

TARTU ÜLIKOOL

LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND

Ökoloogia ja Maateaduste instituut

Taimeökoloogia õppetool

**ROHTTAIMEDE FENOTÜÜBILINE PLASTILISUS –
ALUSTAIMESTIKU GENERATIIVNE REAKTSIOON METSADE
LAGERAIELE**

Bakalaureusetöö

Ökoloogia ning elustiku kaitse

12 EAP

Jörgen Ivar Sikk

Juhendaja: Jaan Liira

Tartu 2016

KOKKUVÖTE

Taime kohasus on keeruline keskkonna ressursside ja taime tunnuste interaktsioon. Mitmed häiringud omavad märkimisväärset mõju looduslikele taimekooslustele ning populatsioonidele. Oma sessiilse eluviisi tõttu on taimedele oluline kiire kohanemine häiringutega. Üheks kiireks kohanemise viisiks on fenotüübiline plastilisus, mis keskkonna muutudes aitab säilitada taime kohasust ning pikemas perspektiivis ka ellujäämist. Käesoleva töö esimeses, teoreetilise ülevaate, pooles käsitlen taimede fenotüübilise plastilisuse erinevaid aspekte kirjeldades selle omaduse adaptiivsust (Baldwini efekt), ontogeneetilist triivi, vegetatiivse ja generatiivse tunnuse erinevusi ning nende omaduste mõju taimetele ning taimekooslustele. Samuti käsitlen valgusmõju taime tunnustele. Töö teises pooles tutvustan 2015-2016 aastal tehtud uurimustöö tulemusi, mille käigus uurisin majandatud metsade alustaimestiku ning nende generatiivsete tunnuste fenotüübilist plastilisust. Hüpoteesiks olid: (I) metsataimed on häiluliigid, kelle pikaajaliseks püsimajäämiseks on eeldatavasti vajalik valgushäiringute teke ning (II) valgusgradiendil mets-metsaserv-raiesmik avaldub varjulembeste liikide generatiivsete tunnuste kanaliseeritus. Kogutud andmete põhjal kinnitasin osaliselt kanaliseerimise efekti olemasolu metsataimedel. Pooled taimed reageerisid positiivselt paranenud valgustingimustele. Koldnõgese puhul ilmnisid fotooksüdatiivse stressi ilmingud, kuna paranenud valgustingimuse mõju oli negatiivne. Ellenbergi valgusnäitaja, mis oli taime varjataluvuse eksperthinnanguks, ei korreleerunud tunnuste reaktsiooniga metsast avatumatesse tingimustesse.

Märksõnad: Fenotüübiline plastilisus, Baldwini efekt, kanaliseerimine, valgusökoloogia, rohutaimed, majandatud mets

CERS: B270 Taimeökoloogia

SUMMARY

Phenotypic plasticity of herbaceous species - the reaction of generative traits of forest herb layer plants on forest clear-cut

Environment, its resources and plant traits form a complex system of interactions. Many environmental disturbances have a significant effect on natural plants and its populations. Due to the sessile nature, adaptation to these disturbances is vital for plants to survive. The ability of an organism to alter its traits in response to changes in the environment is called phenotypic plasticity and, in the long term, give a chance to persist in fluctuating or disturbed environments. In the first part of the thesis I provide a theoretical review of phenotypic plasticity, and its specific topics of Baldwin effect, ontogenetic drift and the difference of vegetative and generative traits and their effect on plants and plant communities. Also the topic of light availability is one of the main environmental conditions. In the second part of the paper I will present results of a study which was conducted in 2015-2016 in managed forests. I measured the generative traits of various forest herbaceous species to test hypotheses. (I) forest herbaceous species are canopy-gap species whose long-term survival assumes occasional disturbances in the forest, and (II) based on the light gradient of forest - forest edge - clear-cut I hypothesized that low-light adapted forest herbs canalize their generative traits when exposed to more light. The results show that hypothesis of trait canalization was to some degree present in the studied species. Half of the species had a positive response to the increase of light. To some extent *Galeobdolon luteum* was shown to suffer from photooxydative stress when exposed to increase of light. Ellenberg's light indicator didn't correlate with the plants responses to improved light conditions.

Tags: Phenotypic plasticity, Baldwin effect, canalization, light ecology, herbaceous species, clear-cut forest

CERS: B270 Plant ecology

SISUKORD

SISSEJUHATUS	5
FENOTÜÜBILINE PLASTILISUS	6
ONTOGENEETILINE TRIIV	8
KANALISEERIMINE	9
TAIMEDE GENERATIIVSED JA VEGETATIIVSED TUNNUSED	11
TEOREETILISE OSA KOKKUVÕTE	15
EKSPERIMENTAALNE OSA.....	16
SISSEJUHATUS	16
MATERJALID JA METOODIKA	18
<i>Uurimisala</i>	<i>18</i>
<i>Metoodika.....</i>	<i>18</i>
TULEMUSED	19
ARUTELU	22
KASUTATUD KIRJANDUS.....	25
LISAD	29

SISSEJUHATUS

Looduslikke taimekooslusi ohustavad nii maakasutus, keskkonnareostus, kliimamuutus kui ka invasiivsed võõrliigid (Matesanz 2010). Taimed suudavad osaliselt kohaneda neile keskkonnasurvetele, kuid iga liigi fenotüübiline reaktsioon sõltub keskkonnasurve eripäradest - (Bellard jt. 2012) muutes kasvu, biomassi, fenoloogilist arengut ja taimesiseste ainete kontsentratsioone (Petanidou 2014, Baeten jt. 2010). Fenotüübiliste tunnuste varieeruvus sõltub geneetiliselt määratletud fenotüübilisest plastilisusest, ontogeneetilisest triivist või mõlemast korraga (Wright jt. 2002). Berg ja Ellersi (2010) sõnul on genotüübist lähtuv fenotüübiline varieeruvus eriti oluline väikese levimisvõimega spetsialistidele, sest paindlikult kohanemine muutuvate kasvutingimustega võib olla nende ainus viis ellu jääda. Sellealased uurimustööd on mõne võrra vastandlikud: Aikio ja Markkola (2002) leidsid, et taimed olid rohkem plastilised madala ressursihulga korral, kuid Lemke (2014) vastupidist, seetõttu on põhjust seda varjataluvate liikide puhul rohkem uurida.

Töö esimeses pooles annan teoreetilise ülevaate fenotüübiliste tunnuste varieeruvusest, ulatusest ja taimede ontogeneetilisest reaktsioonidest vastuseks muutuvale keskkonnale. Töö teines pooles analüüsin metsade rohttaimede generatiivsete tunnuste muutuseid, metsaraiest tingitud intensiivsemas valguskeskkonnas.

Fenotüübiline plastilisus

19. saj. lõpus avaldatud artikkel Baldwini poolt, mis üritab vastust leida küsimusele: Mis mõjutab organismi muutust tema eluea jooksul? oli esimene samm mõistmaks adaptiivse fenotüübilise plastilisuse rolli. Ta pakkus, et adaptiivne fenotüübiline plastilisus on süsteem, mis võimaldab taimel taluda uut (muutunud) keskkonda ning hiljem sellega pikkamisi kohaneda (Baldwin 1896, Pigliucci 2001, aga vt. Rünk ja Zobel 2005). Tänapäeval nimetatakse olukorda, kus mitte-pärilik keskkonnast tingitud adaptiivsus toetab pärilikku adaptiivset muutust, Baldwini efektiks (Pigliucci ja Murren 2003, Ghalambor jt. 2007).

Fenotüübiline plastilisus on keskkonna-muutuste indutseeritud varieeruvus fenotüüpilises tunnuses (Via jt. 1995), mille tähtsus organismile on fenotüüpiliste tunnuste optimeerumine vastavalt keskkonna tingimustele (Whitman 2009, Bradshaw 1965). Hüpoteesiliselt, kui taim omaks ideaalset fenotüübilist plastilisust, siis omaksid tema tunnused iga keskkonnakompleksiga optimaalseimat ühilduvust. Plastilisus-võimekus omab lõimsuhtelist hinda ning seab sellega piiranguid, mis teevad järjepideva optimaalseima ühildumise võimatuks (Scheiner 1993, Via 2005, DeWitt 1998). Kui algselt arvati, et adaptiivne fenotüübiline plastilisus ei oma evolutsioonilist tähtsust (Williams 1966, Simpson 1953), kuna eeldati, et keskkonnast tingitud fenotüübiline plastilisus kaitseb genotüüpi valikusurve eest (Levin 1988, Grant 1977), siis uuemad uuringud näitavad vastupidist (Pigliucci ja Murren 2003, Santos jt. 2015).

