julgust neid tuliuusi vahendeid otsekohe biosüsteemide uurimisel rakendada. Vapper pealehakkamine tasus end uudsete tulemuste näol kuhjaga ära. Keeruliste

biomolekulide neeldumis- ja kiirgusspektrites õnnestus madalatel temperatuuridel tõepoolest avastada molekuli tuumade võnkumistega seotud rikkalik peenstruktuur. Esimesed positiivsed tulemused tehti teatavaks 1972. aastal Moskvast toimunud Rahvusvahelisel Biofüüsika Kongressil. Põhjalik kokkuvõte järgnenud enam kui kümneaastasest pingsast uurimistõõst avaldati ajakirjas *Spectrochimica Acta A* (Avarmaa, Rebane 1985), mis on ka siiani R. Avarmaa enimsiteeritud teadustõõ. Hilisem ülevaateartikkel nägi ilmavalgust juba pärast tema ootamatut lahkumist (Avarmaa, Rebane 1988). Suur üllatus oli klorofüllisid molekulidele vastava peenstruktuuri avastamine etioleeritud (pimedas kasvatatud ja seetõttu minimaalse klorofüllisisaldusega) taimelehtedes (Renge jt 1984). Järgnev katke pärineb artikli resümest. "...*Up to now site selection spectroscopy has not been successfully applied to biologically active chromophores in vivo. Our results demonstrate that even in the presence of specific pigment-protein and pigment-pigment interactions very narrow purely electronic lines can be obtained in the optical spectra of biological systems*". Kahjuks pole siin mõistet *in vivo* päris korrektselt kasutatud. Eesti-keelne Wikipedia annab selgituse "In vivo (ld) tähendab "elus"; see on protsess või katse, mis toimub (korraldatakse) elavas organismis või rakus". Viidatud katsetes aga hoiti lehte 4,2K juures vedelas heeliumis, kus mingit elutegevust muidugi ei toimu.

Väliselt jättis Rein Avarmaa (joonis 1) endasestõmbunud, isegi reserveeritud inimese mulje. Kuid nii oli see vaid pealispinnal. Tema südikast pealehakkamisest teaduses oli juba juttu. Siinkohal meenub juhtum 1977. aasta Prahast. Minule oli see esimene teaduslik väliskomandeering, Rein oli juba kogenum. Auväärse Karli Ülikooli peahoones olid iseäralikud avatud liftikastid, mis võimaldasid liikumise ajal peale ja maha astumist. Vasakpoolne kastide rodu liikus kogu aeg üles, parempoolne aga alla. Viimasel korrusel kadusid kastid vasakul liftitunneli pimedusse, kust nad siis paremal jälle välja ilmusid. Mulle jäi mõistatuseks, kas on tege- mist kahe paralleelse või ühe lindiga? Ja mis seal

pimeduses juhtub? Mõlemal juhul jäi võimalus, et kast mingil hetkel pea peale keeratakse. Katselise teaduse esindajana tuli asi lihtsalt ära proovida, st liftiga pimedusse sõita. Väike hirm oli sees ka, kahekesi oleks ikka julgem. Nii ma siis meelitasin Reinu endaga sellele uurimisreisile kaasa tulema. Suureks üllatuseks oligi ta – hopsti! – minu kõr-

val. Uuesti valguse kätte jõudes oli Rein küll näost natuke kahvatu. Oma nägu ma muidugi ei näinud ja igaks juhuks Reinu käest küsima ka ei hakanud. Probleemi lahendus oli aga geniaalselt lihtne. Liftikast tõusis kogu oma kõrguses pimedusse ja nihutati siis vastava liigendi abil parempoolsesse asendisse, kus ta taas alla liikus.



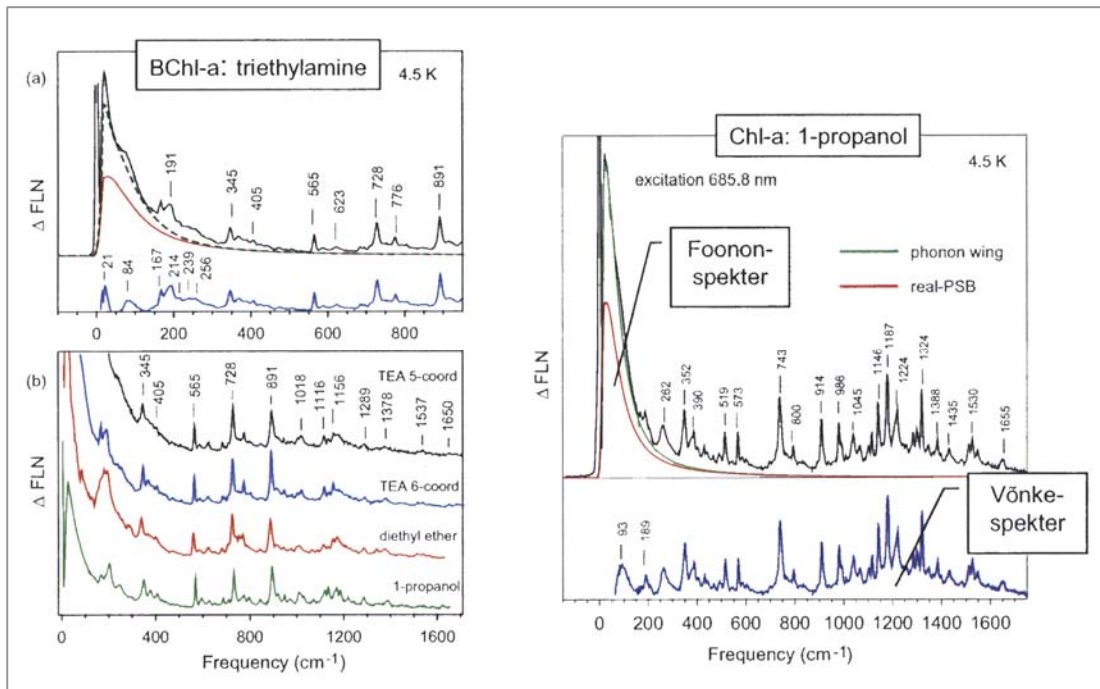
Joonis 1.

Ljubov Rebase (1929–1991) 50. sünnipäeva puhul kogunesid pildile kõik tema juhendamisel kaitsnud teaduste kandidaadid (tänapäeva PhD-d). Vasakult: Arvi Freiberg, Ilmo Sildos, Rein Avarmaa, Ljubov Rebane, Anshel Gorokhovsky ja Aleksei Treštšalov. Doktorikraadini jõudsid neist R. Avarmaa ja A. Freiberg (K. Vestre foto).

Meie aga pöördusime hiljuti R. Avarmaa poolt avatud teema juurde tagasi (Rätsep jt 2009, 2011). Ajendiks olid klorofüllü spektrite (joonis 2) seni lahendamata probleemid ja uus diferentsiaalsete fluorestsentsi kitsenemise meetod, mis meie poolt edasi arendatuna (Rätsep, Freiberg 2003) erineb varem tuntud spektroskoopia tehnikatest veelgi parema lahutuse ja suurema tundlikkuse poolest. Mõõtmistega õnnestus tuvastada klorofüllü omava-

hel seotud neeldumis- ja kiirgusspektrite kujud asümmeetria ja kindlaks määrata selle füüsikalised põhjused.

Leidsime ka elektron-foonon interaktsiooni tugeva sõltuvuse ergastava valguse lainepikkusest lisandite mittehomogeenselt laiendatud neeldumisribas (Rätsep jt 2009). See avastus väljub lisandispektrite standardmudeli rakenduspiiridest ning ajendab teooriat edendama.



Joonis 2.

Tõenäoliselt parimad klorofüllid maailmas. Tegemist on diferentsiaalse fluorestsentsi kitsenemise (Δ FLN) meetodil mõõdetud bakteriklorofüll *a* (vasakul) ja klorofüll *a* (paremal) kiirgusspektritega madalatel temperatuuridel (4,5K). Kõrge selektiivsusega spektroskoopias tavapäraselt loetakse spektri nullpunktiks ergastava laseri lainepikkust. Vasakpoolsel joonisel on see 780.2 nm, parempoolsel aga 685.8 nm. Null-sagedusel asuv foononvaba joon on katkestatud umbes 5% tasemel tema tegelikust kõrgusest. Vertikaalsed numbrid tähistavad optiliselt aktiivsete võnkemoodide sagedusi. Ühikuks on pöördsentimeeter (lainete arv sentimeetri kohta). Paneel (b) vasakpoolses veerus demonstreerib klorofüllid spektreid sõltumata kasutatavast lahustist ning tsentraalse Mg aatomi koordinatsioonist (M. Rätsepa joonis).

KATSED KLOOROFÜLLIGA *in vivo*

Esimeseks *in vivo* klorofüllid uuringuks füüsikainstituudis saab nähtavasti pidada R. Avarmaa ja selle kirjatüki autori ainukest ühispublikatsiooni (Freiberg jt 1982), kus tõepoolest katsetati füsioloogilistel tingimustel ja uuriti bioloogiliselt olulisi energia ülekande ning kustumise protsesse rohelise taime kloroplastides. Aastaid hiljem oleme koos Agu Laisa töörühmaga isegi kasvava taime küljes olevat rohelist lehte uurinud (Pettai jt 2005). Need mõõtmised viisid üllatava leiuni, et fotosünteesi aktiveerib valgus lainepikkusega kuni 780 nm. See, seni arvatust palju pikalainelisem

piir, sundis järeldama pikalaineliste neelavate vormide olemasolu taime fotosüsteemi II-s. Edasised mõõtmised on neid tulemusi kinnitanud.

Rein Avarmaa korraldas 1981. a septembri lõpus Lohusalus seminarit "Klorofüllid spektraalsed ja kiineetilised omadused", kuhu kogunes osalejaid üle terve Nõukogude Liidu. Just sealt said alguse allakirjutanu väga viljakad kontaktid Moskva Riikliku Ülikooli biofüüsikutega eesotsas prof Aleksander Borisoviga. Seda on Borisov heatahtlikult ära märkinud ka oma mälestustes (Borisov 2005). Moskvalased huvitusid fotosünteesilistest bakteritest ja arvasid meie ettekannet kuulnuna, et just



Joonis 3.

Pikosekundilise spektrokronograafi keskne seade – elektron-optiline muundur koos lampelektronikal põhineva laotusseadmega (vertikaalne konstruktsioon), mis selsamal kujul töötab tänaseni. Hetke *anno* 1983 naudivad (vasakult) fotosünteesiliste bakterite “maaletooja” Valentina I. Godik, teadur Kõu Timpmann ja füüsikainstituudi teadusdirektor Arvi Freiberg (K. Vestre foto).

siinne aparatuur sobib nende protsesside uurimiseks paremini kui ükski teine. Katsed Valentina Godiku poolt Tartusse toodud elusate bakteritega algasid järgmise aasta jaanipäeval (joonis 3). Ja ehkki NSVLi lagunemine ning Eesti taasiseseisvumine selle ühistegevuse oodatust varem lõpetas, jätkub füüsikainstituudis tänapäevani fotosünteesi biofüüsikaliste aspektide uurimine.

Juba esimene moskvalastega tehtud töö tähistas läbimurret. Tartus õnnestus esimest korda otseselt ära mõõta valgusergastuste pikosekundiline eluiga bakterite fotosünteesilises membraanis (nn kromatofooris) ja selle sõltuvus reaktsioonitsentri re-

doks-olekust (st fotokeemilise protsessi võimalusest). Teedrajavad tulemused, mis kanti ette 1983. aastal Brüsselis toimunud 6. Rahvusvahelisel Fotosünteesi Kongressil (Freiberg jt 1984) ja mille paikapidavust on hiljem korduvalt kinnitatud, panid kindla aluse valdkonna edasisele arengule. Järgnevalt suutsime näidata, et energiahaarde kiirus bakterite fotosünteesilises ühikus on määratud ergastuse siirdekiirusega antennist reaktsioonitsentrisse, mitte aga laengute fotokeemilise lahutamise kiirusega reaktsioonitsentris, nagu seda varem arvati (Freiberg 1995). Varasemad andmed osutusid ekslikuks kasutatud pikosekund-impulside liialt suure võimsuse tõttu (Freiberg 1986).

Brüsseli konverents oli minu jaoks mitmeti mälestusväärne. Borisovil oli seal tellitud ettekanne, minul stendiettekanne. Juhtus aga nii, et Borisov Brüsselisse ei jõudnudki. Nõukogude ajal oli teatud ametkondade ootamatu vahelesegamine tavaline. Tahtmata programmi auku sisse jätta, pöördusid kongressi organisatorid minu poole: ega ma ei tahaks Borisovi ettekannet ise pidada? Minu esialgne reaktsioon oli äraütlev. Ma polnud välismaal varem suulist ettekannetki teinud, saati siis veel pooletunnist ülevaadet. Ka mu inglise keel jättis palju soovida. Siiski oli kiusatus enda proovile panekuks suur ning kui takkapihta selgus, et tellitud ettekandjatele oli ette nähtud honorar (ei mäleta enam, kas 20 või 50 dollarit), siis soostusin, ehkki aega ettevalmistumiseks oli jäänud vaid poolteist päeva. Olukorda komplitseeris veel asjaolu, et olin Moskvast (tol kaugel ajal sõideti välismaale ja tuldi sealt tagasi vaid läbi Moskva) ostetud uute kingadega jalad nii ära hõõrunud, et käia sain vaid paljajalu. Kuulajate vastukaja põhjal tuli ettekanne siiski päris hästi välja, ehk küll mõned mu sõbrad tõgavad mind siiamani, nagu oleks ma teksti paberilt maha lugenud. Oma arust rääkisin ma kõike peast.

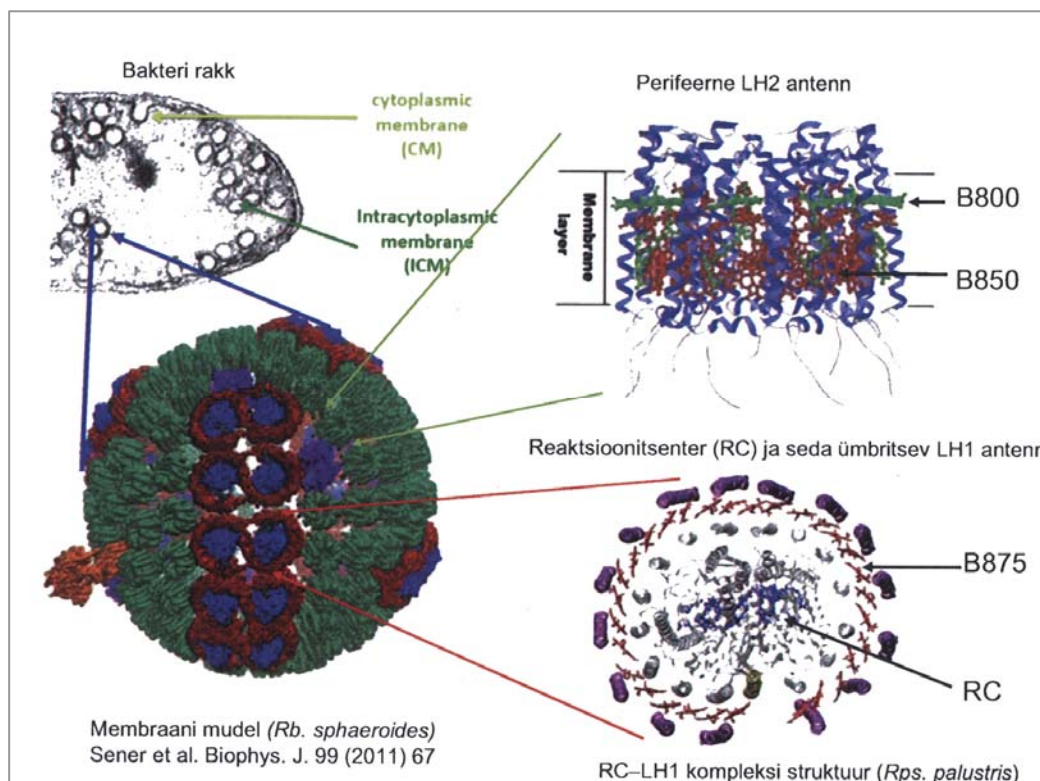
Järgmine põhjanev idee, mis samuti tulenes kineetilistest mõõtmistest, oli füsioloogilistes protsessides mittehomogeensuse arvestamise vajadus (Freiberg jt 1987). Sellega on muuhulgas seotud vektoriaalne (suunatud) energiaülekanne klorofüll-i molekulidest koosnevates antennisüsteemides perifeeriast tsentri suunas (Freiberg jt 1988). Tänapäeval enesestmõistetav, kuid kaks-kolmkümmend aastat tagasi kaugeltki mitte. Rõhuv enam valdkonnas tegutsejaid, aktsepteerides küll võimalikku "makroskoopilist" heterogeensust, eeldas siiski antenni tasemel homogeenset struktuuri. Meie poolt 1990. aastate alguses esitatud fotosünteesilise valgushaarde teoreetiline mudel, mis arvestab antennistruktuuri heterogeensust spektrijoonte vastava laienemise kaudu, on katseandmetega heas kooskõlas (Pullerits jt 1994).

Füüsikainstituudi biofüüsikute tollaegsete õnnestumiste alus oli uue põlvkonna kõrgsageduslike impulslaserite sidumine pikosekundilist ajalist la-

hutust võimaldavate valgusdetektoritega (vene keelest otsetõlkes elektron-optiline muundur, inglise keeles *streak camera*). Kuuldavasti olid aparaadid välja arendatud kaitseotstarbelisteks uuringuteks, mistõttu oli neile üsna piiratud juurdepääs. Karl Rebase heade Moskva-sidemetega oli meil siiski õnne. Asja uudsus seisnes seigas, et meil läks korda detektor käivitada sünkroonis ligi 80 miljonit korda sekundis valgusimpulsse genereeriva laseriga. See nn sünkroonskanneerimise režiim võimaldas impulsis objektile langeva valgusenergia kuni miljonikordset vähendamist ja samaaegset mõõtetäpsuse suurendamist impulsside kõrge kordussageduse arvel. Nende ja teiste sarnaste uuringute käigus loodi täiesti uus ülikiire laser-spektroskoopia suund – pikosekundiline spektrokronograafia (Freiberg, Saari 1983), mis võimaldab samaaegseid spektraalseid ja kineetilisi mõõtmisi lausa teoreetilise (sagedus-aeg pöördseosega määratud) piirahutuse lähedal. Meetodi teoreetilised alused ja praktilised võimalused võttis allakirjutanu kokku doktoritöös (Freiberg 1986a). Sama lähenemine edenes hiljem juba femtosekundilise ajadiapasooni (Freiberg jt 1998). Unikaalsele laboratoorsele mõõtekompleksile (joonis 3) omistati 1983. aastal NSVL autoritunnistus (Aaviksoo jt 1983). Füüsikalistelt printsiipidelt sarnast seadet müüb juba paarkümmend aastat Jaapani firma Hamamatsu.

Igapäevatööski tuleb ette koomilisi episoode. Teatavasti asus nõukogude ajal Tartu külje all tähtis militaarlennuväli. Kohe pärast meie süsteemi esimesi katsetusi ilmusid füüsikainstituuti sünged vene keelt rääkivad mehed, kes esitasid imelikke küsimusi. Osutus, et meie elektron-optilise muunduri 80 MHz sagedusel võimas laotussignaal häiris lennuvälja radareid. Asjast selgust saanud, nad siiski lahkusid ja meie saime rahulikult tööd jätkata.

Eelmise sajandi viimase dekaadi keskel ilmnesisid uued huvitavad väljakutsed, mis said võimalikuks tänu klorofüll-antennikomplekside aatomstruktuuri väljaselgitamisele (vt joonis 4). Kombinatsioonis ainumolekulide spektroskoopiaga tekkisid võimalused antenniergastuste kvantomaduste üksik-



Joonis 4.

Purpurbakterite fotosünteetilise membraani ja membraansete pigment-valgukomplekside (RC, LH1 ja LH2) struktuur. B800 (tähistatud rohelisega), B850 ja B875 (tumepunasega) vastavad bakteriklorofüllide molekulidele ja nende kogumeile, mis neelavad 800 nm, 850 nm ja 875 nm valgust. LH2 kompleks on membraani suhtes kujutatud külgsuunas, RC-LH1 kompleks aga pealtsuunas.

asjalikuks uurimiseks. Erialakirjanduses käibis tolal kaks vastandlikku seisukohta fotosünteetilise kvantergastuse olemuse kohta. Esimese järgi lokaliseerub ergastus individuaalsetel klorofüllide molekulidel, hüpates Försteri mehhanismi abil molekulilt molekulile, kuni viimaks jõuab tsentriklorofüllile. Alternatiivse lähenemise kohaselt on antenn omavahel tugevas kvantseoses olevate molekulide kogum, kus ergastus kuulub korruga (koherentselt) paljudele klorofüllide molekulidele ja tema "levimisest" ei saagi rääkida – ta lihtsalt ON kõikjal. Meie arusaam, mis on kõige ulatuslikumalt kajastatud hiljutises ülevaateartiklis (Freiberg, Trinkunas 2009), erineb mõlemast äärmus-

sest. Tugeva elektron-võnke vastastikmõju tõttu omandavad klorofüll-valgu ergastused iseäraliku vahepealse, nn eksiton-polaron iseloomu. Eksiton-polaron on kollektiivne ergastus, mis on lokaliseerunud teatud väikesel osal antenni molekulidest ja võib seega antennis (ja fotosünteetilises membraanis) edasi levida. Eksiton-polaron mehhanismi tähendus kogu fotosünteesi esmaste protsesside ahelale ootab alles põhjalikku uurimist.

Elu olemust pole õnnestunud rahuldavalt seletada puhtalt klassikalise füüsika mudelitega. Ja kuigi on tegemist üldise seaduspärasusega – kõrgemal organisatsioonilisel tasandil ilmnevad kvalitaativselt uued omadused (*emerging properties*), mi-

da pole võimalik madalama taseme seaduspärasustest otse tuletada – on erialakirjanduses püstitatud põhimõtteline küsimus: kas elu seadused, kui need peaks kunagi leitama, tulenevad klassikalisest või kvantfüüsikast? Diskreetsete kvantseisundite üks “sõrmejälgi” on nende püsivad faasisuhted (koherents). Juba mõni aasta kütab kirgi fotosünteetiliste rohebakterite valgust püüdvast antennis 77K juures leitud mõnisada femtosekundit vältav kvantseisundite koherents, mis väidetavalt suunab seal energia ülekannet. Hiljuti õnnestus meil demonstreerida statsioonarsete (st ajas püsivate) kvantseisundite (eksitonide) olemasolu purpurbakterite antennides ja nende omavahelist koherentsi isegi füsioloogilistel temperatuuridel (Pajusalu jt 2011). Vara on veel rääkida leiu tähtsusest ülalnimetatud laias kontekstis, kuid selge vihje kollektiivsete elektronseisundite osalusele fotosünteetilises valgushaardeprotsessis on see küll.

KLOROFÜLL KÕRGE RÕHU ALL

Teadlasel on üpris vähe võimalusi mõjutamaks *in vivo* olukorras klorofüllil omadusi ja tema interaktsioone ümbritseva keskkonnaga, sh teiste endasarnaste molekulidega. Üks variant, mida tihti rakendatakse, on temperatuuri muutmine. Alternatiivsel rõhu muutmise võimalusel peatutakse märksa harvemini, sest see on tehniliselt palju kee-

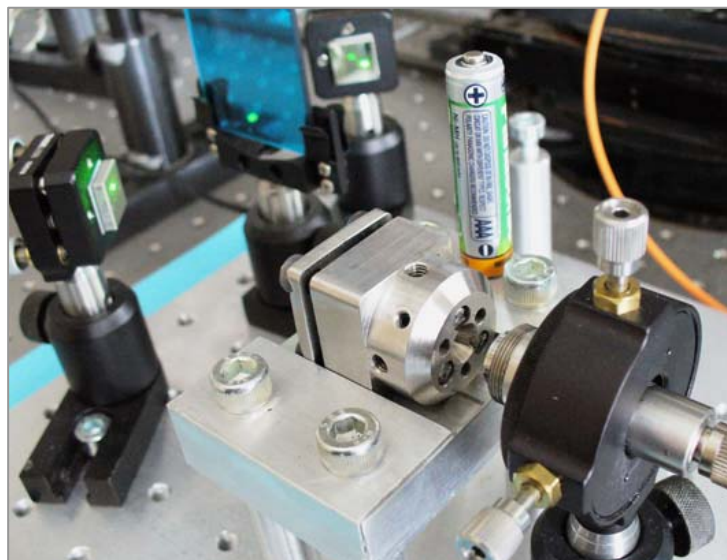
rukam. Olime esimesed, kes meetodit fotosünteetiliste antennide uurimisel rakendasid (Freiberg jt 1993). Meie tehnika (joonis 5) võimaldab kuni 70 kbar (umbes 70000 atm) rõhkusid temperatuuride vahemikus 10–300 K. Tuleb välja, et kõrge hüdrostaatilise rõhu all saab klorofüllide vahelisi keemilisi sidemeid nii tekitada (Ellervee, Freiberg 2008) kui ka lõhkuda (Kangur jt 2008). Oleme jälginud olulist rõhu mõju elektronergastuste elueale ja siirdekiirusele fotosünteetilises membraanis ning isegi üliväledale (pikosekundilisele) elektroni ülehüppele reaktsioonitsentris (Timpmann jt 1998). Rõhu efektid on tihti pöörduvad, st rõhu langetamisel taastub eelnev olukord. See lubab mõõta nt valkude vesiniksidemete tugevust, mis muidu on üsna keeruline ülesanne. Valkude, eriti membraanvalkude, stabiilsuse uurimist on viimasel ajal tähtsustatud seoses mitmesuguste praktiliste väljunditega biomeditsiinis.

LÕPETUSEKS

Lühiülevaate läbivaks teemaks on klorofüll ja sellega paratamatult seostuv fotosüntees. Fotosüntees kuulub mõistete hulka, mis on enesest suuremad. Nagu Joosep Tootsi maakera, mille sees pidi veel üks, suurem maakera olema. Samas tutvuvad lapsed mõistega juba põhikoolis ja iga täiskasvanu arvab, et ta teab, millega tegu.

Joonis 5.

Teemantlasitel põhinev kõrgrõhurakk (keskel). Madalaid temperatuure võimaldavast krüostaadist vabastatud raku mõõtmetest annab ettekujutuse võrdluseks kõrvutatud AAA patarei (H. Salujärve foto).



Puud ja taimed on rohelised, sest nad sisaldavad värvaineid, eelkõige klorofüll. Nimi “klorofüll” tähistabki kreeka keeles rohelist lehte. Klorofüll isoleeriti prantsuse keemikute Joseph Caventou (1795–1877) ja Pierre Pelletier (1788–1842) poolt esimest korda juba 1817. aastal. Ka nimetus “fotosüntees” seletab üsna täpselt, millega on tegemist. “Foto” viitab sellele, et protsess on seotud valgusega ja “süntees” tähendab millegi valmistamist. Kokku siis “valguse abil valmistama”. Valmistamise tulemus on meie kõigi põhilised toitained – süsivesikud, valgud, rasvad. Fotosüntees on seega taimede, vetikate ja mõnede bakterite valgust neelavates osades toimuv toitainete sünteesi protsess – kogu elu alus Maal, sest ilma toitainetes salvestunud energiata poleks elu. Tänapäevase teaduse andmetel 2,2–2,4 miljardit aastat vana fotosüntees avastati enam kui 230 aastat tagasi. Selle saamiseks hakkama Hollandi bioloog ja keemik Jan Ingen-Housz (1730–1799). Füüsikutele pakub vast huvi, et seesama mees avastas ka Browne liikumise – tervelt 42 aastat enne teist meest, kelle nime all nähtust tänapäeval teatakse. Fotosünteesi summaarne keemiline võrrand on petlikult lihtne. Selle vasakul poolel on süsihappegaas ning vesi, paremal aga glükoos ja hapnik. Valgust on tarvis, et reaktsiooni paremale kallutada. Mis reaktsioon on täpselt toimub, on siiani intensiivsel uurimisel. Üldiselt arvatakse, et loomad fotosünteesi ei harrasta. Isegi see seisukoht on nüüdseks aegunud (Pierce jt 2009). Selgnäsalane *Elysia chlorotica* on siiski kuidagiviisi õppinud klorofüllit ise valmistama.

Erialati tarastatud maailmas kerkib tihti küsimus, kelle uurimisobjekt fotosüntees ikkagi on? Mul on häid kolleege, kes väidavad, et fotosüntees on bioloogiline protsess, järelikult on tegemist bioloogiaga. Minu hinnangul pole probleemil ühest lahendit. Küsimus on ebakorrektselt püstitatud, sest vastus sõltub sellest, missugust probleemi aspekti parasjagu kaalutakse. Ühtset fotosünteesi protsessi saab teatud lähenduses mitmeks suhteliselt sõltumatuks alamprotsessiks jagada. Tartuski on 5 või 6 uurimisgruppi, kes fotosünteesile erineva nurga alt lähenevad. Fotosüntees on seega

vaimustav näide interdistsiplinaarsest teadusest, pakkudes häid võimalusi nii bioloogidele, keemikutele, füüsikutele, ökoloogidele kui ka agronoomidele. Viimasel ajal on kampa löönud veel insenerid ning tehnoloogid, kes püüavad fotosünteesi mitmesugustes rakendustes järele aimata. Hõlmates nii füüsikalisi kui ka bioloogilisi aspekte, on fotosüntees perfektne uurimisobjekt biofüüsikute jaoks. Nii ongi fotosüntees allakirjutanu jaoks eelkõige biofüüsika.

TÄNUVAVALDUS

Möödunud aasta 26. detsembril saanuks Rein Avarmaa 70 aastaseks. Artikkel on kantud soovist jäädvustada ja tunnustada varalahkunud kolleegi väljapaistvaid teeneid klorofülliteaduses. Samuti tänan kõiki oma kaastöötajaid ja kaasautoreid, keda 40 tööaasta jooksul kogunenud tublisti üle saja.

VIITED

- Aaviksoo, J., Saari, P., Freiberg, A. 1983. Electron-optical spectrochronograph with time resolution in the picosecond range, *BI*, 44.
- Avarmaa, R. A., Rebane, K. K. 1985. High-resolution optical spectra of chlorophyll molecules. *Spectrochim. Acta A*, 41, 1365.
- Avarmaa, R. A., Rebane, K. K. 1988. Zero phonon lines in spectra of chlorophyll-like molecules in solid low-temperature matrixes. *Uspekhi Fizicheskikh Nauk*, 154, 433–458.
- Borisov, A. 2005. The beginnings of research on biophysics of photosynthesis and initial contributions made by Russian scientists to its development. Govindjee, Beatty, J. T., Gest, H., Allen, J. F. (eds). *Discoveries in Photosynthesis*, 1167–1180.
- Ellervee, A., Freiberg, A. 2008. Formation of bacteriochlorophyll a coordination states under external high-pressure. *Chem. Phys. Lett.*, 450, 386–390.
- Freiberg, A. 1986a. Picosecond spectrochronography and ultrafast relaxation processes in condensed molecular media. D.Sc. Thesis. 1–298. (In Russ.).

- Freiberg, A. 1986b. Primary processes of photosynthesis studied by fluorescence spectroscopy methods. *Laser Chem.*, 6, 233-252.
- Freiberg, A. 1995. Coupling of antennas to reaction centers. Blankenship, R. E., Madigan, M. T., Bauer, C. E. (eds). *Anoxygenic Photosynthetic Bacteria*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands, 385-398.
- Freiberg, A., Ellervee, A., Kukk, P., Laisaar, A., Tars, M., Timpmann, K. 1993. Pressure effects on spectra of photosynthetic light-harvesting pigment-protein complexes. *Chem. Phys. Lett.*, 214, 10-16.
- Freiberg, A., Godik, V. I., Pullerits, T., Timpmann, K. E. 1988. Directed picosecond excitation transport in purple photosynthetic bacteria. *Chem. Phys.*, 128, 227-235.
- Freiberg, A., Godik, V. I., Timpmann, K. 1984. Excitation energy transfer in bacterial photosynthesis studied by picosecond laser spectrochronography. Sybesma, C. (ed). *Advances in Photosynthesis Research*. Nijhoff, Hague, The Netherlands, 45-48.
- Freiberg, A., Godik, V. I., Timpmann, K. 1987. Spectral dependence of the fluorescence lifetime of *Rhodospirillum rubrum*. Evidence for inhomogeneity of B880 absorption band. Biggins, J. (ed). *Progress in Photosynthesis Research*. Nijhoff, Dordrecht, The Netherlands, 45-48.
- Freiberg, A., Saari, P. 1983. Picosecond spectrochronography. *IEEE J. Quantum Electron.* QE-19, 622-630.
- Freiberg, A., Timpmann, K., Lin, S., Woodbury, N. W. 1998. Exciton relaxation and transfer in the LH2 antenna network of photosynthetic bacteria. *J. Phys. Chem. B*, 102, 10974-10982.
- Freiberg, A., Timpmann, K., Tamkivi, R., Avarmaa, R. 1982. The study of emission kinetics of chloroplast fragments by using a synchronously-pumped dye laser and a spectrochronograph. *Proc. Estonian SSR Acad. Sci.*, 31, 200-207.
- Freiberg, A., Trinkunas, G. 2009. Unraveling the hidden nature of antenna excitations. Laisk, A., Nedbal, L., Govindjee (eds). *Photosynthesis in Silico. Understanding Complexity From Molecules to Ecosystems*. Springer, 55-82.
- Gorokhovskii, A. A., Kaarli, R. K., Rebane, L. A. 1974. Hole burning in the contour of a pure electronic line in a Shpol'skii system. *JETP Letters*, 20, 216-218.
- Ilomets, T. 2003. 19. detsember 2003. Kromatograafial täitus sada aastat. Universitas Tartuensis.
- Kangur, L., Leiger, K., Freiberg, A. 2008. Evidence for high-pressure-induced rupture of hydrogen bonds in LH2 photosynthetic antenna pigment-protein complexes. *J. Physics: Conf. Series*, 121, 112004.
- Pajusalu, M., Rätsep, M., Trinkunas, G., Freiberg, A. 2011. Davydov splitting of excitons in cyclic bacteriochlorophyll a nanoaggregates of bacterial light-harvesting complexes between 4.5 and 263 K. *ChemPhysChem*, 12, 634-644.
- Pettai, H., Oja, V., Freiberg, A., Laisk, A. 2005. Photosynthetic activity of far-red light in green plants. *Biochim. Biophys. Acta*, 1708, 311-321.
- Pierce, S. K., Curtis, N. E., Schwartz, J. A. 2009. Chlorophyll a synthesis by an animal using transferred algal nuclear genes. *Symbiosis*, 49, 121-131.
- Pullerits, T., Visscher, K. J., Hees, S., Sundström, V., Freiberg, A., Timpmann, K., Van Grondelle, R. 1994. Energy transfer in the inhomogeneously broadened core antenna of purple bacteria: a simultaneous fit of low-intensity picosecond absorption and fluorescence kinetics. *Biophys. J.*, 66, 236-248.
- Renge, I., Mairing, K., Avarmaa, R. 1984. High-resolution optical spectra in vivo: Photoactive protochlorophyllide in etiolated leaves at 5 K. *Biochim. Biophys. Acta*, 766, 501-504.
- Rätsep, M., Cai, Z.-L., Reimers, J. R., Freiberg, A. 2011. Demonstration and interpretation of significant asymmetry in the low-resolution and high-

resolution Qy fluorescence and absorption spectra of bacteriochlorophyll a. *J. Chem. Phys.*, 134, 024506.

Rätsep, M., Freiberg, A. 2003. Resonant emission from the B870 exciton state and electron-phonon coupling in the LH2 antenna chromoprotein. *Chem. Phys. Lett.*, 377, 371-376.

Rätsep, M., Linnanto, J., Freiberg, A. 2009. Mirror symmetry and vibrational structure in optical spectra of chlorophyll a. *J. Chem. Phys.*, 130, 194501.

Rätsep, M., Pajusalu, M., Freiberg, A. 2009. Wavelength-dependent electron-phonon coupling in impurity glasses. *Chem. Phys. Lett.*, 479, 140-143.

Szabo, A. 1970. Laser-induced fluorescence-line narrowing in ruby. *Phys. Rev. Lett.*, 25, 924-926.

Timpmann, K., Ellervee, A., Laisaar, A., Jones, M. R., Freiberg, A. 1998. High pressure-induced acceleration of primary photochemistry in membrane-bound wild type and mutant bacterial reaction centers. Kaarli, R., Freiberg, A., Saari, P. (eds). *Ultrafast Processes in Spectroscopy*. University of Tartu, 236-247.

KOOLIPOISIST ÖKOFÜSIOLOOGIKS

Ülo Niinemets

Eesti Maaülikooli põllumajandus- ja keskkonnainstituut

ALGUSES OLID KALAD JA VEETAIMED

Minu huvi eluslooduse vastu pärineb ilmselt arvukaist kalalkäikudest, mida igal võimalikul hetkel – olgu suvi, talv, sügis või kevad – isaga ette võtsime. Nende sagedaste kalalkäikude loogiliseks jätkuks oli alustada 5. klassis loodusega tutvumist Tartu Loodusesõprade majas Lille mäel õpetaja Kai Pungeri juhendamisel. Lisaks taimede ja loomade tundmaõppimisele, ekskursioonidele ja suvelaagrites käimisele oli Kai Punger väga aktiivne iseseisvate vaatluste ja teaduskirjanduse lugemise julgustaja. Oma esimese, 7. klassi õpilasena valminud uurimistöö “Võhandu jõest ja kaladest Võõpsu aleviku lähistel” (1984) kandsin ette paaril loodusesõprade konverentsil. Kai Punger viis mind kokku Teaduste Akadeemia Zooloogia ja Botaanika Instituudi (ZBI) ihtüoloogiaspektori vanemteaduri Tiit Paaveri ja Teet Krausega, kes oli sel ajal Oktoobri kolhoosi kalakasvataja ja osales ZBI projektide täitmisel. Tema juhendamisel alustasin ZBI Vanemuise tänava majas Tartus kalade kasvukiiruse määramist. Kalade soomusel moodustub teatavasti aastarõngas nagu puudelgi ja aastarõngaste laiusi mõõtes saab tagasivaatavalt hinnata kalade kasvukiirust. Töö läbiviimiseks valisin Suur-Emajõe vanajõed ning konsulteerisin TRÜ zooloogiakateedri dotsendi Jüri Ristkokiga, kes oli avaldanud mahuka uurimuse Emajõe vanajõgede kohta. Ta oli ka määranud eri kalaliikide pikkusi soomuse tekkimise hetkel, mis on oluline soomuse aastarõngaste järgi kalade pikkuskasvu arvutamisel. Kai Pungeri juhendamisel valmis 1985. a uurimus Suur-Emajõe Aiu koolmest ning ahvena ja särje vaatlustest. Lisaks kaladele sai tehtud ka muid vaatlusi, nagu veetaimede määramine koos ZBI Limnoloogiajaama teaduri Aime Mäemetsaga ning samuti kõrreliste määramine. Kui sügisel suure kuivatatud taimede pakiga TRÜ taimesüsteematika ja geobo-

taanika kateedrisse saabusin, said kõik taimed määratud, eelkõige tänu parimale tarnatundjale Ella Tammemäele. Selle töö tulemusena valmis uurimus “Võhandu ja Emajõe (Kärevere piirkonna) vanajõgede taimestikust”, mis võitis 1986. a Õpilaste Teadusliku Ühingu botaanikasektsiooni laureaadi tiitli.

EDASI TULID PUUD

Samal aastal sai botaanikasektsiooni juhatajaks tollane ZBI ökofüsioloogia töörühma nooremteadur Kalevi Kull, kes kutsus mind suve-ekspeditsioonile Eesti puisniitude kaardistamiseks ja välitöödele Laelatu puisniidul. Välitöödel oli üheks oluliseks komponendiks taimestiku liigilise koosseisu analüüs omal ajal bioloogiakandidaat Kalju Porgi poolt rajatud püsiväetuskatse ruutudel. Selleks koguti igalt väetus- ja kontrollalalt nn pihuproov, mis seisnes alalt iga natukese maa tagant taimetuti lõikamises, kuni kokku sai paras sületäis. Ekspeditsioonil osalejate ülesandeks oli see sületäis eri liikide vahel ära jagada, vaatamata sellele, et pihuproovis oli igalt taimelt olemas üldjuhul vaid leht. Lisatunnused, nagu taimelõhn, omandasid nüüd hindamatu väärtuse. Näiteks tean seniajani, et maarjahein (*Anthoxanthum odoratum*) on tugeva kumariinilõhnaga.

Lisaks pihuproovidele olid töö fookuses taimede võrdlevad struktuursed uuringud, eesmärgiga mõista Laelatu suure liigirikkuse põhjuseid. Suureks eeskujuks olid Philip Grime'i (Sheffield) töörühma poolt läbiviidavad Briti taimede võrdleva ökoloogia alased tööd, mis juhtisid tähelepanu lehe pindtihedusele (lehe mass selle pinnaühiku kohta). Kuigi lihtsalt mõõdetav, on lehtede pindtihedus väga informatiivne tunnus, mis korreleerub tugevasti lehe fotosünteesivõimega, mineraalsete toitainete sisaldusega ja vanusega, olles isegi kaas-

ajal üks peamisi tunnuseid kirjeldamaks taime süsinikusidumise strateegiat (Poorter jt 2009; Wright jt 2004). Kalevi Kulli rühma liikmed Peeter Veromann, Indrek Kalamees ja Tiina Ksenofontova teostasid pindtiheduse mõõtmisi eelkõige rohhtaimedel – kõige liigirikkamal taimerühmal Laelatul.

Olin nendes mõõtmistes pidevalt ninapidi sees ja huvitatud päris enda “teadusprojektist”. Kui Kull tegi mulle ettepaneku koostada Eesti puittaimede lehtede pindtiheduse kataloog, haarasin sellest õhinaga kinni ning asusin puulehtede pindala ja massi määrama. Lehepinna mõõtmiseks oli just soetatud Teaduste Akadeemia Erikonstrueerimisbüroos valmistatud elektroonilis-optiline lehepinna mõõtja. See oli tööpõhimõttelt läänemaade pindalamõõtjate analoog, kuid sellega mõõtmine oli omamoodi kunsttükk, sest riistapuu näitas pindala nii siis, kui leht oli sees, kui ka siis, kui lehte ei olnud. Töö käigus läks pindalamõõtja lõpuks hoopistükkis katki ja olin sunnitud enamuse kogutud lehtedest hilisemateks mõõtmisteks herbariseerima.

Pärast välitöid Laelatul veetsin kogu suve eri puittaimeliikide lehti kogudes, kokku sai neid 21 paigast üle Eestimaa. Viimasena tõi Kalevi Kull mulle Saaremaalt Eestis haruldase tuhkipihlaka (*Sorbus rupicola*) lehti. Töö käigus esines mitmel korral raskusi liikide määramisega, samuti haruldasemate ja lokaalselt levinud liikide leidmisega. Algul valmistas raskusi pajude määramine, kuid nendega abistas ZBI botaanikasektori preparaator, pensionär Heljo Krall. Teise raske rühma moodustasid kibuvitsad, mille määrajat siis Eestis ei olnud. Kogunenud kibuvitsade herbaarlehti käis määramas Dagnija Šmite Läti Teaduste Akademiast, kelle käsikirjalisi määramistabeleid ma hiljemgi kasutasin ning ka eesti keelde tõlkisin (Šmite 1989).

Ühtekokku kogunes suve jooksul suur hulk herbariseeritud taimelehti, mille pindala mõõtmine meie vahenditega oli lootusetu. Lõpuks õnnestus kaubale saada Tiina Tammetsiga Eesti agrometeoroloogia laboris Sakus. Neil oli valuuta eest mu-

retsetud Jaapani firma Hayashi Denkoh pindalamõõtja – paras külmkapi suurune masin, millega sai korraga mõõta kogu herbaarlehe (A3) jagu lehti. Aga kadaka, männi, kuuse ja jugapuu okaste mõõtmine käis ikkagi binokulaari all läbi kogu talve. Kokku oli lõpuks valimis 66 578 lehte 88 Eesti puittaimeliigilt kogupindalaga ligi 60 m²!

Selle suure andmemassiivi taskuarvutiga töötlemine käis üle jõu ja Kalevi Kull pakkus välja võimaluse teostada analüüs tollasel ZBI ainsal arvutil Apple IIe (1983. a mudel). Sellel arvutil oli 64 kb mälu ja puudus kõvaketas, nii et kogu andmesalvestus oli lahendatud flopiketastega. Statistilise andmetöötluse programmid töötasid operatsioonisüsteemis CP/M, mille mällu lugemisel jäi operatiivmälust alles 32 kb. Sellest ei piisanud kogu andmemassiivi ühekorraga analüüsimiseks. Seetõttu tuli kõigepealt endal teha statistiline programm, mis luges järjest andmeid flopilt, salvestas vahetulemused sinna tagasi ja trükkis lõpptulemused. Arvuti kiirus oli 1 MHz ja kogu andmetöötlus, eriti suhtlus flopikettaga, oli praegusi standardeid arvestades väga aeglane. Kuna Apple oli majas ainus arvuti, oli see ka pidevalt käigus. Minul oli ZBI töötajatega võimalik arvuti suhtes konkureerida peamiselt öötundidel, heal juhul ka nädalavahetustel ja pühade ajal. Seetõttu olin sage öine külaline Riia tn 181 asuvas ZBI majas.

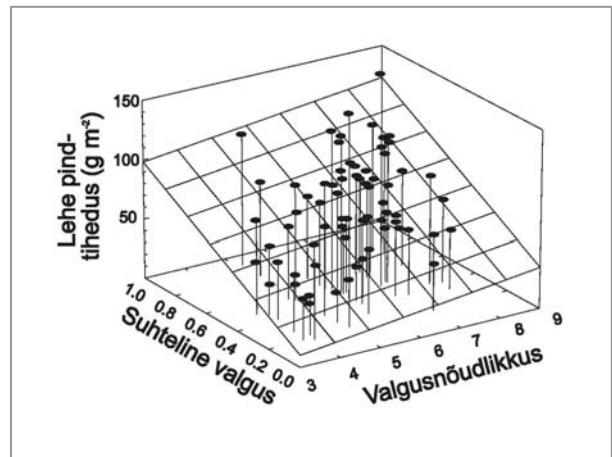
Töö tulemusena valmisid käsikirjalised uurimused “Eesti puittaimede eripinnast ja selle adaptiivsest tähtsusest” (1987) ja “Mõnede Eesti igihaljaste puittaimede lehtede morfoloogiast” (1988) ning nende põhjal mitmed teesid Õpilaste Teadusliku Ühingu ja Baltimaade noorte teadlaste aastakonverentside teeside kogumikes, kokkuvõttena aga ka artikkel ajakirjas *Forest, Ecology and Management* (Niinemets, Kull 1994), mis on nüüdisajal leidnud üsna arvukat tsiteerimist üle kogu maailma. Eriti huvipakkuv tulemus selle töö juures oli negatiivne seos taimede varjutolerantsi ja pindtiheduse vahel (joonis 1), mis ka praegusel ajal suurt huvi pakub (näit. Lusk jt 2008). Kokkuvõtlikult tähendab see, et lehtede sama biomassi juures moodustavad varjutolerantsemad liigid suurema pinna. Nendel liikidel on seeläbi võimalik

neelata rohkem valgust ning madal pindtihedus ongi peamisi varjutolerantsuse määrajaid parasvöötme liikidel. Teiste autorite hilisemad tööd näisid kinnitavat vastupidist. Nimelt, et varjutolerantsematel liikidel on just suurem pindtihedus, mis võimaldavat lehtedel saavutada pikema eluea ning sellega pikas perspektiivis vähendada kulutusi varjutingimustes lehtede moodustumisele (Kitajima 1994; Reich jt 1998; Walters, Reich, 1999). Samas olid kõik need tööd tehtud seemikutega, minu uurimus aga käsitles täiskasvanud puid. Kuna lehtede pindtihedus suureneb ka puu kasvades (näit. Niinemets 1995), siis tulemuste erinevust põhjustas asjaolu, et lehtede pindtihedus kasvab puu suuruse kasvades varjutolerantsematel liikidel aeglasemalt (Niinemets 2006). Uudne on siin teadmine, et taime ontogenees võib eri ökoloogiliste potentsiaalidega liikidel mõjutada teatud tunnuste muutumist väga erineval määral. Sellele 1986–1988 tehtud tööle tagasi vaadates võin öelda, et kogutud lehtede hulk oli selgelt üleküllane ja statistiliselt samade tulemuste saamiseks oleksin võinud terve suurusjärgu võrra vähem lehti analüüsida.

MAA PEALT MAA ALLA

Vahepeal oli Kalevi Kulli huvi suures osas nihkunud maa alla. Laelatu välitöödel oli nüüd lisaks pihuproovide võtmisele põhiliseks töövahendiks labidas. Kull oli just saanud valmis risoomide harunemise matemaatilise mudeli ja tema eesmärk oli selle mudeli jaoks parameetrite saamine. Hiljem kasvas sellest välja idee teha atlas, mis kirjeldaks Eesti taimeliikide risoomide struktuuri, risoomide harunemise morfoloogiat ja analüüsiks eri liikide vegetatiivse liikumise kiirust. Tollel suvel sai terve suur kaustik risoomide täis joonistatud, kuid põhjalikumalt ei õnnestunudki andmeid analüüsida. Lõpuks tegi selle töö doktorant Anneli Tamm (Adler) ja ligi 140 liigi kohta avaldati tulemused kokkuvõtliku artiklina (Tamm jt 2002).

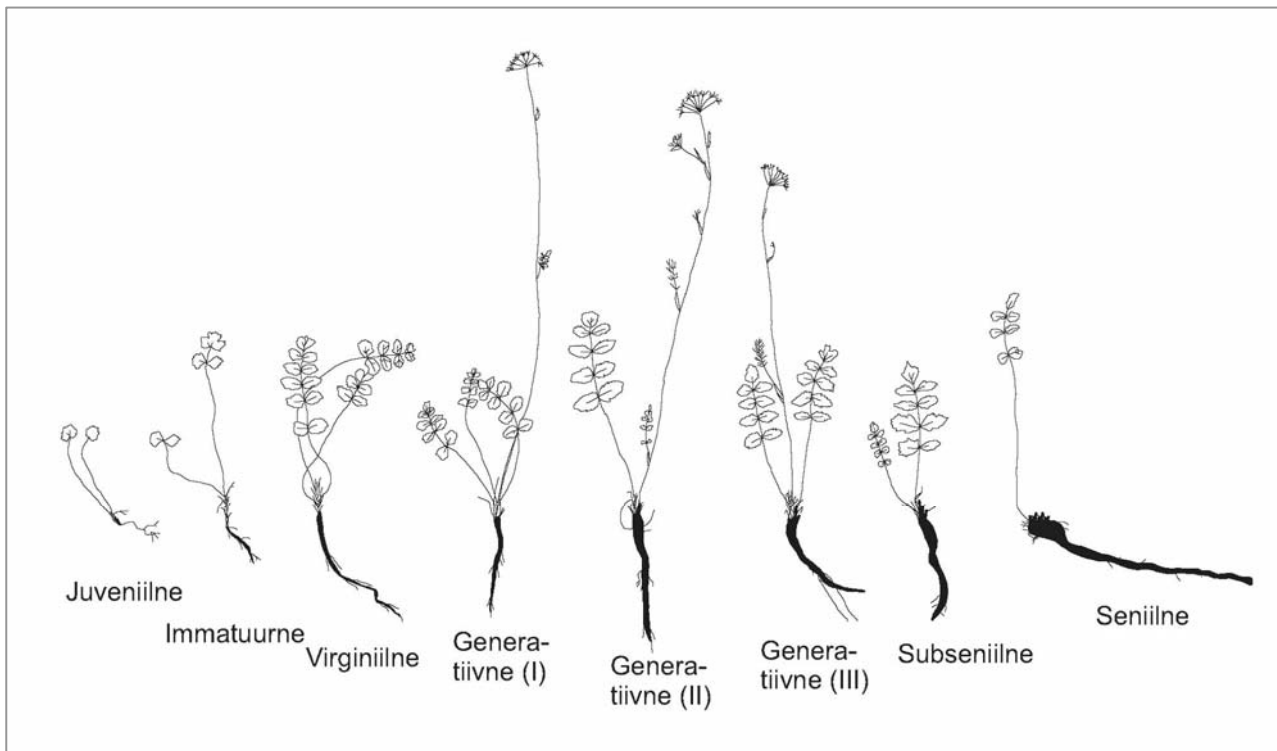
Aastal 1987 osalesid Laelatu välitöödel Jelena G. Štšerbakova ja Ludmila B. Zaugolnova NSVL Teaduste Akadeemia Botaanika Instituudi kuulsast T. A. Rabotnovi ja A. A. Uranovi koolkonnast, õpe-



Joonis 1.

Lehtede pindtiheduse (mass pinnauhiku kohta) sõltuvus taime valgusnõudlikkusest ja suhtelisest valguse kättesaadavusest 88-l Eesti puittaimeliigil (Niinemets, Kull 1994 järgi). Valguse kättesaadavus on suhteline hinnang, kus 1.0 vastab täiesti laagedale kasvukohale ja 0.0 täiesti varjulisele kasvukohale. Taime valgusnõudlikkuse hinnanguna on kasutatud Ellenbergi (Ellenberg, 1991) valguse ökoloogilist indikaatorväärtust. Taime varjutolerants ja Ellenbergi valgusarv on omavahel negatiivselt seotud (Niinemets, Valladares 2006).

tamaks ökofüsioloogia töörühma liikmetele taime ontogeneesifaaside uurimise meetodikat. Taime struktuur ja füsioloogiline aktiivsus sõltub suurel määral nende vanusest. Rohtsete püsikute eluiga võib olla mitukümmend aastat, alates seemne idanemisest, läbi juveniilse ja generatiivse arengufaasi ning lõppedes seniilse faasi ja taime surmaga (joonis 2). Nii nagu risoomide harunemise määramiseks, on ka ontogeneesifaasi hindamiseks tarvis taim välja kaevata. Sedaviisi me Laelatu puisniidul metssigade kombel ringi sonkimegi. Parasjagu oli seal Tõravere Observatooriumi teadlaselt Tiit Nilsonilt laenatud kalasilmaobjektiiv, millega on võimalik hinnata hajusa ja otsese kiirguse läbituleku koefitsiente. Seda ära kasutades pakkus Kalevi Kull järgmise iseseisva teemana uurida, kuidas muutub taime struktuur



Joonis 2.

Ontogeneesifaasid harilikul nääril (*Pimpinella saxifraga*). Ontogeneesifaas on kvalitatiivne taimede vanust fenotüüpsete tunnuste alusel kirjeldav klassifitseering, mis töötati välja T. A. Rabotnovi koolkonna botaanikute poolt (Gatsuk jt 1980; Rabotnov 1950, 1985; Serebryakova jt 1983). Sama liigi eri ontogeneesifaasi indiviidide struktuursed ja füsioloogilised tunnused on väga erinevad, mõjutades suuresti erivanuseliste indiviidide konkurentsivõimet koosluses (Niinemets 2004, 2005). Modifitseeritud Niinemetsa (2005) järgi.

ja ontogeneesifaaside jaotus sõltuvalt valguse kättesaadavusest. Ma siis muudkui klõpsutasin pilte taimestikuga kohal, kaevasin välja taimi ja analüüsisin nende maapealse ja maa-aluse osa suhteid ning lehtede struktuuri. Selgus, et ka rohtsete taimede struktuur on väga tugevasti mõjutatud nende füsioloogilisest vanusest (ontogeneesifaasist). Kõige huvitavam tulemusena leidsin, et taimede plastilisus – võime muuta oma fenotüüpi vastuseks valguse intensiivsuse muutumisele taimel kohal – väheneb vanuse kasvades. See on üks põhjus, miks rohttaimede vanemate indiviidide konkurentsivõime koosluses vanuse kasvades väheneb. Karedal seanupul (*Leontodon hispidus*) leitud võtmetulemused publitseerisin aastaid hiljem

ajakirjas *New Phytologist* (Niinemets 2004). Sama analüüsi kordasime 1987 Õpilaste Teadusliku Ühingu (ÕTÜ) kompleksekspeditsioonil Hiiumaal Kõpu poolsaarel. Uuritud hariliku nääri (*Pimpinella saxifraga*) kohta ilmus artikkel ajakirjas *Annals of Botany* (Niinemets 2005; joonis 2). Analoogselt karedal seanupul saadud tulemustega kinnistas see töö veelgi arusaama, et ka rohtsete taimede puhul peame suuremat tähelepanu pöörama taimel füsioloogilisele vanusele. Tänapäeval laboris tehtud konkurentsiekspriimentide puudus on tihti just nende lühiajalisus. Katse saab läbi enne, kui taimel ontogenees hakkab mõjutama konkurentsivõime suhteid. Looduses on meil aga alati terve spekter sama liigi erivanuselisi taimi.

Meeldejääv oli ÕTÜ ekspeditsioon Endla Looduskaitsealal (Niinemets, Kukk 1990). Ekspeditsioonist võtsid osa ka Jaanus Paal Tartu Ülikoolist ja Tomáš Herben Tšehhi Teaduste Akadeemiast, kes tundis suhteliselt hästi samblaid. Sammalde määramine aga osutus keerukamaks, kui arvata oskasime. Ainsa eestikeelse allikana oli tollal olemas turbasammalde määraja (Laasimer jt 1954), mille määramistabelid algasid lehe ristlõike tunnuste võrdlemisest mikroskoobi all. Kuidas ka ei püüdnud, turbsambla üherakukihiliste lehtede vabakäe ristlõigud ei tahtnud kuidagi alusklaasil püsti seista. Kui õnnestuski lõik püsti saada, siis katteklaasi peale pannes oli see tavaliselt jälle pikali... Sammalde määramine kestis vahelduva eduga mitu aastat ning seejuures abistasid Nele Ingerpuu, Heljo Krall ja Mati Ilomets, kellel piisas enamiku turbasammalde määramiseks korraks vaid pilk peale heita. Ekspeditsioonidel osales ka mitmeid tänaseks tunnustatud botaanikuid ja ökolooge: Kadri Põldmaa, Toomas Kukk, Meelis Pärtel ja Ivika Ostonen. Praegune TÜ botaanikaosakonna juhataja prof Pärtel tegeles eelnevalt ÕTÜs liblikatega ja ehk süttas just Endla ekspeditsioon temas botaanika-tulukese.

TAIMEDE ÖKOFÜSIOLOOGIA JUURDE

Kuigi jätkasin ka kalade temaatikaga, olid murdepunktiks taimede suunas 1989. a suvised välitööd tollases TRÜ Voore Ökoloogiajaamas Olevi Kulli käe all, kes tegeles siis puude ökofüsioloogiliste uuringutega. Voorele sattusingi jätkamaks edasist uurimistööd puittaimede lehtede struktuuri ja füsioloogia alal.

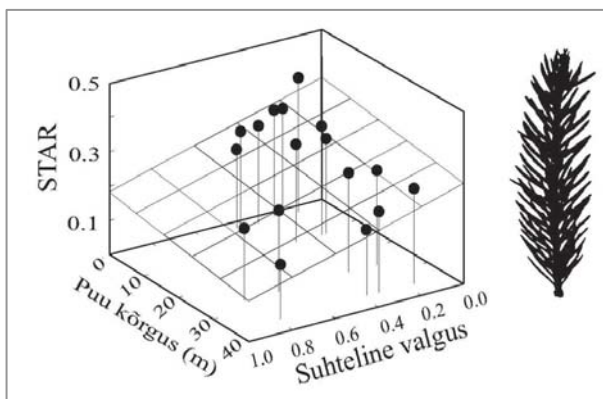
Toomas Frey juhitud Voore Ökoloogiajaam oli tollal Eesti üks paremini varustatud keskusi taimede ökofüsioloogilisteks uurimisteks, mis oli juba suurt tunnustust pälvinud Rahvusvahelise Bioloogiaprogrammi (IBP) katsealana. Lisaks O. Kullile tegid paljud Eesti ökofüsioloogia tänased juhtivad teadlased, nagu Andres Koppel, Krista Lõhmus, Tõnu Oja, Arne Sellin, suure osa tööst just Voorel. Väga muljetavaldav oli O. Kulli ja A. Koppeli poolt ise tehtud gaasivahetussüsteem taimede fotosünteesi ja transpiratsiooni mõõtmis-

teks. Süsteem baseerus Saksa DV päritolu gaasi-analüsaatoril Infralyt 4 ja Agu Laisa laboris välja töötatud gaasivoolude kontrollseadisel, andmeid väljastati isekirjutaja lindile. Äsja oli integreeritud ka isetehtud osoonigeneraator ja ameeriklastelt laenuna saadud osoonianalüsaator. O. Kull pani mind tegema töid, mida ma juba Laelatu päevilt oskasin – määrama lehtede pindtihedust valguse gradiendis. Uudne aspekt oli pindtiheduse plastilisuse (muutus valguse gradiendis) kvantitatiivne kirjeldamine, kasutades jällegi Tiit Nilsoni legendaarset kalasilmaobjektiivi. Eeskujuks tolle töö juures olid Michigani Ülikooli teadlase Thomas Juriku analoogsed uurimused (Jurik 1986). Jurikul aga ei olnud kasutada kalasilmaobjektiivi, mis andis meile suure eelise.

Kõigepealt uurisime metsa alusrinde-lagendiku gradiendis pindtiheduse valgusesõltuvusi kolmel liigil – sarapuu (*Corylus avellana*), arukask (*Betula pendula*) ja harilik kuslapuu (*Lonicera xylosteum*). Seni maailmas tehtule lisaks mõõtsime uudse aspektina lehtede lämmastikuisaldust. Leidsime eri liikide vahel olulisi erinevusi plastilisuses ja lehtede lämmastikuisalduses. Plastilisus oli väiksem varjuliikidel, nagu sarapuu ja kuslapuu ning need liigid jaotasid lämmastikku eelistatult varjulehtedesse. Varju mittetaluv arukask seevastu oli suurema plastilisusega ja jaotas lämmastikku eelistatult tugevas valguses kasvavatesse lehtedesse. Töö tulemusena ilmus 1993. a. artikkel ajakirjas *Tree Physiology* (Kull, Niinemets 1993) ning Kull kasutas andmeid hiljem lehestiku uudse fotosünteesimudeli loomiseks (Kull, Jarvis 1995). Meiega samaaegselt ilmus Wisconsinis ülikooli teadlaste David Ellsworthi ja Peter Reichi uurimus lehtede struktuuri ja lämmastikuisalduse varieeruvusest suhkruvahtra (*Acer saccharum*) võras (Ellsworth, Reich 1993). Mõlemad puittaimede suurt plastilisust näidanud tööd olid teerajajateks tervele plejaadile edasistele uurimustele puittaimede lehestiku funktsioneerimise kohta.

