

Tartu Ülikool
Bioloogia-geograafiateaduskond
Botaanika ja ökoloogia instituut

Maris Mägi

**Kahe maarjalepa (*Agrimonia*) liigi morfoloogiline
plastilisus looduslikul valgusgradiendil**

Magistritöö

Juhendaja: dots. K. Zobel

Kaitsmisele lubatud:

Juhendaja: /allkiri, kuupäev/

Instituudi juhataja: /allkiri, kuupäev/

Tartu 2006

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	3
2. Materjal ja metoodika	9
2.1 Uuritavad liigid	9
2.2 Kasvukohad.....	13
2.3.Proovide kogumine	13
2.4 Valgustingimuste mõõtmine	13
2.5 Andmeanalüüs.....	14
3. Tulemused.....	15
4. Arutelu	26
Kokkuvõte.....	32
Summary	33
Tänu sõnad	34
Kasutatud kirjandus	35

1. Sissejuhatus

Üheks võtmetunnuseks taimeliikide levikumustrite ja kohaliku arvukuse seletamisel võib olla fenotüübiline plastilisus – organismi geneetiliselt kontrollitud võime muuta oma morfoloogiat ja/või füsioloogiat reaktsioonina erinevatele keskkondadele (Sultan 1987; Schlichting & Pigliucci 1995). Võimet funktsionaalselt fenotüüpi keskkonnale kohandada nimetatakse aktiivseks (ka tõeliseks, ontogeneetiliseks, vastavalt Van Kleunen & Fischer 2005, McConnaughay & Coleman 1999 ja Wright & McConnaughay 2002) plastilisuseks. Aktiivne plastilisus on seotud ontogeneesi ümberkorraldamisega keskkonnasignaalide toimet ja võib tihti omada olulist adaptiivset väärtust. Viimast on aga keeruline adekvaatselt kontrollida (Van Kleunen & Fischer 2005), seetõttu eeldatakse tihti, et aktiivsel plastilisusel, kui see esineb, on kohasust parandav toime ja kasutatakse seetõttu sünonüümina terminit “adaptiivne plastilisus” (Sultan 1995). Aktiivne plastilisus eristub ressursivaeste ja muude mitteoptimaalsete keskkondade vältimatutest efektidest fenotüübilisele väljendusele – passiivsest ehk paratamatust plastilisusest (vastavalt Wright & McConnaughay 2002 ja Sultan 1995). Kuna funktsionaalselt adaptiivne plastilisus soodustab keskkonnatolerantsi, võivad erinevused liikide vahel soodustada erinevusi ökoloogilises amplituudis, vastupidavust uutes keskkondades ja evolutsioonilist eristumist (Sultan 1995, 2000; Griffith & Sultan 2005). Takson, mis sisaldab adaptiivselt plastilisi genotüüpe võib asustada laiema keskkonnatingimuste gradiendi (Futuyma & Moreno 1988; Van Hinsberg & Van Tiendren 1997; Tucić *et al.* 1998; Sultan 2000, 2003; Brock *et al.* 2005) või tulla toime suuremate keskkonnamuutustega (Futuyma & Moreno 1988; Van Tiendren 1997; Sultan 2000).

Kuigi liikide plastilisusele on suhteliselt palju tähelepanu pööratud, on suhteliselt vähe teada, kuidas funktsionaalselt oluliste tunnuste plastilisus varieerub liikide vahel ja kuidas sellised erinevused võivad mõjutada taksonite ökoloogilist levikut. Mõnedes hiljutistes uurimustes on kitsa ja laia elupaiga spetsiifilisuse/ökoloogilise amplituudiga seotud liikide füsioloogilisi reaktsioone võrreldud (Futuyma & Moreno 1988; Dale & Causton 1992; Van Tiendren 1997; Sultan 2000, 2001; Griffith & Sultan 2005; Saldaña *et al.* 2005). Neis uurimustes on leitud, et kitsalt spetsialiseerunud liikidel võib olla ühetaolisem fenotüüp, samas laia ökoloogilise amplituudiga liigid on plastilisemad.

Kõigist taime elutegevust mõjutavatest faktoritest on fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (edaspidi PAR- *photosynthetically active radiation*) tõenäoliselt ruumiliselt ja ajaliselt kõige heterogeensem (Steinger *et al.* 2003). Looduslikes kooslustes võivad nii kiirguse hulk kui selle spektraalne koostis (punase ja kaugpunase valguse suhe; edaspidi R:FR- *red:far-red*) varieeruda väga laias ulatuses (Van Hinsberg 1997; Griffith & Sultan 2005). Päevavalgus sisaldab umbkaudu võrdsetes proportsioonides punast ja kaugpunast valgust (R: FR $\approx$ 1.2; sõltub vähesel määral ilmastikutingimustest ja aastaajast). Taimkattes R:FR väheneb (tavaliselt on taimekoosluse all see suhe 0.5-0.7; Smith 1982) tänu fotosünteesiliste pigmentide (klorofüll) valikulisele punase valguse neelamisele, mis põhjustab kaugpunase valguse suuremat osakaalu taime lehtedelt peegeldunud/hajunud kiirguses (Smith 1982, 2000; Ballaré *et al.* 1990; Botto & Smith 2002).

Valgustingimuste hindamiseks ja neile reageerimiseks on taimedel vähemalt kahte tüüpi fotoretseptoreid: fütokroomid, mis tajuvad punast ja kaugpunast valgust ja sinise või UV-A fotoretseptorid (Schmitt & Wulff 1993; Ballaré 1999; Schmitt *et al.* 1999). Erinevad fotoretseptorid toimivad taime arengu reguleerimisel nii iseseisvalt kui teistega kooskõlas (Smith 2000). Valguse kvaliteedi, kvantiteedi ja suuna tajumine võimaldab taimedel optimeerida nii idanemise ajastamist kui järgnevat kasvu ja arengut (Franklin & Whitelam 2005). Tihedates kooslustes on lehtedelt hajunud/peegeldunud kaugpunane kiirgus unikaalne ja ühemõtteline signaal naabrite lähedusest (Ballaré *et al.* 1990; Casal & Smith 1989; Schmitt & Wulff 1993) ja seega koosluse tihedusest (Gilbert *et al.* 1995). Fütokroomide abil tunnetavad taimed naabrite lähedusest põhjustatud kaugpunase valguse osakaalu suurenemist isegi siis, kui naabrid on veel piisavalt kaugel, põhjustamaks olulist PAR-i kättesaadavuse vähenemist (Ballaré *et al.* 1990; Ballaré 1999).

Arvatakse, et muudatused R:FR on olulisem potentsiaalselt konkureerivate naabrite läheduse indikaator kui kooslusest läbitunginud koguvalguse hulga samaaegne vähenemine (Ballaré 1999; Smith 2000). Mõnedes töödes on arvatud, et taimed tajuvad madalat PAR-i ainult kui limiteeritud ressursi, mitte signaali, mis annab organismile informatsiooni keskkonnast (viited artiklis Dorn *et al.* 2000). Vähenenud valguse kättesaadavus põhjustab fotosünteesi kiiruse ja tihti ka kasvu vähenemist ehkki füsioloogiline kohanemine või aktiivne morfoloogiline plastilisus võivad vähendada limiteeritud ressursi mõju (Sultan & Bazzaz 1993). Samas on viiteid, et mõned liigid võivad vähenenud PAR-i tajuda kui plastilisuse signaali (Dorn *et al.* 2000; Sultan 2003). On ka leitud, et taime morfoloogilised

tunnused (morfogenees) sõltuvad peamiselt valguse kvaliteedist ja biomassi produktsiooni parameetrid on suuresti mõjutatud valguse hulgast (Van Hinsberg ja Van Tiendren 1997; Stuefer & Huber 1998). Üldiselt on madalal R:FR sarnane mõju kui vähenenud PAR-il ja nende kombinatsioonil on suurem mõju kui kummalgi faktoril eraldi (Smith 1982; Li *et al.* 2001).

See, kuidas PAR-i hulk ja R:FR omavahel korreleeruvad, sõltub suures osas koosluse koosseisust, tihedusest ja varju tekitajatest. Tugeva taimkatte varjuga kohas nagu tiheda metsa all võivad PAR ja R:FR olla tugevas korrelatsioonis, samas hõredas koosluses (madalad lehepinnaindeksi väärtused) ning näiteks kivide, puutüvede ja ehitiste läheduses ei kaasne alati PAR-i vähenemisega muudatused valguse spektraalses kvaliteedis (Ballaré 1999; Griffith & Sultan 2005).

Taime kogureaktsioon varjule sõltub ühelt poolt valguse kvaliteedist ja hulgast, teisalt taime kasvust, morfogeneesist ja ontogeneetilisest arengust (Pigliucci 1996; Stuefer & Huber 1998). Valguses ja varjus kasvanud isendite erinevused avalduvad põhiliselt fotosünteesiva pinna suuruses, harunemissageduses, varre pikkuses ja taimeorganite biomassi allokatsioonimustrites (Corré 1983; Schmitt & Wulff 1993; Ballaré *et al.* 1997). Taimed võivad valgustingimuste muutumisele reageerida ka muutustega biomassi allokatsioonis paljunemisse, paljunemissüsteemis, järglaskonna suuruses ja kvaliteedis (Sultan 2003), seemnete levimises ja fenoloogias (näiteks õitsemise ja idanemise ajastamine, õitsemise kestus; Smith 2000; Brainard *et al.* 2005). Samuti võivad taimed muuta mitte ainult enda, vaid ka oma järglaskonna fenotüüpi. Seda näiteks seemnekesta ja viljakudede struktuuri või biokeemiat muutes (Sultan 2000). See, millised tunnused varjule reageerivad, võib olla liigispetsiifiline, sõltudes taime kasvuvormist ja elukäigutunnustest (Li *et al.* 2001).

Varre pikenemine võib suurendada kohasust konkurentsitingimustes, parandades valguse kinnipüüdmist. Varte pikenedes suureneb süsiniku allokatsioon vartesse. Selle tulemusel väheneb suhteline allokatsioon lehtedesse, mis mõjutab kogu taime fotosünteesi (Morgan & Smith 1979). Süsiniku kulutused vartesse korvatakse tihedas koosluses, kuna pikenenud taimed saavutavad tihti suurusjärharias dominantse positsiooni ja neil on suurem elu jooksul kinnipüütud valguse hulk kui lühematel taimedel (Smith 1982; Schmitt & Wulff 1993; Dudley ja Schmitt 1996a; Weinig 2000a). Pikenemine on kahjulik, kui taimed ei suuda ümbritsevast taimkattest kõrgemaks kasvada, kuna nende lehed jäävad ikka

varjutatuks (Weinig 2000a). Sellistes tingimustes on valguse-kvaliteedi signaalid ebausaldusväärsed. Kuigi vähenenud R:FR on seotud naabertaimede olemasoluga, puudub positiivne korrelatsioon pikenemise ja kohasuse vahel ja valiku all on vähenenud plastilisus (Morgan & Smith 1979; Dudley & Schmitt 1996b; Weinig 2000a,b). Madalas, avatud taimkattes (valguskonkurentsi puudumisel) kasvavatele taimedele võib ressursside paigutamine kõrguskasvu lehtede või juurte arvelt vähendada kasvu ja paljunemist (Weinig 2000a) ja pikenenud vartel võib olla suurem mehhaaniliste vigastuste risk (Casal & Smith 1989; Schmitt & Wulff 1993).

Lisaks vartele võivad paljude liikide isendid tihedas taimkattes pikendada ka õisikuid (Young & Schmitt 1995). Tuultolmlevatel liikidel võivad õisiku pikkusest tulenevad muudatused õite kõrguses suurendada kohasust, vähendades vegetatiivsete organite takistusi õietolmu levimisel ja vastuvõtmisel (Young & Schmitt 1995). Suurem seemnete vabanemise kõrgus suurendab tuullevivatel seemnetel levimiskaugust, parandades nende koloniseerimispotentsiaali (Nathan *et al.* 2002). Putuktolmeldatavatel taimedel võib õisiku kõrgus mõjutada tolmeldajate külastuste sagedust, õietolmu ülekandmise tõenäosust ja sellest tulenevaid ristumismustreid (Waddington 1979).

Varjulistes kasvukohtades nagu puistute all, kus rohttaimede tihedus on tavaliselt madal ja varre pikenemine ei too kaasa parematesse valgustingimustesse jõudmist, on kasulik suurendada hoopis lehtede pindala ja lehtede eripinda (lehtede pindala ja lehtede massi suhe; Tucić *et al.* 1998). Suurema eripinnaga lehed toodavad vähem fotosünteesiaparaate pinnaühiku kohta ja seega kasutavad madala intensiivsusega hajuskiirgust palju efektiivsemalt (Niinemets 2001) ning neil on vee ja toitainete stressi puudumise korral suurem suhteline kasvukiirus (Lambers & Poorter 1992; Wright & Westoby 1999). Suuri kiirgusi kasutavad efektiivsemalt väiksema eripinnaga lehed ning need on vee ja toitainete defitsiidile taluvamad tänu paksemale kutiikulale ja väiksemale lehtede vaheldumise kiirusele (Wright & Westoby 1999, 2001). Lehtede eripind võib olla üks olulisemaid tunnuseid, mis võimaldab liikide kasvukiirusel säilida ka madalatel kiirgustasemetel (Poorter 1999) ja lehtede eripinna plastilisus võib olla seotud ökoloogilise amplituudi laiusega PAR-i kättesaadavuse suhtes. Mitmetes uurimustes on leitud, et lehtede eripind korreleerub mitmete taimede tunnustega. Lehtede eripind on positiivses korrelatsioonis lehtede suhtelise kasvukiiruse, lehtede vaheldumise kiiruse, lehestiku toitainete sisalduse ja fotosünteesilise võimsusega (Garnier *et al.* 1997; Poorter & Evans 1998; Wright &

Westoby 2001). Seega arvatakse, et lehtede eripind peegeldab paljusid olulisi taimede elukäigutunnuseid (Westoby 1998; Grubb 2002) ja võib oluliselt mõjutada taimede levikumustreid (Wright & Westoby 1999).

