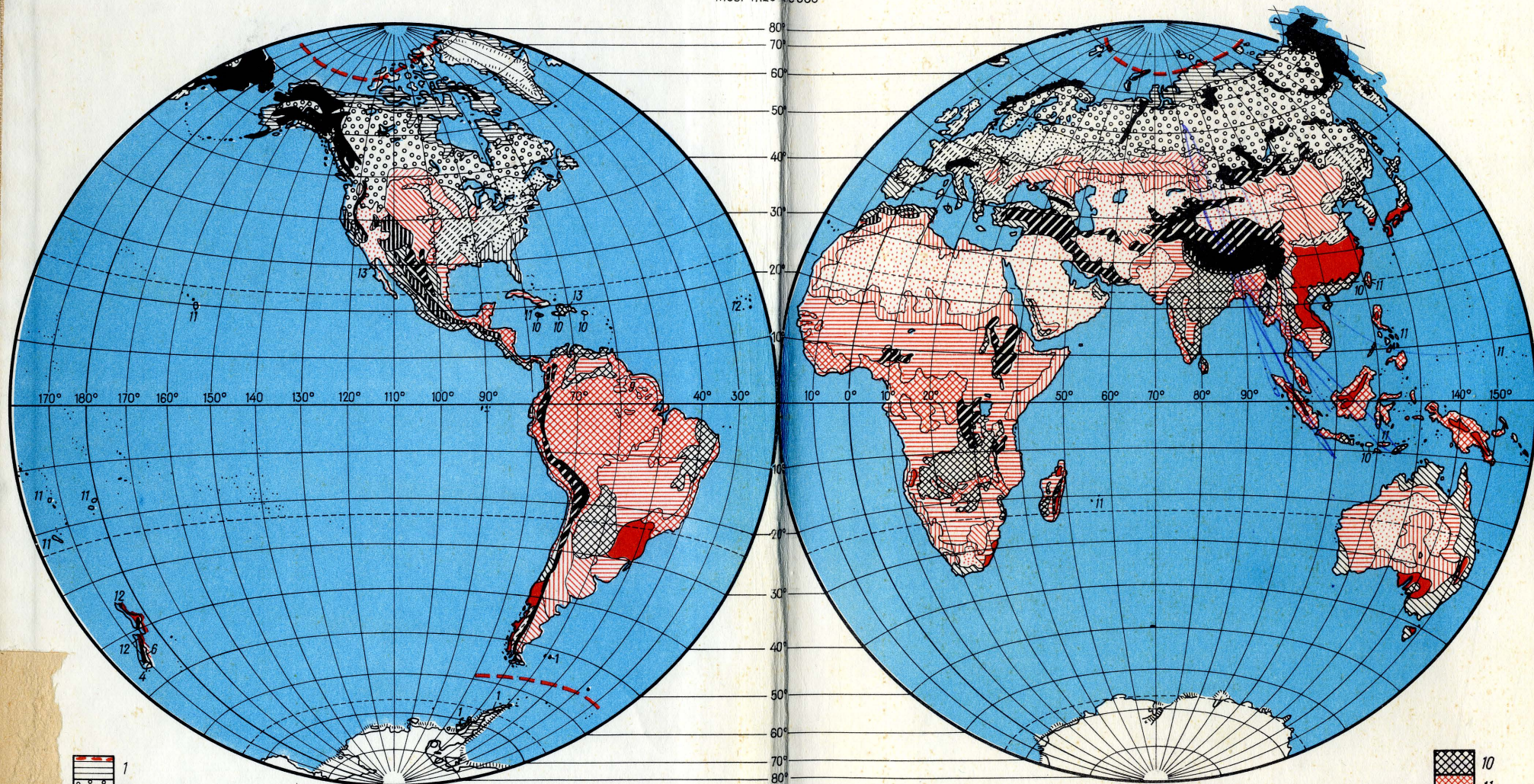


BOTANIKA



MAAILMA TAIMKATTE KAART

Mõõt 1:120 000 000



1. Tundra ja metsatundra, külmakõrbe piir.
2. Parasvöötme okasmetsad (taiga).
3. Parasvöötme segametsad.
4. Parasvöötme lehtmetsad (heitlehised).
5. Metsastepp.
6. Rohtlad (stepp, preeria, pampa).
7. Poolkõrbed.
8. Kõrbed.
9. Puisrohtlad (savannid) ja hõrendikud.



10. Troopilised heitlehised metsad.
 11. Troopilised vihmametsad.
 12. Subtroopilised igihaljad metsad.
 13. Kõvalehised metsad ja torkvõsad.
 14. Subtroopilised okasmetsad (mägedes).
 15. Kiltmaade mägistepid ja -kõrbed.
 16. Kõrgmäestike alpiinne taimkate ja mägitundra.
 17. Igijääalad.
- Väikestel eraldistel on antud ainult number.

BOTAANIKA

III

BOTAANIKA

ÕPIK KÕRGKOOLIDELE
III OSA

TAIMEÖKOLOOGIA, TAIMEGEOGRAAFIA,
GEOBOTAANIKA

KOOSTANUD VIKTOR MASING

TALLINN • «VALGUS» 1979

Autorid: V. Masing, H. Tooming, L. Reintam, E. Kukk, H. Aruksaar,
ja T. Frey.

Kaane kujundanud G. Pant.

Eesti NSV Kõrg- ja Keskerihariduse Ministeeriumi poolt lubatud
kasutada kõrgkooli õpikuna bioloogia erialal.

Raamat koosneb neljast osast, millest igaüks annab esmakordselt eesti keeles ülevaate ühest taimegeograafia allosast: taimeökoloogiast, arealoogiast, geobotaanikast, botaanilisest geograafiast.

Seoses ökoloogia probleemide suure aktuaalsusega on raamat vajalik paljude erialade esindajaile, keskkooli bioloogia- ja geograafiaõpetajaile, metsa- ja mullateadlastele, maaparandajatele, maastikuarhitektidele ja -planeerijatele, kellel on vaja omandada neis küsimusis algteadmisi praegusaja tasemel.

Raamat on mõeldud eelkõige Tartu Riikliku Ülikooli bioloogia ja geograafia osakonna üliõpilastele.

2004000000

B $\frac{21006-201}{M902(16)-79}$ TL-5-78

© Kirjastus «Valgus», 1979

EESSÕNA

Kõrgkooliõpiku «Botaanika» kolmas osa hõlmab teadusi botaanika ja geograafia piirimailt: taimeökoloogiat, taimearealoo-
giat (e. -horoloogiat), floristikat, fütotsönoloogiat ja õpetust Maa
taimkattest tervikuna. Kõik need teadused on kujunenud taime-
geograafia arengu käigus ning kõrgkooliprogrammides leiavad
enamasti käsitlemist taimegeograafia või biogeograafia kursuses.

Nõukogude Liidus kasutati pikemat aega nende ainete õpeta-
misel V Aljohhini õpikut «Taimengeograafia», mis täiendatuna
ilmus viimati 1961. aastal. Praeguseks on see õpik vananenud.
Osaliselt käsitleb seda aineala A. Voronovi «Biogeograafia»
(1963). Lähtudes vajadusest anda koondõpik kõrgkoolide nende
osakondade jaoks, kus pole võimalik käsitleda kõiki ülalnimetatud
distsipliine eraldi, otsustatigi «Botaanika» III osa koostada nii,
et ta rahuldaks nii bioloogide kui ka geograafide ettevalmistamise
vajadusi. Püüdes seda lünka täita üheainsa köitega, pidi koostaja
arvestama ranget mahulimiiti, tihendama sõnastust, vähendama
näidete arvu ning välja jätma mõned algul sisseplaneeritud osad
(ökofüsioloogia, ökoloogiline morfoloogia, Eesti floora ja vegetat-
sioon)

Varasemast sellealasest eestikeelsest õppekirjandusest saab
nimetada vaid L. Dielsi «Taimengeograafia» tõlget (1925) ning
T Lippmaa «Uldise botaanika» mõningaid peatükke ja spetsiaal-
seid töid (1933, 1935), mis olid mõeldud kasutamiseks ka ülikooli
õppetöös. Sõjajärgsel perioodil on meil ilmunud selle aineala
kohta mõningaid õppevahendeid ning teaduslikke töid, mida saab
õppetöös kasutada, kuid terviklikku ülevaadet ja vastavat mõistete-
terminite süsteemi siiani ei olnud. Uued esitatavad eestikeelsed
terminid on läbi arutatud botaanilise terminoloogia komisjonis;
nende leidmist tekstist hõlbustab aineregister.

Õpik on üles ehitatud organiseerituse tasemetel järjestuses nagu
mitmed praegusaegsed välismaised õpikud.

Esimene osa tutvustab ökoloogilise uurimise iseärasusi ning
annab ülevaate ökoloogilistest teguritest oluluskeskkondade kaupa.

Teine osa annab populatsiooniökoloogia alused ning liigi tase-
mele tugineva ülevaate areaaliõpetusest. Selle loomulikuks järjeks
on õpetus flooradest.

Kolmas osa hõlmab koosluste taseme, kaasa arvatud liikidevaheliste suhete ja eluvormide käsitus. Taimekooslust käsitletakse kui osa ökosüsteemist. Taimekooslustest moodustub taimkate, millele on pühendatud õpiku järgmised osad.

Neljas osa käsitleb taimkatet planetaarsel tasemel, mida vaadeldakse nii ajas kui ka ruumis biosfääri arenguloo taustal.

Kõikides osades on pööratud tähelepanu inimese tegevusele looduses ja keskkonnakaitsele. Viidatud on uuematele uurimissuundadele, eriti neile, millega tegeldakse ka koduvabariigis. Kirjanduse loendeis antakse vaid minimaalne arv õpikuid, abiraamatuid ja teatmeteoseid.

Õpik on mõeldud taimeökoloogia, taimegeograafia (või vastavalt biogeograafia), botaanilise geograafia ja geobotaanika kursuse jaoks TRU bioloogia-geograafia teaduskonna üliõpilastele, kuid selle materjal on kasutatav ka mitmete erikursuste õpetamisel ning abiraamatuna bioloogiaõpetajaile ja loodusehuvilistele.

Koostaja tänab H. Aruksaart, T. Freyd, E. Kukke, A. Paed, L. Reintami ja H. Toomingat tõhusa kaastöö eest (üksikosade autorid on antud sisukorras), I. Aroldit, J. ja S. Eilartit, M. Kaske, L. Laasimeri, E. Lõhmust, H. Miidlat, K. Porki, L. Raudseppa, A. Raukast, H.-E. Rebassood, H. Trassi ja M. Viikmaad käsikirja osade läbivaatamise, täpsustamise ja retsenseerimise eest. V. Kaldemäe ja E. Tammemägi pälvivad koostaja tänu registrite koostamisel ja käsikirja töötlemisel.

Koostaja

SISUKORD

Eessõna	5
<i>Taimegeograafia ja sellest kujunenud teaduste areng</i> (V. Masing)	11
Kirjandus taimegeograafia ajaloost	14
TAIM JA KESKKOND. (AUTOKOLOOGIA ALUSED)	15
Ökoloogia põhimõisted ja käsitusviisid	15
Keskkond ja ökoloogiline uurimine (V. Masing)	15
Ökoloogiline amplituud	18
Tegurite koosmõju	22
Adaptatsioonid	23
Mitmetasemeline käsitus	25
Energeetiline käsitus (T. Frey)	30
Kiirgus- ja soojusrežiim	35
Päikesekiirgus ja selle mõõtmine (H. Tooming)	35
Fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus	42
Kiirgus taimkattes	43
Valgusenõudlus	49
Fotoperiodism	53
Ioniseeriv kiirgus (V. Masing)	55
Temperatuur ja selle mõõtmine	56
Temperatuurirežiim maapinnal ja selle kohal	58
Taimede kohastumused temperatuurirežiimile	61
Termoperiodism	66
Lumikate (H. Aruksaar)	67
Õhukeskkond. Gaasirežiim õhus	69
Õhk kui oleluskeskkond (V. Masing)	69
Õhu koostis ja gaasirežiim	70
Õhu niiskus (H. Aruksaar)	71
Õhu saastatus (V. Masing)	73
Muldkeskkond (L. Reintam)	74
Muld kui oleluskeskkond	74
Mulla koostis	75
Mulla ehitus	78
Mulla omadused	81
Vesi mullas	83
Bioloogiline aineriing	86
Maismaataimede vee- ja toiterežiim	87
Sademed (H. Aruksaar)	87
Veevõtt (V. Masing)	88
Veekulu (H. Aruksaar)	90
Veebilanss (V. Masing)	94
Kserofüüdid	96
Mineraaltoiterežiim	98

Lämmastikurežiim	100
Kasv sooldunud muldadel	102
Mehaanilised tegurid	103
Reljeefi mõju	105
Vesikeskkond ja veetaimede ökoloogia (E. Kukk)	108
Vesi- ja õhkkeskkonna võrdlus	108
Vee füüsikalised omadused	108
Vee koostis ja gaasirežiim	111
Veetaimede ökoloogilised rühmad	115
Veekogude tüpoloogia ja areng	117
Ökoloogia rakendusi (V. Masing)	120
Fenoloogia	120
Indikatsioon	123
Loodusekasutus ja keskkonnakaitse	127
<i>Ökoloogia areng</i>	128
Kirjandus	129
TAIMEPOPULATSIOON, LEVILA JA TAIMESTIK (DEMÖKOLOOGIA, AREALOGIA JA FLORISTIKA ALUSED) (V. Masing)	130
Populatsioon ja liik	130
Populatsioon	130
Tsönopopulatsiooni koosseis	133
Populatsioonidünaamika	136
Populatsioonide eristumine ja liigiteke (spetsiatsioon)	139
Areaal ehk levila	143
Liigi areaal ja selle kirjeldamise viisid	143
Areaali teke, piirid ja muutuvus	150
Areaali suurus	153
Areaali kuju ja katkulisus	156
Lähedaste liikide levilad	164
Perekonnalevilad	166
Taimestik ehk floora	168
Floorad ja nende võrreldavus	168
Flooraelemendid	172
Reliktid	174
Saarte floorad	175
Mäestike floorad	177
Floristiline rajoneerimine	178
Inimmõju floorale	180
Kultuurfloorade kujunemine	184
<i>Areaaloloogia ja demökoloogia areng</i>	186
Kirjandus	187
TAIMKATE JA SELLE ELEMENDID (SÜNÖKOLOOGIA JA GEOBOTAANIKA ALUSED)	189
Eluvormid. Liikidevahelised suhted (V. Masing)	189
Eluvormide liigitused	189
Lähedaste nõudlustega liikide suhted	196
Biotsöonootiline konneks	200
Konsortsiumide uurimine	200
Mükotrofism ja parasitism	201
Suhted tarbijatega	203
Suhted tolmeldajatega	204
Taimekooslus	206
Taimekoosluse põhiomadused	206
Taimekoosluse koosseis	209

Taimekoosluse struktuur	211
Taimekooslus ja keskkond	220
Taimekoosluste kirjeldamine	226
Liikide kohta määratavad tunnused	228
Kogu koosluse kohta määratavad tunnused	233
Klassifikatsiooniüksuste (süntaksonite) tunnused	237
Juurdekasv, produktiivsus ja kasutegur taimekooslustes (H. Tooming)	238
Taimekoosluste dünaamika (V Masing)	243
Vahetused ja kliimaks	248
Taimkate ehk vegetatsioon (V. Masing)	254
Taimekoosluste eristatavus ja üleminekulisus	254
Klassifikatsioon	258
Ordinatsioon	264
Komplekssed taimkatteüksused (kombinatsioonid)	267
Taimkonnad ja taimkondlikud iseärasused	271
Metsad	272
Sood	276
Niidud	278
Rajoneerimine	282
Kartograafiline kujutamisiis	285
<i>Geobotaanika areng</i>	291
Kirjandus	292
MAA TAIMKATE (BOTAANILISE GEOGRAAFIA ALUSED) (V. Masing)	294
Taimkatte jaotamise üldised seaduspärasused	294
Biosfäär ja fütogeosfäär	294
Fütogeosfääri megastruktuur	296
Vöötmed ja võõndid	296
Kliima mandrilisus ja merelisus	301
Ideaalne manner	304
Kõrgusvööndilisus	304
Maailmamere vööndilisus	310
Taimkatte arengulugu	311
Muutused ajas ja nende uurimine	311
Mandrite ja ookeanide muutused	312
Kliimamuutused	316
Aegkondade ülevaade	318
Jääajad	324
Florogenees	330
Kvaternaari taimkatte uurimise ja dateerimise meetodid	332
Kliimastaadiumid ja taimkatte areng holotseenis	334
Taimkatte nüüdismuutuvus	338
Taimkatte ülevaade võõnditi	340
Tsirkumpolaarsed võõndid	340
Jäävöönd	340
Külmakõrbevöönd	340
Tundravöönd	341
Metsatundravöönd	345
Taigavöönd	346
Humiidsed võõndid	352
Segametsavöönd	352
Lehtmetsavöönd	353
Pooligihalja metsa vöönd	356
Subtroopilise igihalja metsa vöönd	356
Ariidsed võõndid	357
Metsastepivöönd	357
Stepivöönd	359
Kõrbestepivöönd	362

Kõrbevöönd	363
Torkvõsavöönd	370
Troopilised ülemandrilised vööndid	370
Vihmametsavöönd	370
Vihmahalja metsa vöönd	374
Regionaalne ülevaade	376
Regionaalsed iseärasused	376
Holarktis	378
Paleotroopis	380
Neotroopis	383
Kapensis	385
Austraalia ehk Austraalis	388
Holantarktis	386
Kirjandus.	387
I Eestikeelsete terminite ning nimede register	388
II Ladinakeelsete perekonnataimenimede register	406

TAIMEGEOGRAAFIA JA SELLEST KUJUNENUD TEADUSTE ARENG (20. saj. alguseni)

Seaduspärasused taimede leviku ja kasvukohatingimustest olevuse kohta eri maades said ilmnema hakata alles siis, kui kogunes küllaldaselt võrreldavaid andmeid üldistuste tegemiseks. Seetõttu tekkis taimegeograafia ehk fütogeograafia kui teadus hiljem kui teised klassikalise loodusteaduse harud. Selle kujunemise eelduseks olid esiteks süstemaatika edusammud pärast Linné töid XVIII saj. keskel, millega ühtlustusid taimede kirjeldamise, nimetamise ja klassifitseerimise viisid, ning teiseks maadeuurijate poolt kirjapandud seosed taimede ja nende elu mõjutavate tegurite vahel mitmesugustes looduslikes tingimustes.

Taimegeograafia väljakujunemist XIX saj. algul valmistasid ette teadlased, kes täheldasid mitmeid sellesse valdkonda kuuluvaid seaduspärasusi, kuid ei suutnud neid üldistada geograafilise silmaringi piiratusse või faktide vähesuse tõttu. Nimetagem J. P. de Tourneforti (1717) ja A. v. Halleri vaatlusi (1742) taimkattevöönditest, C. Willdenow' arvamusi (1792) taimede levikut määravate tegurite kohta, P. S. Pallase mitmekülgseid uuringuid Lõuna-Venemaal ja Krimmis (1771—88). Tolle ajajärgu maadeavastajate seas oli väga mitmekülgseid teadlasi, kes püüdsid siduda taimede leviku uurimise andmeid kliima, reljeefi ja inimese mõjuga.

Taimegeograafia tegelikuks rajajaks peetakse saksa maadeuurijat Alexander v. Humboldti, kes pärast ekspeditsiooni Ameerikasse (Orinoco jõgikond, Andid, Mehhiko ja Kuuba) avaldas 1807 a. «Ideid taimede geograafiast». Sellest raamatust leiame esmakordselt laia üldistuse taimestiku ja kliima suhetest: kõrgus- ja laiusvööndid, eri maade taimestiku sugukondade ja valitsevate taimeliikide kasvuvormi erinevused. Taimegeograafia tolleaegsed põhiprobleemid pani kirja esimese sellealase õpiku (1823) autor taanlane J. F. Schow [skou], kellelt pärineb ka esimene maailma taimkatte(vööndite)kaart.

Eelmise sajandi taimegeograafia jagunes kolmeks haruks. Floristilise fütogeograafia eesmärgiks oli võrrelda eri maade taimestikku (floorasid) G. Wahlenberg, Lapimaa (1812), kogu Rootsi (1824—26) ja Karpaatide floorat (1814) käsitlevate raamatute autor, võttis kasutusele areaalikaardid. R. Brown (1814), kes võrdles taimeliikide levikut kogu maailma



Taimegeograafia klassikuid:

A. v. Humboldt (1769—1859) — Alphonse De Candolle (1806—1893) — XIX sajandi nimekaim
taimegeograafia alusepanija. taimegeograaf.

ulatuses, juhtis tähelepanu (Austraalia prootealiste näitel) eri taimerühmade leviku iseärasustele eri mandritel. Selle suuna nimekamad esindajad olid J. D. Hooker (Austraalia, Uus-Meremaa, India, Galapagose, Assooride floora uurija) ja A. de Candolle, sajandi suurima koondkookuvõtte («Géographie botanique raisonnée», 1855) autor. Viimased olid ühtlasi ajaloolise (geneetilise) fütogeograafia rajajad, sest nad püüdsid leida floora erinevuste ajaloolisi põhjusi. Kuid evolutsiooniõpetusel põhinev taimede leviku uurimine sai võimalikuks siiski alles pärast Ch. Darwini teooria avaldamist (1859). A. Engleri taimeriigi arengut ja floristiliste regioonide kujunemiskäiku valgustav töö (1879—1882) pani aluse paleobotaanilise andmestiku kasutamisele, areaalide uurimisele kui meetodile ja sellele tuginevale floristilisele rajoneerimisele; viimane ongi sellest ajast peale põhijoontes fikseerunud. Floristilise ja ajaloolise taimegeograafia kokkusulamisel kujunes praegusaegne taimehoroloogia — teadus taimede areaalidest. Seda vaatlеме osas «Araal ehk levila».

Kolmas haru, ökoloogiline fütogeograafia, mis seletas taimede levikut keskkonnatingimustega, hakkas eriti intensiivselt arenema sajandi viimasel veerandil. Saksa darvinist-morfoloog E. Haeckel võttis kasutusele mõiste ökoloogia



C. F. v. Ledebour (1785—1851) —
Tartu koolkonna rajaja.

A. N. Beketov (1825—1902) —
vene taimegeograafide koolkonna
rajaja.

(1866). Teedrajavad tööd selles valdkonnas olid pärast De Candolle'i eelnimetatud teose ilmumist O. Drude (1876), E. Warmingi (1896) ja A. F. W. Schimper'i (1898) teosed, mis ühtlasi rajasid aluse taimeökoloogia kui iseseisva teaduse kujunemisele (edasine areng vt. I osa lõpus). Ökoloogilisest taimegeograafiast hakkas sajandi lõpul üha enam eristuma ka õpetus taimkattest, mis sai eri maades eri nime ja on nüüd meil tuntud geobotaanikana. Selle suuna algmeid leiame juba J. Ray'l (1686. a., kasvukohakirjeldus), C. Linné'l (1737. a., kasvukohatüübid, fenoloogia), C. Willdenow'l (1792. a., taimedevahelised suhted), A. v. Humboldtil (rääkis esimesena assotsiatsioonidest, alati koos kasvavate taimede rühmitustest) ja A. Grisebachil (võttis 1838. a. kasutusele formatsiooni — suure taimkatteüksuse mõiste). Grisebach andis välja esimese ülevaate maakera taimkattest (1872). (Taimekoosluste uurimise edasine ajalugu on lühidalt kokku võetud osa «Taimekooslus» lõpus, maakera taimkatte tervikliku käsitluse kujunemist vaatleme osas «Maa taimkate».)

Taimegeograafia rajaja (esimeste õpikute koostaja) Venemaal oli A. N. Beketov, kelle õpilastest mõned said oma aja silmapaistvaks teadlasteks (V. L. Komarov, A. N. Krasnov, N. I. Kuznetsov jt.).

Taimegeograafia areng eelmisel sajandil on mitmeti seotud Tartu (tollal Dorpati, Jurjevi) ülikooli, selle õppejõudude ja kas-

vandike tegevusega. Floristilis-taimegeograafilise koolkonna rajajaks sai siin C. F. v. Ledebour, kes oli Tartu ülikooli professor aastail 1811—36. Ledebour alustas oma õpilastega Altai taimestiku uurimist ning hiljem andis välja esimese täieliku Vene floora («Flora Rossica» 1842—53). Tema ametijärglane (1836—67) A. v. Bunge sai tuntuks Ees- ja Kesk-Aasia floora uurijana. Tartu ülikooli kasvandik K. E. v. Baer uuris Novaja Zemljad, tema õpilane A. Middendorff sai kuulsaks tundrate esmaskirjeldajana suurel Siberi-reisil aastail 1842—45. F. Schmidt, C. Maximovicz (Maksimovitš), R. Maack jt. on jäädvustanud oma nimed Kaug-Ida looduse uurijatena ja paljude taimede esmaskirjeldajatena, kuna A. v. Schrenk uuris Polaar-Uraali. Sajandivahetusel asus Tartu ülikooli botaanikaprofessor N. Kuznetsov oma kaastöötajatega uurima Kaukaasia floorat ning pani hiljem aluse taimkatte kaardistamisele Venemaal.

KIRJANDUS TAIMEGEOGRAAFIA AJALOOST

- Christ, H.** Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Zürich, 1867.
- Darwin, Ch.** On the origin of species by means of natural selection. London, 1859.
- De Candolle, A.** Géographie botanique raisonnée. Paris, 1855.
- Drude, O.** Die Anwendung physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien. Göttingen, 1876.
- Engler, A.** Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig, 1879—82.
- Forbes, E.** On the connexion between the distribution of the existing fauna and flora of British Isles with the geological changes. Mem. Geol. Survey of England V, 1846.
- Grisebach, A.** Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig, 1872.
- Haller, A. v.** Enumeratio methodica stirpium Helvetiae indigenarum. Göttingen, 1742.
- Hooker, J.** The flora of British India. Vol. I—VII, London, 1875—97.
- Humboldt, A. v.** Ideen zu einer Geographie der Pflanzen. Tübingen, 1807.
- Kerner v. Marilaun, A.** Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863.
- Ledebour, C. F.** Flora Rossica. Vol. I—IV. Stuttgart, 1842—53.
- Linné, C. v.** Philosophia botanica. Stockholm, 1751.
- Middendorff, A. v.** Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844. Bd. 1—4. St.-Petersb. 1847—1875.
- Pallas, P. S.** Reisen durch verschiedene Provinzen des russischen Reiches. St.-Petersb., 1771—76.
- Ray, J.** Historia plantarum generalis. London, 1693.
- Schimper, A. F. W.** Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898.
- Schouw, J.-F.** Grundtråg til en almindelig Plantegeografie. Cobenhavn, 1822. (Saksak. väljaanne: Berlin, 1823)
- Tournefort, J. P. de.** Voyage au Levant. Paris, 1717
- Wahlenberg, G.** Flora lapponica. Berlin, 1812.
- Warming, E.** Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin, 1896.
- Wettstein, R. v.** Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898.
- Willdenow, G. L.** Grundriss der Kräuterkunde. Berlin, 1792.
- Бекетов А.** География растений. С. Пб. 1896.
- Кузнецов Н. И.** и др. Flora caucasica critica. Вып. 1—44. Юрьев 1903—1906.

TAIM JA KESKKOND

(AUTÖKOLOOGIA ALUSED)

ÖKOLOOGIA PÕHIMÕISTED JA KÄSITLUSVIISID

KESKKOND JA ÖKOLOOGILINE UURIMINE

Ökoloogia uurib organismide ja nende rühmituste suhteid keskkonnaga. Organismile on keskkonnaks kõik teda materiaalselt mõjutavad ained, struktuurid, protsessid, ka teised organismid.

Termin «keskkond» on eesti keeles kahetähenduslik: esiteks mõistame selle all organisme ümbritsevat ainelist olelus keskkonda ehk meediumi, nagu vesi, õhk, muld, parasitidel ka teise organismi sisemus, teiseks aga kõikide mõjutavate tegurite kogumit, mõjustikku ehk miljööd tervikuna. Inimese suhetes võib keskkond omada ka sotsiaalset tähendust.

Ökoloogiat võib käsitleda mitmesuguses mahus vastavalt sellele, mida pidada põhiliseks uurimisobjektiks. Kui selgitatakse üksikorganismi, isendi suhteid ümbritsevaga (teades, missuguse liigi esindajaga on tegemist), on uurimine autökoloogia valdkonnast. See on ökoloogia esialgses, kitsamas tähenduses; mõnede nõukogude autorite käsitluses ökoloogia ainevald sellega piirdubki.

Kui uurimisobjektiks on populatsioon, selle koosseisu muutuvus keskkonnas, on tegemist populatsiooniökoloogia ehk demökoloogiaga.

Kui uuritakse eri liikide (populatsioonide) suhteid omavahel ja neist koosnevate koosluste olenevust keskkonnast, jõutakse sünekoloogia valdkonda: seda uurimisala nimetatakse ka biotsönoloogiaks ja biogeotsönoloogiaks, taimekoosluste uurimisel aga fütotsönoloogiaks ja geobotaanikaks.

Kooslustevahelised suhted maastikus, maastiku kui koosluste keeruka kompleksi suhted ümbritsevaga on veel laiemal alal, nimelt maastikuökoloogia uurimisaineks. Viimasel ajal on kujunemas kogu biosfääri hõlmav globaalne ökoloogia.

Suhteid organismide ja keskkonna vahel võib uurida organismist lähtudes või keskkonnast lähtudes.

Organismist lähtudes võib suhteid eritleda vastavalt sellele, missuguse elutegevuse küljega või füsioloogilise protsessiga nad on seotud. Nii võime rääkida toitumis-, sigimis- (paljunemis-),

levimissuhetest ja vastavalt sellele toitumisökoloogiast, sigimis-ökoloogiast ja levimisökoloogiast. Taimede puhul kasutatakse seda jaotust harvem kui loomaökoloogias, kuid siingi on välja kujunenud sellised ökoloogia harud, nagu idanemisökoloogia, õitsemisökoloogia (antökoloogia), levimisökoloogia (karpoökoloogia) jt. Et eluprotsesside olenevuse uurimine keskkonnast on tihedalt seotud füsioloogiaga, on kujunenud isegi vastav piirteadus — ö k o f ü s i o l o o g i a.

Teiselt poolt, suhteid on otstarbekas käsitleda keskkonnast lähtudes. On ju suhete laad vees ja maismaal (õhus ja mullas) mitmes suhtes kardinaalselt erinev. Nii tegelebki veeorganismide ökoloogiaga hüdrobioloogia (veetaimedega vastavalt hüdrobotaanika), jättes ülejäänud organismid ökoloogiale selle tavalises tähenduses. Maismaaökoloogias, vähemal määral hüdrobioloogias püütakse uurimise käigus selgitada üksikute tegurite mõju. Kuigi keskkonnategurid mõjuvad alati koos, seejuures üksteist vastastikku mõjutades, on nähtuste analüüsimisel vaja neid siiski kuidagi eristada ning eelkõige selgitada üksiktegurite mõju eraldi. Teadusharu, mis käsitleb ökoloogiat tegurite kaupa, nimetatakse faktoriökoloogiaks.

• Keskkonnategurid ehk ökoloogilised faktorid on need ained, energia- ja informatsioonivood keskkonnas, mis avaldavad mõju organismidele. Keskkonnas on alati ka selliseid elemente ja protsesse, millel pole mõju uuritavale organismile või organismidele üldse (näit. väärisgaasid). Tuleb siiski arvestada, et teaduse arenedes osa keskkonnaomadusi, mida varem peeti tähtsusetuiks või üldse ei tuntud, osutuvad tegelikult keskkonnateguriteks (näit. radioaktiivne kiirgus).

Keskkonnategurid on mitmeti jaotatavad. Kõik jaotused on suvalised, sest tegurid mõjuvad alati koos, komplekselt. Pealegi tuleb arvestada tegurite mõju ajalisi muutusi ja rütme — režiime.

Mõju tähtsuselt eristatakse tegureid, milleta organismi elu on mõeldamatu (neid nimetatakse ka elutingimusteks), ja teisi, mille olemasolu pole elu eelduseks.

Osa tegureid on vaadeldavad varudena, mis organismide poolt kasutatakse ära ja mille hulk ning kättesaadavus oleneb kasutajate hulgast ja nõudlustest; taimede jaoks kuuluvad nende hulka mullast võetav vesi ja toitained. Teised tegurid ei olene organismide rohkusest; need on näiteks soojus, maismaataimedele õhk, veetaimedele vesi.

Tegurid võivad mõjuda otseselt (tingides, pidurdades või kiirendades mõnda eluprotsessi) või kaudselt, kui nad muudavad teiste tegurite toimet. On tegureid, mis võivad mõjuda nii otseselt kui ka kaudselt. Mõned tegurid saavad mõjuda ainult kaudselt, näiteks kasvukoha kõrgus merepinnast või nõlva kallakus mõjutavad taimi peamiselt soojusrežiimi kaudu.

Otseselt mõjuvad tegurid jaotatakse tavaliselt abiootilis-

Taimede elu mõjutavate looduslike ökoloogiliste tegurite liigitus

Suurjaotused	Oleluskeskkond	Tähtsamad tegurid	Tegurite perioodilisus ja tähtsus kohastumisele *	
Abiootilised (füüsikalised ja keemilised)	kliimaatilised	kõigis keskkondades	valgus	perioodilised primaarsed
			soojus	
	kliimaatilised-edaafilised	ainult maismaal	sademed	perioodilised sekundaarsed (osalt aperioidilised püsivad)
			õhu niiskus	
			õhu koostis	
			õhu liikuvus (tuul)	
			mulla niiskus	
			mulla aeratsioon	
	edaafilised		mulla toitained	
			mulla reaktsioon	
	mehaanilised		torm	aperioodilised erakorralised
			tuli	
	hüdrokeemilised	ainult vees	vee liikuvus	perioodilised sekundaarsed või aperioidilised püsivad
			vee aeratsioon	
vee soolsus				
vee toitained				
vee reaktsioon				
Biootilised	kõigis keskkondades	fütofaagid		
		parasiidid		
		sümbiondid		
		tolmeldajad, levitajad		
		konkurendid (teised liigid)		
		konkurendid (liigikaaslased)		
liigisisised				

* Lähem seletus lk. 24.

teks (füüsikalisteks ning keemilisteks) ja biootilisteks. Esimesed võib rühmitada omakorda kliimatilisteks, kliimatilis-edaafilisteks, edaafilisteks (mullastikulisteks), mehaanilisteks ja hüdrokeemilisteks, teised liikidevahelisteks ja liigisisesteks (1. tabel).

Inimese tegevusega seotud antropogeensed tegurid on osalt võrreldavad otseste biootiliste teguritega (näiteks taimede tallamine või levitamine inimese poolt), suuremalt osalt mõjuvad aga kaudselt, keskkonna muutmise kaudu (maaharimine, kuivendamine, õhu ja vee saastamine jt.).

Käesolevas õpikus vaadeldakse esimeses järjekorras kiirgust kui energiaallikat, mis on esmaseks eelduseks igasugusele elule ja ühtlasi tingib ka planeedi kõige üldisemaid suurjaotusi — vööndeid. Kõik ülejäänud tegurid (eeskätt soojusrežiim) on suuremal või väiksemal määral sõltuvad Päikeselt saadavast energiast.

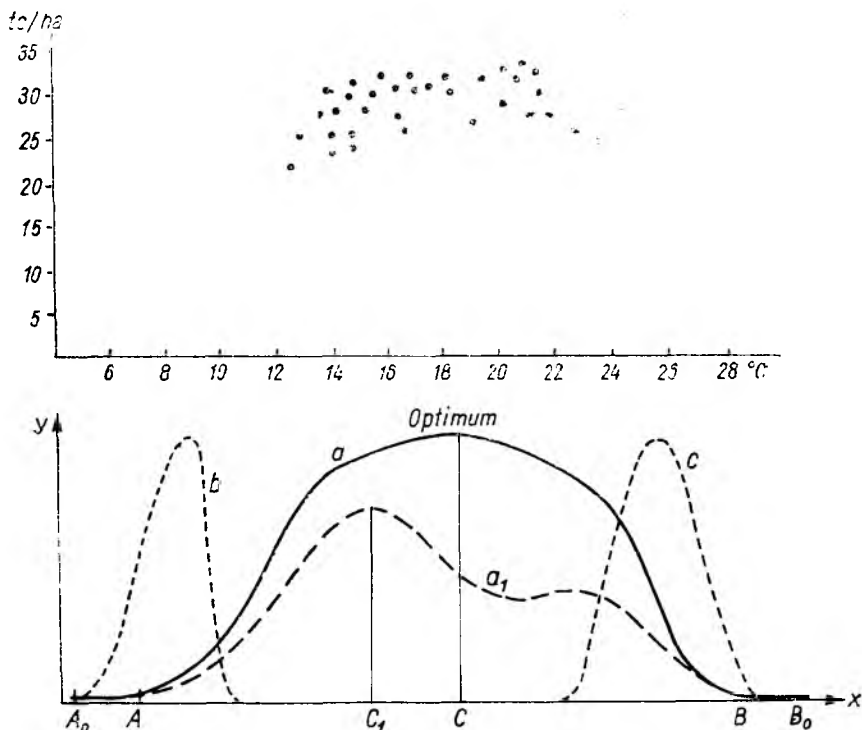
Ökoloogiliste tegurite käsitus toimub oluluskeskkondade kaupa. Maismaakeskkond jaguneb õhk- ja muldkeskkonnaks, kusjuures, viimane omakorda sisaldab nii õhku kui ka vett. Pärast nende oluluskeskkondade üldist käsitlemist on otstarbekas alustada maismaataimede ökoloogia tundmaõppimist veerežiimist, mis soojusrežiimi kõrval on teine oluline tegurite kompleks. Järgnevalt käsitletakse mineraaltoitumis- ja lämmastikurežiimi ning lõpuks rühma tegureid, mis avaldavad peamiselt mehaanilist mõju. Seejärel käsitletakse vesikeskkonda ja veeorganismide ökoloogiat.

Organismidevahelised suhted on viidud üle järgmistesse peatükkidesse, sest need on aluseks koosluste mõistmisele.

Kliima kui tegurite kompleksi käsitlemine on seotud vööndilisuse vaatlusega õpiku viimases peatükis.

ÖKOLOOGILINE AMPLITUUD

Iga kvantitatiivselt muutuva ja määratava keskkonnateguri mõju on võimalik kujutada graafikuna, mille rõhtteljel on teguri kvantitatiivsed astmed, püstteljel aga organismi elutegevuse intensiivsust (kasvu, produktiivsust, mõnede protsesside intensiivsust) väljendav näitaja (1. joonis). Kui märgime sellele graafikule katseliselt saadud andmed liigi kasvamise intensiivsuse (y) kohta uuritava teguri mitmesuguste väärtuste (x) korral (hoides kõiki teisi elutingimusi võimalikult stabiilsetena), saame kumera kõverjoone (a), millel on kolm olulist punkti: A — teguri miinimumväärtus, millest allpool aktiivne elutegevus puudub; B — teguri maksimumväärtus, mille ületamisel elutegevus lakkab; C — teguri optimumväärtus, optimumipiirkond, mille korral elutegevus on kõige intensiivsem. Lõiku AB teljel x nimetame liigi ökoloogiliseks amplituudiks



I. joonis. Ökoloogiline amplituud.

- I. Üleva.* Nisusaagi olenevus keskmisest temperatuurist (alates pea loomise feno-
faasist). Punktid näitavad üksikkatsete andmeid, mis saadud nn. geograafiliste kül-
vide tulemusel piki meridiaani Norrast kuni Lõuna-Euroopani 1928. aastal. Graafik
näitab, et kui keskmine temperatuur on madalam kui 14 °C või kõrgem kui 25 °C,
suvinisu saak langeb tunduvalt (Azzi, 1956 järgi).
- II.* Oldistatud skeem organismi kasvu (y) olenevuse kohta keskkonnateguri inten-
siivsusest (x); lähem seletus tekstis.

uuritava teguri suhtes. Seda lõiku nimetatakse ka tolerantsuse dia-
pasooneks, sest ta näitab liigi taluvuse (tolerantsuse) piire.

Laija ökoloogilise amplituudiga liikide iseloomustamisel uuri-
tava teguri (näit. soojuste või soolsuse) suhtes lisatakse omaduse
terminile eesliide $e u r ü$ (näit. eurütermne — mitmesugust soo-
jusastet taluv, eurühaliinne — soolsuse amplituud on lai). Kitsa
amplituudi korral kasutatakse eesliidet $s t e n o$ (näit. steno-
termne, stenohaliinne). Mitme olulise teguri suhtes laiia ökooloogi-
lise amplituudiga liike nimetatakse ka ubikvistideks ehk generalis-
tideks.

Kummalgi pool teguri mõjupiirkonda AB leiame graafikul veel
lõigud A_0A ja BB_0 , kus organism ei avalda aktiivset elutegevust
(y -teljel püsib kõver a nullis), vaid on soike- ja puhkeseisundis

(näit. seemnena, säilitusorganina, raagus olekus). Punkte A_0 ja B_0 nimetatakse vastavalt letaalseks miinimumiks ja maksimumiks: kui uuritava teguri väärtus langeb alla (A_0) või üle (B_0) selle, siis taim sureb.

Kui on tegemist kitsa ökoloogilise amplituudiga, siis, mõistagi, võib see paikneda teguritelje mitmesugustes kohtades. Kui ökoloogiline amplituud piirub teguri madalate väärtustega (kõver b), on vastava omaduse termin iseloomustatav eesliitega mikro (väike) või oligo (näit. mikrotermne — külmalembene, oligohaliinne — madalalt soolsust eelistav), kui aga kõrgete väärtustega (kõver c), siis algab vastavat omadust väljendav termin eesliitega makro (suur), mega (väga suur), polü (palju) või eu (päris) (näit. megatermne — palavalembene, euhaliinne — kõrget soolsust taluv). Vahepealsete omadustega kitsast amplituudi iseloomustab eesliide meso- (mesotermne, mesohaliinne).

Konkreetseid näiteid seda laadi kõverate kohta leiame autökooloogilistes uurimistöodes rohkesti. Olenevust ühest tegurist tuleb aga hinnata ettevaatlikult, sest graafikul toodud kõver on jäme üldistus ja selle kulgu mõjutavad paljud asjaolud, millest olulisemad on järgmised.

1. Kuigi me räägime liigi ökoloogilisest amplituudist, on andmed enamasti saadud ainult ühe isendite rühma, populatsiooni või sordiga tehtud katsetest. Liigi piires aga võib olla mitmesuguste nõudlustega populatsioon (erinevaid ökotüüpe) ja kultuurtaimede sorte.

2. Amplituud oleneb ka sellest, kas uurimisalune populatsioon (sort) on pärit liigile üldiselt soodsaist elutingimustest või aladelt, kus tingimused on mõneti äärmuslikud (näit. levila põhjapiiri lähedalt, kus soojust on üldiselt vähe).

3. Eluea vältel ökoloogiline amplituud muutub: seeme talub tavaliselt suurt tingimuste amplituudi, sest temas on eluprotsessid vaibunud, seemne idanemisel on teadupärast vajalik teatav soojus, niiskus, hapnikuhulk; noor taim on suhteliselt tundlik madalate temperatuuride suhtes, kuid talub varju. Tavaliselt uuritakse täiskasvanud taimede ökoloogilist amplituudi, kuid seegi oleneb suurel määral füsioloogilisest seisundist (näit. õitsemise ajal on taim tundlikum kui viljumise ajal).