Uurisime ka hariliku kuuse (*Picea abies*) eri suurusega puudel (1,5–36 m) okaste ja võrsete struktuuri võra valguse gradiendis. Kõige keerulisem osa oli puude otsa ronimine. Ligi 36 m kõrge mu-

delpuu esimeste oksteni viis poolenisti pehkinud ligi 10-meetrine redel, edasi sai juba oksalt oksale astudes. Kõige riskantsem oli asjaolu, et võrsete kättesaamiseks tuli orava kombel mööda oksa liikuda, kuna suurte puude oksad ulatusid tüvest 3–5 m kaugusele. Ega me tollal mingeid julgestusvahendeid kasutanud! Võrse struktuuri uurimiseks konstrueeris O. Kull käigupealt seadeldise, mis koosnes fotosuurendi optikast ja seleeni põhised luksmeetrist, millega siis mõõtsime, kui palju eri struktuuriga võrsed valgust neelasid. Hiljem ilmus kaks suurt tähelepanu pälvinud artiklit ajakirjas *Tree Physiology* (Niinemets, Kull, 1995ab). Üleüldse oli selle ajani võrse struktuuri väga vähesel määral uuritud ja meie uurimus oli esimene, mis näitas, et võrse struktuuri mõjutavad valgustingimused just selle moodustumise ajal. Leidsime ka tugeva seose puu kõrguse ning okaste ja võrsete struktuuri vahel (joonis 3).



Joonis 3.

Seos võrse siluettpinna ja kogupinna suhte (STAR) ning kogu puu kõrguse ja suhtelise valguse kättesaadavuse vahel harilikul kuusel (*Picea abies*). STAR kirjeldab kvantitatiivselt võrse struktuuri ning sõltub okaste tihedusest, okaste nurkjaotusest ja agregeeritusest (Niinemets jt 2002). Suhtelise valguse definitsioon nagu joonisel 1. Toodud on ka kuusevõrse siluettipilt, mis illustreerib okaste varjutamist üksteise poolt võrses. Muudetult Niinemetsa ja O. Kulli (1995b) artiklist.

Varasem ökofüsioloogiline töö puudega oli suures osas keskendunud noortele taimedele, eelkõige seemikutele. Meie töö seevastu rõhutas, et noortel puudel tehtud mõõtmiste põhjal ei saa teha paikapidavaid järeldusi suurte puude käitumise kohta ning see arusaam on tänaseks kinnistunud.

Pärast Voore välitööd jäi koostöö O. Kulliga kestma aastateks. Ta oli mu diplomi-, magistri- ja doktoritöö juhendaja ning isegi veel täna, pärast Olevi Kulli (1955–2007) ootamatult varast lahkumist, analüüsime veel andmeid, mida temaga koos olime kogunud (Hallik jt 2011).

TÄNUVAALDUSED

Soovin sügavalt tänada kõiki, kes on mind toetanud teekonnal koolipoisist teadlaseks-ökofüsioloogiks. Praegu neile aastatele tagasi vaadates võin öelda, et Loodussõprade Maja, Õpilaste Teadusliku Ühingu ja innustavate juhendajate – Kai Pungeri, Tiit Paaveri, Teet Krause, Kalevi Kulli ja Olevi Kulli – abita ei oleks minust saanud ökofüsioloogi või ehk isegi ei tegeleks ma praegu üldse teadusega.

VIITED

- Ellenberg, H. 1991. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne *Rubus*). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Ed. Ellenberg, H., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D. Erich Goltze KG, Göttingen, 9-166.
- Ellsworth, D. S., Reich, P. B. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96, 169-178.
- Gatsuk, L. E., Smirnova, O. V., Vorontzova, L. I., Zaigolnova, L. B., Zhukova, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.*, 68, 675-696.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G., Hunt, R. 1988. *Comparative plant Ecology*. Unwin Hyman, London.
- Hallik, L., Niinemets, Ü., Kull, O. 2011. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure,

- pigments content and chlorophyll fluorescence parameters measured in the field. *Plant Biol.* (Trükis).
- Jurik, T. W. 1986. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *Amer. J. Bot.*, 73, 1083-1092.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419-428.
- Koppel, A., Oja, T. 1984. Regime of diffuse solar radiation in an individual Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) crown. *Photosynthetica*, 18, 529-535.
- Kull, K., Zobel, M. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *J. Veg. Sci.*, 2, 711-714.
- Kull, O., Jarvis, P. G. 1995. The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant Cell Environ.*, 18, 1174-1182.
- Kull, O., Niinemets, Ü. 1993. Variation in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Phys.*, 12, 311-318.
- Laasimer, L., Talts, S., Varep, E. 1954. Eesti NSV turbasamblad. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn.
- Lusk, C. H., Reich, P. B., Montgomery, R. A., Ackerly, D. D., Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends Ecol. Evol.*, 23, 299-303.
- Niinemets, Ü. 1987a. Mõningate Eesti mageveekalade eksterjöõri hindamisest SEK-i abil. Eesti NSV Õpilaste Teadusliku Ühingu VII teaduskonverentsi teesid (Tallinn, 18.–19. aprill 1987. a). Toim. A. Habicht. Eesti NSV Teaduste Akadeemia; ELKNÜ Keskkomitee; Eesti NSV Haridusministeerium; Eesti NSV Ühingu "Teadus"; Eesti NSV Teaduslik-Tehniliste Ühingute Nõukogu, Tallinn, 32-34.
- Niinemets, Ü. 1987b. Otsenka eksteryera nekotoryh presnovodnyh ryb Estonii pri pomoshtshi sinergetitsheskovo koeffitsienta eksteryera. Tretya nautshnaya konferentsiya utshashtshihsyia pribaltiiskih respublik. TSK LKSM Litvy; Ministerstvo prosvestsheniya Litovskoi SSR; Akademiya Nauk Litovskoi SSR; Respublikanskii Sovet Nautshno-Tehnitsheskih Obshtshestv; Respublikanskoye Obshtshestvo "Znaniye", Vilnius, 26-27.
- Niinemets, Ü. 1995. Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient. *Acta Oecol.*, 16, 525-541.
- Niinemets, Ü. 2004. Adaptive adjustments to light in foliage and whole-plant characteristics depend on relative age in the perennial herb *Leontodon hispidus*. *New Phytol.*, 162, 683-696.
- Niinemets, Ü. 2005. Key plant structural and allocation traits depend on relative age in the perennial herb *Pimpinella saxifraga*. *Ann. Bot.*, 96, 323-330.
- Niinemets, Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *J. Ecol.*, 94, 464-470.
- Niinemets, Ü., Cescatti, A., Lukjanova, A., Tobias, M., Truus, L. 2002. Modification of light-acclimation of *Pinus sylvestris* shoot architecture by site fertility. *Agric. For. Met.*, 111, 121-140.
- Niinemets, Ü., Kull, K. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *For. Ecol. Manage.*, 70, 1-10.
- Niinemets, Ü., Kull, O. 1995a. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. *Tree Phys.*, 15, 307-315.
- Niinemets, Ü., Kull, O. 1995b. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in shoot structure. *Tree Phys.*, 15, 791-798.

- Niinemets, Ü., Valladares, F. 2006. Tolerance to shade, drought and waterlogging in the temperate dendroflora of the Northern hemisphere: tradeoffs, phylogenetic signal and implications for niche differentiation. *Ecol. Monogr.*, 76, 521-547.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., Villar, R. 2009. Tansely review. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, 565-588.
- Rabotnov, T. A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 6, 7-204.
- Rabotnov, T. A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. White, J. (ed). *The population structure of vegetation*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, 121-142.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Tjoelker, M. G., Vanderklein, D. W., Buschena, C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Funct. Ecol.*, 12, 395-405.
- Serebryakova, T. I., Gatsuk, L. E., Zhukova, L. A., Kurchenko, E. I. 1983. *Diagnoza i klyuchi vozrastnyh sostoyanii lugovyh rastenii*. Moskovskii gosudarstvennyi pedagogicheskiy institut imeni V. I. Lenina, Moskva.
- Šmite, D. 1989. Looduslikud, metsistunud ja naturaliseerunud kibuvitsa ja roosiliigid Baltimaades. *Rukkilill*, 1, 31-34.
- Steppe, K., Niinemets, Ü., Teskey, R. O. 2011. Tree size- and age-related changes in leaf physiology and their influence on carbon gain. Size- and age-related changes in tree structure and function. Ed. Meinzer, F. C., Dawson, T., Lachenbruch, B. Springer, Berlin. (Trükis).
- Tamm, A., Kull, K., Sammul, M. 2002. Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: a whole community analysis. *Evol. Ecol.*, 15, 383-401.
- Uranov, A. A. 1977. Osnovnyie cherty prostranstvenno-vremennoi organizatsii tsenopopulyatsii. Serebryakova, T. I. (ed). *Tsenopopulyatsii rastenii: razvitiye i vzaimootnosheniye*. Nauka, Moskva, 7-20.
- Walters, M. B., Reich, P. B. 1999. Research review. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytol.*, 143, 143-154.
- 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, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E., Villar, R. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.

MAATEADUSED

SAATEKS

Maateadused on eesti keeles suhteliselt uus termin ingliskeelse *Earth sciences* tähenduses, mida hoolimata ebamugavast sarnasusest kooligeograafia sünonüümiga maa- või maadeteadusega on siiski üsna sagedasti juba kasutatud. Inglise keeles on Maateadused muutunud populaarseks tänu planeeti Maa uurivate teaduste tsükli või süsteemi propageerimisele nii ülikoolide õppekavades ja administratiivüksuste nimedes kui ka näiteks mitmete teadusajakirjade nimetustes (*Canadian Journal of Earth Sciences* ning sama malli järgi ka *Estonian Journal of Earth Sciences* jt). Samas pole mitte alati päris selge, mida erinevates ülikoolides või ajakirjades Maateaduste all mõistetakse ja see ei pruugi alati ühesugune olla.

Nii ka Eestis ilmuva ajakirja teaduslik profiil, mis on välja kuulutatud ajakirja esimeses numbris 2007. aastal, ja käesolevas kogumikus Maateaduste ossa kogutud kirjutised ei lange kokku ega ammenda selle valdkonna mitmekesisust meie maal, veel vähem aga globaalselt. Kõige paremini on siin raamatus esindatud geoloogia, eriti paleontoloogia ja stratigraafia (nii bio- kui kemo-) ning isotoopgeoloogia, aga esindatud on ka sedimentoloogia, kvaternaari- ja meregeoloogia. Geograafia ja mullateadus on esindatud ainult ühe kirjutisega, kuid palju väiksema kandepinnaga mullateaduse kohta on üks artikkel kaalukam esinemine kui nii mõnelgi eespool nimetatul. Muidugi, see kogumik ei ole autahvel, vaid on avatud foorum kõigile Maad uurivatele teadlastele, kes reageerisid toimetaja ettepanekule

oma teadusmõtteid välja ütelda. Kuivõrd osa Maateaduste esindajaid kvalifitseerusid ka teiste teaduste alla ja avaldasid oma ülevaated varem ilmunud "Teadusmõte Eestis" väljaannetes (Tehnikateadused ja Tehnikateadused II ning Täppisteadused), siis selles kogumikus samu erialasid (maavarade geoloogia, okeanoloogia jmt) ei kajastatud.

Selles kogumikus ilmub peaaegu tosin lühiartiklit ülalpool märgitud erialadelt eesmärgiga tutvustada uusi ja võib-olla mitte väga uusi suundi, kuid neid, mis tänases Maateaduste kontekstis näitaks uusi võimalusi ja arenguid. Näiteks paleontoloogia on Eestis kuulsusrikka ajaloo eriala, mis ka siin on kajastatud kolme uudseid aspekte käsitleva kirjutisega elurikkuse ja selle muutumise põhjuste uurimisel, aga ka kõrgtäpsusega biotsoonide rakendamise teemal peamiselt selgrootute materjalil. Eraldi märgin paleosoiliste vetikate unikaalse mattumispaiga leidu ja uurimist. Üsna samavõrra unikaalsed, kuigi meil enam harjumuspäraseks saanud, on lõuatute ja kalade hästisäilinud leiud, millele on siin pühendatud kaks tööd selgroogsete arengu erinevaid probleeme arutades ning Devoni merede elanike uusi rekonstruktsioone ja mudeleid esitades. Palju lühem on vulkaanilise tuha, hoovuste ja merepõhja seismo-akustilise uurimise ajalugu, rääkimata isotoopmeetoditest aluspõhja ja pinnakatte ning kliima kujunemise uurimisel, mistõttu kirjutised nendes suundades võiksid olla lugejale parajalt intrigeerivad. Oleme olnud uhked, et mandrijäätumiste teooria kujunemisel 19. sajandil mängis olulist rolli eestimaa-

lane Friedrich Schmidt kohalikku andmestikku mõtestades, kuid tänaste kliimadebattide kontekstis on liustike dünaamika ülimalt aktuaalne teema ning siinse kogumiku artikkel valgustab neid probleeme uudsest vaatenurgast.

Kogumiku koostajana tahan rõhutada, et kahjuks ei kajastu selles köites küllalt suur osa geoloogilis-geograafilistest distsipliinidest, mistõttu terviklikku üldmuljet Maateaduste geo-pole seisundist selle raamatuga ei kujune. Seda plaani väga polnudki, kuid siiski mitme teema puudumine mõnevõrra häirib. Samas asja sees olijana olen rahul, et terve hulk edasiviivaid ideid ja suundi on leidnud selle ko-

gumiku kaudu eestikeelses kirjasõnas kajastamist, näidanud nende teaduste mitmekesisust ning teaduslikku sisukust vastukaaluks mõnede müütide stereotüüpidele. Kuigi geoloogide traditsiooniliseks deviisiks, mis ehib rahvusvaheliste geoloogia-kongresside embleemi, on tänini “Mente et malleo” (mõistuse ja vasaraga), on selle lause sõna-sõnaline tõlgendamine jäänud kaugele minevikku.

Ma tänan autoreid missioonitundliku kaastöö eest, mille väärtust ei mõõdeta nii või teistsugustes punktides, vaid asjaoluga, et vastava eriala sisu ja olu on tehtud avalikkusele nähtavaks. Tänu kuulub ka kõigile teistele kaasa aidanutele.

Dimitri Kaljo

MIKROPALAEONTOLOOGIA JA BIOSTRATIGRAAFIA ROLLIST NING ÜHEST TÄHENDUSRIKKAST LEIUST EESTIS

Tõnu Meidla, Jaak Nõlvak, Oive Tinn*

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

*Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia Instituut

SISSEJUHATUS

GEOLOOGIA kui Maad ja teisi kosmilisi planeetaarseid kehi käsitleva teaduse võib tinglikult jagada kaheks osaks. FÜÜSIKALINE GEOLOOGIA käsitleb ajas ja ruumis korduvaid nähtusi – tegeleb kivimite, mineraalide ning geoloogiliste protsessidega, süvenemata kuigivõrd nende nähtuste vanusesuhetesse. Sedalaadi lähenemine on küll piisav tänapäeval toimuvate eksogeensete protsesside mõistmiseks või looduslike ehitusmaterjalide praktiliseks kasutamiseks, kuid korduvalt ilmnevate geoloogiliste nähtuste võrdlev analüüs tingib vajaduse ajalise taustsüsteemi ja AJALOOLISE GEOLOOGIA järele.

Ajaloolise geoloogia lähtepunktiks on järk-järgult juurdunud arusaam sellest, et geoloogilised protsessid ei mahu ära piibelliku loomisloojalisse dimensiooni. Ehkki keskaegsed katsed geoloogiliste nähtuste ajaliseks korrastamiseks võivad tänapäeval näida primitiivsetena, on neil tunnetuslikult olnud murranguline tähendus. Nende tööde otsese tulemusena on geoloogias arenenud omaette suund – STRATIGRAAFIA, mille ülesandeks on aidata spetsialistidel kujundada ja praktikasse rakendada geoloogiliste nähtuste ja protsesside ajaloolist taustsüsteemi.

Stratigraafia tugineb olulisel määral teadmistele mineviku organismidest, mis on PALEONTOLOOGIA pärusmaa. Eestis on paleontoloogia oma kujunemisest alates olnud valdavalt stratigraafilise kalakuga. Ehkki paleontoloogia on samal ajal tugevasti bioloogilise iseloomuga piirteadus geoloogia ja bioloogia kokkupuutealal, jääb ta paratamatult oma juurtega geoloogia valdkonda, sest loomade ja taimede arenguloo jälgimine ajas on võimalik üksnes geoloogilises kontekstis – kui leiud on

seostatud kivimitega, milles need esinevad. Viimaste kaudu on võimalik saada aimu ka kunagiste organismide elukeskkonnast.

Paleontoloogia on tänapäeval endiselt üks olulisemaid stratigraafilise töö instrumente, mille täpsus ületab vähegi vanemate kivimite puhul kõigi teiste meetodite oma. Seetõttu ei ole üllatav, et tänapäevase geokronoloogilise tabeli üksuste määramisel on paleontoloogial peamine roll. Sellel asjaolul põhinevad osaliselt ka Eesti eeldused maailmageoloogia “suurele pildile” pääsemiseks, sest Eesti kui klassikalise Alam-Paleosoikumi piirkonna materjal on kaalukas komponent globaalsetes rekonstruktsioonides ja üldistustes.

MIKROPALAEONTOLOOGIA TEKKIMINE JA ARENG EESTIS

Paleontoloogia vundamendiks Eestis on esimesed meie regiooni kivististele pühendatud baltisaksa geoloogide uurimused, mis sündisid ala varajaste geoloogiliste uuringute käigus. Eesti geoloogilise ehituse põhijooni kirjeldas esmakordselt üldjoontes õigesti Tartu Ülikooli haridusega geoloog ja botaanik F. Schmidt (1858), kelle töö põhines makroskoopiliste kivististe leviku ja kivimite omaduste kaardistamisel. Sellest ajast peale on biostratigraafiline meetod olnud üheks põhimeetodiks Eesti aluspõhja geoloogia ja kivimeid kujundanud protsesside uurimisel ja iseloomustamisel. Eestis võeti väga kiiresti, vaid mõneaastase viivitusega kasutusele ka XIX sajandi esimesel poolel Briti saartel kasutusele võetud terminid “Kambrium”, “Silur” ja “Devon”.

Juba XIX sajandist alanud makroskoopiliste kivististe uuringud on andnud olulise panuse paleontoloogilisse süstemaatikasse. Uuringud selles vald-

konnas on jätkunud paralleelselt praktiliste ja alusteaduslike uuringutega läbi kogu XX sajandi. Uuringutele makropaleontoloogia valdkonnas on olulisel määral kaasa aidanud doktoriõppe kiire areng ülikoolides viimastel kümnenditel. Kaalukatel artiklidel põhinevates väitekirjades on käsitletud erinevate fossiiligruppide süstemaatika: brahhiopoodidele oli pühendatud I. Puura Uppsalas kaitsitud väitekirja (1996) ja O. Vinni väitekirja (2001), korallide hulka kuuluvaid tabulaate käsitles M. Mõtus (2005), trilobiite H. Pärnaste (2004), graptoliite S. Radzevičius (2007). Nendele lisanduvad mikropaleontoloogilised doktoritööd P. Männikult, O. Tinnilt, O. Hintsilt ja J. Nõlvakult. Süstemaatika-alastele uuringutele pole kõigil juhtudel eraldi tähelepanu pööratud, ometi on need aluseks nii paleobioloogilistele uuringutele kitsamas mõttes kui ka kõigile paleontoloogia rakendustele.

1920. aastatel algas kogu maailmas uue paleontoloogilise uurimissuuna – MIKROPALAEONTOLOOGIA – buum. Selle valdkonna ülikiire arengu tingisid jõudsalt laienevad naftauuringud, mille arengut mikropaleontoloogilise meetodi rakendamine oluliselt toetas. Mikropaleontoloogia ei eristu paleontoloogiast rangelt, kuid selle teeb eriliseks rakendatavate meetodite kompleks: seeriaproovide suurte massiivide kogumine väliuuringute käigus, spetsiifiliste laboratoorsete meetodite rakendamine ning mikrokivististe mass-materjali käsitlemine. Eestis ilmusid esimesed klassikalised mikropaleontoloogilised uurimused küll juba enne Teist maailmasõda (nt Öpik 1937), kuid erilise tähtsuse omandas mikropaleontoloogia alles sõjajärgsel perioodil alanud geoloogiliste uuringute ja nendega kaasnenud ulatuslike puurimistööde kontekstis. Uuringuid viis läbi 1957. aastal loodud piirkondlik Geoloogia Valitsus, mille riiklikuks ülesandeks oli ala geoloogiline kaardistamine ja maavarade uurimine. Paralleelselt kaardistustööde arenguga kujunes akadeemilises keskkonnas välja mikropaleontoloogiline tugigrupp, kelle uuringud toetasid puursüdame stratigraafilist liigestamist, läbilõigete korreleerimist ning selleks vajalike korrelatsiooniskeemide arendamist. Seda tegevust kajastavad monograafilised uurimused ja artiklid

keelikloomade hulka kuuluvate konodontide (Viira 1974), lüljalgseid esindavate karpvähiliste ehk ostrakoodide (Sarv 1959, 1968) ning nn probleemikumide hulka kuuluvate akritarhide (N. Volkova artiklid) taksonoomiat ja levikut käsitlevad uuringud.

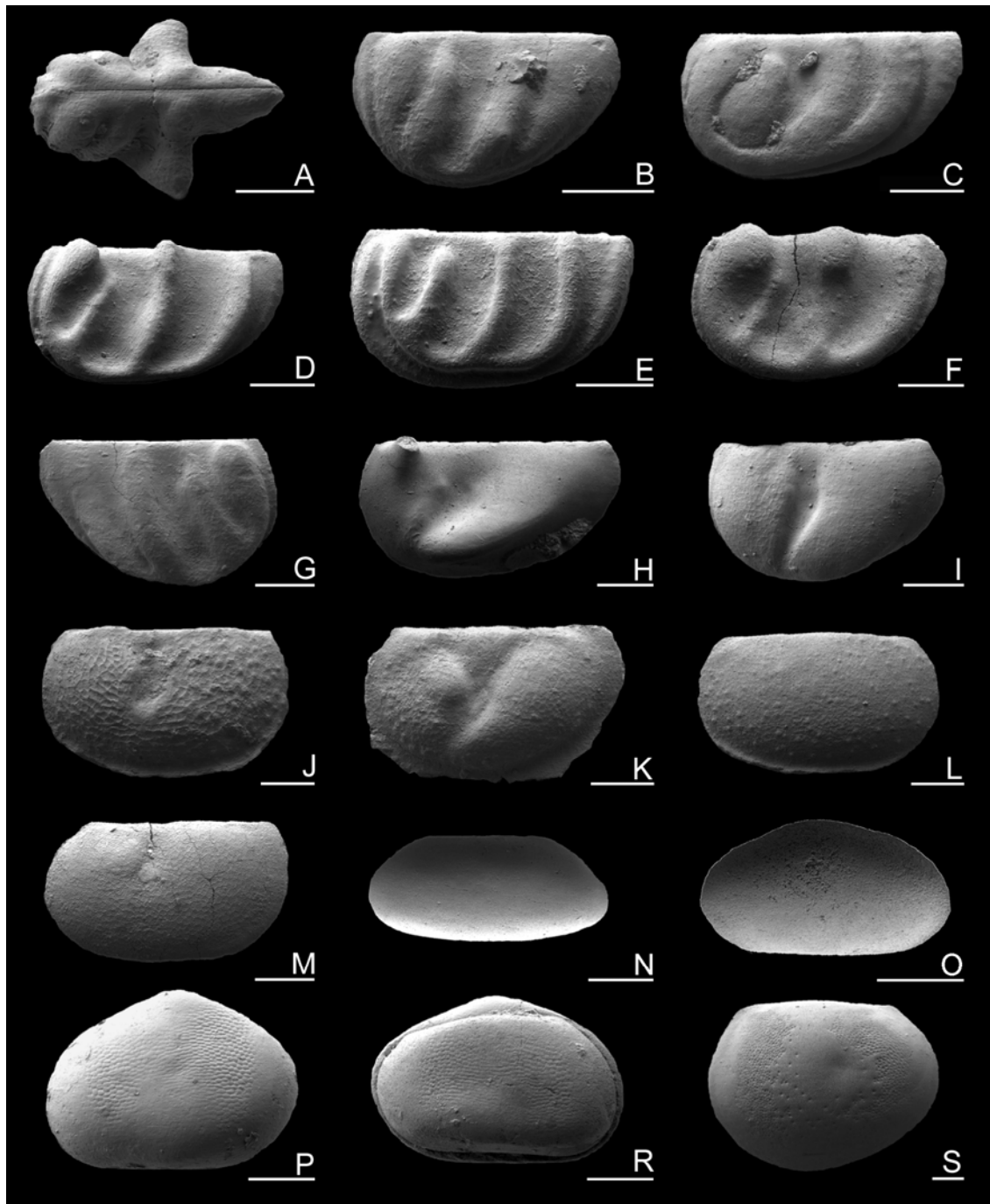
Mikropaleontoloogiliste uuringute osakaal on kasvanud eelkõige tänu erinevate faunagruppide taksonoomiliste uuringute laienemisele, mis on aluseks mikroskoopiliste kivististe kasutamisele nii paleokeskkonna uuringutes kui ka biostratigraafia vallas. Pika uurimisajalooga mikrofaunagruppide hulka kuuluvad Eestis konodontid ja ostrakoodid. Ehkki konodontide (joonis 1, fotod 1–8) esmakirjeldus pärineb XIX sajandi esimesest poolest (Pander 1830), sai selle grupi kivististe kirjeldamine tõelise hoo sisse alles XX sajandil. Kui esialgu kirjeldati iga mikroskoopilist merevaigukarva läbikumavast apatiidist hambulist üksikelementi omaette, siis 1960. aastad tõid kaasa olulise revolutsiooni, nn multielementse süstemaatika arengu. Nimelt selgus, et üksikud kondondieleendid koondusid väikeste süstikkala-laadsete keelikloomade toeseta kehas gruppideks, nn aparaatideks, ning et ühe sellise aparaadi koosseisu kuulub tegelikult väga erineva morfoloogiaga elemente. Üleminek multielementsele süstemaatikale tõi kaasa läbimurde konodontide biostratigraafilisel rakendamisel ning tänaseks on konodontid kujunenud kõige kaalukama tähtsusega mikrokivististe grupiks biostratigraafilistes uuringutes üldse, ning Eestis tänu V. Viira ja P. Männiku aktiivsele tegevusele selles valdkonnas.

Olulisi tulemusi on saavutatud karpvähiliste ehk ostrakoodide, kahepoolmelise kaltsiumkarbonaatses kojaga mikroskoopiliste vähiladsete, süstemaatika vallas (joonis 2). Viimastel kümnenditel on dokumenteeritud meie regiooni Hilis-Ordoviitsiumi noorema osa ja Kesk-Ordoviitsiumi alumise poole ostrakoodide koosseis ja süstemaatika (Meidla 1996, 2007; Tinn jt 2006). Ostrakoodide on sageli rakendatud paleokeskkonna rekonstrueerimisel, kuid ka kihtide vanuse määramisel. Eestis on aastakümnete jooksul kujunenud väga suured fossiilsete ostrakoodide kollektsioonid Tallinna



Joonis 1.

Valik konodonte (1–8, fotode autor V. Viira), skolekodonte (9–16, fotod: O. Hints) ja akritarhe (17–21, fotod: I. Paalits) Eesti aluspõhjast, Tallina Tehnikaülikooli Geoloogia Instituudi kollektsioonist. Skaala fotodel 1–16 100 µm, fotodel 17–21 10 µm.



Joonis 2.

Valik Osmussaare settesoontest (Ordoviitsium, Kunda lade) leitud ostrakoode, erinevad vaated, Tartu Ülikooli Loodusmuuseumi kollektsiooni TUG 1305 materjal. Skaala 200 µm. Fotod: O. Tinn.

Tehnikaülikooli ja Tartu Ülikooli juures ning Tartu Ülikooli kollektsoonid täienevad pidevalt nii koduregiooni kui ka teistelt mandritelt pärineva välismaise materjaliga.

Kitiinikud, problemaatilised õhukeseseinalised, pikitelje suhtes tavaliselt radiaalsümmeetrilised seest tühjad alla 2 mm, tavaliselt 0,5 mm pikkused kestad (joonis 3) pärivad globaalses ulatuses tähelepanu enamikust teistest kivistisrühmadest hiljem, alles 1960. aastate algul. Eestis avaldati esimesed kitiinikute leviku uurimistulemused 1971. aastal (Männil 1971; Nõlvak 1972) ning sealt peale on nende uurimine kulgenud tõusujoones. Kitiinikute leidude täpne registreerimine annab head võimalused kihtide stratigraafiliseks liigestamiseks ning sellest seisukohast olulised liigid on hästi tuntud nii Ordoviitsiumi kui ka Siluri kihitides (Nõlvak, Grahn 1993; Nestor 1994; Grahn, Nõlvak 2010). Maailma üks suurimaid Ordoviitsiumi ja Siluri vanusega kitiinikute kollektsoone asub Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudis. Seda on soosinud meie Alam-Paleosoikumi kõrge uurituse taseme kõrval ka materjali kohatine väga hea säilivus, mis on eriti oluline iga faunarühma taksonoomias. Sobivust kitiinikute, nagu ka mis tahes teiste kivististe uurimise etalonala liisab Eestile ja lähiümbrusele selle vanusega kihtide tektooniliselt rikkumata, õiges ajalises järjestuses lasumus.

Veidi enam kui kümne viimase aasta jooksul on uue uurimisvaldkonnana esile kerkinud skolekodontide, hulkaharjasusside lõuaaparaadi fossiilsete üksikelementide (joonis 1, fotod 9–16) leviku selgitamine, millele on pühendatud O. Hints'i mitmed olulised artiklid (Hints 2000; Hints, Eriksson 2007). Selle rühma süstemaatikas on ühiseid jooni konoodontide klassifitseerimisega – ka skolekodontide puhul võivad ühe liigi lõuaaparaadi üksikelementid olla väga erineva morfoloogiaga.

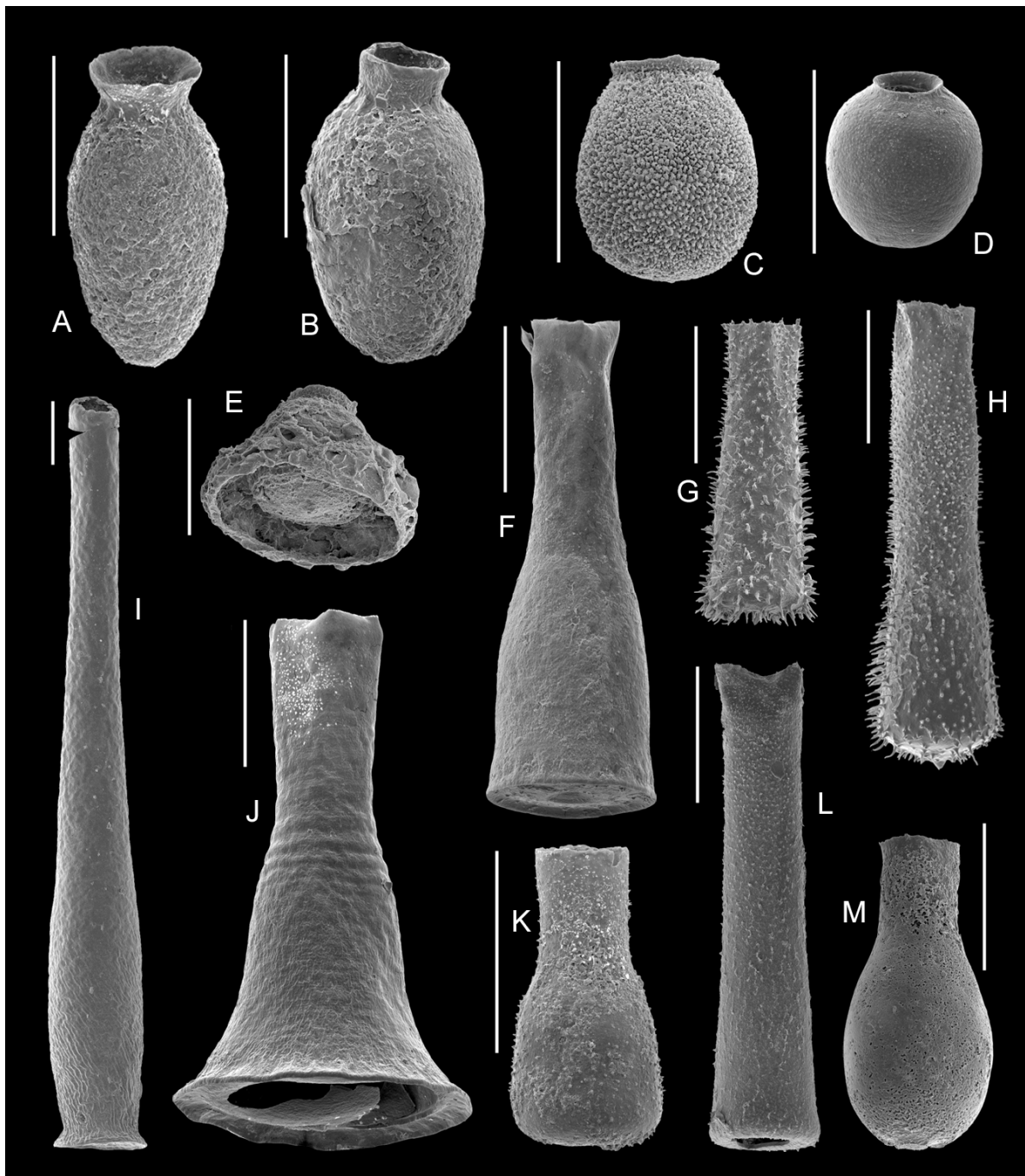
Ehkki meie kivimites rikkalikult leiduvaid ainurakseteks vetikateks peetavaid akritarhe (joonis 1, fotod 17–21) pole Eestis taksonoomiliselt kuigi ulatuslikult uuritud, on ka selles vallas viimasest perioodist olemas üks ülevaatlik monograafiline

uurimus Ordoviitsiumi materjali kohta (Uutela, Tynni 1991).

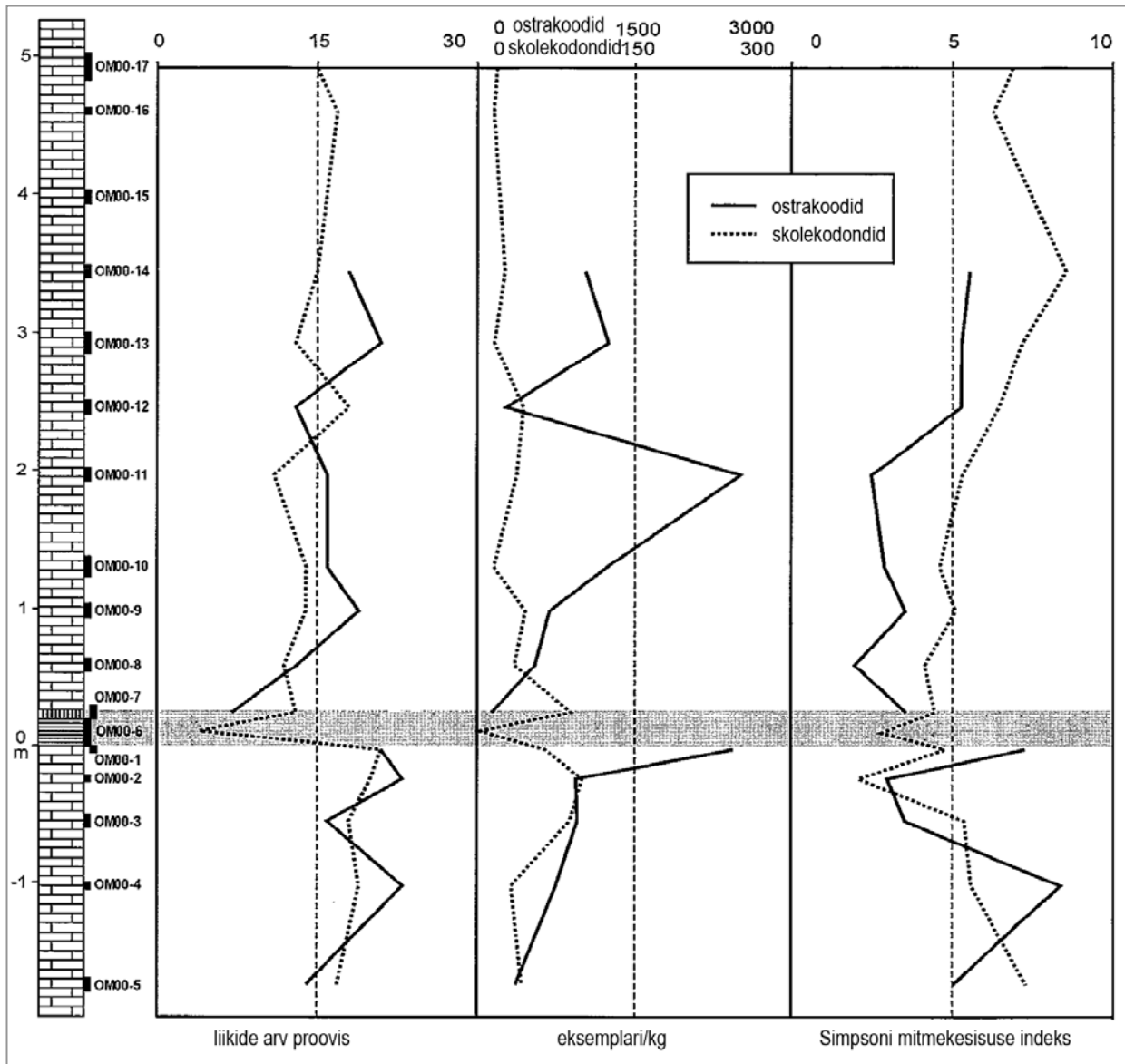
Kõigi viimaste kümnendite paleontoloogiliste uuringute puhul saab esile tõsta kaht olulist eripära, mis neid vanematest uuringutest selgelt eristavad. Esiteks, kui vanemad uuringud keskendusid pigem kohalike leidude kirjeldamisele ja regionaalset laadi üldistustele, siis viimase aja tööde geograafiline ja stratigraafiline haare on järsult laienenud. Üha rohkem kohtame üldistusi globaalses mastaabis. Stratigraafilise haare laienemise heaks näiteks on O. Vinni uuringud karbonaatse kojaga/kestaga problemaatiliste kivististe gruppide toese mikrostruktuuri ja gruppide bioloogilise olemuse selgitamisel, mis geoloogilise vanuse mõttes katavad praktiliselt kogu Fanerozoikumi. Teiseks eripäraks on asjaolu, et taksonoomilis-paleobioloogiliste uuringute kõrval on üha olulisemale kohale tõusmas elurikkuse küsimused, mineviku elustiku arengu varjatud seaduspärade ja mustrite uurimine. Need tööd kujutavad endast klassikaliste J. Sepkoski ja tema uurimisgrupi poolt alustatud globaalse biodiversiteedi üldistavate uuringute arendusi, kuid võimaldavad samas piisava detailisuse korral analüüsida ka üsna lokaalsete mineviku keskkonnasündmuste mõju elustikule (vt joonis 4).

Süstemaatika ja paleobioloogia valdkonna uuringute kõrval on viimastel kümnenditel tehtud olulisi samme ka fosfaatse biomineralisatsiooni uuringute vallas. Huvitavaks ning oluliseks tulemuseks on kahe diskreetse apatiidi faasi, bioapatiidi ja metasomaatilise apatiidi koosinemise kindlakstegemine linguliformsete brahhiopoodide kojamaterjalis (J. Nemliheri doktoritöö 1999).

Paleontoloogia ja sellega seotud Vara-Paleosoikumi geoloogia vallas olid kuni XX sajandi viimase kümnendini olulisemate saavutuste hulgas väljapaistvad uurimused Ordoviitsiumi ja Siluri geoloogiast ja stratigraafiast (Männil 1966; Rõõmusoks 1970; Kaljo 1970; Põlma 1982 jne) ning nendel uuringutel põhinevad kontseptuaalsed arendused (öko- ja sündmusstratigraafia käsitlused, kvantitatiivne stratigraafia), mis löid aluse



Joonis 3.
 Kitiinikud Ordoviitsiumi Lasnamäe lademest Pakri poolsaarelt, Tallina Tehnikaülikooli Geoloogia Insti-
 tuudi kolleksioonist. Fotod: J. Nõlvak. Skaala 100 µm.



Joonis 4.

Ostrakoodide ja skolekodontide esinemissagedus, liikide arv ja mitmekesisus Haljala ja Keila lademe piirikihtides (Hints jt 2004). Halliga märgitud intervall markeerib gigantse vulkaanipurske tulemusena tekkinud vulkaanilise tuha vahekihti kivimites, kõverad kajastavad vulkaanipurske mõju elustiku hulga ja mitmekesisusele.

laiaulatuslikule rahvusvahelisele koostööle ja pälvitud tunnustust nii kodus kui välismaal. Kõigi loetletud uuringute tulemusena on valminud ja arene-

nud Eesti aluspõhjakiivimite stratigraafilised skeemid, mis moodustasid geoloogilise kaardistamise tugimaterjali ja said aluseks ka rakendusuuringutele.

EESTI OMA LAGERSTÄTTE

Terviklikes ülevaadetes Eel-Kambriumi ja Vara-Paleosoikumi kivististe leviku kohta on tavaliselt vanade ökosüsteemide primaarproduktiooni allikatele pühendatud suhteliselt vähe tähelepanu, ehkki on selge, et tegelikkuses pidi selle rühma organismide roll olema ülioluline ning levik väga lai. Peamiselt annavad kunagisest rikkalikust vetikafloorast tunnistust akritarhidenatuntud mikro-fossiilid (mida üldiselt peetakse planktiliste vetikate tsüstideks), ning osa lubjakivides sisalduvast purdmaterjalist. Viimane on moodustunud tänu nn lubivetikatele, kelle rakuseintesse ladestus nende eluajal ohtralt kaltsiumkarbonaati. Selline “vetikaskelettidest” moodustunud purdmaterjal võib teatud juhtudel moodustada märkimisväärse või isegi valdava osa lubjakivide põhimassist, kuid (paleo)bioloogilises mõttes on see materjal äärmiselt väheütlej ja taksonoomilisest küljest vaene (vt Kõrts, Mark-Kurik 1997). Tunduvalt harvem võib fossiilide seas leida terveid kivistunud vetikataluseid (või kivistisi, mida me nendeks peame). Nende levik on hõre, leiud on kontsentreerunud vaid harvadele tasemetele ning tihtipeale on nad oluliste tunnuste puudumise tõttu muutunud sellisteks taksonoomilisteks “problemaatikumideks”, mille puhul vaieldakse mõnikord isegi nende kuuluvuse üle taime- või loomariiki (Nitecki jt 1999, 2004; Riding 2004).

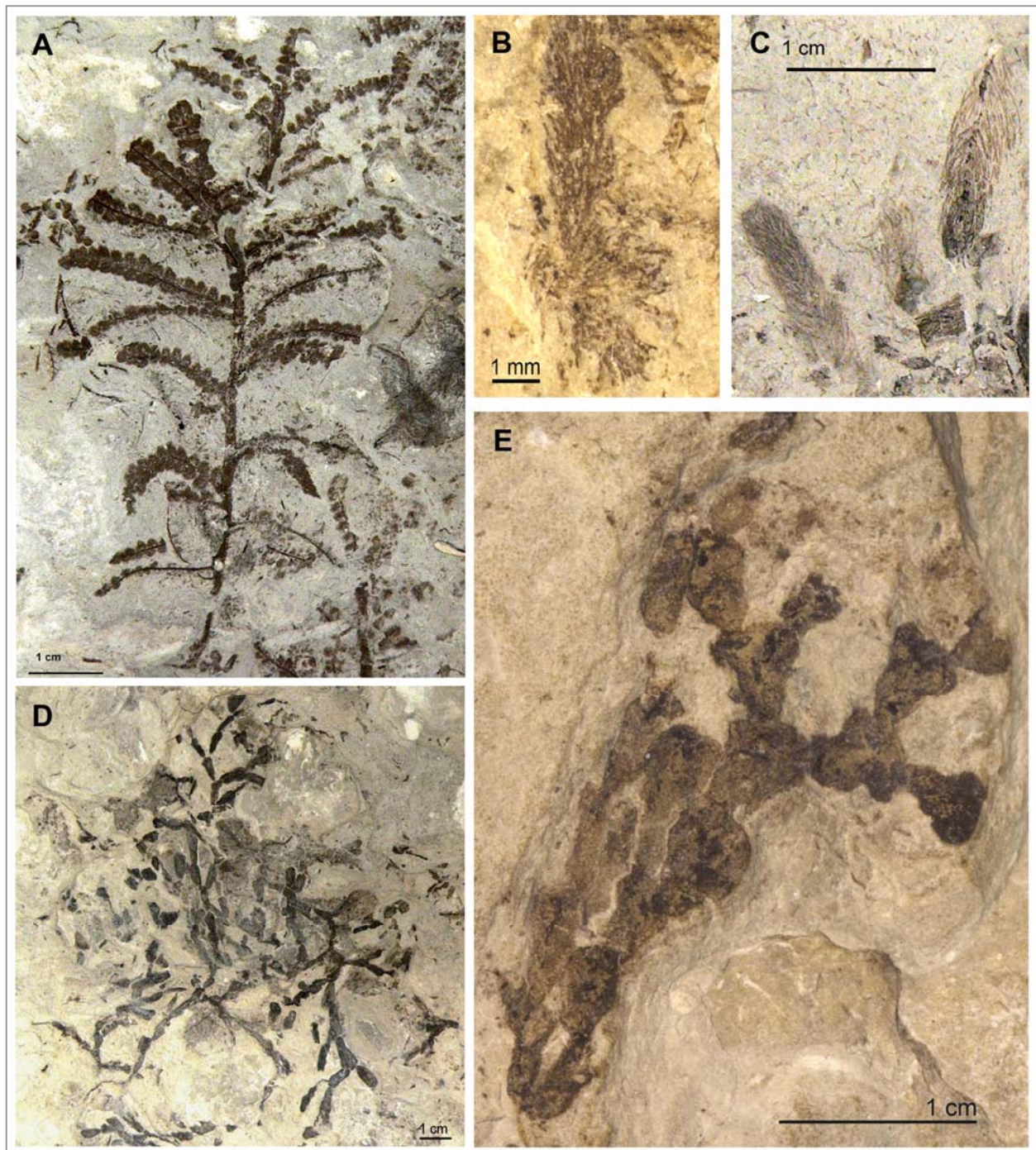
2006. aastal avastas geoloog Tõnu Pani Kesk-Eestis Kalana küla lähedal Otissaare paemurrus tõelise paleontoloogilise unikumi. Ligikaudu 430 miljoni aasta vanuste Siluri lubjakivikihtide vahel tulid päevavalgele ainulaadsed vetikafossiilid (joonis 5). Need fossiilid pole säilinud mitte tänu tugevale lubiskeletile, mida neil tõenäoliselt pole kunagi olnudki, vaid on fossiliseerunud mustade või mustjaspruunide söestunud kelmetena, millel on isegi palja silmaga võimalik eristada rikkalikult detaile ning mis kõige enam meenutavad suure hoolega valmistatud herbaariumi (Tinn jt 2009).

Kalana vetikate leiukoht mahub rahvusvaheliselt tuntud mõiste “lagerstätte” alla. See mõiste tähistab ainulaadseid fossiilileiukohti, õigemini unikaalseid mattumispaiku, mis kõigi geoloogia sea-

duspärasuste kiuste on kivististena säilitanud ilma tugeva skeletita organismide pehmete kudede jälgendeid ja materjali. Sellised leiukohad on kui aken minevikku, mis paleontoloogilise informatiivsuse mõttes kaaluvad üles sadu ja tuhandeid tavamaterjali leiukohti. Maailmas tuntud LAGERSTÄTTE’de arv on üldse vaid mõnikümmend ja päris täpset ja lõplikku loetelu on ilmselt raske anda, kuid Kalana vetikafloora on kindlasti oma ainulaadsuse, eksemplaride rohkuse, mitmekesisuse ja erakordse säilivuse tõttu väärt kuuluma sellesse nimestikku.

Leiukoha materjali uuringud Tartu Ülikoolis alles jätkuvad, kuid isegi praeguses uuringute algstaadiumis võib väita, et Kalana leiukoht liigitub maailma rikkalikemate vetika- *lagerstätte*’de hulka. Esialgsete andmete järgi klassifitseeruvad sealsed vetikafossiilid rohe- (Chlorophyta) ja punavetikate (Rhodophyta) hulka ning liikide koguarv ulatub üle kümne. See näitaja on võrreldav kogu maailma senituntud lubistumata vetikate liikide hulgaga Siluri ajastul. Nimelt on seni kogu maailmast üldse kirjeldatud vaid viisteist nn tallofüütsete vetikate liiki (LoDuca, Brett 1997; LoDuca jt 2003, 2011). Tänu materjali erakordselt heale säilivusele on mitmel Kalanas leitud liigil fossiilsena säilinud ka paljunemisstruktuurid – sporangiumid ja/või gametangiumid, mis võivad viidata vetika täpsemale süstemaatilisele asendile.

Enamik Kalana vetikafossiilidest jääb suurusjärku paar kuni 7 cm. Paradoksaalsel kombel kuuluvad suurimad senileitud vetikatest – kuni 10 cm läbimõõduga mitmeharulised “tallusepuhmad” – hiiglaslikele ainuraksetele, rohevetikatele seltsist *Dasycladales*. Tänapäeval moodustavad need keeruka morfoloogiaga vetikad suhteliselt tagasihoidliku arvukusega rühma, kes asustab peamiselt troopilisi madalmeresid, kuid keda tema pika geoloogilise ajaloo tõttu võiks nimetada “elavateks fossiilideks” (Berger, Kaeffer 1992). Dasüklaadide seltsi kuuluv perekond *Cymopolia* on tänapäeval esindatud vaid kahe liigiga, kuid üks neist – *C. barbata* – ei erine oma suuruse, väliste tunnuste ning isegi gametangiumide paiknemise poolest oluliselt oma Siluri-vanuselisest eelkäijast (joonis 5, E),



Joonis 5.

Kalana lagerstätte vetikafossiilid. A - *Leveillites hartnageli* Foerste, 1923; TUG 1269-1; B - *Medusa-egraptus* sp. TUG 1269-4; C - *Chaetocladus* sp. TUG 1269-5; D - *Cymopolia* ? sp. TUG 1269-9; E - *Cymopolia* ? sp. TUG 1269-10. TUG - Tartu Ülikooli Loodusmuuseumi kollektsoon. Fotod: O. Tinn.

olles sel moel näiteks erakordselt pikast evolutsioonilisest paigalseisust ehk *stasis*'est.

Eksemplaride arvu poolest on Kalanas kõige massilisemalt esindatud tõenäoliselt punavetikate hulka kuuluv *Leveillites hartnageli* (joonis 5, A), kelle kivistisi on varem kirjeldatud Põhja-Ameerika samuti Siluri-ealistest, kuid Kalana omadest veidi noorematest kihtidest (Foerste 1923). Rikkalikud ning kohati kolmemõõtmeliste tallustena säilinud *L. hartnageli* floora leiud pakkusid ka ühe ootamatu üllatuse. Nimelt oli varem Eesti puursüdami-kest sarnast materjali kirjeldatud kui ebaharilikke graptoliite, ürgkeelikloomade hulka kuuluvaid loomorganisme (Obut, Rytzk 1958; Obut 1960). Nende originaaleksemplaride võrdlemine Kalanast hiljuti leitud *L. hartnageli* fossiilidega aitas lõpuks selgitada, et kahtlejal (Bulman 1970; Mierzejewski 1991) oli õigus – tegemist polnud mitte selgrootute loomade hulka kuuluvate veidravõitu graptoliitide, vaid hoopis vetikafossiilidega. Juhatum ise aga illustreerib suurepäraselt, mismoodi väga oluline ja kaalukas osa vanast ökosüsteemist võib uurimisel jääda täielikult kajastamata.

Suure tõenäosusega on Maa atmosfääris leiduv hapnik valdavalt toodetud fotosünteesivate organismide poolt. Suurima panuse sellesse annavad ka tänapäeval meredes ja ookeanides elavad autotroofid – tsüanobakterid – ning mitmekesine vetikafloora. Eel-Kambriumis ja Vara-Paleosoikumis, kui maismaataimestik oli alles kujunemisejärgus, oli madalmeresid asustava vetikafloora roll Maa atmosfääri ning ökosüsteemide kujundajana ilmselt veelgi olulisem. Kalana leidude põhjaliku uurimine aitab luua senisest parema ettekujutuse sellest Paleosoikumi ökosüsteemi osast, mis ka vilunud vaatleja silmale jääb enamasti varjatuks. Ehkki nende leidude paleobioloogilise ja evolutsioonilise tähtsuse väljaselgitamine on pikaajaline protsess, on vaieldamatult tegemist globaalset huvi pälviva materjaliga.

“AJARAAMIDE” ARENG VIIMASTEL KÜMNENDITEL
Kivististe kasutamine kivimite vanuse määramisel seostub enamasti erialase mõistega BIOSTRATI-

GRAAFIA. Biostratigraafia kui meetod ehk lihtsus-
tatult “paleontoloogiline ajaarvamine” põhineb organismide evolutsioonil, mis on pidev ja pöördumatu. Sellest tulenevalt kajastavad igas kivimikihis esinevad kivistised teatud kindlat, kordumatut etappi planeedi biosfääri arengus. Kihiomase kivististe kompleksi alusel on võimalik koostiselt ja välimuselt sarnaseid, kuid erineva vanusega kihte selgelt eristada. Rahvusvahelise geokronoloogilise tabeli üksused kujutavad endast enamasti just sellisel moel, biostratigraafilisel printsübil piiritletud kihindeid. Mingi geokronoloogilise skaala üksuse kohaldamine teatud kindla piirkonna geoloogilise ehituse kirjeldamisel eeldab kihtides esinevate kivististe leviku analüüsimist ja andmete võrdlemist vastava üksuse tüüpläbilõikega, nn STRATOTÜÜBIGA.

Ehkki Eesti paleontoloogid on geoloogilise kaardistamise aluseks olevate stratigraafiliste skeemide väljatöötamisse olnud kaasatud juba 1950ndatest aastatest peale, ei ole muutused stratigraafia vallas arvatavasti olnud iial varem nii tormilised kui viimase kahekümne aasta vältel.

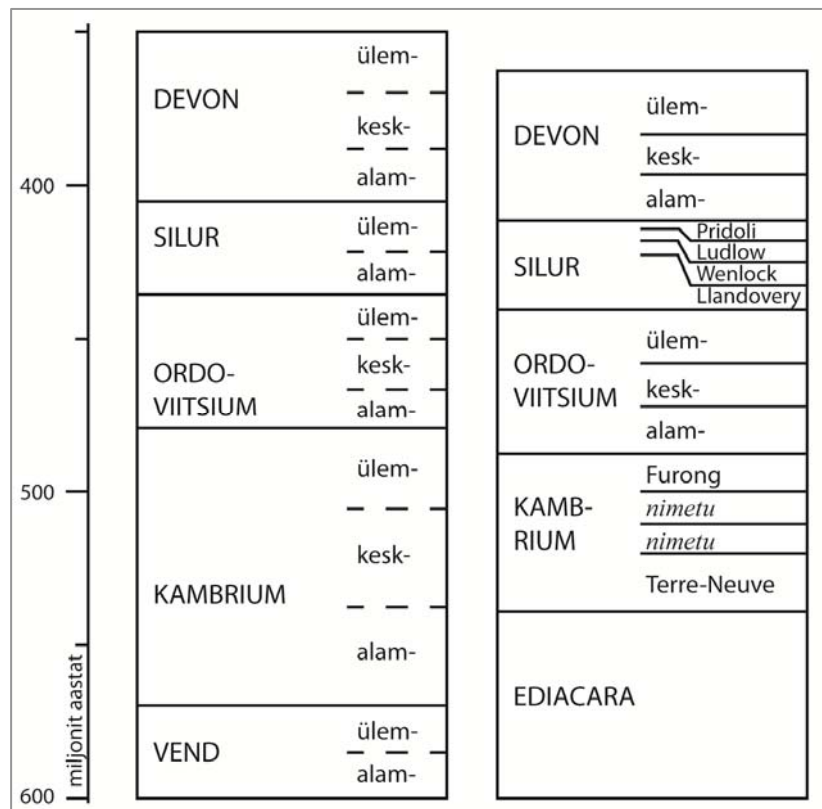
Seoses poliitiliste muutustega 1980.–1990. aastate vahetusel avanes Eesti geoloogidel võimalus kujundada oma stratigraafiliste uuringute ja rakendustegevuse praktika ümber selliselt, et need sobituksid senisest paremini rahvusvahelise praktikaga (Hedberg 1976; Salvador 1994). See muutus langes ajalisel kokku momendiga, mil rahvusvahelise geokronoloogia standardiseerimine hakkas oluliselt mõjustama rahvusvahelise geokronoloogilise tabeli sisu ja vormi, kus viimase kahekümne aasta vältel on muutused olnud lausa kiired. Muutused rahvusvaheliste üksuste nomenklatuuris on paratamatult nõudnud nii teadustöö kui ka praktilisrakenduslike uuringute aluseks olevate stratigraafiliste korrelatsiooniskemide peapidevat muutmist viimastel aastatel. Olulisematest muutustest võiks siinkohal nimetada Ediacara ladestu kontseptsiooni rakendamist Eesti stratigraafias senise Vendi kompleksi asemel, Ordoviitiumi ja Siluri ladestute alumiste piiride ja siseliigestuse muutusi ning Kambriumi ladestu alles kujuneva uudse, neljaosalise sisejaotuse järk-jär-

gulist rakendamist. Rahvusvaheliste üksuste sisu ja piiride muutumisega on Eestis mõnel juhul kaasas käinud muutused lademet nimetustes ja arvus. Täna oleme olukorras, kus eestikeelses teatme- ja aimekirjanduses ei olegi kõigi punktide kaasaegne stratigraafiline liigestus kättesaadav. Muudatuste sisust ja ulatusest annab ülevaate lisatud joonis 6, mis võrdleb tänaste globaalsete stratigraafiliste üksuste suhteid 1995 aastal avaldatud koguteose Eesti Loodus andmetega.

Rahvusvaheliste üksuste “leidmise” kõrval on biostratigraafiliste tööde teiseks oluliseks eesmärgiks kivimkehade omavaheliste ealis-ruumiliste suhete kindlaksmääramine ehk geoloogiliste läbilõigete korreleerimine. Esmapilgul triviaalsena tunduv ülesanne muutub vahel ootamatult keeruliseks, näiteks siis, kui tegemist on kivimite suure muutlikkusega või, nagu Eestiski tavaline, paksu pinna-

kattega. Eesti aluspõhjakevimeite uurimine on enamasti võimalik vaid kivimeisse puurides ning kahes või enamas puuraugus registreeritud kihijärgnevusi võrreldes. Selliste ülesannete lahendamist toetavad nn biotsonaalsed skeemid, teadaolevad kivististe järgnevuse “etalonid”, mida kasutades on võimalik otsustada kivimite vanuse üle. Nii on näiteks Siluri ladestu, mis on kujunenud 28 miljoni aasta vältel, liigestatud 14 ostrakooditsooniks (ostrakoodide liigilise koosseisu muutuste alusel äratuntavaks üksuseks), 23 graptoliiditsooniks või 30 kitiinikutsooniks (Nestor 1997). Ühe selgelt eristuva ajavahemiku pikkuseks kujuneks ostrakoodide puhul 2 miljonit aastat, graptoliitide puhul 1,22 miljonit aastat ja kitiinikute puhul 0,93 miljonit aastat. Radioaktiivsete isotoopide lagunemisel põhinevad vanusemääramise meetodid võimaldavad ligilähedaselt samasugust täpsust vaid ideaaltingimustel.

Joonis 6.
Koguteose Eesti Loodus (Viiding, 1995) stratigraafilise liigestuse ja kaasaegse geokronoloogilise tabeli (2009, www.stratigraphy.org) üksuste ajalis-mahulised suhted.



Viimase kümnendi teadusartiklites Eesti ja lähiümbruse geoloogia kohta on kihtide vanuse määramisel ja korreleerimisel sageli kasutatud kitiinikute levikul põhinevaid tsonaalseid skaalasisid, mis on andnud paljudele geoloogilistele uuringutele kindla kronoloogilise taustüsteemi. Näiteks Ordoviitsiumi ladestu on praktilise dateerimise eesmärgil liigendatud suureks arvuks üksusteks (vt joonis 7), mida on võimalik identifitseerida kindlate lühikese eksisteerimisega ja laialdase geograafilise levikuga kitiinikuliikide esinemise järgi. Kitiinikute tsoonide tiheduse varieerumine joonisel tuleneb osaliselt uuringute erinevast detailsusest. Näiteks on põhjalikult uuritud sündmusi Ordoviitsiumi ja Siluri piirikihtides ning seetõttu on neis kihtides biotsone ja alamtsoone eraldatud suhteliselt suurema tihedusega. Teatud mõttes on see detailsus siiski näiline – kuna suure vanusega ja aja jooksul erineval määral tihenunud kihtide ladestumise kiiruse hindamine ei ole meile tänapäeval meetodiliselt jõukohane, siis ei pruugi joonisel näidatud üksuste “tihedus” ja “detailsus” tingimata peegeldada ajaarvamise väga suurt täpsust. Ent praktiliste ülesannete lahendamisele aitab kõrge detailsusega liigestusstandard ehk “skaala” kindlasti kaasa. Erinevate kivistisegruppide levikul põhinevate skaalade paralleelne kasutamine võimaldab seda täpsust veelgi tõsta, sest iga konkreetse kihikompleksi uurimisel ei pruugi üks ja seesama kivististe grupp alati anda parimaid tulemusi. Kitiinikuliikide leviku rakendamine on võimalik ka laiemalt kui ainult meie piirkonna geoloogilistes uuringutes, sest hoolimata mõningast ebaselgusest kivististe päritolu suhtes kuulusid need organismid suure tõenäosusega Paleosoikumi merede planktoni hulka. Võrreldes üksteisest kaugel paiknevate piirkondade, erinevate paleokontinentide kitiinikujärgnevusi on võimalik leida nende vahel teatud sarnasusi, ehkki korrelatsioonide detailsus erinevate kontinentide vahel on oluliselt väiksem kui Läänemere regiooni uurimisel.