Liigid erinevad oma reaktsiooninormide poolest varjutamisele (Botto & Smith 2002; Sultan 2003). Avatud kasvukohtade liigid ilmutavad rohkem varju vältimise reaktsioone R:FR-le kui metsakasvukohtade liigid (Van Tiendren & Van Hinsberg 1996), kuna avatud koosluses on vähenenud R:FR usaldusväärne signaal naabrite lähedusest (Morgan & Smith 1979). Mitmed liigid võivad erinevates keskkonnatingimustes jääda ka praktiliselt muutumatuteks (De Kroon & Hutchings 1995).

Tõendeid on leitud ka selle kohta, et erinevaid (erineva tugevuse või suunaga) plastilisi reaktsioone võivad ilmutada ühe liigi avatud ja varjutatud kasvukohtade populatsioonide isendid (Morgan & Smith 1979; Corré 1983; Van Tiendren ja Van Hinsberg 1996; Donohue *et al.* 2000; Maloof *et al.* 2000; Alokam *et al.* 2002; Sultan 2003; Kurepin *et al.* 2005), mis võib viia erinevate kasvukohtade populatsioonide evolutsioonilise eristumiseni (Donohue *et al.* 2000). Plastilisus on arvatavasti soodustatud varieeruvamates keskkondades (Van Tiendren 1991) ning on leitud tõendeid, et heterogeensemates keskkondades kasvavad liigid ja populatsioonid on plastilisemad (Donohue *et al.* 2000; Gianoli 2004).

Ka morfoloogilise reaktsiooni puudumine keskkonnatingimuste muutumisele ei ole veel tõend taime olematust plastilisusest. Taimede sarnane morfoloogia võib olla erinevate ontogeneesitrajektooride tulemus (Pigiliucci *et al.* 1995), kuna taimed võivad muuta biomassi allokatsioonimustreid, et parandada limiteeritud ressursi omastamist (Wright & McConnaughay 2002). Plastilisus võib väljenduda ka kasvuvormis (De Kroon & Hutchings 1995; Van Hinsberg 1997). Klonaalse taime hierarhiline modulaarne ülesehitus muudab reaktsioonimustri keerulisemaks, kuna lehed, rametid või muud moodulid võivad valguskliima muutustele erinevalt reageerida, omades erinevaid plastilisusi (Stuefer & Huber 1998).

Hüpoteesile, et plastilisus R:FR suhtes on adaptiivne, võimaldades taimedel arendada kogetavale konkurentsi tasemele vastava fenotüübi, on leidnud kinnitust mitmed eksperimendid (Schmitt *et al.* 1995; Dudley & Schmitt 1996a; Weinig 2000a,b). Ideaalne genotüüp suudaks toota optimaalse fenotüübi kõigis keskkonnatingimustes, mis looduses

ette võivad tulla. Kuid tugevalt stenotoopsete genotüüpide olemasolu näitab, et plastilised eurütoopsed genotüübid ei pruugi alati olla kohasemad. Nagu iga tunnuse puhul, on fenotüübilise plastilisuse adaptiivse evolutsiooni eeldusteks geneetiline varieeruvus ja valik sellele. Uuringud on näidanud, et isegi nende olemasolul võib adaptiivse plastilisuse evolutsioon olla piiratud plastilisuse hinna ja anatoomilis-füsioloogiliste piirangute tõttu (Van Tiendren 1991, 1997; DeWitt *et al.* 1998; Van Kleunen & Fischer 2005).

Kuigi taimede reaktsioone PAR-i kättesadavusele on hästi uuritud, on siiski suhteliselt vähe uurimusi, mis võrdlevad omavahel lähedaste liikide võimet kohaneda erinevate kiirgustasemetega läbi aktiivsete plastiliste reaktsioonide. Et uurida ökoloogiliselt olulisi plastilisuse mustreid, tuleb võrrelda lähisuguluses olevaid taksoneid, millel on erinev levik, kuid puuduvad segadust tekitavad erinevused fülogeneesis või elukäigu tunnustes (nn. fülogeneetiliste kontrastide meetod; Marshall *et al.* 1986). Muuhulgas võivad taolised võrdlevad tööd anda võtme mõistmaks seda, miks sarnase fenotüübi ja nõudlustega liikidel on kontrastne levikumuster ja ökoloogiline edukus.

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida, kas kahe *Agrimonia* liigi vahel esineb erinevusi plastilisuses valgustingimustele. *A. eupatoria* L. (harilik maarjalepp) ja *A. pilosa* Ledeb. (karvane maarjalepp) on *Rosaceae* (roosõieliste) sugukonda kuuluvad mitmeaastased rohttaimed. *A. eupatoria* on Eestis levinud liik, *A. pilosa* kasvab vaid Kesk- ja Lõuna-Eestis ja sealgi kohati. Samuti on tõendeid, et *A. pilosa* arvukus ja levik Eestis on vähenenud (Kukk & Kull 2005). *A. pilosa* kuulub Eestis Looduskaitseaduse alusel kaitstavate liikide (III kaitsekategooria) ja Loodusdirektiivi II ja IV lisa liikide hulka. Viited kirjanduses lubavad oletada, et *A. pilosa* arvukuse vähenemine on seotud kasvukohtade võsastumisega (Leht 2002).

Täpsemalt on käesolevas töös uuritud: (1) kuidas mõjutavad valgustingimused *A. eupatoria* ja *A. pilosa* morfoloogiat, (2) kas ja kuidas erinevate morfoloogiliste tunnuste aktiivse plastilisuse mustrid looduslikul valgusgradiendil erinevad *Agrimonia* liikide vahel ja (3) kas liikidevahelised erinevused plastilisuses valgustingimuste suhtes võivad seletada nende erinevat arvukust või ohustatust. Lisaks on püütud leida *A. pilosa* sobivaimaid kaitsekorraldusmeetmeid, võttes arvesse liigi fenotüübilist varieerumist looduslikul valgusgradiendil. Kuna liikide kaitse on eelkõige kasvukohtade kaitse, siis võib informatsioonil *A. pilosa* valgusökoloogiast olla oluline roll kaitse korraldamisel.

2. Materjal ja metoodika

2.1 Uuritavad liigid

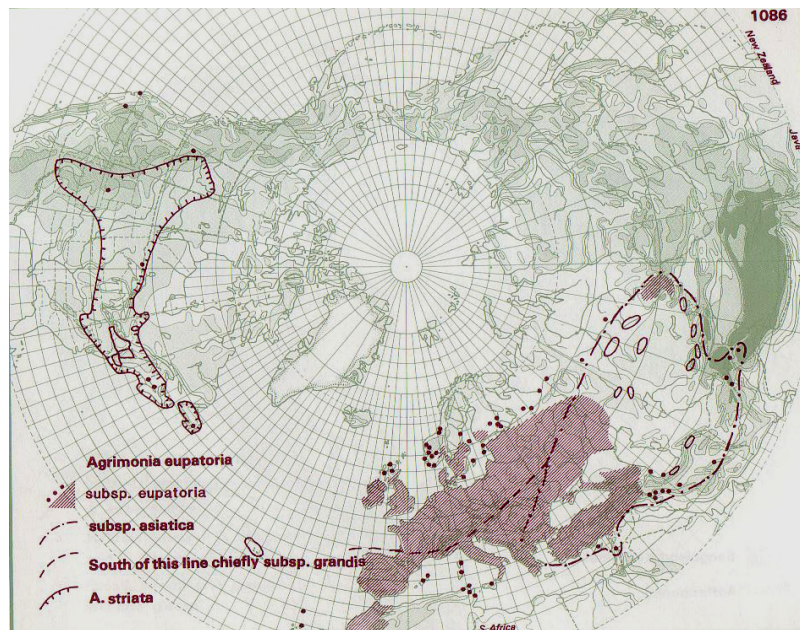
A. eupatoria ja *A. pilosa* on püstise, 25 cm kuni 1.2 m kõrge ja vähe haruneva varrega. *A. eupatoria* vars ja leherootsud on võrdlemisi tihedalt kaetud pikkade karvakestega, *A. pilosa* omad hõredamalt. Lehed on sulgjad ja koosnevad 5-9 suuremast ja viimastega vahelduvatest väiksematest liitlehekestest. Risoom on lüheldane, jäme, lihtne või harunev. Õitsevad juunist augustini. Õisik on kuni 30 cm pikkune kobar, mis liigil *A. eupatoria* on ülemises osas tihedam, *A. pilosa* õisik on ka tipuosas suhteliselt hõre. Viljumisel käänduvad *A. eupatoria* õied allapoole, *A. pilosa* õied hoiavad püsti (Eichwald *et al.* 1956). Õied on dihhogaamsed, kroonlehed hakkavad juba õitsemise teisel päeval närbuma ja kolmandal või neljandal päeval varisevad. Õisi tolmeldavad kahetiivalised. Õites ei ole nektarit ja seetõttu külastavad neid vaid üksikud putukad (Lagerberg 1957 *cit* Kemppainen *et al.* 1993). Isetolmlemine on arvatavasti levinud. Viljade ülemine osa on kaetud haakjate harjaskarvadega (Eichwald *et al.* 1956). Valminud viljad vabanevad kergesti ja pudenevad emataime lähedusse. Levikubioloogialt on liigid epizoohood. Erinevate liikide adhesiivsete seemnete levimist uurinud Kiviniemi (1996) on leidnud, et *A. eupatoria* seemnetel on hea haakuvus, mis võimaldab neil levida pikki vahemaid.

A. eupatoria levikutsenter on Vahemere piirkonnas (Luciani *et al.* 1984). Liik on tavaline kogu Euroopas ja piirnevates Aasia ja Põhja- Aafrika piirkondades. Liik on introductseeritud Põhja- Ameerikasse ja Lõuna- Aafrikasse, Jaava saartele ja Uus- Meremaale (Hultén & Fries 1986; joonis 1). Eestis on *A. eupatoria* levinud üle kogu territooriumi (Kukk & Kull 2005; joonis 2).

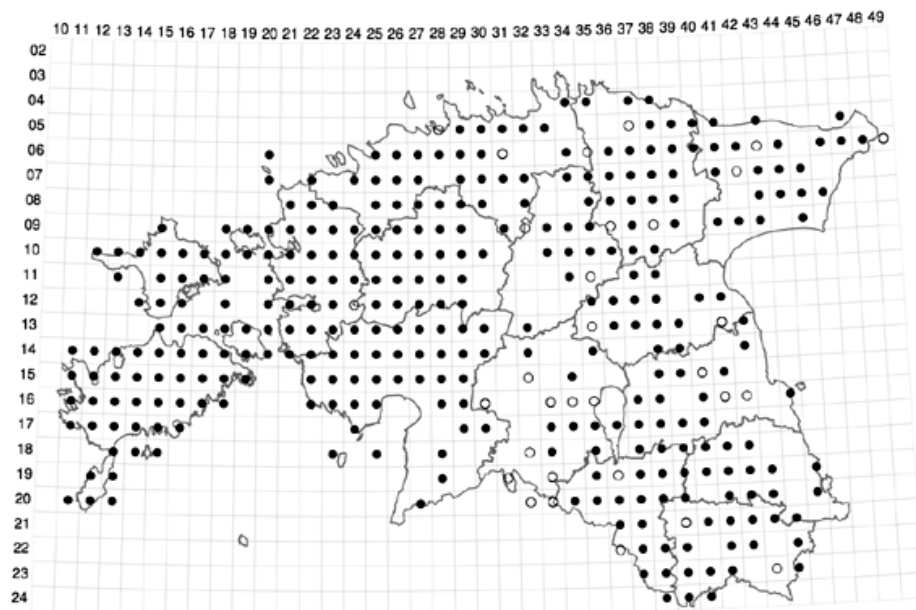
A. pilosa on kontinentaalse Euraasia taimeliik levikutsentriga Kesk-Aasias (Luciani *et al.* 1984). Levinud on ta Ida-Euroopast Ida-Aasiani, ulatudes Edela-Poolast, Kesk-Rumeeniast ja Lõuna-Soomest Hiina ja Jaapanini (Hultén & Fries 1986; joonis 3). Lätis ja Leedus on ta üsna tavaline, Soomes kuulub *A. pilosa* eriti ohustatud liikide hulka (Soomes Keskkonna-ministeerium). Lääne-Euroopas *A. pilosa* ei kasva. Eestis jõuab ta oma levila loodepiirile (Kukk 1999; Leht 2002). Meil leidub seda liiki vaid Kesk- ja Lõuna-Eestis, saartel ja Põhja- (Loode-) Eestis teda pole (Kukk & Kull 2005; joonis 4).