4. Peale eluearütmi mõjutab ökoloogilist amplituudi ka aastarütm: varakevadel kannatavad taimed madalamaid temperatuure paremini kui varasügisel, kui nad pole veel karastunud.

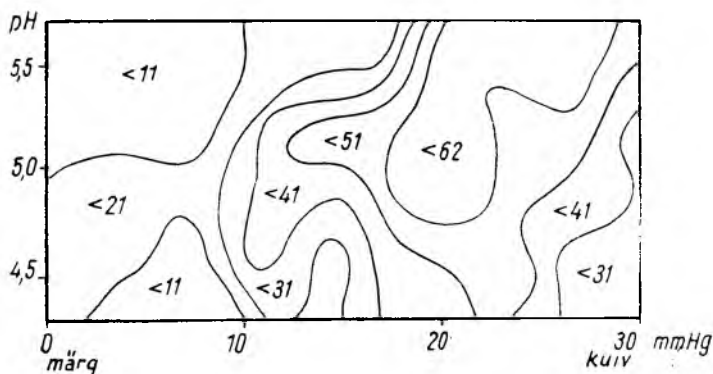
5. Tegurite mõju on alati kompleksne, seega ühe teguri amplituud oleneb suurel määral sellest, missugusel määral olid rahuldatud taime teised eluvajadused (mille mõju katsetaja püüab elimineerida, hoides katsealuseid taimi võimalikult ühesugustes, võrreldavates tingimustes). Viimast asjaolu vaatleme lähemalt allpool.

Ökoloogiliste amplituudide kindlakstegemine nõuab taimede kasvatamist kontrollitavates tingimustes. See on saanud viimastel

aastakümnetel võimalikuks kliimakambrite, fütotronide ja teiste seadmete laialdase kasutamise tõttu uurimislaboratooriumides. Siiski tuleb rõhutada, et niimoodi kindlakstehtud ökoloogiline amplituud on alati palju laiem kui looduslikes kooslustes kasvavatele taimedele võimalikuks osutuv fütotsönootiline amplituud. Kui koosluses kasvab kõrvuti mitu liiki, millel on enam-vähem ühesugused nõudlused kasvukoha suhtes (ja enamasti see ongi nii), siis tekib konkurents (eriti siis, kui vajatav toit, vesi või mõni muu tegur on defitsiitne) ning tugevam (intensiivsemalt võt meiv, laiemate lehtedega, kiirema kasvuga vms.) taim tõrjub nõrgema teguri optimaalsest piirkonnast eemale. Nii kujuneb viimasel ühe- või mitmetipuline kõver a_1 (1. joonis), mis hõlmab alati ainult osa ökoloogilisest amplituudist a ning näitab tihti erinevat (või mitut erinevat) fütotsönootilist optimumi (C_1)

Seega kõik see, mis on võimalik liigile ja kindlakstehtav katses, ei saa realiseeruda konkreetsetes tingimustes, konkreetse populatsioonis, konkreetsetel ajal ja kohas. Ökoloogilise miinimumi lähedastes tingimustes on vähem konkurente, kuid elu nõuab suuri pingutusi, energeetilisi kulutusi. Loodusliku valiku kontrolli all kujuneb igal liigil eri koosluses ja kasvukohatüübis otstarbekaim «elustrateegia» ning sellele vastav fütotsönootiline amplituud ja optimum. Liigi (populatsiooni) ökoloogilise amplituudi piires on üksikisendite «elusaatus» omakorda väga mitmesugune.

Skeemil võib kujutada ökoloogilisi amplituude ka kahe teguri suhtes. Sel juhul kantakse ühele teljele ökoloogiline amplituud ühe, teisele teljele teise teguri suhtes ning saadav kujund näitab liigi reageerimist mõlema teguri mitmesuguste kombinatsioonide korral (2. joonis) Harvem kasutatakse kolmemõõtmelisi skeeme, mis on vähem ülevaatlikud (vt. näit. 49. B joonis).



2. joonis. Hariliku kasteheina (*Agrostis tenuis*) fütotsönootiline amplituud niiskuse ja mulla reaktsiooni suhtes. Arvud väljendavad katvust protsentides (Rogersi ja Kingi, 1972 järgi).

TEGURITE KOOSMÕJU

Looduses mõjub organismidele terve tegurite kompleks korraga. Selles kompleksis tegurid mõjutavad ka üksteist ja tugevdavad või nõrgendavad sellega oma mõju taimedele. Eriti oluline on selliste tegurite nagu vee ja soojuste, vee ja mineraaltoitainete, valguse ja CO₂ koosmõju.

Keskkonnategurite koosmõju üldisi seaduspärasusi on vaja tunda selleks, et mõista taimede leviku seaduspärasusi ning osata reguleerida kasvukohategureid kasulike taimede kasvutingimuste parandamiseks ning ebasoodsate mõjutuste vältimiseks.

Sellekohastest seaduspärasustest, nn. reeglitest on tuntumad järgmised.

Miinumireegel. Mingil alal (kasvukohas) piirab taimekasvu kõige rohkem see tegur, mis rahuldab liigi nõudlusi kõige vähem, s. t. mis on kõige lähemal ökoloogilise amplituudi miinumile. See seaduspärasus, mille sisu väljendas esimesena agrokeemia rajaja J. v. Liebig (1840) mineraaltoitainete vajadusest lähtudes, on laiendatav kõikidele kvantitatiivselt määratavatele teguritele. Seega tõde, et nõrgem lüli määrab kogu ahela tugevuse, on kehtiv ka siin. Kui näiteks mullas ei ole piisavalt vett, ei saa taim kasutada mulla kõrget viljakust, s. t. kui puudub kas või üksainus eluvajalik element, on taimekasv häiritud teiste elementide küllusest olenemata.

Miinumireegli laiendamisel on saadud üldisem kasvu tegurite reegel (Mitscherlich, 1926) ehk tolerantse reegel (Shelford, 1911), mille kohaselt pidurdavalt mõjub see tegur, mis eemaldub optimumist ning läheneb tolerantse piirile, s. t. on kas miinimumi või maksimumi lähedal. Taimekasvu võib piirata nii veevaegus kui ka liigniiskus, liiga väike kui ka liiga suur kiirgushulk.

Suhtelise kasvukohapüsivuse reegel. Kui kliima on taimeliigi levila ulatuses mitmesugune, siis eelistab liik sellist kasvukohta, kus ökoloogiliste tegurite koosmõju kompenseerib kliima erinevuse ja tegurid vastavad kõige suuremal määral ökoloogilisele amplituudile. Selle H. Walteri poolt sõnastatud reegli erijuhuks on kasvukohatingimuste «ennetamise» reegel, mida käsitleme edaspidi (vt. 32. joonis) Näiteks sellele reeglile võivad olla põhjamaise (subarktilise) levikuga taimed, mis tundras on laialt levinud keskmise niiskusega tihedatel mineraalmuldadel, meil aga piirduvad külmaveeliste allikasoodega (kollane kivirik) või kasvavad rabades (sookail, küüvits). Kui lõunapoolsete «keskmiste» kasvukohtade taimed tungivad põhja poole, asustavad nad soojad nõlvad, raudteetammid ja liivased alad (pujud, ussikeel, vägiheinad). Niisugused näited on aluseks kujutlusele tegurite asendatavusest (näiteks külma tundramulda

asendab meil rabapinnas). Kuid on tegureid, mida asendada ei ole võimalik: asendamatud on energia (soojus, valgus), vesi, CO₂, O₂, mineraalsed toiteelemendid.

ADAPTATSIOONID

Eluta looduses on teguri mõju mingile protsessile (näit. temperatuuri mõju auramisele või voolava vee lahustav toime kivimile) ainult füüsikalistest ja keemilistest seaduspärasustest. Elusas looduses lisanduvad neile veel bioloogilised seaduspärasused. Mõjuvaile tegureile reageerivad organismid vastavalt nende liigiomaselt väljakujunenud ehitusele (morfoloogiale, anatoomiale) ja talitlusele (füsioloogiale), mis on suurel määral pärilikult programmeeritud (genotüüpiline), kuid siiski muutuv nii isendi elua vältel kui ka kogu liigi eksisteerimise ajal. Püsivalt või korduvalt mõjuvatele teguritele otstarbekas reageerimine, mida me eluta looduses ei kohta, on tingitud aja jooksul kujunenud adaptatsioonidest. Adaptatsioon kui küberneetiline (tagasisidel põhinev) nähtus avaldub organismidel kahesuguselt: esiteks, isendi elua vältel toimuva modifikatsioonilise adaptatsioonina ehk kohanemisena, muutusena olemasoleva genotüübi raames (näit. karastumine madalate temperatuuride mõjul, tüvede ekstsentriline kasv tuule mõjul, võra ebaühtlane kujunemine olenevalt valgusest jt.); teiseks, liikide pikaajalise, püsiva evolutsioonilise adaptatsioonina ehk kohastumisena, kus toimuvad liigi päriliku aluse (genotüübi) muutused. Kõrgematel organismidel on see erinevus ilmne ja väga oluline, sest siin on aluseks erinevad mehhanismid. Esimesel juhul on tegemist organismi (isendi) elutegevuse regulatsioonidega elua vältel, protsessidega, mida uurib füsioloogia (või ökofüsioloogia). Teisel juhul hõlmavad muutused paljusid põlvkondi ning regulatsioon toimub loodusliku valiku kaudu. Seda uuritakse peamiselt geneetika ja evolutsiooniõpetuse meetodite abil. Nii kohanemine kui ka kohastumine pakub suurt huvi taimeökoloogile, kuid tema suhtumine nendesse on erinev: esimesel juhul on tegemist lühiajaliste nähtustega, mis puudutavad üksikisendite või rühmade elu (näiteks viljapuu reageerimine öökülmale või kahjurirüüstele, toataime kohanemine uue asupaigaga aknalaual), teisel juhul puudutab probleem liike või populatsioone tervikuna (näiteks metsataimede erinev valgusenõudlus või kõrbetaimede kuumataluvus, mis on välja kujunenud evolutsioonis pika aja vältel). On aga probleeme, kus tuleb arvestada adaptatsiooni nii ühes kui ka teises tähenduses (võõrliikide introduksioon ja kasvatamine haljasaladel, tulnukate naturaliseerumine).

Nii teoreetilisest kui ka praktilisest seisukohast lähtudes on väga oluline selgitada, kuidas loob kohanemine eeldusi kohastumise kujunemisele. See probleem on osutunud palju raskemaks,

kui seda arvasid veel hiljuti lamarkistid — need, kes pidasid võimalikuks eluea jooksul välistegurite mõjul toimuvate muudatuste otsest muutumist pärilikeks.

Käesolevas õpikus vaadeldakse eelkõige mitmesugustele teguritele kohastumise tagajärgi — kohastumusi (ka neid nimetatakse võõrsõnaga adaptatsioonideks). Kohastumused on kujunenud kestva evolutsioneerumise tagajärjel teatavais kasvukohatingimustes ning on peamised eeldused, millest oleneb liikide edukus elus praegusaegsetes kooslustes, praeguses biosfääris üldse.

Edukus olulusvõitluses väljendub võimes läbida elutsükkel (vähemalt paljunemisfaasini), luua rohkem orgaanilist massi (see tagab kasvukoha kindlama hõivamise, kindlustab paremini ellujäämise kahjustuste korral ja annab eeldusi vegetatiivseks paljunemiseks) ning toota rohkem elujõulisi järglasi.

Kohastumuste mitmekesisus looduses on tohtu. Taimedel on kohastumused enamasti seotud häiriva teguri mõju mahendamisega kohapeal, teatava taluvuse või kindluse omandamisega selle mõju suhtes. Loomadel on võimalik mõningate tegurite ebasoodsat mõju vältida teise kohta minekuga. Viimast moodust kasutavad taimedest vaid liikuvad vetikad, mõningal määral võimaldab kohamuutust ka kasv, eriti võsundite abil hõlpsasti laienevatel taimedel. Peale selle saavad taimed (nagu loomadki) ebasoodsaid elutingimusi vältida terve elutsükli kohastumisega teatavatele ajalistele muutustele keskkonnas, näiteks tegev- ja puhkejärgude vaheldumisega, arenguga soodsaimal aastaajal nii kliima kui ka konkurentide suhtes jm. Sellise kohastumuse tekke eelduseks on aga ajaliste muutuste kordumine range seaduspärasusega.

Kohastumuste võimalikkusest lähtudes on otstarbekas jaotada ka ökoloogilisi tegureid (1. tabel). A. Montšadski (1958) järgi on kohastumused võimalikud vaid otseselt mõjuvatele teguritele, mis mõjuvad seaduspärase kordumisega või mille väärtused kõiguvad organismi elueal tuntava rütmiga — ööpäeva- (tsirkadse), kuu- (lunaarse) või aasta- (sesoonse) rütmiga.

Kohastumused neile teguritele on ühtlasi vanimad, kõige vääjakujunenud, püsivamad. Neid tegureid — valgust ja temperatuuri — tuleb pidada primaarseteks perioodilisteks teguriteks. Neist oleneb kõige suuremal määral liikide geograafiline levik, elustiku vööndiline jaotus maakeral. Nad on kõige universaalsemad, sest nad mõjutavad kõiki organisme (peale süvamere ja koobaste, kus aga pole taimi). Nende rütmi ärarajamine (näiteks laboratooriumikatseis) kutsub esile arenguhäireid. Mõnedes kasvukohtades lisandub spetsiifilisi selle rühma tegureid, näiteks looded (tõus ja mõõn) rannikul.

Primaarsete perioodiliste teguritega on põhjuslikult seotud sekundärsed perioodilised tegurid, mille valimik sõltub oluluskeskkonnast. Vees on sellisteks teguriteks gaasirežiim, vee läbipaistvus, veemasside ööpäevased liikumised jmt., mullas veerežiim (osaliselt), külmumis-sulamisrežiim, mikroobide ja seente-sümbiontide elurütm, õhus õhuniiskus, sademed (osaliselt), CO₂-režiim, enamik biotilisi tegureid. Kohastumused neile teguritele on enamasti tekkinud hiljem ning pole nii üldist laadi.

Perioodilistele teguritele vastanduvad aperiodilised tegurid. Viimased on kas püsivad, mis organismi eluea jooksul ei muutu, kuid tingi-

vad adaptatsioone ja mõjutavad levikut (vees näit. soolsus, mulla niiskuste ja teatavate toitainete või sümbiontide manulus, õhus tolmeldajate, levitajate ja mõningate tarbijate olemasolu), või erakorralised, mille mõju on nii määramatu ja tihti hukatuslik, et neile kohastumine pole võimalik (näit. torm, äike, suured loomad; siia kuulub ka enamasti tule ja inimese tegevuse otsene mõju). Viimati nimetatud tegurid võivad muuta oluliselt organismide arvukust, kiud ei määra nende looduslikku levikut.

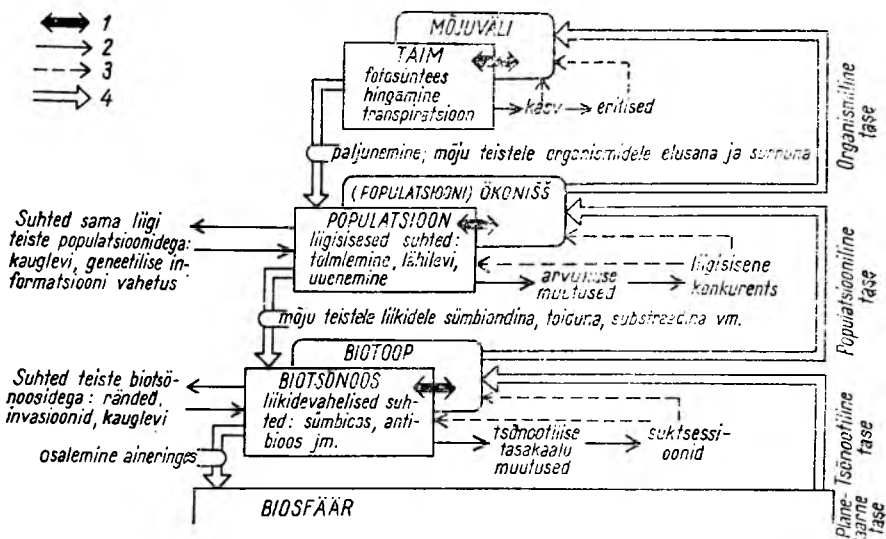
MITMETASEMELINE KÄSITLUS

Varasemas bioloogias oli ainsaks uurimisobjektiks organism, mingi konkreetse liigi esindaja. Sellele vastandati kogu ümbritsevat keskkonda kui korrapäratut kogu mitmesugustest teguritest.

Praegusaegses bioloogias eristatakse teatavasti tervet rida bioloogilisi süsteeme (biosüsteeme). Igäühel neist on iseloomulik koosseis, ehitus, suurusjärk jm. iseärasused vastavalt organiseerituse tasemele (integratsiooniastmele): rakk — organ organism — populatsioon — kooslus — biosfääri elustik (vt. «Botaanika» I, lk. 28). Osa biosüsteeme koosneb ainult omavahel teatavates suhetes olevaist organismidest, nagu koloonia, populatsioon, liik, taimekooslus. Kuigi nende elu on mõeldamatu vastava keskkonnata, ei arvata viimast siiski niisuguse biosüsteemi koosseisu. Teine osa süsteeme on sellised, mis koosnevad nii organismidest kui ka keskkonnast nende ümber. Need pakuvad ökoloogia seisukohalt erilist huvi. Organismid olenevad keskkonnast, kuid mõjutavad seda ka omakorda.

Üksik taim, kui vaatleme teda eraldi tema kasvukeskkonnas, s. t. kasvukohal, saab selles vajalikul hulgal energiat ja ainet. Need võimaldavad eluprotsesside (gaasivahetus, fotosüntees jm.) kulgu, mille tulemuseks on kasv (taime poolt hõlmatava ala laienemine) ning taime vahetult ümbritseva keskkonna mõjutamine ainevahetusjääkide (näiteks lehtede varisemisel vabanevate ainete) ja eritistega (näiteks mikroobe või putukaid ligimeelitavate või tõrjuvate ainetega). kuid ka varjutamisega, temperatuuri muutustega taime all ja muul viisil. Nii muutub keskkond taime vahetus läheduses alal, mida nimetatakse isendi mõjuväljaks (A. Uranovi järgi fütogeenseks väljaks) Mõjuvälja muutunud omadused avaldavad oma tagasimõju taimele. Seega organism ja selle mõjuväli moodustavad koos lihtsaima küberneetilise, tagasisidel töötava süsteemi (3. joonis)

Järgmisel organiseerituse tasemel, s. t. juba terve sama liiki taimede kogumi — populatsiooni — tasemel, osutub suhete süsteem keerukamaks. Üksiktaimede mõjuväljad liituvad. Suuremad, tugevamad taimed avaldavad varjavat, kaitsvat või koguni ängistavat mõju väiksematele, noorematele ja nõrgematele taimedele. Kujunevad liigisisese suhted, mille areng oleneb isendite arvust ja suurusest pinnaühikul, seega paljunemise ja levimise tulemustest. Iga populatsioon vajab teatavat liigiomast tingimuste komp-



3. joonis. Suhted biosüsteemide vahel samal tasemel ja eri tasemetel (orig.):

1 — biosüsteemi vastastikused suhted keskkonnaga; 2 — süsteemisestest protsessid (kastides) tingitud seosed ja muutused; 3 — tagasiside sama taseme piires; 4 — seosed eri tasemetel vahel. Iga üksikorganism (taim) osaleb populatsioonis, populatsioon biotsönoosis, biotsönoos biosfääris. Biosfäär omakorda on eristunud biotoopideks, biotoobis leiab populatsioon liigiomased elutingimused (täidab vastava niši). Liigipopulatsiooni poolt hõlmatav ala jaguneb üksikisendite mõjuväljadeks, mis võivad osaliselt kattuda.

leksi (seda nimetatakse tihti ökoloogiliseks nišiks) ning tervikuna muudab oma oluskeskkonda, luues või välistades elutingimusi teistele organismidele.

Vaadeldes eri liikide kooselu ühise kooslusena, oleme jõudnud järgmisele, tsünootilisele tasemele. Ka siin avalduvad protsessid, mis soodustavad elu koosluses (näiteks sümbioos) või, vastupidi, põhjustavad aja jooksul mõne populatsiooni väljalangemise või koosluse kogu koosseisu vahetumise — suktessiooni. Kui vaatleme koos ainult taimi, **taimekooslust** ehk fütotsönoosi, on selle keskkonnaks koosluse **kasvu koht** ehk ökotoop. Kui käsitleme ühise kooslusena rohelisi taimi, seeni, mikroobe ja loomi, saame biotsönoosi ning selle elupaiga — **biotoobi**. Biotsönoosi koos selle eluta keskkonnaga (biotoobiga) nimetatakse V. Sukatšovi ettepanekul **biogeotsönoosiks**. Sellest mõnevõrra erinev, kuid sisuliselt sarnane on **ökosüsteemide** käsitlus. Aineringe ja energiavooga ühendatud organismid võib jaotada kolme rühma: tootjad ehk produtsendid (rohelised taimed kui orgaanilise aine loojad), tarbijad ehk konsumendid (loomad, kes vajavad toiduks elusate taimede orgaanilist ainet) ning lagundajad, redutsendid ehk destruendid (seened ja mikroobid), kes lagundavad nii taimset kui ka loomset surnud ainet ja võimaldavad uut tootjate tegevust. Kõik need organismid koos oma

Ökosüsteemide terminoloogia

Ökosüsteemi territo- riaalne ulatus ja abiootiline keskkond	Organismide kogum vastavas ökosüsteemis		Ökosüsteem tervikuna (hõlmab keskkonda ja organisme)
	kõik orga- nismid	taimede kogum	
Planeedi pind: atmosfääri ja litosfääri osad ja kogu hüdroosfäär	kogu Maa elustik (bioota)	Maa taim- kate (füto- geosfäär)	biosfäär (biogeosfäär, öko- sfäär, megaökosüsteem)
Maastikuvöönd (geom)	vööndi elustik	taimkatte- vöönd	vööndi ökosüsteem (bioom)
Ökotoop (biotoop, elupaik)	biotsönoos	fütotsö- noos e. taime- kooslus	biogeotsönoos (mesoökosüsteem)
(Merotoop, süntoop)	(merotsönoos e. osakoos- lus, bio- tsönootili- ne sünuus)	rinne; sünuus	(biogeotsönootiline sünuus, mikroöko- süsteem)

Märkus. Käesolevas õpikus mittekasutatud ja sünonüümsed terminid on antud sulgudes.

oleluskeskkonnaga moodustavad ökosüsteemi. Ökosüsteeme võib käsitleda mitmes suurusjärgus; biogeotsönoos on suurusjärk, mis vastab pinnalt fütotsönoosile. Et ökosüsteemi mõistmisele on jõutud eri koolkondades eri ajal ja eri viisil, siis on vastavaid süsteeme nimetatud erinevalt (ülevaade kasutatavamaist termineist on esitatud 2. tabelis).

Ökosüsteemid kuuluvad osadena geosüsteemidesse, s. t. maastikulistesse süsteemidesse, mis arenevad füüsilis-geograafiliste tegurite ja inimtegevuse keerukates suhetes. Nii nagu ökosüsteemid, nii on ka geosüsteemid mahult mitmesugused: väiksemad on osad suuremaist, need omakorda veel suuremaist kuni suurima mõeldava süsteemini — Maa kui planeedini tervikuna.

Süsteemse käsitluse korral ökoloogias pööratakse seega peatähelepanu mitmesugusel organiseerituse tasemel olevatele süsteemidele, mis koosnevad nii organismidest kui ka nende keskkonnast ja mis reguleeruvad tagasiside kaudu sama või eri tasemetel ulatuses.

Süsteemne käsitlus võimaldab looduse kogu mitmepalgelisust paremini kirjeldada, see on eelduseks matemaatiliste mudelite

ehitamisele, mille abil on võimalik looduslike protsesse modelleerida, et sel viisil neid paremini mõista ja juhtida. Sellega tegeleb uus ökoloogiaharu, mida üks juhtivaid praegusaja biolooge E. Odum nimetab süsteemseks ökoloogiaks.

Mitmetasemelist käsitlust tuleb rakendada ka lihtsates ökoloogilistes uuringutes, mille kohta on alljärgnevalt toodud mõned näited.

Ökoloogilised tegurid võib jaotada nende muundumise järgi ökosüsteemide eri tasemeil kolme rühma.

1. Osa ökoloogilisi tegureid jääb kõikide ökosüsteemide suhtes välisteks ja mõjustamatuiks. Sellised on näiteks kosmiline kiirgus, päikesekiirgus, äärmuslikud ilmastikunähud, suurel määral ka sademed või vulkaanilised protsessid. Eri tasemeil olevad biosüsteemid reageerivad neile erinevalt.

Vaatleme neid erinevusi erakordselt külma talve kui ühe tugevalt mõjuva teguri näitel.

Üksiktaimele tekitab pakane külmakahjustusi: külmuvad võrsetipud (virved), õiepungad vm.

Taimepopulatsiooni uurides võib määrata, kui suur osa taimedest hävis täielikult, külmus juurekaelani, kaotas oma võra või sai väiksemaid kahjustusi. Oite hukkumine mõjutab populatsiooni nii, et sellel aastal ei teki vilju, seega ka järelkasvu, taimede hukkumine aga lükkab viljumise edasi vähemalt järgmise põlvkonna viljakandvuseni.

Taimeliigile tervikuna mõjub külmakahjustus kui lokaalne tegur vähe: ühe osa äärmuslikes tingimustes paiknenud genofondi suhtes on järjekordselt toimunud looduslik valik ning kahandanud nende geenide osatähtsust, mis on seotud väiksema külmataluvusega.

Taimekooskuses ühe osa taimede väljalangemine vabastab eluruumi konkurentidele, toimub nihe liikidevahelistes suhetes.

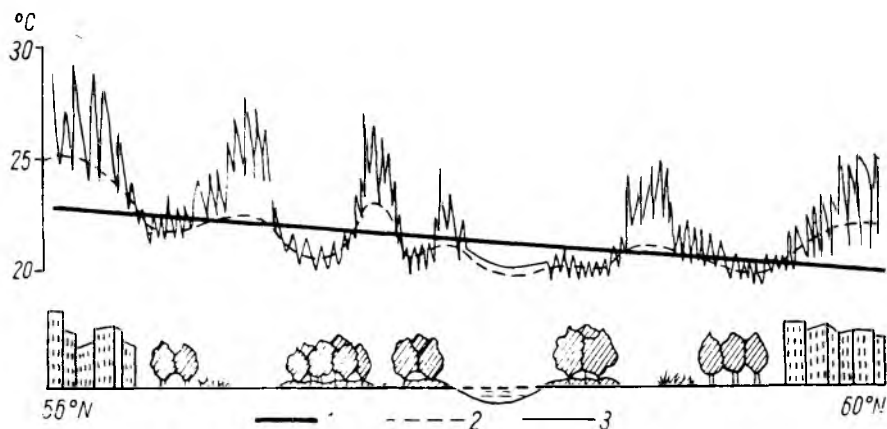
Biotsünoosis saavad ühe liigi kahjustumise korral mõneks ajaks paremaid eeldusi fütotaagid ja parasiidid, kes alles mõrgendatud organismis suudavad edukalt paljunedada (need on nn. sekundaarsed kahjurid), ajutiselt suureneb tegevusväli puudulagundajatele, seevastu õitekülastajad ja viljadest toitujad peavad siirduma teistele toidutaimedele või biotsünoosist üldse lahkuma.

Tuleb siiski arvestada, et ka kosmilise või õhkkonna päritoluga välismõjutusi transformeeritakse mingisugusel viisil mõningates ökosüsteemides, nii et nende mõju tugevus või kvaliteet muutub. Näiteks päikesekiirgus, läbides ülemiste rinnete lehestikku, muutub nii intensiivsuseks kui ka koostiselt; sademetevesi, läbinud võrad, rikastub lehtedest väljajuhitud ainetega.

2. Teise rühma moodustavad tegurid, mille mõju muutub väga oluliselt eri ökosüsteemides ja nende allosades nii abiootiliste komponentide kui ka organismide elutegevuse tõttu: siin on tegemist ökosüsteemi tugeva tagasimõjuga ning välise teguri transformeerumisega (vähemalt osaliselt) süsteemisiseseks teguriks.

Sellist teguri transformatsiooni võime vaadelda õhutemperatuuri ja õhuniiskuse näite varal, kui liigume suurematest geosüsteemidest ja ökosüsteemidest väiksemate suunas.

Mingi maakoha soojus- ja niiskusrežiimist annab üldise kujutluse andmestik, mille jaoks andmeid kogutakse meteojaamades



4. joonis. Makrokliima, mesokliima ja mikrokliima võrdlus juulikuu keskmiste temperatuuride näitel (Sapožnikova, 1950 järgi):

1 — makrokliima: keskmiste õhutemperatuuride muutumine 56° ja 60° p.-l vahel (mõõdetud meteojaamades); 2 — mesokliima (kohalik kliima), mõõdetud 2 m kõrgusel; 3 — mikrokliima, mõõdetud 5 cm kõrgusel maapinnast.

S

kindlal (2 m) kõrgusel maapinnast lagedal kohal jt. ühtsete nõuete alusel. Paljude aastate kohta üldistatuna iseloomustab see keskmistatud andmestik makrokliimat, mida võib võrrelda regiooniti, maade, valdkondade jne. viisi. Reljeef ning veekogude ja asulate lähedus tingivad kohaliku ehk lokaalkliima (ka mesokliima) erinevusi. Kohalikul kliimal on igas koosluses taimkatte kõrgusest ja tihedusest olenevalt omad iseärasused; sel puhul räägitakse ökokliimast. Kui uuritakse maapinnalähedase (alla 1 m) õhukihi temperatuuri- ja niiskusežiimi, kõneldatakse mikrokliimast: tingimuste erinevus kuusiku all, võrade kõrgusel või lähedases metsaservas on ilmne. Lõpuks võib näidata, et temperatuur ja niiskus erineb isegi tüvede eri külgedel, lehtede peal ja all jm. Tihedalt kasvavate võsude vahel kujuneb oma fütokliima. Paljudes taimekooslustes on nende tegurite kõikumine ja erinevus eri punktides palju suurem kui erinevus mitme laiuskraadi makrokliima andmetes (4. joonis). Esitatust ilmneb, kui tähtis on ökoloogilistel uurimistel arvestada kliimategurite iseärasusi olenevalt uuritavast süsteemist.

3. Kolmas rühm tegureid on tekkinud biosüsteemides organismide tegevuse tõttu (biogeenselt) ja nad avaldavad mõju kohapeal või mõjutavad ka naabersüsteeme. Siia kuulub nii loomade otsene tegevus kui ka nende poolt loodud rajatiste (kopratammid, ondatrate kuhilpesad, troopikas termiitide «ehitised», sipelgate «aiad», urud) või ainevahetusjääkide (guaano) mõju taimedele. Niimoodi luuakse ka hoopis isesugused, ainult kooslustele omased mikrokliimaatilised, edaafilised ja hüdrokeemilised tingimused taimede kasvuks.

ENERGEETILINE KÄSITLUS

Vastavalt energia- ja ainevahetuse iseärasustele jaotatakse kõik reaalsed materiaalsed süsteemid suletud (mis vahetavad keskkonnaga ainult energiat; selline on näiteks kosmoselaev) ja avatud ehk avasüsteemideks, mis ümbritsevana vahetavad nii energiat kui ka ainet. Kõik bio- ja ökosüsteemid on avatud: nad vajavad väljastpoolt energiat (valgust, toitu) ning annavad selle peegeldunud kiirguse ja soojusena ära; nad saavad mitmesuguseid aineid õhust, mullast ja veest ning annavad neid jälle tagasi. Siiski sarnanevad mõned ökosüsteemid suletud süsteemidega seetõttu, et nad võtavad suhteliselt vähe aineid vastu ning annavad neid niisama vähe ära. Siia kuuluvad toitevaesed mägi-järved ja rabad (kõrgsood). Selliseid süsteeme nimetatakse autonoomseteks ehk autarkseteks. Enamik ökosüsteeme vahetab väga intensiivselt ainet teiste ökosüsteemidega (vee, õhu ja loomade vahendusel).

Autotroofsete (foto- või kemosünteesivate) organismide poolt salvestatud energia hulka nimetatakse primaarseks koguproduktiooniks (P_1). Et taimed kasutavad osa salvestatud energiat oma elutegevuseks (olelus- ehk respiratsioonienergia R_1), siis ladestatakse taimede kudedes märksa väiksemale energiahulgale vastav kogus orgaanilist ainet, mida nimetatakse primaarseks puhastoodanguks (netoproduktiooniks N_1) Seega

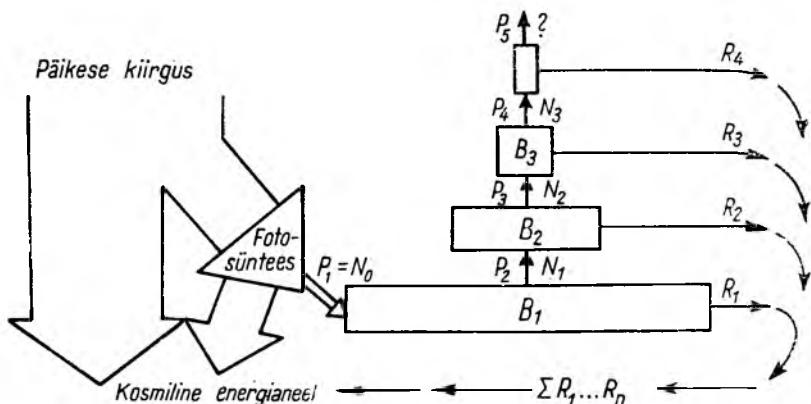
$$N_1 = P_1 - R_1.$$

Mida suurem on N_1 , seda kiiremini kasvab taimse aine hulk (taimede biomass ehk fütomass B_1) ja seda rohkem toitu leidub ökosüsteemis taimtooliduliste organismidele — herbivooridele (fütofaagidele), kelle koguproduktioon B_2 on võrdeline taimede biomassiga B_1 . Järelikult sõltub taimede puhastoodangust N_1 pürotooliduliste ka herbivooride puhastoodang N_2 . Viimaste olemusenergia R_2 seostub N_1 -ga pigem pöördvõrdeliselt, mida vähem leidub toitu, seda rohkem kulub energiat selle hankimiseks:

$$N_1 \geq P_2 = N_2 + R_2 = E_2 - F_2,$$

kus E_2 tähistab söödud ainet, F_2 väljaheiteina (seedumatuna ja ainevahetusjääkidena) eemaldatud ainet.

Samasugused kaalutlused kehtivad ka herbivooridest elatuvate lihatooliduliste organismide (karnivooride) ja viimastest toitujate — tippkarnivooride — suhtes. Seega on kõik organismid sõltuvad sellest, kui intensiivselt kulgeb energia salvestamine ja selle edasine muundamine organismide toitumise ja toiduks muutumise ridades. Viimaseid nimetatakse toiduahelateks elusa orgaanilise aine ehk biomassi (B) ja laguahelateks surnud orgaanilise aine ehk mortmassi (M) toiduks kasutamise korral.



5. joonis. Koosluse energeetika skeem (R. Lindemani järgi, 1942, muudetult). Eri troofiliste tasemete energiavaru tähistab B , koguproduktiooni P , assimileeritud energiat N ja olusenergiat (hingamiskadusid jm.) R . Numbriline indeks vastab troofilisele tasemele. Lihtsuse huvides on võetud $N_n = P_{n+1}$, s. o. arvestatakse, et laguahelasse ei lähe midagi: $P_M, n = 0$.

Tavaliselt jaguneb puhastoodang mõlema ahela vahel:

$$N_n = P_{B, n+1} + P_{M, n} + \Delta B_n,$$

kus n tähistab troofilist taset ($n = 1, 2, 3, \dots, i$).

Organismid, mis tarvitavad oma toiduks energiavoos ühepaljur muundusi läbiteinud orgaanilist ainet, kuuluvad ühele ja samale troofilisele tasemele (5. joonis). Rohelised taimed moodustavad esimese (siit nimetus primaarne produktioon), taimtoidualised teise (sekundaarne) ja loomtoidualised kolmanda (tertsiaarne) taseme. Sageli on olemas veel vähemalt neljas ja viies troofiline tase, kuid nende energiakogused on maismaakooslustes tühised. Selline tasemeteks jaotamine on tinglik, sest segatoiduline populatsioon võib korruga hõivata kaht või rohkemat taset (näiteks inimene).

Energiavoog läbi ökosüsteemi allub esimesele (energia jäävuse) ja teisele (kus energia muundumisega ühest vormist teise kaasneb selle summaarse kontsentratsiooni kahanemine) termodünaamika seadusele, millest tulenebki energiavoo ühesuunalisus (taandub lõpuks soojuseks ja lahkub maailmaruumi energianeelu) ja seaduspärasus

$$N_1 > N_2 > N_3 > N_4 > \dots > N_i \geq 0,$$

sest ükski muundus ei saa toimuda 100%-lise kasuteguriga.

Et energia muundumise korral läheb suur osa sellest soojusena kaduma, siis on organismile sobivad toiduvärrid seda rikkaliku-

mad, mida lähemal seisab ta esimesele troofilisele tasemele (energiavoo algusele). Seega saab näiteks ruutkilomeetril elada rohkem taim- kui loomtoidulisi organisme, kuigi loomses toidus on energia kontsentratsiooni tase (kalorsus) kõrgem.

Teades energia taset, saab organismides või populatsioonides peituvat energiahulka väljendada biomassi kui energia bioloogilise dimensiooni kaudu. Keskmiselt on maismaataimede biomassis iga tuhavaba * kuivaine grammi kohta 18 kilodžauli (4,3 kcal) energiat. Loomsetes kudedes on see näitaja veidi kõrgem — 23 kJ (5,5 kcal) Kui energia on kogutud tagavaraks (näiteks seemnetes või rändeks ja talveuneks valmistuvate loomorganismide kudedes), tõuseb selle kontsentratsioon kuni 34 kJ-ni (8 kcal) grammi kohta. Energia tase tuhavaba kuivaine grammi kohta on oleneb kudede biokeemilisest struktuurist (süivesikutel on energia tase keskmiselt 17, valkudel 23 ja rasvadel 39 kJ/g; maksimaalne kalorsus on glütserool-tristearaadil — 11,17 kcal/g \approx 47 kJ/g; minimaalne glükoosil — 3,74 kcal/g \approx 15,5 kJ/g) Igal järgmisel troofilisel tasemel väheneb kasutatav energiahulk umbes 10 korda. Paljudel juhtudel väheneb niisama palju ka nende tasemete elusaine hulk (biomass) Siiski on viimane tugevasti sellest, kui suured on isendid, mis moodustavad troofilise taseme. Üldiselt on energiavoog kuivaine grammi kohta seda tugevam, mida väiksem ja lühema elueaga on keskmine isend. Järelikult kui esimene troofiline tase koosneb väikestest organismidest (näiteks taimne plankton kalatiigis), teine tase aga suurtest (näiteks kalad), võib esimeste biomass olla palju kordi väiksem, ilma et see põhjustaks tarbijatel toidupuudust. Seetõttu on ökosüsteemi kui terviku talitluste mõistmise huvides otstarbekas väljendada biomassi mitte grammides, vaid džaulides pinnaühiku, näiteks ruutmeetri kohta. Produktiivse kui energiavoo intensiivsuse mõõtühikuks on džaul ruutmeetri ja päeva kohta vms.

Kui vaatleme biomassina talletatud energiavarusid B , on tegemist struktuurianalüütilise lähenemisega, mis on omane klassikalisele bioloogiale. Alates R. Lindemanist (1942) on seevastu üha rohkem tähelepanu pööratud energiavoo komponentidele, s. o. mingile troofilisele tasemele ajaühikus siseneva ja sellelt tasemelt ajaühikus väljuva energia kogustele; seda käsitlust nimetatakse trofodünaamiliseks lähenemiseks.

Troofilise taseme energiavaru muut väljendub valemina

$$\Delta B_n = N_{n-1} - (N_n + R_n).$$

Ent milline on suhe B_{n+1}/B_n erinevatel troofilistel tasemetel ja kas suhe B_2/B_1 on eri ökosüsteemides konstantne või kuidas see muutub?

* Tuhavaba kuivaine gramm võrdub kuivaines väljendatud biomassi ja selles sisalduva mineraalne vahega.

Energia ülekanne kahe troofilise taseme n ja $n+1$ vahel on arvatav võrrandist

$$\frac{d(B_n \cdot c_n)}{dt} = P_n - (R_n + N_n),$$

kus c_n on liigi n biomassi energiasisaldus (kalorsus).

Kui taseme n biomass võetakse konstantseks ($dB/dt=0$) ja laguahelat ei arvestata, siis

$$P_{n+1} = N_n = N_{n-1} - R_n = P_n - R_n.$$

Sellest võib kasuliku töö (N_{n+1}) suhte potentsiaalselt võimalikku töösse (N_n) ehk troofilise taseme ökoloogilise kasu teguri avaldada kujul

$$\begin{aligned} \eta_n &= \frac{N_n}{N_{n-1}} - \frac{N_n}{N_n + R_n} - 1 - \frac{R_n}{P_n} = \\ &= \frac{1}{1 + \frac{R_n}{N_n}} \end{aligned}$$

Kõik need avaldised on ökoloogilises kirjanduses kasutusel. Nagu juba öeldud, on ökoloogiline kasutegur enamasti 10%. L. Slobodkin (1959) on kasutegurit uurinud põhjalikus ja mitmekülgses eksperimendis, millest ta järeldas, et mingi troofilise taseme kasuteguri ülempiiriks on 13%. See tulemus on kooskõlas paljude autorite hilisemate andmetega. Populatsiooni energeetiline kasutegur võib seda maksimumväärtust ületada juhul, kui eksperimendi ajaline kestus on lühike või kui noorte isendite osatähtsus on suur.

Kõik organismid osalevad energiavoos ja järelkult ka selle reguleerimises. Ökosüsteem kui tervik kasutab samuti energiat ja reguleerib energiavoogu (kontsentreerib energiat orgaanilistesse struktuuridesse, muundab ja taandab soojuseks)

On ilmne, et mingi liigi (j) väljavaated liikidevahelises konkurentsis on seda paremad, mida rohkem energiat ta suudab assimileerida (p_j) ja mida suurema kasuteguriga (η_j) ta seda energiat kasutab:

$$p_j \cdot \eta_j = p_j \left(1 - \frac{r_j}{p_j} \right) \rightarrow \max$$

See tähendab, et koosluses eduka liigi isendite poolt toiduna assimileeritud energia p_j ja elutegevuseks kulutatava respiratsioonienergia r_j vahe läheneb samuti maksimaalsele:

$$p_j \eta_j = n_j = p_j - r_j \rightarrow \max$$

Et suuruse p_j maksimeerimine ning elutegevuseks tarviliku energia r_j minimeerimine realiseerub kohastumisprotsessis, siis

on vaba energia tagavara n_j , millest on nii järglaste arvukus kui ka vastupanuvõime ebasoodsates olukordades, suurem edukalt kohastunud organismidel. Et vaba energia avaldub assimilatsioonil ja hingamise vahena, siis ei ole oluline, kas suur n_j kujuneb sel teel, et loodusliku valiku käigus kujuneb liigil võime assimileerida kõikvõimalikku toitu suurel hulgal lühikese ajaga, s. t. ilmuvad laia ökoloogilise amplituudiga generalistid ehk eurütoopsed liigid, või, vastupidi, assimileeritud toidu kogus on küll väike (kuid see-eest homogeenne), aga liik kasutab oma toidu ära peaaegu jäägitult (omastab suure kasuteguriga), s. t. ilmuvad kitsa ökoniisiga spetsialistid ehk stenotoopsed liigid. Taimede puhul on eurütoopsed liigid laia ökoloogilise amplituudiga ja kohastunud suurele kiirguse intensiivsusele, stenotoopsed liigid aga reageerivad kasvukohatingimustele väga tundlikult, on kitsa amplituudiga (ka kiirguse suhtes) ja kohastunud väikesele kiirguse intensiivsusele.

