

Tartu Ülikool
Botaanika ja Ökoloogia Instituut
Rakendusökoloogia õppetool

Kaire Lanno

**Ühevõsupindalade ja rameti lähima naabruse varieerumine
Lääne-Eesti liigirikaste puisniitude rohurindes**

Magistritöö

Juhendaja: *Ph.D.* Marek Sammul

Tartu 2006

Sisukord

1. SISSEJUHATUS.....	3
2. MATERJAL JA METOODIKA	8
2.1. UURIMISALAD.....	8
2.2. VÄLITÖÖD JA MÕODETUD PARAMEETRID.....	10
2.3. ANALÜÜSITAVAD LIIGID	10
2.4. ANDMETÖÖTLUS.....	11
3. TULEMUSED	13
3.1. LIIKIDE JA VÕSUDE ARVUD ERINEVATEL ALADEL NING LIIGI- JA VÕSUARVU SEOSD	13
3.2. VÕSUDE PIKKUSE JA ÜHEVÕSUPINDALA SEOSD.....	14
3.3. LÄHIMNAABRID ERINEVAT LIIKI VÕSUDEL	15
3.4. VÕSU PIKKUSE JA ÜHEVÕSUPINDALA SÕLTUVUS LÄHIMNAABRITE ERINEVATEST TUNNUSTEST NING KASVUKOHAST	18
4. ARUTELU.....	21
KOKKUVÕTE	26
SUMMARY.....	28
TÄNUAVALDUSED	29
KASUTATUD KIRJANDUS	30
LISAD	

1. Sissejuhatus

Lubjarikastel muldadel esinevad poollooduslikud niidud on ühed suurima väikeseskaalalise liigirikkusega kooslused. Kõrge liigirikkus on kujunenud mitmete erinevatel aja- ja ruumiskaaladel toimuvate protsesside tagajärjel (Zobel 1992, Grace 1999). Nii on väikesel skaalal üheks oluliseks liigirikkuse ja liigidünaamika mõjutajaks isenditevahelised interaktsioonid, mis sõltuvad võsude horisontaalsest paigutusest ja toimuvad lähimate naabrite vahel. Suuremaskaalalistest teguritest on oluliseks koosluse liigiarvu mõjutajaks selle liigifond ehk nende liikide hulk, mis on võimelised antud koosluses kasvama (Taylor *et al.* 1990, Zobel 1992, 1997, Eriksson 1993, Pärtel *et al.* 1996, Pärtel & Zobel 1999). Lubjarikaste muldade niidud on olnud üsna levinud, vanad traditsioonilised kooslused. Sellest tulenevalt on ka nende liigifond suur, sest suurem hulk liike on aja jooksul vastavate tingimustega kohanenud. Liigifondi suurus määrab koosluse liigirikkuse võimaliku ülempiiri, liikide tihedus väikesel skaalal kujuneb aga ka teiste protsesside, sealhulgas konkurentsi tagajärjel.

Ressursikonkurents taimede vahel toimub toitainete ja valguse pärast. Suure liigitihedusega niitudel peavad seal kasvavad liigid kuidagi vältima konkurentset väljatõrjumist. Kõrge liigirikkuse püsimisele on peale liigifondi hüpoteesi välja pakutud erinevaid selgitusi (Grace 1999, Barot 2004). Näiteks keskkonna heterogeensuse esinemine nii ajas kui ruumis (Tilman 1982), keskmine stressi, häirimise ja/või produktiivsuse tase neis kooslustes (Grime 1973, 1979, Connell 1978, Miller 1982) ja teised mehhanismid, mis koos mõjutavad liikide hulka. Üks nimetatud mehhanismidest - häirimine, toimub liigirikastes kooslustes peamiselt regulaarse niitmise või karjatamise läbi. See võimaldab edukalt konkureerida ka muidu konkurentset nõrgematel liikidel, eeskätt võsude vahel esineva asümmeetrilise valguskonkurentsi vähendamise kaudu (Grubb 1986). Samuti on regulaarselt niidetavates kooslustes võsud väiksemad ja kasvavad tihedamalt (Diemer & Pfenner 1987, van der Maarel 1988). Mida suurem on aga võsude arv, seda suurem saab teoreetiliselt olla liigiarv väikesel skaalal (Abrams 1995, Oksanen 1996, Zobel & Liira 1997, Pärtel & Zobel 1999, Stevens & Carson 1999). Samas väga suure võsude tiheduse juures peaks liigiarv taas langema, sest pole nii palju liike, mis suudaksid sedavõrd tihedana koos kasvada.

Koosluse tihedus ja muud üldised parameetrid iseloomustavad kooslust tervikuna. Interaktsioonid toimuvad aga mitte kõigi koosluses kasvavate taimede, vaid lähimate

naabrite vahel. Need interaktsioonid on üheks oluliseks ruumilise struktuuri kujundajaks (muude mõjutajate kõrval nagu näiteks keskkonna heterogeensus, erinevad levikuviisid jm) ning vastupidi, ruumiline struktuur mõjutab isenditevahelisi suhteid (Tilman & Kareiva 1997, Stoll & Prati 2001). Seetõttu on taimekoosluste ruumilist struktuuri ja liigirikkuse püsivuse mehhanisme kirjeldavates töödes järjest enam tähelepanu pööratud väikesel skaalal, konkreetse võsu naabruses toimuvatele protsessidele (Turkington & Harper 1979, Mahdi & Law 1987, Aarssen 1989, Law *et al.* 2001, Murrell *et al.* 2001, Purves & Law 2002b). Võsu naabus on ettekujutatav ringikujulise alana võsu ümber, mille sees ramet naabertaimi ja need teda mõjutavad. Vastastikune mõjutamine toimub mitmesuguste erinevate protsesside, kõige ilmsemalt varjutamise ja toitainete ning vee kasutamise kaudu. Taime kasvades võib tema naabruskond oluliselt muutuda, samuti võib muutuda tema interaktsioonide sagedus naaberisenditega (Bazzaz 1990).

Võsu lähinnaabriks, kellega ta interakteerub, võib olla liigikaaslane või teisest liigist võsu. Mida liigirikkam on kooslus, seda suurem on teoreetiliselt tõenäosus, et rameti naabriks on teisest liigist võsu, kui ei kasvata üheliigiliste kogumikena (Bazzaz 1990). On kirjeldatud, et looduslikes kooslustes kasvavad ühte liiki võsud just sageli kogumikena koos (Rees *et al.* 1996, Tilman *et al.* 1997, Coomes *et al.* 1999, Law *et al.* 2001, Purves & Law 2002b). Selline võsude paigutus on sõltuv ka vaadeldava skaala suurusest. Näiteks võivad väiksemal skaalal vaadeldult rametid paikneda regulaarselt, suuremal skaalal aga kogumikena ehk agregeeritult (Dale 1999, Dale & Powell 2001). Liigisisest agregeeritust põhjustavad klonaalne kasvuvorm, seemnete levimise piiratud kaugus ning samuti ressursside ebahomogeenne paigutus. Klonaalsetel taimedel sõltub võsude paigutus ka nende kasvuvormist. Üks võimalik kasvuvormide jaotus eristab faalanksi ja gerilja tüüpi taimi. Faalanksi puhul on rametid ehk võsud paigutatud tihedalt ja võsu naabriks on enamasti ta liigikaaslane. Gerilja puhul paiknevad võsud hõredalt ja rameti naabriks on suurema tõenäosusega teise liigi võsu (Harper 1985, Schmid & Harper 1985, Herben & Hara 1997). Nende kahe äärmuse vahel on sujuv üleminek. Kui ühest liigist võsud kasvavad kogumikena, siis sellest tulenevalt on liigisisised interaktsioonid tihti sagedasemad kui liikidevahelised (Rees *et al.* 1996). Samuti on mitmetes töödes märgitud, et tulenevalt ökoloogiliste nõudluste sarnasusest on liigisisene konkurents sageli tugevam kui liikidevaheline, mis võib aeglustada konkurentsivõimete liikide väljatõrjumist ja olla aluseks liikide koeksisteerimisele (Pacala 1997, Stoll & Prati 2001).

Peale konkurentsi ehk negatiivse interaktsiooni esineb naaberisendite vahel ka positiivseid interaktsioone (Callaway 1995, Cheng *et al.* 2006). Näiteks võib agregeeritult kasvamine luua sobiva mikrokliima ja kaitsta võsuid ebasobivate ilmastikutingimuste eest (Carlsson & Callaghan 1991, Pugnaire & Luque 2001, Callaway *et al.* 2002, Olofsson 2004). Klonaalsetel taimedel võib ühte kännisesse kuuluvate rametite vahel esineda füsioloogiline integratsioon – protsess, mille kaudu vahetatakse võsude vahel toitaineid. Sel viisil on suurem ellujäämisvõimalus samasse klooni kuuluvate võsudel, kes kasvavad ebasoodsamates tingimustes (Alpert 1995). Interaktsioonid võivad ka aja jooksul või vastavalt erinevatele tingimustele muutuda positiivsest negatiivseks ja vastupidi (Myster & Pickett 1992, Choler *et al.* 2001, Callaway *et al.* 2002). On kirjeldatud, et pikemaajalistel rohumaadel esineb liikide vahel enam püsivaid assotsiatsioone kui noorematel rohumaadel, kus interaktsioonid liikide vahel on rohkem juhuslikud (Aarssen & Turkington 1985).

Koosluses saab konkreetse rameti ümber täpsemalt eristada kahte erineva suurusega ala. Suurem neist on mõjuväli (või ka ressursi ammendamisala), mis näitab, kui suur on ala, kust taim ressursse tarbib ja mida ta oma elutegevusega mõjutab (Gates & Westcott 1978, Masing 1984). Erinevad autorid kasutavad taolise ala jaoks võsu ümber mõnevõrra erinevaid nimetusi. Näiteks ressursi ammendamisala (*resource depletion zone*), kontrollala (*control area*) jt, sisuliselt on nende tähendus sarnane mõjuvälja mõistega (Antonovics & Levin 1980, Firbank & Watkinson 1990, Casper *et al.* 2003 – uurisid võsude maa-alust mõjuvälja, Bauer *et al.* 2004). Rameti mõjuvälja suurus sõltub liigist ja rameti suurusest. Võsu kasvades kasvab ka tema mõjuväli. Kui võsude mõjuväljad kattuvad, ilmneb konkurents. Kahe kõrvuti kasvava rameti mõjuväljade kattudes on negatiivne mõju harilikult suurem väiksema mõjuväljaga võsule, kuna kattuv ala moodustab tema ressursikasutusala suurema osa kui teise rameti puhul (Firbank & Watkinson 1990, Schwinning & Weiner 1998, Weiner *et al.* 2001). Mõjuväljast väiksem ala võsu ümber on võsu kasvuks vajalik minimaalne pindala – ühevõsupindala (või ellujäämisala, *Plant Unit Area* – PUA, van der Maarel 1988, Goldberg *et al.* 1995). Saab eristada koosluse ning konkreetse liigi ühevõsupindala. Koosluse tasemel on PUA väiksem tihedamates kooslustes ja vastupidi. Van der Maarel (1988) väidab, et PUA varieerub nii koosluse sees kui koosluste vahel, samuti muutub ta väärtus suktsessiooni käigus.