A. pilosa kasvab enam-vähem avatud kohtades, mis ei ole eriti kuivad. Sobilikud on parasniisked või veidi märjemad metsaservad ja niidud, kraavikaldad, hõreda võsaga jõeääred (Leht 2002). *A. eupatoria* kasvukohad on hõredamates metsades, metsa-, põllu ja teedeservades, niitudel ja puisniitudel (Kukk 1999). *A. eupatoria* võib kasvada ka kuivemates kasvukohtades (Eichwald *et al.* 1956). Avatud kasvukohtades kasvavad taimed suuremaks ja esinevad rohkelt õitsevate mätastena, varjuliste kasvukohtade taimed kasvavad üksikult või väikeste rühmadena. Tihedalt võsastunud paikadest *A. pilosa* kaob (Kemppainen *et al.* 1993; Leht 2002).

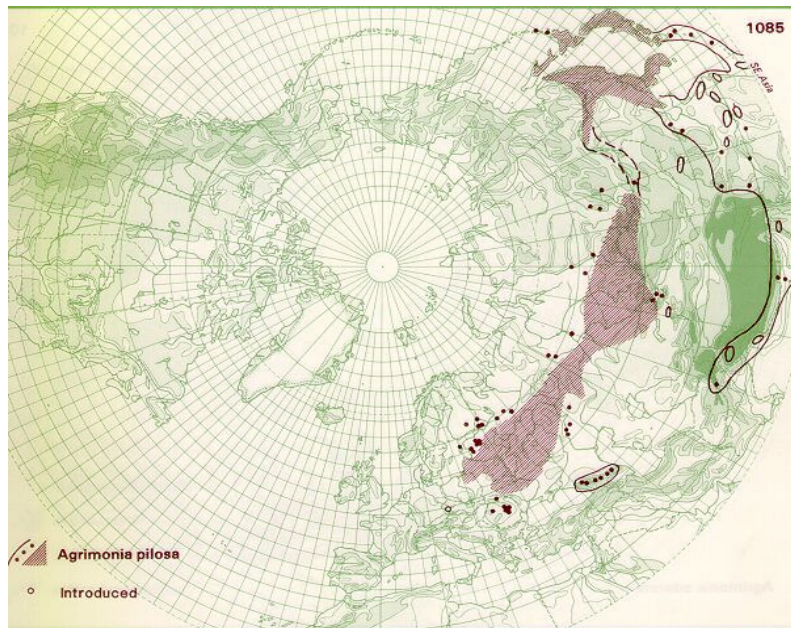
Peamised nende liikide vahelised eristamistunnused on liitlehekesed: *A. pilosa* liitlehekese alumine kolmandik on terve servaga ja pikalt ahenev, *A. eupatoria* liitleheke on aga kogu ulatuses sakiline ja ümara alusega. Samuti on *A. eupatoria* õisik tipuosas tihe, *A. pilosa* õisik on kogupikkuses hõre. Erinevalt *A. eupatoria* alumistest varrelehtedest ei ole *A. pilosa* alumised varrelehed õitsemise ajaks kuivanud (Leht 2002).



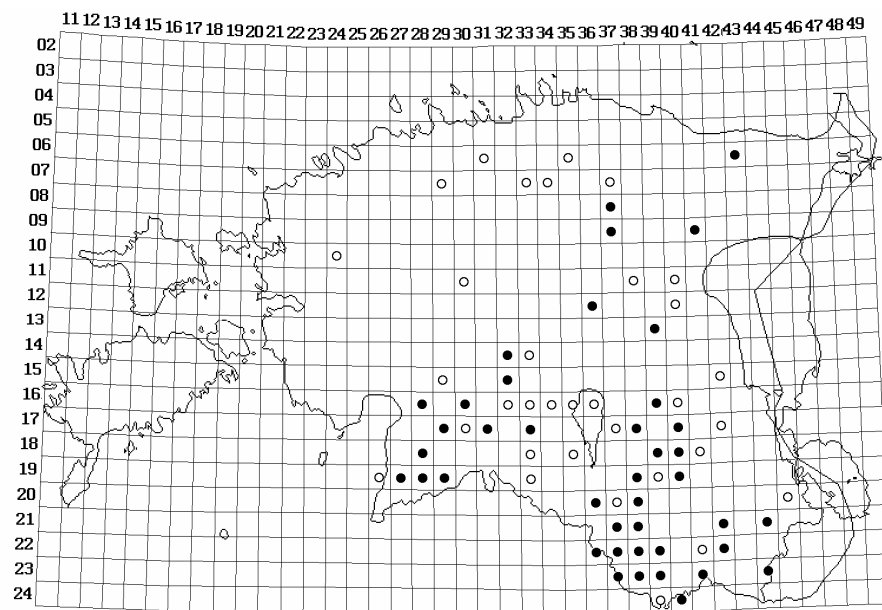
Joonis 1. *Agrimonia eupatoria* levik maailmas (Hultén & Fries 1986).



Joonis 2. *Agrimonia eupatoria* levik Eestis (Kukk & Kull 2005). Seest tühjad ringid tähistavad leide aastatest 1921-1971, mustad ringid hilisemaid leide.



Joonis 3. *Agrimonia pilosa* levik maailmas (Hultén & Fries 1986).



Joonis 4. *Agrimonia pilosa* levik Eestis (Kukk & Kull 2005). Seest tühjad ringid tähistavad leide aastatest 1921-1971, mustad ringid hilisemaid leide.

2.2 Kasvukohad

Uuritud populatsioonid paiknesid Lõuna- ja Ida Eestis. *A. eupatoria* taimi kogusin neljast erinevast populatsioonist – Saunametsast (Pärnumaa), Elvast (Tartumaa), Vellaverest (Tartumaa) ja Käärikut (Valgamaa), *A. pilosa* taimi viiest – Saunametsast, Vapramäe kolmest erinevast kasvukohast (Tartumaa) ja Käärikut. Edaspidi on populatsioonid tähistatud nende asukohtade nime järgi, Kääriku ja Saunametsa populatsioonid (kust on kogutud mõlema liigi isendeid) on tähistatud vastavalt *A. eupatoria* puhul numbriga 1 ja *A. pilosa* puhul numbriga 2. Vapramäel asuvad kolm *A. pilosa* populatsiooni on tähistatud numbritega 1-3.

2.3. Proovide kogumine

Välitööd viisin läbi 2002. ja 2005. aasta suvel: augustis, septembris. Mõõtmiste sooritamise ajal olid valdav osa taimedest generatiivses faasis, enamustel olid arenenud viljad. Taimi valisin populatsiooni piires võimalikult erinevatest valgustingimustest.

Igast populatsioonist kogusin 15 taime maapealsed osad. Igal taimel mõõtsin varre ja õisiku pikkuse, lehtede arvu ja lisaharude arvu. Lehtede pindala mõõtmiseks kasutasin skännerit (ScanJet 5p) ja programme Adobe Photoshop 6.0 ja Pindala 1.0 (I. Kalamees 1994). Seejärel kuivatasin taimi kuivatuskapis 48 h 72°C juures ja kaalusin. Kaalumise täpsus oli 0.001 g. Mõõtmistulemuste põhjal arvutasin taime kogu maapealse biomassi ja lehtede eripinna.

2.4 Valgustingimuste mõõtmine

Rohustu valguse läbilaskvust mõõtsin (enne muude mõõtmiste sooritamist, et taimkate oleks tallamata) iga taime jaoks lineaarse 100 cm * 1 cm valgustundliku pinnaga valgusmõõtjaga Licor LI-250, mida hoidsin horisontaalselt ida-lääne suunas. Määrasin 15 sekundi jooksul keskmise PAR-i hulga kahel kõrgusel – rohestu kohal ja maapinnal (valgustundlik pind 5 cm kõrgusel). Rohustu PAR-i läbilaskvus ehk valguse läbitulek

rohurinde võrast on hinnatud valgushulk rohustu all-valgushulk rohustu kohal suhtega. Edaspidises andmetöötles on see suhe logaritmitud.

Valgustingimuste määramiseks rohustu kohal tegin iga taime juurdumiskohal poolsfäärilise foto (enne seda painutasin ümbritseva rohustu vastu maapinda), milleks kasutasin kalasilm-objektiiviga Fisheye Converter FC E8 varustatud digitaalset fotoaparaati Nikon Coolpix 4500. Fotoaparaadi asetasin horisontaalseks seatud statii vile (objektiivi pinna kõrgus maapinnast ca 25 cm). Skaneeritud fotode põhjal leidsin SCANOPY tarkvara (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada) abil otsese ja hajusa kiirguse läbituleku puuvõrast. Valguse läbituleku puuvõrast ehk PAR-i kättesaadavuse rohustu kohal, mis iseloomustab puurindest läbituleva valguse hulka, arvutasin taimeni jõudva otsese valguskiirguse ja hajusa valguskiirguse aritmeetiline keskmisena.

2.5 Andmeanalüüs

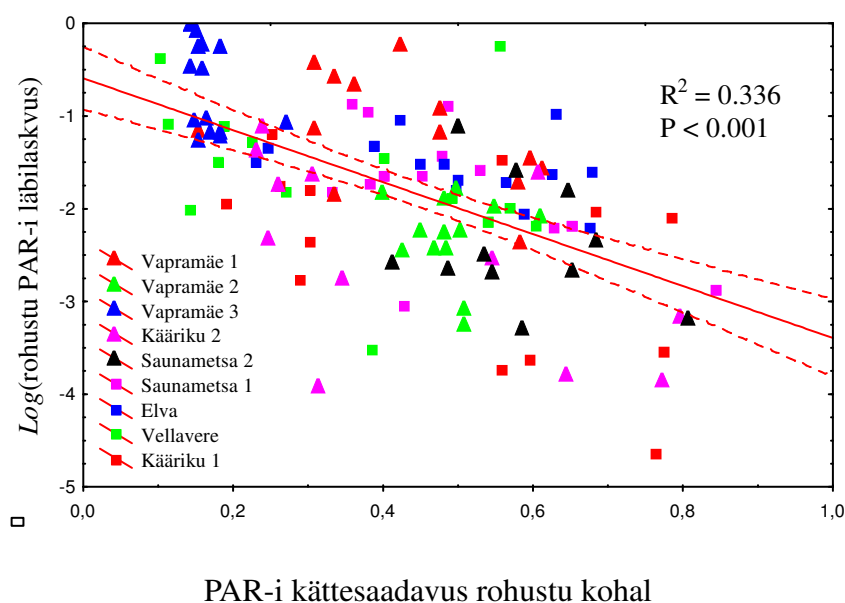
Selleks, et uurida taimede aktiivseid plastilisi reaktsioone, oli vajalik kõrvaldada taimede suuruse (biomassi) mõju tunnuste väärtusele. Enamik mõõdetud morfoloogilistest tunnustest sõltub tugevalt taime üldisest suurusest, samas näitavad muutused taime kogumassis enamasti passiivseid, mitte aktiivseid plastilisi reaktsioone. Seega algas andmeanalüüs biomassi allomeetrilise mõju kõrvaldamisega. Selleks kasutasin regressioonanalüüsi logaritmitud taime tunnuste ja logaritmitud biomassi vahel. Edaspidises andmeanalüüsis kasutasin tunnuste jääkväärtusi.

Selleks, et leida *A. eupatoria* ja *A. pilosa* tunnuste plastilisus valgustingimuste suhtes, kasutasin regressioonanalüüsi. Sõltuvateks muutujateks olid varre pikkuse, õisiku pikkuse, lehtede pindala, lehtede eripinna, lehtede arvu ja lisaharude arvu jääkväärtused. Sõltumatud muutujad olid vastavalt PAR-i kättesaadavus rohustu kohal ja rohustu PAR-i läbilaskvus (logaritmitud). Regressioonanalüüsi viisin läbi mõlema liigi puhul eraldi.

Andmeanalüüsil kasutasin Statistica 6.0 (StatSoft Inc., USA) programmi. Olulisuse nivoo kõigis analüüsides oli 0.05.

3. Tulemused

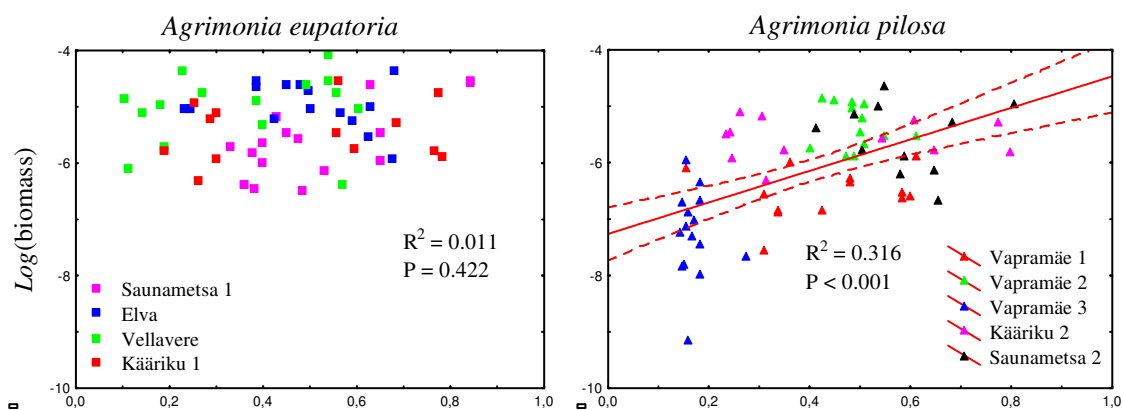
Esialgsel andmeanalüüsil selgus, et PAR-i kättesaadavuse rohustu kohal ja rohustu PAR-i läbilaskvuse vahel esineb oluline regressioon (joonis 5). Maksimaalsete PAR-i kättesaadavuse rohustu kohal väärtuste korral oli rohustu PAR-i läbilaskvus väga väike, mis näitab, et suuremate rohustuni jõudvate kiirgushulkade korral oli rohustu alati tihe.