Kohastumise edukus väljendub suhtes

$$K = \frac{p_j}{r_j} = \frac{n_j}{r_j} + 1.$$

Suur kohastumise edukus (K) kujuneb stenotoopsetel liikidel väikesel r_j ja eurütoopsetel liikidel suure p_j kaudu. Aeg kui evolutsioonitegur soodustab järjest detailsemat spetsialiseerumist (väike r_j). Mida kauem liik mingites keskkonnatingimustes loodusliku valiku kaudu kohastub, seda stenotoopsem ta on (suhteliselt väike p_j). Kui aga keskkonnatingimused on muutlikud, osutuvad eelised kohastumised katkestatuks ja mingil määral juba asetleidnud spetsialiseerumine ei saa süveneda, küll aga kohastub liik kord ühtedele, kord teistele olukordadele. Lõppkokkuvõttes ongi kujunenud mitmesugustele toiduliikidele ja olukordadele (suur p_j) mingil määral (suhteliselt suur r_j) kohastunud eurütoopne liik. Järelikult osalevad väljakujunenud ökosüsteemi energiavoos eelisejärjekorras need liigid, mis suudavad antud olulusenergia korral kõige rohkem energiat salvestada biomassina. Mida kauem keskkonnatingimused püsivad, seda täiuslikum on ökosüsteemi väljakujunemine ning seda rohkem on seal stenotoopseid ja edaspidi veel enam aheneva ökoloogilise amplituudiga liike. Koos sellega on ökosüsteem seda stabiilsem, mida kauem keskkonnatingimuste püsivus kestab. Sageli tehakse siit järeldus, et seda püsivam (stabiilsem) on ökosüsteem *per se*. Tegelikult on väljakujunenud soolusi (näit. ürgmetsi) ka ulatuslikke looduskaitselisi abinõusid rakendades väga keerukas säilitada, sest kitsalt spetsialiseerunud liigid reageerivad vähimatelegi muutustele. Alukooslused, alles kujunemisejärgus olevad taimerühmitused, koosnevad valdavalt liikidest, mida iseloomustab suur kasvukiirus, lühike elutsükkel ja võime ohtralt paljuneda. Need on liigid, mis suudavad biomassi ühiku kohta assimileerida kõige rohkem energiat. Teiste sõnadega, eurütoopseid liike iseloomustab kõrge produktiivsus väga mitmesugustes tingimustes ja olukordades. Järelikult suuda-

vad eurütoopsed liigid lühiajaliste tsüklite summas stabiilselt luua produktsiooni. Niisugustest liikidest koosnevad ökosüsteemid on oma sisemistelt omadustelt püsivad, stabiilsed, ehkki need omadused fluktuueeruvad piirides, mis stenotoopsete liikide korral hävitaksid kogu koosluse.

See tähendab, et kujuneb välja niisugune troofilise taseme liigiline koosseis ja liikide arvukus, mis tagab troofilise taseme maksimaalse produktsiooni antud keskkonnatingimustes. Niisiis on ökosüsteemi kui terviku funktsiooniks võimalikult aktiivne energia kasutamine, kusjuures eurütoopsed liigid minimeerivad elutsükli läbimiseks tarviliku aine koguse ja aja, stenotoopsed liigid aga biomassi ühiku olelusenergia ja populatsiooni arvukuse.

KIIRGUS- JA SOOJUSREŽIIM

PÄIKESEKIIRGUS JA SELLE MÖÖTMINE

Päikesekiirgus on maakera kliimat kujundavate protsesside liikumapanev jõud ja energiaga varustaja. Päikesekiirgus on ka eluks vajaliku energia allikas. Taimede poolt orgaanilise aine moodustamiseks kasutatuna on päikesekiirgus kaudselt energiaallikaks ka kõikide teiste troofiliste tasemetega organismidele.

Et mõista päikesekiirguse määravat osa taimede elutegevuses, on vaja lähemalt tunda päikesekiirguse omadusi ja muundumise seaduspärasusi õhkkonnas, maapinnal, taimkattes ja veekogudes. Päikesekiirguse levimist ja muundumist Maa atmosfääris, hüdro-sfääris ja maapinnal uurib meteoroloogia osa — *a k t i n o m e e t r i a* (*aktis* — kr. k. kiir)

Aktinomeetrias on tähtis mõiste solaarkonstant, mis iseloomustab päikesekiirguse hulka Maa atmosfääri ülemisel piiril. Solaarkonstandiks nimetatakse päikesekiirguse hulka kalorites, mis läbib atmosfääri ülemisel piiril kiirtega risti asetatud 1 cm² suurust pinda 1 minuti vältel eeldusel, et Maa asub Päikesest keskmisel kaugusel (149 600 000 km) Solaarkonstandi arvvärtus on ligikaudu 2,0 cal/cm² min.

Maa atmosfääris päikesekiirgus neeldub ja hajub. Kiirguse neelajaiks on peamiselt veeaur, osoon, süsinikdioksiid ja hapnik.

Kiirgus nõrgeneb atmosfääris peale neeldumise veel hajumise tõttu. Hajumine sõltub hajutatavate osakeste (õhu koostisgaaside molekulid, tolm, veeaur jm.) suurusest ja kiirguse lainepikkusest. Mida väiksem on kiirguse lainepikkus, seda rohkem teda hajutatakse. Näiteks hajutavad atmosfääri koostisgaaside molekulid sinist ja violetset valgust umbes 10—13 korda rohkem kui punast. Seetõttu näibki pilvitu taevavõlv sinisena.

Kiirguse neeldumise ja hajumise tõttu atmosfääris jõuab maapinnale ainult osa päikesekiirgusest, mis atmosfääri hea läbipaistvuse korral ei ületa $\frac{3}{4}$ solaarkonstandist.

Maapinnale jõudev päikesekiirgus jaguneb järgmiselt:

1) otsene kiirgus, s. o. see osa Päikese kiirgusenergiast, mis jõuab Maale peaaegu paralleelsete kiirtena päikeseketta suunast. Eristatakse otsest kiirgust kiirtega risti asetsevale pinnale S ja horisontaalsele pinnale S' Nende vahel on lihtne seos:

$$S' = S \sin h_0,$$

kus h_0 on päikese kõrgus, s. o. nurk horisondi ja päikeseketta tsentrisse mineva kiire vahel;

2) hajus kiirgus D , s. o. see osa päikesekiirgusest, mis jõuab horisontaalsele pinnale pärast hajumist atmosfääris;

3) summaarne kiirgus Q , s. o. horisontaalsele pinnale langeva otseste ja hajusa päikesekiirguse summa: $Q = S' + D$ Päikesepaistelise ilma korral ühineb otseste kiirgusega hajus kiirgus, mis on tulnud igast suunast taevavõlvilt. Pilves ilmaga hajutavad pilved kogu kiirguse ja esineb ainult hajus kiirgus.

Kiirgusenergia vooks nimetatakse kiirgusenergia hulka, mis läbib antud pinda ajaühikus. Aktinomeetritelisel mõõtmisel määratakse tavaliselt kiirgusvoo tihedust, mis kujutab endast kiirgusvoogu läbi ühikpinna ja mida vahel nimetatakse ka kiirguse intensiivsuseks. Kõige enam levinud kiirgusvoo tiheduse (intensiivsuse) mõõtühikud on aktinomeetrias $\text{cal}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min})$, $\text{erg}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s})$, W/m^2 . Nende vahel on järgmine seos: $1 \text{ cal}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min}) = 0,6978 \cdot 10^6 \text{ erg}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s}) = 698 \text{ W}/\text{m}^2$. Otsest päikesekiirgust mõõdetakse aktinomeetri ja pürheliomeetriga. Hajusa ja summaarse kiirguse mõõteriista nimetatakse püranomeetriks. Nõukogude Liidus kasutatakse peamiselt J. Janiševski termoelektrilist aktinomeetrit ja püranomeetrit.

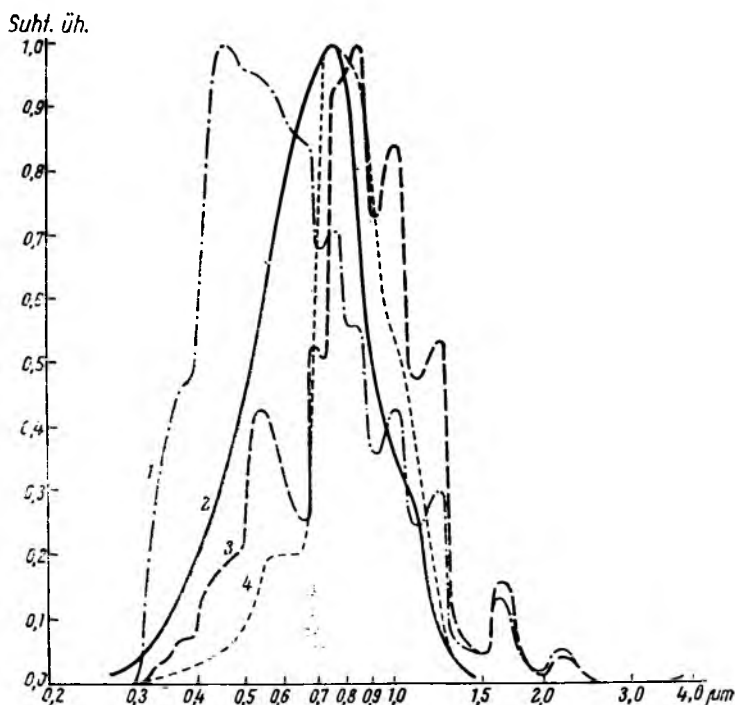
Mõõtmised näitavad, et päikesekiirguse territoriaalse ja ajalise muutlikkuse seaduspärasused on määratud peamiselt päikese kõrguse, atmosfääri läbipaistvuse, pilvisuse ja päeva pikkusega.

Summaarse kiirguse päevane käik pilvitu taeva korral on summeetriline keskpäeval esineva maksimumi suhtes. Teda iseloomustab Berljandi valem

$$Q = \frac{S_0 \cdot \sin h_0}{1 + f \operatorname{cosec} h_0},$$

kus S_0 on solaarkonstant, f — koefitsient, mis sõltub aluspinna peegeldamisvõimest ja atmosfääri läbipaistvusest. Koefitsiendi f väärtused olenevad aastaajast ja geograafilisest laiuselt.

Päikesekiirgus, mis jõuab maapinnani, on lainepikkuste vahemikus 290—4000 nm. Kiirgust selles lainepikkuste vahemikus nimetatakse ka lühilaineliseks kiirguseks. Tema energia jaguneb ebaühtlaselt lainepikkuste järgi. Kiirgust vahemikus 400—750 nm, mis on silmale nähtav, nimetatakse valguseks. Kiirgust lainepikkusega alla 380 nm nimetatakse ultravioletseks, kiirgust lainepikkusega üle 750 nm ja alla 4000 nm nimetatakse lähedaseks infrapunaseks kiirguseks. Ökoloogias peetakse soovitavaks kiirgust mõõta energeetilistes ühikutes, näiteks



6. joonis. Energia suhteline spektraalne jaotus (Tooming, Guljajev, 1967):

1 — summaarne kiirgus; 2 — pilves taeva hajus kiirgus; 3 — peegeldunud kiirgus selge taevaga; 4 — peegeldunud kiirgus pilves ilmaga.

W/m^2 , varem ka $cal/(cm^2 \cdot min)$. Vaatamata sellele kasutatakse ökoloogias sageli pinnavalgustuse ühikut luks (lx); pinna valgustus on $1 lx$, kui $1 m^2$ suurusel pinnale langeb ühtlane valgusvoog 1 lumen. Looduses mõõdetakse valgustatust luksmeetriga ning seda väljendatakse tuhandetes luksides — kiloluksides. 1 luksi energeetiline ekvivalent pole püsiv suurus; see oleneb päikese kõrgusest ja pilvisusest. Päikesepaistelisel päeval on ta ligikaudu $5,7 \cdot 10^{-6} cal/(cm^2 \cdot min)$.

Näiteid valgustatuse kohta luksides (V. Saronovi, 1961 järgi): kuuvalge öö — $0,1-0,2 lx$, pilvitu suvine pööriöö — $1 lx$, laualambi poolt valgustatud laupind — $20-100 lx$, lage ala keskpäeval tugeva pilvisuse korral — $3000-30\ 000 lx$, seesama pilvitu taeva korral — $50\ 000-90\ 000 lx$.

Otsese päikesekiirguse energiarikkaim vahemik asub keskpäeva paiku $550 nm$ piirkonnas. Öhtutundidel näib päike punasem, sest energia maksimum spektris nihkub siis $600-650 nm$ piirkonda.

Selge taeva hajusas kiirguses domineerivad violetsed ja sinised kiired, infrapunane piirkond peaaegu puudub. Pilves ilma

hajusa kiirguse spektraalne koostis meenutab otsese päikesekiirguse spektraalset koostist. Summaarse kiirguse spektraalne koostis (6. joonis) muutub päikese kõrgusest olenevalt vähe.

Päikeselt pidevalt saadavast kiirgusest hoolimata on Maa kui planeedi temperatuur enam-vähem püsiv. Järelikult lahkub Maalt maailmaruumi niisama palju energiat kui sinna Päikeselt lühilainelise kiirgusena juurde tuleb. Energia äravool maakeralt toimub maa ja atmosfääri soojuskiirguse näol. Maa soojuskiirgus on lainepikkuste vahemikus 3—80 mikromeetrit (μm), kusjuures energiarikkaim on piirkond keskkohaga 10 μm . Atmosfääri soojuskiirgus on lainepikkuste vahemikus 4—120 μm , energiarikkaim on aga piirkond keskkohaga 15 μm . Seega on maa ja atmosfääri soojuskiirguse lainepikkus tunduvalt suurem kui päikesekiirgusel, mistõttu maa- ja atmosfäärikiirgusi nimetatakse sageli pikalainelisteks kiirgusteks. Maa soojuskiirgus oleneb maapinna temperatuurist, atmosfääri soojuskiirgust mõjutab aga peale selle veeauru hulk õhus ja pilvisus. Atmosfääri soojuskiirgus on seda suurem, mida rohkem on pilvi ning mida paksemad ja madalamad nad on.

Aluspinnale langenud kiirgusest osa neeldub, osa peegeldub tagasi õhku. Pinna peegeldamisvõimet iseloomustab albeedo — arv, mis näitab, kui suure osa või mitu protsenti moodustab tagasi-pegeldunud kiirgusvoog pinnale langenud kiirgusvoost.

Atmosfääri soojuskiirgusest, mis langeb maapinnale, neeldub umbes 95%, tagasi peegeldub kõigest 5%.

Märksa suurem on albeedo lühilainelise kiirguse korral (A_h). Viimane leitakse valemiga

$$A_h = \frac{R_k}{S' + D} = \frac{R_k}{Q},$$

kus R_k on peegeldunud lühilaineline kiirgus. Albeedo sõltub aluspinna iseloomust (3. tabel), seisundist (kuiv, märg) jt. tegureist.

3. tabel

Albeedo olenevus aluspinna iseloomust ja seisundist

Peegeldav pind	Albeedo %
Kuiv muld	18—24
Niiske muld	16—18
Märg muld	11—16
Liiv	18—40
Lumi	30—95
Vesi	4—75
Rohhtaimed	20—26
Lehtmetsad	13—27
Okasmetsad	6—19

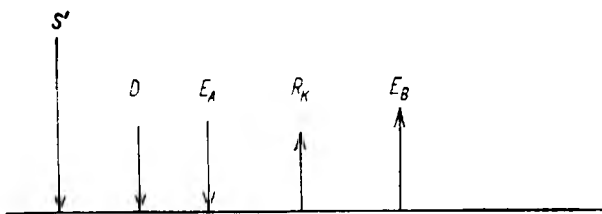
Albedo sõltub tublisti päikese kõrgusest. Minimaalne on ta keskpäeval, kui päike on kõrge. Hommikul ja õhtul, kui päikese kõrgus on 8—10°, on albedo maksimaalne. Eriti muutlik on tema päevane käik veepinnal. Veepind peegeldab hommikul ja õhtul 60—70% kiirgusest tagasi, keskpäeval aga kõigest mõne protsendi. Veepinnalt peegeldunud kiirgus on täiendavaks energiaallikaks jõgede ja järvede kallastel kasvavatele taimedele. On tähele pandud, et jõeäärsetele kallakutele rajatud viinamarjaistandused on soodsamate kiirgustingimuste tõttu teistest saagikamad.

Suur osa päikesekiirgusest, mis tungib veekogusse, on energiaallikaks veetaimedele. Veekogud on valgusfiltriiks, mis nõrgendavad kiirgust ja muudavad kiirgusenergia jaotumust lainepikkuste järgi (spektraalset koostist). Seetõttu erinevad kõrgemate veetaimede ja vetikate fotosünteesi- ja kasvutingimused maismaataimede omadest. Põhjalikult on uuritud kiirgusrežiimi puhtas läbi- ja vees. On leitud, et kiirguse hulk, mis jõuab veekogus teatavale sügavusele, oleneb veekogu pinnale langeva kiirguse intensiivsusest, läbitud veekihi paksusest ja vee neeldumiskoeffitsiendist. Kiirguse nõrgenemine veekogus oleneb ka kiirguse lainepikkusest. Suhteliselt vähe nõrgeneb oranž, punane ja tumepunane kiirgus, millest 10 m sügavusele jõuab 78—90% ja 200 m sügavusele 1%. Sinised ja ultraviolettkiired nõrgenevad veekogus nii tugevasti, et 1 m sügavusele jõuab neid väga vähe. Kõige enam nõrgenevad vees infrapunased kiired, mille lainepikkus on suurem kui 1,1 μm : 1 cm paksune veekiht neelab nad täielikult.

Homikul ja õhtul, kui päikesekiired langevad veepinnale kaldu, jõuab veekogusse vaid tühi osa otsesest päikesekiirgusest. Veekogu pindmisse ossa tungib siis valdavalt hajus kiirgus, milles on ülekaalus sinakasrohelised kiired. Veekogudes, kus on palju rohttaimi ja vetikaid, on kiirguse nõrgenemine ja spektraalse koostise muutumine märksa suurem.

Aluspinnale langenud ja sealt lahkunud kiirguse vahet nimetatakse kiirgusbilansiks (7. joonis). Kiirgusbilans avaldub oma komponentide kaudu valemiga

$$B = S' + D + E_A - R_K - E_B,$$



7. joonis. Skeem kiirgusbilansi võrrandi juurde.

kus B on kiirgusbilanss; E_A — atmosfääri soojuskiirgus; E_B — aluspinna soojuskiirgus.

Kiirgusbilanssi võib avaldada ka teisiti:

$$B = (S' + D)(1 - A_K) + B_L,$$

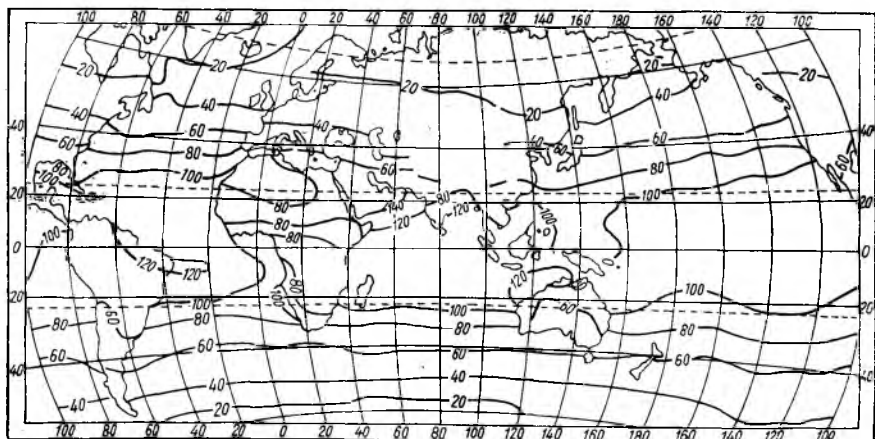
kus A_K on aluspinna albeedo. $B_L = E_A - E_B$ on nn. pikalainelise kiirguse bilanss — aluspinnale juurdetulnud ja aluspinnalt lahkunud soojuskiirguste vahe. Vahet $E_B - E_A$ nimetatakse efektiivseks kiirguseks.

Kiirgusbilanss on olulisim kliimat kujundav tegur. Eestis on kiirgusbilanss suvepäevadel positiivne, pilves suveöödel nulli lähedal, talvel ja selgetel suveöödel negatiivne. Aasta keskmine kiirgusbilanss on Eestis positiivne (umbes 33 kcal/cm^2). Maakera ulatuses on kiirgusbilansi väärtused suurimad ekvatoriaalses vöändis — $100\text{--}120 \text{ kcal/cm}^2$ aastas. Aasta keskmine kiirgusbilanss on negatiivne aladel, kus aluspind on aasta läbi kaetud jää või lumega, nagu Antarktikas jm. (8. joonis)

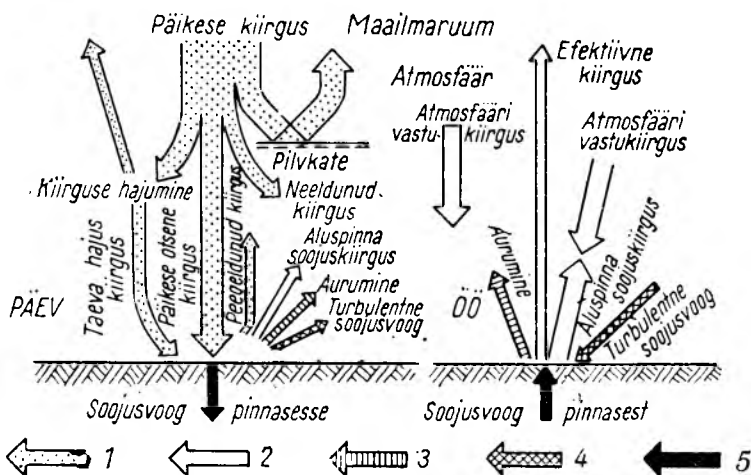
Aluspinda neeldunud kiirgusest tekkinud soojus levib õhku ja aluspinna sügavamatesse kihtidesse, osaliselt aga kulub vee aurustamiseks aluspinnalt. Õeldu saame kirja panna nn. soojusbilansi võrrandina

$$B = A + P + E,$$

kus B on maapinna kiirgusbilanss; A — soojusvoog pinnasesse või pinnasest (kui pinnas on soojem kui maapind); P — turbulentne soojusvoog õhku või õhust maapinnale (kui õhk on soojem kui maapind); E — auramiseks kulunud soojus.



8. joonis. Aasta kiirgusbilansi B (kcal/cm^2 aastas) jaotus maakeral (Aruksaar jt., 1964).



9. joonis. Soojusbilansi skeem suvisel päeval ja ööl (Lerch, 1970):
 1 — nähtav kiirgus (valgus); 2 — soojuskiirgus; 3 — aurumissoojus; 4 — turbulentne soojusvoo; 5 — soojusvoo pinnasest.

Suursi B , A , P , E nimetatakse soojusbilansi komponentideks. Soojusbilansi võrrandi sellise käsitlemise korral loetakse A , P ja E positiivseks juhul, kui aluspind soojust ära annab, ning negatiivseks, kui aluspind soojust juurde saab. Võimalik on ka teistsugune käsitus, mille korral maapinnale suunatud energia hulgad loetakse positiivseks, maapinnalt lahkunud hulgad aga negatiivseks (9. joonis). Soojusbilanss (soojusbilansi komponentide summa) võrdub nulliga, sest energia juurdevool aluspinnale on alati võrdne energia äravooluga sealt. Sellise käsitlemise korral on soojusbilansi võrrand järgmine:

$$B + A + P + E = 0.$$

Soojusbilansi komponentide suurus ja vahetud muutub nii ööpäeva kui ka aasta jooksul. Soojusbilansi komponentide suurus (eriti kiirgusbilansi suurus) sõltub kliima, aluspinna ja aluspinnalähedase õhukihi soojus- ja niiskusrežiim. Näiteks kuivas kliimas (kõrbed), kus auramiseks soojust ei kulu ($E \approx 0$), on aluspinnal ja õhu temperatuur sellest, kui suur on kiirgusbilanss, turbulentne soojusvahetus õhu ja aluspinna vahel ning soojusvoo maapinnalt pinnase sügavamatesse kihtidesse või sealt maapinnale. Meie kliimas kulub palju soojust vee aurustamiseks, mis omakorda etendab väga olulist osa aluspinna ja maalähedase õhukihi temperatuurirežiimi kujunemisel.

FOTOSÜNTEETILISELT AKTIIVNE KIIRGUS

Taim kasvab ja areneb normaalselt kiirguse lainepikkuste vahemikus 400—800 nm. Kõiki tähtsamaid füsioloogilisi protsesse, nagu fotosünteesi, pigmentide sünteesi, fotoperiodismi, fototaksist, fototropismi, samuti idanemist ja säilitusainete moodustumist mõjutab kiirgus selles lainepikkuste vahemikus.

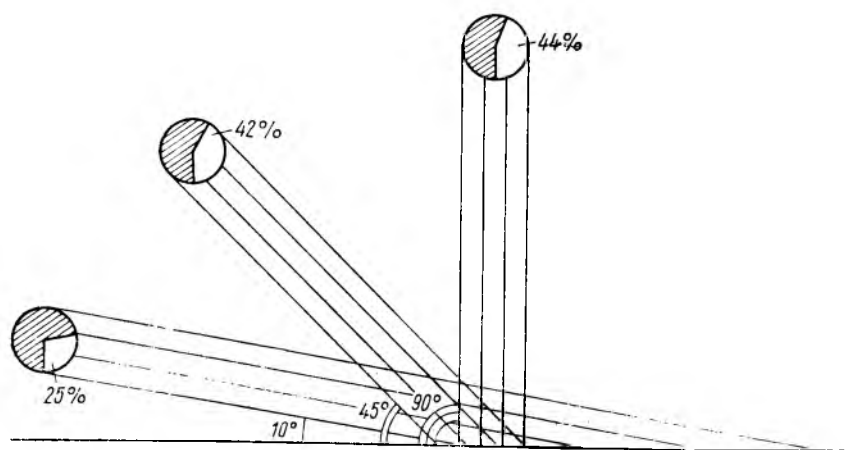
Fotosüntees toimub peamiselt kiirguse mõjul, mille lainepikkused on vahemikus 380—710 nm. Seda kiirgust nimetatakse fotosünteesiliselt aktiivseks kiirguseks (FAR). Fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse osa kogu päikesekiirguses sõltub kiirguse liigist, päikese kõrgusest ja pilvisusest. Mõõtmised näitavad, et otseses päikesekiirguses on FAR-i osa tugevasti päikese kõrgusest (10. joonis), muutudes väärtusest 0,10—0,20 hommikutundidel väärtuseni 0,42—0,44 keskpäeval. FAR-i poolest rikas on selge taeva hajus kiirgus, milles FAR-i osa küünib 0,70-ni. Pilves taeva hajusas kiirguses on FAR-i osa veidi väiksem, kuni 0,60. Summaarsest kiirgusest moodustab FAR keskmiselt 0,45—0,50. Väike on FAR-i osa taimkattelt peegeldunud ja taimkatte alla jõudnud kiirguses — 0,10—0,20.

Et summaarselt kiirguselt üle minna summaarsele FAR-ile, võib kasutada seost

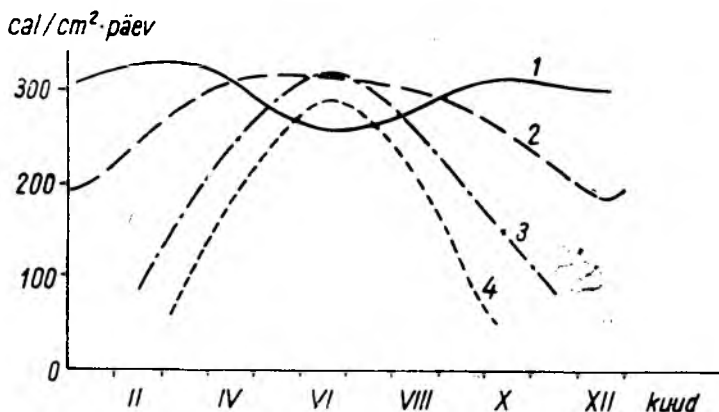
$$Q_0 = 0,42S' + 0,60D,$$

kus Q_0 on summaarne FAR, S' ja D vastavalt otsene ja hajus päikesekiirgus.

Kiirguse hulka, mis langeb maapinnaühikule päeva jooksul, iseloomustatakse kiirguse päeva summaga. Laiustel üle



10. joonis. Kui päike on horisondist 40—90° kõrgusel, on otseses päikesekiirguses 42—44% fotosünteesiliselt aktiivset kiirgust, kui päikese kõrgus on 10—20°, siis üksnes 20—30% (Tooming ja Niilisk, 1967).

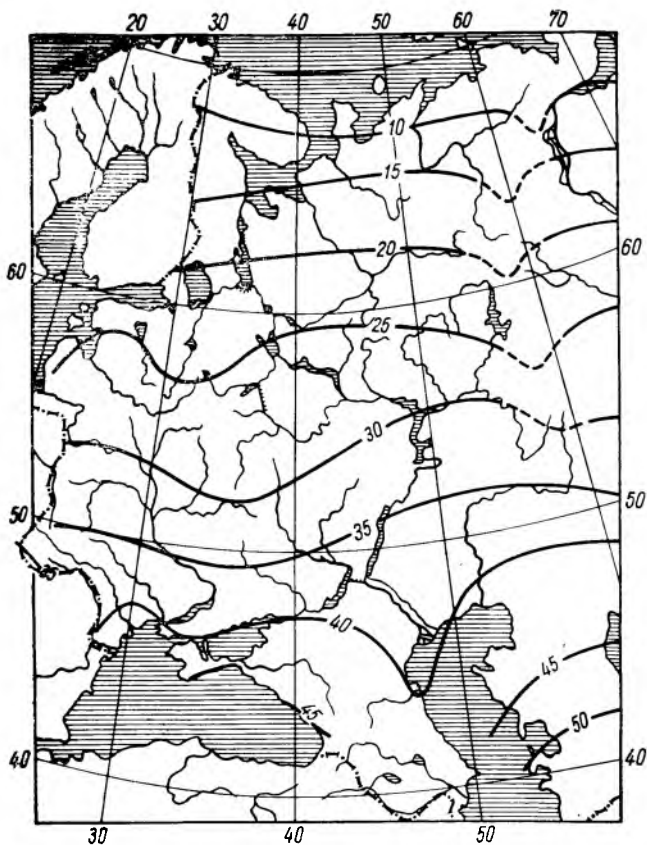


11. joonis. Summaarse FAR-i päevasummade aastaringne käik pilvitu taeva korral mitmesugustel geograafilistel laiustel (A. Kallise järgi):

1 — 0°; 2 — 23,4°; 3 — 50°; 4 — 66,6°.

23,4° on FAR-i päevasummad pilvitu taeva korral maksimaalsed juunikuus. Troopilistel laiustel ja ekvaatori piirkonnas FAR-i päevasummade aastases käigus maksimum juunis kaob ja asendub kahe maksimumiga, millest üks on märtsis ja teine septembris (11. joonis). Torkab silma, et pilvitu taeva korral juuni- ja juulikuus ei ole olulist erinevust FAR-i päevasummades terve maakera ulatuses. Polaarpäeva korral on FAR-i päevasumma isegi veidi suurem kui troopikas ja ekvaatoril. Ekvaatori piirkonnas, kus päeva pikkus on püsivalt 12 tunni ümber ja päikese kõrgus muutub vaid piirides 66—90°, olulist aastaringset dünaamikat kiirguse päevasummades ei täheldata, küll aga esineb see põhjapoolsetes vööndites, kus juba alates augustist kiirguse päevasummad tunduvalt vähenevad. Põhjuseks on päevatundide vähenemine ja päikese kõrguse kahanemine.

Aktinomeetriaajaamade mõõtmisandmete alusel koostati kogu vegetatsiooniperioodi jooksul maapinnale langenud FAR-i summade samajoonte kaardid NSV Liidu Euroopa-osa territooriumi jaoks (12. joonis). Näeme, et Krimmis ja Kaukaasias on FAR-i summad 3—5 korda suuremad kui Kaug-Põhjas, mis on tingitud vegetatsiooniperioodi pikkuse ja päikese kõrguse erinevustest. Kui põhjapiirkondades õnnestuks laialdasemalt aretada külmakindlaid sorte, mille vegetatsiooniperiood algaks ja lõpeks +10° C asemel +5° C-ga, siis FAR-i summa, mida taimed võiksid kasutada, suureneks vegetatsiooniperioodi pikeneduse arvel peaaegu 2 korda. Atmosfääris merepinnast kõrgemale tõustes, samuti mägedes suureneb summaarse kiirguse vootihedus otsese päikese kiirguse suurenemise arvel, sest selle atmosfäärikihi paksus, mida päikese kiir-



12. joonis. Summaarse FAR-i summad (kcal/cm^2) vegetatsiooniperioodil (keskmine $t \geq +10^\circ\text{C}$) NSV Liidu Euroopa-osa territooriumil (Moldau, Ross, Tooming, Undla, 1963).

red läbivad, väheneb, samuti väheneb päikesekiiri nõrgendavate osakeste — veepiisakeste, veeauru ja tolmu — hulk. Kõrguse suurenedes muutub mõnevõrra ka kiirguse spektraalne koostis: suureneb siniste kiirte ja FAR-i osa.

KIIRGUS TAIMKATTES

Taimelehtedele langenud päikesekiirgus osaliselt neeldub, osaliselt peegeldub või läbib lehte.

Kiirguse neeldumine, peegeldumine ja läbimine on spektraalselt selektiivsed protsessid (13. joonis). Ultraviolettkiired neelduvad lehes peaaegu täielikult (90—99%). Spektri nähtavas piirkonnas neelab leht tugevasti sinakasvioletteid ja kollakaspunaseid

kiiri (80—95%). Kiirgust neelavad nendes piirkondades pigmentid, peamiselt klorofüll ja karotinoidid. Kahe neeldumise maksimumi vahel asetseb lainepikkuste 500—580 nm (kollakasroheline) piirkond, kus neeldumine on väiksem — 60—75%. Selles piirkonnas taimed nii peegeldavad kui ka lasevad läbi suhteliselt palju kiirgust. Taimede roheline värvus, mida näeme, tulenebki tugevast peegeldumisest ja inimese silma maksimaalsest tundlikkusest selles kiirguspiirkonnas.

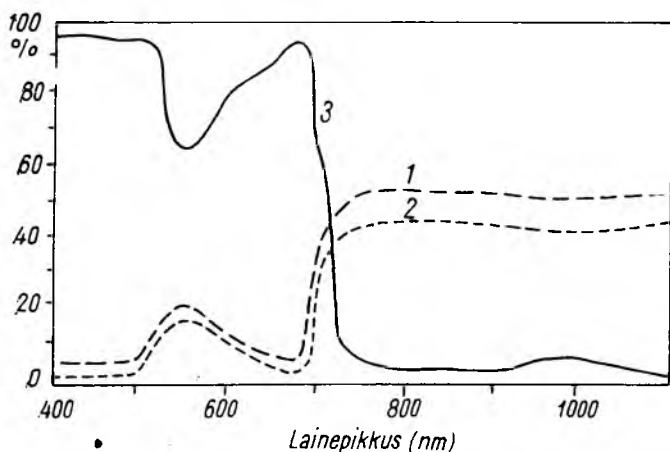
Neeldumine väheneb oluliselt alates 690 nm ja on minimaalne 740—750 nm kohal; seal neeldub ainult 5—15% kiirgusest. Selles piirkonnas taimed peegeldavad 40—60% neile langevast kiirgusest ja lasevad läbi peaaegu niisama palju. Kui silm oleks selles piirkonnas tundlik, näiksid taimed tumepunased.

Neeldumine suureneb uuesti 1100—1200 nm kohal, küündides 2000—3000 nm juures 80—90%-ni. Selles piirkonnas neelab kiirgust lehesisene vesi.

Taimede optilised omadused sõltuvad pigmentide pindtihedusest, lehtede anatoomilis-morfoloogilisest ehitusest jm. Lehtede optiliste omaduste spektraalsest iseloomust tingituna on taimedelt peegeldunud päikesekiirguse energia maksimum enamasti 740—760 nm piirkonnas (vt. 6. joonis).

Taimedele langenud kiirgus ei iseloomusta veel täielikult taimkatte kiirgusrežiimi. Taimede lehed, varred ja teised osad neelavad ja hajutavad kiirgust, kuid peale selle ka varjutavad üksteist. Varjutamine on seda suurem, mida suurem on päikesekiirte teel olevate taimeosade, eriti lehtede pindala.

Lehtede pindala taimkattes iseloomustatakse suhtelise



13. joonis. Rohelise taimelehe optiliste karakteristikute olenevus kiirguse lainepikkusest (Šulgin, 1973):

1 — peegeldumiskoeffitsient; 2 — läbilaskekoefitsient; 3 — neeldumiskoeffitsient.

lehepinna ehk lehepinna indeksiga, mida väljendatakse lehepinna pindalaühikuis uuritava ala pindalaühiku (m^2/m^2) kohta. Taimlehestikku iseloomustab lehtede pindtihedus — toor- või kuivmass pindalaühiku kohta (mg/cm^2 ; g/dm^2).

Kiirguse nõrgenemist taimkattes iseloomustatakse läbilaskekoefitsiendiga a_T :

$$a_T(L) = \frac{Q(L)}{Q},$$

kus $Q(L)$ on kiirgusvoo tihedus taimkattes nivool, millest kõrgemale jääb suhteline lehepind L ; Q on taimkattele langenud kiirgusvoo tihedus. Seega läbilaskekoefitsient määrab kiirguse läbituleku protsendi.

Neeldunud kiirguse ligikaudseks arvutamiseks taimkattes antud nivoost kõrgemale jäävas fütomassis võib kasutada valemit

$$\Pi = Q(1 - A_K)(1 - a_T),$$

kus Π on neeldunud kiirgus; A_K — taimkatte albedo.

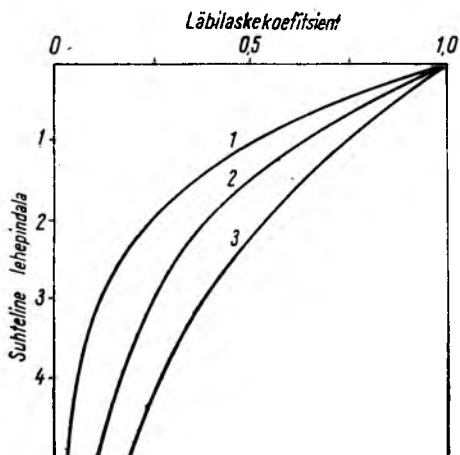
Summaarse kiirguse ning FAR-i nõrgenemist ja neeldumist nitme vööndi kultuurtaimkattes on uurinud eesti biogeofüüsikud. Mõõtmiste põhjal leidsid Tooming ja Ross valemi läbilaskekoefitsiendi määramiseks:

$$a_T(L) = \frac{\frac{S'}{D} e^{-G(h_\odot)} \frac{L}{\sin h_\odot} + 2E_s(GL) + a^H}{1 + \frac{S'}{D}}$$

Selle valemi esimene liige iseloomustab otsese päikesekiirguse läbitulekut, mis on seda väiksem, mida suurem on suhteline lehepind L päikesekiirte teel ja mida madalamal on päike, sest samale nivoole jõudmiseks peavad kiired läbima pikema tee. Funktsioon $G(h_\odot)$ iseloomustab taimlehtede orientatsiooni. Kui lehed on paigutatud kõrvõimalike nurkade all, siis $G(h_\odot) = 0,5$ (selline on näiteks maisi lehestik). Kui lehed on horisontaalsed, siis $G(h_\odot) = \sin h_\odot$. Vertikaalsete lehtede korral $G(h_\odot) = \frac{2}{\pi} \cos h_\odot$. Teine liige $E_s(GL)$ on Goldi funktsioon, mis iseloomustab hajusa kiirguse läbitulekut taimkattest; vastavates käsi- raamatutes on selle leidmiseks tabelid. Kolmas liige a^H iseloomustab taimkattes

hajunud kiirgust ja on FAR-i piirkonnas tähtsusetu. Suhe S'/D näitab otsese ja hajunud kiirguse vahetorda taimkattele langenud kiirguses.

Tiheda taimkatte ülemistes kihtides nõrgeneb FAR tugevasti neeldudes väga kiiresti (14. joonis). Ainult üksikud päikesekiired tungivad otse alumiste varjulehtede juurde või taimekoosluses alumise rinde taimedeni. Siin moodustavad nad valguslaike, mille suurus oleneb taimkatte ja lehtede suurusel, kujul, orientatsioonist ja päikese kõrgusest. Valguslaigud suurenevad keskpäeval, millal päikesekiirte teekond taimkattes on lühem ning alumistesse rinnetesse jõuab rohkem kiirgust kui hommikul ja õhtul. Maisi,



14. joonis. Päikesekiirguse läbilaskekoefitsiendi olenevus suhtelisest lehepindalast taimkattes (Tooming, 1966):
 1 — fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus; 2 —
 summaarne kiirgus; 3 — lähedane infra-
 punane kiirgus.

sorgo jt. kultuurtaimede alla põllul (lehepinna indeks 5—6) tungib keskmiselt 10—15% põllule langenud summaarsest kiirgusest. Fotosünteesiliselt aktiivset kiirgust on tiheda taimkatte all (mais, lutsern, ristik, metsa alustaimestik) veel vähem, kõigest 0,2—1,0%. Taimkate on nagu filter, mis neelab taimede elutegevuseks vajalikud kollakaspunased ja sinised kiired peaaegu täielikult. On selgunud, et lehestik laseb hästi läbi rohelisi, eriti aga tumepunaseid ja nende lähedasi infrapunaseid kiiri. Viimased domineerivadki taimkatte alumistes rindetes.

Tugevasti nõrgeneb FAR ka metsakoosluses (4. tabel). Väga tiheda metsa all on seetõttu päev lühem kui avamaal, sest päikesekiired ei suuda sinna tungida mitme tunni jooksul pärast päikesetõusu ja enne päikeseloojangut.

Pimeda metsaaluse keskmistes kasvutingimustes kasvab nendele tingimustele kohastunud hõre taimkate. Metsas käib puude vahel pingeline konkurents päikesekiirte pärast. Varjus vallanduvad tumepunaste kiirte toimel morfogeneetilised protsessid, mis tingivad kõrgusesse, s. t. valguse poole kasvu. Mahajääjad kas hakkavad kiratsema või kohanevad valguse nõrgema intensiivsuse ja vähem soodsa koosseisuga.

Kui taim kasvab liiga tugevas või liiga nõrgas kiirguses, aitavad tal ellu jääda erilised kohastumused. Näiteks nappide veevarude säästmiseks õhulõhed sulguvad, mille tõttu väheneb transpiratsioon, mis tugevas kiirguses oleks väga intensiivne.