Adaptiivne fenotüübiline plastilisus omab tugevat evolutsioonilist mõju populatsioonide elumusele (Pigliucci 2005), sest ta mitte ainult ei vähenda väljasuremisriski, vaid tagab kiirema kohanemise adaptiivsete optimumide vahel (Ghalambor jt. 2007, Pigliucci ja Murren 2003) - mõju ei ole piiratud ainult vaatlusaluse ühe põlvkonna isenditega, vaid mõjutab ka järgnevaid põlvkondi (Sultan 2000). Samuti aitab fenotüübiline plastilisus ületada adaptiivset barjääri, mis tekib populatsiooni uute tingimustega koha koloniseerimisel - selle asemel, et oodata vastava kasuliku mutatsiooni tekkimist, mis

annaks isendile püsijäämiseks eelduse, loob fenotüübiline plastilisus ühildumise keskkonna ja tunnuse vahel seniks kuni mutatsioonid nihutavad üldist tunnuse väärtust (Ghalambor jt. 2007).

Kui fenotüübiline plastilisus varjestab keskkonna surve, siis see tähendab, et eelise saavad suhtelise keskmise fenotüübiga isendid ja toimub stabiliseeriv valik (Chevin jt. 2010, Williams jt. 1995). Kuna stabiliseeriv valik on looduses enim-levinud loodusliku valiku vorm (Hansen ja Thomas 1997), siis võib eeldada, et adaptiivsel fenotüübilisel plastilisusel on väga oluline roll populatsioonidünaamikale ning selle teemalisi uurimustöid tehes peaks sellele tähelepanu pöörama (Chevin jt. 2010). Seda arvesse võttes: valikusurve ei ole midagi lineaarset ning mõju organismile võib olla ühekorraga nii suunav kui stabiliseeriv (Chevin jt. 2010). Selline olukord tekib kui fenotüübiline plastilisus ei tekita uues keskkonnas ideaalset fenotüübi ja keskkonna kattuvust, kuid jääb optimumi ligidale. Fenotüübiline plastilisus tagab taime ellujäämise uues keskkonnas, ehk toimuma hakkab stabiliseeriv valik, kuid samal ajal on tunnuse fenotüübiline optimum piisavalt kaugel, et toimuks suunav valik (Ghalambor jt. 2007).

Selle kohta tehti üks huvitav uurimustöö Havai saarestiku invasiivse taimeliigiga *Pennisetum setaceum*, mis introducteeriti sinna piirkonda umbes 100 aastat tagasi (Williams jt. 1995). Tema õisikute arv oli positiivses seoses koosluse produktiivsusega ja ressursside kättesaadavusega, ehk siis generatiivseid varsi taime kohta oli kõige rohkem mereäärses populatsioonis, kuid suhteliselt rohkem taimi olid generatiivsed abiootiliselt stressirohkemas keskkonnas, mille näiteks olid antud uurimuses mägedes kasvavad populatsioonid. Aja jooksul toimunud fenotüübilised muutused olid tagasihoidlikud, kuid muutunud oli taimede valdav fenotüüp. Üheks põhjuseks võis olla see, et adaptiivne plastilisus tagas fenotüübi ja keskkonna vahelise optimumi ning sellest tulenevalt ei saanud toimuda suunavat evolutsioonilist valikut. Alternatiivne põhjus võis olla ka selles, et kuna uued asurkonnad tekkisid väikestest sissetoodud populatsioonidest, siis ei pruukinud olla väga suurt geneetilist erinevust populatsiooni sees, mille piires oleks evolutsiooniline valik saanud toimuda (Williams jt. 1995). Vähene fenotüübiline diversiteet (pudelikaldea efekt) võib viidata ka

kanaliseerimisefektile (pikemalt allpool), kuigi see on väheusutav, kuna keskkonnad olid üsnagi erinevad ning kanaliseerimine toimub üldjuhul ainult vähese häiringu tingimustes (Debat ja David 2001).

Näide Havaii invasiivsest liigist *Pennisetum setaceum* ilmestab, et naturalisatsioon võib toimuda ka peamiselt plastilisuse kaudu ning muutuv keskkond võib välja tuua tunnuse variatsioonivõimekuse. Tunnuse fenotüüpilise plastilisuse avaldumine keskkonnas võib kaitsta taime nõrga valikusurve eest ning selle kaudu takistada uue liigi tekkimist (Ghalambor jt. 2007).

Ontogeneetiline triiv

Baldwin sõnastas plastilisuse ka ontogeneesi võtmes, väites, et fenotüübiline plastilisus ei ole taime fikseeritud omadus, vaid see sõltub taime eluetapist ning avaldub ainult siis kui vastav tunnus on sobivas ontogeneetilises arengujärgus (Ming 1997, Evans 1972). Taime ontogenees tingib erinevaid muutusi organismi eluaja vältel. Ontogeneetiline triiv (*ontogenetic drift* inglise keeles) on taime tunnuste ennustatav muutus sõltuvalt arengustaadiumist ning kasvust (Evans 1972). Näiteks mida kaugemal on taim oma ontogeneetilises arengus, seda rohkem ta allokeerib ressursse juurekasvu asemel varrekasvu. Ontogeneetiline triiv on ka taime plastilisuse väljendus, kuid seda eluetappide mõttes. Fenotüübilise plastilisuse ja ontogeneetilise plastilisuse peamine erinevus on see, et esimene on indutseeritud keskkonnast, teine aga eluetappidest (ontogeneesist). Kas fenotüübiline plastilisus, ehk taime tunnuse variatsioon, on taime ontogeneesis pidevalt ilmnev nähtus või on piiratud mingi kindla eluetapiga ei ole veel kindel (Böhnke jt. 2013) ning sellepärast tuleks plastilisust uurides sellele ka tähelepanu pöörata.

Näiteks, Hutchings ja Slade (1988)'i katses hariliku maajalaga (*Gelchoma hederacea*) toimusid muutused ka kasvuvormis, sest piiratud ressursside tingimustes muutis geneti oma ressursihõivet *Phalanx* kasvuvormist *Guerilla* kasvuvormi, ehk et hakkas ruumi kasutama ekstensiivselt. Selline plastilisus tagab geneti efektiivse ressursihõive ning

kasutuse heterogeenses keskkonnas (Hutchings ja Slade 1988). Konkreetse uuringu teeb veel huvitavamaks see, et plastilisust uuriti geneti tasemel, eedaldes rametitevahelist suhtlust ning koordinatsiooni võsundite kaudu. Selle kanali katkestamine vähendas geneti koloniseerimisvõimet (Hutchings ja Slade 1988) ning pikemaajaliselt tõenäoliselt ka võsundi ellujäämist.

Ontogeneetiline plastilisus väljendub ka generatiivsusreaktsioonis. Samas katses leiti, et kahe aasta jooksul tootis metsaalune maajala hermafrodiitne geneti tunduvalt rohkem generatiivseid rameteid kui seda tegi rohumaa hermafrodiitne geneti (Hutchings ja Slade 1988). Protsentuaalselt oli kahe aasta jooksul metsaalusel hermafrodiitsel genetil suurem hulk õisi ning viljakehi kui rohumaal kasvanud hermafrodiitsel genetil. Sellele lisaks uuriti populatsioonide elumust ning selgus, et metsaaluse geneti rametite ontogenees oli tunduvalt lühem kui rohumaa oma. Selle üheks põhjuseks võib olla valguse kui ressursi puudusest tekkinud stress.

Kanaliseerimine

Kanaliseerimiseks (*canalisation* ingl.k.) nimetatakse järjekindla fenotüübi loomist erinevate keskkondade ja geneetiliste muutuste tingimustes - Waddington (1941) tõi oma töös välja, et kanaliseerimine on oma olemuselt geneetilise ja keskkonnast tingitud muutuse pärssija, kuna organism ei reageeri muutustele adaptiivselt, vaid säilitab enda algse fenotüübi. Tänapäevasem käsitlus väidab, et kanaliseerimine on tunnuse variatsiooni vähendav nähtus ning eristatakse keskkonnast ja genotüübist tingitud kanaliseerimist (Gibson ja Wagner 2000). Nii fenotüübilise plastilisuse kui ka kanaliseerimise võrdlemine stressiolukorras on oluline, et mõista nende nähtuste hinda ning mõju organismile. Nende omavaheline mõju on väheuuritud, kuid tõenäoliselt enamus organisme omavad mõlemat ming neil on tunnuseid mis on plastilised ning tunnused mis on mitte-plastilised (Ghalambor jt. 2007).