PALEOKESKKONNA UURINGUD

Suur osa paleontoloogia vallas tehtavast on Eestis viimase paarikümne aasta jooksul olnud seotud

paleokeskkonna uuringutega. Tähelepanu all on olnud biogeograafia, kliimamuutused, muutused ainerings ja okeanograafilises režiimis. Osa neist uuringutest seostub isotoopgeokeemia valdkonnaga, kuid üha süvenevaks trendiks on sisukamate ja täpsemate tulemuste saavutamise nimel paleontoloogiliste ja isotoopgeokeemiliste uuringute kombineerimine. Samavõrd oluline on traditsiooniline integratsioon paleontoloogiliste ja sedimentoloogiliste uuringute vahel, ehkki see traditsioon on märgatavalt vanem.

Paleosoikumi elukeskkond erines tänapäevasest väga olulisel määral. Ediacara ja Kambriumi ajastul oli maismaa veel asustamata ning selle järkjärguline asustamine organismide poolt hakkas märgatavaks muutuma alles Siluri ajastu teisel poolel. Tõenäoliselt oli ajavahemikul Kambriumi Devonini enamus ajast tegemist nn kasvuhooneperioodiga, mil polaaraladel liustikke ei moodustunud, kliima oli suhteliselt soojem, madalate ja kõrgete laiuskraadide vahelised kliimakontrastid arvatavasti väiksemad. Atmosfääris hapnikusisaldus oli tänaste näitajatega võrreldes madalam, süsihappegaasisisaldus mitmekuni paljukordselt kõrgem. Ookeani tsirkulatsioon oli enamuse ajast pärsitud, tõenäoliselt osales ookeanivee ringluses vaid 300–400-meetrine pindmine veekiht, mille inerts väliste mõjutuste suhtes pidi olema oluliselt väiksem kui tänapäeval planeeti katval ookeanil, kus tsirkulatsioonisüsteemis osaleb kogu kilomeetritesügavune veemass.

Hoolimata kasvuhoonetingimuste valdamisest oli kõnealune ajavahemik siiski ootamatult dünaamiline. See ilmneb siis, kui süveneda pisut Ordoviitsiumi ja Siluri ajastu vahetusel toimunud sündmuste geoloogilistesse kajastustesse. Nimelt oli juba pikka aega teada, et Eestis, nagu ka paljudes teistes maailma piirkondades, seostub Ordoviitsiumi ajastu lõpp elustiku väga ulatusliku väljasuremisega, mida on kajastanud paljud Eesti ja naaberlade paleontoloogia küsimusi käsitlevad tööd (vt näiteks Kaljo jt 2011 ja joonis 8) ning mida tänapäeval loetakse viimase poole miljardi aasta viie suurima väljasuremise hulka. See väljasuremine on paljude uuringute tulemusena vaieldamatult

Joonis 7.

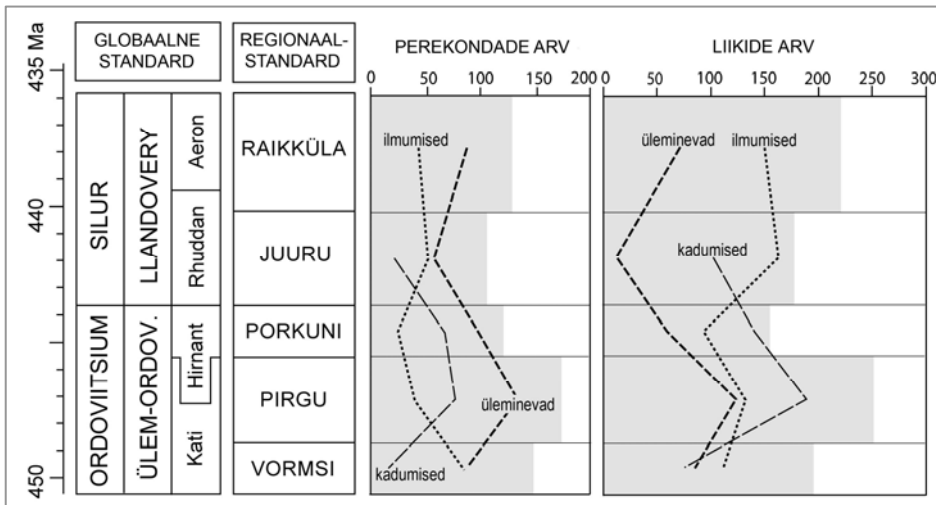
Kitiinikute tsoonid Läänemere regiooni Ordoviitsiumis (Nõlvak jt 2007 järgi).

Lühendid: ST. - standard;
LAD. - ladestu; L-K - lades-
tik; C – Kambrium; S - Silur.

GLOBAALNE ST.			REGIONAALNE ST.			KITIINIKUTSOONID				
LAD.	L-K	LADE	LAD.	L-K	LADE	TSOON	ALAMTSOON			
S					Juuru					
					Porkuni	F _{II}	<i>Conochitina scabra</i>			
					Pirgu	F _{IC}	<i>Spinachitina taugourdeai</i>			
							<i>Belonechitina gamachiana</i>			
							<i>Tanuchitina antcostiensis</i>			
							<i>Conochitina rugata</i>			
					Vormsi	F _{Ib}	<i>Tanuchitina bergstroemi</i>	Acanthochitina barbata		
							Nabala	F _{Ia}	<i>Fungochitina spinifera</i>	Armoricochitina reticulifera
					Rakvere	E				Cyathochitina angusta
					Oandu	D _{III}				Ancyrochitina sp. n. 1
					Keila	D _{II}	<i>Spinachitina cervicornis</i>			
								Haljala	C _{III} -D _I	<i>Angochitina multiplex</i>
					<i>Belonechitina hirsuta</i>					
					<i>Lagenochitina dalbyensis</i>					
					<i>Armoricochitina granulifera</i>					
Kukuruse	C _{II}	<i>Laufeldochitina stentor</i>	Eisenackitina rhenana							
			Uhaku	C _{IC}	Upper Conochitina tuberculata					
Lasnamäe	C _{Ib}	Lower Conochitina tuberculata								
		Aseri			C _{Ia}	<i>Conochitina clavaherculi</i>				
Kunda	B _{III}		<i>Cyathochitina regnelli</i>	<i>Cyathochitina sebyensis</i>						
		Volhovi		B _{II}						
					Billingeni	B _{Ib}	<i>Conochitina cucumis</i>			
		Hunnebergi		B _{Ia}			<i>Cyathochitina primitiva</i>			
Varangu	A _{III}		<i>Lagenochitina destombesi</i>							
		Pakerordi		A _{II}						

seostatav Ordoviitsiumi lõpul aset leidnud lühiajalise mandrijäätmisega, mille põhiparameetrid olid hiljuti aset leidnud Kvaternaari jätumise

omadele ootamatult lähedased: jätumiseepisood oli jää laialdasest levikust hoolimata lühike (väga ligikaudselt hinnates miljon aastat), ookeanivee ta-



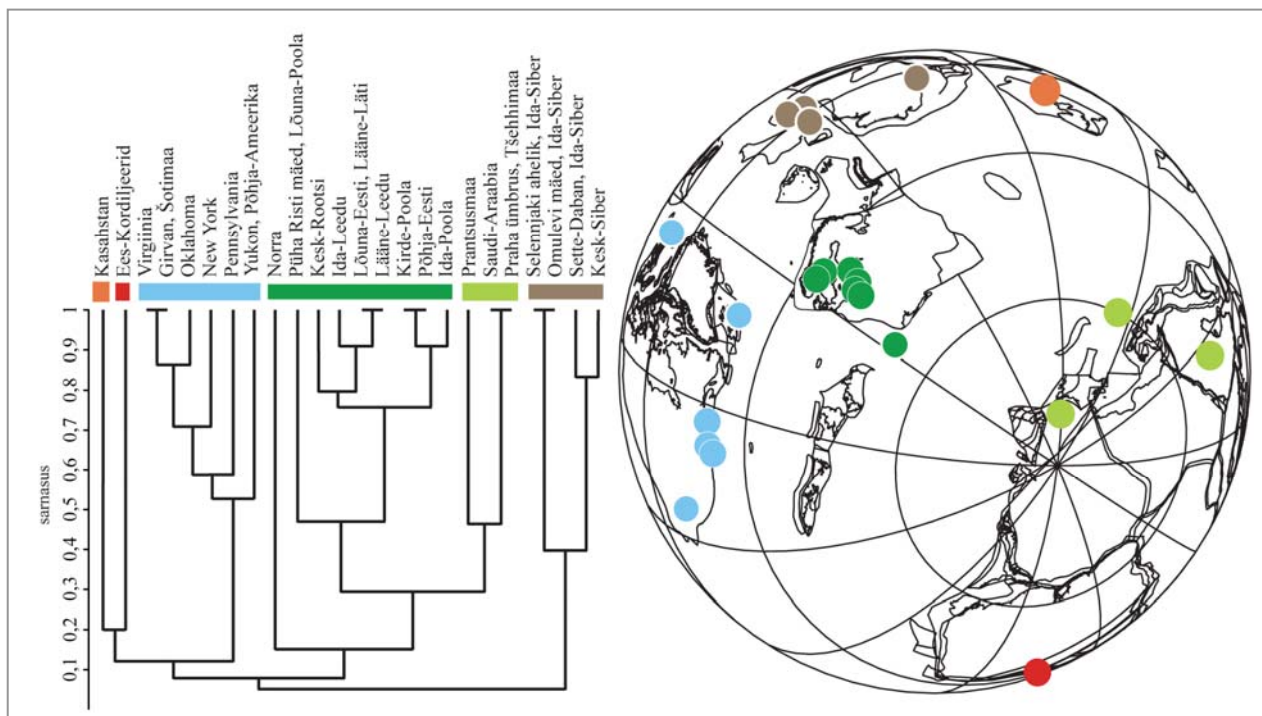
Joonis 8. Bioloogilise kriisi ilmingud Ordoviitsiumi ja Siluri piirikihtides (Kaljo jt 2011 järgi). Kriisi väljenduseks on liikide kadumiste arvu kasv Pirgu ja Porkuni lademes ning Porkuni lademest pärinevate üleminevate liikide väike arv Juuru lademes.

seme ligikaudne alanemine jääkilbi moodustumise tõttu 50–100 m, ookeani keskmise temperatuuri langus suurusjärgus ca 10 °C (Brenchley 2004). Ehkki jäätumiste põhjused ja mõjud võisid teatud määral erineda, on selge, et võimalus neid jäätumisi võrrelda, st kasutada täienevaid teadmisi ammuse jäätumise kajastustest tänaste keskkonnamuutuste interpreteerimiseks, tundub ahvatlev ja innustab selles suunas töötama. Kuigi viimaste aastate teadustöodes on välja toodud argumente pikemaajalise jahenemise kasuks (nt Vandembroucke jt 2010), ei muuda see olematuks ulatuslikku jäätumist ja väga sügavat bioloogilist kriisi Ordoviitsiumi ja Siluri ajastu vahetusel. Eesti paleontoloogid on paleokeskkonna ja paleokliima uuringutesse panustanud juba aastakümneid, lülitades sellega seoses erinevatesse rahvusvahelistesse projektidesse (IGCP 410 *The Great Ordovician Biodiversification Event: Implications for Global Correlation and Resources* 1997–2002, IGCP 503 *Ordovician Palaeogeography and Palaeoclimate* 2004–2008 ning äsja käivitunud IGCP 591 *The Early to Middle Paleozoic Revolution*). Projektid hõlmavad erinevate organismirühmade reaktsiooni ulatust suurtele keskkonnasündmustele, väljasuremise dünaamika detailset analüüsi ning eelnevatega seotud okeanograafiliste muutuste ning aineriinge häiringute

uurimist. Nendes töödes on erinevatel aegadel olnud kaasatud vist küll enamasti Eesti Ordoviitsiumi ja Siluri uurimisega tegelevaid paleontolooge (nt Brenchley jt 1994, 2003; Kaljo jt 2008, 2011; Meidla 2007; Hints jt 2010).

PALEOGEOGRAAFILISED MUUTUSED

Paleokeskkonna uuringute üheks osaks on ka mineviku geograafia rekonstrueerimine. Laamtektoonilise protsessi otseseks väljenduseks on geoloogilise aja jooksul muutuv geograafia, mandrite ja ookeanide asukohta ja konfiguratsiooni muutused, mille rekonstrueerimiseks kasutatakse erinevate meetodite kombinatsiooni. Laialt rakendatavate geofüüsikaliste meetodite ning indikaatormineraalide ja -kivimite kasutamise kõrval on oluliseks teabeallikaks biogeograafiline analüüs. Geofüüsikaliste meetoditega määratakse kindlaks mingi geoloogilise struktuuri paleolaiuskraad ning selle teabe täiendamiseks ja kontrollimiseks kasutatakse indikaatormineraalide ja -kivimite levikust tulenevaid viiteid piirkonna paleokliimale. Samal laiuskraadil paiknevate alade vahelise kauguse hindamiseks on aga suhteliselt vähe võimalusi, enam kasutatavaks neist on erinevate piirkondlike faunade koosseisu erinevuste analüüs, interpreteerides erinevusi võimalike migratsioonibarjääride ja aladevahelise kauguse kontekstis.



Joonis 9.

Fossilsete ostrakoodide biogeograafia Hilis-Ordoviitsiumi algul kajastab paleokontinentide isoleeritust (Meidla jt trükis järgi). Värvilegend markeerib suuremate paleokontinentide materjali: oranž - Kasahstan, sinine - Laurentia, tumeroheline - Gondwana, heleroheline ja punane - Gondwana, pruun - Siber.

2010. aastal esitati avaldamiseks Ordoviitsiumi karpvähiliste (ostrakoodide) biogeograafia piloot-uuringu tulemused (Meidla jt trükis). Selle töö aluseks oli varajase Hilis-Ordoviitsiumi veerandsaja erineva geograafilise piirkonna fauna koosseisu statistiline analüüs. Kasutatud alusmaterjali hulgas oli nii avaldatud levikuandmeid kui ka originaalseid, selleks otstarbeks kogutud andmeid kogu maailmast, alates Põhja- ja Lõuna-Ameerikast kuni Euroopa, Kesk-Aasia, Araabia poolsaare ja Siberini.

Matemaatilise analüüsi tulemustest ilmnes leiu-kohtade grupeerumine viide suuremasse biogeograafilisse regiooni (joonis 9). Ordoviitsiumi ajastu paleogeograafilisele rekonstruktsioonile kantuna peegeldab selline jaotus väga selgelt hästi tuntud tõenäolist paleogeograafilist olukorda, mille

suuremad kontinendid on Baltica (töös esindatud Läänemere ümbruse ja Kirde-Poolaga), Laurentia (Põhja-Ameerika), Siber, Kasahstan ja Gondwana (mille moodustavad suured Lõuna-Euroopa, Aasia ja Aafrika piirkonnad, mis antud uuringus olid esindatud Austria Karni Alpide, Tšehhi Vabariigi ja Araabia poolsaarega). Esmapilgul näib tulemus üldiselt kordavat varem teada olnut. Siiski kerkib siin küsimusi, millele ei ole joonisel esitatud üldtuntud, väga laialdaselt kasutatava rekonstruktsiooni baasil võimalik üheselt vastata. Näiteks ilmneb, et Siberi paleokontinendi fauna erineb tunduvalt kõigist teistest madalatel laiuskraadidel levivatest faunadest. Siberi paleogeograafilise asendi põhjal võiks pigem eeldada madalate laiuskraadide faunade suuremat segunemist lähestikku paiknevate paleokontinentide piires, ent mingil põhjusel näib Siberi fauna olevat säilitanud oma

eripära ja isoleerituse. Teiseks huvitavaks fenomeniks on Baltica ja Gondwana faunade suhteliselt suur sarnasus, mis ei ole kooskõlas nende paleokontinentide suure vahekaugusega – pole selge, miks see nii on. Meie tulemustest neile küsimustele otsesest vastust ei leiagi, kuid sedalaadi vastuoludele osutamine võib saada aluseks uute rekonstruktsioonide väljatöötamisele, mis aitavad senisest paremini mõista kliima ja elustiku arengu seaduspärasusi geoloogilises minevikus.

RAKENDUSLIKUD ASPEKTID

Ehkki esmapilgul võib paleontoloogiline alusuuring näida kitsalt akadeemilise harrastusena, tuleb siiski rõhutada, et paleontoloogilised uuringud ja nende teaduslikud rakendused avaldavad otsest ja vahetut mõju rakenduslikule geoloogilisele tegevusele ja mõjustavad majandustegevust otsesel või kaudsel moel. Paljude aastakümnete vältel stratigraafiliste skeemide arendamisse panustanud üksikuurimused on tänaseks kristalliseerunud tervikuks geoloogilise digitaalkaardistamise standardiseeritud legendis, mis on aluseks majandustegevuse planeerimiseks kasutatavate geoloogiliste kaartide koostamisel. See tulem on leidnud ka rahvusvahelise väljundi, meie geoloogilise kaardistamise ja stratigraafilise korrelatsiooni alased saavutused on leidnud rakenduse Rahvusvahelise Planeet Maa Aasta ürituste raames käivitunud paljude riikide geoloogiateenistuste ühisprojektis, maailma geoloogilise digitaalkaardi andmebaasi loomise projektis (<http://www.onegeology.org/>) OneGeology. Eriti aktuaalseks teoreetiliste uuringute rakendamise näiteks on seegi, et Eesti geoloogide rahvusvahelist tunnustust pälvinud põlevkivialane kogemus, mida on aidanud kujundada ka paleontoloogide panus Eesti põlevkivi tekketingimuste ja päritolu selgitamisse, pälvib täna laialt tutvustatud rahvusvahelist tähelepanu ja rakedust.

TULEVIKUVAADE

Geoloogia on ja jääb regionaalteaduseks selles mõttes, et regionaalsed uuringud on siin jätkuvalt

olulise tähtsusega. Kui näiteks keemia või molekulaarbioloogia valdkonna projekte oleks võimalik edukalt ellu viia paljudes erinevates laborites, erinevas riikides ja erinevatel kontinentidel, siis geoloogiline alusuuring mis tahes konkreetsetes piirkonnas ei ole asendatav samalaadse uuringuga kusagil mujal. Sama kehtib ka paleontoloogiliste uuringute kohta, mis moodustavad lahutamatu osa geoloogiast. Paleontoloogia kujutab endast globaalset protsessi, milles uue kvaliteedi saavutamine põhineb regionaalsete uuringute käigus talletatud empiirilise andmestiku süstematiseerimisel. Üksiktulemus väärtustatakse alles erinevate tulemuste integreerimisel ning sel moel kujuneb alus uutele fundamentaalsetele seisukohtadele.

Eesti on klassikaline Alam-Paleosoikumi maa. Looduslikud eeldused seavad meile rahvusvahelise kohustuse vahendada oma regiooni uuringute tulemusi globaalsetesse üldistustesse.

TÄNUAVALDUSED

Autorite siiras tänu kuulub Viive Viirale, Olle Hintsile ja Ivo Paalitsale, kes võimaldasid lahkelt oma fotode kasutamist käesoleva artikli illustreerimiseks. Oleme tänulikud Gennadi Baranovile abi eest fototahvlite vormistamisel.

VIITED

Berger, S., Kaefer, M. J. 1992. *Dasycladales. An Illustrated Monograph of a Fascinating Algal Order.* Thieme Verlag, Stuttgart.

Brenchley, P. J. 2004. End Ordovician climate. Webby, B. D., Paris, F., Droser, M. L., Percival, I. G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event.* Columbia University Press, New York, 81-83.

Brenchley, P. J., Carden, G. A., Hints, L., Kaljo, D., Marshall, J. D., Martma, T., Meidla, T., Nõlvak, J. 2003. High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: Constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 115, 1, 89-104.

- Brenchley, P. J., Marshall, J. D., Carden, G. A. F., Robertson, D. B. R., Long, D. G. F., Meidla, T., Hints L., Anderson, T. F. 1994. Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived late Ordovician glaciation in a greenhouse period. *Geology*, 22, 295-298.
- Bulman, O. M. B. 1970. Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia. The Geological Society of America, Inc.; The University of Kansas Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- Foerste, A. F. 1923. Notes on Medinan, Niagaran, and Chester fossils. *Denison University Bull.*, 37-120.
- Grahn, Y., Nölvak, J. 2010. Swedish Ordovician Chitinozoa and biostratigraphy: a review and new data. *Palaeontographica Abt. B*, 283, 1-3, 5-71.
- Hedberg, H. D. (ed) 1976. International Stratigraphic Guide. A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology and Procedure. (International Subcommittee on Stratigraphic Classification, IUGS Commission on Stratigraphy). John Wiley & Sons, New York.
- Hints, O. 2000. Ordovician eunicid polychaetes of Estonia and surrounding areas: review of their distribution and diversification. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 113, 1-3, 41-55.
- Hints, O., Eriksson, M. 2007. Diversification and biogeography of scolecodont-bearing polychaetes in the Ordovician. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 254, 1-2, 95-114.
- Hints, L., Hints, O., Kaljo, D., Kiipli, T., Männik, P., Nölvak, J., Pärnaste, H. 2010. Hirnantian (latest Ordovician) bio- and chemostratigraphy of the Stirnas-18 core, western Latvia. *Estonian J. of Earth Sciences*, 59, 1, 1-24.
- Kaljo, D. (toim) 1970. Eesti Silur. Valgus, Tallinn.
- Kaljo, D., Hints, L., Hints, O., Männik, P., Martma, T., Nölvak, J. 2011. Katian prelude to the Hirnantian (Late Ordovician) mass extinction: a Baltic perspective. *Geol. J.*, 46, 1-14.
- Kaljo, D., Hints, L., Männik, P., Nölvak, J. 2008. The succession of Hirnantian events based on data from Baltica: brachiopods, chitinozoans, conodonts, and carbon isotopes. *Estonian J. of Earth Sciences*, 57, 4, 197-218.
- Kõrts, A., Mark-Kurik, E. 1997. Algae and vascular plants. Raukas, A., Teedumäe, A. (eds). *Geology and mineral resources of Estonia*. Estonian Academy Publ., Tallinn, 213-215.
- LoDuca, S. T., Brett, C. E. 1997. The *Medusaegraptus* epibole and lower Ludlovian Konservat-Lagerstätten of eastern North America. Brett, C. E. (ed). *Paleontological Events: Stratigraphic, Ecological, and Evolutionary Implications*. United States, Columbia University Press, New York, 369-405.
- LoDuca, S. T., Kluessendorf, J., Mikulic, D. G. 2003. A new noncalcified dasycladalean alga from the Silurian of Wisconsin. *J. Paleontol.*, 77, 1152-1158.
- LoDuca, S. T., Melchin, M. J., Verbruggen, H. 2011. Complex noncalcified macroalgae from the Silurian of Cornwallis Island, Arctic Canada. *J. Paleontol.*, 85, 111-121.
- Meidla, T. 1996. Late Ordovician Ostracodes of Estonia. Institute of Geology, Tallinn, Institute of Geology, University of Tartu. (*Fossilial Baltica*; 2).
- Meidla, T. 2007. Ostracods from the Upper Ordovician Borenshult fauna, Sweden. *GFF*, 129, 123-132.
- Meidla, T., Tinn, O., Salas, M. J., Williams, M., Siveter, D., Vandenbroucke, T. R. A., Sabbe, K. (trükis). Biogeographical patterns of Ordovician ostracods. Harper, D. A. T., Servais, T. (eds). *Early Palaeozoic Biogeography and Geography*. The Geological Society, Memoir.
- Mierzejewski, P. 1991. *Estoniocaulis* Obut et Rytzk, 1958 and *Rhadinograptus* Obut, 1960 are not graptolites. *Acta Palaeontol. Pol.*, 36, 77-81.
- Mõtus, M.-A. 2005. Silurian (Llandovery-Wenlock) Tabulate Corals of Baltoscandia: Taxonomy, Palaeoecology, Distribution. Tartu University

- Press, Tartu. (Dissertationes Geologicae Universitatis Tartuensis; 17).
- Männil, R. 1966. Evolution of the Baltic Basin During the Ordovician. Valgus, Tallinn.
- Männil, R. 1971. Distribution of selected Ordovician chitinozoan assemblages and species in Northern Europa and their stratigraphical evaluation. Colloque ordovicien-silurien. Mem. Bureau Rech. Geol. Minier., 73, 309-311.
- Nemliher, J. 1999. Mineralogy of Phanerozoic Skeletal and Sedimentary Apatites: An XRD Study. Tartu University Press, Tartu. (Dissertationes Geologicae Universitatis Tartuensis; 8).
- Nestor, H. 1997. Silurian. Raukas, A., Teedumäe, A. (eds). Geology and mineral resources of Estonia. Estonian Academy Publ., Tallinn.
- Nestor, V. 1994. Early Silurian Chitinozoans of Estonia and North Latvia. Estonian Academy Publ., Tallinn.
- Nitecki, M. H., Mutvei, H., Nitecki, D. V. 1999. Receptaculitids. A Phylogenetic Debate on a Problematic Fossil Taxon. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- Nitecki, M. H., Webby, B. D., Spjeldnaes, N., Zhen, Y. Y. 2004. Receptaculitids and algae. Webby, B. D., Paris, F., Droser, M. L., Percival, I. G. (eds). The Great Ordovician Biodiversification Event. Columbia University Press, New York.
- Nõlvak, J. 1972. Kukruse ja Idavere lademe piirikihtide iseloomustus Lipu puurprofiilis. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 61, 39-59.
- Nõlvak, J., Grahn, Y. 1993. Ordovician chitinozoan zones from Baltoscandia. Rev. Palaeobot. Palynol., 79, 245-269.
- Nõlvak, J., Hints, O., Männik, P., Pärnaste, H. 2007. Ordovician time scale in Estonia. Acta Palaeontol. Sinica, 46, 351-356.
- Obut, A. M. 1960. Correlation of some parts of Estonian Ordovician and Silurian deposits according to graptolites. Eesti NSV Geoloogia Instituudi Uurimused, 5, 143-158.
- Obut, A. M., Rytzk, G. V. 1958. Ordovician and Silurian Dendroidea of Estonia. Eesti NSV Geoloogia Instituudi Uurimused, 3, 125-144.
- Pander, C. H. 1830. Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches. St.-Petersbourg.
- Puura, I. 1996. Lingulate brachiopods and biostratigraphy of the Cambrian-Ordovician boundary beds in Baltoscandia. Doctoral thesis presented to the Department of Historical Geology & Palaeontology. Institute of Earth Sciences, Uppsala University.
- Põlma, L. 1982. Põhja- ja Kesk-Baltikumi ordoviitsiumi karbonaatkivimite võrdlev litoloogia. Valgus, Tallinn.
- Pärnaste, H. 2004. Early Ordovician trilobites of suborder Cheirurina in Estonia and NW Russia: systematics, evolution and distribution. Tartu University Press. (Dissertationes Geologicae Universitatis Tartuensis; 16).
- Radzevičius, S. 2007. The genus *Pristiograptus* in Wenlock of east Baltic and the Holy Cross Mountains. Tartu University Press. (Dissertationes Geologicae Universitatis Tartuensis; 20).
- Salvador, A. (ed) 1994. International Stratigraphic Guide Second Edition. A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology and Procedure. Trondheim (Norway), International Union of Geological Sciences and The Geological Society of America.
- Sarv, L. 1959. Ostrakody Ordovika SSR. ENSV Teaduste Akadeemia Geoloogia Instituudi Uurimused 4. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn.
- Sarv, L. 1968. Ostrakoodide sugukonnad *Craspedobolbinidae*, *Beyrichiidae* ja *Primitiopsidae* Eesti siluris. Valgus, Tallinn.
- Schmidt, F. 1858. Untersuchungen über die Silurische Formation von Ehstland, Nord-Livland und Oesel. Archiv für die Naturkunde Liv-, Ehst-, und Kurlands, 2. Dorpat.
- Tinn, O., Meidla, T., Ainsaar, L. 2006. Arenig (Middle Ordovician) ostracods from Baltoscandia:

Fauna, assemblages and biofacies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 241, 3-4, 492-514.

Tinn, O., Meidla, T., Ainsaar, L., Pani, T. 2009. Thallophtytic algal flora from a new Silurian Lagerstätte. *Estonian J. of Earth Sciences*, 58, 38-42.

Uutela, A., Tynni, R. 1991. Ordovician acritarchs from the Rapla core. *Geol. Surv. Finland Bull.*, 353, 1-135.

Vandenbroucke, T. R. A., Armstrong, H. A., Williams, M., Paris, F., Sabbe, K., Zalasiewicz, J. A., Nölvak, J., Verniers, J. 2010. Epipelagic chitinozoan biotopes map a steep latitudinal temperature gradient for earliest Late Ordovician seas: Implications for a cooling Late Ordovician cli-

mate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 294, 202-219.

Viiding, H. 1995. Pealiskord ja selle ehitus. Raakas, A. *Eesti Loodus*. Valgus, Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn, 46-61.

Viira, V. 1974. Baltikumi ordoviitsiumi konodontid. Valgus, Tallinn.

Vinn, O. 2001. Morphogenesis and phylogenetic relationships of clitambonitidines, Ordovician brachiopods. Tartu University Press. (*Dissertationes Geologicae Universitatis Tartuensis*; 11).

Õpik, A. 1937. Ostracoda from the Ordovician Uhaku and Kukruse formations of Estonia. *Loodusuurijate Seltsi aruanded*, 43, 1-74.

SILURI SELGROOGSED – ÜHE RÜHMA ARENGULUGU

Tiiu Märss

Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituut

Siluri selgroogsete, lõuatute ja kalade uurimise ajalugu algas 1838. aastast šveitsi päritolu loodusteadlase L. Agassizi tööga, milles ta lühidalt iseloomustas telodont *Thelodus*'e soomuseid Walesi Äärealalt Briti saartelt. Eestis oli algusaastaks 1854, mil E. Eichwald avaldas esmakirjelduse luukilbilisest *Thyestes verrucosus*. Nii see kui ka järgnevad, pikemate või lühemate vaheaegade poolteist sajandit kestnud, valdavalt välismaiste teadlaste poolt läbiviidud uurimistööd põhinesid üksikutest Saaremaa looduslikest paljanditest, mereäärsetest pankadest ja ojakaldailt, aga ka talude paemurdudest leitud fossiilidel.

Eelmise sajandi 70. aastatest alates on Siluri kalade uurimine toimunud käsikäes rahvusvaheliste projektide temaatikaga, mille hulka on kuulunud ökostratigraafia, detailstratigraafia ja globaalsed bioloogilised sündmused Maa ajaloos. Spetsiaalselt fossiilseid kalu uurivad projektid käsitlesid nn mikrovertebraate, Alam- ja Kesk-Paleosoiliste selgroogsete taksonoomiat, biostratigraafiat ja paleobiogeograafiat, praegu on käsil kalade diversiteedile pühendatud projekt.

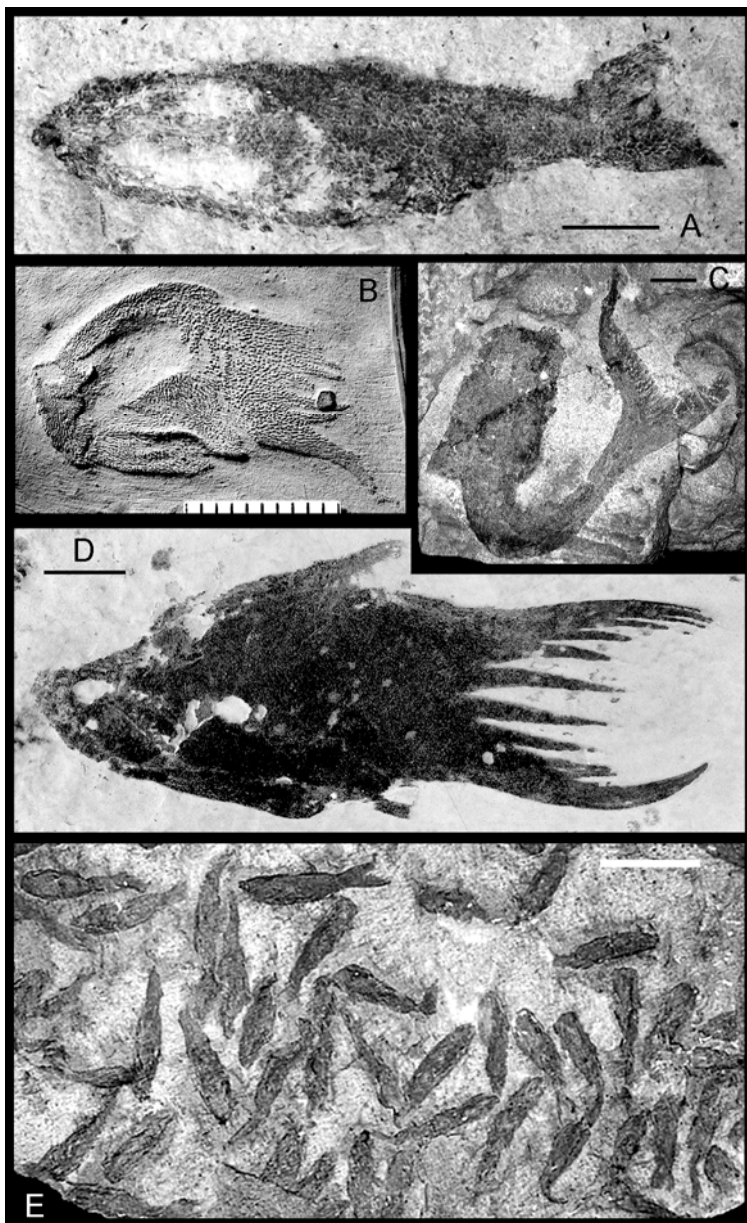
Selgroogsete tekkimise aeg on problemaatiline. Nad võisid Maale ilmuda juba üle 500 miljoni aasta tagasi Vara-Kambriumis praegustel Hiina aladel. Kindlad andmed selgroogsete ühe rühma, lõuatute e agnaatide fossiilide kohta pärinevad umbes 480 miljoni aasta vanusest Alam-Ordoviitsiumi kihtidest Austraalias. Kesk-Ordoviitsiumi settekivimistest on neid teada nii Põhja- kui Lõuna-Ameerikast, Austraaliast ja Venemaa arktilistelt saartelt. Ülem-Ordoviitsiumis toimus selgroogsete fauna järsk mitmekesisustumine, kusjuures ilmusid esimesed lõugsuused e gnatostoomid, mille kohta on tõendusmaterjali saadud Põhja-Ameerikast ja Siberi Platvormilt (kokkuvõte Turner jt 2004). Siluri selgroogsed olid juba hästi arenenud ja rohkearvuline loomarühm, milles val-

davalt esinesid lõuatud ja mõnevõrra vähem oli lõugsuuseid. Lõuatutest omakorda oli kõige rikkalikumalt telodonte, mõnevõrra vähem luukilbilisi ja kilbituid, aga erikilbilisi oli vähe nagu ka lõugsuuseid akantode, kõhr- ja luukalu. Kahe viimati nimetatud rühma liigiline mitmekesisus järjest suurenes ajas ja ruumis.

TAKSONOOMIA, SÜSTEMAATIKA JA FÜLOGENEES

Lõuatute ja kalade keha katsid kas soomused või erineva arvu ja suurusega plaadikesed, mis moodustasid välisskeleti, kusjuures siseskelett oli kõhrest. Arvatavasti elas Siluris ka välisskeletita selgroogseid, mis aga ei soodustanud nende säilimist sette- ja kivistumisprotsessides. Keha morfoloogilised tunnused (joonis 1), soomuste ja plaadikeste kuju, nende mikrostruktuur (joonis 2) ning ultraskulptuur on aluseks nii lõuatute kui ka kalade määramisel.

1970. aastast tänaseni on Siluri ja Alam-Devoni selgroogsete nimistu tublisti pikenenud. Iseseisvalt ja koos kaasautoritega püstitatud uute taksonite arv ulatub 150-ni. Uued taksonid pärinevad põhiliselt tookord veel läbi uurimata Kanada põhjaaladelt ja Venemaa arktilistelt saartelt, vähem Baltikumist ja Briti saartelt. Kolm monograafiat käsitlevad 26 puursüdamikku ja 57 paljandi andmete põhjal Siluri selgroogseid Eestis ja Lääne-Lätis, põhirõhuga nende ajalisi-ruumilisel levikul (Märss 1986) ning Kanada kahe arktilise saare, Baillie-Hamiltoni ja Cornwallise telodontide ja oletatavate kõhrkalade tervena säilinud soomuskatteid ja mikroskoopilisi jäänuseid (Märss jt 2006). Esitasime kokkuvõtte telodontide uurimise tulemustest alates ala pioneeri L. Agassizi (1838) töödest: kehakuju, soomuste morfoloogia varieeruvus ja mikrostruktuur, taksonoomia, süstemaatika ja fülogenees, nende levik ajas ja ruumis, elukeskkond ja eluviis (Märss jt 2007).



Joonis 1.

A-D – telodontide erinevaid kehakujusid. A – *Phlebolepis elegans* Pander Saaremaalt; B – *Drepanolepis maerssae* Wilson et Caldwell Mackenzie mäestikust Kanada põhjaosas; C – *Lanarkia lanceolata* Märss Lõuna-Šotimaalt; D – *Furcacauda heintzae* Wilson et Caldwell Mackenzie mäestikust Kanada põhjaosas; E – kalaparv kivil Himmiste-Kuigu paemurrus Saaremaal. Mõõtskaala A-D = 1 cm, E – 5 cm.

Šotimaa Alam-Siluris tervelt säilinud *Shielia taiti*'l ja *Lanarkia lanceolata*'l teise paari kõhtmist uimede avastamine oli oluline leid, sest kahe paari paarisuimede olemasolu oli eeltingimuseks neljajalgsete tekkele Maal ja seega võiks nende ilmumist eeldada juba tunduvalt varasemal ajal, kui seni teada (Märss, Ritchie 1998). Meie nn koduloomal *Phlebolepis elegans*'il selgus nii sabauime kuju kui ka suu-lõpusala ehitus. Kui varem teati suuõõnt ja lõpuskaari katvaid dentiikleid vaid paaril Šotimaa telodondil, on neid nüüdseks kirjeldatud ka *Phlebolepis*'el ning oletame, et nad esinesid kõigil telodontidel (Märss, Wilson 2008).

Põhjapoolkera paljudest leiukohtadest pärit, samuti agnaatide hulka kuuluvate anaspiidide ja luukilbiliste liikide arvukus osutus teada olevast tunduvalt suuremaks, kusjuures Siluri kestel nende arvukus muutus, olles mõlema rühma puhul kõige eripärasem Wenlockis ja Ludlow's. Anaspiidide revideeritud taksonoomia leidis väljundi uues süstemaatikas (Blom jt 2002).

Siluri ja Devoni kalad on oluline lüli kogu selgroogsete hõimkonna evolutsioonis. Silurist on pärit praeguste sõõrsuude kauged esivanemad anaspiidid ning said alguse esimesed kindlad kõhrkalad, luukalade basaalsed vormid ja kõrgelt arenenud kiiruimsed. Ka neljajalgsete kahe paari paarisuimedega eelased pärinevad Silurist. Üks tunnus, mida lõugsuused jagavad arvatavate eelastega lõuatute hulgas, on paarilised uimed. Telodont *Shielia* oma paarisuimedega (rinna- ja vaagnauimed) kinnitab samuti tõdemust, et paarisuimed ilmusid enne lõualuid (Wilson jt 2007). Agnaatide ja kalade morfoloogilis-taksonoomilisel uurimisel ilmnes telodontide soomuste arengu selge suundumus

mus, mis seisnes nende mõõtmete suurenemises ja skulptuuri järjest keerulisemaks muutumises (joonis 3), milles võib peituda ka uue liigi teke (määramine sõltub liigi definitsioonist). Telodontide uurimisel ilmnis ka, et alamklass *Thelodonti* moodustab parafüleetilise rühma (Wilson, Märss 2009). Samuti leidsime anaspiidid moodustavat parafüleetilise rühma (Blom, Märss 2010). Mõlemaid peeti varem monofüleetilisteks.

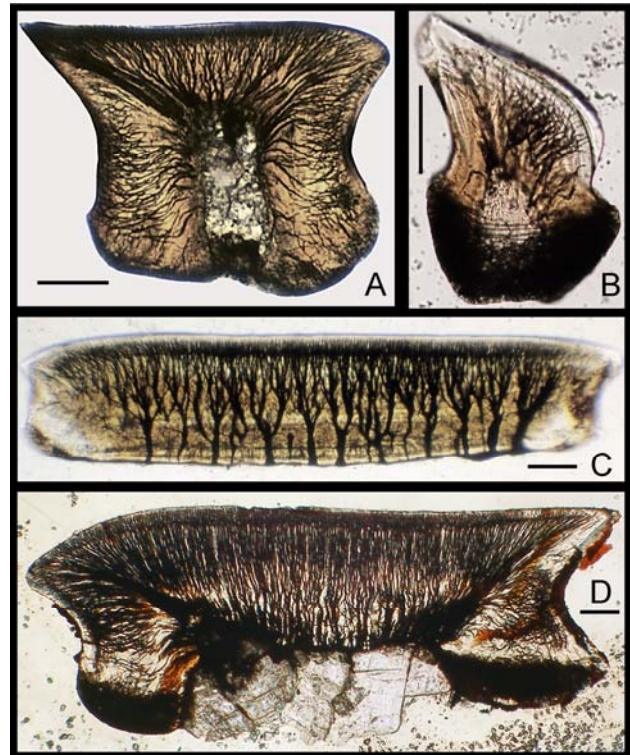
Selgroogsete rühmade eksisteerimise kestus oli väga erinev, näiteks telodontide jaoks praegu teadaolevalt Kesk-Caradoc'ist (Ülem-Ordoviitium) kuni nende väljasuremiseeni varajases Hilis-Devonis nn Kellwasseri sündmuse ajal, seega umbes 90 miljonit aastat.

SILURI SELGROOGSETE TAFONOOMIAST

Lõuatud ja kalad asustasid Paleobalti meres praktiliselt kõik fatsiaalsed vööndid alates laguunist kuni avamereni välja. Lõuatud eelistasid üldiselt rannalähedasi madalaveelisi elualasid, lõugsuused akantoodid aga näiteks avamerelisi vööndeid. Leidus nii avavees elavaid (mõned telodontid, akantoodid, kiiruimsed) kui ka põhjalähedasi loomi (luukilbilised). Kalajäänuste mattumise iseärasused sõltusid meres valitsenud tingimustest. Vaikseveelises laguunis surnud kalade skeletid võisid säilida tervetena, madalavööndis aga loksutati laibad laiali, kusjuures teatud tingimustes soomused kuhjusid ning moodustasid kondikihte (*bone beds*).

Kalad elasid ka avašelfi ja süvamere pelagiaalis, nõlva- ja depressioonivööndi kohal, kuid nende skeletiosi on vastavais setteis vähem. Avašelfi setetes on nad reeglina hajutatud, nõlval võib harva leiduda ka terveid skelette, depressioonivööndist on igasugused leiud haruharvad (Märss, Einasto 1978).

Lisaks paleohüdrodünaamilistele teguritele mängisid olulist rolli ka bioloogilised tegurid. Näiteks rifivööndist, kus nüüdisajal on kõige suurem elurikkus, me Siluris kalajäänuseid praktiliselt ei leia, sest nad kasutati ära raipetoiduliste

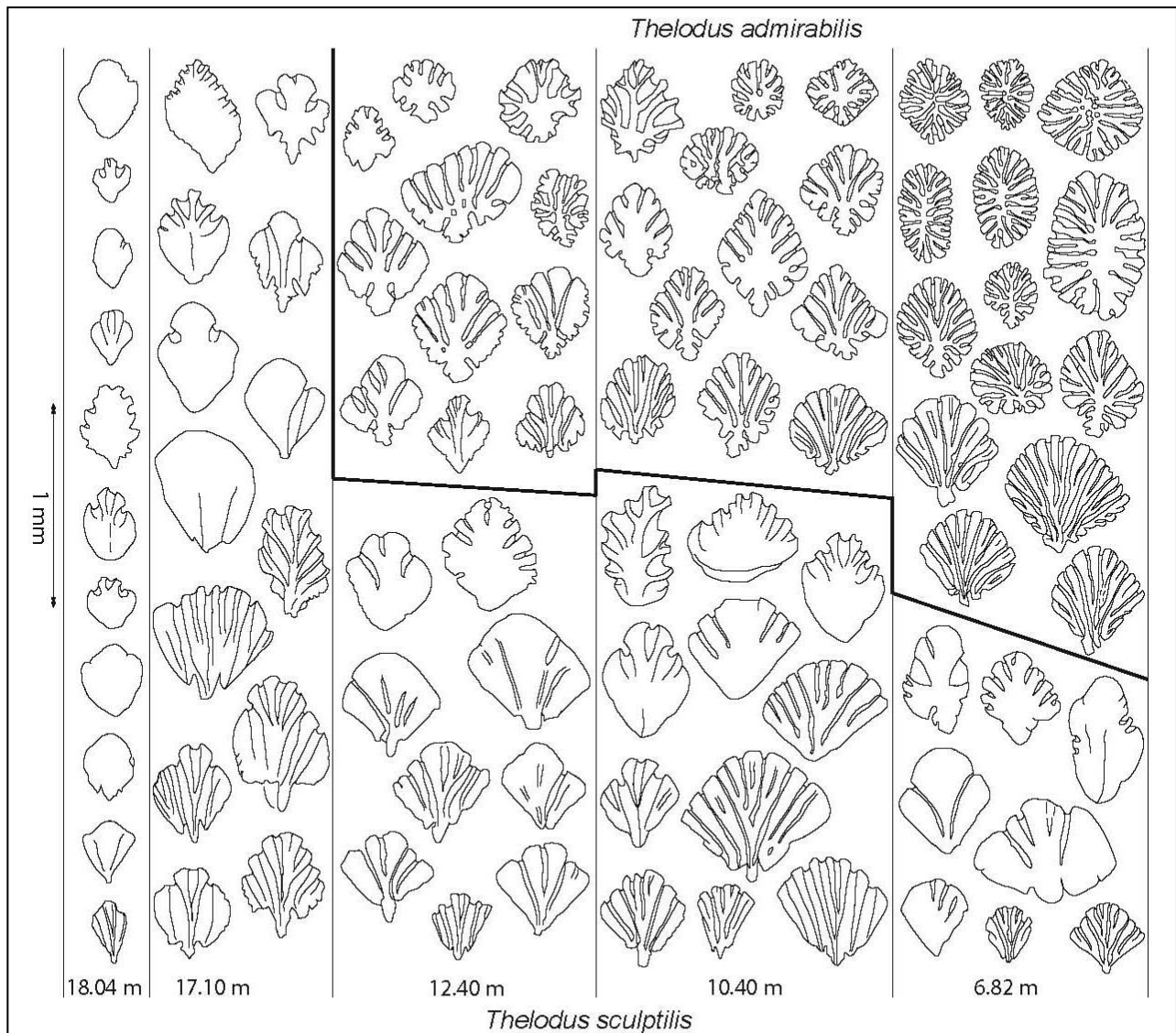


Joonis 2.

Telodontide soomuste mikrostruktuure. A – *Thelodus parvidens* Agassiz Sakla puursüdamikust 6,2 m sügavuselt; B – *Barlowodus excelsus* Märss jt Cornwallise saarelt Kanada Arktikast; C – *Trimerolepis timanica* (Karatajütë-Talimaa) Velikaja jõe puursüdamikust-385 321 m sügavuselt; D – *Thelodus* sp. Pioneeri saare läbilõikest Severnaja Zemlja arhipelaagist. Mõõtskaala 100 µm.

põhjaloomade poolt. Ka sinivetikate moodustistest rikkad setted ei sisalda soomuseid. Kalade puudumine vetikate biotoobis võis olla tingitud vetikate poolt vette eritatud mürkidest (Märss 1991).

Selgroogsete tervete välisskelettide leiud on äärmiselt harvad ning selliste kihtide tekketingimuste selgitamine on väga oluline, et osata näha uusi võimalikke leiukohti. Üks selline haruldus asus Saaremaal, Himmiste-Kuigu vanas paemurrus, kus läätsetaolises kivimkihis oli säilinud *Phlebolepis elegans*'i parv (joonis 1E).



Joonis 3.

Thelodus sculptilis ja *T. admirabilis* soomuste kuju ja suuruse muutumine Kuressaare puursüdamikus vanematest kihtidest (18,04 m) noorematesse (6,82 m).

See läätsetaoline kiht ammendati intensiivsete kaevamistega 1930. aastail. Tervelt säilinud soomuskatetega setted moodustusid troopilises vöendis Paleobalti meres rifivööndi taga eksisteerinud laguunis Hilis-Siluri Paadla eal. Ilmselt jäi telondiparv mõõna ajal laguuni põhjal lõksuna toimunud madalasse lohku. Ebasobivad tingimused,

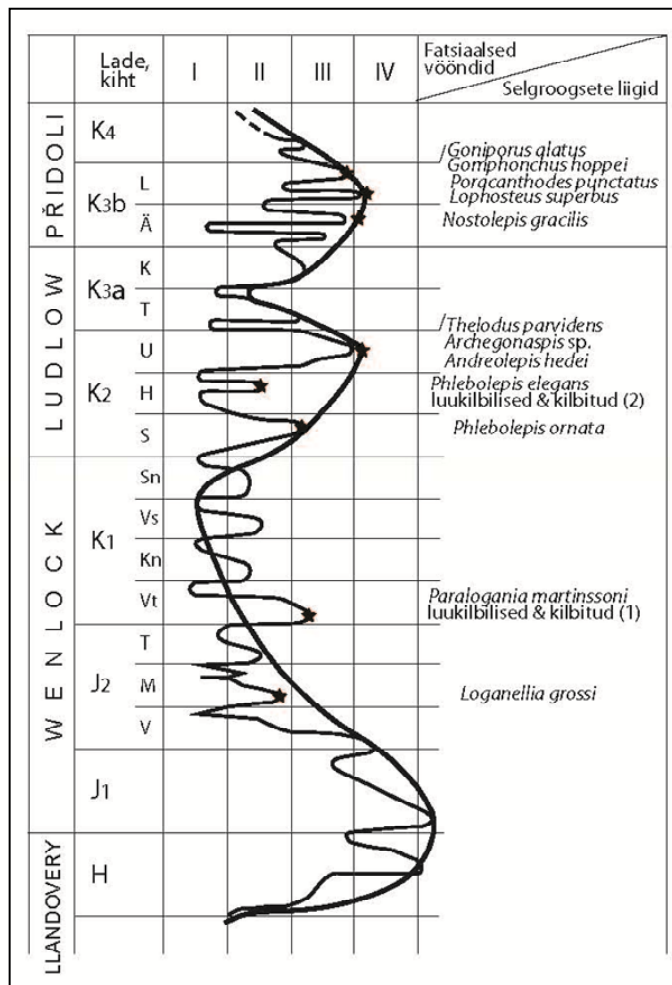
põhiliselt soojas ja madalas vees valitsenud hapniku vähesus ja toidu puudus põhjustasid kalaparve hukkumise. Vee peaaegu olematu liikumine ei hajutanud soomuseid, soomuskatete kiire kattumine uute settekihtidega ja konserveerumine mudas aga vältis nende edasise lagunemise (Märss jt 2003).

OLULISEMAD SÜNDMUSTASEMED VARAJASTE SELGROOGSETE ARENGULOOS

Liikide arv mingil alal sõltus teatavasti sellest, mitu uut taksonit ilmus, kui tugev oli radiatsioon ja kui palju liike välja suri, aga ka ökoloogilistest tingimustest basseinis, basseinate vahel aset leidnud migratsioonidest ja paljust muust. Ookeanide tsüklilised veetaseme kõikumised, s.o transgressioonid ja regressioonid, vastavalt kas avasid migratsiooniteid ja löid uusi nišše või sulgesid need.

Varajaste selgroogsete olulisemad uuenemiseväljasuremise tasemed on heas korrelatsioonis ookeane ja nende ääremeerete arengut mõjutanud eustaatiliste veetaseme kõikumiste maksimumide ja miinimumidega. Uued kalaliigid ilmusid merede transgressiivsete arengufaaside maksimumide ajal (Märss 1986, 2002) (joonis 4). Endeemiliste vormide vohamine, aga ka väljasuremised leidsid aset merevee globaalsete madalseisude ajal, mil tekkisid üksteisest eraldatud muutunud elukeskkonnaga väiksemad veekogud. Tugev Hilis-Llandovery - Vara-Wenlocki eustaatilise mereveetaseme kõrgseisu iseloomustavad laia levikuga kalad, eriti telodont *L. scotica*, mis esines nii Avalonia kui Laurentia ürgkontinente ümbritsevates meredes. Wenlocki lõpu ookeanide madalseisule on omased paljud endeemilised vormid – näiteks Baltika kontinendi šelfil levinud luukilbilised on küll olemas Kara mikrokontinendi ümber, kuid puuduvad Laurential, samas kui viimasel levinud erikilbilisi pole leitud mitte kusagil mujal. Wenlocki lõpu madalseisuga kaasnes ka paljude luukilbiliste ja kilbitute lõuatute kadumine.

Vara-Ludlow mereveetaseme tõustes hakkas ihtüofauna tasapisi uuenema ja Paadla ea lõpus toimus täielik pööre selgroogsete taksonoomilises koosseisus. Hilis-Wenlocki ja Vara-Ludlow liigid ja perekonnad asendusid uutega ja ilmusid esimesed kiiruimsed perekonnast *Andreolepis*. Baltikaga sarnaseid vorme leidub rohkesti Karal, vähe aga Laurential.



Joonis 4.

Siluri mere faatsiaste dünaamika, mis oli põhjustatud transgressioonide ja regressioonide vaheldumisest Oheasaare (peen joon) ja Ventspilsi (jäme joon) puursüdämike andmeil R. Einasto järgi. + tähistab uute liikide ilmumist läbilõikeisse (Märss 1986).

Laurential ilmus Pridoli alguse transgressiooni tulemusel terve rida uusi telodonte ja akantoode, aga ka baasalne luukala *Lophosteus*. Alam-Devonis on kõigi käsitletud kontinentide meredes samu liike juba hulgem (Kaljo, Märss 1991; Kaljo jt 1996). Paljude taksonite esimesed eksemplarid pärinevad Märsi ja Einasto (1978) järgi sügavamaveelistest setetest. Läbilõikes ülespoole, s.o nooremates setetes leiud lähtuvad järjest rannalähe-

dasematest ja madalamaveelistest mere osadest. Tulemus nagu ütleks, et uued taksonid tekkisid basseini sügavamates osades, rääkides seega vastu õpikutest loetule, mille kohaselt uued liigid teki-
vad väga muutlike tingimustega, mitmesuguseid mutatsioone ja liigiteket võimaldavates rannalähedastes elupiirkondades. Arvatavasti sügavamad mereosad olid uute taksonite tekkes siiski olulised. Hoovuste või ka ööpäevaste migratsioonidega sattusid kalad madalamasse vette, kus osa neist kohastus uute tingimustega.

AGNAATIDE JA KALADE BIOSTRATIGRAAFIA

Fossiilsete agnaatide ja kalade järjest lisanduvad leiukohad, aina enam ka lõunapoolkeral, näitavad nende selgroogsete laia geograafilist levikut Siluris. Liikide levikuandmeid kasutatakse praktikas geoloogiliste läbilõigete liigestamisel, regionaalsetel ja regioonidevahelistel korrelatsioonidel ning biogeograafilistes rekonstruktsioonides. Eesti ja Läti puursüdame detailne proovimine ja analüüs oli aluseks Siluri selgroogsete biotsonaalse skeemi loomisele, mis lülitati globaalsesse biotsonaalsesse standardskeemi (Märss jt 1995). Skeemi on hiljem kontrollitud ja täiendatud vastavalt telodontide ja konodontide koosinemisele Siluri strato-
tüüpse Walesi Ääreala läbilõigete põhjal. Kahe fossiilirühma levik lubas korreleerida Briti saarte ja Baltikumi Siluri kihid, eriti just Ülem-Siluri ning ka Siluri ja Devoni piirikihtide osas (Miller, Märss 1999; Märss, Miller 2004).

Sellesarnane võrdlev töö on tehtud veel Severnaja Zemlja, Kesk-Uraalide ja Kanada põhjaosa kohta. Kanada Arktika kalade ja konodontide koosinemise kõrval rakendasime ka süsiniku isotoopide väärtuste kõvera võrdlemist Baltikumi ja Kesk-Uraali vastavate näitudega ja leidsime kõverate tipud omavahel heas korrelatsioonis olevat. Kanada Arktika stratigraafias oli see esimene süsiniku isotoopide uuring (Märss jt 1998).

KÕRVALEPÕIGE NÜÜDISAEGSETE KALADE JUURDE

Ultrasulpuuri leiud väljasurnud kalade eksoskeleti elementidel viisid mõttele otsida seda ka kaasaegsete kalade (*Teleostei*) soomustel ja/või

nende modifikatsioonidel. Uurisime Läänemere nüüdisaegseid ogalikulisi, merinõelalisi, võldase-
lisi ja lestalisi. Valiku tegime põhjusel, et nende nahas on tõeliste soomuste asemel soomuste modifikatsioonid (joonis 5), mis väliselt veidi sarnanevad mõnede Paleosoiliste kalade nahatekistele – nad ei kata üksteist, on suhteliselt suured ja paksud ning neil puudub jagunemine väljadeks, erinedes seetõttu ka teiste kiirumsete kalade õhiksoomustest. Leidsime nodulaarse ultrasulpuuri ja kirjeldasime plaadikesi, mida ei teata esinevat paleosoilistel kiirumsetel kaladel, kuid võivad kaasa aidata vastavate elementide äratundmisele fossiilses materjalis. Samuti dokumenteerisime märgatavad erinevused emase ja isase nolguse tuberkliite ehituses. Viimased annavad viiteid erinevuste leidmiseks fossiilsete emas- ja isaskalade eksoskeletis, mida samuti seni ei ole osatud näha (Märss jt 2010; Lees jt trükis). Nüüdisaegsete kalade uurimised aitavad paremini mõista ka varajast elustikku ja elukeskkonda. Nii näiteks väljasurnud kalaliikide puhul ei ole hästi teada, kuidas erinevates keskkondades ja populatsioonides muutuvad (kui muutuvad) soomuste iseloomulikud jooned, mis on registreeritud mõnedel kaasaegsetel kaladel.

Ihtüoloogias aitab selliste väikeste luuosakeste uuring leida toitumiseelistusi kalade maakoostise järgi. Selgitada võib kalade soomuste modifikatsioonide võimalikku muutumist ja tunnuste ülekandumist hübriididele ning edasi nende järglastele, näiteks lesta – merilesta ja lesta – soomuslesta puhul. Nüüdisaegsete kalade eellaste ja lähisugulaste mikroskoopiliste skeletiosakeste leiud puursüdamekest koos senini kasutusel olevate suuremate luudega võimaldavad välja selgitada Läänemere kalafauna formeerumist läbi mere erinevate arengufaaside ja otsustada kalade migratsiooniteede üle, samuti kasutada neid stratigraafias, arheoloogias ja mujal.

LÕPETUSEKS

Artiklis on esitatud vaid mõned olulisemad suunad Siluri lõuatute ja kalade uurimises. Kuigi tänaseni on ära lahustatud tonnide viisi settekivi-

meid ja kalade levikupilt ning koosseis kungas Paleobalti meres enam-vähem selgeks saanud, leidub siiski ka palju uurimata küsimusi nii meie oma ala, ent veel palju rohkem muu maailma piirkondade kohta. Võib üles lugeda terve rea eelseisvaid paleoihtuologia ülesandeid, nagu taksonoomilise mitmekesisuse ja liigirikkuse hindamine ajas ja ruumis ning regionaalsete levikumustrite väljaselgitamine, võimalike sisse- ja väljarännete mõju koosluste koos endeemiliste taksonite analüüsiga, väljasuuremise, uuenemise ja laienemise (*radiation*) sündmuste mõju uurimine selgroogsete mitmekesisuse muutustele, kliima vahetumise mõju hindamine taksonite mitmekesisusele ürgmandrite triivil ühest kliimavöötme teisest jne. Uute meetodite ja tehnika kasutuselevõtt, näiteks kalaluude kolmemõõtmelised kompuutertomograafi skaneeringud aga avavad paleoihtuoloogias järjest uusi perspektiive.

VIITED

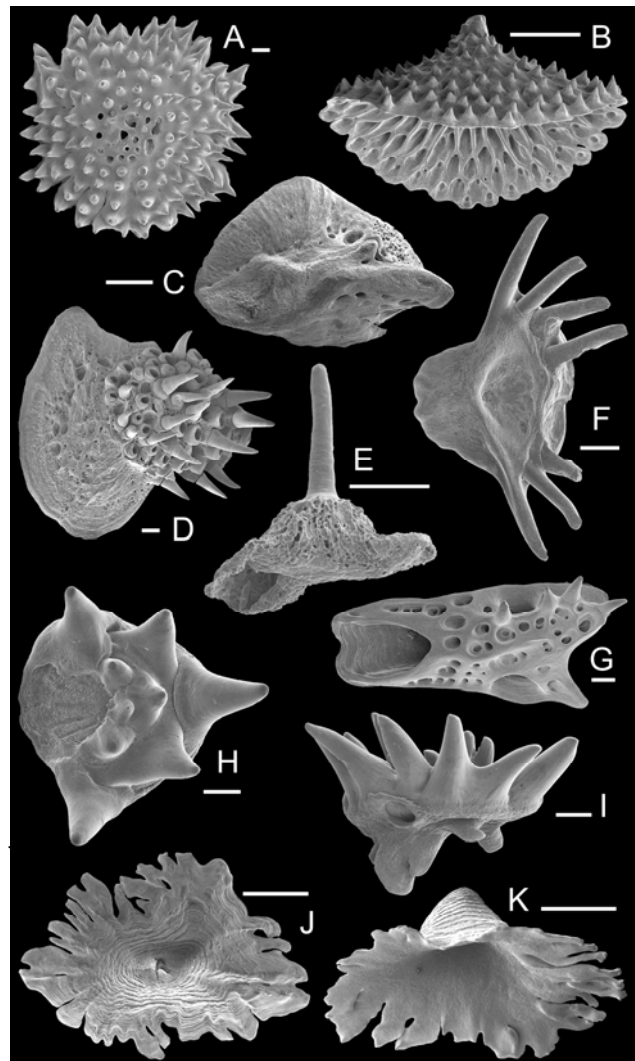
Agassiz, L. 1838. Murchison, R. I. On the Fishes of the Ludlow Rocks, or Upper Beds of the Silurian System. Report of the British Association for the Advancement of Science. Liverpool, 1837, 1-91.

