

Tartu Ülikool
Botaanika ja ökoloogia instituut
Taimeökoloogia õppetool

Heikki Kalle

**METSA ALUSTAIMESTIKU LIIGIRIKKUSE JA
BIOMASSI SÕLTUVUS KOOSLUSE JA
KESKKONNA HETEROGEENSUSEST ERINEVA
INIMMÕJU TINGIMUSTES.**

Magistritöö

Juhendajad:
Prof. Martin Zobel,
PhD Mari Moora

Tartu 2006

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	3
2. Materjal ja metoodika	6
2.1 Uurimisala.....	6
2.2 Välitööd.....	6
2.3 Kameraalsed tööd.....	7
3. Andmetöötlus	10
4. Tulemused.....	12
4.1 Liigirikkus.....	12
4.2 β - diversiteet	12
4.3 Koosluse maa-aluse ja maapealse biomassi suhe	15
5. Arutelu	16
Kokkuvõte.....	18
Summary	19
Tänuavaldused	20
Kasutatud kirjanduse loetelu.....	21
Lisa 1. 4x4 m proovialade nurgapunktide kõrguste maksimaalsed erinevused noore metsa ja vana metsa proovialade näitel.....	24

1. Sissejuhatus

Bioloogilist mitmekesisust genereerivate mehhanismide uurimine on olnud nii taimekoosluste teooria kui ka kaitse korraldamisel üheks kõige olulisemaks teaduslikuks nurgakiviks. Seetõttu on taimkatte liigilise koosseisu uurimine erinevates skaalades üheks taimeökoloogia klassikaliseks uurimissuunaks. Käesolevas magistritöös on keskendutud taimkatte liigilise koosseisu varieeruvuse kirjeldamisele ning võimalike põhjuste uurimisele lokaalses skaalas.

Taimkatte liigilist koosseisu mõjutavad lokaalselt eelkõige keskkonnatingimused ja nende varieerumine ajas ja ruumis. Abiootilise keskkonna teguritest on uurinud valguse, toitainete, niiskuse jm. faktorite tähtsust, samuti ka biootilise keskkonna rolli Van der Maarel (2004). Viimastel aastakümnetel on lisandunud mitmed olulised uurimissuunad, mis paljuski seonduvad inimõjuga. Esiteks on tähelepanu pööratud sellele, kuidas ökosüsteemide fragmenteerumine mõjutab nende liigilist koosseisu (Fahrig, 2003). Uuritakse, mil määral on koosluse liigiline koosseis sõltuv leviste olemasolust ja puudumisest, kuidas liigiline koosseis sõltub järelejäänud fragmentide suuruselt, jms. Teiseks pööratakse tähelepanu sellele, kuidas elupaikade kvaliteedi langus mõjutab koosluste koosseisu (Dupre & Ehrlén, 2002). Tegemist võib olla elupaikade keemilise saastega, samuti aga mitmesuguste maakasutusviiside mõjuga.

Inimõju uurimisel parasvöötme metsaökosüsteemidele on põhiline tähelepanu olnud tule ja metsade majandamise (raie, istutus jms.) mõjul (Kuuluvainen, 2002). Samuti uuritakse, milline on ajaloolise maakasutuse mõju tänapäeva metsakooslustele (Graae & Sunde, 2000). Käesoleva töö ülesandeks oli uurida metsade majandamise mõju alustaimestiku koosluste liigilisele koosseisule ja koosluste struktuurile. Suhteliselt palju töid käsitleb metsaraie mõju liigilisele koosseisule ja liigirikkusele (Reich, *et al.*, 2001; Scheller & Mladenoff, 2002), samuti konkreetsete liikide reaktsiooni metsamajanduslikele tegevustele (Graae & Sunde, 2000; Verheyen, *et al.*, 2003). Samas on koosluste tasemel ka veel uurimata aspekte. Kirjeldatud on liigilise mitmekesisuse muutumist tänu metsamajandusele – metsaraie ise võib liigirikkust tänu juurdetulevatele pioneerliikidele isegi ajutiselt suurendada, kuid metsaistutus raiesmikel vähendab liigirikkust (Ramovs & Roberts, 2003; Small & McCarthy, 2005). Samas on vähe teada

sellest, kuidas muutuvad metsade majandamisel seosed liigirikkuse ja keskkonnafaktorite vahel.

Teoreetilistes töödes on tihti käsitletud liigirikkuse ja abiootilise keskkonna heterogeensuse võimalikku positiivset seost (Tilman & Kareiva, 1997). Samas on empiirilisi andmeid ende seoste kohta vähe. Meile teadaoleva informatsiooni kohaselt ei ole seda seost parasvöötme okasmetsade puhul uuritud.

Mitmetes töödes leidub väiteid, et metsamajanduslikud võtted vähendavad taimeoosluste ruumilist heterogeensust (Attiwill 1994; Bobiec, 1998). Väga vähe on aga tegeldud liigilise koosseisu ruumilise varieeruvuse (β -diversiteedi) muutustega sekundaarse metsasuktsessiooni käigus. Meile on hetkel teada vaid üks sellesuunaline töö - Haeussler & Bergeron (2004) on näidanud, et põlengujärgse ja raiejärgse metsakoosluse β -diversiteet ei erine oluliselt.

Palju käsitletud teema taimede autoökoloogias on biomassi allokatsioon maapealsete- ja maa-aluste organite vahel. Reeglina kaasneb paremate valgustingimustega suurenenud allokatsioon maa-alustesse organitesse ja vastupidi (Bazzaz & Grace, 1997). Praktiliselt uurimata on aga koosluse tasemel muutused biomassi allokatsioonis – küsimus, mida teaduses on üldse käsitletud väga harva (Liira & Zobel, 2000). Seni puudub igasugune informatsioon selle kohta, kuidas metsakoosluse biomassi allokatsioon sõltub inim mõjudest.