Joonis 5. Rohustu PAR-i läbilaskvuse sõltuvus PAR-i kättesaadavusest rohustu kohal. Joonisel on toodud R^2 - ja P -väärtused, regressioonisirge ja 95% usalduspiirid.

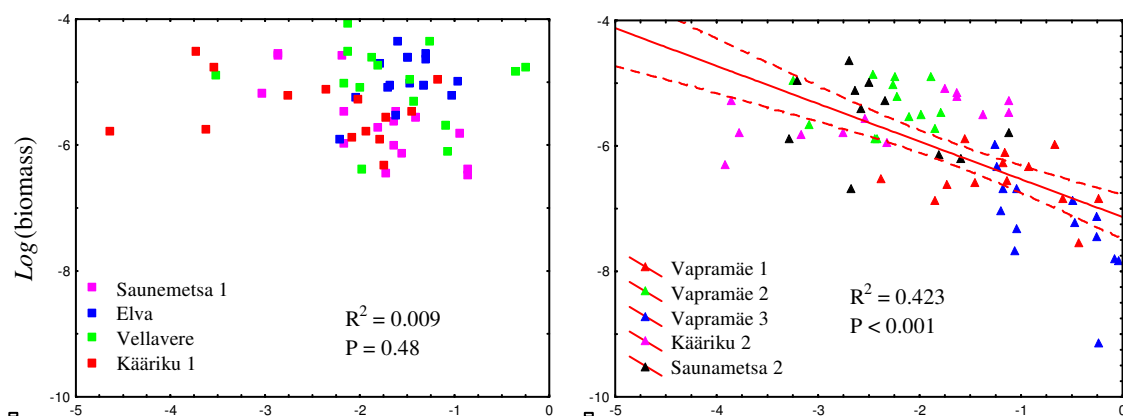
A. eupatoria maaepalne biomass valgustingimustest ei sõltunud. *A. pilosa* maaepalne biomass oli aga statistiliselt olulises sõltuvuses nii PAR-i kättesaadavusest rohustu kohal (joonis 6A) kui rohustu PAR-i läbilaskvusest (joonis 6B).

(A)



PAR-i kättesaadavus rohustu kohal

(B)



$\text{Log}(\text{rohustu PAR-i läbilaskvus})$

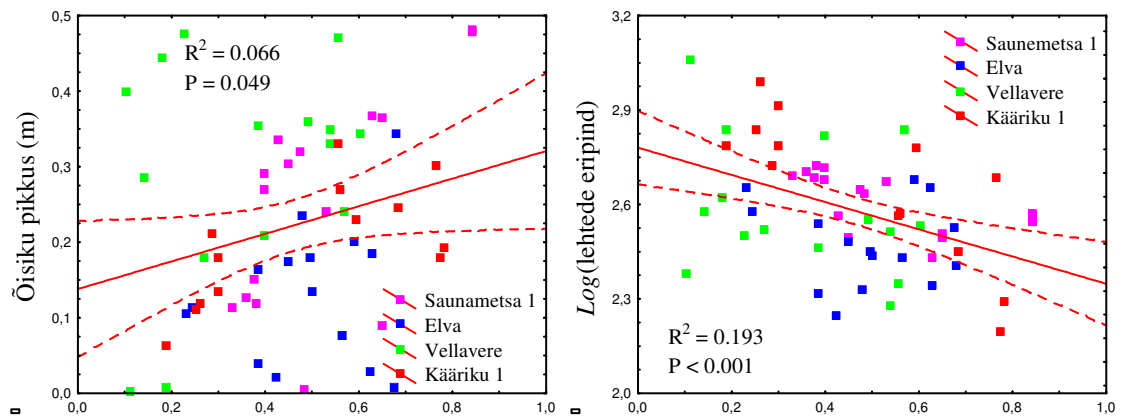
Joonis 6. *A. eupatoria* ja *A. pilosa* maaepäalse biomassi sõltuvus valgustingimustest: (A) PAR-i kättesaadavusest rohustu kohal ja (B) rohustu PAR-i läbilaskvusest. Joonistel on toodud R^2 - ja P -väärtused. Statistiliselt olulise seose esinemise korral on toodud regressioonisirge ja 95% usalduspiirid.

PAR-i kättesaadavus rohustu kohal ja rohustu PAR-i läbilaskvus mõjutasid nii *A. eupatoria* kui *A. pilosa* mitmeid morfoloogilisi tunnuseid. PAR-i kättesaadavus rohustu kohal mõjutas *A. eupatoria* õisiku pikkust ja lehtede eripinda (tabel 1, joonis 7), rohustu PAR-i läbilaskvus varre pikkust (tabel 1, joonis 8). Liigil *A. pilosa* reageerisid PAR-i kättesaadavusele rohustu kohal varre pikkus, õisiku pikkus, lehtede pindala, lehtede eripind ja lehtede arv (tabel 1, joonis 9). Rohustu PAR-i läbilaskvus mõjutas *A. pilosa* varre

pikkust, õisiku pikkust, lehtede pindala, lehtede eripinda ja lehtede arvu (tabel 1, joonis 10).

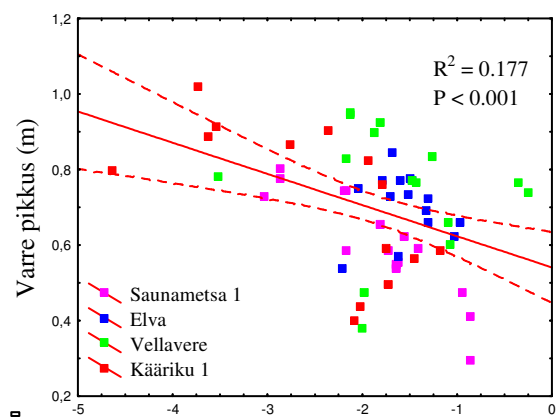
Tabel 1. *Agrimonia eupatoria* ja *Agrimonia pilosa* morfoloogiliste tunnuste sõltuvus PAR-i kättesaadavusest rohestu kohal ja rohestu PAR-i läbilaskvusest. Tabelis on toodud R^2 - ja P -väärtused. Statistiliselt olulised seosed on märgitud rasvases kirjas.

Tunnus	<i>Agrimonia eupatoria</i>		<i>Agrimonia pilosa</i>	
	PAR-i kättesaadavus rohestu kohal	Log (rohestu PAR-i läbilaskvus)	PAR-i kättesaadavus rohestu kohal	Log (rohestu PAR-i läbilaskvus)
Varre pikkus	$R^2 = 0.002$ $P = 0.734$	$R^2 = 0.177$ $P < 0.001$	$R^2 = 0.295$ $P < 0.001$	$R^2 = 0.472$ $P < 0.001$
Õisiku pikkus	$R^2 = 0.066$ $P = 0.049$	$R^2 = 0.055$ $P = 0.072$	$R^2 = 0.122$ $P = 0.011$	$R^2 = 0.352$ $P < 0.001$
Lehtede pindala	$R^2 = 0.006$ $P = 0.55$	$R^2 = 0.005$ $P = 0.588$	$R^2 = 0.093$ $P = 0.014$	$R^2 = 0.208$ $P < 0.001$
Log (lehtede eripind)	$R^2 = 0.193$ $P < 0.001$	$R^2 < 0.001$ $P = 0.989$	$R^2 = 0.113$ $P = 0.007$	$R^2 = 0.1$ $P = 0.012$
Log (lehtede arv)	$R^2 < 0.001$ $P = 0.86$	$R^2 < 0.001$ $P = 0.881$	$R^2 = 0.241$ $P < 0.001$	$R^2 = 0.264$ $P < 0.001$
Log (lisaharude arv)	$R^2 = 0.005$ $P = 0.725$	$R^2 = 0.038$ $P = 0.319$	$R^2 = 0.026$ $P = 0.413$	$R^2 = 0.071$ $P = 0.17$



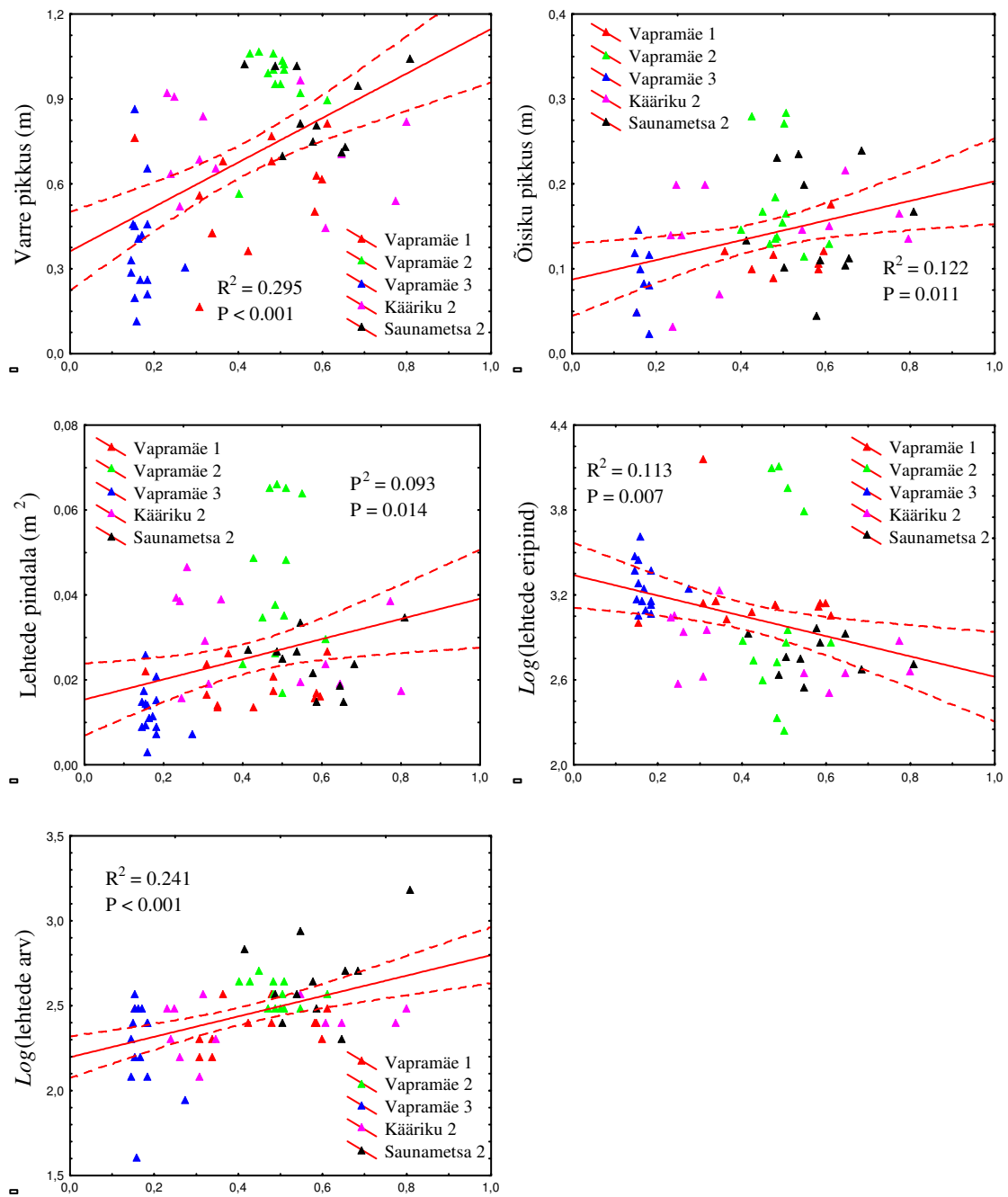
PAR-i kättesaadavus rohustu kohal

Joonis 7. *Agrimonia eupatoria* õisiku pikkuse ja lehtede eripinna statistiliselt olulised sõltuvused PAR-i kättesaadavusest rohustu kohal. Joonistel on toodud R^2 - ja P -väärtused, regressioonisirged ja 95% usalduspiirid.



