

Tartu Ülikool
Botaanika ja Ökoloogia Instituut
Taimeökoloogia õppetool

Lauri Laanisto

7 taimeliigi arhitektuur erinevates valgustingimustes

Magistritöö

Juhendaja:
Dots. Kristjan Zobel

Tartu
2004

Sisukord

Sisukord.....	2
Sissejuhatus.....	3
Materjal ja metoodika.....	8
Tulemused.....	15
Arutelu.....	33
Kokkuvõte.....	41
Summary.....	42
Tänuavaldused.....	43
Kasutatud kirjandus.....	43
Lisad.....	50

Sissejuhatus

Taimede reageerimine erinevatele ressurssidele (valgus, vesi, toitained, süsihappegaas) erinevates keskkonnatingimustes on üks taimeökoloogia põhiküsimusi. Taim jaotab oma biomassi erinevatesse organitesse viisil, mis võimaldaks maksimeerida taime kasvumäära, ning arvestades sealjuures kindlasti ka keskkonnatingimusi (Thornley 1969, Begon *et al.* 1996, Westoby *et al.* 2002).

Taimede jaoks on laias laastus kõige olulisemaks ressursiks valgus, ehk siis päikesekiirgus, mis on maakera kliimat kujundavate protsesside liikumapanevaks jõuks ja energiaga varustajaks. Taimede poolt orgaanilise aine moodustamiseks kasutatuna on päikesekiirgus kaudselt energiaallikaks ka kõikide teiste troofiliste tasemete organismidele (Masing 1979, Begon *et al.* 1996).

On üldiselt teada, et valguse kättesaadavus on üks olulisimaid taimede kasvu limiteerivaid faktoreid (Valladares & Pearcy 1998, Takenaka *et al.* 2001, Maddonni *et al.* 2002). Taimel on kõige mõttekam olla võimalikult suur, et olla teistest taimedest kõrgemal ja et oleks rohkem lehe pinda, mis valgust püüaks. Kuid selleks, et taim saaks suureks kasvada, on tal vaja ju eelkõige valgust. Seega tuleb, lisaks kvantitatiivsele mängu ka, kvalitatiivne mõõde (Ackerly & Bazzaz 1995, Muraoka *et al.* 1998, Foroutan-pour *et al.* 1999, Westoby *et al.* 2002).

Valguse kättesaadavuse parandamisel on selliseks kvaliteedi tunnuseks taime maapealsete osade arhitektuuri ökonoomsus – võime mingi kindla ressursside hulga juures püüda võimalikult rohkem valgust, muutes oma valgustneelavate organite omadusi (lehtede arvu, pindala, paigutust, klorofüllisisaldust jne) (Ackerly & Bazzaz 1995, Hirose & Werger 1995, Tremmel & Bazzaz 1995, Muraoka *et al.* 1998, James & Bell 2000, Zotz *et al.* 2002, Falster & Westoby 2003).

Taimed on organismid, mis koosnevad põhiliselt just lehtedest, seega mõjutab lehtede arv, nende pindala ja paigutus olulisel määral ka koosluse üldilmet (de Castro & Fetcer 1999, Teh

et al. 2000). Paljudest taimedest koosneva rohustu vertikaalsel struktuuril on oluline mõju nii teistele taimedele kui ka loomadele, kes ökosüsteemi asustavad (Mitchley 1994, Begon *et al.* 1996), sest taimevõra arhitektuur ei reguleeri mitte ainult päikesevalguse kinnipüüdmist, omastamist ja hajutamist, vaid muudab ka tuuleprofili, gaasivahetust ja paljusid teisi olulisi protsesse (Campbell & Norman 1989, Welles 1990, Begon *et al.* 1996). Kuna muutused rohustu vertikaalses struktuuris ilmnevad tunduvalt varem kui koosluse liigilises koosseisus, on sellel suur tähtsus looduskaitsele (Begon *et al.* 1996). Koosluse vertikaalse struktuuri muutumine on indikaatoriks keskkonnatingimuste muutumise kohta (Mitchley & Willems 1995).

Lisaks maapealsele struktuurile muudab valguse hulk ka taimede maa-alust struktuuri. Juhul kui valgust on vähe, ent teisi ressursse piisavalt, suunab taim kasvupotentsiaali põhiliselt maapealsesse ossa. Kui valgusressurssi on piisavalt, aga näiteks toitaineid napib, siis allokeerib taim oma biomassi rohkem maa-alustesse organitesse (Aerts *et al.* 1991, McConnaughey & Coleman 1999, Liira & Zobel 2000, Shipley 2000, Laanisto 2002). Kusjuures olukord, et taimel on valgust enam kui piisavalt (mis küll enamasti tähendab seda, et napib toitained ja/või vett) ei olegi väga haruldane, seda tuleb ette ka Eestimaa niitudel (Zobel ja Eek 2002).

Seega on taimede maapealne arhitektuur ökoloogiliselt väga oluline faktor, mis mõjutab nii koosluse liigirikkust kui ka liigilist koosseisu. Kuid kuidas seda mõõta ja hinnata?

Asja teeb keeruliseks ka see, et valgustingimused erinevates kohtades on väga erinevad – seda peaaegu igal mõeldaval skaalal. Valgustingimusi mõjutab oluliselt nii geograafiline asukoht kui ka kõrvalkasvavad taimed. Valgus on üldse kõige heterogeensem keskkonnafaktor, mis taime mõjutab, seda nii ruumilises kui ka ajalises mõttes (Kucharik *et al.* 1998, Pearcy 1999, Werner *et al.* 2001). Lisaks sellele on taimede morfoloogia, füsioloogia ja anatoomia väga erinevad – taimede arhitektuuri järgi jaotatakse neid funktsionaalsetesse gruppidesse (Liira *et al.* 2002) ning kohati on see suisa liigiomaseks tunnuseks (Falster & Westoby 2003).

Arvestades nii antud teema olulisust kui ka huvitavust on veider, et asjalikku kirjandust leidub taimede arhitektuuri kohta suhteliselt vähe. On küll palju töid, mille märksõnadeks on taimede arhitektuur, võra vertikaalne struktuur, lehtede orientatsioon jne, kuid eksperimentaalse taimeökoloogia valdkonda ei kipu need tööd tavaliselt sobima ega mahtuma (Zobel & Eek

2002, Falster & Westoby 2003). Põhilised teadmised antud vallas on saadud põhiliselt monokultuursete põllukultuuride ja troopiliste puudega tehtud eksperimentidest ja vaatlustest ning suhteliselt algelistest arvutisimulatsioonidest (Zobel & Eek 2002, Falster & Westoby 2003, Sterck *et al.* 2003). Seal on raske leida võrdlusmaterjali parasvöötme looduslike rohttaimede jaoks. Lisaks on enamasti uuritud vaid ühte liiki, harva kahte (enamasti lähisugulast) – mistõttu on kirjanduse põhjal raske kindlaks teha, millised taime arhitektuuri tunnused käituvad erinevatel liikidel sarnaselt ja millised mitte, ning kas tunnuse reageerimise põhjused on funktsionaalsed või tingitud puhtalt geneetilistest faktoritest.

Ökoloogia seisukohalt tehtud uurimusi on samuti suhteliselt vähe – enamasti käsitletakse teemat ökofüsioloogilises võtmes – uuritakse põhiliselt fotosünteesi, gaasirežiimi jne. Samuti uuritakse tunnuste muutusi tihti ööpäeva lõikes, mitte näiteks kogu kasvuperioodi jooksul toimuvaid muutusi, mis oleks ökoloogilisem lähenemine (Falster & Westoby 2003).

Peale seda, kui ma olin väljaotsinud kirjanduse läbi töötanud, sõelus välja umbes parkümmend artiklit, mis lähenesid teemale piisavalt ökoloogiliselt, kasutatud meetodika oli usaldusväärne ning tulemused enamvähem asjalikud. Neid omavahel võrreldes selgus, et on mõned tunnused, mis reageerivad erinevatele valgustingimustele üle kõikide liikide küllalt ühesuguselt. Samas mõnede tunnuste puhul valitses ebaselgus. Nii näiteks tingimustes, kus valgust napib, kasvatavad taimed oma põhilise fotosünteesiva pinna (lehed) võimalikult pika varre ja rootsu otsa, proovides ulatuda võimalikult kõrgele ja kaugele, et rohkem valgust kätte saada (van Hinsberg & van Tiedren 1997, Huber & Hutchings 1997, Takenaka *et al.* 2001, Laanisto 2002). Varjus kasvanud taimede lehed on ka õhemad, suuremad ja neid on vähem (st lehtede arv on väiksem) kui piisava valguse tingimustes kasvanud taimedel (Corre 1983, Sultan & Bazzaz 1993, van Hinsberg & van Tiedren 1997, Huber & Hutchings 1997, Valladares & Percy 1998, Balaguer *et al.* 2001, Laanisto 2002, Falster & Westoby 2003). Lisaks on kasinate valgustingimuste juures kasvanud taimedel ka väiksem biomass (Weiner 1990, Piglucci & Schichting 1995, Laanisto 2002, Valladares *et al.* 2002).

Samas oli uuritud tunnuste hulgas palju ka selliseid, mille „käitumine“ jäi ebaselgeks. Lehtede orientatsiooni hindamise puhul on selliseks tunnuseks lehe suund ilmakaare suhtes, ehk lehtede asimuudiline jaotus. On töid, kus leiti, et lehed ei jagune ilmakaarte suhtes ühtlaselt (Scott & Wells 1969, Caldwell *et al.* 1986, Ackerly & Bazzaz 1995, Drouet & Moulia 1997, James & Bell 2000, Zobel & Eek 2002). On ka töid, kus leiti, et lehed asetuvad ilmakaarte

suhtes ühtlaselt (juhuslikult?!) (Barradas *et al.* 1999, Werner *et al.* 1999, Werner *et al.* 2001). Lehtede enesevarjutamise määra ja lehe nurka on uuritud enamasti kas troopilistel puudel (Percy & Yang 1998, Ackerly 1999, Yamada *et al.* 2000, Zotz *et al.* 2002) või poolkõrbe põõsastel (Valladares & Percy 1997, Werner *et al.* 2001, Bragg & Westoby 2002). Juba valgustingimuste erinevus (päikesenurk ja valguse hulk), rääkimata kasvuvormilistest erinevustest teeb raskeks kirjandusest saadud tulemusi interpreteerida parasvöötme rohttaimedele kontekstis.

Üks oluline põhjus, miks eri töödes tulemused omavahel hästi ei klapi, on meetoodika. Kui lehtede arvu, biomassi ja taime kõrgust on suhteliselt lihtne mõõta, siis lehe jaotus ilmakaarte suhtes ja enesevarjutamise määr on tunnused, mida on raske mõõta. Seetõttu on paljud uurijad lehe suuna ja enesevarjutamise uurimisel kasutanud ehk liialt lihtsustatud ja antropotsentristlikku meetoodikat. Mõõtmise asemel pelgalt hinnatakse ning seda tehakse kas vertikaalist (risti maapinnaga) (Sterck *et al.* 2003) ja/või horisontaalist (paralleelselt maapinnaga) (Planchais & Sinoquet 1998, Sterck *et al.* 2003). Seega päikese asukohta praktiliselt ei arvestata, kuigi ta on ainus valgusallikas taimede jaoks. Lehe nurka, mis on ehk kõige plastilisem faktor valguse kättesaadavuse reguleerimisel (Valladares 1999), on küll palju mõõdetud, nii malliga (Kull *et al.* 1999, Werner *et al.* 1999, Werner *et al.* 2001, Laanisto 2002), nõelameetodiga (Scott & Wells 1969, Zobel & Eek 2002), paralleelstete plaatide meetodiga (Laanisto 2002, Mägi 2000), kuid kõik need meetodid on suhteliselt töömahukad ja sobivad vaid teatud tingimustel. Ma ise proovisin seekord lehe nurka hinnata kaudse meetodi abil. Nimelt kasutasin Juhan Rossi 1981 aastal väljatöötatud valemit, mille abil saab lehe nurga hinnangu kätte taime eksponeerituse ja vaatenurga alusel (Ross 1981). Ma ei hakka siinkohal pikemalt matemaatikasse laskuma, lisaks Rossi (1981) tööle on samast asjast hea ülevaade ka Campbell & Normanil (1989).

Kogu eelnevat juttu arvestades tekkis mul soov ja tahtmine teha eksperiment, kus uurimisobjektideks on mitu erinevat liiki, kes pole omavahel lähisuguluses. Neid liike kasvatada erinevates valgustingimustes, uurides kasvuperioodi lõpus nende lehtede asendit ja orientatsiooni ning enesevarjutamise määra. Arvestades sealjuures päikese liikumist. Enesevarjutamise määra mõõtmise tarbeks töötasin välja uue meetoodika, nn „pakkude“ meetodi.

Põhiküsimused, millele ma töös vastust otsisin, olid järgmised:

1. Kuidas mõjutab valguse kättesaadavus taimede biomassi, lehtede arvu ja lehtede pindala?
2. Kuidas mõjutab valguse kättesaadavus rootsude eripikkust ja lehtede eripinda?
3. Millised tunnused mõjutavad lehtede eksponeeritust erinevatesse ilmakaartesse?
4. Kuidas erinevad liigid end erinevatesse ilmakaartesse eksponeerivad?
5. Kuidas jaotub tugikudede osakaal erinevatel liikidel erinevates valgustingimustes?

Materjal ja meetodika

Püsiatse kirjeldus

Käesolev katse viidi läbi 6. juunist 6. septembrini 2003 aastal Tartu Ülikooli Botaanikaaias Soinastes. Eksperimendi käigus istutati 12 taimeliiki. Iga liik oli igas töötluses esindatud 5 isendiga.

Proovialal oli 4 erineva valgusrežiimiga proovipinda. Me püüdsime luua eksperimendis kasvavate taimede jaoks tingimusi, kus ainsaks muutuvaks faktoriks erinevate proovipindade vahel oleks valgus. Proovipindade aluspõhi kaetud multši katte ja kruusaga, et “võõras” orgaanika ei mõjutaks katset.

Erinevate valgustingimuste loomiseks ehitasime 3 statsionaarset varjutustelki suurusega 4 x 3 x 2 m. Neljas proovipind oli kontrollala ehk avamaa, kus varju polnud. Varjutustelgid olid igaüks kaetud erineval tasemel valgust läbilaskva kattematerjaliga. Seega tekkis 4 erineva valgusrežiimiga töötlust: täisvalgus ehk avamaa, 50% täisvalgusest, 25% täisvalgusest ja 10% täisvalgusest. Punase-kaugpunase valguse intensiivsuse suhet (mõõdetud sensoriga Skye 660/730 nm), muutis ainult hämaraima varjutustelgi kate – pealelangevas kiirguses mõõdeti selleks 1.05, telgi sees 0.73. Valguse kättesaadavuse kindlakstegemiseks kasutati lineaarset 100 x 1 cm valgustundliku pinnaga valgusmõõtjat (Licor LI-250).

Iga proovipinna aluspõhjale panime maapinnast 10 cm kõrgused puidust alused nii, et kogu proovipinna ala oli kaetud. Alustele aetasime plastikust vannid suurusega 10 x 100 x 15 cm, mida hoiti pidevalt veega täidetuna. Igasse vanni aetasime 5 plastikust potti läbimõõduga 7 cm ja kõrgusega 30 cm (pottide omavaheliseks minimaalseks kauguseks jäi 10 cm). Poti põhjas oli 5 mm läbimõõduga auk vee kättesaamiseks (et liiv august välja ei voolaks, oli auk kaetud vett läbi laskva riidetükiga). Potid olid täidetud 29.5 cm ulatuses orgaanikavaba liivaga. Igasse potti istutati 1 taim.

Eelnevalt korjatud taimede seemned idandati kasvuhuones niiskel perioodil. Peale idanemist (umbes 2 nädala pärast) istutati taimed pottidesse. Igat taimeliiki istutasime 20 isendit, seega

5 isendit töötuse kohta. Potte paigutasime kvaasi-randomiseeritult ümber üks kord katse läbiviimise vältel, jälgides seda, et sama eksperimentaal-populatsiooni isendid ei paigutuks kõrvuti. See tähendab, et meil oli eksperimentaalse töötuse (valgus) iga taseme juures kümme rida potte, mille me jagasime mõtteliselt viieks plokiks nii, et igas plokis oleks kaks rida ja igas plokis oli ühe liigi üks isend juhuslikus kohas.

Automaatse niisutussüsteemi abil kasteti taimi igal hommikul (välja arvatud nendel päevadel, kui sadas vihma). Lisaks hoiti ka vannid pidevalt vett täis. Kaks korda nädalas taimi väetati. Kolmel esimesel väetamiskorral kasutati väetislahust: 1 l väetise alglahust (N 0.78 mg, P 0.39 mg, K 1.95 mg ja mikroelemendid) lahjendatuna 9 l veega (50 ml lahust taime kohta). Hiljem kasutati väetislahuse kontsentratsiooni 2,5 l väetist + 7,5 l vett (10 ml lahust taime kohta).