Taime mõjuvälja mõõtmiseks ja naabervõsude vahel toimuvate interaktsioonide jälgimiseks on kasutatud erinevaid meetodeid. Üheks võimaluseks leida võsude kasvuks vajalikku ellujäämisala (ehk PUA-d) on kasutada Thiesseni (Voronoi, Dirichleti)

polügoonide meetodit. Thiesseni polügoone konstrueerides kantakse võsude asukohad punktideni kaardile. Iga rameti ja tema lähimate naabrite vahele tõmmatakse lõigud. Keerates lõike nende keskkohalt 90° ning moodustades lõikudest sirged ning nendest sirgetest kinnise polügooni küljed, saadakse iga võsu ümber pind – polügoon. Polügooni pindala iseloomustab taimele potentsiaalselt kasutada olevat ala (Liddle *et al.* 1982, Mithen *et al.* 1984, Harper 1985, Aarssen & Epp 1990, Dale 1999, Sletvold & Hestmark 1999, Hühn 1999, 2000). Kui ressursid on piiratud, siis peaks suurem polügooni pindala seostuma taime suurema edukusega (Owens & Norton 1989). Samas Karagatzides jt (2003) seost võsu polügooni pindala ning tema massi ega pikkuse vahel ei leidnud. Thiesseni polügoonide meetodit on rohkem kasutatud monokultuuride horisontaalse struktuuri uurimiseks, samas saab seda aga rakendada ka paljuliigiliste looduslike koosluste puhul (Aarssen ja Epp 1990).

Teine kasutatud meetod on mõõta võsust kaugus lähima naabrini (või naabriteni) ehk lähinnaabri meetod. Vastava väärtuse järgi saab hinnata võsu mõjuvälja suurust. Tavaliselt on rameti suuruse (või edukuse) ja naabri kauguse vahel positiivne seos (Liddle *et al.* 1982, Briones *et al.* 1996, Sletvold & Hestmark 1999, Purves & Law 2002a). Lessin jt (2001) aga seost naabrite tiheduse ja biomassi ning uuritava taime biomassi vahel leida ei suutnud, küll aga oli kõigil juhtudel oluline negatiivne seos kõigi naabrite biomassi ja uuritava taime maksimaalse biomassi vahel, sarnase tulemuse said oma töös ka Ramseier & Weiner 2006.

Kolmandaks võimaluseks kirjeldada võsu naabruskonda on joonistada võsu ümber kindla suurusega raadiusega ring (või mitu erineva raadiusega ringi) ning lugeda ära seal kasvavad naabervõsud. Naabrite arvu, nende suurust ja kaugust saab seostada uuritava rameti suuruse või muu parameetriga ning hinnata tema interaktsioonide tugevust naabervõsudega (Silander & Pacala 1985, Pacala & Silander 1990, Ellison *et al.* 1994, Turnbull *et al.* 2004, Sletvold 2005). Sletvold & Hestmark (1999) leidsid oma töös kolme eelkirjeldatud meetodit võrreldes, et kõige parem ennustusvõime oli lähinnaabri meetodil, millele järgnes polügoonide meetod ning ringi meetod oli neist mõnevõrra nõrgema ennustusvõimega.

Koosluse ruumilist struktuuri ja naabritevahelisi suhteid väikesel skaalal on nimetatud meetodeid kasutades uuritud peamiselt monokultuurides või mõneliigilistes kooslustes. Hoopis vähem on aga teada ruumisuhetest väikesel skaalal ehk ühe rameti tasemel liigirikastes kooslustes (Mahdi & Law 1987). Selliste uurimuste vähesus tuleneb ka nende

aja- ja töömahukusest, samuti on paljude erinevate liikide vahelisi suhteid ja interaktsioonide tugevust raske interpreteerida. Samas annavad sellised tööd vajalikku infot võsude ruumidünaamikast.

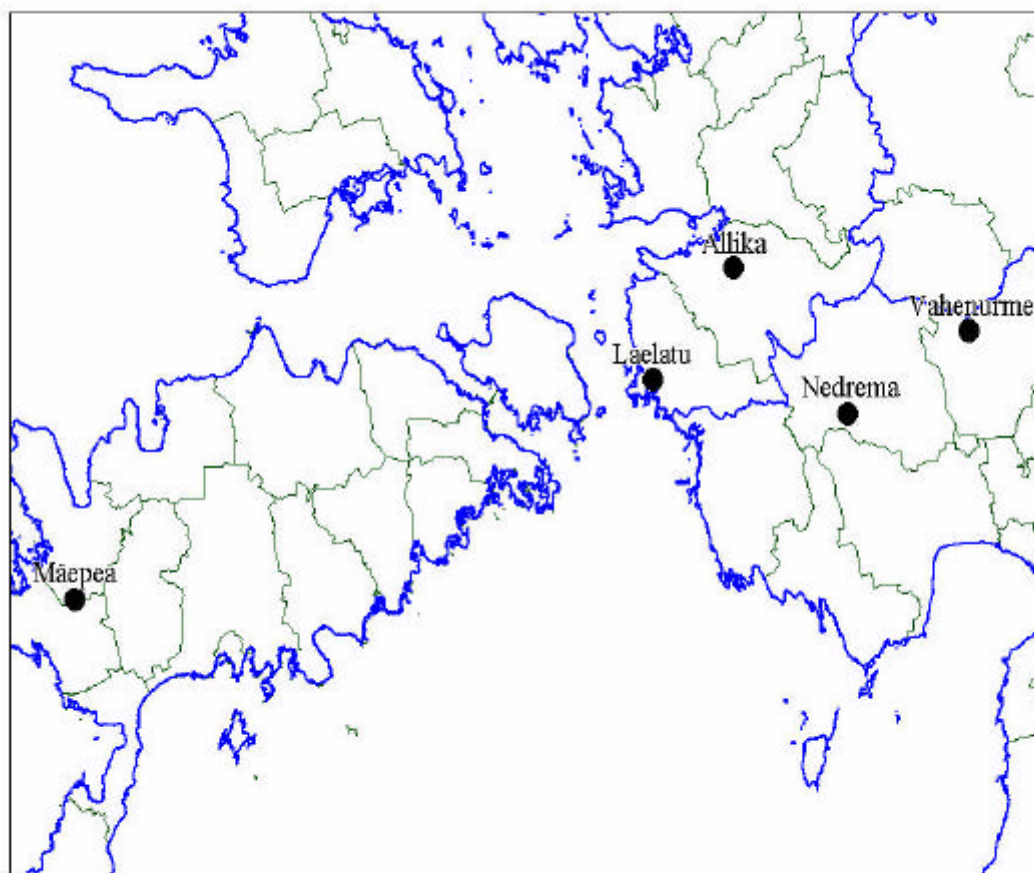
Antud töö peaesmärk ongi uurida väikeseskaalalisi (rametitevahelisi) suhteid ja võsude paiknemist liigirikastes kooslustes. Täpsemalt keskendutakse järgmistele küsimustele:

- kas uuritud kooslused erinevad oma võsu- ning liigiarvude poolest ja kas esineb seos võsude arvu ja liigiarvu vahel;
- kas erinevate liikide võsude ühevõsupindala sõltub võsude pikkusest;
- mis liigist on kõige sagedamini erinevat liiki võsude lähimad naabrid ja milline on nende naabrite kasvuvormiline jaotus;
- kas võsu pikkus ja tema ühevõsupindala erinevad kasvukohtade vahel ning on seotud lähinnaabriks olevate võsude erinevate tunnustega (ning kas nende seoste puhul saab välja tuua erinevusi erinevate kasvuvormidega ning võsutihedusega liikide puhul)?

2. Materjal ja metoodika

2.1. Uurimisalad

Uurimisaladeks valiti viis liigirikast puisniitu – Allika, Laelatu, Mäepea, Nedrema ja Vahenurme (joonis 1).



Joonis 1. Töös esinenud viie uurimisala asukohad.

Allika puisniit asub Läänemaal Matsalu looduskaitsealal. Puisniidu pindala on 4 ha (Kukk & Kull 1997) ja seda niidetakse iga-aastaselt. Puurindes on valdavaks liigiks saar, samuti tamm, põõsarindes sarapuu. Puurinde liituvus on 0,2. Rohurinne on suhteliselt liigirikas – ruutmeetrilt on leitud kuni 56 liiki soontaimi. Valdavaks on hariliku härgheina – madala mustjuure kooslus. Soontaimeliikidest olid prooviruutudes suurima katvusega madal

mustjuur (*Scorzonera humilis*), maikelluke (*Convallaria majalis*), harilik lubikas (*Sesleria caerulea*) jt. Rohurinde keskmine kõrgus prooviruutudes oli 27 cm.

Laelatu puisniit asub Läänemaal Laelatu-Puhtu-Nehatu kaitsealal. Regulaarselt niidetava ala suuruseks on umbes 15 ha. Puurindes on enamlevinud tamm, saar ja kask, põõsarindes sarapuu. Prooviruutude ligiduses oli ala üsna avatud (puurinde liituvusega 0,1), keskmiselt on liituvus koosluses 0,2-0,3. Rohurinne on väga liigirikas – ühel ruutmeetril on kirjeldatud 76 soontaimeliiki. Kooslustest on levinud kaks tüüpi, hariliku härgheina – madala mustjuure ning angerpisti – lubika kooslused (analüüsid tehti neist esimeses). Suurema katvusega soontaimeliigid analüüsides olid harilik peetrileht (*Succisa pratensis*), sulg-aruluste (*Brachypodium pinnatum*), maikelluke jt. Keskmine rohurinde kõrgus prooviruutudes oli 25 cm.

Mäepea puisniit asub Saaremaa lääneosas Viidumäe looduskaitsealal. 1960-ndatel võsastus suur osa niidust (väikestel lappidel jätkus aga heinategu kogu aeg). Ala taastati 1980-ndate algul. Niidu puurindes on enam levinud tamm ja kask, puistu liituvus on keskmiselt 0,2-0,3 (prooviruutude läheduses oli kooslus avatum, liituvusega 0,1). Ala rohurinne on liigirikas: ruutmeetril on kirjeldatud 60 soontaimeliiki. Prooviruutude suurema katvusega soontaimeliigid olid sulg-aruluste, angerpist (*Filipendula vulgaris*), kortsleht (*Alchemilla*) jt. Rohurinde keskmine kõrgus prooviruutudes oli 24 cm.

Nedrema puisniit asub Pärnumaal Koonga vallas kahel pool Kalli-Koonga maanteed. 1950-ndatel algas puisniidu võsastumine, kuid 1990-ndate lõpus alanud taastamistöõde tulemusena on puisniidu niidetava osa suurus kasvanud umbes 110 hektarini. Niidu puurindes esinevad sagedamini haab ja kask, põõsarindes sarapuu. Puurinde liituvus on 0,3. Soontaimi on ruutmeetril leitud kuni 54 liiki. Soontaimeliikidest olid prooviruutudes suurima katvusega madal mustjuur, sulg-aruluste, maikelluke jt. Prooviruutude keskmine rohurinde kõrgus oli 29 cm.