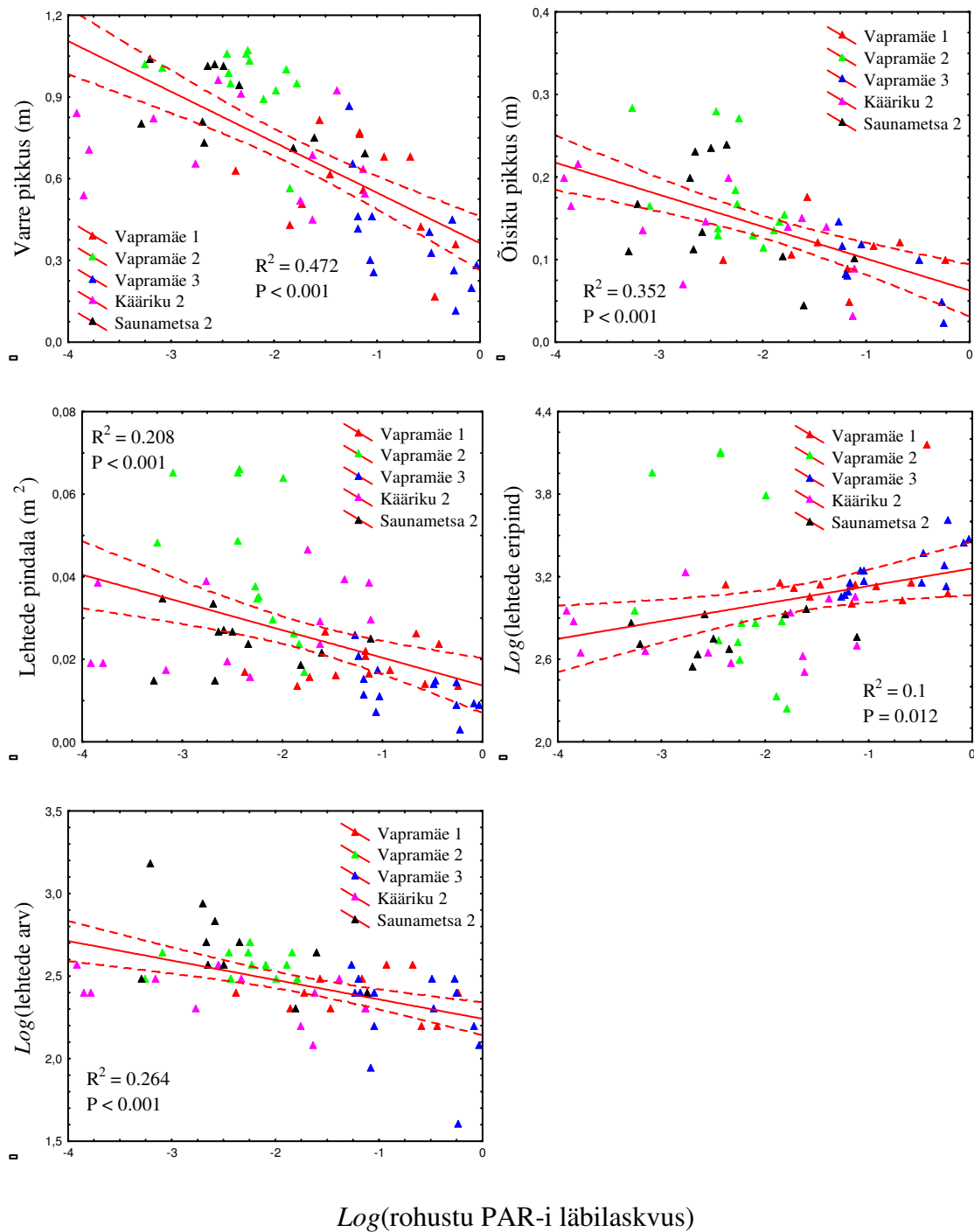
Log(rohustu PAR-i läbilaskvus)

Joonis 8. *Agrimonia eupatoria* varre pikkuse statistiliselt oluline sõltuvus rohustu PAR-i läbilaskvusest. Joonisel on toodud R^2 - ja P -väärtused, regressioonisirge ja 95% usalduspiirid.



PAR-i kättesaadavus rohustu kohal

Joonis 9. *Agrimonia pilosa* varre pikkuse, õisiku pikkuse, lehtede pindala, lehtede eripinna ja lehtede arv statistiliselt olulised sõltuvused PAR-i kättesaadavusest rohustu kohal. Joonistel on toodud R^2 - ja P -väärtused, regressioonisirged ja 95% usalduspiirid.

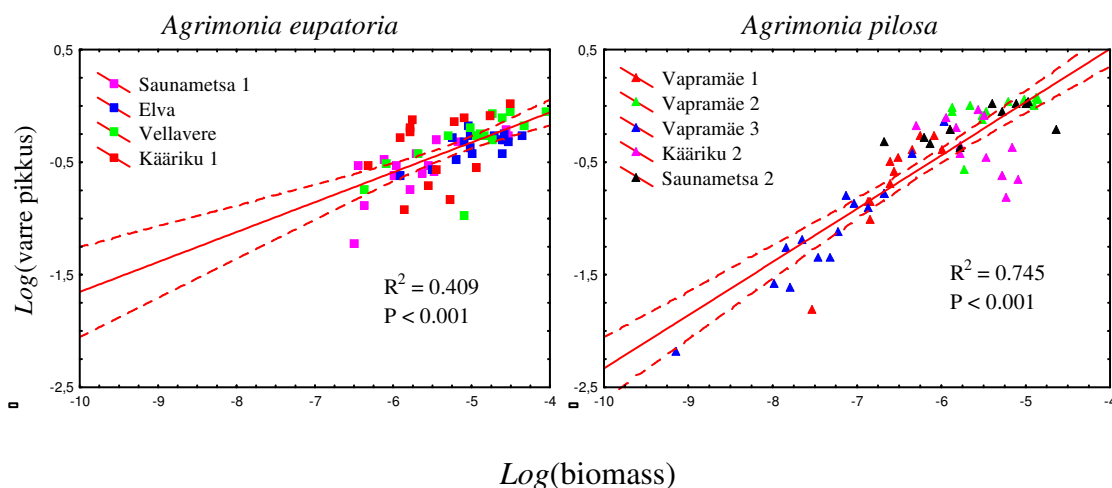


Joonis 10. *Agrimonia pilosa* varre pikkuse, õisiku pikkuse, lehtede pindala, lehtede eripinna ja lehtede arvu statistiliselt olulised sõltuvused rohustu PAR-i läbilaskvusest. Joonistel on toodud R^2 ja P -väärtused, regressioonisirged ja 95% usalduspiirid.

Enamus mõõdetud taimede morfoloogilistest tunnustest nii *A. eupatoria* kui *A. pilosa* puhul olid maapealse biomassiga statistiliselt olulises regressioonis (tabel 2, joonis 11). Seos oli kõigil juhtudel lineaarne. Seetõttu oli allomeetrilise efekti kõrvaldamine vajalik.

Tabel 2. *Agrimonia eupatoria* ja *Agrimonia pilosa* morfoloogiliste tunnuste sõltuvused taime suuruselt (maaapealsest kogubiomassist). Tabelis on toodud R^2 - ja P -väärtused. Statistiliselt olulised seosed on märgitud rasvases kirjas.

<i>Log</i> (tunnus)	<i>Log</i> (biomass)	
	<i>Agrimonia eupatoria</i>	<i>Agrimonia pilosa</i>
Varre	$R^2 = 0.409$	$R^2 = 0.745$
pikkus	$P < 0.001$	$P < 0.001$
Õisiku	$R^2 = 0.195$	$R^2 = 0.378$
pikkus	$P < 0.001$	$P < 0.001$
Lehtede	$R^2 = 0.783$	$R^2 = 0.679$
pindala	$P < 0.001$	$P < 0.001$
Lehtede	$R^2 = 0.33$	$R^2 = 0.321$
eripind	$P < 0.001$	$P < 0.001$
Lehtede arv	$R^2 = 0.411$	$R^2 = 0.45$
	$P < 0.001$	$P < 0.001$
Lisaharude	$R^2 = 0.514$	$R^2 = 0.127$
arv	$P < 0.001$	$P = 0.063$



Joonis 11. Näide allomeetrilisest seosest *Agrimonia eupatoria* ja *Agrimonia pilosa* taimede maapealse biomassi ja morfoloogilise tunnuse (varre pikkuse) vahel. Joonistel on toodud R^2 - ja P -väärtused, regressioonisirged ja 95% usalduspiirid.

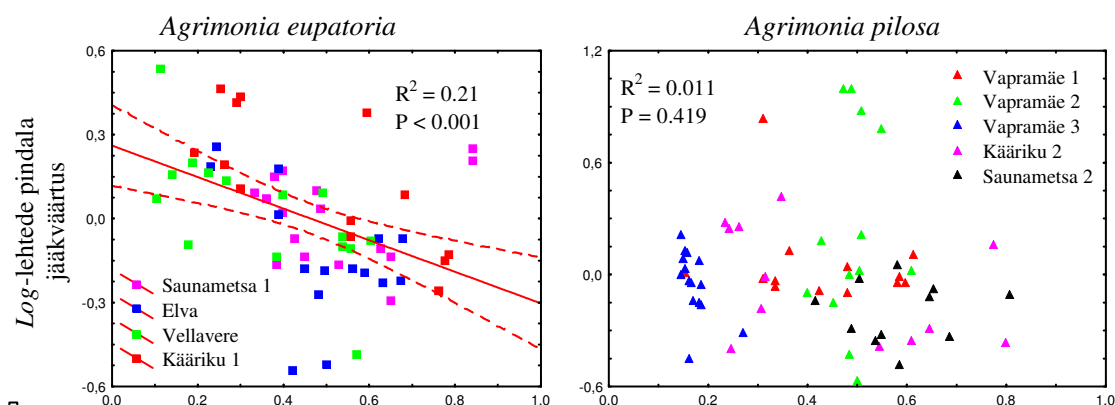
PAR-i kättesaadavusega rohustu kohal esines statistiliselt oluline seos *A. eupatoria* lehtede pindala jääkväärtuse (tabel 3, joonis 12A) ja lehtede eripinna jääkväärtuse (tabel 3, joonis 12B) vahel. Seos oli mõlemal juhul lineaarne. Statistiliselt olulist seost PAR-i kättesaadavusega rohustu kohal ei ilmutanud ükski mõõdetud *A. pilosa* tunnuste jääkväärtustest (tabel 3, joonis 12). Soodsamates valgustingimustes rohustu kohal olid *A. eupatoria* suhteline lehtede pindala ja eripind väiksemad.

Rohustu PAR-i läbilaskvus mõjutas statistiliselt oluliselt *A. eupatoria* varre pikkuse jääkväärtust (tabel 3, joonis 13A), õisiku pikkuse jääkväärtust (tabel 3, joonis 13B) ja lisaharude arvu jääkväärtust (tabel 3, joonis 13C). *A. pilosa* puhul osutus ainsaks statistiliselt oluliseks tunnuseks rohustu PAR- läbilaskvuse suhtes õisiku pikkuse jääkväärtus (tabel 3, joonis 13B). Tihedama rohustu korral kasvasid *A. eupatoria* ja *A. pilosa* suhteliselt pikemaid õisikuid, *A. eupatoria* ka pikemaid varsi ja vähem lisaharusid.

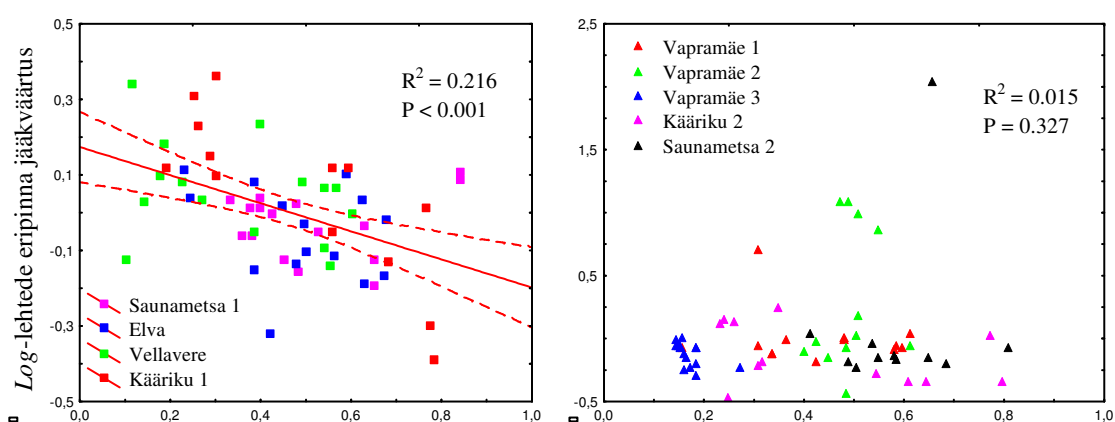
Tabel 3. *Agrimonia eupatoria* ja *Agrimonia pilosa* morfoloogiliste tunnuste jääkväärtuste sõltuvus PAR-i kättesaadavusest rohestu kohal ja rohestu PAR-i läbilaskvusest. Tabelis on toodud R^2 - ja P -väärtused. Statistiliselt olulised seosed on märgitud rasvases kirjas.