Kanaliseerimise ja plastilisuse üheks erinevuseks on suunava valiku survele reageerimises. Kanaliseerimine säilitab (väikeste muutuste kiuste) alg-fenotüübi ning

plastilisus (adaptiivne) võib avalduda mitme erineva võimaliku vastusena, vastavalt genotübile ning keskkonnasurve olemusele. Stabiliseeriva valiku tingimustes on kanaliseerimine adaptiivne. See väljendub kui teatud oligo - või polügeenimutatsioon on fikseeritud, siis neid toetavad geenid (*minor genes* ingl k.) on valikusurve all, et tagada selle muutuse järjepidevus. Ajapikku võib koguneda nõ. varjatud geneetiline diversiteet, mis ei ole valikusurve all ning seetõttu avaldub ainult teatud ekstreemsetes keskkondades, mis lõhuvad geneetilise puhvertsooni (Debat ja David 2001, Eshel ja Matessi 1998, Ghalambor jt. 2007).

Vilela ja teiste (2015) korraldatud uuringus üritati mõista, kuidas mõjutab produktiive ning stabiilne keskkond taime ressursihõivestrateegiat ning fenotübilist plastilisust. Võrreldi metsikud ja aretatud ristõieliste (*Brassicaceae*) ja pajulilleliste (*Onagraceae*) sugukonda kuuluvaid taimi. Selgus, et metsikutel tüvedel oli kõrgem homoöstaas ning kanaliseerisid oma tunnuseid enam kui aretatud taimed, mis väljendus selles, et metsikutel taimedel langes põua tingimustes biomass vaid 25%, aga aretatud taimedel 50%, samas, sõltumata keskkonnast panustasid aretatud taimed alati rohkem paljunemisesse ning vähem säilitusorganitesse, samas kui stressirikastest kuivades tingimustes metsikud taimed kogusid suurema süsivesikute reservi. Võrdlustöötuses, kus mõlemat gruppi kasvatati kontrollitud keskkonnas, mõlemad rühmad muutsid oma ressursihõivestrateegiat, ja aretatud taimedel oli tunduvalt suurem fenotübiline plastilisus (seda eriti vee omastamisega seotud tunnuste puhul).

Katsest järeldasid Vilela jt. (2015), et aretatud taimedel on olulisemad reproduktsiooniga seotud tunnused, pöörates vähem tähelepanu varude kogumisele säilitusorganitesse. Tegemine on sordiaretuse käigus eelistatud tunnustega (suured viljad, väike kasv, et vastupidada tuulele jne.), kuna lõimsuhe kompenseeritakse põlluhoidusmeetoditega (näiteks kõik teised taimed hävitatakse konkurentsivõime vähendamiseks). Metsikutele taimedele ei tule plastilisus kasuks, kuna neil tuleb vastu pidada heterogeenses keskkonnas, kus toimuvad regulaarsed häiringud - seetõttu peavad nad kanaliseerima teatud tunnuseid (näiteks varude säilitusorganid) rohkem kui aretatud taimed. See omakorda viitab aretatud taimede geneetilise puhvertsooni võimalikule lõhkumisele

sordiaretuses ning selle tõttu ka varieeruvamat fenotüüpi, sest valikusurve all olev tunnus omas kõrgemat fenotüübilist plastilisust. Seetõttu on metsikute tüvede ressurshõivestarteeda mitmekesisem ning kanaliseerimise kaudu homoöstaasi säilitamine olulisem kui mingi kindla keskkonna maksimaalne ärakasutamine, nõ. Jack-of-all-trades strateegia, sest heterogeensem keskkond tingib ka varieeruvama keskkonnasurve. Teatud tingimusel muutub tunnuse plastilisus taimele liiga koormavaks, või nagu DeWitt (1998) seda nimetab: plastilisuse limiteeringuks. Aretatud sortide puhul on valikusurve all olevat tunnust on ainult võimalik hoida tänu põlluhoidusmeetoditele.

Taimede generatiivsed ja vegetatiivsed tunnused

Taimel on oma eluaja jooksul keskkonnalt erinevad nõudmised ning samuti erinev tolerants keskkonnamõjudele ning häiringutele. Näiteks metsaaluses seemnepangas oleva seemne vastupidavus külmale või nõudmised valgusele on teistsugused kui ontogeneesis edasijõudnud sama liigi taimel. Levimiseks ning keskkonnas alles jäämiseks peab taim kõige pealt sinna levima, seejärel püsima jääma (*establishment* inglise keeles) ning seejärel ennast paljundama. Taim teeb seda vegetatiivselt (nt. risoomidega) või suguliselt (nt. seemnetega). Selleni jõudmiseks peab taim läbima eelnevalt mitmeid ontogeneetilisi etappe. Plastilisus taimes võib minna nii kaugemale, et endaga mitteühilduvad taimed (ingl k. *self-incompatibility*) võivad tolmeldajate puuduse ning taime vanuse koosmõjul muuta ennast viljastavaks taimeks (ingl k. *self-compatible*) (Vogler jt. 1998). Selline muutus eeldab nii fenoloogilisi vastuseid keskkonnale (Petanidou 2014) kui ka molekulaarseid muutusi taimes endas (Vogler jt. 1998) ning on seetõttu väga heaks näiteks fenotüübilise plastilisuse olulisusest, kuna ilmsetab fakti, et fenotüübiline plastilisus ei ole puhtalt taimekasvu või lihtsamaid protsesse mõjutav nähtus (nagu näiteks varre pikkus või lehe pindala).

Eelnevalt kirjeldatud hariliku maajala näide (Hutchings ja Slade 1988) näitas nii vegetatiivsete kui ka generatiivsete taimeosade plastilisust. Mõlema peamiseks variatsiooni esilekutsuvaks keskkonnafaktoriks oli valgus. Arvestades, et valgus on

võrreldes mullatoitainetega limiteerivam faktor (Baeten jt. 2007, Sultan 2000) siis võib eeldada, et plastilisusemäär on kõrgem nendel taimeosadel, mis on otseselt sõltuvad valgushulgast (näiteks SLA, varrepikkus) (Aikio ja Markkola 2002). Seda teooriat toetas teatud määral ka hariliku maajala katse, kuna varieeruvus generatiivsete (õitsemis % ja viljakehade arv) näitajate poolel oli tagasihoidlikum kui vegetatiivsetel (SLA) näitajatel. Samuti, kahar kirburohi (*Polygonum lapathifolium*), mida kasvatati 20%ilise fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (FAK, ingl k. PAR) all omas väiksemat biomassi kui 100%ilise FAKi all kasvanud taim, kuid samas omas suhteliselt rohkem fotosünteesiliselt aktiivset lehepinda (Sultan 2000).

Lemke jt. (2014) uurisid erinevate metsataimede plastilisusemäära ning töögrupp leidis, et keskmine varieeruvus seemnemassi ja lehesuuruse suhte kuivmassi (SLA) vahel oli üsna sarnane; samas kui keskmine varieeruvus reproduktiivses tootmises (seemneid taime kohta) oli tunduvalt suurem kui ühelgi teisel tunnusel. Variatsiooni põhjuseks võib olla nii keskkonnasurve, genotüübi kui ka liigilised erinevused või kõik need näitajad koos. Samas uurimustöös sai toetust teooria, et suurem ressursihulk tähendab ka suuremat keskmist variatsiooni, seda nii vegetatiivsete kui generatiivsete tunnuste osas. Kuigi ilmselt on sellel väitel ka erandeid (Aikio ja Markkola 2002). Baeten jt. (2010) lisasid oma katses fosforit (P), et uurida plastilisuse mõju ning leidsid, et maamõõla (*Geum urbanum*) ning pori-nõiakolla (*Circaea lutetiana*) generatiivsed osad ei olnud olulisel määral mõjutatud, küll aga olid tundlikud valguse osas. Mis viitab samuti sellele, et üldistavaid märkusi fenotüübilise plastilisuse kohta on keeruline teha (Baeten jt. 2010).

Keskkonnafaktorid plastilisuses - valgus

Valgus kui üks limiteerivamaid faktoreid taimedele on bioloogide tähelepanu all olnud juba pikalt (Lemke jt. 2014, Young 1975, Kurepin 2015, Plue jt. 2013) ning arvestades, et uurimustöö keskendub valgusökoloogiale, siis tasub sellele ka eraldi tähelepanu pöörata. Lisaks teistele ressurssidele (Baeten jt. 2007, Sultan 2000, Peña 2011) on valgus taime jaoks üks olulisemaid ning mõjutab fotosünteesilisi protsesse, biomassi

jaotumist jne. (Baeten jt. 2007, Young 1975), kuid võib avaldada ka teatud negatiivset mõju, näiteks fotooksüdatiivse stressi näol (Reddy jt. 2006). Valgusressursi kasutamine sõltub liigist (Baeten jt. 2010, Sultan 2000) ning keskkonnast (Kurepin 2015), kus see taim paikneb.