Käesoleva uurimuse näol on tegemist osaga suuremast projektist, mille eesmärgiks on erinevate abiootiliste (valgus, mikrotopograafia, mulla troofsustingimused, lamapuidu olemasolu) ja biootiliste (konkurents, sümbioos) tegurite mõju uurimine looduslikele taimekooslustele erineva inim mõju tingimustes. Projektis osalevad lisaks käesoleva töö autorile ja juhendajatele veel M.Õpik, K.Püssa, E.Roosaluste, episoodiliselt ka teised teadlased.

Käesolev uurimus püüab vastata küsimusele, kuidas sõltuvad liigirikkus, liigilise koosseisu ruumiline varieerumine (β -diversiteet) ja koosluse tasemel biomassi allokatsioon keskkonnatingimustest ja inimtegevusest. Tulenevalt seni teadaolevale informatsioonile püstitasime alljärgnevad tööhüpoteesid:

- Liigirikkus ja keskkonnatingimuste heterogeensus on suurem vanas metsas, kus inimtegevuse mõju on väiksem,
- Liigirikkus on suurem seal, kus keskkond on heterogeensem,

- Biomassi allokatsioon koosluses käitub sarnaselt kui indiviidi tasemel
eksperimentis - valgemas kasvab suhteliselt rohkem maa-alune biomass, mulla
suurema toitainesisalduse puhul aga maapealne biomass (Liira & Zobel, 2000).

2. Materjal ja metoodika

2.1 Uurimisala

Uurimisala paikneb Kesk Eestis, Koeru lähisel (58°97'N; 26°05'E). Tegemist on tasase reljeefiga mosaiikse maastikuga, kus haritavad põllualad vahelduvad metsadega. Kliima on üleminekuline mereliselt kontinentaalsele. Keskmine aastane sademete hulk jääb vahemikku 700 – 750 mm. Keskmine õhutemperatuur piirkonnas jääb vahemikku 4.3°C...6.5°C, kuude lõikes alates -7°C jaanuaris kuni 17.4°C juulis (<http://estonica.org>).

Uurimisala on 130 ha suurune metsatukk, mis kuulub Lõhmuse (2004) klassifikatsiooni järgi sinilille kasvukohatüüpi. Uurimisalal levib lubjarikkal moreenil moodustunud leetjas muld, mullatingimused on kogu alal suhteliselt ühtlased (Zobel *et al.*, 2006). Puurindes domineerib harilik kuusk (*Picea abies*), vanemates metsaosades lisanduvad harilik saar (*Fraxinus excelsior*) ja harilik vaher (*Acer platanoides*), nooremates metsades aga arukase (*Betula pendula*) ja hariliku pärna (*Tilia cordata*) üksikud isendid. Metsa vanemate osade põõsarindes domineerib sarapuu (*Corylus avellana*). Teadaolevalt ei ole uuritav ala olnud ajalooliselt põllumaa, aastast 1828 a. pärit kaartide andmetel on tegemist metsamaaga. Metsa on majandatud, 1-2 ha suurustel lankidel on toimunud lageraie. Osaliselt on mets aga klassifitseeritav vanametsana, kus kuused on 130-140 aastat vanad ja koosluses on puid erinevatest vanuseklassidest. Nimetatud osades on läbi viidud valikulist raie.

Proovialad valiti kogu uurimisala piires nii, et nad esindaksid intensiivselt ja vähemintensiivselt majandatud metsa. Intensiivselt majandatavat metsa esindavad 20-25 aastat tagasi lageraie järgselt istutatud ja korduvalt hõrendatud hariliku kuuse puistud. Vanemat metsa iseloomustab mitmekesine vanusjärgkude struktuur, kõrvuti vanade puudega esineb ka looduslik järelkasv. Sellise kuusiku seisundit võib hinnata looduslikuks, samas on tänu vanemate kuuskede valikulisele raiele lamapuidu hulk siiski väike.

2.2 Välitööd

Välitööd viidi läbi kuuel proovialal, millest kolm paiknesid vanametsas ja kolm noores metsas. Igal juhuslikult valitud 10x10 m proovialal määratleti neli 4x4 m suurust prooviruutu, mis omakorda jagunesid kuueteistkümneks 1x1m ruuduks. Kõikide

soontaimeliikide katvus, samuti soontaimede ja sammaltaimede kogukatvus, määrati nii väiksemate kui ka suuremate ruutude kohta. Kõikidelt aladelt koguti vastavalt liiginimekirjale rohtse alustaimestiku igast liigist kuni 10 isendi maapealsed ja maa-alused osad biomassi määramiseks.

Igal 1x1m prooviruudul määrati keskkonnatingimused - mullaproovides määrati mulla nitraatioonide ja ammooniumioonide sisaldus. Valgustingimuste iseloomustamiseks tehti hemisfäärilised fotod, millelt määrati hajunud ja otsese valguse hulk, samuti iseloomustati mikrotopograafiat, puutüvede arvu ja diameetrit, lamapuidu hulka.

Valgustingimuste määramiseks võeti hemisfääriline foto iga prooviruudu keskelt 30 cm kõrguselt. Kasutati Nikon CoolPix 950 digitaalset fotoaparaati, mis oli varustatud hemisfäärilise läätsuga. Hajusa valguse läbituleku koefitsient (ISF) ja otsese valguse läbituleku koefitsient (DSF) kalkuleeriti programmiga WinSCANOPY (Regent Instruments Inc., Canada) kasutades Standard Overcast Sky mudelit.

Iga 4x4 m ruudu mikrotopograafiat iseloomustati, mõõtes nivelliiriga 1x1 m ruutude nurgapunktide suhtelised kõrgused ja arvutades nende põhjal nurgapunktide kõrguste varieeruvuse. Prooviruutude nurgapunktide maksimumpunktide erinevused 4x4 m proovialade kohta on esitatud Lisas 1.

Prooviruutudel kirjeldati kõik puud, mille kõrgus oli suurem kui 1,5 meetrit - määrati liik, kaardistati maapinnal tüve ristlõike pind. Samuti kaardistati surnud puit maapinnal - kännud, mahakukkunud puutüved, mille diameeter jämedamas otsas oli enam kui 20cm ja pikkus rohkem kui 50cm.