Log(tunnuse jääkväärtus)	<i>Agrimonia eupatoria</i>		<i>Agrimonia pilosa</i>	
	PAR-i	Log(rohestu	PAR-i	Log(rohestu
	kättesaadavus rohestu kohal	PAR-i läbilaskvus)	kättesaadavus rohestu kohal	PAR-i läbilaskvus)
Varre pikkus	$R^2 = 0.002$ $P = 0.71$	$R^2 = 0.177$ $P < 0.001$	$R^2 = 0.022$ $P = 0.24$	$R^2 = 0.054$ $P = 0.065$
Õisiku pikkus	$R^2 = 0.042$ $P = 0.12$	$R^2 = 0.075$ $P = 0.034$	$R^2 = 0.043$ $P = 0.141$	$R^2 = 0.123$ $P = 0.01$
Lehtede pindala	$R^2 = 0.21$ $P < 0.001$	$R^2 = 0.002$ $P = 0.747$	$R^2 = 0.011$ $P = 0.419$	$R^2 = 0.006$ $P = 0.849$
Lehtede eripind	$R^2 = 0.216$ $P < 0.001$	$R^2 = 0.005$ $P = 0.608$	$R^2 = 0.015$ $P = 0.327$	$R^2 = 0.023$ $P = 0.231$
Lehtede arv	$R^2 = 0.014$ $P = 0.368$	$R^2 = 0.003$ $P = 0.693$	$R^2 = 0.025$ $P = 0.212$	$R^2 = 0.012$ $P = 0.388$
Lisaharude arv	$R^2 = 0.715$ $P = 0.169$	$R^2 = 0.171$ $P = 0.029$	$R^2 < 0.001$ $P = 0.921$	$R^2 = 0.054$ $P = 0.234$

(A)



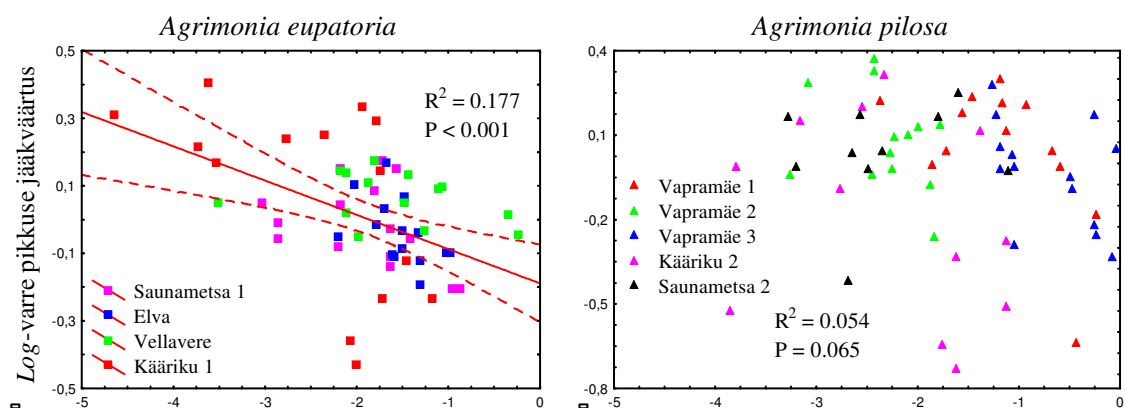
(B)



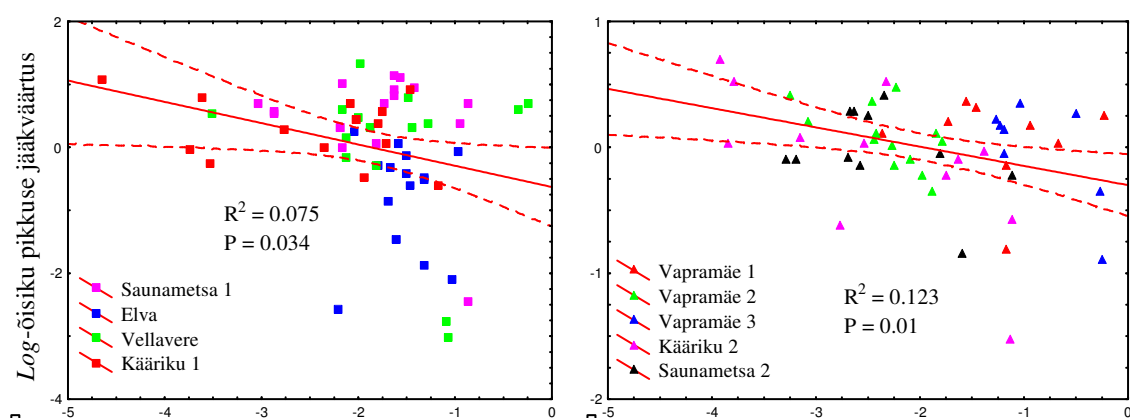
PAR-i kättesaadavus rohustu kohal

Joonis 12. *Agrimonia eupatoria* ja *Agrimonia pilosa* morfoloogiliste tunnuste: (A) lehtede pindala ja (B) lehtede eripinna jääkväärtuste sõltuvus PAR-i kättesaadavusest rohustu kohal. Joonistel on toodud R^2 - ja P -väärtused. Statistiliselt olulise seose esinemise korral on toodud regressioonisirge ja 95% usalduspiirid.

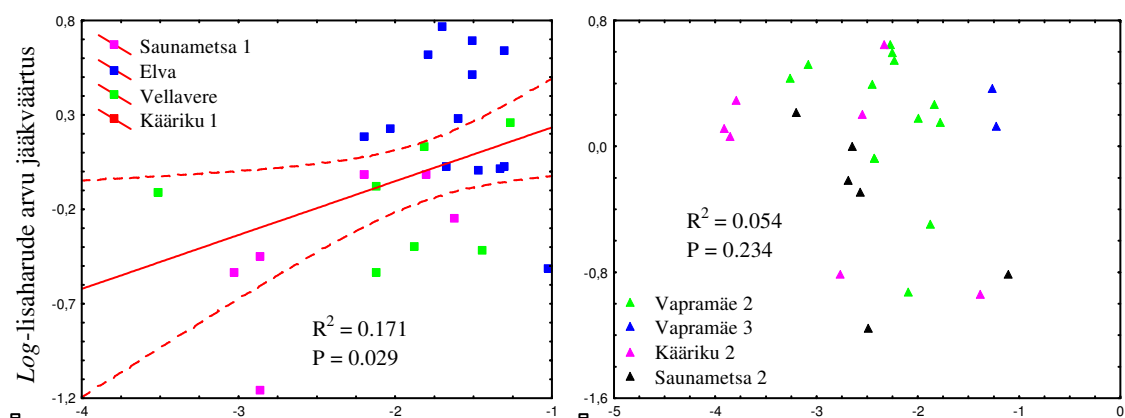
(A)



(B)



(C)



Log(rohustu PAR-i läbilaskvus)

Joonis 13. *Agrimonia eupatoria* ja *Agrimonia pilosa* morfoloogiliste tunnuste: (A) varre pikkuse (B) õisiku pikkuse ja (C) lisaharude arvu jääkväärtuste sõltuvus rohustu PAR-i läbilaskvusest. Joonistel on toodud R^2 - ja P -väärtused. Statistiliselt olulise seose esinemise korral on toodud regressioonisirge ja 95% usalduspiirid.

4. Arutelu

Uurides erinevate varjutüüpide – rohustu PAR-i läbilaskvuse ja PAR-i kättesaadavuse rohustu kohal – mõju taimede fenotüüpide kujunemisele, selgus oodatult, et need olid omavahel olulises regressioonis. Tiheda puistu korral oli rohurinne oluliselt hõredam (joonis 5). Samas ei olnud puude varju ja rohustu varju seos piisavalt tugev ($R^2 = 0.336$), lubamaks ignoreerida rohurinde valguse läbilaskvust kui sõltumatut faktorit ja taandada kogu valgustingimuste muutustest tingitud fenotüübiline varieeruvus ainult valguse läbitulekule puurinde võrast.

Taimede reaktsioon keskkonnamuutustele hõlmab nii kasvu passiivset limitatsiooni madalate ressursside tingimustes kui aktiivset plastilisust, mis suurendab ressursside hankimist erinevatel ressursitasemetel (Sultan 1995). Samades tingimustes võivad aktiivsed ja passiivsed reaktsioonid toimuda üheaegselt. Näiteks taim võib reageerida taimkatte varjule varre suhtelise (aktiivse) pikenemisega. Samal ajal võib vaadeldud summaarne plastiline reaktsioon olla nõrk või olematu tänu taime kasvukiiruse üldisele passiivsele vähenemisele konkurentsitingimustes (Sultan & Bazzaz 1993; Van Kleunen & Fischer 2005). Plastilisus taimkatte varjule omasele madalale R:FR-le võib vähendada valgusressursi vähesusest tulenevaid reaktsioone (Ballaré *et al.* 1997; Schmitt 1997; Dorn *et al.* 2000).

Liigi *A. pilosa* taimede maapealse biomassi ja valgustingimuste - nii rohustu kui puude varjuga määratute – vahel esines tugev regressioon. Kahtlemata on valguse kättesaadavus üks võtmefaktoreid selle liigi kasvuintensiivsuse määramisel – mida rohkem valgust puurinne ja rohustu läbi lasid, seda suurem oli maapealne biomass. Kontrastselt käitus *A. eupatoria*, mille puhul maapealne biomass otseselt valgustingimustest ei sõltunud (joonis 6).

Puurinde vari mõjutas mõlema liigi morfoloogiat, kusjuures liigid reageerisid erineva tundlikkusega (tabel 1). Mõlemal liigil vähendas parem valguse läbitulek puurindest lehtede eripinda ja suurendas õisiku pikkust, liigil *A. pilosa* suurenes varre pikkus, lehtede pindala ning lehtede arv. Rohustu PAR-i läbilaskvuse mõju uurimisel selgus, et kontrast kahe liigi vahel oli veelgi ilmsem. Rohustu vari mõjutas *A. eupatoria* puhul ainult varre pikkust, liigil *A. pilosa* sõltusid kõik vaadeldud tunnused peale lisaharude arvu ka rohustu

tihedusest. Tabeli 1 ja jooniste 7 kuni 10 interpreteerimisel on oluline arvestada, et seal nähtuvates reaktsioonides summeeruvad nii passiivsed kui aktiivsed plastilised vastused, mis võivad oma suunalt olla vastupidised. Näiteks on teada, et aktiivne plastiline reaktsioon varjutamisele on reeglina pikkuskasvu intensiivistumine, samas kui passiivne vastus varjule võib olla taime üldise suuruse ja seega ka varre pikkuse vähenemine.

Kuna andmete esmasel analüüsil selgus, et suurem osa mõõdetud morfoloogilistest tunnustest korreleerusid mõlemal liigil positiivselt taime maaepalse biomassiga (tabel 2), oli vajalik kõrvaldada tunnuste taime suurusest tingitud varieeruvus. Järgnevas arutelus ongi keskendutud tulemustele, mis on saadud tunnuste jääkväärtusi analüüsides, s.t. tunnuste absoluutväärtuse asemel on valgustingimustega seostatud suhtelist allokatsiooni ühe või teise morfoloogilise tunnuse arendamisse biomassi ühiku kohta.

A. eupatoria ja *A. pilosa* erinesid oluliselt tunnuste aktiivse ehk ontogeneetilise plastilisuse poolest valgustingimuste suhtes, kusjuures *A. eupatoria* ilmutas plastilisust mitmete funktsionaalselt oluliste morfoloogiliste tunnuste suhtes, *A. pilosa* aga praktiliselt seda ei teinud (tabel 3). *A. eupatoria* reageeris nii PAR-i kättesaadavusele rohustu kohal kui rohustu PAR-i läbilaskvusele, samas tunnused, mis ühel või teisel juhul plastiliseks osutusid, ei kattunud. Rohustu tiheduse suurenemisele reageeris *A. eupatoria* ootuspäraselt nii suhteliselt pikema varre kui pikema õisiku kasvatamisega, lisaks vähenes võsu lisaharude suhteline arv. Puude varjule reageeris *A. eupatoria* suhteliselt suurema lehtede pindala ja suurema lehtede eripinna moodustamisega. *A. pilosa* ilmutas plastilisust ainult õisiku pikkuses rohustu PAR-i läbilaskvuse suhtes.

Levinud reaktsioon taimedel vähenenud kiirgusele on valguse omastamise parendamine, suurendades lehe pinda taime biomassi ühiku kohta. See saavutatakse peamiselt lehe morfoloogiat muutes, suurendades näiteks lehe pindala lehe massi ühiku kohta (lehtede eripind; Steinger *et al.* 2003). Sellistel varjulehtedel on tavaliselt madal füsioloogiline aktiivsus ja seega süsiniku vähene kadu ja pikk eluiga, mis suurendab lehe ehitusse investeeritud biomassi ühiku „kasumit” (Westoby *et al.* 2000). Kuna fotosünteesi kiirus lehepinna kohta sõltub otseselt valgusvoo tihedusest, kompenseerib fotosünteesiliselt aktiivse pinna suurenemine vähesest valgusest tingitud fotosünteesi kiiruse vältimatut vähenemist (Brock *et al.* 2005). Lehtede eripind arvatakse olevat üks kõige olulisematest kohanemismehhanismidest süsiniku omastamise maksimeerimisel valguse kättesaadavuse

varieerumisel (Evans & Poorter 2001). Lähedasi erineva ökoloogilise levikuga liike uurinud Griffith ja Sultan (2005) ning Saldaña *et al.* (2005) on demonstreerinud, et lehtede eripinna plastilisus suurendab liikide ökoloogilist amplituudi valgusgradiendil. Varjulistes, vähenenud valguseintensiivsusega kohtades olid individuaalsetel *A. eupatoria* taimedel suhteliselt suurem lehtede pindala ja eripind kui valges kasvanud taimedel. Arvukates uurimustes on leitud lehtede eripinna suurenemist vähenenud valgustingimustes (Stuefer & Huber 1998; Li *et al.* 2001; Alokam *et al.* 2002; Gianoli 2002; Steinger *et al.* 2003; Brainard *et al.* 2005; Brock *et al.* 2005; Saldaña *et al.* 2005), sealjuures Steinger *et al.* (2003) on demonstreerinud lehtede eripinna plastilisuse adaptiivset väärtust vähese valgusega keskkondades.