Blom, H., Märss, T. 2010. The interrelationships and evolutionary history of anaspids. Elliott, D.K., Maisey, J. G., Xiaobo, Y., Desui, M. (eds). Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes – Honoring Mee-mann Chang. Ver. Dr. F. Pfeil, München, 45-58.

Blom, H., Märss, T., Miller, G. C. 2002 (for 2001). Silurian and earliest Devonian Birkeniid anaspids from the Northern Hemisphere. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sci., 92, 263-323.

Eichwald, E. 1854. Die Grauwackenschichten von Liv- und Esthland. Bulletin de la Société Imperiale des Natural. de Moscou, 27, 1-111.

Kaljo, D., Märss, T. 1991. Pattern of some Silurian bioevents. Hist. Biol., 5, 145-152.



Joonis 5.

Läänemere võldaselistel luulisi elemente: A – merihärja ja B – merivarblase tuberkel; C – merihärja seljauime kiire ja tema sisemise toese vahel olevat liigendit katnud plaadike; D – hammastatud tuberkel nolguse lõpuskaarelt; E – pullukala knopka-kujuline tuberkel; F – isase nolguse ogaline tuberkel; G – meripühvli küljejoonekanali segment; H, I – lesta ktenoidsoomused pealt- ja külgsuunas; J, K, kammelja tuberkelid pealt- ja külgsuunas. Mõõtskaala 200 µm, välja arvatud B, E, mis on 100 µm ja J, K, mis on 1 mm.

- Kaljo, D., Boucot, A. J., Corfield, R. M., Le Herisse, A., Jeppsson, L., Koren, T. N., Männik, P., Märss, T., Nestor, V., Shaver, R. H., Siveter, Derek, J., Viira, V. 1996. Silurian Bio-Events. Walliser, O. H. (ed). Global Events and Event Stratigraphy. Springer, Berlin, Heidelberg, 173-226.
- Lees, J., Märss, T., Wilson, M. V. H., Saat, T., Špilev, H. (trükis). The sculpture and morphology of postcranial dermal armor plates and associated bones in gasterosteiforms and syngnathiforms inhabiting Estonian coastal waters. *Acta Zoologica*.
- Miller, G., Märss, T. 1999. A conodont, thelodont and acanthodian fauna from the Lower Pridoli (Silurian) of the Much Wenlock Area, Shropshire. *Palaeontology*, 42, 691-714.
- Märss, T. 1986. Silurian vertebrates of Estonia and West Latvia. *Fossilia Baltica*, 1. Valgus, Tallinn.
- Märss, T. 1991. Agnathans and fishes in shallow facies of the North-East Baltic Wenlock and Ludlow. *Proc. Estonian Acad. Sci. Geol.*, 40, 89-95.
- Märss, T. 2002. Thelodonts and eustatic sea-level changes. Yuskin, N. P., Tsyganko, V. S., Männik, P. (eds). *Geology of the Devonian System. Proc. of the Int. Symp., Syktyvkar, Komi Republic, July 9-12, 2002.* Geoprint, Syktyvkar, 100-102.
- Märss, T., Caldwell, M., Gagnier, P.-Y., Goujet, D., Martma, T., Männik, P., Wilson, M. 1998. Distribution of Silurian and Lower Devonian vertebrate microremains and conodonts in the Baillie-Hamilton and Cornwallis Island sections, Arctic Canada. *Proc. Estonian Acad. Sci. Geol.*, 47, 51-76.
- Märss, T., Einasto, R. 1978. Distribution of vertebrates in deposits of various facies in the North Baltic Silurian. *ENSV TA Toimetised. Keemia. Geoloogia* 27, 16-22.
- Märss, T., Fredholm, D., Talimaa, V., Turner, S., Jeppsson, L., Nowlan, G. 1995. Silurian Vertebrate Biozonal Scheme. Lelievre, H., Wenz, S., Blicek, A., Cloutier, R. (eds). *Premiers Vértbrés et Vértbrés Inferieurs. Geobios, M.S.*, 19, 368-372.
- Märss, T., Lees, J. Wilson, M. V. H., Saat, T., Špilev, H. 2010. The morphology and sculpture of ossicles in three genera of Cottidae (Teleostei: Cottiformes) of the Baltic Sea. *Estonian J. of Earth Sciences*, 59, 216-237.
- Märss, T., Miller, C. G. 2004. Thelodonts and distribution of associated conodonts from the Llandovery-lowermost Lochkovian of the Welsh Borderland. *Palaeontology*, 47, 1211-1266.
- Märss, T., Perens, H., Klaos, T. 2003. Sedimentation of the Himmiste-Kuigu fish bed (Ludlow of Estonia), and taphonomy of the *Phlebolepis elegans* Pander (Thelodonti) shoal. *Proc. Estonian Acad. Sci. Geol.*, 52, 239-264.
- Märss, T., Ritchie, A. 1998. Articulated thelodonts (Agnatha) of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sci.*, 88, 143-195.
- Märss, T., Turner, S., Karatajüte-Talimaa, V. 2007. Thelodonti. Schultze, H.-P. (ed). *Handbook of Paleichthyology: Vol. 1B. "Agnatha" II.* Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 1-143.
- Märss, T., Wilson, M. V. H. 2008. Buccopharyngo-branchial denticles of *Phlebolepis elegans* Pander (Thelodonti, Agnatha). *J. Vertebrat. Paleontol.*, 28, 601-612.
- Märss, T., Wilson, M. V. H., Thorsteinsson, R. 2006. Silurian and Lower Devonian thelodonts and putative chondrichthyans from the Canadian Arctic Archipelago. *Spec. Papers Palaeontol.*, 75, 1-140.
- Turner, S., Blicek, A., Nowlan, G. S. 2004. Vertebrates (agnathans and gnathostomes). Webby, B. D., Paris, F., Droser, M. L., Percival, I. G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event (IGCP 410 volume).* Columbia University Press, 327-335.
- Wilson, M. V. H., Hanke, G. F., Märss, T. 2007. Paired fins of jawless vertebrates and their homologies across the "agnathan"-gnathostome transition. Anderson, J. S., Sues, H.-D. (eds). *Major Transitions in Vertebrate Evolution.* Indiana University Press, 122-149.
- Wilson, M. V. H., Märss, T. 2009. Thelodont phylogeny revisited, with inclusion of key scale-based taxa. *Estonian J. Earth Sciences*, 58, 297-310.

SELGROOGSETE EVOLUTSIOONI KIVISTUNUD TÕENDEID DEVONI LADESTUST

Elga Mark-Kurik

Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituut

Teadusmõtete käesolev köide, mida nimetatakse lühidalt ka Siniseks raamatuks on kõvasti parem kui Punane raamat, sest ei näita, et kedagi on alles vaid 382 tükki ja et keegi hakkab homme välja surema. Aga siiski on ka see ohtlik, sest tahab, et kirjutaks sellest, mis oleks nagu olemas, kuid vaevalt adutav on – nt selgroogsete evolutsioonist Vanaaegkonna keskpaigas Devoni ajastul. Viimasena öeldu tundub olevat kreatsioonistlik. Kas autor tõesti arvab, et Devoni ehk nn kalade ajastul selgroogsete, k.a kalade evolutsiooni eriti polnudki? Muidugi oli! Ning palju kaugemale jõudnud kui tavaliselt arvatakse.

KIVISTUNUD TÕENDID

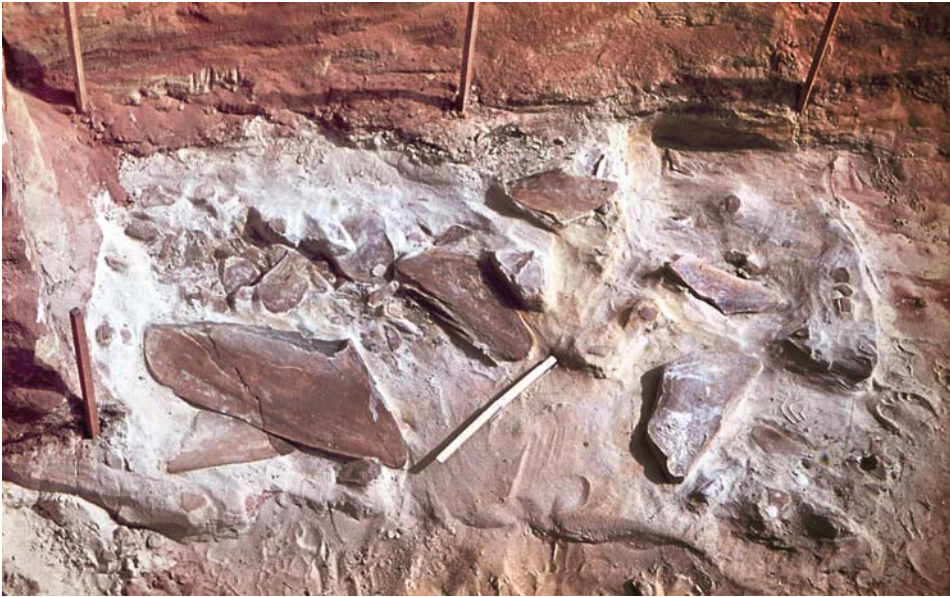
Häda peitub just pealkirjas mainitud tõendite olemasolus. Tundub, et ammu elanud selgroogsete, eeskätt kalade uurijad on suurimad optimistid. Kui tuvastame mõnest leiukohast kümnekond kalaliiki, loetakse seda juba rikkalikuks saagiks. Nii on naabermaa Läti kuulsast Lode leiukohast teada 15 liiki kalu (Upeniece 2001). Meie suurimates leiukohtades Karksis ja Tammel (Võrtsjarve idakaldal) on liikide arv mõnevõrra suurem – vastavalt 17 ja 26 liiki (Mark-Kurik 2006, 2009). Mitmekümne liigi avastamise puhul on tegemist iseäranis suure leiukohaga. Mõnel juhul võib see isegi tõsi olla. Kuid seejuures kipub ununema, et meil on enamasti tegemist kaladega, kes elutsesid troopilistes meredes. Sellistes meredes on tänapäeval kalaliikide arv märksa suurem, ulatudes sadade liikideni.

Meid lahutab kalaleiukohtade tekkimisest mitusada miljonit aastat (Devoni ajastu vanuseks loetakse 416-359 mln a). Selle hiiglasliku ajavahe miku vältel ei peatunud hetkekski looduslikud protsessid – ilmastiku, vee, tuule jne tegevus . Pi-

gem võiksime hoopis imestada, et sellest tohutust pidevalt toimivast “veskist” läbi käinud kaladest on üldse midagi alles jäänud. Analüüsides leiukohtadest saadud kalafauna liigilist koosseisu tekitab küsimus: kas on meil tegemist juhuslikult kokku kuhjatud luude kogumiga või on sellesse sattunud peamiselt teatud kindla fauna osa esindajate jäänused. Huvi pakuvad muidugi ka need liigid, mille olemasolu tõendab nt üks soomus! Selliseid liike kohtame mitmes leiukohas. Selge on see, et mingi liigi populatsioon ei saanud kuidagi koosneda vaid ühest kalast! Mida arvata suurema hulga leidudega esindatud liikidest? Tõenäoliselt on meil tegemist peamiselt dominantsete liikidega, st oma õitsengu saavutanud liikidega, mille esindajad olid eriti arvukad, asusid koosluse hierarhias kõrgel kohal ning kellel oli kasutada suurim hulk toitu. Need kalad saavutasid ja säilitasid dominiandi positsiooni suuruse ja/või agressiivsuse tõttu (Mark-Kurik 2007). Pikaajalised kaevamised Karksi paljandis (joonis 1) kaheteistkümnel suvel ajavahemikus 1953–1973 (Mark-Kurik 2006) näitavad, et kõige sagedasemad on suurte lõuatute kalade psammosteiidide (*Tartuosteus*, *Pycnosteus*), hiiglaslike artrodiiride (*Homostius*) ning porolepiformsete lihasuimsete (*Glyptolepis*) leiud. Üldiselt sobib aga Devoni kalafaunade kohta väljendus, mida omal ajal kasutasid vene kaardistajad-geoloogid – “ostatki faunõ” (mõeldes nendena muidugi kivistisi). Sest ilmselt fauna “jäänus-tega” meil tegemist ongi!

KALALEIUKOHTADEST

Nii jõuame evolutsiooni juurde, mida püüame kõigi loodujõudude kiuste alles jäänud eksemplaride abil kindlaks teha. Kuid kõigepealt leiukohtadest. Eesti sai juba pikka aega tagasi, 19. sajandi esime-



Joonis 1.
Kaevand kalaluude-
ga Karksi paljandis
1964. a



Joonis 2.
Professor H. M. Asmuss (1812–1859).

sel poolel tunduks rikkalike Devoni kalade leiukohtade poolest, millest tuntuimad on Aruküla koopad Tartu linna loodeosas.

Vähem teatakse aga seda, et kalaleiukohti on meie paljandite hulgas tegelikult väga napilt. Nii on nt Ahja jõe rohkearvuliste ja suurte kaldajärsakute hulgas Taevaskojast alates ja ülesvoolu vaid üks “leiukoht” – Suur-Taevaskoda, kust õnnestus pika otsimise peale leida üksainus kala-soomus. Sama juhtus ka 2009. a toimunud “kalastusretkel” Koidla uue piirijaama ehitusele. Seal paljandusid ajutiselt Devoni ladestu kihid koguni paari kilomeetri ulatuses, kuid siitki saadi vaid üks rüükala fragment. Suuri leiukohti on meil kümne ringis ning neist kogutud kalafossiilid on saadud pikka aega kestnud kaevamiste tulemusena. Kõige kauem toimusid kaevamised Arukülas, kus Tartu Ülikooli professor Herman Martin Asmuss (1812–1859; joonis 2) kaevas u 20 aastat, eriti aastatel 1835–1844, mitmel aastal koguni talvel (Mark-Kurik 1991).

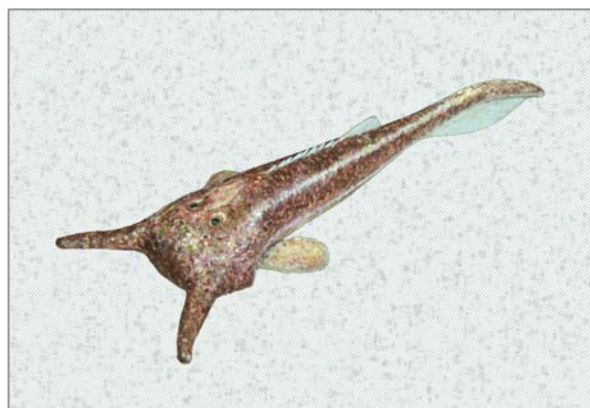
Kagu-Eestis Võhandu jõel on mitmeid kalaleiukohti nt Essi ja Ratta müür. Samasse piirkonda jääb ka kunagine Joosu savikarjäär unikaalsete konkretsioonides säilinud kalafossiilidega. Piusa jõel, kus paiknevad suurimad Devoni paljandid

Joonis 3.
Vara-Devoni kalade
leiukoht Kotenõi saarel
1972. a suvel.



Eestis, on leiukohti vähe. Kuid siit, nimelt Kalmetumäe paljandist e müürist on kogutud nii kalafossiile kui saadud ka haruldane leid – kahepaiksetele lähedase looma *Livoniana* alalõualuu fragment (Mark-Kurik 2008). Siinkohal tasub mainida, et viimase kümne aasta vältel vanima amfiibide sugulasena tuntud *Livoniana* on nüüd tetrapoodide arenguloo seisukohalt osutunud suhteliselt hiliseks vormiks. Nimelt satuti 2010. a täiesti ootamatult ühes Poola Püharisti mägede vanas kivimurrus ürgsete amfiibide jalajälgedele, mis kuuluvad vähemalt kolmele erinevale loomale, kellest üks võis olla koguni 2,5 m pikk (Niedźwiedzki jt 2010). See sensatsiooniline leid nihutas tetrapoodide eksisteerimise vähemalt 18 miljonit aastat varasemale ajale. Selge on aga see, et ka nende loomade eellased pidid juba märksa varem (Vara-Devonis) olemas olema.

Kivistunud tõendite allikaks on mõistagi uued leiukohad väheuuritud piirkondades, kust võib avastada senitundmatuid kalafossiile. Nii õnnestus 1972. aastal leida Vara-Devoni kalu kahest paljandist Uus-Siberi saarestiku Kotelnõi saarelt (Mark-Kurik 1974; joonis 3). Selle fauna hulgas olid mitme kalarühma kõige varajasemad esindajad nt ptüktodont *Tolloodus* (*Placodermi*) ja pa-



Joonis 4.
Kilpkala *Tauraspis rara* Mark-Kurik et Janvier
mudel (kala pikkus 9,7 cm).

leoniskoid *Dialipina*. Teises arktilises saarestikus – Severnaja Zemljal – täienes Vara-Devonile iseloomulike luukilbiliste (*Osteostraci*) loetelu kolme uue perekonnaga: *Tauraspis* (joonis 4), *Hapilaspis*, *Severaspis* ning ühe uue liigiga (*Benneviaspis urvantsevi*). See juhtus siis, kui 1979. aastal satuti poolkogemata Vavilovi liusliku külje all olevale rikkalikule kalaleiukohale (Mark-Kurik, Janvier 1995).

EVOLUTSIOONI ILMINGUD – KAHJUUS KATKENDLIKUD

Evolutsiooni seisukohalt pakuvad kindlasti huvi meie Devoni kalafaunade dominandid – planktonitoidulised psammosteiidid. Nende tagasihoidliku suurusega eellastest on vähe teada, vaid paar perekonda on leitud Poola Alam-Devoni Emsi ladejärgust. Kesk-Devonis ilmub selle kalarühma õitsengu perioodil seitse perekonda. Nende areng kulges mitmes suunas. Perek. *Psammosteus*'e esindaja *P. bergi* meenutab süstikja kehakujuga Vara-Devonis väga levinud pteraspidiide. On üllatav, et see antud perekonna kõige varajasem liik on esindatud kõige suuremate täiskasvanud kaladega (pikkus u 1m). Perek. *Psammolepis*'t (joonis 5) eristavad teistest psammosteiididest nende kilpidel, eriti seljakilbil esinevad soomusetaolised tesseerid. Viimased on tuntud ka *Psammosteus*'e



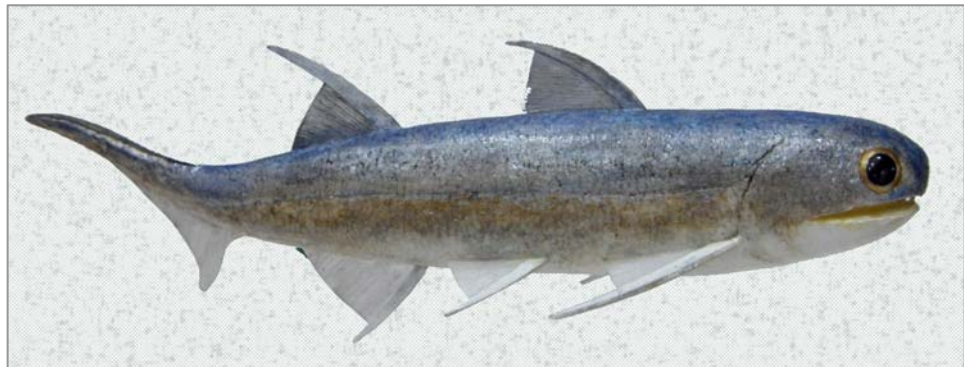
Joonis 5.
Lõuatu erikilbiline kala *Psammolepis alata* Mark-Kurik; mudel (kala pikkus 83 cm).

liikidel, kuigi nende tesseerid on märksa väiksemad ja ebamäärase kujuga. *Tartuosteus*'e ja *Pycnosteus*'e areng kulges kõhukilbi kõrguse ja külgmiste e branhiaalplaatide laiuse suurenemise suunas. Ka muutus *Pycnosteus*'e välisskeleti katvate tuberklite kuju keerukamaks. Taolist muutust võib täheldada samuti perek. *Ganosteus*'e liikide puhul. Kesk-Devoni lõpus kaovad suurimad psammosteiidid (*Tartuosteus maximus*, *Pycnosteus tuberculatus*) ning Hilis-Devonis domineerib vaid mõni *Psammosteus*'e liik. Samal ajal “ilmub” aga ühegi teadaoleva eellaseta koletu suur ning teistest psammosteiididest märksa erinev *Obruchevia* (Elliott jt 2004). Üksnes tema seljakilp oli pool meetrit pikk, laius paar cm väiksem ning kilbi paksus 1 cm. *Obruchevia*'le lähedane on vaid Kanada arktilises saarestikus Ülem-Devonis esinev *Persheia*.

Kui psammosteiidide (joonis 5) fülogenees on katkendlikkuse tõttu raskesti jälgitav, siis saame aga erakordseid andmeid nende kalade ontogeneesi kohta. Välisskeleti luuplaatide pinnal säilinud kasvujoonte abil võime kindlaks teha alla 10 cm pikkuste noorkalade kehakuju (Obruchev, Mark-Kurik 1968). Samuti saab jälgida plaatide kuju muutust kasvu vältel. Nii muutusid nt *Pycnosteus*'e branhiaalplaadid aja jooksul kitsukestest servadest keha külgedel laiadeks, esiservas nõgusateks “tiibadeks”, mis kinnitusid jäigalt kere külge. Pealegi on leitud ka üsna haruldasi noorkalade branhiaalplaadi eksemplare. Suurima psammosteidi *Tartuosteus maximus*'e branhiaalplaadi laius on 57 cm, sama liigi noorel isendil 5 cm (Obruchev, Mark-Kurik 1965).

Küllalt raskesti jälgitav on ka teise väljasurnud kalarühma – rüükalade (*Placodermi*) hulka kuuluvate artrodiiride evolutsioon. Paremal juhul võime seda täheldada paari-kolme üksteisele ajaliselt järgneva liigi piires nt perek. *Actinolepis*'e (Mark-Kurik 1973a) või *Holonema* puhul (Mark 1953). Samas leidub kalu, kellel on teada vaid mõned mingil määral sarnased sama kategooria taksonid nt akantotoratsiidide perek. *Kimaspis*'el Kesk-Aasia Vara-Devonist (Mark-Kurik 1973b) või rhenaniidi perek. *Dolganosteus*'el Siberi platvormi loodeosa Vara-Devonist (Mark-Kurik 2010).

Joonis 6.
Röövkala (akantood)
Ischnacanthus sp. Va-
ra-Devonist, mudel
(kala pikkus 35 cm).



Mõnevõrra parem on olukord Eestist ja lähematelt naaberaladelt tuntud hiiglasliku artrodiiri *Heterostius*'ega. Meie liigile *H. ingens*'ile üpris lähedane või sellega koguni identne on Saksamaa Kesk-Devonis esinev liik *H. rhenanus*. Samasse sugukonda kuulub kolm Vara-Devoni perekonda: *Herasmius* Teravmägedelt, *Tollichthys* Severnaja Zemljalt ning *Yinosteus* Yunnani provintsist Hiinas. Neist *Heterostius*'ele kõige lähedasem tundub olevat *Yinosteus*. Siiski esineb täiesti omapäraste perekondade esindajaid, keda ei saa lugeda mitte ühtegi tuntud sugukonda kuuluvaks, nt Hispaania Kesk-Devonist leitud suur artrodiir *Carolowilhelmina* (Mark-Kurik, Carls 2004). Selliste kalade arengu uurimine takerdub nende samade kivistunud tõendite täieliku puudumise taha.

FOSSIILSED KALAD JA MÜÜDID

Mõni sõna Devoni kalade eriti rüükalade (Placodermi) kohta käivatest müütidest. Meilt tuntud kalahiiglas *Heterostius*'e rinnauime välisskeleti toese paksus on kuni 5–6 cm. Sellest järeldatakse, et kala välisskelett oli raske ning kala ise kohmakas ja kehv ujuja. Seejuures ei mainita, et planktonoidulise pelagofiilse *Heterostius*'e pikkus võis olla 10 m ja enamgi. Ka sisaldasid elusa kala luud, võrreldes kivistunud eksemplaridega, rohkesti kergemaid orgaanilisi kudesid. Koljut ning õlavööd kattev nn luuplaatidest rüü polnud hoopiski kaitseks röövkalade (joonis 6) vastu (võrdlus kilpkonnade kilbiga on siinkohal täiesti põhjendamatu!). Tegelikult kompenseeris luust välisskelett kõhrest siseskeleti liigset elastsust. See oli vajalik väikse-

ma kehapikkusega kalade ujumisviisi puhul (Jakovlev 1966). Kuid rüükalade “rüü” ja kesk-aegse raudrüü võrdlus on olnud väga ahvatlev. Nii lasi ameerika paleontoloog Bashford Dean (1867-1928), tuntud plakodermide ja kõhrkalade spetsialist, endale koguni isikliku raudrüü teha. Rüükalade ja psammostiidide luuplaatide seas on mitmeid hammustusjälgedega eksemplare, millel võib täheldada elu jooksul saadud vigastusi ning jälgida nende paranemist (Lebedev jt 2009). Näiteks ei osutunud mõne cm laiuse tüki puudumine psammostiidide branhiaalplaadi välimisel nurgal eluohhtlikuks ning vigastus kattus kiiresti uue kändkoest ja tuberklitest koosneva kihiga.

KALAMUDELITEST

Seoses 15. a tagasi alustatud kalafossiilide näituste korraldamisega tekkis mõtte teha ammu elanud kaladest mudeleid. Sellele vajadusele viitasid Helsingi Ülikooli Loodusmuuseumi töötajad, kelle arvates polnud kalafossiilid tavakülastajale piisavalt arusaadavad 1995. a planeeritaval ühisnäitusel “Nagu kala vees...”. Lahendust vajasisid nii tehnilised kui ka teoreetilised küsimused. Et rahapuudus takistas kalli välismaa päritoluga modelleerimismaterjali muretsemist, tuli leida kohalik aseaine. Selleks sobis hästi pakenditeks kasutatav vahtplast, mille heaks leiukohaks olid nt naabruses asuva Tööstusprojekti prügikastid (instituut paiknes tol ajal Estonia puisteel). Uimedeks sai kasutada mitmesuguseid paksemaid kilesid ja väiksemaid pakendeid, sabauime kõvenduseks plekist joogipurke, millest sai kerge vaevaga välja lõigata

vastavaid detaile. Selliselt valmistatud “prügikalade” eeliseks oli asjaolu, et nad olid kerged ning neid sai üles riputada (joonis 7). Seda kasutati nt näituse kujundamisel Käsmu Meremuuseumis 2005. a.

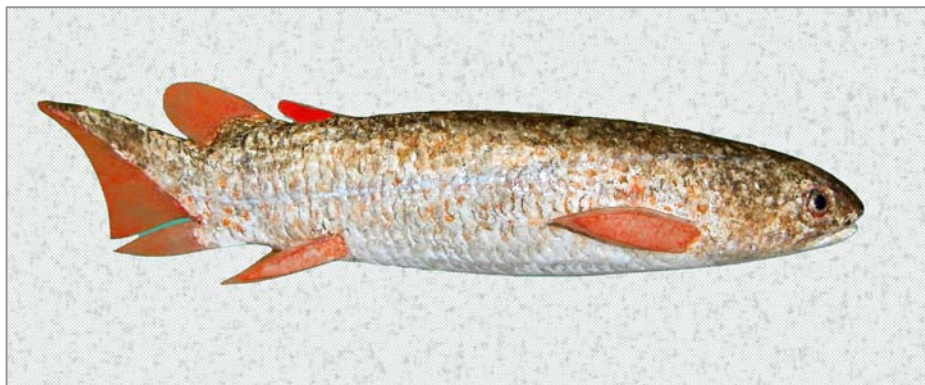
Raskusi tekitas kalade valik. Mudeliks sobisid vaid need fossiilsed kalad, kes oli leitud koos sabaga. Algisemadel kaladel olid enamasti säilinud vaid kilbid või “rüüd”. Nii oli sabauim tuntud vaid ühel(!) Vara-Devonis väga levinud lõuatute kalade



Joonis. 7.
Näitus
“Kaugete
aegade ka-
lad” Käs-
mu Mere-
muuseumis
2005. a.

Joonis 8.

Kesk-Devoni kopskala *Dipterus valenciennesi* Sedgwick et Murchison, mudel (kala pikkus 26 cm).



pteraspiidide sugukonna esindajal – *Errivaspis*’el. Kuid sellegi kalakese sabauime kohta oli kaks erinevat rekonstruktsiooni, mis ajendas *Errivaspis*’t põhjalikumalt uurima (Mark-Kurik, Botella 2009). Ka Kesk-Devoni dominantide psammosteidide sabauime rekonstruktsioon põhineb vaid nende Vara-Devoni aegse eellase – *Drepanaspis*’e sabal. Terved *Drepanaspis*’e eksemplarid säilisid nimelt Saksamaal nn katusekiltkivis.

Omaette probleemiks oli kalade värvus. Just see tekitas vaatajates kõige rohkem küsimusi. Erialase kirjanduse abil leidis sellelegi üldine vastus. Kuid palju kasulikku teavet andis akvaariumide külastamine. Püüdsin teha seda kõikidel välisreisidel olles, nt San Fransiscos, Montereys, Chicagos, Pariisis, Londonis, Stralsundis, Berliinis, Sydneys. Mudelid tehes sai selgeks mitu olulist aspekti. Nimelt kalade värvus ei sõltu üldse sügavamal nahas asetsevatest luudest (värvirakud on naha kõige pindmises osas). Ka on luude sutuurid välis-pinnal vaevalt nähtavad. See-eest on kalade küljejooned selgelt tähistatud – kas naha värvusega võrreldes heledamad või ka tumedamad. Nimetatud asjaolusid pole paljude fossiilsete kalade jooniste või mudelite puhul arvestatud. Otse ehmatama panevaid näiteid võib näha Interneti (nt *devonianlife*’i) lehekülgedel, nagu ka väga soliidsete populaarsete väljaannete illustreerimiste hulgas. Ilmekaim neist on *Gorgonichthys*’e rekonstruktsioon, millel selle rüükala koljut ja õlavööd katab punane nahk, tagapool on kala üleni sirelililla.

Elusuuruseid kalamudeleid on autor teinud ligi 20, mitmed neist kuuluvad püsieksponaatidena Läti Loodusmuuseumile Riias ning Helsingi Ülikooli Loodusmuuseumile, samuti Eesti Maaülikooli Võrtsjärve õppekeskusele (joonis 6, 8).

Eksponeeritud on kalamudeleid üle kümne korra mitmetel näitustel Eesti Loodusmuuseumis ja Eesti Meremuuseumis, Tartu Ülikooli Geoloogiamuuseumis, Käsmu Meremuuseumis, Läti Loodusmuuseumis ja mujal.

VIITED

Elliott, D. K., Mark-Kurik, E., Daeschler, E. 2004. A revision of *Obruchevia* (Psammosteida: Heterostraci) and a new obrucheviid from the Late Devonian of the Canadian Arctic. *Acta Universitatis Latviensis*, 679, 22-45.

Jakovlev, V. N. 1966. Funktsionalnaya evolyutsiya skeleta ryb. *Paleontologicheskii zhurnal*, 3, 3-12.

Lebedev, O. A., Mark-Kurik, E., Karatajūtė-Talimaa, V. N., Lukševičs, E., Ivanov, A. 2009. Bite marks as evidence of predation in early vertebrates. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 90, Suppl. 1, 344-356.

Mark, E. 1953. *Vidy Holonema iz srednego devona Estonskoy SSR*. Haberman, H. (toim). Loodusuurijate Seltsi juubelikoguteos. Tallinn, 382-396.

- Mark-Kurik, E. 1973a. *Actinolepis* (Arthrodira) from the Middle Devonian of Estonia. *Palaeontographica*, A, 143, 407-414.
- Mark-Kurik, E. 1973b. *Kimaspis*, a new palaeocanthaspid from the Early Devonian of Central Asia. *ENSV TA Toimetised. Keemia, Geoloogia*, 22, 4, 322-330.
- Mark-Kurik, E. 1974. Discovery of new Devonian fish localities in the Soviet arctic. *ENSV TA Toimetised. Keemia, Geoloogia*, 23, 4, 332-335.
- Mark-Kurik, E. 1991. The study of the Devonian fishes on the first half of the 19th century in Tartu. *Daba un musejs, Riga*, 3, 28-31.
- Mark-Kurik, E. 2006. Karksi – suurimaid Devoni kalaleiukohti Eestis. XIV Aprillikonverentsi “Lähenevad rannad”. Teesid. OÜ Eesti Geoloogikeskus, Tallinn, 13-14.
- Mark-Kurik, E. 2007. Dominant species and preservation of Devonian fishes. *Ichthyolith Issues, Special Publ.*, 10, 63-64.
- Mark-Kurik, E. 2008. Kalmetumäe müür – olulisemaid devoniaegste kalade leiukohti Eestis. Tamla, Ü. (toim). *Setumaa Kogumik*. 4, Uurimusi Setumaa loodusest, ajaloo ja rahvakultuuris. Tallinn, 28-43.
- Mark-Kurik, E. 2009. Tamme paljand – Kesk-Devoni kalade unikaalne leiukoht. *Eesti Geoloogia Seltsi Bülletään*, 8, 18-26.
- Mark-Kurik, E. 2010. *Dolganosteus*, a new Early Devonian rhenanid (Placodermi) from northern Siberia. Elliott, D. K., Maisey, J. G., Yu, X., Miao, D. (eds). *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes*. München, 101-106.
- Mark-Kurik, E., Botella H. 2009. On *Errivaspis* tail and the condition of caudal fin in heterostracans. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 90, (Suppl. 1), 44-51.
- Mark-Kurik, E., Carls, P. 2004. A long-snouted late Eifelian arthrodire from Aragón (Spain). *Revista Española de Paleontología*, 17, 1, 117-135.
- Mark-Kurik, E., Janvier, P. 1995. Early Devonian osteostracans from Severnaya Zemlya, Russia. *J. Vertebr. Paleontol.*, 15, 3, 449-462.
- Niedźwiedzki, G., Szrek, P., Narkiewicz, K., Narkiewicz, M., Ahlberg, P. E. 2010. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*, 463, 43-48.
- Obruchev, D. V., Mark-Kurik, E. 1965. Devonian psammosteids (Agnatha, Psammosteidae) of the USSR. *ENSV TA Geoloogia Instituut, Tallinn*.
- Obruchev, D. V., Mark-Kurik, E. 1968. On the evolution of psammosteids (Heterostraci). *ENSV TA Toimetised. Keemia, Geoloogia*, 17, 3, 279-284.
- Upeniece, I. 2001. The unique fossil assemblage from the Lode Quarry (Upper Devonian, Latvia). *Mitteilungen der Museum für Naturkunde Berlin. Geowissenschaftliche Reihe*, 4, 101-119.

ISOTOOBID EESTI ALUSPÕHJA UURIMISEL: KEMOSTRATIGRAAFIA JA KESKKOND

Dimitri Kaljo, Tõnu Martma

Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia insituut

Möödunud sajandi viimasel paaril kümnendil algas isotoopide intensiivne kasutamine paleosoi-
liste kivimite geoloogilisel uurimisel sisuliselt kogu maailmas. Järjest enam ilmus metoodilisi ja sissejuhatavaid artikleid, aga ka esimesi läbilõigete iseloomustusi. Seda progressi toetasid muu hulgas Rahvusvahelise Geoteaduste Programmi (IGCP) projektid nr 216 “Globaalsed bioloogilised sündmused Maa ajaloos” ja nr 293 “Fanerosoikumi sündmuste geokeemilised markerid” ning rida hilisemaidki kuni tänaseni välja. Esimesed isotoopgeoloogilised uuringud Eesti aluspõhjas teostatigi nimetatud projektide raames ja nendega pandi alus Ordoviitsiumi ajastu lõpul toimunud jäätumise detailsele tundmaõppimisele (Brenchley jt 1994) ning Siluri kemostratigraafia (Kaljo jt 1997). Lisades loetelusse ka Ordoviitsiumi läbilõigete stratigraafia ja globaalse korrelatsiooni (vt äsjane kokkuvõte Ainsaar jt 2010), on selle valdkonna seniste uuringute peamine temaatika nimetatud. Samas poleks õige jätta märkimata varem avaldatud töid (Müller jt 1981; Zhmur, Stepanova 1987), mis tehti seoses Eesti põlevkivi ja muude sapropeliitide keemilise uurimisega, kuid puudutati ka tekketingimusi ja teisi geoloogiale huvi pakkuvaid asjaolusid. Kuigi tänapäeval võib vaielda uuringute tollase metoodika üle, pöörame tähelepanu kahele aspektile – ülalviidatud varasem töö on TA Keemia Instituudi ja Geoloogia Instituudi ühisuuring (selles osalesid isotoopanalüüsi pioneerid geoloogias J.-M. Punning, R. Vaikmäe), mille eesmärgiks oli põlevkivi orgaanilise süsiniku isotoopkoostise ja tekketingimuste seoste otsing. Hilisemas artiklis, mille autorid olid NSVL TA Litosfääri Instituudist, on merevee temperatuuriks arvutatud kukersiitmuda settimise ajal 26–35 °C, mida peeti ülemääraseks ja pakuti reaalsemana vahemikku 20–28 °C. Tänapäevaseid diskussioone silmas

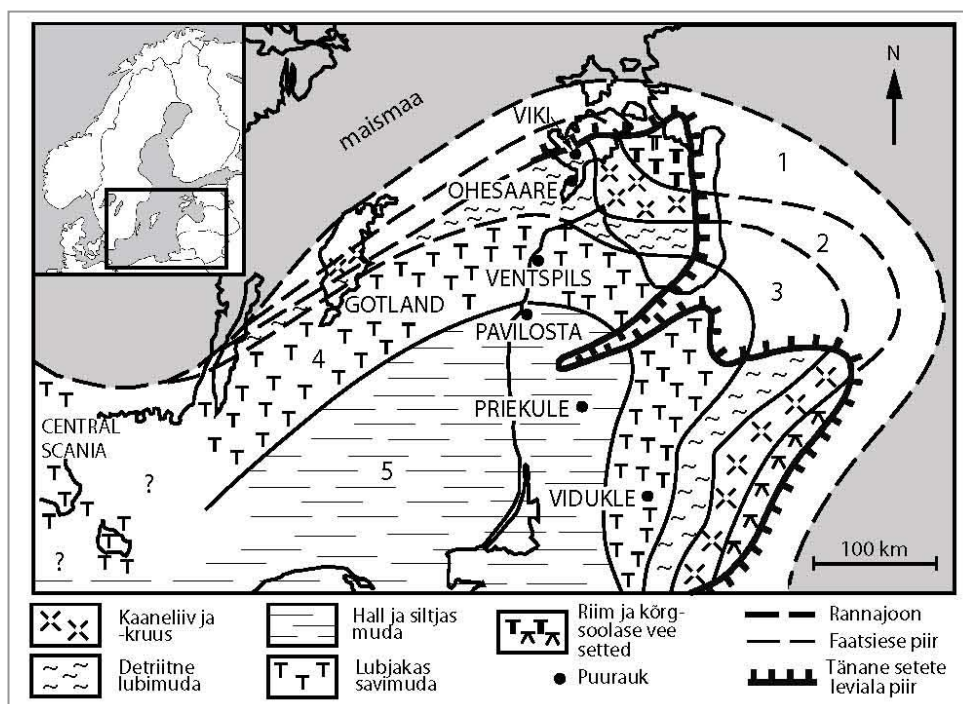
pidades (Puceat jt 2010) võiks aga eelistada pigem esimesena mainitud arve, aga sellest edaspidi.

Küll tahame rõhutada, et aluspõhja isotoopgeoloogiline uurimine sai suhteliselt kiiresti “jalad alla” tänu sellele eeltööle, mida tehti TA/TTÜ Geoloogia Instituudis kvaternaarse lubisetete ning arktiliste jääproovide C ja O isotoopkoostise uurimisel. Esimene tõsisem vastamist nõudev küsimus oli, kas 400–500 mln aastat vanemate Ordoviitsiumi ja Siluri kivimite analüüsandmed on samaväärselt usaldatavad, nagu on aktsepteeritud noorte objektide puhul. Meie käsitlesime uurimiste algfaasis seda teemat spetsiaalselt (Kaljo jt 1997), arvestades ka varasemaid Gotlandi Siluri uurimise tulemusi (Samtleben jt 1996; Wenzel, Joachimski 1996). Saadud positiivset vastust on tõendanud ka hilisemad kogemused, mis ei tähenda, et diagenetilisi muutusi ei tuleks pingsalt tähele panna. Näiteks puutusime me sellega kokku ühes suurte lootustega alanud Norra Skagerraki puursüdamiku projektis, mis jäigi realiseerimata uuritavate kivimite ülemäärase moondumuse tõttu. Teine oluline otsustus puudutas analüüsitava materjali – kas kasutada käsijalgsete kodades olevat kaltsiiti (mida peetakse üldiselt parimaks) või mõnevõrra halvemat võimalust – nn kogukivimi analüüsi. Arvestades Balti kivimite head säilimust ja meie uurimistöö geoloogilisi eesmärgi, valisime teise tee, mis võimaldab määrata isotoopide sisaldust kogu läbilõike ulatuses, mitte ainult sporaadiliste fossiilide leidude tasemetel. Kemostratigraafilistes uurimistes kasutatakse süsiniku isotoope, mis säilivad kivimis hästi, hapniku isotoopide saamiseks (nt paleotemperatuuri määramisel) on vaja biogeenset kaltsiiti, kogukivim ei kõlba. Oma süsiniku isotoopkõvera kvaliteetsuse tõestamiseks panime joonisele kõrvuti meie kogukivimi C kõ-

vera (Saaremaa ja Kuramaa andmed) ning bio-geense kaltsiidi kõvera Gotlandilt (Kaljo jt 1998). Silmnähtav trendide samasus väärtuste väikese erinevuse juures tõendas kogukivimi analüüsimise piisavat sobivust ja see meetod on leidnud laialdast järgimist.

Kemostratigraafia on stratigraafia keemiliste andmete alusel. Samuti nagu biostratigraafia kasutab fossiile (organismide kivistunud jäänukeid) või litostratigraafia kivimeid (nende erimite levikut). Ülesanne on kõigil üks – luua geoloogilise ajaloo raamistik, mis võimaldaks määrata sündmuste järjestust, samaaegsust, kestust, erinevate tingimustega piirkondades toimunud protsesside kooskõla või erinevusi jne. Geoloogiline aeg on kõikjal üks, aga selle sisu või protsesside tulemus võib olla äärmiselt erinev merelises keskkonnas ja mandril, aga ka mere erinevates sügavusvööndites, jõgede

deltades jm (joonis 1). Erinevates tingimustes (faatsiestes) elasad erinevad organismid, seal tekisid erinevad kivimid, mis teeb sünkroonsete (samal ajal tekkinud) tasemete jälgimise ühest faatsieste võõndist teise väga keeruliseks. Seepärast on ka ajalist korrelatsiooni koos faatsieste piiri ületamisega peetud üheks stratigraafia raskemaks probleemiks. Biostratigraafid lahendavad seda juhtkivististe, biotsoonide kompleksseerimise ja ökoloogiliste koosluste kaasamisega. Litostratigraafidel on vähem võimalusi isokroonsete markerite leidmiseks, kuid siiski on vulkaanilise tuha vahetihedid osutunud sellistena vägagi efektiivseteks (vt T. Kiipli kirjutis selles köites). Viimane aastakümne on olnud ka süsiniku kemostratigraafia arendamise ja populaarsuse kiire kasvu periood, milles on ka Tallinna ja Tartu uurijatel olnud mainimisväärne roll, mille sisust alamal.



Joonis 1.

Balti basseini faatsieste levik Ludlow ajastiku alguses (modifitseeritud Bassett jt 1989 järgi) ja uuritud puursüdame asukohad. Faatsieste võõndid: 1. Tõusu-mõõna ala ja laguunid. 2. Madalikud ja tugeva lainetuse ala. 3. Avašelf. 4. Süvašelf. 5. Šelfi depressioon ja üleminek avamerele.

ORDOVIITSIUMI JA SILURI $\delta^{13}\text{C}$ STANDARDTREND

Eesti aluspõhja uurijate objektid (kivimid, fossiilid) on algselt tekkinud/elanud merelises keskkonnas, mida mõjutavad erinevad seal toimivad kliimaatilised, okeanoloogilised, keemilised, biotilised jm tegurid. Seetõttu võib merevees oleva süsiniku isotoopkoostis teatud protsessides olla küllalt stabiilne, kuid erinevatel tingimustel teiseneda lühemaks või pikemaks ajaks. Merepõhja kuhjuse ja vee-elanike skelett on tavaliselt keemiliselt tasakaalus merevee koostisega, lubades eeldada, et settekivimite karbonaadid ja organismide kodade kaltsiit peegeldavad usaldusväärselt ülalnimetatud protsesse. Nende materjalide massi-spektromeetrisel uurimisel tuvastatakse süsiniku kahe stabiilse isotoobi – kerge (^{12}C) ja raske (^{13}C) sisalduste suhe. Esimest on tavaliselt ~99%, teist ~1% ning see suhe on looduses üldiselt püsiv, kuid väiksedki anomaaliad on kõnekad. Nende kasutamiseks arvutatakse vastav tunnusarv $\delta^{13}\text{C}$, mis tähendab uuritava proovi $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ suhte hinnangut rahvusvahelise standardi suhtes. Kivimites leiduvas orgaanilises aines on $\delta^{13}\text{C}$ keskmiselt 25‰, karbonaatsetes kivimites 0‰ lähedal.

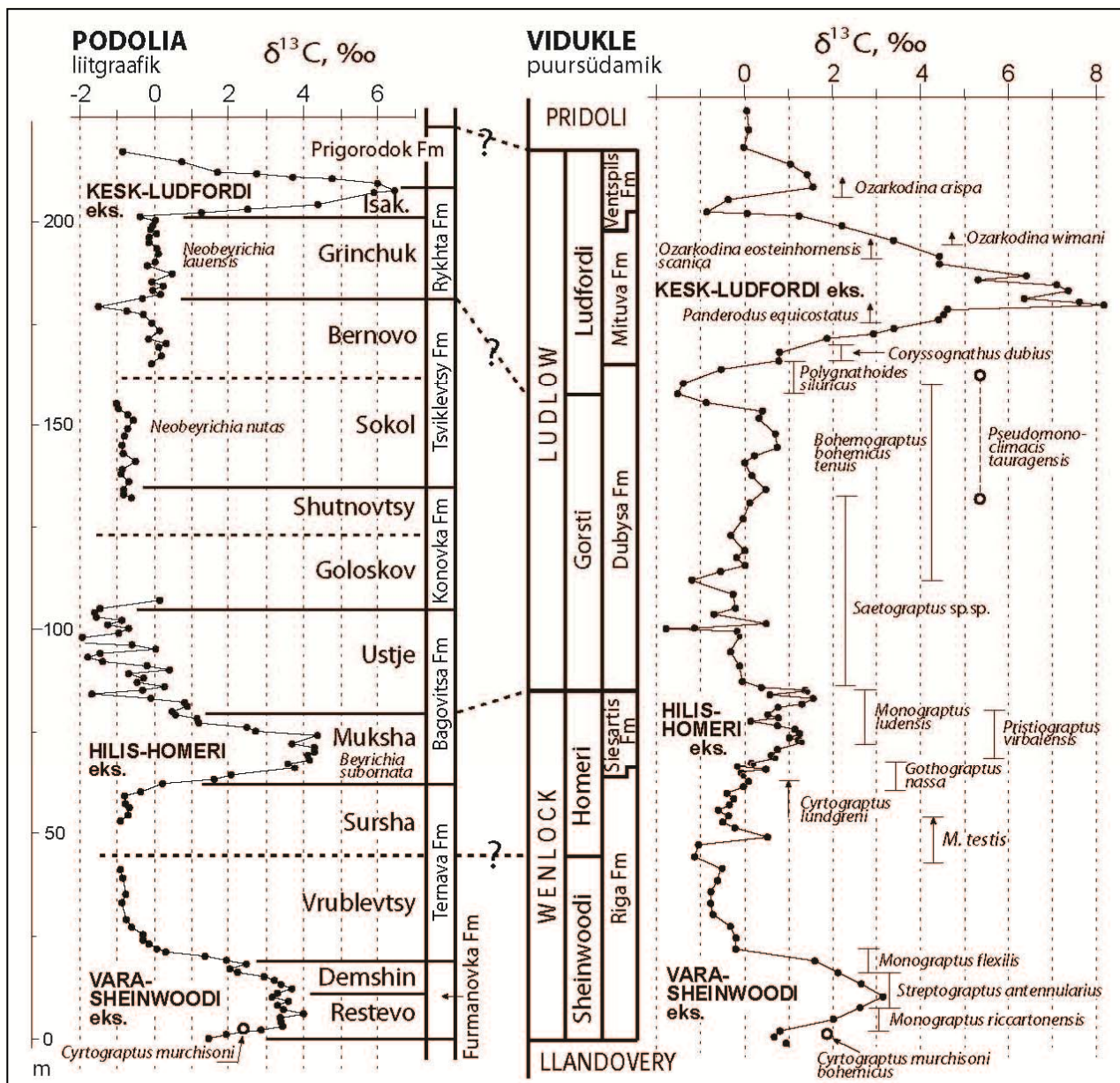
Kemostratigraafiliseks tööks oli esmalt vaja koostada võimalikult usaldusväärne ja täielik standardtrend, mida saaks kasutada etalonina. Enamus reaalseid läbilõikeid, näiteks puursüdamikud, on lünklikud, mitte puurimistöö praagi tõttu, mida ka juhtub, vaid lünkade tõttu setteprotsessis, või tingituna hilisemast kulutusest. Seepärast on vaja dubleerivaid läbilõikeid, mis vastastikku korvaksid puudujääke. Niisugune geoloogiliste läbilõigete isotoopgeoloogiline uurimine algas esmalt TTÜ GIs oma massispektromeetria labori (Tõnu Martma) baasil ja praktiliselt kohe ka TÜ GIs koostöös eelnimetatuga ning ka Bremeni Ülikooli vastava laboriga. Tartlased eesotsas Tõnu Meidla ja Leho Ainsaarega tegelesid peamiselt Ordoviitsiumiga, tallinlased Ülem-Ordoviitsiumi ja Siluriga. Arendati tihedat omavahelist koostööd ning ühtlasi koostööd ka Liverpooli Ülikooli kolleegidega. Selle lühikese viite lõpetuseks meie töörühmade te-

gevuse algusse konstateerime, et uuringuid saatis ka edu, kuivõrd mõlema rühma esindajad pälvisid 2001. a kollektiivina Eesti Vabariigi teaduspreemia ning kaks inglasega koostöös kirjutatud ühiartiklit (Brenchley jt 1994, 2003) kuuluvad juba rohkesti tsiteeritud “klassika” hulka.

Kümmekond aastat kestnud pingelise läbilõigete uurimise tulemuste kokkuvõttena ilmus möödunud aastal artikkel (Ainsaar jt 2010), milles on esitatud peamiselt Baltikumi materjali alusel koostatud Ordoviitsiumi $\delta^{13}\text{C}$ standardtrend (joonis 1), selle hälvete ja kemotsoonide nomenklatuur ning seosed olulisemate miljööfaktoritega. Nimetatud töös on toodud ka küllalt täielik kirjanduse loetelu, mis annab huvilistele võimaluse hõlpsasti tutvuda algallikatega. Siluri trendi kohta samaväärne kokkuvõtte puudub, kuid sisuliselt on selline standardtrend olemas peaaegu kogu ladestu kohta (puudu on Pridoli keskosa, mis peaks selguma lähiajal) publitseerituna erinevates artiklites (Kaljo jt 1998; Kaljo, Martma 2000; Martma jt 2005).

Üldistades süsiniku isotoopkoostise muutusi kahe ajastu lõikes on järgnev kokkuvõtte mõnevõrra üllatav. Ordoviitsiumi varasemas pooles ca 20 mln aasta vältel oli süsiniku trendi varieeruvus väga vähene, tuvastatud on vaid üks alla keskmise positiivne hälve (1,9‰, vanusega 463 Ma = mln a). Alates Vara-Kati hälbe tipust (2,2‰, 454 Ma) algab intensiivsete muutuste aeg kestusega 9 mln a, mil $\delta^{13}\text{C}$ hälvete intensiivsus pidevalt kasvab. Selles vahemikus on tuvastatud 6 hälvet iga 1–2 mln a järel ning lõpuks võimsaim Porkuni (Hirnantia) lademes (6,7‰, 445 Ma). Siluri standard kordab Ordoviitsiumi trendi põhijooni – algul 17 mln aasta kohta ainult kaks keskmise suurusega $\delta^{13}\text{C}$ hälvet, seejärel 8–9 mln a sees kolm suurt (3–5‰) ja üks väga suur hälve (8‰) Ludlow lõpus vanusega 420 Ma (joonis 2).

Konstateerime, et eelmises lõigus on dokumenteeritud kaks süsiniku ringkäigu tsüklit, mida ilmestab kahekordne trendi varieeruvuse ja intensiivsuse kasv – esiteks mõlema tsükli sees need näitajad, kasvavad vanemast noorema suunas ja sama



Joonis 2.

Siluri (Wenlock-Ludlow) $\delta^{13}\text{C}$ trendide võrdlus Podoolia ja Balti läbilõiget. Fm – kihistu; eks. – ekskursioon (= positiivne hälve). Alusmaterjal Martma jt 2005 ja Kaljo jt 2007.

kordub kahe tsükli võrdluses, mil Siluri muutused on sagedasemad ja intensiivsemad kui Ordoviitiumis. Niisugune rütmi korduse iseloom viitab

enam muutuste globaalsetele või kosmilistele põhjustele, mitte sedavõrd regionaalsetele ajenditele, kuigi ka need on selles protsessis osalised.

KAKS KEMOSTRATIGRAAFIA RAKENDUSE NÄIDET

Globaalne Hirnanti lade, millele Eesti stratigraafilises skeemis vastab Porkuni lade, hõlmab noorimad Ordoviitsiumi kivimid. Nende kivimitega seostatakse praegusel ajal kõige enam diskuteeritavad geo- ja biosündmused, hiiglaslik jäätumine Gondwana mandril, ookeani veetaseme ligi 100 m langus, süsiniku ja hapniku tsüklite suured muutused, temperatuuri oluline langus, organismide massiline väljasuremine jne. Loomulikult on need protsessid omavahel suuremal või vähemal määral seotud ning nende seoste mõistmiseks on väga oluline teada uuritavate sündmuste järjekorda, mis oli enne, mis tuli pärast ja millal.

Hirnanti lademe alumine piir on rahvusvahelise komisjoni otsusel defineeritud graptoliidi *Norma-lograptus extraordinarius* (Sobolevskaya) esmailmumise tasemega lademe stratotüübis Lõuna Hiinas. Kivimid ja fossiilid on seal piirialas täiesti erinevad (mustad kildad) neist, mis esinevad Eestis ning biostratigraafia oli siin praktiliselt võimatu. Siiski võtsime selle piiri analüüsi ette ja toetudes bio- ja kemostratigraafia kooskasutusele näitasime (Kaljo jt 2008), et Porkuni ja Hirnanti lademe alumist piiri võib pidada sünkroonseks Hirnanti $\delta^{13}\text{C}$ hälbe algusega, mida markerib kiitiiniku *Spinachitina taugourdeaui* Eisenack biotsooni algus. See seisukoht on leidnud Põhja-Ameerikas nii vastuväiteid (Ahab jt 2010) kui toetust (Finnegan jt 2011), kusjuures Bergström jt (2009) on seda kasutanud oma globaalses kemostratigraafilises skeemis.

Teise näite toome Podooliast (Ukraina), kus Siluri kivimid on enamasti väga kivistisrikkad ja suurte uurimistraditsioonidega. Nagu meilgi on seal üheks stratigraafilise skeemi probleemseks kohaks Wenlocki ja Ludlow ladestiku piiri jälgimine Dnestri-äärsetes paljandites, kus see satub laguunsete dolomiitide vahemikku, milles kivistisi väga vähe ja needki enamasti kohtspetsiifilised (joonis 2). Tänu Hilis-Homeri $\delta^{13}\text{C}$ positiivse hälbe leidmisele võisime selle piiri ja korrelatsiooni globaalse stratotüübiga fikseerida suhteliselt põhjendatult (Kaljo jt 2007).

HAPNIKU ISOTOOBID, TEMPERATUUR JA ELURIKKUSE MUUTUSED

Rea keskkonda iseloomustavate parameetrite, eriti temperatuuri kohta andmete saamiseks on vaja uurida hapniku isotoopkoostist kivimites ja nende koostisosades, mis on selle keskkonna produktid. Võrreldes süsinikuga on hapniku isotoobid palju tundlikumad diagenetiliste mõjude suhtes ja nendega töötamine nõuab suuremat tähelepanu materjali usaldusväärsuse hindamisel. Tänapäevaks on üsna üldiselt aktsepteeritud (vt ülevaadet Munnecke jt 2010), et kogukivimi analüüs selleks ei kõlba, parem on biogeenne kaltsiit (käsijalgsete, korallide jne skelettides) ja veel parem biogeenne apatiit konodontlooma kivimites säilivates elementides. Moondest rikutud objektide elimineerimiseks tuleb neid peaaegu lausaliselt kontrollida katoodluminesentsentsi abil.

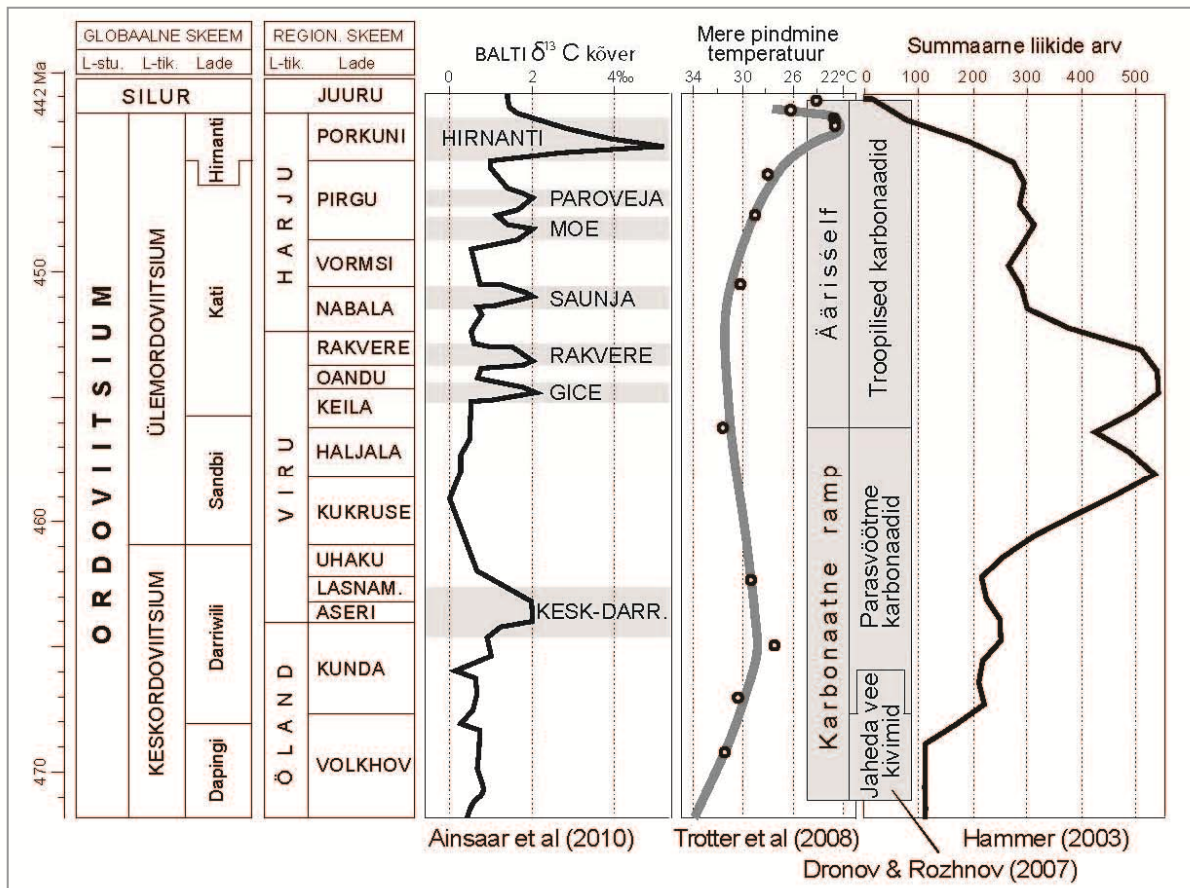
Eesti aluspõhja kivimites on hapniku isotoope seni vähe uuritud, enamasti seoses Hirnanti jääaja (Brenchley jt 1994, 2003; Hints jt 2010) ja pisut ka sellele järgnenud Vara-Siluri pärastjääaja uurimisega (Heath jt 1998). Kõik need analüüsid $\delta^{18}\text{O}$ väärtuste saamiseks on teostatud käsijalgsete kodades oleva kaltsiidi baasil. Kuid jättes detailid kõrvale vaatame pigem laiemalt merevee temperatuuri muutumist ja selle mõju elustiku mitmekesisusele Ordoviitsiumis. Alljärgneva lõigu koostamisel kasutasime meie töögrupi äsja ilmunud artikli (Kaljo jt 2011) materjale, mis kuulub meie ammuse koostööpartneri P. J. Brenchley elutöö äramärkimiseks mõeldud *Geological Journal* erinumbrisse.

