

Tartu Ülikool
Bioloogia-Geograafiateaduskond
Botaanika ja ökoloogia instituut
Botaanika õppetool

Tiiu Kupper

**LOOPEALSE SAMMALKATTE DÜNAAMIKAST
LEVISEPANGA, HÄIRINGUTE JA
ILMASTIKUTINGIMUSTE MÕJUL**

Magistritöö

Juhendaja: *PhD* Nele Ingerpuu

Tartu 2007

SISUKORD

1. TEOREETILINE SISSEJUHATUS	4
1.1. Ülevaade loopealsetest ja nende sammalkattest	4
1.2. Loodude ja loosamblakoosluste klassifikatsioonid.....	6
1.3. Sammaltaimede elustrateegiad, pleuro- ja akrokarpsus	7
1.4. Levisepangast ja levimisest sammaldel	8
1.5. Interaktsioonid liigirühmade vahel	12
1.6. Liigifond, liigirühmade katvuste ja liigirikkuste vahelised seosed.....	13
1.7. Eesmärgid	15
2. MATERJAL JA METOODIKA.....	16
2.1. Uurimisala paiknemine ja lühiiseloostus.....	16
2.2. Välitööde metoodika	16
2.2.1. Levisepanga katse	16
2.2.2. Töötluste katse	17
2.3. Sammalde leviste idanemapanek ja kasvatamine	18
2.4. Levisepanga analüüside tegemine	19
2.5. Samblaliikide määramine.....	19
2.6. Liikide tunnused	20
2.7. Andmetöötluste metoodika.....	20
2.7.1. Levisepanga katse	20
2.7.2. Töötluste katse	20
3. TULEMUSED	23
3.1. Taimkatte kirjeldus	23
3.2. Levisepanga katse	23
3.2.1. Leviste tärkamine.....	23
3.2.2. Levisepanga liigiline koosseis	24
3.2.3. Agregeeritus.....	24
3.2.4. Liigilise koosseisu võrdlus maapealse sammalkatttega	25
3.2.5. Levisepanga ja maapealsete liikide võrdlus elustrateegiate ja gametangiumite paiknemise osakaalu alusel.....	26
3.3. Töötluste katse	26

3.3.1. Sammalde, soontaimede, samblike ja sagedasemate samblaliikide häiringujärgse taastumise ajalis-ruumiline dünaamika ning sammalde häiringujärgse liigirikkuse dünaamika	26
3.3.2. Sammalde liigilise koosseisu muutused töötalusruutudes	29
3.3.2.1. Kruusaruudud e. õhukaudse levi hindamise ruudud	29
3.3.2.2. Mullaruudud e. maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruudud	30
3.3.3. Sammalde, samblike, soontaimede ja sagedamate samblaliikide katvuste muutumise seosed ilmastikuparameetritega ning soontaimede maapealsete osade eemaldamise mõju krüptogaamide katvusele	32
ARUTELU	36
KOKKUVÕTE	47
SUMMARY	49
TÄNUSÕNAD	51
KASUTATUD KIRJANDUS	52
LISAD	

1. TEOREETILINE SISSEJUHATUS

1.1. Ülevaade loopealsetest ja nende sammalkattest

Loopealsed e. alvarid on Siluri- ja Ordoviitsiumi lubjakivi avamuslalal asuvad õhukese mullakihiga ja spetsiifiliste taimekooslustega niidud. Peale Läänemere suurte saarte - Ölandi, Gotlandi, Saaremaa, Muhu ja Hiiumaa leidub loodusid väikeste aladena ka Lõuna-Rootsi mandri osas Västergötlandis, Mandri-Eesti lääne- ja põhjaosas ning Venemaal Sankt-Peterburgi lähisel (Albertson 1950, Laasimer 1975, Krahulec *et al.* 1986, Rosén & Borgegård 1999, Znamenskiy *et al.* 2006). Eestis on loopealsed põhiliselt levinud Lääne-Eestis ja Läänesaartel, ka Põhja-Eestis, kuid neid leidub vähemal määral ka Lääne-Pärnumaal Koonga kandis ja Raplamaal Märjamaa ümbruses (Pärtel 2004). Loodudega sarnanevaid taimekoosluste tüüpe on kirjeldatud ka Põhja-Ameerikast Suure Järvistu piirkonnast sarnase aluspõhjaga ja muldadega aladelt (Belcher *et al.* 1992).

Loopealsed on meie pärandkooslused, nad on nii Eesti kultuuri kui loodusliku mitmekesisuse kandjad. Oluline roll on neil liigilise ja maastikulise mitmekesisuse kandja ja säilitajana. Loopealsetel on elupaiga leidnud mitmed haruldased taime- ja loomaliigid. Eesti Punase Raamatu liikidest kasvab seal veerandsada soontaimede liiki, veerandsada samblaliiki ja veerandsada samblikuliiki (Pärtel 2004). Samuti on loopealsetel esteetiline väärtus.

Loopealsed pärandkooslustena on tekkinud tänu inimese majandamisele ning ka säilimiseks vajavad nad inimese hoolt ja abi. Kõige rohkem ohustabki Eesti loopealseid inimtegevuse lakkamise tõttu metsa ja kadakasse kasvamine (Pärtel 2004). Hanila loopealse massiiv, kus paikneb ka meie uurimisala, on ajalooliselt olnud üsna suur (ca 700 ha, Pärtel *et al.* 1999b). Tänapäevaks on ala tunduvalt vähenenud (ca 200 ha) ja paljuskki just metsaga kinnikasvamise tõttu (1996 a. oli metsa all juba 70% alast). Samuti on viimasel aastakümnel Hanila loomassiivi pindala vähendanud meie uurimisala lähedal paiknev üha laienev paekarjäär.

Alvaritel on ainulaadsed ja omapäraseid taimekooslused, mis on pärvinud teadlaste tähelepanu juba mitmete aastakümnete jooksul. Rootsis on loopealseid uurinud teiste seas Albertson (1946, 1950) ja Petersson (1955, 1958, 1965). Viimastel aastakümnetel on ilmunud töid mitmetelt teadlastelt (Rosén 1982, van der Maarel 1988, Zamfir 1999, Rosén & Borgegård 1999). Eestis on lookooslused võrreldes teiste

kooslustega pälvinud võib-olla ehk kõige rohkemgi tähelepanu. Eelmise sajandi alguses on loodused detailsemalt uurinud G. Vilbaste (= Vilberg, 1927, 1953), loodude kohta on artikleid ilmunud ka T. Lippmaalt (1933, 1940) ja P. Thomsonilt (1923). Pealesõjajärgsetel aastatel on Eesti lookooslusi detailsemalt uurinud näiteks L. Laasimer (1965, 1973, 1975), E. Akkel (1967), M. Zobel (1987), M. Pärtel (Pärtel *et al.* 1999a, 1999b), A. Helm (2003) ja S. Boch & J. Dengler (2006).

Krüptogaame on loopealsete pika uurimisperioodi jooksul vähem käsitletud kui soontaimi. Koos soontaimedega on sammal- ja (või) samblikukatet kirjeldanud Ölandil Albertson (1946, 1950), Petersson (1965) ja Fröberg (1989), Gotlandil Petersson (1955, 1958) ja Ott *et al.* (1996, 1997). Eestis on läänesaarte loopealsete samblafloorat põhjalikumalt uurinud Kannukene (1987) ja Tobias (1997).

Eesti loopealsed on sarnaselt teiste Euroopa poollooduslike lubjarikaste rohumaadega soontaimede poolest liigirikkamad kui happelistel muldadel esinevad rohumaad, seda isegi sarnase taimkatte struktuuri ja kasutusrežiimi korral (Krall *et al.* 1980). Erandiks ei ole ka samblad, mille suhteliselt kõrgemat liikide arvu lubjarikastes kasvukohtades on märkinud mitmed autorid (Albertson 1946, 1950, Rosén 1982). Eesti avatud loopealsetel on leitud kasvamas 154 liiki sammaltaimi (Tobias 1997, Kannukene *et al.* 1997, Vellak *et al.* 2001, Vellak *et al.* 2006). Rootsis on Albertson (1946) leidnud aga ainuüksi Österplana alvaril 133 liiki sammaltaimi. Laasimer (1975), võrreldes Rootsi alvarite soontaimede liigilist koosseisu Eesti omaga, jõudis järeldusele, et Rootsis on suurem osatähtsus Kesk-Euroopa subatlantilistel, kontinentaalsete stepialade ning samuti subarktilistel liikidel. Kannukene (1987), võrreldes Eesti ja Gotlandi loopealsete sammalkatet, leiab, et Gotlandil on suurem osatähtsus arktoalpiinsetel ja submediterraaansetel-subatlantilistel samblaliikidel, Eesti loopealsetel leidub selliste flooraelementide liike aga vähe.

Suhteliselt vähearvuliselt on Eesti loodudel esindatud maksasamblad (12 liiki). Lehtsamblad on esindatud arvukalt, v.a. turbasamblad, mis loodudel puuduvad. Pärislehtsamalde seast on kõige liigirikkamaks seltsiks ulmiksamblalaadsed (39 liiki), millele järgnevad pisisamblalaadsed (31 liiki) ja pungsamblalaadsed (20 liiki) (Tobias 1997, Kannukene *et al.* 1997, Vellak *et al.* 2001, Vellak *et al.* 2006).

Levinumateks liikideks loodudel on *Ditrichum flexicaule* (lood-jõhvsammal), *Tortella tortuosa* (lood-keerdsammal), *Thuidium abietinum* (lood-ehmik), *Homalothecium lutescens* (harilik meelik), *Campylium chrysophyllum* (harilik kuldsammal), *Fissidens dubius* (harjastiivik), *Hypnum cupressiforme* (lääk-ulmik) ja

Dicranum scoparium (harilik kaksikhammas). Üsna sagedad on veel *Tortella inclinata* (madal keerdsammal), *T. fragilis* (habras keerdsammal), *Barbula convoluta* (kollakas barbula), *Encalypta streptocarpa* (paetanukas), *Distichum capillaceum* (läikiv lapiksammal) ja *Bryum caespiticiu*m (muru-pungsammal). Lookadastikes, peamiselt kadastike ümber on kõige tavalisem *Homalothecium lutescens*, millega seltsivad *Pleurozium schreberi* (harilik palusammal), *Rhytidiadelphus triquetrus* (metsakäharik), *Thuidium abietinum*, *T. philibertii* (niiduehmik), *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme* ning *Ctenidium molluscum* (kähar sulgsammal) (Kannukene 1987, 1990).

Eesti loopealsed on olulised mitmete kaitsealuste samblaliikide elupaigana. Tüüpilistest loopealsete samblaliikidest kuuluvad Eesti looduskaitsealuste liikide (Riigi Teataja 2004) teise kategooriasse *Porella cordaeana* (Korda porella), *Brachythecium turgidum* (turd-lühikupar), *Encalypta mutica* (könt-tanukas) ja *Tortella rigens* (jäik keerdsammal). Euroopa Liidu Loodusdirektiivi Lisa II samblaliikidest kasvavad Eesti loopealsetel *Encalypta mutica* ja *Tortella rigens* (Vilbaste 2005). Euroopa Sammalde Punasesse Raamatusse (ECCB 1995) kuuluvad *Encalypta mutica*, *Weissia squarrosa* (laiuv krässik) ja *Bryum warneum* (kallas-pungsammal). Eesti Punase Raamatu haruldaste sammalde nimestik (Lilleleht 1998) sisaldab 24 loodudelt leitud sammalt. Teise ehk ohualtide liikide kategooriasse kuulub üks liik, 20 liiki kuuluvad kolmandasse e. haruldaste liikide kategooriasse, üks liik kuulub neljandasse e. tähelepanu vajavate liikide kategooriasse ja kaks liiki viiendasse e. määratlemata liikide kategooriasse.

1.2. Loodude ja loosamblakoosluste klassifikatsioonid

Lähtudes mullastiku kujunemisest, niiskuse režiimist, pinnakihi murenemisastmest ja taimkattest on loodused rühmitatud mitmeti. Albertson (1950) eraldab loopealsetel kolme levinumat tüüpi: kuivadel, väga õhukese mullakihiga aladel (<5 cm) *Festucetum alvarens*e (karakterliik *Festuca ovina* - lamba-aruhein), kuivadel, sügavama mullakihiga (mõnikümmend cm) aladel *Avenetum alvarens*e (karakterliik *Avenula pratensis*, praeguse nimega *Helictotrichon pratense* - arukaerand) ja märgadel loopealsetel *Molinietum alvarens*e (karakterliik *Molinia caerulea* - sinihelmikas). Pärtel *et al.* 1999a kasutavad Eesti loopealsete klassifitseerimisel üldjoontes samu tüüpe, kuid jaotavad *Avenetum*-tüübi veel

omakorda rähaloo-, nõmmloo- ja klibuloo-alltüüpideks. Laasimeri (1965) jaotatud loodude taimekooslused kattuvad enam-vähem eelpool nimetatud tüüpidega. *Thymus serpyllum* - *Galium verum* - *Ditrichum flexicaule* assotsiatsioon *Festucetum*-tüübiga, *Filipendula vulgaris* - *Trifolium montanum* assotsiatsioon *Avenetum*-tüübiga ja *Potentilla fruticosa* - *Carex flacca* assotsiatsioon *Molinietum*-tüübiga. Kusjuures koos põõsasmaranaga leidub viimast kooslust vaid Põhja-Eestis.

Loopealsete samblasünuuse on rühmitanud mitmed teadlased, nagu näiteks Lippmaa (1933, 1940), Trass (1949) ja Albertson (1946, 1950). Tobias (1997) on leidnud, et sammalkatte liigilise koosseisu varieerumine Eesti loopealsetel on kõige tugevamalt seotud valgus- ja niiskustingimuste muutumisega ning põõsarinde olemasolu ja inimõjuga. Magistritöö põhjal valminud artiklis (Tobias & Kannukene 1997) eristab ta loopealsetel kahte põhilist samblakooslust. Avatud, õhukese mullakihi ja hõreda rohurindega aladel esineb *Ditrichum flexicaule* kooslus ja rohkem põõsaste vahel, kus rohurinne on tihedam ning mullakiht tusedam, esineb *Dicranum scoparium* kooslus. Tobias (1997) eristas kuut loopealsete samblasünuuse. Tema töö põhjal on sünuusid võimalik jagada üldjoontes kahte rühma: avatumaid ja kuivemaid kasvukohti eelistavad nimiliikide järgi märgituna *Ditrichum flexicaule*, *Hypnum cupressiforme* ja *Thuidium abietinum* sünuusid ning varjukamaid ja niiskemaid kasvukohti eelistavad *Ctenidium molluscum*, *Fissidens dubius* ja *Hylocomium splendens* (harilik laanik) sünuusid.

1.3. Sammaltaimede elustrateegiad, pleuro- ja akrokarpus

Kaitsmaks ja uurimaks samblaid, on kasulik teada ka nende elustrateegiaid. Elustrateegiarühma määratlemiseks on vaja andmeid leviste suuruse ja valmimisaja ning maapealse gametofüüdi eluea kohta. During (1979, 2000) on kohandanud teadlaste MacArthur ja Wilson (1967) poolt välja pakutud r- ja K-strateegia sammaldele, jagades nad kuude põhirühma (Tabel 1). Sammalde puhul võib enamasti täheldada negatiivset seost maapealse gametofüüdi eluea ja paljunemiskulutuste vahel, kuid täpsete mehhanismide teadasaamiseks oleks vaja teha põhjalikumaid uuringuid (During 2000). Osaliselt iseloomustab sammalde elustrateegiat ka nende kuparde paiknemine ja eluvormid. Pleurokarpsed e. külgekupralised samblad on enamasti roomava, tõusva või püstise, mitmeti haruneva varrega samblad, kelle generatiivsed organid ja hiljem eoskumar arenevad varre lühikestel külgharudel.

Tavaliselt kasvavad nad polstri või vaibana. Akrokarpsetel e. tippkupralistel sammaldel areneb eoskupaar varre või peaoksa tipus. Varred on enamasti püstised, lihtsad või väheharunenud. Sellised samblad kasvavad muruna, padjanditena või üksikult (Ingerpuu *et al.* 1998).

Tabel 1. Elustrateegiate süsteem (During 2000 järgi. Nendel mõistetel, mis pole laensõnad, on sulgudes inglise keelne vaste).

Potentsiaalne eluiga	Eosed		Kulutused paljunemisele (<i>reproductive effort</i>)
	Arvukalt, väiksed (< 20 µm)	Vähe, suured (> 20 µm)	
< 1 aasta	Fugitiiv	Aastane süstikliik (<i>annual shuttle</i>)	Kõrged
Mõni aasta	Kolonist Efemeerne kolonist Tõeline kolonist Pioneerkolonist	Lühiealine süstikliik (<i>short-lived shuttle</i>) Pikaealine süstikliik (<i>long-lived shuttle</i>)	Keskmiised
Palju aastaid	Pikaealine püsik (<i>perennial stayers</i>) Konkureeriv püsik Stressitaluv püsik	Dominant	Madalad

1.4. Levisepangast ja levimisest sammaldel

Sammalde levisepanga uurimise alguseks peetakse Furness ja Hall'i poolt 1981. aastal kirjutatud artiklit "*An explanation of the intermittent occurrence of Physcomitrium sphaericum (Hedw.) Brid.*" (During 2001), kus esmakordselt tõestati, et nimetatud liigil on kujunenud pikaajaline e. püsiv eosepank.

Sammalde levisepanga uuringuid on tehtud palju vähem kui soontaimede seemnepanga uuringuid. Viimasel aastakümnel on aga hakatud aina rohkem tähelepanu pöörama ka sammalde levisepanga uuringutele (Jonsson 1993, Bisang 1995, During 2001, Ordóñez *et al.* 2003). Eestis on levisepanga uuringuid tehtud Saaremaa loopealsetel (Pesur 2002) ning Käsmu, Saaremaa ja Matsalu rannaniitudel (Laane 2004, 2006).

Levis e. diaspoor on taimede ja seente levimisalge, taimeosa (eos, seeme, vili, vilikond, sigipung), mille abil organism levib (Masing 1992). Levisepanga moodustavad mullas leiduvad levised. Sammaldel on nendeks eosed ja vegetatiivse paljunemise organid. Vegetatiivse paljunemise vahenditeks on sammaldel ühe- või

hulkkraksed erineva värvuse ja kujuga sigikehad, mis arenevad varrel, lehtedel, risoididel, eelniidil või erilistes mahutites, aga ka sigioksakesed või -lehekesed (Ingerpuu *et al.* 1998). Samuti võivad samblad kasvama hakata gametofüüdi fragmentidest (Duckett & Ligrone 1992). Peale sammalde esineb levisepank veel soontaimedel, sõnajalgadel, dinoflagellaatidel ja kopepoodidel (During 2001). Leviseid liigitatakse levimisviiside järgi: tuul-, vesi- ja loomlevised (Masing 1992). Sammaldel esineb peamiselt tuul- ja vesilevi (Ingerpuu *et al.* 1998). Väiksed eosed, mida toodetakse enamasti ohtralt, levivad pikki distantse tuulega (Miles & Longton 1992). Mogensen (1981) annab keskmiseks tuulega levivate eoste läbimõõduks 10-25 µm. Putukate poolt levitatavad eosed on reeglina suuremad. Osad kahekojalised samblad moodustavad väga harva eoskupraid (Miles & Longton 1992) ja neile on vegetatiivsete osakestega levimine oluline või lausa ainuvõimalik viis. Näiteks lagedatel ja tuulistel aladel nagu Arktika ja Antarktika võivad vegetatiivsed osakesed levida väga pikki vahemaid (Longton 1982, Lewis Smith 1999). Enamasti läbivad vegetatiivsed osised aga tuulega palju väiksemaid distantse kui eosed ning nad on reeglina suuremad ja raskemad (Kimmerer 1991). Loomlevi ehk zoohooria puhul on levitajateks loomad (imetajad, linnud, putukad, kahepaiksed). Sammaldel on loomlevi vähe uuritud, kuid on teada, et loomade abil võivad levida sammalde lehe ja varre murdunud osakesed. Arvatakse, et loomlevi on sammalde puhul tugevasti alahinnatud (Heinken *et al.* 2001). Loomlevi on eriti oluline levimisel isoleeritud elupaikadest, kus tuullevi on minimaalne (Heinken *et al.* 2001). Samas on enamik liikidest, mis levivad loomade abil, võimelised levima ka tuulega. Kleepuvate eostega liikidel on loomlevi aga obligatoorne. Sellised eosed esinevad põisikulistel ja helgikul, kuid üldiselt on kleepuvate eostega liike vähe teada (Ignatov & Ignatova 2001). Imetajatega levimine sõltub looma karvkatte omadustest ja käitumistavadeest. Vegetatiivsed levised võivad sõltuvalt looma käitumisviisist levida päevas kuni 5 km (Heinken *et al.* 2001). Väga väikesed (< 1 mm) varre või lehe tükikesed võivad soodsasse elupaika sattudes minna kasvama ja areneda eluvõimelisteks isenditeks (Lewis Smith 1999). Samuti ei maksa alahinnata lindude rolli sammalde levitamisel. Linnud korjavad sageli sammalt oma pesa voorderdamiseks, sammalt võib pudeneda maha ka lennul pesa juurde (Breil & Moyle 1976). Ka samblaliikide mullas säilimisel on väga olulised mottesugulise paljunemise osakesed, sealhulgas vegetatiivsed sigikehad (Newton & Mishler 1994, Laaka-Lindberg *et al.* 2003). Labotatoorsed uuringud on näidanud, et mullast tärkab

enamus samblaliike mittesugulise paljunemise osakestest, milleks võivad olla näiteks risoidmugulad ja gametofüüdi fragmendid (During *et al.* 1987, Bisang 1995).