2.3 Kameraalsed tööd

2.3.1 Kaalumine

Välitööde käigus kogutud taimne materjal kuivatati kuivatuskambris 80 kraadi juures 1 ööpäeva jooksul ning määrati maa-alune ja maapealne biomass kaalumise teel (Mettler-Toledo, Greifensee, Switzerland, täpsus +/-0,0005g).

2.3.2 Laborianalüüsid

Prooviruudu muldkatte pindkihist (1-10 cm) võetud proovides määrati mineraalse lämmastiku sisaldus (NO_3^- -N ja NH_4^+ -N). Mullaproovide eeltöötlemise käigus

ekstraheeriti proove 1M KCl lahusega (vahekorras 1 mahuosa mulda nelja osa lahuse kohta) ja filtreeriti läbi Whatman Nr.1 filterpaberi. Seejärel määrati NO_3^- -N ja NH_4^+ -N sisaldus kolorimeetriselt autoanalüsaatoriga (Skalar Analytical, Breda, The Netherlands).

2.3.3 β -diversiteedi arvutamine

Jaccardi sarnasusindeks näitab koosluse sarnasust teiste võrreldavate kooslustega ning on avaldatav järgmisel kujul:

Sarnasus ruutude a ja b vahel = ühiste liikide arv/(ühiste liikide arv + ruudu a unikaalsed liigid + ruudu b unikaalsed liigid).

Üheks võimaluseks iseloomustada β -diversiteeti ehk koosluse ruumilist mitmekesisust on arvutada Jaccardi sarnasusindeks prooviruutude vahel mingi suurema ala või transekti piires - β -diversiteet on seda suurem, mida väiksem on prooviruutude vaheline keskmine sarnasus (Harrison 1999). Käesolevas töös arvutati 4x4m ruudu β -diversiteet kui kuueteistkümne 1x1m osaruudu vahelise Jaccardi keskmise sarnasusindeksi vastandväärtus (β -diversiteet=1-Jaccardi indeks).

2.3.4 Keskkonnatingimuste ja biomassi iseloomustamine

Osa mõõdetud keskkonnateguritest- nitraatide ja ammooniumioonide sisaldus mullas ja DSF ning ISF- on esitatud nii keskmise väärtusena kui ka variatsioonina. Maapinna mikrotopograafia, mis kaudselt iseloomustab ka lokaalseid niiskustingimusi 4x4 m ruudu piires (madalamad kohad on eeldatavasti niiskemad), on esitatud ainult variatsioonina. Variatsioon on antud variatsioonikoefitsiendina - väärtuste standardhälve jagatud keskmisega.

Kõigi proovialadelt kogutud taimeisendite maapealse ja maa-aluse biomassi andmed lubasid määrata iga liigi jaoks igal proovialal keskmise maa-aluse ja maapealse biomassi suhte (MA/MP). Kuna vastavat suhet koosluse tasemel 1x1 m ruudu kohta otseselt ei mõõdetud, kasutati koosluse maa-aluse ja maapealse biomassi suhte (KBS) hindamiseks kaudset meetodit. Selleks tehti oletus, et liikide katvuste proportsioonid prooviruudul kajastavad ka nende maapealsete biomasside proportsioone. Võrdsustades maapealse biomassi tinglikult 100%-ga, võeti iga liigi maapealse biomassi osakaal võrdseks selle liigi katvuse osakaaluga kogukatvusest. Meil puuduvad konkreetsed arvandmed hindamaks sellise eelduse täpsust või ligikaudsust, seetõttu tuleb

käesolevatesse arvutustesse suhtuda kui esialgsetesse. Kuna iga liigi jaoks oli teada maa-aluse ja maapealse biomassi suhe, ning katvuste alusel oli hinnatud liikide võimalik maapealse biomassi osakaalu kogubiomassis, siis korrutati iga liigi suhteline osakaal maapealses biomassis selle liigi MA/MP-ga antud uurimisalal. Nii saadi iga liigi jaoks maa-aluse biomassi suhteline hinnang võrreldes maapealse biomassiga (viimane võrdsustati tinglikult 100%-ga ehk 1-ga). Maa-aluste biomasside suhtelised hinnangud summeeriti üle liikide ja arvutati KBS.

2.3.5 Ruumiandmete ettevalmistamine

Mikrotopograafiat on 4x4 m prooviruutudel iseloomustatud 1x1 m prooviruutude nurgapunktide suhteliste kõrguste variatsiooniga. Lamapuidu ja elusate puutüvede osakatvuste andmed sisestati programmi Map Info (Mapinfo Corporation, 2001), mille abil määrati erinevate elementide osapindalad 1x1 m ruudus.

2.3.6. Ülesannete jaotus uurijate meeskonnas

Taimkatteruutude kirjeldused on tehtud M.Moora poolt. Taimede biomassiproovid võeti M.Moora ja I.Koppeli poolt. Kalasilmafotod tegi L.Laanisto, analüüsis E.Eensalu.

Mullaproovid võttis ja valmistas ette M.Õpik, analüüsid tehti Šoti

Põllumajandusinstituudis (Dundee) R.Wheatly poolt. Käesoleva töö autor kaardistas puud ja lamapuidu prooviruutudel, samuti mõõtis ruudunurkade suhtelised kõrgused (abistas K.Püssa). Samuti kaalus autor kõik biomassi proovid.

3. Andmetöötlus

Hüpoteeside kontrollimiseks uuriti keskkonnafaktorite ja nende varieeruvuse mõju taimkatet iseloomustavatele näitajatele. Uuritavad keskkonnafaktorid koos tekstis kasutatavate lühenditega on toodud Tabelis 1.

Tabel 1. Uuritavad keskkonnafaktorite tekstis kasutatud lühendite seletused.