Trotter jt (2008) publitseerisid peamiselt Laurentia (= Põhja-Ameerika) mandri Ordoviitsiumis leiduvate konodontide apatiidi isotoopanalüüsiga saadud andmetel ookeani pinnaveekihi temperatuuri muutumise kõvera, mille peamine osa on siin reprodutseeritud (joonis 3). Tuleb silmas pidada, et tuvastatud temperatuuri langus 12 °C umbes 28 mln a jooksul kehtib troopilise ookeani kohta, sest kogu selle aja paiknes Laurentia manner praktiliselt ekvaatoril (Cocks, Torsvik 2004). Baltica triivis samal ajal ca 50. lõunalaiuselt põhja suunas,

jõudes alles ajastu lõpupoole troopikasse (joonis 3; grafaa Dronov, Rozhnov 2007).

Seega algul oli Baltika oluliselt jahedam kui joonisel 3 näidatud Laurentia mandri troopilised temperatuurid (tänapäevased 28–32 °C on väga lähedased). Sarnasus tänapäevaste ookeanide pinnavee temperatuuriga rääkis konodontapatiidi termomeetria kasuks, sest käsijalgsete kaltsiit oli andnud ebaloomulikult kõrgeid väärtusi, mille tasandamiseks tuli otsida lisaseletusi, nagu jää mahu ja soolsuse mõju isotoopandmete interpreteerimisele jms. Siiski on Trotteri jt andmed pandud kahtluse alla (Puceat jt 2010), kuivõrd arvutustel kasutatud

valemid ei olnud piisavalt korrektsed. Ilmselt Trotteri kõvera absoluutväärtused vajavad tõepoolest korrigeerimist (viga näib olevat süstemaatiline, arvatavalt 4–8° alla hinnatud), kuid trend on siiski kooskõlas rea tuntud geoloogiliste faktidega. Näiteks temperatuuri miinimum (23 °C) langeb kokku glatsiaalsete settekivimite moodustumisega Hirananti eal. Kuid siin on rida detaile, mis kutsuvad esile eriarvamusi ja, tahtmata pikalt spekuleerida, otsustasime alustada uuringut Baltica läbilõigetes biogeense kaltsiidi baasil, kontrollimaks nende ja biogeense apatiidi andmete korreleruvust.



Joonis 3.

Ordoviitsiumi δ¹³C standardtrendi, troopilise ookeani pinnavee temperatuuri, Balti kivimite fatsiaalse üldiseloomu ja elurikkuse muutuste korrelatsioon Kaljo jt 2011 järgi. L-stu – ladestu; L-tik – ladestik. Algallikad näidatud joonisel.

Mis puutub aga temperatuuri mõju elustikule (joonis 3) Hilis-Ordoviitsiumis, siis peame vajalikuks (Kaljo jt 2011) modifitseerida Trotter jt (2008) üldist teesi, et “jahenemine vallandas intensiivse Kesk-Ordoviitsiumi bioradiatsiooni”. Meie analüüs näitas, et suhteliselt kõrged temperatuurid Ordoviitsiumi alguses jahenesid kuni stabiilse tasemeni Darriwili ja Sandbi eal ning Kati ea alguses, mil elustik saavutas maksimaalse mitmekesisuse. Vara-Kati ea lõpul hakkas temperatuur uuesti ja järjest kiiremini langema ning samal ajal on täheldatav ka mitmekesisuse järkjärguline kahanemine (Hammer 2003). Sealjuures on organismide rühmade reageering keskkonna muutumisele spetsiifiline, mitte universaalne (Kaljo jt 2011). Kirjeldatud seaduspära annab põhjust esile tõsta teatud optimaalset temperatuurivahemikku, mil biomitmekesisus oli suurim ja sellest jahedamaks muutudes algas järk-järguline ja intensiivistuv taksonite kadumine kuni massiliste väljasuremisteni Hirnanti eal ja vahetult enne seda. Viimastele sündmustele eelnenud ca 5 mln aasta kestusega mitmekesisuse kahanemise perioodi nimetasime Kati proloogiks.

VIITED

- Achab, A., Asselin, E., Desrochers, A., Riva, J. F., Farley, C. 2011. Chitinozoan biostratigraphy of a new Upper Ordovician stratigraphic framework for Anticosti Island, Canada. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 123, 186-205.
- Ainsaar, L., Kaljo, D., Martma, T., Meidla, T., Männik, P., Nõlvak, J., Tinn, O. 2010. Middle and Upper Ordovician carbon isotope chemostratigraphy in Baltoscandia: a correlation standard and clues to environmental history. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 294, 189-201.
- Bergström, S. M., Xu Chen, Gutierrez-Marco, J. C., Dronov, A. 2009. The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major regional series and stages and to $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy. *Lethaia*, 42, 97-107.
- Brenchley, P. J., Marshall, J. D., Carden, G. A., Robertson, D. B. R., Long, D. G. F., Meidla, T., Hints, L., Anderson, T. F. 1994. Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived Late Ordovician glaciation in a greenhouse period. *Geology*, 22, 295-298.
- Brenchley, P. J., Carden, G. A., Hints, L., Kaljo, D., Marshall, J. D., Martma, T., Meidla, T., Nõlvak, J. 2003. High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 115, 89-104.
- Cocks, L. R. M., Torsvik, T. H. 2004. Major terranes in the Ordovician. Webby, B. D., Paris, F., Droser, M. L., Percival, I. G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Columbia University Press, New York, 61-67.
- Dronov, A., Rozhnov, S. 2007. Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: Sedimentological and palaeontological aspects. *Acta Palaeontol. Sinica*, 46, Supplement, 108-113.
- Finnegan, S., Bergmann, K., Eiler, J. M., Jones, D. S., Fike, D. A., Eisenman, I., Hughes, N. C., Tripathi, A. K., Fischer, W. W. 2011. The magnitude and duration of Late Ordovician – Early Silurian Glaciation. *Science*, 331, 903-906.
- Hammer, Ø. 2003. Biodiversity curves for the Ordovician of Baltoscandia. *Lethaia*, 36, 305-314.
- Heath, R. J., Brenchley, P. J., Marshall, J. D. 1998. Early Silurian carbon and oxygen stable-isotope stratigraphy of Estonia: Implications for climatic change. Landing, E., Johnson, M. E. (eds). *Silurian cycles – linkages of dynamic stratigraphy with atmospheric, oceanic and tectonic changes*, 313-327. (New York State Museum Bulletin; 491).
- Hints, L., Hints, O., Kaljo, D., Kiipli, T., Männik, P., Nõlvak, J., Pärnaste, H. 2010. Hirnantian (latest Ordovician) bio- and chemostratigraphy of the Stirnas-18 core, western Latvia. *Estonian J. Earth Sciences*, 59, 1-24.
- Kaljo, D., Grytsenko, V., Martma, T., Mõtus, M.-A. 2007. Three global carbon isotope shifts in the Si-

- lurian of Podolia (Ukraine): stratigraphical implications. *Estonian J. Earth Sciences*, 56, 205-220.
- Kaljo, D., Hints, L., Hints, O., Männik, P., Martma, T., Nõlvak, J. 2011. Katian prelude to the Hirnantian (Late Ordovician) mass extinction: a Baltic perspective. *Geol. J.*, DOI: 10.1002/gj.1301.
- Kaljo, D., Hints, L., Männik, P., Nõlvak, J. 2008. The succession of Hirnantian events based on data from Baltica: brachiopods, chitinozoans, conodonts, and carbon isotopes. *Estonian J. Earth Sciences*, 57, 197-218.
- Kaljo, D., Kiipli, T., Martma, T. 1997. Carbon isotope event markers through the Wenlock – Pridoli sequence in Ohesaare (Estonia) and Priekule (Latvia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 132, 211-224.
- Kaljo, D., Kiipli, T., Martma, T. 1998. Correlation of carbon isotope events and environmental cyclicity in the East Baltic Silurian. Landing, E., Johnson, M. E. (eds). *Silurian Cycles. Linkages of Dynamic Stratigraphy with Atmospheric, Oceanic, and Tectonic Changes*, 297-312. (New York State Museum Bulletin; 491).
- Kaljo, D., Martma, T. 2000. Carbon isotopic composition of Llandovery rocks (East Baltic Silurian) with environmental interpretation. *Proc. Estonian Acad. Sci. Geology*, 49, 267-283.
- Martma, T., Brazauskas, A., Kaljo, D., Kaminskas, D., Musteikis, P. 2005. The Wenlock – Ludlow carbon isotope trend in the Vidukle core, Lithuania, and its relations with oceanic events. *Geol. Quart.*, 49, 223-234.
- Munnecke, A., Calner, M., Harper, D. A. T., Servais, T. 2010. Ordovician and Silurian sea-water chemistry, sea level, and climate: A synopsis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 296, 389-413.
- Müller, C., Klesment, I., Punning, J.-M., Vaikmäe, R. 1981. Izotopnyi sostav ugleroda nekotorykh sapropelitov kak pokazatel' ikh formirovaniya. *ENSV TA Toimetised. Keemia*, 30, 2, 84-90.
- Pucéat, E., Joachimski, M. M., Bouilloux, A., Monna, F., Bonin, A., Motreuil, S., Morinière, P., Hénard, S., Mourin, J., Dera, G., Quesne, D. 2010. Revised phosphate –water fractionation equation reassessing paleotemperatures derived from biogenic apatite. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 298, 135-142.
- Samtleben, C., Munnecke, A., Bickert, T., Pätzold, J. 1996. The Silurian of Gotland (Sweden): Facies interpretation based on stable isotopes in brachiopod shells. *Geol. Rundschau*, 85, 278-292.
- Zhmur, S. I., Stepanova, N. A. 1987. Carbon and oxygen isotope composition of carbonates present in Estonian oil shales. *Oil Shale*, 4, 30-35. (In Russ).
- Trotter, J. A., Williams, I. S., Barnes, C. S., Lecuyer, C., Nicoll, R. S. 2008. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry. *Science*, 321, 550-554.
- Wenzel, B., Joachimski, M. M. 1996. Carbon and oxygen isotopic composition of Silurian brachiopods (Gotland, Sweden): paleoceanographic implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 122, 143-166.

VULKAANILISED KIHID EESTI ALUSPÕHJAS JA NENDE KASUTAMINE STRATIGRAAFIAS

Tarmo Kiipli, Toivo Kallaste

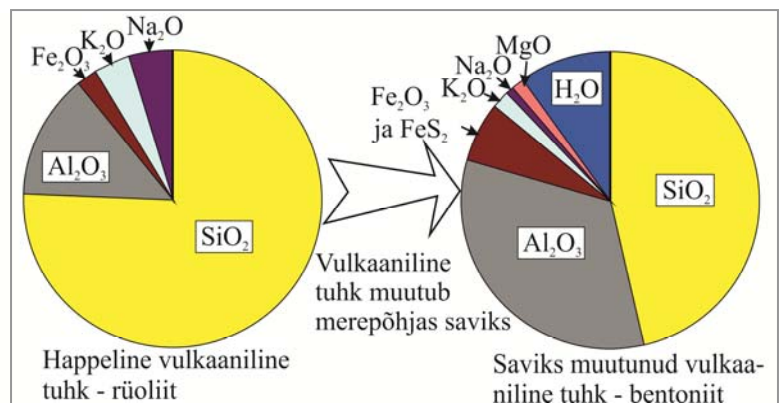
Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituut

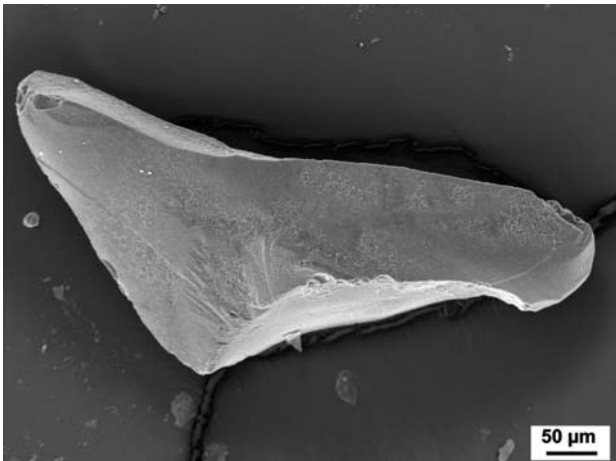
Ordoviitsiumi ja Siluri (ajavahemikust 490–415 miljonit aastat tagasi) kivimitest on mitmel pool teada savikaid vulkaanilisi vahekihte – bentoniite, mis pärinevad ca 140 purskest. Nende sageli vilgurikaste savide vulkaanilist päritolu mõistis Skandinaavias esmakordselt Thorslund (1945). Rootsisis emigratsioonis olles kirjutas esmakordselt vulkaanilistest kihtidest Eesti aluspõhjas ka Jaanusson (1948). Thorslundi poolt on pakutud ka idee, et vulkaaniline vahekiht settekivimites on ideaalseks ajamarkeriks läbilõigete rööbistamisel. Reaalselt suudeti aastakümnete jooksul seda ideed rakendada ainult kahe silmapaistvalt suure paksusega vulkaanilise kihi puhul, mida oli võimalik ära tunda nii Eestis kui ka Skandinaavias. Enamus kihte on väga õhukesed, varieerudes vahemikus 1 mm kuni 10 cm, ja välimuselt sarnased. See tekitab probleemi: kuidas erinevates läbilõigetes sama vulkaanipurske kiht ära tunda. Hiljutise geoloogilise mineviku uurimisel kasutatakse sama purskekihi tuvastamisel efektiivselt vulkaanilise klaasi keemilise koostise analüüsi, kuna on selgunud, et iga purske kivimitel on oma spetsiifiline koostis. Kaugema mineviku puhul see ei toimi, sest vulkaaniline tuhk on sedimentatsiooni keskkonnas

muutunud saviks, kaotades oma purskele iseloomuliku koostise (joonis 1). Kuigi enamus vulkaanilist tuhka, mis koosneb amorfsest klaasjast materjalist, hüdratiseerub vees ja muutub, leidub siiski vulkaanilises tuhas vähemal määral ka inertsemaid komponente, mis võivad säilida sadu miljooneid aastaid. Need on nn fenokristallid ja nende fragmendid, mis moodustusid juba magmakambris enne vulkaanipurset. Põhilisteks fenokristallideks, mida võib leida saviks muutunud vulkaanilistes kihtides, on kvarts, sanidiin ja biotiit. Vähem leidub apatiiti, tsirkooni jt mineraale (joonis 2). Kõik need kristallid võivad samuti endas kanda konkreetset vulkaanipurset iseloomustavat keemilist tunnust. Küsimuseks on ainult, kuidas nende väikeste kristallikeste (Eestis enamasti suurusega 0,04 kuni 0,1 mm) koostist piisavalt täpselt analüüsida. Autorid (Kiipli, Kallaste 2002) juurutasid sanidiini ($(K,Na)AlSi_3O_8$ koostise mõõtmiseks uudse röntgendifraktomeetrilise meetodi. See põhineb asjaolul, et suure ioonraadiusega kaaliumi ja väikese ioonraadiusega naatriumi vahekorral sanidiinis määrab selle mineraali kristallvõre parameetrid, mida saab täpselt mõõta röntgendifraktomeetriliselt.

Joonis 1.

Vulkaanilise tuha muutumine merelistes tingimustes. Merepõhjas amorfne klaasjas vulkaaniline tuhk reageerib veega ja selle käigus lahustub suur osa SiO_2 , Na_2O ja K_2O . Ümbritsevast keskkonnast tuleb sisse vesi, väävel ja MgO . Immoobiilse Al_2O_3 ja tihti väheliikuva raua sisaldused kasvavad oluliselt.

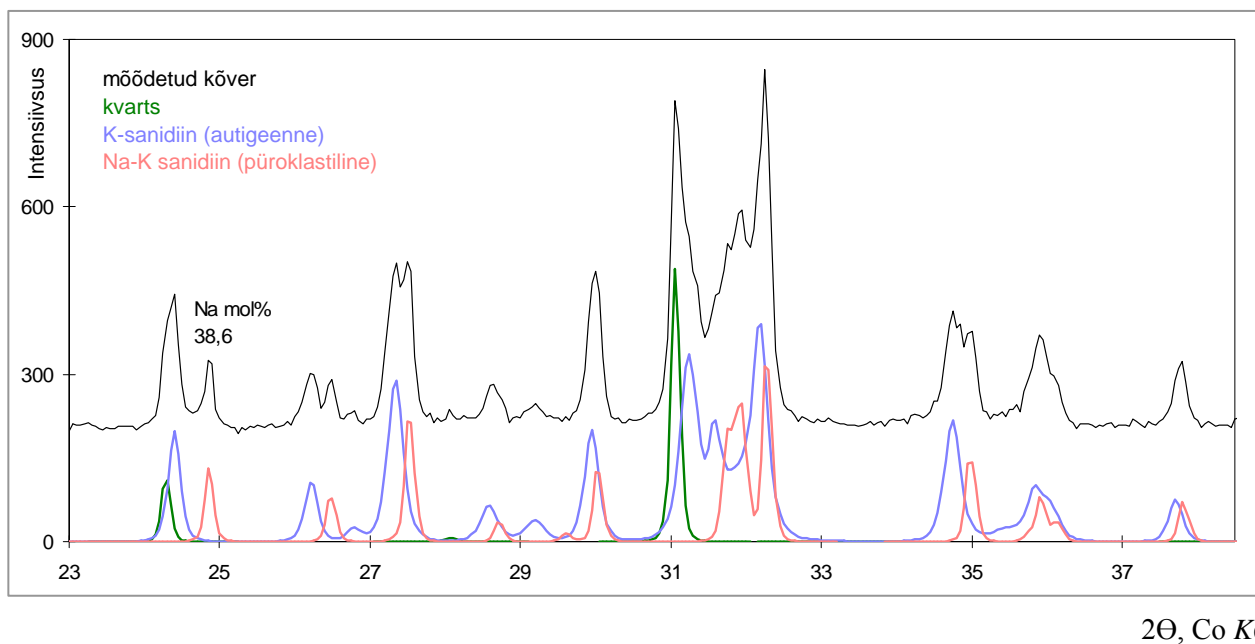




Joonis 2A.
Plahvatuslikus vulkaanipurskes purustatud kvartsi kild.



Joonis 2B.
Vulkaanilise tuha kihist välja pestud fossiilid, mille algsetl karbonaatsed skeletid on asendunud autigeense päevakiviga.

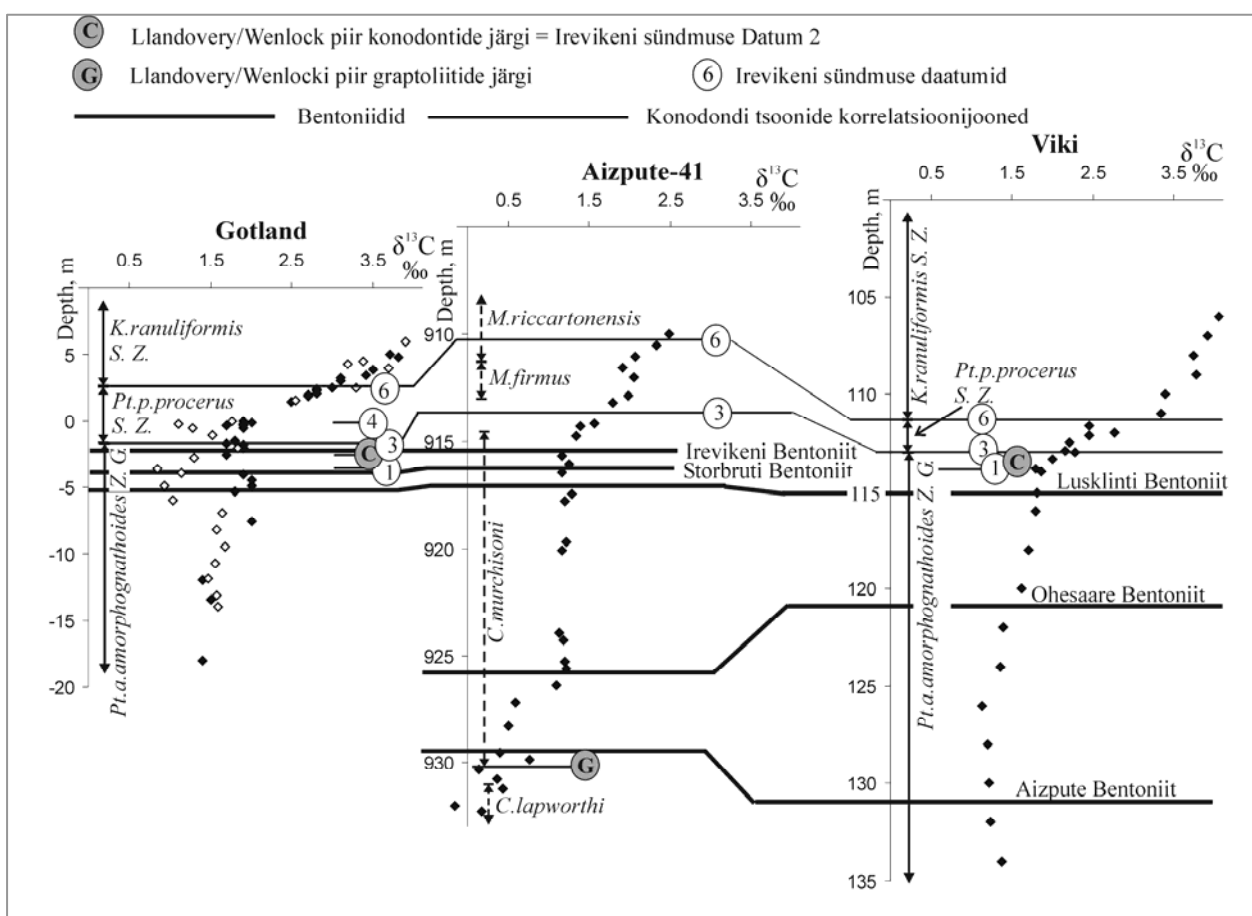


Joonis 3.
Röntgendifraktogramm vulkaanilise kihi suurel määral püroklastilise terafraktsiooni pulberpreparaadist. Na-K päevakivi monokliinse kristallvõre parameeter a väheneb Na sisalduse suurenedes, mis joonisel avaldub refleksi difraktsiooninurga suurenemises. Bentoniitide terafraktsiooni uurimisel skaneerisime maksimaalse täpsusega nurkvahemikku $23,5\text{--}26,0^\circ 2\theta$, milles asuva vulkaanilise sanidiini 201 refleksi asukoha järgi arvutasime sanidiini Na sisalduse (Varbla pa., sügavus 319,4 m, Pirgu lade).

Selgus, et saavutatav täpsus ($\pm 1\%$) on piisav, et enamikul juhtudel eri pürskekihte identifitseerida. Keemilise koostise otsese analüüsiga on sellist täpsust nii väikestes terakestes väga raske saavutada. Selle meetodi teisteks eelisteks on, et mõõdetakse kuni 2000 tera samaaegselt, mis annab proovi usaldusväärse keskmise ja seejuures ei sega analüüsi eriti ka preparaadis väiksemas kontsentratsioonis olevad teised komponendid, millest ei olnud võimalik proovi puhastamise käigus lahti saada. Joonisel 3 on üks mõõdetud sanidiini spektrit.

NÄIDE MEETODI KASUTAMISEST

Siluriajastu üks suuremaid hävinguid elusmaailmas oli nn Irevikeni sündmus, mille käigus suri välja hulgaliselt madal mere elustikku. Konodontide liikide kadumine selle sündmuse käigus on hästi uuritud Gotlandi saare paljandites Lennart Jeppssoni poolt ja Viki puurstüdamikus Saaremaalt Peep Männiku poolt. Ei Gotlandil ega ka Viki puuraugus, mille kivimid esindavad suhteliselt madala mere keskkonda, ei leita Irevikeni sündmuse tasemel graptoliite, kes esinevad sügavaveelistes setetes. Rahvusvaheline Siluri strati-



Joonis 4.

Gotlandi (Rootsi), Aizpute-41 (Läti) ja Viki (Eesti) läbilõigete korrelatsioon vulkaaniliste kihtide alusel. Mustad ja tühjad rombid näitavad süsiniku isotoopsuhet (Cramer jt 2010). Geokeemilised korrelatsioonid näitavad, et konodontide järgi oletatud Llandovery/Wenlocki piir (Gotland ja Viki) on märgatavalt kõrgemal kui graptoliitide järgi tõestatud piir (Aizpute-41).

graafiline skeem aga tugineb eelkõige graptoliitide evolutsioonil. Nende autorite poolt oli püstitatud hüpotees, et see sündmus korreleerub Llandovery/Wenlocki piiriga (Jeppsson, Männik 1993), mis vastab graptoliiditsooni *Cyrtograptus centrifugus* algusele. Vulkaaniliste kihtide korrelatsioon Viki puuraugu ja Läti Aizpute-41 puuraugu vahel, mis sisaldab graptoliite (Kiipli, Kallaste 2006) näitas, et see hüpotees ei ole õige: Irevikeni sündmus Viki puuraugus on 28 m kõrgemal kui Llandovery/Wenlocki piir. Irevikeni sündmuse korrelatsioon vulkaaniliste kihtide abil Gotlandilt Aizpute-41 puurauguga (Kiipli jt 2008) kinnitas seda tulemust (joonis 4). Sõltumatu meetodiga – süsiniku isotoopide kõvera abil – kinnitas seda tulemust äsja Crameri jt (2010) uurimus.

Seega aitas uute meetodite rakendamine oluliselt täpsustada stratigraafiat Llandovery/Wenlocki piiri tasemel Siluris.

VULKAANILISE TUHA ALLIKAD

Eesti on asunud väga pikka aega stabiilse Baltika laama sisemuses ja lähikonnast vulkaane teada ei ole. Enamasti esinevad vulkaanid laamade äärealadel, mis liiguvad üksteise suhtes. Nagu on teada hilisematest aegadest võib vulkaaniline tuhk levida sadade ja isegi paari-kolme tuhande kilomeetri kaugusele purskekohtadest. Vulkaanilise tuha levik kaardipildis osutab, et Hilis Ordoviitsiumi alguses tuli vulkaaniline tuhk meie alale edelast (praeguste ilmakaarte järgi), kus Avalonia mikrokontinent põkkus Baltika kontinendiga. Hiljem Siluris on tuhk saanud valdavalt loodesuunast, kus asus aeglaselt sulguv Iapetuse ookean. Mõnel perioodil on võinud tuhka saabuda ka lõunast, kus väiksemad nn Lõunamandri Gondwana fragmendid liikusid Baltika poole.

VIITED

- Cramer, B. D., Loydell, D. K., Samtleben Ch., Munnecke, A., Kaljo, D., Männik, P., Martma, T., Jeppsson, L., Kleffner, M. A., Barrick, J. E., Johnson, C. A., Embsbo, P., Joachimski M. M., Bickert, T., Saltzman, M. R. 2010. Testing the limits of Paleozoic chronostratigraphic correlation via high-resolution (<500 k.y.) integrated conodont, graptolite, and carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) biochemostratigraphy across the Llandovery-Wenlock (Silurian) boundary: Is a unified Phanerozoic time scale achievable. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 122, 1700-1716.
- Jaanusson, V. 1948. Vulkaanilise tegevuse jälgi Lääne-Baltoskandia ordoviitsiumi settekivimites. ESTONIA, Eesti üliõpilaskonna neljas väljaanne Saksamaal. Karlsruhe, 50-52.
- Jeppsson, L., Männik, P. 1993. High resolution correlations between Gotland and Estonia near the base of Wenlock. *Terra Nova*, 5, 348-358.
- Kiipli, T., Jeppsson, L., Kallaste, T., Söderlund, U. 2008. Correlation of Silurian bentonites from Gotland and the East Baltic using sanidine phenocryst composition, and biostratigraphical consequences. *J. Geol. Soc.*, 165, 211-220.
- Kiipli, T., Kallaste, T. 2002. Correlation of Telychian sections from shallow to deep sea facies in Estonia and Latvia based on the sanidine composition of bentonites. *Proc. Estonian Acad. Sci. Geology*, 51, 143-156.
- Kiipli, T., Kallaste, T. 2006. Wenlock and uppermost Llandovery bentonites as stratigraphic markers in Estonia, Latvia and Sweden. *GFF*, 128, 139-146.
- Thorslund, P. 1945. Om bentonitlager i Sveriges kambrosilur. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, 67, 286-288.

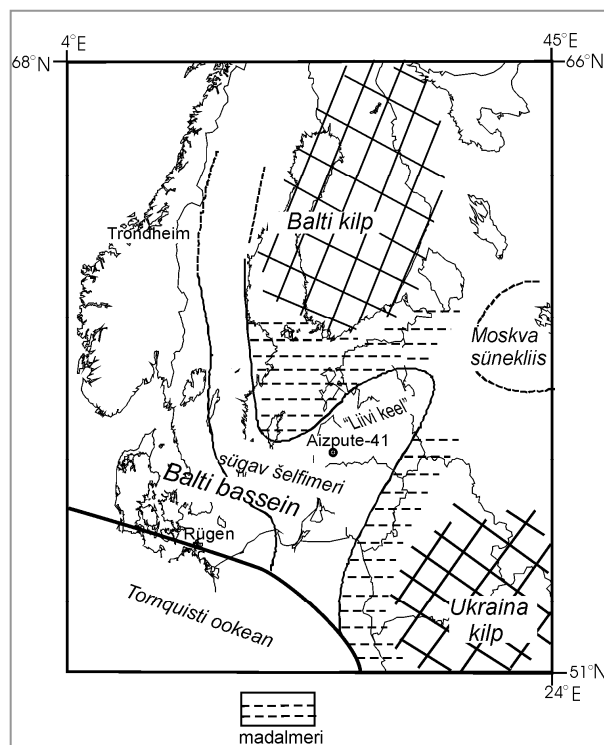
HOOVUSED JA SETTEKIVIMID ORDOVIITSIUMI JA VARA-SILURI BALTI BASSEINIS

Enli Kiipli, Toivo Kallaste, Tarmo Kiipli
Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituut

Hoovustel on tähtis osa Maa kliima kujundamisel. Üldjoontes on eri geoloogiliste aegade suuri ookeanihoovusi võimalik modelleerida lähtudes universaalsetest loodusseadustest, mis seovad omavahel Maa pöörlemise, atmosfääri, mere ja mandrite leviku. Täpsemaid andmeid on siiski vähe, eriti Vara-Paleozoikumiga. Selleaegsed ookeanisetted on subduktsioonides ja mäetekkeprotsessides hävinud või tundmatuseni moonunud. Siiski on fauna levikut jälgides toodud esile Vara-Ordoviitsiumi ookeanihoovusi (Christiansen, Stouge 1999). Rohkem viiteid vee liikumiste kohta võib leida madalmerede settekivimite. Balti basseini Ordoviitsiumi ja Vara-Siluri, 470 kuni 430 miljoni aasta taguste hoovuste väljeraldamine tugineb terrigeense ehk mandrilt pärit settematerjali keemilise koostise muutlikkusel, mis viitab materjali sissekandele erinevatelt kulusaladelt (Kiipli jt 2008, 2009). Erinevad sissekande suunad näitavad merevee liikumiste varieerumist.

Et jälgida neid geoloogilisi muutusi, valisime küllalt pideva sedimentatsiooniga sügavaeelise läbilõike – Lääne-Läti Aizpute-41 puursüdamik (joonis 1). Aizpute-41 (lihtsustatult Aizpute) puurauk asub Lääne-Lätis, Balti basseini sügavaeelises 'Liivi keele' keskosas. Balti basseini oli Ordoviitsiumis-Siluris ookeanile avatud šelfimeri. Idas oli ühendus Moskva merelise basseini osaga, mis aga katkes Ordoviitsiumi teises pooles. Basseini sügavas osas valdavad savikas-karbonaatsed, madalal šelfil karbonaatsed kivimid. Balti kilp ja Ukraina kilp olid põhilised terrigeense ehk maismaal tekkinud settematerjali allikad basseini keskosa jaoks. Selgitamaks, missugune kulusala millisel ajal oli valdav, analüüsisime kivimi keemilist koostist röntgenfluorestsents-meetodil. Ki-

vimi mittekarbonaatses osast ehk terrigeensest silikaatses materjalist ja sealt separeeritud savi-fraktsioonist tehti kindlaks savimineraalid. Savi röntgen-difraktomeetrilise analüüsi andmetel oli põhiliseks mineraaliks illiit, millele lisandus vähe-ne kloriit ja eri stratigraafilistel tasemetel kaoliniit. Kaoliniit osutus sobivaks indikaatoriks sette sissekandete määramisel. Kaoliniidiga seondub kivimi suurem Al_2O_3 sisaldus Hunnebergist kuni Haljala lademeni.

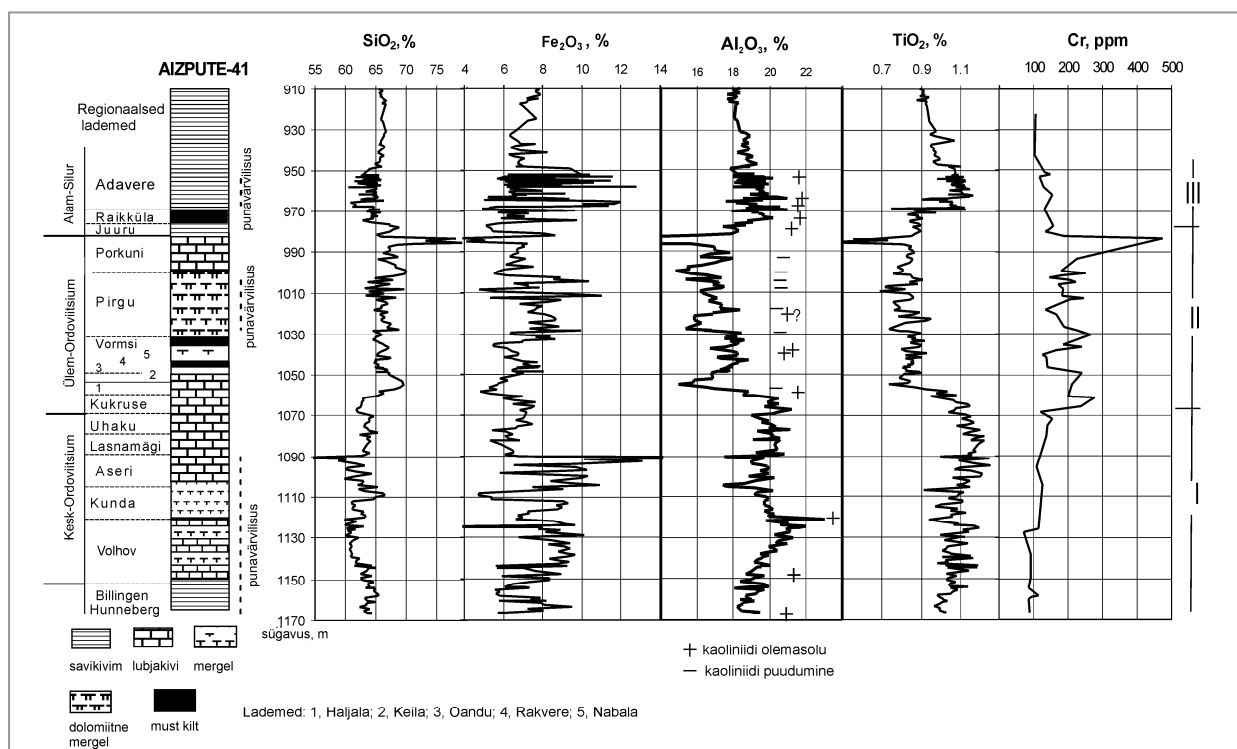


Joonis 1.
Balti basseini ja lähialade asendiskeem paleogeograafiliste elementidega. Näidatud on Lääne-Läti Aizpute-41 puurauku asukoht.

Ümberarvutatult terrigeensele materjalile on Al_2O_3 sisaldus mainitud intervallis *ca* 20% (joonis 2, intervall I). Ülem-Ordoviitsiumi Idavere alamlademes hakkas kaoliniidi sisaldus vähenema ja vastavalt vähenes ka Al_2O_3 sisaldus. Intervallis Idavere kuni Porkuni lademe lõpuni oli Al_2O_3 sisaldus 16–18% ja kaoliniidi lisand kadunud, esinedes vaid üksikutes proovides (joonis 2 intervall II). Kaoliniit ilmub uuesti Alam-Siluris ja samas suureneb ka Al_2O_3 sisaldus 18–20%-ni (joonis 2 intervall III). Kaoliniit pärineb tõenäoliselt Valgevene-Mazuuria antekliisilt, mis moodustas Ukraina kilbi põhjapoolse osa. Kaoliniit oli seal tekkinud Eel-Kambriumi murenemiskoorikus ja ümbersetatud. Kaoliniiti on mainitud pideva lisandina Valgevene Ordoviitsiumi ja Siluri settekivimites (Ropot 1981; Ropot, Pushkin 1987), millele kõige lähem

oligi mainitud Ukraina kilbi kulutusala. Eesti Ordoviitsiumi ja Siluri madala šelfi kivimites ei ole terrigeenset kaoliniiti leitud (Põlma 1982; Viiding jt 1983), viidates selle puudumisele Ordoviitsiumi-aegsel Balti kilbil kui Eesti šelfile lähimal kulutusosal. Järeldub, et Ordoviitsiumi ja Varra-Siluri kaoliniidi sissekanne Balti basseini keskosas toimus veevooludega, mis liikusid Ukraina poolt.

Teine merevee liikumise suuna indikaator oli Cr. Kroomi sisaldus Aizpute läbilõikes oli 100 ppm alumises osas (intervall I joonisel 2), alates Idavere kuni Porkuni lõpuni ulatus sisaldus 450 ppm-ni ja seejärel Siluri alguses langes tagasi 100 ppm-ni (intervall III). Kroomil on kaks tõenäolist päritolu-



Joonis 2.

Aizpute-41 puuraugu stratigraafia, litoloogia ja valik keemilisi elemente, arvutatud sisaldusele kivimi terrigeenses komponendis.

maad: Saksamaa Rügeni omaaegsed Kaledoniidid (Gieze jt 1994) ja Norra Trondheimi regiooni ofiooliit (Bjørlykke 1974). Mõlemas on kirjeldatud raua ja kroomi oksiidi – mineraal kromiidi, esinemist. Aizputes on Cr sisaldus suurem jämealeuriidis, mis viitab kromiidi olemasolule selles fraktsioonis. Savis ja peenaleuriidis on Cr ilmselt adsorbeerunud kujul ja tema sisaldus on mitu korda väiksem.

Eeltoodust saab järeldada, et settematerjali sissekanne ja vastav vee liikumine oli eri aegadel erinev. Lõunast, Ukraina poolt tuli kaoliniidi-sisaldusega setteid Balti basseini keskossa Ordoviitsiumi esimeses pooles ja Siluri alguses, lääne ja loode poolt kandus Cr Ordoviitsiumi teises pooles.

Vee liikumiste ehk hoovuste teekonna markeerijaks on punavärviliste settekivimite faatsies. Punavärvilised kivimid on 3-valentse raua autigeensete mineraalide hematiti ja götiidi lisandiga settekivimid, mis levivad Balti basseini Rootsi-poolses osas ja 'Liivi keele' alal (Männil 1966). Punavärvilised tasemed levivad Hunnebergist Lasnamäe lademeni (intervall I joonisel 2), Pirgu lademes (intervall II) ja Juuru ning Adavere lademes (intervall III). Autigeense hematiti ja götiidi lisand viitab hapnikurikkale tekkekeskkonnale. Merevees saab vaba hapnik säilida ainult pideva juurdekannte tingimustes, mida võimaldab vee liikuvus. Stagneerunud ja aeglase veevoolu korral kulub hapnik vees leiduva orgaanilise aine oksüdeerimiseks ja hematiti tekkeks seda ei jätku. Seega on põhjust käsitleda punavärvilist faatsiest kui kiire ja mahuka hoovuse liikumistee tähist.

Joonis 3 esitab võimalikud hoovuste suunad aegadel, kus indikaatorid on kõige selgemad. Hunnebergi–Lasnamäe ajal (joonis 3A) oli basseini keskosas valitsevaks Ukraina poolt tulev hoovus, mis kandis endaga kaoliniiti. Aizpute puursüdamikus oli terrigeenses settematerjalis valdavaks terasuurus 2–10 mikronit, palju oli K-päevakivi. Läänesuunaline hoovus tekkis Idavere alguses (joonis 3B), kui läbilõikes hakkas suurenema Rügeni päritoluga Cr sisaldus ja kadus kaoliniit. Lisandus plagioklass aleuriidi fraktsioonis ja suur hulk räni.

Ränikäsna *Pyritonema* spiikulid on iseloomulikud Idavere alamlademe setetele, mis ulatusid kuni Venemaani. Hilis-Ordoviitsiumi keskel katkeb hoovuste liikumine ja stagneerunud meres tekivad Mosseni ja Fjäcka kihistu (vastavad Oandu ja Vormsi lademele) mustad orgaanilise aine rikkad setted. Pirgus toimub hoovuse taastumine, kuid nüüd loode suunalt (joonis 3C). Siluri alguses on jälle setetes kaoliniiti, mille päritolumaaks on tõenäoliselt Ukraina kilp. Hoovus saabus Balti basseini lõunast, tegi siin pöörde ja liikus ära läände, kui otsustada punavärvilise faatsiese põhjal, mis levib nii Lääne-Lätis, Saaremaal, kui Oslo piirkonnas (joonis 3D).

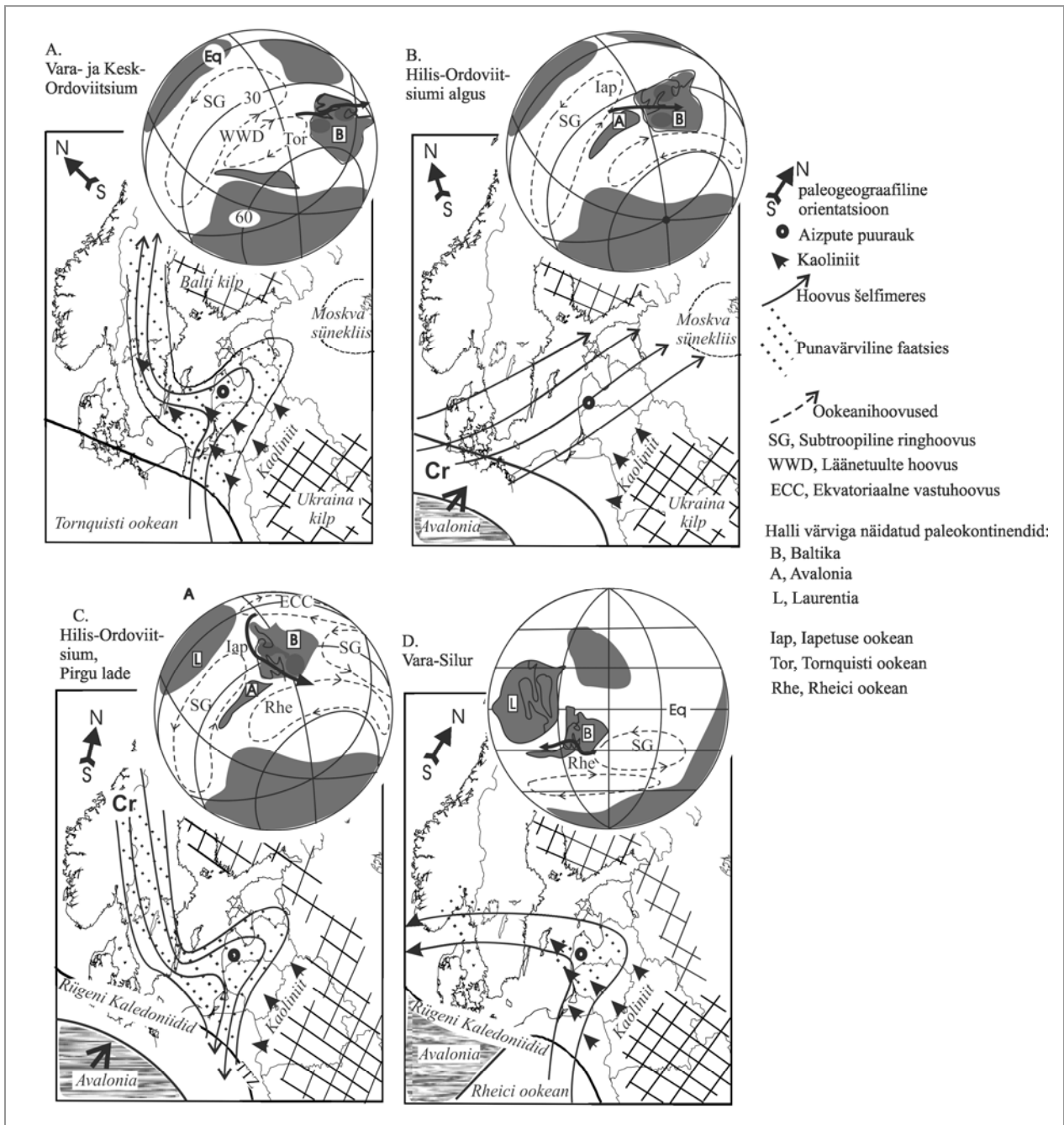
Ordoviitsiumi ja Vara-Siluri jooksul varieerusid Balti basseini hoovuste suunad Balti mandriplaadi triivi tõttu. Sel teekonnal suurematelt lõunalaiustelt ekvaatori suunas läbis manner erinevaid kliimavööndeid ja puutus kokku erinevate ookeanihoovustega. See koosmõju kujundas voolusuunad muistses Balti basseinis.

Vee liikumine tugevate hoovuste vahelisel ajal lainetuse vööndist sügavamal oli kas vahelduvasuunaline, aeglane või seiskunud. Lasnamäest kuni Haljala eani esines *upwelling*, s.o sügavamalt ookeanist mandrinõlva mööda tõusev aeglane hoovus, mis tõi 'Liivi keele' alale fosforit (Kiipli jt 2010). Vara-Siluri Raikküla eal on samuti viiteid *upwelling*'ule, mis seostuvad suurenenud bioproduktiooniga Eestis ja Lääne-Lätis (Kiipli jt 2004). Seni on teadmata põhjused vee seiskumiseks Hilis-Ordoviitsiumis, kui tekkisid Mosseni ja Fjäcka-aegsed orgaanilise süsiniku rikkad setted.

Hoovused muistses meres olid tähtsad soojusvoogude ja setete liigutajad. Nad aitavad seletada fauna ja kivimi muutusi geoloogilistes läbilõigetes ning luua paralleele tänapäevaga.

VIITED

Bjørlykke, K. 1974. Geochemical and mineralogical influence of Ordovician Island Arcs on epicontinental clastic sedimentation. A study of Lower Palaeozoic sedimentation in the Oslo Region, Norway. *Sedimentology*, 21, 251-272.



Joonis 3.

Hoovuste iseloomulikud etapid Balti šelfil. Sfäärilistel skeemidel on näidatud šelfihoovuste seos ookeanihoovustega. Ajahühikud vt joonisel 2.

- Christiansen, J. L., Stouge, S. 1999. Oceanic circulation as an element in palaeogeographical reconstructions: the Arenig (early Ordovician) as an example. *Terra Nova*, 11, 73-78.
- Giese, U., Katzung, G., Walter, R. 1994. Detrital composition of Ordovician sandstones from the Rügen boreholes: implications for the evolution of the Tornquist Ocean. *Geol. Rundschau*, 83, 293-308.
- Kiipli, E., Kiipli, T., Kallaste, T. 2004. Bioproductivity rise in the East Baltic epicontinental sea in the Aeronian (Early Silurian). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 205, 255-272.
- Kiipli, E., Kallaste, T., Kiipli, T. 2008. Hydrodynamic control of sedimentation in the Ordovician (Arenig-Caradoc) Baltic Basin. *Lethaia*, 41, 127-137.
- Kiipli, E., Kiipli, T., Kallaste, T. 2009. Reconstruction of currents in the Mid-Ordovician – Early Silurian central Baltic Basin using geochemical and mineralogical indicators. *Geology*, 37, 271-274.
- Kiipli, E., Kiipli, T., Kallaste, T., Ainsaar, L. 2010. Distribution of phosphorus in the Middle and Upper Ordovician Baltoscandian carbonate palaeobasin. *Estonian J. Earth Sciences*, 59, 247-255.
- Männil, R. 1966. *Istoriya razvitiya Baltiiskogo basseyna v ordovike*. Valgus, Tallinn.
- Põlma, L. 1982. *Sravnitel'naya litologiya karbonatnykh porod ordovika severnoi i srednei Pribaltiki*. Valgus, Tallinn.
- Ropot, V. F. 1981. *Litologiya ordovikskikh i siluriiskikh otlozhenii Belarussii* (PhD teesid). TA Geoloogia Instituut, Tallinn.
- Ropot, V. F., Pushkin, V. I. 1987. *Ordovik Belarussii*. Nauka i Tekhnika, Minsk.
- Viiding, H. A., Kleesment, A., Konsa, M., Heinsalu, H., Jürgenson, E. 1983. *Evolyutsiya mineral'nogo sostava terrigennogo komponenta osadotshnogo tshekhla na yuzhnom sklone Baltiiskogo chita*. Viiding, H. A. (toim). *Terrigennye mineraly osadochnykh porod Pribaltiki*. TA Geoloogia Instituut, Tallinn, 7-22.

SEISMO-AKUSTILINE PIDEVSONDEERIMINE – MEETOD, MIS TÕI MURRANGU EESTIT NAABERMAADEST LAHUTAVA LÄÄNEMERE ALADE GEOLOOGILISTESSE UURINGUTESSE

Igor Tuuling

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

SISSEJUHATUSEKS

Eesti on mereriik, mistõttu osa meie territooriumist on varjatud vetevoogudesse. Merealune ala on olnud kättesaamatu traditsioonilistele, maismaal juba sajandeid viljeletud geoloogilistele vaatlustele ja uurimismeetoditele (piltlikult öeldes geoloogi vasarale). Seetõttu on meie põhjalikult uuritud maismaa geoloogiline ehitus hästi teada, kuid siin esinevate kivimite, neid katvate setete ning neisse kätketud struktuuride ja pinnavormide edasise kulgemise kohta Läänemere all oli otsene informatsioon kuni XX saj. lõpukümnenditeni pea olematu. Samas oldi juba ligi sajand teadlikud, et Eestis maapõue sügavusse varjatud Proterosoikumi kristalliinsed ja maapinnal avanevad Paleosoikumi sette kivimid, samuti viimase jäätumise aegsed ja -järgsed setted ning liustikulised pinnavormid jätkuvad teisel pool Läänemerd, naabermaades Soomes ja Rootsis. Ulatuslik mere ala jäi valgeks laiguks geoloogiliselt hästi uuritud maismaa-alade vahel, varjates endas regionaalse geoloogilise ehituse ja arengu seisukohast olulist, sagedasti võtmelise tähtsusega informatsiooni.

Paljud Eesti maismaal jälgitavad olulised geoloogilised piirjooned ja struktuurid kulgevad ligikaudu ida-lääne sihis, s.t üle Läänemere Rootsi aladele. Üheks sääraseks on meie aluspõhja moodustavate Kambro-Siluri kivimite faatsiiste võõndid, Varapaleosoikumis meie ala katnud ulatusliku, lõuna ja edela suunas sügavnend mere, Fennoskandia settebasseini, tummad tunnistajad. Faatsiiste jätkumine, nende muutused ja iseärasused Läänemere all on määrava tähtsusega nii settebasseini arengu kui ka kogu regiooni, s.o Baltica kontinentaalse ploki ääreala, selleaegse paleogeograafia taastamisel.

VEIDIKE AJALOOST

Eestis ja Rootsis (Gotlandil, Ölandil ning erosiooniliste jäänukitena maismaal) paljanduvate settekivimite sarnasele vanusele viitas juba 1845 aastal siinseid alasid külastanud kuulus Briti geoloog Roderick I. Murchison (1847). Teine tuntud geoloog, baltisaksa päritoluga eestimaalane Friedrich Schmidt, näitas esmakordselt kaardil, et samavanuselised kivimid peavad esinema ka Läänemere all, tõlgendades samas küll ekslikult, et need moodustavad seal sünkliinlaali laadse painde, mille kohale moodustunud nõos paikneb ka tänapäeva Läänemeri (Schmidt 1881, 1891). Järgneva aastasaja kestel edeneti kummalgi pool Läänemerd Kambro-Siluri kihtide palju detailsema stratigraafilise liigestuseni ja nende täpsema ülemere rööbistamiseni, kuid neid lahutav mereala jäi endiselt uurimistele kättesaamatuks. Samas suudeti merepõhja topograafia tuginedes, kõrvutades ennekõike märkimisväärseid mere-aluseid ja Eesti maismaal, Gotlandil ning Ölandil esinevaid astanguid, üpriski täpselt määratleda paljude kihtide avamusalade kulgemine Läänemere all (Martinsson 1958).

SEISMOAKUSTILINE PIDEVSONDEERIMINE – MURRANGULINE MEETOD MEREALUSTES UURIMISTÖÖDES

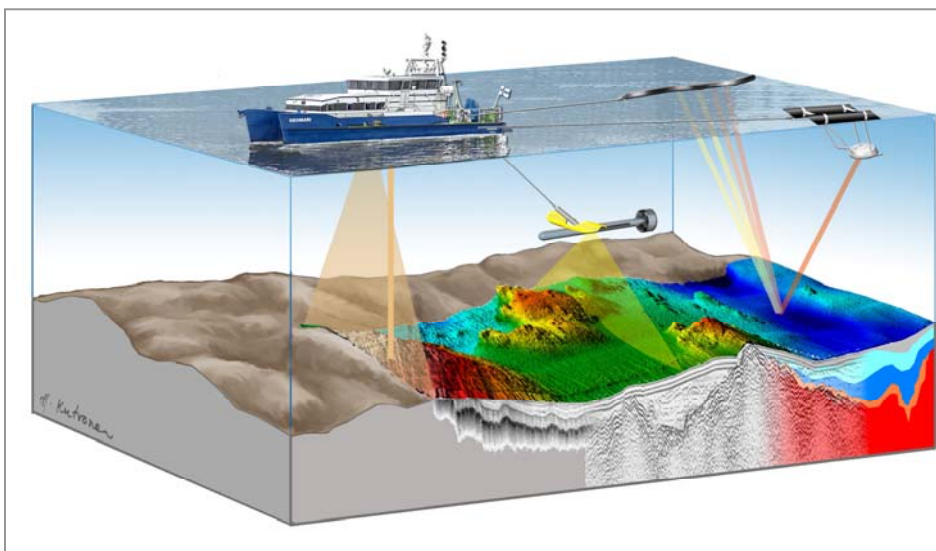
Pööre mere alade geoloogilistes uuringutes toimus XX saj. neljakümnendatel aastatel, mil tõdeti, et osa akustilisest signaalist võib tungida kümneid meetreid merepõhjast sügavamale, peegeldudes seal esinevatelt sette- või kivimkihtide piiridelt tagasi. Sellele tuginedes asuti kohe kommertslikel kaalutlustel välja arendama aparatuuri ja meetodikat merepõhja alla jäävate kivimite ja seda kat-

vate setete uurimiseks. Esmastel katsetustel spetsiaalsele elektrokeemilisele paberrullile graafiliselt registreeritud analoogsignaali oli halva kvaliteediga ja selle geoloogiline sisu suure mürafooni (looduslikud helid, laeva müra, topeltpeegeldused jne) tõttu raskesti tõlgendatav. Aparatuuri ja meetodika täiustades on aga seismo-akustilisest pidevsondeerimisest ajapikku saanud usaldusväärne, moodsal digitaalsel meetodikal põhinev uurimismeetod. Digitaalkujul salvestatud signaali hilisem töötlemine võimaldab elimineerida müra ja võimendada olulise informatsiooni osakaalu, mis annab hea ülevaate merealuse maakoore kivimite ja setete läbilõikest, selle erinevatest struktuuridest, tektoonilistest riketest, settekehadest jmt.

Sisult ja olemuselt sarnaneb see meetod kajaloele, s.t esmalt tekitatakse liikuvale laevale paigutatud saatja abil (joonis 1) kindla sageduse ja lainepikkusega impulss, milles sisalduv energia hakkab merevees, merepõhja setetes ning maakoore kivimites elastsete seismo-akustiliste lainete frondina edasi levima. Lainefüüsika seaduste kohaselt peegeldub osa laine poolt kantavast energiast eri keskkondade piirilt (merepõhjast ja selle alla jäävate geoloogiliste struktuuride ja erinevate kivimikihtide piirpindadelt) tagasi. Tagasipeegeldu-

nud signaal püütakse kinni vastuvõtjaga (joonis 1) ning salvestatakse digitaalsele andmekandjale, et vajadusel selle kvaliteeti enne interpreteerimist parandada (eemaldada müra, filtreerida kindlasse sagedusvahemikku, võimendada jmt). Teades lainete levikukiiruse erinevates keskkondades (kivimites) ja et peegeldunud laine nurk on võrdne selle langemisnurgaga, saame hõlpsasti arvutada tagasi peegeldava piirpinna sügavuse ning jälgida selle kulgemist maapõues.

Kajaloe, magnetostriktiivselt või piesoelektriliselt tekitatavat algimpulssi iseloomustab suur sagedus (enamasti ~ 50 kHz) ja lühike lainepikkus, mistõttu see ei tungi merepõhjast, kust enamasti tekkinud akustilisest energiast tagasi peegeldub, oluliselt sügavamale. Lisaks sügavuse mõõtmisele kasutatakse seda asjaolu tänapäeval merepõhja uuringutes üha laialdasemalt. Kõrgsageduslikku signaali väljastavad/vastuvõtavad aparatuurid, nagu külguvaate sonar (inglise k. *side scan sonar*) ja paljukiireline sonar (inglise k. *multi beam sonar*), mis katavad samaaegselt laia vaateriba merepõhjal, võimaldavad väga täpselt kaardistada selle reljeefi, jälgida eri tüüpi põhjasetete ja -kivimite levikut ning otsida ja uurida seal asuvaid veealuseid objekte (joonis 1). Seismo-akustilise mee-



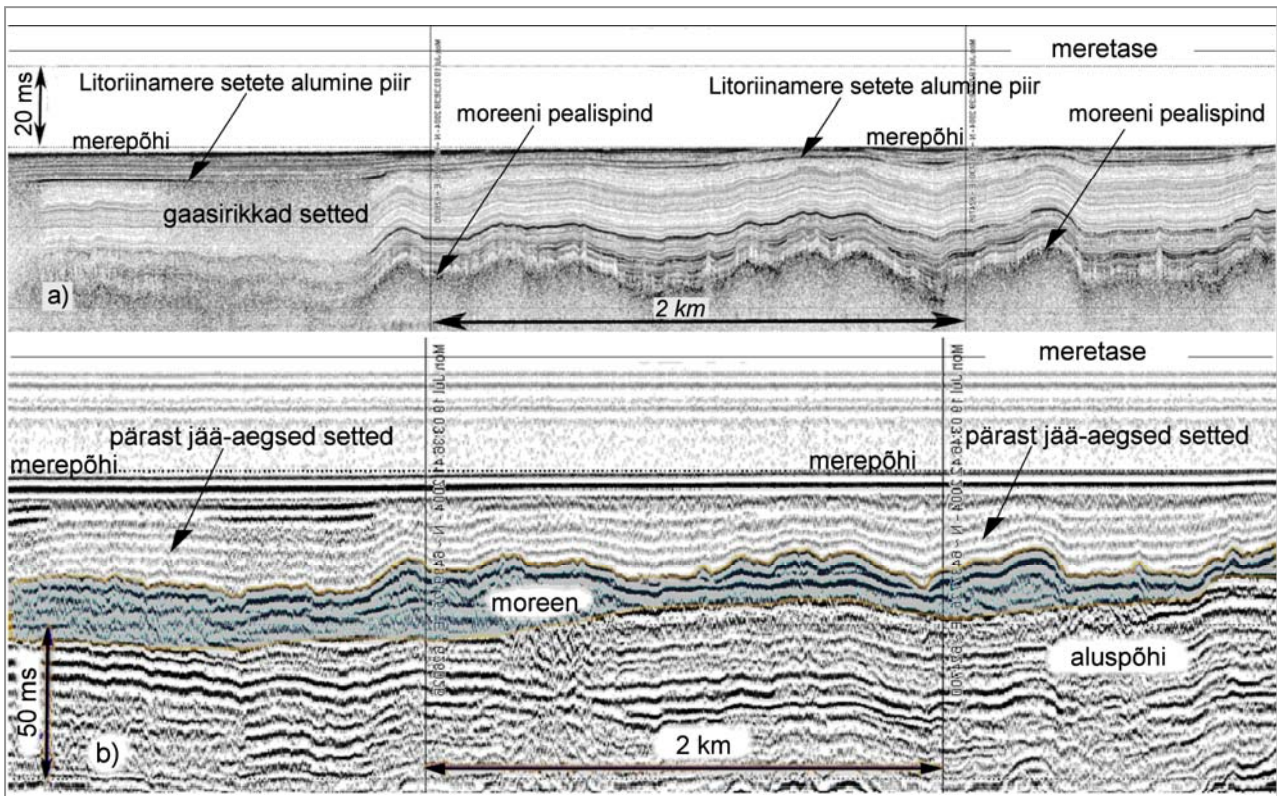
Joonis 1.

Soome Geoloogiakeskuse (GTK) uurimislaev “Geomari” ja sellel kasutatav seismo-akustiline aparatuur (paremalt vasakule): 1. seismiline profilaator (ELMA 250 – 1300 Hz) koos hüdrofoniga; 2. kahele sagedusel töötav külguvaate sonar (Klein 595 – 100/500 kHz); 3. Akustiline sonar-sond (MD 28 kHz); 4. paljukiireline sonar (Atlas Fansweep 20 200 kHz). Pilt (arvuti-graafika Harri Kutvonen) on trükitud GTK loal.

toodi sisuks on aga tõik, et tekitatava impulsi sageduse vähendamine suurendab selle läbitungimisvõimet, esialgu pudedatesse põhjasetetes (joonised 1, 2a), seejärel juba ka litifitseerunud aluspõhjakiivimitesse (joonised 1, 2b, 3). Samas kaasneb sellega aga impulsi lainepikkuse suurenemine ja lahutusvõime vähenemine, ehk piltlikult öeldes, impulsi võime eristada väiksema paksusega kihte.