Loomkahjurite (põhiliselt teod) vastu kasutasime spetsiaalset (taimedele ohutut) granulaarset mürki ning ka lihtsalt käsitsi kahjurite ära korjamist.

Osad liigid ei kasvatanud üles piisavalt isendeid ja jäid seega minu edasise uurimise alt välja. Mõned liigid kasvasid jällegi liialt suureks, ning jäid seetõttu tehnilistel põhjustel (ei mahtunud sõna otseses mõttes pildile) samuti liigivalimist välja. Lõppkokkuvõtteks valisin välja seitse liiki: *Centaurea jacea* L. (Cen jac) arujumikas, *Dactylis glomerata* L. (Dac glo) harilik kerahein, *Echium vulgare* L. (Ech vul) harilik ussikeel, *Plantago major* L. (Pla maj) suur teeleht, *Epilobium angustifolium* L. (Epi ang) ahtalehine põdrakanep, *Aster tripolium* L. (Ast tri) randaster ja *Urtica dioica* L. (Urt dio) kõrvenõges. Tabelis 1 on ära toodud ka mõned iseloomustavad tunnused liikide kohta.

Tabel 1. Töös kasutatud liigid, ning mõningad neid iseloomustavad tunnused. Allikad: jaotus kasvuvormidesse (Liira *et al.* 2002), Ellenbergi valguse väärtarv (Ellenberg *et al.* 1991), valgusoptimum (Lepik, suulised andmed), taime kõrgus, kasvukoht ja sagedus (Leht 1999).

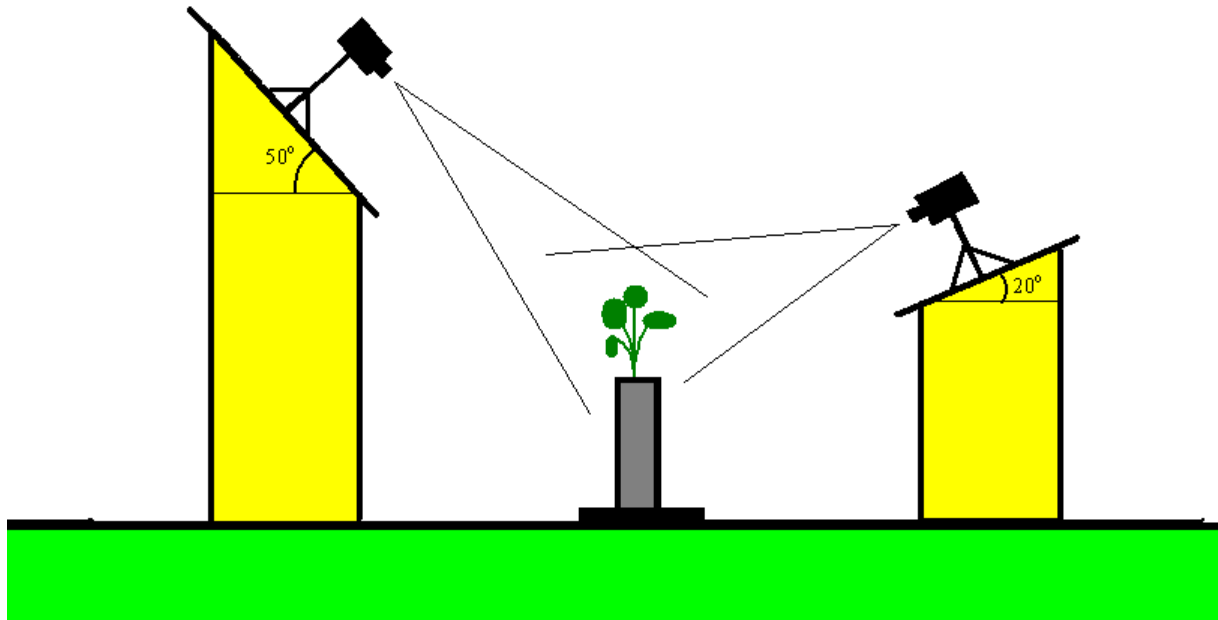
liik		kasvuvorm	seemned	ellenberg valgus	kõrgus	Valgu soptimum (%)	kasvukoht	esinemissagedus
Cen jac	arujumikas	püstine	tartu	7	12 -100	69.07	niit,puisniit,teeserv	sage
Dac glo	hrl kerahein	kõrreline	tartu	7	30 – 125	61.21	niit,teeäär,võsastik	sage
Ech vul	hrl ussikeel	püstine	tartu	9	30 – 100	61.80	teeäär, jäätmaa	sage
Pla maj	suur teeleht	rosett	anseküla	8	5 – 80	56.60	teeäär,õu,aed,põld	sage
Epi ang	ahtalheine põdrakanep	püstine	anseküla	8	60 – 150	61.39	valgusrikas mets,raiesmik	sage
Ast tri	randaster	püstine	laasi	8	15 – 60	64.57	mererand,rannaniit	paiguti
Urt dio	kõrvenõges	püstine	anseküla	X	30 - 200	43.49	mets,teeserv,elamute ümber	sage

Pakukatse kirjeldus

Enne „pakkude“ ehitamist arvutasin välja taimede kasvuperioodi (6 juuni – 6 september) keskmised päikesenurgad (millise nurga all paistis päike kasvuperioodi jooksul, teatud suunast, keskmiselt taimedele peale) erinevatel ilmakaartel, Tartu linna geograafiliste koordinaatide jaoks. Kasutasin selleks programmi WinScanopy (Regent Instruments). Päikesenurga arvutasin ma selleks, et teada saada, millise nurga alt on mul vaja taimi pildistada.

Päikesenurki teades ehitasin ma vastavad alused (nn pakud), mille kaldenurk vastas kasvuperioodi keskmisele päikesenurgale. Ida suunast paistis päike kasvuperioodi jooksul keskmiselt 20° nurga all (nurga väärtused - horisontaal 0° ja vertikaal 90° – seda nii siin kui ka edaspidi), lõuna suunast 50°, ning põhja suunast (kust loomulikult päike ei paista) 130° ehk siis lõunasuuna vastandnurk. Kuna tegemist oli statsionaarsete pakkudega, siis tegin ma nad suhteliselt suured ja robustsed, et nad paremini paigal seisaksid. Pildistamisobjekti (ehk siis potis kasvav taim) aluseks oli 5 cm paksune lauajupp, mis oli samuti korralikult maapinnale

fikseeritud, looditud ning kuhu oli peale märgitud poti asukoht. Visuaalse ettekujutuse paremaks esilemanamiseks vaata ka pilte ja jooniseid (vastavalt lisa 1 ja joonis 1).



Joonis 1. Skemaatiline joonis sellest, kuidas asetus taim „pakkude“ suhtes (vaata ka lisa 1.)

Lääne suunast ma taimi ei pildistanud. Esiteks põhjusel, et päikesenurk oli sealt suunast täpselt sama, mis ida suunast, mistõttu lõuna/põhja kontrast tundus huvitavam. Ning teiseks põhjuseks oli see, et oli vaja jätta ka ligipääs „pakkude“ keskele ja liikumisvõimalus pildistamise ajaks.

Enne pildistamisele toomist märgistasin pildistamisobjektile põhja suuna, et ma pildistamise ajaks asetaks objekti ilmakaare suhtes samasuunaliselt kui ta kasvas. Taimed tõin valgusrežiimidest välja vahetult enne pildistamist. Kõik pildid tegin kahe järjestikuse päeva jooksul (3-4 september), samas ajavahemikus (12.00 – 16.00) ja ilm oli mõlemal päeval samasugune. Seega õnnestus tõenäoliselt vältida ööpäeva skaalas toimuvaid muutusi.

Pildistamiseks kasutasin digitaalset fotoaparaati Nikon Coolpix 5000 ja väikest statiivi (kõrgus 20 cm). Objektiivi fookuskaugus oli pildistamise ajal 7.1 mm. Niivõrd laia nurka kasutasin tehnilistel põhjustel – suuremad taimed ei mahtunud muidu lihtsalt pilti. Mitu liiki kõrrelisi jäidki liikide valimist välja just oma suuruse tõttu.

Kokkuvõttes pildistasin igat taime kolmest ilmakaarest (lõunast, põhjast ja idast) sama nurga alt, kust päike kasvuperioodi jooksul antud geograafilises punktis keskmiselt neile peale paistab. Pildistamise ajal hoidsin taime taga taustaks valget pinda, et hiljem pildi töötlemisel oleks konkreetset taime muudest asjadest parem eristada. Samuti voorderdasin poti nii seest kui väljast valge paberi ja riidega, seda selleks, et taime pinda oleks parem eristada muudest pindadest (näiteks potis oleval liival kasvavatest sammaldest). Parema ettekujutuse saamiseks vaata ka lisa 1.

Peale pildistamist töötlesin tehtud pilte programmiga Photoshop 7.0, ning kasutades programme Paint ja Pindala mõõtsin igal pildil oleva taime pindala (ehk siis eksponeerituse vastavasse ilmakaarde, arvestades sealjuures ka päikesenurka).

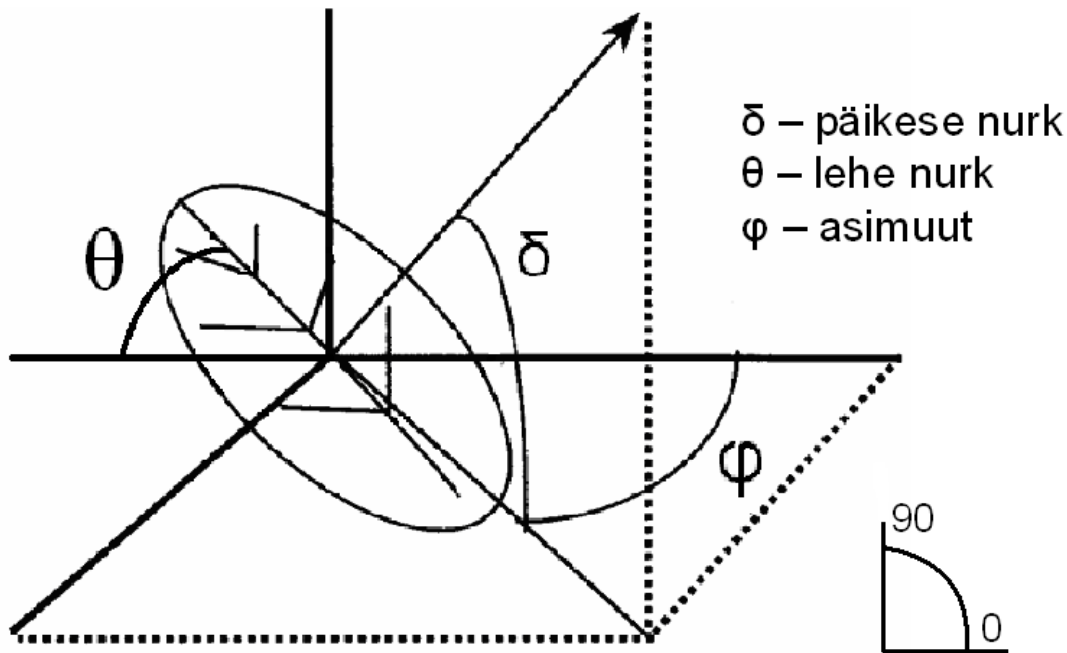
Katse võeti maha 6 - 7 september. Taimed eemaldati pottidest, herbariseeriti, kuivatati, mõõdeti ja kaaluti. Peale seda skaneerisin (kasutades skannerit CanoScan Lide 30) ma taimede maapealsed osad arvutisse, ning kasutades programme Photoshop 7.0, Paint ja Pindala mõõtsin taimede maapealsete osade kogu pindala ja eraldi ka lehtede pindala (lisa 2).

Andmetöötlus

Kuna ma taimedel lehe nurka eksperimendi käigus ei mõõtnud, ent enne andmetöötlust leidsin siiski, et neid oleks vaja teada, arvutasin selle välja mõõdetud parameetrite alusel. Nimelt kasutasin ma Juhan Rossi (1981) väljatöötatud valemit, mille abil saab eksponeeritust arvutada lehe nurga ja vaatenurga alusel:

$$1) \quad g(\varphi, \theta, \sigma) = \cos \varphi \sin \theta \cos \sigma - \cos \theta \sin \sigma$$

kus g on projektsioonipindala, φ on asimuudi nurk (ilmakaar), θ on lehe nurk ja σ on päikesenurk (joonis 2).



lehenurk = $\arccos(\text{projektsioonipindala}/\sin(\delta))$

Joonis 2. Skemaatiline joonis sellest, milliseid nurki ma mõõtsin ja kuidas.

Kuna taime kõikide lehtede keskmine lehe nurk on kindel väärtus, mis sõltumata sellest, millise ilmakaare suunast teda vaadatakse, siis sai asimuudi nurk valemi lihtsustamise huvides välja jäetud. Ning kuna projektsioonipindala oli mul asimuudi pildi pealt teada, siis rakendasin ma valemit põhimõtteliselt teistpidiselt, ehk et peale teisendusi jäi alles järgmine lehe nurga arvutamise valem:

2) $\theta = \arccos (g / \sin \sigma)$

Pikema ja põhjalikuma ülevaate sellest paljukasutatud valemist saab juba eelpoolmainitud Juhan Rossi 1981 aasta tööst, ning samuti on kokkuvõtlik ülevaade Campbell & Norman 1989.

Andmetöötlusel kasutasin programme Microsoft Excel 2000 ja STATISTICA 6.0.

Analüüsitud tunnuste loend:

- 1) **valgustatus** – valguse hulk täisvalgusest, protsentides, 4 valgusrežiimi: 10%, 25%, 50% ja 100% täisvalgusest
- 2) **lehe nurk** – horisontaal 0°, vertikaal 90°
- 3) **LARV** – lehtede arv
- 4) **eksponeeritus** – taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala, keskmine üle kõikide ilmakaarte (suundade)
- 5) **S/KP** – eksponeeritus lõunasse - taime lõunasse eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindalaga
- 6) **E/KP** – eksponeeritus itta - taime itta eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindalaga
- 7) **N/KP** – eksponeeritus põhja - taime põhja eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindalaga
- 8) **SPL** – *specific petiole length* – rootsu eripikkus (rootsu pikkus jagatud rootsu biomass), logaritmitud skaalas
- 9) **SLA** – *specific leaf area* – lehe eripind (lehe pind jagatud lehe biomass), logaritmitud skaalas
- 10) **SLL** – *specific leaf length* – lehe eripikkus (lehe pikkus jagatud lehe biomass), logaritmitud skaalas
- 11) **LAR** – *leaf area ratio* - fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis - taime lehe pind jagatud taime kogubiomassiga

Tulemused

Andmete analüüsimise tulemusena selgus, et valguse kättesaadavus mõjutas kõiki uuritud taime arhitektuuri kirjeldavat tunnust peale lehtede kogupindala ja lehe nurga. Lehe nurk, mis küll üle kõikide liikide valguse kättesaadavusest ei sõltunud ($r = 0.071$, $p = 0.473$), mõjutas omakorda taimede eksponeeritust.

Tabel 2. Eksperimendis kasutatud liigid, nende ellujäämus (maksimum 20) ja mõõdetud tunnuste keskmised: LARV – keskmine lehtede arv, eksponeeritus – taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala, keskmine üle kõikide ilmakaarte, S/KP, E/KP, N/KP – taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala – vastavalt lõuna, ida ja põhja suunast.

liik	ellujäämus	lehe nurk	LARV	eksponeeritus	S/KP	E/KP	N/KP
Cen jac	17 / 20	47.18	8.2	40	47	35	39
Dac glo	20 / 20	59.84	31	34	31	39	33
Ech vul	12 / 20	46.44	11	44	54	38	41
Pla maj	16 / 20	35.72	7	54	59	49	54
Epi ang	12 / 20	43.28	17	50	55	45	49
Ast tri	20 / 20	45.66	13.8	58	54	66	54
Urt dio	15 / 20	43.90	12.2	56	57	53	57
keskmine	16 / 20	47.24	14.3	48	50	47	47

Taimede kogubiomassi (maapealne + maa-alune biomass) sõltuvus valguse kättesaadavusest ($p < 0.001$) on näha joonisel 3A. Mida vähem taim valgust sai, seda väiksem oli tema biomass. Kõige suurem oli biomass 100% valgustatuse juures, kuigi praktiliselt samapalju oli biomassi ka 50% valguse kättesaadavuse juures. Märgatavalt väiksem oli taimede kogubiomass kõige pimedamas valgusrežiimis (valgust 10% täisvalgusest).