AVER_ISF	Mõõdetud hajusa valguse läbituleku koefitsientide keskmine
AVER_DSF	Mõõdetud otsese valguse läbituleku koefitsientide keskmine
CV_ISF	Mõõdetud hajusa valguse läbituleku koefitsientide variatsioon
CV_DSF	Mõõdetud otsese valguse läbituleku koefitsientide variatsioon
CV_Centroid	1x1 m prooviruutude nurgapunktide- suhteliste kõrguste keskmiste variatsioon ehk mulla mikrotopograafia variatsioon
AVER_NO3	Mulla nitraatioonide sisalduste keskmine
AVER_NH4	Mulla ammooniumioonide sisalduste keskmine
CV_NO3	Mulla nitraatioonide sisalduste variatsioon
AVER_BIO	Keskmine puutüvede ristlõigete osapindala prooviruudus
AVER_ABIO	Keskmine lamapuidu osapindala prooviruudus

Analüüsitavateks näitajateks on:

- 1) Liigirikkus 4x4 m ruudul - arvatud kumulatiivse liigirikkusena 16 1x1 m ruudu põhjal,
- 2) keskmine liigirikkus 1x1m ruudus (arvatud 16 ruudu keskmine 4x4m ruudu piires),
- 3) β diversiteet, mõõdetud kui keskmine 1- Jaccardi indeks 4x4 m ruutude vahel,
- 4) maa-aluse ja maapealse biomassi suhe KBS (suhe, mille lugejas on 1 ja nimetajas on summeeritud iga liigi suhteline katvus ruudus korrutatuna reaalselt mõõdetud liigi ja prooviaala spetsiifilise maa-aluse/maapealse suhtega).

Puistu vanuse, keskkonnatingimuste keskvaartuste ja variatsiooni suhet liigilisele mitmekesisusega, taimestiku katvusega ning biomassiga erinevates skaalades uuriti Statistica programmipaketis (Statsoft 2001) sisalduva Üldistatud Regressiooni Mudelite mooduli (GRM) abil. Faktorid mudelis valiti tagurpidise astmelise protseduuri (*backward stepwise procedure*) abil.

4. Tulemused

4.1 Liigirikkus

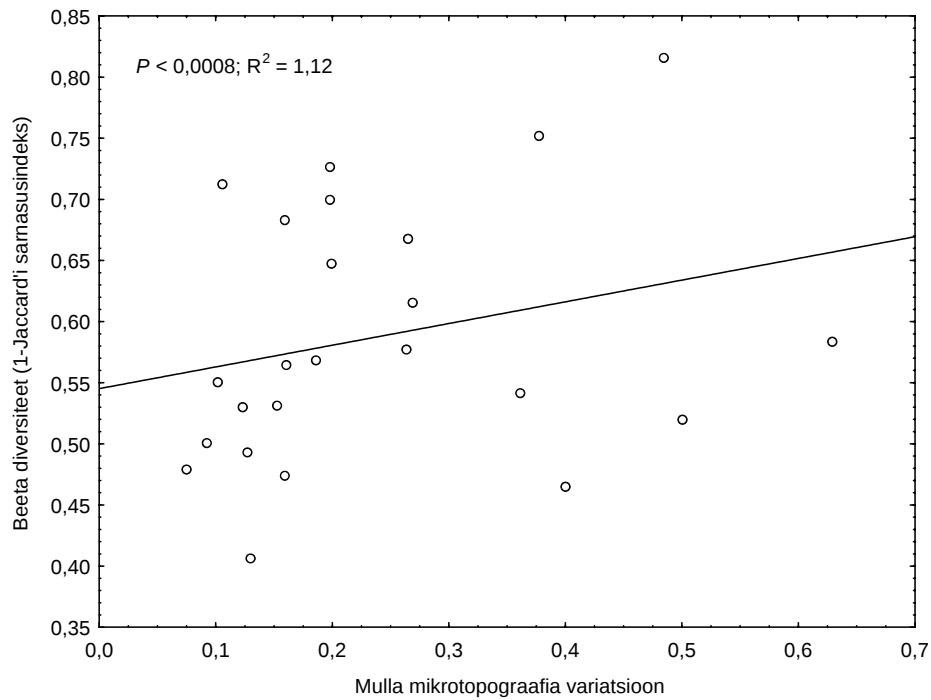
Liigirikkust proovialal iseloomustati kahes ruumiskaalas, esiteks vaadeldi liikide arvu 4x4m ruudus. Liikide arv 16 ruutmeetri kohta oli positiivses sõltuvuses ISF variatsioonist ($F=5.32$, $df=1, 22$; $P<0.031$). Samas ei olnud olulist sõltuvust DSF variatsioonist, samuti nagu ka mulla nitraat- ja ammooniumioonide sisaldusest ning nende variatsioonist 4x4 m ruudu piires, mulla mikrotopograafia variatsioonist, lamapuidu ja puude ristlõigete maapinnal mõõdetud osapindaladest prooviruudus ja puistu vanusest.

Liikide keskmine arv ruutmeetri kohta 4x4 m ruudu piires oli positiivses sõltuvuses ISF variatsioonist sama ruudu piires ($F=5.42$, $df=1, 21$; $P<0.030$), samas kui DSF variatsiooniga aga ka nii DSF kui ka ISF keskmise väärtusega oluline seos puudus. Samuti oli liikide keskmine arv ruutmeetri kohta negatiivses sõltuvuses mikrotopograafia variatsioonist ($F=4.64$, $df=1, 21$; $P<0.043$), oluline seos puudus mulla nitraat- ja ammooniumioonide sisaldusega ning nende variatsiooniga 4x4 ruudu piires, lamapuidu ja puude ristlõigete maapinnal mõõdetud osapindaladega prooviruudus ja puistu vanusega.