Lisaks valgusintensiivsusele omab mõju ka lainepikkus, mis taimele langeb (Johkan jt. 2012). Youngi (1975) tehtud uurimuses soontaimedega leidis, et hüpokotüül kasvas, võrreldes loodusliku valgusega, kaks korda pikemaks luminofoorlampi all vaatamata sellele, et valgusintensiivsus oli sama. Peamine erinevus päikesevalguse ning luminofoorlampi vahel taimefüsioloogilises mõttes on see, et luminofoorlamp on suhteliselt madalama intensiivsusega punases spektriosas ning seetõttu ei pruugi olla piisav, kuna taim kasutab fotosünteesiks peamiselt punase ja sinise valguse elektromagnetilist lainepikkust. Samas uurimustöös väljendus fakt, et kõrrelülide pikkus on samuti tundlik lainepikkusest, peamiselt punase ning kaug-punase spektriosas. Hüpokotüüli pikenemine luminofoori all võib olla tingitud ressursipuudusest (fotosünteesiks vajaminev lainepikkus), mille tõttu taim suunab rohkem ressursse hüpokotüüli kasvu, et tõsta tõenäosust saada valgust. Tihti aga ei ole see seos nii lineaarne (Pengelly jt. 2011).

Plue jt. (2013) läbiviidud uuring rohttaimedega, mille käigus uuriti pikaajalise varju mõju rohttaimede diversiteedile ning kohasusele, näitas, et pikaajaline vari, mis puude võrastike tõttu tekib, mõjub negatiivselt diversiteedile ning toimub suksessioon valguslembelise liikidekoosluse juurest varjutaluva koosluse poole. Nüansirikkamaks teeb selle uurimuse fakt, et (varjulembeste) rohttaimede koosseis sõltus ka sellest, mis puude võrastik varju tekitas, mis on seletatav sellega, et peale valgusrežiimi mõjutavad erinevad puuliigid ka mullastiku erinevalt, mis omakorda ka rohttaimi (Mölder 2014).

Häilude loomine, Aikensi jt. (2007), katses tõstis ressurside hulka ning selle kaudu ka diversiteeti. Oluline on märkida, et diversiteet tuli olulisel määral seal eelnevalt paiknenud taimede arvelt. Üldjuhul on varjulembesed taimed aeglase kasvu ning nõrga konkurentsivõimega (Plue jt. 2013) ning häilude tekkimine tõrjub neid teatud määral

välja, kuid üleüldine keskmine diversiteet kasvab valgusressurssi suurenemisega. (Aikens jt. 2007)

Oluline on arvestada erinevate häirigute mastaabiga. Häil, mis tehti ilma maapealset vegetatsiooni hävitamata ei kaotanud suurenenud konkurentsi tingimuses ära eelnevaid liike. Nende eelnevate liikide areaal küll vähenes, kuid nad jäid alles, kuna olles juba küpses eas ei olnud neile konkurents nii saatuslik kui häilul, kus võeti eelnevalt üles kõik vegetatsioon ning seetõttu pidi seal eksisteerimiseks sinna kõige pealt levima. Ekstreemset häiringut stimuleerinud katse (kus võeti üles kõik vegetatsioon) näitas, et kõige edukamad sellises keskkonnas olid taimed, kes koloniseerisid ning kasvasid kiiresti.

Keskkonnamõju on komplekt ning valgus osa sellest. Hutchings ja Slade (1988) katses hariliku maajalaga (*Gelchoma hederacea*) järelalus samuti, et keskkonnaressurssidesse, millest taimel puudu oli, panustati ka rohkem. Väheste toitainete puhul panustas taim palju juurtesse ning vähem lehtedesse ning vastupidi. Valgusmõju sõltub omakorda erinevatest faktoritest ning mõju olulisus sõltub sellest millisel skaalal meid huvitav küsimus asetseb, kas liigi või populatsiooni tasemel. Mõlema katse ühisnimetaja oli valgus ning mõlema katse tulemus see, et vähem valgust tähendab ka väiksemat diversiteeti. Teatud liigid on varjulembesemad kui teised, kuid sellegipoolest väheneb ka varjulembeliste taimede mitmekesisus ning arvukus kui puuduvad teatud häiringud, mis valgusrežiimi parandaksid (Plue jt. 2013). Teise katse puhul oli uuritud häiludel tekkivat konkurentiefekti populatsioonidele. Taimed, mis olid seal piirkonnas juba olemas, kuhu häil tekkis, kaotasid teatud määral oma areaali, kuid jäid püsima ning nende areaali arvelt said kasvamise võimaluse vähem varjulembesed taimed. Sellest tulenevalt võib öelda, et teatud määral on häiringud mitmekesisusele kasulikud (Mölder 2014).

Teoreetilise osa kokkuvõte

Keeruline on teada millisel määral on mõni tunnus mõjutatud keskkonnast ning millisel määral genotüübist (Wright jt. 2002), kuid üldistavalt võib eelnevalt väljatoodud katsete puhul öelda seda, et plastilise reaktsiooni varieeruvus on kõige suurem nende näitajate puhul, mille osas taim on kõige tundlikum (Aikio ja Markkola 2002, Baeten jt. 2010). Siin kohal tuleb muidugi eristada plastilist reaktsiooni ning ressursivaegust. Kui leht on närtsinud, siis ei ole tegu fenotüübilise plastilisusega, vaid ressursipuudusega.

Valikusurvet ning selle kaudu evolutsiooni mõjutab fenotüübiline plastilisus küll ning Havaii katses võis adaptiivse fenotüübilise plastilisuse üheks tulemiks olla valikusurve mõjutamine muutes suunava valiku rohkem stabiliseerivaks ning tagades taime naturaliseerimise peamiselt fenotüübilise plastilisuse toel. Piltlikult öeldes võib toimuda genotüübi kanaliseerimine, et säiliks adaptiivne fenotüübiline plastilisus, nagu juhtus Havaii invasiivse liigi *Pennisetum setaceum* puhul (Williams jt. 1995).

Eelpooltoodu ilmestab seda, et taime tunnuse varieeruvust tagav mehhanism on keerukas protsess ning on mõjutatud (ning mõjutab ka ise) mitmest faktorist. Fenotüübilise plastilisuse katsete informatiivsuse tõstmiseks on oluline arvestada taimevõrdlustel peale tasuta ka vanust, sest fenotüübiline plastilisus on seotud ontogeneetilise triiviga, kuid need seosed on väheuuritud ning seetõttu ilmselt ka alahinnatud (Coleman jt. 1994).

EKSPERIMENTAALNE OSA

Sissejuhatus

Taime fenotüübiliste tunnuste varieerumine heterogeenses keskkonnas on kompleksne reaktsioon (DeWitt 1998, Wright jt. 2002) ning pikemaajaliste häiringute (kliimamuutus) mõju sellele variatsioonile on keeruline ette ennustada. Eriti on pikemaajaliste häiringute poolt mõjutatud liigid, kelle dispersiooni ning koloniseerimise võimed on üsna piiratud (Thuiller 2008). Metsataimi iseloomustab vähene levimisvõime, mis tihtipeale jääb alla ühe meetri aastas (Whigham 2004). Fenotüübiline plastilisus võib sellises olukorras olla vastus nendele häiringutele, kuna varieeruva tunnusega liik on võimeline liikuma adaptiivsete optimumide vahel kiiremini (Ghalambor 2007, Pigliucci ja Murrern 2003) ning see omakorda võib viia Baldwini efektini tagades populatsiooni säilimise pikema aja jooksul (Pigliucci ja Murren 2003, Ghalambor 2007). Eestis on fenotüübilist plastilisust uuritud (Rünk ja Zobel 2005, Mägi 2006, Lepik jt. 2005), kuid üldjuhul enamuse katseid Eestis, mis hõlmavad plastilisust, keskenduvad vegetatiivsete näitajate plastilisusele (vt. Lepik jt. 2005, Mägi 2006) ning vähem generatiivsete näitajate omale.

Metsaspetsialistide, ehk varjataluvate taimede fenotüübiline plastilisus on üldjuhul üsna minimaalne (Valladares ja Niinemets 2008), kuid nagu näitasid Kurepin jt. (2012), siis, vähemalt taimefüsioloogilisel tasemel, võib olukord olla vastupidine. Isegi kui plastilisuse ulatus tunnusel on minimaalne, siis on sellel mõju populatsioonidünaamikale ei tohiks siiski alahinnata (Chevin jt. 2010). Samuti, suuremat sorti muutused keskkonnas võivad indutseerida nõ. varjatud plastilisuse, mis avaldub ainult geneetilise puhvertsooni lagunemisel (Eshel jt. 1998).