Tabel 3. Eksperimendis kasutatud valgusrežiimid ning mõnede tunnuste keskmised erinevates režiimides (tunnuste selgitused tabelis nr2).

valgust	ellujäämus	lehe nurk	LARV	eksponeeritus	S/KP	E/KP	N/KP
100%	23 / 35	51.52	21.6	40	41	41	40
50%	31 / 35	43.25	16.2	54	54	55	52
25%	32 / 35	46.16	13.5	50	55	48	48
10%	26 / 35	49.63	9.2	44	47	42	44

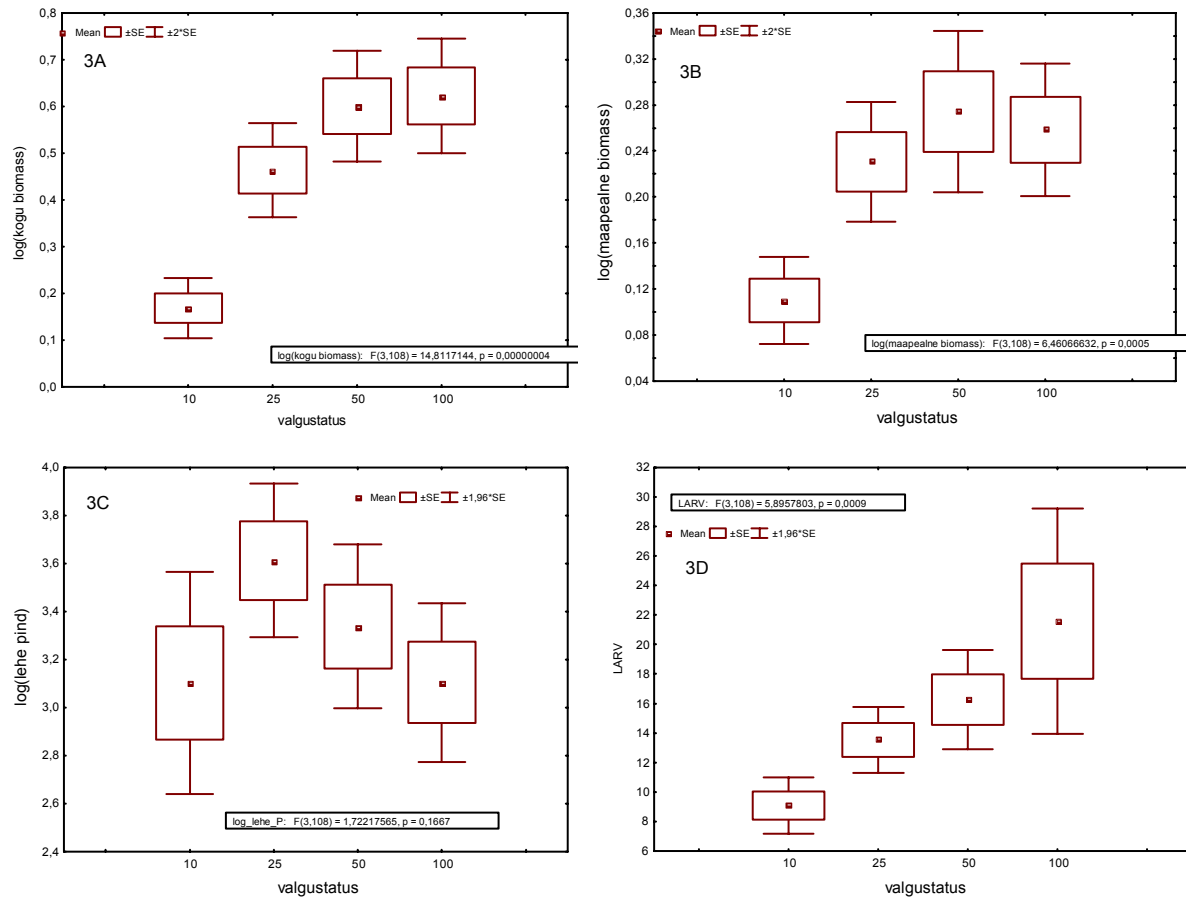
Taimede maapealse biomassi, üle kõikide liikide, sõltuvus valguse kättesaadavusest ($p = 0.0005$) on kujutatud joonisel 3B. Maapealset biomassi oli kõige enam 50% valgustatuse juures, kuid praktiliselt samapalju oli biomassi ka 25% ja 100% valgustatuse juures. Ning märkimisväärselt kõige vähem biomassi oli 10% valgustatuse juures.

Lehe pind valgustatusest, üle kõikide liikide oluliselt ei sõltunud ($p = 0.166$; joonis 3C). Samuti ei näidanud statistilist olulisust *post-hoc* analüüs. Samas on näha selget trendi, mis näitab, et taime lehe pind on kõige suurem 25% valguse kättesaadavuse juures. Nii valgemas kui ka pimedamas on lehe pind väiksem.

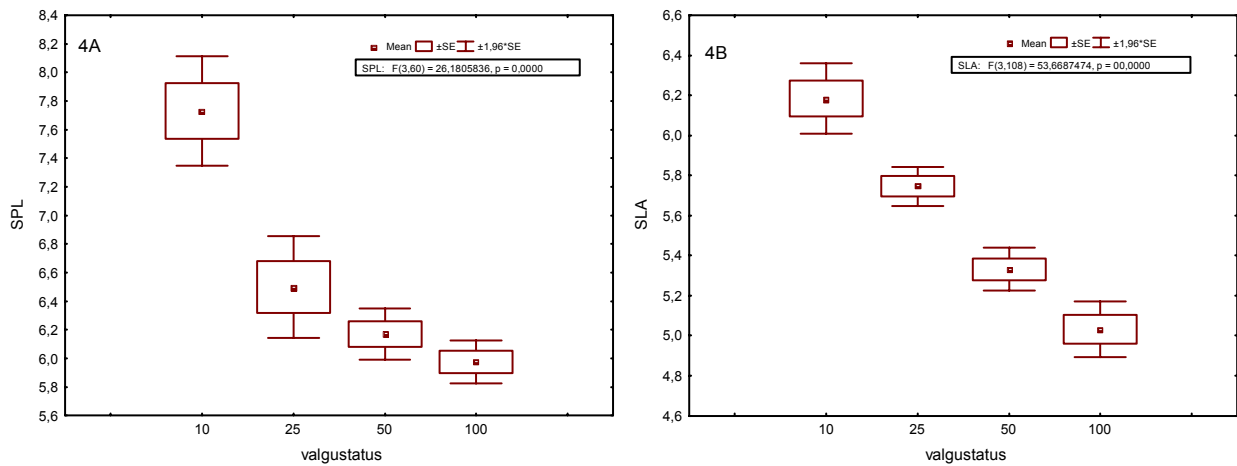
Lehtede arv taimel sõltus oluliselt valguse kättesaadavusest üle kõikide liikide ($p = 0.0009$). Mida rohkem taim valgust sai seda rohkem lehti ta omale kasvatas.

Rootsu eripikkus (SPL - rootsu pikkus jagatud rootsu biomassiga) oli kõige suurem kõige väiksema valgustatuse juures (joonis 4A). Teisisõnu, mida suurem oli valguse kättesaadavus, seda väiksem oli ka rootsu eripikkus. Ja mida pimedamas taim kasvas, seda õhemad olid taime leherootsud. Siinkohal tuleb ka ära märkida, et rootsud mõõdeti vaid neljal liigil seitsmest, ülejäänud kolmel liigil rootsud puudusid (harilik kerahein) või olid nad liialt väikesed, et neid saanuks mõõta (kõrvenõges ja ahtalehine põdrakanep). Seos rootsu eripikkuse ja valgustatuse vahel oli ka statistiliselt väga oluline ($p < 0.0001$).

Lehe eripind (SLA - lehe pindala jagatud lehe biomassiga) oli samuti suurim kõige väiksema valgustatuse juures (joonis 4B), ning mida rohkem taim valgust sai, seda väiksem oli ta lehe eripind, ehk et mida pimedamas taim kasvas, seda õhemad olid ta lehed ja vastupidi. Seos on lineaarne ja oluline ($p < 0.0001$). Analüüs on tehtud üle kõikide liikide, st kõikide liikide andmete põhjal.



Joonis 3. Kogubiomassi, maapealse biomassi, lehe pinna ja lehtede arvu (LARV) jaotus erinevates valgustingimustes (valgustatus on protsentides täisvalgusest).



Joonis 4. rootsu eripikkuse (SPL) ja lehe eripinna (SLA) jaotus erinevates valgustingimustes (valgustatus on protsentides täisvalgusest).

Üldise lineaarse mudeli (GLM) abil analüüsisin, et millised taime tunnused määravad tema eksponeerituse erinevatesse ilmakaartesse (tabel 4). Tabelist on näha, et taime eksponeeritust lõuna suunda mõjutavad oluliselt valgustatus, fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis (LAR), liik ja lehe nurk. Eksponeeritust ida suunda mõjutavad oluliselt samuti valgustatus, fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis, liik ja lehe eripikkus. Eksponeeritust põhja suunda mõjutavad oluliselt valgustatus, fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis, liik ja lehe nurk.

Tabel 4. Üldine lineaarne mudel üle kõikide liikide. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga, logaritmitud kujul), lehe eripind (SLA – lehe pind jagatud lehe biomaasiga, logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). Sõltumatuks diskreetseks faktoriks oli liik. (S/KP $R^2=0.86$, E/KP $R^2=0.50$, N/KP $R^2=0.62$).

	vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	13,8860	0,000333	25,56807	0,000002	15,55566	0,000155
log lehe pind	1	1,7501	0,189110	0,55745	0,457173	0,92070	0,339780
lehe nurk	1	257,1682	0,000000	0,02500	0,874709	22,20339	0,000009
SLL	1	1,0195	0,315247	7,11533	0,009016	3,05959	0,083561
SLA	1	0,0162	0,898921	1,55617	0,215359	2,78730	0,098377
LAR	1	4,7394	0,032010	21,55374	0,000011	18,84436	0,000036
liik	6	4,0664	0,001152	6,04051	0,000023	3,43956	0,004114
viga	93						
kokku	105						

Järgnevad analoogilised üldised lineaarsed mudelid liikide kaupa.

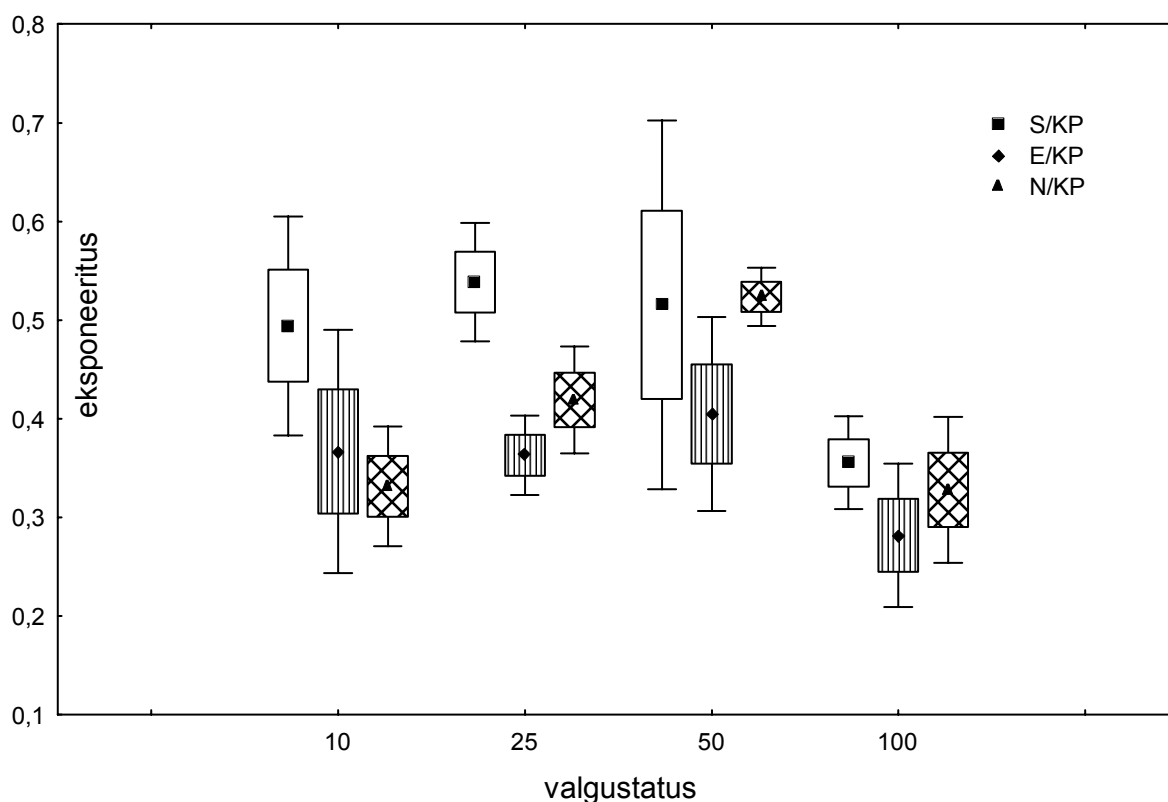
1. *Centaurea jacea* - arujumikas

Lehtede eksponeeritust lõuna suunda mõjutavad oluliselt lehe pind, lehe nurk ja lehe eripikkus (tabel 5). Ida ja põhja suunda eksponeeritust ei mõjutanud oluliselt aga ükski mudelis olnud tunnus.

Arujumika eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse on näha jooniselt 5. Eksponeeritus on igasse suunda selgelt väikseim täisvalguse korral, kolmes pimedamas valgusrežiimis eksponeerib arjumikas end kõige enam lõuna suunda, ning veidi vähem ida ja põhja suunda.

Tabel 5. Üldine lineaarne mudel arujumika kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind, logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga, logaritmitud kujul), rootsu eripikkus (SPL – rootsu pind jagatud rootsu biomassiga, logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2=0.86$, E/KP $R^2=0.29$, N/KP $R^2=0.19$).

Cen jac	vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	0,71185	0,418557	4,026502	0,072583	1,412958	0,262028
log lehe pind	1	7,43827	0,021291	2,968892	0,115603	0,182543	0,678251
lehe nurk	1	37,39180	0,000113	1,540233	0,242908	0,024328	0,879158
SLL	1	7,42866	0,021356	0,330030	0,578335	0,031606	0,862445
SPL	1	1,76851	0,213101	0,950954	0,352476	0,551265	0,474880
LAR	1	0,111114	0,745731	0,111665	0,745159	3,116250	0,107974
viga	10						
kokku	16						



Joonis 5. Arujumika (*Centaurea jacea*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

2. *Dactylis glomerata* – harilik kerahein

Keraheina eksponeeritust nii lõuna, ida kui ka põhja suunda mõjutab oluliselt valgustatus ja LAR (tabel 6). Lehe nurk mõjutab eksponeeritust oluliselt vaid lõuna ja põhja suunas, ent ida suunas mitte. Joonis 6 näitab, et kerahein eksponeerib end suhteliselt võrdselt igasse ilmakaarde, vaid idasuunaline eksponeeritus on pimedamates valgusrežiimides veidi suurem kui lõuna- ja põhjasuunaline eksponeeritus.