Rohustu valguse läbilaskvusest *A. eupatoria* ja *A. pilosa* lehtede pindala ja eripind statistiliselt oluliselt ei sõltunud. Suurem lehtede pindala ja lehtede eripind arvataksegi olevat kasulikud kasvukohtades, kus varju põhjustajast ei saa kõrgemaks kasvada – puude all, kivide, ehitiste jm. läheduses (Sultan & Bazzaz 1993; Saldaña *et al.* 2005). Lehtede pindala suurendamine reaktsioonina ressursi limiteerimisele (vähenenud PAR) suurendab valguse kinnipüüdmise efektiivsust ja on valiku seisukohalt kasulik, kui varjutamise määra varieerub etteennustavalt kas ajas või ruumis (Steinger *et al.* 2003). On mitmeid tõendeid, et lehtede pindala ja eripinna plastilisus on peamiselt reguleeritud valguse hulga ja R:FR-l on väiksem või olematu mõju (Corré 1983; Van Hinsberg 1997; Stuefer & Huber 1998; Li *et al.* 2001; Alokam *et al.* 2002; Brock *et al.* 2005; Griffith & Sultan 2005).

Tihedamas rohustus kasvanud *A. eupatoria* taimedel olid suhteliselt pikemad varred kui hõredama rohustuga kasvukohtades. *A. pilosa* ilmutas teatavaid märke varre pikkuse aktiivsest plastilisusest, kuid see ei osutunud statistiliselt oluliseks. Taime kõrguse suurendamine on varju-vältimise mehhanism, mis võimaldab taimedel ümbritsevast taimkattest kõrgemaks kasvada (Schmitt *et al.* 1995) ja vältida seega naabertaimede poolset varjutamist ja maksimeerida valguse kinnipüüdmist (Schmitt *et al.* 1995; Dudley & Schmitt 1996a; Weining 2000a). Varre pikenemist vähenenud valgustingimustele on demonstreeritud paljudes uurimustes (Dudley & Schmitt 1996a; Donohue *et al.* 2000; Steinger *et al.* 2003; Gianoli 2004; Kurepin *et al.* 2005). Kuna ühetaolistes taimekooslustes toob väiksemgi erinevus kõrguses kaasa suure erinevuse valguse intensiivsuses ja kvaliteedis, on tõenäoline, et õigeaegne pikenemisreaktsioon vähenenud valgusele või madalale R:FR on väga oluline taime kohanemisele. Mitmed uurimused on näidanud, et

varre pikenemine, mis võimaldab vältida taimkatte varju, suurendab elu jooksul kinnipüütud valguse hulka ja kohasust (Schmitt *et al.* 1995; Dudley & Schmitt 1996a; Weinig 2000a). Üldiselt on leitud, et R:FR on varre pikenemisele tugevam mõju kui sama intensiivsusega neutraalsel varjul (Corré 1983; De Kroon & Hutchings 1995; Leeftang *et al.* 1998; Stuefer & Huber 1998).

Suhteliselt avatud või rohumaa kasvukohtades parandab taime kõrguse plastiline reaktsioon varjule valguse kättesaadavust, samas ei ole puurinde all aga varre pikenemisel kasu (Van Tiendren & Van Hinsberg 1996), kuna valguse kättesaadavus jääb ikka väikeseks ja varre pikenemiseks kulutatud ressursse ei kompenseerita. Weinig (2000a) on näidanud, et varre pikenemine on kahjulik, kui taimed ei saa konkurentidest kõrgemaks kasvada. Samuti on näiteid ka selle kohta, et varre pikenemisel on negatiivne mõju taime kohasusele madala tihedusega taimkattes (Dudley & Schmitt 1996a). Liigi *A. eupatoria* puhul nähtub, et rohustu tiheduse muutustele plastiliselt reageerinud pikkuskasv tõepoolest puurinde varjust ei sõltu. Mingil, raskesti ette kujutataval moel, on *A. eupatoria* võimeline vahet tegema, kas varjutajaks on naabruses kasvavad rohttaimed või puittaimed. Raske on siin seletust otsida läbi kiirguse kvaliteedi – nii puurinde kui rohurinde vari muudab R:FR. Tõenäoliselt võib signaali tähenduslik erinevus peituda signaali perioodilisuses või varju- ja valguslaikude suuruses ning ruumilises jaotuses. Sarnast fenomeni on varem täheldatud liigi *Serratula tinctoria* puhul (M. Semchenko & K. Zobel, suulised andmed). Kirjanduses pole seni näiteid rohundite valikulisest aktiivsest plastilisest reaktsioonist puittaimede ja rohtjate konkurentide varjule.

Õisiku pikkus oli ainus tunnus, milles ilmutasid aktiivset plastilisust mõlemad liigid. Tihedamas rohustus kasvasid nii *A. eupatoria* kui *A. pilosa* suhteliselt pikemaid õisikuid. Pikemad õisikud võivad tihedas koosluses suurendada ligipääsu lendavatele putukatele, parandades tolmeldamise edukust (Pyke 1981; Lortie & Aarssen 1999, viited artiklist Brock *et al.* 2005). Mõistagi asetseb õisik kõrgemal ja on paremini nähtav ka juhul, kui taim on üldiselt suurem. Sellisel juhul kasvatatakse pikem õisik rohkemate õite ja viljade mahutamiseks. Siinkohal vaatleme aga õisiku suhtelist elongatsiooni (õisiku venimiskasvu biomassi ühiku kohta), mis kirjeldab õisikut kui vertikaalse kasvu instrumenti, mitte kui õite ja viljade paigutamise organit.

Suurenenud taime pikkus on tihti seotud vähenenud harunemise või lehtede arvuga. Harunemise (lehtede arvu) vähenemine arvatakse olevat kasulik pikas rohusus, kuna madalamatel harudel (lehtedel) ei ole võimalust varju vältida (Casal *et al.* 1990 *cit* Van Hinsberg & Van Tiendren 1997). *A. eupatoria* ja *A. pilosa* lehtede arv valgustingimustest statistiliselt oluliselt ei sõltunud. Seda, et lehtede arv võib valgustingimuste suhtes olla väheplastiline tunnus, on leitud ka varem. Pigliucci *et al.* (1995), Stuefer ja Huber (1998) ning Navas ja Garnier (2002) on näidanud, et lehtede arv võib erinevates valgustingimustes jääda muutumatuks, isegi kui toitainete- ja veerežiimi muutumine põhjustab olulisi muutusi lehtede arvus. Küll aga vähenes tihedamas rohusus *A. eupatoria* lisaharude arv.

Võrreldes kokkuvõtvalt kahe vaatlusaluse liigi plastilisust valguse kättesaadavuse suhtes, ilmnevad selged vastandlikud jooned. Ilma kahtluseta on *A. eupatoria* palju plastilisema morfoloogiaga liik kui *A. pilosa*, aga seda ainult aktiivse ehk ontogeneetilise plastilisuse puhul (tabel 3). Kui vaadata taimevõsu üldise suuruse (maapealse biomassi) sõltuvust kasvupaiga valgustatusest, oli olukord vastupidine – *A. pilosa* maapealne biomass sõltus nii rohusu kui puurinde varjust, *A. eupatoria* oma aga mitte. Seega, *A. pilosa* kogu fenotüübiline muutumine valgusgradiendil seletub üldjuhul taime üldise suurusega, s.t. esineb ainult passiivne ehk paratamatu plastilisus ja võime sama üldise produktsiooni korral allokatsioonimustrit ümber korraldada praktiliselt puudub. Olenemata kiirgustasemest liigub *A. pilosa* mööda sama ontogeneesitrajektoori ja valgusressursi taseme muutused nihutavad vaid asukohta sellel. Liigiga *A. eupatoria* on olukord vastupidine. Passiivset plastilisust peaaegu ei ilmne, s.t. taimevõsu üldine biomass justkui ei sõltuks keskkonna valgustatusest. See järeldus võib olla küll mõnevõrra eksitav, sest mõõdetud on ainult taimede maapealseid osi, kuid lisaks taimede summaarse biomassi muutustele on oluline ka maapealse ja maa-aluse biomassi suhe. Võib spekuloida, et *A. eupatoria* konstantne maapealne biomass valgusgradiendil on peamiselt intensiivse juurvõsu allokatsiooni ümberkorraldamise ilming – tugevas varjus on võsu suur, sest juurt peaaegu ei kasvatata ja täisvalguses sama suur, sest peamine osa produktsioonist paigutatakse juurtesse. Seega, on võimalik, et *A. eupatoria* maapealse biomassi olematu plastilisus on liigi suure aktiivse plastilisuse (antud juhul plastilise juurvõsu allokatsiooni) tulemus.

Tõstatub küsimus, kas kahe võrreldava liigi levikumustri ja lokaalse arvukuse erinevusi saab seletada erinevustega liikide esituses valgusgradiendil. On ju plastiline *A. eupatoria*

nii Eestis kui mujal Euroopas laialt levinud liik, mitteplastiline *A. pilosa* aga Loodusdirektiivi II ja IV lisas nimetatud ohustatud liik, mis ka Eestis kaitse all ja suhteliselt harva esinev. Esmapilgul võib tunduda, et liigi *A. eupatoria* suhtelist edukust võrreldes liigiga *A. pilosa* seletab tema plastilisus, mis võib tagada parema konkurentsivõime varieeruvates valgustingimustes ja võimaldada laiemat ökoloogilist amplituudi valguse kättesaadavuse gradiendil. Samas, vaadates jooniseid 1 ja 3, selgub, et liikide areaalisuuruste vahel olulist erinevust pole, kohaliku arvukuse kohta on kättesaadavad andmeid aga ainult Euroopast, kuhu ulatub vaid *A. pilosa* areaali serv. Seega ei ole arvatavasti paralleelide tõmbamine nende liikide plastilisuse ja ökoloogilise edukuse vahel õigustatud, vähemalt mitte enne täiendavaid uurimusi. Samas aga annavad saadud tulemused aluse arvata, et võsastumine võib olla liigi *A. pilosa* oluline ohutegur tema võimetuse tõttu varju vältida või sellega kohaneda.

Käesoleva töö tulemused lubavad teha soovitusi liigi *A. pilosa* kaitse korraldamiseks. Kuna *A. pilosa* ei ole võimeline oma morfoloogiat varjule läbi lehtede pindala ja lehtede eripinna suurenemise kohandama, on vajalik hoida puistut hõredana. Kuna aga hõredama puistu all kasvab enamasti ka tihedam rohust, millest *A. pilosa* ei suuda plastilisuse puudumise tõttu üle kasvada, osutub vajalikuks ka ümbritseva rohustu niitmine.

Kokkuvõte

Käesolevas töös võrreldi kahe *Agrimonia* liigi (*A. eupatoria* L. ja *A. pilosa* Ledeb.) reaktsioone varjutamisele looduslikul valgusgradiendil. Mõõtmised viidi läbi neljas *A. eupatoria* ja viies *A. pilosa* looduslikus populatsioonis Ida- ja Lõuna-Eestis. Eraldi mõõdeti PAR-i kättesaadavuse rohustu kohal ja rohustu PAR-i läbilaskvuse mõju taimede morfoloogilistele tunnustele – varre ja õisiku pikkusele, lehtede pindalale, lehtede eripinnale, lehtede ja lisaõisikute arvule, ja maapealsele kuivbiomassile. *A. pilosa* maapealne biomass oli tugevas sõltuvuses nii puu- kui rohurinde tekitatud varjust, *A. eupatoria* maapealne biomass valgustingimustest ei sõltunud. Puude varjule reageeris *A. eupatoria* suhteliselt suurema lehtede pindala ja lehtede eripinna moodustamisega, mis võimaldab taimel parendada valguse omastamist madalatel kiirgustel. Rohustu tiheduse suurenemisele reageeris *A. eupatoria* ootuspäraselt nii pikema varre kui pikema õisiku kasvatamisega, mis on olulised mehhanismid tihedas taimkattes valguse kättesaadavuse suurendamiseks, lisaks vähenes võsu lisaharude suhteline arv. *A. pilosa* ilmutas plastilisust ainult õisiku pikkuses rohustu PAR-i läbilaskvuse suhtes. Tulemustest võib järeldada, et *A. eupatoria* aktiivne ehk ontogeneetiline plastilisus on oluliselt suurem kui liigil *A. pilosa* ja kogu *A. pilosa* fenotüübiline muutumine valgusgradiendil seletub taime üldise suurusega, s.t. esineb ainult passiivne plastilisus. *A. pilosa* kaitse korraldamisel tuleb arvestada liigi võimetust kohandada oma fenotüüpi puistu ja ümbritseva taimkatte varjule ning seetõttu on vajalik hoida kasvukohti võsastumast ning niita ka ümbritsevat rohustut.