Vahenurme puisniit asub Pärnumaal Halinga vallas Vahenurme asulast 1,7 km põhja pool. Ala on regulaarselt niidetav. Puurindes domineerivad tamm ja kask, põõsarindes sarapuud. Puurinde liituvus on 0,2-0,3. Rohurinne on liigirikas: niidul on kirjeldatud 74 soontaimeliiki ruutmeetrit. Prooviruutudes olid soontaimeliikidest suurima katvusega tedremaran (*Potentilla erecta*), harilik peetrileht, soo-koeratubakas (*Crepis paludosa*) jt. Keskmine rohurinde kõrgus prooviruutudes oli 33 cm.

2.2. Välitööd ja mõõdetud parameetrid

Välitööd toimusid 2003. aasta suvel. Analüüsid tehti juuni lõpul ja juulis enne niitmist. Kokku tehti 15 analüüsi, igalt alalt kolm. Analüüsid paigutati koosluse sees juhuslikult, vältides selgelt kahjustatud kohti (mutimullahunnikuid, kive jm).

1 m² suurusega ruudult pandi kirja kõik soontaimeliigid ja nende katvused protsentides, samuti mõõdeti keskmine ja maksimaalne rohurinde kõrgus. Seejärel asetati ruudu ühte nurka maapinnale 3 joonlauda. Kaks joonlauda kinnitati paralleelselt 30 cm vahega ja kolmas asetati risti nende peale. Ristiolevat joonlauda edasi nihutades pandi 30*30 cm suuruselt ruudult x- ja y-koordinaadina kirja iga võsu asukoht ja rametid lõigati maapinnalt. Kirja pandi võsude liigiline kuuluvus ja arengujärk (vegetatiivne võsu, generatiivne võsu või seemik) ning mõõdeti rametite pikkus.

Äralõigatud rametitest herbariseeriti kõikidest analüüsides igast liigist umbes 5 erineva suurusega võsu eraldi (hilisema massi kaalumise tarvis), ülejäänud rametid sortiti liikide kaupa. Võsusid kuivatati 80°C juures kaks ööpäeva ning kaaluti nende mass.

2.3. Analüüsitavad liigid

Võsude lähimnaabrite liigilist ja kasvuvormilist kuuluvust uuriti analüüsides sagedaminiesinenud 18-l liigil. Nendeks olid harilik kastehein (*Agrostis capillaris*), kortsleht, lõhnav maarjahein (*Anthoxanthum odoratum*), sulg-aruluste, keskmine värihein (*Briza media*), hirsstarn (*Carex panicea*), villtarn (*Carex tomentosa*), harilik maikelluke, lamba-aruhein (*Festuca ovina*), punane aruhein (*Festuca rubra*), angerpist, värvmadar (*Galium boreale*), sinihelmikas (*Molinia caerulea*), süstlehine teeleht (*Plantago lanceolata*), tedremaran (*Potentilla erecta*), harilik käbihein (*Prunella vulgaris*), madal mustjuur ja harilik lubikas. Rameti pikkuse ja ühevõsupindala omavahelisi seoseid analüüsiti neist 11-l liigil (millel oli analüüsides piisavalt võsusid erinevatest kasvukohtadest). Võsude pikkuse ja ühevõsupindala sõltuvust tema lähimnaabrite erinevatest parameetritest ning samuti kasvukohast uuriti eelpoolnimetatutest kaheksal liigil. Need liigid valiti võimalikult erinevad, et esindatud oleks nii graminoidid kui rohunid ning nii harilikult tihedamalt (ehk faalanks tüüpi) kui hõredamalt paiknevate võsudega (ehk gerilja tüüpi) liigid. Info liikide võsutiheduste kohta pärineb Eesti NSV floorast (Eesti NSV floora 1953-1984). Väljavalitud liikideks olid:

sulg-aruluste – graminoid, faalanks;

keskmise värihein – graminoid, gerilja;

harilik maikelluke – rohund, gerilja;

lamba-aruhein – graminoid, faalanks;

süstlehine teeleht – rohund, mittekloonaalne liik (rametite asetuse tiheduse põhjal võib lugeda gerilja tüüpi kuuluvaks);

tedremaran – rohund, gerilja;

harilik käbihein – rohund, gerilja;

harilik lubikas – graminoid, faalanks.

Antud liikide kasvuvormid võsude tiheduse seisukohalt on esitatud nii, nagu nad enamasti niidul esinevad. Peab silmas pidama, et olenevalt kasvukohast, konkurentsist jt tingimustest võib liikide võsude tihedus varieeruda.

2.4. Andmetöötlus

Kõikidest 30*30 cm analüüsidesid tehti skeemid, kus võsude asukohad on tähistatud punktidenä ja võsude ümber on konstrueeritud Thiesseni polügoonid. Arvutati ka polügoonide pindala. Nimetatud skeemide tegemiseks ja Thiesseni polügoonide pindalade arvutamiseks kasutati programmi *MapInfo Professional 7.0* (lisa 1 on esitatud näide analüüsi skeemist). Andmed sisestati programmi *MS Excel 2000* abil. Võsude arvu ja liigi arvu ning võsu pikkuse ja ühevõsupindala seoseid uuriti regressioonanalüüsiga (viimasel juhul jäeti iga liigi puhul välja 5% suurimate ja 5% väikseimate PUA väärtustega võsud), kasvukoha mõju erinevate koosluste võsu- ja liigi arvu väärtustele kontrolliti dispersioonanalüüsi abil, kasutades paketti *Statistica 5.0*. Rametite lähimnaabrite liigilise kuuluvuse leidmiseks, samuti võsude pikkuse ja ühevõsupindala sõltuvuse kontrollimiseks naabervõsude erinevatest parameetritest ja kasvukohast tehti andmetest eraldi väljavõtte, kus olid esitatud võsude lähimate naabrite andmed. Seda tehti Johannes Heinsoo loodud spetsiaalse programmi abil. Saadud tulemused analüüsiti programmiga *SAS 8.01*, kasutades GLM analüüsi. Naabrite tunnuseid, mille seost uuritava liigi pikkusega kontrolliti oli viis -

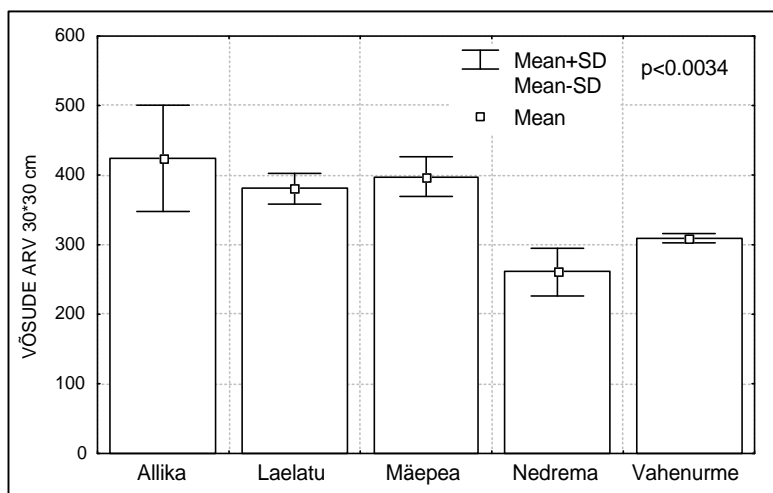
võsu pikkus, ühevõsupindala, pikkuse ja ühevõsupindala koosmõju, kaugus ning naabri pikkuse ja kauguse mõju kombineeriv tunnus (mis saadi võsu pikkuse jagamisel tema kaugusega). Kontrolliti rameti ühevõsupindala sõltuvust naabervõsude kolmest parameetrist – pikkus, ühevõsupindala ja nende koosmõju. Samuti analüüsiti kasvukoha mõju uuritavate liikide pikkusele ja PUA-le. Erinevate liikide lähimnaabrite kasvuvormilise jaotuse erinevust koosluse üldisest kasvuvormilisest jaotusest kontrolliti χ^2 testi abil.

3. Tulemused

3.1. Liikide ja võsude arvud erinevatel aladel ning liigi- ja võsuarvused

Analüüsid esines 30*30 cm ruutudelt äralõigatud võsude hulgas kokku 97 liiki soontaimi. Võsusi oli 5316 (lisa 2), ühevõsupindalad sai neist arvutada 4301-le.

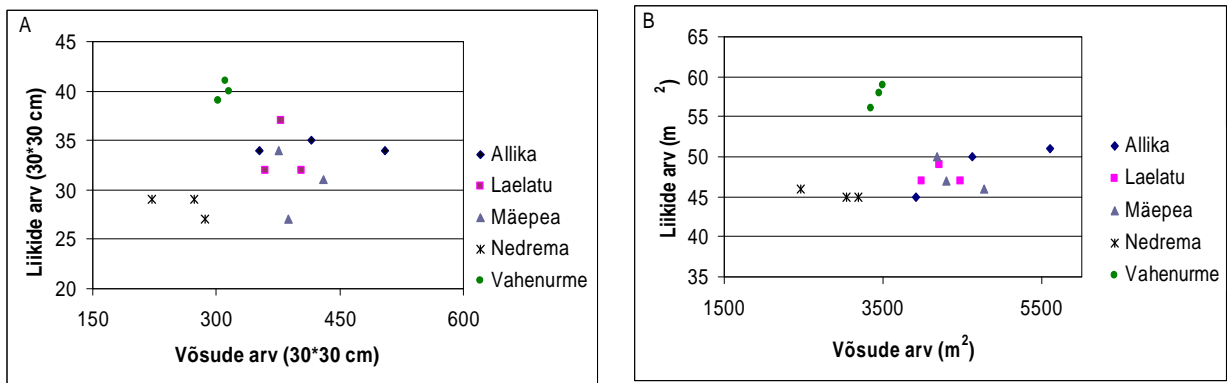
Võsude arvu poolest erinesid viis ala omavahel oluliselt. Joonisel 2 on toodud võsude arvu keskmised väärtused 30*30 cm skaalal ($p < 0.0034$), sarnaselt esines oluline erinevus ka 1m² skaalal ($p < 0,003$). Nedremal oli võsusi kõige vähem ning see ala eristus Allika, Laelatu ja Mäepea niitudest. Vahenurme eristus Allikast, teiste niitudega oli Vahenurme võsude arvu poolest sarnane.



Joonis 2 . Keskmised võsude arvud erinevatel proovialadel 30*30 cm ruutudes.

Liikide arv erines samuti alade vahel oluliselt, seda nii 30*30 cm skaalal ($p < 0.0007$) kui 1 m² skaalal (p väärtus vastavalt 0.0001). Enim liike esines Vahenurmes ja kõige vähem Nedremal.

Uurides liikide arvu sõltuvust võsude arvust kõigis 15-s analüüsis kokku olulist seost ei ilmnunud. Seda nii 30*30 cm kui ka 1 m² puhul (joonis 3), ehkki võib täheldada tendentsi, et keskmistel võsude tihedustel on liigitihedus kõrgem.



Joonis 3. Liikide arvu sõltuvus võsude arvust erinevatel aladel 30*30 cm (A) ja 1 m² (B) ruutudel.

3.2. Võsude pikkuse ja ühevõsupindala seosed

Rameti ühevõsupindala suuruse sõltuvust rameti pikkusest kontrolliti regressioonanalüüsiga 11-l liigil. Enamike liikide puhul osutus seos ebaoluliseks nii erinevatel aladel kui kõigi viie ala andmeid koos analüüsid. Alade kaupa eraldi vaadelduna esines oluline seos kahe liigi puhul (lamba aruhein ja tedremaran), mõlemal juhul vaid ühes kasvukohas (tabel 1).