3. *Echium vulgare* – harilik ussikeel

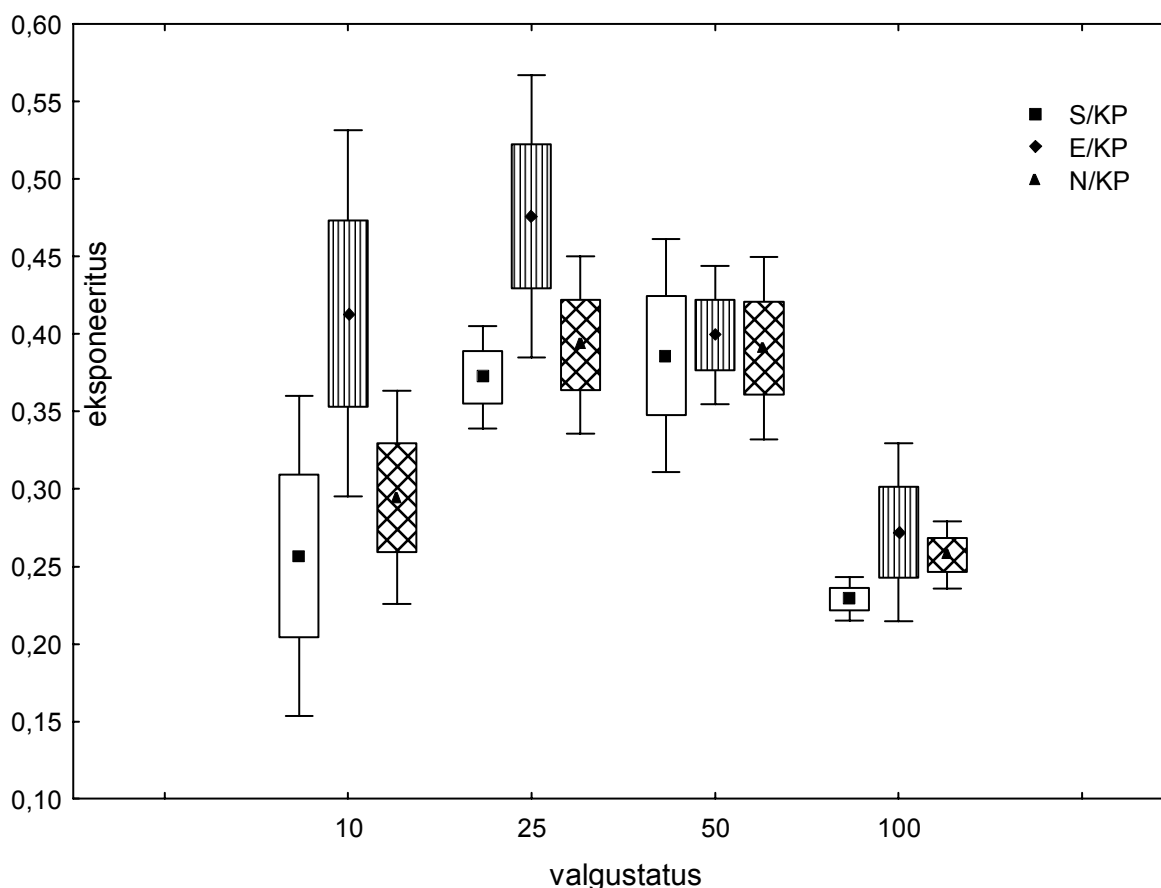
Hariliku ussikeele eksponeeritus on näha jooniselt 7 ja eksponeeritust määravad tegurid vastavalt tabelist 7. Seosed mudelis on nõrgad, sest ussikeele isendeid kasvas üles vaid kaksteist kahekümnest. Sealhulgas kõige pimedamas valgusrežiimis (10% täisvalgusest) kasvas üles vaid üks taim. Ainus oluline seos mudelis on lehe nurga mõju eksponeeritusele lõuna suunda. Jooniselt 7 on näha, et erilisi seoseid eksponeerituse ja valgustingimuste vahel ei ole.

4. *Plantago major* – suur teeleht

Suure teelehe eksponeeritust lõuna suunas mõjutab oluliselt valgustatus, lehe nurk ja rootsu eripikkus (tabel 8). Taime eksponeeritust ida suunas mõjutab oluliselt aga vaid lehe pinna osakaal kogubiomassis. Samas põhja suunalist eksponeeritust mõjutab oluliselt nii valgustatus, lehe pind kui ka rootsu eripikkus. Jooniselt 8 on näha, et eksponeeritus kõikidesse ilmakaartesse on üsna ühesugune, kuigi hajuvused on suhteliselt suured. Kõige valgemas ja pimedamas valgusrežiimis on eksponeeritus kõikidesse ilmakaartesse võrdselt väiksem kui eksponeeritus 50% ja 25% valgustatuse juures.

Tabel 6. Üldine lineaarne mudel hariliku keraheina kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2=0.85$, E/KP $R^2=0.45$, N/KP $R^2=0.56$)

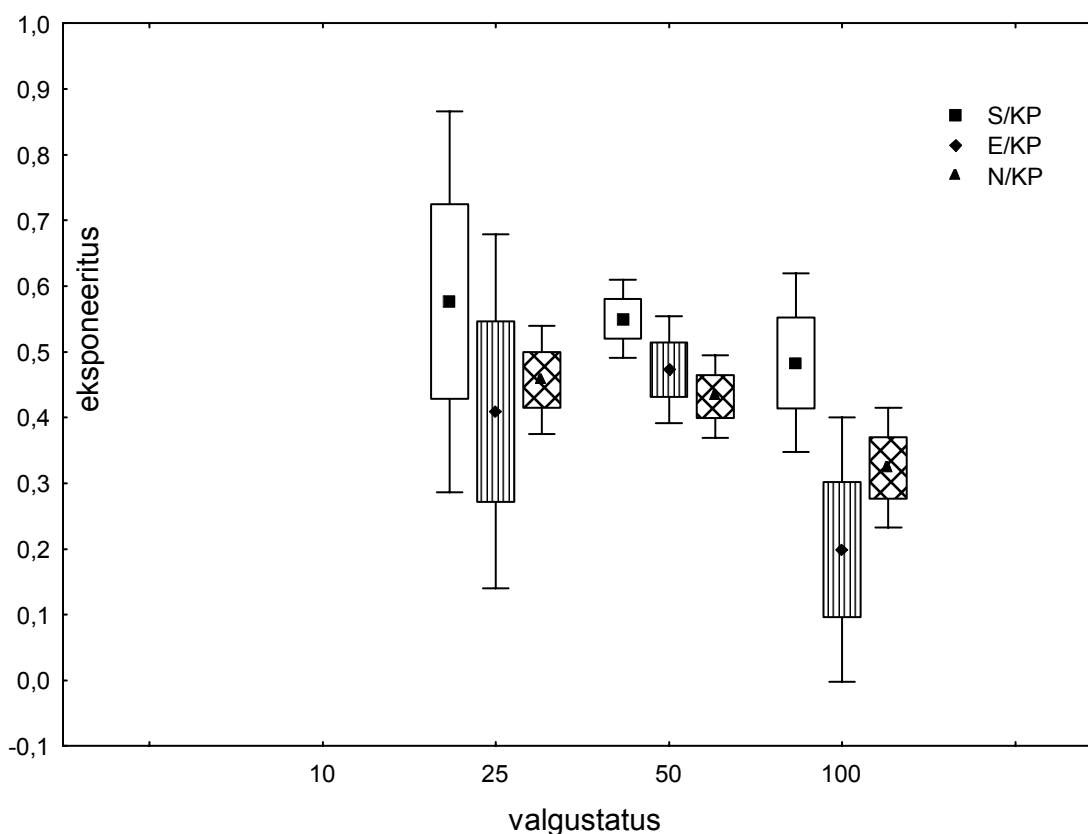
Dac glo	Vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	24,53423	0,000212	7,471131	0,016165	5,549920	0,033588
log lehe pind	1	0,06721	0,799210	0,025557	0,875270	0,002656	0,959625
lehe nurk	1	16,76291	0,001094	0,217194	0,648354	6,256753	0,025400
SLL	1	1,20777	0,290315	0,191645	0,668229	0,012515	0,912515
LAR	1	50,17243	0,000005	6,034296	0,027696	8,492208	0,011321
viga	14						
kokku	19						



Joonis 6. Hariliku keraheina (*Dactylis glomerata*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

Joonis 7. Üldine lineaarne mudel hariliku ussikeele kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga logaritmitud kujul), rootsu eripikkus (SPL – rootsu pind jagatud rootsu biomassiga logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2= 0.99$, E/KP $R^2= 0.35$, N/KP $R^2= 0.01$)

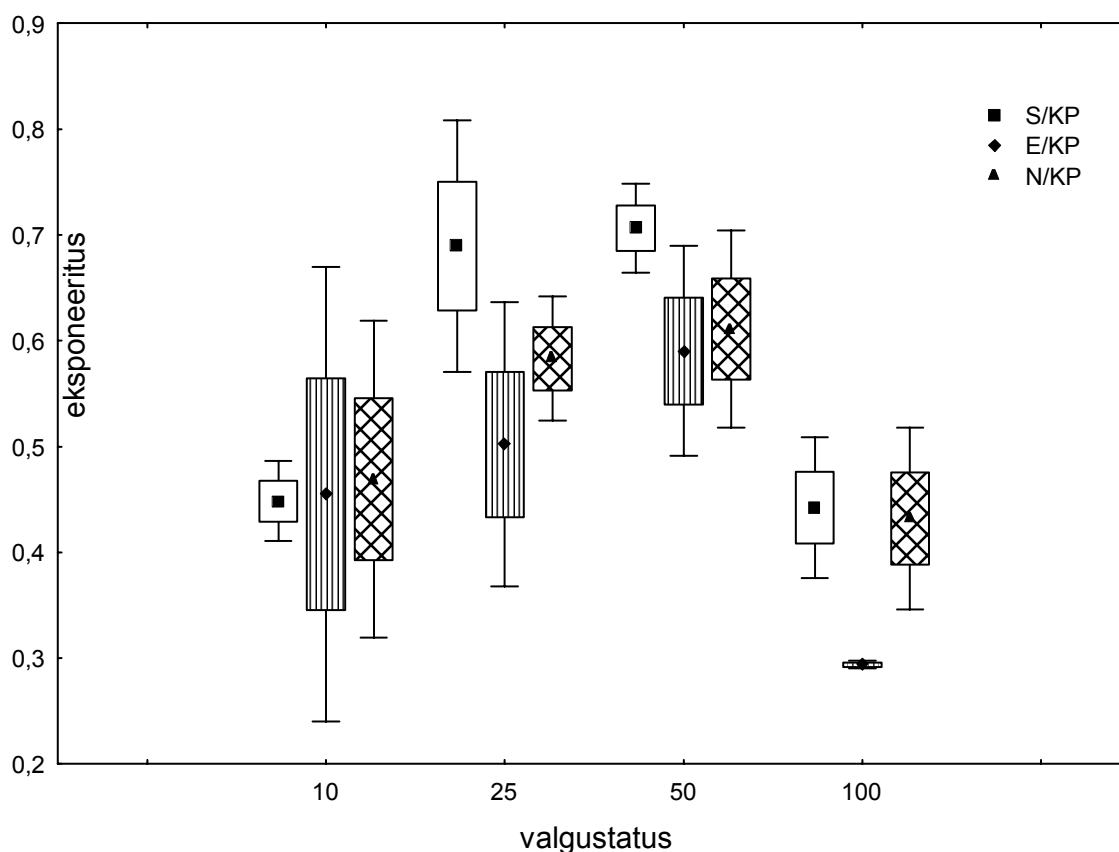
Ech vul	Vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	3,250	0,213214	0,001678	0,971044	0,446398	0,572833
log lehe pind	1	3,218	0,214712	1,835781	0,308195	0,064966	0,822627
lehe nurk	1	6405,474	0,000156	0,225179	0,681887	2,816387	0,235310
SLL	1	1,741	0,317795	1,495246	0,345940	0,070632	0,815307
LAR	1	5,171	0,150831	0,977698	0,426990	0,143631	0,741149
SPL	1	4,196	0,177069	0,992097	0,424177	0,035520	0,867901
viga	2						
kokku	8						



Joonis 7. Hariliku ussikeele (*Echium vulgare*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

Tabel 8. Üldine lineaarne mudel suure teelehe kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga logaritmitud kujul), rootsu eripikkus (SPL – rootsu pind jagatud rootsu biomassiga logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2=0.96$, E/KP $R^2=0.70$, N/KP $R^2=0.68$)

Pla maj	Vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	8,29981	0,020482	4,358996	0,070256	10,71909	0,011288
log lehe pind	1	4,77824	0,060303	1,014268	0,343369	5,91223	0,041105
lehe nurk	1	61,73565	0,000050	0,051999	0,825341	0,14194	0,716152
SLL	1	2,28904	0,168746	0,156327	0,702895	0,67051	0,436584
LAR	1	3,62404	0,093435	6,003354	0,039926	1,94004	0,201150
SPL	1	5,48783	0,047223	0,820444	0,391514	8,50434	0,019403
viga	8						
kokku	14						



Joonis 8. Suure teelehe (*Plantago major*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

5. *Epilobium angustifolium* – ahtalehine põdrakanep

Põdrakanepi puhul oli eksponeeritust oluliselt mõjutavaid tunnuseid antud mudelis küllaltki vähe (tabel 9). Eksponeeritust lõuna suunda mõjutas oluliselt lehe nurk ja eksponeeritust põhja suunda mõjutas oluliselt lehe pinna osakaal kogubiomassis. Idasuunalist eksponeeritust ükski mudelis kasutatud faktor oluliselt ei mõjutanud. Nõrgad seosed on tõenäoliselt suuresti tingitud taas sellest, et väga vähe isendeid (samuti vaid kaksteist kahekümnest) oli eksperimendi lõpuks veel ellu jäänud. Suuri erinevusi pole ka eksponeerituses erinevatesse ilmakaartesse (joonis 9).

6. *Aster tripolium* – randaster

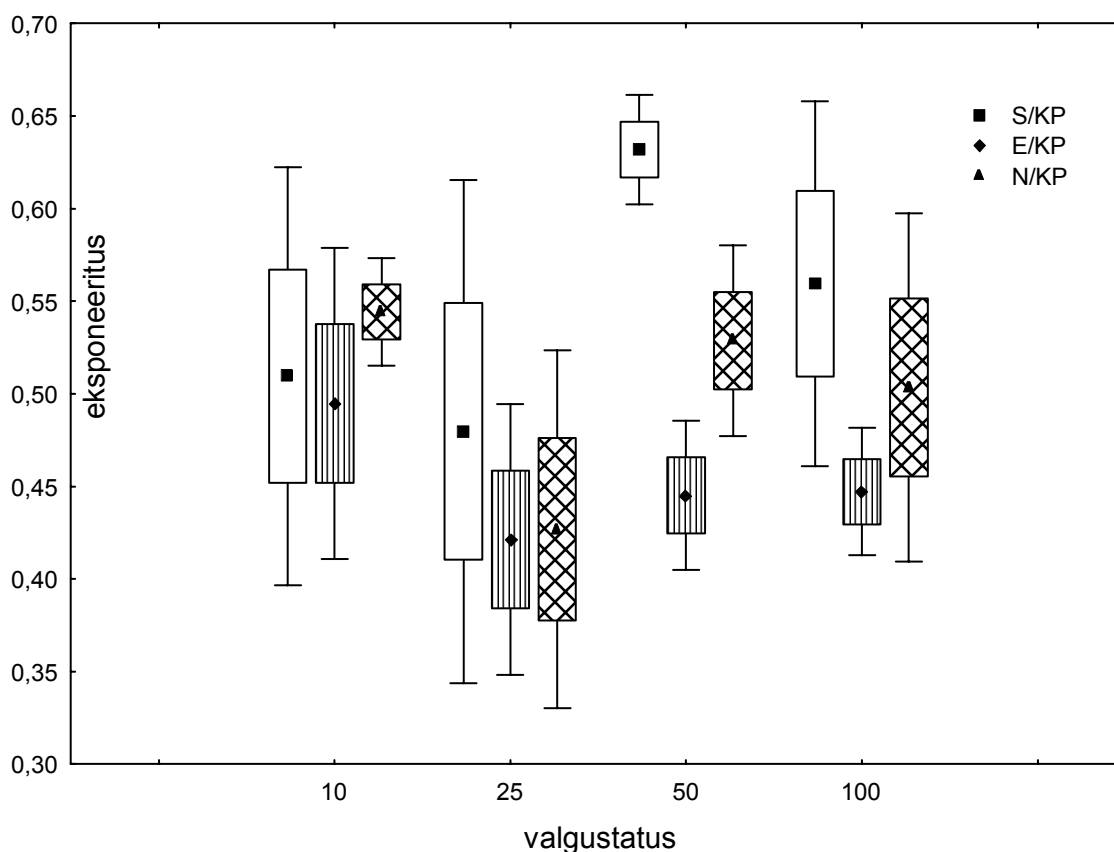
Randastri eksponeeritust erinevatesse ilmakaartesse mõjutavad mitmed faktorid (tabel 10). Eksponeeritust nii lõuna kui ka põhja suunda mõjutab oluliselt nii valgustatus, lehe nurk kui ka lehe pinna osakaal kogubiomassis. Idasuunalist eksponeeritust mõjutab samuti valgustatus ja lehe pinna osakaal kogubiomassis, ent lehe nurk mitte. Joonist 10 vaadates on näha, et eksponeeritus lõuna ja põhja suunda on igas valgusrežiimis suhteliselt ühesugune. Ent ida suunda eksponeerib randaster end 25% ja 50% valgustatuse juures rohkem kui 10% ja 100% valgustatuse juures.

7. *Urtica dioica* – kõrvenõges

Kõrvenõgese puhul on näha, et antud mudeli faktoritest mõjutab taime eksponeeritust lõuna suunas oluliselt lehe nurk ja lehe eripikkus (tabel 11). Ida ja põhja suunas taime eksponeeritust oluliselt mõjutavaid faktoreid antud mudelis ei olnud. Ka kõrvenõgesel kasvas üles suhteliselt vähe taimi (viisteist kahekümnest), eriti valgemates režiimides (100% valgustatuse juures kasvas üles üks isend). Lõunasuunaline eksponeeritus on seda suurem, mida vähem on valgust (joonis 11), kuid idasuunaline eksponeeritus suureneb koos valgustatuse suurenemisega. Põhjasuunaline eksponeeritus on aga suurim 25% valgustatuse juures, nii pimedamas kui ka valgemas kasvanud taimed eksponeerivad end põhja suunas vähem.