Sammaldel on ülekaalus pikaealine e. püsiv levisepank (levised püsivad mullas üle aasta, tihti viis või enam aastat) (During & ter Horst 1983, During *et al.* 1987). Liikide jaotumine mullas ja maa peal pole ühtlane. Need liigid, mis domineerivad maapinnal, ei oma tihti leviseid substraadis. Samas on mullas ohtralt leviseid omavad liigid maapinnal harvad või lausa haruldased (During 2001). Maapealses sammalkattes domineerivad püsikud (enamasti maksasamblad ja külgkupalised), mullas levistena aga lühiealised liigid, milleks on valdavalt tippkupalised samblad (During & ter Horst 1983, During *et al.* 1987). Viimased hakkavad tihtipeale idanema alles peale mõõdukat häirimist, mis võib olla põhjustatud loomade tegevusest, põuast, külmast, väiksest pinnase-erosioonist jms, võimaldades mullas olevatel levistel valguse kätte tulla (During 1995).

Sammaldel on erinevate leviste tootmine põhiliselt seotud nende elustrateegiaga. Külgkupaliste pikaealise gametofüüdiga sammalde leviste vähene esinemine mullas võib olla tingitud sellest, et neil seksuaalne ja vegetatiivne paljunemine praktiliselt puudub ning nad levivad peamiselt vaid klonaalse kasvu teel. Samuti ei säili püsikute varreosakesed mullas kuigi kaua elusatena. Selliste samblaliikide elustrategia on ühe koha peal vastu pidada ja vaikselt edasi tungida. See eeldab loomulikult neile sobivate keskkonnatingimuste pikemaajalist püsimist. Samas üheaastaste ja efemeersete liikide populatsiooni säilimine sõltub tugevamalt leviste, eriti eoste tootmise määrast (Longton & Schuster 1983). Nende, enamasti tippkupaliste liikide levised (tihti risoidmugulad) võivad mullas püsida pikka aega (van Tooren *et al.* 1990), mis viitab leviste soikeoleku tähtsusele nende liikide elustrategias. Sellised liigid asustavad põhiliselt lühiajalisi kasvupaiku.

Sesoonsed muutused on sammalde levisepangas üldiselt väikesed, sest leviste hulk mullas ei varieeru aasta-ajati oluliselt (During & ter Horst 1983, During *et al.* 1987). Samas on leitud, et perioodiliselt ebasobivate keskkonnatingimustega alade samblaliikidel võivad sesoonsed muutused levisepangas olla üsnagi olulised (Hock *et al.* 2004).

Sammalde levisepanga kohta kehtivad enamasti needsamad üldistused, mis soontaimede seemnepanga kohta, kuid täpsemal uurimisel on selgunud, et mõned seaduspärasused on sammaldel siiski teisiti (During 2001). Näiteks erinevalt soontaimede seemnetest, on püsiva eosepangaga sammaldel enamasti suuremad eosed

ja lühiealise eosepangaga sammaldel väiksemad (During 1986, Jonsson 1993). Sammaldel on mullas palju mittesugulise paljunemise osakesi, soontaimedest on vaid mõnel klonaalsel liigil mullas eluvõimelisi risoomitükikesi (During 2001).

Taimede seemnepank on tagatiseks ebasoodsate ja muutlike keskkonnatingimuste vastu. Juba palju aastaid tagasi näidati, et genotüübid, mille kõik seemned ei idane kohe, riskivad väljasuremisega vähem (Cohen 1966 tsit. During 2001). Seemned idanevad sellisel juhul alles sobivate võimaluste saabudes. Hiljem on tõestatud, et seemnete idanemine sõltub mitmete erinevate tingimuste ja ressursside kompleksist ja seda protsessi ei saa üheselt seletada (Evans & Cabin 1995). Millised on aga sammalde eoste idanemist põhjustavad mehhanismid, pole siiani täpsemalt teada (During 2001, Laaka-Lindberg & Heino 2001).

Nii soontaimede kui sammalde eosed ei ole mullas alati kaitstud kõikide ohtude eest. Nad võivad langeda näiteks seente ja loomade rünnaku ohvriks (During 1995, Price & Joyner 1997, Leishman *et al.* 2000). See võib vähendada ka suurema aja levisepangas veetva ning arenemiseks erilisi keskkonnatingimusi vajavate liikide arvukust.

Sammalde levisepanga uurimine aitab tõsta teadmist üleüldisest liigilisest mitmekesisusest, sest paljud liigid on oma väga lühikese (maapealse) elutsükliga lihtsalt avastamata. Seda näitab ilmekalt katse (Zander & During 1999), kus teadlased kogusid ühest Aafrika savannist mullaproove ja panid oma kodumaal “kasvama”. Mullast tärkas mitmeid liike, mida ei esinenud savanni sammalkattes. Osa liike olid sellised, mida polnud varem sellest Aafrika osast leitud ja üks oli uus teadusele. Avastatud uus liik on väga omapärase elutsükliga. Peale selle, et sammal on väga lühikese maapealse elueaga, ei avane tema kupar eoste valmides, vaid kukub kinnisena samasse maha. Kuigi eosed säilivad mullas levisepanga koosseisus pikka aega, on levimine väga piiratud.

Sammaldel on rikas ja mitmekesine levisepank leitud Arktikas, Antarktikas ja parasvöötme kasvukohtades (During 1997). Paljude talve-üheaastaste levisepank näibki koosnevat vaid eostest.

Samblad on kiired reageerijad keskkonna muutustele ning neid on hakatud kaasama kahjustatud ja ohustatud alade seisundi hindamisel (Rocheford 2000). Ka levisepangaga seotud uurimused on mitmes suunas kiirelt arenenud. Levisepanga olulisus on suuresti tõusnud looduskaitstes, elustrateegiate analüüsil ja

populatsioonigeneetikas. Samas on sammalde levisepanga kohta veel liiga vähe andmeid, et neid teadmisi globaalselt rakendada (During 2001).

1.5. Interaktsioonid liigirühmade vahel

Sammaldel on tähtis roll lubjarikaste rohumaaade kooslustes. Sammalde katvus ja biomass võib mõnel alal olla märkimisväärne. Näiteks Hollandi rohumaaadel oli sammalde biomass rohkem kui 20 % soontaimede biomassist (van Tooren *et al.* 1988). Erinevate liigirühmade vahel on loopealsetel välja kujunenud keerulised suhted. On leitud, et samblad võivad takistada mitmete soontaimeliikide idanemist ja noorte idandite arengut (Zamfir 2000, Otsus & Zobel 2004). See puudutab liike, mis levivad peamiselt seemnetega. Teisest küljest võivad samblad ka soodustada mõnede liikide idanemist ja noorte võsude arengut (Hein 1966, van Tooren *et al.* 1985, Ryser 1993).

On leitud, et lubjarikastel rohumaaadel on nii soontaimede kui ka sammalde katvuste väikeseskaalaline dünaamika märkimisväärne (van Tooren *et al.* 1988, During & Lloret 1996, Otsus & Zobel 2002) ja võib olla mõjutatud ilmastikutingimustest (Morecroft *et al.* 2004, Bates *et al.* 2005). Muutused võivad osutada ka taimedevahelisele konkurentsile. Ehkki soontaimi on peetud enamasti paremateks konkurentideks kui krüptogaame, näitavad mõned uurimused, et vähemalt turbasamblad võivad mõnikord soontaimed konkurentsist välja tõrjuda (Malmer *et al.* 2003, Limpens *et al.* 2004). Ka uurimused loopealsetel viitavad krüptogaamide võimalikule konkurentsivõimele soontaimede suhtes. Näiteks Rootsi alvaril oli sammalde ja samblike eemaldamisel positiivne efekt soontaimede katvusele ja liigilisele mitmekesisusele (Zamfir 1999). Samuti mõjus sammalde eemaldamine positiivselt mõnede soontaimeliikidele Tšehhi mäginiidul (Herben & Wagnerová 2004). Erinevate liigirühmade vahel on leitud ka üksteise kasvu soodustamist. Mõned niidu soontaimede liigid soodustavad sammalde kasvu, tekitades sammaldele paremaid mikrokliimaatilisi tingimusi (varjutavad ja hoiavad niiskust) (Ingerpuu *et al.* 2005). Sammalde katvus võib soodustada soontaimede kasvu, hoides mulla niiskust ja samuti vabastades mulda toitaineid oma surnud osade kõdunemisega (van Tooren *et al.* 1988, Longton 1992).

Sammalde ja samblike omavahelisi seoseid on uuritud väga harva. Leitud on üksteise vältimist (Oksanen 1984), liigirikkuste negatiivset seost (Økland & Eilertsen

1993), liigirikkuste ja katvuste positiivset seost (Löbel *et al.* 2006) ja konkurents (Ipatov & Tarkhova 1983, Frahm 2003). Varasemad uurimused on läbi viidud põhiliselt metsades. Konkurents on täheldatud lamapuidul (Middelborg & Mattson 1987, Holien 1996). Frahm (2003) leidis, et puutüvedel kasvavad samblad on edukamad konkurendid lühikeste põuaperioodidega elupaikades, samblikud aga pikkade põuaperioodidega elupaikades. Karjala boreaalsetes männimetsades oli *Pleurozium schreberi* konkurents edukam kui *Cladina arbuscula* (mets-põdrasamblik) (Ipatov & Tarkhova 1983). Vastupidiselt eelmisele uurimusele, olid aga New Jersey lähedases männimetsas kasvavad samblikud edukamad konkurendid kui samblaliigid (Sedia & Ehrenfeld 2003).

Suhted samblarinde enda sees erinevate samblaliikide vahel võivad samuti olla nii konkureerivad kui üksteist soodustavad (Rydin 1997, Zamfir & Goldberg 2000). Konkurents võidavad enamasti need liigid, mis jõuavad esimesena vaba pinna hõivata.

Interaktsioonid erinevate liigirühmade vahel niidukooslustes ei pruugi olla püsivad. Võimalik, et need teisenevad pidevalt muutuvate abiootiliste tingimuste tõttu, milleks võivad olla mitmesugused häiringud, majandamis- või ilmastikurežiimi muutused. Näiteks ilmastikutingimused on enamasti väga muutlikud, kuid nende mõju biootilistele interaktsioonidele on väga harva uuritud. On näidatud mõningate soontaimede konkurentsivõime muutumist välitingimustes läbi viidud soojenduskatse mõjul (Dunnett & Grime 1999). Bertness ja Ewanchuk (2002) leidsid, et interaktsioonid mereäärse soolaksoo taimede vahel võivad muutuda ilmastikuoludest sõltuvalt. Itaalias Alpi soos põhjustas sademete hulga kasv mõnede turbasamblaliikide kasvu kiirenemist võrreldes teiste liikidega (Bragazza 2006). Liikide *Sphagnum fallax* (hõre turbasammal) ja *Sphagnum magellanicum* (lillakas turbasammal) katvus suurenes palju rohkem kui liigi *Sph. capillifolium* (teravalehine turbasammal) katvus, kusjuures liigi *Polytrichum strictum* (raba-karusammal) katvus vähenes kõige tugevamalt kohtades, kus liigi *Sph. magellanicum* katvus suurenes.

1.6. Liigifond, liigirühmade katvuste ja liigirikkuste vahelised seosed

Looduslike elupaikade vähenemine ja kadumine ning liigirikkuse kaitse vajadused on suurendanud viimastel aastatel teadlaste jõupingutusi, selgitamaks välja liigirikkuse põhjuseid ja liigirikkuse käitumist erinevates skaalades. Samblad on

väikesed ja tihtipeale rasked määrata ning seetõttu piirduakse enamasti taimekoosluste uurimisel vaid soontaimede analüüsiga. Eestis on loopealsete soontaimede liigirikkust uuritud mitmetes töödes (Pärtel & Zobel 1995, 1999, Zobel *et al.* 1996, Pärtel *et al.* 1998, Helm *et al.* 2006). Avakoosluste hulgas on lubjarikkad niidud soontaimede poolest ühed liigirikkamad (van der Maarel 1988, Zobel 1990). Sammalde liigirikkust on Eestis neis kooslustes suhteliselt vähe uuritud, kuid selgunud on, et ka sammalde floora on loopealsetel liigirikas (Kannukene 1984, 1987, 1990). Ka Ölandi (Rootsi) loopealsete (Löbel *et al.* 2006) ja Hollandi lubjarikaste niitude samblafloora on väga liigirikas (During & Willems 1984, During 1990). Liigirikkus on seotud liigifondi mõistega. Koosluse regionaalse liigifondi moodustavad kõik liigid, mis on võimelised antud kooslusesse jõudma ja sealsete tingimuste järgi elama (Pärtel *et al.* 1996, Zobel 1997). Selline liigifond kujuneb pika aja jooksul ning selle kujunemist on mõjutanud liigiteke, migratsioon ja uuritava ala ajalugu (Zobel 1992, 1997, Pärtel & Zobel 1999, Helm *et al.* 2006). Regionaalse liigifondi suurus mõjutab uuritavas koosluses hetkel esinevate liikide hulka e. koosluse (tegelikku) liigifondi (Pärtel *et al.* 1996), millest omakorda sõltub väikeseskaalaline liigirikkus (alfa-diversiteet) – suure koosluse liigifondi korral on prooviruudu liigirikkus kõrge ning väikese liigifondi puhul madal (Pärtel *et al.* 1996). Soontaimedel määravad liigifondi suuruse loopealsetel tuumik- ehk südamikliigid (Helm 2001, Pärtel *et al.* 2001). Sammaldel määravad liigifondi suuruse aga satelliitliigid (Pesur 2002). Loopealsetel ja puisniitudel mõjutab koosluse liigifondi teket (nii soon- kui sammaltaimedel) ka sealne keskkonnatingimuste mosaiiksus – väikesele pindalaühikule on koondunud palju erinevate valgus-, mulla- ja niiskustingimustega alasid (Ott *et al.* 1996, Kukk & Kull 1997). Loopealsete fragmenteeritus tingib ka selle, et paljud liigid, tihti just loopealsetele ebatüüpilised liigid, saavad levida kooslusesse ligidalolevatest teistest kasvukohtadest (teeääred, metsad) (Helm 2003). Sammaldel on teada suur liigirikkus ka põlismetsades, kus mitmete liikidele on täiendavaks kasvusubstraadiks mahalangenud vanad puud ning põlispuude tüved (Söderström 1988, Vellak & Paal 1999).

Pärtel *et al.* (1996) defineerisid ka lokaalse ehk kohaliku liigifondi. Selle moodustab kogumik liike, mis asuvad uuritava koosluse lähikonnas ja on võimelised sinna levima küllalt lühikese aja vältel (mõni aasta). Kuna loopealsetel on soontaimede seemnepanga osa koosluse uuenemisel väike (Bakker *et al.* 1996,

Kalamees & Zobel 1997), on oluline kaitsta veel säilinud suure liigirikkusega alasid kui olulisi liikide levimise allikaid.

Beeta-diversiteet näitab liigilise koosseisu varieerumist ühe koosluse piires (Pärtel *et al.* 2001). Loopealsetel määravad beeta-diversiteedi soontaimedel suures osas satelliitliigid, sammaldel pole vastavaid uuringuid tehtud.

Soon- ja sammaltaimede liigirikkuste ning katvuste seoseid on kogu maailmas vähe uuritud (Zamfir 1999, Virtanen *et al.* 2000, Bergamini *et al.* 2001, Ingerpuu *et al.* 2001). Eesti mitmete metsatüüpide uurimuse tulemusel selgus, et suureskaalaline liigirikkus sammalde ja soontaimede vahel seostus enamasti positiivselt (Ingerpuu *et al.* 2001). Rootsi loopealsetel on leitud, et väikeses skaalas on sammalde ja soontaimede katvused oluliselt negatiivselt seotud (Zamfir *et al.* 1999). Ka briti rohumaaude uurimus näitas, et sammalde biomass oli negatiivselt seotud soontaimede biomassi ja liigirikkusega (Virtanen *et al.* 2000). Šveitsi lubjarikastes mägisoodes tehtud uurimuses esines aga unimodaalne seos sammalde biomassi ja soontaimede lehepinnaindeksi vahel (Bergamini *et al.* 2001). Sarnane seos ilmnes Saaremaa ja Muhu loopealsete sammalde katvuse ja soontaimede katvuse vahel (Pesur 2002).

1.7. Eesmärgid

Käesoleva töö eesmärkideks on: 1) teha kindlaks Hanila-Sillukse loopealse sammalkatte ja sammalde levisepanga liigiline koosseis; 2) analüüsida levisepanga liigirikkuse seoseid maapealse sammalde liigirikkuse ja katvusega; 3) jälgida sammalde katvuse ja liigirikkuse häiringujärgset kujunemist ning selgitada välja sammalde levisepanga ja õhukaudse levi osatähtsus selles; 4) uurida ilmastikuparameetrite mõju sammalde, samblike ja soontaimede katvuste muutumisele ning 5) selgitada soontaimede maapealsete osade eemaldamise mõju krüptogaamide katvustele.

Nomenklatuur: sammaldele (Ingerpuu *et al.* 1998); soontaimedele (Kukk 1999); samblikele (Trass & Randlane 1994).

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.1. Uurimisala paiknemine ja lühiiseloostus

Uurimisala asub Lääne-Eestis Virtsu lähedal Hanila-Sillukse loopealsel, umbes 2 km kaugusel rannikust. Suur Hanila loomassiiv on puudega kinnikasvamise tõttu jagunenud väiksemateks laikudeks. Uuritava loopealse suurus on ca 0,5 ha. Ala koordinaadid on 58° 37' N, 23° 33' E (asukoht näidatud kaardil Lisas 1).

Hanila loopealse aluspõhja moodustab lubjakivi, mille peal on õhuke, ca 10-12 cm paksune mullakiht (Reintam 1995). Muld on aluseline, pH on ligikaudu 7 (Kalamees 1995).

Uuritav loopealne kuulub kuivade, tusedama mullakihiga (5 kuni 20 cm) loopealsete tüüpi (*Avenetum alvarens*) (Pärtel *et al.* 1999a järgi). Loopealset on varasemal ajal karjamaana kasutatud, kuid tänapäeval karjatatakse väga harva ja seetõttu on ala äärtest üha rohkem kadaka (*Juniperus communis*) ja männiga (*Pinus sylvestris*) kinni kasvamas (Otsus & Zobel 2004). Uuritaval alal on taimestik üsna homogeenne.

Mere läheduse tõttu on kliima suhteliselt pehme. Keskmine õhutemperatuur lähima ilmajaama (Virtsu, kaugus uurimisalast 7 km) andmetel ajavahemikus 1999-2005 oli juulis 18,9°C ja jaanuaris -2,3°C. Aastate keskmine õhutemperatuur oli 6,8°C, suhteline õhuniiskus 82%, keskmine sademete hulk 600 mm ja sademetega päevade arv (sademeid $\geq 0,1$ mm) 154.

2.2. Välitööde metoodika

2.2.1. Levisepanga katse

Levisepanga proovid kogusin 2001. ja 2002. aasta sügisel. 2001. aastal võtsin mullaproovid juhuslikult paigutatud viiest väikesest (10 x 10 cm) ruudust - eemaldasid mulla pindmise kihi ligikaudu 1-2 cm sügavuseni kogu ruudu ulatuses. 2002. aasta sügisel võtsin levisepanga proovid kahekümnest juhuslikult märgitud väikesest (10 x 10 cm) ruudust milles eelnevalt märkisin soontaimede, sammalde ja samblike üldkatvuse, samblaliikide arvu, kõigi samblaliikide katvused ja palja mullapinna osakaalu protsentides. 2003. aasta suvel märkisin neid kahtekümnet

väikest katseruutu ümbritsevatel aladel (20 x 20 cm ja 1 x 1 m suurustes ruutudes) üles samad andmed.

Võetud mullaproovidel lasin kinnises paberkotis toatemperatuuril kuivada ning enne proovide idanemapanekut sõelusin mullad läbi.

2.2.2. Töötluste katse

Töötluste katse viidi läbi aastatel 2001-2006. 2001. aasta maikuus paigutasime juhusliku valiku põhimõttel maapinnale kaheksakümmend 10 x 10 cm suurust katseruutu (neist 20 kontrollruutu ja 60 töötlusruutu kolme erineva töötlusega, igaüks 20 korduses). Töötluskatsed olid järgmised:

- 1) Töötluskatse loopealse sammalkatte taastumise ajalis-ruumilise dünaamika uurimiseks levisepanga ja õhukaudse levimise kaasabil (nn. mulla- e. maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruudud). Selle töötluse ruutudel püüdsime matkida nõ. klassikalist häiringut, kus kariloomad vigastavad niidukamarat ning uurida, kui kiiresti ja mil määral sammalkate taastub. Kuigi suurema tähelepanu all olid samblad, vaatlesime selles töötluskatses ka soontaimede ja samblike üldkatvuse muutumist. Katse alustuseks eemaldasime peale taimkatte analüüside tegemist (see oli vajalik eelseisu fikseerimiseks) ruutudelt kogu maapealse vegetatsiooni.
- 2) Loopealse sammalde õhukaudse levi osakaalu hindamise töötluse katses (nn. kruusaruudud) kasutasime kruusaga täidetud katseruute. Kruus oli pärit ühe Põlvamaa karjääri sügavast kruusakihist (et vältida leviste esinemist). Kruusa panime 10 x 10 cm läbimõõduga ca 10 cm sügavustesse plastikpottidesse ja potid kaevasime maasse maapinna kõrguseni.
- 3) Soontaimede eemaldamise mõju hindamiseks sammalde ja samblike katvusele tegime nn. soontaimede lõikamise töötluse. Selleks lõikasime kord aastas (kesksuvel) ära kõik soontaimede maapealsed osad.