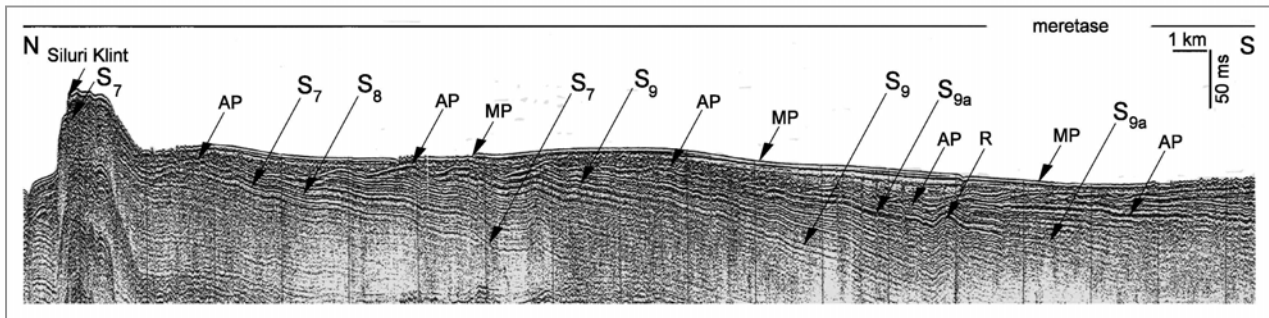
Paraku toob madalama sagedusega impulsi genereerimine kaasa ka olulisi muutusi aparatuuris. Kõrgetel sagedustel töötavad seismo-akustilised aparatuurid on väiksemõtmelised, milles saatja

osutub samaaegselt ka vastuvõtjaks, olles seetõttu hõlpsasti monteeritavad isegi väikestele alustele vees. Väiksema sagedusega ja võimsama impulsi tekitamiseks ning vastuvõtmiseks kasutatakse teistsuguseid tehnoloogiaid ja suuremõtmelisemat, sagedasti laeva järgi veetavat aparatuuri (joonis 1). Teatavast sageduspiirist allapoole laskudes (~ 2 kHz) peavad aga vastuvõtja mõõtmed oluliselt suurenema. Sellistel puhkudel kasutatakse peegeldunud signaali vastuvõtmiseks enamasti üksteisega paralleelselt ühendatud hüdrofonide rida, mis paigutatakse laeva järgi veetavasse spetsiaalsesse plastvoolikusse (joonis 1).



Joonis 2.

Kaks samaaegselt tehtud seismo-akustilist profiili Liivi lahest; (a) madalsagedusliku (~ 4 kHz) kajaloe ja (b) suruõhu kahuri (250–500 Hz) abil. Impulsside sageduse erinevus tingib nende erineva läbimis- ja lahutusvõime, mistõttu profiilid sisaldavad erinevat informatsiooni. Vertikaalse skaala 50 ms (millisekundit) ulatus meetrites sõltub seismo-akustiliste lainete levikukiirusest erinevates keskkondades: 1) Läänemere vees (1440 m/s) ~ 36 m; 2) Kvaternaari setetes (1750 m/s) ~ 44 m; 3) Paleosoikumi lubjakivides (3000–4000 m/s) ~ 75–100 m.



Joonis 3.

Suruõhukahuri abil saadud seismiline profiil Läänemere keskosast, mille impulss (250–500 Hz) tungib paarisaja meetri ulatuses Siluri kivimitesse. S₇, S₈, S₉ ja S_{9a} – Siluri sisesed olulised seismilised reflektorid (vt joonis 5). AP – Aluspõhja pealispid. MP – merepõhi. Vertikaalne skaala 50 ms vt eelmine joonis.

SEISMO-AKUSTILISED APARATUURID

Tänapäevaks on uuritava läbilõike iseärasustest ja eesmärkidest sõltuvalt konstrueeritud kümneid erinevaid seismo-akustilisi aparatuure (joonis 1). Nende varieeruvus tugineb ennekõike saatjate erinevustele, st millise meetodika abil genereeritakse vajaliku sagedusvahemikuga algimpulss. Lisaks sagedusele erinevad eri saatjate poolt genereeritud impulsid ka oma võimsuse/kestuse (neis sisalduv energia hulk) ja signaali puhtuse (laineenergia koondumus kitsale sagedusribale) astmelt. Esime ne annab suurema uurituse sügavuse, teine tagab aga kvaliteetsema, e kergemini interpreteeritava informatsiooni.

Arvestades Eesti geoloogilist läbilõiget, piisab jääajajärgsete Läänemere setete (savide, liivade, mudade) läbimiseks/uurimiseks kajaloele sarnanevast väikese võimsusega, madalsageduslikust (~ 2-8 kHz) saatjast (ingl k. *sub-bottom profiler*, *pinger probe*, *mud penetrator*), mis asub üheskoos vastuvõtjaga (joonis 2a). Tänapäeval kasutatakse selleks otstarbeks sageli edukalt ka palju kõrgema sagedusega (kuni 28 kHz) saatjaid (joonis 1), mis annavad setetest küll väga detailse läbilõike, kuid nende impulsi võime läbida pärast jää-aegsete setete kompleksi võib suuresti varieeruda. Selleks et saada informatsiooni jää-aja setetest (moreenist) ja nende all lamavatest aluspõhja lubja-, liiva- ja savikivimitest, on juba vajalik palju võimsama ja

madalama sagedusega (<2 kHz) impulsi tekitamine (joonised 1, 2b, 3), milleks kasutatav aparaatuur on tunduvalt suurem, keerukam ja kallim. Sellistel juhtudel tekitatakse algimpulss sagedamini kõrgpingevoolul töötavate nn *boomer* (magnetostriktiivselt) või *sparker* (kondensaatoritesse laetud elektrienergia juhtimisel otse vette) tüüpi saatjatega. Veelgi võimsama ja madalama sagedusega impulsi tekitamiseks kasutatakse tänapäeval kõige laialdasemalt (iseäranis naftageoloogias) nn suruõhukahurit (ingl k. *air gun*), kus seismo-akustiline energia tekitatakse kõrgsurve all oleva õhu tulistamisel vette.

SEISMO-AKUSTILISED UURINGUD LÄÄNEMERE KESKOSAS

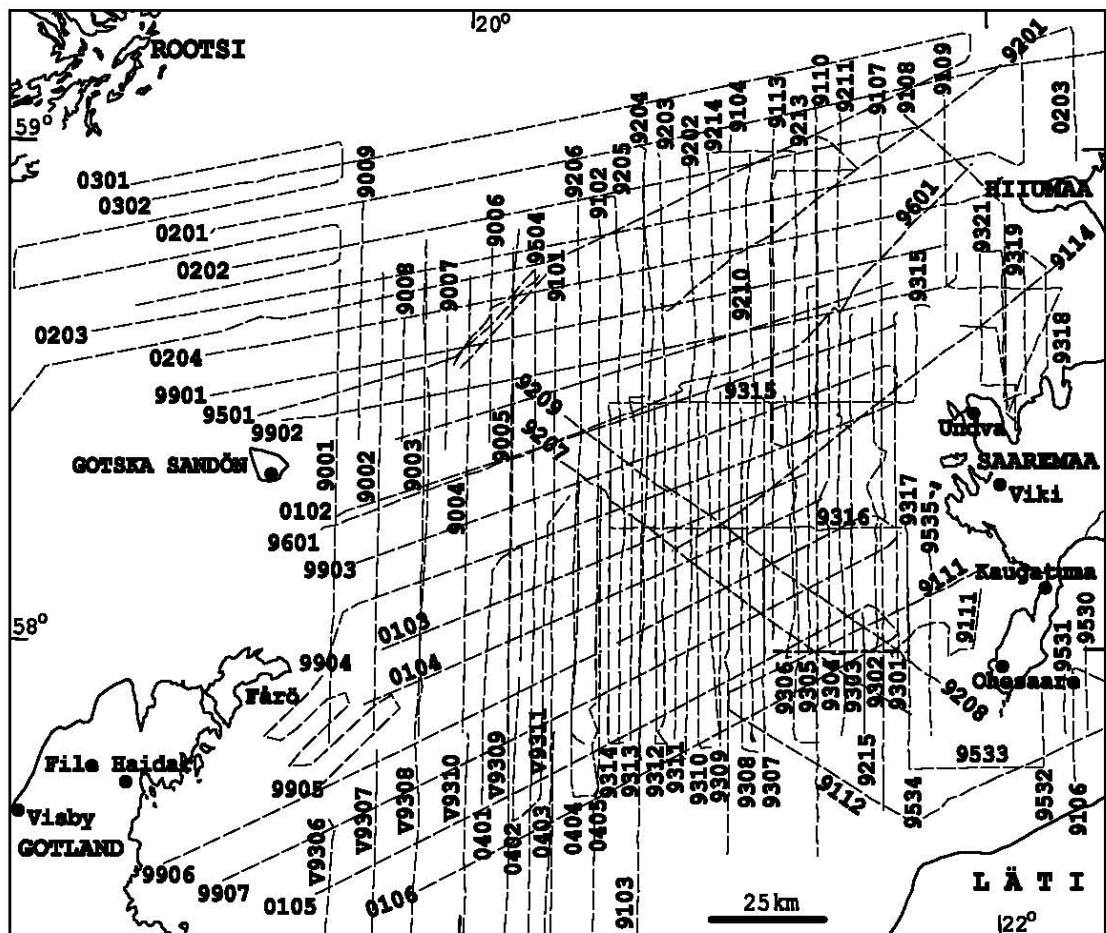
Seismo-akustilise meetodi süstemaatilise rakendamise alguseks Läänemeres võib lugeda aastat 1964, mil Gotlandi/Ölandi läheduses alustas profileerimistöid Stockholmi Ülikooli noor teadustöötaja Tom Flodén. Tema huvi oli suunatud eelkõige Rootsi ja Läänemere idakalda vahele jäävate Paleosoikumi kivimite uurimisele. Aastatel 1964–1978 kaeti tema eestvedamisel Läänemere keskosa tiheda seismiliste profiilide võrguga, kogupikkusega ligi 25 000 km. Kokkuvõttes monograafias (Flodén 1980) esitas ta esmakordselt merealuse Kambriumi, Ordoviitsiumi, Siluri ja Devoni kivimite seismostratigraafilise liigestuse, käsitles lähe-

malt erinevate üksuste paksusi ja levikut ning neis esinevaid riffmoodustisi ja tektoonilisi rikkeid. Poliitiliste piirangute tõttu puudus Flodénil aga juurdepääs ligi 50 km laiusele Eesti ja Läti rannikuvööndile, e sisuliselt seisomstratigraafilise liigestuse võtmealale, kus ainsana saab jälgida merealuste Kambriumi, Ordoviitsiumi, Siluri ja Devoni kivimite otsest üleminekut maismaale, nende lastute regionaalse stratigraafilise liigestuse stratotüüpsele alale.

Läänemere keskosa geoloogiliste uurimistööde uuele etapile andsid tõuke pöördelised poliitilised muutused Nõukogude Liidus ja Eesti taasiseseisvumine eelmise sajandi üheksakümnendate aastate

alguses. Siis alustati Eesti Teaduste Akadeemia ja Stockholmi Ülikooli vahel sõlmitud koostööprojekti raames 1990. a seisnilise pidevsondeerimise profiilide võrgustiku rajamist Eesti ja Rootsi vahelisel akvatooriumil. Pidades silmas ennekõike Paleosoikumi kivimite uurimist ja liigestamist, valmis aastatel 1990–1992 regulaarne, põhja-lõuna-suunaline põhivõrk, mida erinevaid eesmärke silmas pidades hiljem täiendati teisiti orienteeritud profiilidega kuni 2004 aastani (joonis 4). Peamiselt kasutati impulsi tekitamiseks PAR 600 marki 12 MP rõhul töötavat suruõhukahurit ning alates 1993 a lisaks ka madalsageduslikku (~ 4 kHz) kajaloodi, et saada detailsemat informatsiooni jääaja-järgsetest Läänemere setetest (joonis 2a, 2b).

Joonis 4. Rootsi-Eesti koostöö projekti raames 1990–2004 rajatud seisniliste profiilide võrk.



Alates 1999. a, kui kasutusele võeti Soome firma Meridata aparatuur, mindi täielikult üle digitaalsele andmesalvestusele, mis võimaldas salvestatud signaali hiljem spetsiaalse tarkvara abil töödelda. Alates 1990. a saadud profiilidel on võrreldes kuue- ja seitsmekümnendatel analoog meetodil salvestatud andmetega kaks olulist interpreteerimist soodustavat eelist. Profiilide võrk ulatub Läänemere idakalda lähedusse ning aparatuuri ja metoodika vahepealse arengu tõttu on saadud andmestik palju parema kvaliteediga (joonised 2a, 2b, 3).

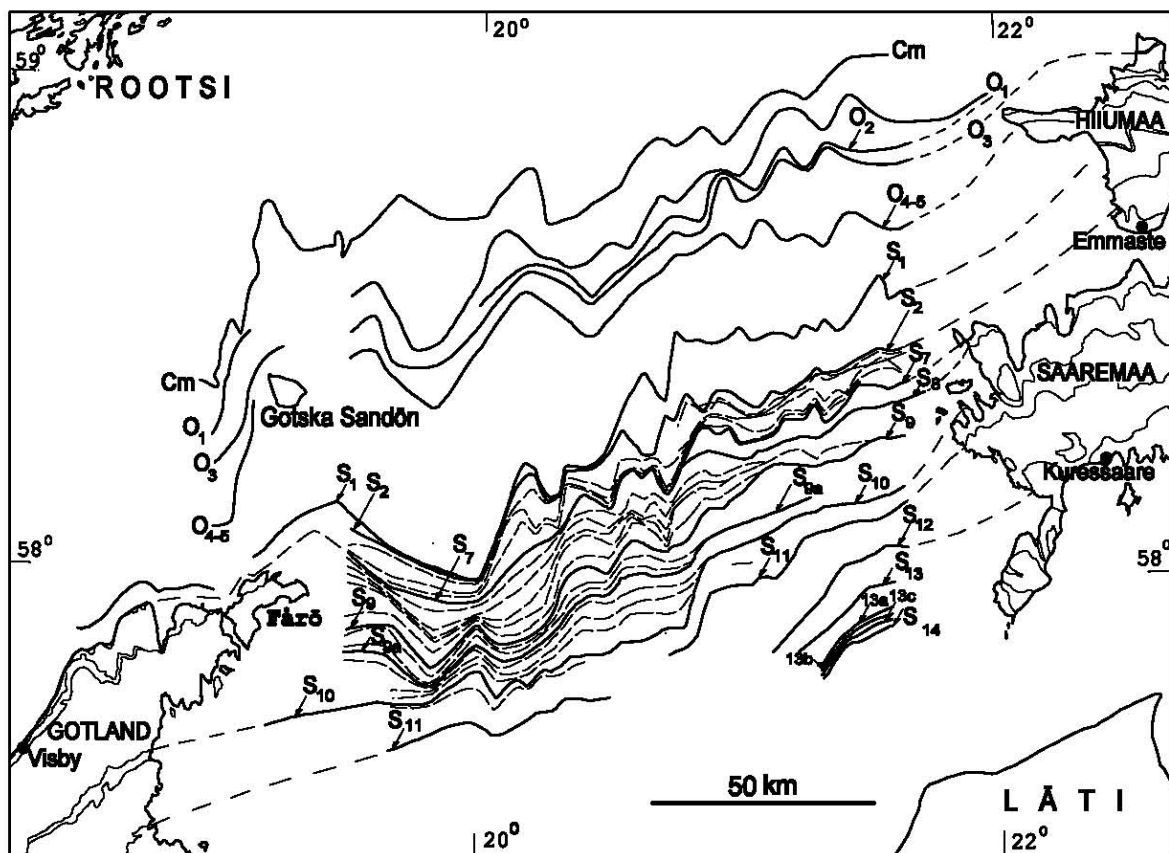
Pidev seismilise impulsi väljasaatmine ja peegelduva signaali registreerimine liikuvalt laevalt annab meile katkematu profiili. Sellel fikseeritud reflektorid peegeldavad olulisi geoloogilisi kontakte, s.o litoloogiliselt kontrastsete ja laiaulatuslike kihtide piire või selgelt eristuvate väiksemate settekehade (nt riffide) kontuure (joonised 2a, 2b, 3). See võimaldab jälgida kivimkehade muutusi (paksumus, väljakiildumine) ja nende vastastikusi ajalisruumilisi suhteid kunagises settebasseinis, samuti fikseerida ja uurida neis esinenud riffide levikut, mõõtmeid ning morfoloogiat. Peamiste reflektorite üldine konfiguratsioon, nagu ka nendevaheliste väiksemat järku reflektorite iseärasused ja levik ning registreeritava pildi tonaalsuse muutused (suure lahutusvõimega madalsagedusliku kajaloe profiilidel, joonis 2a) annavad infot kulutusprotsessidest ja settekeskkonna (faatsieste) muutustest ajas ja ruumis. Saadud katkematu andmestik (pidev pilt) annab Läänemere keskosa Paleosoikumi kivimite geoloogilisest ehitusest sageli palju terviklikuma pildi kui seda suudavad üksikutele puuraukudele tuginevad geoloogilised profiilid maismaal.

EESTI-ROOTSI ÜHISPROJEKT JA UUS TEADMISTE TASE LÄÄNEMERE KESKOSA PALEOSOIKUMI KIVIMITE GEOLOOGILISES UURITUSES

Ligi kaks aastakümnet kestnud Eesti-Rootsi ühisprojekti raames kogutud seismilise pidevsondeerimise andmete interpreteerimine on andnud uue kvalitatiivse taseme Läänemere keskosa Paleosoi-
liste aluspõhja geoloogilises uurituses. Järgnevas lühiloetelus on toodud olulisemad uued teadmised

koos viidetega neid kajastavatele peamistele teadusartiklitele.

1. Läänemere põhja moodustavate Kambriumi, Ordoviitsiumi ja Siluri kivimite seismilise liigestuse väljatöötamine ning eraldatud reflektorite korreleerimine vastavate ladestute lito- ja/või kronostratigraafiliste piiridega Eesti maismaal (Flodén jt 1994; Tuuling jt 1997; Tuuling, Flodén 2000, 2007, 2009ab, 2011).
2. Sellele skeemile tugineva Läänemere keskosa geoloogilise kaardi (joonis 5) koostamine ning Kambriumi, Ordoviitsiumi ja osaliselt Siluri (Ludlow keskosani) komplekside ülemere korrelatsioon Rootsi rannikule (Tuuling, Flodén 2009b).
3. Ordoviitsiumi/Siluri piirikihtide ja Llandoverly-Wenlocki kompleksi faatsieste ja paksuste, nende muutuste kirjeldamine Hiiumaa-Saaremaa ja Gotska Sandöni-Gotlandi vahelisel alal. Paksuste üldine muutlikkus ja varieeruvus (tingituna erosioonilistest nõlvaprotsessidest) viitavad sellele, et Eesti mandri ja Saaremaa lõunaosas avaldub üleminekuline nõlv, mis Balti basseinis moodustus madalveelise šelfiplatoo (põhjas) ja sügavveelise keskosa (lõunas) vahel Ordoviitsiumi lõpus, avaldub selgesti ka Gotlandi põhjaosas ja saarest kirdesse jääval merealusel alal (Tuuling, Flodén 2000, 2007, 2009a, 2011).
4. Umbes Läänemere keskosast alates toimub Saaremaa kirdeosa suunas selge Wenlocki kompleksi õhenemine ja paljude tasemete väljakiildumine (joonis 5), e sealt läänepoole Gotlandile ja itta/kagusse Saaremaa lõunaossa levib paksenenud Wenlocki nõlvasetete kompleks (Tuuling, Flodén 2011).
5. Ordoviitsiumi ajastu lõpus arenes Gotlandist kirdesse jääval alal ulatuslik riffide kompleks, millede levik, suurus ja morfoloogia viitavad selgele fatsiaalsele võõndilisusele tänapäeva barjäär-rifi taolise moodustise ümber (Tuuling, Flodén 2000).
6. Wenlocki rifid, mis on massiliselt levinud Gotlandil ja arvukalt teada ka Saaremaalt, puuduvad vahetult Gotlandist kirdesse, u 50 km laiusel alal Läänemere all. Saaremaa poolset alal esineb neid aga massiliselt (läbimõõt kuni 4–5 km), kusjuures



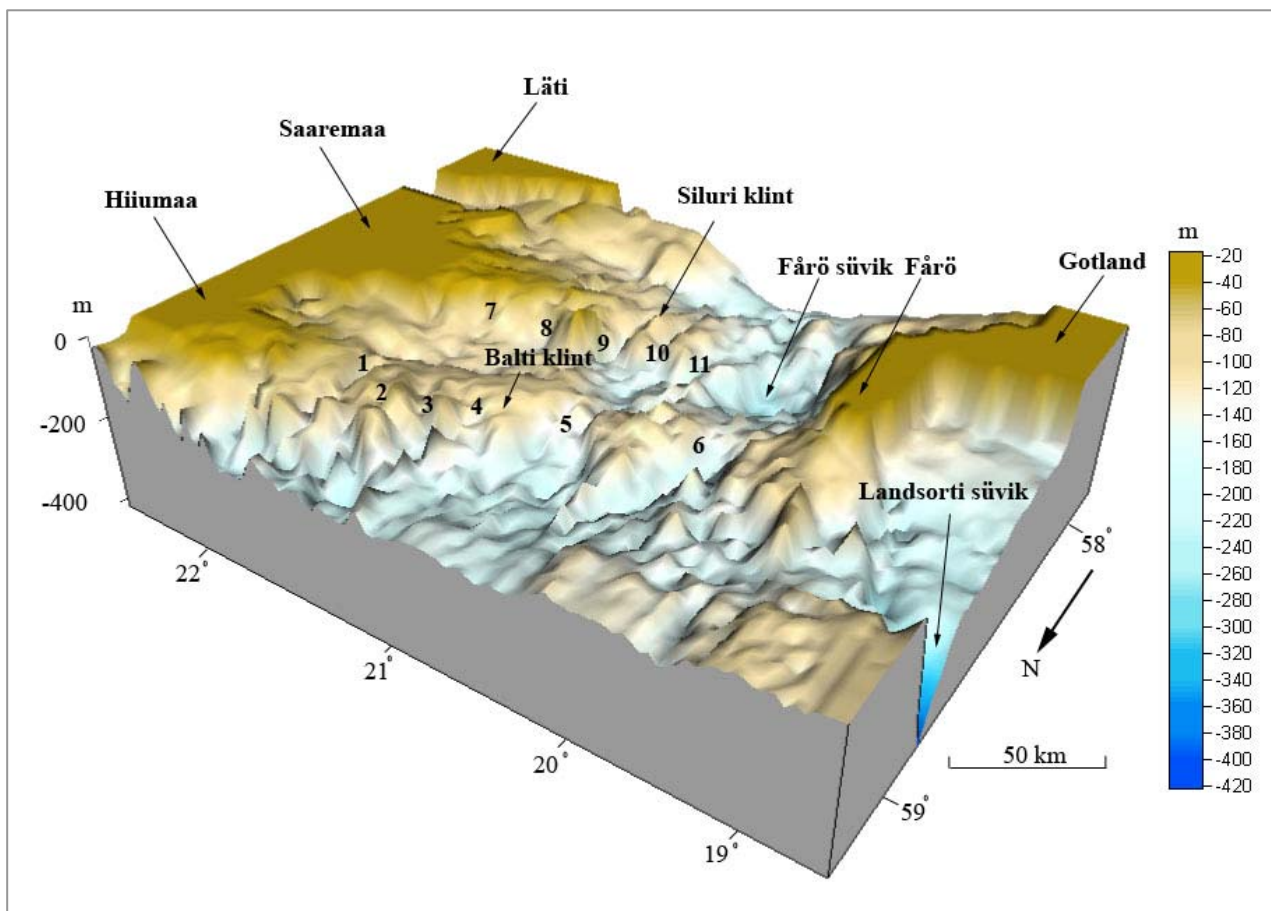
Joonis 5.

Paleosoiilise aluspõhja geoloogiline kaart Läänemere keskosast. Cm – Kambriumi leviku põhjapiir, O₁ – Ordoviitsiumi Kambriumi piir, O₂ – Tatruse ja Vasavare kihistike piir, O₃ – Rakvere ja Oandu lademete piir, O₄₋₅ – Vormsi lademe alumise ja ülemise piiri kaksikreflektor, S₁ – Ordoviitsiumi-Siluri piir, S₂ – Raikküla ja Adavere lademete piir, S₇ – Ninase ja Mustjala kihistike piir, S₈ – Ninase kihistiku ja Jaagarahu lademe piir, S₉ – Vilsandi ja Maasi kihtide piir, S_{9a} – Maasi ja Tagavere kihtide piir, S₁₀ – Jaagarahu ja Rootsiküla lademete piir, S₁₁ – Rootsiküla ja Paadla lademete piir, S₁₂ – Paadla ja Kuressaare lademete piir, S₁₃ – Kuressaare ja Kaugatuma lademete piir, S_{13a}-S_{13c} – Kaugatuma lademe sisesed Alam-Äigu ja Ülem-Äigu, Ülem-Äigu ja Alam-Lõo, Alam-Lõo ja Ülem-Lõo kihtide piirid, S₁₄ – Kaugatuma ja Ohesaare lademete piir. Katkendjooned tähistavad stratigraafiliselt identifitseerimata Siluri siseseid reflektoreid.

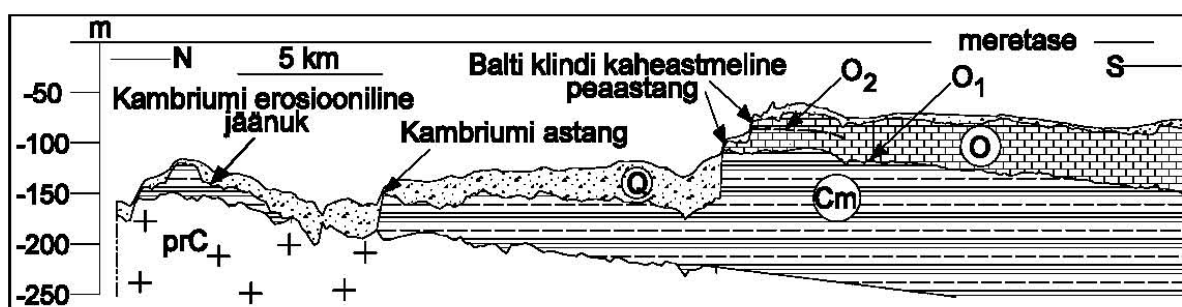
kahel tasemel (Vilsandi kihtides) eristub selgelt ulatuslik barjäär-rifi taoline vöönd (Tuuling 2010). Teine (s.o noorem tase) kiildub välja mere all ja ei ulatu Saaremaale.

7. Tihe ja eri suunalise orientatsiooniga seismiliste profiilide võrk annab võimaluse uurida ja analüüsida Läänemere alust aluspõhjareljeefi. Vastava tarkvara abil (Surfer 7) koostati Läänemere keskosa aluspõhjareljeefi kaart ja kõrgusmudel

(joonis 6), millel avaldub selgesti Läänemere regioonile iseloomulik Pleistotseeni jäätumise eelne kuestaline reljeef. Kõrgusmudelil analüüsiti liustikueelset (kirde-edela suunalised klindias tangud, vt joonis 7) ja liustikulise tekkega reljeefi (u põhjalõuna suunalised orundid), nende morfoloogiat ja omavahelisi suhteid ning osakaalu Läänemere nõo kujundamisel (Tuuling, Flodén 2001, 2011; Tuuling jt 2007; Tuuling, Tilk 2007).



Joonis 6. Kuestalaadse reljeefi mudel Läänemere keskosast, mis näitab jää-ajaelsete ida-läänesuunaliste klindiastangute ja neid läbivate põhja-lõunasuunaliste Pleistotseeni liustike orundite (nummerdatud) omavahelisi suhteid.



Joonis 7. Seismilisele profiilile tuginev Balti Klindi geomorfoloogiline läbilõige Läänemere keskosast. Reflektorite O₁ ja O₂ tähendused vt joonis 5.

KASUTATUD KIRJANDUS

Flodén, T. 1980. Seismic stratigraphy and bedrock geology of the Central Baltic. *Stockholm Contrib. Geol.*, 35, 1-240.

Flodén, T., Puura, V., Söderberg, P., Tuuling, I., Suuroja, K. 1994. The Ordovician-Silurian transition beds in the seafloor between Gotland and Hiiumaa islands, Baltic Proper. *Proc. Estonian Acad. Sci. Geology*, 43, 1-17.

Martinsson, A. 1958. The submarine morphology of the Baltic Cambro-Silurian area. *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, 38, 11-35.

Murchison, R. I. 1847. On the Silurian and associated rocks in Dalecarlia and on the succession from Lower to Upper Silurian in Smoland, Öland and Gotland, and in Scania. *J. Geol. Soc. London*, 3, 1-48.

Schmidt, F. 1881. Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten nebst geognostischer Übersicht des ostbaltischen Silurgebiets. Abteilung I. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg*, Sér. 7, 30, 1, 1-238.

Schmidt, F. 1891. Einige Bemerkungen über das Baltische Obersilur in Veranlassung der Arbeit des Prof. W. Dames über die Schichtenfolge der Silurbildung Gotlands. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg*, 1, 1, 119-138.

Tuuling, I. 2010. Seismic stratigraphy and reef structures of the Silurian sequence offshore Saaremaa. *The 10th Int. Marine Geological Conf.*, 24-28 August 2010, VSEGEI St. Petersburg, Russia. *Abstr.*, 138-139.

Tuuling, I., Flodén, T. 2000. Late Ordovician carbonate buildups and erosional features north-east of Gotland, northern Baltic Sea. *GFF*, 122, 237-249.

Tuuling, I., Flodén, T. 2001. Structure and relief of the bedrock sequence of the northern Baltic Proper. *GFF*, 123, 35-49.

Tuuling, I., Flodén, T. 2007. The Ordovician-Silurian boundary beds between Saaremaa and Gotland, Baltic Sea, based on high resolution seismic data. *Geol. Quart.*, 51, 217-229.

Tuuling, I., Flodén, T. 2009a. The Llandovery – lowermost Wenlock sequence in the Baltic Sea between Saaremaa and Gotland; subdivision, thicknesses and correlation, based on marine seismic studies. *Marine Geol.*, 267, 55-70.

Tuuling, I., Flodén, T., 2009b. Seismic correlation of Palaeozoic rocks across the northern Baltic Proper – Swedish-Estonian project since 1990, a review. *Estonian J. of Earth Sciences* 58, 273-285.

Tuuling, I., Flodén, T. 2011. Seismic stratigraphy, architecture and outcrop pattern of the Wenlock-Pridoli sequence offshore Saaremaa, Baltic Sea. *Marine Geol.*, 281, 14-26.

Tuuling, I., Tilk, K. 2007. Siluri klint Läänemere all: Gotlandist Saaremaani. Puura, I., Pihu, S., Amon, L. (toim). *Klindialade loodus: XXX Eesti loodusuurijate päev; 30. juuni - 1. juuli 2007*, Nõva. *Sulemees Publ.*, Tartu, 38-54.

Tuuling, I., Flodén, T., Sjöberg, J. 1997. Seismic correlation of the Cambrian sequence between Gotland and Hiiumaa in the Baltic Sea. *GFF*, 119, 45-54.

Tuuling, I., Troon, M., Tilk, K. 2007. Balti klint Läänemere all: Gotska Sandönist Hiiumaani. Puura, I., Pihu, S., Amon, L. (toim). *Klindialade loodus: XXX Eesti loodusuurijate päev; 30. juuni - 1. juuli 2007*, Nõva. *Sulemees Publ.*, Tartu, 17-37.

VIIMASE SKANDINAAVIA JÄÄTUMISE DÜNAAMIKA LÄÄNEMEREST KAGUS

Volli Kalm, Aleksandr Gorlach, Katrin Lasberg, Katrin Kalla
Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

Paleokliima, eriti tema tsüklilisuse uurimine, annab aluse kliima tulevikuprognosideks, on vajalik loodusliku ja inimõju eristamisel kliimamuutuste põhjustes ning näitab varem toimunud tuginedes seda, mis looduskeskkonnas kliimamuutuste tulemusel toimub. Maalähedase atmosfääri temperatuuri kiire tõus ning sellega kaasnev liustike sulamine ja maailmamere veetaseme tõus, või vastupidiselt, temperatuuri ja veetasemete langus ning mõlemaga seostuv loodusvööndite edasi-tagasi ränne, on nähtused, mille kohta paleoklimatoloogia teab öelda, et “see kõik on minevikust tuttav ja korduvalt toimunud”. Tuttav on aga eelkõige üldpilt – suuremad Maaga seotud ja Maavälise tegurite põhjustatud kliimatsüklid ning nende kombineerumine. Detailides, milleks on näiteks globaalsete looduslike kliimatsüklite regionaalselt erinev ja mõnikord erisuunaline mõju, nende kombinatsioon teiste geoloogiliste protsessidega, perioodiliste temperatuurimuutuste amplituud, sagedus ja kestus, on ebaselgust veel palju. See aga vähendab tulevikuprognoside usaldusväärsust ning raskendab tänapäevase globaalse soojenemise põhjuste hindamist. Seni kuni me ei tea, milline on kliimamuutuste pikaajaline looduslik taust, välja arvatud asjaolu, et ta kogu aeg muutub, ei saa me olla lõpuni veendunud selles, kas ja kui suur on inimese osa praegu toimuvates muutustes.

Pikimateks tänapäevast minevikku ulatuvateks paleokliima looduslikeks andme-arhiivideks on aastahilised mandrijääkatted ning ookeanide põhjasetted ja korallid. Mandrijää kujundatud setted ja pinnavormid on levinud ligikaudu 1/3 maismaast ning nende moodustumise aja, viisi ja korduvuse kindlaksmääramine on üks võimalus suurima amplituudiga kliimatsüklite väljaselgitamisel. Aastakümneid püsinud mehhanistlik ja väga staatiline mandrijäätumise käsitlus on viimasel aastakümnel, tänu detailsetele glatsioloogilistele uurin-

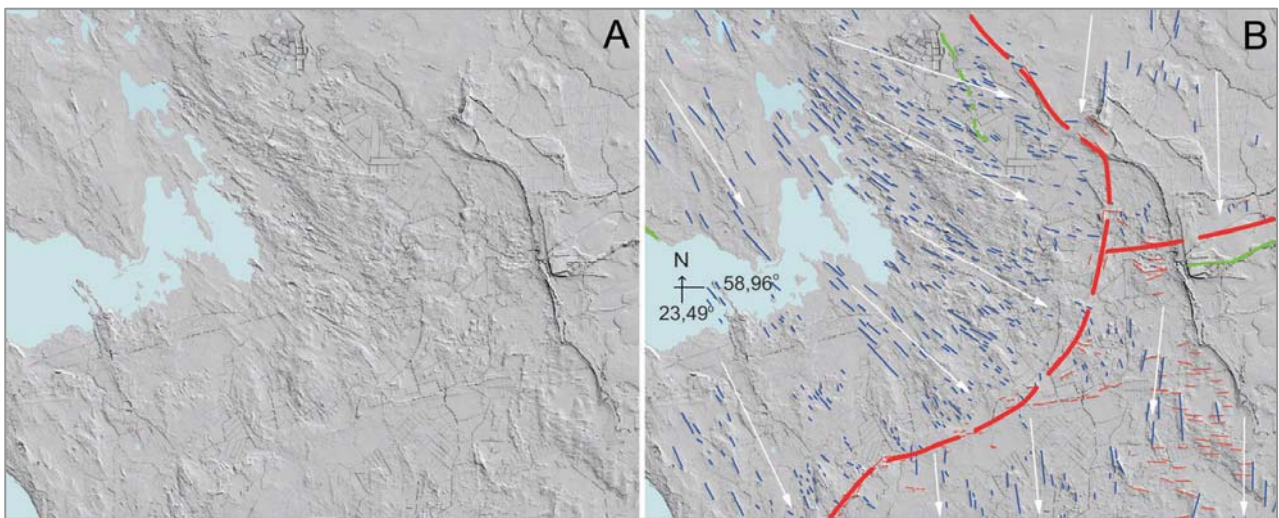
gutele, asendumas arusaamaga liustike väga kiirest reaktsioonist ümbristingimuste – eelkõige temperatuuri ja alusreljeefi – muutustele. Liustik kui tahke jää mass on tänu nihetele, mis toimuvad jää kristalliitide vahel, piki lõhesid jääs ning jää ja aluspõhja vahel, võimeline käituma sarnaselt plastsele kehale. Liustik “voolab ja valgub laiali” sinna, kuhu teda surub jääkatte keskosa raskus ning suunab alusreljeef ja väiksem hõõrdetaktistus.

Satelliidipiltide, 3D reljeefimudelite, kivimite vesi- ja termiliste omaduste analüüs ning tulemuste võrdlemine mandrijäätumisaladel nähtava ja mõdetavaga on võimaldanud oluliselt arendada glatsiaaldünaamika teooriat (Jansson jt 2002; Hughes 2009) ning seeläbi täpsustada jäätumise pindalalist ja ajalist levikut. Jäätumise algfaasis kasvab lume kuhjumise, tihenemise ning ümberkristalliseerumise tulemusel jääd rohkem kui seda sulab ning hakkab moodustuma jääkate, mis järjest pakseneb. Raskusjõu mõjul nihkuvad jää alumised kihid ja kokkuvõttes ka liustiku serv jääkatte keskmest perifeeria suunas. Koos jääkatte servade laienemisega liiguvad edasi ka tema servadest väljuvad, tänapäevaste mäestikuliustike sarnased jäävoolud või -keeled. Ideaaltingimustel ehk sileda aluspinna ja ühtlase temperatuuri- ning sademete jaotuse korral moodustuks isomeetriline jääkate, mis kasvuperioodil laieneks radiaal-sümmeetriliselt. Looduslikes oludes mõjutavad aga jääkatte kuju ja liikumist sademete hulga ja temperatuuri ebahütlus, jää alusreljeefi iseloom ning aluskivimite füüsikalised omadused (Hebeler jt 2008; Winsborrow jt 2010). Jääkatte alt väljuvate jäävoolude liikumist soodustab näiteks geotermaalne soojusvoog, sulas olekus aluspind ja sulavee olemasolu ning määrdena toimivad veeküllastunud savikad setted liustiku all. Liustiku liikumist aga takistab jää madal temperatuur, külmunud aluspinn-

nasest või vähesest sulaveest tulenev tugev hõõre jää ja aluse vahel ning alusreljeefi mehhaanilised takistused, näiteks kõrgendikud.

Jäätumise taandumise faasis ületab sulamise maht, eriti jäävoolude servadest ja jää pinnalt, juurdemoodustuva jää massi. Eelkõige just servadest väljuvate jäävoolude kiire liikumine sulamise võõndisse on see põhjus, mis viib jääkate kui terviku massi tasakaalust välja. Tulemuseks on jääkate paksuse vähenemine ning kaardipildis vaadatuna paigutuvad jääkate serv ja sealt väljuvad jäävoolud järk-järgult jäätumise keskme suunas tagasi. Sellele vaatamata jätkub jää alumiste kihtide ja jäävoolude liikumine hoopis jääkate perifeeria suunas. Nii moodustub noorim osa vahetult jää all tekkivast glatsiaalsest reljeefist (moreenist jää põhjavormid), mille orienteeritus viitab jää lokaalsele liikumissuunale. Seetõttu on endiste mandrijäätumisalade täpsetelt reljeefimudelitel näha pinnavormistik, mis peegeldab jää liikumissuunda eelkõige tema hääbumise ja vähem pealetungi faasis.

Eesti ja meie lähiümbrus Ida-Euroopa platvormil on minevikus korduvalt olnud kaetud Skandiinaaviast lähtunud mandriliustikega (Raukas jt 2004). Kõigi jäätumiste ajal ulatusid liustikud kõige kaugemale kontinenti siseossa just Läänemere kagus. Seega näeme me siin jäätumiseni viinud külmaperioodide tagajärgi piirkonnas, mis oli sademete kui mandrijää lähtematerjali allikast (Atlandi ookeani põhjaosa) maksimaalselt kaugel. Külмага vaheldunud soojaperioodid algasid kiire sulamise, suurte üleujutuste, pindmise vetevõrgu kujunemise ja maismaa-alade taasasustamisega taime- ning loomariigi poolt. Kokkuvõttes moodustusid setted ning pinnavormid, mis kannavad endas informatsiooni globaalsete kliima täistsüklite (soe-külm-soe) ja neis sisalduvate väiksemate võnkumiste ajalis-ruumilise mõju kohta. Näide Lääne-Eestist Haapsalu lahe piirkonnast (joonis 1), demonstreerib võimalust, kuidas hea lahutusvõimega reljeefi kaardi (A) taustal (Lidarkaardi reljeefivarjutus Maa-ameti kaardiserverist) on võimalik tuletada liustikualuste- ja marginaalse-

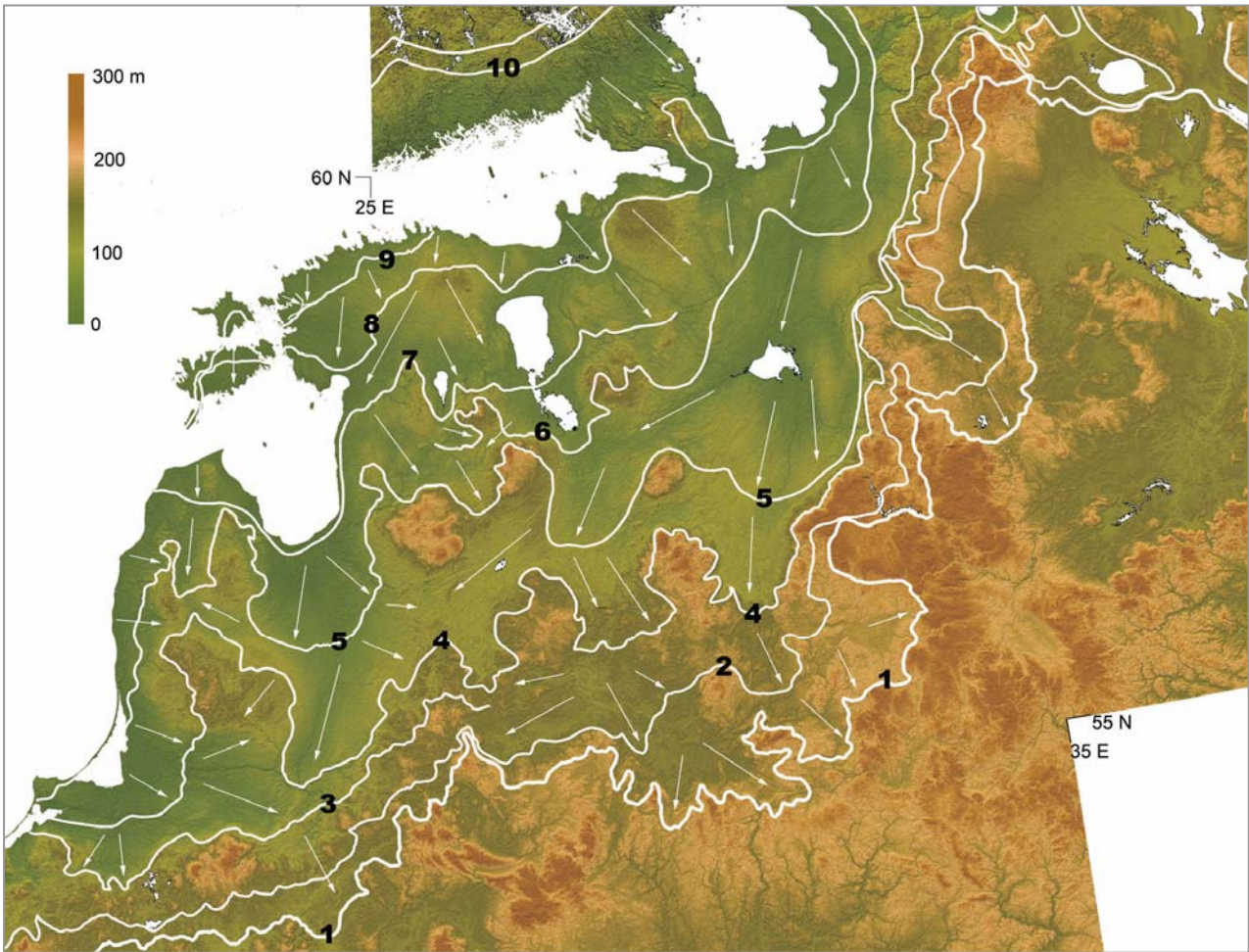


Joonis 1.

Haapsalu lahe ümbruse reljeefikaart (A) ja selle liustikutekkeliste pinnavormide interpretatsioon ühes jää liikumissuundade rekonstruktsiooniga. Tingmärgid: tumesinine joon – liustikualuse tekkega radiaalne (jää liikumissuunaline) pinnavorm, tavaliselt moreenist, kuid võib olla ka erosioonilisena aluspõhja pealispinnal; oranž joon – marginaalne liustikutekkeline pinnavorm; roheline joon – oos; punane katkendlik joon – jääkeele serva-asend; valge nool – jää liikumissuund.

te pinnavormide ning ooside levik (B) ning sellest omakorda kunagiste liustike liikumise järjekord ja ulatus. Liustiku all tekkinud piklikult väljavenitatud moreenist pinnavormid grupeeruvad vaadeldaval alal kaheks, üksteisest erineva orienteeritusega rühmaks. Vastavaid pinnavorme tekitanud jääkeele omaaegne serva-asend (punane katkendlik joon) on tuletatav selle piiri järgi, mis eraldab üksteisest erineva orienteeritusega liustikualuste

pinnavormide levikuala. Lisaks markeerivad liustiku kunagist serva-asendit tihti ka marginaalsed pinnavormid. Joonisel 1 on näha, kuidas loodest kagusse liikunud jääkeel on teatud piirini (= jääserva asendini) "kustutanud" põhjast lõunasse liikunud jää põhjavormid ja ühtlasi hävitanud Risti-Palivere servamoodustiste võõndi kõige läänepoolsema lõigu. Pinnavormide gruppide paigutus üksteise suhtes võimaldab määrata neid tekitanud jää-



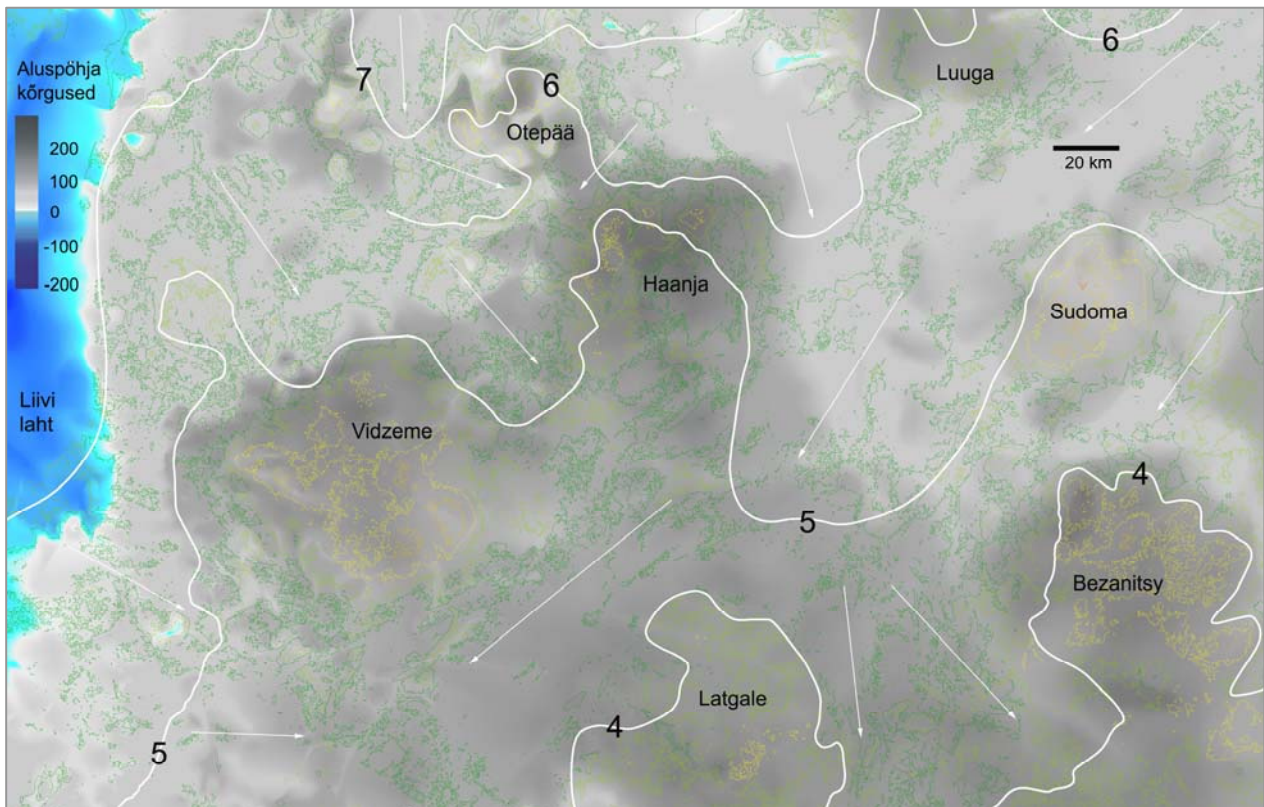
Joonis 2.

Üldistatud jää liikumissuunad ja liustiku servaasendite rekonstruktsioon tänapäevase reljeefi taustal. Servaasendid: 1 – viimase jääatumise leviku maksimumpiir; 2 – Baltija (Pommeri, Loode-Venemaal Vepsa); 3 – Lõuna-Leedu; 4 – Kesk-Leedu; 5 – Põhja-Leedu (Haanja); 6 – Otepää; 7 – Sakala; 8 – Pandivere (Neeva); 9 – Palivere; 10 – Salpausselkä I.

keelte aktiveerumise ja seega ka pinnavormide tekke järjekorra. Vaadeldava näite puhul on ilmne, et põhja suunast toimunud jäävool eelnes loodest tulnud pealenihkele. Tänapäevase reljeefi andmestiku interpreteerimine ja saadud tulemuste looduses kontrollimine annab koos geoloogilise taustainfoga vajaliku meetodilise aluse digitaalsete reljeefi kõrgusmodelite (DEM) glatsiaalgeoloogiliseks interpreteerimiseks, mida on tehtud tervele jääkatete ulatuses (Hubbard jt 2009). Joonisel 2 on lihtsustatud kokkuvõtte jää liikumise dünaamika ja sellest tuletatud serva-asendite interpretatsioonist viimase Skandinaavia jäätumise kagusektoris (Kalm 2010, täiendustega). Vaadeldaval alal määras jäävoolude ja -keelte paigutuse ning liikumise

missuuna eelkõige jää-alune reljeef, mis võis suunata jääkeeled isegi üksteisele vastu. Alusreljeefi nõgudes liikusid 100–300 km pikkused jääkeeled, mis valgusid distaalses otsas delta-sarnaselt laiali. Pikisuunas tugevasti väljavenitatud ja tavaliselt väikese suhtelise kõrgusega jääalused pinnavormid viitavad jääkeelte kiirele liikumisele.

Alusreljeefi mõju jääkeelte liikumisele ja glatsiaalsete setete jaotusele selgub, kui võrrelda jäävoolude ja -keelte paigutust ning setete paksuste jaotust aluspõhja pealispinna reljeefi suhtes. Joonis 3 on väljavõtte Ida-Baltikumi keskosast, kus on näha selge korrelatsioon aluspõhja kõrgendike ja pinnakatte suuremate paksuste vahel. Kõrgendi-



Joonis 3.

Pinnakatte pakuste jaotus (värvilised samapaksusjooned) ja liustiku servaasendid (valged jooned) aluspõhja pealispinna reljeefi taustal, väljavõtte Ida-Baltikumi keskosast. Pinnakatte samapaksusjoonte legend: tumeroheleline – 25 m; heleroheline – 50 m; kollane – 100 m; oranž – 150 m; punane – 200 m (nt Sudoma kõrgustikul). Jää servaasendid vt vastavalt numbritele jooniselt 2.

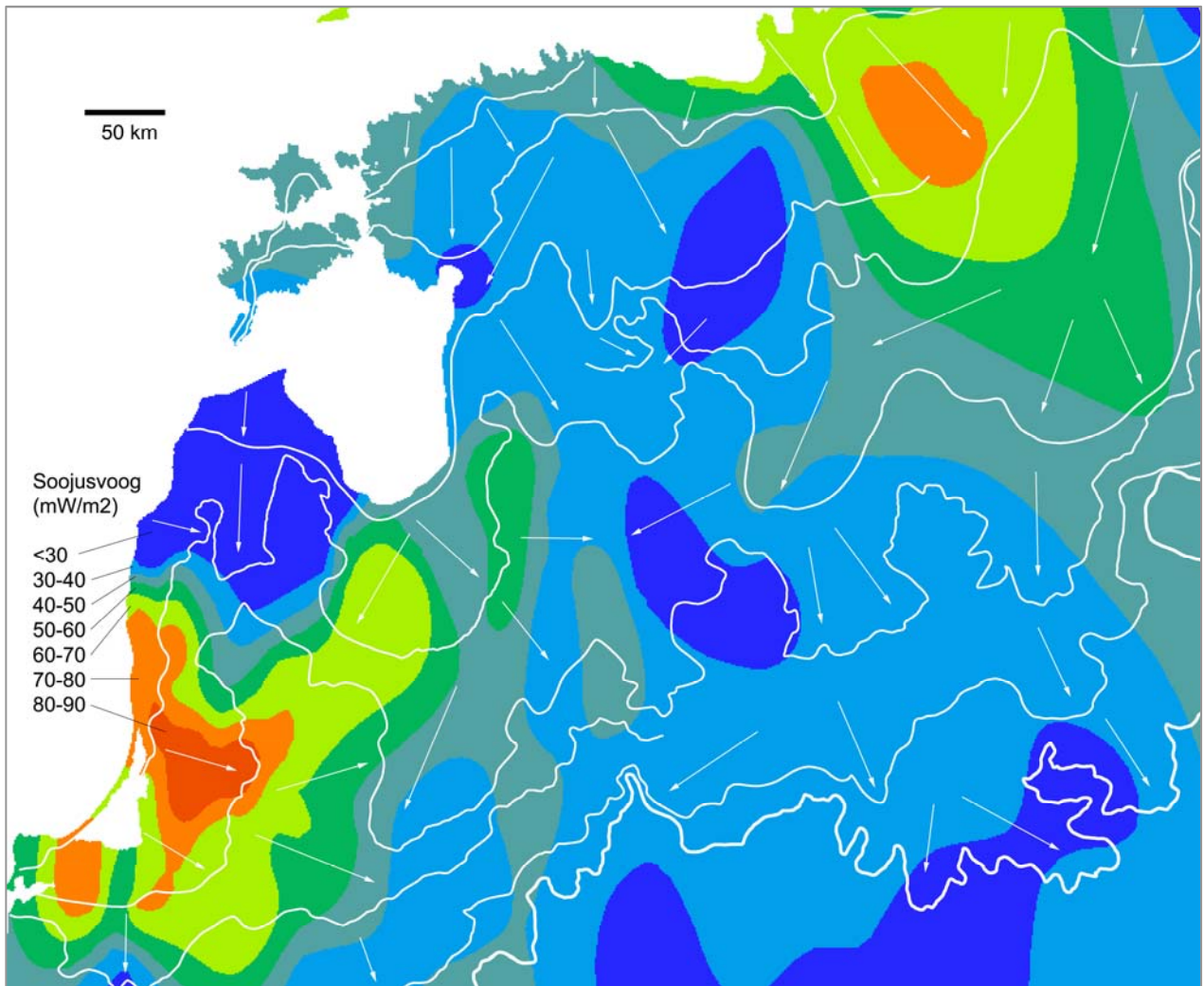
kud aluspõhja pealispinnal on juba esimestest Pleistotseeni jäätumistest alates olnud takistuseks liustike teel, mistõttu nende nõlvadele ja peale on kuhjunud keskmisest palju suuremas paksuses pinnakatte glatsiaalseid setteid. Näiteks nelja moreenikihi esinemine Haanja kõrgustikul (Raukas 1978) viitab vähemalt samale arvule episoodidele, mil kõrgustik oli liustikuga kaetud. Jäätumise pealetungi faasis jääkeeled esialgu vaid ümbritsesid alusreljeefi kõrgendikke ja liustik liikus kõrgendikele alles jää paksuse kasvades. Kõrgendike keskosa pinnas ilmselt külmus enne täielikku mattumist jääkilbi alla. Külmunud aluspinnast üle liikunud jää tekitas kõrgustikele uue reljeefimustri, kuid sellest paistab kohati “läbi” teistsuguse orienteeritusega, varasema jäätumise tekitatud pinnavormistik (nt Sakala, Haanja, Luuga, Vidzeme kõrgustikel).

Jäätumiste lõpufaasis, kui kõrgustike peal jää juba lagunes ja sulas ning toimus settekuhjumine, olid neid ümbritsevad nõod teatud aja veel täidetud liikuvate jääkeeltega. Viimased tekitasid kõrgustike kaarjalt ümbritsevad liustiku servamoodustiste vööndid. Liustiku servamoodustiste ühendamine joonelisteks servaasendite vöönditeks (joonis 2) on aga paleogeograafiline ja geokronoloogiline lihtsus, sest need vööndid ei pruugi olla isokroonsed ehk üheaegsed kõigis oma punktides. Geotermaalne soojus tõstab liustikualuse pinnase ja alumise jääkihi temperatuuri, mis võib ulatuda sulamiseni ning sel juhul vähendada liustiku ja aluspinna vahelist hõõret, soodustades niiviisi jää liikumist. Vesi soodustab liustiku liikumist eriti seal, kus aluspõhja veejuhtivus on nõrk ja liustikualused setted küllastuvad veega ning vesi on rõhu all. Seevastu aluskivimite hea veejuhtivus aitab kaasa sulavee äravoolule aluspõhja kaudu ning värske põhjavee formeerumisele liustikuvee arvel, mis Põhja-Eesti näitel on ka tõestatud (Vaikmäe jt 2001). Skandinaavias on keskmine geotermaalse soojusvoo intensiivsus 49 mW/m^2 (kõigub vahemikus $30\text{--}83 \text{ mW/m}^2$) ning modelleerimine on väitnud (Näslund jt 2005), et selle näitaja 17% muutus tooks kaasa 1,4-kordse muutuse jääaluse sulamise mahus. Läänemerest kagusse jääva Skan-

dinaavia jäätumisala piires varieerub geotermaalse soojusvoo intensiivsus samuti kolm korda (Hurter, Haenel 2002), aga soojusvoo jaotuse ja jääkeelte liikumistee vahel enamasti seost pole (joonis 4).

Praeguse üldistuse tasemel võib vaid väita, et Leedu läänerrannikul langeb kõrgeenenud soojusvoo piirkond kokku Balti mere jäävoolust eraldunud Nemani jääkeele kunagise liikumisalaga. Keskmisest oluliselt suurem soojusvoo tihedus ning sellest tulenev jäämassi kadu sulamise läbi võis teoreetiliselt põhjustada jääkeelte suunatud liikumise piirkonda, kus liustiku massi kadu oli suurim.

Viimase Skandinaavia jäätumise liustikud jõudsid Baltikumi Läänemere nõost Läti läänerrannikule mitte varem kui 26 tuhat a tagasi ja Soome lahe suunast Põhja-Eestisse mitte varem kui 22–21 tuhat a tagasi. Oma leviku maksimumpiirile jõudis jää Jüüti poolsaarel juba 20–22 tuhat a tagasi (Houmark-Nielsen 2008), kuid Ida-Karjalas alles 18 tuhat a tagasi (Lunkka jt 2001). Seega jõudsid liustikud Läänemere nõo lõunaosas oma leviku maksimumpiirile umbes samal ajal, kui ida pool alles ületasid Soome lahe. Juba Hilis-Drüüase (12,6–11,5 tuhat a tagasi) ajaks oli aga kogu Ida-Baltikum taas jäävaba ja liustiku serv paiknes Lõuna-Soomes Salpausselkä servamoodustiste joonel. Seega kestis viimane jäätumine Eesti jaoks maksimaalselt 9 tuhat aastat ning nii jää pealetung kui ka sulamine oli väga kiire. Arvutuslik lineaarne jääserva edasiliikumise (pealetungil) ja taganemise (sulamisel) kiirus oli Soome lahest kagusse jäävas vööndis vastavalt 400–430 m/a ja 110–150 m/a. Kuivõrd jääkattest väljuvate liustike liikumistee oli kõike muud kui sirgjooneline (joonis 2), siis tegelik jää liikumiskiirus aluspinna suhtes pidi olema eelnevast veelgi suurem. Kõik ühe jäätumisega kaasnevad looduslikud protsessid – temperatuuri kõikumine, loodusvööndite edasi-tagasi paigutumine, glatsiaalsetete ja pinnavormide teke, põhjavee-veevahetus, mattunud jää sulamine kõrgustikel, kirsmaa teke ja kadu, pindmise vetevõrgu kujunemise algfaas, sulaveega üleujutatud alade maismaastumine jne – toimusid geoloogilises mõttes ülilühikese ajavahemiku jooksul ja on mõõdetavad ka inimlikult tajutavas ajaskaalas.



Joonis 4.
Jää liikumissuunad ja servaasendid geotermaalse soojusvoo kaardi taustal.

VIITED

Hebeler, F., Purves, R., Jamieson, S. 2008. The impact of parametric uncertainty and topographic error in ice-sheet modelling. *J. Glaciol.*, 54, 188, 899-919.

Houmark-Nielsen, M. 2008. Testing OSL failures against a regional Weichselian glaciation chronology from southern Scandinavia. *Boreas* 37, 660-677.

Hubbard, A., Bradwell, T., Golledge, N., Hall, A., Patton, H., Sudgen, D., Cooper, R., Stoker, M. 2009. Dynamic cycles, ice streams and their impact on the extent, chronology and deglaciation of the British-Irish ice sheet. *Quatern. Sci. Rev.*, 28, 758-776.