Tabel 1. Ühevõsupindala sõltuvus võsu pikkusest 11-l liigil eraldi alade kaupa (N - võsude arv, R² – determinatsioonikordaja). Tärniga tähistatud ruutudes esines liiga vähe võsuid analüüsi jaoks. Statistiliselt olulised seosed (p<0,05) on esitatud paksus kirjas.

Liik	Allika			Laelatu			Mäepea			Nedrema			Vahenurme		
	p	R ²	N	p	R ²	N	p	R ²	N	p	R ²	N	p	R ²	N
<i>Brachypodium pinnatum</i>	*			0,06	0,035	104	0,05	0,03	122	0,78	0,001	72	*		
<i>Briza media</i>	0,68	0,003	64	0,55	0,005	78	0,99	0,0001	61	*			0,53	0,025	18
<i>Carex tomentosa</i>	0,46	0,009	64	0,78	0,001	61	*			0,39	0,015	53	0,68	0,014	15
<i>Convallaria majalis</i>	0,08	0,15	22	0,22	0,04	38	*			0,7	0,01	18	*		
<i>Festuca ovina</i>	0,2	0,01	156	0,44	0,01	49	0,68	0,014	14	0,04	0,15	29	0,62	0,003	88
<i>Festuca rubra</i>	*			0,42	0,02	38	0,92	0,0001	167	*			0,71	0,002	65
<i>Galium boreale</i>	0,73	0,007	20	0,96	0,0002	14	0,22	0,073	22	*			*		
<i>Plantago lanceolata</i>	0,94	0,001	11	0,83	0,002	28	0,38	0,024	34	*			*		
<i>Potentilla erecta</i>	0,78	0,002	48	0,85	0,001	28	0,004	0,15	54	0,89	0,001	35	0,28	0,023	52
<i>Prunella vulgaris</i>	0,39	0,014	53	0,11	0,11	25	0,94	0,0004	16	*			*		
<i>Sesleria caerulea</i>	0,3	0,01	136	0,93	0,0001	105	*			0,88	0,0001	185	0,72	0,002	80

Kõikide alade peale kokku esines oluline seos ühe liigi puhul, milleks oli lamba aruhein (tabel 2). Oluliste seoste puhul oli tegemist negatiivsete seostega.

Tabel 2. Ühevõsupindala sõltuvus võsu pikkusest 11-l liigil üle erinevate alade (N - võsude arv, R² – determinatsioonikordaja). Statistiliselt oluline seos (p<0,05) on esitatud paksus kirjas.

Liik	N	R ²	p-väärtus
<i>Brachypodium pinnatum</i>	298	0,001	0,54
<i>Briza media</i>	221	0,000001	0,99
<i>Carex tomentosa</i>	193	0,006	0,27
<i>Convallaria majalis</i>	78	0,008	0,45
<i>Festuca ovina</i>	335	0,02	0,013
			(y=1,515-0,003x)
<i>Festuca rubra</i>	270	0,002	0,52
<i>Galium boreale</i>	56	0,007	0,55
<i>Plantago lanceolata</i>	73	0,02	0,21
<i>Potentilla erecta</i>	217	0,01	0,15
<i>Prunella vulgaris</i>	94	0,02	0,17
<i>Sesleria caerulea</i>	506	0,0001	0,9

3.3. Lähimnaabrid erinevat liiki võsudel

Analüüsid esinesid sagedamini esinenud 18-e liigi puhul vaadeldi nende lähimnaabrite liigilist ning kasvuvormilist kuuluvust. Tabelis 3 on toodud vaadeldud liikide puhul nende kolm kõige sagedamini lähimaks naabriks olnud liiki. Enamikel juhtudel (15-l liigil) oli võsu lähimnaabriks kõige tihedamini tema liigikaaslane. Kolmel liigil 18-st (harilikul kortslehel, maikellukesel ja madalal mustjuurel) esines lähimnaabrina sagedamini teisest liigist võsu. Harilikul kortslehel oli vastavalt kõige sagedamini esinevaks lähimnaabriks tedrebaran, maikellukesel ja madalal mustjuurel mõlemal harilik lubikas. Tabelis 4 on toodud samade liikide puhul kõikide analüüsid nende lähimnaabrina esinenud liikide jaotus vastavalt kasvuvormile (rohundid, graminoidid ja muu) ning vastav kasvuvormide jaotus nendes kooslustes keskmiselt. Graminoidi lähimnaabrina esines harilikult suurema tõenäosusega samuti graminoid, rohundite puhul võis selleks sõltuvalt liigist olla nii rohund kui graminoid. Lähimnaabri võsu kasvuvormiline kuuluvus erines koosluse keskmisest kaheteistkümnel liigil.

Tabel 3. Enamesinenud liikide kolme sagedaseima lähimnaabri liigiline kuuluvus ja vastavat liiki naabervõsude osakaal kogu naabervõsude hulgast (N - võsude arv).

LIIK	LÄHIMNAABER								
	sagedaseim			sageduselt teine			sageduselt kolmas		
	LIIK	%	N	LIIK	%	N	LIIK	%	N
<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Agrostis capillaris</i>	53,7	36	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	6	4	<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	4
<i>Alchemilla vulgaris</i>	<i>Potentilla erecta</i>	21,2	7	<i>Alchemilla vulgaris</i>	9,1	3	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	9,1	3
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	49,2	62	<i>Brachypodium pinnatum</i>	11,1	14	<i>Festuca rubra</i>	6,3	8
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>	56,8	189	<i>Festuca rubra</i>	4,5	15	<i>Sesleria caerulea</i>	3,3	11
<i>Briza media</i>	<i>Briza media</i>	23,3	58	<i>Sesleria caerulea</i>	9,6	24	<i>Festuca rubra</i>	7,6	19
<i>Carex panicea</i>	<i>Carex panicea</i>	17,8	19	<i>Sesleria caerulea</i>	11,2	12	<i>Brachypodium pinnatum</i>	5,6	6
<i>Carex tomentosa</i>	<i>Carex tomentosa</i>	25,3	56	<i>Sesleria caerulea</i>	13,6	30	<i>Briza media</i>	6,8	15
<i>Convallaria majalis</i>	<i>Sesleria caerulea</i>	17,6	16	<i>Brachypodium pinnatum</i>	8,8	8	<i>Carex tomentosa</i>	7,7	7
<i>Festuca ovina</i>	<i>Festuca ovina</i>	77,5	293	<i>Sesleria caerulea</i>	3,7	14	<i>Briza media</i>	2,9	11
<i>Festuca rubra</i>	<i>Festuca rubra</i>	44,3	140	<i>Brachypodium pinnatum</i>	7,3	23	<i>Briza media</i>	4,7	15
<i>Filipendula vulgaris</i>	<i>Filipendula vulgaris</i>	25,4	16	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	9,5	6	<i>Festuca rubra</i>	9,5	6
<i>Galium boreale</i>	<i>Galium boreale</i>	16,2	12	<i>Festuca rubra</i>	10,8	8	<i>Brachypodium pinnatum</i>	6,8	5
<i>Molinia caerulea</i>	<i>Molinia caerulea</i>	65,4	134	<i>Sesleria caerulea</i>	5,4	11	<i>Carex tomentosa</i>	3,9	8
<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Plantago lanceolata</i>	18,5	17	<i>Festuca rubra</i>	10,9	10	<i>Sesleria caerulea</i>	7,6	7
<i>Potentilla erecta</i>	<i>Potentilla erecta</i>	36,4	90	<i>Festuca rubra</i>	6,9	17	<i>Brachypodium pinnatum</i>	4,9	12
<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Prunella vulgaris</i>	11	18	<i>Sesleria caerulea</i>	9,8	16	<i>Carex tomentosa</i>	8	13
<i>Scorzonera humilis</i>	<i>Sesleria caerulea</i>	15,9	10	<i>Carex tomentosa</i>	11,1	7	<i>Potentilla erecta</i>	9,5	6
<i>Sesleria caerulea</i>	<i>Sesleria caerulea</i>	58,1	327	<i>Carex tomentosa</i>	5,2	29	<i>Festuca ovina</i>	3,9	22

Tabel 4. Kasvuvormide jaotus erinevate liikide lähimnaabrite võsude hulgas 30*30 cm ruutudes ja vastavates kooslustes üldiselt. Paksus kirjas on välja toodud X²-väärtused nendel liikidel, millel see jaotus oli kooslustes esinevast keskmisest oluliselt erinev (X²_{kriit, 0,05}=5,991). Esitatud on ka ruutude arv, mitmes antud liik esines. N - võsude arv.

LIIK	rohundeid					graminoide					muu					ruutude arv	X ² -väärtus
	lähimnaabrite hulgas			koosluses üldiselt		lähimnaabrite hulgas			koosluses üldiselt		lähimnaabrite hulgas			koosluses üldiselt			
	%	N	liike	%	liike	%	N	liike	%	liike	%	N	liike	%	liike		
<i>Agrostis capillaris</i>	20,9	14	8	32,9	53	79,1	53	9	67,0	25	0	0	0	0,2	2	5	6,775
<i>Alchemilla vulgaris</i>	63,6	21	9	34,4	61	36,4	12	6	65,5	26	0	0	0	0,3	1	10	38,176
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	27	34	14	38,7	48	73	92	10	61,2	23	0	0	0	0,3	1	5	6,118
<i>Brachypodium pinnatum</i>	18	60	25	28,1	58	82	273	15	71,7	27	0	0	0	0,5	3	10	5,573
<i>Briza media</i>	28,5	71	23	35,0	64	71,1	177	16	64,8	26	0,4	1	1	0,4	3	12	1,839
<i>Carex panicea</i>	38,3	41	26	32,8	67	61,7	66	14	67,1	27	0	0	0	0,3	2	14	1,649
<i>Carex tomentosa</i>	29,9	66	25	32,4	67	69,6	154	17	67,5	27	0,5	1	1	0,4	3	14	0,284
<i>Convallaria majalis</i>	36,2	33	15	30,0	55	62,7	57	12	69,8	26	1,1	1	1	0,4	3	10	3,234
<i>Festuca ovina</i>	9,5	36	17	33,1	66	90,5	342	11	66,8	26	0	0	0	0,3	2	13	25,534
<i>Festuca rubra</i>	27,9	88	32	33,0	66	72,1	228	15	66,8	27	0	0	0	0,4	3	13	1,590
<i>Filipendula vulgaris</i>	46	29	13	31,3	57	54	34	11	68,5	24	0	0	0	0,3	1	9	10,265
<i>Galium boreale</i>	51,3	38	19	32,2	64	47,3	35	14	67,6	26	1,4	1	1	0,4	2	13	19,770
<i>Molinia caerulea</i>	14,1	29	16	31,6	58	85,4	175	12	68,2	25	0,5	1	1	0,3	2	8	14,121
<i>Plantago lanceolata</i>	46,7	43	16	34,8	61	53,3	49	12	65,0	26	0	0	0	0,4	2	12	6,582
<i>Potentilla erecta</i>	63,2	156	27	32,6	67	36,8	91	15	67,2	27	0	0	0	0,4	3	15	42,928
<i>Prunella vulgaris</i>	50,9	83	25	32,6	67	48,5	79	13	67,2	27	0,6	1	1	0,4	3	15	15,615
<i>Scorzonera humilis</i>	41,2	26	13	33,0	63	57,2	36	14	66,9	26	1,6	1	1	0,3	2	11	8,835
<i>Sesleria caerulea</i>	17,9	101	30	32,4	67	81,7	460	19	67,5	27	0,4	2	2	0,4	3	14	9,478

3.4. Võsu pikkuse ja ühevõsupindala sõltuvus lähimnaabrite erinevatest tunnustest ning kasvukohast

Võsu pikkuse ja ühevõsupindala seost kolme lähimnaabriks oleva võsu erinevate tunnustega ja sõltuvust kasvukohast kontrolliti kaheksal erineval liigil. Pikkuse sõltuvus erinevatest tunnustest on toodud tabelis 5. Enamikel juhtudel (kuuel liigil) oli võsu pikkus sõltuv kasvukohast, nimetatud seos polnud oluline vaid lubikal ja süstlehisel teehehel. Naabervõsude tunnused olid uuritava võsu pikkusega seotud üksikutel juhtudel. Nii ilmnisid mõned positiivsed seosed naabervõsude pikkusega (sulg-arulustel ja lamba-aruheinal, samuti keskmisel väriheinal), paaril juhul oli pikkus negatiivselt seotud naabri pikkuse ja ühevõsupindala koosmõjuga ning ühel juhul positiivselt seotud ühevõsupindalaga. Teised uuritud naabrite tunnused polnud antud mudeli järgi olulised.