Igal sügisel märkisime kõigis kontroll- ja töötlusruutudes sammalde ja samblike üldkatvuse, samblaliikide arvu ja kõigi samblaliikide katvused. 2001. - 2003. a. tegin soontaimede katvuste analüüsid kõigis ruutudes juulis, soontaimede peamise kasvuperioodi keskel. Peale analüüside tegemist lõikasin soontaimede maapealsed osad maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruutudes selleks, et need ei

takistaks samblaleviste tärkamist ja kasvu. 2004. –2006 a. soontaimi ei lõigatud ja nende katvus märgiti kõikides ruutudes sügisel koos teiste andmetega.

Domineerivate liigirühmade - soontaimede ja sammalde keskmise maapealse biomassi määrasin soontaimede lõikamise katse uurimisperioodi lõpus 2005 a. Biomassi proovid kogusin viieteistkümnelt 10 x 10 cm suuruselt juhuslikult valitud katseruudult töötlsruutude lähedalt. Biomassi proove kuivatasin enne kaalumist 48 h 70°C juures.

Kontrollruutude ja soontaimede lõikamise katse vaheliste erinevuste hindamiseks kogusime andmeid viiel aastal (2001-2005). Mulla-, kruusa- ja kontrollruutude vaheliste erinevuste analüüsimiseks kogusime andmeid kuuel aastal (2001-2006).

2.3. Sammalde leviste idanemapanek ja kasvatamine

Samblaleviste idandamisel kasutasin sama metoodikat nagu oma lõputöös (Pesur 2002). Kasutatav metoodika baseerub peamiselt järgnevatel artiklidel: During *et al.* 1983, During *et al.* 1987, Bisang 1995, During 1997.

Esimesed levisepanga proovid panin idanema 2001. aasta sügisel. Teised proovid panin idanema jaanuaris 2003. Mõlemal korral kasutasin idandamiseks Petri tasse, iga katseruudult võetud proov oli kahes korduses. Mõlemasse tassi läks kaks lusikatäit mulda. Mõõtmisel kasutatud lusika maht oli 14 ml. Seega sai igasse tassi 28 cm³ mulda (proovi kohta kokku tuli 56 cm³ mulda pindalale ca 128 cm²). Kahe leviste idandamisperioodi peale tuli kokku 50 tassi 25-st katseruudust (10 x 10 cm). Mulda niisutasime vastavalt vajadusele destilleeritud veega ning jälgisime, et muld oleks pidevalt niiske.

Sammalde kasvatamisel on tõrjevahendite kasutamine küllalt problemaatiline, sest koos vetikate ja seentega võivad kaduda ka samblad. Hallitusseente tõrjena kasutasin kaaliumpermanganaadi (KMnO₄) vesilahust (Meensalu 1992), mille pihustamisel ei täheldanud negatiivset mõju sammaldele.

Mullaproove hoidsin BÖI laboris (Lai 36). Kuna katse valgustusrežiim oli labori tehniliste tingimuste tõttu kohati muutlik, siis polnud võimalik tagada ööpäeva täpset vaheldumist (siiski oli 2003. aastal režiim enamasti 12/12). Fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (PAR) hulk oli 2001.-2002. aasta katseperioodil keskmiselt 9 µmol/m²s (varieerudes vahemikus 6-10 µmol/m²s). Teise katseperioodi (2003 a.)

alguses oli PAR keskmiselt 56 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Alates märtsikuust paigaldati laborisse uued lambid ja sellest alates oli PAR'i keskmine väärtus ligikaudu 170 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Valgust mõõdeti kvantmeetriga EMS7. Õhutemperatuur varieerus katse kestel vahemikus 10 - 31°C (sõltuvalt lampide töösoleku ajast).

2.4. Levisepanga analüüside tegemine

Teadsaamiseks, mis liigid on esimesed tärkajad ja vaatlemaks, kui kiiresti ja kuidas levised tärkavad, panin levisepanga analüüside tegemisel kirja sammalde ja soontaimede tärkamise võimalikult täpsed ajad ning sammalde puhul hindasin katseaja jooksul võsude ohtruse tassis suhtelises skaalas ("+" - alla 30 võsu; "++" - 30-70; "+++" - 70-100; "++++" - üle saja võsu (kuna tärganud isendid olid väga väikesed, siis nende täpsest loetlemisest loobusin).

Levisepanga põhjalikud analüüsid tegin mõlemal juhul ca kuus kuud peale leviste idanema panekut. See aeg peaks olema piisav liikide tärkamiseks ja arenguks (During *et al.* 1987, Bisang 1995, Jonsson 1993). Siiski jätsin samblad Petri tassidesse edasi kasvama lootuses, et kasvavad ka eoskuprad. Viimased vaatlused tegin ca 1 aasta peale sammalde idanema panekut.

Petri tassides määrasin samblaliikide arvu, liikide arvukuse ja agregeerituse. **Agregeeritus** iseloomustab liigi isendite paiknemist tassides, vastavalt: 1 - antud liigi isendid paiknevad ühtlaselt kogu tassi ulatuses; 2 - isendite puhul on täheldatav mõningane korrapära paiknemisel; 3 - isendid paiknevad tassides rangelt gruppides. Liikide suure arvukuse puhul ma täpset võsude arvu ei märkinud, vaid lugesin teatud suurusega ala peal võsude arvu ning selle järgi arvutasin visuaalselt antud liigi arvukuse tassis. Selleks, et arvukust statistiliselt töödelda, jaotasime liikide arvukuse hiljem gruppidesse vastavalt: 1: 1-5 võsu; 2: 6-10 võsu; 3: 11-50; 4: 51-100; 5: 101-200; 6: 201-300; 7: 301-500; 8: 501-700; 9: üle 700 (Lisa 2).

2.5. Samblaliikide määramine

Sambla liikide ja perekondade eristamiseks Petri tassides kasutasime luupi ja binokulaari (enamasti 16x suurendusel). Taimede täpsemaks määramiseks kasutasime mikroskoopi.

Raskusi esines mõnede väga noorte võsude määramisel, kuna neil polnud määramiseks vajalikud tunnused veel välja kujunenud. Ka toimub mitmetes sammalde perekondades liikide määramine ainult eoskupaarde põhjal, mida meie idandamiskatses aga ei moodustunud. Kõigi selliste liikide isendite määramisel jäime perekonna tasemele. Mitmed samblad säilitasime esialgu püsipreparaatidena, et nende määramisele hiljem kaasata teisi brüolooge. Perekonna tasemele jäid liigid perekondadest *Bryum* ja *Pohlia* (pirnik) ning osad perekond *Tortella* ja *Pottia* (pisisammal) esindajad.

2.6. Liikide tunnused

Levisepangast võrsunud ja maapealse sammalkatte liikide võrdlemisel kasutasin järgmisi liikide tunnuseid:

- 1) Elustrateegiate grupid (During 2000). Liikide gruppi kuuluvuse märkisin Dierßen (2001) järgi.
- 2) Pleurokarpsus-akrokarpsus. Andmed on Eesti sammalde määrajast (Ingerpuu *et al.* 1998).

2.7. Andmetöötluse metoodika

2.7.1. Levisepanga katse

Levisepanga ja maapealse liigirikkuse vaheliste seoste leidmiseks kasutasime Spearman Rank korrelatsioone andmetöötlusprogrammis STATISTICA 6.0.

2.7.2. Töötluste katse

Ilmastikuparameetrid: kõikide kuude keskmine õhutemperatuur, keskmine suhteline õhuniiskus, sademete hulk ja sademetega päevade arv ($\geq 0,1$ mm), pärinevad Virtsu ilmajaamast (andmed saadud EMHI-st). Saadud ilmastikuandmetest on arvutatud aastase perioodi keskmised ja summad, kusjuures perioodiks on arvutatud aastane aeg andmete kogumise vahel. Samuti on arvutatud ilmastikuandmete

keskmised ja summad suveks, s.t. põhiliseks soontaimede vegetatsiooniperioodiks, mis kestab juunist augustini. Kasutades Lang'i niiskuse valemit (*Lang's moisture factor*), koostasime niiskuse indeksi suvekuudeks (juuni-august):

$$M = \frac{P \times D}{T}$$

M on indeks, P sademete hulk suvel, D suve sademetega päevade arv, T suve keskmine temperatuur (Tabel 2).

Tabel 2. Ilmastikuparameetrid uurimisalal vaatlusperioodi jooksul. Aasta märgib perioodi kahe mõõtmise vahel (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini). Suvi = juuni kuni august. $M = (\text{sademete hulk suvel} \times \text{suve sademetega päevade arv}) / \text{suve keskmine temperatuur}$.

	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Aasta keskmine temperatuur	7,38	7,08	5,61	6,71	6,79	6,55
Suve keskmine temperatuur	17,47	18,23	17,47	16,07	16,9	17,83
Aasta sademete hulk (mm)	799,3	540,5	433,2	644	569,6	526,4
Suve sademete hulk (mm)	220,3	156,8	133,2	225,2	262,4	132,2
Aasta sademetega päevade arv	157	136	137	187	149	140
Suve sademetega päevade arv	32	27	30	51	40	21
Aasta keskmine suhteline õhuniiskus (%)	83	81	83	81	81	82
Suve keskmine suhteline õhuniiskus (%)	79	76	76	79	79	75
Suve niiskuse indeks M	403,5	232,2	228,7	714,7	621,1	155,7

Soontaimede, samblike, sammalde ja samuti kõige sagedasemate samblaliikide katvuste aastatevahelisi erinevusi kontrollruutudes, mullaruutudes ja kruusaruutudes analüüsiti korduanalüüside ANOVA-ga (*repeated measures ANOVA*), võrdlusi testiti vähimruutude meetodiga (*contrasts for LS means*).

Kontroll- ja lõikamisruutudes analüüsiti Pearsoni korrelatsioonidega katvuste seoseid domineerivate samblaliikide ja erinevate liigirühmade vahel eraldi igal aastal. Vastavalt Bonferroni korrektsioonile, arvati korrelatsioonid oluliseks alates väärtusest $p = 0,01$. Muudel juhtudel oli olulisuse nivooks $p = 0,05$.

Aasta sademete hulga, suve niiskuse indeksi, samblike katvuse ja soontaimede lõikamise töötuse mõju hindamiseks sammalde katvusele, kasutati korduvat-tüüpi

GLM analüüsi (*repeated type GLM analysis*) kasutades SAS protseduuri “MIXED” (Littell *et al.* 1996). Sama tüüpi analüüsi kasutati ka ilmastikuparameetrite, sammalde katvuse ja soontaimede lõikamise töötluste mõju hindamiseks samblike katvusele. Samuti kasutati seda protseduuri ilmastikuparameetrite ning sammalde ja samblike katvuse mõju hindamiseks soontaimede katvusele (ainult kontrollruutudes).

Mulla-, kruusa- ja kontrollruutude omavahelist liigilise koosseisu sarnasust hindasime Jaccard'i koefitsiendi abil, mis väljendab kahe objekti ühistunnuste arvu ja tunnuste koguarvu suhet (koefitsiendi väärtus vahemikus 0-1) (Masing 1992).

$$\text{Jaccard'i koefitsient } K_J = \frac{a}{a + b + c}$$

Valemis on : a- ühised liigid, b- ühele ainuomased liigid, c- teisele ainuomased liigid. Meie töös näitab Jaccard'i koefitsient kontrollruutude ja töötlusruutude sammalde liigilise koosseisu omavahelist sarnasust. Väärtus on vahemikus 0-1, kusjuures mida lähemal väärtus ühele, seda sarnasem on liigiline koosseis võrreldavatel ruutudel. Samuti arvutasin mulla-, kontroll- ja kruusaruutude samblaliikide keskmised katvused igal vaatlusaastal, kusjuures mulla- ja kontrollruutudel läks arvesse 20 ruudu keskmine väärtus, kruusaruutudel 11 ruudu keskmine väärtus (kuna 2001 a. sügisel lõhkusid metssead 9 kruusapotti ja analüüse neis enam edasi teha ei saanud).

3. TULEMUSED

3.1. Taimkatte kirjeldus

Loopealse rohurindes domineerivad *Carex tomentosa* (villtarn), *Helictotrichon pratense* (arukaerand), *Sesleria caerulea* (harilik lubikas) ja mõnes kohas (enamasti sipelgapesadel) *Thymus serpyllum* (nõmm-liivatee). Kokku leidsime uuritavalt alalt (ca 0,5 ha) kasvamas 65 liiki soontaimi (Lisa 3). Samblaid kasvas 21 liiki, domineerivad olid *Ctenidium molluscum* ja *Ditrichum flexicaule*. Sagedased olid *Homalothecium lutescens* ja *Thuidium abietinum*, kohati laikudena olid *Tortella tortuosa* ja *Hypnum cupressiforme* (Lisa 4). Alalt ei leitud kasvamas maksasamblaid. Samblike katvus oli hõre. Kasvamas leidsime kokku 6 liiki samblikke, milledest domineerivam oli *Cladonia pyxidata* (peeker-porosamblik) (Lisa 3).

Keskmine sammalde biomass oli 120 g/m² (min 36, max 220) ja soontaimedel 140 g/m² (min 92, max 230).

3.2. Levisepanga katse

3.2.1. Leviste tärkamine

Esimesed soontaimed tärkasid neli päeva peale leviste idanema panekut, massiline tärkamine leidis aset esimese kuu aja jooksul. 2003 a. katseperioodil oli kahe kuu möödudes tärganud 56 idandit, millest 39 (70%) olid üheidulehelised ja 17 (30%) kaheidulehelised. 2001-2002 a. katseperioodil olid samuti tärganud idanditest ülekaalus kaheidulehelised. 2003 a. katseperioodil olid nelja kuu möödudes soontaimed kasvanud nii suureks, et hakkasid segama sammalde kasvu ja paljud neist tuli eemaldada. Liikidest ära tuntavad olid *Prunella vulgaris* (harilik käbihein), *Plantago media* (keskmine teeleht), *Pinus sylvestris* (mänd), *Antennaria dioica* (harilik kassikäpp) ja *Linum catharticum* (aaslina).

Esimesed samblad tärkasid kaks nädalat peale leviste idanema panekut. 2003 a. olid siis esimesed tõusmed seitsmes tassis neljakümnest. Kuu möödudes olid samblad tärganud kõikides tassides ning tärkamine ja kasv jätkusid. Esimesteks tärkajateks olid mõlemal aastal *Bryum argenteum* (hõbe-pungsammal), *Fissidens* sp., *Bryum* sp. ja *Barbula convoluta*. Eoskuparde teket ei täheldatud katse lõppedes ühelgi

liigil. Suguorganid ja vegetatiivsetest levistest mõned sigimugulad tekkisid ühel *Pohlia* perekonda kuuluval liigil, kuid nende põhjal täpset liiki ei olnud võimalik määrata.

3.2.2. Levisepanga liigiline koosseis

Levisepangast tärkas kokku 15 liiki sammaltaimi üheteistkümnest perekonnast (2001-2002 a. katseperioodi viiest proovist eraldi tärkas kokku 9 liiki). Alalt võetud proovidest tärkas keskmiselt 6,5 liiki proovi kohta, kõige rohkem 9 ja kõige vähem 4 liiki. Kõige sagedamini esines *Barbula convoluta*, kes ei puudunud ühestki katseruudust. Sagedad olid ka *Tortella tortuosa* (92%-l proovidest), *Pottia davalliana* (Davalli pisisammal, 84%), *Bryum argenteum* (80%) ja *Pohlia* sp. (76%) (Lisa 2). Need liigid esinesid tassides ka kõige arvukamalt. Eestis haruldastest sammaldest tärkas ühest proovist *Trichostomum crispulum* (kähär juussammal, haruldane, Punase Raamatu kat. 5), neljast proovist *Pottia lanceolata* (süstlehine pisisammal, väga haruldane, Punase Raamatu kat. 5) ja 84-st %-st proovidest *Pottia davalliana* (üsna haruldane, Punase Raamatu kat. 3). Levisepangast tärkas 4 liiki, mida polnud leitud sellel loopealsel maapealsest vegetatsioonist kogu uurimisperioodi jooksul. Need olid *Trichostomum crispulum*, *Pottia lanceolata*, *Pottia davalliana* ja *Pohlia* sp. Kõik teised liigid leidsime uuritud kuue aasta jooksul ka loopealsel väljaspool eksperimendiruute kasvamas.

3.2.3. Agregeeritus

Fissidens dubius ja *Campylium sommerfeltii* (mets-kuldsammal) paiknesid tassides enamasti hajali ja täiesti juhuslikult. *Barbula convoluta*, *Pohlia* sp. ja *Tortella tortuosa* juures oli märgata osaline agregeeritus, kuid mitte alati. Neid oli sageli ka nii ohtralt, et isendid olid igal pool üle kogu tassi. *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus* (punaharjak), *Ditrichum flexicaule* ja *Pottia davalliana* olid tassides enamasti gruppidega. Teiste liikide kohta ei saa järeldusi teha, kuna võsud olid tassides vaid üksikult.

3.2.4. Liigilise koosseisu võrdlus maapealse sammalkatttega

Erinevused maapealsete ja levisepanga liikide vahel olid märgatavad. Kui maapealsetes ruutudes olid kõige sagedamini esinevateks liikideks *Ctenidium molluscum*, *Ditrichum flexicaule*, *Homalothecium lutescens* ja *Thuidium abietinum*, siis levisepangas *Barbula convoluta*, *Tortella tortuosa*, *Pottia davalliana*, *Bryum argenteum* ja *Pohlia* sp. Enamus nendest liikidest, mis esinesid maapinnal sageli ja ohtralt, levisepangas puudusid. *Fissidens dubius* esines tihti nii mullas kui maa peal.

Korrelatsioonanalüüsid ei näidanud olulisi seoseid levisepanga ja maapealsete liigirikkuste (10x10, 20x20 ja 100x100 cm ruutudes) vahel. Samuti ei ilmnenu mingit kindlat seost maapinnal katseruutudes kasvanud samblaliikide ja ruutudest võetud levisepanga proovidest tärganud sama samblaliigi isendite esinemise ja arvukuse vahel. Samuti ei olnud olulist seost liikide levisepangas esinemise ja samade liikide maapinnal lähiümbruses (ca 45 cm raadiuses) leidumise ja arvukuse vahel. Võrreldes omavahel 2001. ja 2003. aasta levisepanka (Lisa 2), nähtus, et 2001-2002 a. katseperioodil kasvatatud proovides oli liikide *Campylium sommerfeldtii* ja *Fissidens dubius* esinemine sagedasem, samas tärkas 2003 a. katseperioodi proovidest üks loopealse dominantliikidest, *Ditrichum flexicaule*, mida eelmise katseperioodi proovides ei esinenud.

Mõned statistiliselt olulised korrelatsioonid levisepanga katses siiski ilmnesisid. Näiteks levisepangast tärganud liikide arv oli negatiivselt seotud levisepangas kasvanud domineeriva liigi *Barbula convoluta* võsude arvukusega ($r = -0,47$; $p = 0,04$). Mida ohtralt esines tassides *Barbula*, seda vähem teisi liike tassis leidis. Levisepanga liikide arv oli oluliselt seotud ka ümbritseva 20 x 20 cm ruudu sammalde katvusega ($r = 0,45$; $p = 0,047$). *Barbula convoluta* arvukus levisepangas oli negatiivselt seotud ka vaba mullapinna osakaaluga maapealses väikeses (10 x 10 cm) ruudus ($r = -0,45$; $p = 0,05$). Levisepangas sagedamini esinenud liikide *Barbula convoluta*, *Bryum argenteum*, *Pohlia* sp. ja *Tortella tortuosa* arvukuste vahelistes korrelatsioonidest olid olulised seosed vaid *Pohlia* sp. ja *Tortella tortuosa* vahel. Nende liikide arvukused levisepangaproovides olid omavahel negatiivselt seotud ($r = -0,65$; $p = 0,002$).

3.2.5. Levisepanga ja maapealsete liikide võrdlus elustrateegiate ja gametangiumite paiknemise osakaalu alusel

Maapinnal olid levinud rohkem püsikud, levisepangas olid aga ülekaalus kolonistid. Levisepangas domineerisid akrokarpseid e. tippkupralised samblad, samas kui maapealsetes ruutudes oli ülekaal pleurokarpsetel e. külgekupralistel sammaldel (Tabel 3).

Tabel 3. Erinevate elustrateegiate ja eluvormidega liikide osakaalud protsentides maapinnal ja levisepangas.