Hughes, T. 2009. Modeling ice sheets from the bottom up. *Quatern. Sci. Rev.*, 28, 1831-1849.

- Hurter, S., Haenel, R. (eds) 2002. Atlas of Geothermal Resources in Europe. EC publication No EUR 17811.
- Jansson, K., Kleman, J., Marchant, D. 2002. The succession of ice-flow patterns in north-central Quebec-Labrador, Canada. *Quatern. Sci. Rev.*, 21, 503-523.
- Kalm, V. 2010. Ice-flow pattern and extent of the last Scandinavian Ice Sheet southeast of the Baltic Sea. *Quatern. Sci. Rev.*
DOI:10.1016/j.quascirev.2010.01.019
- Lunkka, J. P., Saarnisto, M., Gey, V., Demidov, I., Kiselova, V. 2001. Extent and age of the Last Glacial Maximum in the southeastern sector of the Scandinavian Ice Sheet. *Global and Planetary Change*, 31, 407-425.
- Näslund, J.-O., Jansson, P., Fastook, J., Johnson, J., Andersson, L. 2005. Detailed spatially distributed geothermal heat-flow data for modelling of basal temperatures and meltwater production beneath the Fennoscandian ice sheet. *Ann. Glaciol.*, 40, 95-101.
- Raukas, A. 1978. Eesti NSV Pleistotseeni setted. Valgus, Tallinn.
- Raukas, A., Kalm, V., Karukäpp, R., Rattas, M. 2004. Pleistocene glaciations in Estonia. Ehlers, J., Gibbard, P.L. (eds) *Quaternary Glaciations – Extent and Chronology. Part I, Europe*. Elsevier, 83-91.
- Vaikmäe, R., Vallner, L., Loosli, H., Blaser, P., Juillard, M. 2001. Palaeogroundwater of glacial origin in the Cambrian-Vendian aquifer of northern Estonia. Edmunds, W. M., Milne, C. (eds) *Management of Coastal Aquifers in Europe. Palaeowaters, natural controls and human influence*. Geological Society, 17-27. (Geological Society Special Publication; 189).
- Winsborrow, M., Clark, C., Stokes, C. 2010. What controls the location of ice streams. *Earth Sci. Rev.*, 103, 45-59.

MULLA ORGAANILINE SÜSINIK

Raimo Kõlli

Eesti Maaülikooli põllumajandus- ja keskkonnainstituut

SISSEJUHATUSEKS

Mulla orgaaniline aine (MOA) on üle aegade ulatuv mullateaduse uurimisteema. Uuritud on MOA voogu läbi muldkatte alates aine mulda sattumisest ja mulla huumus seisundi kujunemisest kuni väljumiseni läbi mineraliseerumise ja/või migratsiooni. Igale mullatüübile on ainuomane teatud huumus seisund ehk (sisuliselt) MOA ökoloogia. Tänapäevaks on MOA käsitlemisel edukamad oldud MOA varude, koostise, kvaliteedi, dünaamika, ökoloogia, uurimise metodoloogia jt aspektide selgitamisel (Baldock, Nelson 2000; Almendros 2008; Horwath 2008). Andmete parema võrreldavuse huvides väljendatakse MOA orgaanilise süsiniku (C_{org}) kaudu. Regioonile omase muldkatte C_{org} -i eksperimentaalses uurimises ja selle arenguloos on olnud oma osa ka Eesti mullateadlastel (Kõlli jt 1996; Kask 2004).

Praktilise väljundiga piirkondlikus mullateaduslikus uurimises on esmatähtis MOA/ C_{org} -i kui loodusvara arvele võtmine, kasutamine ja kaitse. Regionaalne uuritus on vajalik nii maailma muldade (WRB) ja Euroopa huumuskatete (ERB) ühiselt juurutatavate klassifikatsioonide kui ka nende määratlemise põhimõtete väljatöötamisel (IUSS... 2007; Zanella jt 2010). Oleks kahetsusväärne, kui globaalsetes süsteemides kui tervikutes jääb mingi piirkonna muldkate väheuurituks. Vaeguurimise põhjused võivad olla erinevad (asjatundjate vähesus, andmebaaside korrastamatus vms). Tõsi ta on, et mullastikul on teatud osas regionaalne mõõde (nagu keelel jms), mille käsitlust ei ole sageli suudetud väljastpoolt (globaalselt tasemelt lähenedes) kaasaja tasemeni arendada. Lokaalne (seestpoolt) probleemile lähenemine eeldab muidugi asjatundjate kriitilise massi olemasolu, mis aga justkui boonuseks võimaldab ainevalda kiiremini ka uusi globaalseid arendusi sisse tuua. Väljastpoolt tulev

oskusteave katab lokaalse vajaduse vaid siis, kui leiduvad adekvaatsed kõrgetasemelised uurimised meile ekvivalentsetes pedo-ökoloogilistes tingimustes. Head doonorid on loomulikult meie lähinaabrid. Mullastiku uurimine ei saa olla tulemuslik ka siis, kui seda kureeritakse (viidates integreerimisele) kõrvalaine positsioonilt.

Vaieldamatult on MOA/ C_{org} -i uurimises palju nn universaalseid probleeme (huumusainete moodustumise biokeemilised rajad, huumuse koostise uurimise meetodid jms), mida saab kodumaise mullateaduse tarvis globaalsest varasalvest hankida. Samas ei jää rahvusliku mullateaduse ülesandeks ainult nende adaptatsioon kohalikele ökoloogilistele tingimustele, vaid ka verifikatsioon. Näiteks on nii mõnedki suured projektid (Euroopa mullakaitsestrateegia, ERB) KALLUTATUD lõunapoolsemate maade suunas (CEC 2006).

RESSURSI JA SÜVAUURINGUTE ALGUSEST EESTIS

Muldade huumus seisundi ja huumuse levikumustri andmestiku kogumine Eestis sai alguse seoses mullastiku morfoloogiliste uurimuste ja kaardistamisega, mille pioneer oli A. Nõmmik ja jätkaja A. Lillema. A. Nõmmiku esimeste MOA eksperimentaalsete uurimiste hulka kuulus metsavarise lagunemine ja vabanenud ühendite migreerumine maastiku geokeemilisse aineringsesse. Aastatel 1947–1957 kasvasid järkjärgult erinevate mullatüüpide passistamised looduslikel ja katsed põllumuldadel, kus selgitati erinevate muldade huumus seisundit ning koguti andmeid MOA bilansside kohta (O. Hallik, A. Piho, L. Reintam, R. Kask jt.).

Mullastiku suuremõõtkavaline kaardistamine (1954–1992) RPI Eesti Põllumajandusprojekti poolt ja sellega kaasnev muldade morfoloogiline uuri-

mine võimaldas täpsustada muldade huumusseisundit mullatüüpide ja maakasutuse lõikes. MOA ruumilise paiknemise uurimisega muutus järjest detailsemaks Eesti muldade klassifikatsioon ja taksonid (tüüp => liik => erim), mille huumusseisundit iseloomustati. Uurimised päädisid andmetiku osalise publitseerimisega (Eesti mullastik arvudes 1974–1989) ja suuremõtkavalise mullastikukaardi digitaliseerimisega (1998–2001), kuid kahjuks ka mõningase kaoga üleminekuajadel. Põllumajandusprojekt teostas aastatel 1983–1994 ka põllumuldade huumusseisundi seiret, mille tulemused (valdavalt publitseeritud) löid suurepärase aluse alade võrgustiku huumusseisundi seire taasalustamiseks 2002. aastal.

Samaaegselt kaardistamisega arendati süvitsiminevaid uurimisi püsiuurimisaladel (UA). Suurema hulga põhilisi Eesti mullatüüpe haaravate looduslike UAde rajamine sai hoo sisse L. Reintami

ja mõttekaaslaste (R. Sepp, I. Rooma) eestvedamisel. Esialgu võeti uurimise alla rähk, leostunud, leetjad, kahkjad ja gleimullad (varem oli paepealsetel muldadel taolisi uurimisi teinud R. Sepp). UAdel jälgiti (alates 1963 kuni 1978 ja hiljemgi) varise akumulatsiooni, vare lagunemise, muundumise ja humifikatsiooni ning mulla hingamise dünaamikat, selgitati vabanenud ainete kompleksseerumist ja migratsiooni ning analüüsiti tekkinud huumuse koostist ja kvaliteeti. Protsesse uuriti seoses mullaväliste ökoloogiliste tingimustega (ilmastik, taimkatte produktiivsus jms). Hiljem liituti nende probleemidega suurtesse rahvusvahelistesse programmidesse (IBP, MAB).

L. Reintami õpilaste kaudu laienes uurimine võtmealadelt teistele enamlevinud Eesti muldadele ja ökosüsteemidele, mida tehti marsruut-UAdel ja transektidel nii, et hõlmatud said kõik peamised mullatüübid ja nende huumuseseisundit määravad



Akadeemik Loit Reintam näitamas ja andmas seletusi oma õpilaste õpilastele leedemullal kujunenud moortüüpi huumuskatte kohta, pohla-männikus, Koorveres.

tegurid. Töö tulemusena moodustatud andmebaasid Pedon ja Kateena on olnud aluseks Eesti muldkatte C_{org} -varude, vertikaalse jaotuse, aastakäibe, pikaajalise dünaamika jms selgitamisel ning Euroopa või maailma tasemel koostatavate muldade ja huumusvormide klassifikatsioonide koostamisel. Põllumullal täitsid sama ülesannet põldkatsed. Näiteks liitus 1985. aastal rajatud orgaaniliste väetiste uurimise põldkatse (P. Kuldkepp) 1989. aastal Euroopa võrgustikuga.

ORGAANILISE SÜSINIKU VARUD EESTI MULDKATTES

Seoses CO_2 sisalduse pideva suurenemisega atmosfääris, on viimase aja intrigeerivamaid probleeme olnud C_{org} -varud, aastakäive ja bilanss muldkattes. C_{org} -varude pindtihedus ($Mg C_{org} ha^{-1}$) on muldade lõikes suurtes piirides varieeruv, ulatudes 38–46 (erodeeritud ja leedemullad) kuni 333 $Mg ha^{-1}$ (madalloomullad). Igale loodusliku mulla tüübile on omane teatud kindlates piirides C_{org} -mahutavõime (joonis 1).

Eesti muldkatte C_{org} -koguvaru on $594 \pm 37 Tg$, millest ühelt poolt 64,9% asub huumuskattes ja 35,1% alusmullas ning teiselt poolt 55,2% on seotud mineraal- ja 44,8% turvasmuldadesse (Kõlli jt 2009a). C_{org} -varude uurimise käigus selgitati põhiliste Eesti muldade C_{org} -i akumulatsiooni pedoökoloogilisi seaduspärasusi ja mahutavust, mille

määravateks teguriteks on mulla veeolud, karbonaatsus ja lõimis ning maakasutuse iseloom.

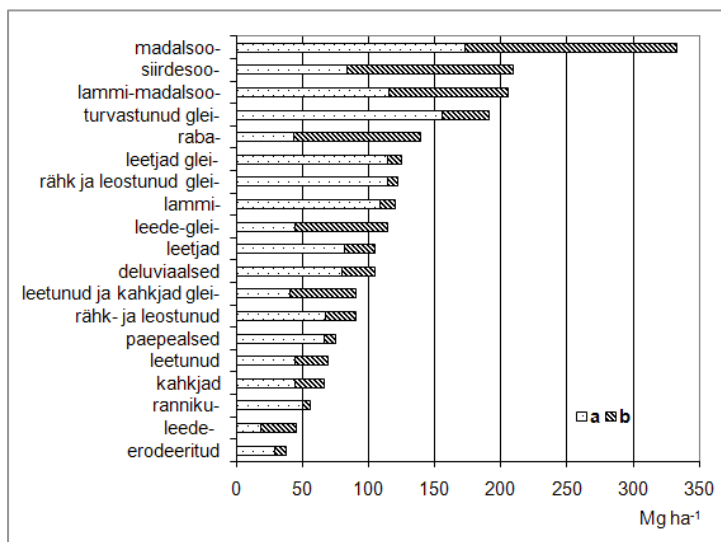
Kui looduslikus muldkattes paikneb C_{org} vastavalt huumuskatte tüübile omase huumusesisalduse sügavuse suunas kahaneva kõverale, siis kultuuristatud muldades on huumuskatteks suhteliselt ühtlase C_{org} -sisaldusega künnihorizont. Parasniisketes hästiõhustatud muldkattes on alaliselt liigniisketega võrreldes C_{org} -talitlustest haaratud tusedamad mullakihid. Võrreldes automorfsetega on hüdmorfsete mineraalmuldade C_{org} -hoiuvõime tunduvalt suurem seoses C_{org} -i konserveeriva anaeroobsusega. Alusmullad on tusedamad ja huumusevarude poolest rikkamad leetumise korral, seoses liikuvate huumusainete migratsiooniga alummisse, bioloogiliselt väheaktiivsesse kihti ehk eemaldumisega kiirest käibest. Turvasmuldade C_{org} -varudest talitleb mullana vaid selle pindmine 50 cm kiht, kuna alumised kihid on pigem materjal, mis võib (aga ei pruugi) muldkatteks saada.

Ka muldade C_{org} -kontsentratsioonid esinevad suured ja seaduspärased erinevused ning seetõttu on suuresti eksitav vaid pindmise kihi C_{org} -sisaldusel põhinev JEREMIAAD (nutulaul) muldade degradeerumisest. Tegelikult on selgunud, et mistahes mulla seisundi hindamisel ja jätkusuutlikul kasutamisel tuleks lähtuda sellele mullaliigile omastest näitajatest ja hoolitseda, et huumusseisundi ja muude omaduste parameetrid püsiks liigile omasel

Joonis 1.

Muldade orgaanilise süsiniku varud ($Mg ha^{-1}$).

Muldkatte osad: a – huumuskate, b – alusmuld, kusjuures soomuldade huumuskatte tuseduseks on võetud 30 cm, nende alusmulla tuseduseks – 20 cm ja kogutuseduseks 50 cm.



tasemel. Varudest hoopis olulisem on jälgida mulla C_{org} -talitlemist, kvaliteeti ja käivet.

MULLA ORGAANILISE SÜSINIKU TALITLUSED MULLAS

Süsteemse ülevaate saamiseks C_{org} -talitlustest mullas vaatleme protsesse kõigepealt toimimise iseloomu järgi. Bioloogilise iseloomuga talitlused on: mulla ainevahetusliku energiavaru moodustamine, taimede varustamine toiteelementidega (eriti N, P ja S), mulla kui pedosüsteemi (ja kogu ökosüsteemi) elastsuse tagamine, ensüümide aktiivsuse, mikroobide ja taimede kasvu stimuleerimine või pärssimine. Mõjutatavateks füüsikalisteks talitlusteks on: struktuuriagregaatide stabiliseerumine, veemahutamisevõime suurendamine, ainete väljaleostumise takistamine ja päikeseenergia neelamisvõime reguleerimine. C_{org} -i mõju keemilistele omadustele avaldub järgmiselt: suureneb neeldunud Al, Fe, Ca, Mg, NH_4 ja mikroelementide sisaldus; paraneb mulla puhverdusvõime ja happesuse stabiilsus; väheneb mikroelementide kadu ja metallide potentsiaalne toksilisus ning paraneb fosfori omastatavus; aktiveerub mullas olevate pestitsiidide lagunemine.

C_{org} -i osaluse analüüsil mõjutatavate toimingute puhul ei saa mööda minna muldade geneesist, kus C_{org} -i mõjul toimub: liigiomase huumuskatte moodustumine, mineraalse osa mikrobioloogiliselt ja termodünaamiliselt vastupidavate agregaatide teke, mulla hüdrofüüsikaliste omaduste mõjutamine, labiilsete migratsioonivõimeliste ühendite moodustumine ja mulla mineraalsete komponentide kaasamine aineringsesse ning mulla neelamisvõime, happesuse ja puhverdusomaduste kujunemine.

C_{org} -i mõju toitumisahelatele avaldub mitmeti: ta on taimede toiteelementide (N, P, K, Ca, mikroelementid) allikas, orgaanilise toidu allikas heterotroofsele mullaelustikule (bioloogiline aktiivsus, biokeemilised muundumised), CO_2 allikas maalähedases õhukihis (suureneb fotosüntees) ning biokeemiliselt aktiivsete ainete (looduslikud kasvustimulaatorid, ensüümid, vitamiinid jt) allikas.

C_{org} -i osalus muldade sanitaarses kaitses on seotud pestitsiidide ja toksiliste ainete kahjutustumisega

(saab toimuda kiirendatud mikrobioloogiline ja/või katalüütiline lagunemine) ja lokaliseerimisega (võib toimuda toksiliste ainete tugev sorptsioon või kompleksühendite moodustumine, aga ka toksiliste ainete migratsioonivõime suurenemine).

C_{org} -i rolli ei saa seega käsitleda üheselt ja lihtsustatult. Ühelt poolt sõltub see mulla liigist ja MOA koostisest ning kvaliteedist, kuid teiselt poolt asukohta ökoloogilistest tingimustest ja muldade kasutamise tehnoloogiast.

MULLA ORGAANILISE SÜSINIKU KVALITEET, OLULISUS MARKERINA JA KÄIVE

Mullatüübist sõltuvalt on C_{org} -koostises (värskest varisest kuni sajandite vanuste huumusaineteni), huumuse kvaliteedis (humifitseerumise aste, fulvaatsus, huumuse küllastatus jt.) ning koostisosade aastakäibes täheldatavad teatud kindlad seaduspärasused, mille tundmine on vajalik muldkatte jätkusuutlikul kasutusel. Maaharimisel seostub teadmus ökoloogiliselt õige kasutusviisiga, maade kuivendamisel – biodegradatsiooni ja huumuse kvaliteedi reguleerimisega, põllumullal – käibesse võetud mullavarude kompenseerimisega jms.

Huumuse fraktsioonilise koostise ja selle mullatüüpidest tingitud iseärasuste uurimisel ning vastavate andmebaaside moodustamisel on olnud tähelepanuväärne Eesti TA akadeemiku L. Reintami tegevus (Kõlli jt 1996; Reintam jt 2000, 2009). Ta on uurinud põhjalikumalt ka C_{org} -i osa muldade geneesis nii moreenidel kui karjääri pinnastel (Reintam jt 2010), C_{org} -i seost mulla oluliste omaduste ja talitlemisega, liikumapaneva tegurina taim-muld-süsteemis ning C_{org} -i osa muldade produktiivsuse taseme kujunemisel (Reintam 2004). C_{org} -põhised on olnud ka koostöö geoloogide (paleoprotsessid), botaanikute, arstide (mulla sanitaarne seisund), arheoloogide, ökoloogide ja metsameestega (Reintam jt 2009).

Akadeemik L. Reintami tegevuse kaudu rakendus Eesti TA positiivne kureeriv mõju nii mullateaduse tasakaalustatud arengule kui ka ühiskonna teadlikkusele. C_{org} -i uurimisele avaldas soodustavat toimet ka Eesti TA arendatav koostöö sõsar-

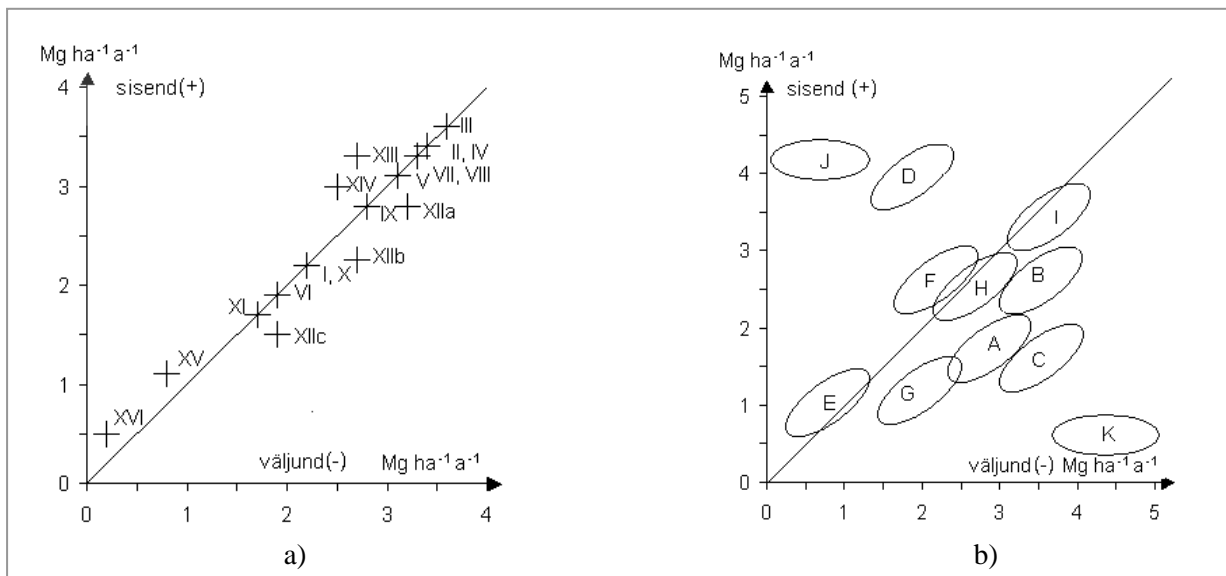
akadeemiatega. Näiteks on arenenud viljakas koostöö Eesti ja Poola akadeemiade poolt toetatava MOA biokeemiliste aspektide uurimisel (3 jätkuvat projekti aastatel 2002–2012, vastutavad täitjad Eesti Maaülikooli audoktor prof L. W. Szajdak ja R. Kõlli).

Eesti muldade C_{org} -aastakäibed looduslikel aladel erinevad muldade lõikes mitmekordselt (joonis 2a). Positiivse C_{org} -aastabilansiga (asuvad diagonaaljoonest kõrgemal) on mullad, kuhu akumulereub kas mujalt teisaldatud setteid või kohapeal moodustunud turvast. Negatiivne C_{org} -bilanss on iseloomulik erodeeritud muldadele. Inimese majandusliku tegevuse tagajärjel võib mulla C_{org} -i aastabilanss muutuda drastiliselt negatiivseks, kuid samas on võtteid, mille abil saab C_{org} -i kadu mullast vältida või leevendada (joonis 2b).

HUUMUSKATTE ÖKOLOOGIAST

C_{org} -i ökoloogiliste aspektide käsitlemisel on huviobjektiks muldkatte pindmise osa orgaanilise aine (metsakõdu, huumus-, toorhumus- ja turba-horisonid) rikas kiht ehk huumuskate, mis on moodustunud vastastikus toimes (juurestik, mul-laelustiku ja lagundajate tegevus) muldkattel arenenud ökosüsteemiga. Huumuskattes ringleb valdav osa elusaine orgaanilisest süsinikust (juured, fauna, mikroorganismid, viirused), paiknevad taimsete ja loomsete organismide jäänused (lagunenud värske varis, suuremal või vähemal määral biodegradeerunud vare) ning orgaaniliste ainete molekulid (eritised, huumushapped, proteiinid jpt).

Sõltuvalt konkreetsetest pedo-ökoloogilistest tingimustest kujunevad erinevate omadustega huu-



Joonis 2.

Orgaanilise süsiniku aastakäive muldades.

a) Tasakaalustunud ökosüsteemidega muldades: I –paepealsed, II – rähk- ja leostunud, III – leetjad, IV – kahkjad, V – leetunud, VI – leede-, VII – rähk- ja leostunud glei-, VIII – leetjad glei-, IX – leetunud ja kahkjad glei-, X – turvastunud glei-, XI – leedeglei-, XII – erodeeritud (a – nõrgalt, b – keskmiselt ja c – tugevasti), XIII – deluviaalsed, XIV – lammi-, XV – ranniku- ja XVI – madalsoomullad.

b) Tugeva agrotehnoloogilise mõjutuse korral – kultuurid, toimingud: A – oder, B – rukis, C – kartul, D – põldhein, E – looduslik rohumaa, F – lammi-rohumaa, G – ekstensiivne maaviljelus, H – tavamaaviljelus, I – intensiivne maaviljelus, J – väetamine $45\ Mg\ ha^{-1}$ tahke sõnnikuga ja K – kultuurideta turbamuld.

muskatete tüübid ehk huumusvormid (Zanella jt 2010). Kliimaatilise-ökoloogiliste tingimuste muutudes teiseneb biotsünoos ja vastavalt sellele ka huumuskate. Huumuskatte morfo-funktsionaalne käsitus avab taim-muld-süsteemi ökoloogilise sisu ning võimaldab kasutada huumuskatte tüüpe kui ökosüsteemi talitlemise kompleksseid indikaatoreid (Kõlli jt 2009b).

Kõigile huumuskatte(-vormi) tüüpidele on omased teatud kindlad elustiku koosseisud ja nende suksessioonid, milledes peegeldub ka regionaalsete ökoloogiliste tingimustega seotud erinevusi. Kahjuks on MOA lagundajate koosseisu ja ökoloogiat veel liialt vähe uuritud. Eriti kahetsusväärne, kui taolisi uurimusi on tehtud mulla omadusi passistamata, sest siis kaob võimalus nende mulla suhtes POSITSIONEERIMISEKS. Vajakajäämiseks võib pidada ka asjaolu, et uurimused hõlmavad vaid üsna piiratud (sageli juhuslikku) osa meie muldkatte kirjast spektrist.

Tänu uusimate analüüsimeetodite kasutusele on tuvastatud MOA muundumiste võimalikud rajad, kusjuures on selgunud ka lokaalsete tingimuste korrigeeriv mõju nende kulgemisele. Taolised uurimused ei ole seega üheselt ülekantavad teiste regioonide muldadele (Schnitzer jt 2005).

LÕPETUSEKS

Mistahes regiooni mullastik on teatavasti selle koha ökoloogiliste tingimuste peegeldus. Tundes muldade arengu ja talitlemise ökoloogilisi seaduspärasusi, oleks võimalik anda mistahes maalapi mullale võimalus võimete kohaselt talitleda ja edasi areneda ning ühtlasi degradeerumist ära hoida või leevendada. Mida enam tõstame mulla produktiivsust, seda suuremas koguses satub mulda uut orgaanilist ainet, seda jõudsamalt areneb muld ning koos sellega ka huumusemahutavus ja edaspidine produktiivsus. Produktseerimise pidevus on justkui palsam mullale, mis samas parandab ka mulla viljakust ja loob uut lisaväärtust muldkattele kui loodusvarale. Muldkate on kõige paremini kaitstud ökoloogiliselt õige kasutamise korral. Korrashoitud (kaitstud) muldkate võib kvaliteedi kaudu ainerin- gesse.

Akadeemik L. Reintami tegevust Eesti mullastiku- olude (sh MOA) käsitlemise arendamisse ja praktilistesse väljunditesse on raske ülehinnata. Eesti muldade edasise tasakaalustatud kasutamise ja uurimise vajadusest lähtudes peaks meie muldade kaitse ja praktilise mullateadusega seonduvat kureerima riiklikul tasemel pädev instants. See väl- diks muldade rolli alahindamist, säilitaks muldade omadustele vastava viljakuse ning annaks süs- teemse aluse kodumaise mullateaduse arengule.

VIITED

- Almendros, G. 2008. Humic substances. Chesworth, W. (ed) Encyclopedia of soil science. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 315-323.
- Baldock, J. A., Nelson, P. N. 2000. Soil organic matter. Sumner, M. E. (ed) Handbook of Soil Science, B2, 25-84.
- CEC (Commission of the European Communities) 2006. Thematic Strategy for Soil protection. Brussels.
- Horwath, W. R. 2008. Carbon cycling and formation of soil organic matter. Chesworth, W. (ed) Encyclopedia of Soil Science. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 91-97.
- IUSS Working Group WRB 2007. World Reference Base for Soil Resources 2006, 2nd ed, first update 2007. World Soil Resources Reports, 103, Rome.
- Kask, R. 2004. Eesti Maaviljeluse Instituudi panusest mullateaduse varasalve. Ajaloolis-temaatiline ja bibliograafiline ülevaade. EMI, Saku.
- Kõlli, R., Ellermäe, O., Köster, T., Lemetti, I., Asi, E., Kauer, K. 2009a. Stocks of organic carbon in Estonian soils. Estonian J. Earth Sciences, 58, 2, 95-108.
- Kõlli, R., Köster, T., Rannik, K., Tõnutare, T. 2009b. Complex indicators reflecting soil functioning activity. J. Plant Nutr. Soil Sci., 172, 630-632.
- Kõlli, R., Lemetti, I., Kanal, A. Penu, P. 1996. Mulla orgaanilise aine uurimised mullateaduse ja agrokeemia kateedris läbi aegade. EPMÜ teadus- tööde kogumik, 187, 87-108.

Reintam, L. (toim) 2004. Muld ökosüsteemis, seire ja kaitse. ETA LKK, Tartu-Tallinn.

Reintam, L. 2010. Mullateke ja mullad karjääripuistangutel. Kaar, E., Kiviste, K. (koost) Maavarade kaevandamine ja puistangute rekultiveerimine Eestis. Eesti Maaülikool, Tartu, 95-218.

Reintam, L., Kann, J., Kailas, T., Kährik, R. 2000. Elemental composition of humic and fulvic acids in the epipedon of some Estonian soils. Proc. Estonian Acad. Sci. Chem., 49, 3, 131-144.

Reintam, L., Reintam, I., Seppet, L. (koost) 2009. Dr. Biol Professor Loit Reintam: Personaalnimestik 1953–2009. Eesti Maaülikool, Tartu.

Schnitzer, M., Haider, K. M., Guggenberger, G., Senesi, N., Loffredo, E. 2005. Organic matter.

Hillel, D. (ed) Encyclopedia of Soils in the Environment, Vol. 3. Elsevier, Amsterdam, 85-112.

Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J. F., Sartori, G., de Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., Brêthes, A., Broll, G., Gobat, J. M., Brun, J. J., Milbert, G., Kolb, E., Wolf, U., Frizzera, L., Galvan, P., Kölli, R., Baritz, R., Kemmers, R., Vacca, A., Serra, G., Banas, D., Garlato, A., Chersich, S., Klimo, E., Langohr, R. 2010. A European Reference Base for Humus Forms: Proposal for a morpho-functional classification. http://hal.archives-ouvertes.fr/docs/00/54/14/96/PDF/Humus_Forms_ERB.pdf

ISOTOOP-PALEOKLIMATOLOOGIA

Rein Vaikmäe, Enn Kaup, Tõnu Martma
Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituut

SISSEJUHATUS

Tuumafüüsika arengu lisaväärtuseks oli 20. sajandi 40ndatel ja 50ndatel aastatel isotoopmeetodite kasutuselevõtmine klassikaliste loodusteaduste, sh ka geoloogia vallas ja isotoopgeoloogia kui uue teadusvaldkonna väljakujunemine 1960tel aastatel, mis on geoloogiavaldkonna täppisteaduslik haru. Tegemist on geoloogia ja geokeemia piiriteadusega, mis uurib looduslikes objektides sisalduvate stabiilsete ja radioaktiivsete isotoopide teiseid. Kergete elementide (H, C, O, N, S) stabiilsete isotoopide suhte variatsioonide uurimine annab informatsiooni looduslike protsesside ajalisruumilise dünaamika kohta ja radioaktiivsete isotoopide kontsentratsioonide mõõtmine võimaldab määrata geoloogiliste protsesside toimumise aega ja/või protsesside kiirust.

1970ndate algul hakati J.-M. Punningu eestvedamisel arendama isotoopgeoloogilisi uuringuid tollases Eesti NSV TA (praegune TTÜ) Geoloogia Instituudis. Esmalt käivitati radiosüsiniku laboratoorium ning 1970ndate keskel stabiilsete O ja C isotoopide massispektromeeria laboratoorium. 1980ndatel aastatel oli GI isotoopgeoloogia laboratoorium kujunenud üheks tollase NSVL juhtivaks Maateaduste valdkonna isotoopuuringute keskuseks, millel oli juba ka arvestatav rahvusvaheline renomee (Vaikmäe, Punning 1984). GI isotoopgeoloogia laboratooriumi teeneks tuleb lugeda uue teadusvaldkonna – isotoopgeoloogia – “maaletoomist”, meetodikate edasiarendamist, valdkonna infrastruktuuri ülesehitamist ja arendamist ning ka spetsialistide väljakoolitamist, mis on pikaajaline töö. Samuti toimus isotoopmeetodite rakendusvõimaluste propageerimine sidusvaldkondades. Kuigi meie põhilised uurimisobjektid, nagu järgnevast selgub, on läbi aastate asunud kaugel väljaspool Eestit, on Eesti maksumaksja

raha kulutamine nendeks uuringuteks end igati õigustanud, sest piisava kompetentsi väljakujunemisel hakati seda olulist ekspertiisi rakendama ka Eesti hüdroosfääri ja aluspõhja uuringute kaasajastamiseks. Rahvusvahelises koostöös läbi viidud polaaralade jää isotoopuuringud on aidanud luua kompetentsi kaasa rääkimiseks globaalsete kliimamuutuste alases rahvusvahelises diskussioonis. Saavutatud kompetentsi kasutatakse ka uue maa-teadlaste põlvkonna kujundamisel Eesti ülikoolides.

JÄÄPUURSÜDAMIKUD

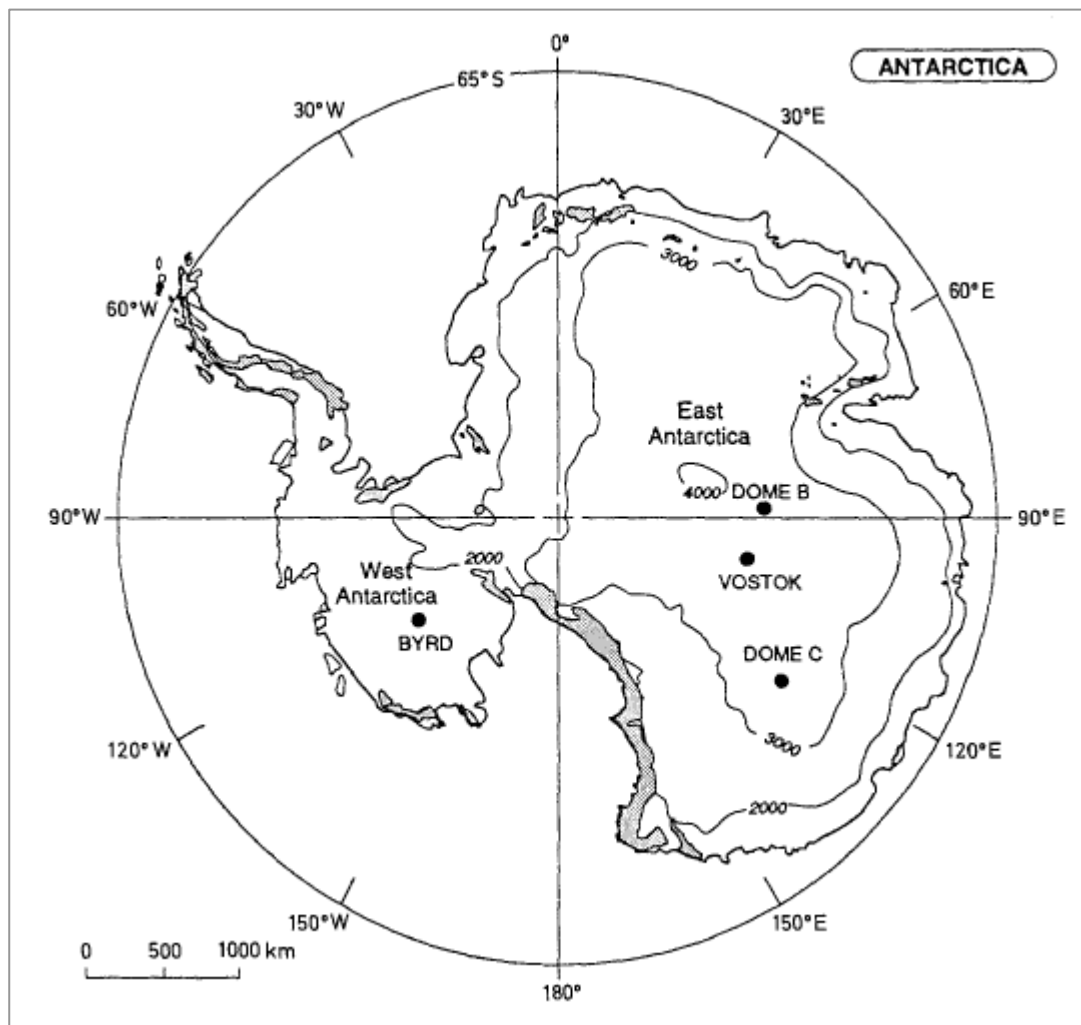
Laboratooriumi algaastatel kujunes kohe üheks põhiliseks uurimissuunaks paleoklimatoloogia ja eelkõige polaaralade jääpuursüdamike uurimine, mis 1960ndate lõpust kogu maailmas intensiivselt arenema hakkas. Tõuke selleks andis W. Dansgaardi (1964) valdkonna klassikaks kujunenud artikli avaldamine sademete isotoopkoostise ja kondensatsioonitemperatuuride seosest, millega oli pandud alus jää isotooptermomeetrile. Varsti seejärel toimusid esimesed jää sügavpuurimised Gröönimaal (Dansgaard jt 1969) ning Antarktikas (Epstein, Sharp 1970) ja praeguseni kestev jää sügavpuurimiste buum (North GRIP 2004, EPICA 2006) oligi alanud. 1970ndate keskel käivitas NSVL TA Geograafia Instituut Teravmägede glatsioloogiliste uuringute programmi, mis sisaldas ka jääpuurimise tehnoloogia arendamist ning jääpuursüdamike isotoop-geokeemilisi uuringuid. Sellesse programmi kaasati ka meie GI isotoopgeoloogia laboratoorium kui NSV Liidus ainus selles uues teadusvaldkonnas tegutsev laboratoorium (Punning jt 1986, 1987b; Arkhipov jt 1987). Arktika saarestike jääpuursüdamike uurimine on tollest ajast tänapäevani olnud TTÜ GI üks põhilisi uurimisvaldkondi. Teravmägede ja Severnaja Zemlja arhipelaagide liustikuprofiilid ei lähe küll ajaskaalal kaugemale kui maksimaalselt 10 tu

aastat, sedagi praktiliselt vaid Severnaya Zemljal (Vaikmäe, Punning 1982). Samas on just need suhteliselt dünaamilised liustikud väga tundlikud Arktika kliima- ja keskkonnamuutuste indikaatorid. Meie tollaste tööde üks põhieesmärk oli välja selgitada, kas isotoopmeetodid on üldse informatiivsed kasutamiseks Arktika nn soojades liustikes, kus suveperioodidel osa lume- ja jääkihte sulab ja sulavesi infiltreerub vanematesse kihtidesse, modifitseerides osaliselt esialgset isotoopkoostist (Vaikmäe 1990). Meie pikaajalised põhjalikud uuringud erinevatel liustikel on kinnitanud, et sobiva puurimiskoha valiku ja väga detailse proovide kogumise korral on ka Arktika saarestike soojade liustike puursüdamikest võimalik saada väärtuslikku informatsiooni viimaste aastatuhandete kliima- ja keskkonnamuutuste kohta Arktikas (Pohjola jt 2002; Kotlyakov jt 2004). Eriti olulised on need andmed hindamaks inimtegevuse võimalikku mõju viimaste aastakümnete jooksul täheldatud kliima soojenemisele Arktikas. Viimase 15 aasta jooksul on jääpuursüdamike uuringud Terravägedel toimunud valdavalt rahvusvahelises koostöös, kus koordinaatoriks on olnud Norra Polarinstituut (Pohjola jt 2002; Isaksson jt 2005; Grinsted jt 2006; Divine jt 2008).

Koostöös Leningradis asuva Arktika ja Antarktika Teadusliku Uurimise Instituudiga, kes alustas 1980ndatel jää sügavpuurimisi Antarktises, ning Leipzigi Isotoopuuringute Instituudiga (Hermichen jt 1990) osaleb GI isotooplaboratorium juba 1980ndetest ka Antarktise jää isotoopuuringutes. Esimene laiemat huvi äratanud oluline tulemus oli Shackletoni šelfiliustiku toitumisdünaamika väljaselgitamine (Savatyugin, Vaikmäe 1990), mis andis olulise tõuke isotoopmeetodite laiemaks kasutamiseks Antarktika šelfiliustike käitumise uurimisel (Tison jt 1991; Price jt 2008).

Meie tööd Antarktise jääpuursüdamike vallas kulmineerusid 1980ndate lõpus Isotoopgeoloogia laboratooriumi teaduri Margus Tootsi osalemisega 33. Nõukogude Antarktika Ekspeditsiooni koosseisus jää sügavpuurimisel Ida-Antarktise Kuplil B. Tallinnasse transporditud ja siinses külhhoones

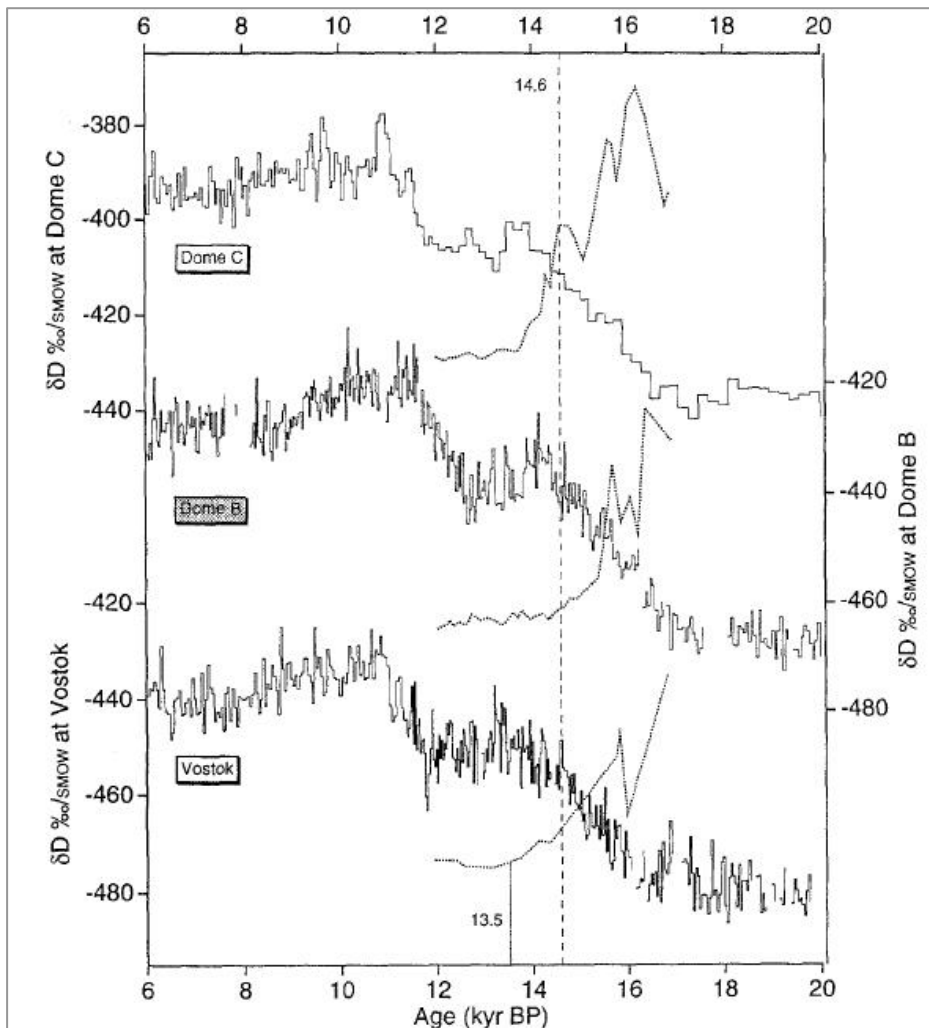
tänapäevani säilitatud jääpuursüdamikust võetud proovide hapniku isotoopanalüüs ning keemiline analüüs tehti meie isotoopgeoloogia laboratooriumis. Selleks ajaks olid Antarktise jääpuursüdamike uuringute klassikaks kujunenud Vostoki (Lorius jt 1985), Kuppel C (Lorius jt 1979) ning Byrdi (Epstein, Sharp 1970) puursüdamike isotoopkõverad andnud juba olulist teavet kliima ja keskkonnamuutuste kohta lõunapoolkeral viimase jääaja lõpust tänapäevani (joonis 1). Globaalsete kliimamuutuste mehhanismi paremaks mõistmiseks oli oluline nende andmete võrdlemine Gröönimaa jääpuursüdamike andmetega. Gröönimaa jääpuursüdamike isotoopvariatsioonide kõverad olid nimelt näidanud, et viimase jääaja lõpus ca 18 tuhat aastat tagasi alanud kliima soojenemine kuni 10 tuhat aastat tagasi alanud ja praeguseni kestva Holotseeni jäävaheajani oli toimunud kaheastmelise protsessina. Nii olid 1980ndatel aastatel puuritud Gröönimaa uute jääpuursüdamike isotoopvariatsioonid (Dansgaard jt 1993; Grootes jt 1993) kinnitanud varem Euroopa õietolmutsoonide alusel välja pakutud hüpoteesi selle kohta, et viimase jääaja lõpu üldise kliima soojenemise katkestas ca 11 tuhat aastat tagasi umbes tuhat aastat kestnud Noorema Drüüase järsult alanud ja lõppenud külm periood (Rind jt 1986). Lõunapoolkera andmestik selle kliimaperioodi kohta oli seni puudulik ja ka varasemate Antarktise jääpuursüdamike isotoopprofiilidel selline selgelt väljendunud külmene misperiood puudus. Meie väga detailse analüüsi tulemusena õnnestus kuppel B jääpuursüdamiku isotoopvariatsioonide interpreteerimisel, mida tegime koostöös prantsuse kolleegidega, esmakordselt veenvalt tõestada, et kliima kaheastmeline soojenemine viimase jääaja lõpus oli globaalne, mitte vaid Põhja-Atlandi piirkonnale iseloomulik nähtus (Jouzel jt 1995, joonis 2). Kuppel B isotoopprofiili tähtsus seisneb veel ka selles, et see asub Antarktise platool jää liikumise kontekstis Vostoki uurimisjaama suhtes n-õ ülesvoolu, seega aitas kuppel B jääpuursüdamiku detailne analüüs kaasa paleokliimaatilise informatsiooni ühe senise põhiallika – Vostoki jääpuursüdamiku – ajaskaala täpsustamisele (Petit jt 1999).



Joonis 1.
Olulisimate jää sügavpuuraukude paigutus Antarktikas.

Jääpuursüdame uuringute kõrval kasutasime 1980ndatel isotoop-geokeemilise analüüsi potentsiaali ka Antarktise järvede uurimisel. Kuigi Antarktise olemuse määrab peamiselt mandrijää, mis koos šelfiliustikega katab *ca* 99,6% mandri üldpinnast, moodustavad ülejäänud jäävabadest aladest olulise osa rannikualadel paiknevad oasid, mida eelkõige iseloomustab suur hulk peamiselt glatsiaalse tekkega järvi. Esineb ka maakerkel merelahtedest tekkinud relikvjärvi. Ülimagedaid kuni

kibesoolaseid järvi toidavad lõunapoolkera suvel sulaveeojad, mis lähtuvad oaase ümbritsevatelt liustikelt ja/või valgaladel asuvatelt kohalikest sademetest moodustunud lumeväljadelt. Alles 1950ndate keskel alanud üldise põhjalikuma Antarktise uurimise käigus on tähelepanu pälvinud ka sealsed omalaadsed järved, jäädes järvedeadlastele tänapäevani huvitavateks objektideks (Vincent, Laybourn-Parry 2008). Eestlaste uuringud Antarktise järvedel algasid 1972. a NSV Liidu ekspe-



Joonis 2.
Kuppel B, Kuppel C
ja Vostoki jääpuursü-
damike isotoopprofiilide võrdlus (allikas: Jouzel, jt 1995).

ditsioonide koosseisus ning on kestnud praegusaajani kokku 9 ekspeditsiooni käigus, olles kesken-
dunud veevahetuse, termilise ja päikesekiirguse
režiimi, hüdrokeemia, fütoplanktoni algprodukt-
siooni ning uurimisjaamadest lähtuva inimõju
selgitamisele (Kaup, Tammiksaar 2011). Muuhul-
gas on osutunud oluliseks selgitada erineva genee-
siga järvevete (kas sisemaalt pärinevatest liustikest
või kohalikest lumeväljadest) ja polaarkõrbe tin-
gimustes toimuva vete muundumise mõju järvede
ökosüsteemidele. Geoloogiainstituudi isotoopgeo-
loogia laboratooriumis kasutati isotoopmeetodeid
Eesti järvevee geneesi uurimiseks juba 1980ndate

algul (Punning, Vaikmäe 1988). Lõunapoolkera
suvel 1983/84 alustasid Enn Kaup ja August Loop-
mann Schirmacheri ja Untersee oasides isotoop-
meetodite rakendamist järvevete geneesi ja muun-
dumise uurimisel. Tulemused lubasid eristada vete
allikana Holotseeni ja Pleistotseeni jääd ja kinni-
tada, et otsene mereline mõju Schirmacheri oasi
epišelfjärvede veele oli väga väike, ning selgitada
vee kihistumuse. Mõnede järvevete mineralisat-
sioon oli tugevalt mõjutatud auramisest (Kaup,
Vaikmäe 1986). Uuringud Thala oasis kinnitasid
auramise vähest mõju kohalikele järvevetele ning
näitasid muuhulgas, et järvejää kiire kasv kuni

olulise osani järve ruumalast toob kaasa ^{18}O vähenemise järele jäävas vees (Kaup, Vaikmäe 1996). Sarnased protsessid selgitasid meromiktsete omaduste kujunemist ülisooolases Polesti relikvtjärves Bungerei oasis, kus vete isotoopkoosseisu muutumine geneetilises reas mandrijää-sulaveed-läbi-voolujärved-umbjärved ning epišelfjärvedes ja merelahtedes oli otseses seoses vete füüsikaliste ja keemiliste omaduste muutumisega (Kaup jt 1990, 1993). Koostöös austraalia ja briti teadlastega Larsemanni oasis toimunud uuringutel olid vete isotoopkoosseisu muutuste analüüsid veenvaks argumentiks looduslike järvede valgalade igikeltsa aktiivkihis toimuva sulavete fosforiühenditega rikastumise tõendamisel (Kaup jt 2001). Samuti näidati isotoopanalüüsi abiks võttes, et uurimisjaamade mõju all olevates valgalades toimuv sulavete rikastumine peamiste ionide ja biogeensete elementidega oli tõepoolest inimõjust põhjustatud (Kaup, Burgess 2002).

IGIKELTS JA MAASISENE JÄÄ

Minevikus toimunud kliimamuutuste kohta jäiseid infoallikaid otsides tuleb tõdeda, et maakeral on suuri piirkondi, kus tänapäeval jääkilpe ja liustikke ei eksisteeri, aga maasisene jää oma erinevates vormides (külmunud pinnasevesi või massiivjää kogumid on olemas). Tegemist on igikeltsapiirkondadega, mis põhjapoolkeral hõlmavad umbes 23% maismaast (Zheng jt 2008). 1980ndatel alustasime meetodiliste uuringutega Siberi põhjaosas eesmärgiga kindlaks teha, kas isotoopmeetodite abil oleks võimalik ka keltsajääst saada informatsiooni minevikus toimunud kliimamuutuste kohta. Kogu maailmas oli selleks ajaks ilmunud vaid üksikuid publikatsioone, mis esialgu selles suunas tegutsemise osas erilist optimismi ei sisendanud. Koostöös Moskva Riikliku Ülikooli keltsaspetsialistidega õnnestus meil tõestada, et isotoopanalüüsi kasutamine on kindlasti perspektiivne erinevate keltsajää tüüpide geneetilise päritolu kindlakstegemisel (Vaikmäe jt 1986; Vasilchuk jt 1987). Nende uuringute tulemused andsid tõe isotoopmeetodite laialdaseks kasutamiseks keltsajää uuringutes kogu maailmas, mis pää-

dis 2008. a isotoopkeemia sektsiooni loomisega Rahvusvahelises Igikeltsa Assotsiatsioonis (IPA). Meie kõige olulisemaks teadustulemuseks maasisese jää isotoopuuringute vallas osutus Igarkast veidi põhjapool, Jenissei jõe paremal kaldal leitud kvaternaarisetetega kaetud massiivjää kogumi geneesi tuvastamine 1980ndate teisel poolel mitmete ekspeditsioonide käigus kogutud jääproovide isotoop- ja keemiliste analüüside tulemuste põhjal. Meil õnnestus tuvastada, et erinevalt paljudest teistest selle piirkonna massiivjää objektidest oli selle jäämassiivi puhul tegemist jäänukiga kunagi seda piirkonda katnud jääkilbist. See oli oluline panus 1980ndate lõpul toimunud rahvusvahelisse diskussiooni Euraasia Arktika jäätumise ajaloost ja kinnitus selle kohta, et jääkilp ei katnud seda piirkonda mitte viimase jäätumise lõpus, nagu arvasid tol ajal mitmed valdkonna korüfeed (Grosswald 1980), vaid ilmselt Weichseli jäätumise varases staadiumis (Vaikmäe jt 1993).

PALEOPÕHJAVESI

TTÜ geoloogia instituudis ligemale 30 aasta jooksul tehtud isotoop-paleoklimatoloogia valdkonna uuringute üks kõige huvitavamaid tulemusi nii teaduslikus, kui rakenduslikus plaanis on 1980ndate algul alustatud Eesti põhjavete monitoringu programmi käigus tuvastatud fakt, et meie kõige sügavama, Kambriumi-Vendi põhjaveekompleksi vee hapniku isotoopkoostis Põhja-Eestis on tunduvalt negatiivsem kui kõigi teiste põhjaveekomplekside isotoopkoostis. Samas on tänapäevaste sademete $\delta^{18}\text{O}$ aasta keskmised väärtused Eestis ligikaudu $-10,4\text{‰}$ (Punning jt 1987a). Põhja-Eesti Kambriumi-Vendi põhjavee $\delta^{18}\text{O}$ väärtused on vahemikus -18‰ kuni -22‰ , olles seega kõige kergema isotoopkoostisega joogi-veeks kasutatav põhjavesi Euroopas (Edmunds, Milne 2001). Järgnevate aastate jooksul tehtud põhjalikud isotoop-geokeemilised uuringud (ka EL IV ning V RP projekti PALAEUX ning BASELINE raames) (Vaikmäe jt 2001, 2008) kinnitasid meie esialgse hüpoteesi paikapidavust selle kohta, et kõnealuses põhjaveekompleksis on tegemist viimasest jääajast pärit Skandinaavia liustiku

sulaveega, mis on sellisel kujul säilinud tänu sobivatele geoloogilistele tingimustele. Tulemused on geokeemiliseks aluseks EL vee raamdirektiivi rakendamisel Eestis. Maailma mastaabis unikaalse paleopõhjavee näidisobjektina on Eesti Kambrium-Vendi põhjavesi meie uuringute läbi jõudnud ka Suurbritannia ülikoolides õppematerjaliks soovitatavasse hüdrogeoloogia monograafiasse (Hiscock 2005).

Käesoleva sajandi teaduse nn suurte väljakutsete seas on üks diskuteeritavamaid globaalsete kliimaja keskkonnamuutuste probleemistik (Reid jt 2010). Selles kontekstis on eesliiniteaduseks tõusnud jääpuursüdame teadus. Valdonna ekspertide rahvusvaheline koostlus (International Partnership in Ice Core Sciences (IPICS) (Brook jt 2006), kuhu kuulub ka üks käesoleva ülevaate autoritest, on koostamas valdkonna uuringute plaani lähimaks paarikümneks aastaks ja kindlasti osaleb nendes töödes ka TTÜ GI isotoop-paleoklimatoloogia töörühm, kasvatades selleks ka juba uue teadlaste põlvkonna.

VIITED

Arkipov, S. M., Vaykmyae, R. A., Vasilenko, Ye. V., Zagorodnov, V. S., Zinger, Ye. M., Martma, T. A., Macheret, Yu. Ya., Punning, Ya-M., K., Samoylov, O. Yu., Sin'kevich, S. A., Toots, M. D. and Troitskiy, L. S. 1987. Soviet glaciological investigations on Austfonna, Nordaustlandet, Svalbard in 1984-1985. *Polar Geogr. Geol.*, 11, 25-49.

Brook, E. J. *et al.* 2006. The future of ice coring: International Partnerships in Ice Core Sciences (IPICS). *PAGES News*, 14, 1, 1-10.

Dansgaard W. 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, 16, 436-468.

Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gunderstrup, N. S., Hammer, C. U., Steffensen, J. P. Sveinbjörnsdottir, A., Jouzel, J., Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364, 218-220.

Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Møller, J., Langway, C. C. J. 1969. One thousand centuries of climatic record from Camp Century on the Greenland ice sheet. *Science*, 166, 377-381.

Divine, D. V., Isaksson, E., Meijer, H., van de Wal, R. S. W., Martma, T., Pohjola, V., Moore, J., Sjögren, B., Godtlielsen, F. 2008. Deuterium excess record from a small Arctic ice cap. *J. Geophys. Res.*, 113, D19104, 1-12.

Edmunds, W. M., Milne, C. J. (eds) 2001. *Palaeowaters in Coastal Europe: evolution of groundwater since the late Pleistocene*. London. (The Geological Society of London Special publication; 189).

EPICA-community-members. 2006. One-to-one coupling of glacial climate variability in Greenland and Antarctica. *Nature*, 444, 195-198.

Epstein, S., Sharp, R. P. 1970. Antarctic ice sheet: stable isotope analyses of Byrd station cores and interhemispheric climatic implications. *Science*, 168, 1570-1572.

Grinsted, A., Moore, J., Pohjola, V., Martma, T., Isaksson, E. 2006. Svalbard summer melting, continentality, and sea ice extent from the Lomonosovfonna ice core. *J. Geophys. Res.*, 111, D07110.

Groote, P. M., Stuiver, M., White, J. W. C., Johnsen, S. J., Jouzel, J. 1993. Comparison of the oxygen isotope records from the GISP2 and GRIP Greenland ice cores. *Nature*, 366, 552-554.

Grosswald, M. G. 1980. Late Weichselian ice sheets of northern Eurasia. *Quatern. Res.*, 13, 1-32.

Hermichen, W.-D., Kowski, P., Vaikmäe, R. 1990. Isotope data from ice-cored moraines suggest a higher ice sheet surface in Central Queen Maud Land (Antarctica) during cold stages. *Geodätische und Geophysikalische Veröffentlichungen*, I, 16, 301-306.

Hiscock, K. M. 2005. *Hydrogeology. Principles and Practice*. Blackwell Publishing.

Isaksson, E., Kohler, J., Pohjola, V., Moore, J., Igarashi, M., Karlöf, L., Martma, T., Meijer, H.,

- Motoyama, H., Vaikmäe, R., van de Wal, R. S. W. 2005. Two ice core $\delta^{18}\text{O}$ records from Svalbard illustrating climate and sea ice variability over the last 400 years. *The Holocene*, 15, 4, 501-509.
- Jouzel, J., Vaikmäe, R., Petit, J. R., Martin, M., Duclos, Y., Stievenard, M., Lorius, C., Toots, M., Mélières, M. A., Burckle, L. H., Barkov, N. I., Kotlyakov, V. M. 1995. The two-step shape and timing of the last deglaciation in Antarctica. *Clim. Dynamics*, 11, 3, 151-161.
- Kaup, E., Burgess, J. S. 2002. Surface and sub-surface flows of nutrients in natural and human impacted lake catchments on Broknes, Larsemann Hills, Antarctica. *Antarct. Sci.*, 14, 4, 343-352.
- Kaup, E., Ellis-Evans, J. C., Burgess, J. S. 2001. Increased phosphorus levels in the surface waters of Broknes, Larsemann Hills, Antarctica. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 27, 5, 3137-3140.
- Kaup, E., Haendel, D., Vaikmäe, R. 1993. Limnological features of the saline lakes of the Bunger Hills (Wilkes Land, Antarctica). *Antarct. Sci.*, 5, 1, 41-50.
- Kaup, E., Klokov, V., Vaikmäe, R., Haendel, D., Zierath, R. 1990. Hydrochemical and isotope hydrological investigations in the Bunger Hills. *Geodätische und Geophysikalische Veröffentlichungen*, I, 16, 345-360.
- Kaup, E., Tammiksaar, E. 2011. Estonia and Antarctica. *Polar Record*, DOI:10.1017/S0032247411000234 (in press).
- Kaup, E., Vaikmäe, R. 1986. Oxygen-isotope composition in waters, ice and snow of Schirmacher and Untersee Oases (East Antarctica). *Freiberger Forschungshefte. Geowissenschaften*, C417, 62-75.
- Kaup, E., Vaikmäe, R. 1996. Chemical and ^{18}O composition in waters, ice and snow of Thala Hills (East Antarctica). Sigurdsson, O., Einarsson, K., Adalsteinsson, H. (eds). *Proc. of Nordic Hydrological Conference 1996. Icelandic Hydrological Committee, Reykjavik*, 310-320.
- Kotlyakov, V. M., Arkhipov, S. M., Henderson, K. A., Nagornov, O. V. 2004. Deep drilling of glaciers in Eurasian Arctic as a source of paleoclimatic records. *Quatern. Sci. Rev.*, 23, 1371-1390.
- Lorius, C., Jouzel, J., Ritz, C., Merlivat, L., Barkov, N. I., Korotkevitch, Y. S., Kotlyakov, V. M. 1985. A 150,000-year climatic record from Antarctic ice. *Nature*, 1985, 316, 591-596.
- NorthGRIP-community-members. 2004. High resolution climate record of the northern hemisphere reaching into last interglacial period. *Nature*, 431, 147-151.
- Petit, J. R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N. I., Barnola, J. M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, J., Delaygue, G. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok Ice Core, Antarctica. *Nature*, 399, 429-436.
- Pohjola, V. A., Moore, J. C., Isaksson, E., Jauhiainen, T., van de Wal, R. S. W., Martma, T., Meijer, H. A. J., Vaikmäe, R. 2002. Effect of periodic melting on geochemical and isotopic signals in an ice core from Lomonosovfonna, Svalbard. *J. Geophys. Res.*, D4, 4036, 1-14.
- Price, M. J., Heywood, K. J., Nicholls, K. W. 2008. Ice-shelf – ocean interactions at Fimbul Ice shelf, Antarctica, from oxygen isotope ratio measurements. *Ocean Science*, 4, 89-98.
- Punning, J.-M. K., Martma, T. A., Tõugu, K. R., Vaikmäe, R. A., Pourchet, M., Pinglot, J. F. 1986. Stratification of an ice core from Westfonna, Nordaustlandet. *Polar Geogr. Geol.*, 10, 39-43.
- Punning, J.-M., Toots, M., Vaikmäe, R. 1987a. Oxygen-18 in Estonian natural Waters. *Isotopenpraxis*, 23, 6, 232-234.
- Punning, M., Vaikmäe, R. 1988. $\delta^{18}\text{O}$ variations in natural water cycle. *Freiberger Forschungshefte. Geowissenschaften*, C420, 106-117.
- Punning, J.-M., Vaikmäe, R., Tõugu, K. 1987b. Variations of $\delta^{18}\text{O}$ and Cl in the ice cores of Spitsbergen. *J. Phys.*, 48, 3, 619-624.