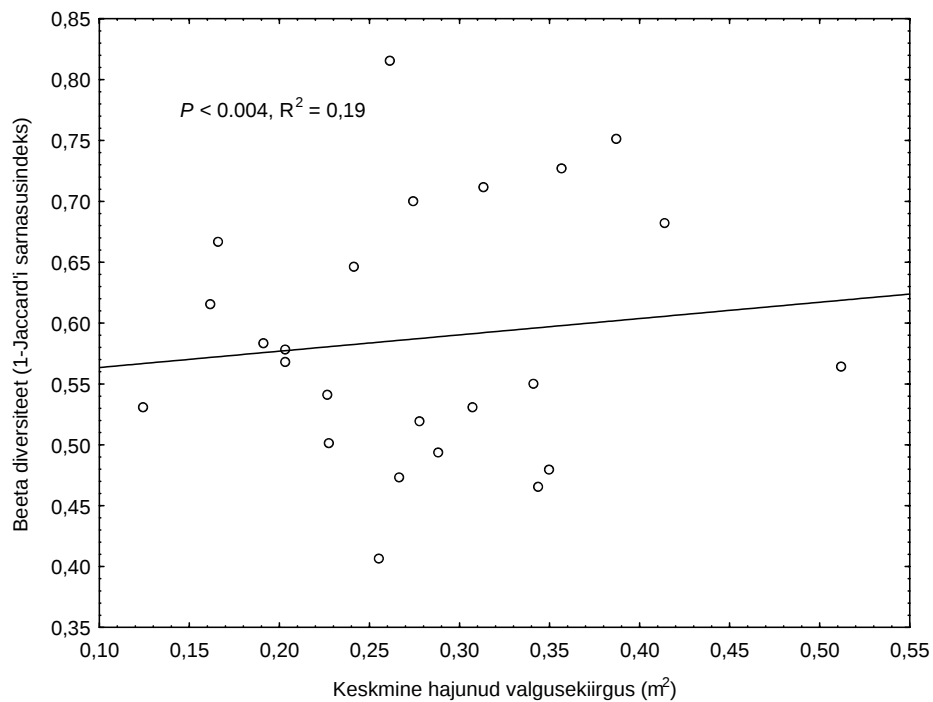
4.2 β - diversiteet

β diversiteet ehk 1x1 m taimkatteruutude liigilise koosseisu keskmine erinevus teistest ruutudest ühe 4x4 m ruudu piires oli positiivses sõltuvuses maapinna mikrotopograafia variatsioonist ($F=15.68$, $df=1, 19$; $P<0.001$), ISF keskmisest tasemest ($F=18.63$, $df=1, 19$; $P<0.000$) ja puistu vanusest ($F=52.17$, $df=1, 19$; $P<0.000$) ning negatiivses sõltuvuses ammooniumioonide keskmisest sisaldusest mullas ($F=9.14$, $df=1, 21$; $P<0.007$) (vt.

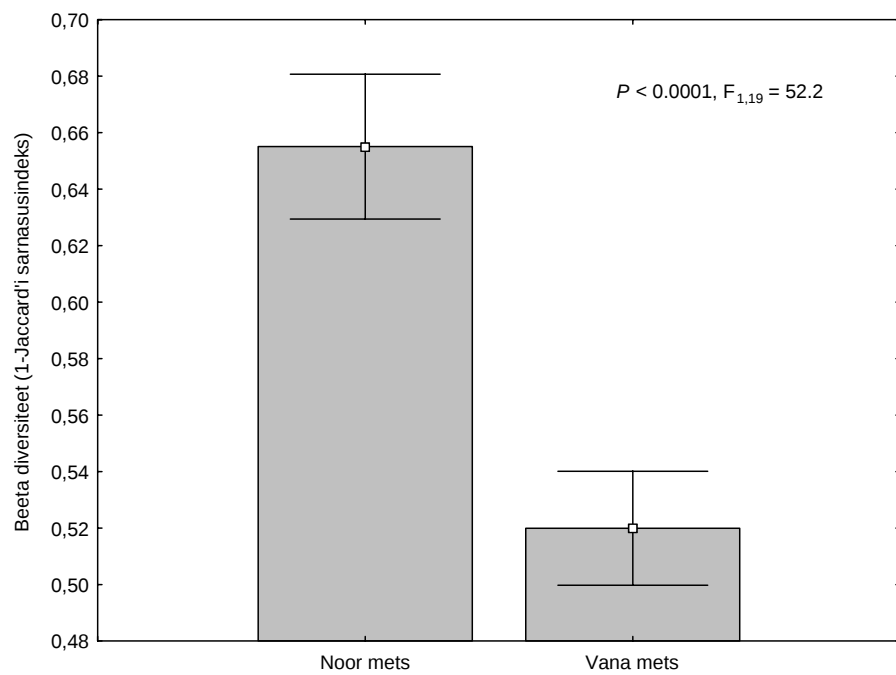
Joonised 1-4). Teiste parameetrite osas usaldusväärne sõltuvus puudus.



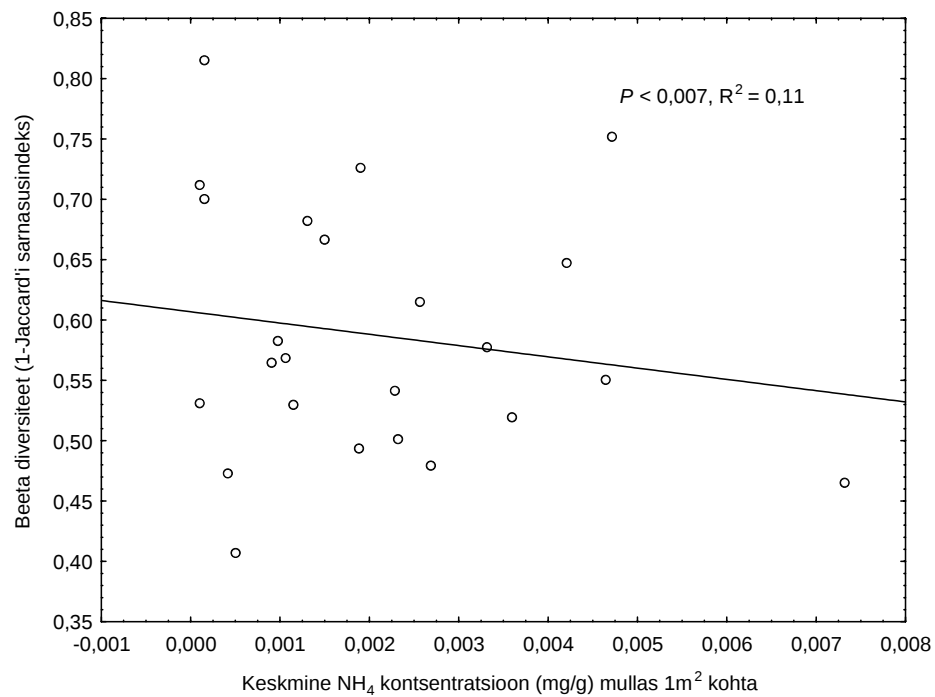
Joonis 1. β diversiteedi sõltuvus maapinna mikrotopograafia variatsioonist.