Uuritud liikide ühevõsupindalade seosed naabrite tunnustega ja kasvukohaga on toodud tabelis 6. Erinevate kasvukohtade vahel uuritud liikide PUA oluliselt ei erinenud. Kuuel liigil oli PUA positiivselt seotud mõne oma naabervõsu PUA-ga. Mõningatel juhtudel oli oluline naabri pikkuse ja PUA koosmõju (nii positiivselt kui negatiivselt) ja paaril juhul pikkus (negatiivne seos). Nimetatud olulisi seoseid esines nii lähima kui ka kauguselt teise ja kolmanda naabriga. Antud tulemuste põhjal ei saa välja tuua, et erineva kasvuvormiga liikide puhul esineks uuritud seostes erinevusi.

Tabel 5. Sagedamini esinevate liikide võsude pikkuse sõltuvus kasvukohast ja kolme lähima naabervõsu erinevatest tunnustest (p*PUA - pikkuse ja PUA koosmõju, pi/ka - pikkuse ja kauguse jagatis). Lahtrites on esitatud vastavad p-väärtused. Oluliste seoste puhul on välja toodud, kas tegu oli posit.või negat. seostega. R² - determinatsioonikordaja, N - võsude arv.

LIIK	KOHT	1.NAABER						2. NAABER					3. NAABER					R ²	N				
		kaugus	pikkus		PUA	p*PUA	pi/ka	kaugus	pikkus	PUA	p*PUA		pi/ka	kaugus	pikkus		PUA				p*PUA		pi/ka
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,012	0,58	0,0002	+	0,29	0,07	0,96	0,57	0,81	0,19	0,25		0,33	0,93	0,23		0,87		0,55		0,96	0,23	277
<i>Festuca ovina</i>	<0,0001	0,26	0,045	+	0,98	0,71	0,87	0,18	0,15	0,22	0,12		0,16	0,69	0,002	+	0,03	+	0,03	-	0,71	0,43	317
<i>Sesleria caerulea</i>	0,74	0,89	0,15		0,34	0,7	0,42	0,82	0,07	0,19	0,12		0,79	0,6	0,42		0,98		0,73		0,73	0,05	450
<i>Briza media</i>	<0,0001	0,69	0,71		0,1	0,058	0,83	0,4	0,12	0,08	0,03	-	0,39	0,91	0,047	+	0,23		0,07		0,4	0,3	212
<i>Convallaria majalis</i>	0,0003	0,97	0,93		0,51	0,51	0,7	0,99	0,38	0,51	0,49		0,97	0,97	0,93		0,55		0,72		0,98	0,41	66
<i>Prunella vulgaris</i>	0,0005	0,81	0,71		0,78	0,44	0,57	0,52	0,62	0,69	0,9		0,37	0,65	0,25		0,09		0,09		0,49	0,26	138
<i>Plantago lanceolata</i>	0,52	0,56	0,4		0,27	0,41	0,52	0,45	0,25	0,68	0,71		0,1	0,12	0,4		0,84		0,46		0,66	0,26	86
<i>Potentilla erecta</i>	<0,0001	0,24	0,72		0,38	0,25	0,29	0,92	0,42	0,42	0,13		0,92	0,65	0,12		0,2		0,009	-	0,24	0,42	219

Tabel 6. Sagedaminiesinevate liikide ühevõsupindala sõltuvus kasvukohast ja kolme lähima naabervõsu erinevatest tunnustest (pik*PUA - pikkuse ja PUA koosmõju). Lahtrites on esitatud vastavad p-väärtused. Oluliste seoste puhul on välja toodud, kas tegu oli posit.või negat. seostega. R² - determinatsioonikordaja, N - võsude arv.

LIIK	koht	1. NAABER				2. NAABER				3. NAABER				R ²	N		
		pikkus	PUA	pik*PUA		pikkus	PUA	pik*PUA		pikkus	PUA	pik*PUA					
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,99	0,0005	-	0,59	0,0002	+	0,68	0,06	0,81	0,1	0,29	0,34	0,43	277			
<i>Festuca ovina</i>	0,73	0,13		0,3	0,003	+	0,61	0,35	0,8	0,09	0,01	+	0,15	0,28	317		
<i>Sesleria caerulea</i>	0,31	0,12		0,006	+	0,5	0,23	0,21	0,36	0,97	0,49	0,63	0,3	450			
<i>Briza media</i>	0,23	0,75		0,016	+	0,53	0,9	0,95	0,47	0,18	0,33	0,12	0,24	212			
<i>Convallaria majalis</i>	0,77	0,82		0,41	0,92		0,3	0,004	+	0,22	0,18	0,048	+	0,1	0,55	67	
<i>Prunella vulgaris</i>	0,91	0,19		<0,0001	+	0,033	-	0,26	0,2	0,7	0,03	-	0,12	0,001	+	0,43	139
<i>Plantago lanceolata</i>	0,38	0,71		0,57	0,13		0,24	0,005	+	0,1	0,48	0,17	0,31	0,43	87		
<i>Potentilla erecta</i>	0,71	0,28		0,0003	+	0,08	0,28	0,47	0,05	0,47	0,02	+	0,38	0,44	220		

4. Arutelu

Käesolevas töös uuriti taimkatte väikeseskaalalist horisontaalset struktuuri viies erinevas koosluses. Kõigi nende puhul on tegemist liigirikaste kooslustega (mis oli ka nende valiku aluseks), kuigi prooviruutudes esinenud liikide arvud erinesid koosluste vahel oluliselt (samuti erinesid võsude arvud). Mõningates uurimustes esinenud seost võsude arvu ja liigiarvu vahel, kas positiivset (Oksanen 1996) või unimodaalset (Lanno 2000) antud töös ei esinenud. Kui kahe tunnuse vahel seos esineb, siis võib antud töös vaatluse all olnud koosluste võsude ja liikide arvu varieeruvus olla selle avastamiseks liiga väike. Nimetatud väike varieeruvus on ootuspärane, sest valitigi ühte tüüpi liigirikkad kooslused. Samas tendents unimodaalse seose esinemisele joonisel 3 on olemas, teistest eristus keskmise võsude arvu juures suurima liigiarvuga ala.

Koosluste ruumidünaamika uurimise üks võimalus on jälgida võsude paiknemist väikesel skaalal ehk üksikute võsude ja nende naaberisendite tasemel. Erineva suurusega liikide kõrvutikasvamisel hõlvab suurem ramet väiksemast enamasti maapinnal rohkem ruumi (või vastupidi – ramet, millel on kasutada enam ruumi, saab seetõttu suuremaks kasvada). Sellest tulenevalt on uurimustes sageli leitud positiivne seos võsu pikkuse või massi ning tema ühevõsupindala vahel. Antud töös seost võsu pikkuse ja tema ühevõsupindala vahel leida ei suudetud, mis on sarnane Karagatzides jt (2003) töö tulemusega, kus seost võsu pikkuse ja PUA vahel samuti ei leitud. Üsikusid olulised seosed käesolevas töös olid hoopis negatiivsed ehk võsu pikkus oli PUA-ga negatiivselt seotud ning need olulised seosed võivad olla juhuslikku laadi.

Kui võsu pikkus ja tema PUA on siiski positiivselt seotud, siis võib selle seose mitteleidmisel mõningast rolli mängida ka kasutatud polügoonide meetod. Kuigi Sletvold & Hestmark (1999) leidsid oma töös erinevaid meetodeid võrreldes, et polügoonide meetod oli rametite suuruse prognoosimisel hea ennustusvõimega, võib selle juures välja tuua mõned puudused. Antud meetodi puhul toimub ruumi jagamine kahe võsu vahel täpselt võrdsel kaugusel mõlemast naaberisendist, kui tegelikkuses võib üks võsu hõlvata suurema ruumiosa kui teine. Tulenevalt meetodist on raske hinnata ka rametite mõjuväljade kattumise määra ning samuti ei jäta see meetod kooslusesse tühja ruumi, mis seal võib esineda.

Mida rohkem on koosluses liike, seda suurem on teoreetiline tõenäosus, et võsu naabriks on teisest liigist võsu (Bazzaz 1990). Antud töö tulemustest nähtus, et kuigi on tegu liigirikaste niitudega, olid enamike vaadeldud liikide puhul lähinnaabriteks sellegipoolest samast liigist võsud. Selline tulemus sarnaneb Oksaneni (1997) uurimuse tulemusega, mille puhul enamikel liikidel esines oodatust väiksem naabrite liigiline mitmekesisus (eriti sageliesinevatel liikidel). Ühte liiki võsude kooskasvamine tuleneb peamiselt taimede klonaalset kasvuformist (samast liigist võsu esineski lähinnaabrina ülekaalukaimalt just tihedaltkasvavatel klonaalsetel liikidel). Interaktsioonidest erinevat liiki naaberisendite vahel uuritud kooslustes saab aga suurema tõenäosusega rääkida hõredama kasvuvormiga klonaalsetel liikidel (nagu näiteks maikellukesel) või siis osadel seemnetega paljunevatel liikidel. Nii näiteks olid madala mustjuure naabriteks enamasti erinevast, süstlehisel teeheel aga samast liigist võsud. Viimasel juhul põhjustab liigisisest agregeeritust arvatavasti seemnete piiratud levik. Kui naabriks pole samast liigist võsu, siis on tema liigiline kuuluvus arvatavasti üsna juhuslik. Suurema tõenäosusega esinevad teised liigid naabritena seda sagedamini, mida ohtramalt neid koosluses kasvab, nagu kirjeldasid oma töös Mahdi & Law (1987) ja nagu nähtub ka selle töö tulemustest.