	Esinemine levisepangas	Esinemine maapinnal 10x10 cm ruudul	Esinemine maapinnal 1x1 m ruudul	Esinemine maapinnal uurimisalal (ca 0,5 ha)
Elustrateegia				
Kolonist	50	14,3	31,25	38,1
Üheaastane süstikliik	16,7	0	0	0
Lühiealine süstikliik	0	0	6,25	4,8
Pikaealine püsik	25	71,4	43,75	33,3
Konkureeriv püsik	0	14,3	6,25	14,3
Stressitaluv püsik	8,3	0	12,5	9,5
Eluvorm				
Akrokarpne	79	14	37,5	47,6
Pleurokarpne	21	86	62,5	52,4

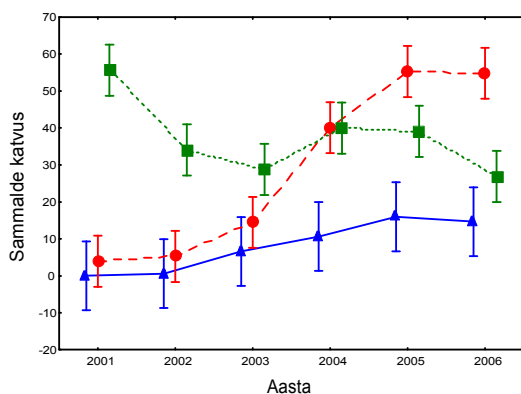
3.3. Töötluste katse

3.3.1. Sammalde, soontaimede, samblike ja sagedasemate samblaliikide häiringujärgse taastumise ajalis-ruumiline dünaamika ning sammalde häiringujärgse liigirikkuse dünaamika

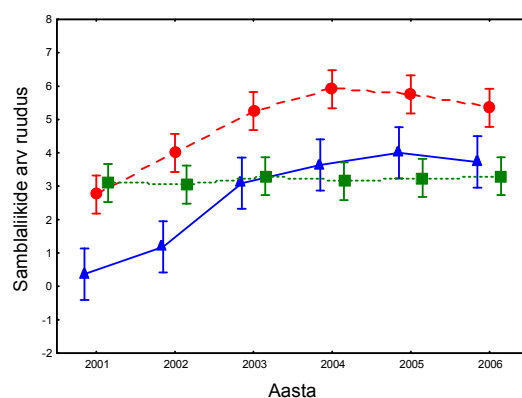
Sammalde katvuse muutused mulla-, kruusa- ja kontrollruutudes on näidatud joonisel 1a. Erinevate ruutude katvuste vahelised kontrastid (erinevuste olulisused ja F-statistik) on toodud Lisas 5. Sammalde katvus suurenes mullaruutudes jõudsalt ja

ületas 2005. a. kontrollruutude sammalde katvuse ca kahekümne protsendiga. Samblaliikide arv kontrollruutudes oli läbi aastate stabiilselt kolme-nelja vahel, mullaruutudes ületas liikide arv juba teisel aastal oluliselt kontrollruutude liigirikkuse ja püsis kõrgem kuni viimase uurimisaastani. Liikide arvu kasv mullaruutudes näitas mõningast stabiliseerumist aastal 2004. Viimasel uurimisaastal oli mullaruutudes keskmiselt 5,3 liiki samblaid, seega keskmiselt kaks liiki rohkem kui kontrollruutudes. Mullaruutudes kokku kasvas viimasel aastal 12 liiki samblaid, mis on nelja liigi võrra rohkem kui kontrollruutudes. Kruusaruutudes tõusis sammalde liikide arv kontrollruutudega samale tasemele kolmandal analüüsiaastal ja polnud oluliselt erinev kuni viimase, kuuenda analüüsiaastani (Joonis 1b, Lisa 5).

a)



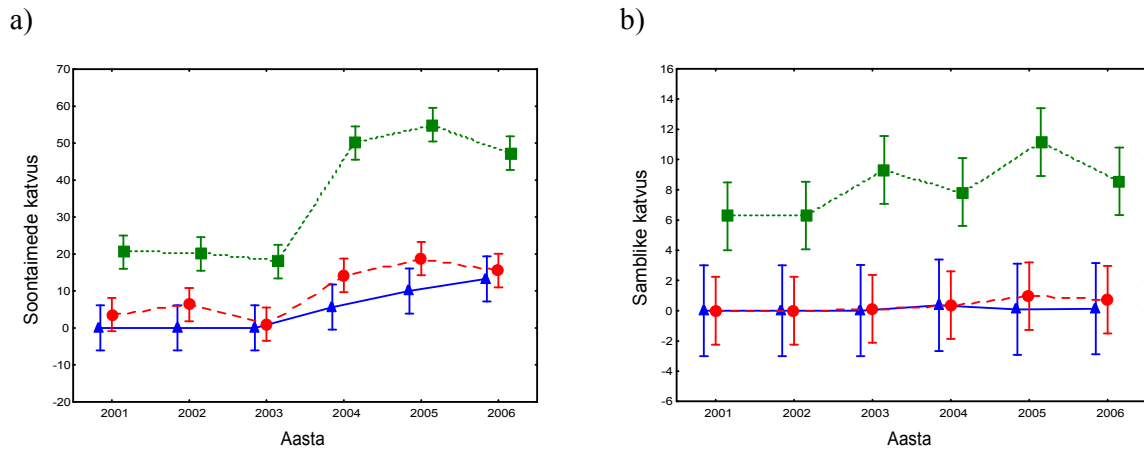
b)



Joonis 1. Sammalde katvuse muutumised (a) ja samblaliikide arvu kõikumine (b) aastati kontrollruutudes, mulla- (maapealsest vegetatsioonist vabastatud) ja kruusaruutudes. Kontroll- rohelised nelinurgad, muld- punased ringid, kruus- sinised kolmnurgad. Aasta märgib kahe mõõtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini).

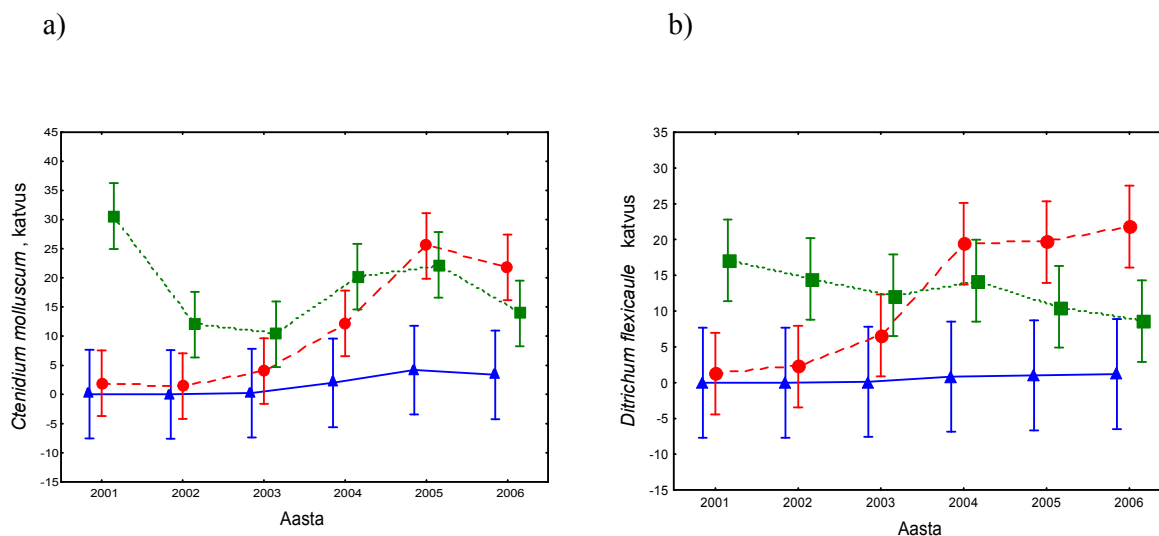
Soontaimede katvuse muutused mullaruutudes järgisid katvuse muutusi kontrollruutudes, ainult et katvus oli kuni viimase aastani oluliselt väiksem. Kruusaruutudes juurdusid soontaimed väga visalt ja alles kuuendal, viimasel analüüsiaastal jõudis nendes ruutudes soontaimede katvus järele mullaruutudes olevale katvusele (Joonis 2a, Lisa 5).

Uuritaval loopealsel on samblike katvus suhteliselt väike võrreldes soontaimede ja sammalde katvusega. Sambliku katvus oli töötlusruutudes kuni viimase analüüsiaastani praktiliselt nullilähedane ja kõigil uuritud aastatel oluliselt erinev kontrollruutude katvusest (Joonis 2b, kontraste pole näidatud).



Joonis 2. Soontaimede (a) ja samblike (b) katvuse muutumised aastati kontrollruutudes, mulla- (maapealsest vegetatsioonist vabastatud) ja kruusaruutudes. Kontroll- rohelised nelinurgad, muld- punased ringid, kruus- sinised kolmnurgad. Aasta märgib kahe mõõtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini).

Loopealse domineeriva liigi *Ctenidium molluscum* katvuse muutused eri ruutudes järgivad sammalde üldkatvuse muutusi (Joonis 3a, Lisa 5). Ka loopealse katvuselt teise liigi *Ditrichum flexicaule* katvus järgis teataval määral sammalde üldkatvuse muutusi (Joonis 3b, kontraste pole näidatud). Mullaruutudes vähenes viimasel aastal domineeriva liigi *Ctenidium molluscum* katvus vähem kui kontrollruutudes ning oli seal viimasel analüüsiaastal üle poole võrra suurem kui kontrollruutudes. *Ditrichum flexicaule* katvus mullaruutudes viimasel, kõige põuasemal aastal veidi suurenes, samas kontrollruutudes veidi vähenes. Mullaruutudes oli selle liigi katvus viimasel analüüsiaastal pea kolm korda suurem kui kontrollruutudes.



Joonis 3. Liikide *Ctenidium molluscum* (a) ja *Ditrichum flexicaule* (b) katvuste muutumine aastati kontrollruutudes, mulla- (maapealsest vegetatsioonist vabastatud) ja kruusaruutudes. Kontroll- rohelised nelinurgad, muld- punased ringid, kruus- sinised kolmnurgad. Aasta märgib kahe mõõtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini).

3.3.2. Sammalde liigilise koosseisu muutused töötalusruutudes

Kõikide mulla-, kruusa- ja kontrollruutude samblaliikide keskmised katvused aastati on toodud Lisas 6. Lisas on näha, millised samblaliigid asustasid kõige varem töötalusruute ja kuidas nende liikide katvus aastati muutus.

3.3.2.1. Kruusaruudud e. õhukaudse levi hindamise ruudud

Kruusaruutudes oli 2001 a. sügiseks suutnud kasvama hakata vaid üks liik - *Ctenidium molluscum*. 2002 a. lisandusid *Barbula convoluta*, *Homalothecium lutescens* ja *Bryum* sp., kokku 4 liiki (neist 3 uut); 2003 a. lisandusid loopealsel laialt levinud liigid *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa* ja *Thuidium abietinum* ning loopealse sammalkattes väga harva esinevad või üldse mitte leitud liigid *Barbula unguiculata* (punakas barbula, ühes ruudus 2 %), *Tortella inclinata*, *Didymodon* sp. (perek. niithammas, ühes 0,1 %), *Ceratodon purpureus*, *Weissia* sp. ja *Pohlia* sp., kokku 13 liiki (neist 9 uut); 2004 a. ei leidnud ruutudes kasvamas viit liiki, mis

eelmisel aastal esinesid. Juurde tuli kolm uut liiki: *Tortula ruralis* (harilik keerik, ühes ruudus), *Fissidens dubius* (ühes 0,1 %) ja *Pottia davalliana* (ühes 0,1 %). Kokku kasvas kruusaruutudes nimetatud aastal kümme liiki samblaid. 2005 a. lisandusid esmakordselt *Bryum argenteum* ja *Pottia* sp. (ühes ruudus 0,5 %, võis olla ka *Pottia davalliana*), taas olid tagasi *Thuidium abietinum* ja *Weissia* sp., kokku 13 liiki. 2006 a. ei lisandunud ühtegi uut liiki. Uuesti ilmus *Barbula unguiculata* (ühes ruudus 0,1 %), kuid seekord teises ruudus kui varasemal aastal. Kadusid kokku neli liiki (*Tortella tortuosa*, *Pohlia* sp., *Weissia* sp. ja *Bryum argenteum*). Kruusaruutudes leidsime viimasel aastal kasvamas kokku üheksa liiki samblaid. Neis ruutudes oli kuuenda aasta sügiseks kõige suurema katvusega liikideks *Bryum* sp., *Ctenidium molluscum*, *Barbula convoluta* ja *Ditrichum flexicaule*. Keskmiselt kasvas ruudus 3,6 liiki, mis oli veidi rohkem kui kontrollruutudes keskmiselt (Lisa 6). Liikide koguarv oli kruusa- ja kontrollruutudes viimasel aastal küll sarnane (vastavalt 9 ja 8), kuid liigiline koosseis erinev (Tabel 4). Kruusaruutudes olid ülekaalus kolonisti elustrateegiaga liigid, kontrollruutudes püsikud.

3.3.2.2. Mullaruudud e. maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruudud

Võrreldes töötlusele eelneva liigilise koosseisuga (mai 2001), olid kuus liiki kaheksast eelnevalt esinenud liigist juba sügisel 2001 a. mullaruutudes olemas (*Ctenidium molluscum*, *Ditrichum flexicaule*, *Fissidens dubius*, *Homalothecium lutescens*, *Hypnum cupressiforme*, *Thuidium abietinum*). *Tortella tortuosa* oli taas tagasi teise aasta sügisel, *Campylium chrysophyllum* 2003. a. sügisel. *Hypnum* oli enne taimkatte eemaldamist vaid ühes ruudus, pärast eemaldamist oli liik juba sügisel samas ruudus tagasi ja püsis kuni viimase analüüsiaastani. *Tortella tortuosa* oli enne töötlust ühes ruudus 5% katvusega, 2002 a. sügiseks oli ta katvus seal 0,1%, 2003 1%, 2004 1%, 2005 5% ja 2006 a. sügiseks juba 15%, olles ruudu kõige suurema katvusega liik, millele järgnes *Ctenidium molluscum* 14% katvusega.

Võrreldes kontrollruutudega olid juba esimesel sügisel kõik neis esinevad liigid peale *Tortella tortuosa* mullaruutudes esindatud. Ka Jaccard'i indeks näitas just esimesel aastal kontroll- ja mullaruutude vahel väga suurt sarnasust (Tabel 4). Järgnevatel aastatel tuleb aga mullaruutudesse juurde järjest enam kontrollruutudes mitte esinevaid, enamasti kolonisti elustrateegiaga liike ja seega liigiline koosseis muutub erinevamaks. Viimasel kahel vaatlusaastal on aga sarnasus taas suurem, kuna

kadunud on osa liikidest, mis esinesid vaid mullaruutudes (peamiselt tippkupralised kolonisti elustrateegiaga liigid).

Viimasel aastal olid mullaruutudes domineerivateks liikideks *Ctenidium molluscum* ja *Ditrichum flexicaule*, järgnesid *Barbula convoluta*, *Homalothecium lutescens* ja *Tortella tortuosa* (fotod uurimisalast ja mullaruudust 2006 a. Lisas 7).

Mulla- ja kruusaruudud ning kruusa- ja kontrollruudud olid liigiliselt koosseisult omavahel suhteliselt erinevad, kuid aasta-aastalt sarnasus siiski suurenes (Tabel 4, Lisa 6).

Tabel 4. Mulla- (maapealsest vegetatsioonist vabastatud), kruusa- ja kontrollruutude liigilise koosseisu võrdlused aastati. Sarnasusnäitaja Jaccard'i indeksi väärtused. Väärtused vahemikus 0-1 (suurem väärtus näitab suuremat sarnasust).

	Muld-Kontroll	Muld-Kruus	Kruus-Kontroll
2001 a.	0,857	0,167	0,143
2002 a.	0,636	0,364	0,222
2003 a.	0,5	0,5	0,333
2004 a.	0,444	0,421	0,267
2005 a.	0,692	0,625	0,375
2006 a.	0,667	0,4	0,546

Kruusaruutudes ei esinenud ühelgi aastal liigid *Campylium chrysophyllum*, *Fissidens exilis* (ahtalehine tiivik), *Fissidens taxifolius* (savitiivik), *Thuidium* sp. ja *Hypnum cupressiforme*. Ainult kruusaruutudes aga esinesid *Ceratodon purpureus*, *Tortella inclinata* ja *Tortula ruralis*. Kruusaruutudest puuduvad liigid *Hypnum cupressiforme*, *Campylium chrysophyllum* ja *Thuidium* sp. olid esindatud nii kontroll- kui mullaruutudes, *Fissidens exilis* ja *Fissidens taxifolius* vaid mullaruutudes. *Pohlia* sp. esines kruusa- ja kontrollruutudes väga harva, mullaruutudest puudus üldse. Kontrollruutudest puudus ühtekokku 11 liiki samblaid, mis tärkasid mulla- ja kruusaruutudest.

3.3.3. Sammalde, samblike, soontaimede ja sagedamate samblaliikide katvuste muutumise seosed ilmastikuparameetritega ning soontaimede maapealsete osade eemaldamise mõju krüptogaamide katvusele

Käesolev osa on juba publitseeritud artikli (Ingerpuu & Kupper 2007) tulemuste eestikeelne kokkuvõte (Lisa 8).

Uurimisperioodi võib iseloomustada kahe kuiva (2002, 2003) ja kolme märja (2001, 2004, 2005) aastaga, suve niiskuse indeks näitab aga kahte kõrgema väärtusega aastat (2004, 2005, Tabel 2, Joonis 4).

Liigirühmade katvuste muutumises kontrollruutudes võis täheldada olulisi erinevusi uurimisperioodi jooksul. Sagedamate liikidest erines ainult liigi *Ctenidium molluscum* katvus oluliselt aastati, järgides peaaegu sama mustrit nagu sammalde üldkatvus. Liigirühmade ja liigi *Ctenidium molluscum* katvuste erinevuste olulisused erinevate aastate vahel on näidatud Tabelis 5.

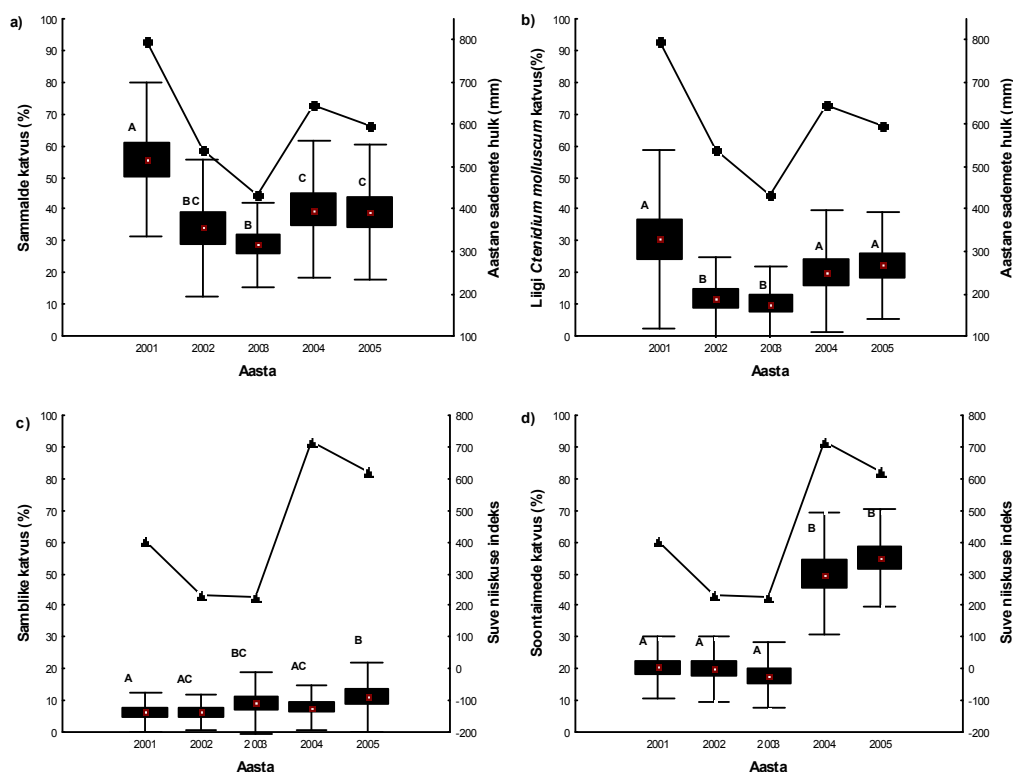
Tabel 5. Liigirühmade ja liigi *Ctenidium molluscum* katvuste erinevuse olulisused eri aastate vahel kontrollruutudes, kordumvõõtmiste ANOVA tulemused. Numbrilised väärtused on olulised p-väärtused, m.o. = mitteoluline ($p > 0,05$). Aasta märgib kahe võõtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini).

Kontrastid	Samblad	<i>Ctenidium molluscum</i>	Samblikud	Soontaimed
2001/2002	0,002	0,001	m.o.	m.o.
2001/2003	<0,001	<0,001	0,018	m.o.
2001/2004	0,009	m.o.	m.o.	<0,001
2001/2005	0,001	m.o.	0,043	<0,001
2002/2003	m.o.	m.o.	m.o.	m.o.
2002/2004	m.o.	0,037	m.o.	<0,001
2002/2005	m.o.	0,019	0,041	<0,001
2003/2004	0,002	0,005	m.o.	<0,001
2003/2005	0,015	<0,001	m.o.	<0,001
2004/2005	m.o.	m.o.	m.o.	m.o.