Maksimaalse produktiivsuse saavutamiseks kujunenud kohas-

Mitmesuguste metsakoosluste läbilaskekoefitsiendid fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse suhtes kevadel enne pungade puhkemist ja suvel (V. Aleksejev, 1975)

Valdav liik	Läbilaskekoefitsient %	
	kevad	suvi
Harilik kuusk (<i>Picea abies</i>)	2,5—8	2—4
Harilik mänd (<i>Pinus sylvestris</i>)	48	45
Siberi nulg (<i>Abies sibirica</i>)	1,5	2—3
Harilik tamm (<i>Quercus robur</i>)	63—87	1,5—10
Harilik pöök (<i>Fagus sylvatica</i>)	12—67	4—5
Harilik vaher (<i>Acer platanoides</i>)	55	3

tumused väljenduvad ka selles, et lehed asetuvad kiirguse neeldumisele sobivasse suunda. Kui kiirgus langeb lehele risti, on neeldumine maksimaalne. Kiirguse langemisenurga suurenedes neeldumine väheneb kuni nullini juhul, kui lehed on pöördunud serviti valguse poole. Valguse langemisenurk oleneb taimelehtede kaldenurgast ja päikese kõrgusest. Et päikese maksimaalne kõrgus ja päevane trajektoor olenevad geograafilisest laiusest, siis on võimalused lehtede orientatsiooni abil kiirguse neeldumise reguleerimiseks eri laiusvööndites erinevad. Põhjapoolsetes piirkondades, kus päike on madalal, on erinevalt orienteeritud lehtedes kiirguse neeldumise erinevused väikesed. Sobiv lehtede orientatsioon reguleerib kiirguse neeldumist 50. laiuskraadist lõuna poole, eriti aga troopilistes ja ekvatoriaalsetes piirkondades, kus Päike on kõrgel. Nendes piirkondades täheldatakse ka vastavaid kohastumusi. Näiteks paljude troopiliste taimede (näit. toataimedena tuntud *Sansevieria* või *Hippeastrum*'i lehed on peaaegu vertikaalsed (päikesekiired langevad neile keskpäeval riivamisi), mis võimaldab vältida liigset kiirguse neeldumist. Niisuguseid taimi leidub ka parasvöötmes, näiteks robiinia, võhumõõgad, load, stepiaster (*Linosyris villosa*) jt., samuti nn. kompassaimed (näit. noolehine salat, *Lactuca scariola*), mille lehed asetsevad põhja-lõuna suunas ja on serviti keskpäevaste päikesekiirte suhtes.

Hea mullaviljakuse ja soodsate niiskustingimuste korral areneb tavaliselt suure lehepinnaga taimkate. Maksimaalne on sellise taimkatte produktiivsus juhul, kui tema ülemiste rinnete lehed on peaaegu vertikaalsed, alumiste rinnete poole aga lehtede kaldenurk järk-järgult suureneb ning alumiste rinnete lehed on horisontaalsed. Sellist lehtede orientatsiooni täheldatakse keeruka struktuuriga metsakooslustes, kus kõikides rinnetes toimub fotosüntees võrdlemisi ühesuguse intensiivsusega, sest ka kiirgus jaguneb ühtlaselt.

Põllumajanduslike monokultuuride puhul sobiva lehtede orientatsiooni saavutamine on üks aretustöö eesmärke. Horisontaal-

sete lehtedega taimkatte korral, näiteks lehtmetsades, neeldub suurem osa kiirgusest ülemistes rinnetes ja alumiste rinnete lehtedeni jõuab seda ebapiisavalt, mistõttu allpool olevad lehed üksnes hingavad ja pikkamööda närbumad. Lehtede horisontaalne asetus osutub kasulikuks juhul, kui suure lehepinnaga taimkatte arenemine ei ole võimalik kas kiirguse vähese intensiivsuse, halva mullaviljakuse, napi veevaru või madalate temperatuuride tõttu. Näiteks paljudel metsataimedel (jänese-kapsas, imekannike, sini-lill, pärna ja vahtra järelkasv jt.), mis kasvavad nõrgas kiirguses, on lehtede asetus horisontaalne ja mõnikord katavad lehed mosaiigina kogu metsaalust. Analoogiline on olukord rohttaimede kooslustes, kus alumistes allrinnetes taimede lehed on horisontaalsed (näit. kortsleht, varsakabi, roomav metsviit). Siinjuures tuleb silmas pidada, et sageli ei jõua alumiste taimedeni maksimaalne kiirgusvoog vertikaal-, vaid mõnest teisest suunast, kus parajasti on tühi. Sel juhul on taimelehtede pind risti maksimaalse kiirgusvooga suunaga. Horisontaalsete lehtedega on ka väheviljakatel ja kuivadel aladel kasvavad taimed, nagu leesikas, karvane hundi-tubakas, kassikäpp jt.

Mõnel taimel on kujunenud võime muuta lehtede või õisikute orientatsiooni vastavalt päikesekiirte suunale. Seda nähtust nimetatakse heliotropismiks (päevalill, sorgo jt.).

VALGUSENÕUDLUS

Looduses leidub alati organisme, kes kasutavad elutegevuseks üsna minimaalseid energiavarusid. Pikaajalise evolutsiooni teel kohastumise tulemusena on kujunenud välja taimeliigid, mis kasvavad täisvalguses, kuid ka niisugused liigid, mis kasvavad nõrgas kiirguses ja isegi sügavas varjus.

Valgusenõudluse järgi liigitatakse taimed valguslembesteks (heliöfüütideks), varjulembesteks (stüöfüütideks) ja varjutaluvateks. Valguslembesed on taimed, mis kasvavad lagendatel aladel täisvalguses (siia kuulub enamik ranna-, niidu- ja stepitaimi, samuti neist kujunenud umbrohtusid ja kultuurtaimi; eriti valgusenõudlikud on mais, sorgo, nisu, riis). Varjulembesed on taimed, mis kasvavad ainult varjus ja mille elutegevus on täisvalguses takistatud või lakkab. Sellised taimed on varjukate metsade rohttaimed, näiteks sinilill, jänese-kapsas, laanelill, mustikas jt. Vahepealse rühma moodustavad varjutaluvad liigid, mis eelistavad täisvalgust, kuid saavad kasvada ka varjus. Seega on taimede jaotamine nendesse kolme rühma võrdlemisi tinglik, sest looduses on olemas väga mitmesuguste valgustingimuste kohastunud liike. Sellise liigitamise tinglikkust põhjustab ka valgustuse muutumine, mis oleneb pilvisusest ning aastaajast, ja samuti taimede valgusevajadus, mis sõltub tema arengufaasist. Taimede valgusenõudlus oleneb ka teistest kesk-

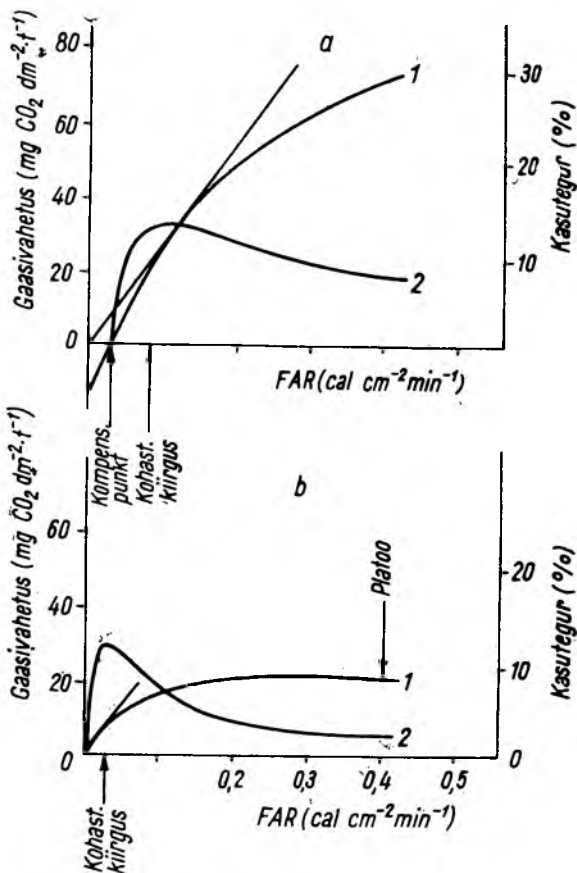
konnateguritest: tugeva kiirguse tõttu taimepind soojeneb, mistõttu suureneb transpiratsioonivajadus. Suhteliselt suure mullaniiskusega aladel kasvavadki liigid valgusrikkamatel aladel kui needsamad liigid kuivemates kasvukohtades.

Põhjapoolsetes piirkondades, kus temperatuur on madal, nõuavad taimed rohkem valgust. Näiteks mustikas ja laanelill kasvavad Põhja-Euroopa tundrais lagedatel kohtadel.

Metsanduses on valguslembesuse vähenemise järgi koostatud puuliikide valguslembesuse skaala. Kõige valguslembesemaks peetakse lehist, järgnevad arukask, mänd, haab jt. Keskmise ja eluea jooksul muutuva valguslembesusega on pärn, tamm, saar, vaher jt. Varjutaluvad on kuusk, jugapuu, võõrliikidest pöök, nulg jt. Valguslembesuse rida võimaldab otstarbekalt lahendada metsakasvatuse probleeme, näiteks planeerida puistu tihedust, valida sobivaid liike alusmetsaks, õigesti kavandada puude valgusrežiimi parandavat hooldusraiet, rajada parke ja hekke, valida liike introdutseerimiseks, näha ette metsa liigilise koosseisu muutumist loomuliku arengu tulemusena ning mõjutada seda soovitavas suunas.

Mitmesuguse valguslembesusega liigid erinevad üksteisest nii füsioloogiliste omaduste kui ka anatoomilis-morfoloogiliste tunnuste poolest. Eriti silmatorkavad on erinevused fotosünteesi iseloomus.

Fotosünteesi intensiivsust määratakse peamiselt CO_2 neeldumise või O_2 eraldumise järgi taimedest, kuigi gaasivahetuse seos fotosünteesiga on keerukam. CO_2 neeldumine suureneb kiirguse intensiivsuse kasvades. Kiirguse teataval väärtusel saavutab see küllastuse, s. t. ei suurene kiirguse edasisel kasvamisel. Kõveraid, mis väljendavad CO_2 neeldumise või gaasivahetuse (CO_2 neeldumine fotosünteesiga ja eraldumine hingamisel) olenevust kiirguse intensiivsusest, nimetatakse vastavalt fotosünteesi ja gaasivahetuse valguskõverateks (15. joonis). Gaasivahetuse valguskõveraid iseloomustavad kõvera horisontaalse osa (platoo) kõrgus, s. o. gaasivahetuse intensiivsus CO_2 maksimaalset neeldumist tagava kiirguse korral, kompensatsioonipunkt — kiirguse intensiivsus, mille korral gaasivahetus võrdub nulliga (fotosüntees ja hingamine on tasakaalus), ja kohastumiskiirgus, s. o. kiirguse intensiivsuse väärtus, mille korral gaasivahetuse kasutegur on maksimaalne. Kohastumiskiirguse võime leida, kui tõmbame koordinaatide alguspunkti gaasivahetuse valguskõverale puutuja (15. joonis.) Puutepunktile vastav kiirguse väärtus ongi kohastumiskiirgus. Valguslembeste liikide fotosünteesi valguskõverad on teistsugused kui varjulembestel liikidel (15. joonis). Valguslembeste liikide gaasivahetuse valguskõverate platoo on kõrgem ja kohastumiskiirgus suurem kui varjulembestel samades tingimustes. Varjulembestel liikidel on hingamine vähem intensiivne ja nende kompensatsioonipunkt on märksa madalam kui valguslem-



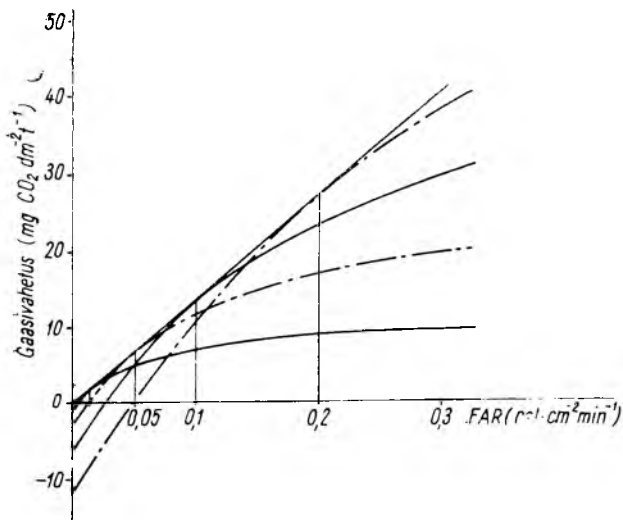
15. joonis. Taimelage valguskõverad ja kasutegurid:
ja nende kasutegurid:

a — valguslembene taime; b — varjulembene taime.
1 — gaasivahetuse valguskõver; 2 — fotosünteesi kasu-
teguri valguskõver.

bestel liikidel. Seega on nad varjutingimustes tunduvalt ökonoomsemad kui valguslembesed taimed. Kirjeldatud valguskõverate erinevused kajastavad taimede kohastumist kiirgusele, tänu millele taimede produktiivsus saavutab olemasolevatele tingimustele vastava maksimaalse võimaliku väärtuse (16. joonis).

Valguslembestel taimedel on tunduvalt suurem lehtede pindtihedus kui varjulembestel taimedel. Suurema pindtiheduse korral on lehed paksemad, plastiide sisaldavaid rakukihte rohkem, sammaskoeikiht paksem, kloroplastide pindtihedus suurem ja neid rakus rohkem, nii et nende pindala ületab 5—10 korda lehe enese pindala. Niisamasuguseid anatoomilis-morfoloogilisi erinevusi täheldatakse ühe ja sama taime puhul valguse käes asetsevate lehtede ja varjulehtede vahel.

Teine oluline anatoomiline erinevus kirjeldatud taimerühmade vahel on val-



16. joonis. Erineva valguslembesusega lehtede gaasivahetuse valguskõverad taimekoosluses. Kui eri rinate lehed asetsevad kiirguses, mis on lähedane kohastumiskiirgusele, fotosünteesivad nad maksimaalse kasuteguriga. Koosluse kui terviku gaasivahetuse olenevus FAR-ist on sirge, koosluse kui terviku produktiivsus maksimaalne (Tooming, Kallis, 1972).

guslembeste liikide suurem õhulõhede arv varjulembestest liikidega võrreldes. Et õhulõhede kaudu difundeerub lehtedesse süsinikdioksiidi, mis on fotosünteesi põhiline «tooraine», siis on valguslembestel liikidel CO_2 juurdevool kloroplastidesse ajaühikus suurem kui varjulembestel liikidel, teisiti öeldes: valguslembestest liikide lehtede õhulõhede CO_2 -difusioonitakistus on väiksem kui varjulembestel liikidel.

Enamik õistaimi ei saa kasvada metsa all, kus valgushulk on alla 1% lageda alaga võrreldes. Seetõttu on tihedad kuusikud ja pöögimetsad alustaimestikuta või leidub viimases vaid samblikke ja klorofüllita heterotroofseid organisme. Troopikametsades on valik varjulembesuse suunas kestnud kauem ja siin on taimi äärmiselt madala hingamisintensiivsusega, mis lepivad isegi 0,3%-lise valgusega. Sellised on näiteks seebralilled (*Zebrina*) ja tradeskantsia (*Tradescantia*), mida kasvatatakse meil sageli vähenõudlike toataimedena. Enamasti on primitiivsematel taimerühmadel elutegevuse intensiivsus madal ja neil on vähe klorofüllita kudesid, mida fotosüntees peab «ülal pidama». Seetõttu on valgusevajadus sõnajalgtaimedel, veel enam aga sammaldel ja maapinnaveetikail suhteliselt väike, nii et nad saavad elada valgusvaestes koobastes ja maapinnapragudes.

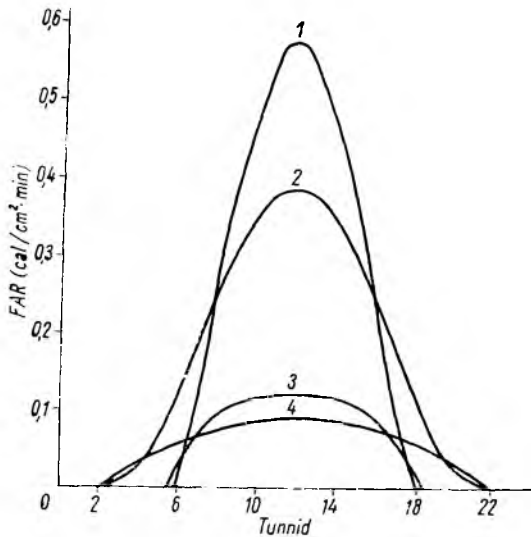
FOTOPERIODISM

Õitsemise alustamine (s. t. üleminek generatiivsesse arengu- järku) on taimedel seotud eriliste nõudlustega valguse, selle intensiivsuse ja päeva (öö) pikkuse suhtes. Õitsemiseks vajaliku ööpäevase valguskestuse järgi võib taimed jaotada järgmistesse rühmadesse: 1 — pikapäevataimed, mille areng kiireneb päeva pikkuse kasvades 18—24 tunnini (jänese kapsas, põhjapoolsed nisu-, odra- ja hernesordid, sinep); 2 — lühipäevataimed, mille areng pidurdub päeva pikenedes üle 12—14 tunni (teepõõsas, riis, daalia, kanep, tubakas); 3 — taimed, mis arenevad ühtemoodi, olgu fotoperioodi pikkus milline tahes (võilill); 4 — lühi-pikapäevataimed, mis kasvavad troopikas ja subtropikas ning mis vajavad arengu algastmel — kevadel — lühikest, suvel aga pikemat päeva (*Pelargonium grandiflorum*, *Campanula media* jt.); 5 — pika-lühipäevataimed (näiteks *Bryophyllum*), mis kasvavad samuti troopikas või lähistroopikas ning mis vajavad vastupidist fotoperioodi vaheldumist, s. t. suvel pikemat, hiljem lühemat päeva (4. ja 5. rühma taimed ei õitse, kui päev on pidevalt pikk või lühike); 6 — vahepealsed e. spetsialiseerunud taimed, mis õitsevad ainult siis, kui päeva pikkus on kindel (10—12 või 14—16 tundi) (*Micania*, *Eupatorium argentatum*, *Parthenium*); 7 — kahese reaktsiooniga taimed, mis õitsevad kas lühikese (6—10 tundi) või pika päeva (üle 18 tunni) korral ega õitse, kui fotoperioodi pikkus on vahepealne (14—16 tundi) Periood, mille jooksul taimed vajavad normaalseks arenemiseks kindlat valguskestust, nn. valgusstaadium, saabub kindlal ajal pärast kasvu algust. Olenevalt taimeliigist kestab see staadium 1—50 päeva. Liigiti erinev on ka kindla pikkusega päevade arv, mis on vajalik ühe või teise liigi normaalseks arenemiseks. Mõnel liigil (valge sinep, till) piisab selleks ainult ühest 18—24-tunnisest päevast. Arenemise kiirus sõltub ka kiirguse intensiivsusest (kiireneb viimase suurenedes).

Väga erinev on liikide lävikikiirgus (minimaalne kiirguse intensiivsus), mis on vajalik generatiivse arenemisprotsessi vallandumiseks sobiva valguskestuse puhul või pidurdumiseks mittesobiva valguskestuse korral.

Fotoperiodismi regulatsioon toimub kiirguse kaudu. Mõjudes valgustundlikele kromoproteiidile fütokroomile, toimib kiirgus arengut käivitava induktorina. Valguse reguleerivale toimele alluvaid, kuid fotosünteesist sõltumatu protsesse taime elus nimetatakse fotomorfogeneetilisteks (fotoregulaatorseteks). Fotomorfogeneetilise efekti saamiseks piisab väga väikesest ja lühiajalisest (mõni minut) valgusenergia mõjust (lävikiirgusest), kusjuures helepunase (lainepikkusega 660 nm) signaali võib kustutada järgnev tumepunane (lainepikkusega 730 nm) signaal ja vastupidi.

Peale nimetatud madala energia süsteemi on tuntud ka kõrge energia süsteem, mille toime avaldub spektri sinise (alla 500 nm) ja tumepunase (üle 700 nm) osa kiirguse kestvas (mitmetunnises) mõjus.



17. joonis. Fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse päevane käik.

1 ja 2 — otsene päikesekiirgus; 3 ja 4 — hajus kiirgus.
1 ja 3 — $\varphi=23,4^\circ$; 2 ja 4 — $\varphi=66,6^\circ$, kus φ on geograafiline laius.

Valgusregulatsioonile alluvad mitmesugused elufaasid taime elus, nagu idanemine, mugulate teke, õite kujunemine, lehtede varisemine ja isegi pungade üleminek puhkefaasi.

Taimede reaktsioon valguskestusele on pikaajalise kohastumise tulemus ja peegeldab nende esmase levila kasvukohatingimusi.

Päeva pikkusel on kaudne mõju ka taimede kasvule. Päeva pikkus on maakera eri piirkondades oluliselt erinev. Suvekuudel langeb ühesugune kiirgussumma taimedele nii lõunas kui ka põhjas, ent lõunapoolsetes piirkondades, kus päev on lühike, on kiirguse intensiivsus suur, põhjas aga, kus valitseb polaarpäev, märksa väiksem (17. joonis). Fotosünteesi valguskõveraid vaadeldes näeme, et liiga intensiivse kiirguse korral on taimede kasutegur väiksem kui kohastumiskiirgusele vastava intensiivsuse korral. Seetõttu on suve esimesel poolel põhjapoolsetes piirkondades paljude taimede kasutegur ja fotosünteesi päevasumma suurem kui lõunapoolsetes piirkondades. See asjaolu kajastub põhjapoolsetes piirkondades ka taimede kiiremas kasvus ning võimaldab lõpetada kasvu tingimustes, kus vegetatsiooniperiood on lühike. On andmeid, et kultuurtaimedel, nagu kartulil ja nisul, on fotosüntees intensiivsem ja taimed kasvavad kiiremini põhjapoolsetes rajoonides.

Valguskestusest sõltub otseselt taimede väliskuju. Lühikese

päeva korral moodustavad pikapäevataimed rohkem lehti ja võrseid, paljud liigid (salat, redis jt.) moodustavad lehekodarikke, nende vars jääb lühikeseks. Lühipäevataimed on samades tingimustes madalakasvulised, väheste lehtedega, väikeste õite ja viljadega ning annavad vähe seemneid. Fotoperioodi pikenedes 14—16 tunnini lühipäevataimede areng pidurdub, kasv aga võib tunduvalt intensiivistuda, mille tagajärjel esineb gigantismitunnuseid, nagu lehtede rohkus, pikk vars, õite, õisikute ja seemnete rohkus. Päeva pikkus mõjutab samuti maapealsete ja maa-aluste organite massi suhet. Näiteks redise ja kartuli arenemine lühikese päeva korral pidurdub ning assimilaadid hakkavad kogunema mugulatesse; sordid, mis ka pika päeva korral moodustavad mugulaid, on saanud aretustöö tulemusena.

IONISEERIV KIIRGUS

Kiirgustaust, mille moodustavad kosmiline kiirgus ja Maa lito sfääris sisalduvate radioaktiivsete ainete kiirgus, on nii nõrk, et sellel pole ökoloogilise tegurina tähtsust. Tuumaenergia kasutuselevõtt (tuumakatsetused, tuumajõujaamade tegevus) on olukorda kardinaalselt muutnud. Vastava uurimisala — radio ökoloogia — andmeil mõjutab ioniseeriv kiirgus eri organismide rühmi erineval määral ja võib esile kutsuda mitmesuguseid arenguhäireid.

Taimed võtavad radioaktiivseid elemente vastu õhust või mullast, kuhu need satuvad sademeteveega õhust, põhjavee tuumajääkide talletuskohtadest või pinnavetega radioaktiivselt saastatud kohtadest.

Kiirgusdoosi (kiirguse toimel õhu massiühikus tekkinud samamärgiliste ionide kogulaengut) mõõdetakse kulonites kilogrammi kohta (C/kg) või röntgenites ($1 R = 2,58 \cdot 10^{-4} C/kg$) Mõõdukas kiiritusdoos (kümme kuni mõnisada R) avaldab taimedele stimuleerivat mõju, näit. soodustab männiseemnete idanemust ja parandab tõusmete kasvu. Tuhandettesse röntgenitesse ulatuv kiiritusdoos kutsub esile mutatsioone ja väärarendeid, veel suurem doos aga taimede kasvu pidurdumist, viljatust ja hukkumist. Kiirituse mõju intensiivse kasvu perioodil on ohtlikum kui puhkeperioodil.

Katsed USA tuumapolügoonidel näitasid, et eriti tundlikud on okaspuud (letaalne doos, mis kutsus esile poolte katsetaimede huku, oli 690—1300 R), vähem tundlikud on lehtpuud (letaalne doos 3600—7000 R) ja rohttaimed, kõige vähem tundlikud aga samblad ja samblikud. Viimased on ka radioaktiivsete ainete suuremaid kogujaid looduses. Samblikesse kogunenud radioaktiivsed ained võivad sattuda inimese toidusse põhjapõtrade kaudu: põhjarahvastel on põhjapõdraliha peamine valgullikas, põdrasambli-

kud aga põhjapõtrade peamine toit talvekuudel. Radioaktiivsete ioonide kontsentreerumist on täheldatud ka veetaimes (eriti *Lemna*, *Scenedesmus*), millest saavad alguse toiteahelad vee- kogudes.

TEMPERATUUR JA SELLE MÕÖTMINE

Keskkonna ja organismi soojusastet iseloomustab temperatuur. Enamiku taimede aktiivne elutegevus on võimalik temperatuuril 0° kuni 40° C. Selles vahemikus on temperatuuril suur tähtsus mitmesuguste eluprotsesside (vee ja mineraalainete omastamine, transpiratsioon, fotosüntees) intensiivsusele. Temperatuuri muutumine laius- ja kõrgusvööndite järgi nii aastati kui ka ööpäeviti tingibki, et just see tegur on taimegeograafias liikide elutingimuste määrajana üks olulisemaid.

Ökoloogilistel uuringutel kasutatavaid temperatuuri mõõtmise riistu iseloomustatakse 5. tabelis.

5. tabel

Ökoloogilistel uuringutel kasutatavad temperatuuri mõõtmise riistad (Perrier' 1971 järgi)

Mõõteriist	Tööprintsip (mõõtmise aluseks olev füüs. nähtus)	Mõõdetav temperatuurivahemik °C	Kasutusala
Harilik termomeeter (klaastermomeeter)	vedeliku (Hg, etanooli) ruumpaisumine	—50 kuni +100°	temperatuuri üldiseloomustus homogeenses keskkonnas
Termograaf	bimetall-termomeetriga	metallide joonpaisumine	püsिमõõtmised homogeenses keskkonnas
	manomeetrilise termomeetriga	gaasi- või aururõhk	
Termoelektriline termomeeter (termopaaridega)	metallide elektrilised omadused	kuni 2600°	täppismõõtmised taime või keskkonna üksikpunktides
Takistustermomeeter		optimaalselt 20 kuni 30°	
Termistor	pooljuhi elektrotakistus	optimaalselt 20 kuni 30°	

Ökoloogilistes uuringutes tuleb arvesse temperatuurivahemik -50°C kuni $+100^{\circ}\text{C}$ ja temperatuuri mõõtmiseks saab kasutada kõiki sellele vahemikule sobivaid mõõteriistu ja meetodeid.

Meetodi ja vahendi valikul tuleb arvestada eelkõige mõõdetava objekti suurst, mõõdetava temperatuuri muutuvust ja vajalikku mõõtmistäpsust.

Tuleb silmas pida, et mõõteriist näitab selle temperatuuritundliku osa (anduri) temperatuuri. Seepärast peab andur olema heas kontaktis mõõdetava esemega, kuid ise ei tohi mõjustada mõõdetava objekti temperatuuri.

Tavalised vedeliktermomeetrid on kasutatavad suurema ruumi või pinna aeglaselt muutuvate temperatuuride (mõni K/min) registreerimiseks. Elavhõbe-termomeetri kasutamisel tuleb arvestada, et elavhõbe tahkub -39°C juures. Madalamate temperatuuride mõõtmisel kasutatakse teisi vedelikke.

Temperatuurivahede, kiiresti muutuvate temperatuuride mõõtmiseks väikesel pindalal on eelistatavad termoelektrilisel efektil töötavad mõõteriistad. Temperatuurivahede täpseks mõõtmiseks sobib diferentsiaaltermoelement koos mikrovoltmeteriga.

Eriti tundlikud ja temperatuurimuutuste täpseks määramiseks sobivad on pooljuhtide takistuse muutusel põhinevad mõõteriistad.

Mõnedel uurimisaladel kasutatakse temperatuuri mõõtmist infrapunasele kiirgusele tundliku elektronoptilise muunduri abil. Vastavat seadeldist nimetatakse termoviisoriiks. Värvitermoviisori ekraanil saadakse objektist kujutis, millel erinevad värvused vastavad erinevatele temperatuuridele. Sama temperatuuriga piirkonnad, jooned või punktid on ekraanilt leitavad ühesuguse värvitooni järgi. Kujutist võib pildistada ja kasutada fotodokumendina.

Mingi maakoha temperatuurirežiimi iseloomustamiseks kasutatakse mitmesuguseid üldkliimaatilisi näitajaid, nagu aasta keskmine temperatuur, kõige soojema kuu (põhjapoolkeral enamasti juuli) keskmine temperatuur, kõige külmema kuu (põhjapoolkeral jaanuari) keskmine temperatuur, öökülmadeta perioodi kestus (mis ligilähedaselt vastab taimkatte vegetatsiooniperioodi kestusele) jt. Ökoloogilistes ja taimegeograafilistes töodes kasutatakse tihti andmeid koondavaid kliimadiagramme ja klimogramme (vt. 115. joonis).

Temperatuuri ööpäevane ja aastane käik oleneb paljudest tingimustest. Taimekasvu seisukohalt ei ole olulised mitte niivõrd ööpäeva ja aasta keskmised, kuivõrd äärmuslikud temperatuurid ning neist johtuvad amplituudid. Temperatuuriamplituudid (olenevalt kiirgus- ja soojusbilansi kõikumisest) on suuremad mandrite kontinentaalsetes piirkondades ja kõrgmäestikes. Meresaartel, mereäärsetel aladel ja suurte veekogude ääres kõigub temperatuur vähem ja seega tingimused kitsalt stenotermsetele organismidele on soodsamad.

Temperatuurirežiimi teistest näitajatest on ökoloogiliselt olulisemad miinimumtemperatuurid, mis tihti limiteerivad idandite ja noorte taimede kasvu. Liigi ökoloogilisest amplituudist lähtudes eristatakse bioloogilist miinimumi (keskkonna minimaalne temperatuur, mille juures on võimalik taime aktiivne elutegevus mingis arenemisfaasis, näiteks seemnete idanemine, pungade puhkemine vms.) ja letaalset miinimumi (temperatuuri langemisel sellest allapoole taim hukub). Näiteks odra tõusmetele on esimene $+4^{\circ}\text{C}$, teine -7°C . Enamikul Eestis kasvavatel kultuurtaimedel on bioloogiline miinimum $+5^{\circ}\text{C}$ lähedal.

Ööpäeva keskmisi temperatuure, mis ületavad bioloogilist miinimumi (t_{min}°), nimetatakse aktiivseteks temperatuurideks (t_a°) laiemas mõttes. Kui liita päevade kaupa aktiivsed temperatuurid, saadakse temperatuurisumma (Σt_a°), mis on vajalik taimeliigi teatava arenguastme saavutamiseks. Nii on näiteks odra kasvatamiseks vahaküpsuseni vajalik temperatuurisumma $\Sigma t_a^{\circ} = 1600 - 1900$ kraadi (täpsemalt: dimensiooniks on kraad·ööpäev), puuvillapõõsala aga $2000 - 3000^{\circ}$, riisile $3500 - 4000^{\circ}$. Tihti eelistatakse aktiivse temperatuuri ja bioloogilise miinimumi vahe ehk efektiivse temperatuuri (t_{ef}°) määramist. Kogu vegetatsiooniperioodi efektiivsete temperatuuride summa leitakse valemist

$$\sum_{i=1}^n t_{ef}^{\circ} = \sum_{i=1}^n (t_a^{\circ} - t_{min}^{\circ})_i,$$

kus n on aktiivsete temperatuuridega päevade arv. Paljudest puudustest hoolimata on temperatuurisummade meetod siiski laialt kasutatav, sest ta põhineb hõlpsasti mõõdetaval näitajal, mida saadakse meteojaamades vaatluste käigus.

TEMPERATUURIREŽIIM MAAPINNAL JA SELLE KOHAL

Makrokliima käsitletud näitajad annavad vaid jämeda kujutluse taimekasvutingimustest. Ökoloogil on vaja nende taustal välja selgitada konkreetse kasvukoha meso- ja mikrokliima ning nende erinevuste peamised seaduspärasused.

Maapinna temperatuurirežiimi määrab kiirgusbilanss, soojusbilansi teiste komponentide vaherkord ning soojuse levimine maapinnas. Soojuse levimine pinnases ja viimase temperatuuri kujunemine oleneb sellest, missugused on pinnase termilised karakteristikud (6. tabel). Neist olulisemad on ruumerisoojus ja soojusjuhtivus.

Pinnase ruumerisoojuseks nimetatakse soojushulka, mis kulub ühe ruumiühiku pinnase soojendamiseks 1 kraadi võrra. Pinnase ruumerisoojus C on seotud pinnase erisoojuse c ja tihedusega q järgmise valemiga:

$$C = c q.$$

Pinnase soojusjuhtivust iseloomustatakse soojusjuhtivuse koefitsiendiga λ . Selle all mõistetakse ajaühikus (s) pinnaühikut (cm^2) läbinud soojushulka (kalorites) eeldusel, et pinnaga ristsuunas muutub temperatuur 1 cm kohta 1 kraadi võrra.

Kasutatakse ka nn. temperatuurijuhtivuse koefitsienti α , mida võib esitada eespool toodud karakteristikute kaudu valemiga

$$\alpha = \frac{\lambda}{c q} = \frac{\lambda}{C}$$

Õhk on äärmiselt väikese tiheduse tõttu hea temperatuurijuht. Veel on suure erisoojuse tõttu sada korda väiksem temperatuuri-

Mulla koostisosade füüsikalised omadused, mis määravad temperatuurirežiimi (Geigeri, 1961 järgi)

	Tihedus $\frac{g}{cm^3}$	Erisoojus $\frac{cal}{g \cdot kraad}$	Soojus- juhtivus $\frac{1000 cal}{cm \cdot s \cdot kraad}$	Tempera- tuuri juhtivus $\frac{1000 cm^2}{s}$
Kivim	2,5—2,9	0,17—0,20	4—10	6—23
Liiv märg kuiv	2,6	0,20	2—6 0,4—0,7	4—10 2—5
Savi märg kuiv	2,3—2,7	0,17—0,20	2—5 0,2—1,5	6—16 0,5—1,5
Turvas, kuiv	1,4—2,0	0,1—0,2	0,1—0,3	1—3
Vesi, liikumatu	1,0	1,0	1,3—1,5	1,3—1,5
Õhk, liikumatu	0,001	0,24	0,05—0,06	150—250

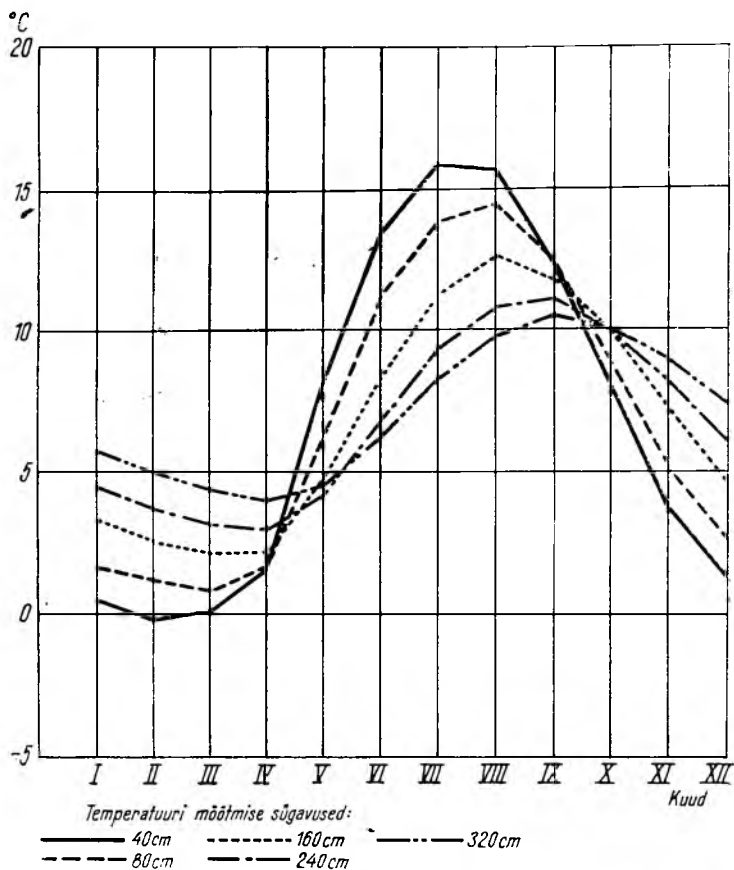
juhtivus. Sellest järeldub, et mida rohkem on mullas õhku ja mida vähem vett, seda kergemini ta soojeneb.

Kohev kuiv kulu soojeneb kevadel kiiremini kui allpool olev tihe muld. Kevadtaimed (võsaülane, sinilill, kanakoole jt.) pungad, mis paiknevad kulukihis, hakkavad arenema kohe, kui temperatuur lagedatel metsaservadel hakkab soojadel kevadpäevadel tõusma. Niimoodi kasutavad lehtmetsade taimed soodsat valgusrežiimi enne puude lehtimist; viimaste areng on aeglasem, sest nende juured on sügavates mullakihtides.

Kuivendatud soodes on kontrast koheva pindmise turbakihi ja allpool oleva märja turba vahel veelgi suurem: kobe pindmine kiht on väga halb soojusjuht ning takistab alumiste kihtide sulamist, mille tõttu kelts püsib soos kaua. Päeval soojenenud pindmine kiht jahtub öösel maa soojuskiirguse (negatiivse pikalainelise kiirguse bilansi) tõttu, mis võib tingida kohalike öökülmade tugevnemist kuivendatud soodel.

Temperatuuri ööpäevane ja aastane käik mullas jäljendab hiline misega temperatuuri käiku maapinnal (18. joonis). Sügavamal pinnases temperatuuri maksimumid ja miinimumid hilinevad rohkem ja kahanevad, kuni teatud sügavusel (ööpäevastes kõikumistes umbes 1 m ja aastakõikumistes 7 m) temperatuurimuutusi pole märgata.

Vee soojenemisel on rida iseärasusi. Et vee ruumerisoojus on



18. joonis. Pinnase temperatuuride aastane käik eri sügavustel Viljandis 1953—1960. a. keskmisena (Aruksaar jt., 1964).

2—3 korda suurem mulla omast, suudab seesama soojushulk tõsta vee temperatuuri vastavalt vähem. Soojushulga kahanemisel vee temperatuur aga alaneb visalt: veel on «termiline inerts», ta on suvel suhteliselt jahe, talvel soojem kui õhk. Vees levib soojus peamiselt vee segunemise teel, millele aitavad kaasa vee tiheduse muutused, lainetus, hoovused.

Maa pinnalähedase õhu temperatuurirežiimi määrab samuti soojusbilansi komponentide vaherkord. Soojuse ülekandumisel etendavad siin olulist osa soojusvahetus (soojenenud õhu tõusmine konvektsioonivooluna, turbulentne õhu segunemine, tuul), vee aurustumine ja kondenseerumine (veeaur kannab soojust, auru kondenseerumisel see vabaneb) ja Maa kiirgusbilanss. Öösel etendab õhutemperatuuri kujunemisel olulist osa Maa pikalainelise kiirguse bilanss. Selge ja tuulevaikse ilma korral on see

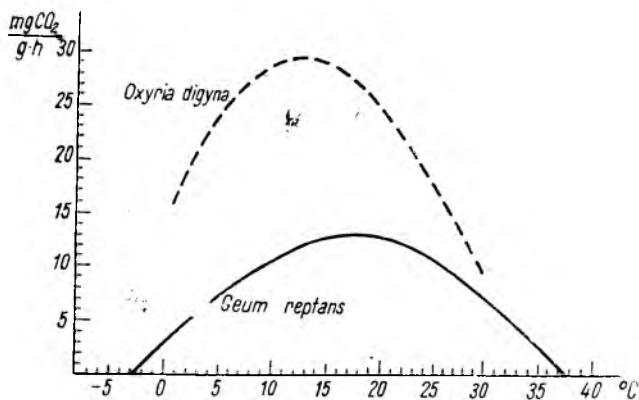
negatiivne, mistõttu maapind ja selle lähedane õhukiht jahtuvad tugevasti. Niiskes õhus on soojuskaod väiksemad.

Sellised temperatuuri öised alanemised vegetatsiooniperioodi vältel (hiliskülmad kevadel, varakülmad sügisel) on paljudele taimedele ohtlikud. Eriti tundlikud öökülmade suhtes on levila põhjapiiri lähedal olevad liigid (Eestis näiteks tamm ja saar).

TAIMEDE KOHASTUMUSED TEMPERatuurIREZIIMILE

Suhtumise poolest temperatuurirežiimi võib taimed jaotada järgmistesse suurematesse rühmadesse. Suuri temperatuurikõikumisi taluvad ainult e u r ü t e r m s e d taimed — peamiselt samblikud ja samblad, seemnetaimedest aga parasvöötme kõrbete ning mägikõrbete liigid. Kitsas temperatuurivahemikus kasvavad s t e n o t e r m s e d liigid; siia kuulub enamik kõrgemaid taimi. Need võib omakorda jaotada m a k r o t e r m s e t e k s e. termofiilseteks (palavvöötme ühtlaselt soojade alade taimed), m e s o t e r m s e t e k s (subtroopika ja parasvöötme soojade alade taimed) ja m i k r o t e r m s e t e k s e. krüofiilseteks (paravvöötme jahedamas osas ja sellest veel enam põhja pool ning kõrgemal mägedes kasvavad taimed). Arktilisi liike nimetatakse ka h e k i s t o t e r m s e t e k s.

Taimed kasvavad intensiivselt siis, kui lehtede temperatuur on fotosünteesiks o p t i m a a l n e (19. joonis) Liikidel, mille esialgne levila on olnud soojas kliimas, on fotosünteesiks optimaalne temperatuur märksa kõrgem kui karmist kliimast pärinevatel taimeliikidel. Fotosünteesi biokeemiliste protsesside eripära alusel



19. joonis. Fotosünteesi olenevus temperatuurist (Piseki jt., 1969 järgi). Püstteljel fotosünteesi intensiivsus lehtedes neeldunud CO₂ alusel (mg CO₂ lehe kuivaine g ja tunni kohta), rõhtteljel lehepinna temperatuur. Katkendjoon — tundrataim oksüüria, pidev joon — parasvöötmetaim roomav maran. Uurimine toimus Alpides 1900 m kõrgusel.

liigitatakse taimed C₃- ja C₄-tüüpi taimedeks. C₃-tüüpi taimede fotosünteesiks optimaalsete temperatuuride vahemik on 10—35 °C piires. Selliste taimede hulka kuulub enamik taimi alates alpiinsetest hüdrofüütidest (või psührofüütidest) ja lõpetades ariidsete piirkondade igihaljaste puudega. C₃-tüüpi taimede hulka kuulub ka enamik kultuurtaimi (nisu, oder, rukis, päevalill jt.) Teine, väiksem rühm taimi, nn. C₄-taimed, on väga suure fütosünteesi-produktiivsusega (neil puudub nn. valguslik hingamine), nad kasutavad ökonoomselt vett ja optimaalne temperatuur fotosünteesiks on neil väga kõrge — 30—50 °C. Näiteks Kalifornias Surmaorus kasvab *Tidestromia oblongifolia* rebasheinaliste sugukonnast, mille fotosünteesiks optimaalne temperatuur on 47 °C. Temperatuuri langemisel ainult paari kraadi võrra tema fotosüntees väheneb märgatavalt.