Kuigi antud töös uuritud liikide hulk on väike osa kõikidest analüüsidest esinenud liikidest ning annab vaid mõningase ülevaate erinevate liikide interaktsioonide sageduse kohta, võib rameti lähima naabri liigilise kuuluvuse tulemuste põhjal järeldada, et liigirikastes kooslustes esineb sagedasematel liikidel peamiselt liigisisene konkurents (koosluses harvaesinevatel liikidel lähinnaabrite liigilist kuuluvust ei analüüsitud, neil võivad aga olla suurema tõenäosusega lähimateks naabriteks vastupidiselt teistest liikidest võsud). Selline tulemus on kooskõlas kirjanduses toodud hüpoteesiga, mille järgi liigirikuse püsimine on võimalik tänu sellele, et liigisisene konkurents on sageli tugevam kui liikidevaheline, mis aeglustab konkurentsisis nõrgemate liikide väljatõrjumist. Klonaalsete taimede puhul võib naabriks olev samast liigist võsu omakorda olla kas samast või erinevast kännisest (ehk kloonist). Erinevast kännisest võsude (või sama klooni omavahel mitteühenduses võsude) vahel peaks esinema tugevam konkurents kui samasse klooni kuuluvate omavahel ühenduses olevate rametite vahel. Samasse kännisesse kuuluvate võsude vahel võib esineda füsioloogiline integratsioon, mis aitab ka muidu konkurentsisis nõrgematel ellu jääda. Samuti saab klooni sees rametite tihedust reguleerida. Antud töö puhul aga ei saa taoliste interaktsioonide tugevuse kohta täpsemalt järeldusi teha.

Sagedamiesinenud liikide puhul kontrolliti lisaks eelpoolnimetatud lähinnaabrite liigilisele kuuluvusele ka nende kasvuvormilist kuuluvust ja võrreldi seda kasvuvormide jaotusega koosluses üldiselt. Selgus et paljudel liikidel erines jaotus koosluse keskmisest oluliselt. Suuresti on see seotud ka samast liigist võsude kõrvutikasvamisega, sest kui võsu lähinnaabrikeks on suurel hulgal juhtudel sama liiki võsu, siis on ka üks kasvuvorm naabrite hulgas vastavalt ülekaalus (eriti graminoidide puhul, näiteks lamba-aruheinal). Rohundite puhul oli varieeruvus suurem – sõltuvalt liigist esines keskmisest sagedamini naabrina nii rohundeid kui graminoidide.

Võsu kasvu mõjutavad tema ümber kasvavad võsud. Erinevates uurimustes on kontrollitud nii ainult lähima naabri kui ka suurema arvu naabrite mõju rameti kasvule. Suure tõenäosusega mõjutavadki rametit mitmed naabrid, mitte vaid lähim (eriti tiheda taimekattega kooslustes). Selgitada, kui paljud naabrid uuritavat võsu täpselt mõjutavad ja vastupidi on üsna keeruline. Näiteks kui võsu surub konkurentsis alla oma naabri kasvu, siis tolle naaber omakorda võib seetõttu olla jälle suurekasuline ramet, kuna väikesekasuline võsu ei avalda talle märkimisväärset konkurentset mõju (Franco & Harper 1988). Antud töös kontrolliti kolme lähima naaberisendi mõju erinevat liiki võsude pikkusele ja ühevõsupindalale. Kui enamasti on erinevates töödes võsu suurus positiivselt seotud naabri kaugusega ja negatiivselt naabri suurusega (Liddle *et al.* 1982, Purves & Law 2002a), siis praeguses töös võsu pikkuse ja naabrite kauguse vahel olulisi seoseid ei leitud. Võsu pikkuse ja naabri pikkuse seoseid esines mõningatel juhtudel ning need olid positiivsed. See võib tuleneda erinevatest põhjustest. Näiteks ressursside erinevast hulgast – mõnes paigas, kus ressursse on enam, kasvavadki koos kõrgemakasvulised võsud. Juhul kui kõrvutikasvavad võsud kuuluvad samasse kännisesse, siis võib võsude pikkuste positiivne seos tuleneda sellest, et tegemist on tugeva elujõulise kännisega, kus kasvavadki suuremad võsud. Samuti aga võib pikemate võsude kooskasvamine olla juba toimunud konkurentsi ja isehõrenemise tulemus, mille puhul kasvama on jäänud suuremakasvulised rametid.

Ühevõsupindala mõjutavate tunnuste uurimisel esines osadel juhtudel positiivne seos uuritud võsu PUA ja tema naabri PUA vahel ehk kõrvuti kasvasid suurte ühevõsupindaladega liigid. Selle seose ilmnemisel võivad samuti olla samad põhjused, mis naaberrametite pikkuse positiivsel seosel. Näiteks et tegu on ühte tugevasse kännisesse kuuluvate võsudega, kus kasvavad suurekasvulised hõredamalt paiknevad võsud või et

juba toimunud konkurentsi tagajärjel on nõrgemad konkurendid välja tõrjutud ja allesjäänud võsude hõlvatavad polügoonid on suuremad. Teiste naabrite tunnustega (pikkuse ning pikkuse ja PUA koosmõjuga) esinesid olulised seosed mõnel üksikul juhul. Peaaegu ei ilmnenud aga naabritepoolseid negatiivseid seoseid võsude PUA-le ehk ei saa välja lugeda, et naabrid üksteise kasvu alla suruvad. Kuna tegemist on regulaarselt niidetavate kooslustega, siis võib see tuleneda ka niitmise ühtlustavast mõjust.

Lisaks naabervõsude mõjule kontrolliti ka kasvukoha mõju uuritud liikide pikkusele ja ühevõsupindalale. Selgus, et pikkus sõltus kasvukohast enamike uuritud liikide puhul, PUA aga mitte. Kirjanduse andmetel võib PUA varieeruda nii koosluste sees kui koosluste vahel (van der Maarel 1988). Võibolla olid vaadeldud kooslused liiga sarnased leidmaks liigisisest PUA varieerumist koosluste vahel. Samas, kui rääkida ühevõsupindalast mitte liigi vaid koosluse tasemel, siis sel juhul esines vaadeldud kooslustes erinevusi, kuna võsude tihedused alade vahel olid erinevad. Võsude tihedus konkreetses koosluses sõltub sealsest majandamise ajaloost, liigilisest koosseisust, abiootilistest teguritest jne.

Uuritud liikide võsude pikkuse ja PUA seosed lähimnaabrite tunnustega ei paistnud erinevat erinevate võsude tihedusega liikidel ning graminoidide ja rohundite vahel. Selliste liikidevaheliste erinevuste paremaks väljaselgitamiseks oli ka olulisi seoseid veidi liiga vähe.

Antud töös saadud tulemuste põhjal võib teha järgmised üldised järeldused:

- uuritud kooslused erinesid oma liikide ja võsude arvu poolest. Olulist seost liikide ja võsude arvu vahel antud kooslustes ei esinenud (mis võis tuleneda valitud koosluste sarnasusest), ehkki üldine trend viitas unimodaalse kõvera esinemisele;
- uuritud liigirikastes kooslustes on arvukalt esinevatel liikidel enamasti lähimaks naabriks samast liigist võsu ehk liigid kasvavad liigikogumikena koos. Seega esineb neil peamiselt liigisisene konkurents. Võsude lähimnaabrite kasvuvormiline jaotus erines paljudel juhtudel koosluse keskmisest vastavast jaotusest;
- vaadeldud liikide puhul ei sõltunud rameti ühevõsupindala rameti pikkusest;
- võsude pikkusele paistis tema naabrite tunnustest teistest veidi enam mõju avaldavate naabrite pikkus, ühevõsupindala mõjutajana oli naabrite tunnustest olulisim nende PUA. Kasvukoht mõjutas mitmete liikide pikkust, mitte aga PUA-d (nimetatud seoste

puhul ei saa välja tuua erinevusi erineva kasvuvormi ja erineva võsude tihedusega liikide vahel).

Kokkuvõte

Antud töö eesmärgiks oli uurida liigirikaste taimekoosluste väikeseskaalalist ruumilist struktuuri ja isenditevahelisi suhteid. Täpsemalt vaadeldi liigi- ja võsuarvude suhteid, samuti sagedasemate liikide ühevõsupindala sõltuvust rameti pikkusest. Lisaks uuriti erinevate liikide puhul, mis liigist ja millise kasvuvormiga on kõige sagedamini koosluses nende lähimnaabrid. Veel analüüsiti erinevatel liikidel võsude pikkuse ja PUA sõltuvust nende lähimnaabrite erinevatest tunnustest ja kasvukohast.

Analüüsid tehti viiel liigirikkal puisniidul, milleks olid Allika, Laelatu, Mäepea, Nedrema ja Vahenurme. Igas koosluses kirjeldati taimkate kolmel 1m² ruudul ja lõigati selle sees 30*30 cm suuruselt alalt ära kõik võsud ning pandi kirja nende x- ja y-koordinaadid, pikkus ja liiginimi. Võsude asukohad kanti skeemile ja konstrueeriti võsude ümber Thiesseni polügoonid, saades sedasi rametite jaoks nende ühevõsupindalad.

Töö peamised tulemused olid järgnevad:

- uuritud kooslused erinesid oma liikide ja võsude arvu poolest, olulist seost nende tunnuste vahel antud kooslustes ei leitud (mis võis tuleneda valitud koosluste sarnasusest);
- rameti ühevõsupindala ei sõltunud rameti pikkusest;
- vaadeldud liigirikastes kooslustes on arvukalt esinevatel liikidel lähimaks naabriks enamasti samast liigist võsu ehk liigid kasvavad liigikogumikena koos (mistõttu neil esineb koosluses peamiselt liigisisene konkurents). Võsude lähimnaabrite kasvuvormiline jaotus erineb paljudel juhtudel koosluse üldisest vastavast jaotusest;
- võsude pikkus seostus tema lähimnaabrite tunnustest veidi enam naabrite pikkusega, samuti erines nimetatud tunnus erinevatel aladel. Ühevõsupindala sõltus tihedamini naabrite PUA-st. Kasvukoht liikide PUA-d antud tulemuste põhjal ei mõjutanud, küll aga pikkust.

Tulenevalt paljude erinevate liikide kooskasvamisest on vaadeldud võsudevaheliste seoste uurimine ja saadud tulemuste tõlgendamine liigirikastes kooslustes keerukam kui mõneliigilistes või monokultuurides. Samas annab taoliste seoste uurimine olulist infot

liigirikkuse mehhanismide ning koosluste dünaamika kohta ning tasub kindlasti edasiuurimist.

Summary

The aim of the current study was to investigate small-scale spatial structure of species-rich communities. The relationship between ramet number and species number was tested. Also was studied, whether plant unit area (PUA) of different species depends on ramet height. For different species their nearest neighbour's species and growth form was identified. Also was analysed whether species height and PUA depend on nearest neighbour's different parameters and do they vary between communities.

The analyses were conducted in five different species-rich wooded meadows. From 30*30 cm square all ramets were clipped and their x- and y-coordinates, species name and height were recorded. Altogether 15 analyses were made. Later the ramets positions were drawn on a scheme and the Thiessen polygons constructed around them. The polygon area was taken as the estimate of the plant unit area.

The main results were as follows:

- ramet as well species numbers differed between communities, but the relationship between them wasn't statistically relevant;
- plant unit area of different species didn't depend on ramet height;
- for most analysed species their nearest neighbour was the same species, which means that they compete mainly intraspecifically. The growth form of nearest neighbour also differed for many species significantly from community average;
- the studied species height seemed to depend more on neighbours height (it also varied between communities) and PUA depended on neighbours PUA for several cases (positive relationships), with other neighbour parameters there were fewer relevant relationships.