Sammalde keskmine katvus kõikus vahemikus 28,8 – 55,6%, soontaimedel vahemikus 18 – 55% ja samblikel vahemikus 6,3 – 11,2% (Joonis 4). Liigi *Ctenidium molluscum* katvus kõikus vahemikus 10,4 – 30,6 % (Joonis 4), liigil *Ditrichum*

flexicaule vahemikus 10,6 – 17,1 %, ja liigil *Homalothecium lutescens* vahemikus 1,9 – 2,7 % (pole töös ära toodud).

Erinevate liigirühmade katvuste kõikumised olid rohkem või vähem erineva mustriga (Joonis 4).



Joonis 4. Aastase sademete hulga (täpid), suve niiskuse indeksi (kolmnurgad), sammalde üldkatvuse (a), liigi *Ctenidium molluscum* katvuse (b), samblike katvuse (c) ja soontaimede katvuse (d) (karp-vurrud diagrammid) kõikumine kontrollruutudes. Aasta märgib kahe mõõtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini). Erinevad tähed ja tähekombinatsioonid näitavad statistiliselt olulisi erinevusi, p-väärtused on esitatud Tabelis 5.

Erinevate liigirühmade katvuste vahel ning samuti sagedasemate samblaliikide katvuste vahel kontrollruutudes ei leitud olulist seost.

Oluline negatiivne korrelatsioon ilmnas soontaimede eemaldamise ruutudes sammalde ja samblike katvuste vahel aastatel 2001 ($r^2=0,512$; $p=0,0004$) ja 2005

($r^2=0,47$; $p=0,0008$), kusjuures seos aastal 2004 oli napilt mitteoluline ($r^2=0,312$; $p=0,011$).

Õhutemperatuuri ja õhuniiskuse vähese varieeruvuse tõttu jätsime need faktorid GLM-analüüsist välja. Korduv-tüüpi GLM analüüsi tulemused näitasid, et sammalde katvus oli oluliselt seotud aastase sademete hulgaga (Tabel 6). Samas oli samblike katvus oluliselt sõltuvuses suve niiskuse indeksi väärtustest (Tabel 7).

Soontaimede lõikamise töötlus ei mõjutanud krüptogaamide katvust oluliselt. Soontaimede katvus kontrollruutudes oli oluliselt mõjutatud nii ilmastiku faktoritest kui sammalde katvusest (Tabel 8).

Tabel 6. Töötluse, ilmastiku ja biootiliste faktorite mõju sammalde katvusele. Statistiliselt oluline väärtus rasvases kirjas. Num = numeraator; Den = denominaator.

Mõju	Num df	Den df	F väärtus	P	Märk
Aasta sademed	1	38	53,70	<0,001	+
Suve niiskuse indeks	1	38	0,02	0,891	
Samblike katvus	1	38	3,39	0,074	
Töötlus	1	38	3,63	0,065	
Aasta sademed × töötlus	1	38	1,31	0,260	
Suve niiskuse indeks × töötlus	1	38	0,55	0,462	
Samblike katvus × töötlus	1	38	0,26	0,611	

Tabel 7. Töötluse, ilmastiku ja biootiliste faktorite mõju samblike katvusele. Statistiliselt oluline väärtus rasvases kirjas. Vaata ka Tabel 6.

Mõju	Num df	Den df	F väärtus	P	Märk
Aasta sademed	1	38	2,61	0,115	
Suve niiskuse indeks	1	38	10,94	0,002	+
Sammalde katvus	1	38	0,35	0,557	
Töötlus	1	38	0,24	0,626	
Aasta sademed × töötlus	1	38	0,28	0,599	
Suve niiskuse indeks × töötlus	1	38	4,89	0,033	+
Töötluse tüüp Lõikamine					+
Töötluse tüüp Kontroll					~0
Sammalde katvus × töötlus	1	38	0,28	0,603	

Tabel 8. Ilmastiku ja biootiliste faktorite mõju soontaimede katvusele. Statistiliselt oluline väärtus rasvases kirjas. Vaata ka Tabel 6.

Mõju	Num df	Den df	F väärtus	P	Märk
Aasta sademed	1	19	16,76	<0,001	-
Suve niiskuse indeks	1	19	143,08	<0,001	+
Sammalde katvus	1	19	11,03	0,004	-
Samblike katvus	1	19	0,28	0,605	

ARUTELU

Levisepanga uurimine annab täiendavat teavet koosluse liigilise mitmekesisuse, selle võimalike muutuste ning liikide elustrateegiate kohta. Sammalde levisepanga uurimusi on maailmas seni küllaltki vähe tehtud. Levisepanga uurimist raskendab tihti sammalde optimaalseks kasvuks vajalike laboritingimuste puudumine. See võis mõjutada ka käesoleva töö tulemusi. Kohati oli õhutemperatuur liiga kõrge, mis suurendas seenhaiguste levikut ja võimalik, et takistas ka sammalde kasvu. Fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (PAR) hulk laboris oli esimesel leviste kasvatamise aastal väga väike (ca 9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Kasvukambrites on kiirguse intensiivsus tavaliselt 200-300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, avakoosluses on samblaliikidel küllastavaks antud aga alles 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (Proctor 2000). Vähene valgus raskendas sammalde normaalset arengut, võimalik, et ka osade leviste idanemist. Seetõttu arenesid idandid aeglaselt ning nende määramine oli keerulisem kui algul arvasime. Osad idandid määrati vaid perekonna tasemeni.

Hanila loopealse levisepangast tärkas kokku 15 samblaliiki üheteistkümnest perekonnast, mullaproovidest tärkas keskmiselt 6,5 liiki. Saaremaa ja Muhu loopealsete levisepanga uurimuses tärkas alade mullaproovist sarnaselt käesoleva uurimusega, keskmiselt 7 liiki, 20 loola peale kokku tärkas 20 samblaliiki kaheteistkümnest perekonnast (Pesur 2002). Kihnu ja Saaremaa rannaniitude levisepanga liigirikkus on võrreldav Hanila ja Saaremaa loopealsete levisepanga liigirikkusega (vastavalt 18 ja 22 liiki), kuid Matsalu rannaniitude levisepang on oluliselt liigirikkam (38 liiki). Kõigist uuritud rannaniitude levisepangaproovidest kokku on tärganud üle 40 liigi samblaid (Laane 2004, 2006), mis võiks viidata sellele, et rannaniitudel on sammalde levisepang liigirikkam kui loopealsetel. Samas võib põhjuseks olla see, et Marge Laane on teinud rannaniitude levisepanga uuringuid kolmest eri piirkonnast, loopealsetel on tehtud aga kahest.

Hanila loopealse sammalde levisepanga liigiline koosseis oli sarnane Saaremaa ja Muhu loopealsete sammalde levisepanga liigilise koosseisuga. Kõige sagedasemaks liigiks oli mõlemas *Barbula convoluta*. Sama liik oli sage ka rannaniitude sammalde levisepangas (Laane 2004, 2006).

Samblad võivad arenema hakata nii eostest kui erinevatest vegetatiivsetest paljunemisvahenditest. Raske ja sageli pea võimatu on kindlaks teha, millest samblavõsu täpselt arenema hakkas. Mitmel samblaliigil võivad ühest eosest arenenud

eelniidil areneda mitmeid võsusi, mis moodustavad grupikesi eelniidi ümber. Ühest eelniidist võib ka selle korduval jagunemisel ja eraldunud fragmentide kasvamahakkamisel areneda palju võsusi (During 1997, Longton 1997). Seetõttu ei saa tärganud võsude arvu järgi arvestada leviste hulka mullas, kuid grupikestena paiknenud liikide puhul võib eeldada, et nad hakkasid arenema eostest. Meie töös paiknesid agregeeritumalt *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Ditrichum flexicaule* ja *Pottia davalliana*. Mõne liigi puhul on siiski ka võimalik, et nad arenesid vegetatiivsetest paljunemisvahenditest või gametofüüdi fragmentidest. See võis olla nii *Ditrichum flexicaule* puhul, kellele on iseloomulik võsude tippudes arenevad peened sigivõsud e. flagellid. *Bryum argenteum* võib paljuneda ka lehekaenaldes ja -tippudes paiknevate sigikehakeste ja risoidmugulatega (Melnitšuk 1970). Meil nii maapinnal kui levisepangas suhteliselt sage *Fissidens dubius* paljuneb võsutükikeste ja eostega (Melnitšuk 1970). Kumb paljunemisviis tal levisepangas ülekaalus oli, ei olnud võimalik kindlaks teha. Lewis Smith (1999) on märkinud, et sammaldel võivad kasvama minna väga väikesed (< 1 mm) võsutükikesed. Võsutükikestega paljunemist on märgitud ka liikidel perekonnast *Campylium*, liikidel *Tortella tortuosa*, *Barbula convoluta*, *B. unguiculata*. Perekond *Bryum* liigid paljunevad risoidmugulatega ja peaksid mullas säilima väga pikka aega (Melnitšuk 1970).

Käesoleva töö tulemustest selgus, et levisepangas domineerisid kolonistid (50% liikidest) ja tippkupralised samblad (79%), kuid maapinnal olid nii väikeses skaalas kui tervel uurimisalal ülekaalus püsikud ja külgekupralised samblad. Väiksemas skaalas oli püsikute ja külgekupraliste sammalde ülekaal eriti suur. Samas on see ka ootuspärane, kuna uuritud loopealsel on enamik sagedastest liikidest just külgekupralised püsikud ning neil on suurem tõenäosus juhuslikult valitud ruudus kasvamas olla. Sellist liikide elustrateegiate põhjal jaotumise seaduspära levisepangas ja maapinnal on täheldatud ka teistes töödes (During & ter Horst 1983, During *et al.* 1987, van Tooren *et al.* 1990, Jonsson 1993, Pesur 2002, Laane 2004, 2006). Samuti on leitud, et liigid, mis esinevad maapealsetes ruutudes ohtralt, on levisepangas esindatud vähesel määral või puuduvad üldse (During & ter Horst 1983, During *et al.* 1987, Jonsson 1993, During 2001, Pesur 2002, Laane 2004, 2006). Nii on see ka käesolevas töös, ehkki 2003 a. kasvuperioodil tärkas levisepangast ka maapinnal väga sageli esinev liik *Ditrichum flexicaule*. Kui meie eelmises uurimuses kahekümne Saaremaa ja Muhu loopealse levisepanga proovidest seda liiki ei tärganud, siis Hanila 2003. aasta levisepangaproovides oli *Ditrichum* küll väikesearvuliselt, kuid pea

pooltes proovides esindatud. Samas on *Ditrichum* elustrateegialt kolonist ja uuritaval loopealsel täheldasime tal ohtralt kergesti eralduvaid sigioksakesi, mistõttu oli selle liigi esinemine levisepangas ootuspärane.

During & ter Horst (1983) leidsid kõik levisepangast tärganud liigid kasvamas ka maapinnal. Hanila loopealse levisepanga proovidest tärkas 4 liiki, mida polnud uuritud kuue aasta jooksul maapealsetes ruutudes märgitud. Nendest liikidest kolm on Eestis haruldased ja neljanda liigi määrang jäi perekonna tasemele. Samas on need tärganud liigid loopealsetele tüüpilised ja tõenäoliselt ilmuksid soodsate tingimuste saabudes maapinnale. Rannaniitude sammalde levisepangast tärkas 15 liiki, mida ei leitud kasvamas maapinnal (Laane 2006). See viitab asjaolule, et rannaniitudel on paljud samblaliigid kohastunud perioodiliselt ebasoodsate keskkonnatingimuste (üleujutused) üleelamisele olles levistena mullas puhkeseisundis e. dormantsed. Loopealsetel sellised perioodiliselt ebasoodsad tingimused puuduvad, kuigi ka seal võivad keskkonnatingimused väga karmid olla (näiteks talvised külmakohrutused ja suvine põud). Seetõttu peaks ka loopealsetel leiduma liike, mille levised võivad säilida mullas kuni soodsate tingimuste saabumiseni väga pikka aega.

Evans & Cabin (1995) väidavad, et seemnete idanemist ei saa üheselt seletada, vaid see sõltub paljude erinevate tingimuste ja ressursside koostõjust. Paljudel liikidel on levisepangas eri aastakäikude leviseid ning on arvatud, et ühe või teise aasta levistel tingivad nende idanemise sarnased tingimused, millistes need toodeti (Evans & Cabin 1995). On teada, et levisepank on kaitseks ebasoodsate tingimuste üleelamiseks (During 2001) ning et sammaldel on ülekaalus pikaajaline e. püsiv levisepank (During & ter Horst 1983, During *et al.* 1987). Samas sõltub liikide säilimine mullas suurel määral tema elustrateegiast. Reeglina on kulutused paljunemisele seotud negatiivselt maapealse gametofüüdi elueaga (During 2000). Paljudele tippkupralistele sammaldele, kes kasvavad maapinnal üksikult, katkendliku muruna või väikeste padjanditena ning ei moodusta ulatuslikku vaipa, on idanema hakkamiseks hädavajalik vaba mullapind (van Tooren *et al.* 1990), mida aitavad loopealsetel tekitada näiteks loomad oma liikumisega. Jäljelohukestesse koguneb sadude ajal rohkem vett, seal säilib muld kauem niiskena, samuti võib kiirguse hulk olla väiksem. Sellistes tavapärastest tingimustest erinevas mikrokeskkonnas saavad edukalt kasvada mitmed samblaliigid. Karjatatavad niidud ongi liigirikkamad (During & Willems 1984, Laane 2006), kuna seal on rohkem nišše erinevate elustrateegiatega liikidele.

Osad liigid veedavad suurema osa ajast eostena mullas ja nende maapealne elutsükli osa läbitakse väga kiiresti. Tihtipeale on sellised liigid märgitud haruldaste hulka ning nende leviste idanemine on sõltuv otseselt häiringust. Näiteks karjatamise vähenemisel ja rohurinde tihenemisel sellise elustrateegiaga liigid maapinnale levida ei saa. Meie levisepanga proovidest tärkas kolm Eestile haruldast liiki: *Pottia davalliana*, *Pottia lanceolata* ja *Trichostomum crispulum*. *Pottia davalliana* ohter tärkamine levisepangast nii selles töös Hanila loopealsel kui varem Saaremaa ja Muhu loopealsetel (Pesur 2002) viitab sellele, et ta ei olegi Eesti loopealsetel nii haruldane nagu seni arvati. Mõlemad *Pottia* liigid on küllaltki lühikese elueaga. During (1997) märgib *Pottia davalliana* ühel karjamaal kasvamas pillatud populatsioonidena veiste sõrajälgedes. Häiringu positiivset mõju liikidele *Pottia davalliana*, *Barbula convoluta*, *Trichostomum* spp. ja *Tortella* spp. märgivad Hollandi lubjarikastel rohumaaadel ka During ja Willems (1986). On täheldatud, et mõned aastad peale karjatamise lakkamist, kui maa peal hakkab koosluse liigiline koosseis juba muutuma, säilib levisepangas endine liigiline koosseis (van Tooren *et al.* 1990). Kuid üle teatava aja levised mullas enam elusana ei püsi (During 1997, Laane 2006). Samuti vähendavad elusate leviste hulka teised mullaorganismid nagu loomad ja seened (During 1995, Price & Joyner 1997, Leishman *et al.* 2000) ning kui see on juhtunud, pole endist sammalde liigilist koosseisu enam võimalik nii lihtsalt taastada. On täheldatud, et liikide *Pottia* spp., *Trichostomum* spp. ja *Tortella* spp. kasvu mõjutavad osaliselt ka niiskus- ja valgustingimused (Watson 1960 tsit. During & Willems 1986). Võimalik, et just vähese valguse tõttu tärkas neid liike esimese kasvatamisperioodi levisepangaproovidest vähem arvukamalt.

Nagu eespool mainitud, on külgkupralisi püsikuid levisepanga koosseisus enamasti väga vähe. Sellel on kaks peamist põhjust. Esiteks paljunevad püsikud sugulisel ja vegetatiivsel teel vähe (paljunevad vaid klonaalselt), mistõttu on nende levimisvõime väike. Teiseks ei püsi nende varreosakesed nii kaua elusatena kui tippkupraliste liikide risoidmugulad ja teised vegetatiivse paljunemise osakesed (During 1986, van Tooren *et al.* 1990). Seega on oluline hoida ka neid samblaliike, mis on meie loopealsete karakterliikideks (*Homalothecium lutescens*, *Hypnum cupressiforme*, *Ctenidium molluscum*, *Thuidium abietinum*), kuid levisepangast praktiliselt puuduvad. Kord kadudes ei ole need liigid ilmselt enam ise võimelised end levisepangast taastootma (During 2000).

Loopealsete soontaimedel on, võrreldes maapealse taimkattega, mullas küllaltki vähe leviseid ja nende liigirikkus on väike (Kalamees & Zobel 1997). Sammalde levisepank loopealsetel on aga suhteliselt rikkam nii leviste hulga kui liikide arvu poolest. Samas on nii soontaimedel kui sammaldel maapeal sagedased liigid levisepangas vähe esindatud. Maapealsed liigid kulutavad mõlemal taimerühmal rohkem ressursse kasvamisele ja sedavõrra vähem paljunemisorganite tootmisele. Loopealsetel on enamusel levisepanka moodustavatel samblaliikidel mullas pikaajalised levised (During 1997), samas moodustavad soontaimedel vähesed liigid püsiva seemnepanga (Kalamees & Zobel 2001). Nii soon- kui sammaltaimede liigirikkusele on pool-looduslikel rohumaadel täheldatud positiivset mõju teatava koormusega niitmisel ja karjatamisel (Petersson 1965, During & Willems 1984, van Tooren *et al.* 1990, Pärtel *et al.* 1999a, Porley 1999). Karjatamine vähendab konkurentsi nii soontaimede enda vahel kui soon- ja sammaltaimede vahel. Surutakse rohkem alla kõrgemate taimede domineerimine ja konkurentsis valgustingimuste pärast saavad paremad võimalused kasvada ka madalamad taimed. Karjatamisel on oluline ka väikeseskaalaline häiring, mis loob vaba pinna levimiseks ja kasvamiseks (Kalamees & Zobel 1997, Porley 1999). On leitud, et karjatamine soodustab ka taimeosiste levimist kariloomade liikumisel ühelt niidu osalt teisele või ka kaugematele niitudele (Fischer *et al.* 1996, Znamenskiy *et al.* 2006).

Levisepangakatsest selgus, et uuritava loopealse levisepanga sammalde liigirikkus ei sõltu maapealsest sammalde katvusest ja liigirikkusest. Leviste jaotumine mullas tundus olevat pigem juhuslik või siis sõltuv teistest, selles töös käsitlemata faktoritest. Samuti ei tulnud olulist seost Saaremaa ja Muhu loopealsete sammalde levisepanga ja maapealse liigirikkuse vahel (Pesur 2002). Samalaadses Eesti rannaniitude uurimuses ilmnis aga oluline positiivne seos sammalde levisepanga liigirikkuse ja maapealse liigirikkuse vahel, ning samuti levisepanga liigirikkuse ja sammalde katvuse vahel (Laane 2006).

Ehkki enamuse meie levisepangakatses uuritud seostest osutusid statistiliselt mitteoluliseks, esinesid ka mõned olulised seosed. Näiteks levisepangast tärganud liikide arv oli negatiivselt seotud levisepangas kasvanud domineeriva liigi *Barbula convoluta* võsude arvukusega. Mida ohtramalt esines tassides *Barbula*, seda vähem teisi liike tassis leidus. See võiks olla seotud *Barbula convoluta* suhteliselt kiire tärkamisega levisepangaproovidest. Hõivates kiiremini vaba pinna, annab see talle eelise hilisemate tärkajate ees. *Barbula convoluta* arvukus oli samuti negatiivselt

seotud palja mulla osakaaluga maapinnal. Ehkki oletasin, et vaba pinna olemasolu peaks mõjutama positiivselt kiirekasvuliste samblaliikide arvukust, ei pruugi see tulemus näidata veel vastupidist. Põhjuseks võib olla see, et vaba mullapind oli alles hiljaaegu tekkinud ja samblaleviseid polnud sinna veel märkimisväärselt kanduda jõudnud. Samuti võis seos olla juhuslikku laadi ning vajaks edaspidi täpsemaid uuringuid suurema valimiga. Levisepanga liikide arv oli oluliselt seotud ümbritseva 20 x 20 cm katseruudu sammalde katvusega. Kuna seos oli positiivne, siis peaks sammalde lähiümbruse suurem katvus soodustama levisepanga liigirikkuse kujunemist. Ka see seos on raskesti interpreteeritav ning vajaks täiendavat kontrollimist.

Levisepanga laboratoorsete uuringute kõrval oli eesmärgiks jälgida ka sammalde liigirikkuse ja katvuse häiringujärgset kujunemist ning selgitada välja sammalde levisepanga ja õhukaudse levi osatähtsus selles. Käesolevast tööst ilmnes, et sammalde katvusele on väga oluline sademete hulk. 2006 aasta oli analüüsitavatest aastatest kõige põuasem, mis tingis kontrollruutudes sammalde katvuse languse. Kruusa- ja mullaruutude sammalde katvuse langus samal aastal oli vähemärgatav. Kuna soontaimede katvus oli töötlusruutudes kontrolliga võrreldes väiksem, siis arvatavasti kompenseeris sammalde õhukaudne levi vabale pinnale või levisepangast tärnanud liikide katvuse suurenemine suurema languse.