Optimaalse jaotuse teooria ütleb, et taim panustab kõige rohkem sinna, mis limiteerib kasvu (Kobe 2010). Kuigi tänapäeval ei käsitleta seda mõistet nii lineaarselt (Kobe 2010), siis on ressursi jaotumise uurimise puhul oluline, et arvestataks ontogeneetilist triivi, sest optimaalse jaotuse teooria (ingl k. *optimal partitioning theory*) ei arvesta muutusi, mis tekivad taime ontogeneesi jooksul (Coleman jt. 1994 *sensu* Wright jt.

2002). Kuna vegetatiivsete taimeosade plastilisust on üsna palju uuritud, siis otsustasime uurimustöö praktilisel poolel rõhuda generatiivsete tunnuste plastilisuse uurimisele - see on ontogeneetilist triivi arvestades parem, kuna generatiivseid osi uurides on kõik taimed samas ontogeneetilises staadiumis ja seetõttu suured erinevused ressursside jaotusstrateegias puuduvad (Wright 2002).

Häilude loomine metsas tõstab diversiteeti (Aikens jt. 2007), kuid pikaajalise varju mõju on negatiivne isegi varjataluvatele liikidele (Plue jt. 2013). Tänapäeva Euroopas on valdavalt fragmenteerunud metsad, mis mõjutavad ökosüsteeme nii servaefekti (Fahrig ja Lenore 2003, Young jt. 1996) kui ka põllumajandustegevusest tingitud erinevate mullastikuprobleemidega (Dupouey jt. 2002, Hermy jt. 2007). Puude võrastik ning varis mõjutavad ka maapinnale langeva valguse omadusi ning selle kaudu ka maapinnal paiknevate taimede kättesaadavat valgust (Grime ja Jarvis 1975). Need on olulised faktorid ka metsataimede migratsiooni ning allesjäämise küsimuses (De Keersmaecker jt. 2011).

Metsataimede migratsiooni või nende ökoloogiat häilul (mille suureks versiooniks on lageraie lank) uurides võib saada aimu varjulembeste metsataimede plastilisusest mööda valgusgradienti. On pakutud, et ilma regulaarselt toimuvate häiringuteta, mis valgusrežiimi parandaks, ei suudaks ka need liigid metsas kasvada (Plue jt. 2013, Aikens jt. 2007). Testisime hüpoteesi, et metsataimed on häilu liigid, kuna valgushäiringute tekkimine (ehk valgusrežiimi paranemine) on vajalik taimede generatiivsele paljunemisele ja seetõttu ka pikaajaliseks püsijäämiseks. Kuna enamik uurimisaluseid taimeliike on varjulembesed, siis missugusel määral, ulatusliku häiringu tingimustes (lageraie), kanaliseerivad (või ei kanaliseeri) need metsataimed oma generatiivseid tunnuseid. Varjulembese taime sattumine uude keskkonda (metsast raiesmikule rohkema valguse kätte), peaks toimuma tunnuse kanaliseerimine, ehk tunnuse säilitamine muutunud tingimustes, ning selle tõttu tootma enam vähem sama arvu õisikuid.

Nende hüpoteeside kontrollimiseks viisime läbi andmekogumise Tartu ligidal olevatest metsadest. Andmeid kogusime noortest raiesmikest, et vähendada valikusurve mõju andmete täpsusele ning kohasusele.

Materjalid ja metoodika

Uurimisala

Valgusgradiendi mõju arvestamisel oli oluline leida heterogeense valgusrežiimiga keskkond ning selleks sobisid raiesmikuäärsed metsad, kus oli mets, metsäär ning raiesmik vahetus läheduses ning seetõttu mullatingimused võimalikult homogeensed. Uurimisaluseid metsi oli kaks (Vahi ja Tiksoja). Uurimispiirkondi kuus, igaüks kolme gradiendiga (mets-metsäär-raiesmik).

Vahi mets on Tartumaal, Tartu vallas olev laanemets, peamiselt jänese kapsa kasvukohatüüpi ning gleistumistunnustega leetja mullaga (Maaameti kaardirakendus). Vahi metsast valisime välja viis uurimisala, mis vastasid eespool mainitud nõudmistele. Tiksoja uurimisaluseks metsaks oli Tähtvere vallas asuv Tiksoja metskonna soovikumets. Tegu on pool niiske, tarna kasvukohatüüpi ja gleistunud kahkja leetunud mullastikuga metsaga (Maaameti kaardirakendus). Taimeliikide valikul oli kriteeriumiks, et vaatlusalune liik oleks olemas nii raiesmikul kui ka metsas - moodustades vaatluseks vajaliku gradiendi.

Metoodika

Andmete kogumine taimede kohta toimus 2015 juunis-juulis ning 2016 aasta mai alguses kui õitsesid võsaülane *Anemone nemorosa*), kollane ülane (*Anemone ranunculoides*), harilik sinilill (*Hepatica nobilis*) kohta ja karvane-piiphein (*Luzula pilosa*). 2015 suvel kirjeldasin õitsenud ja viljunud taimi. Andmed on generatiivsete (õied, õisikud) osade kohta; vastavalt õisiku pikkus või õisikute arv taimede kohta ning hariliku ussilaka (*Paris quadrifolia*) ja ülaste puhul õitsvaid rameteid geneti kohta (vt. Lisa 2).

Generatiivseid taimeosi loendati ühe vaatluse korras ruutmeetri suurusel alal ning oluline oli, et seda taime leiduks nii metsas, metsäääres kui ka raiesmikul, et tagada valgusökoloogiline gradient. Uurimisaluseid taimi oli kolmteist (vt. Lisa 1), kellest 8 olid metsaspetsialistid ning 4 olid valguslembesed, kuid kasvasid ka metsas (ehk varjus). Erandlik oli harilik angervaks (*Filipendula ulmaria*), kes oli mõnevõrra valgusnõudlikum kui kõik ülejäänud. Kõik taimed on püsikud ning kevad või varasuvised õitsejad.

Vaatlusandmed logaritmiti, et vähendada ekstreemumite mõju andmetele, seejärel standardiseeriti. Liikide tunnuste erinevust biotoopide ja liikide vahel hindasin dispersioonanalüüsi kasutades arvutiprogrammi Statistica 7 (Hilbe jt. 2012). Võimalust, et tunnuste keskmiste muutus metsast metsaserva ja raiesmikule võib olla seotud liigi Ellenbergi valguse väärtarvuga testisin Pearsoni korrelatsiooniga kasutades arvutiprogrammi Statistica 7 (Hilbe jt. 2012).

Tulemused

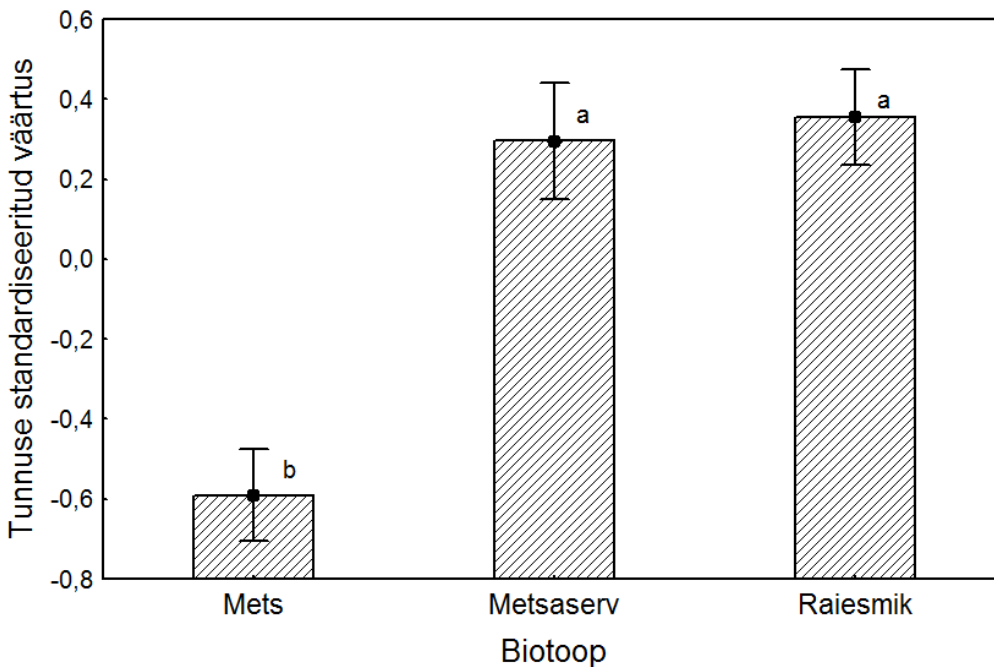
Enamus taimede generatiivne tunnus oli madalaima väärtusega metsas kui servas ja raiesmikul (biotoobi peamõju oli oluline - Tabel 1, Joonis 1) ning poolvarjuline keskkond (metsaserv) ja raiesmiku üldmõju ei erinenud.