Kõrbetes kuuluvad C₄-taimede hulka mitmed maltsalised (*Atriplex*, *Kochia*, *Salsola*), piimalillelised (*Euphorbia*) jt. C₄-taimede hulka kuuluvad ka kõige produktiivsemad kultuurtaimed — suhkruroog, sorgo ja mais.

C₄-taimed kasvavad sageli koos C₃-taimedega kõrbetes ja pree-riates, kuid nende aktiivse kasvu periood ei lange kokku: C₄-taimedel on see suvel, C₃-taimedel talvel.

Taimed on üldiselt kõiguseoojased (poikilotermised) ja nende sisetemperatuur oleneb ümbritsevast keskkonnast ning võib viimasest olenevalt kiiresti muutuda. Siiski on taimedel regulatsioonimehhanisme, mis aitavad mahendada temperatuuriäär-musi.

Taime ja keskkonna temperatuuri võrreldes võib eristada kolme seisundit: 1) taime temperatuur on kõrgem keskkonna omast, 2) taime temperatuur on madalam keskkonna omast, 3) taime ja keskkonna temperatuur langevad peaaegu kokku.

Esimese juhu näiteks on lihakate lehtede, varte või viljadega taimed, millel transpiratsioon on madal. Näiteks kõrbetes kuume-nevad kaktuste varred, opuntsiatel isegi 55—60 °C-ni. Parasvöötmes on sisetemperatuur kõrge kukeharjal, eriti kõrge mägisibulal (kuni 50 °C), samuti küpsetel tomativiljadel. Temperatuuri tõus poolkinnistes või kupja kujuga õites meelitab ligi tolmeldajaid, eriti varakevadel. Puude tume koor ja korp päikesepoolsel küljel võivad tugevasti kuumeneda, mis võib põhjustada kambiumi vigastusi (et seda vältida, soovitakse viljapuid lubjata). Soojenemine üle keskkonna temperatuuri on kohastumusliku tähtsusega arktilistel taimedel ja varakevadel mullast väljuvatel taimeosadel; seda võimaldab taimeosade punane või violett-punane värvus (näit. mägedes lumes õitsvad soldanellid on tumelillade õitega), Antark-tise samblail ja samblikel on koguni must värvus. Sellised kohas-tumused võimaldavad alustada fotosünteesi ka siis, kui keskkonna temperatuur on tunduvalt alla 0 °C.

Taime sisetemperatuurid on keskkonna temperatuurist märksa madalamad paljudel palavate kasvukohtade taimedel. Nii on

kolokvindil (metsikul melonil, *Citrullus colocynthis*) Lääne-Saharas 51 °C õhutemperatuuri korral olnud lehetemperatuur 36,5 °C. Seda võimaldab hea veevarustuse korral intensiivne transpiratsioon (vee auramine lehtedest), mis on seotud vee suure auramissoojusega. Kulub ju 1 g vee aurustamiseks 20 °C juures 584 kalorit. Nii võibki rääkida taimedel teatavast hüdrotermoregulatsioonist, mis võimaldab ära hoida ülekuumenemist.

Kuumakindlus. Maismaataimedest on kõige kuumakindlamad mõned kaljusamblikud, mis taluvad temperatuuri tõusu 65 °C-ni mitme tunni vältel. Veetaimedest taluvad sinivetikad soojaveeallikais kuni 85 °C (teistel andmetel kuni 75 °C), kuid ainult päikesevalguse käes; kõrgematest veetaimedest talub vaid üks lemleliik 35 °C. Kõrgetel temperatuuridel laguneb klorofüll, hingamine lakab, valgud kalgenuvad.

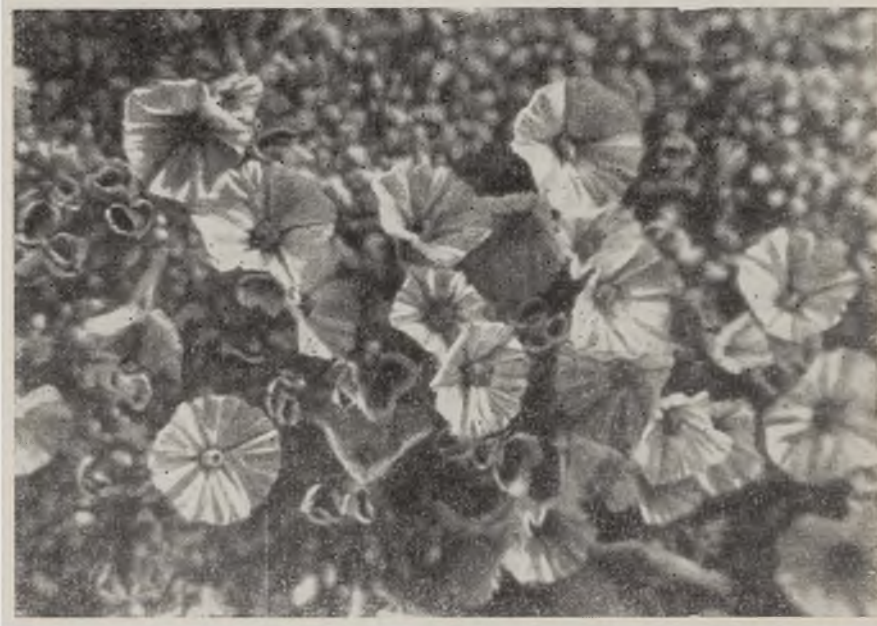
Kohastumine kõrgete temperatuuride vastu langeb maismaataimedel mitmes suhtes kokku kiirguskaitsega: tihe karvastus, läikiv (kiiri peegeldav) lehepind, lehelaba rullumine ja vähenemine. Kuumuse vastu annavad kaitset korkkude ja kulukiht juurekaela ümber ning kleepunud liivateradest torud juurte ümber mõnedel kõrbetaimedel. Transpiratsiooni tähtsusest taime pinna temperatuuri alandajana on näiteid esitatud eespool.

Kuumakindlus muutub taimedel aasta jooksul ja eluea vältel. V Aleksandrovi järgi (1975) on taimedel kaks kohanemisviisi: alamatel taimedel muutub kohanemisvõime kiiresti vastavalt väliskeskonna temperatuuri muutustele (näit. adru on mõõnaajal kuumakindlam kui tõusuajal); kõrgematel taimedel võib kohanemisvõimet suurendada lühiajaliste kõrgete temperatuuridega (nn. kuumakarastus).

Kõige kindlam viis on siiski kuuma perioodi üleelamine veevaeses seisundis — anabioosis (vetikail, samblikel), eosena või seemnena (kuivad seemned taluvad lühiajalist kuumutamist üle 100 °C) või säilituselunditena.

Külmakindlus. Võime taluda madalaid temperatuure, mille juures alaneb letaalne miinimum, on kujunenud paras- ja külmvöötmes. Troopilised taimed, samuti mõned troopikast pärinevad toataimed (kirinõges, sinningia) võivad saada külmakahjustusi juba +3 °C juures. Temperatuuri langemisel alla nulli külmub vesi esmalt rakuvaheruumides ja juhtkudedes. Et maapealsed taimeosad vajavad transpiratsiooniks vett (eriti selgetel päikesepaistelisel päeval), siis võib taim külma tõttu «kuivada» (see on nn. füsioloogilise kuivuse näide). Ka lehtede varisemine on seotud kohastumisega vee kokkuhoiule. Igihaljad lehtpuud ja -põõsad saavad talvituda ainult pidevalt niiskes ookeanilises kliimas; kaugeimal, kus kliima on kuivem, taanduvad nad alumistesse rinnetesse või lumikatte varju. Kõige kontinentaalsemates piirkondades ei suuda ka igihaljad okaspuud lehestikku säilitada. Seal peavad vastu ainult suvehajjad lehised.

Kui temperatuur veel langeb, tekib jää ka rakkude sees, lõhku-



20. joonis. Padjandtaim akantoliimon, *Acantholimon diapensioides* (tinajuureliste sugukonnast) moodustab Ida-Pamiiri kõrgmägikõrbeis kõvu tihedaid padjandeid. Oisik on redutseerunud.

Üleval — padjandi üldvaade (mööduks 10 cm pikkune pintsett), *all* — õitsev osa suurendatult (V. Masingu fotod).

des nende struktuuri. Tugevad pakased põhjustavad puudel sügavaid külmalõhesid.

Eestis oli erakordselt karm 1939/40. a. talv, millal temperatuur langes kohati alla -45°C . Sel talvel kannatasid külma tõttu nii viljapuud kui ka kohalikud metsapuud, nagu saar, sanglepp, tamm. Lumepiirini külmusid sarapuud.

Taimede eri arengustaadiumidel ja eri organeil on külmakindlus erinev. Näiteks taluvad tamme pungad (Kesk-Euroopa andmeil) talvel temperatuuri kuni -27°C , noored lehed ainult $-2,5^{\circ}\text{C}$, tüvekambium aga on märksa resistentsem. Külmakindlus muutub nii eluea kui ka aasta vältel ning oleneb varasemast temperatuurikäigust ja füsioloogilisest seisundist (karastumisest) Mahlakad (veerohked) ja nõrgalt puitunud ning korgistumata koorega noored virved on puittaimedel kõige külmakartlikumad.

Nõukogude autorid eristavad külmakindluse kõrval ka pakasekindlust (-20°C ja madalamate temperatuuride suhtes) ning talvekindlust. Viimasel juhul võetakse arvesse kogu kompleks tegureid, mis mõjutavad taimi talvel: peale kudede jäätumise ka mullavee külmumisega kaasnev mulla mahu muutus (kohrutus), mis rebib juuri, samuti jääkooriku tekkimine, mis takistab juurte hingamist, jms.

Kohastumine külma vastu on enamasti komplekselt seotud kohastumistega talvetingimustele üldse, kaasa arvatud füsioloogiline kuivus. Anatoomilis-morfoloogilistest kohastumustest väärivad märkimist järgmised.

1. Kohastumused transpiratsiooni alandamisele, millest oli kirjutatud eespool, samuti tugevad kattedkoed, lehtede karvasus, pungade vaikkate jt.; nende struktuuride otsesest «soojapidavusest» taimede kui kõigisoojaste organismide korral saab kõnelda vaid tingimisi.

2. Madal või maadjas (maad mööda laotuv) kasv võimaldab kasutada lumikatte kaitset talvel ning tagab kõige soojema (pinna lähedasema) mikrokliima suvel. Kohastumusena külmadele tuuliste kasvukohtadele on tekkinud padjandiline eluvorm (20. joonis). Padjandites on teistsugune fütokliima, õhutemperatuur võib siin olla kuni 12° võrra kõrgem ümbruskonna omast.

3. Kaudselt on talvekohastumuseks ka püsikute säilitusorganite paiknemine sügavamal mullas ning tõmbjuurte tegevus nende organite viimisel vajalikku liigiomasse sügavusse.

4. Veevaesed (või kolloidaalselt seotud veega) elujärgud (seemned, eosed) või terved rakised (samblikel); taoline anabioos võib kesta mitu aastat. Eriti üherakulised vetikad võivad külmununa lumes või jääs taluda madalaid temperatuure väga kaua.

Füsioloogiliste kohastumustega on seletatav elutegevus 0° lähedastel temperatuuridel, nagu see on täheldatav mõningail tundra-, mägitundra- ja lehtmetsataimedel, mis kasvavad lume all ja mille õienupud valmistuvad varakult õitsemiseks; mõnel juhul on täheldatud isegi õitsvate taimede lühiajalist külmumist ja hilisemat edasiõitsemist.

TERMOPERIODISM

Vaatlused parasvöötmes näitavad, et taimekasvuks on oluline nii teatud soojusaste kui ka temperatuuri iseloomulik käik aasta- ja isegi päevarütmis. Katseliselt on võimalik seda näidata kliimakambreis: ühe ja sama temperatuurisumma puhul taimed kasvavad paremini siis, kui temperatuur kõigub nii nagu looduses. Sellist pika aja jooksul väljakujunenud reageerimist soojade ja jahe- date või külmade perioodide vaheldumisele nimetatakse **termo- periodismiks**. Kohastumusena aastasele olustingimuste muutumisele ongi kujunenud taimede arengutsüklis tegev (aktiivsete) ja puhkefaaside vaheldumine. Puhkefaase iseloomustab kõigi füsioloogiliste protsesside (eriti hingamine, kasv) aeglustumine, mis tagab parema kaitse külmumise, kuivamise ja isegi ebatavaliste mõjutuste (mürkained) vastu. Lehtede varisemine aitab kokku hoida vett ja varuaineid, mis kuluksid transpi- ratsioonile ja hingamisele. Püsigutel tekivad vastupidavad säili- tusorganid. Seemnetaimedel on kõige vastupidavamad seemned.

Puhkefaas jaguneb **sügav** ja **sundpuhkefaasiks**. Olles väliselt ühesugused, erinevad nad teineteisest selle poolest, et esimeses faasis ei kutsu temperatuuri tõus esile elutegevuse intensiivistumist (või kulub selleks rohkesti aega), teises faasis aga reageerib organism temperatuuri tõusule kiiresti, ta oleks nagu oodanud väliskeskkonna soodsamaks muutumist. Sundpuhke- faasis võib ajatada püsiguid ja õitsvaid võsusi ning idandada seemneid. Ökoloogilisest vaatekohast on tähelepanuväärne see, et nii taim- kui ka loomorganism valmistub eri puhkefaasideks juba enne seda, kui välistingimused ebasoodsaks muutuvad. See eeldab mingi eelinformatsiooni (signaali) saamist loodusest, mis vallandab ettevalmistused lähenevaks eluetapiks.

Sügisene ettevalmistus talvitumiseks (lehtede kolletumine ja varisemine, võsude puitumine ja kattekoekorgistumine, säili- tusorganite valmistamine ja kaitsekohastumuste teke neis) algab nagu loomadelgi siis, kui päev hakkab lühenema (valgussignaali); temperatuuri langus on vaid täiendav, eriaastast olukorda täp- sustav signaal. Sügiseste muutuste ahel lõpeb sügavpuhkefaasiga, tänu millele taime elutegevus soojade ilmade puhul sügisel või talve algul enneaegu ei intensiivistu (see põhjustaks taime huk- kumise).

Sügavpuhkefaas lõpeb tavaliselt südatalvel, kui pole enam ohtu, et taim võiks liiga vara arenema hakata. Sundpuhkus, mil taim on arenguvalmis, kuid sunnitud ära ootama kevadtingimusi keskkonnas, algab pärast seda, kui taimele on teatud perioodi väl- tel mõjunud madal temperatuur (enamasti alla 8 °C), seega näib signaal siin põhinevat keskkonnast tuleva informatsiooni kumu- leerumisel teatud astmeni. Kui külm taime vajalikul määral ei mõjuta, võib edasine areng vääristuda; taim ei hakka õitsema, sest ta pole saanud vajalikku signaali õiealgmete tekitamiseks

kasvukuhikuis (rohhtaimedel nimetatakse niisugust induktsiooni jaroviseerumiseks). Peaaegu kõik jaroviseerunud taimed vajavad öite täielikuks väljakujunemiseks ka pika päeva valgustingimusi.

Kevadiste muutuste algust (mahlaliikumine puudel, pungade avanemine, maa-aluste võsude pikenemine jt.) indutseerib samuti temperatuuri tõus.

Seega etendab temperatuur taime arengus indutseerivat osa ajal, mil arengut juhtivate valgussignaali saamiseks puudub laiapinnaline vastuvõtuelund — leht.

LUMIKATE

Lumikate on taimedele tähtis peamiselt oma mõju tõttu mulla soojusrežiimile, sest koheva lume soojusjuhtivus on ligi 10 korda väiksem kui niiskel mullal. Seetõttu hoiab lumikate mullakihtide soojust. Näiteks oli H. Liidemaa andmeil Tartus 1940. a. külmal talvel (1. veebruaril) lumepinnal õhutemperatuur ligi -30°C ($-29,4^{\circ}\text{C}$), 32-cm lumekihi all aga langes temperatuur ainult $-3,6^{\circ}\text{C}$ -ni. Mõõdukate talvetemperatuuride korral hoiab lumi ära maapinnal talvituvate taimede külmakahjustused. Pealegi on õhk lumes veeauruga küllastunud, mille tõttu taimed ei tunne külmapõuda. Eriti-vajavad talvel kaitsvat lumikatet igihaljad lehtpõõsad. Meie aedades ja kalmistutel talvituvad pukspuud (*Buxus sempervirens*) ja mahooniad (*Mahonia aquifolium*) rahuldavalt ainult lumikatte all. Looduslikest kääbuspõõsastest võivad saada külmakahjustusi pohl ja kanarbik, kui neil võsutipud jäävad lume alt välja.

Lumikattest väljaulatuvaid taimeosi ohustab ka tugev kiirgus. Puhas lumi peegeldab 80—90% talle langevatest päikesekiirtest. Päikesepaistelisel päeval saavad lumest väljaulatuvad taimed peale otsese päikesekiirguse veel peaaegu niisama palju peegeldunud kiirgust ning kuumenevad. Tüvede ümber tekivad sulamis-lehtrid. Pikalaineline soojuskiirgus ei peegeldu lumelt; see absorbeeritakse seal, kiirgab öösiti tagasi ja põhjustab lumepinnal järsku temperatuurilangust. Ööpäevane temperatuuri kõikumine kahjustabki lumest väljaulatuvate taimevarte (ka puude) algkudesid.

Künklikel, eriti aga mägitel külma talvega aladel on lumikatte ebaühtlase jaotumise mõju taimkattele eriti ilmne. Talvel lumest lagedaks puhutavatel mäeveerudel on madal mägitundra-taimkate, kus vastupidavamad on maadjad põõsad, roomava varrega puhmad, tihedate puhmikute ja vaibanditega kasvavad taimed. Põhja-Euroopas (Hibiinides) ja Alpides on sellised taimed näiteks alpilesikas (*Arctous alpina*), varretu põisrohi (*Silene acaulis*), kaljupohl (*Loiseleuria procumbens*) ning kääbuspajud. Samades mäestiktes kasvab tuulest varjatud nõlvadel lumikatte varjus vaevakask (*Betula nana*) vöö- või põlvekõrguseni. Hästi



21. joonis. Arko-alpiinseid taimi:

1 — drüüas, *Dryas octopetala*; 2 — vaevakask, *Betula nana*; 3 — polaarpaju, *Salix polaris*; 4 — rohtjas paju, *Salix herbacea*; 5 — vastaklehine kivirik, *Saxifraga oppositifolia* (Szaferi, 1956 järgi).

talvituvad siin kukemari, mustikas ja mitmed püsikud. Isegi puude seas on mäestikes kujunenud kääbusliike, näit. kääbus-seedermänd (*Pinus pumila*) Ida-Siberis.

Mäestikes ja tundravööndis etendab olulist ökoloogilist osa ka lumikatte kestus. Liustike servades ja püsilumelaikudel lumikate sulab hiljem ja vegetatsiooniperiood jääb lühikeseks; nendes kasvukohtades on iseloomulik väike roomavavarreline pajuliik *Salix herbacea* (21. joonis). Kohad, mis vabanevad lumest hiljem, kattuvad maksasammaldegaga või jäävad paljaks.

Veel kaugemal põhjas, kus vegetatsiooniperiood on niigi äärmiselt lühike, kujuneb lumikate taimkatet pidurdavaks teguriks ning taimekasv on mõeldav vaid nõlvadel, mis üsna kiiresti vabanevad lumest. Kuigi talvitumine sellistel kasvukohtadel on märksa raskem, on siiski ainult siin võimalik kõrgarktiliste õistaimede (kivirikud, kevadikud) elu ainsa suvekuu vältel (21. joonis)

ÕHKESKOND. GAASIREŽIIM ÕHUS

ÕHK KUI OLELUSKESKOND

Õhk on oluluskeskkond kõikidele maismaataimedele ja veest väljaulatavatele veetaimedele. Õhk kannab eoseid, püsirakke, seemneid ja teisi leviseid, samuti õietolmu. Eriti oluline on õhk süsinikdioksiidi ehk süsihappegaasi kui taimede fotosünteesi lähtea-ine ja hingamiseks vajaliku hapniku sisalduse poolest. Viimaste muutused loovad õhkkonna gaasirežiimi.

Õhkkonna omadused jaotatakse füüsikalisteks (kiirgusrežiim, rõhk, tihedus, liikuvus, elektrilised omadused jt.) ja keemilisteks (õhu koostis — gaasid, veeaur ja aerosoolidena esinevad vedelikud, tolm). Kiirgus-, soojus- ja gaasirežiim välja arvatud, on enamik teisi õhkkonna omadusi taimeökoloogia seisukohalt ajutise või kohaliku tähtsusega või mõjuvad kaudselt. Oluline on, et õhkkonna seisund kujundab ilma.

Õhurõhk ökoloogilise tegurina osaleb kaudselt ilma kujundamises. Õhurõhu muutused maapinnalähedases õhukihis taimel otsesest mõju ei näi avaldavat.

Õhu liikuvus seisneb vertikaalsetes konvektsioonivooludes ja horisontaalses õhumasside liikumises — t u u l e s. Maapinna ebatasasuste kohal on õhu liikumine keeriseline (turbulentne) Mõõduka kiiruse korral on tuule ökoloogiline tähtsus taime elus positiivne ja seisneb peamiselt õhu segamises ja valguse ühtlustamises. Tuultolmlejatele on tuul õitsemise ajal elutähtis tegur. Tugev tuul suurendab transpiratsiooni ja tingib taimedel vastavaid kaitsekohastumusi. Tuules õõtsuvatel taimedel fotosüntees alaneb, hingamine intensiivistub, juurdekasv väheneb. (Tugevat tuult — tormi — kui purustavat faktorit käsitletakse mehaaniliste tegurite osas; samas käsitletakse värku kui õhuelektri kahjustavat ilmingut).

Vähe on veel uuritud õhujonisatsiooni (vabade ionide ja elektronide sisaldust) kui ökoloogilist tegurit. Oletatakse, et mõnede taimede kasutamine tormi (äikese) ennustamisel põhineb nende reageerimisel ionisatsiooni muutustele.

Õhu äärmiselt väikese tiheduse, suure liikuvuse ja toitainevae-suse tõttu ei ole selle pika aja vältel, mil organismid asustavad maismaad, kujunenud ühtegi organismide rühma, mis kasutaks õhku pidevalt ainsa oluluskeskkonnana. Küll aga hõljub õhus alati suur hulk passiivses elufaasis baktereid, vetikate, seente, sammalde jt. eoseid, ainuraksete püsistaadiume, õistaimede tolmutterasid, tolmpeeneid seemneid, pisiputukaid jt., mis moodustavad üheskoos a e r o p l a n k t o n i. Õhuhõljumi uurimine on viimasel ajal edenenud (aerobioloogia), sest sellest otsitakse lahendust mitmesugustele levimisökoloogia, palünoloogia ja taimekaitse probleemidele. Peamised aeroplanktonit ohustavad tegurid on läbi-kuivamine ja ultraviolettkiirgus (kõrgemais õhukihtides). millest

tingitult isegi üliväikeste tolmlevistega (eosed, seemned) levimine ei ole nii efektiivne, kui seda võiks eeldada lähtudes õhumasside liikumisest ümber kogu Maa.

ÕHU KOOSTIS JA GAASIREŽIIM

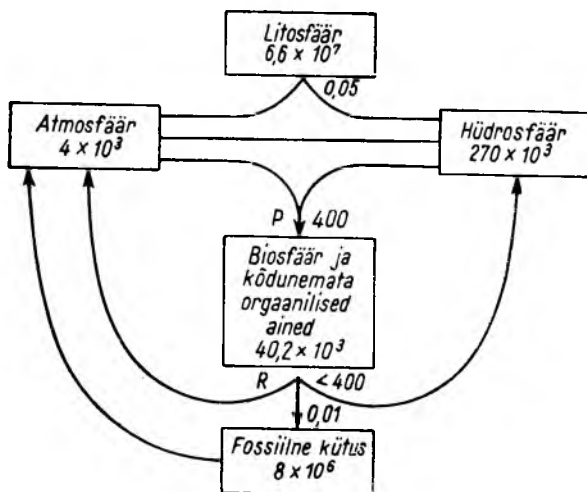
Kuiv õhk koosneb 78 mahuprotsendi ulatuses lämmastikust ja 21 mahuprotsendi ulatuses hapnikust. Teiste komponentide koguhulk jääb alla 1%.

Hapnikusisaldus õhus on taimede jaoks küllaldane. Hapnikuvaegus võib tekkida ainult mullas, kui see on küllastunud liikumatu veega. Niisugustes kasvukohtades saavad maa-alused osad õhuhapnikku õhukoe (aerenhüümi) vahendusel (vt. «Botaanika» I, lk. 196) või hingamisjuurte abil.

Õhu teised peamised koostisosad, nagu N_2 , H_2 ja väärisgaasid, on keemiliselt inaktiivsed ja taimedele mõju ei avalda. Erandiks on õhulämmastiku seondamine mullabakterite ja mügarbakterite ning sinivetikate poolt (vt. «Botaanika» I, lk. 198).

Väikesele kontsentratsioonile vaatamata on õhu eriti oluliseks koostisosaks taimede jaoks süsinikdioksiid CO_2 , mida õhus leidub 0,03 mahuprotsenti.

Maapinnalähedases õhukihis on märgatavad CO_2 ööpäevased muutused, mis on seotud süsinikuringe iseärasustega (22. joonis). CO_2 -sisaldust õhus suurendavad kõik organismid hingamise käigus. Eriti rohkesti toodavad süsinikdioksiidi mullaorganismid. Nad suurendavad pindmistes mullakihtides selle kontsentratsiooni kohati 8%-ni; suurem osa süsinikdioksiidist difundeerub maapinnapealsesse õhukihti.



22. joonis. Süsinikuringe looduses (nooltena, g/m² aastas) ja süsiniku varud (kastides, g/m²) (Brock, 1966).

Taimede lehestiku ümbruses CO₂-sisaldus päeval fotosünteesi tagajärjel kahaneb, eriti tuulevaikse ilmaga. Nõrk tuul, mis segab õhukihte, soodustab taimede süsinikuga varustamist. Kuid nagu näitavad katsed, on õhu CO₂ madal sisaldus üks taimset produktiooni piiravaid asjaolusid. Kui tõsta õhu CO₂-sisaldus 0,1% -ni, tõuseb orgaanilise aine produktioon peaaegu võrdeliselt ja jääb siis samale tasemele püsima. Alles CO₂ kontsentratsioon üle 1% mõjub taimedele mürgiselt.

Kuigi taimede elutegevus, kütuste põletamine, vulkaanide tegevus jms., põhjustab suhteliselt suuri CO₂ lokaalseid kõikumisi, püsib süsinikdioksiidisaldus õhkkonnas tervikuna võrdlemisi stabiilne. Puhvri osa etendab meri, kus vees lahustunud CO₂ hulk püsib peaaegu muutumatuna (0,6 mg/l). Oletatakse, et CO₂ hulga suurenemine õhus inimtegevuse tagajärjel, mida täheldatakse käesoleva sajandi teisest poolest alates, võib rikkuda Maa soojusrežiimi nn. kasvuhooneefekti tõttu (CO₂-rikas atmosfäär neelab rohkem maapinnalt peegelduvat pikalainelist kiirgust ning soojeneb selle tagajärjel tugevamini).

ÕHU NIISKUS

Looduses toimub pidev vee auramine nii veekogudest, lumelt, jäält, niiskelt mullalt kui ka taimedelt. Õhust satub osa veeauru molekulide uuesti vette. Kui auramine on intensiivne, siis võib ajaühikus vette sattuvate ja veest väljuvate molekulide hulk võrdustuda; sel juhul on õhk veeauruga küllastunud. Mida kõrgem on õhu temperatuur, seda rohkem võib õhk sisaldada veeauru, s. t. suureneb õhku küllastava veeauru rõhk E (23. joonis).

Õhuniiskuse iseloomustamiseks kasutatakse järgmisi tähtsamaid karakteristikuid.

1. Ohus oleva veeauru rõhk e (elavhõbedasamba mm-tes või millibaarides). Mida rohkem sisaldab õhk veeauru, seda suurem on selle veeauru osarõhk õhu kui gaaside mehaanilise segu kogurõhus. Seepärast hinnataksegi õhu veeaurusisaldust veeauru rõhu kaudu. Õhuniiskuse määramiseks kasutatakse niiskuse mõõturiid e . psühromeetreid, mis koosnevad kahest ühesugusest termomeetrist, millest üks (kuiv) näitab õhutemperatuuri, teisel aga on elavhõbedamahuti vaatluse ajal märg, aurab vett ja on seetõttu madalama temperatuuriga. Veeauru rõhk arvutatakse psühromeetrilise valemi abil

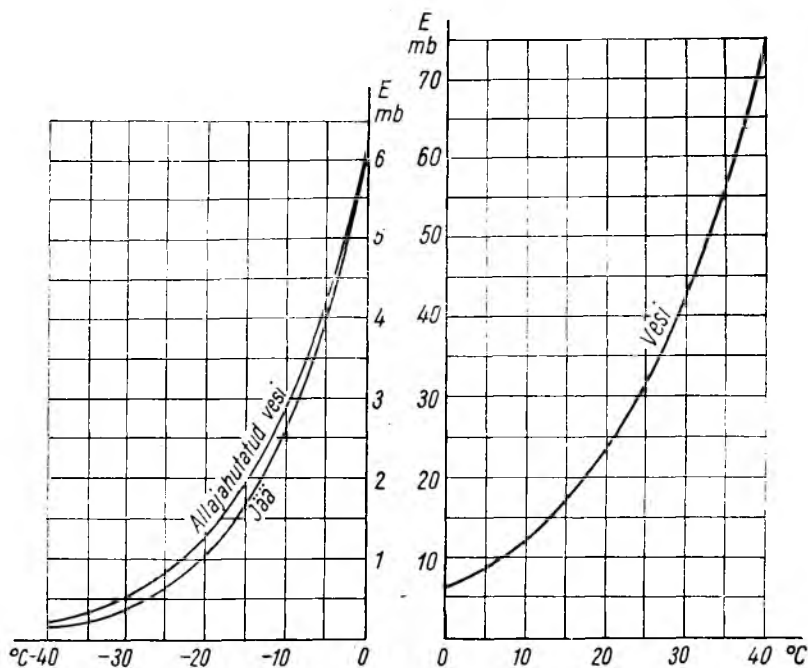
$$e = E' - K(t - t'),$$

kus E' on veeauru maksimaalne rõhk märgtermomeetri järgi; K — psühromeetri-line koefitsient, mis onelab psühromeetri ehitusest (statsioonarsel psühromeetril 0,0007947, aspiratsioonpsühromeetril 0,0006620); $t - t'$ — kuiv- ja märgtermomeetri temperatuuride vahe; p — õhurõhk niiskuse määramise ajal.

2. Relatiivne niiskus r on õhus oleva veeauru rõhu ja samal temperatuuril õhku küllastava veeauru rõhu suhe protsentides:

$$r = \frac{e}{E} 100(\%).$$

Kui õhk on hästi kuiv, siis r on väga madal; kui õhk on aga veeauruga küllastunud (näiteks meil udu korral või vihmametsade alumistes rinnetes alati), siis $r = 100\%$.



23. joonis. Õhu küllastava veeauru rõhu E sõltuvus õhu temperatuurist. Negatiivse (vasakul) ja positiivse (paremal) temperatuuri jaoks on sõltuvus antud eri määrtavaks. Joonis näitab, et temperatuuri tõustes kasvab küllastava veeauru rõhk kiiresti. Negatiivse temperatuuri korral on see rõhk allajahtunud vee kohal suurem kui samal temperatuuril jää kohal, mis on tingitud veemolekulide suuremast liikuvusest jäämolekulidega võrreldes (H. Aruksaare jt., 1964 järgi).

3. Küllastusvajak d on antud temperatuuril õhu küllastava veeauru rõhu ja koostatud psühromeetritabeleid (Bespalov jt., 1972).

$$d = E - e.$$

Täiesti kuiva õhu korral võrdub küllastusvajak veeauru maksimaalse rõhuga antud temperatuuril, veeauruga küllastatuse korral aga $d=0$.

Niiskusekarakteristikute hõlpsamaks määramiseks kasutatakse valemite põhjal koostatud psühromeetritabeleid (Bespalov, jt., 1972).

Relatiivse niiskuse ööpäevane ja ka aastane käik oleneb eelkõige õhutemperatuurist ning on seetõttu tavaliselt vastupidine õhutemperatuuri ööpäevasele ja ka aastasele käigule. Maksimum on näiteks Tartus novembris—detsembris (90%), miinimum juunis (70%). Seevastu mussoonialadel võib suvel relatiivne niiskus tõusta maksimumini (kuigi temperatuur on suhteliselt kõrge) talvel aga langeda miinimumini. Sellest nähtub tuule osatähtsus niiskete õhumasside kandmisel. Kaugenemisel suurtest veekogudest veeauru hulk õhus kahaneb.

Veeaur on õhkkonnas väga ebapüsiv. Õhu jahtumise (või veeaururõhu kasvamise) korral kondenseerub aur piiskadeks või sublimeerub jääkristallideks ning need võivad langeda maapinnale mitmesuguste sademetena — udu, vihma, lume või rahena.

Udu koosneb mikroskoopilistest veepiiskadest (200—400 piiska 1 cm³ õhu kohta), mis on kondenseerunud tolmu või muude osakeste (kondensatsioonituumade) ümber. Udu tekkimiseks peab õhukihi temperatuur langema alla kastepunkti (temperatuuri, mille juures õhus olev veeaur küllastub); see toimub tavaliselt kahe erineva temperatuuriga õhukihi kokkupuutel. Niiske õhu kokkupuutumisel külma (öösel jahtunud) pinnasega kondenseerub veeaur sellele k a s t e n a, kui aga pinna (maapinna, taimede) temperatuur langeb alla 0°, tiheneb veeaur kristallilise sademena — h a l l a n a.

Taimede veevarustuse seisukohalt etendavad udu ja kaste tühist osa. Erandiks on taimed, millel on õhust vee imamiseks erilised kohastumused. Näiteks samblikud, maksasamblad ja turbasamblad võtavad õhuniiskust vastu kogu keha pinnaga. Troopiliste vihmametsade epifüütidel on vett imava juurenahaga õhujuured (vt. «Botaanika» I, lk. 195) või erilised imisoomused (bromeelialistel). Veeaur kui taimkatte põhiline varustaja veega tuleb arvesse vaid vähestes merelähedastes piirkondades, kus mereudud valguvad maismaale. Üks seesuguseid kohti on Edela-Aafrika rannikul asuv Namibi kõrb, velviitsia kasvuala, kus muid sademeid peaaegu ei ole. Udust saavad oma vee ka nn. udumetsad ookeaniäärsetes mäestikes, näiteks Kanaari saartel, Andide lõunanõlvadel jm. Horisontaalselt liikuvad niisked õhumassid annavad oma vee ära vastu mäenõlvu põrgates.

ÕHU SAASTATUS

Loomulike koostisosade kõrval võib õhus olla mitmesuguseid organismidele ohtlikke sisaldisi. Looduslikud vulkaanipursked paiskavad õhku gaase, auru, suitsu, tuhka, mis alandavad õhu läbipaistvust ja võivad ka otseselt taimi kahjustada. Palju olulisemal määral rikuvad õhu puhtust tööstuse ja transpordi reostusained, mis alates teatavatest piirkontsentratsioonidest mõjuvad taimedele mürgiselt (toksiliselt). Tööstuspiirkondades ja suurlinnades, eriti halva õhuvahetuse (tuulevaikuse) korral, tekitavad need ained ohtlikke mürgitusi. Taimede vastupidavus nendele ainetele on erinev ning oleneb õhu niiskusest ja temperatuurist, lehepinna iseloomust, lehtede elueast jm. Ulevaate mõnede taimede suitsukindlusest (täpsemalt öeldes tundlikkusest SO₂ ja HF suhtes) annab 7 tabel. Teistest ohtlikumatest reostusainetest õhus tuleb nimetada radioaktiivseid aineid, aerosoolidena levivaid happeid, tolmu, tinaühendeid mootorsõidukite heitgaasidest, peroksüatsetüülnitraati (tekib lämmastikoksiididest päikesepaistel), lenduvaid fenoole jpt., mille toime on liigiti erinev.

MULDKESKKOND

MULD KUI OLELUSKESKKOND

Muld on maakoore pindmine kobe kiht, mida kasutavad ja mõjuvad organismid ning mida kujundavad ümber organismide jäänuuste muundumise saadused. Maakoort moodustavatel kivimitel algas mulla kujunemine siis, kui maismaal hakkas arenema elu ning toimuma orgaanilise aine süntees, muundumine ja lagunemine. Praegusaegses biosfääris on muld olulisemaid komponente; tema areng on seotud elu (eriti taimede) arengu ja täiustumisega. Mida suurem on mulla viljakus (võime varustada rohelisi taimi vee ja mineraaltoitainetega ning taimejuuri hapnikuga), seda suurem on taimekatte produktiivsus ning tagasimõju mullale. Seetõttu

7. tabel

Mõnede taimede resistentsus vääveldioksiidi ja fluorvesinik-
happe suhtes (Wentzeli, 1969, Dässleri ja Ramfti, 1969 järgi)

Taimeliigid	SO ₂ suhtes		HF suhtes	
	1 — väga tundlik	2 — tundlik	1 — väga tundlik	2 — tundlik
	3 — vähetundlik		3 — vähetundlik	
Puittaimed				
Nulg (<i>Abies</i>)	1		1	
Kuusk (<i>Picea</i>)	1		1	
Lehis (<i>Larix</i>)	2		1	
Mänd (<i>Pinus</i>)	2		2	
Pärn (<i>Tilia</i>)	2		1	
Saar (<i>Fraxinus</i>)	2		2	
Ounapuu (<i>Malus</i>)	3		2	
Elupuu (<i>Thuja</i>)	3		3	
Roos (<i>Rosa</i>)	1		2	
Kanarbik (<i>Calluna</i>)	3		3	
Rohhtaimed				
Lutsern (<i>Medicago</i>)	1		2	
Aeduba (<i>Phaseolus</i>)	2		3	
Teraviljad	2		2	
Porgand (<i>Carum</i>)	3		2	
Samblad				
Turbasammal (<i>Sphagnum</i>)	1			
Kaksikhammas (<i>Dicranum</i>)	2			
Samblikud				
<i>Ramalina farinacea</i>	1			
<i>Cetraria islandica</i>	2			
<i>Cladonia rangiferina</i>	2			
<i>Lecanora varia</i>	3			

on muld ühtlasi tootmisvahend põllu- ja metsamajandusele, mis erinevalt teistest tootmisvahenditest ei vanane ega kulu, kuid vajab heaperemehelikku hooldust.

Enamikule rohelistele taimedele on muld nii kinnituspinnaks (substraadiks) kui ka osaliseks oluluskeskkonnaks (meediumiks), kus toimub vee, mineraaltoitainete ja (seente ning bakterite abil) mõnede orgaaniliste ainete vastuvõtt.

Paljudele teistele organismidele (mullavetikad, seened, bakterid, loomad) on muld täielikuks oluluskeskkonnaks; seda organismide kogumit nimetatakse mulla elustikuks ehk edafoniks. Edafoni võib jaotada nelja suurusjärku: 1) mikroskoopilised organismid, kes asustavad mullayätt (bakterid, vetikad, ainuraksed, nematoodid jt.); 2) mikrofauna, kes asustab mulla õhuruume (lestad, hooghännalised jt.); 3) mulla mesofauna, kes uuristab käike mulla tahkete osade vahel (putukavastsed, vihmaussid); 4) mulla makrofauna, kuhu kuuluvad mullasse kaevuvad imetajad (mutt, pimerott) ja reptiilid.

Edafon etendab olulist osa taimejäänuste muundamisel ja mulviljakuse kujundamisel. Suurima arvu ja välispinnaga on esindatud mikroobid: nende arv 1 g mulla kohta ulatub miljonitesse või miljarditessegi, nende välispind 1 m² põllupinna kohta ulatub 500 m²-ni. Peale orgaaniliste ainete lagundajate on siin tähtis osa lämmastikuseondajail, nitriifitseerijail, fosfori- ja väevlibaktereil (vt. «Botaanika» II, lk. 54). Happelistes muldades langeb peasa orgaaniliste ainete (eriti tselluloosi) lagundamisel seentele. Lämmastikuseondajatena talitavad ka kiirikseeded ja sinivetikad. Rohevetikad mõjutavad mulla gaasirežiimi.

Suurem osa mullamikroobe koguneb taimejuurte vahetusse lähedusse, nn. risosfääri; toitudes juureeritistest ja juurte lagunemise aineist, soodustavad nad mullas olevate toitainete uut kasutamist taimede poolt.

MULLA KOOSTIS

Füüsikaliselt on muld mitmeefaasiline süsteem, milles on esindatud aine oleku kolm faasi — tahke, vedel ja gaasiline.

Mulla põhimassi moodustab tahke aine, milles eristatakse mineraalset ja orgaanilist osa. Mineraalosa on suures ülekaalus (85—98% või enamgi mullamassist), pärineb maakoort moodustavaist kivimeist ja on mineraaltoitainete reservuaariks taimedele. Kivimeid, millest on moodustunud muld, nimetatakse mulla lähtekivimeiks. Kuigi orgaaniline osa on üsna väike (mõnest kümnendikust kuni mõne, harva mõnekümne protsendini), on ta mulla aktiivseim komponent, mullatekke ja -arengu liikumapanev jõud ning lämmastiku allikas mullas. Orgaanilise osa mõjul toimub mineraalosa bioloogiline murenemine ning taimede poolt omastatavate mineraalainete moodustumine.

Mulla mineraloogilise koostise määrab lähte-

kivimis ja mullas olevate mineraalide valimik, hulk ja omavahe-
line vahekord. Kuigi domineerivad primaarsed mineraalid (kvarts,
päevakivid, vilgud jt.), määravad mulla viljakuse väiksemas hul-
gas esindatud sekundaarsed mineraalid (hüdrovilgud ehk illiit,
kloriit, vermikuliit, montmorilloniit, raud- ja alumiiniumoksiidide
hüdraadid jt.). Viimased on tekkinud primaarsetest mineraalidest
keemiliste ja bioloogiliste protsesside tagajärjel, sisaldavad ena-
mikki taimedele vajalikke toiteelemente ning etendavad peamist
osa mulla mineraalses potentsiaalis. Mida enam on primaarseid
päevakivisid, vilke, maakmineraale ning amfiboolse ja pürokseene,
seda suuremad on varud sekundaarsete mineraalide moodustumise-
ks ning mullaviljakuse kasvuks. Kvartsil ja tema teisenditel pole
taime toitumistingimuste suhtes tähtsust ning kvartsi ülekaaluga
mulla viljakus on madal.