Tänuavaldused

Suurim tänu muidugi minu juhendajale Marek Sammulile abi ja kannatlikkuse eest selle töö valmimisel. Lisaks ütlen aitäh kõikidele teistele, kes ühel või teisel moel abiks olid – Toomas Kukk, Siret Tappo, Katrin Heinsoo, Johannes Heinsoo ja Kadri Pääsukene. Peale nimetatute ütlen aitäh veel nendele paljudele teistele, tänu kellele töötamine ja viibimine erinevates välitööpaikades teoks sai ja kenasti laabus. Suur-suur tänu Teile kõigile!

Kasutatud kirjandus

- Aarssen, L.W. 1989. Competitive ability and species coexistence: a 'plant's eye' view. *Oikos* 56: 386-401.
- Aarssen, L.W. & Epp, G.A. 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *J. Veg. Sci.* 1: 13-30.
- Aarssen, L.W. & Turkington, R. 1985. Vegetation dynamics and neighbour associations in pasture-community evolution. *J. Ecol.* 73: 585-603.
- Abrams, P.A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019-2027.
- Alpert, P. 1995. Does clonal growth increase plant performance in natural communities? *Abstr. Bot.* 19: 11-16.
- Antonovics, J. & Levin, D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452.
- Barot, S. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106: 185-192.
- Bauer, S., Wyszomirski, T., Berger, U., Hildenbrandt, H. & Grimm, V. 2004. Asymmetric competition as a natural outcome of neighbour interactions among plants: results from the field-of-neighbourhood modelling approach. *Plant Ecol.* 170: 135-145.
- Bazzaz, F.A. 1990. Plant-plant interactions in successional environments. In: Grace, J.B. & Tilman, D. (eds.) *Perspectives in plant competition*, pp. 239-263. Academic Press, New York.
- Briones, O., Montana, C. & Ezcurra, E. 1996. Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *J. Veg. Sci.* 7: 453-460.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R.M. *et al.* 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Carlsson, B.A. & Callaghan, T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *J. Ecol.* 79: 973-983.
- Casper, B.B., Schenk, H.J. & Jackson, R.B. 2003. Defining a plant's belowground zone of influence. *Ecology* 84: 2313-2321.
- Cheng, D.L., Wang, G.X., Chen, B.M. & Wei, X.P. 2006. Positive interactions: crucial organizers in a plant community. *J. Integrat. Plant Biol.* 48: 128-136.

- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- Coomes, D.A., Rees, M. & Turnbull, L. 1999. Identifying aggregation and association in fully mapped spatial data. *Ecology* 80: 554-565.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press.
- Dale, M.R.T. & Powell, R.D. 2001. A new method for characterizing point patterns in plant ecology. *J. Veg. Sci.* 12: 597-608.
- Diemer, M.W. & Pfadenhauer, J. 1987. Effects of differential defoliation on shoot growth, density and phytomass of three graminoids in a calcareous fen. *Oikos* 50: 183-190.
- Eesti NSV flora 1953-1984. 11 köidet.
- Ellison, A.M., Dixon, P.M. & Ngai, J. 1994. A null model for neighborhood models of plant competitive interactions. *Oikos* 71: 225-238.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68: 371-374.
- Firbank, L.G. & Watkinson, A.R. 1990. On the effects of competition: from monocultures to mixtures. In: Grace, J.B. & Tilman, D. (eds.) *Perspectives in plant competition*, pp. 165-192. Academic Press, New York.
- Franco, M. & Harper, J. 1988. Competition and the formation of spatial pattern in spacing gradients: an example using *Kochia scoparia*. *J. Ecol.* 76: 959-974.
- Gates, D.J. & Westcott, M. 1978. Zone of influence models for competition in plantations. *Adv. Appl. Prob.* 10: 499-537.
- Goldberg, D.E., Turkington, R. & Olsvig-Whittaker, L. 1995. Quantifying the community-level consequences of competition. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 231-242.
- Grace, J.B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2: 1-28.
- Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* (London) 242: 344-347.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, London.
- Grubb, P.J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) *Community ecology*, pp. 207-226. Harper & Row, New York, NY.

- Harper, J. 1985. Modules, branches, and the capture of resources. In: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. & Cook, R.E. (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*, pp. 1-33. Yale University Press. New Haven and London.
- Herben, T. & Hara, T. 1997. Competition and spatial dynamics of clonal plants. In: de Kroon, H. & van Groenendael, J. (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*, pp. 331-357. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Hühn, M. 1999. Experimental results on the effects of nonregular spatial patterns of plants on yield per area. *J. Agronomy & Crop Science* 182: 89-97.
- Hühn, M. 2000. Note on the effect of non-regular spatial patterns of plants on yield per area based on a logarithmic relationship between single plant yield and individual area. *J. Agronomy & Crop Science* 184: 133-136.
- Karagatzides, J.D., Manson, H.R. & Tsuji, L.J.S. 2003. Spatial distribution and performance of *Scirpus americanus* ramets across a temperate intertidal marsh resource gradient. *Plant Ecol.* 169: 215-226.
- Kukk, T. & Kull, K. 1997. *Puisniidud. Estonia Maritima 2*: 1-249.
- Law, R., Purves, D.W., Murrell, D.J. & Dieckmann, U. 2001. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations. In: Silvertown, J. & Antonovics, J. (eds.) *Integrating ecology and evolution in a spatial context*, pp. 21-44. Blackwell Science, Oxford.
- Lessin, L.M., Dyer, A.R. & Goldberg, D.E. 2001. Using upper boundary constraints to quantify competitive response of desert annuals. *Oikos* 92: 153-159.
- Liddle, M.P., Budd, C.S.J. & Hutchings, M.J. 1982. Population dynamics and neighbourhood effects in establishing swards of *Festuca rubra*. *Oikos* 38: 52-59.
- Mahdi, A. & Law, R. 1987. On the spatial organization of plant species in a limestone grassland community. *J. Ecol.* 75: 459-476.
- Masing, V. 1984. Taimkatte struktuuri tasemed. Teoses: Tiivel, T., Kull, K., Neuman, T. & Sutrop, U. (toim.) *Teooria ja mudelid eluteaduses*, lk. 51-68. Eesti NSV Teaduste Akadeemia, Tartu.
- Miller, T.E. 1982. Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *Am. Nat.* 120: 533-536.
- Mithen, R., Harper, J.L. & Weiner, J. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of "available area". *Oecologia* 62: 57-60.
- Murrell, D.J., Purves, D.W. & Law, R. 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends Ecol. Evol.* 16: 529-530.
- Myster, R.W. & Pickett, S.T.A. 1992. Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession. *J. Ecol.* 80: 291-302.

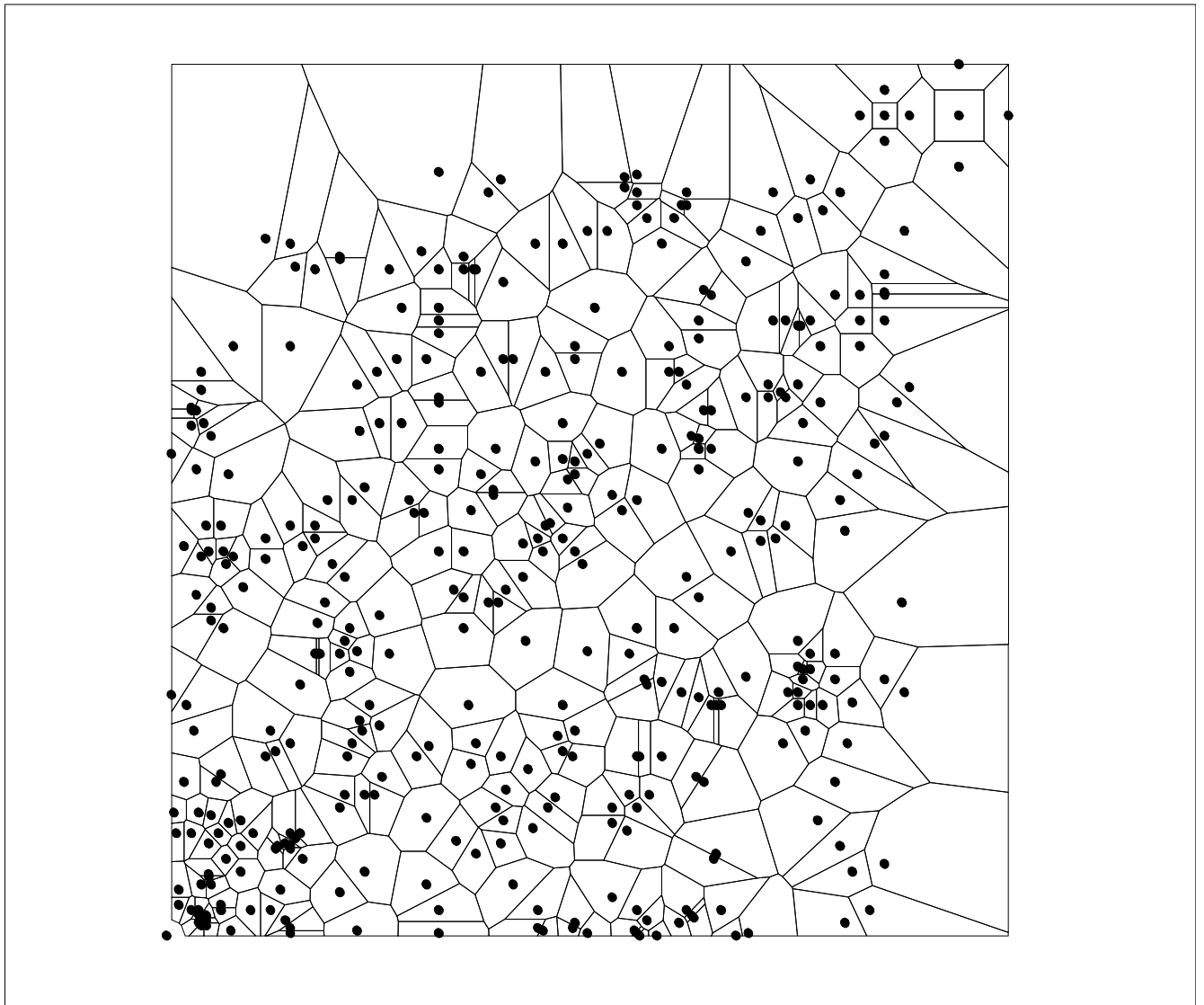
- Oksanen, J. 1996. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *J. Ecol.* 84: 293-295.
- Oksanen, J. 1997. Plant neighbour diversity. *J. Veg. Sci.* 8: 255-258.
- Olofsson, J. 2004. Positive and negative plant-plant interactions in two contrasting arctic-alpine plant communities. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36: 464-467.
- Owens, M.K. & Norton, B.E. 1989. The impact of `available area` on *Artemisia tridentata* seedling dynamics. *Vegetatio* 82: 155-162.
- Pacala, S.W. & Silander, J.A. jr. 1990. Field tests of neighborhood population dynamic models of two annual weed species. *Ecol. Monogr.* 60: 113-134.
- Pacala, S. 1997. Dynamics of plant communities. In: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*, pp. 532-555. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Purves, D.W. & Law, R. 2002a. Experimental derivation of functions relating growth of *Arabidopsis thaliana* to neighbour size and distance. *J. Ecol.* 90: 882-894.
- Purves, D.W. & Law, R. 2002b. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant`s-eye view. *J. Ecol.* 90: 121-129.
- 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. & 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.
- Ramseier, D. & Weiner, J. 2006. Competitive effect is a linear function of neighbour biomass in experimental populations of *Kochia scoparia*. *J. Ecol.* 94: 305-309.
- Rees, M., Grubb, P.J. & Kelly, D. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *Am. Nat.* 147: 1-32.
- Schmid, B. & Harper, J.L. 1985. Clonal growth in grassland perennials. 2. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *J. Ecol.* 73: 793-808.
- Schwinning, S. & Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113: 447-455.
- Silander, J.A. & Pacala, S.W. 1985. Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* 66: 256-263.