Tabel 9. Üldine lineaarne mudel ahtalehise põdrakanepi kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2= 0.99$, E/KP $R^2= 0.05$, N/KP $R^2= 0.40$)

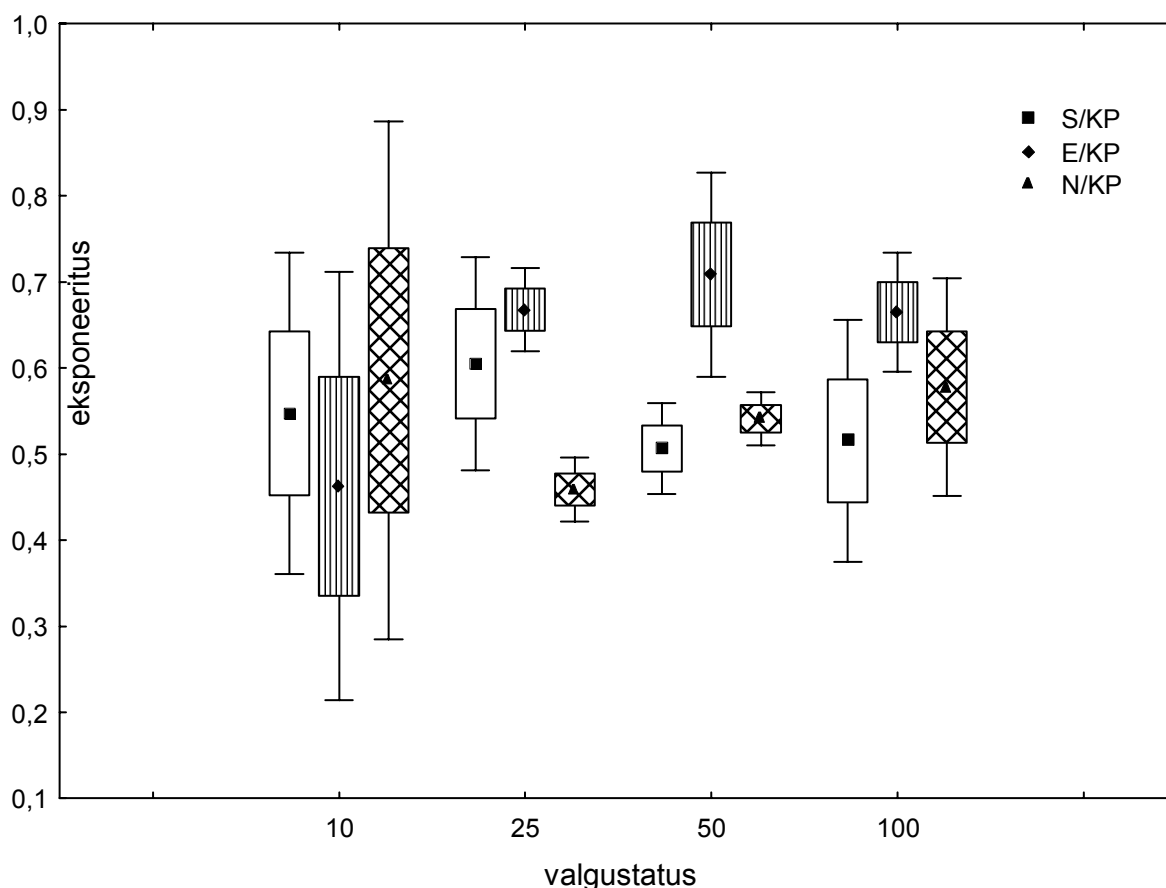
Epi ang	Vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	0,1525	0,709662	1,676855	0,242937	3,495188	0,110749
log lehe pind	1	0,1307	0,730048	0,504534	0,504174	1,079955	0,338761
lehe nurk	1	287,7441	0,000003	3,291024	0,119591	0,925144	0,373272
SLL	1	0,5216	0,497317	0,015128	0,906127	0,003035	0,957852
LAR	1	0,0010	0,976089	3,744093	0,101145	7,454951	0,034169
viga	6						
kokku	11						



Joonis 9. Ahtalehise põdrakanepi (*Epilobium angustifolium*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

Tabel 10. Üldine lineaarne mudel randasteri kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga logaritmitud kujul), rootsu eripikkus (SPL – rootsu pind jagatud rootsu biomassiga logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2= 0.90$, E/KP $R^2= 0.59$, N/KP $R^2= 0.84$)

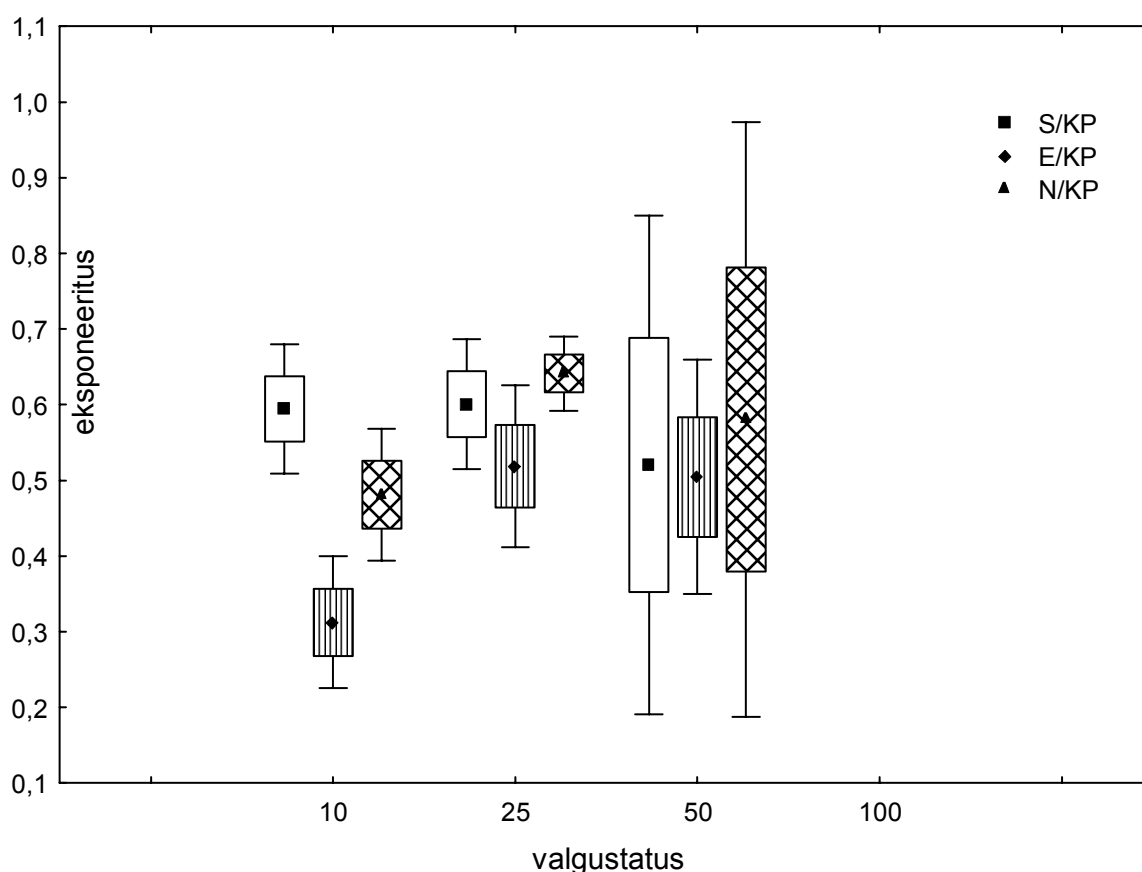
Ast tri	vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	10,55249	0,007756	8,234732	0,015252	10,34500	0,008212
log lehe pind	1	1,97355	0,187676	1,293983	0,279487	4,51086	0,057184
lehe nurk	1	74,03435	0,000003	0,044736	0,836357	8,78864	0,012870
SLL	1	0,11755	0,738165	0,621971	0,446980	1,12013	0,312578
LAR	1	6,17273	0,030330	8,637890	0,013471	15,10436	0,002535
SPL	1	0,71621	0,415421	0,826790	0,382693	0,10461	0,752436
viga	11						
kokku	17						



Joonis 10. Randastri (*Aster tripolium*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

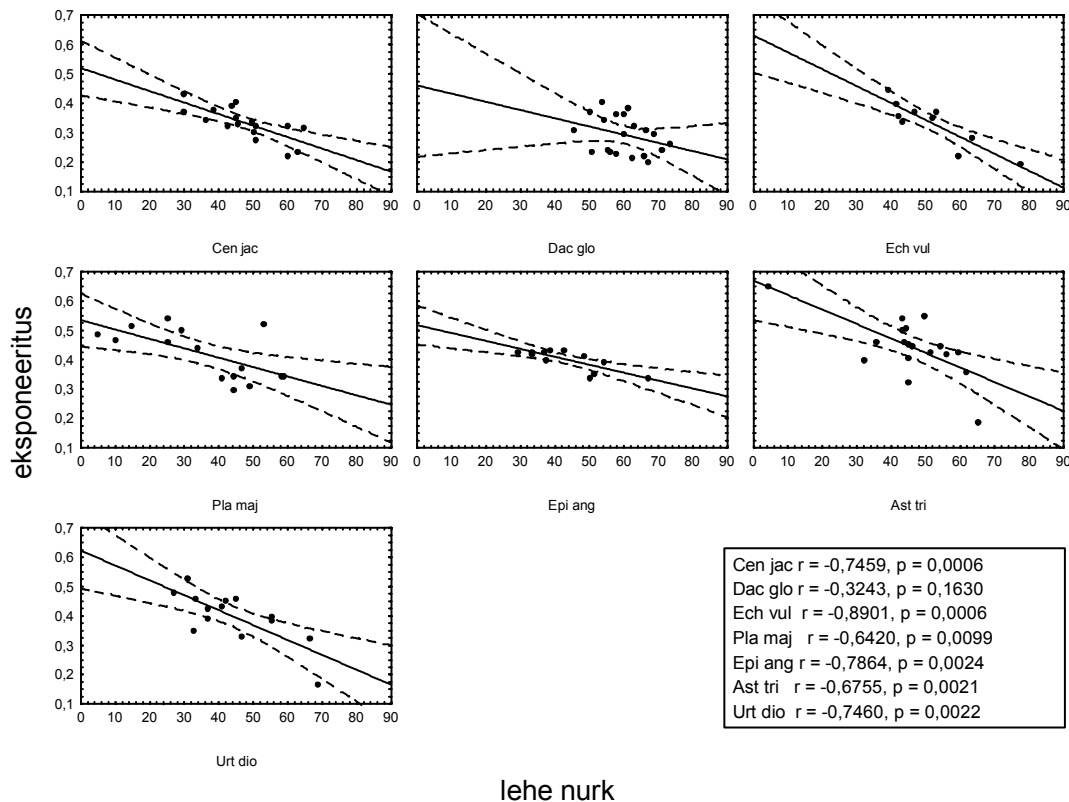
Tabel 11. Üldine lineaarne mudel kõrvenõgese kohta. Sõltuvateks faktoriteks on eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse (S/KP, E/KP, N/KP – vastavalt lõunasse, idasse ja põhja eksponeeritud taime pind jagatud taime kogu pinnaga). Sõltumatuteks pidevateks faktoriteks on valgustatus (protsentuaalselt täisvalgusest), lehe pind logaritmitud kujul, lehe nurk, lehe eripikkus (SLL - lehe pikkus jagatud lehe pinnaga logaritmitud kujul) ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassist (LAR – lehe pind jagatud kogubiomassiga). (S/KP $R^2= 0.95$, E/KP $R^2= 0.42$, N/KP $R^2= 0.30$)

Urt dio	vab ast	S/KP		E/KP		N/KP	
		F	p	F	p	F	p
valgustatus	1	0,0007	0,979619	4,060156	0,078668	0,221508	0,650459
log lehe pind	1	2,0969	0,185625	1,940006	0,201154	0,581869	0,467475
lehe nurk	1	138,6500	0,000002	3,211377	0,110895	4,935758	0,057035
SLL	1	6,6369	0,032809	2,297788	0,168027	0,039452	0,847511
LAR	1	5,0785	0,054265	0,055045	0,820400	0,508665	0,495992
viga	8						
kokku	13						



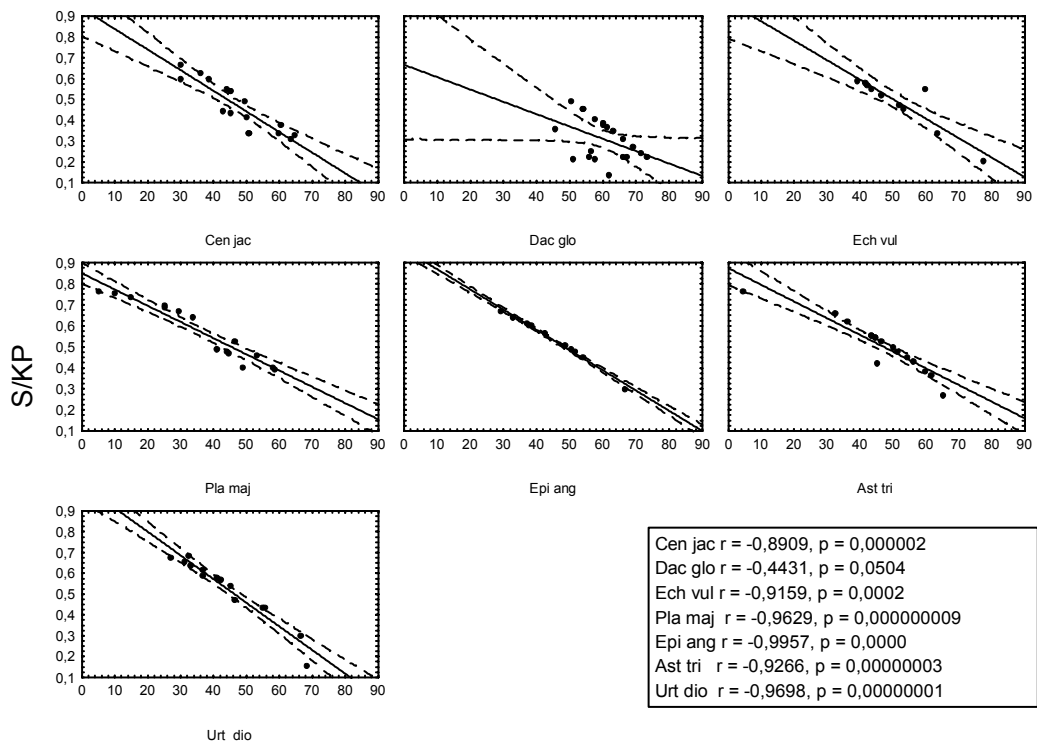
Joonis 11. Kõrvenõgese (*Urtica dioica*) eksponeeritus (taime vastavasse ilmakaarde eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) erinevatesse suundadesse (S/KP – lõuna suund; E/KP – ida suund, N/KP – põhja suund) erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest).

Lehe nurga ja taime eksponeerituse seosed on joonistel 12 – 15. Taimede keskmine eksponeeritus kõikidesse ilmakaartesse (joonis 12) sõltus oluliselt lehe nurgast peaaegu kõikidel liikidel. Vaid keraheinal ei olnud seos statistiliselt oluline. Seos näitab, et mida horisontaalsemalt leht on paigutatud, seda rohkem taime end eksponeerib.



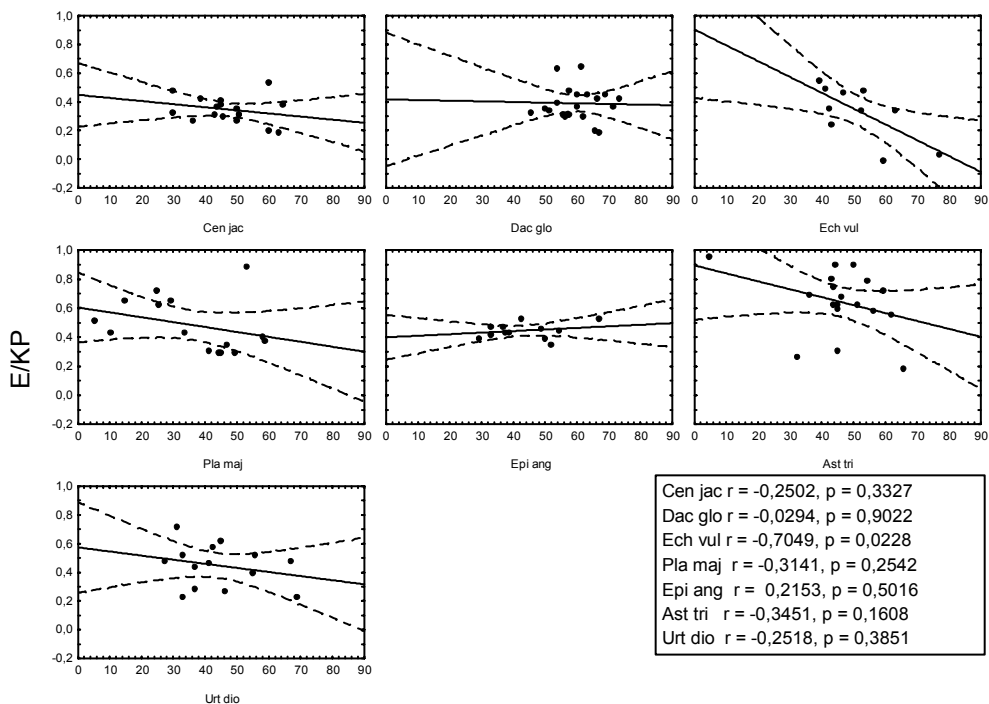
Joonis 12. Lehe nurga (horisontaal 0° , vertikaal 90°) ja eksponeerituse (taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) seosed ilmakaarte keskmisena liikide kaupa.