Sammalde liigirikkuse väga väike kõikumine kontrollruutudes näitab uuritud häiringuta koosluses hetkel valitsevat tasakaalu. Uuritavate aastate vältel toimusid nende ruutude liigilises koosseisus vaid mõned väikesed muutused. Ka ühel Hollandi lubjarikkal niidul uuriti 14 kuu jooksul sammalde dünaamikat ja ei täheldatud suktessiooni. Ainult väga väikeses ruumilises skaalas (1,25 x 1,25 cm) oli samblaliikide dünaamika märkimisväärne (van Tooren *et al.* 1987). See on nii aga vaid häiringuteta koosluses. Meie töötlusruutudes, eriti maapealsest vegetatsioonist vabastatud nõ. mullaruutudes toimus väga kiire samblaliikide lisandumine. Kui esialgu tärkasid ruutudest seal enne vegetatsiooni eemaldamist olnud liigid, siis teiselkolmandal aastal tärkas nii kruusal kui mullaruutudes liike, mis nii eelnevas vegetatsioonis kui kontrollruutudes puudusid. Need olid enamasti kolonisti elustrateegiaga tippkupraised samblad. Kui kontrollruutudes kokku oli kõige suurem liikide arv üheksa (kõigi analüüsiaastate jooksul), siis mullaruutudes oli neljandal analüüsiaastal ruutudes kasvamas kokku 17 liiki samblaid. Liigirikkus mullaruutudes oli kuuendaks aastaks küll veidi langenud (12 liiki), kuid siiski suurem kui

kontrollruutudes. Kruusa- ja mullaruutudest tärkas 11 liiki, mida ei leitud kasvamas kontrollruutudes. Samuti nähtus, et vabadele laikudele tulnud uued liigid rikastasid ka kontrollruutude sammalde liigilist koosseisu. See näitab, kui vajalik on loopealse sammalde liigirikkuse säilimisele mõõdukas häiring. Vabadele pindadele saavad levida uued liigid ja seetõttu püsib sealne liigirikkus häiringuteta alade omast suurem veel mitmete aastate vältel. Sealsetelt kohtadelt saavad liigid “liikuda” aga edasi levistena levisepanga koosseisu või järgmistele vabadele laikudele.

Vaadeldes samblaliikide katvuste muutumisi analüüsiaruutudes uuritud aastate vältel, saab teha mõningaid järeldusi nende liikide levimise kohta. *Tortella tortuosa* kasvas ühes mullaruudus enne vegetatsiooni eemaldamist ja tärkas samast ruudust taas teisel analüüsiaastal. Liik taastas oma endise katvuse viiendaks aastaks ning viimasel analüüsiaastal oli *Tortella* katvus selles ruudus samblaliikidest juba kõige suurem (15%, *Ctenidium* 14%). See viitab sellele, et *Tortella tortuosa* suudab ennast levisepangast paremini taastada kui *Ctenidium*, millele viitavad ka meie levisepanga uuringud antud loopealsel. Kuna *Ctenidium* ei tärkanud ühestki meie levisepangaproovist, aga *Tortella* oli sageli seal esindatud, ilmneb siin häiringu oluline mõju *Tortella* tärkamisele ning säilimisele loopealsel. Näib, et *Ctenidium* taastoodab ennast loopealsel eelkõige klonaalselt ja gametofüüdi tükikestega maapinnal levides. Eesti loopealsete levisepangast pole seda liiki senini tärkanud ja eoskupaaridega isendeid on loopealsetelt leitud väga harva. Samuti ei leitud seda liiki Hollandi lubjarikka niidu levisepangast, kuigi liik oli maapinnal esindatud (During & ter Horst 1983). *Ctenidium* ning samuti harva eoskupraid moodustav *Ditrichum* asustasid aga nii kruusaruute kui mullaruute.

Liikide levimise kohta saab teha ka mõningaid järeldusi, vaadates nende esinemist analüüsiaruutudes erinevatel aastatel. Näiteks 2003 a. esines kahes kruusaruudus *Pohlia* sp., 2004 a. oli see liik esindatud ka ühes kontrollruudus kruusaruudu kõrval (ca 1 m kaugusel), teistes ruutudes seda liiki sel aastal ei täheldatud. Liik pidi kruusaruutu õhukaudselt levima, kuna kruusas algselt leviseid polnud. Samuti võib oletada, et *Pohlia* levis kruusaruudult kontrollruutu õhu kaudu (või siis õhu kaudu kusagilt kaugemalt). *Bryum argenteum* tärkas kõige varem mullaruutudest. Liik esines seal aastatel 2002-2004, ühel kruusaruudul aga aastal 2005. Võiks järeldada, et liik tärkas mullaruutudes levisepangast, moodustades seal 2004 aastal eoskuprad või siis levis kontrollruutu vegetatiivsete osistena. Meie levisepanga proovidest tärkasid nii *Bryum argenteum* kui *Pohlia* sp. sagedasti. Van

Tooren ja During (1988) leidsid Hollandi metsades laigule levimist uurides, et liikidega asustamine toimus põhiliselt lähileviga vegetatiivsete leviste ja varreosakeste abil. Ilmselt tärkas meilgi enamus liike varreosakestest ja vegetatiivsetest levistest. Samas, osade liikide puhul (näit. *Pottia davalliana* ja *Pohlia* sp.) on tõenäolisem eostest tärkamine. Nagu tööst nähtub, on lookoosluses sammalkatte liigirikkuse kujunemisel oluline nii levisepanga kui õhukaudse levi osakaal.

Mulla- ja kruusaruudud ning kruusa- ja kontrollruudud olid liigiliselt koosseisult omavahel suhteliselt erinevad, kuid aasta-aastalt sarnasus siiski kasvas. Sarnasus suurenes tänu sellele, et nii mulla- kui kruusaruutudes hakkasid ennast sisse seadma ja katvuste suurendamisega positsioone kindlustama sellele loopealsele iseloomulikud ja sageli esinevad liigid, peamiselt külgkupralised püsiku elustrateegiaga liigid. Hollandi metsades olid kuue aasta jooksul tehtud analüüsides esimesteks vabadele laikudele levijateks kolonisti elustrateegiaga liigid (van Tooren & During 1988). Sarnaselt meie uurimusega, suurenes järk-järgult lõpuks püsikute osakaal, peamiselt ühe püsikust maksasambla (*Lepidozia reptans*) arvel.

Loopealse vegetatsioon on kompleksne süsteem, kus ei maksa alahinnata ühegi esindatud liigirühma tähtsust. Kuigi see töö on põhiliselt keskendunud sammalde uurimisele, vaatlesime sammalde kõrval ka soontaimede ja samblike katvuste väikeseskaalalise häiringu järgset kujunemist. Kuna me lõikasime esimesel kolmel uurimisaastal kesksuvel peale analüüsides tegemist soontaimede maapealsed osad, mõjutas see soontaimede kasvu ning katvus taastus aeglaselt ka kolmel viimasel aastal. Viimaseks analüüsiaastaks polnud katvus jõudnud veel samale tasemele kontrollruutude soontaimede katvusega. Võimalik, et soontaimede kasvu mõjutas lõikamise ja mullaniiskuse kõrval ka konkurents tärkanud ja tärkavate sammaldega. Kuigi viimane analüüsiaasta oli väga põuane (iseäranis suvi) oli *Ditrichum* suutnud oma katvust mõnevõrra suurendada, mis võis soontaimede katvust negatiivselt mõjutada.

Samblikud on väga aeglase kasvuga, mistõttu nad mulla- ja kruusaruutudel praktiliselt puudusid. Viimasel paaril aastal hakkas samblike katvus mullaruutudes siiski suurenema, mis näitab, et samblikukatte taastumine võtab palju kauem aega ja täpsema dünaamika selgitamiseks tuleks analüüsi jätkata. Van Tooren & During (1988) leidsid Hollandi metsades samblike levimist uurides, et kuue aasta jooksul tärkas katseruutudes väga vähe samblikke ning nende üldkatvus jäi alati alla 1%.

Kindlasti tuleks loopealsete taimkatte kujunemisel ja taastamisel leviste hulga ja levimiseviiside kõrval arvestada veel palju teisigi aspekte. Näiteks keskkonnatingimused, sealhulgas ilmastikuolud mõjutavad mitmete liigirühmade kasvu ja püsimist loopealsetel.

Uuritud viie aasta jooksul on loopealsel toimunud huvitavaid kõikumisi sammalde ja soontaimede katvustes. Muutused katvustes on olnud erinevatel organismirühmadel erinevad. Me leidsime, et need muutused võiksid olla seotud muutuvate keskkonnatingimustega. Näiteks sammalde üldkatvuse muutus järgis sademete aastase koguhulga muutusi. See faktor oli ka ainuke oluline ilmastikufaktor, mis mõjutas sammalde katvuse muutumist. Ilmastikufaktorite, eriti sademete hulga mõju olulisust sammalde kasvule on leitud ka teistes töödes (Pitkin 1975, Sonesson *et al.* 2002, Bragazza 2006, Ingerpuu *et al.* 2007). Kuna samblad kasvavad enamasti paremini kevadel ja sügisel (van Tooren *et al.* 1988 jt.), siis arvatavasti ei kirjeldanud suviste sademete hulk muutusi sammalkattes nii hästi kui aastane sademete hulk. Soontaimede üldkatvus muutus aasta aastalt veidi erinevalt. Selle muutused järgisid enamasti suve niiskuse indeksi muutusi. Kuna soontaimed võtavad toitaineid ja vett juurte kaudu, peaks neile olema oluline püsiv mulla niiskus, seda eriti soontaimede peamisel kasvuperioodil, mis meie laiuskraadidel on suvel (Krall *et al.* 1980 jt.). Kalkuleeritud suve niiskuse indeks peaks üldjoontes näitama ka mulla niiskust, mis omakorda on leitud olevat soontaimede kasvu heaks indikaatoriks. Näiteks täiendaval suvisel kastmisel on leitud positiivne mõju ühe lubjarikka rohumaa soontaimede katvusele (Sternberg *et al.* 1999). Hasse ja Daniëls (2006) on jällegi näidanud, et kuivadel nõmmeniitudel on põud negatiivselt mõjunud rohunditele ja terofüütidele. Aastane sademete hulk ja sammalde katvus olid olulise negatiivse mõjuga soontaimede katvusele.

Võrreldes sammalde ja soontaimede katvusega, on samblike katvus väga väike. Katvuse kõikumised ei näidanud sarnasust ühegi ilmastikufaktoriga, kuid sarnaselt soontaimedega, oli suve niiskuse indeksil oluline positiivne mõju samblike üldkatvusele. Samuti oli soontaimede lõikamise ja suve niiskuse indeksi koosmõjul soodustav mõju samblike katvusele. See näitab, et soontaimedel võib olla samblikele kerge konkureeriv toime.

Soontaimede eemaldamine ei avaldanud olulist mõju sammalde üldkatvustele. See näitab, et soontaimede konkureeriv mõju ei ole suur sellist tüüpi koosluses. Konkurents on enamasti karmides tingimustes alla surutud (Brooker & Callaghan

1998, Dormann & Brooker 2002). Võimalik, et õhukesemullalistel loopealsetel vähendavad karmid keskkonnatingimused soontaimede konkurentsivõimet. Samblad ja samblikud, kes on enamasti rohkem harjunud pikkade läbikuivamis- ja põuaperioodidega (Bewley 1979, Proctor 2004), saavad sellest kasu. Uuritud loopealsel on sammalde biomass ja üldkatvus soontaimede samade väärtustega sarnane või isegi ületab seda. Sammalde katvuse oluline negatiivne mõju soontaimede katvusele näitab, et sammaldel võib olla sellist tüüpi koosluses suurem konkurentsivõime kui soontaimedel. See konkureeriv mõju võib tugevneda suure aastase sademete hulga juures. Ka ühes mägi-rohumaa eksperimendis on leitud, et ilmastiku tingimused mõjutasid liikide konkurentsivõimet (Herben *et al.* 2003). Bragazza (2006) leidis, et kõrge sademete hulga juures kasvasid osad soosamblaliigid kiiremini kui teised ja olid seetõttu konkurentsivõimelised edukamad.

Meie uurimus andis ka detailsemat infot üksikute samblaliikide käitumisest loopealsetel. Muutused kolme põhilise samblaliigi katvustes viitavad sellele, et nad reageerivad erinevalt keskkonnatingimuste muutumisele. *Ditrichum flexicaule* ja *Homalothecium lutescens* hoidsid kõikide aastate jooksul stabiilselt oma katvust, samal ajal kui liigi *Ctenidium molluscum* katvus muutus vastavalt niiskustingimustele. Liigil *Ditrichum flexicaule* on väga tihe kasvuvorm ja see aitab tal säilitada vihmavett kauem, leevendades sellega kuivaperioodide mõju. Liigil *Homalothecium lutescens* on kohev kasvuvorm, kuid vastavalt Düll'i (1991) põuataluvusindeksile, on tema põuataluvus nendest kolmest liigist kõige suurem. Liigi *Ctenidium molluscum* kasvuvorm ei ole eriti tihe ja tema põuataluvusindeks ei ole eriti kõrge ning seega peaks sademete hulk just selle liigi kasvule olema kõige olulisem. Erinevate samblaliikide vahel on leitud nii konkurentsi kui üksteise soodustamist (Økland & Økland 1995, Rydin 1997). Meie oma uurimuses ei leidnud olulisi seoseid uuritud samblaliikide katvuste vahel ning seega ei saa märkida ka liikidevahelisi mõjusid.

Järeldused: 1) Paljud loopealsetele tüüpilised samblaliigid, mis on maapealses sammalkattes harva esinevad ja väikese katvusega, esinevad levisepangas sageli ja ohtralt. 2) Häiringud suurendavad oluliselt sammalde liigirikkust loopealsetel. 3) Õhukaudse levi osakaal on oluline sammalkatte liigirikkuse kujunemisel lookoosluses. 4) Loopealsete sammalde kasvu soodustab suur aastane sademete koguhulk, soontaimede ja samblike kasvu aga kõrge niiskuse indeksiga suved. 5) Soontaimede katvus loopealsetel on pärsitud suure sammalde katvuse poolt. 6)

Soontaimede maapealsete osade eemaldamine ei avalda olulist mõju sammalde ja samblike katvusele.

Käesolev töö tõstatas ka uusi küsimusi – kui pikaeline on sammalde levisepank loopealsetel; mis määrab väga haruldaste loopealsete liikide leviku ning säilimise; millised on konkreetsed liikide ja liigirühmade vahelised konkurentsi ja soodustussuhted ning millest need sõltuvad. Need küsimused ootavad lahendamist edaspidise uurimistöö käigus.

KOKKUVÕTE

Käesoleva töö eesmärkideks oli: 1) teha kindlaks Hanila-Sillukse loopealse sammalkatte ja sammalde levisepanga liigiline koosseis; 2) analüüsida levisepanga liigirikkuse seoseid maapealse sammalde liigirikkuse ja katvusega; 3) jälgida sammalde katvuse ja liigirikkuse häiringujärgset kujunemist ning selgitada välja sammalde levisepanga ja õhukaudse levi osatähtsus selles; 4) uurida ilmastikuparameetrite mõju sammalde, samblike ja soontaimede katvuste muutumisele ning 5) selgitada soontaimede maapealsete osade eemaldamise mõju krüptogaamide katvustele.

Loopealsel leiti kasvamas 65 liiki soontaimi ja 21 liiki sambলাid. Levisepangaproovidest tärkas 15 sambলাliiki üheteistkümnest perekonnast. Erinevused maapealse ja levisepanga liigilises koosseisus olid märgatavad. Enamust liike, mis esinesid maapealsetes ruutudes sageli ja ohtralt, ei täheldatud levisepangas. Maapinnal olid levinud rohkem püsikud, levisepangas olid ülekaalus kolonistid. Levisepangas domineerisid tippkupralised sambলাd, maapealsetes ruutudes oli väike ülekaal külgekupralistel sammaldel.

Loopealse levisepanga sammalde liigirikkus ei olnud oluliselt seotud maapealse sammalde liigirikkuse ja katvusega. Samuti ei ilmnenud kindlat seost katseruutudes kasvanud sambলাliikide ja levisepanga proovidest tärkanud sama liigi isendite esinemise ja arvukuse vahel.

Häiringut simuleerivates maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruutudes tõusis uurimisperioodi lõpuks sammalde katvus ja liigirikkus oluliselt kõrgemaks kontrollruutude omast. Maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruutudes tärkasid esimeseks sügiseks enamus eelnevalt neis ruutudes kasvanud ja loopealsel sageli esinevad (püsiku elustrateegiaga) sambলাliigid. Järgnevatel aastatel lisandus aga palju kolonisti elustrateegiaga ja lühiealisi sambলাliike. Viimaseks uurimisaastaks olid mitmed lühiealised ja kolonisti elustrateegiaga liigid lahkunud ning uuritud loopealse domineerivad liigid oma katvusi suurendanud.

Ainult õhukaudse levi hindamise ruutudes tärkasid esimestel uurimisaastatel peamiselt kolonisti elustrateegiaga ja lühiealised sambলাliigid. Ilmusid ka enamus loopealsel sageli esinevaid liike, mille katvused aeglaselt suurenesid. Viimasel analüüsiaastal olid ülekaalus ikka kolonisti elustrateegiaga liigid.

Sammalde üldkatvuse ja domineeriva samblaliigi *Ctenidium molluscum* katvuse muutused olid oluliselt seotud aastase sademete koguhulgaga. Mõlemad väärtused olid kõige kõrgemad suurima sademete koguhulgaga aastatel. Soontaimede katvuse muutus oli kõige paremini kirjeldatav suve niiskuse indeksiga kasvuperioodi vältel. Kõrge indeksi väärtusega suved soodustasid nii soontaimede kui samblike kasvu. Aastasel sademete koguhulgal ja sammalde katvusel oli negatiivne koosmõju soontaimede katvusele. Soontaimede lõikamine ei mõjutanud oluliselt sammalde ja samblike katvust.

Käesolev uurimistöö selgitab loopealsete sammalkatte kujunemise seaduspärasusi ning põhjendab karjatamise osatähtsust sammalde liigirikkuse säilitamisel.

SUMMARY

Influence of diaspore bank, disturbance and weather factors on the dynamics of alvar moss layer.

The aims of this study were: 1) to determine the species composition of bryophytes in diaspore bank and on the ground of an alvar area; 2) to analyse the relationships between diaspore bank species richness and aboveground species richness and cover; 3) to observe the formation of bryophyte layer and species richness after a small-scale disturbance and to estimate the relative importance of diaspore bank and aerial dispersal in gap regeneration; 4) to follow the changes in moss, lichen and vascular plant cover on undisturbed alvar, to find out which weather parameters have significant influence on the cover values; and 5) to test whether the removal of shoots of vascular plants influences the covers of cryptogams.

In the aboveground vegetation 65 vascular plant species and 21 bryophyte species were found. The diaspore bank contained 15 moss species belonging to 11 genera. The species composition of the aboveground moss layer was different from that of the diaspore bank. Majority of the frequent species on ground were missing in the diaspore bank. In the aboveground vegetation pleurocarps and perennials were more frequent, whereas in diaspore bank acrocarps and colonists dominated. The species richness of diaspore bank was not related to aboveground species richness and cover.

In the plots of simulated disturbance almost all species (mostly perennials) that were present before the vegetation removal, emerged during the first year after the vegetation removal. In the next years short-lived bryophytes and colonists become more frequent. Although in the last year some short-lived species and colonists disappeared and in aboveground dominating perennials increased their cover, the species richness in disturbed plots remained higher than in control plots.

In plots where aerial dispersal was estimated, mostly short-lived species and colonists emerged during the first years. Most of the aboveground frequent species appeared also, and began slowly increasing their covers. The colonist species still dominated in the last year of investigation.

The fluctuations of total moss cover and the cover of the dominating moss species *Ctenidium molluscum* followed changes in annual precipitation. Both cover

values were highest in years with high precipitation. The cover change of vascular plants was best characterized by the moisture index of the growth period (three summer months). Summers with high moisture indexes facilitated vascular plant and lichen growth. Annual precipitation and the cover of mosses had a negative influence on the cover of vascular plants. The cutting of vascular plants did not have a significant effect on moss and lichen cover.

This study gives explanations to the dynamics in alvar moss layer and points to the importance of small-scaled disturbance, caused usually by grazing, in maintaining the bryophyte species richness.

TÄNUSÕNAD

Ma tänan väga oma juhendajat Nele Ingerpuud kasulike nõuannete, julgustuse ja abi eest selle töö valmimisel! Nende kuue aasta jooksul on tulnud veeta mitmeid välitööpäevi Hanila-Sillukse loopealsel. Seda nii vihmas, tuules kui lõõskavas päikeses, kuid kõik need päevad (ja ööd) on toredatena meelde jäänud. Peale Nele on välitöödel abiks olnud Kai Vellak, Marju Kupper, Aveliina Helm, Priit Kupper ja Mare Leis. Aitäh teile! Tänud Eesti Meteoroloogia ja Hüdroloogia Instituudile ilmastikuandmete kasutada andmise eest! Sammalde määramisel olid abiks Nele, Kai ja Mare. Statistika-alaseid soovitusi ja vajalikke nõuandeid on andnud Jaan Liira, Tiit Teder, Meelis Pärtel, Laura Vent ja Kai V. Tänan teid ja kõiki teisi, kes selle töö valmimisele kaasa on aidanud! Tööd on toetanud ETF (grant 5452).