- Sletvold, N. 2005. Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *J. Ecol.* 93: 727-736.
- Sletvold, N. & Hestmark, G. 1999. A comparative test of the predictive power of neighbourhood models in natural populations of *Lasallia pustulata*. *Can. J. Bot.* 77: 1655-1661.
- Stevens, M.H.H. & Carson, W.P. 1999. Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology* 80: 455-465.
- Stoll, P. & Prati, D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319-327.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W. & Loehle, C. 1990. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68: 371-374.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (eds.) 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D., Lehman, C.L. & Kareiva, P. 1997. Population dynamics in spatial habitats. In: Tilman, D. & Kareiva, P. (eds.) *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*, pp. 3-20. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Turkington, R.A. & Harper, J.L. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I Ordination, pattern and contact. *J. Ecol.* 67: 201-218.
- Turnbull, L.A., Coomes, D., Hector, A. & Rees, M. 2004. Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. *J. Ecol.* 92: 97-109.
- van der Maarel, E. 1988. Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. In: During, H.J., Werger, M.J.A. & Willems, J.H. (eds.) *Diversity and pattern in plant communities*, pp. 1-14. SPB Academic Publishing, Hague.
- Weiner, J., Stoll, P., Muller-Landau, H. & Jasentuliyana, A. 2001. The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *Am. Nat.* 158: 438-450.
- Zobel, M. 1992. Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65: 314-320.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.* 12: 266-269.
- Zobel, K. & Liira, J. 1997. A scale-independent approach to the richness vs biomass relationship in ground-layer plant communities. *Oikos* 80: 325-332.

Käsikirjad

Lanno, K. 2000. Võsude tiheduse, liigitiheduse ja koosluse tootlikkuse seosed kolme erineva prooviruudu suuruse juures. Harjutustöö (TÜ BÕI raamatukogus).

LISAD



Lisa 1. Näide analüüsi skeemist koos sellele konstrueeritud polügoonidega (vähendatud).
Punktid tähistavad võsude asukohti.

Lisa 2. Liikide võsuarvud erinevatel aladel 30*30 cm analüüsid

LIIK	Liikide visuarvud (30*30 cm)																				
	Allika				Laelatu				Mäpea				Nedrema				Vahenurme				Kokku
	1	2	3	kokku	1	2	3	kokku	1	2	3	kokku	1	2	3	kokku	1	2	3	kokku	
<i>Achillea millefolium</i>													2			2				2	
<i>Aegopodium podagraria</i>			1	1			3	3						1		1				5	
<i>Agrostis capillaris</i>			2	2						76	76		4	1		5		4	4	87	
<i>Agrostis sp.</i>																		7	7	7	
<i>Agrostis stolonifera</i>																	2	1	3	3	
<i>Alchemilla vulgaris</i>	7	1		8	1			1	5	7	2	14	1	1		2	10	10	20	45	
<i>Anemone nemorosa</i>					1	1	1	3									1		1	4	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	16			16					40	36	50	126						1	1	143	
<i>Anthyllis vulneraria</i>	2	7	1	10																10	
<i>Asperula tinctoria</i>															4	4				4	
<i>Brachypodium pinnatum</i>					65	32	44	141	65	33	62	160	34	53	16	103	3		3	407	
<i>Briza media</i>	10	21	45	76	4	39	55	98	41	37	6	84					18	3	10	289	
<i>Calamagrostis epigeios</i>														5		5				5	
<i>Campanula glomerata</i>			3	4	1			1			2	2		3	1	4	1	4	7	23	
<i>Campanula persicifolia</i>										1		1						5		6	
<i>Carex buxbaumii</i>					1			1												1	
<i>Carex capillaris</i>			2	2	3	16		19					2		2	4			2	27	
<i>Carex caryophyllea</i>										2		2				2			6	10	
<i>Carex flacca</i>			1	1	1	15	7	23					2	2	2	6	11		3	44	
<i>Carex nigra</i>																	1			1	
<i>Carex ornithopoda</i>					16	15	10	41			1	1	2				1	2	4	50	
<i>Carex pallescens</i>									4			4	2	1	1	4	5	1	13	27	
<i>Carex panicea</i>	16	16	12	44	4	1		5	2	11	1	14	3	21	6	30	10	32	4	139	
<i>Carex sp.</i>			1	2	1		1	2		1	1	2	2			2	3	11	2	24	
<i>Carex tomentosa</i>	28	17	41	86	31	27	39	97	1		4	5	25	25	28	78	4	11	9	290	
<i>Carex vaginata</i>														10	4	14	1		11	26	
<i>Centaurea jacea</i>	5	5	5	15	8	6	5	19					2		3	5	2		2	43	
<i>Convallaria majalis</i>	26	4	3	33	18	28	23	69					6	10	10	26	1			129	
<i>Crepis paludosa</i>			3	3		7	2	9									11	11	9	43	
<i>Crepis praemorsa</i>							1	1										2		3	
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	1	1		2													1	2		5	

<i>Dactylis glomerata</i>										14	14								14	
<i>Danthonia decumbens</i>								5	3	11	19	6	4		10		2	2	31	
<i>Equisetum arvense</i>																1		1	1	
<i>Festuca arundinacea</i>					2	2	4												18	
<i>Festuca ovina</i>	27	63	106	196	27	37	64	2	16		18	6	8	20	34	41	48	36	125	437
<i>Festuca pratensis</i>					21		21	1			1							1	1	23
<i>Festuca rubra</i>	4		5	9	2	32	23	57	77	90	66	233	4	2	6	82	2	7	91	396
<i>Festuca sp.</i>												1			1					1
<i>Filipendula ulmaria</i>											4	4								4
<i>Filipendula vulgaris</i>	9	4	2	15	1			1	9	30	14	53	5		1	6				75
<i>Fraxinus excelsior</i>	1	2	1	4	1		1	2												6
<i>Galium album</i>																	2		2	2
<i>Galium boreale</i>	6	13	8	27	17	1	6	24	13	6	17	36	1	7	1	9		2	2	98
<i>Galium verum</i>					4			4	2		6	8								12
<i>Geranium sylvaticum</i>									6	5	1	12								12
<i>Geum rivale</i>	2	5	3	10							1	1					2		2	13
<i>Helictotrichon pratense</i>					6	2	19	27		7	1	8	11	4	4	19				54
<i>Helictotrichon pubescens</i>	2			2					13	12	7	32						7	7	41
<i>Hepatica nobilis</i>						1	6	7	2			2						1	1	10
<i>Hypericum maculatum</i>																	1	4	5	5
<i>Inula salicina</i>			1	1																1
<i>Lathyrus pratensis</i>									3		3	6						1	1	7
<i>Leontodon hispidus</i>									11	1	8	20					6		6	26
<i>Leucanthemum vulgare</i>	5	6	6	17			2	2								1		7	8	27
<i>Libanotis montana</i>									2			2								2
<i>Linum catharticum</i>	1			1					1			1		1	1			1	1	4
<i>Listera ovata</i>	1	1		2																2
<i>Lotus corniculatus</i>														3	3	13	1	1	15	18
<i>Luzula multiflora</i>									5	23	4	32				1			1	33
<i>Luzula pilosa</i>													2		2					2
<i>Medicago falcata</i>																	1		1	1
<i>Melampyrum nemorosum</i>	8	5	3	16												3	5	1	9	25
<i>Melampyrum sylvaticum</i>									4	7	2	13								13
<i>Molinia caerulea</i>	46	78	36	160	31	33		64	2		2	6		6	5			5		237
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	16	1	18	35	5		1	6												41
<i>Pimpinella major</i>						3	1	4							1	1		1	1	6

<i>Plantago lanceolata</i>	1	3	9	13	3	20	17	40	6	30	11	47		1	1		1	4	5	106	
<i>Plantago media</i>																		1	1	1	
<i>Platanthera sp.</i>						1		1												1	
<i>Poa angustifolia</i>					1		1	2	2			2								4	
<i>Polygala amarella</i>		1	1	2	1	1		2									5		5	9	
<i>Polygonum viviparum</i>													3		1	4		9	25	34	38
<i>Potentilla erecta</i>	14	31	14	59	14	14	12	40	29	16	20	65	18	8	25	51	21	33	17	71	286
<i>Potentilla reptans</i>																	3			3	3
<i>Primula veris</i>	2	2	1	5			3	3	1	2	3	6		2	1	3		2		2	19
<i>Prunella vulgaris</i>	13	24	51	88	17	14	11	42	11	1	10	22	1	1	6	8	4	1	37	42	202
<i>Pyrola rotundifolia</i>					1			1									1		1	2	3
<i>Ranunculus acris</i>	7	5	10	22		8	1	9							1	1	4	1	1	6	38
<i>Ranunculus auricomus</i>	1	5	3	9									2			2					11
<i>Ranunculus cassubicus</i>	4			4																	4
<i>Ranunculus polyanthemos</i>		2		2		2	1	3	2	1		3						1		1	9
<i>Rhamnus catharticus</i>							2	2													2
<i>Rhinanthus minor</i>									1	3	3	7							1	1	8
<i>Rumex acetosa</i>									1	2		3					1			1	4
<i>Scorzonera humilis</i>	17	11	20	48	1	8		9					3	16	8	27	1	1	1	3	87
<i>Selinum carvifolia</i>																		3	1	4	4
<i>Serratula tinctoria</i>					3	2	5	10													10
<i>Sesleria caerulea</i>	42	66	81	189	58	33	52	143	1		3	4	109	22	122	253	32	59	23	114	703
<i>Silene nutans</i>																			2	2	2
<i>Stachys officinalis</i>																	1			1	1
<i>Succisa pratensis</i>					1	1		2						1		1	2	1	4	7	10
<i>Trifolium montanum</i>		2		2											2	2	1	5	1	7	11
<i>Trifolium pratense</i>	8	2	1	11		1		1	5	3	16	24		1		1	6	2	14	22	59
<i>Trollius europaeus</i>	3	2	6	11	1			1					1	1	1	3	4	2		6	21
<i>Veronica chamaedrys</i>		2		2			2	2													4
<i>Veronica officinalis</i>					2			2													2
<i>Vicia cracca</i>					4		1	5												1	6
<i>Viola canina</i>	1	3		4									1	2		3	2	3		5	12
<i>Viola mirabilis</i>		1		1			1	1					1			1					3
määramata									1			1	9	2	1	12	3	6	11	20	33
Kokku	352	416	504	1272	379	403	359	1141	376	387	430	1193	273	222	287	782	315	302	311	928	5316