Taimede eksponeeritus lõuna suunda (joonis 13) sõltus kõikidel liikidel (va keraheina) lehe nurgast. Mida horisontaalsemalt taime leht paigutas, seda rohkem pinda ta lõunasse eksponeeris. Idasuunaline eksponeeritus (joonis 14) sõltus lehe nurgast vaid ussikeelel, teistel liikidel oli eksponeeritus üsna ühesugune nii horisontaalselt kui ka vertikaalselt paigutatunud lehtede puhul. Põhjasuunaline eksponeeritus (joonis 15) näitas analoogilisi trende lõunasuunalise eksponeeritusega – mida horisontaalsemalt leht paigutus, seda rohkem ta end põhja suunda eksponeeris, kuid vaid kolmel liigil (arujumikas, randaster, kõrvenõges) oli seos ka statistiliselt oluline.



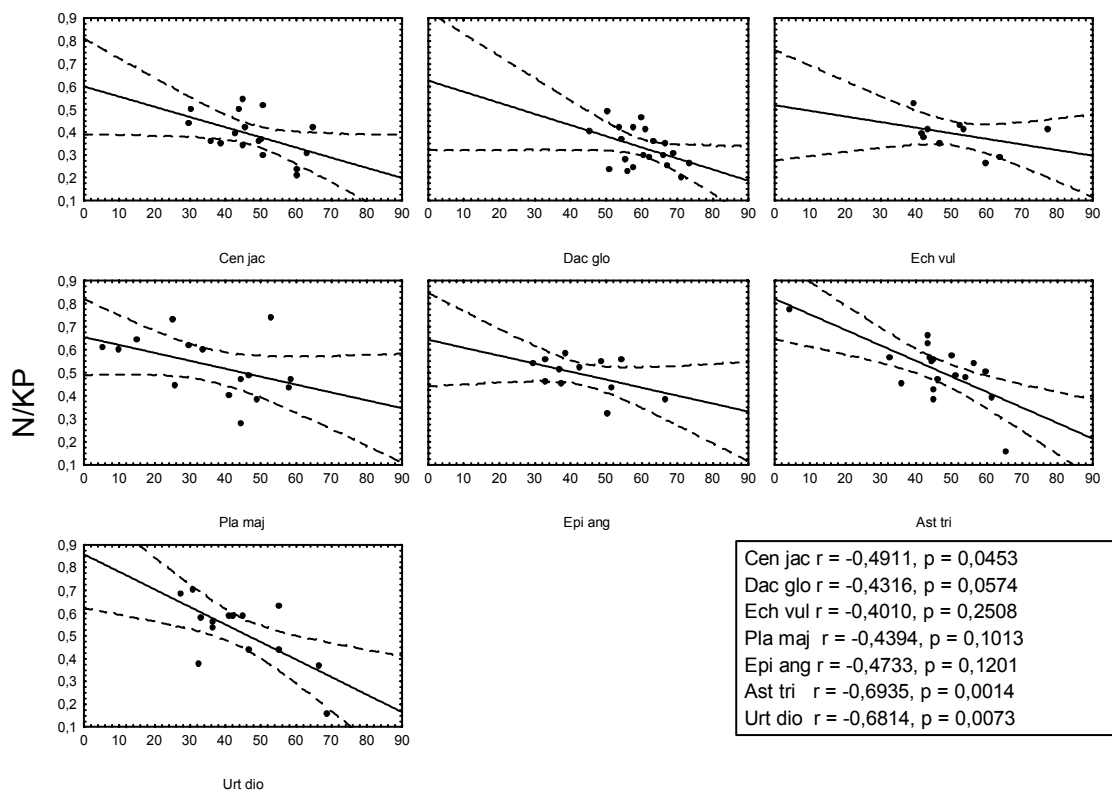
lehe nurk

Joonis 13. Lehe nurga (horisontaal 0°, vertikaal 90°) ja lõuna suunalise eksponeerituse (S/KP -taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) seosed liikide kaupa.



lehe nurk

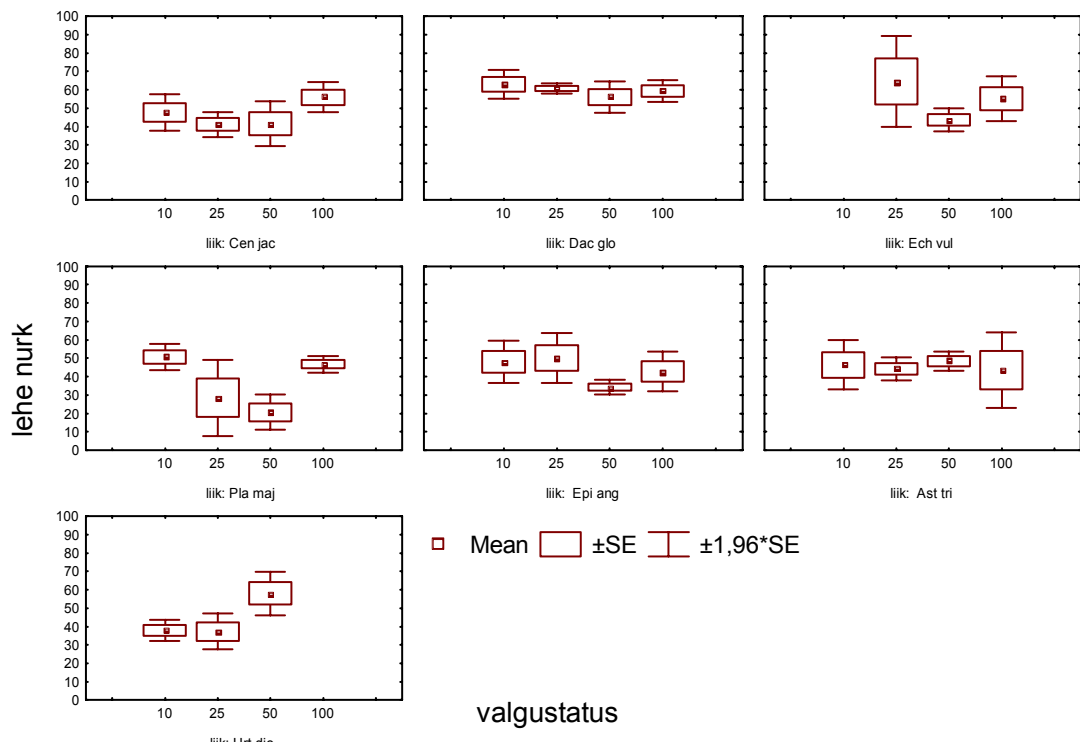
Joonis 14. Lehe nurga (horisontaal 0°, vertikaal 90°) ja ida suunalise eksponeerituse (S/KP -taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) seosed liikide kaupa.



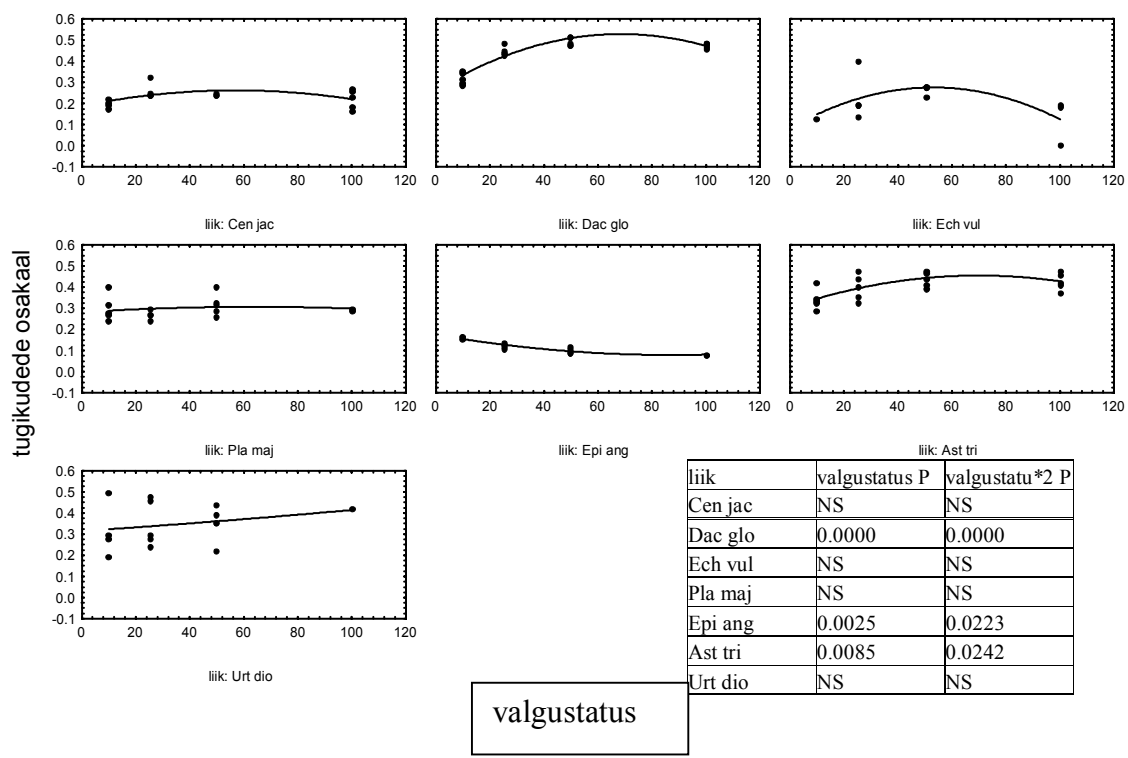
lehe nurk

Joonis 15. Lehe nurga (horisontaal 0° , vertikaal 90°) ja põhja suunalise eksponeerituse (S/KP -taime eksponeeritud pindala jagatud taime kogupindala) seosed liikide kaupa.

Lehe nurk ei sõltunud valgustatusest üle kõikide liikide, kuid erinevatel liikidel olid seosed lehe nurga ja valgustatuse vahel erinevad (joonis 16). Arujumika ja suure teelehe lehed olid püstisemalt kõige pimedamas ja kõige valgemas valgusrežiimis, 25% ja 50% valgustatuse juures olid lehed rohkem maapinnaga horisontaalsemalt. Mõõndustega võib sama öelda ka ussikeele kohta. Kõrvenõges hoidis pimedamates valgustingimustes (10%, 25%) oma lehti horisontaalsemalt ja valgemates valgustingimustes (50%) vertikaalsemalt. Ülejäänud kolmel liigil (kerahein, põdrakanep ja randaster) olid lehed üsna sarnase nurga all kõikides valgusrežiimides.



Joonis 16. Lehe nurga (horisontaal 0°, vertikaal 90°) jaotus erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentuaalselt täisvalgusest) liikide kaupa.



Joonis 17. Tugikude osakaalu jaotus erinevates valgustingimustes (valgustatus protsentides täisvalgusest), liikide kaupa.

Erinevatel liikidel on tugikudede osakaal(lehtede + varte + rootsude biomass jagatud maapealse biomassiga) erinevates valgustingimustes erinev (joonis 17). Olulised seosed (nii lineaar- kui ka ruutsõltuvus) on kolmel liigil: harilikul keraheinal, ahtalehisel põdrakanepil ja randasteril. Arujumikal ja suurel teelehel oli tugikudede osakaal kõikides valgusrežiimides praktiliselt ühesugune. Harilikul keraheinal ja randasteril oli kõige enam tugikudesid 50% valgustatuse juures (seosed ka statistiliselt olulised), pimedamates ja valgemates tingimustes kasvanud taimedel oli tugikudede osakaal maapealsest biomassist väiksem. Ahtalehise põdrakanepi tugikudede osakaal aga vähenes valgustatuse suurenedes.

Arutelu

Andmete analüüsil saadud tulemused olid ühest küljest ootuspärased ja teisest küljest huvitavad. Ootuspäraselt olid lehed vähese valguse kättesaadavuse juures õhemad (joonis 4B) ja rootsud pikemad (Huber & Hutchings 1997, McConnaughay & Coleman 1999; joonis 4A). Samamoodi oli varjus kasvanud taimedel väiksem lehtede arv (Ackerly & Bazzaz 1995, Yamada et al 2000; joonis 3D) ja biomass (Valladares *et al.* 2002; joonised 3A ja 3B). Teisest küljest oli ootamatu tulemus tugikudede osakaalu osakaalu reageerimine erinevatele valgustingimustele erinevatel liikidel (joonis 17), ning samamoodi taimede eksponeerituse sõltuvus lehe nurgast erinevates ilmakaartes (joonis 12-15).

Paljuski oli selline tulemuste iseloomu ambivalentsus etteaimatav. Oli loogiline arvata, et nii troopikas kui ka parasvöötmes on vähese valguse tingimustes kasvanud taimede lehed õhemad kui täisvalguse juures kasvanud taimede lehed (joonis 4B). Samas kui taime lehe nurga väärtus sõltub paljuski ikkagi sellest, kas taim soovib end kaitsa fotoinhibitatsiooni eest või on valgust taime jaoks liialt vähe.

Tulemustest konkreetsemalt.

Nii kogubiomass (joonis 3A) kui ka maapealne biomass (joonis 3B) jaotusid erinevates valgusrežiimides küllalt sarnaselt. Kolmes valgemas režiimis oli biomassi küllalt ühepalju, kuid kõige pimedamas tingimustes kasvanud taimedel oli biomassi märkimisväärselt vähem. Tegemist on küllalt oodatud tulemusega. Viimasel kolmel aastal samades varjutustelkides eksperimente tehes, on üldine biomassi jaotumise trend olnud põhimõtteliselt samasugune (Laanisto 2002). Keskmine valgusoptimum antud seitsmel liigil on 59.7 %, see tähendab, et kõige suurema biomassi kasvataks taimed juhul, kui nad saaksid kätte ca 60% täisvalgusest (Lepik, avaldamata andmed).

Lehtede pindala jagunes erinevates valgusrežiimides samuti üsna ootuspäraselt (joonis 3C): kõige suurema lehe pindalaga taimed kasvasid 25% valgustatuse juures, mida rohkem valgust oli, seda väiksemaks lehtede pindala läks (van Hinsberg & van Tiedren 1997, de Castro & Fetcher 1999), kuigi kohati kirjanduses väidetakse ka, et valgustatus lehe pinda ei muuda, muudab vaid LAR'i (Valladares *et al.* 2002). Kuid lehtede pind oli väike ka 10% valgustatuse juures – siinkohal on tõenäoliselt tegemist lihtsalt liialt tugeva valguspuudusega. Samas oli ka erinevatel liikidel väga erinev lehtede pind, sest isegi logaritmitud skaalal on pindalade varieeruvus küllalt suur, mistõttu tulemus statistiliselt pole ka oluline. Tegemist ongi pigem illustratiivse joonisega.

Samamoodi on suhteliselt illustratiivse iseloomuga lehtede arvu jaotus erinevates valgusrežiimides (joonis 3D), kuigi seos valgushulga ja lehtede arvu vahel on statistiliselt oluline ($p < 0.001$). Kuid tulemus ise on triviaalne: on üldteada, et mida rohkem on valgust, seda rohkem ja väiksemaid (võrdle joonisega 3C) lehti taim teeb (van Hinsberg & van Tiedren 1997, Ackerly 1999, Yamada *et al.* 2000). Rootsu eripikkuse (SPL) ja lehe eripinna (SLA) jaotumine erinevates valgusrežiimides on samuti statistiliselt oluline (mõlemal juhul $p < 0.001$). Tegu on samuti küllalt triviaalsete tulemustega (Takenaka *et al.* 2001, Valladares *et al.* 2002). Liikudes edasi joonise 17 juurde, mis näitab tugikudede osakaalu (rootsude ja varte biomass jagatud maapealse biomassiga), näeme, et erinevatel liikidel on erinevates valgustingimustes kasvades erinevad tugikudede osakaalud. Statistiliselt olulised on nii lineaar- kui ka ruutsõltuvused kolmel liigil: kerahein, põdrakanep ja randaster. Kuid esiteks on nende kolme liigi antud seosed erineva kujuga (põdrakanepil tugikudede osakaal valgushulga suurenedes väheneb, keraheinal ja randasteril pigem tõuseb kuni valgusoptimumini (tabel 1), ning siis jällegi hakkab langema). Teiseks see, et seniloetud kirjandus on andnud selgelt mõista, et tugikudede osakaal reageerib erinevatele valgustingimustele väga üheselt: mida rohkem valgust, seda vähem tugikudesid (Valladares & Pearcy 1998, Yamada *et al.* 2000, Takenaka *et al.* 2001, Valladares *et al.* 2002), ning seda kõikide liikide puhul ühtemoodi.