Joonis 2. β diversiteedi sõltuvus hajusa valguse läbituleku koefitsientide (ISF)keskmisest.



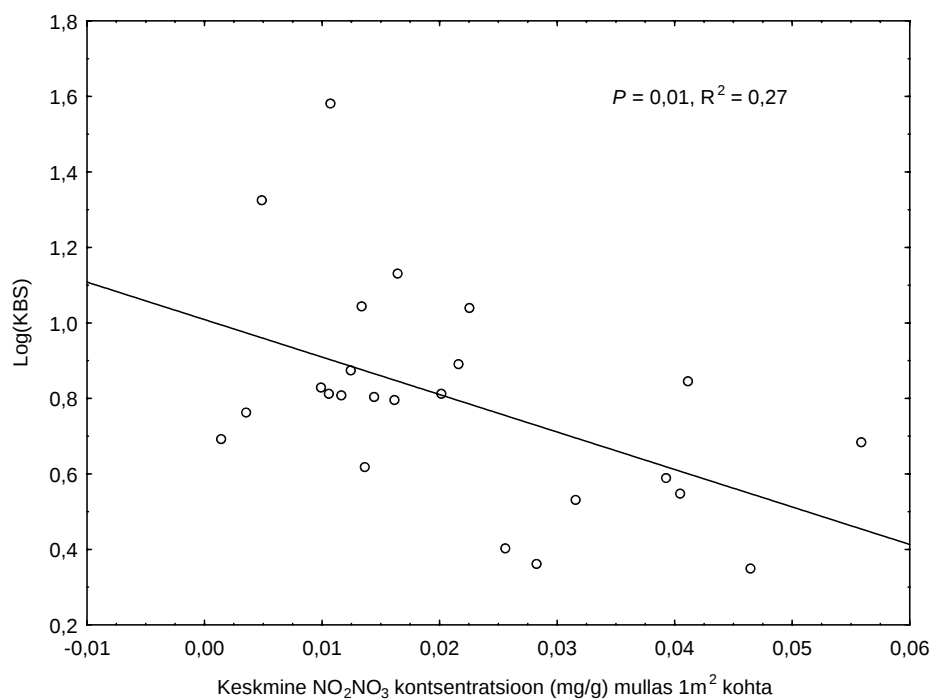
Joonis 3. β diversiteedi sõltuvus puistu vanusest



Joonis 4. β diversiteedi sõltuvus amooniumioonide kontsentratsioonide keskmisest mullas

4.3 Koosluse maa-aluse ja maapealse biomassi suhe

Koosluse maa-aluse ja maapealse biomassi suhe (KBS) oli olulises negatiivses sõltuvuses mulla keskmisest nitraatioonide sisaldusest ($F=7.20$, $df=1, 21$; $P<0.014$), seega allokeerivad liigid taimekoosluses suhteliselt rohkem biomassi maa peale olukorras, kus mulla lämmastikusisaldus on suurem (vt. Joonis 5).



Joonis 5. Koosluse maa-aluse ja maapealse biomassi suhte (KBS) sõltuvus mulla keskmisest nitraatioonide sisaldusest.

5. Arutelu

Liigirikkust proovialal iseloomustati kahel skaalal- liikide arv 16 ruutmeetri kohta, mis on arvatud kumulatiivse 16 ruudu liikide arvu kaudu ning liikide keskmine arv ruutmeetri kohta. Liikide arv 16 ruutmeetri kohta (kumulatiivne 16 ruudu liikide arv) oli sõltuv ISF variatsioonist, samas kui liikide keskmine arv ruutmeetri kohta (mis arvutati 16 ruudu põhjal iga 4x4 ruudu kohta) oli positiivses sõltuvuses ISF variatsioonist ja negatiivses sõltuvuses mikropograafia variatsioonist. Saadud tulemus näitab seda, et suuremaskaalalise analüüsi puhul oli liigirikkuse seisukohast oluline vaid hajunud valguse variatsioon.

Liigirikkuse positiivne seos abiootilise keskkonna heterogeensusega on teoreetiliselt oodatav (Tilman & Kareiva, 1997) ning vastavaid seoseid on uuritud paljudes eksperimentides, kus keskkonna heterogeensust on manipuleeritud kunstlikult. Meie andmetel on aga kirjeldavaid uurimusi sellise seose esinemise kohta looduses väga vähe (Richard, *et al.*, 2000; Lundholm & Larson, 2003).

Liigirikkuse uurimisel väikeses skaalas selgus, et lisaks valgustingimuste varieeruvusele on see näitaja oluliselt seotud ka mikropograafia variatsiooniga. Mida varieeruvam oli mikropograafia ning eeldatavalt ka niiskustingimused, seda vähem esines liike ruutmeetril. Mida varieeruvamad on hajunud valgustingimused seda rohkem on liike nii ruutmeetril kui ka 16 ruutmeetril.