Tabel 1: Dispersioonanalüüs liigi tunnuse erinevuse kohta biotoopide ja liikide vahe.

	Vabadusastmed	F-statistik	Olulisus-tõenäosus (p)
Biotoop	2; 617	74,62	<0,0001
Liigi tunnus	14; 617	1,36	0,1677
Biotoop*Liigi tunnus	28; 617	6,97	<0,0001

Tunnuste standardiseerimise tõttu ei ole liigi tunnuse peamõju oluline, kuid oluline oli koosmõju biotoobi ja tunnuse vahel (Tabel 1). Nagu näitas juba biotoobi peamõju, on

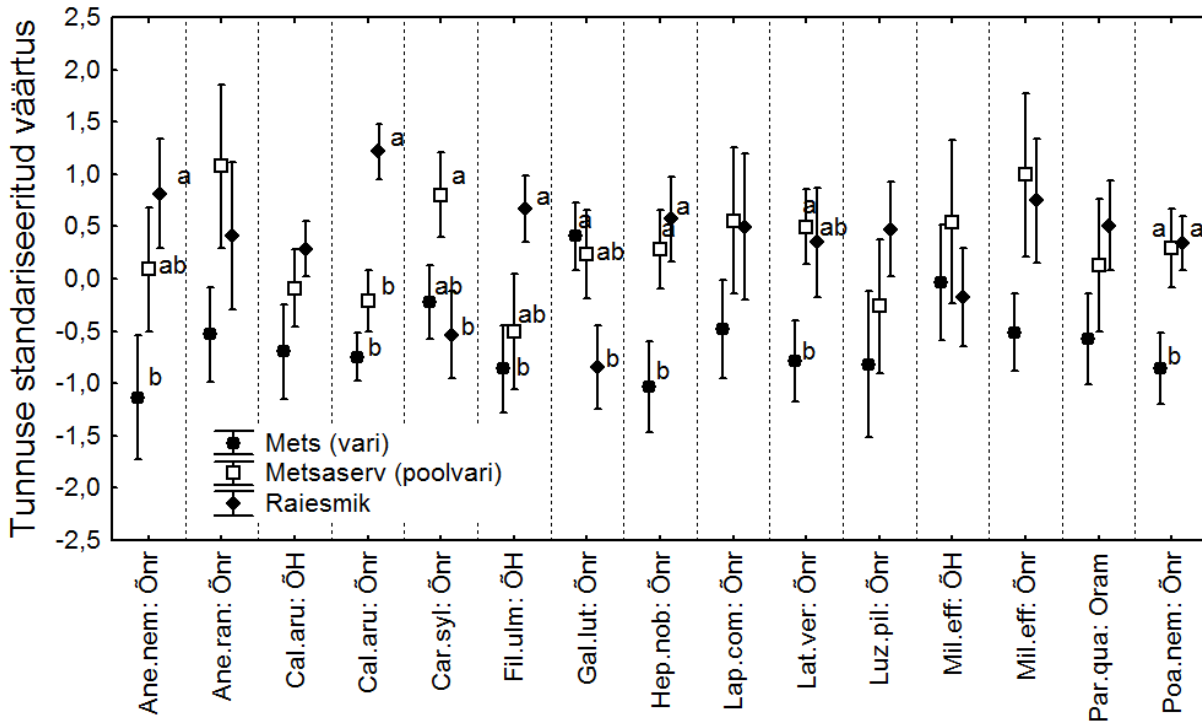
kõige väiksem tunnusväärtus kirjeldatud metsades, kuid statistiliselt oluliselt sai see kinnitust pooltel juhtudel (Joonis 2). Võrreldes metsaga oli metsaserval selge positiivne mõju generatiivsetele tunnustele neljal juhul ja raiesmikul viiel juhul. Ühel juhul, koldnõgesel (*Galeobdolon luteum*), oli õitearv varre kohta metsas ja metsaservas suurem kui raiesmikul (Joonis 2). Olulist erinevust biotoopide vahel ei leidnud seitsmel juhul, kuid võimalik, et probleemiks on vähene vaatluste arv.



Joonis 1: Biotoobi mõju generatiivsete tunnuste standardiseeritud keskmistele väärtustele koos 95%-liste usalduspiiridega. Erinevad tähed tähistavad keskmiste erinevust biotoopide vahel vastavalt Tukey mitmesesvõrdlusetestile.

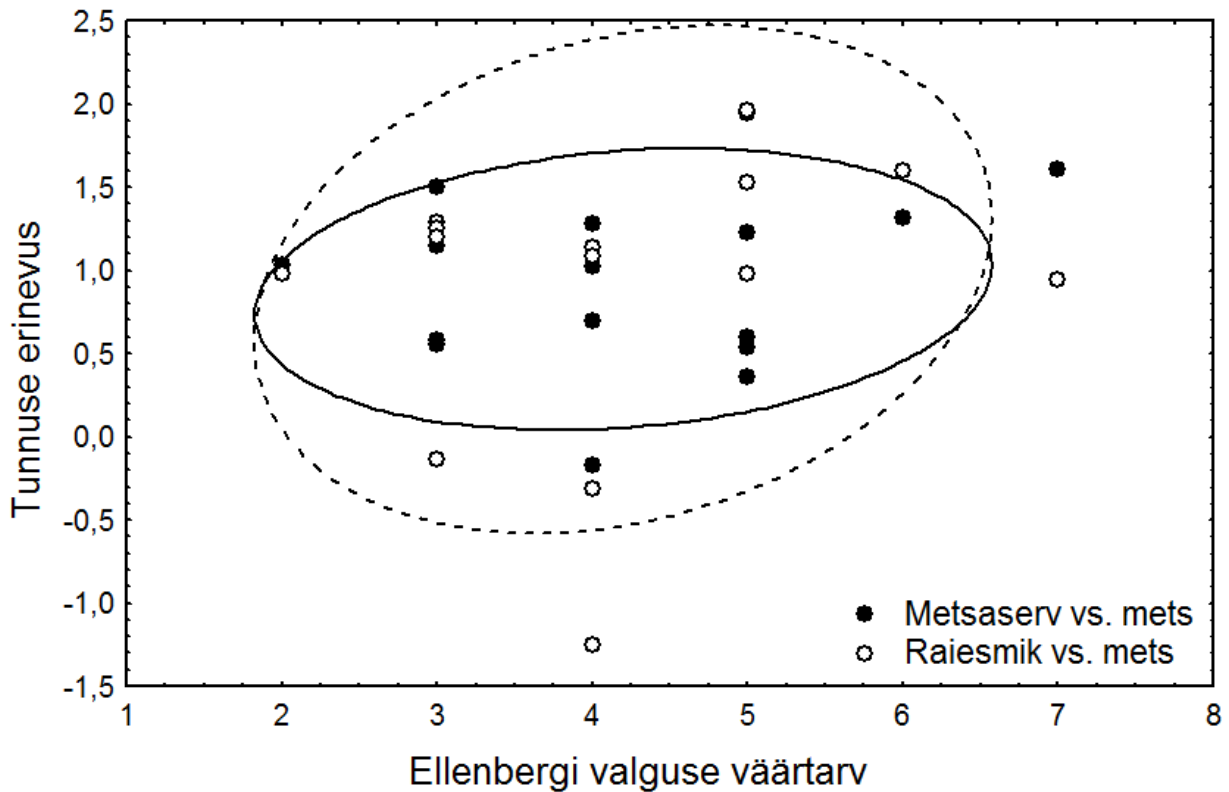
Metskastikul (*Calamagrostis arundinacea*) oli mõõdetud kahte tunnust, millest üks (pöörise arv geneti kohta) reageeris positiivselt raiesmiku tingimustele, samas kui pöörise pikkus oli ühetaoline kõikides biotoopides. Metskastikul (*Calamagrostis arundinacea*) oli mõõdetud kahte tunnust, millest üks (pöörise arv geneti kohta) reageeris positiivselt raiesmiku tingimustele, samas kui pöörise pikkus oli ühetaoline kõikides biotoopides. Saluheinal (*Milium effusum*), millel mõõdeti samu tunnuseid, ilmses sama trend, kuid see oli statistiliselt mitteoluline. Metstarnal (*Carex sylvatica*) oli positiivne reaktsioon ainult servatingimustele. Kui võrrelda statistiliselt olulisi reaktsioon

kasvuvormide vahel, siis graminoididel leidsin olulisi muutuseid kolmel viiest ja rohundite seas viiel kaheksast.