KASUTATUD KIRJANDUS

- Akkel, R. 1967. Eesti lage- ja põõsasloodude taimkattest. *Eesti Loodusuurijate Seltsi aastaraamat* 58: 70-92.
- Albertson, N. 1946. Österplana hed - ett alvarområde på Kinnekulle. *Acta Phytogeographica Suecica* 20: 1-267.
- Albertson, N. 1950. Das Grosse Südliche Alvar der Insel Öland: eine Pflanzensoziologische Übersicht. *Svensk Botanisk Tidskrift* 44: 269-331.
- Bakker, J.P., Bakker, E.S., Rosén, E., Verweij, G.L. & Bekker, R.M. 1996. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 7: 165-176.
- Bates, J.W., Thompson, K. & Grime, J.P. 2005. Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community. *Global Change Biology* 11: 757-769.
- Belcher, J.W., Keddy, P.A. & Catling, P.M. 1992. Alvar vegetation in Canada: a multivariate description at two scales. *Canadian Journal of Botany* 70: 1279-1291.
- Bergamini, A., Pauli, D., Peintinger, M. & Schmid, B. 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89: 920-929.
- Bertness, M.D. & Ewanchuk, P.J. 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132: 392-401.
- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annual Review of Plant Physiology* 30: 195-238.
- Bisang, I. 1995. The diaspore bank of hornworts (*Anthocerotae*, *Bryophyta*) and its role in the maintenance of populations in cultivated fields. *Cryptogamia Helvetica* 18: 107-116.
- Boch, S. & Dengler, J. 2006. Floristische und ökologische Charakterisierung sowie Phytodiversität der Trockenrasen auf der Insel Saaremaa (Estland). In: Bültmann, H., Fartmann, T. & Hasse, T. (eds.). *Trockenrasen auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen*. Institut für Landschaftsökologie, Münster 15: 55-71.
- Bragazza, L. 2006. A decade of plant species changes on a mire in the Italian Alps: vegetation-controlled or climate-driven mechanisms? *Climatic Change* 77: 415-429.

- Breil, D.A. & Moyle S.M. 1979. Bryophytes used in construction of bird nests. *The Bryologist* 79: 95-98.
- Brooker, R.W. & Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207.
- Dierßen, K. 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca* Bd. 56, Stuttgart: 1-289.
- Dormann, C.F. & Brooker, R.W. 2002. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica* 23: 297-301.
- Duckett, J.G. & Ligrone, R. 1992. A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses. *Journal of Bryology* 17: 335-354.
- Dunnett, N.P. & Grime, J.P. 1999. Competition as an amplifier of short-term vegetation responses to climate: an experimental test. *Functional Ecology* 13: 388-395.
- During, H.J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- During, H.J. & ter Horst, B. 1983. The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* 9: 57-64.
- During, H.J. & Willems, J.H. 1984. Diversity models applied to a chalk grassland. *Vegetatio* 57: 103-114.
- During, H.J. 1986. Longevity of spores of *Funaria hygrometrica* in chalk grassland soil. *Lindbergia* 12: 132-134.
- During, H.J. & Willems, J.H. 1986. The impoverishment of the bryophyte and lichen flora of the Dutch chalk grasslands in the thirty years 1953-1983. *Biological Conservation* 36: 143-158.
- During, H.J., Brugues, M., Cros, R.M. & Lloret, F. 1987. The diaspore bank of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia* 13: 137-149.
- During, H.J. 1990. The bryophytes of calcareous grasslands. In: Hillier, S.H., Walton, D.W.H. & Wells, D.A. (eds.). *Calcareous grasslands - ecology and management*. Bluntisham, Huntingdon: 35-40.
- During, H.J. 1995. Population regulation in tuber-bearing mosses: a simulation model. *Lindbergia* 20: 26-34.

- During, H.J. & Lloret, F. 1996. Permanent grid studies in bryophyte communities I. Pattern and dynamics of individual species. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 79: 1-41.
- During, H.J. 1997. Bryophyte diaspore banks. *Advances in Bryology* 6: 103-134.
- During, H.J. 2000. Life history characteristics of threatened bryophytes. *Zeitschrift der Ökologie und Naturschutz* 9: 19-26.
- During, H.J. 2001. New frontiers in bryology and lichenology. Diaspore banks. *The Bryologist* 104 (1): 92-97.
- Düll, R. 1991. Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen. *Scripta Geobotanica* 18: 175-215.
- European Committee for the Conservation of Bryophytes (ECCB). 1995. *Red Data Book of European Bryophytes*. ECCB, Trondheim.
- Evans, A.S. & Cabin, R.J. 1995. Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendleri*. *Ecology* 76 (2): 344-356.
- Fischer, S., Poschlod, P. & Beinlich, B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals by sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33: 1206-1222.
- Frahm, J.-P. 2003. Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie* 24: 3-14.
- Fröberg, L. 1989. *The calcicolous lichens on the Great Alvar of Öland, Sweden*. Institutionen för Systematisk Botanik, Lund.
- Hasse, T. & Daniëls, F.J.A. 2006. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *Journal of Vegetation Science* 17: 135-146.
- Hein, V. 1966. Sammalde mõju mõnede niidutaimede seemnelisele uuenemisele. Der Einfluss des Moores auf die Erneuerung einiger Wiesenpflanzen durch Samen. *Eesti NSV TA toimetised. Bioloogia* 4: 551-557.
- Heinken, T., Lees, R., Raudnitschka, D. & Runge, S. 2001. Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology* 23: 293-300.
- Helm, A., Hanski, I., Pärtel, M. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9 (1): 72-77.
- Herben, T., Krahulec, F., Hadincová, V., Pecháčková, S. & Wildová, R. 2003. Year-to-year variation in plant competition in a mountain grassland. *Journal of Ecology* 91: 103-113.

- Herben, T. & Wagnerová, M. 2004. Effects of bryophyte removal and fertilization on established plants in a mountain grassland: changes of a fine-scale spatial pattern. *Lindbergia* 29: 33–39.
- Hock, Z., Szövényi, P. & Toth, Z. 2004. Seasonal variation in the bryophyte diaspore bank of open grasslands on dolomite rock. *Journal of Bryology* 26: 285-292.
- Holien, H. 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the Caliciales in a suboceanic spruce forest area in Central Norway. *Lichenologist* 28(4): 315-330.
- Ignatov, M.S. & Ignatova, E.A. 2001. On the zoochory of *Schistostega pennata* (*Schistotegaceae, Musci*). *Arctoa* 10: 83-96.
- Ingerpuu, N. (ed.), Kalda, A., Kannukene, L., Krall, H., Leis, M. & Vellak, K. (ed.) 1998. *Eesti sammalde määraja*. Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Ingerpuu, N., Vellak, K., Kukk, T. & Pärtel, M. 2001. Bryophyte and vascular plant species richness in boreo-nemoral moist forests and mires. *Biodiversity and Conservation* 10: 2153-2166.
- Ingerpuu, N., Liira, J. & Pärtel, M. 2005. Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology* 180: 69-75.
- Ingerpuu, N. & Kupper, T. 2007. Response of calcareous grassland vegetation to mowing and fluctuating weather conditions. *Journal of Vegetation Science* 18: 141-146.
- Ingerpuu, N., Vellak, K. & Möls, T. 2007. Growth of *Neckera pennata*, an epiphytic moss of old-growth forests. *The Bryologist* 110 (2): 309-318.
- Ipatov, V.S. & Tarkhova, T.N. 1983. Vzaimovlijaniye mhovih i lishainikovih sinuzii v zelenomoshno-lishainikovih sosnjakah. *Ekologija* 1: 20-26.
- Jonsson, B.G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819-826.
- Kalamees, R. & Zobel, M. 1997. The seed bank in an Estonian calcareous grassland: comparison of different successional stages. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 32: 1-14.
- Kalamees, R. & Zobel, M. 2001. Gap regeneration in a calcareous grassland community—the role of seed rain, seed bank and clonal growth. *Ecology* 83 (4): 1017-1025.
- Kannukene, L. 1984. Alvar bryophyte flora of the West-Estonian islands. In: Martin, J., Nilson, E., Piin, T., Poom, K. & Tamm, K. (eds.). *Flora and groupings of lower plants in natural and anthropogenous extreme environment conditions*. Academy of Sciences of the Estonian SSR, Tallinn: 72-99.

- Kannukene, L. 1987. Bryoflora of alvars of the Estonian SSR. In: Laasimer, L. & Kull, T (eds.). *The plant cover of the Estonian SSR. Flora, vegetation and ecology*. Valgus, Tallinn: 160-167.
- Kannukene, L. 1990. Mosses. In: Masing, V., Roosalu, E. & Koppel, A (eds.). *Flora and vegetation of Saaremaa islands*. Estonian Academy of Sciences, Institute of Zoology and Botany, Tartu University, Tartu: 24-27.
- Kannukene, L., Ingerpuu, N., Vellak, K. & Leis, M. 1997. Additions and amendments to the list of Estonian bryophytes. *Folia Cryptogamica Estonica* 31: 1-7.
- Kimmerer, R.W. 1991. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida*. II. Differential success of sexual and asexual propagules. *The Bryologist* 94: 284-288.
- Krachulec, F., Rosén, E. & van der Maarel, E. 1986. Preliminary classification and ecology of dry grassland communities on Öland 's Stora Alvar (Sweden). *Nordic Journal of Botany* 6: 797-809.
- Krall, H., Pork, K., Aug, H., Püss, O., Rooma, I. & Teras, T. 1980. *Eesti NSV looduslike rohumaaade tüübid ja tähtsamad taimekooslused*. ENSV Põllumajandusministeeriumi Informatsiooni ja Juurutamise Valitsus, Tallinn.
- Kukk, T. & Kull, K. 1997. Puisniidud. *Estonia Maritima* 2: 1-249.
- Kukk, T. 1999. *Eesti taimestik*. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tartu-Tallinn.
- Laaka-Lindberg, S. & Heino, M. 2001. Clonal dynamics and evolution of dormancy in the leafy hepatic *Lophozia silvicola*. *Oikos* 94: 525-532.
- Laaka-Lindberg, S., Korpelainen, H. & Pohjamo, M. 2003. Dispersal of asexual propagules in bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 93: 319-330.
- Laasimer, L. 1965. *Eesti NSV taimkate*. Valgus, Tallinn.
- Laasimer, L. 1973. Loopealsed siit- ja sealtpoolt Läänemerd. *Eesti Loodus* 11: 683-687.
- Laasimer, L. 1975. Eesti lood ja loometsad, nende kaitse. In: Renno, O. (ed.). *Eesti loodusharulduste kaitseks*. Valgus, Tallinn: 20-35.
- Leishman, M.R., Masters, G.J., Clarke, I.P. & Brown, V.K. 2000. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. *Functional Ecology* 14: 293-299.
- Lewis Smith, R.I. 1999. Biological and environmental characteristics of three cosmopolitan mosses dominant in continental Antarctica. *Journal of Vegetation Science* 10: 231-242.
- Lilleleht, V. (ed.) 1998. *Eesti Punane Raamat*. Tartu.

- Limpens, J., Berendse, F. & Klees, H. 2004. How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on *Sphagnum* and vascular plants in bogs. *Ecosystems* 7: 793-804.
- Lippmaa, T. 1933. Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni. *Eesti Loodusuurijate Seltsi aruanded* 40 (1-2): 1-169.
- Lippmaa, T. 1940. Loometsa ökoloogiast. *Neljanda Eesti Loodusteadlaste Päeva ettekannete kokkuvõtted*: 20-24.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W. & Wolfinger, R.D. 1996. *SAS® system for mixed models*. SAS Institute Inc., Cary, NC, US.
- Longton, R.E. 1982. Bryophyte vegetation in polar regions. In: Smidt, A.J.E. (ed.) *Bryophyte ecology*. Chapman & Hall, London-New York: 123-165.
- Longton, R.E. & Schuster, R.M. 1983. Reproductive biology. In: Schuster, R.M. (ed.). *New manual of bryology*. Nichinan. The Hattori Botanical Laboratory: 386-462.
- Longton, R.E. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. In: Bates, J.W. & Farmer A.M. (eds.). *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford: 32-76.
- Longton, R.E. 1997. Reproductive biology and life-history strategies. *Advances in Bryology* 6: 65-101.
- Löbel, S., Dengler, J. & Hobohm, C. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: the effects of environment, landscape structure and competition. *Folia Geobotanica* 41: 377-393.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Malmer, N., Albinsson, C., Svensson, B.M. & Wallén, B. 2003. Interferences between *Sphagnum* and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos* 100: 469-482.
- Masing, V. (ed.) 1992. *Ökoloogialeksikon*. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn.
- Meensalu, L. 1992. *500 õpetust köögivilja kasvatamiseks*. Valgus, Tallinn.
- Melnitšuk, V.M. 1970. Opredelitel listvennõh mhov srednei polosõ i juga Evropeiskoi tšasti SSSR. Istatelstvo "Naukova Dumka", Kiiev.
- Middelborg, J. & Mattson, J. 1987. Crustaceous lichenized species of the Caliciales in Norway. *Sommerfeltia* 5: 1-70.
- Miles, C.J. & Longton, R.E. 1992. Deposition of moss spores in relation to distance from parent gametophytes. *Journal of Bryology* 17: 355-368.

- Mogensen, G.S. 1981. The biological significance of morphological characters in bryophytes: the spore. *The Bryologist* 84(2): 187-207.
- Morecroft, M.D., Masters, G.J., Brown, V.K., Clarke, I.P., Taylor, M.E. & Whitehouse, A.T. 2004. Changing precipitation pattern alter plant community dynamics and succession in an ex-arable grassland. *Functional Ecology* 18: 648-655.
- Newton, A.E. & Mishler, B.D. 1994. The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76: 127-145.
- Økland, R.H. & Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S. Norway. *Sommerfeltia* 16: 1-254.
- Økland, R.H. & Økland, T. 1995. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. II. Effects of density. *Journal Ecology* 84: 63-69.
- Oksanen, J. 1984. Interspecific contact and association in sand dune vegetation dominated by bryophytes and lichens. *Annales Botanici Fennici* 21: 189-199.
- Ordóñez, A., Guerra, J. & Cano, M.J. 2003. The bryophyte diaspore bank in soils affected by the Aznalcóllar (Seville, SW Spain) mine disaster. *Anales de Biología* 25: 37-48.
- Otsus, M. & Zobel, M. 2002. Small-scale turnover in calcareous grassland, its pattern and components. *Journal of Vegetation Science* 13: 199-206.
- Otsus, M. & Zobel, M. 2004. Moisture conditions and the presence of bryophytes determine fescue species abundance in a dry calcareous grassland. *Oecologia* 138: 293-299.
- Ott, S., Elders, U. & Jahns, H.M. 1996. Vegetation of the rock-alvar of Gotland I. Microhabitats and succession. *Nova Hedwigia* 63 (3-4): 433-470.
- Ott, S., Elders, U. & Jahns, H.M. 1997. Vegetation of the rock-alvar of Gotland II. Microclimate of lichen-rich habitats. *Nova Hedwigia* 64 (1-2): 87-101.
- Petersson, B. 1955. Einige bryologische Probleme in der Flora und Vegetation Gottlands, Sweden. *Mitteilungen der Thüringischen Botanischen Gesellschaft I* (2/3): 167-174.
- Petersson, B. 1958. Dynamik och konstans i Gotlands flora och vegetation. *Acta Phytogeographica Suecica* 40: 1-288.
- Petersson, B. 1965. Gotland and Öland. Two limestone islands compared. *Acta Phytogeographica Suecica* 50: 131-140.
- Pitkin, P.H. 1975. Variability and seasonality of the growth of some corticolous pleurocarpous mosses. *Journal of Bryology* 8: 337-356.

- Porley, R.D. 1999. Bryophytes of chalk grassland in the Chiltern Hills, England. *Journal of Bryology* 21: 55-66.
- Price, M.V. & Joyner, J.W. 1997. What resources are available to desert carnivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78: 764-773.
- Proctor, M.C.F. 2000. Physiological ecology. In: Shaw, J.A. & Goffinet, B. (eds.). *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge: 225-247.
- Proctor, M.C.F. 2004. How long must a desiccation-tolerant moss tolerate desiccation? Some results of 2 years' data logging on *Grimmia pulvinata*. *Physiologia Plantarum* 122: 21-27.
- Pärtel, M. & Zobel, M. 1995. Small-scale dynamics and species richness in successional alvar plant communities. *Ecography* 18: 83-90.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K. & van der Maarel, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117.
- Pärtel, M., Kalamees, R., Zobel, M. & Rosén, E. 1998. Restoration of species-rich limestone grassland communities from overgrown land: the importance of propagule availability. *Ecological Engineering* 10: 275-286.
- Pärtel, M., Kalamees, R., Zobel, M. & Rosén, E. 1999a. Alvar grasslands in Estonia: variation in species composition and community structure. *Journal of Vegetation Science* 10: 561-570.
- Pärtel, M., Mändla, R. & Zobel, M. 1999b. Landscape history of a calcareous (alvar) grassland in Hanila, western Estonia, during the last three hundred years. *Landscape Ecology* 14: 187-196.
- Pärtel, M. & Zobel, M. 1999. Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography* 22: 153-159.
- Pärtel, M., Moora, M. & Zobel, M. 2001. Variation in species richness within and between calcareous (alvar) grassland stands: the role of core and satellite species. *Plant Ecology* 157: 203-211.
- Pärtel, M. 2004. Loopealsed. In: Kuk, T. (ed.) *Pärandkooslused*. Pärandkoosluste kaitse ühing, Tartu: 178-190.
- Reintam, L. 1995. Soils in Estonia. In: Kuldkepp, P. (ed.) *Soil and fertilization*. Estonian Agricultural University, Tartu: 122-131.
- Riigi Teataja 2004. VV, RTI, 21.05.2004, 44, 313.

- Rocheftort, L. 2000. Sphagnum – a keystone genus in habitat restoration. *The Bryologist* 103 (3): 503-508.
- Rosén, E. 1982. Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of south Öland, Sweden. *Acta Phytogeographica Suecica* 72: 1-104.
- Rosén, E. & Borgegård, S.O. 1999. The open cultural landscape. *Acta Phytogeographica Suecica* 84: 113-134.
- Rydin, H. 1997. Competition among bryophytes. *Advances in Bryology* 6: 135-168.
- Ryser P. 1993. Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4:195-202.
- Sedia, E.G. & Ehrenfeld, J.G. 2003. Lichens and mosses promote alternate stable plant communities in the New Jersey Pinelands. *Oikos* 100: 447-458.
- Sonesson, M., Carlsson, B.Å., Callaghan, T.V., Halling, S., Björn, L.O., Bertgren, M. & Johanson, U. 2002. Growth of two peat-forming mosses in subarctic mires: species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos* 99: 151-160.
- STATISTICA 6.0. StatSoft, Inc. 1984-2001.
- Sternberg, M., Brown, V.K., Masters, G.J. & Clarke, I.P. 1999. Plant community dynamics in a calcareous grassland under climate change manipulations. *Plant Ecology* 143: 29-37.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Thomson, P. 1923. Zur Frage der regionalen Verbreitung und Entstehung der Gehölzwiesen und Alvartriften in Nord-Estland. *Eesti Loodusuurijate Seltsi aruanded* 30 (3-4): 45-53.
- Tobias, M. & Kannukene, L. 1997. Bryophyte communities of limestone grasslands on Saaremaa and Vilsandi Islands. *Folia Cryptogamica Estonica* 31: 8-12.
- Trass, H. & Randlane, T. (eds.). 1994. *Eesti suursamblikud*. Greif, Tartu.
- van der Maarel, E. 1988. Floristic diversity and guild structure in the grasslands of Öland's Stora Alvar. *Acta Phytogeographica Suecica* 76: 53-65.
- van Tooren, B.F., During, H.J. & Lensink, J.G. 1985. The influence of the bryophyte layer on the microclimate in chalk grasslands. *Abstracta Botanica* 9 (2): 219-230.
- van Tooren, B.F., During, H.J. & Oudhof, J.A.F. 1987. Dynamics of bryophytes in a chalk grassland. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 22: 377-383.