Meie algse tööhüpoteesi põhjal peaks olema üheks teguriks, mis seletab liigirikkust, inimõju tugevus, mis antud juhul seostub puistu vanusega. See hüpotees ei leidnud kinnitust – erineva tugevusega inimõju ei muutnud liigirikkust oluliselt. Ilmselt sõltub metsamajanduslike tegevuste mõju paljuski konkreetsest olukorrast – majandusvõtete iseloomust, olemasolevast liigifondist, jms. Sarnaselt meiega leidsid Okland ja tema kolleegid (2003), et metsaraie ei oma olulist mõju alustaimestiku parasvöötme metsa alustaimestiku liigirikkusele. Samas näitas Qian koos kaastöölisega (1997), et raie mõjub austaimestiku liigirikkusele negatiivselt, samas kui Scheller ja Mladenoff (2002) täheldasid vastupidist mõju.

Keskkonna heterogeensust iseloomustavad kõik uuritud keskkonnatingimuste variatsioonid - hajunud ja otsene valgus, niiskustingimused, toitainetesisaldus mullas, abiootiliste ja biootiliste objektide esinemine uuritavates ruutudes. Samas iseloomustab

koosluse suhtelist heterogeensust ja selle kaudu ka keskkonna heterogeensust ka β -diversiteet ehk uuritava prooviruudu taimkatte erinevus naaberruutudest.

Liigirikkus mõlemas skaalas sõltus vaid valguse heterogeensusest, muude keskkonnatingimuste ruumiline varieeruvus ei omanud liigirikkusega olulist seost. β -diversiteet sõltus positiivselt nii mulla niiskusesisalduse variatsioonist, hajunud valguse keskmisest tasemest ja puistu vanusest ning oli negatiivses sõltuvuses ammoniumioonide keskmisest sisaldusest mullas. Mõnevõrra ootamatud olid β -diversiteedi suuremad väärtused noores metsas, mis võib olla seletatav häirimise ruumilise ebaühtlusega ja häirejärgselt arenenud suktessiooniliselt noore taimekoosluse suurema laigulisusega. Kirjanduse andmetel on vanamets tihti sama liikide arvu tingimustes heterogeenne tänu mitmetele laigulisust suurendavatele teguritele, sh. mahalangenud puudele (Bobiec, 1998). Tõenäoliselt oli käesolevas eksperimendis võrdlusena kasutatav vanamets siiski suktessiooniliselt liiga noor, et olla piisavalt heterogeenne – seal puuduvad tuulemurdudest põhjustatud ulatuslikud häilud, mis on iseloomulikud näiteks Järvselja ürgmetsale (Zobel, 1989).

Maa-aluse ja maapealse biomassi suhe on olulises negatiivses sõltuvuses mulla keskmisest nitraatioonide sisaldusest. Seega, mida suurem oli mulla keskmine nitraatioonide sisaldus, seda suurem oli maapealne biomass. Ülejäänud keskkonnategurite, sealhulgas inimõju, roll oli märkamatu. Toodud seos vastab varasematele üksikute taimedega läbi viidud eksperimentidele, mis näitavad, et mullaressursside suhtelise rohkuse tingimustes allokeerivad taimed rohkem maapealsesse biomassi ja vastupidi (Bazzaz & Grace, 1997). Samas ei olnud käesolevas uurimuses olulist seost hajunud ega otsese valguse faktoriga, mis on varasemates uurimustes välja toodud teise olulise biomassi allokatsiooni mõjutava tegurina (Liira & Zobel, 2000).

Kokkuvõte

Taimkatte liigilise koosseisu uurimine erinevates skaalades on olnud üheks taimeökoloogia klassikaliseks uurimissuunaks. Käesolevas magistritöös on keskendutud taimkatte liigilise koosseisu varieeruvuse kirjeldamisele ning võimalike põhjuste uurimisele lokaalses skaalas. Käesolev uurimus püüab vastata küsimusele, kuidas sõltuvad liigirikkus, liigilise koosseisu ruumiline varieerumine (β -diversiteet) ja koosluse tasemel biomassi allokatsioon keskkonnatingimustest ja inimtegevusest. Selleks viidi läbi detailsed vaatluslikud uuringud Koeru rohundirikkas salukuusikus, kus metsa alustaimestikku ja keskkonnatingimusi uuriti kolmel vanametsas asuval 10x10m proovialal ja 3 noorendikus asuval 10x10 m proovialal.

Liigirikkust proovialal iseloomustati kahel skaalal- liikide arv 16 ruutmeetri kohta (kumulatiivne 16 ruudu liikide arv) oli sõltuv hajunud valguse variatsioonist, samas kui liikide keskmine arv ruutmeetri kohta (mis arvutati 16 ruudu põhjal iga 4x4 ruudu kohta) oli positiivses sõltuvuses hajusa valguse läbituleku koefitsiendi (ISF) variatsioonist ja negatiivses sõltuvuses mikrotopograafia variatsioonist. Saadud tulemus näitab seda, et suuremaskaalalise analüüsi puhul oli liigirikkuse seisukohast oluline vaid hajunud valguse variatsioon, väiksemas skaalas aga mida varieeruvam oli mikrotopograafia ning eeldatavalt ka niiskustingimused, seda vähem esines liike ruutmeetril. Meie algse tööhüpoteesi põhjal peaks olema üheks teguriks, mis seletab liigirikkust, inimõju tugevus, mis antud juhul seostub puistu vanusega. See hüpotees ei leidnud kinnitust – erineva tugevusega inimõju ei muutnud liigirikkust oluliselt.

β -diversiteet sõltus positiivselt nii mulla mikrotopograafia variatsioonist, hajunud valguse keskmisest tasemest ja puistu vanusest ning oli negatiivses sõltuvuses ammooniumioonide keskmisest sisaldusest mullas. Maa-aluse ja maapealse biomassi suhe on olulises negatiivses sõltuvuses mulla keskmisest nitraatioonide sisaldusest. Seega, mida suurem oli mulla keskmine nitraatioonide sisaldus, seda suurem oli maapealne biomass.

The relationship between the diversity of forest understory vegetation and biomass and habitat heterogeneity under different conditions of forest management.