Joonis 2. Kirjeldatud generatiivsete tunnuste standardiseeritud keskmised väärtused koos 95%-liste usalduspiiridega. Erinevad tähed tähistavad keskmist erinevust taimeliigi ja tunnuse kombinatsiooni sees, biotoopide vahel (võrdlus on tähistatud kolmikute vahel), vastavalt Tukey mitmesesvõrdlusetestile. Tähtede puudumine viitab sellele, et konkreetne tunnus ei erine biotoopide vahel. Liiginimed ja tunnuste tähistused on seletatud Lisa 2.

Pearsoni korrelatsiooni kastudes avaldus, et tunnuse erinevus metsast metsaserva või metsast raiesmikule ei olnud korreleeritud liigi Ellenbergi valguse väärtarvuga (Joonis 3).



Joonis 3. Standardiseeritud tunnuste keskmiste erinevuse seos Ellenbergi valguse väärtarvuga. Erinevus on hinnatud taimeliigi tunnuse kohta metsa ja vastavalt kas metsaserva või raiesmiku vahel. Pearsoni korrelatsioon Ellenbergi väärtarvu ja tunnuse muutuse vahel metsast metsaserva: $r = 0,1829$, $p = 0,5141$ ja metsast raiesmikule: $r = 0,2508$, $p = 0,3673$.

Arutelu

Tunnuste fenotüübiline plastilisus, metsataimede generatiivsete tunnuste põhjal, avaldus enamikel taimedel ning üldjuhul korreleerus positiivselt ressursside (valgus) hulgaga. Metsatingimuste suhteline negatiivne mõju varjulembeste taimede generatiivsetele tunnustele oli süsteemne, nagu näitas biotoobi peamõju. Raiesmik ja metsaserv omasid sarnast üldmõju taime generatiivsetele tunnustele. Siiski, tunnuse fenotüüpilis plastiline reaktsioon valgustinimustele esines umbes pooltel liikidel. Kuuel

liigil puudusid olulised generatiivsete tunnuste erinevused biotoopide vahel (Joonis 2), viidates kanaliseerimise efekti esinemisele. Kõikide varjulembeste taimede generatiivse tunnuse kanaliseerimist ei saa analüüsi põhjal väita, sest lageraie tüüpi häiring võib olla liiga intensiivne ning kanaliseerimine avaldub ainult vähese häiringu tingimustes (Debat ja David 2001). Valgusgradiendil mets-metsäär oli kanaliseerimise efekti esinemine sagedasem. Metstarn, mis on varjulembene (Ellenbergi näitaja 2), omas positiivset reaktsiooni ainult metsaservas (poolvarjus). Reaktsiooni puudumine võib viidata ka teatud küllastuspunktile valguse suhtes, millest edasi valgusemõju keskmisest olulisemat rolli ei mängi, või siis põhjustab stressi nagu näiteks koldnõgese negatiivne reaktsioon metsast raiesmikku.. Mõnel juhul võiks siiski reaktsiooni puudumist seletada ka vähese vaatluste tõttu. Pearsoni korrelatsiooni kasutades selgus, et seos liikide Ellenbergi valgusnäitaja ja uuritud tunnuse vahel puudus, viidates sellele, et selle omaduse alusel ei saa otseselt hinnata taimede tunnuse variatsiooni erinevates keskkondades.

Tulemus on vastupidine sellele, mida näitasid Hutchings ja Slade (1998), kus metsas kasvav populatsioon omas suhteliselt rohkem generatiivseid taimeosi, võrreldes rohumaal kasvava populatsiooniga, kuid toetab tulemusi, mida esitasid Baeten jt. (2010) – positiivne seos valgushulga ja generatiivsete tunnuste vahel. Raiesmiku eripära võrreldes rohumaaga (peale muude keskkonnafaktorite) võib olla väiksem, veel uutes tingimustes väljakujunemata konkurents teiste taimedega, kuna noorele raiesmikule ei pruugi kõik potentsiaalsed avatingimuste kohanenud taimed veel kohale jõudnud olla või piisavalt suureks kasvada. See on tõenäoline ka selle tõttu, et metsataimed on üldiselt kehvad konkureerijad ning on varjutatud teiste, oportunistlikumalt käituvate liikide poolt (Aikens jt. 2007).

Raiesmiku koloniseerimine avakoosluste oportunistide poolt ei tohiks omada noores raiesmikus generatiivsetele tunnustele mõju. Suktsessioonile järgnenud varjulembeste metsataimede kadumine paranenud valgustingimustes, mida täheldasid Aikens jt. (2007), ei saa siin tehtud katses väita, kuna peaaegu kõikide liikide (välja arvatud *Carex sylvatica* ja *Galeobdolon luteum*) generatiivsete tunnuste reaktsioon oli positiivne paranenud valgustingimuses. See on ilmselt pöörduv, kuna ühel hetkel on nad

varjutatud kiiremini kasvavate konkurentide poolt (Aikens jt. 2007). Suurenenud generatiivsete osade tootmine võib tagada suurema seemnepanga ning seetõttu ka säilimise pikema aja jooksul.

Valladares ja Niinemetsa (2008) kirjeldatud metsataimede marginaalne fenotüübiliste tunnuste varieeruvusvõime ei pidanud siin uurimustöös kõikide metsataimede generatiivsete tunnuste puhul paika. Kollane ülane (*Anemone ranunculoides*), kes on Ellenbergi valguse väärtarvu poolest pigem avamaa taim, omas üllatuslikult kõige positiivsemat reaktsiooni siiski metsaservas ja mitte raiesmikul. Tulemus võib olla tingitud ka sellest, et kollane ülane, võsaülane (*Anemone nemorosa*) ja harilik sinilill (*Hepatica nobilis*) on varakevadised õitsejad (andmed pärinevad mai algusest), mis tähendab, et metsas ei olnud veel puud lehtunud ja nende liikide aktiivne kasvuperiood toimubki poolavatud võrastiku perioodil. Sellegipoolest oli kõikide nende varakevadiste taimede generatiivsete tunnuste plastilisus positiivselt seotud valgusrežiimi paranemisega.

Baldwini efekti esinemist selle katse raames kahjuks mõõta ei saanud, kuna eeldab rohkem kui ühe põlvkonna generatiivsete näitajate mõõtmist. Hetkel on Vahi metsa ühele uurimispiirkonnale tehtud lageraie, mis võib anda võimaluse selle efekti uurimiseks. Esimene hüpotees, mis käsitles metsataimi kui häiluliike sai empiiriliselt toetatud, umbkaudu pooled liigid omasid positiivset reaktsiooni valgustingimuste paranemisel, kuid teatud juhtudel jäi statistiline kindlus siiski saavutamata. Teine hüpotees, mis käsitles tunnuse kanaliseerimist, ehk muutuse puudmist esines mitmel liigil biotoopide mets-metsaserv lõikes, kuid efekti ulatuse tõttu raiesmikul ei saa kanaliseerimiseefekti olulisust kindlalt määrata. Valgusstressi negatiivne mõju ilmnis ühel liigil (koldnõgesel). Ellenbergi valgusnäitaja, mis oli taime varjutaluvuse eksperthinnanguks, ei korreleerunud tunnuste reaktsioonige metsast avatumatesse tingimustesse.

Kasutatud kirjandus

- Aikens, M. L. jt. 2007. The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. *Forest Ecology and Management* 252 1:144-158.
- Aikio, S. ja Markkola A. M. 2002. Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availabilities. *Evolutionary Ecology* 16, 1: 67-76.
- Baeten, L. jt. 2010. Plasticity in response to phosphorus and light availability in four forest herbs. *Oecologia* 163, 4: 1021-1032.
- Baldwin, J. M. 1896. A new factor in evolution. *The american naturalist* 30: 441-451.
- Chevin, L. M., Lande R. ja Mace G. M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol* 8: 4.
- Coleman, J. S., McConnaughay K. D. M. ja Ackerly D. D. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 187-191.
- Debat, V. ja David P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. 2001. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 555-561.
- De Keersmaeker, L. jt. 2011. Clear-felling effects on colonization rates of shade-tolerant forest herbs into a post-agricultural forest adjacent to ancient forest. *Applied Vegetation Science* 14: 75-83.
- DeWitt, T. J., Sih A. ja Wilson D. S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution* 13: 77-81.
- Dupouey, J.L. jt. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83: 2978-2984.
- Eshel, I. ja Matessi C.. 1998. Canalization, genetic assimilation and preadaptation: a quantitative genetic model. *Genetics* 149: 2119-2133.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*: 487-515.
- Fortanier, E. J. ja Jonkers, H. 1976. Juvenility and maturity of plants influenced by their ontogenetical and physiological ageing. *Acta Horticulturae* 56: 37-44
- Ghalambor, C. K. jt. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional ecology* 21: 394-407.
- Gibson, G. ja Wagner G. 2000. Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory?. *BioEssays* 22: 372-380.
- Grime, J. P. ja Jarvis B. C. 1975. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. II. Effects of light on the germination of species of contrasted ecology. In *Symposium of the British Ecological Society*: 525-532
- Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution* : 1341-1351.