Morphological plasticity of two *Agrimonia* species on a natural light gradient

Summary

Morphological responses to shading by trees and neighbouring herbs were examined in nine natural populations of two *Agrimonia* species (*A. eupatoria* L. and *A. pilosa* Ledeb.). The effects of illumination conditions on species' morphological traits – stem length, inflorescence length, total leaf area, specific leaf area, number of leaves, number of additional branches, and aboveground total dry biomass were investigated. Both shade types (tree shade and herbaceous canopy shade) had a significant effect on total aboveground biomass of *A. pilosa* but not on aboveground biomass of *A. eupatoria*. *A. eupatoria* increased total leaf area and specific leaf area in response to tree shade, demonstrating common plastic responses of plants, aimed to enhance light interception at low irradiance. While growing in dense herbaceous vegetation *A. eupatoria* elongated stems and inflorescences (responses that are advantageous in overtopping neighbors), and reduced the number of branches. *A. pilosa* exhibited active plasticity solely in inflorescence length, in response to herbaceous canopy shade. The results revealed clear differences among species' patterns of plastic response – *A. eupatoria* displayed significantly higher active (ontogenetic) plasticity when compared to *A. pilosa*. The phenotypic variation of the latter on natural light gradient can be almost fully explained through aboveground biomass (passive plasticity). When managing the populations of *A. pilosa* for conservation purposes, its incapability to alter shoot morphology in response to shading should be considered. Maintenance of tree canopy to avoid canopy closure and mowing of surrounding vegetation to prevent overgrowing can be recommended.

Tänu sõnad

Minu suurim tänu kuulub minu juhendajale, Kristjan Zobelile, igakülgse suunamise ja abieest. Samuti tänan Rein Kalameest ja kõiki teisi, kes on nõu või jõuga selle töö valmimisele kaasa aidanud.

Kasutatud kirjandus

- Alokam, S., Chinnappa, C. C. & Reid, D. M. (2002) Red/far-red light mediated stem elongation and anthocyanin accumulation in *Stellaria longipes*: differential responses of alpine and prairie ecotypes. *Canadian Journal of Botany*, **80**, 72-81.
- Ballaré, C. L. (1999) Keeping up with neighbors: phytochrome sensing and other signaling mechanisms. *Trends in Plant Science*, **4**, 97-102.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L. & Sanchez, R. A. (1990) Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science*, **247**, 329-332.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L. & Sanchez, R. A. (1997) Foraging for light: photosensory ecology and agricultural implications. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 820-825.
- Botto, J. F. & Smith, H. (2002) Differential genetic variation in adaptive strategies to a common environmental signal in *Arabidopsis* accessions: phytochrome-mediated shade avoidance. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 53-63.
- Brainard, D. C., Bellinder, R. R. & DiTommaso, A. (2005) Effects of canopy shade on the morphology, phenology, and seed characteristics of Powell amaranth (*Amaranthus powellii*). *Weed Science*, **53**, 175-186.
- Brock, M. T., Weinig, C. & Galen, C. (2005) A comparison of phenotypic plasticity in the native dandelion *Taraxacum ceratophorum* and its invasive congener *T. officinale*. *New Phytologist*, **166**, 173-183.
- Burns, K. C. (2004) Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions*, **10**, 105-112.
- Casal, J. J. & Smith, H. (1989) The function, action and adaptive significance of phytochrome in light grown plants. *Plant, Cell and Environment*, **12**, 855-862.
- Casal, J. J., Sánchez, R. A. & Gibson, D. (1990) The significance of changes in the red/far-red ratio associated with either neighbour plants or twilight for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytologist*, **116**, 565-572.

Corré, W. J. (1983) Growth and morphogenesis of sun and shade plants II: The influence of light quality. *Acta Botanica Neerlandica*, **32**, 185-202.

Dale, M. P. & Causton, D. R (1992) The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity. *Journal of Ecology*, **80**, 483-492.

De Kroon, H. & Hutchings, M. J. (1995) Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, **83**, 143-152.

DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S. (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 77-81.

Donohue, K., Messiqua, D., Hammond Pyle E., Heschel, M. S. & Schmitt, J. (2000) Evidence of adaptive divergence in plasticity: density- and site- dependent selection on shade- avoidance responses in *Impatiens capensis*. *Evolution*, **54**, 1956-1968.

Dorn, L. A., Hammond Pyle, E. & Schmitt, J. (2000) Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution*, **54**, 1982-1994.

Dudley, S. A. & Schmitt, J. (1996a) Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist*, **147**, 445-465.

Dudley, S. A. & Schmitt, J. (1996b) Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology*, **9**, 655-666.

Eichwald, K., Talts, S., Vaga, A. & Varep, E. (koost) (1956) *Eesti NSV flora II*. Eesti Riiklik Kirjastus. Tallinn.

Evans, J. R. & Poorter, H. (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen portioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 755-767.

Franklin, K. A. & Whitelam, G. C. (2005) Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany*, **96**, 169-175.

Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 207-233.

Garnier, E., Cordonnier, P., Guillermin, J.-L. & Sonié, L. (1997) Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, **111**, 490-498.

Gianoli, E. (2002) Phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) to physical support availability in sun and shade. *Plant Ecology*, **165**, 21-26.

Gianoli, E. (2004) Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, **165**, 825-832.

Gilbert, I. R., Seavers, G. P., Jarvis, P. G. & Smith, H. (1995) Photomorphogenesis and canopy dynamics. Phytochrome-mediated proximity perception accounts for the growth dynamics of canopies of *Populus trichocarpa* X *deltoids* 'Beaupré'. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 475-497.

Griffith, T. M. & Sultan, S. E. (2005) Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*, **166**, 141-148.

Grubb, P. J. (2002) Leaf form and function- towards a radical new approach. *New Phytologist*, **155**, 317-320.

Hultén, E. & Fries, M. (1986) *Atlas of North European Vascular Plants II*. Koeetz Scientific Books. Königstein.

Kemppainen, E., Keittunen, T., Kurtto, A., Lahti, T. & Uotila, P. (1993) Idänverijuuuri (*Agrimonia pilosa*) Suomessa – historiaa, biologiaa ja suolejunäkökohtia. *Lutukka*, **9**, 107-122.

- Kiviniemi, K. (1996) A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. *Acta Botanica Neerlandica*, **45**, 73-83.
- Kukk, T. (1999) *Eesti taimestik*. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tartu-Tallinn.
- Kukk, T. & Kull, T. (koost) (2005) *Eesti taimede levikuatlas*. EMÜ põllumajandus- ja keskkonnainstituut, Tartu.
- Kurepin, L. V., Walton, L. J., Reid, D. M., Pharis, R. P. & Chinnappa, C. C. (2005) Growth and ethylene evolution by shade and sun ecotypes of *Stellaria longipes* in response to varied light quality and irradiance. *Plant, Cell and Environment*, **29**, 647-652.
- Lagerberg, T. (1957) *Vilda växter i Norden III*. Bokförlaget Natur och Kultur, Stockholm.
- Lambers, H. & Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advantages in Ecological research*, **23**, 187-261.
- Leeftang, L., During, H. J. & Werger, M. J. A. (1998) The role of petioles in light acquisition by *Hydrocotyle vulgaris* L. in a vertical light gradient. *Oecologia*, **117**, 235-238.
- Leht, M. (2002) Karvane maarjalepp. *Eesti Loodus*, **6**, 32-33.
- Li, B., Shibuya, T., Yogo, Y., Hara, T. & Matsuo, K. (2001) Effects of light quantity and quality on growth and reproduction of a clonal sedge, *Cyperus esculentus*. *Plant Species Biology*, **16**, 69-81.
- Lortie, C. J. & Aarssen, L. W. (1999) The advantage of being tall: higher flowers receive more pollen in *Verbascum thapsus* L. (*Scrophulariaceae*). *Ecoscience*, **6**, 68-71.
- Luciani, F., Mathon, C. C. & Maugeri, G. (1984) Reazioni termo e fotoperiodiche di *Agrimonia eupatoria* L. ed *Agrimonia pilosa* Ledeb. *Archivio Botanico E Biogeografico Italiano*, **60**, 95-98.

Maloof, J. N., Borevitz, J. O., Weigel, D. & Chory, J. (2000) Natural variation in phytochrome signaling. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, **11**, 523-530.

Marshall, D. L., Levin, D. A. & Fowler, N. L. (1986) Plasticity of yield components in response to stress in *Sesbania macrocarpa* and *S. vesicaria* (Leguminosae). *American Naturalist*, **127**, 508-521.

McConnaughay, K. D. M. & Coleman, J. S. (1999) Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, **80**, 2581-2593.

Morgan, D. C. & Smith, H. (1979) A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. *Planta*, **145**, 253-258.

Niinemets, U. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, **82**, 453-469.

Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S. W. & Levin, S. A. (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, **418**, 409-413.

Navas, M.-L. & Garnier, E. (2002) Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia pregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologia*, **23**, 375-383.

Pigliucci, M. (1996) How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Tree*, **11**, 168-173.

Pigliucci, M., Whitton, J. & Schlichting, C. D. (1995) Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characteristics and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology*, **8**, 421-438.

Poorter, L. (1999) Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, **13**, 396-410.

Poorter, H. & Evans, J. R. (1998) Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, **116**, 26-37.

Poorter, H. & Van der Werf, A. (1998) Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. *In: Inherent Variation in Plant Growth*. (eds H. Lambers, H. Poorter & M. M. I. Van Vuuren), pp. 309-336. Blackhuys Publishers, Leiden.

Pyke, G. H. (1981) Effects of inflorescence height and number of flowers per inflorescence on fruit set in waratahs (*Telopea speciosissima*). *Australian Journal of Botany*, **29**, 419-424.

Saldaña, A., Gianoli, E. & Lusk, C. H. (2005) Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breath. *Oecologia*, **145**, 252-257.

Schlichting, C. D. & Pigliucci, M. (1995) Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology*, **9**, 154-168.

Schmitt, J. (1997) Is morphogenic shade avoidance adaptive? Perspectives from population biology, *Plant, Cell and Environment*, **20**, 826-830.

Schmitt, J. & Wulff, R. D. (1993) Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Tree*, **8**, 47-51.

Schmitt, J., McCormac, A. C. & Smith, H. (1995) A test of adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors. *The American Naturalist*, **146**, 937-953.

Schmitt, J., Dudley, S. A. & Pigliucci, M. (1999) Manipulative approaches testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *The American Naturalist*, **154** (Supplement), S43-S54.

Smith, H. (1982) Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology*, **33**, 481-518.

- Smith, H. (2000) Phytochromes and light signal perception by plants – an emerging synthesis. *Nature*, **407**, 585-591.
- Steinger, T., Roy, B. A. & Stanton, M. L. (2003) Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinaps arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 313-323.
- Stuefer, J. F. & Huber, H. (1998) Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, **117**, 1-8.
- Sultan, S. E. (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology*, **21**, 127-178.
- Sultan, S. E. (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**, 363-383.
- Sultan, S. E. (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, **12**, 537-542.
- Sultan, S. E. (2001) Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, **82**, 328-343.
- Sultan, S. E. (2003) Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution and Development*, **5**, 25-33.
- Sultan, S. E. & Bazzaz, F. A. (1993) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genomic norms of reaction to light. *Evolution*, **47**, 1099-1031.
- Tucić, B., Tomić, V., Avramov, S. & Pemac, D. (1998) Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. *Acta Oecologia*, **19**, 473-481.
- Van Hinsberg, A. (1997) Morphological variation in *Plantago lanceolata* L.: effects of light quality and growth regulators on sun and shade populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **10**, 687-701.

- Van Hinsberg, A. & Van Tiendren (1997) Variation in growth form in relation to spectral light quality (red/far-red ratio) in *Plantago lanceolata* L. in sun and shade populations. *Oecologia*, **111**, 452-459.
- Van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005) Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, **166**, 49-60.
- Van Tiendren, P. H. (1991) Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, **54**, 1317-1331.
- Van Tiendren, P. H. (1997) Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*, **51**, 1372-1380.
- Van Tiendren, P. H. & Van Hinsberg, A. (1996) Phenotypic plasticity in growth habit in *Plantago lanceolata*: how tight is a suite of correlated characters? *Plant Species Biology*, **11**, 87-96.
- Waddington, K. D. (1979) Divergence in inflorescence height an evolutionary response to pollinator fidelity. *Oecologia*, **40**, 43-50.
- Weinig, C. (2000a) Differing selection in alternative competitive environments: shade avoidance responses and germination timing. *Evolution*, **54**, 124-136.
- Weinig, C. (2000b) Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution*, **54**, 441-451.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213-227.
- Westoby, M., Warton, D. & Reich, P. B. (2000) The time value of leaf area. *American Naturalist*, **155**, 649-656.
- Wright, S. D. & McConnaughay, K. D. M. (2002) Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, **17**, 119-131.

Wright, I. J. & Westoby, M. (1999) Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, **87**, 85-97.

Wright, I. J. & Westoby, M. (2001) Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalizations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, **127**, 21-29.

Young, K. A. & Schmitt, J. (1995) Genetic variation and phenotypic plasticity of pollen release and capture height in *Plantago lanceolata*. *Functional Ecology*, **9**, 725-733.

Internetileheküljed

Soome Keskkonnaministeerium. Kaitstavad liigid.

[<http://www.ymparisto.fi/default.asp?contentid=40376&lan=FI>]. 14. mai 2006

Õigusaktid

Loodusdirektiiv. Euroopa Nõukogu direktiiv 92/43/EMÜ, looduslike elupaikade ning loodusliku taime- ja loomastiku kohta 21. maist 1992 – EÜT L 206, 22.07.1992

Looduskaitseseadus. 21. aprill 2004. – RTI 2004, 38, 258; 53, 373; 2005, 15, 87; 22, 152