Summary

The study of species composition of vegetation in different scales has been classical subject of research in plant ecology over many decades. Current master thesis is focused on description and explaining of local scale variation in species richness, spatial variation in species composition (β -diversity) and biomass allocation in community level. We were interested how these parameters are related to environmental conditions and human intervention. In order to answer these questions, a descriptive field study was performed in Koeru old stand of a herb rich mixed coniferous forest, where vascular plant cover and environmental conditions were studied in three 10x10m sample plots in old forest and in three 10x10m sample plots in recently managed forest.

The species richness was studied in two different scales – the number of species in 4x4 m plots was dependent on variation of the coefficient of penetration of indirect light (ISF) while the average number of species in 1x1 m plots within a 4x4 m plot was positively dependent on ISF and negatively dependent on variation in microtopography. The results demonstrate that on larger scale the species richness is dependent only on variation of indirect light. In smaller scale, however, the species richness is dependent in addition on variation in microtopography. We assumed that species richness in understory vegetation is mainly explained by human impact, characterized by successional age of the stand. This hypothesis was not supported by the results. The species richness was not significantly different in stands with different age. β -diversity was positively dependent on variations of microtopography, the mean ISF, the age of the stand and was negatively dependent on the mean concentrations of ammonium in the soil. The ratio of below-ground and above-ground biomass was negatively dependent on mean concentrations of nitrates in the soil.

Tänuavaldused

Autor soovib südamest tänada oma juhendajaid dr. Mari Moorat ja prof. Martin Zobelit aga ka Kersti Püssat abi eest välitöödel, samuti kõiki Koeru eksperimendis osalenuid, kes otseselt või kaudselt on käesoleva töö valmimisele kaasa aidanud. Samuti soovib autor tänada Tanel Dovnarit, kelle abi ruumiandmete töötlemisel oli asendamatu.

Kasutatud kirjanduse loetelu

- Attiwill,P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63, 247-300.
- Bazzaz,F.A. and Grace,J. 1997. Plant resource allocation. Academic Press.
- Bobiec,A.. 1998. The mosaic diversity of field layer vegetation in the natural and exploited forests of Bialowieza. *Plant Ecology* 13, 175-187.
- Dupre,C. and Ehrlen,J. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90, 796-805.
- Fahrig,L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34, 487-515.
- Graae,B.J., Sunde,P.B, 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23, 720-731.
- Haeussler,S. and Bergeron,Y. 2004. Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 274-288.
- Harrison,S. 1999. Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology* 80, 70-80.
- Kuuluvainen,T. 2002. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fennica* 36, 5-11.
- Liira,J. and Zobel,K. 2000. The species richness-biomass relationship in herbaceous plant communities: what difference does the incorporation of root biomass data make? *Oikos* 91, 109-114.

Lõhmus,E., 2004. Eesti metsakasvukohatüübid. Eesti Loodusfoto, Tartu.

Lundholm,J.T., Larson,D.W., 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography* 26, 715-722.

Mapinfo Professional. [6.5]. 2001. New York, Mapinfo Corporation Limited.

Okland,T., Rydgren,K., Okland, R.H., Storaunet, K.O. and Rolstad,J. 2003. Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management* 177, 17-37.

Qian,H., Klinka,K. and Sivak,B. 1997. Diversity of the understory vascular vegetation in 40 year-old and old-growth forest stands on Vancouver Island, British Columbia. *Journal of Vegetation Science* 8, 773-780.

Ramovs,B.V., Roberts,M.R., 2003. Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. *Ecological Applications* 13, 1682-1700.

Reich,P.B., Bakken,P., Carlson,D., Frelich,L., Friedman,S.K., Grigal,D., 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* 82, 2731-2748.

Richard,M., Bernhardt,T., Bell,G., 2000. Environmental heterogeneity and spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. *Ecography* 23, 231-245.

Scheller,R.M. and Mladenoff,D.J. 2002. Understory species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological Applications* 12, 1329-1343.

Small,C.E., McCarthy,B.C., 2005. Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. *Forest Ecology and Management* 217, 229-243.

StatSoft,I.. STATISTICA for Windows. [6]. 2001. Tulsa, StatSoft Inc.

Tilman,D. and Kareiva,P. 1997. *Spatial ecology*. Princeton University Press.

Van Der Maarel,E. (toim.) 2004. *Vegetation ecology*. Blackwell.

Verheyen,K., Honnay,O., Motzkin,G., Hermy,M., Foster,D.R., 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91, 563-577.

Zobel,M. 1989. Secondary forest succession in Järvelja, southeastern Estonia: changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici* 26, 171-182.

Zobel,M., Kalamees,R., Püssa,K., Roosalu,E., Moora,M., 2006. Soil seed bank and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes. *Forest Ecology and Management* (vastu võetud).

<http://estonica.org>, May, 1, 2006

Lisa 1. 4x4 m proovialade nurgapunktide kõrguste maksimaalsed erinevused noore metsa ja vana metsa proovialade näitel

Noore metsa prooviaala

40	49	75	67
50	50	32	54
59	50	135	95
29	55	135	228

61	31	45	107
79	79	32	43
21	41	54	49
16	48	219	249

23	22	36	46
17	39	98	90
69	29	70	57
94	40	90	89

21	15	62	30
42	40	102	78
36	68	51	77
52	78	61	92

Ruudu nurgapunktide
kõrguste vahe (mm)

- 227 to 278
- 174 to 227
- 121 to 174
- 68 to 121
- 15 to 68

Vana metsa prooviala

123	85	87	30
123	47	57	87
123	115	115	121
65	329	380	27

40	25	18	40
45	48	33	56
10	37	96	96
230	85	172	204

78	78	55	16
74	22	60	47
37	37	43	37
19	62	84	88

40	37	37	29
71	98	51	30
75	58	29	40
50	105	40	53

Ruudu nurgapunktide
kõrguste vahe (mm)

- 306 to 380
- 158 to 232
- 84 to 158
- 10 to 84