Taimede eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse.

Taimede eksponeeritust erinevatesse ilmakaartesse, üle kõikide liikide, määrasid erinevad faktorid (Tabel 4) - lisaks valgustatusele ja fotosünteesiva pinna osakaalule kogubiomassis (LAR), mis mõjutasid eksponeeritust kõikidesse suundadesse, mõjutas seda loomulikult ka

liigiline kuuluvus. Kuid huvitav on see, et lehe nurk mõjutab taime eksponeeritust oluliselt põhja/lõuna suunas, aga mitte ida suunas. Lehe kuju (SLL) aga mõjutab taime eksponeeritust ida suunas, ent põhja/lõuna suunas mitte.

Taimede eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse liikide kaupa.

1. *Centaurea jacea* - arujumikas

Mudelis toodud faktorid määravad oluliselt vaid arujumika eksponeeritust lõuna suunas, ida ja põhja suunas aga mitte (tabel 5). Ühest küljest võiks kohe arvata, et mingi oluline faktor on mudelist puudu, ent samas kui vaadata joonist 5, kus on arujumika eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse, siis on näha, et lõunasuunaline eksponeeritus on igas valgusrežiimis suurem kui eksponeeritus teistesse suundadesse. Samas ei ole tegemist väga valgusnõudliku liigiga (Ellenbergi valguse väärtarv 7; Ellenberg 1991), sest eksponeerituse hajuvus pimedamates valgustingimustes kasvanud taimedel ei ole väga suur. Sellele viitab ka üldise eksponeerituse suhteliselt madal määr (koos keraheinaga kaks kõige vähem end eksponeerivat liiki). Mitte just kõige suuremat valgusnõudlikkust näitab ka see, et kõige valgemas valgusrežiimis on arujumika lehed kõige püstisemalt (Ackerly & Bazzaz 1995, Muraoka *et al.* 1998, Zotz *et al.* 2002; joonis 16). Samas valgusoptimum on tal suhteliselt kõrge – 69% täisvalgusest. Seda, et lõuna suund on arujumikale olulisem kui teised suunad, näitavad ka joonised lehe nurga ja eksponeerituse seostest erinevates ilmakaartes (joonised 13 – 15). Kokkuvõtlikult võib arujumika kohta öelda, et tegemist on liigiga, kellele meeldib kasvada rohkes valguses ja end lõuna suunda eksponeerides, ning kes reguleerib oma eksponeeritust põhiliselt lehe nurga abil.

2. *Dactylis glomerata* – harilik kerahein

Kerahein on liik, kelle jaoks ilmakaar just erilist mõju ei avalda. Kõige olulisemaks faktoriks keraheina eksponeerituse määramisel tundub olevat valgustatus (tabel 6, joonis 6), kuigi tegemist pole eriti valgusnõudliku liigiga (Ellenbergi valguse väärtarv 7; Ellenberg 1991). Mudeli järgi määrab eksponeeritust kõikidesse suundadesse lisaks valgustatusele ka fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis (LAR). Lehe nurk määrab eksponeeritust lõuna ja põhja suunas. Samas on kerahein ainus liik, kelle puhul lehe nurga ja eksponeerituse seosed erinevatest suundasest vaadatuna ei ole olulised (joonised 12 - 15). Samuti on lehed üsna väikese harjuvuse juures küllalt ühtemoodi püstiselt kõikides valgusrežiimides (joonis 16).

Üks seletus asjale on ehk see, et kerahein oli ainus kõrreline liikide valimis, mistõttu tema strateegiad valguse püüdmisel on ehk teistsugused kui püstistel ja rosettjatel liikidel (Falster & Westoby 2003). Kerahein reguleerib oma valguse kättesaadavust tõenäoliselt pigem läbi lehtede arvu muutmise kui lehtede orientatsiooni muutmise. Nimelt oli keraheinal üle kõikide valgusrežiimide keskmiselt 31 lehte, kui teistel liikidel kõikus see näit 7 - 14 vahel (tabel 2). Samuti on üks võimalik seletus see, et eksponeeritust määrab keraheinal tugikudede osakaalu muutmine (Takenaka *et al.* 2001, Valladares *et al.* 2002; joonis 17). Põhjus miks ilmakaar keraheina jaoks oluline ei tundu olevat võib seisneda ka selles, et tegemist on väga elujõulise liigiga, kes suudab edukalt toime tulla väga erinevates keskkonnatingimustes. Selle üheks indikaatoriks on ka see, et ükski istutatud taim kasvuperioodi käigus ära ei surnud, ning kõik taimed kasvasid analoogsetes valgustingimustes enamvähem ühesuurusteks. Suure lehtede arvuga liigil pole justkui võimalust lehti kindlasse suunda asetada. Samuti ei ole keraheina pikk ja peenike lehe kuju selline, et lehe paigutusega saaks taim oma valguse kättesaadavust väga efektiivselt parandada (Zotz *et al.* 2002). Kokkuvõtlikult võiks öelda, et kerahein on väga elujõuline liik, kes oma valguse kättesaadavust reguleerib pigem läbi uute lehtede tegemisega kui olemasolevate ümberpaigutamisega.

3. *Echium vulgare* – harilik ussikeel

Ussikeele näol on ilmselgelt tegemist väga valgustarmastava liigiga (Ellenbergi valguse väärtarv 9, Ellenberg 1991). Pimedamates valgustingimustes ta eriti kasvada ei suuda. Seda näitab ka väike ellujäämus (tabel 2) konkreetses eksperimendis. Kõige pimedamas valgusrežiimis (10%) jäi viiest taimes ellu vaid üks. 25% valgustatuse juures on eksponeerituse määr väga suure hajuvusega, mis näitab, et ka seal oli ussikeele jaoks ikka liialt vähe valgust (joonis 7). Seda näitab ilmekalt ka see, et isegi täisvalguse puhul on kõige suurem eksponeeritus lõuna suunda (Zobel & Eek 2002). Mudeli järgi (tabel 7) on ainus oluline eksponeeritust määrav faktor lehe nurk ja seda vaid lõuna suuna puhul. Sama demonstreerivad ka lehe nurga ja eksponeerituse seosed erinevatest ilmakaartest (joonised 13 - 15) – lehe nurk määrab eksponeeritust väga selgesti lõuna suunast. Idasuunaline eksponeeritus on ussikeelel ainsana valimisolevatest liikidest oluline, mis näitab, et iga väikseimgi valgushulk on talle oluline. Samas põhjasuunaline eksponeeritus lehe nurgast ei sõltu. Lehe nurga ja tugikudede osakaalu koha pealt erilisi järeldusi ei saa teha, sest tunnuste hajuvus on väga suur (joonised 16 ja 17). Kokkuvõtteks võib öelda, et ussikeele näol on tegemist väga

valguslembese liigiga, kes proovib end eksponeerida valgusallika suunas nii hästi kui ta saab, mistõttu eksponeerimine lõuna (ja ka ida) suunda on tema jaoks väga oluline.

4. *Plantago major* – suur teeleht

Suur teeleht on liik, kelle valgusoptimum on küll vaid 56.6% (minu liikide valimis on madalam valgusoptimum vaid kõrvenõgesel 43.5%), kuid kes siiski kehvaid valgustingimusi eriti ei tolereeri. Seda näitab eksponeerituse määra suhteliselt suur hajuvus 10% ja 25% valgustatuse juures (joonis 8). Lõuna- ja põhjasuunaline eksponeeritus 25%, 50% ja 100% valgustatuse juures on suurem kui idasuunaline eksponeeritus. Seega võiks arvata, et lehed paiknevad teelehel „näoga“ põhja/lõuna suunas ja servaga ida suunas, ning eksponeeritust lõuna suunda mõjutab põhiliselt lehe nurk (Percy & Yang 1998, Planchais & Sinoquet 1998). See tuleb välja ka mudelist (tabel 8), ning eksponeerituse ja lehe nurga vaheliste seoste joonistest (joonised 13 - 15). Lisaks lehe nurgale mõjutab lõunasuunalist eksponeeritust veel valgustatus ja rootsu eripikkus (Percy & Yang 1998, Yamada *et al.* 2000, Valladares *et al.* 2002). Põhjasuunalist eksponeeritust määravad teelehel samuti valgustatus ja rootsu eripikkus, kuid lehe nurga asemel lehe pindala. Idasuunalise eksponeerituse ainsaks määravaks faktoriks konkreetse mudeli puhul on vaid fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis (LAR). Eksponeerituse määr on teelehel väga suur 25% ja 50% juures ja tunduvalt väiksem 10% ja 100% juures. Selle põhjuseks on lehe nurga jaotus erinevates valgusrežiimides – nimelt on kõige pimedamas ja kõige valgemas telgis kasvanud teelehtede lehed tunduvalt püstisemad kui kahes vahepealses valgusrežiimides kasvanud lehed (joonis 16). Sellise lehe paigutuse põhjuseks võiks 10% valgustatuse juures olla see, et valgust on liialt vähe, ning taim ajab lehed püsti lootusega kõrgemal olles rohkem valgust püüda, samas 100% valgustatuse juures on teelehe jaoks valgust ehk juba liialt palju, mistõttu vältimaks fotoinhibitsiooni asetab taim lehed püstisemaks (Werner *et al.* 1999, Werner *et al.* 2001). Kuna teelehel on vähe lehti (antud eksperimendis keskmiselt 7 – kõige vähem liigivalimis olevatest liikidest; tabel 2), siis valguse püüdmiselt peab teeleht keskenduma põhiliselt olemasolevate lehtede ümberpaigutamisele – seega suhteliselt vastandliku strateegiaga liik keraheinale.

5. *Epilobium angustifolium* – ahtalehine põdrakanep

Põdrakanep, nagu ka ussikeel, kasvas eksperimendi tingimustest suhteliselt halvasti. Kui ussikeel kiratses tõenäoliselt liialt kehvade valgustingimuste tõttu, siis põdrakanepi jaoks see

ei saanud põhiliseks põhjuseks olla, sest eksponeerituse määra hajuvus oli suhteliselt ühtlane igas valgusrežiimis (joonis 9). Tõenäoliselt oli põdrakanepi, kui klassikalise r-strateegi jaoks liialt vähe toitaineid. Kuna ellujäänud taimi oli vähe, ei andnud selgeid ja olulisi tulemusi ka mudel (tabel 9) – vaid faktorit olid eksponeerituse määramisel olulised. Lõunasuunalist eksponeeritust määras oluliselt lehe nurk ja põhjasuunalist eksponeeritust fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis, kusjuures viimane seos oli oluline suhteliselt napilt ($p = 0.003$). Peaaegu kõikides valgusrežiimides (välja arvatud 10% valgustatuse korral) oli põdrakanepil suurim eksponeeritus lõuna suunas. Kui nüüd vaadata ka lehe nurga ja eksponeerituse seoseid (joonised 13 - 16), siis on näha, et lõunasuunalist eksponeeritust määrab lehe nurk peaaegu absoluutsel määral, samas ida- ja põhjasuunalise eksponeerituse ja lehe nurga vahelised seosed on ebaolulised. Ent siiski ei saa väga põhjalikke järeldusi põdrakanepi kohta teha, sest ellujäänud isendite arv oli väga väike. Võib vaid öelda, et tegemist on liigiga, kes oma lehtede orienteerimisel arvestab ka päikese asukohaga.

6. *Aster tripolium* – randaster

Randaster oli lisaks keraheinale teine liik, kelle isendid jäid antud eksperimendi tingimustes ellu sajabrotsendiliselt. Ka mudelis on seetõttu rohkem eksponeeritust oluliselt mõjutavaid faktoreid (tabel 10). Valgustatus ja fotosünteesiva pinna osakaal kogubiomassis on kaks faktorit, mis mõjutavad randastri eksponeeritust oluliselt nii lõuna, põhja kui ka ida suunda. Lisaks sellele mõjutab lehe nurk oluliselt lõuna- ja põhjasuunalist eksponeeritust, kuid idasuunalist mitte. Kuid samas on huvitav, et idasuunaline eksponeeritus on peaaegu kõikides valgusrežiimides (välja arvatud 10% valgustatuse juures, kuid seal on eksponeerituse määrad niivõrd suure hajuvusega, kuna tõenäoliselt on seal valguspuudus randastri jaoks liialt suur) suurem kui lõuna- ja põhjasuunaline eksponeeritus (joonis 10). Samas on rannal kasvava taime kohta randaster ikka väga elujõuline, kuna ka kõige väiksema valgustatuse juures jäid kõik isendid ellu. Tõenäoliselt on taim harjunud kasvama pilliroo vahel, kus on suhteliselt vähe valgust. Ning võibolla see idasuunalise eksponeerituse fenomen (vähemalt antud eksperimendis kasutatud liikide kontekstis) on samamoodi tingitud randastri kasvukoha spetsiifilisusest – suhteliselt madalalt käivat idakaare päikest on mere äärest küllalt palju näha (Ackerly & Bazzaz 1995, Takenaka *et al.* 2001, Sterck *et al.* 2003). Tõenäoliselt on mudelist puudu mingi spetsiifiline faktor, mis määrab randastri eksponeeritust ida suunas, sest lehe nurk see ilmselgelt ei ole (joonised 13 - 16).

7. *Urtica dioica* – kõrvenõges

Kõrvenõges, vastupidiselt ussikeelele, on liik, kes eelistab kasvada varjus. Seda näitab ka tema valgusoptimum (43.5% täisvalgusest), mis on konkreetse liigivalimis silmnähtavalt kõige madalam (tabel 1). 100% valgustatuse juures jäigi eksperimendi käigus ellu vaid üks isend, ning ka 50% valgustatuse juures tundis kõrvenõges end küllaltki ebamugavalt (joonis 11). Seda näitab ka lehe nurga jaotus erinevates valgusrežiimides – nimelt suurema valgustatuse juures asetab kõrvenõges oma lehed tunduvalt rohkem püsti, kui pimedamates valgustingimustes (Werner *et al.* 1999, Werner *et al.* 2001; joonis 16). Samas 10% ja 25% valgustatuse juures on eksponeerituse hajuvus üsna väike. Kõrvenõges on oma varjulembusest hoolimata siiski liik, kes orienteerib oma biomassi ilmakaarest sõltuvalt. 10% valgustatuse juures on eksponeeritus lõunasse ja põhja poole suurem kui itta. Ning kuna mudelist on näha, et lehe nurk (ka lehe eripikkus – ent see seos pole nii tugev kui lehe nurga oma) on faktor, mis kõrvenõgese eksponeeritust lõuna suunda oluliselt määrab, siis võiks taaskord arvata, et antud liik hoiab oma lehti „näoga“ põhja/lõuna suunas ja servaga ida suunas, ning eksponeeritust reguleerib ta lehe nurga abil (Percy & Yang 1998, Planchais & Sinoquet 1998, Teh *et al.* 2001). Seda teooriat kinnitavad ka lehe nurga ja eksponeerituse seosed vaadatuna erinevatest suundadest (joonised 13 – 16). Kuid kuna ellujäämus ei olnud ka kõrvenõgesel kiita (ellu jäi viisteist isendit kahekümnest), siis ei olnud ka seosed mudelis väga tugevad.

Kokkuvõtteks võib öelda, et erinevatel liikidel on väga erinevad strateegiad valguse püüdmiseks (ja ka mittepüüdmiseks). Kõige põhilisemaks tunnuseks, mis seda määrab oli ettearvatult lehe nurk (Planchais & Sinoquet 1998, James & Bell 2000, Werner *et al.* 2001, Falster & Westoby 2003). Kuid samas on väga huvitav see, et üle kõikide liikide võttes on lehe nurk oluline põhja/lõuna-suunalise eksponeerituse määramisel, kuid idasuunalist eksponeeritust mõjutab olulisel määral hoopis lehe kuju. See toetab tugevasti teooriat, et ilmakaarel, või täpsemalt öeldes päikese trajektoorigil on siiski oluline mõju lehtede orienteeritusele (Ackerly & Bazzaz 1995, Drouet & Moulia 1997, James & Bell 2000, Zobel & Eek 2002). Ning et erinevatesse suundadesse orienteeritust määravad hoopis erinevad faktorid. Samuti võib öelda, et nende liikide jaoks, kellel on vähe lehti (suur teeleht), mis on suhteliselt suured – on lehtede orientatsioon tunduvalt olulisem kui nendele liikidele, kellel on palju ja suhteliselt väiksed lehed (näiteks kerahein) (Zotz *et al.* 2002). Selleks, et teha üldisemaid järeldusi erinevate eksponeeritust määravate faktorite suhtes on tõenäoliselt vaja uurida veidi rohkem liike (Falster & Westoby 2003, Sterck *et al.* 2003). Ning ma arvan, et

kõige otstarbekam on käsitleda liike funktsionaalsete gruppide kaupa, see tähendab jagada neid kasvuvormidesse (Liira & Zobel 2000). Samuti tuleks põhjalikumalt uurida erinevate taimeorganite ja nende omaduste plastilisust, ning saadud tulemusi võrrelda liikide valgusnõudlikkuse ja mittenõudlikkuse teljel.