Mulla keemiline koostis väljendab otseselt mulla vil-
jakust ja taimede toitumistingimusi. Ta sõltub mineraloogilisest
koostisest (Ca, Mg, K, P, Fe, Al, Mn jne. hulk). aga ka orgaani-
lise aine sisaldusest (C, N, S, P jne. hulk). Mida rohkem on mul-
las sekundaarseid mineraale, seda rikkalikum on tema keemiline
koostis. Kvartsirikastes muldades domineerib räni, paljud väga
vajalikud elemendid aga kas hoopis puuduvad või on esindatud
väikestes hulkades.

Mulla mehaaniline koostis ehk lõimimine näitab, mil-
lise suurusega mineraalosadest on mullamass üles ehitatud
(8. tabel) Sellest sõltub aga mulla keemiline (mineraalne) potent-
siaal ja taimede toiterežiim, mulla füüsikaline seisund ning tehnolo-
ogilised omadused. Mida peenemad on mullaosakesed, seda rik-
kam on nende keemiline koostis, sest seal valitsevad sekundaarsed
mineraalid (ibe, peen ja keskmine tolmu). Kivide, kruusa ja liiva
osatähtsus mulla keemilise potentsiaali määramisel on väike, sest
need fraktsioonid ei ole suutelised taimedele vajalikus koguses
vett kinni hoidma ja säilitama. Seevastu tolmu ja ibe on küll kee-
miliselt rikkad ja peavad vett hästi kinni, kuid tiheda lasuvuse
tõttu halvasti õhustatud. Taimedele soodsate toitumistingimuste,
veega varustatuse ja hea õhustuse tagamiseks on vajalik liiva
(kruusa), tolmu ja ibe optimaalne vahekord.

Muldade iseloomustamisel taimede kasvukeskkonnana lähtu-
takse alla 0,01-mm läbimõõduga osakeste (füüsikalise savi) sisal-
dusest mullamassis (9. tabel). Sellele omadusele vastavalt
eristataksegi mullaerimeid. Kultuurtaimede kasvatamise seis-
kohalt peetakse parimaiks kergeid ja keskmisi liivsavisid.

Mulla orgaaniline aine koosneb valdavalt (üle
85%) huumusest. Huumus on tekkinud lihtsamatest orgaanilistest
ühenditest (polüfenoolid, aminohapped jt.) sünteesiprotsesside
tagajärjel.

Huumuse hulk mullas on mitmesugune — mõnest protsendist
kuni 20 protsendini ning väheneb sügavamates mullakihtides mõne

Mulla mehaanilised fraktsioonid

	Fraktsioon		Läbimõõt mm
Kores	kivid	rahn (ümardunud), pangas (teravakandiline) munakas veeris (ümardunud), rähk (teravakandiline), klübu (ümardunud, lapik)	üle 400 100—400 10—100
	kruus	jäme kruus peen kruus	5—10 1—5
Peenes	liiv	jäme liiv keskmine liiv peen liiv	0,5—1 0,25—0,5 0,05—0,25
	tolm	jäme tolmu keskmine tolmu peen tolmu	0,01—0,05 0,005—0,01 0,001—0,005
	ibe		alla 0,001

Mullaerimite liigitus

Füüsilise savi (alla 0,01-mm osakeste) %	Mullaerim	Iseloomustus
Alla 5 5—10	sõre liiv (l_1) sidus liiv (l_2)	toitainetevaesed, vee kinnipidamise võime väike, hästi õhustatud ja kergesti haritavad
10—20	saviliiv (sl)	toitainetesaldus ja vee kinnipidamise võime keskmine kuni väike
20—30 30—40	kerge liivsavi (ls_1) keskmine liivsavi (ls_2)	toite- ja veerežiim hea, hästi haritavad
40—50	raske liivsavi (ls_3)	toitaineterikkad, veemahutavus suur, kuid halvasti õhustatud ja raskesti haritavad
50—65 65—80 üle 80	kerge savi (s_1) keskmine savi (s_2) raske savi (s_3)	

kümnendiku protsendini. Huumuses on keskmiselt 58% süsinikku ning 3—8% lämmastikku, kusjuures mikroobse valguse osalemise tõttu huumuse sünteesis on N-sisaldus huumuses suurem kui tema lähteaineks olnud orgaanilistes jäänustes. Mulla lämmastikuvarud asuvadki huumuses, mis on seega taimede lämmastikuallikaks. Huumuse põhimassi moodustavad huumusained, mis jagunevad humiinaineteks (humiin, ulmiin), humiinhapeteks (humiin- ja ulmiinhape) ja fulvohapeteks (kreen- ja apokreenhape). Humiinained on vees, hapetes ja leelistes lahustumatud, tugevasti seotud mulla mineraalosa ja alluvad väga aeglaselt mikrobioloogilisele lagunemisele.

Huumus on mitmete taimede vajalike makro- ja mikroelementide (N, C, S, P jt.) allikaks, sisaldab kasvuaineid (auksiine) ning bioloogilise murenemise põhjustajana soodustab mulla keemilise (mineraloogilise) potentsiaali kasutamist ning aineriinget mulla ja taime vahel. Mulla huumusesisalduse hindamiseks kasutatakse järgmisi kriteeriume: alla 1,5% — väga madal, 1,5—2,5% — madal, 2,5—3,5% — keskmine, 3,5—5% — kõrge, üle 5% — väga kõrge.

MULLA EHITUS

Taimede elutegevuse ning huumusainete ja mulla mineraalosa vastastikuse toime tagajärjel kujunevad mullas kihid, mis erinevad üksteisest huumusesisalduse, mineraloogilise, keemilise ja mehaanilise koostise ning morfoloogia poolest. Neid kihte nimetatakse mulla geneetilisteks horisontideks (10. tabel) Eri horisontidest koosnev vertikaalläbilõige maapinnast muutumatu lähtekivimini on mulla profiil, mis pegeldab mulla ehitust. Viimast iseloomustavad makromorfoloogilised tun-

10. tabel

Mulla geneetilised horisondid

Rühm	Tähistus	Iseloomustus
1	2	3
Organogeensed horisondid	0	õhuke (tavaliselt alla 10 cm) orgaanilise aine kiht mulla pinnal — metsakõdu, rohukulu, stepivilt vm.
	T	liigniisketes muldades turbana maapinnale kogunenud orgaanilise aine kiht
Huumus-akumulatiivsed horisondid	Al	huumushorisont, milles domineerib mineraalosa; on must, hall või pruun

1	2	3
Eluviaalsed horisondid (olenevalt tingimustest järgnevad kas A1-, 0- või T-horisondile)	A1	lessiveerunud horisont (kollakas- või pruunikashall), kust ibe ja peen tolm ning nendes olevad keemilised elemendid on veevooluga sügavamale liikunud, kuid keemiliselt mõjutamata jäänud
	A2	leethorisont (valge, valkjashall, kollakasvalge), kus on toimunud mineraalosa lagunemine happeliste huumusainete mõjul
	A2lg	degradeerunud (näivleetunud) horisont, kus ajutiste taandumisprotsesside tagajärjel on toimunud Fe ³⁺ -st vaesumine, hele (hall, valkjas, kollane), mõnikord roosteplekkidega
Savi-akumulatiivsed horisondid	Bm	metamorfne savistunud horisont (pruun, punakaspruun), mis on tekkinud peente murenemisproduktide (ibe, tolm) kuhjumisel kohapeal
	Bt	tekstuurne savistunud horisont (pruun, punakaspruun), mis on tekkinud lessiveerumisel Al-horisondist eemaldunud ibe ja tolmu kuhjumisel ning savistumisel
Illuviaal-akumulatiivsed horisondid	Bh	huumus-illuviaalhorisont (pruun, mustjaspruun) leetmuldades, kus neutraliseerimata jäänud huumus on liikunud sügavamale; tihe (nõrgkivi, nõrgliiv)
	Bf	raud-illuviaalne horisont (pruun, punakaspruun) leetmuldades, kus Fe-orgaanilised kompleksid on kuhjunud alumistesse horisontidesse
	B	illuviaalhorisont (punakaspruun, pruun) leetmuldades, on kuhjunud osa A2-horisondist eemaldunud ained, tihenenud
Lähtekivim	C	mullatekkest mõjutamata jääjärve moreen, järve-, mere- ja tuulesetted, jõgede alluvium, kõvade kivimite murend jm.
Aluspõhi	D	varasema geoloogilise ajastu kivim, mis pole mullatekkest mõjutatud — Eestis liivakivid ja savid ning paas ja dolomiit
Hüdro-morfsed horisondid	g	gleistunud horisont ajuti liigniisketes muldades (sinakashallid või rohekad plekid, sooned ja laigud). Tähis <i>g</i> lisatakse horisondi põhitähisele (pinna- ja ülaveest tingitud liigniiskuse korral <i>ḡ</i> , põhjavee korral aga <i>g̅</i>).
	G	gleihorisont (sinakas- või rohekashall) alati liigniisketes muldades pideva iseseisva kihina

nused on horisontide түsedus, värvus, lõimis, ülemineku iseloom, struktuur, niiskus, juurestatus, keemilised ja bioloogilised uusmoodustised, lisandid, suletised jm. Muldade mikromorfoloogilisi tunnuseid uuritakse spetsiaalselt valmistatud mikroskoopilistel õhikutel. Kõiki neid tunnuseid iseloomustatakse ja kirjeldatakse sellekohaste erimetoodikate põhjal.

Tabelis toodud põhitähiste kõrval kasutatakse sageli veel liitühiseid (0A1, A1T, A1A2, A1B, A2B, Bmt, Bhf, BC jne.), kui mullas eristuvad kihid on mitme horisondi tunnustega. Kahekihilise lähtekivimiga muldades moodustub sageli kummalegi lähtekivimile iseseisev ning erineva iseloomuga akumulatsioonihorisont (B1 ja B2).

Mullaprofiil kujuneb järk-järgult ning sõltuvalt bioloogilistest, kliimatilistest, litoloogilistest ja teistest tingimustest on mulla

A

	0	0	0	0
C	C	B	A2B	A2
		C	B	B
			C	C

Mets

C	C	A1	A1	A1	A1	A1	
		C	B	A2B	A1	A1	
			C	B	A2	A2	
				C	B	A2 \bar{g}	B
					C	C	C

Rohumaa

B

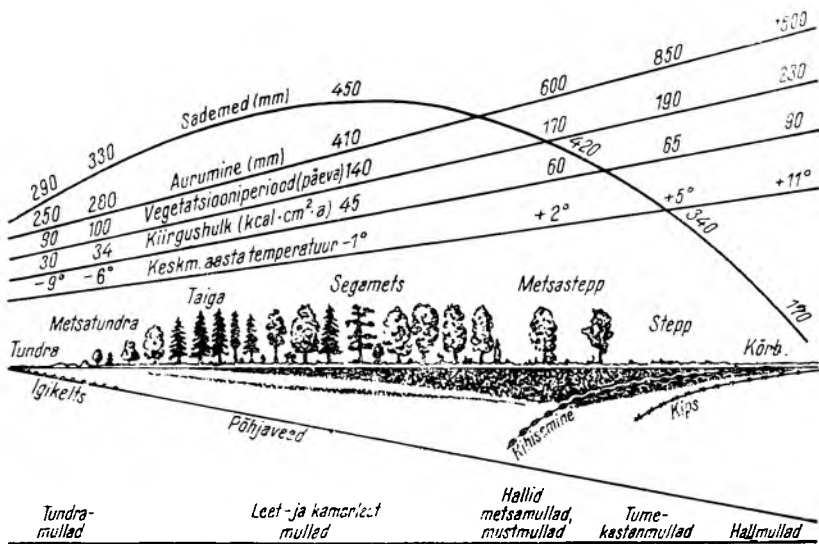
	0	0	0	0	0	0	0
C	C	Bm	A1	A1	A1	A1	A1
		C	Bm	Bmt	Al	Al	A2 \bar{g}
			C	Bmt	Bt	Bt	Bt
				C	C	C	C

Mets

C	C	A1	A1	A1	A1	A1	A1
		C	Bm	Bmt	Al	Al	A2 \bar{g}
			C	C	Bmt	Bt	Bt
				C	C	C	C

Rohumaa

24. joonis. Mullaprofiili kujunemine mitmesugustel lähtekivimidel ja mitmesuguse taimekatte all parasvöötmes. A — mineraloogiliselt ja keemiliselt vaesel lähtekivimil metsa (*vasakul*) ja rohumaa (*paremal*) all, B — mineraloogiliselt ja keemiliselt rikkal lähtekivimil metsa ja rohumaa all.



25. joonis. Mullatekketegurite ja muldade muutumine vöönditi Vene tasandiku kontinentaalses osas (Zahharovi, 1949 järgi).

arenemise staadiumid püsivad ning iseloomuliku järjestusega (24. joonis). Mullaprofiili muutused olenevalt vööndite mullatekketingimustest on antud 25. joonisel.

MULLA OMADUSED

Koostisest ja ehitusest sõltuvad mulla omadused, mis määravad mulla võime varustada taimi vee ja toitainetega ning mulla seisundi kultuurtaimede kasvukeskkonnana ja tootmisvahendina põllu- ja metsamajanduses.

Keemiliste omaduste all mõeldakse toitainete üldvarusid ja nende omastatavate vormide sisaldust mullas. Toitainete üldvarusid iseloomustab mulla keemiline koostis, s. t. keemiliste elementide varu. Keemiliste elementide üldvarust on vaid väga väike osa (mõni kuni mõnikümmend milliprotsenti) vees ja nõrkades hapetes lahustuv ning taimede poolt omastatav. Ka on omastatavate toitelementide sisaldus mullas äärmiselt muutlik sõltuvalt bioloogilise murenemise, taimede toitumise, hüdrotermiliste jt. tingimuste aastaajalisest muutuvusest. Sellele vaatamata peetakse omastatavate toitainete sisaldust mulla tähtsaimaks keemiliseks omaduseks. Tähtsaks keemiliseks omaduseks on ka mitteriisilikaatse raua, alumiiniumi ja räni sisaldus, mis näitab muldade tekke ja arengu iseärasusi ning bioloogilise murenemise intensiivsust ja murenemisproduktide kinnistumist mullas.

Mulla füüsikalised keemilised omadused on seotud iibe- ja huumusesisaldusega. Negatiivse elektrilise laenguga iibe- ja huumuseosakesed on võimelised oma pinnal kinni pidama ja vahetama katioone mullalahuses olevate katioonide vastu. Et taimede juureeritised on nõrgalt happelised, siis omastavad taimed mineraalseid katioone (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , NH_3^+) juureeritiste vesiniku vahetamise teel. Tähtsaim füüsikalisk-keemiline omadus on mulla neelamismahutavus, mis (milligramm-ekvivalentides 100 g mulla kohta) näitab maksimaalset katioonide hulka, mida muld on võimeline kinni pidama ning vahetama lahuse katioonide vastu. See on seda suurem, mida enam leidub mullas füüsikalist savi ja huumust. Eriti tähtsad on neeldunud alused (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++}), mille protsenti neelamismahutavusest iseloomustab mulla küllastusaste. On see üle 75%, siis taimede varustus aluseliste katioonidega on tagatud, kuid Na^+ korral ilmneb mulla sooldumine. Kui küllastusaste on alla 50%, on muld küllastunud neeldunud vesiniku ja alumiiniumiga ning mulda iseloomustab enamikule kultuurtaimedele kahjulik happesus.

Mulla happesus on mulla olulisim keemiline ja füüsikalisk-keemiline omadus. Seda põhjustavad orgaaniline aine, aga ka mulla mineraalosas toimuvad kristalokeemilised muutused ja alumiiniumi mobiliseerumine. Mullalahuses dissotsieerunud vesinikioonide kontsentratsioon määrab mulla reaktsiooni, mida väljendatakse pH kaudu. Mulla aktiivne reaktsioon (pH_{H_2O}) on keemiline omadus, mis iseloomustab mullalahuse happesust ning selle kaudu keskkonda, kus toimuvad mullatekkeprotsessid ja kus taimed toituvad: muld on tugevasti happeline pH alla 4,5 juures, mõõdukalt happeline, kui pH on 4,5—5,5, nõrgalt happeline, kui pH on 5,5—6,5, neutraalne, kui pH on 6,5—7,2, ning leeliseline, kui pH on üle 7,2. Mulla potentsiaalne reaktsioon (pH_{KCl}) iseloomustab mullalahuses olevate vesinikioonide kõrval ka tahkest faasist neutraalsoola toimel eralduvate ning lahuses dissotsieeruvate vesinikioonide hulka. Seda omadust arvestatakse mulla lupjamisvajaduse määramisel: lupjamist vajavad mullad, mille pH_{KCl} on alla 5,5.

Mulla potentsiaalset happesust iseloomustavad omadused on neeldunud vesinikust ja alumiiniumist põhjustatud asendushappesus ja hüdrolüütiline happesus. Viimane väljendab mulla kogu happesust ning esineb kõigis muldades, mille pH on alla 8,2. Tema järgi arvutatakse lubjatarve mullas, mille küllastusaste on alla 75%. Asendushappesus esineb muldades, mille pH on alla 5,6. See on põhjustatud peamiselt liikuvast alumiiniumist. Et paljude kultuurtaimede juurtes moodustuvad lahustumatud alumiiniumiühendid, mis ei lase taimedel normaalselt toituda ja vett saada, siis tuleb asendushappesus lupjamisega kõrvaldada.

Füüsikalistest omadustest on tähtsamad mulla lasuvustihedus (mahumass), poorsus ja eripind.

Lasuvustihedus iseloomustab mulla füüsikalist seisundit ning on väikseim ($0,8-1,6 \text{ kg/m}^3$) huumushorisondis ja metaorfses savistunud horisondis, kus tahkete osakeste vahel on rohkem tühikuid (vaheruume). Lasuvustihedus suureneb sügavamates horisontides kuni 1,8-ni, eriti A2lg-, B- ning G- ja g-horisondis. Lasuvustiheduse alusel arvutatakse toitainete- ja veevarusid mullas.

Üldpoorsus näitab mullas olevate pooride (vaheruumide) summat protsentides mulla üldmahust. Ta iseloomustab vee ja õhu liikumise tingimusi mullas ning on suurem (40–60%) ülemistes horisontides. Erineva liikuvuse ja omastatavusega veeliikide ning õhuga täidetud pooride mahtu ning vahetõrka üldpoorsus näitab mulla diferentseeritud poorsust. Mida enam on mullas saviosakesi, seda suurema osa üldpoorsusest moodustab seotud ja liikumatu veega täidetud poorsus. Hapendusprotsesside ülekaalu tagamiseks mullas ei tohiks aeratsioonipoorsus (õhuga täidetud pooride maht) langeda alla 10%.

Eripind on mulla tähtsaim füüsikaline omadus. Ta iseloomustab ühe grammi mullamassi osakeste summaarset välispinda ruutmeetrites ning on seotud mulla lõimise ja huumusesisaldusega. E. Kitse andmetel on huumusvaba liiva eripind alla $15 \text{ m}^2/\text{g}$, saviliival $16-30$, kergel liivsavil $31-45$, keskmisel liivsavil $46-60$, raskel liivsavil $61-75$ ja savil üle $75 \text{ m}^2/\text{g}$. Füüsikalise savi sisalduse suurenemisel 1% võrra suureneb mulla eripind ligikaudu $1,3 \text{ m}^2/\text{g}$. Huumus suurendab tõhusalt eripinda, kusjuures huumusesisalduse suurenedes nõrgeneb tema seostatus mineraaliosaga ning eripinna suurenemine huumuse mõjul muutub märgatavamaks.

Füüsikalised mehhaanilised (tehnoloogilised) omadused (sidusus, kleepuvus, plastilisus, pundumine jt.) sõltub mulla sobivus harimiseks ning mullaharimise ja maaparanduse tehnoloogia.

Mulla struktuur on komplitseeritud füüsikaline ja füüsikaliskemiline omadus, mis näitab, millise kuju ja suurusega osadest mullamass koosneb ja kuidas need üksteise suhtes paiknevad. Struktuur võib olla üksikteraline või sõmeraline ehk agregaatne. Eristatakse kuubilist, prismalist ja plaadilist struktuuri. Taimede toitumise, veega varustamise ja õhustatuse seisukohalt on kuubilise struktuuri vormidest parimad teraline (nurgelised sõmerad läbimõõduga $0,5-5 \text{ mm}$), tompjas (ümardunud sõmerad läbimõõduga $0,25-20 \text{ mm}$) ning pähkeliinas (nurgelised sõmerad läbimõõduga $5-20 \text{ mm}$) struktuur. Struktuuriagregaatide tekkimiseks ja säilimiseks on vaja saviosakesi, huumust ning kahe- ja kolmevalentseid katioone. Sõmeraline struktuur soodustab oluliselt kultuurtaimede elutingimusi.

VESI MULLAS

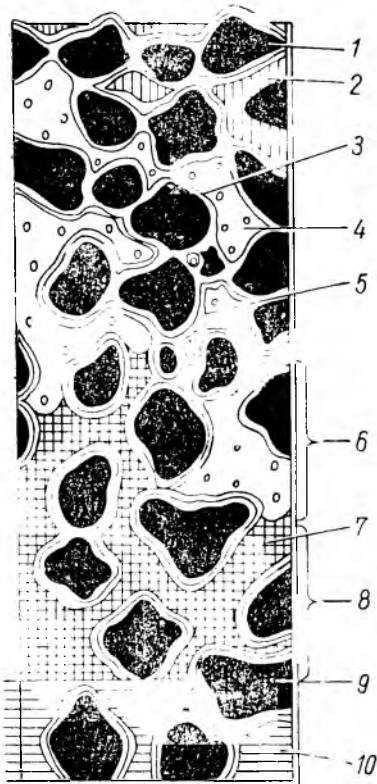
Vesi mullas on oluliselt vajalik nagu veri ja lümf inim- ja loomorganismis. Veeta ei eksisteeri taimed ega saa olla ka mulda. Vesi mullas esineb seotud ja vaba veena ning veeaurudena mullaõhus (26. ja 27. joonis). Keemiliselt seotud vesi kuulub mullamineraalide ja huumuse koostisse ning taimed seda kasutada ei saa. Füüsikalisel seotud vee hulka kuuluvad hügroskoopsusvesi ja kilevesi, mida hoiavad mullaosakestel molekulaarjõud (kuni 20 000 at) Hügroskoopsusvesi ei ole taimede poolt omastatav, kuid vahetu kontakti tõttu mulla tahke faasiga võib temas lahuses

Vee- aur mulla- õhus	Vaba vesi		Füüsikaliselt seotud vesi		Keemilisel seotud vesi	Jää (külmutunud vesi)
	Gravitatsioonivesi: närgvesi, ülavesi või põhjavesi	Kapillaarvesi rippuv või toetuv	Kilevesi	Hügrokoopsusvesi		
Omastatavus	halvasti	hästi	raskesti	ei ole omastatav		

26. joonis. Vee esinemisvormid mullas.

tuda mitmesuguseid keemilisi aineid, mis difusiooni teel on võimalised üle minema kilevette ja sealt edasi vabasse vette. Maksimalse hügrokoopsuse (hügrokoopsusvee maksimaalse hulga) 1,5-kordne korrtuis iseloomustab närbumisniiskust mullas, mis on seda suurem, mida rohkem on mullas füüsikalist savi ja huumust, s. t. mida suurem on eripind. Närbumisniiskuse abil arvutatakse välja seotud veega täidetud poorsus ning surnud (omastamatu) veevaru mullas. Kilevesi on vähesel määral liikuv (paksemalt kilelt õhemale) ning taimede poolt raskesti omastatav; tema maksimaalne sisaldus iseloomustab ligilähedast kapillaarsidemete katkemise niiskust mullas.

Vaba vesi liigub mullas kapillaar- ja gravitatsioonijõudude mõjul. Et taimed omastavad vaba vett, siis osaleb see aktiivselt mullas toimuvates protsessides, sealhulgas ka lahustuvate ainete ümberpaigutumises. Tähtsaim vaba vee liik on rippuv kapillaarvesi, mis moodustub sademete- ja lume-



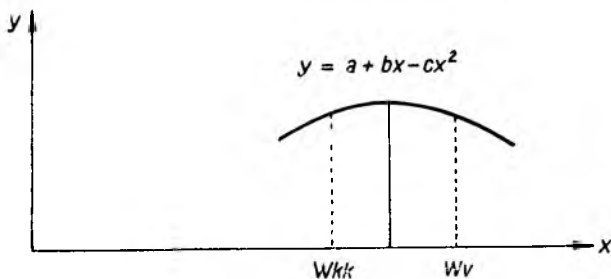
27. joonis. Vesi mullas (Katšinski, 1952 järgi):

1 — mullaosake; 2 — mulda tungiv sademetevesi (gravitatsioonivesi), on taimede poolt hästi omastatav; 3 — hügrokoopsusvesi, tugevasti seotud, pole omastatav; 4 — veeauru sisaldav mullaõhk; 5 — kilevesi, raskesti ja osaliselt omastatav; 6 — vaba kapillaarvee piirkond, kus nii vesi kui ka õhk täidavad mullapoore; 7 — toetuv kapillaarvesi, kergesti omastatav; 8 — kapillaarveepiirkond, kus kõik poorid on täidetud veega; 9 — põhjaveetase; 10 — põhjavesi (gravitatsioonivesi), omastatav.

sulamisveest mulla ülemistes kihtides ning on taimede peamiseks veega varustajaks. Rippuva kapillaarvee maksimaalset hulka iseloomustab väliveemahutavus. Närbumisniiskuse ja väliveemahutavuse vahe määrab omastatava vee diapasooni (OVD) mullas, mis omakorda sõltub mulla eripinnast ning lasuvustihedusest. Põhjaveest tõusev toetuv kapillaarvesi on küll kergesti liikuv ja taimede poolt hästi omastatav, kuid ta tuleb arvesse vaid liigniisketes, kõrge põhjaveega muldades. Põhjavesi moodustub gravitatsiooniveest mitteläbilaskvale kivimikihile. Vett halvasti läbilaskvatele mullakihtidele kogunevast ülaveest eristab teda püsivus ja voolamine kaldu asetseval kivimikihil või tõusmine kapillaare mööda alt üles. Ülavesi on ajutine ning nõrgub aegamööda allapoole või nõrguva gravitatsioonivee juurdetuleku puudumisel ka tagasi ülemistesse mullakihtidesse, kus moodustab rippuva kapillaarvee. Gravitatsioonivesi (nõrgvesi, ülavesi ja põhjavesi) on taimede poolt omastatav, kuid selle olemasolu korral on muld halvasti õhustatud ja oksüdeerumisprotsesside asemel valitsevad redutseerumisprotsessid.

Vee tungimist mulda, liikumist ja kogunemist mullas ning lahkumist mullast iseloomustab mulla veerežiim. See on nähtuste kompleks, mis sõltub paljudest tingimustest ja mille täpsaks arvestamiseks on vaja keerukaid spetsiaalvaatlusi. Taimede varustamist veega iseloomustab mulla niiskusesrežiim, mida peegeldab erineva liikuvuse ja omastatavusega veeliikide dünaamika mullas. Maksimaalsele lähedane bioloogiline produktiivsus y taastub siis, kui mulla omastatav veevaru x kõigub kapillaarsidemete katkemise niiskuse ja väliveemahutavuse vahel (28. joonis)

Kui vett on üle väliveemahutavuse, alaneb aeratsioonipoorsus alla 10% ning taimede normaalseks elutegevuseks ja süsivesikute, valkude jne. sünteesiks ei jätku hapnikku. Ka ei ole siis regulaarset õhuvahetust mulla ja atmosfääri vahel, mille tagajärjel



28. joonis. Bioloogilise produktiivsuse (y) olenevus veehulgast (x) mullas:

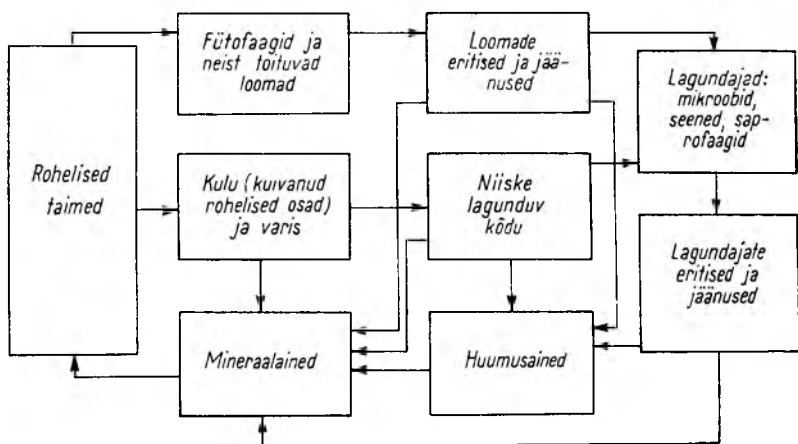
W_{kk} — kapillaarsidemete katkemise niiskus; W_v — väliveemahutavus; a , b , c — regressioonikordajad.

mullaõhk küllastub liigselt süsinikdioksiidiga. Ka suureneb mullas H_2 -kontsentratsioon ning alaneb redokspotentsiaal (Eh), sest $Eh = 29 \log \frac{[H^+]^2}{[H_2]}$ mV ning $rH_2 = \frac{Eh}{30} + 2pH$. Sellega seoses intensiivistuvad mullas redutseerumisprotsessid, areneb denitrifikatsioon, aheneb aineringe mulla ja taime vahel ning mulda kogunevad Fe^{2+} jt. taimedele kahjulikud ühendid.

BIOLOOGILINE AINERINGE

Päikese kiirgusenergia muundumine keemiliseks energiaks, orgaanilise aine süntees taimedes ja vee ning mineraaltoitainete omastamine mullast on lahutamatu seotud orgaanilise aine produtseerimise protsessis. Mulda tagastunud orgaaniliste jäänuste mineraliseerumisel vabanevad bioloogiliselt neeldunud mineraalained uutele taimepõlvkondadele tarbimiseks, humifitseerumisel kujunevad aga huumusained, mis on mullatekke liikumapanev jõud. Orgaanilise aine produtseerimist ja mullateket ühendab ainete lakkamatu voog mullast taime ja taimest mulda — bioloogiline aineringe (29. joonis). Sellega on seotud mineraalide bioloogiline murenemine ja sekundaarsete mineraalide ning orgaanilis-mineraalsete komplekside süntees mullas.

Ühtsetele seaduspärasustele alluvas aineringes on siiski mõningaid olulisi erinevusi, kui võrrelda parasvöötme looduslike metsa- ja põldude kultuurökosüsteeme. Mets mitmerindelise ja pikaajalise kooslusena on võimeline tunduvalt ulatuslikumalt kasutama kosmilisi ja edaafilisi tegureid kui üherindelised ja lühiajalised põllukultuurid. Mets on hästi kohastunud looduslikele tin-



29. joonis. Orgaaniliste ainete ja neisse kätketud mineraalainete ringe üldskeem. Skeemil ei kajastu sümbiontide ja parasiitide tegevus.

gimustele, inimese poolt külvatud põllukultuurid kohanevad sageli raskesti ning vajavad normaalseks kasvatamiseks ja arenemiseks abi. Mets tarbib mul- last vett ja toitaineid ning tagastab viimased regulaarselt maapealse ja maa- aluse v a r i s e n a mulda. Seejuures pöörduv sügavatest ja tihti väheaktiivse- test mullakihtidest võetu varise koosseisus ülemistesse, aktiivsetesse mulla- kihtidesse, mis esialgselt võrreldes koguni rikastub. Põllukultuurid kasutavad mulla õhukest pealiskihti, kuhu aineid tagastub minimaalselt (vaid juurejää- nustena), sest suurem osa toodetud orgaanilisest aineist viiakse saagiga minema. Seega mullavarude täiendamiseks, järgmistele külvidele vajalike toit- ainet tagamiseks ning tarbimise ja tagastamise tasakaalustamiseks on põldu- del vajalik regulatsioon inimese poolt väetamise ja viljavahelduse teel. Sellela kultuurökosüsteem enamasti üldse ei funktsioneer. Mets kui looduslik öko- süsteem on suuresti isereguleeruv ning inimese vahelesegamine väetamise, uuendamise jms. teel on kasulik metsa majandamise intensiivistamiseks, mitte aga vajalik süsteemi alalhoidmiseks.

Mulda koguneva orgaanilise aine hulk ning temas talletunud energiavaru on metsa all palju suurem kui põllul, mistõttu mulla arenguks on metsas tingi- mused igati soodsamad. Metsa all on ainet e rauhtumine võimalik vaid koredade, mineralogiliselt ja keemiliselt vaeste lähtekivimite korral, kus happeliste huu- musainete juurdetulek ületab nende neutraliseerimise ning kus hea filtratsiooni tõttu mineraalosast mobiliseerunud ainet e eemaldumine laskuva veega toimub kiiremini kui nende kasutamine taimejuurte poolt. Kõigil teistel juhtudel bio- loogilise murenemise tagajärjel vabanenud ühendid kas neutraliseerivad hap- pelise huumuse ja moodustavad kohapeal kinnistuvaid komplekse või tõmma- takse bioloogilisse ringesse. Kaod väljauhtumise teel on minimaalsed, sest metsakõdu takistab ka ülemiste kihtide liigset kuivamist ning lõhenemist ja lõhede kaudu lahuste äravoolamist. Põld on seevastu pikka aega taimedeta ja muld välistingimuste mõjule avatud. Juurejäänuste lagunemise ajal puudub bioloogilisel murenemisel vabanenud mineraalainete tarbija ning orgaanilis- mineraalsete kompleksidena kinnistamata jäänud ühendid võivad leostuda. Seda soodustab veelgi asjaolu, et üherindeline kultuurtaimestu ei kaitse mulla pealis- kihti kuivamise ja lõhenemise eest ning suvel moodustunud lõhed on heaks vooluteeks sügisvihmadele. Põllut ainet e ärauhtumise vältimiseks (ainete tarbi- mise ja tagastamise vahekorra reguleerimise kõrval) on tingimata vajalik ini- mese sihipärane vahelesegamine.

MAISMAATAIMEDE VEE- JA TOITEREŽIIM

SADEMED

Vesi maismaal pärineb sademetest. Sademete ebaühtlane jaot- tus maakeral on üks tähtsamaid taimegeograafilisi tegureid (lähe- malt vt. lk. 301), taimekasvu mingis kohas aga mõjutab sademete ajaline jaotus ja eriaastane kõikumus selles kohas. Seega on sade- mete ökoloogiline tähtsus igati suur.

Sademet e hulka mõõdetakse veekihi paksusega millimeetrites, mis tekiks vihmast või lumesulamisveest rõhtsale pinnale eeldusel, et vesi ära ei valgu, sisse ei nõrgu ega aura. Tegelikult moodustab taimede poolt kättesaadav veehulk vaid osa sademetest, suur osa vett aurab pinnalt ära. Ülejäänud sademetevee imbumine mulda oleneb järgmistest asjaoludest:

1) maapinna kallakusest: mida suurem on nõlvus, seda suurem on äravool;

2) sademete iseloomust: lausvihmad annavad mullale rohkem vett kui lühiajalised intensiivsed hoogvihmad;

3) mulla pindmise kihi omadustest: struktuursusest (sõmerate olemasolust ja suurusest), lõimisest, veesisaldusest;

4) taimkattest: nõrga saju korral aurab vesi lehtedelt ja muld ei niiskugi, tugeva saju korral saab tiheda taimkattega ala rohkem vett kui hõre taimekooslus. Tugevad sajud lõhuvad mulla struktuuri, halvendavad mulla õhu- ja veerežiimi, pidurdavad aeroobsete mullabakterite tegevust. Tugevad sademed mõjuvad ka otsestelt mehaanilise tegurina ja kutsuvad esile teisi ohtlikke protsesse — erosiooni, üleujutusi jms.

Taimekasvu seisukohalt on eriti tähtis sademete aastajaline jaotus, mis paljudes piirkondades ongi taimkatet määrav tegur. Suur on sademete tähtsus vegetatsiooniperioodil. Ka talvised sademed (lumi) võivad olla mõõduandvad, sest nad varustavad sulamisel mulda veega ning põhjustavad kevadisi üleujutusi. Kevadistest niiskusevarudest mullas olenevad suurel määral taimekasvu tingimused vegetatsiooniperioodi algul. Eestis on lumikattest saadud niiskushulk oluline üksnes siis, kui suve esimene pool on sademetevaene, kuid kaugemal lõunas ja kagus on lumest saadav veehulk alati väga oluline. Turkmeenia kõrbetes oleneb kevadine taimekasv täielikult talvisest sademetehulgast. Sademete ebaühtlane jaotumine tingib troopikas kuiva ja vihmase aastaaja vaheldumise, millel on niisama suur tähtsus kui parasvöötmes sooja ja külma aastaaja vaheldumisel. Veel suurema (ohtlikuma) mõjuga on eriaastane sademete erinevus kõrbepiirkondades, kus vihma-aastad vahelduvad sademeteta aastatega.

Arvuliselt väljendatakse sademete muutlikkust vaatlusperioodi maksimaalse ja minimaalse sademetehulga suhtega. Näiteks Tartus oli 70 aasta jooksul (1866—1935) maksimaalne aastasumma 826 mm, minimaalne aga 359 mm, muutlikkus seega 2,3, juulikuu sademete muutlikkus aga ulatus 22,6-ni.

VEEVÕTT

Veetaimed ja enamik sootaimi juurdub vees ega tunne veepuudust. Seevastu enamikule maismaataimedele on vesi peamine limiteeriv keskkonnategur. Taim ei saa kohalt liikuda, et vett otsida; ta peab läbi tulema veevarudega, mis teda vahetult ümbritsevad. Et aga õhk- ja muldkeskkonna veehulk on väga muutlik, siis on kujunenud mitmesuguseid kohastumusi selleks, et vett kiiresti varuda, ökonoomselt kasutada ja vastavalt saadud hulgale kulutada. Veerežiim määrab teatud kiirgustingimustes taimkatte iseloomu ja isegi taimede välisilme*.

Taimede veevarustuse ökofüsioloogia jääb siin käsitlemata; vaatleme vaid mõningaid kasvukoha veerežiimist tingitud ökolo-

* Mullateaduses on terminil veerežiim veidi teistsugune tähendus (lk. 85).

gilis-geograafilisi seaduspärasusi nng veebilansi erinevustel põhi-
nevaid ökoloogilisi taimerühmi.

Otse õhus suudavad vihmavett vastu võtta vaid vähesed
õistaimed — epifüüdid ja mõned kõrbetaimed (kaktuste astelidel
ja saksauulide võsudel on täheldatud veeimamist). Põhilise moo-
dusena on see omane mullavetikatele (*Nostoc*), samblikele (*Cladina*)
ja turbasammaldele (*Sphagnum*).

Maismaataimed võtavad vett peamiselt mullast. Eespool
selgus, et kogu õhus ja mullas olev vesi ei ole taimedele kättesaadav.
See on tingitud mullakolloidide ja teiste mullaosakeste
vetthoidvatest omadustest. Pealegi on mullavesi teatud kontsentratsiooni-
ga vesilahus, millest vee üleminek taimerakkudesse võib
toimuda vaid osmootse seaduspärasuste kohaselt, s.t. raku-
mahla küllaldase osmootse väärtuse ehk potentsiaalse osmootse
rõhu korral osmootselt tegevas süsteemis.

Seega osmootne väärtus ja selle muutumise amplituud on eel-
kõige üks liigi kohastumuslikke jooni, mis on seotud kasvamisega
teatud kasvukohatingimustes. Uhtlasi on see ökoloogiline para-
meeter, veevõtu intensiivsuse näitaja.

Eurühndrilistel taimedel on osmootne amplituud ula-
tuslik ja rakkude veesisaldus võib kõikuda laiades piirides. Siia
kuuluvad nii rakistaimed, mis võivad ajuti läbi kuivada (sambli-
kud, osa samblaid), kui ka hästi kuivale kohastunud (hea regulat-
sioonivõimega) kuivustaimed.

Stenohüdrilistel taimedel on suhteliselt väike osmootne
amplituud ja nad taluvad veesisalduse muutusi piiratud ulatuses.
Selle rühma taimede osmootne amplituud võib olla rohke niiskuse
tingimustes (püsivniiskete kasvukohtade taimed) või, vastupidi,
piirduda pidevalt vähese niiskusega (sukulendid). Suuri osmoot-
seid väärtusi võib täheldada kuivade kasvukohtade taimedel, mis
suudavad imada isegi teistele taimedele kättesaamatut hügro-
skoopsusvett, eriti aga soolataimedel (vt. lk. 102).

Osmootne väärtus muutub päeva- ja aastarütmis. Need muut-
sed toimuvad nii passiivselt, seoses veesisalduse muutustega rak-
kudes, kui ka aktiivselt, osmootselt mõjusate ainete kogunemisel
ja raku mahla kontsentratsiooni suurenemisel. Kuivadel aasta-
aegadel osmootne väärtus suureneb, niisketel väheneb. Humiid-
sete alade taimed ei ole põuale ette valmistatud: kuivamisel suu-
reneb osmootne väärtus kiiresti maksimumini ja taimi ähvardab
kuivussurm. Ariidsete alade taimed on kohastunud põuale;
osmootselt mõjusad ained (näit. soolad) kogunevad aegsasti rak-
kudesse ning tõstavad imamisvõimet. Taimed, mis suudavad
aktiivse elutegevuse perioodil paremini taluda veepuudust, alan-
damata orgaanilist produktsiooni, on suhteliselt põuakind-
lad. Põuakindlus muutub aastarütmis ning karastumisel suure-
neb, eelnenud hea veevarustuse korral aga väheneb.

Veevõtt oleneb ka juurestiku ehitusest — liigiomasest morfo-
loogilisest juurestikutüübist (vt. «Botaanika» I, lk. 184) ja selle

muutlikkusest. Vastavalt kooskasvavate taimede juurestiku iseärasustele kujuneb taimekoosluse juurkond, mis kajastab veevõtutingimusi kasvukohal.

Kõrreliste ja mõnede teistele katteseemnetaimedele omane narmasjuurestik koosneb teatavasti paljudest lühiealistest lisajuurtest, mis asuvad tihedalt mullas ja võtavad sealt kiiresti vee, kuid ei tungi eriti sügavale. Seetõttu suhteliselt rasked, küllalt suure veemahutavusega savi- ja liivsavimullad on nendele taimedele soodsamad. Valdavalt narmasjuurestikuga taimede kooskasvamisel kujuneb tihe kamar (niitudel, rohusoodel), kuivemates tingimustes kamar hõreneb ja õheneb (steppides jt. rohtlates). Selliste koosluste juurkonda nimetatakse intensiivseks juurkonnaks.

Puude, põõsaste ja rohundite sammajuurestik koosneb pikast sügavuti kasvavast peajuurest ja külgsuurtest; sammajuurestiku ulatus mullas on taimel olenevalt ja juurte pikkuskasvust. Selliste taimede koosluste juurkond hõlmab hõredalt suurimat mullamahtu ning võib ulatuda sügavamate põhjaveekihtideni. See on ekstensiivne juurkond, mis on omade subtroopilistele ja parasvöötme metsadele ning mõnede poolkõrbe- ja liivakõrbekooslustele, kus muld on vett läbilaskev ja sügav ning põhjaveevarud on alati taimedele kättesaadavad.

Pindmine juurestik laiub ülemistes mullahorisontides. See on eriti iseloomulik mõnede kõrbetaimedele, mis kiiresti koguvad sademetevee suurelt pindalalt ja varuvad selle oma kudedesse (sukulendid) Pindmine juurkond on kujunenud ka arktilistes kooslustes (igikelta tõttu), mõnedes soodes (allpool olevate kihtide halva aeratsiooni tõttu) ning niiskes troopikas, kus põhiline toitevaru on mulla pinnal, vett on aga külluses.