- Hermý, M. ja Verheyen K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological research* 22: 361-371.
- Hilbe, J. M. 2012. STATISTICA 7. *The American Statistician*
- Hutchings, M. J. ja Slade A. J.. 1988. Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. In *Symposium of the British Ecological Society*: 545-555.
- Johkan, M. jt. 2012. Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa*. *Environmental and Experimental Botany* 75: 128-133.
- Kobe, R. K., Iyer M. ja Walters M. B. 2010. Optimal partitioning theory revisited: nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen. *Ecology* 91: 166-179.
- Kurepin, L. V. jt. 2012. Phenotypic plasticity of sun and shade ecotypes of *Stellaria longipes* in response to light quality signaling: Cytokinins. *Environmental and Experimental Botany* 84: 25-32.
- Lepik, M., Liira J. ja Zobel K. 2005. High shoot plasticity favours plant coexistence in herbaceous vegetation. *Oecologia* 145: 465-474.
- Mölder, A., Streit M. ja Schmidt W. 2014. When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 319: 51-61.
- Pengelly, J.J. jt. 2011. Functional analysis of corn husk photosynthesis. *Plant Physiology* 156: 503-513.
- de la Peña, E., ja Bonte D. 2011 Soil biota effects on clonal growth and flowering in the forest herb *Stachys sylvatica*. *Acta oecologica* 37: 110-116.
- Petanidou, T. 2014. Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecologica* 59: 104-111.
- Pigliucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 481-486.
- Plue, J.B. 2013. Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. *Acta oecologica* 53: 63-72.
- Reddy, A. R. ja Raghvendra A. S. 2006. Photooxidative stress. In *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*: 157-186.
- Rünk, K. ja Zobel K. 2007. Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three Dryopteris (Dryopteridaceae) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology* 193: 85-99.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science* 5: 537-542.
- Thuiller, W. jt. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137-152.
- Valladares, F. ja Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 237-257.

- Via, S. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 212-217.
- Vilela, A. E. jt. 2015. Changes in resource-use strategy and phenotypic plasticity associated with selection for yield in wild species native to arid environments. *Journal of Arid Environments* 113: 51-58.
- Vogler, D. jt. 1998. Phenotypic plasticity in the expression of self-incompatibility in *Campanula rapunculoides*. *Heredity* 81: 546-555.
- Waddington, C. H. 1941. Evolution of developmental systems. *Nature* 147, nr. 3717: 108-110.
- Westoby, M. jt. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*: 125-159.
- Whigham, D. F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 583-621.
- Williams, D.G. jt. 1995. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*: 1569-1580.
- Wright, S. D. ja McConnaughay K.D.M. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 17: 119-131.
- Young, J. E. 1975. Effects of the spectral composition of light sources on the growth of a higher plant. In *Symposium of the British Ecological Societ*:135-139
- Young, A., Tim B. ja Tony B. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 413-418.

Interneti ja käsikirja allikad

- Maaameti mullakaart (interaktiivne): (<http://geoportaal.maaamet.ee/est/Kaardiserver/Mullakaart-p96.html>)
23. veebruaril 2016
- Klotz, S., Kühn, I. ja Durka, W. 2002: **BIOLFLOR** - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bonn: Bundesamt für Naturschutz. (<http://www2.ufz.de/biolflor/index.jsp>) 22. veebruar 2016
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18. (online). (<http://statedv.boku.ac.at/zeigerwerte/>)
22. veebruar 2016

Mägi, M. 2006. Kahe maarjalepa (*Agrimonia*) liigi morfoloogiline plastilisus looduslikul valgusgradiendil.
PhD diss.

Lemke, I. H. 2014. Phenotypic trait variation in forest herbs along environmental gradients in the context of climate change. PhD diss., Bremen, Universität Bremen, Diss.

LISAD

Lisa 1: Uurimisalused taimed. Paljunemise tüübi juures: sv - paljunemine seemnetega ja vegetatiivselt; vvs - peamiselt vegetatiivselt, harva seemnetega; s - seemnelevi (BioFlor).

Nimi	Sugukond	Sugukond eesti k.	Eluiga (BioFlor)	Generatiivne vs vegetatiivne Paljunemine (BioFlor)	Ellenberg valgus	BioFlor biotoop
<i>Hepatica nobilis</i>	<i>Ranunculaceae</i>	tulikalsed	püsik	sv	6	raiesmik/mets
<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Ranunculaceae</i>	tulikalsed	püsik	vvs	5	raiesmik
<i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Ranunculaceae</i>	tulikalsed	püsik	sv	7	raiesmik
<i>Calamagrostis arundinaceae</i>	<i>Poaceae</i>	kõrrelised	püsik	sv	5	raiesmik/mets
<i>Carex sylvatica</i>	<i>Carex</i>	tarnalised	püsik	sv	4	raiesmik
<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Rosaceae</i>	roosõielised	püsik	sv	5	mets/serv
<i>Galeobdolon luteum</i>	<i>Lamiaceae</i>	huulõielised	püsik	sv	4	mets
<i>Lapsana communis</i>	<i>Asteraceae</i>	korvõielised	püsik	s	2	mets
<i>Lathyrus vernus</i>	<i>Fabaceae</i>	liblikõielised	püsik	sv	4	mets
<i>Luzula pilosa</i>	<i>Juncaceae</i>	loalised	püsik	sv	3	mets
<i>Milium effusum</i>	<i>Poaceae</i>	kõrrelised	püsik	sv	3	mets
<i>Paris quadrifolia</i>	<i>Melanthiaceae</i>	liilialised	püsik	vvs	4	raiesmik/mets
<i>Poa nemoralis</i>	<i>Poaceae</i>	kõrrelised	püsik	sv	3	mets

Lisa 2: Liiginimed ja tunnuse seletus koos Joonis 1 kasutatavate koodnimedega

Liik	Tunnus	Seletus	Koodnimi	Vaatlusi
<i>Anemone nemorosa</i>	Õite arv	Õite arv ühel ruutmeetril	Ane.nem: Õnr	23
<i>Anemone ranunculoides</i>	Õite arv	Õite arv ühel ruutmeetril	Ane.ran: Õnr	21
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	Õisiku pikkus	Õisiku pikkus ühel rametil	Cal.aru: ÕH	65
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	Õisikute arv	Õisikuid genetis	Cal.aru: Õnr	113
<i>Carex sylvatica</i>	Õisikute arv	Õisikute suhtarv geneti kohta	Car.syl: Õnr	49
<i>Filipendula ulmaria</i>	Õisiku pikkus	Õisiku pikkus ühel rametil	Fil.ulm: ÕH	46
<i>Galeobdolon luteum</i>	Õite arv	Õite arv taime kohta	Gal.lut: Õnr	52
<i>Hepatica nobilis</i>	Õite arv	Õite arv ühel ruutmeetril	Hep.nob: Õnr	45
<i>Lapsana communis</i>	Õite arv	Õite arv ühel ruutmeetril	Lap.com: Õnr	21
<i>Lathyrus vernus</i>	Õite arv	Õite arv ühel ruutmeetril	Lat.ver: Õnr	44
<i>Luzula pilosa</i>	Õisikute arv	Õisikute arv ühel ruutmeetril	Luz.pil: Õnr	23
<i>Milium effusum</i>	Õisiku pikkus	Õisiku pikkus ühel rametil	Mil.eff: ÕH	23
<i>Milium effusum</i>	Õisikute arv	Õisikute arv genetis	Mil.eff: Õnr	29
<i>Paris quadrifolia</i>	Õisi rameti kohta	Õisi rameti kohta	Par.qua: Oram	32
<i>Poa nemoralis</i>	Õisikute arv	Õisikute arv ühel ruutmeetril	Poa.nem: Õnr	76

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Jörgen Ivar Sikk,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
**ROHTTAIMEDE FENOTÜÜBILINE PLASTILISUS – ALUSTAIMESTIKU GENERATIIVNE REAKTSIOON
METSAD ELAGERAIKULE,** mille juhendaja on PhD Jaan Liira,

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 19.05.16