Eelpooltoodud tulemused näitavad, et ei tasu lehtede orientatsiooni uurides ilmakaare ja päikese trajektoori mõju päris niisama kõrvale jätta. Taimede eksponeeritus erinevatesse ilmakaartesse on mõjutatud erinevatel liikidel erinevate faktorite poolt. Eksponeeritust määravad faktorid on erinevad ka erinevates valgustingimustes. Samuti ei determineeri valgustatus tugikudede osakaalu kogubiomassis niivõrd üheselt, kui seda võiks kirjanduse põhjal järeldada. Kuid selleks, et saaks teha laiemaid järeldusi taimede arhitektuuri erinevate omaduste ja eksponeerituse määra seostest erinevates ilmakaartes, on vaja uurida rohkem erinevaid liike.

Kokkuvõte

Käesoleva uurimistöö aluseks olev katse viidi läbi 2003 aasta suvel Tartu Ülikooli Botaanikaia Soinaste osakonnas. Minu töö peaesmärgiks oli uurida erinevate valgustingimuste (neli töotlustaset: 100%, 50%, 25% ja 10% täisvalgusest) mõju taimede (7 liiki) eksponeeritusele erinevatesse ilmakaartesse, ning samuti selgitada välja, millised faktorid eksponeeritust erinevates ilmakaartes mõjutavad. Samuti uurisin ma seda, kuidas erinevad valgustingimused mõjutavad taimede biomassi, lehtede arvu, lehtede pindala, lehtede eripinda, rootsude eripikkust ja tugikudede osakaalu biomassis.

Selleks, et teada saada, kui palju taimed end erinevatesse ilmakaartesse eksponeerivad, töötasin ma välja uue meetodika – nn „pakkude“ meetodi, mis on uudne seepärast, et arvestab ka päikese liikumist ja paistmisnurka.

Nagu arvata võis, olid eri liiki taimedel erinevad faktorid, mis mõjutasid taimede eksponeeritust. Seda nii valgusgradiendil kui ka erinevates ilmakaartes. Lehe nurk oli põhiline tunnus, mida reguleerides taim oma eksponeeritust muutis. Samuti olid olulised faktorid eksponeerituse muutmisel valgustatus, lehe pind, lehe eripikkus (SLL), rootsu eripikkus (SPL) ja lehe pinna määr (LAR). Kui lõuna/põhja suunas oli põhiliseks eksponeerituse reguleerijaks lehe nurk, siis ida suunas oli selleks lehe eripikkus.

Taimede biomass, lehtede arv ja lehtede pindala erines erinevates valgustingimustes kasvanud taimedel ootuspärasel viisil: kõige enam oli biomassi 50% valgustatuse juures ja kõige vähem 10% valgustatuse juures. Lehe pind varieerus erinevatel liikidel niivõrd palju, et lehe pinna jaotuses üle kõikide liikide statistilisel olulist erinevust erinevates valgustingimustes kasvanud taimedel ei olnud. Mida rohkem oli valgust, seda rohkem kasvatasid taimed omale lehti, kuid seda väiksem oli nende lehtede eripind (SLA), samuti vähenes valgustatuse suurenedes ka rootsu eripikkus. Samas tugikudede osakaal biomassis „käitus“ eri liikidel erinevalt, ning ka erinev valgustatus ei määratlenud tugikudede osakaalu biomassis ühtselt.

Selleks, et oleks võimalik teha põhjalikemaid üldistusi taimede arhitektuuri funktsionaalsusest, on vaja uurida rohkem erinevamaid liike.

Summary

This research work is based on an experiment carried out in Tartu Botanical Garden during the summer of 2003. The main goal of my work was to examine how different light conditions (4 traits: full light, 50 %, 25 % and 10% of full light) exert on the display of plants (7 species) towards different directions and what factors determine the rate of display. In addition to this, I examined the distribution of plant biomass, number of leaves, leaf area, specific leaf area, specific petiole length and proportion of supportive tissues in different light conditions.

I worked out a new method (so-called „block“ method) to determine the rate of plant area display from different directions. The method is novel, because it considers the trajectory of sun.

Appeared, as expected, that the rate of display varied between species and also in different light conditions and directions. Also the factors determining the rate of display varied. The main factor behind the regulation of display was leaf angle, as expected. The other significant factors determining the rate of display were the amount of light, leaf area, specific leaf area, specific petiole length and leaf area ratio. Whereas leaf angle was the main factor regulating the display from south and north, specific leaf length was the main regulator of the display from east side.

Plant biomass, number of leaves and leaf area differed in different light conditions as expected: the biggest biomass was when the amount of light was 50% of full light, and the least biomass occurred when the amount of light was 10% of full light. The more there was light the more leaves plants had, but the less specific leaf area and specific petiole length they had. But the proportion of supportive tissues varied significantly in different species and light conditions.

Generally plants showed some new and interesting results, but more species are needed to study in order to make broader conclusions about the functionality of plant architecture.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajat Kristjan Zobelit. Samuti Ingmar Tulvat, Mari Lepikut Anu Lepikut, Margus Lepikut, Sirli Niitotsa ja Viktoria Volkovat.

Kasutatud kirjandus

- Ackerly, D. D. 1999. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119: 300 – 310.
- Ackerly, D. D. & Bazzaz, F. A. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76: 1134 – 1146.
- Aerts, R., Boot, R. G. A. & van der Aart, P. J. M. 1991. The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551 – 559.
- Balaguer, J., Martinez-Ferri, E., Valladares, F., Perez-Corona, M. E., Baquedano, F. J., Castillo, F. J. & Manrique, E. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* 15: 124 – 135.
- Barradas, V. L., Jones, H. G. & Clark, J. A. 1999. Leaf orientation and distribution in a *Phaseolus vulgaris* L. crop and their relation to light microclimate. *International Journal of Biometeorology* 43: 64 – 70.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. Third edition. *Blackwell Science Ltd*, Oxford.

- Bragg, J. G. & Westoby, M. 2002. Leaf size and foraging for light in a sclerophyll woodland. *Functional Ecology* 16: 633 – 639.
- Caldwell, M. M., Meister, H. P., Tenhunen, J. D. & Lange, O. L. 1986. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese maccia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees* 1: 25 – 41.
- Campbell, G.S., Norman, J.M., 1989. The description and measurement of plant canopy structure. In: Russell, G., Marshall, B., Jarvis, P.G. (Eds.), Plant Canopies: their Growth, Form, and Function. *Cambridge University Press*, Cambridge, pp. 1–20.
- de Castro, F. & Fetcher, N. 1999. The effect of leaf clustering in the interception of light in vegetal canopies: theoretical considerations. *Ecological Modelling* 116: 125 – 134.
- Corré, W. J. 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants II. The influence of light quality. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 185 – 202.
- Drouet, J. L. & Moulia, B. 1997. Spatial re-orientation of maize leaves affected by initial plant orientation and density. *Agricultural and Forest Meteorology* 88: 85 – 100.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. et Paulisen, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1- 248.
- Falster, D. S. & Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509 – 525.
- Foroutan-pour, K., Dutilleul, P. & Smith, D. L. 1999. Soyabean canopy development as affected by population density and intercropping with corn: fractal analysis in comparison with other quantitative approaches. *Crop Science* 39: 1784 – 1791.

- van Hinsberg, A. et van Tienderen, P. 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
- Hirose, T. & Werger, M. J. A. 1995. Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. *Ecology* 76: 466-474.
- Huber, H. & Hutchings, M. J. 1997. Differential response to shading in orthotropic and plagiotropic shoots of the clonal herb *Glechoma hirsuta*. *Oecologia* 112: 485 – 491.
- James, S. J. & Bell, D. T. 2000. Leaf orientation, light interception and stomatal conductance of *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* leaves. *Tree physiology* 20: 815 – 823.
- Kucharik, C. J., Norman, J. N. & Gower, S. T. 1998. Measurements of leaf orientation, light distribution and sunlit leaf area in a boreal aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 91: 127 – 148.
- Kull, O., Broadmeadow, M., Kruijt, B. & Meir, P. 1999. Light distribution and foliage structure in an oak canopy. *Trees - Structure & Function* 14: 55-64.
- Laanisto, L. 2002. 16 taimeliigi maapealse ruumihõlvamise strateegia valgusgradiendil. (lõputöö)
- Leht, M. (toimetaja) 1999. Eesti taimede määraja. EPMÜ ZBI, *Eesti loodusfoto*, Tartu.
- Liira, J. & Zobel, K. 2000. Root-shoot allocation pattern in grassland and forest herbaceous communities: the role of site fertility and light availability. *Plant Ecology* 146: 183-193.
- Liira, J., Zobel, K., Mägi, R. & Molenberghs, G. 2002. Vertical structure of herbaceous canopies: the importance of plant growth-form and species-specific traits *Plant Ecology* 163: 123–134.

- Maddonni, G. A., Otegui, M. E., Andrieu, B., Chelle, M. & Casal, J. J. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology* 130: 1181 – 1189.
- Masing, V. (koostaja) 1979. Botaanika 3. *Valgus*, Tallinn.
- 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.
- Mitchley, J. 1994. Sward structure with regard to conservation. In: Grassland management and nature conservation. pp. 43-53 *British Grassland Society*, Aberystwyth.
- Mitchley, J. & Willems, J.H. 1995. Vertical canopy structure of Dutch chalk grasslands in relation to their management. *Vegetatio* 117: 17-27.
- Muraoka, H., Takenaka, A., Tang, Y., Koizumi, H. & Washitani, I. 1998. Flexible leaf orientations of *Arisaema heterophyllum* Maximize light capture in a forest understorey and avoid excess irradiance at a deforested site. *Annals of Botany* 82: 297 – 307.
- Mägi, R. 2000. Rohu- ja puhmarinde võra vertikaalne struktuur 14 niidu- ja metsakoosluses. (lõputöö).
- Pearcy, R. W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments in: Pugnaire F.I., Valladares F. (Eds.), *Handbook of Functional Plant Ecology*, *Marcel Dekker Inc.*, New York, Basel, pp: 269 – 315.
- Pearcy, R. W., Yang, W. 1998. The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understorey plant *Adenocaulon biolor* Hook. *Functional Ecology* 12: 543 – 552.
- Pigliucci, M. & Schlichting, C. D. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (*Lobeliaceae*): response to shading. *Ecology* 76: 2134 – 2144.

- Planchais, I. & Sinoquet, H. 1998. Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* 89: 241 – 253.
- Regent Instruments Inc. WinScanopy. (<http://www.regentinstruments.com>)
- Ross, J. 1981. The radiation regime and architecture of plant stands. The Hague. *W. Junk*
- Scott, D. & Wells, J. S. 1969. Leaf orientation in barley, lupin and lucerne stands. *New Zealand Journal of Botany* 7: 372-388.
- Shiple, B. 2000. Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. *Plant Cell Environ.* 23: 1207 – 1216.
- Sterck, F., Martinez-Ramos, M., Dyer-Leal, G., Rodriguez-Velazquez, J. & Poorter, L. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* 17: 194 – 200.
- Sultan, S. E. & Bazzaz, F. A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* L. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47: 1009 – 1031.
- Zobel, K. & Eek, L. 2002. Seasonal direct light availability affects mean leaf orientation in a herbaceous multi-species canopy. *Plant biology* 4: 503 – 507.
- Zotz, G., Reichling, P. & Valladares, F. 2002. A simulation study of size-related changes in leaf morphology and physiology for carbon gain in an epiphytic bromeliad. *Annals of Botany* 90: 437 – 443.
- Takenaka, A., Takahashi, K. & Kohyama, T. 2001 Optimal leaf display and biomass partitioning for efficient light capture in an understorey palm, *Licuala arbuscula*. *Functional Ecology* 15: 660 – 668.

- Teh, C. B. S., Simmonds, L. P. & Wheeler, T. R. 2000. An equation for irregular distributions of leaf azimuth density. *Agricultural and Forest Meteorology* 102: 223 – 234.
- Thornley, J. M. 1969. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Annals of Botany*. 33: 419 – 430.
- Tremmel, D. C. & Bazzaz, F. A. 1995. Plant architecture and allocation in different neighbourhoods: implications for competitive success. *Ecology* 76: 262 – 271.
- Valladares F. 1999. Architecture, ecology, and evolution of plant crowns, in: Pugnaire F.I., Valladares F. (Eds.), *Handbook of Functional Plant Ecology*, Marcel Dekker Inc., New York, Basel, pp: 121–194.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martinez-Ferri, E., Perez-Corona, E. & Manrique, E. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457 – 467.
- Valladares F., Percy R.W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*, *Plant Cell Environment* 20: 25–36.
- Valladares, F. & Percy, R. W. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1-10.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 360 - 364.
- Welles, J.M., 1990. Some indirect methods of estimation canopy structure in: Goel, N.S., Norman, J.M. (Eds.), *Instrumentation for Studying Vegetation Canopies for Remote Sensing in Optical and Thermal Infrared Regions*. Harwood Academic, UK, pp. 31 - 43.

Werner, C., Correia, O. & Beyschlag, W. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20: 15-23.

Werner, C., Ryel, R. J., Correia, O. & Beyschlag, W. 2001. Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta Oecologica* 22: 129 – 138.

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. & Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecological Systems* 33: 125 – 159.

Yamada, T., Okuda, T., Abdullah, M., Awang, M. & Furukawa, A. 2000. The leaf development process and its significance for reducing self-shading of a tropical pioneer tree species. *Oecologia* 125: 476 – 482.

Lisad

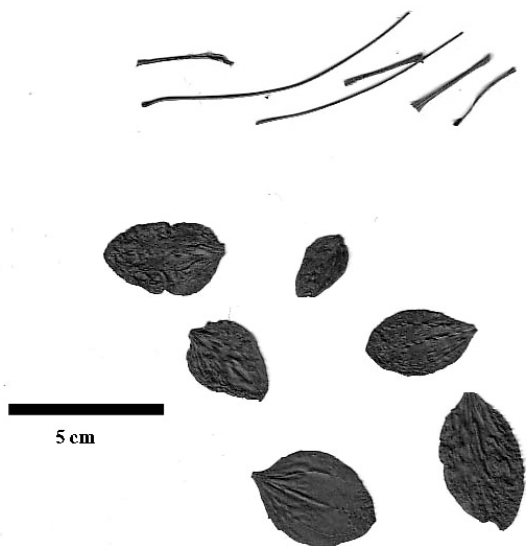


Lisa 1.A Fotol on kujutatud „pakud“ ja pildistatav taim (kõrvaltvaates).

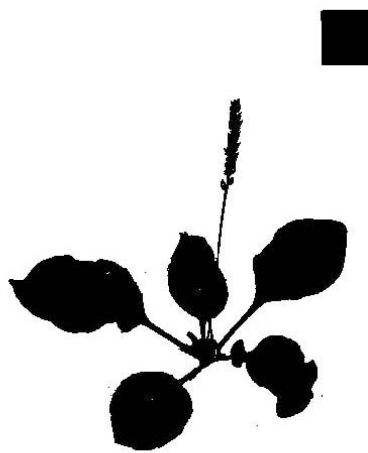


Lisa 1.A Fotol on kujutatud „pakud“ ja pildistatav taim (ülaltvaates).

Plantago major
valgust 50% täisvalgusest
pindala 37.93 cm²



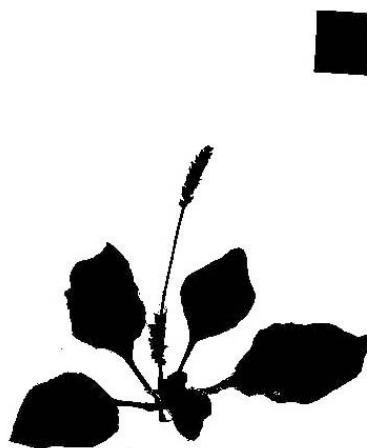
Lisa 2A Juhuslikult valitud *Plantago majori* isend (skanneeritud pilt)



Lisa 2B. Juhuslikult valitud *Plantago majori* isend (pildistatuna lõuna suunast)



Lisa 2C. Juhuslikult valitud *Plantago majori* isend (pildistatuna ida suunast)



Lisa 2D. Juhuslikult valitud *Plantago majori* isend (pildistatuna põhja suunast)