Nende juurkonnatüüpide vahel on mitmesuguseid üleminekuorme ja kombineerumisi. Näiteks meie viljakamates metsatüüpides on esindatud kõik juurestikutüübid. Kuigi enamik juuri on pindmistes mullakihtides, võib siiski täheldada, et juurkond on rindeline, mis võimaldab paljudel liikidel koos kasvada. Metsakõdus juurduvad näiteks jänesekapsas, leseleht, poolparasiitne palu-härghein, huumushorisondis maikelluke, sinilill, maasikas, sügavamal kõrged püsikud, nagu kuldvits, mets-nõianõges, naiste-sõnajalg, puude ja põõsaste juured aga ulatuvad mitme meetri sügavuseni.

VEEKULU

Kasvukoha veevaru kahaneb peamiselt äravoolu, auramise ja taimede transpiratsiooni tõttu.

Auramine (evaporatsioon) on füüsikaline nähtus, mis on peamiselt järgmistest teguritest:

1) õhuniiskusest: mida väiksem on veeauru rõhk õhus, seda intensiivsem on auramine veelt või mullalt;

2) temperatuurist: mida kõrgem on õhu temperatuur, seda intensiivsem on auramine;

3) tuulest: mida kiirem on õhu liikumine, seda intensiivsem on auramine;

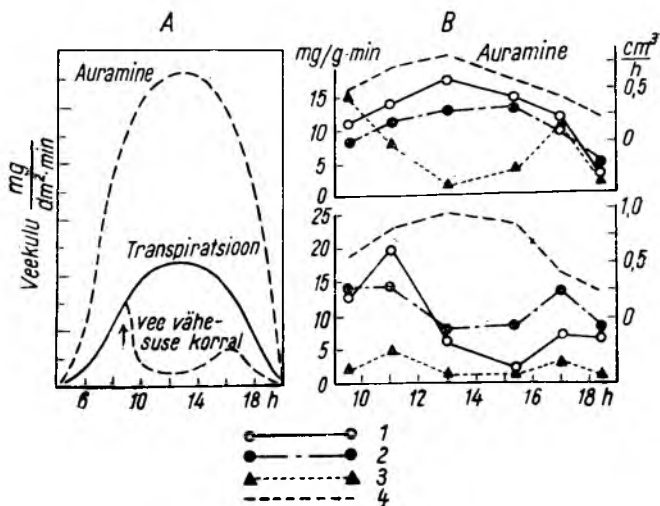
4) õhurõhust: õhurõhu langedes auramine tugevneb;

5) mulla omadustest: kui muld on veega küllastunud, ei olene auramine mulla feistest omadustest, kui aga muld ei ole veega küllastunud, oleneb auramine lõimisest, struktuurist, põhjaveetasemest; liivmuldadelt on auramine palju väiksem kui savimuldadelt, kobestatud muldadelt väiksem kui tihedailt.

Esimesed kaks nimetatud tegureist määravad auramise suured erinevused eri kliimavöötmis. Nii võivad võrdse sademete hulga korral subarktiskas mullad olla pidevalt liigniisked, subtroopikas aga liigkuivad. Kui sademete hulk on suurem kui auramine (mõlemaid võib mõõta veekihi paksusega millimeetrites), on tegemist humiidse kliimaga, kus mullad on hästi või isegi ülemäära varustatud veega (olenevalt äravoolust). Kui aga auramine ületab sademete hulga, nagu see on omane ariidsele kliimale, ei jätku vett muldade pidevaks niisutamiseks ning äravool on ajutine, muul ajal ojad ja jõed kuivavad. Uhes ja samas kliimavöötmes või ühesugustes ilmastikutingimustes lisandub olulise tegurina mulla omaduste osatähtsus.

Auramise füüsikalistest tingimustest olenevad ka maismaa rakistaimede (maksasammalde, samblike) veekaod, sest neil pole kohastumusi vee säilitamiseks kudedes (neid nimetatakse ka poikilohüdrilisteks ehk kõiguniiskuseliseks taimedeks) Maismaa pidev asustamine taimede poolt sai aga võimalikuks alles siis, kui kujunes organismisisene veerežiimi regulatsiooni mehhanism, püsiniiskuselisus.

Transpiratsioon on vee reguleeritud auramine taime kaudu. Eristatakse kutikulaarset ja stomataarset transpiratsiooni. Esimene seisneb pidurdatud auramises taime välispinna rakkude kutiniseerunud kihtide tõttu, mis kuivades üha enam tihenevad, teine, palju olulisem aga auramises õhulõhede kui veeauru- ja gaasivahetusseadmete kaudu, mille arv, asetus lehepinnal ja avanemis-sulgumisrütm määrab väljutatava veeauru hulga. Õhulõhed võivad oluliselt pidurdada vee äraandmist, kuid ei saa seda suurendada, kui õhk on veeauruga küllastunud (näit. udu korral). Õhulõhede avanemise tingib sulgrakkude turgor, see on aga omakorda olenev nii taime veevarustusest kui ka rakumahla osmootselt seisundist. Kui õhulõhed on püsivalt lahti, kulgeb transpiratsioonikõver analoogiliselt evaporatsioonikõveraga ning gaasivahetus ei ole takistatud. Kui õhulõhed päeval sulguvad, nagu see tavaliselt toimub halvenenud veevõtu või suurenenud veekao korral, langeb transpiratsioon järsult (30. joonis). Kui õhulõhed on pidevalt kinni (põuaajal), säilib vaid kutikulaarne transpiratsioon ja varustamine CO₂-ga halveneb. Tänu transpiratsioonile saab taime pidevalt vett ja mineraalsooli, kaudselt aga mõju-



30. joonis. Auramine veepinnalt (või seda asendavalt märjalt pinnalt) ja transpiratsioon päeval.

A — põhimõtteline skeem: ülemine kõver — auramine, alumine — transpiratsioon, pidev joon — hea veevarustuse korral, katkendjoon — halva veevarustuse korral pärast õhulõhede sulgumist (noolega märgitud punktis).

B — transpiratsioon kuiva aruniidu taimedel kuiva perioodi algul (ülal) ja lõpul (all): 1 — kuld kann (*Helianthemum nummularium*); 2 — põldjumikas (*Centaurea scabiosa*); 3 — verev kurereha (*Geranium sanguineum*). 4 — auramine samal ajal (skaala paremal) (Müller-Stolli ja Lerchi, 1972 järgi).

tab transpiratsioon gaasivahetust ning selle kaudu fotosünteesi; niisiis on hea veevarustus taimede kõrge produktiivsuse eeldus.

Transpiratsiooni intensiivsust määratakse auranud vee hulga 1 t jooksul taime (lehe)-toor- või kuivmassi 1 g kohta või lehe pindala ühiku (1 dm²) kohta. Tegelikult leitakse see näitaja äralõigatud taimeosade korduva kaalumise teel lühikese ajavahe miku (1–3 min.) järel.

Transpiratsiooni hinnatakse ka transpiratsioonikoefitsiendi kaudu, s. t. transpireerunud vee hulga ja sama aja jooksul taimes juurdekasvanud kuivaine hulga suhtega. Transpiratsioonikoefitsient näitab, kui ökonoomselt taim kasutab veevarusid. See näitaja on oleneb liigist, kasvukohast, ilmast jm.

Nii auramist kui ka transpiratsiooni intensiivistab õhu kuivus (madal õhuniiskus), mulla- ja õhutemperatuuri tõus ning tuul, eriti aga need tegurid koos (kuivad kuumad põuatuuled). Füsioloogilise protsessina on transpiratsioon ka kiirguse intensiivsuse ja lainepikkuse mõjust ning mineraaltoitumuse seisundist. Otseses päikesekiirguses on transpiratsioon mitu korda suurem kui hajusas valguses, valguse käes võrratult suurem kui pimeduses. Transpiratsiooni limiteerib peamiselt siiski mullaniiskuse kahanemine.

**Puuliikide keskmine transpiratsioon suvepäeval metsas
(Lerchi, 1972 järgi)**

Puuliik	Lehestiku mass kg/ha	Transpiratsioon	
		l/ha	mm
Harilik mänd	12 550	23 500	2,35
Harilik kuusk	31 000	43 000	4,3
Euroopa lehis	13 950	47 000	4,7
Arukask	4 940	47 000	4,7

**Summaarne auramine odrapõllul (Leningradi obl. 1955. a.)
(B. Mitsurini, 1964 järgi)**

Odra arengufaas	Faasi kestus	Summaarne auramine mm
Külvist tärkamiseni	7.—17. VI	20
Võrsumine	18. VI—6. VII	54
Kõrsumine	7.—23. VII	55
Loomine	24. VII—5. VIII	30
Õitsemine	6.—25. VIII	46
Valmimine (täisküpsuseni)	26. VIII—15. IX	26
Kogu vegetatsiooniperiood kokku	7 VI—15. IX	231

Üksiktaimede transpiratsiooni on võimalik määrata vajaliku täpsusega nii katse- kui ka välitingimustes, palju raskem on aga määrata kogu koosluse ja kasvukoha veekulu, kuigi sellel on oluline tähtsus põllumajandusele ja maastiköökoloogiale. Üks võimalus on siin üksiktaimede veekulu liitmine (11. tabel), teine — summaarse auramise määramine arvutuslikult aastase sademete hulga ja äravoolu vahena. Summaarne auramine on auramine kogu kooslusest, s. o. taimede vahel olevalt mullalt ja taimedest transpiratsioonina * Kui muld on märg, siis summaarne auramine võib olla võrdne auramisega paljalt mullalt ja auramise intensiivsuse määrab peamiselt maapinna kiirgusbilanss. Kui aga muld ei ole märg, hakkavad olulisemat osa etendama mulla omadused ning taimkatte iseloom ja summaarne auramine taimestunud aladelt ületab tavaliselt auramise paljalt mullalt. Hõreda taimkatte korral (näiteks noored taimed hõredalt külvatuna põllul) on summaarses auramises ülekaal auramisel mullalt, tihedama taimkatte korral aga läheb üha suurem osa summaarsest auramisest transpiratsiooni arvele.

* Viimasel ajal eristatakse summaarset auramist ja üldauramist ehk evapotranspiratsiooni. Viimase puhul arvestatakse peale transpiratsiooni ka auramist märgade taimede pinnalt.

Üheaastaste kultuurtaimede kasvamise käigus summaarne auramine algul suureneb, siis väheneb (12. tabel), transpiratsioonikoefitsient taimede kasvades aga pidevalt väheneb.

VEEBILANSS

Vastuvõetava ja äraantava vee hulga vahet nimetatakse **veebilansiks**. Enamikul kõrgematel taimedel peab veebilanss teatud aja vältel tasakaalustuma; see on maismaataimede elus üks olulisemaid nõudeid. Kui taimed ajuti võtavad vett vastu rohkem, kui nad kulutavad, siis näiteks sukulendid (turdtaimed) talletavad selle säilituslehtedes või -vartes, teised taimed väljutavad aga liia gutatsiooni teel. Kui veekulu on suurem, kui seda saadakse mullast, järgneb taime närtsimine, mis on ajutine (näit. keskpäevane), kestva veepuuduse korral aga pöördumatu ja põhjustab kuivussurma.

Taime veega varustatuse määra näitab taimekudede (eriti lehtede) **veesisaldus**. Veesisaldus on seotud kudede anatoomilise ehitusega, mistõttu see on eri kasvukohtadel küllaltki erinev ning kõigub 30% (mõnedel mittersukulentsetel kõrbetaimedel) ja 90% (rohttaimedel kuusikuis) vahel toormassist. Kui taime veesisaldus lahutada veesisaldusest veega küllastumise korral (niiskel hommikul või niiskuskambris), saadakse tegelik **veevajak** e. reaalne veedefitsiit. Taimede vastupidavust veepuudusele iseloomustab katseliselt määratav hukueelne veevajak e. subletaalne veedefitsiit — äärmine veekaotus, mille korral taim saab tingimuste paranemisel taastada normaalse veesisalduse (13. tabel).

Taimed, mis elavad kogu elu vältel tingimustes, kus on piisavalt mullaniiskust (kuid mitte vees), ja mille veebilanss on hästi tasakaalus, kannavad **mesofüütide** nimetust. Siia kuulub enamik taimi humiidse kliimaga aladelt, nii et ka Eesti taimestik on esikohal mesofüüdid. Mesofüütidel pole väliselt avalduvaid kohastumusi ei vee säilitamiseks ega selle kiireks väljutamiseks.

13. tabel

Veevajak mõningate kasvukohtade taimedel
(mitm. autorite järgi, Gorõšina, 1979)

Näidised kasvukohtadelt	Veevajak lehtedes %	
	tegelik	hukueelne
Vee- ja kaldataimed	0,1—3	5—15
Kuusiku rohu- ja puhmarinde taimed	0,1—12	14—55
Tammiku varakevadised efemeroidid	1,5—13	26—41
Tammiku suvised rohttaimed	3—40	40—68
Kuivstevi kserofüüdid	2—25	35—80

Transpiratsioon reguleerub õhulõhede abil. Osmootne rõhk on mõõdukas, veesisaldus keskmine. Sellest hoolimata võib ka mesofüütide veemajandus üsna kergesti muutuda aasta- ja päevaajast, kasvukohast ja mikrokliimaatilistest tingimustest olenevalt ning olla erinev isegi ühe ja sama isendi eri osades. Nii on kõrgekasvulistel taimedel (eriti puudel) ladvalehed kuivalembesema ehitusega kui keskmised või alumised lehed, metsaserva põõsail erinevad valguse käes olevad lehed varjulehtedest ja vastavalt sellele erineb ka fotosünteesi intensiivsus.

Aladel, kus kliima on palav ja kuiv, kasutavad mesofüüdid otstarbekalt ära niiskemat ja jahedamat aastaaega. Näiteks stepide ja kõrbete efemeerid ja efemeroidid on lühikese (kiiresti kulgeva) kasvuperioodiga taimed, mis elavad põua üle seemnetena või maa-aluste säilitusorganitena.

Hoolimata sellest, et mullas on rohkesti vett, ei tarvitse see olla alati taimedele kättesaadav, näiteks madalate temperatuuride või selle tõttu, et ta on mullakolloididega tugevasti seotud. Säästest tingimustes kasvavad psühhrofüüdid — põhjaalade ja kõrgmäestike külmade muldade taimed. Nende ehituses ilmneb kuivalembesuse jooni, kuid ka kohastumusi tugevatele tuultele, mis koos annavad taimedele kseromorfse ilme. Niisugused on näiteks boreaalsed okaspuud (okka ehituse kseromorfismist vt. «Botaanika» I, lk. 304), igihaljad (pohl, drüüas, kukemari) või suvehaljajad (sinikas, polaarpaju) kääbuspõõsad, samuti rohtsed püsi- kuld (jusshein, võnkvars). Nende lehed on kitsad, kokkurulluvad või nahkjad ja vahakihiga kaetud, mis kõneleb allasurutud transpiratsioonist. Psühhrofüüdid on rohkete üleminekute kaudu seotud k r ü o f ü ü t i d e g a — kuivade-külmade kasvukohtade taimedega, mille kõige äärmuslikumaks näiteks on kõrgmägikõrbete padjand- taimed.

Kasvukohtades, kus veevõtt on soodus, veekulu kõrge õhuniis- kuse tõttu aga väike, valitsevad hügrofüüdid. Eesti taimes- tikus leidub hügrofüüte peamiselt märgadel niitudel, lodudes, var- jakate metsade alumistes rinnetes (varsakabi, õrn lemmalts, nõia- kold, soo-sõnajalg jt.). Rohkesti on hügrofüüte niiskes troopikas. Veetaimedega võrreldes on hügrofüütidel osmootne rõhk väiksem. Nende epidermil on õhuke kutiikula, tihti ka väljaulatuvad näsad ja õhulõhed, lehed on õhukesed, hästi arenenud tohlokoega; varre keskosas kujuneb õhukanal. Juurestik on nõrgalt arenenud.

Taimedel, mille kasvukohtades ajuti esineb veepuudust, on kujunenud mitmesuguseid kohastumusi vee varumiseks ja säästli- kuks kasutamiseks. Need taimed moodustavad k s e r o f ü ü t i d e rühma, mis oma kohastumuste mitmekesisuse ja täiuslikkuse tõttu pakuvad ökoloogidele erilist huvi. (Selleski õpikus käsitletakse neid eraldi.) Kohastumine kuivusele on kogu evolutsiooni vältel olnud üks maismaataimede põhilisemaid arengusuundi, sest vee- puudus oli peamisi raskusi maismaa «vallutamisel» pärast vesi- keskkonnast väljumist.

Et esitatud jaotus on jäme, siis eristatakse vajaduse korral vahepealseid rühmi, kuigi nende piiritlemiseks pole üldtunnustatud kriteeriume. Sageli eraldatakse lisaks tõelistele mesofüütidele veel kuivapoolsete kasvukohtade kseromesofüüte, niiskepoolsete kasvukohtade hügro-mesofüüte ning niisketes, kuid külmades kasvukohtades kasvavaid psühhromesofüüte. Hügro-mesofüüte leidub rohkesti niisketel niitudel. Nende hulka kuuluvad näiteks aas-jürilill, roomav tulikas, põlvjas rebasesaba jt. Kseromesofüüdid on näiteks punane aruhein, sirplutsern, mägiristik jt. Sügavale ulatuv võimas juurestik lubab kseromesofüütidel kasvada koos kserofüütidega.

Veebilansi poolest eriolukorras on liaanid ja epifüüdid, mis saavad kasvada vaid tingimustes, kus veevarustus on hea. Liaanidel ehk ronitaimedel on kiiresti kasvavad pikad peened varred, mis väändudes või teiste taimede külge klammerdudes saavad väikese «materjalikuluga» tungida ülemistesse rinnetesse, valguse kätte. Kasutades oma orgaanilist toodangut mitte tugikudede, s. t. massiivse puidu loomiseks, nagu seda teevad puud, vaid uute pikkvõsude kasvatamiseks, suudavad liaanid edukalt võistelda suurte puudega ja neid isegi lämmatada. Seevastu veevarustus läbi peente painduvate varte, mille pikkus võib ulatuda üle 100, isegi 200 m, on raskendatud, kuigi trahheed on avarad. See ongi põhjus, miks suured puitliaanid saavad kasvada ainult niiskes troopikas ja subtropikas, parasvöötmes aga piirduvad niiskete lammi- ja lodumetsadega. Meiegi flooras kasvav ainus kõrge liaan — humal — eelistab ojakaldaid.

Epifüüdid, pealistaimed elavad kogu elu teiste taimede peal, omamata kontakti maapinnaga. Kogu vee ja mineraaltoidu peavad epifüüdid ammutama õhust. Eurühdrilised samblikud ja samblad on jahedas parasvöötmes ja soojade vöötmete kuivemal aladel ainsad epifüüdid. Epifüütide rohkus on erakordne troopikametsades. Toitumiseks õhuniiskusest või vahetult vihmaveest on troopilistel epifüütidel kujunenud mitmesuguseid kohastumusi, nagu hügrokoopne juurenahk ning mahutid vee ja kõdu kogumiseks (lähemalt vt. «Botaanika» I, lk. 195, «Botaanika» II, lk. 403, 640). Veevarustuse raskuste tõttu on troopilistel epifüütidel kserofüütidele omaseid jooni (näiteks helmekaktus *Rhipsalis* on sukulent)

KSEROFÜÜDID

Selle rühma taimed on võimelised aktiivsel eluperioodil pike-mat aega õhu ja mulla kuivust taluma. Kserofüüte ehk kuivustaimi võib leida peaaegu kõigis kliimapiirkondades, kuid levinuimad on nad ariidsetel aladel — steppides, poolkõrbetes ja kõrbetes, mujal aga kuivadel nõlvadel ja liivikutel. Nende elutegevuses ja ainevahetuses on mitmeid vastuolusid. Niiskusvaestes kasvukohtades peaks nende veevahetus olema väike, kuid palavates kohtades kasvades vajavad nad normaalse temperatuuri säilitamiseks rohkesti aurustatavat vett. Kui vastu võetakse vähe vett, satub taimesse ka vähe toitaineid. Ohulõhed peavad kuival ajal olema

suletud, et veekulu oleks väike, kuid siis alaneb CO₂-assimilatsioon; seetõttu on kserofüüdid aeglase kasvuga.

Vastavalt veevõtu omapärale on arenenud ka kserofüütide juurestik. Osal neist on see pindmine ja tugevasti harunev, teistel, vastupidi, sügavuti kapillaarvee või põhjaveeni ulatuv. Viimasel juhul haruneb juurestik just sügavamates mullakihtides. On liike, eriti kõrbetaimede hulgas, mille juured ulatuvad paarikümne meetri sügavusele pinnasesse, näiteks kaameliastel (*Alhagi camelorum*) ja mõned puju *Artemisia* liigid.

Kõik kuivade kasvukohtade taimed pole siiski oma veebilansi poolest kserofüüdid. Pseudokserofüütide hulka kuuluvad taimed, millel kasvuajal veepuudust tegelikult pole. Need on kas lühikese kasvuperioodiga efemerid (üheaastased lühieataimed) või efemeroidid (püsikud geofüüdid), mis kasutavad ära lühikese niiske aastaaja, põuaaja aga elavad üle kuumakindlate seemnete või maa-aluste säilitusorganitena. Siia kuuluvad kõige veevaesemate ja juhuslike sademetega kõrbete taimed. Pseudokserofüütideks võib pidada, ehkki see on vaieldavam, sügava juurestikuga kõrbetaimi, mis sademetevest olenemata on põhjavetega hästi varustatud ning võivad palavaimalgi ajal tohutult transpireerides tagada tõhusa gaasivahetuse ning anda suurt produktsiooni. Siia kuuluvad ka sellised kõrbevööndi kultuurtaimed nagu arbuus, melon, datlipalm jt.

Tõelised kuivustaimed vastavate anatoomilis-morfoloogiliste ja füsioloogiliste kohastumustega kuiva aja talumiseks jagunevad järgmiselt.

1. Kseromorfised taimed. Need on suhteliselt kuivade kasvukohtade asukad, millel on mõningaid kohastumusi transpiratsiooni vähendamiseks, nagu paks kutiniseerunud epiderm, tihe karvastik, sügaval peituvad õhulõhed, lehtede rullumise võime (kõrrelistel), lehepinna vähenemine (näit. kanarbikulistel) või täielik lehtede reduktsioon ja võsu kujunemine peamiseks fotosünteesiorganiks (raagtaimed, nagu luudpöösas, *Sarothamnus*). Kseromorfism on sageli seotud aeglase kasvuga ja padjandilise kasvokujuga. Kõiki ülalnimetatud kohastumusi ei saa aga pidada olenevaks ainult veepuudusest. On selgunud, et näiteks rabataimede «kseromorfne» ehitus on tingitud hoopis lämmastiku- ja fosforivaegusest.

2. Sukulendid ehk turdtaimed on kserofüütide kõige omapärasem rühm. Siia kuuluvad nii lihakalehelised lehtsukulendid, nagu agaavid ja aaloed, paljud paksulehelised (meie taimestikus kukeharjad, võsu-liivisibul) ja ka tüvisukulendid — kaktuselised, piimalillelised, stapeeliad. Enamikul tüvisukulentidel on lehed täielikult redutseerunud, osal aga püsivad vaid lühikest aega; assimilatsioonorganiks on turdunud varred. Sukulentidel on hästi arenenud veesäilituskude, mistõttu nad saavad osmootse väärtuse hoida pidevalt madalal. Paljude sukulentide eluprotsessid on täiesti omalaadsed: näiteks kaktuste õhulõhed on päeval

suletud, öösel aga avatud ja põhiline CO₂ hankimine toimubki öösel; see talletatakse erilisel viisil, päeval aga sünteesitakse selle varal uusi orgaanilisi aineid. Sukulentide eluprotsessid on aeglased, ka taimede juurdekasv on aeglane. Kogutud veevaru arvel võib taim pikemat aega niiskust juurde saamata kasvada. Hamburgi botaanikaaias tehtud katses kaotas 37,5 kg raskune kaktus 6 aasta jooksul oma kaalust 11 kg, kuid kasvas hoolimata sellest, et ta selle aja vältel tilkagi vett ei saanud. Vee äärmuslikku säästmist võimaldab kaktustel kerajas kehakuju (keral on teatavasti väikseim pindala antud ruumala juures), mitmekihiline tihe epiderm äärmiselt väheste õhulõhedega, samuti karvasus.

Sukulentide peamine levila on palavvöötmeline kõrbed, kus vihma sajab lühiajaliselt ja korrapäraselt, kuid vihmavett varub kiiresti pindmine juurestik. Pakaselise talvega kõrbetes võib veesäilituskude külmuda. See asjaolu takistab sukulentide levimist põhja poole.

3. Eukserofüüdid ehk päriskuiivustaimed on hea veeregulatsiooniga eurühüdrilised taimed, millel veesäilituskude puudub või on väga nõrgalt arenenud, lehed on paksud, nahkjad ja tugevad, õhulõhed sageli lehe mõlemal küljel ja neid on palju. On liike, millel õhulõhed on ainult lehe allküljel. Kuival ajal lehed rulluvad kokku, moodustades toru, kuhu siis õhulõhed avanevad (mitmete kõrreliste, näit. vareskaera lehed) Omaette rühma moodustavad kserofüüdid, millel lehed on täielikult redutseerunud (afüllia ehk lehitus, näiteks *Ephedra*, *Calligonum*) või neist on säilinud vaid väikesed soomused (näit. saksauulil, *Haloxylon*).

Eukserofüüdid kulutavad vett rohkesti siis, kui seda on mullas küllaldaselt, ja loovad sel ajal valdava osa uutest võsudest. Kuival aastaajal nende õhulõhed sulguvad ning lehed või ka osa võsuid variseb. Kui lehed jäävad püsima, siis nad rulluvad või on väga jäigad, veevaesed. Säilivates taimeosades on rakuplasma äärmiselt vastupidav kuivamisele (võib ilma kahjustumata kaotada kuni 80% oma veesisaldusest). Eukserofüüdid kasvavad pikema vihmaaegadega või niiske-jaheda talvega kõrbepiirkondades.

MINERAALTOITEREŽIIM

Koos veega võtab taim mullast kõiki eluks vajalikke elemente peale süsiniku ja hapniku. Seega veerežiim määrab suurel määral ka mineraaltoiterežiimi. Peale selle reguleerub üksikute toiteelementide vastuvõtt ionivahetuse jt. füsioloogiliste mehhanismidega. Taime toitumisel eriti olulised kahevalentsed katioonid on seotud õhema veemolekulidest ümbrisega ning adsorbeeruvad peamiselt mullakolloididele, seevastu ühevalentsed Na⁺- ja K⁺-ioonid, mis on ümbritsetud rohkete veemolekulidega, on liikuvad ja humiidsetes tingimustes kaovad mullast kiiresti. Ülevaate

Taimetoitainete jaotus füsioloogiliste ja biokeemiliste omaduste järgi (K. Mengeli järgi)

Elementid	Omastamine ja transport taimedes	Füsioloogilised ja biokeemilised omadused
C H O	Omastamine gaasina (CO_2 või O_2), C — omastamine ka HCO_3^- -na, O — omastamine osaliselt H_2O -st, H — omastamine H_2O -na	Orgaaniliste molekulide tähtsaimad osised
N S P B Si	Omastamine oksükompleksvormina NO_3^- SO_4^{--} ; fosfaat-, boraat-, silikaat-N puhul ka NH_4^+ ja NO_3^- kujul. Transport anorgaanilise ioonina või ka orgaanilise molekulina, näit. aminohapped, amiidid, estrid	Orgaaniliste struktuuride tähtsaimad osised. NO_3^- ja SO_4^{--} seotakse redutseeritud sahhariidide skeletti. Vabad S- ja N-aatomite elektronpaarid moodustavad kelaate. Fosfaat, boraat, silikaat moodustavad -OH rühmadega estreid
K Na Mg Ca	Omastamine ja transport kationina	Esinevad neeldunult orgaanilises ühendis. Tõrjutakse kergesti välja. Ca ja Mg osaliselt kelaatidena, Mg ensüümi aktivaatorina
Fe Mn Cu Zn Mo	Omastamine kationina või metallkelaatidena, välja arvatud Mo — MoO_4^{--} -na. Transport anorgaanilise ioonina või metallkelaatidena	Esinevad ensüümide metallkomponentidena. Muudavad oksüdatsiooniastet, põhjustavad ensüümreaktsioone. Valdavalt kelaatühendid

taimetoitainete omastamise ja liikumise iseärasustest annab 14. tabel.

Liikuvate ionide püsimit taimede oleluskeskkonnas tagab ka kõikide teiste organismide elutegevus ja nende jäänuste pidev mikrobioloogiline lagunemine. Mida intensiivsem on bioloogiline aineringe, seda paremini on taimed toitainetega varustatud, eriti fosfori ja lämmastikuga. Selle ringe katkemisel ühineb fosfor kiiresti taimedele kättesaamatuiks ühendeiks, lämmastik aga uhitakse välja.

Üks väheseid elemente, mille rohkus või vähesus mullas oluliselt muudab taimekoosluste liigilist koosseisu, on kaltsium. Lubjarikkad kasvukohad on enamasti ka liigirikaste taimekooslustega, milles on rohkesti kaltsiifiliseid taimi.

Kaltsiifilisuse põhjused on arvatavasti mitmesugused, ent kõige olulisemaks peetakse siiski mullareaktsiooni (pH) kui mulla kemismi väljendavat kasvukohategurit. CaCO_3 -rikkast lähtekivi-

mist (Eestis paed, dolomiidid) tekkinud karbonaatsed, neutraalsed või ainult nõrgalt happelised mullad on rikkaliku bakteriaalse mikroflooraga ning soodsad ka mügarbakterite tegevuseks, mis omalt poolt suurendab liigirikust.

Suhtumise järgi mullareaktsiooni jagunevad maismaataimed basidofiilseteks, mis eelistavad aluselisi muldi (kõrgeid pH väärtusi), ja atsidofiilseteks, mis elavad paremini happelistel muldadel (madalate pH väärtuste juures). Esimesed ongi enamasti kaltsifiilid (lubja-, täpsemalt kaltsiumilembesed), teised kaltsifobid (lubjapõlgajad), suure Ca^+ -sisalduse suhtes tundlikud taimed (täiesti ilma kaltsiumita ei saa elada nemadki).

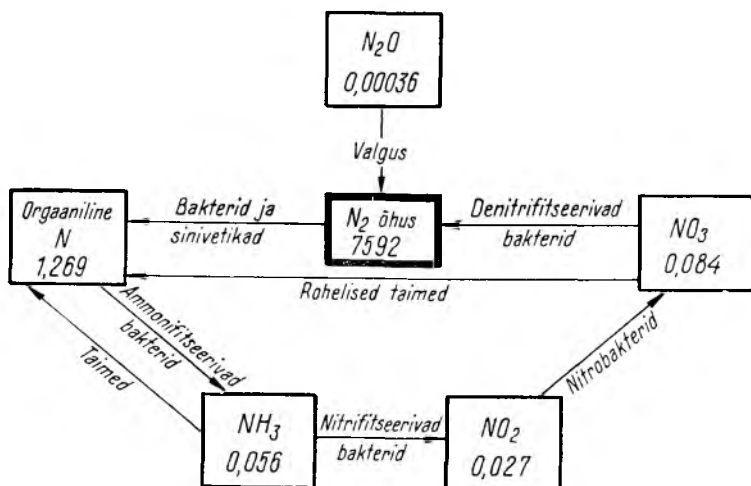
Kaltsifiilid asustavad Eestis eriti loopealseid (angerpist, varretu ohakas, sirplutsern, värv-varjulill), toiterikkaid madalsoid (möökhrohi, lubikas, pääsusilm) ja rannikuid (tuderluga, angervars jt.) Tuntumad kaltsifobid on kanarbik ja tupp-villpea, eriti aga raba-turbasamblad (*Sphagnum fuscum*, *S. rubellum* jt.). Happelistel põllumuldadel kasvavad väike oblikas, harilik nälghein, hall kaderohi jt., vaeste liivmuldade taimed on atsidofiilsed võnkvars, jusshein, sininukk jt.

Nagu näitavad rohked katsed oleneb taimede pH-amplituud aastaajast ja piirkonnast. Ökoloogiline pH-optimum võib tunduvalt erineda looduses vaadeldavast fütotsönootilisest optimumist. Nii on leitud, et võnkvarre looduslikes kooslustes on pH 3,5 ja 4,5 vahel, vesikultuuris aga 3,5 kuni 6,5 ning nõukatsetes isegi kuni 7,7 (eelistab 5,5) (Walteri, 1960 järgi)

LÄMMASTIKUREZIIM

Mullast võetavatest elementidest on lämmastikul eriti tähtis osa taimede elus. Mullast saab taim lämmastikku ammoonium- (NH_4^+) või nitraat- (NO_3^-) ionidena. Esimene on niisama kättesaadav kui kaaliumioon, mis adsorbeerub mullakolloididel. Nitraatioon küll ei adsorbeeru, kuid esineb mullavees ning on seepärast hõlpsasti väljauhutav. Suur osa lämmastikust on seotud elusate taimede, taimejäänuste, eriti aga mullamikroobide ja huumushapete koostisse, kust teda vabaneb pidevalt mikrobioloogiliste protsesside käigus. Seepärast ei anna mulla üldlämmastikuvaru keemiline määramine kujutlust lämmastikuringe intensiivsusest (31. joonis)

Nitraatide eriti hoogsat juurdetulekut nitrifikatsioonil näitavad nitraadilembesed ehk nitrofiilsed taimed. Viimased on resistentsed mulla suhteliselt kõrge lämmastikuisalduse suhtes. Nende idanemist soodustab KNO_3 manulus. Nitrofiile leidub looduses mereranniku adruvallidel, veelindude kolooniates, loomaurgude naabruses jm., inim mõjustatud taimkattes aga tugevasti väetatud ja reostatud paikades, põlendikel ja raestikel. Kui nitraadilembesust hinnata viiepäevase skaalas, siis Ellenbergi järgi



31. joonis. Lämmastikuringe ja lämmastiku hulk atmosfääris ja biosfääris arvatatuna maapinnaühiku kohta (kg/m^2) (Bowen, 1966).

on tüüpilised nitrofiilid orashein, kerahein, murunurmik, naat, mets-harakputk, vesikress, raud- ja kõrvenõges jt. Nitraatide rohkus taimedes võib tingida herbivooridel ja inimesel mürgistusi.

Nitriifitseerivad bakterid on tundlikud hapnikuvaeguse ja mulla-happesuse suhtes, seetõttu liigniisketel happelistel muldadel nitrifikatsioon rauged ja lämmastik koguneb ammooniumühendesse. Ammooniumlämmastikku eelistavaid taimi nimetatakse ammonoofiilseteks.

Nitraadivaestes kasvukohtades (raba, tundra) avaldub taimedel käabuskasv, kseromorfism, mida on õigem pidada peinomorfismiks, s. o. vaeguskujususeks.

Lämmastiktoitumist parandab märksa mitmel taimerühmal kujunenud sümbioos mügarbakteritega (liblikõielistel) ja kiirikseentega (leppadel, hõbepuudel, porsal), mis suudavad seondada õhulämmastikku. On mõningaid lootusi nitriifitseerivate bakterisümbiontidega varustada ka teisi taimi, mis lahendaks kulukate lämmastikväetiste probleemi. Alles sel juhul oleks võimalik suuri õhulämmastikuvarusid kasutada lämmastikuvajaduse katmiseks nende kultuurtaimede kasvatamisel, mille toodang määrab inimkonna toiduvarude ulatuse.

Teistest teedest orgaaniliste ühendite lämmastiku taaskasutamiseks väärivad mainimist sümbioos mükoriisaseentega (kõpelistel, kanarbikulistel), vastastikune seos taimede juuri ümbritsevate (risosfääri) bakteritega ning loomsete valkude lagundamine putuktoiduliste taimede (huulheinad, sarratseeniad, võipätakad, vesiherned) püügiorganais.

KASV SOOLDUNUD MULDADEL

Lahustuvate mineraaloolade kuhjumine mullas, mida täheldatakse mererannikuil, stepisoolakuil ja soolakõrbetes, muudab sellise kasvukoha enamikule taimedele elukõlbmatuks. Põhjuseks on nii mullalahuse osmootse väärtuse suurenemine, mis raskendab taimede veevõttu, kui ka mõnede soolade, eriti kloriidide ja aluseliste karbonaatide mürgisus. Soolade rohkus pidurdab valkude biosünteesi, surub maha mullamikroobide kasvu. Mullalahuse osmootse väärtuse suurenemisel 5 atmosfäärini, mis vastab NaCl-lahuse 0,6-% kontsentratsioonile, lakkab veevõtt enamikul kultuurtaimedel. Soolalahusega tänavaid kastes hävitatakse umbrohud, kuid kahjustatakse ka teedeäärseid puid ja põõsaid.

Looduslikel sooldunud muldadel ei puudu siiski sellele kohastunud taimed. Seal kasvavad halofüüdid e. soolataimed, mis on väga soolakindlad või isegi vajavad arenemiseks normaalsest kõrgemat mullasoolsust. Viimaseid nimetatakse ühtlasi halofiilseteks e. soolalembesteks taimedeks.

Kui on vaja halofüütidele vastandada normaalse mineraaltoitumisega taimi, nimetatakse viimaseid glükofüütideks e. magetaimedeks.

Halofüütidel on mitmesuguseid kohastumusi, mis võimaldavad neil kasvada sooladerikkas keskkonnas. Kõikidel neil toimub liigsete soolade kahjutustamine nende sidumise teel orgaaniliste hapetega või eriliste kaitseainetega. Kõrgem soolade kontsentratsioon rakumahlas tingib halofüütidel kõrge (üle 50 at) osmootse rõhu.

Kohastumise järgi soolasusele jaotatakse halofüüdid 3 pearühma.

1. Euhalofüüdid ehk pärissoolataimed e. soolakutaimed on stepisoolakute, soolakõrbete ja mererannataimed, millel on võime koguda endasse suuri soolahulki (kuni 50% tuhast). Selle omaduse tõttu on neid kasutatud sooda ja potase tootmiseks (siit nimetused *Salsola kali*, *S. soda*). Välisilmelt võivad nad meenutada sukulente: lehed on lihakad, kahekihilise sammaskoega (*Obione*, *Suaeda*, *Honckenya*), varred lülilised, veesäilituskoega (*Salicornia*, *Halocnemum strobilaceum*). Soolakutaimede varis sisaldab nii palju sooli, et taimede alla moodustub iseloomulik soolakoorik ning mullad leelistuvad.

2. Krinohalofüüdid ehk eritus-soolataimed on samuti kõrbe- või mereranna- (mangroovi-) taimed, kuid soolade ülejääk eritub neil lehtedest eriliste näärmete kaudu. Siia kuuluvad Kesk-Aasia kõrbetaimedest tamarisk (*Tamarix*), kermek (*Limonium*), frankeenia (*Frankenia*) jt., mille lehed ja oksad on tihti kaetud krudiseva soolakoorikuga. Lehtede ehituselt on nad kseromorfsed või mesomorfsed.

3. Glükohalofüüdid ehk magesoolataimed on kserofiilse ilmega stepi- ja poolkõrbetaimed. Nende soolakindlus on tingitud sellest, et juured ei ima liigselt sooli, mille tõttu soolade kogunemist taimes või nende transporti läbi juhteteede ei toimu. Selle kohastumuse lähemat mehhanismi uuritakse.

Sooldunud muldadel võivad kasvada ka mõned glükofüüdid, nagu pilliroog, millel juurestik on sügaval, kus soolade sisaldus on väiksem. Mereranniku lõugastes ja luidetel võime kohata mitmesuguseid üleminekuid halofüütidelt hügrofüütide ja kserofüütideni.

MEHAANILISED TEGURID

Tuul muutub kasulikust õhku segavast, valgust ühtlustavast, õietolmu ja leviseid kandvast tegurist kahjulikuks, taimede elutegevust häirivaks jõuks alates õhu liikumiskiirusest 11 m/s (üle 6 palli) ning purustavaks jõuks kiirusel üle 25 m/s. Tugevad tuuled on iseloomulikud mererannikutele, mäestikele ja avamaastikele (rohtlad, kõrbed), kus nad mõjutavad peamiselt taimede välisilmet ja kasvukuju. Vähemal määral muutub liigiline koosseis, sest maapinna ebatasasuste ja mikrokliima erinevuste tõttu leidub alati kasvukohti, kus tuule mõju on nõrgem. Taimkate ise pidurdab tuult ning tuulele avatumalt paiknevate isendite ja orgaanite kahjustumise hinnaga kaitstakse ülejäänuid.

Tugev tuul on kahjulik seetõttu, et ta suurendab ülemäära transpiratsiooni, tekitab imevat õhuvoolu, mille tagajärjel õhulõhede õhukambrid purunevad ja õhulõhed rebenevad, liigutab ja murrab lehti, mille tõttu roodude juhtkimbud sulguvad; selle kõige tagajärjel tuulele eksponeeritud taimeosad kuivavad ning taimede kasvus ilmnevad deformatsioonid. Tekivad ühekülgse, liputaolise võraga tuulepuud, pöösad omandavad voolujoonelised kontuurid, maapinnalähedaste võsude parema säilimise tõttu kujuneb maadjas kasvukuju. Kõige tormikindlamad on sügava juurestikuga puud — tammed, männid, eukalüptid jt.

Kohalikest metsapuudest on kõige tuulehellem kuusk: raie- ja servades ja hõredates metsades leidub sageli juurtega üleskistud puud — tormiheidet. Keeristormid (trombid) ja orkaanid tekitavad ka tuulekindlates metsakooslustes tüvede tormimurdu ja paiskavad puud maha. Viimased suuremad tormikahjustused Eestis olid 1967. a. augustis ja oktoobris ning 1969. a. novembris. Eriti said kannata Lääne-Eesti metsad. Varasemad selle sajandi suuremad tormid olid 1923., 1938. ja 1943. a.

Tuule kahjulik mõju tugevneb siis, kui tuul kannab kaasa jääkristalle (tundras), soolase merevee piisku (rannikul) ja liivateri (kõrbes). Metsatundras ja kõrgmägedes avaldub lume ja tuule kulutav tegevus koos külmakahjustustega kõige tugevamini lumepinna kõrgusel; sageli on puittaimkate sellel kõrgusel otsekui taseks põetud.

Sademete kahjustusi tekitavad taimedele tugevad vihmad, rahe, lumi, jäide ja härmatis. Lumerohketel talvedel painutab lumi oksid ja koolutab noori tüvesid (lumevaalimine). Et lume tihedus on 0,1 kuni 0,8 g/cm³ (maksimaalne lumelõrtsi korral), võib juba mõnekümne sentimeetri paksune märja lume kiht murda igihaljaste puude oksid. Tugevamat lumesadu on Eestis sel sajandil olnud aastail 1911, 1938 ja 1958.

Mäestikes veereb sulav lumemass teel üha suurenevate laviinideni orgu. Alalistel laviiniteedel ei kasva puud, ainult vetruvate okstega pajud, kased ja lepad suudavad neis paigus püsida, tähistades laviiniohtlikke kohti.

Tuli taimkatte hävitajana võib olla looduslik tegur, peamiselt (Eestis 99% juhtudest) aga on see inimtegevusega kaasnev nähtus.