- Reid, W.V. *et al.* 2010. Earth system science for global sustainability: grand challenges. *Science*, 330, 916-917.
- Rind, D., Peteet, D., Broecker, W., McIntyre, A., Ruddiman, W. 1986. The impact of cold North Atlantic sea surface temperatures on climate implications for the Younger Dryas cooling. *Clim. Dyn.*, 1, 3-33.
- Savatyugin, L., Vaikmäe, R. 1990. On the genesis of the Shackleton Ice Shelf according to oxygen-isotope data. *Geodetische und Geophysikalische Veröffentlichungen*, I, 16, 291-298.
- Tison, J.-L., Morris, E. M., Souchez, R., Jouzel, J. 1991. Stratigraphy, stable isotopes and salinity in multi-year sea ice from the rifa area, south George VI Ice Shelf, Antarctic Peninsula. *J. Glaciol.*, 37, 357-367.
- Vaikmäe, R. 1990. Isotope variations in the temperate glaciers of the Eurasian Arctic. *Nucl. Geophys.*, 1, 4, 45-55.
- Vaikmäe, R. A., Arhangelov, A. A., Solomatin, V. I., Karpov, E. G., Mihaljov, D. V. 1986. On the possibilities of using of oxygen-isotope method for the study of ground ice. *Data Glaciol. Studies*, 55, 88-92.
- Vaikmäe, R., Kaup, E., Marandi, A., Martma, T., Raidla, V., Vallner, L. 2008. The Cambrian-Vendian aquifer, Estonia. *Edmunds, W. M., Shand, P. (eds). Natural Groundwater Quality*. Blackwell Publishing, UK, 353-371.
- Vaikmäe, R., Michel, F. A., Solomatin, V. I. 1993. Morphology, stratigraphy and Oxygen isotope composition of fossil glacier ice at Ledyanaya Gora, Northwest Siberia, Russia. *Boreas*, 22, 3, 205-213.
- Vaikmäe, R. A., Punning, J.-M. K. 1982. Isotope-geochemical studies on Vavilov Ice Cap, Severnaya Zemlya. *Data Glaciol. Studies*, 44, 145-149.
- Vaikmäe, R., Punning, J.-M. 1984. Isotope-geochemical investigations on glaciers in the Eurasian Arctic. *Mahaney, W. C. (ed). Correlation of Quaternary Chronology*. Geo Books, Norwich, 385-393.
- Vaikmäe, R., Vallner, L., Loosli, H. H., Blaser, P. C., Juillard-Tardent, M. 2001. Palaeogroundwater of glacial origin in the Cambrian-Vendian aquifer of northern Estonia. *Edmunds, W. M., Milne, C. J. (eds). Palaeowaters of Coastal Europe: Evolution of Groundwater Since the Late Pleistocene*. Geological Society, London, 17-27.
- Vasilchuk, Yu. K., Vaikmäe, R. A., Punning, J.-M. K., Leibman, M. O. 1987. Isotopic, palynological and hydrochemical data on organic and mineral ice-wedge complex of Duvanny-Yar. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 292, 5, 1207-1211.
- Vincent, W. F., Laybourn-Parry, J. (eds) 2008. *Polar Lakes and Rivers*. Oxford University Press, Oxford.
- Zhang, T., Barry, R. G., Knowles, K., Heginbottom, J. A., Brown, J. 2008. Statistics and characteristics of permafrost and ground-ice distribution in the Northern Hemisphere. *Polar Geogr.*, 31, 1, 47-68.

GEOGRAAFIA: KIRJELDAVATEST UURIMISTEST ANALÜÜSIVA TEADUSENI ÜLEVAADE GEOGRAAFIA-ALASTEST UURIMISTÖÖDEST EESTIS

Ülo Mander, Rein Ahas

Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituut

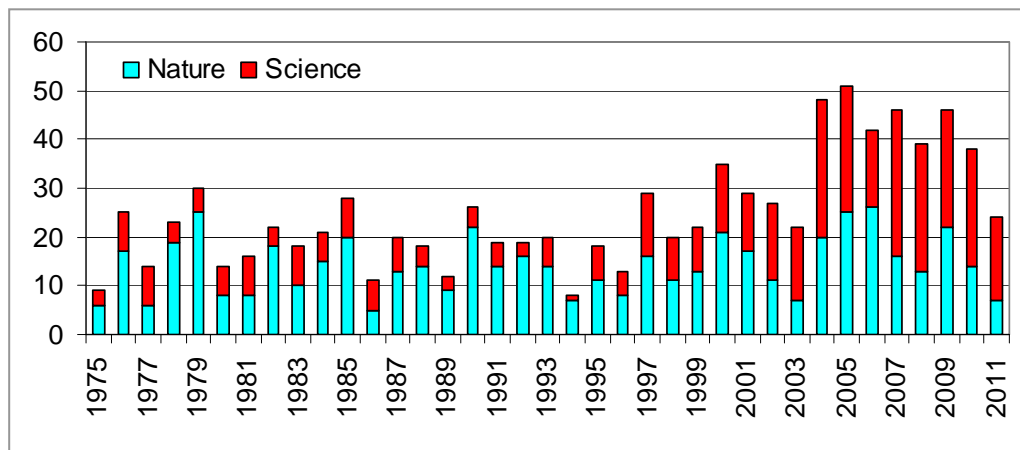
SISSEJUHATUS

Vaatamata tuntud ütluksle – geograafia on see, millega geograafid tegelevad – võib viimastel aastakümnetel täheldada teatud selgimist uurimisvaldkondade osas, mis traditsiooniliselt jagunevad loodusgeograafia (*Physical Geography*), inimgeograafia (*Human Geography*) ning neid kahte ühendava kartograafia ja geoinformaatika vahel. Sellist struktuuri järgib see osa maailma ülikoolidest, kus geograafia eriala on tugeva kvantitatiivse baasiga ning seda õpetatakse ühe teaduskonna baasil (Getis 1993). Teisalt on kasvanud geograafide osalus interdistsiplinaarsetes uurimustes, mis nõuavad erinevate nähtuste ruumilist interpretatsiooni ja ruumiandmete töötlust. Seeläbi on tõusnud ka geograafia-alaste uuringute kvaliteet. Nii on näiteks Thompson-Reutersi *Web of Science*'i andmebaasi järgi viimasel 7 aastal juhtivates teadusajakirjades *Nature* ja *Science* geograafia nime kandvates uurimisasutustes töötavate teadlaste poolt avaldatud artiklite arv kasvanud

(joonis 1). Seejuures on *Science*'is suurenenud globaalsete kliimamuutuste teemal kirjutatud artiklite osakaal. Inimgeograafia alaste uurimuste protsent on olnud stabiilne – 10–20%. Enamik analüüsil sõelale jäänud uurimisasutustest (arvestati märgusõnu “geog”, “geogr” ja “geo”) on USA ja Ühendkuningriigi ülikoolide vastavad instituudid, osakonnad või uurimisrühmad.

Eestis on geograafia-alased teadusuuringud koonduvad Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi geograafia osakonda ning teatud määral ka Tallinna Ülikooli ökoloogia instituuti. Käesolev artikkel annab põgusa läbilõike viimase viie aasta teadusuuringutest TÜ geograafia osakonnas, kus kolme õppetooli – loodusgeograafia ja maastikuökoloogia, inimgeograafia ja regionaalplaneerimise ning geoinformaatika – baasil ning viie korralise professori (Ülo Mander, Rein Ahas, Tõnu Oja, Jaak Jaagus ning Tiit Tammaru) juhendamisel peamine osa uuest teadmisesest produtseeritakse.

Joonis 1. Artiklid ajakirjades *Nature* ja *Science*, mille kaasautorid töötavad geograafia nime kandvates uurimisasutustes (märgusõnad “geog”, “geogr” ja “geo”).



LOODUSGEOGRAAFIA JA ÖKOTEHNOLOOGIA ALASED UURINGUD

Loodusgeograafia ja maastikuökoloogia õppetooli peamine uurimistöö on seotud maastike ja ökosüsteemide aineringete ning kliimauuringutega, mida toetavad kaks sihtfinantseeritavat teemat: SF0180127s08 “Maastike aineringe muutuvates kliima- ja maakasutuse tingimustes ning selle ökotehnoloogiline reguleerimine” (teema juht Ü. Mander) ning SF0180049s09 “Maastiku muutused Eestis seoses globaalse kliima soojenemise ja inimtegevusega” (teema juht J. Jaagus). Mõlemad nimetatud teemad kaasavad ka geoinformaatika ja kartograafia õppetooli õppejõude, teadlasi ja kraadiõppureid.

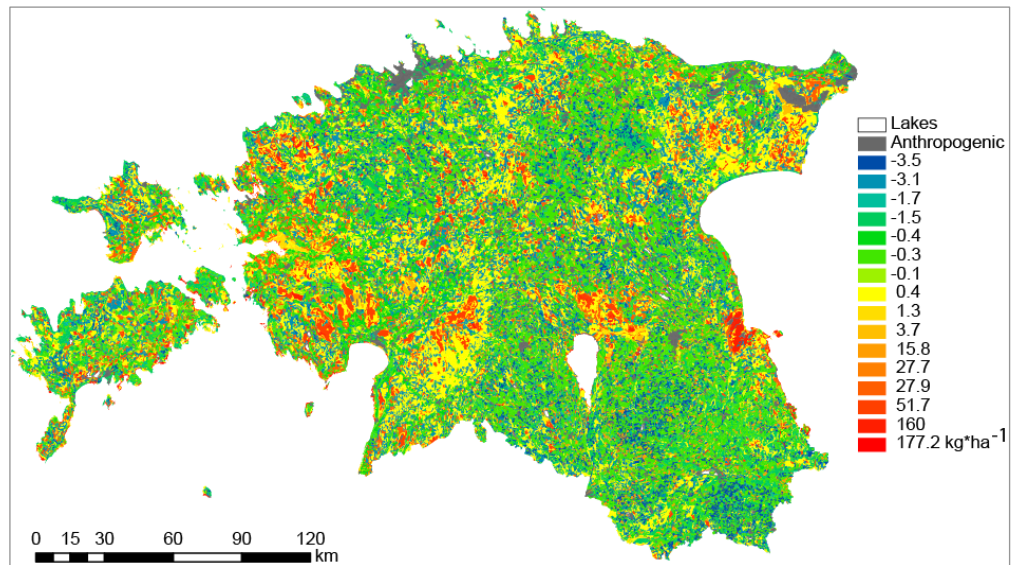
Aineringluse reguleerijana toimivate märgalade ning veekoguäärsete puhvertsoonide uurimine on lisanud teavet maastike lämmastiku, süsiniku ja fosfori biogeokeemiliste tsüklite dünaamika kohta maastike puhvertsoonides (Mander jt 2008a; Pärn jt 2010; Soosaar jt 2011). Tehismärgalade kui aineringluse reguleerijate parema efektiivsuse tagamiseks on välja töötatud terve rida innovaatilisi disaini ja hoolduse võtteid: hübriidse märgalapuhasti kontseptsioon (Noorvee jt 2005a), efektiivne aeratsioon vertikaalvoolulistes filtrites (Noorvee jt 2005b, 2007), reovee retsirkulatsioon (Põldvere jt 2009); bioaugmentatsioon (Nurk jt 2009; Zaytsev jt 2011) ning efektiivsed alternatiivsed materjalid fosfori sidumiseks (Kaasik jt 2006; Liira jt 2008; Kõiv jt 2010; Vohla jt 2011). Tehismärgalade efektiivsuse alased tööd, koos neilt saadava makrofüütide biomassi ökoehituseks kasutatavuse uurin-gutega (Maddison jt 2009ab) ning rohekatuste vee- ja temperatuuri analüüsiga (Teemusk, Mander 2007, 2009, 2010), moodustavad õppetooli öko-tehnoloogiliste tööde tsükli. Ökotehnoloogia eri-alal on aastatel 2005–2010 õppetoolis kaitstud 9 doktoriväitekirja (vrd – 45 doktoriväitekirja, mis on kaitstud aastatel 1991–2011 geograafia eri-alal). Ökotehnoloogia suuna uueks paljutöötavaks suunaks on kujunenud vanemteadur Jaak Truu poolt juhitud tehismärgalade metagenoomika ala-ne programm (Truu jt 2005, 2010), mida võimaldab hiljuti sisustatud metagenoomika labor.

Üheks kandvamaks loodusgeograafia ja maastiku-ökoloogia õppetooli uurin-guteemaks on kasvuhoone-gaaside emissiooni uurimine erinevates ökosüs-teemides (Mander jt 2008b, 2010b; Teiter, Mander 2005; Salm jt 2009). Euroopa Majandusruumi (EEA) ja Norra finantsmehhanismi alusel finant-seeritava projekti EE0012 “Dilämmastikoksiidi ja metaani emissioon Eesti põllumajandusmaasti-kes – ökosüsteemidevaheline varieeruvus ja või-malikud regulatsioonistrateegiad” (2007–2011, vastutav täitja Ü. Mander) raames saadud uurimis-tulemuste ning kirjanduse analüüsi alusel leitud CH₄ ja N₂O vood Eesti maastikes moodustavad globaalse soojenemise potentsiaali vastavalt 0,84 ja 5,15 miljonit tonni CO₂-ekvivalenti aastas (vas-tavalt 33600 t CH₄ a⁻¹ ning 17280 t N₂O a⁻¹; Man-der jt 2010a; joonised 2 ja 3). See töö on esimene katse hinnata CH₄ ja N₂O emissioone nii ulatus-liku regiooni tasandil.

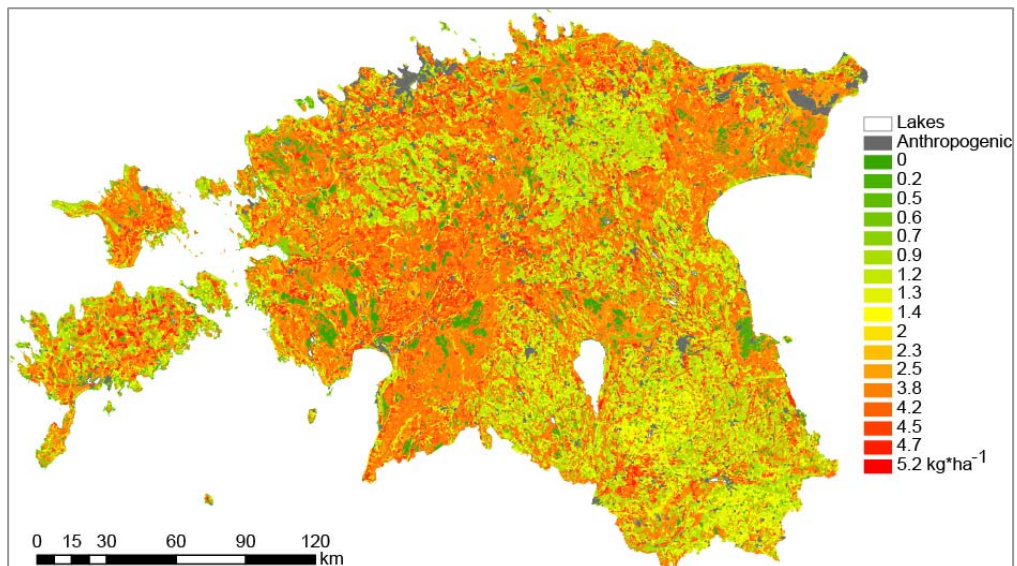
Eesti rabade ja siirdesoodde CO₂, CH₄ ja N₂O aas-tase koguemissiooni mediaanväärtused väliuurin-gute ning kirjanduse andmete põhjal on vastavalt 0,373, 0,360 ja 0,033 CO₂ ekvivalenti (Salm jt 2009). Seejuures ei erine CO₂ vood oluliselt soo-tüüpide lõikes, kuid koguemissioon suureneb kui-venduse mõjul ja sood muutuvad CO₂ netoemitee-rijaks. CH₄ emissioon on suurem toitainete poolest rikkamates madal- ja siirdesoodes, kuivendatud aladel see aga väheneb ning võib esineda ka CH₄ sidumist ökosüsteemi poolt. N₂O emissioon vähe-toitelistest rabadest on väike, oluline on emissioon metsandusliku eesmärgiga kuivendatud viljakatelt sootüüpidelt – madal- ja siirdesoodest ning vasta-vatelt metsaaladelt, eriti kõdusoometsadest (Man-der jt 2010a). Üldistavalt võib öelda, et soode kuivendamine suurendab CO₂ ja N₂O emissiooni ning kahandab CH₄ lendumist atmosfääri (Salm jt 2009; joonis 4)

Juhul kui Eesti siirdesood ja rabad oleksid kuiven-damata, võiks nendelt lähtuv globaalset soojene-mist mõjutavate kasvuhoonegaaside koguhulk CO₂ ekvivalentides olla 5,4 korda väiksem praegusest (Salm jt 2009).

Joonis 2.
Hinnanguline aastakeskmine metaanivoog Eesti maastikes (mediaanväärtuste alusel; Mander jt 2010a).



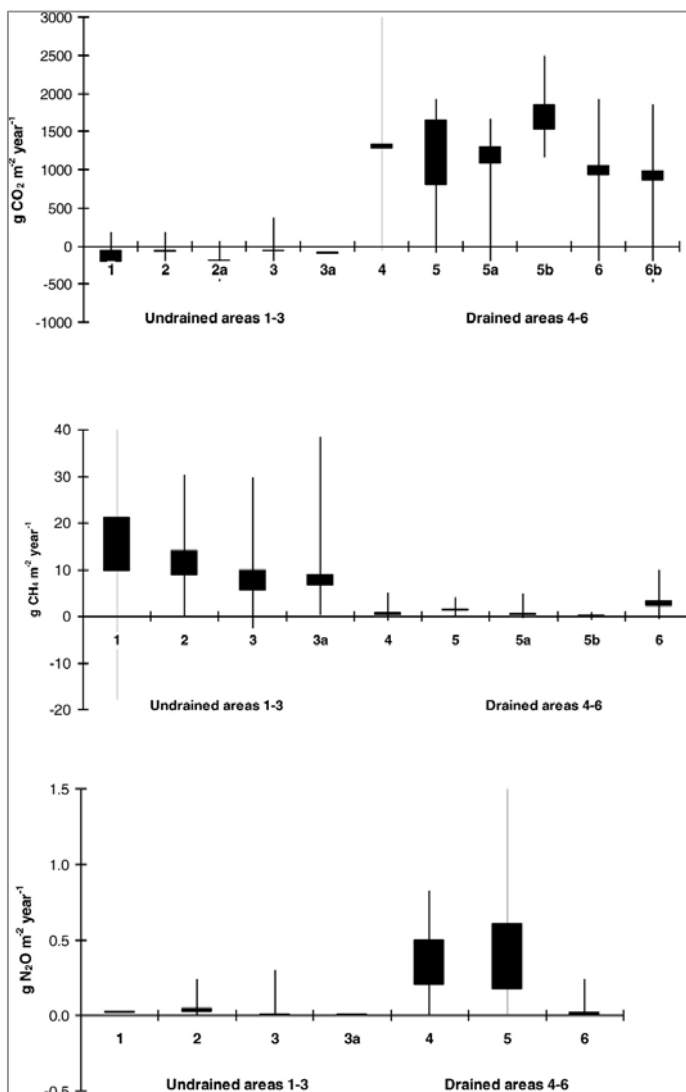
Joonis 3.
Hinnanguline aastakeskmine diilämmastikoksiidi emissioon Eesti maastikes (mediaanväärtuste alusel; Mander jt 2010a).



Sihtfinantseeritava teema SF0180127s08 raames tehtavad risosfääri- ning ektomükoriisauuringud lisavad olulist teavet metsaökosüsteemide funktsioneerimise paremaks mõistmiseks (Ostonen jt 2007ab; Helmisaari jt 2009) ning on olulise rakendusliku tähtsusega karjäärialade rekultiveerimisel (Kuznetsova jt 2010).

Sihtfinantseeritav teema SF0180049s09 kontsentreerub peamiselt kliimamuutustega seotud uurin-

gutele nii Eestis kui ka laiemalt Baltikumis ning kogu põhjaboreaalses ja arktilises piirkonnas. Jaagus jt (2010) tõestasid esmakordselt, et pikaajaline sademete jaotus Balti riikides sõltub isegi madalatest orograafilistest erinevustest, olles oluliselt suurem kõrgustikel. Seejuures avaldub kaugus Läänemerest üsna selgete sademete tsoonide kujunemisena. Sepp ja Jaagus (2011) näitavad, et arktilises piirkonnas (68. laiuskraadist põhjapoole jääval alal) on aastatel 1942–2002 oluliselt suure-



Joonis 4. Süsihappegaasi (CO₂), metaani (CH₄) ja diämmastikoksiidi ehk naerugaasi (N₂O) vood boreaalsetes soodes (g m⁻² a⁻¹). Positiivsed väärtused näitavad atmosfääri suunatud voogu. CO₂ voog iseloomustab vaid mulla hingamist ja mitte fotosünteesis seotavat osa. Looduslikud sood: 1) madalsoo, 2) siirdesoo, 2a) siirdesoomets, 3) raba, 3a) rabamännik. Kuivendatud sood: 4) kuivendatud madalsoo, 5) kuivendatud siirdesoo, 5a) kuivendatud siirdesookaasik, 5b) kuivendatud siirdesoomännik; 6) kuivendatud raba; 6b) kuivendatud rabamännik. “Vuntsid” iseloomustavad min ja max, kastid aga 25 ja 75% kvartiilide väärtusi (Salm jt 2009).

nenud sellesse tsooni lõunapoolsetelt aladelt sisenevad tsüklonid. Samuti on oluliselt kasvanud sügavate madalrõhualade ning arktilises piirkonnas tekkinud tsüklonite arv.

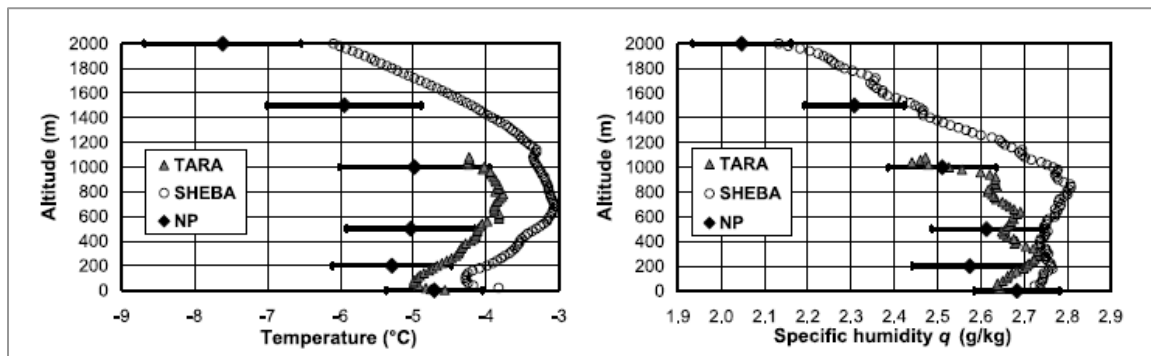
Kogu Arktika piirkonna olulist soojenemist tõestavad veenvalt ka triivjaama “Tara” pardal 2007. a doktorant Timo Palo tehtud mõõtmised, mis viidi läbi Euroopa Liidu 6. Raamprogrammi projekti DAMOCLES (*Developing Arctic Modeling and Observation Capabilities for Long-Term Environmental Studies*) raames, kus osales J. Jaaguse töörühm. “Tara” teostatud mõõtmised näitavad selgelt Põhja-Jäämere kohal õhutemperatuuride ja õhu niiskusesisalduse kasvu viimase 40–50 aasta jooksul (Vihma jt 2007; joonis 5).

Geoinformaatika, loodusgeograafia ning maastikuökoloogia sünteesi aspektist väärib tähelepanu K. Remmi loodud tehisõppesüsteem CONSTUD ja selle rakendused kasvukohtade ning elupaikade automatiseeritud tuvastamiseks (Remm, Remm 2009; Remm jt 2009). Uudse metoodikana maastiku struktuuri analüüsiks kasutatakse variogrammide meetodi täiendatud varianti (Uuemaa jt 2005, 2008, 2009), millel põhineb maastiku koherentsuse uudne käsitlus (Mander jt 2010b).

INIMGEOGRAAFIA JA REGIONAALPLANEERIMISE ALASED UURINGUD

Teaduslikud uurimistööd inimgeograafia ja regionaalplaneerimise õppetoolis on viimasel viiel aastal olnud seotud põhiliselt linnageograafia, rahvastikugeograafia, turismigeograafia ja mobiilsuuringutega. Töörühma keskseks allikaks on sihtfinantseeritav teema SF0180052s07 “Rahvastiku ruumilise mobiilsuse mõjutegurid ning seosed keskkonna ja regionaalse arenguga” (juht R. Ahas).

Linnageograafia valdkonnas on põhjalikult uuritud linnade arengutsüklitega (van Berg jt 1982) seotud temaatikat Eestis. Eelkõige on käsitletud linnastumise, eeslinnastumise ja vastulinastumise käiku Eestis (Tammaru jt 2009).



Joonis 5.

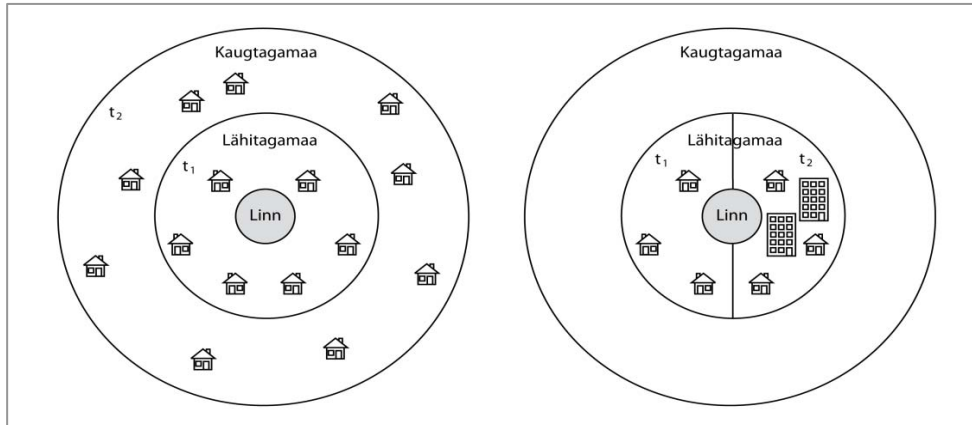
Keskmise õhutemperatuuri ja õhuniiskuse vertikaalprofiilid Põhja-Jäämerel perioodil 25. aprill–31. august, mõõdetuna “North Pole” (NP) triivjaamades aastatel 1954–1985, SHEBA aktsiooni triivjaamas 1998. a ning triivival alusel “Tara” 2007. a. NP jaamade andmed on esitatud keskmiste ja standardhälvetena. Selgelt on näha õhutemperatuuri ja eriniiskuse tõus (Vihma jt 2008).

Nõukogude perioodil olid Eesti linnade arenguprotsessid seotud industrialiseerimise ja modernisimise ajale omaste kortermajadega linnaosade rajamisega. Alates taasiseseisvumisest 1991. a on Eestis kiiresti toimunud eeslinnastumine. Vajadus suuremate ja kaasaegsemate elamispindade järele lähtub eelkõige korterite väiksusest. 2000. a rahvaloenduse andmetel oli Eestis keskmiselt 24 m² elamispinda inimese kohta. See on üle poole vähem kui Põhjamaades ja Lääne-Euroopas. Lisaks otsesele elamispinnavajadusele tiivustab eeslinnastujaid vajadus eramajade ja parema elukeskkonna järele. 2006. aastal TÜ inimgeograafia õppetooli poolt läbi viidud uusasumite elanike uuring näitas, et elukohavahetuse oluliseks põhjuseks Tallinna linnaregioonis oli soov kesklinnast turvalisemasse ja looduslähedamasse keskkonda kolida (Ahas jt 2006).

Eestis toimunud eeslinnastumist on uuritud võrdlevalt koos teiste Ida-Euroopa linnadega. NSVL kokkuvarisemise järel on sarnased protsessid toimunud paljudes Ida-Euroopa linnades. Ida-Euroopa linnade arenguga tegelev uurimistöo on koondunud võrgustikku *Cities After Transition* (CAT), mida koordineeritakse osaliselt ka Tartust ja 2009. a konverents toimus samuti Tartus. Ida-Euroopa riikide üleminek plaanimajanduselt ja

tsentraalselt paneerimismudelilt vabale turule on kaasa toonud eelkõige linnade ekstensiivse arengu. Ehitustegevus, elanikkond ja teenindusasutused liiguvad intensiivselt linnadest välja. Sellega on seotud ka muutused rahvastiku rändesuundades, elanikkond kolib linnadest eeslinnadesse, eriti lastega perekonnad. Üldistades Eestis alates 1991. a toimuvat eeslinnastumist on oluline, et paljud eeslinnade kinnisvaraarendused on suunatud kortermajade ehitamisele. Selle põhjuseks on üldine vajadus elamispinna järele ja linnade sees oleva ehituseks sobiva maa vähesus ja kõrge hind. Selle tagajärjel on klassikaliste eeslinnade asemel kujunenud Eesti linnades ka lihtsalt linnast välja valgunud korterelamute rajoone (Tammaru jt 2009; joonis 6). Lisaks traditsioonilisele eeslinnastumisele on aktiivselt toimumas ka varjatud eeslinnastumine, teatud elanikkonna segmendid on asustamas suvilaid ja suvilarajoone (Leetmaa, Tammaru 2007).

Samal ajal on toimunud aktiivsed muutused ka linnade sees. Uuringud näitavad, et korterelamutega magalate piirkondades pole toimunud sotsiaalset kihistumist. Pigem on ka linnade magalapiirkonnad olnud atraktiivseks erineva haridustaseme ja sotsiaalse taustaga elanikele (Kährrik, Tammaru 2010).

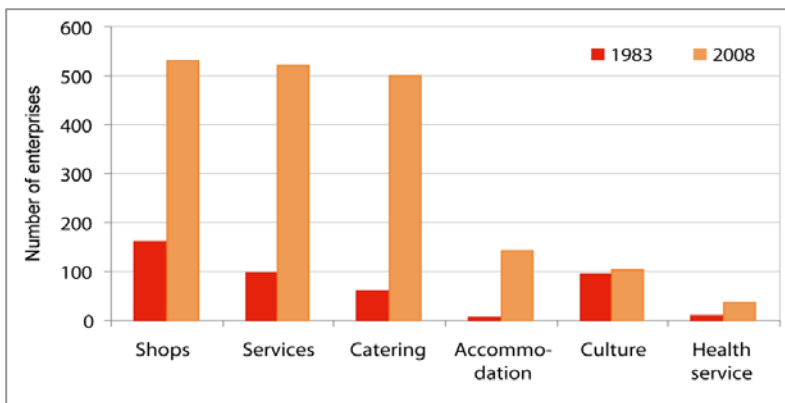


Joonis 6.

Eesti linnades 1990. ja 2000. aastatel toimunud eeslinnastumise eripäraks on korterelamute suur osatähtsus. See näitab et vajadus uute elupindade järgi oli suur, aga eeslinnastujad ei otsinud otseselt läänelikele eeslinnadele omast madaltiheda aedlinna kvaliteeti eeslinnastumise teisel etapil t_2 (vasakpoolne joonis), vaid hoopis kortermajade ehitust (parempoolne joonis; Tammaru jt 2009).

Linnakeskustes on oluliselt suurenenud teenidussfääri ja turismiga seotud funktsioonide levik. Näiteks on Tallinna kesklinnas toidulusatuste ja hotellide arv suurenenud mitusada protsenti (Silm, Ahas 2008; joonis 7). Turism on oluliselt kujundamas linnade hõivet ja elukeskkonda, näiteks Tal-

linnas, Pärnus, Rakveres ja Kuresaares on linna- planeeringute oluliseks trendiks turismiga seotud valdkondade arendamine. Tartu Ülikooli inim- geograafia ja regionaalplaneerimise õppetooli teadlased on olnud partneriks linnaplaneeringute teostamisel paljudes Eesti linnades.



Joonis 7.

Tallinna kesklinna turismiga seotud funktsioonide muutused ajavahemikul 1983–2008 (Silm, Ahas 2008).

Inimgeograafia ja regionaalplaneerimise õppetooli uuringud näitavad, et eeslinnastumise protsessidega kaasneb Eestis ka pendelrände aktiivsemaks muutumine. Eeslinnastunud leibkondade töökohad

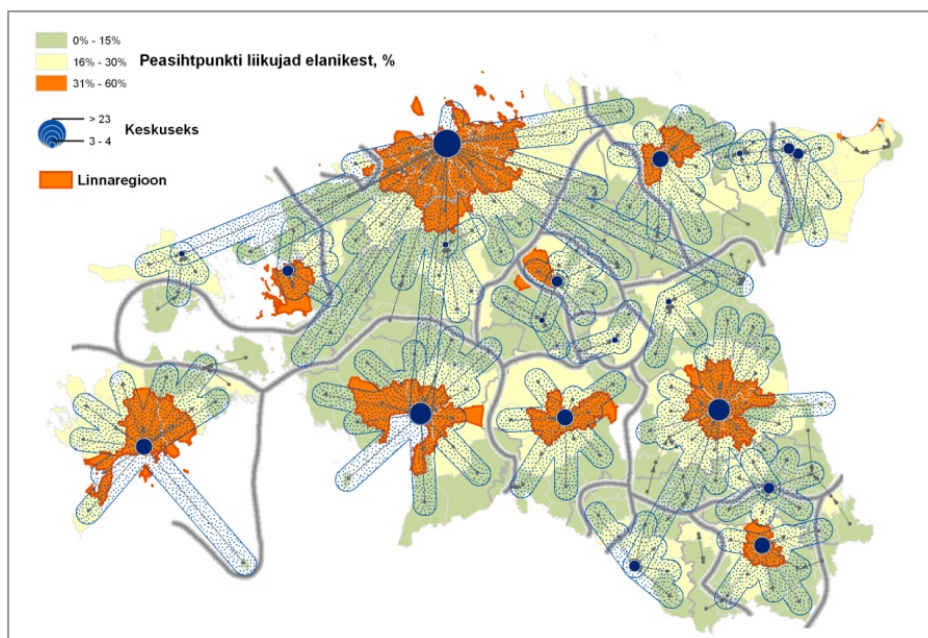
ja haridusasutused on valdavalt kesklinnades ja see põhjustab aktiivset pendelrännet ning transpordivajaduse kasvu (Ahas jt 2010b). Ka nõukogude perioodil toimus Eestis aktiivne pen-

delränne aga selle suund oli vastupidine ja intensiivsus suhteliselt madalam (Tammaru jt 2009). Kaasaegset pendelrännet Eesti linnades iseloomustab suhteliselt suur autokasutuse osatähtsus. Seda põhjustab vähene planeeringutega arvestamine, ühistranspordi ja sotsiaalse infrastruktuuri aeglasem arendamine ja asumite väiksus.

TÜ mobiilsusuuringute laboris on välja arendatud mobiilpositsioneerimisel põhinev meetodika transpordivajaduste ja OD (*origin destination*) maatriksite koostamiseks. Sellel põhinevad transpordivajaduse uuringud näitavad, et eeslinnastumine ja pendelränne pole ainsaks transpordivajaduse kasvu põhjuseks (Järv jt 2011; Ahas jt 2010b). Tegelikult on Eestis sarnaselt kogu maailmaga kasvanud igapäevane ruumiline mobiilsus, mida mõjutab nii info- ja kommunikatsioonitehnoloogia areng kui ka reisikäitumise muutused. Inimeste päevased reised on järjest keerulisemad, nendes on rohkem tegevusi ja ühistranspordiga on neid keerulisem katta kui autot kasutades. See on tinginud autokasutuse kasvu ka väga hästi korraldatud ühistranspordiga riikides Lääne-Euroopas, Eesti pole siin erand.

Aktiivsem liikumine on soodustanud ka Eesti funktsionaalsete linnaregioonide väljakujunemist. 2000. a rahvaloenduse andmetega kaardistatud linnaregioonid (Tammaru jt 2009) on küll oma üldiselt koosseisult üsna sarnased tänaste linnaregioonidega, aga nende sisene funktsioonide paiknemine ja liikumine on oluliselt muutunud. Aastatel 2009–2010 Siseministeeriumi ja Riigikantselei poolt Euroopa Sotsiaalfondi toetusel läbi viidud regionaalse pendelränne uuring (Ahas jt 2010b) näitas, et vaatamata mobiilsuse kasvule on Eesti linnaregioonid ja linnade mõjualad jätkuvalt võrreldavad 1935. a Tartu Ülikooli geograafia-professori Edgar Kanti poolt kaardistatuga (joonis 8). Regionaalse pendelränne uuring on aga heaks näiteks, kuidas geograafias rakendatakse uusi meetodikaid ja arendatakse tehnoloogiaid. Uuring on läbi viidud TÜ mobiilsusuuringute laboratooriumi, EMT ja *spin-off* firma Positium LBS poolt välja arendatud passiivse mobiilpositsioneerimise tehnoloogia toel. See meetodika on maailmas ainulaadne ja selle arendamisel on teadustöö keskendunud ka IKT kasutuse ja arendamisega seotud uuringutele (Ahas, Mark 2005; Ahas jt 2010a; Tiru jt 2010). Nimetatud meetodika on näiteks ka-

Joonis 8. Regionaalses pendelränneuuringus (Ahas jt 2010b) mobiilpositsioneerimise alusel kaardistatud linnade mõjualade võrdlus professor E. Kanti (1935) tagamaadega (halli joonega). Uuring näitas, et vaatamata igapäevase mobiilsuse olulisele tõusule on asustussüsteemi ruumilised üksused jäänud põhiliselt muutumata.



stitutusel Eesti Pangas Eesti maksebilansi arvutamisel ja selle abil hindab Rahandusministeerium võimalusi Eesti maksusüsteemi kaasajastamiseks. Mobiilpositsioneerimisel põhinevad seiresüsteemid on muutumas ka planeerija abivahendiks. Kuna areng on tänapäeval maailmas väga kiire, siis on vaja ka kaasaegsemaid vahendeid otsuste argumenteerimiseks ja tagajärgede seireks. Üheks niisuguseks seirekeskkonnaks on Positiumi baromeeter, mis võimaldab hinnata turistide ja liikujate ajalis-ruumilist käitumist (Tiru jt 2010a; Silm, Ahas 2010). Samuti on võimalik väga detailselt hinnata üksikute sündmuste mõjusid. Koostöös Tartu Ülikooli majandusteaduskonna teadlastega on välja töötatud metoodika turistide korduvkülastuste segmenteerimiseks (Kuusik jt 2011) ja turismiürituste rakendamiseks sihtkohaturunduses (Tiru jt 2010b).

Inimgeograafia ja regionaalplaneerimise õppetooli uurimiskavas on ka etnilise segregatsiooni alased uuringud, kus toimub aktiivne koostöö Rootsi ja Belgia teadlastega (Tammaru jt 2010). Eesti linnad on kujunemas põnevaks võrdluskeskkonnaks, sest erinevalt Lääne-Euroopa ja USA linnadest ei ole Eesti linnadesse alates 1991. a täiendavaid migratsioonivoogusid tulnud ja Eestis on võimalik uurida nn “suletud” süsteemis toimuvaid integratsiooni rahvusvähemuste segunemise protsesse. Viiakse läbi ka regionaalse arengu (Holt-Jensen, Raagmaa 2010; Jauhianen 2009) ja kultuurigeograafia alaseid (Pae jt 2010) alusuuringuid.

EDASISE SÜNTEESI VÕIMALUSED

Vaatamata kvaliteedi olulisele tõusule viimasel kümnendil on loodus- ja inimgeograafia senini teineteisega vähe haakuvad uurimissuunad. Mõlemal suunal on tänu rohkele rahvusvahelistele sidemetele (Helsingi Ülikool, Turu Ülikool, Ida-Soome Ülikool, Genti Ülikool, Karli Ülikool Prahast, Max Plancki Biogeokeemia Instituut, Leibnizi ja von Thüneni Instituudid Saksamaal, Ohio Ülikool ja Duke'i Ülikool USA-s, Ida-Hiina Ülikool Shanghais jpt loodusgeograafia vallas ning Harvardi Ülikool, ETH Zürichis, Oxfordi

Ülikool, Cambridge'i Ülikool, Umeå Ülikool jpt inimgeograafia, eeskätt mobiilpositsioneerimise meetodite arendamise vallas) ning kohalikele süvenevatele kontaktidele (koostöö Tallinna Tehnikaülikooli ning Eesti Maaülikooliga, samuti Eesti teaduse teekaardi objekti “Eesti Keskkonnaobservatoorium” raames loodusgeograafias ja öko-tehnoloogias, Eesti Geenivaramuga mobiilpositsioneerimise vallas, samuti ministeeriumide ja riigiasutustega regionaalplaneerimise alal) väga head väljavaated edaspidiseks kõrgetasemeliseks teadustööks. Ka loodus- ja inimgeograafia sünteesi võimalused on reaalsed, eeskätt teaduslikele alustele rajaneva regionaalplaneerimise kontseptsiooni arendamisel, kus mõlema suuna integratsioon on loomulik ja vajalik.

KIRJANDUS

- Ahas, R., Aasa, A., Silm, S., Tiru, M. 2010a. Daily rhythms of suburban commuters' movements in the Tallinn metropolitan area: case study with mobile positioning data. *Transport. Res. C*, 18, 45-54.
- Ahas, R., Silm, S., Järv, O., Saluveer E., Tiru, M. 2010b. Using mobile positioning data to model locations meaningful to users of mobile phones. *J. Urban Tech.*, 17, 3-27.
- Ahas, R., Aasa, A., Roose, A., Mark, Ü., Silm, S. 2008. Evaluating passive mobile positioning data for tourism surveys: An Estonian case study. *Tourism Manag.*, 29, 469-486.
- Ahas, R., Mark, Ü. 2005. Location based services – new challenges for planning and public administration? *Futures*, 37, 547-561.
- Ahas, R., Mark, Ü., Järv, O., Nuga, M. 2006. Mobile positioning in sustainability studies: social positioning method in studying commuter's activity spaces in Tallinn. Mander, Ü., Brebbia, C.A., Tiezzi, E. (eds). *The Sustainable City IV. Urban Regeneration and Sustainability*. WIT Press, Southampton, Boston, 127-135.
- Getis, A. 1993. Scholarship, leadership, and quantitative methods. *Urban Geogr.*, 14, 517-525.

- Helmisaari, H.-S., Ostonen, I., Lõhmus, K., Derome, J., Lindroos, A.-J., Merila, P., Nojd, P. 2009. Ectomycorrhizal root tips in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands in boreal forests. *Tree Physiol.*, 29, 445-456.
- Holt-Jensen, A., Raagmaa, G. 2010. Restitution of agricultural land in Estonia: Consequences for landscape development and production. *Norsk Geogr. Tidsskr. – Norwegian J. Geogr.*, 64, 129-141.
- Jaagus, J., Briede, A., Rimkus, E., Remm, K. 2010. Precipitation pattern in the Baltic countries under the influence of large-scale atmospheric circulation and local landscape factors. *Int. J. Climatol.*, 30, 705-720.
- Jauhiainen, J. S. 2009. Will the retiring baby boomers return to rural periphery? *J. Rural Stud.*, 25, 25-34.
- Kaasik, A., Vohla, C., Mõtlep, R., Mander, Ü., Kirsimäe, K. 2008. Hydrated calcareous oil-shale ash as potential filter media for phosphorus removal in constructed wetlands. *Water Research*, 42, 1315-1323.
- Kuznetsova, T., Rosenvald, K., Ostonen, I., Helmisaari, H.-S., Mandre, M., Lõhmus, K. 2010. Survival of black alder (*Alnus glutinosa* L.), silver birch (*Betula pendula* Roth.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in a reclaimed oil shale mining area. *Ecol. Eng.*, 36, 495-502.
- Kuusik, A., Tiru, M., Varblane, U., Ahas, R. 2010. Process innovation in destination marketing: use of passive mobile positioning (PMP) for segmentation of repeat visitors in case of Estonia. *Baltic J. Management.* (in press).
- Kõiv, M., Liira, M., Mander, Ü., Mõtlep, R., Vohla, C., Kirsimäe, K. 2010. Phosphorus removal using Ca-rich hydrated oil shale ash as filter material – the effect of different phosphorus loadings and wastewater compositions. *Water Research*, 44, 5232-5239.
- Kährik, A., Tammaru, T. 2010. Soviet prefabricated panel housing estates: Areas of continued social mix or decline? The case of Tallinn. *Housing Studies*, 25, 201-219.
- Leetmaa, K., Tammaru, T. 2007. Suburbanisation in countries in transition: Destinations of suburbanisers in the Tallinn metropolitan area. *Geogr. Ann. B Hum. Geogr.*, 89, 127-146.
- Liira, M., Kõiv, M., Mander, Ü., Mõtlep, R., Vohla, C., Kirsimäe, K. 2009. Active filtration of phosphorus on Ca-rich hydrated oil-shale ash: does longer retention time improve the process? *Environ. Sci. Technol.*, 43, 3809-3814.
- Maddison, M., Muring, T., Kirsimäe, K., Mander, Ü. 2009a. The humidity buffer capacity of clay-sand plaster filled with phytomass from treatment wetlands. *Build. Environ.*, 44, 1864-1868.
- Maddison, M., Soosaar, K., Muring, T., Mander, Ü. 2009b. The biomass and nutrient and heavy metal content of cattails and reeds in wastewater treatment wetlands for the production of construction material in Estonia. *Desalination*, 246, 120-126.
- Mander, Ü., Lõhmus, K., Teiter, S., Muring, T., Nurk, K., Augustin, J. 2008a. Gaseous fluxes in the nitrogen and carbon budgets of subsurface flow constructed wetlands. *Sci. Total Environ.*, 404, 343-353.
- Mander, Ü., Lõhmus, K., Teiter, S., Uri, V., Augustin, J. 2008b. Gaseous nitrogen and carbon fluxes in riparian alder stands. *Boreal Env. Res.*, 13, 231-241.
- Mander, Ü., Uemaa, E., Kull, A., Kanal, A., Maddison, M., Soosaar, K., Salm, J.-O., Lesta, M., Hansen, R., Kuller, R., Harding, A., Augustin, J. 2010a. Assessment of methane and nitrous oxide fluxes in rural landscapes. *Landsc. Urban Plan.*, 98, 172-181.
- Mander, Ü., Uemaa, E., Roosaare, J., Aunap, R., Antrop, M. 2010b. Coherence and fragmentation of landscape patterns as characterized by correlograms: a case study of Estonia. *Landsc. Urban Plan.*, 94, 31-37.

- Noorvee, A., Põldvere, E., Mander, Ü. 2007. The effect of pre-aeration on the purification processes in the long-term performance of a horizontal subsurface flow constructed wetland. *Sci. Total Environ.*, 380, 229-236.
- Noorvee, A., Põldvere, E., Mander, Ü. 2005. The effect of a vertical flow filter bed on a hybrid constructed wetland system. *Water Sci. Technol.*, 51, 137-144.
- Noorvee, A., Repp, K., Põldvere, E., Mander, Ü. 2005. The effects of aeration and the application of the $k-c^*$ model in a subsurface flow constructed wetland. *J. Environ. Sci. Health. A. Toxic/Haz. Subst. & Environ. Eng.*, A40, 1445-1456.
- Nurk, K., Truu, J., Truu, M., Mander, Ü. 2005. Microbial characteristics and nitrogen transformation in planted soil filter for domestic wastewater treatment. *J. Environ. Sci. Health. A. Toxic/Haz. Subst. & Environ. Eng.* A40, 1201-1214.
- Nurk, K., Zaytsev, I., Talpsep, I., Truu, J., Mander, Ü. 2009. Bioaugmentation in a newly established LECA-based horizontal flow soil filter reduces the adaptation period and enhances denitrification. *Biores. Technol.*, 100, 6284-6289.
- Ostonen, I., Lõhmus, K., Helmisaari, H.-S., Truu, J., Meel, S. 2007a. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiol.*, 27, 1627-1634.
- Ostonen, I., Püttsepp, U., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lõhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., Brunner, I. 2007b. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosyst.*, 141, 426-442.
- Pae, T., Sooväli-Sepping, H., Kaur, E. 2010. Landmarks of Old Livonia - church towers, their symbols and meaning. *J. Baltic Stud.*, 41, 4, 431-448.
- Põldvere, E., Karabelnik, K., Noorvee, A., Maddison, M., Nurk, K., Zaytsev, I., Mander, Ü. 2009. Improving wastewater effluent filtration by changing flow regimes – Investigations in two cold climate pilot scale systems. *Ecol. Eng.*, 35, 193-203.
- Pärn, J., Remm, K., Mander, Ü. 2010. Correspondence of vegetation boundaries to redox barriers in a Northern European moraine plain. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 54-64.
- Remm, L., Remm, K. 2009. Similarity-based large-scale distribution mapping of orchids. *Biodiv. Conserv.*, 18, 1629-1647.
- Remm, K., Linder, M., Remm, L. 2009. Relative density of finds for assessing similarity-based maps of orchid occurrence. *Ecol. Model.*, 220, 294-309.
- Salm, J.-O., Kimmel, K., Uri, V., Mander, Ü. 2009. Global warming potential of drained and undrained peatlands in Estonia: a synthesis. *Wetlands*, 29, 1081-1092.
- Sepp, M., Jaagus, J. 2011. Changes in the activity and tracks of Arctic cyclones. *Clim. Change*, 105, 577-595.
- Silm, S., Ahas, R., 2010. The seasonal variability of population in Estonian municipalities. *Environ. Plan. A*, 42, 2527-2546.
- Silm, S., Ahas, R. 2008. Tallinna kesklinna funktsioonide muutumine. *Uurimistöõ aruanne*.
- Soosaar, K., Mander, Ü., Maddison, M., Kanal, A., Kull, A., Lõhmus, K., Truu, J., Augustin, J. 2011. Dynamics of gaseous nitrogen and carbon fluxes in riparian alder forests. *Ecol. Eng.*, 37, 40-53.
- Zaytsev, I., Mander, Ü., Lõhmus, K., Nurk, K. 2011. Enhanced denitrification in a bioaugmented horizontal subsurface flow filter. *Ecol. Eng.* (in press). DOI:10.1016/j.ecoleng.2010.07.025
- Tammaru, T., Leetmaa, K., Silm, S., Ahas, R. 2009. Temporal and spatial dynamics of the new residential areas around Tallinn. *Eur. Plan. Stud.*, 17, 423-439.
- Tammaru, T., Strömgren, M., Stjernström, O., Lindgren, U. 2010. Learning through contact? The effects on earnings of immigrant exposure to the native population. *Environ. Plan. A*, 42, 2938-2955.

- Teemusk, A., Mander, Ü. 2007. Rainwater runoff quantity and quality performance from a green-roof: The effects of short-term events. *Ecol. Eng.*, 30, 271-277.
- Teemusk, A., Mander, Ü. 2009. Greenroof potential to reduce temperature fluctuations of a roof membrane: A case study from Estonia. *Build. Environ.*, 44, 643-650.
- Teemusk, A., Mander, Ü. 2010. Temperature regime of planted roofs compared with conventional roofing systems. *Ecol. Eng.*, 36, 91-95.
- Teiter, S., Mander, Ü. 2005. Emission of N₂O, N₂, CH₄ and CO₂ from constructed wetlands for wastewater treatment and from riparian buffer zones. *Ecol. Eng.*, 25, 528-541.
- Tiru, M., Saluveer, E., Ahas, R., Aasa, A. 2010a. Web-based monitoring tool for assessing space-time mobility of tourists using mobile positioning data: Positium Barometer. *J. Urban Technol.*, 17, 71-89.
- Tiru, M., Kuusik, A., Lamp, M.-L., Ahas, R. 2010b. LBS in marketing and tourism management: measuring destination loyalty with mobile positioning data. *J. Location Based Services*, 4, 120-140.
- Truu, M., Juhanson, J., Truu, J. 2009. Microbial biomass, activity and community composition in constructed wetlands. *Sci. Total Environ.*, 407, 3958-3971.
- Truu, J., Nurk, K., Juhanson, J., Mander, Ü. 2005. Variation of microbiological parameters within planted soil filter for domestic wastewater treatment. *J. Environ. Sci. Health. A. Toxic/Haz. Subst. & Environmental Eng.*, A40, 1191-1200.
- Uuemaa, E., Antrop, M., Roosaare, J., Marja, R., Mander, Ü. 2009. Landscape metrics and indices: An overview of their use in landscape research. *Living Reviews in Landscape Research* 3, 1. <http://www.livingreviews.org/lrlr-2009-1>
- Uuemaa, E., Roosaare, J., Kanal, A., Mander, Ü. 2008. Spatial correlograms of soil cover as an indicator of landscape heterogeneity. *Ecol. Indicators*, 8, 783-794.
- Uuemaa, E., Roosaare, J., Mander, Ü. 2005. Scale dependence of landscape metrics and their indicative value for nutrient and organic matter losses from catchments. *Ecol. Indicators*, 5, 350-369.
- van den Berg, L., Drewett, R., Klaassen, L. H., Rossi, A., Vijverberg, C. H. T. 1982. *Urban Europe. A Study of Growth and Decline.* Pergamon Press, Oxford.
- Vihma, T., Jaagus, J., Jakobson, E., Palo, T. 2008. Meteorological conditions in the Arctic Ocean in spring and summer 2007 as recorded on the drifting ice station Tara. *Geophys. Res. Lett.*, 35, L18706.
- Vohla, C., Kõiv, M., Bavor, H. J., Chazarenc, F., Mander, Ü. 2011. Filter materials for phosphorus removal from wastewater in treatment wetlands - a review. *Ecol. Eng.*, 37, 70-89.

AUTORITEST ja KAASAUTORITEST*

Kessy ABARENKOV (1980)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioinformaatika erialal 2004. Tartu Ülikooli loodus- ja tehnoloogiateaduskonna doktorant, ökoloogia ja maateaduste instituudi arvutispetsialist.

Rein AHAS (1966)

on lõpetanud Tartu Ülikooli loodusgeograafia ja looduskaitse erialal 1991. PhD (loodusgeograafia) 1999. Tartu Ülikooli inimgeograafia professor, inimgeograafia ja regionaalplaneerimise õppetooli juhataja.

Arvi FREIBERG (1948)

on lõpetanud Tallinna Tehnikaülikooli pooljuhtmaterjalide tehnoloogia erialal 1971. Eesti Teaduste Akadeemia liige 2009. Füüsika-matemaatikakandidaat 1976, füüsika-matemaatikadoktor 1986. Tartu Ülikooli biofüüsika ja taimefüsioloogia professor, õppetooli juhataja.

Aleksandr GORLACH (1986)

on lõpetanud Herzeni nim Venemaa Riikliku Pedagoogikaülikooli geograafia erialal 2009. Tartu Ülikooli bioloogia-geograafiateaduskonna doktorant.

Dimitri KALJO (1928)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1953. Eesti Teaduste Akadeemia liige 1983. Geoloogia-mineraloogiakandidaat 1956, geoloogia-mineraloogiadoktor 1978. Professor 1986. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

Katrin KALLA (1985)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 2007. Haridus- ja Teadusministeeriumi teadusosakonna ekspert.

Toivo KALLASTE (1956)

on lõpetanud Tartu Ülikooli füüsika erialal 1979. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi teadur.

Volli KALM (1953)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1976. Geoloogiakandidaat 1984. Tartu Ülikooli rakendusgeoloogia professor, pinnakatte- ja rakendusgeoloogia õppetooli juhataja.

Enn KAUP (1946)

on lõpetanud Tartu Ülikooli atmosfäärifüüsika erialal 1969. Bioloogiakandidaat 1981. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

Enli KIIPLI (1951)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1975. Loodusteaduste doktor 2005. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

Tarmo KIIPLI (1951)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1975. Geoloogiakandidaat 1984. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

* Ülikoolide ja asutuste nimed on toodud tänapäeval kasutataval kujul

Urmas KÕLJALG (1961)

on lõpetanud Tartu Ülikooli botaanika erialal 1988. PhD (botaanika) 1996. Tartu Ülikooli mükoloogia professor, mükoloogia õppetooli juhataja, TÜ Loodusmuuseumi direktor.

Raimo KÕLLI (1940)

on lõpetanud Eesti Maaülikooli agronoomia erialal 1963. Põllumajandusteaduste kandidaat 1971, bioloogiadoktor 1989. Eesti Maaülikooli emeritprofessor 2005. Eesti Maaülikooli põllumajandus- ja keskkonnainstituudi peaspetsialist.

Agu LAISK (1938)

on lõpetanud Tartu Ülikooli füüsika erialal 1961. Eesti Teaduste Akadeemia liige 1994. Füüsika-maateemakandidaat 1965, bioloogiadoktor 1975. Professor 1972. Tartu Ülikooli molekulaar- ja rakubioloogia instituudi vanemteadur.

Katrin LASBERG (1984)

on lõpetanud Tartu Ülikooli keskkonnatehnoloogia erialal 2005. Tartu Ülikooli bioloogia-geograafiateaduskonna doktorant.

Asko LÕHMUS (1974)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioloogia erialal 1998. PhD (loomaökoloogia) 2003. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi vanemteadur.

Ülo MANDER (1954)

on lõpetanud Tartu Ülikooli füüsilise geograafia erialal 1977. Bioloogiakandidaat 1983. Tartu Ülikooli loodusgeograafia ja maastikuökoloogia professor, loodusgeograafia ja maastikuökoloogia õppetooli juhataja.

Elga MARK-KURIK (1928)

on lõpetanud Tartu Ülikooli regionaalgeoloogia erialal 1952. Geoloogia-mineraloogiateaduste kandidaat 1956. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi teadur.

Tõnu MARTMA (1955)

on lõpetanud Tallinna Tehnikaülikooli elektroonika erialal 1978. PhD (loodusteadused) 2006. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

Tõnu MEIDLA (1959)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1982. Geoloogia-mineraloogia kandidaat 1989. Tartu Ülikooli paleontoloogia ja stratigraafia professor, paleontoloogia ja stratigraafia õppetooli juhataja.

Tiiu MÄRSS (1943)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1970. Geoloogia-mineraloogiateaduste kandidaat 1984. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

Triin NAADEL (1982)

on lõpetanud Tartu Ülikooli botaanika ja mükoloogia erialal 2004. PhD (botaanika ja mükoloogia) 2010. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi teadur.

Ülo NIINEMETS (1970)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioloogia erialal 1992. PhD (ökofüsioloogia) 1996. Eesti Maaülikooli taimefüsioloogia professor, põllumajandus- ja keskkonnainstituudi taimefüsioloogia osakonna juhataja.

Jaak NÖLVAK (1944)

on lõpetanud Tartu Ülikooli füüsilise geograafia erialal 1974. PhD (loodusteadused) 2002. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi vanemteadur.

Ivika OSTONEN (1973)

on lõpetanud Tartu Ülikooli botaanika ja ökoloogia erialal 1995. PhD (taimeökoloogia ja ökofüsioloogia) 2003. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi vanemteadur.

Kadri PÕLDMAA (1970)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioloogia erialal 1992. PhD (botaanika ja mükoloogia) 1998. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi teadur

Meelis PÄRTEL (1969)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioloogia erialal 1992. PhD (taimeökoloogia ja ökofüsioloogia) 1997. Tartu Ülikooli botaanika professor, botaanika õppetooli juhataja.

Martin ZOBEL (1957)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioloogia erialal 1980. Eesti Teaduste Akadeemia liige 2010. Bioloogia-kandidaat 1984. Professor 1992. Tartu Ülikooli taimeökoloogia professor, Tartu Ülikooli bioloogilise mitmekeelsuse tippkeskuse juhataja.

Toomas TAMMARU (1968)

on lõpetanud Tartu Ülikooli bioloogia erialal 1992. PhD (zooloogia) 1997. Tartu Ülikooli erizooloogia professor, zooloogia õppetooli juhataja.

Leho TEDERSOO (1980)

on lõpetanud Tartu Ülikooli botaanika ja mükoloogia erialal 2002. PhD (botaanika ja mükoloogia) 2007. Tartu Ülikooli Loodusmuuseumi teadur.

Oive TINN (1966)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1989. PhD (geoloogia) 2002. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi vanemteadur.

Igor TUULING (1957)

on lõpetanud Tartu Ülikooli geoloogia erialal 1980. Geoloogia-mineraloogiateaduste kandidaat 1990, PhD (geoloogia) 1998. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi vanemteadur.

Rein VAIKMÄE (1945)

on lõpetanud Tallinna Tehnikaülikooli tööstuselektroonika erialal 1969. Geograafiakandidaat 1981. Tallinna Tehnikaülikooli geoloogiaprofessor, Tallinna Tehnikaülikooli geoloogia instituudi juhtivteadur.

Maarja ÖPIK (1972)

on lõpetanud Tartu Ülikooli botaanika ja ökoloogia erialal 1995. PhD (taimeökoloogia ja ökofüsioloogia) 2004. Tartu Ülikooli ökoloogia ja maateaduste instituudi teadur.

Sarjast TEADUSMÕTE EESTIS on ilmunud

2002	TEHNIKATEADUSED
2005	ARSTITEADUS
2006	TÄPPISTEADUSED
2007	TEHNIKATEADUSED (II)
2009	HUMANITAARTEADUSED