- van Tooren, B.F. & During, H.J. 1988. Early succession of bryophyte communities on Dutch forest earth banks. *Lindbergia* 14: 40-46.
- van Tooren, B.F., den Hertog, J. & Verhaar, J. 1988. Cover, biomass and nutrient content of bryophytes in Dutch chalk grasslands. *Lindbergia* 14: 47-54.
- van Tooren, B.F., Odé, B., During, H.J. & Bobbink, R. 1990. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands. *Lindbergia* 16: 153-160.
- Vellak, K. & Paal, J. 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1595-1620.
- Vellak, K., Kannukene, L., Ingerpuu, N. & Leis, M. 2001. Additions to the list of the Estonian bryophytes, 1997-2001. *Folia Cryptogamica Estonica* 38: 71-78.
- Vellak, K., Ingerpuu, N., Kannukene, L. & Leis, M. 2006. New Estonian records. Liverworts and mosses. *Folia Cryptogamica Estonica* 42: 107-111.
- Vilbaste, G. 1953. Põõsasmarana levikust Eesti NSV-s. In: *Loodusuurijate Seltsi juubelikoguteos 1853-1953*. Tallinn: 154-167.
- Vilbaste, K. (ed.). 2005. *Rahvusvahelise tähtsusega looma- ja taimeliigid*. Eesti Keskkonnaministeerium, Tallinn.
- Vilberg (= Vilbaste), G. 1927. Loost ja lootaimkattest Ida-Harjumaal. *Eesti Loodusuurijate Seltsi aruanded* 34: 1-131.
- Virtanen, R., Johnston, A.E., Crawley, M.J. & Edwards, G.R. 2000. Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology* 151: 129-141.
- Zamfir, M. 1999. *From pattern to process – studies on limestone grassland, with emphasis on the bryophyte-lichen layer and its effects on vascular plants*. Acta Universitatis Upsaliensis. Dissertation Uppsala University, Uppsala.
- Zamfir, M., Dai, X. & van der Maarel, E. 1999. Bryophytes, lichens and phanerogams in an alvar grassland: relationships at different scales and contributions to plant community pattern. *Ecography* 22: 40-52.
- Zamfir, M. 2000. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments. *Oikos* 88: 603–611.
- Zamfir, M. & Goldberg, D.E. 2000. The effect of initial density on interactions between bryophytes at individual and community levels. *Journal of Ecology* 88: 243-255.
- Zander, R.H. & During, H.J. 1999. *Neophoenix (Pottiaceae)*, a new African moss genus found through soil diaspore bank analysis. *Taxon* 48: 657-662.

- Znamenskiy, S., Helm, A. & Pärtel, M. 2006. Threatened alvar grasslands in NW Russia and their relationship to alvars in Estonia. *Biodiversity and Conservation* 15: 1797-1809.
- Zobel, M. 1987. The classification of Estonian alvars and their plant communities. In: Laasimer, L. & Kull, T. (eds.). *The plant cover of the Estonian SSR. Flora, vegetation and ecology*. Tallinn: 28-45.
- Zobel, M. 1990. Alvar vegetation. In: Masing, V., Roosalu, E., Koppel, A. (eds.). *Flora and vegetation of Saaremaa island*. Estonian Academy of Sciences, Tartu: 41-45.
- Zobel, M. 1992. Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65: 314-320.
- Zobel, M., Suurkask, M., Rosén, E. & Pärtel, M. 1996. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland. *Journal of Vegetation Science* 7: 203-210.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266-269.

Käsikirjad

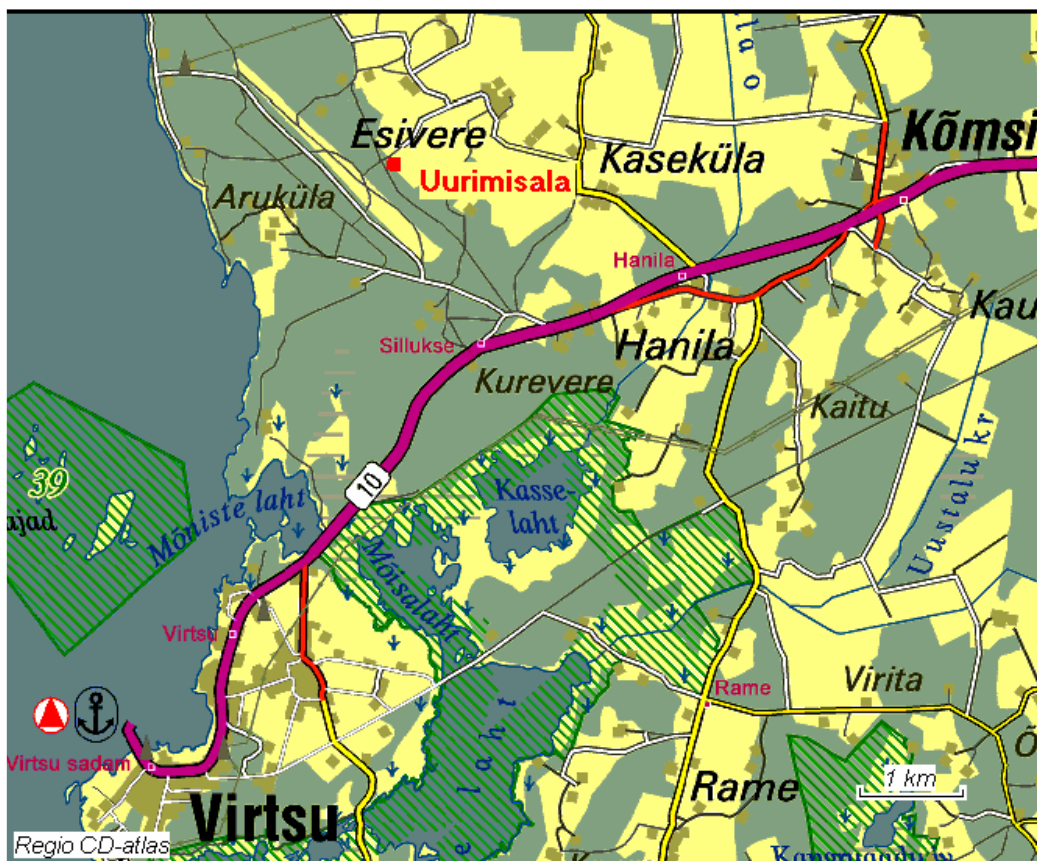
- Helm, A. 2001. Liigiline mitmekesisus ja liikide tunnused: Eesti ja Rootsi loopealsete taimkatte võrdlus. Lõputöö. TÜ BÖI, Tartu.
- Helm, A. 2003. Saaremaa ja Muhu lookoosluste ajalis-ruumiline dünaamika. Magistritöö. TÜ BÖI, Tartu.
- Kalamees, R. 1995. *The seed bank in an Estonian chalk grassland- comparison of different successional stages. M.Sc. Thesis*, Institute of Botany and Ecology, University of Tartu.
- Laane, M. 2004. Karjatamise ja niitmise mõju rannaniitude samblafloraale ning rannaniitude sammalde levisepank Kihnu saarel. Lõputöö. TÜ BÖI, Tartu.
- Laane, M. 2006. Majandamise mõju rannaniitude sammalde mitmekesisusele ja levisepangale. Magistritöö. TÜ BÖI, Tartu.
- Pesur, T. 2002. Samblarinde seosed levisepangaga ja rohuringega loopealsetel. Lõputöö. TÜ BÖI, Tartu.

- Tobias, M. 1997. Saaremaa ja Vilsandi loopealsete samblakooslused ja nende seosed keskkonnatingimustega. Magistritöö. TPÜ Geoökoloogia õppetool, Tallinn.
- Trass, H. 1949. Pääsküla loopealse fütotsönoloogiline kirjeldus. Auhinnatöö, Tartu. (Käsikiri TÜ raamatukogus).

Internetileheküljed

- Ingerpuu, N., Kalda, A., Kannukene, L., Krall, H., Leis, M. & Vellak, K. (comps.). 2006. Eesti sammalde nimestik (online). [<http://www.botany.ut.ee/bruoloogia>]. 23. mai 2007.

Uurimisala paiknemine



Levisepangast tärnanud samblaliigid ja nende arvukusgrupid (1: 1-5 võsu; 2: 6-10 võsu; 3: 11-50; 4: 51-100; 5: 101-200; 6: 201-300; 7: 301-500; 8: 501-700; 9: > 700), arvukus (võsude keskmine arv levisepangaproovides) ja esinemisprotsent. Arvukusgrupi ja arvukuse määramiseks on võetud iga levisepangaproovi kahe tassi keskmised väärtused. 1-20: proovid, mis kogutud 2002 ja kasvatatud 2003 a. H1-H5: proovid, mis kogutud 2001 ja kasvatatud 2002 a.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	H1	H2	H3	H4	H5	arvukus	esinemis%
<i>Barbula convoluta</i>	7	9	9	9	9	9	4	7	9	6	6	9	7	9	8	7	8	9	8	7	4	3	5	3	4	600,8	100
<i>Barbula unguiculata</i>																									2	0,3	4
<i>Bryum argenteum</i>	9	6	5	7	9	3	3	9	9	8	8	9	9	8	6	8	9	9	6	9	3		3			749,7	80
<i>Bryum</i> sp.	1					1		1	2		1	2		5	5	1		3								7,5	28
<i>Campylium sommerfeldtii</i>																	1	1			2	1	2	4	1	1,9	28
<i>Ceratodon purpureus</i>	3				1				1							3										2,6	16
<i>Ditrixum flexicaule</i>	2	2	2			1	1	1	3	2					2	1	2									3,2	44
<i>Fissidens dubius</i>						1				1		1			2		2			1	4	1	1	3	5	9,9	44
<i>Pohlia</i> sp.	7	6	6	5	4	3			3	3			8	3	1	8	9	5	4	4	6		8	3	158,9	76	
<i>Pottia davalliana</i>	1	4	3	3	6	5	3	1	1	7	4	3	1	1	1	1	3	3	7	5	3	1		3	67,4	84	
<i>Pottia lanceolata</i>									3			1			1				1							0,7	16
<i>Thuidium abietinum</i>									1																	0,04	4
<i>Tortella inclinata</i>																				1						0,02	4
<i>Tortella</i> sp.																			6		5	7	7	1	3	48,6	24
<i>Tortella tortuosa</i>	3	6	8	9	9	8	9	9	9	5	9	8	7	6	8		3	7	5	4	4	7	6	4		410,4	92
<i>Trichostomum crispulum</i>	8	4	6	5	6	5	6	6	7	8	7	5	5	5	8	7	9	6	8	7	8	6	5	7	7	0,02	4
Liike kokku																											

Hanila-Sillukse uurimisala soontaime- ja samblikuliigid.

Soontaimed

Achillea millefolium
Anemone sylvestris
Antennaria dioica
Anthyllis vulneraria
Asperula tinctoria
Astragalus danicus
Avenula pratensis
Brachypodium pinnatum
Briza media
Campanula persicifolia
Campanula rotundifolia
Carex caryophylla
Carex flacca
Carex ornithopoda
Carex tomentosa
Carlina vulgaris
Centaurea jacea
Centaurea scabiosa
Cerastium fontanum
Cirsium acaule
Dactylis glomerata
Epipactis atrorubens
Festuca ovina
Festuca rubra
Filipendula vulgaris
Fragaria vesca
Galium album
Galium boreale
Galium verum
Gymnadenia conopsea
Helianthemum nummularium
Hieracium pilosella
Hieracium sp.(piloselloides)
Inula salicina
Juniperus communis
Leontodon hispidus
Leucanthemum vulgare
Linum catharticum
Lotus corniculatus
Lysimachia vulgaris
Medicago lupulina
Melilotus alba
Orchis ustulata
Pimpinella saxifraga
Pinus sylvestris
Plantago lanceolata
Plantago media

Platanthera chlorantha
Polygala amarella
Potentilla tabernaemontani
Primula veris
Prunella vulgaris
Ranunculus bulbosus
Senecio jacobea
Sesleria caerulea
Solidago virgaurea
Sorbus aucuparia
Taraxacum officinale
Thymus serpyllum
Trifolium montanum
Trifolium pratense
Trifolium repens
Veronica officinalis
Vicia cracca
Viola rupestris

Samblikud

Cladina rangiferina
Cladonia crispata
Cladonia pyxidata
Cladonia subrangiformis
Cladonia symphylicarpa
Peltigera rufescens

Hanila-Sillukse uurimisala samblaliikide esinemine, sagedus Eestis (Ingerpuu et al. 2006) ja elustrateegiad (During 2000). M - maapinnal esinemine, L - levisepangas esinemine, M* - esines maapinnal vaid töötlusruutudes. Liikide esinemissagedus Eestis (rr - 1-3 leiukohta, r - 4-7, st r - 8-12, p - 13-20, st fq - 21-30, fq - 31-70 leiukohta, fqq - üle 70 leiukoha). Liikide elustrateegiad: c - kolonist, p - püsik, pc - konkureeriv püsik, ps - stressitaluv püsik, a - aastane süstikliik, s - lühiealine süstikliik.

<i>Barbula convoluta</i>	M, L	fqq	c
<i>Barbula unguiculata</i>	M, L	fq	c
<i>Bryum argenteum</i>	M, L	fqq	c
<i>Bryum caespiticium</i>	M	fq	c
<i>Bryum sp.</i>	M, L		
<i>Campylium chrysophyllum</i>	M	fqq	p
<i>Campylium sommerfeldtii</i>	M, L	fq	p
<i>Ceratodon purpureus</i>	M, L	fqq	c
<i>Ctenidium molluscum</i>	M	fq	pc
<i>Didymodon sp.</i>	M*		
<i>Dicranum scoparium</i>	M	fqq	pc
<i>Ditrichum flexicaule</i>	M, L	fqq	c
<i>Fissidens dubius</i>	M, L	st fq	p
<i>Fissidens exilis</i>	M*	st r	c
<i>Fissidens taxifolius</i>	M	fq	c
<i>Homalothecium lutescens</i>	M	fqq	p
<i>Hypnum cupressiforme</i>	M	fqq	ps
<i>Pohlia sp.</i>	M*, L		
<i>Pottia davalliana</i>	L	st r	a
<i>Pottia lanceolata</i>	L	rr	a
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	M	fqq	pc
<i>Thuidium abietinum</i>	M, L	fqq	p
<i>Thuidium delicatulum</i>	M	fq	p
<i>Thuidium philibertii</i>	M	fqq	p
<i>Tortella inclinata</i>	M, L	fq	c
<i>Tortella tortuosa</i>	M, L	fqq	ps
<i>Tortula ruralis</i>	M*	fqq	c
<i>Trichostomum crispulum</i>	L	r	c
<i>Weissia brachycarpa</i>	M	p	s

Sammalde katvuse, samblaliikide arvu, soontaimede katvuse ja liigi *Ctenidium molluscum* katvuse kontrastid (erinevuse olulisus p ja F-statistik) kuuel vaatlusaastal mulla-, kruusa- ja kontrollruutude vahel. Korduvmõõtmiste ANOVA tulemused. Olulisuse nivoo on $p = 0,05$.

	2001		2002		2003		2004		2005		2006	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Sammalde katvus												
Muld/Kontroll	115,3	< 0,0001	44,3	< 0,0001	21,1	< 0,0001	0,001	0,98	7,8	0,007	29,5	< 0,0001
Kruus/Kontroll	94,6	< 0,0001	42,4	< 0,0001	35,8	< 0,0001	17	0,0002	11,1	0,0017	4	0,05
Samblaliikide arv												
Muld/Kruus	0,5	0,5	0,8	0,37	4,5	0,04	17,2	< 0,0001	32,4	< 0,0001	43,4	< 0,0001
Muld/Kontroll	1,3	0,26	4,9	0,03	16,2	0,0002	25,4	< 0,0001	30,5	< 0,0001	22,6	< 0,0001
Kruus/Kontroll	76	< 0,0001	31,95	< 0,0001	0,3	0,57	0,2	0,63	2,2	0,15	0,5	0,5
Soontaimede katvus												
Muld/Kruus	60,3	< 0,0001	56,6	< 0,0001	15,7	0,0003	14,2	0,0005	10,1	0,003	11,1	0,002
Muld/Kontroll	65,4	< 0,0001	29,2	< 0,0001	68,1	< 0,0001	64,3	< 0,0001	100,2	< 0,0001	65,9	< 0,0001
Kruus/Kontroll	68,3	< 0,0001	44,1	< 0,0001	54,2	< 0,0001	70,1	< 0,0001	109,6	< 0,0001	53,6	< 0,0001
Liigi <i>Ctenidium molluscum</i> katvus												
Muld/Kruus	2,1	0,15	4,4	0,042	0,17	0,68	2,6	0,11	4,14	0,047	0,2	0,63
Muld/Kontroll	26,2	< 0,0001	16,1	0,0002	7,3	0,0095	3,7	0,06	0,5	0,49	4,1	0,048
Kruus/Kontroll	21,1	< 0,0001	14,7	0,0004	13,2	0,0007	13,4	0,0006	10,6	0,002	5,2	0,03
Muld/Kruus	0,08	0,79	0,2	0,65	1,9	0,18	4,2	0,046	14,8	0,0004	15,9	0,0002

Hanila-Sillukse loopealse 10 x 10 cm ruutude sammalde keskmised katvused, liikide koguarv töötuse ruutudes ning keskmine liikide arv ruudus erinevatel aastatel. M - mullaruuudud (N = 20), Kr - kruusaruudud (N = 11), M_enne - seis enne taimkatte eemaldamist kevadel 2001 a. Aasta märgib kahe mõõtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini).

	M enne	M 2001	M 2002	M 2003	M 2004	M 2005	M 2006	Kr 2001	Kr 2002	Kr 2003	Kr 2004	Kr 2005	Kr 2006
<i>Barbula convoluta</i> (sp.)			0,43	0,28	1,5	1,52	2,36		0,29	0,65	2,76	3,65	2,18
<i>Barbula unguiculata</i>				0,06						0,18			0,01
<i>Bryum argenteum</i>			0,28	0,97	0,05							0,09	
<i>Bryum</i> sp.			0,005	0,1	0,005	0,06			0,48	2,38	2,55	4,69	4,1
<i>Campylium chrysophyllum</i>	0,11			0,1	0,75	0,41	0,0005						
<i>Ceratodon purpureus</i>			1,42	4,01	12,2	25,5	21,8	0,04	0,01	1,56	1,27	0,46	1,09
<i>Ctenidium molluscum</i>	34,96	1,91	0,005				0,005			0,22	2	4,18	3,36
<i>Didymodon</i> sp.										0,01			
<i>Ditrichum flexicaule</i>	26,06	1,27	2,27	6,61	19,41	19,65	21,8			0,11	0,83	1,01	1,21
<i>Fissidens dubius</i>	1,01	0,33	0,07	0,22	1,56	1,01	0,23				0,01	0,11	0,09
<i>Fissidens exilis</i>					0,005								
<i>Fissidens</i> sp.					0,005								
<i>Fissidens taxifolius</i>							0,01						
<i>Homalothecium lutescens</i>	8,26	0,22	0,57	1,13	1,91	2,01	2,31		0,01	0,001	0,02	0,02	0,74
<i>Hypnum cupressiforme</i>	0,005	0,1	0,05	0,05	0,1	0,05	0,16						
<i>Pohlia</i> sp.										1,18			
<i>Pottia davalliana</i>				0,36	1,04	0,01					0,01	0,09	
<i>Pottia</i> sp.												0,05	
<i>Thuidium abietinum</i>	2,96	0,12	0,12	0,07	0,45	0,47	0,72			0,01		0,09	0,37
<i>Thuidium</i> sp.					0,05	0,005							
<i>Tortella inclinata</i>										0,09			
<i>Tortella</i> sp.					0,16						0,65		
<i>Tortella tortuosa</i>	0,25		0,005	0,36	1,55	1,33	1,06			0,01	0,73	0,09	
<i>Tortula ruralis</i>													
<i>Weissia</i> sp.				0,22	0,003	3,53	0,81			0,14		0,05	
Liikide koguarv töötuse ruutudes	8	6	11	14	17	13	12	1	4	13	10	13	9
Keskmine liikide arv ruudus	3,4	2,8	4	5,3	5,9	5,8	5,3	0,4	1,2	3,1	3,6	4,1	3,6

Hanila-Sillukse loopealse 10 x 10 cm ruutude sammalde keskmised katvused, liikide koguarv ruutudes ning keskmine liikide arv ruudus. Ko - kontrollruudud (N = 20). Aasta märgib kahe määtmise vahelist perioodi (eelmisest septembrist järgmise oktoobrini).

	Ko 2001	Ko 2002	Ko 2003	Ko 2004	Ko 2005	Ko 2006
<i>Barbula convoluta</i> (sp.)						0,005
<i>Barbula unguiculata</i>						
<i>Bryum argenteum</i>						
<i>Bryum</i> sp.					0,01	
<i>Campylium chrysophyllum</i>						
<i>Ceratodon purpureus</i>						
<i>Ctenidium molluscum</i>	30,6	11,96	10,35	20,2	22,25	13,9
<i>Didymodon</i> sp.						
<i>Ditrichum flexicaule</i>	17,1	14,51	12,2	14,25	10,6	8,61
<i>Fissidens dubius</i>	0,16	0,01	0,06	0,01	0,001	0,01
<i>Fissidens exilis</i>						
<i>Fissidens</i> sp.						
<i>Fissidens taxifolius</i>						
<i>Homalothecium lutescens</i>	2,16	1,97	2,2	2,65	2,11	2,72
<i>Hypnum cupressiforme</i>	3	3,25	1,8	1,5	2,5	0,85
<i>Pohlia</i> sp.				0,05		
<i>Pottia davalliana</i>						
<i>Pottia</i> sp.						
<i>Thuidium abietinum</i>	2,06	2,32	2,01	1,16	1,65	0,97
<i>Thuidium</i> sp.				0,1	0,03	
<i>Tortella inclinata</i>						
<i>Tortella</i> sp.						
<i>Tortella tortuosa</i>	0,15	0,1	0,2	0,11	0,05	0,005
<i>Tortula ruralis</i>						
<i>Weissia</i> sp.						
Liikide koguarv ruutudes	7	7	7	9	9	8
Keskmine liikide arv ruudus	3,1	3,3	3,4	3,4	3,3	3,3



Maapealsest vegetatsioonist vabastatud ruut 2006 a. septembris Hanila-Sillukse loopealsel. Foto autor Nele Ingerpuu.



Hanila-Sillukse loopealne 2006 a. septembris. Foto autor Nele Ingerpuu.