Metsapõlengud ehk metsatulekahjud jaotatakse kolme liiki. Pinnatule korral põleb varis, kulu, metsakõdu, samblikud, puhmastaimed, hävib alusmets ja järelkasv, paksukorbalised vanad puud säilivad. Ladvatule korral lisandub pinnatulele puude okste põlemine, tuli liigub kiiresti (kuni 25 km/t) ja hüppeliselt; see on ohtlik metsapõleng, mis hävitab kogu metsa. Maatule (maasisese põlengu) korral põleb pikkamisi kuiv turvas ja toorhuumus, ohustades sellega puude ja põõsaste juuri. Hõredalt asustatud piirkonnis võtavad metsapõlengud tohutu ulatuse, ja kui nad korduvad iga 20—30 aasta järel, ei saa välja kujuneda vanad stabiilsed metsakooslused. Eestis leidsid suured metsapõlengud aset 1944. ja 1948. aastal.

Rohtlapõlengud on tavalised stepi- ja savannivööndis kuivaperioodidel, sest nii laiendatakse seal karjamaid ning valmistatakse pinnast ette maaharimiseks. Kuid sageli levib tuli hõrendikesse ja metsadesse, hävitab seal loomade elupaiku ning põhjustab taimestiku vaesumist ja taimkatte lihtsustumist.

Rootsis saadud andmeil võib leekide temperatuur tõusta üle 1000 °C, kuid kõrguse ja sügavuse muutudes põlemistemperatuurid langevad: juba 3 cm sügavuses mullas põleva kihi all oli temperatuur kõigest 26 °C. Kuumus kutsub esile mullavee aurustumise, mille tagajärjel temperatuur alaneb ning mullas olev seemnevaru ei hävi. Kuumust peetakse isegi stimuleerivaks teguriks, mis soodustab kahjustamata jäänud seemnete arengut (näit. lehisel, kanarbikul) ja uinupungade ärkamist.

Pärast põlengut, kui suur hulk mineraalaineid on tuhana muutunud lahustuvaks ja seega taimedele kättesaadavaks, on taimekasv lühikest aega soodustatud ning uuenemine säilinud seemnetest kui ka maa-alustest osadest kiire. Kuid tuhk uhutakse vetega kiiresti ära, toitaineid huumusena ei kogune ja kasvukoht vaesub. Maapind paljastub ja võib alluda erosioonile. Korduvate põlengute tagajärjel säilivad taimestikus vaid põlengut hästi taluvad liigid (pürofüüdid), mis moodustavad lihtsama koosseisuga vähestabiilseid ökosüsteeme. Metsapuudest on põlemiskindlamad paksukorbalised männid (Euraasias *Pinus sylvestris*, Põhja-Ameerikas *P. rigida*, *P. australis* jt.); rohkem on põlenguist ohustatud õhukesekorbalised ning eeterlike õlide rikkad kuused, nuld ja seederännid.

Seoses põlenguga tuleb rääkida ka välgu mõjust. Teadupärast on üksikult seisvad puud välgust eriti ohustatud. Sileda märja koorega tüved (kuusk, nulg, pöök) juhivad elektrilöögi paremini maasse ja saavad vähem kannatada kui rõmedakorbalised puud (tamm, mänd).

Mehaanilisi vigastusi tekitavad taimedele ka loomad, nii kariloomad kui ka loodusliku fauna liigid (vt. lähemalt osas «Taim-

kate ja selle elemendid»). Niitmise, raiete jm. inimtegevusega seotud taimkattemuutusi käsitletakse seoses suktsessioonidega.

Suuri purustusi taimkattes tekitavad ka geoloogilised protsessid, nagu vulkanism, maavärinad, maalihked, rusuvoolud mägedes jt., kuid nende äkiliste katastroofide vastu ei ole tekkinud mingisuguseid kohastumusi. Seevastu pidevalt toimuvad geomorfoloogilised protsessid, nagu solifluktsioon (maavoole) Arktikas, setete pealekandumine lammidel, luidete liikumine liivikuil ja liivakõrbedes, on seotud taimede mitmesuguste omapäraste kohastumustega.

RELJEEFI MÕJU

Lihtsuse mõttes vaatlesime eespool kiirgusrežiimi, mulda ja selle veerežiimi tasastel aladel. Maapinna ebatasasused võivad muuta neid režiime väga tugevasti, mistõttu tuleb lähemalt peatuda reljeefil kui ühel olulisemal kaudselt mõjuval ökoloogilisel teguril.

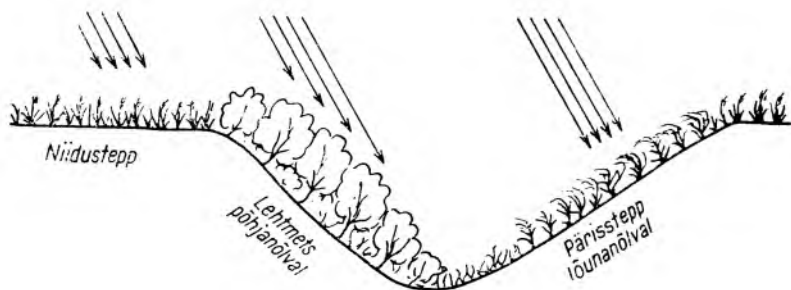
Reljeef ehk pinnamood moodustub pinnavormidest. Megareljeefi (mandrid, ookeaninõod) ja makroreljeefiga (mäeahelikud) puutume kokku Maa taimkatte üldiste seaduspärasuste käsitlemisel (õpiku IV osas). Peamised pinnavormid mingil kitsamal uurimisalal on mesoreljeefivormid (pinnavormid suhtelise kõrgusega või sügavusega 2—100 m) ja mikroreljeefivormid ehk mikrovormid (suhtelise kõrguse või sügavusega 0,1 kuni 2 m).

Mikroreljeef on parasvöötmes hästi välja kujunenud vaid eritingimustes — luidetena mere ääres, liivikuil ja liivakõrbeis; peenarde ja älvete vaheldumisena soodes; suurte loomatekkeliste mullakuhikutena steppides. Sellistel juhtudel on mikroreljeefi mõju taimkattele märgatav ning vajab eraldi arvestamist. Liitunud metsataimkattes mõjutavad mikroreljeefivormid (uhteorud, kannumätad, loduloigud) vaid kooslusesisest struktuuri (vt. osa «Taimkate ja selle elemendid»), ei määra aga ülemiste rinnete iseloomu.

Nanoreljeef (kõrgusvahedega alla 0,1 m) avaldab mõju taimkattele vaid äärmuslikes tingimustes (kõrbed, mägede lagedad laed), enamasti aga on taimkatte enda mõju kiirgus-, vee- ja toiterežiimile suurem, nii et nanoreljeefist tingitud iseärasusi ei ole vaja arvestada.

Reljeefi iseloomustamisel taimede kasvu seisukohalt tuleb eeskätt arvestada nõlvade kallet (kraadides) ja ekspositsiooni (ilmakaarte suhtes).

Kiirgusenergia hulk, mida saab maapind, oleneb kiirte langeemisnurgast. Põhjaparasvöötmes, kus päikesekiired alati langevad maapinnale kaldu, soojenevad rohkem need kasvukohad, mis asetsevad mesoreljeefivormide lõunanõlvadel ja saavad päikesekiirgust kestvamalt ja järsema kaldenurga all kui vastava laiuskraadi tasased alad (32. joonis). Nendel nõlvadel vastab soojusrežiim



32. joonis. Taimkatte erinevused nõlvadel olenevalt kiirgusest.

lõunapoolsete alade omale, siin saavad kasvada soojanõudlikumad taimeliigid ning siin võib kasvatada soojalembesemaid kultuurtaimi. Põhjanõlvadel on soojusrežiim selline nagu kaugemal põhja pool olevatel aladel: siin püsib lumi kauem, maapind on jahedam ning vegetatsiooniperiood lühem.

Maastikul, mida läbivad sügavad lääne—ida-suunalised orud, võime seega peale antud laiusele tüüpilise kiirgusrežiimiga alade leida kohti, kus kiirgusrežiim vastab põhja- või lõunapoolsete naaber-alade tingimustele. Liikudes põhjast lõunasse lõunanõlvadele, saame kõigepealt teada, millised tingimused kaugemal lõunas osutuvad valdavaiks ka tasandikel. See nn. ennetamisreegel (vt. lk. 300) on rakendatav juhtudel, kui muldkate nõlvadel on üsna tuse ja hea aeratsiooniga (ei esine soostumist ega sooldumist).

Nõlvadelt valgub alla maapinna öisel jahtumisel kujunev külm õhk, mis selgetel tuulevaiksetel öödel võib koguneda suletud nõgudesse ning põhjustada siin temperatuuri alanemist ja öökülma.

Nõlvadel avalduvad ka mullatekke erinevused. Eriti oluline on siin vee erosioon, s. o. mulla ärakandmine pinnavetega. Erosiooni intensiivsus on olenevalt pinnavete hulgest ja nende voolukiirusest, viimane omakorda nõlva kaldenurgast ja pikkusest. Pinnase omadustest on selles suhtes olulisemad loimis ja sellega seotud veeläbilaskvus. Jäme loimis ei võimalda pinnavete kogunemist, savi on suure siduvuse tõttu erosioonile vastupidav. Kõige kergemini allub erosioonile vahepealne pinnas (löss, peenliiv) Mäestikes, kus nõlvad ei ole taimestunud, võib vesi rikkalike sademete korral ära kanda suuri mullahulki. Ohtliku ulatuse on erosioon saavutanud raiete tagajärjel Vahemeremaal, kohati Karpaatides ja Lääne-Kaukaasias. Kultuurmaastikus liigendatakse järsk nõlv erosiooni vältimiseks terrassideks. Laugel nõlval toimub künd äravoolusunnaga risti. Kõige kindlam abinõu on siiski metsataimkatte pidev säilitamine nõlvadel.

Eestis, kus sademeid on mõõdukalt ja mesoreljeef suhteliselt vähe liigestunud (pole pikki järsk nõlvu), esineb erosiooni vaid

põldudel ja paljastutel, kui nõlva kalle ületab 3°. Arahutud huumuskihiga nõlvadel tekivad vähem viljakad erodeeritud muldad, nõlva või veeru jalamil kujunevad aga viljakamad deluviaal- ehk pealeuhtemullad.

Järskudel mäenõlvadel saavad kasvada ainult need taimed, mille levised suudavad kinnituda pinnasepragudesse ning millel on tugev juurestik. Sellistele kasvukohtadele on eriti kohastunud kaljutaimed e. litofüüdid.

Litofüüdid ehk petrofüüdid on lahtise kaljupinna, kivimipragude ja rusukallete asukad. Nad on katmata kaljupinna esmasasustajad mikroobide, maa-pinnavetikate ja samblike järel. Juureeritistega kivimeid lahustades on litofüüdid mullatekke pioneerid. Nende loodud orgaaniline aine koguneb kaljuõnarusse ja lõhedesse, kuhu asuvad samblad ja sõnajalad, kivirikud ja teised lõhetaimed (kasmofüüdid), hiljem ka mõned pöösad (kadakad, efedrad jt.) ning puud (männid). Toitainetevaeguse, tuulte ja veepuuduse tõttu on puittaimed siin tihti jändrikud.

Veel raskemad on kaljutaimede elutingimused liikuvail rusul. Siin tuleb kasuks ulatuslik juurestik, venivad ja tõmbejuured ning võsundiline kasv. Need taimed etendavad olulist osa rusukallete kinnistajatena ja mäginiiitide taimekamara tekitajatena.

Tüüpilistest litofüütidest kasvatatakse meil kiviktaimlais kukeharju, mägisibulaid ja müürlille (*Cymbalaria*). Viimasel on kohastumuseks valmivate viljade surumine kivimipragudesse.

Ebapüsiva substraadi tõttu kujunevad omapärased kasvutingimused kaljuliivadel. Tuulega edasikantavast liivast tekiavad iseloomulikud piklikud või kaarjad liited ehk düünid, kus esialgu leiavad elutingimusi vaid vähesed liivataimed ehk psammofüüdid.

Psammofüütidel on sügav juurestik, pikad võsundid ja mattunud taimeosadel on võime juurduda uinupungadest. Liiv soojeneb ja jahtub kiiresti. Liiva veeläbilaskvus on suur, kuid kapillaarsus väike. Kohastumuseks on veevõturaskustele on liivataimed tihti kseromorfsed või tüüpiliste kserofüütide ehitusega (vareskaer, jäneskastik).

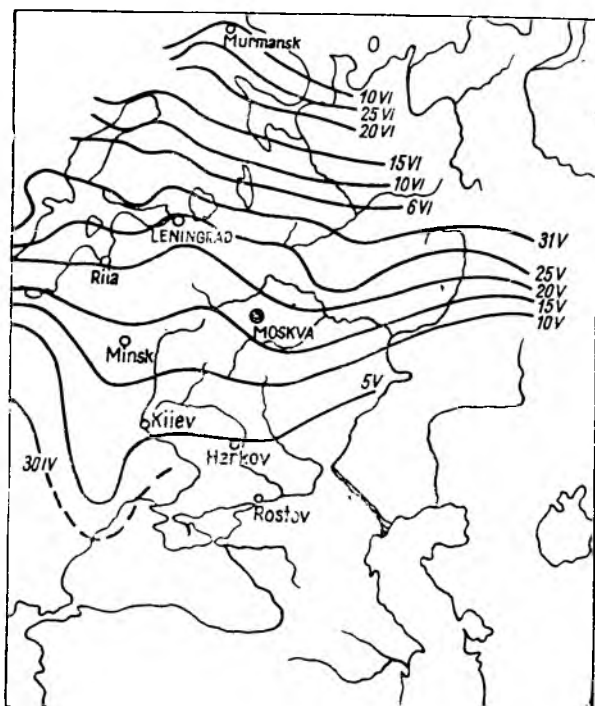
Psammofüüdid on head liivade kinnistajad. Eestis on sel otstarbel kasvatatud pajusid (hala- ja härmpaju), Leedu ja Poola liivadel ka astelpaju, mägmändi jt.

Oeldut kokku võttes näeme, et taimede kasvutingimused liigestunud reljeefiga aladel on mitmekesised ja olenevad suurel määral asendist pinnavormidel, ekspositsioonist, kaldest ja kivimite omadustest. Kõrgmäestikes lisandub intensiivne kiirgus, tuulisus ja suuremad temperatuurikõikumised (lähemalt osas «Maa taimkate»).

ÖKOLOOGIA RAKENDUSI

FENOLOOGIA

Aastaegade rütm ja paljude sellega seotud keskkonnategurite aastaajaline (sesoonne) muutumine tingib ka taimede elu (kasvu ja arengu) rütmi. Eri aastate ilmastikuerinevuste tõttu on ka elusa looduse arengu aastarütm mõnevõrra muutlik ega lange kokku rangelt korrapäraste astronoomiliste aastaagedega. Aastaajaliste loodusnähtuste kindel järjestus annab võimaluse ühe nähtuse arenguastme järgi teha järeldusi teise, sellele järgneva loodusnähtuse ilmnemisaja kohta. Nii on rahvatarkus igal maal kindlaks teinud olulisemad seosed, mis võimaldasid määrata külvi, kalapüügi, jahi



36. joonis. Toominga õitsemise alguse samajooned (isoandid) (G. Poplavskaja, 1948 järgi).

ja teiste looduslikest tingimustest olenevate tööde soodsaimat aega.

Nendest vaatlustest sai alguse fenoloogia, teadus looduse aastaajalistest muutustest ning nende vastastikustest olenevustest. Asjahuviliste juhuslike vaatluste koondamine ühesugusel metoodilisel alusel töötavaks vaatlusvõrguks, mis haaras terveid maid ja seostus instrumentaalsete ilmastikuvaatlustega, võimaldas välja selgitada fenoloogia üldisemad geograafilised ja ökoloogilised seaduspärasused. Viimaste põhjal tehtavad prognoosid on vajalikud taime- ja loomakasvatuses, metsanduses, jahinduses, kalanduses jm. Praegusajal teevad fenoloogilisi vaatlusi ka ilmastikusatelliidid; neid andmeid kasutatakse saakide prognoosimisel.

Fenoloogilistel vaatlustel (fenovaatlustel) eristatakse ühtseid fenofaase. Nii märgitakse puudel ja põõsastel kevadise mahajooksu, tolmlamise ja pungade pakatamise algus, millal lehed on hiirekõrvul, millal avanevad noored lehed (leheroots ilmub nähtavale) ja millal on lehed omandanud normaalse suuruse. Kõrreliste fenofaasid on tõusmete ilmumine, võrsumine, kõrsumine, pea-

loomine, õitsemise algus, massiline õitsemine, piim-, vaha- ja täisküpsus.

Välitöödel ja koondtabelis kasutatakse tähtsamate fenofaaside märkimiseks erilisi märke:

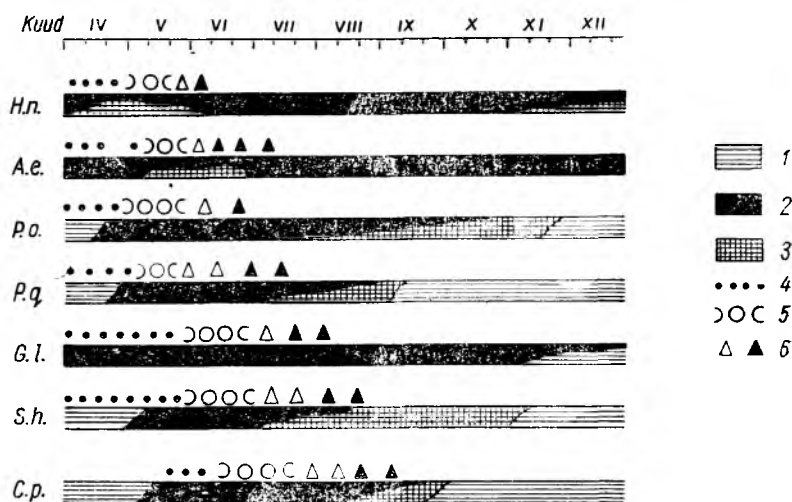
∧ õienupud	+ viljade arenemine
⊃ õitsemise algus	# viljade pudenemine, levimine
○ täisõitseng	~ vegetatiivne faas
⊂ õitsemise lõpp	

Fenoloogiliste vaatluste tulemuste üldistamisel ja avaldamisel kasutatakse kolme peamist moodust.

1. Koondtabelid. Nendes antakse fenofaaside alguse paljuaastased keskmised, kõige varasemad ja kõige hilisemad juhud iga vaatluspunkti kohta.

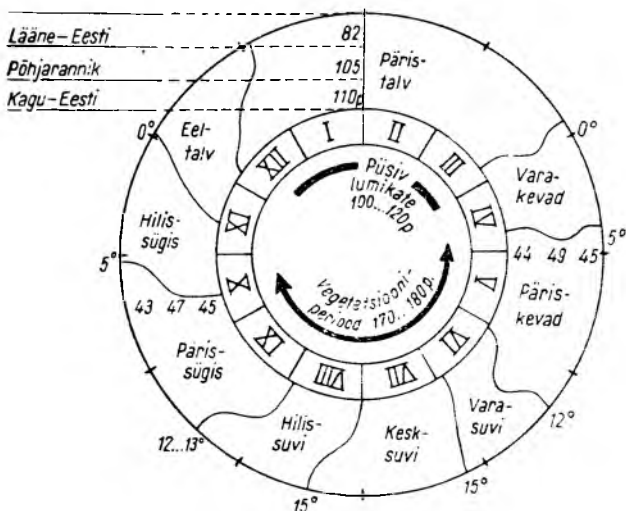
2. Fenoloogilised kaardid. Nendel on samajoontega (isofeenid — sama fenofaasi alguse jooned, isoandid — õitsemise alguse jooned jt.) piiratud alad, kus mingi fenoloogiline nähtus algab üheaegselt (enamasti paljuaastase keskmisena) (36. joonis).

3. Fenoloogilised spektrid (fenospektrid, ribagraafikud). Nendes antakse võrdlevalt ühe taimekoosluse või mõne taimkatteüksuse tähtsamate liikide fenofaaside ajaline kulg (37. joonis). Fenospekter näitab, millised taimed õitsevad, viljuvad või



37. joonis. Mõnede salumetsataimede fenospekter (Kambja mk., 1957, Kalda, 1964 järgi):

H.n. — *Hepatica nobilis*, sinilill; *A.e.* — *Asarum europaeum*, metspipar; *P.o.* — *Pulmonaria officinalis*, kopsurohi; *P.q.* — *Paris quadriifolia*, ussilakk; *G.l.* — *Galeobdolon luteum*, koldnõges; *S.h.* — *Stellaria holostea*, mets-tähthein; *C. p.* — *Crepis paludosa*, soo-koeratubakas. 1 — puhkeseisund; 2 — lehtede kasv; 3 — lehtede kuivamine; 4 — õienupud; 5 — õitsemise algus, maksimum ja lõpp; 6 — viljade valmimine ja levi.



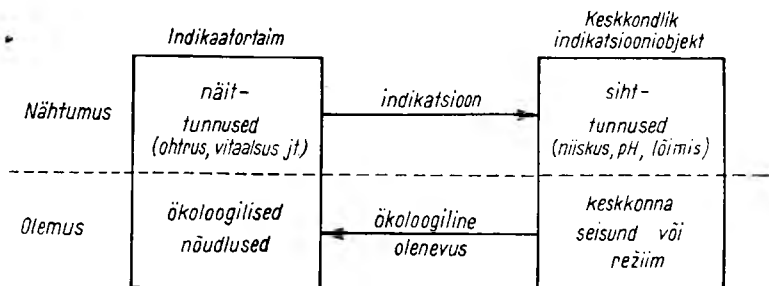
38. joonis. Fenoloogilised aastaajad Eestis (orig. «Agroklimatoloogilise teatmiku» andmeil). Aastaaegade piirid on võetud üleminekute alusel teatud keskmisest ööpäevasest temperatuurist °C (märgitud väljaspool ringi); päristalve alguseks võetakse püsiva lumikatte kujunemise aeg. Kevad ja suve algus hilineb põhjarannikul kuni 12 päeva, sügis ja talv aga jõuavad läänerannikule pool kuud hiljem.

koltuvad üheaegselt, annab seega pildi koosluse ilme (aspektid, vt. lk. 243) muutustest aasta jooksul.

Fenoloogiliste nähtuste pikaajaline uurimine võimaldab välja töötada fenoloogiliste aastaegade skeemi uuritava ala jaoks. Aastaegade piire tähistavad selles fenoloogilised nähtused, mis langevad kokku teatavate temperatuurisummadega või keskmiste õhutemperatuuride püsiva üleminekuga teatavatest piirväärtustest. Nii tähistab päriskevade algust paiselehe õitsemine (Kesk-Eestis keskmiselt 22. IV), varasuve algust sireli õitsemine (9. VI), kesksuve algust rukki õitsemise algus (22. VI) jne. Fenoloogiliste aastaegade keskmine kestus Eestis on antud 38. joonisel.

INDIKATSIOON

Tundes taimede olenevust keskkonnategureist, on võimalik ka viimaste määramine taimede kui indikaatorite abil. Nii on ammugi kasutatud üksikuid taimeliike ja terveid kooslusi keskkonnategurite hindamiseks mitmesugustel rakendusvaldkondadel: maade viljelusväärtuse määramisel metsades, soodes, niitudel, põhjavete ja maavarade otsingul, vete ja õhu reostusastme määramisel ja



39. joonis. Indikatsiooni põhimõtteline skeem: tundes taime ökoloogilist olenevust keskkonna teatud seisundist või režiimist, saame taime näitunnuste (ohtruse, vitaalsuse jt.) varal määrata keskkonnas teatud sihttunnuste (niiskusastme, pH vm.) olemasolu (orig.).

mujal. Taimede järgi saadakse kiiresti üldistatud kujutus keskkonnarežiimidest või raskesti uuritavatest keskkonnamuutustest, ilma et oleks vaja teha aeganõudvaid instrumentaalseid uuringuid. Sääraste indikatsiooniuringute rakendamist raskendab aga see, et tuleb arvestada tegurite koosmõju ning tihti kaudseid olenevusi. Taimindikaatorite kasutamise peamiseks eelduseks on seega ökoloogia tundmine.

Seost taimede ja keskkonna vahel uuritakse näitajate abil, mis annavad informatsiooni nii ühe kui ka teise poole kohta. Sellisteks näitajateks on ühelt poolt taimede (või taimkatte) uurimisel kindlakstehtavad indikaatoritunnused ehk näitunnused ja teiselt poolt keskkonnas inditseeritavad nähtused, protsessid, seisundid ja omadused, ühesõnaga indikatsiooniobjektide tunnused ehk sihttunnused (39. joonis)

Näitunnused jagunevad järgmiselt:

1) floristilised: teatavate indikaatorlike taimeliikide esinemine või puudumine, taimekoosluse liigiline koosseis tervikuna;

2) füsioloogilised: taimede biokeemilised iseärasused (selguvad näiteks tuhaanalüüsi teel), anomaaliad taimede kasvus ja arengus (käabuskasv, lehtede värvuse muutused), füsioloogiliste protsesside (näit. transpiratsiooni, varuainete ladestumise) dünaamika, vitaalsus;

3) morfoloogilis-anatoomilised: eluvorm, kasvukuju, kasvukiiirus, aastarõngaste laius (mida lähemalt uurib dendrokronoloogia), lehtede suurus, võsude puitumise määr, kattedekude tugevus, ka mehaanilised vigastused;

4) fütotsönootilised: taimekoosluse struktuur ja fenoloogia, liikide ja ökoloogiliste rühmade osatähtsus koosluses, koosluste paiknemine maastikul, suktsessiooni suund.

Näitunnuseid võib käsitleda staatiliselt (teatud ajamomendil) või dünaamiliselt (jälgedes nende muutuste suunda ja kiirust)

Indikatsiooniobjektide tunnusteks (sihttunnusteks) võivad olla mitmesugused õhu, vee, mulla, lähtekivimi jt. omadused.

Atmoindikatsioon seisneb õhu saastatuse määramises (näit. epifüütsete samblike abil tööstuspiirkondades).

Hüdroindikatsiooni sihttunnused on vee reostusaste (veekogudes), liikuvus (mullas) (mida näitab näiteks angervaksahäädus), veetaseme kõikumine (luhtadel lünkarn, paelrohi); eriti tähtis on hüdroindikatsioon ariidsetel aladel, kus taimed näitavad vee soolsust ja veehorisontide sügavust.

Pedoindikatsiooni korral on sihttunnusteks mulla omadused, eriti pH, troopsus, soolsus, lõhn, üksikute toitetelementide vaesus, turbakihi tusedus, varasemad kultuurikihid jm.

Litoindikatsiooni korral kasutatakse seost lähtekivimi kemismi ja taimede vahel; nii on võimalik hinnata kivimite karbonaatsust (kaltsiifilised taimed), leida maakide avamusalasid jms. Metallimaakide indikaatoreid nimetatakse metallofüütideks.

Kõik taimeliigid ei kõlba indikaatoreiks. Head indikaatorid on (kvalitatiivsete tunnuste järgi otsustades):

- 1) taimed, mis on hõlpsasti ja täpselt määratavad;
- 2) taimed, millel näitunnused avalduvad eriti ilmekalt;
- 3) taimed, millel on suhteliselt kitsas ökoloogiline amplituud otsitava teguri suhtes;

4) taimed, mis on suhteliselt pikaealised, seega annavad integraalse kujutluse keskkonnast pika aja kohta;

5) taimed, mis on suhteliselt suured, seega hõlmavad suurt kasvuala ega kajasta kasvukohta üksikpunktide juhuslikke kõrvalekaldeid;

6) taimed, mida esineb otsitava teguri esinemisalal küllaldase sagedusega.

Hea indikaator on see, mille näitunnused on tugevas korrelatsioonis indikatsiooniobjekti sihttunnustega. Indikaatori väärtuse kvantitatiivseks hindamiseks kasutatakse 2x2 tabeli meetodit. Tabel täidetakse juhuslikult võetud analüüside arvuga, milles

		indikatsiooni objekt	
		olemas	puudub
indikaator	olemas	<i>a</i>	<i>b</i>
	puudub	<i>c</i>	<i>d</i>

Indikaatori väärtust väljendab tema seos indikatsiooni objektiga, seega *a* ja tabeli teiste arvude suhe

$$\text{Indikaatori alatus } A = \frac{100 a}{a+b} \%$$

Kui suurem osa indikaatorliigi kasvukohti on seotud sihttunnusega (s. t. asuvad indikatsiooni objektile), on *A* kõrge ja tegemist on väärtusliku indikaatoriga.

$$\text{Indikaatori sagedus } F = \frac{100 a}{a+c} \%$$

F näitab, kui sageli saab indikaatorit kasutada.

Kasutatakse ka mõistet unikaalne indikaator. See on taim, millel on kõrge *A*, kuid madal *F*, s.t. teda esineb harva, kuid ta näitab hästi sihttunnust. Vulgaarne indikaator on taim, millel on madal *A* ja kõrge *F*, s.t. esineb kõikidel indikatsiooniobjektidel, kuid tihti ka mujal.

Kui kasutame metsamulla viljakuse (sihttunnus) määramiseks metsataimedede ohtrust (näyttunnus), siis on näiteks mitmeaastane seljarohi või metsputk unikaalsed indikaatorid, sinilill või naat aga vulgaarsed indikaatorid.

Koondhinnangu indikaatorile annab Goodalli järgi

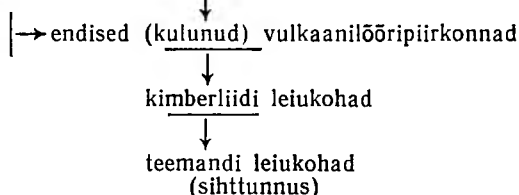
$$\text{indikaatoriväärtus } I = \frac{(a-0,5)(b+d)}{(b+0,5)(a+c)} - 1.$$

Otseindikatsiooni korral on indikaator otseselt (põhjuslikult) seotud indikatsiooni objektiga, näiteks indikatsiooniökoloogia klassikaline objekt *Viola calaminaria*, kannike, kasvab Alpides tsingimaardlail ja on otseselt seotud mulla tsingisisaldusega. Sagedamini rakendatakse ka udiindikatsiooni: indikaator on sel juhul seotud keskkonnaomadustega, mis omakorda on mingil viisil seotud inditseeritava omadusega. Näiteks hüdroindikatsioon kõrbes võib olla otsene, kui taimeluured ulatuvad vett sisaldavate horisontideni, ning kaudne, kui taimed kasvavad liivadel, mis lasevad vett hästi läbi, mille tõttu võib oletada põhjavee olemasolu liivakihtide all. Kaudindikatsioon on märksa ebatäpsem, sest tegemist on olenevuste ahelaga, milles iga lüli on tõenäosuslik. Kaudindikatsioon on siiski väga vajalik, sest võimaldab inditseerida ka keemiliselt inertseid elemente, mineraale jms., mis taimedega ei ole otseses põhjuslikus seoses.

Kaudindikatsiooni näiteks on rikkalike teemandilejukohtade avastamine taimkatte iseärasuste järgi Jakuutias, mis toimus järgmise sõltuvuste ahela alusel.

Näyttunnused: a) ümmarguse kontuuriga pöösastikud aerofotodel

b) pöösaslepa kooslused viljakatel muldadel



Indikatsiooni rakendamisel on mitmesuguseid raskusi. Eriti tuleb arvestada indikaatorite ökoloogia geograafilist varieerumist areaali eri osades ja antropogeensete tegurite üha häirivamat mõju looduses, mis muudab näyttunnuseid.

LOODUSEKASUTUS JA KESKKONNAKAITSE

Ökoloogia suurim rakenduslik tähtsus seisneb inimese ja looduse suhete selgitamises ja suunamises. Inimene heterotroofina saab oma toidu autotroofsetelt taimedelt, seega kuulub ta lülina ökosüsteemi ja tema olemasolu oleneb viimase produktiivsusest,

töökindlusest ja säilimisest. Teiselt poolt, inimese kui mõtleva ja tegutseva sotsiaalse olendi mõju ökosüsteemidele ületab mis tahes teise organismi oma. Stiihiliselt tegutsedes on inimkond hävitanud palju produktiivseid ökosüsteeme (eriti ilmekalt avaldub see maa- des, kus inimese tegevus on kestnud kaua — Vahemeremail, Ees- Aasias, Ida-Aasias): liigirikkad metsad on asendunud monotoon- sete vähetootlike võsadega, rohtlad on erodeerunud, kõrbete ala on laienenud. Eesmärgipärase aretusega on aga saadud erakordse tootlikkusega kultuurtaimed, mis toidavad üha kasvavat elanik- konda ja suudaksid toodete ratsionaalse ja sotsiaalselt õiglase jaotuse korral leevendada nälga maailmas. Tehnika progressi tingimustes võib inimene väga suurel määral mõjustada (nii hal- vendada kui ka parendada) oma elukeskkonda ning teebki seda pidevalt. Nende muutuste kiiruse ja ulatuse tõttu looduslikud öko- süsteemid ei suuda negatiivseid mõjutusi enam puhverdada, sel- lega kaasnev teatavate liikide ja koosluste hävitamine muudab öko- süsteemid üha ebastabiilsemaks, kiireks muutustele adapteerumi- seks on võimelised ainult mikroorganismid. Seetõttu inimese eksis- teerimise olulisemate eelduste — eluvajalike keskkonnatingimuste ning loodusvarade — säilimine oleneb inimkonna edasisest tege- vusest. Kaasajal pole enam kahtlust, et inimkonna säilimine ja mit- mesuguste ökoloogiliste kriiside vältimine oleneb sellest, missugu- sel määral kõik maailma rahvad ja valitsused mõistavad ökoloog- ilise olukorra tõsidust, kuidas suudetakse üksikutes riikides ja nende rühmitustes ning rahvusvahelistes organisatsioonides hin- nata keskkonna seisundit, prognoosida selle muutusi ja aegsasti ette näha ning tarvitusele võtta mõjusaid meetmeid ohtlike olu- kordade vältimiseks. Uheks kõige kohutavamaks katastroofiks võib kujuneda tuumasõda — seetõttu võitlus rahu ja desarmeerimise eest on Nõukogude Liidu ja kogu progressiivse inimkonna esmane ülesanne.

Kaasajal on kõige teravamad järgmised loodusekasutuse ja keskkonnakaitse probleemid. Kõikide nende lahendamine on mõel- dav vaid intensiivse uurimistööga ökoloogilisel alusel.

1. Maailma üha kasvava rahvastiku toitlus- tamine. Selle probleemi ökoloogilisteks aspektideks on näiteks taimede kasvukohategurite optimeerimine (see võimaldaks suure- mat produktiivsust ja kõrgemat kasutegurit päikeseenergia salves- tamisel), kultuuristatavate alade ja neil kasvatatavate kultuuride otstarbekas valik, kadude vähendamine kultuurtaimede koristami- sel, toiduainete säilitamisel ja toiduna või loomasöödana kasuta- misel.

2. Loodusvarade ratsionaalne kasutamine, s. t. taastumatute ressursside ökonoomne ja kompleksne eksplua- teerimine ning taastuvate loodusvarade selline majandamine, mis tagaks kasutamise kõrge intensiivsuse juures varude pideva uue- nemise. Üksikvarude (puit, turvas, ulukid, loomasööt jt.) kasuta- mise kooskõlastamine viib maastiku kui terviku otstarbekaimale

kasutamisele ja loodusekasutuse ratsionaliseerimisele suuremate territooriumide kaupa.

3. Võitlus keskkonna saastamise vastu ainevahetus- ja tootmisjäakidega ning muude ainetega, mis reostavad õhku, vett ja mulda, ohustades sellega ökosüsteemide funktsioneerimist ja organismide, eeskätt inimese elu.

4. Looduskaitse kitsamas tähenduses — hävimisohus olevate looduslike populatsioonide ja koosluste kaitse kui abinõude kompleks, mis peab tagama maailma genofondi mitmekesisuse säilimise ja biokeemiliste aineringete tasakaalu biosfääris.

Nende küsimustega me puutume kokku õpiku järgnevates peatükkides.

ÖKOLOOGIA ARENG

Ökoloogia on tõeline XX sajandi teadus: ta formeerus sajandi algul, arenes kiiresti laiuti 1930-ndaist 1950-ndate aastateni ning sajandi lõpul süvenedes näib muutuvat üha tähtsamaks loodusteaduste seas ning ühiskonna arengus üldse.

Algul uuriti eeskätt üksikute keskkonnategurite mõju. Seda nimetati faktoriökoloogiaks ning see arenes tihedas seoses hüdrobioloogia, mullateaduse ja taimekasvatusega. Väljapaistvamad kokkuvõtted faktoriökoloogia alalt olid H. Lundegårdhi (5. tr. 1957), G. Azzi (1956), G. I. Poplavskaja (1948) ja A. P. Sennikovi (1950) õpikud-käsiraamatud. Praegusajal läheneb faktorite uurimine üha rohkem taimefüsioloogiale, biokeemiale ja biofüüsikale. Uuemad õpikud kannavadki juba pealkirja «Ökofüsioloogia» (näit. K. Kreeb, 1974). Faktoreid uuritakse üha komplekssemalt ja seotumalt organismi eluprotsessidega. Eriti arenenud on fotosünteesi tingimuste uurimine, mida Nõukogude Liidus on edendanud eeskätt L. Ivanov ja A. Nitšiporovitš ning millesse on oma panuse suutnud anda ka meie vabariigi teadlased (J. Ross, H. Tooming, A. Laisk).

Vastandiks üksiktegurite ja -protsesside ökoloogilisele uurimisele on integraalne üldökoloogia, mille peamiseks objektiks on ökosüsteem kui organismidest ja keskkonnast koosnev reguleeruv tervik. Ökosüsteemi mõiste (A. Tansley, 1935) on lähedane biogeotsünoosi kontseptsioon (V. Sukatšov, 1944). Üldökoloogia aluseks on kujutlus aineringest ning troofilistest tasemetest kui energianivoodest (R. Lindeman, 1942); taimekooslus on selles süsteemis produtseerivaks blokiks. Niisugune käsitlus leidis pinda kõigepealt veekogude uurimisel. K. Möbius andis juba 1875. a. biotsünoosi mõiste, kuid tegelik biotsünootiline uurimistöö sai hoogu alles 1930-ndaik aastail ning levis magevetest (A. Thienemann, 1926; F. Gessner, 1955—1959; H. Odum, 1956) merede (A. Zenkevitsš, 1947—1951) ja rannikukoosluste (E. Odum, 1961) uurimisele. Maismaaökosüsteemide uurimine intensiivistus alles pärast II maailmasõda (E. Odum, 1960; V. Sukatšov, 1964; W. Tischler,

1965 jt.). Rahvusvaheline Bioloogiaprogramm (1964—1974) mobiliseeris kogu maailma ökoloogid ja selle ürituse esimesed tulemused on juba käes. Praegu on teoksil uus ökoloogiline uurimiskava «Inimene ja biosfäär». Seoses Maa elanikkonna kiire kasvuga, linnastumisega, keskkonna saastumisega ja loodusvarade ohtliku kahanemisega omandavad ökoloogia probleemid üha enam riikliku ja ülemaailmse ulatuse. On tekkinud uus haru — globaalne ökoloogia. Ökoloogia nimetataksegi tihti keskkonnateaduseks kõige laiemas mõttes; see on ratsionaalse loodusekasutuse ja keskkonnakaitse teoreetiline alus.

KIRJANDUS

Üld- ja taimeökoloogia õpikud

- Colinvaux, P.** Introduction to Ecology. 1973. 621 p.
Larcher, W. Ökologie der Pflanzen. Stuttgart, 1973. 320 S.
Lerch, G. Pflanzenökologie. 2. Aufl. Berlin, Oxford, Braunschweig, 1972. 195 S.
Lundegårdh, H. Klima und Boden in ihrer Einwirkung auf das Pflanzenleben. 5. Aufl. Jena, 1957. 584 S.
McLean, R. C. & Ivimey-Cook, W. R. Textbook of Theoretical Botany 4. London, 1973. 605 p.
Stugren, B. Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Jena, 1972. 223 S.
Walter, H. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Standortslehre. Stuttgart, 1951. 525 S.
Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979.
Дажо Р. Основы экологии. М., 1975. 415 с.
Дрѐ Ф. Экология. М., 1976. 164 с.
Одум Ю. Основы экологии. 3. изд. М., 1975. 740 с.
Поплавская Г. И. Экология растений. М., 1948. 295 с.
Шенников А. П. Экология растений. М., 1950. 375 с.

Käsiraamatud, naaberalade õpikud

- Aruksaar, H.** jt. Üld- ja agrometeoroloogia. Tln., 1964. 766 lk.
Geiger, P. Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl. Braunschweig, 1961. 460 S.
Gessner, F. Hydrobotanik. 2 Bde. Berlin, 1955 u. 1959. 517 S. 701 S.
Kitse, E. jt. Mullateadus. Tln., 1962. 407 lk.
Kreeb, K. Ökophysiologie der Pflanzen. Jena, 1974. 211 S.
Kreeb, K. Methoden der Pflanzenökologie. Jena, 1977. 235 S.
Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений. В кн.: Полевая геоботаника. 2. т. М.—Л., 1960. 499 с.
Беспалов Д. П. и др. Психрометрические таблицы. Л., 1972. 236 с.
Викторов С. В. и др. Введение в индикационную геоботанику. М., 1962. 227 с.
Виноградов Б. В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М., 1964. 328 с.
Шнелле Ф. Фенология растений. Л., 1961. 259 с.
Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л., 1975. 342 с.
Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л., 1977. 200 с.
Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. Методика измерения фотосинтетической активной радиации. М., 1967. 143 с.

TAIMEPOPULATSIOON, LEVILA JA TAIMESTIK (DEMÖKOLOOGIA, AREALOGIA JA FLORISTIKA ALUSED)

POPULATSIOON JA LIIK

POPULATSIOON

Looduses on üksikisend ehk indiviid oma elus alati seotud teiste organismidega — liigikaaslastega ning teiste liikide isenditega, kes pakuvad varju ja võimaldavad toituda või, vastupidi, raskendavad elu, konkureerides ruumi, valguse või mõne muu eluvaliku tingimuse pärast. Lahksoolised isendid ei saa paljuneda vastassooliste isendite puudumisel. Nii on looduses mõõduandvad mitmesugused liigisisised ja liikidevahelised suhted. Vaatleme selles peatükis esimesi neist.

Kõik ühte liiki kuuluvad isendid mingis kohas ja kindlal ajal moodustavad populatsiooni ehk asurkonna. Isendid surevad varem või hiljem, liik aga võib säilida kestvalt mingis kohas, kui populatsioon püsib eluvõimeline. Populatsioon on liigi struktuuriüksus, millest oleneb liigi olemasolu mingis kohas ja milles on eeldused liigi edasiseks evolutsioneerumiseks. Ökoloogia seisukohalt on populatsioon üks isereguleeruvaid biosüsteeme, mis osaleb kõigis kooslustes ning biosfääris toimuvais protsessides.

Kuigi populatsioon on bioloogilise uurimistöö üks põhiobjekte, ei ole seda kerge mõistena piiritleda ja looduses konkreetselt eristada. Orgaanilise looduse eri riikides on evolutsiooni käigus populatsioonile vastav isendite rühmitus erinev sõltuvalt paljunemisviisist, organismide liikuvusest, elueast ja muust. Ka bioloogia eri harudes on liigi koosseisu kuuluvate rühmituste eristamisel kasutusel erinevad kriteeriumid. Seetõttu on populatsiooni täpsemaks defineerimiseks vajalikud mõningad täpsustused (piirdugem seejuures kõrgemate taimede populatsioonidega)

Geneetikas ja evolutsiooniteoorias on keskne mõiste kohalik ehk lokaalpopulatsioon, populatsioon kitsamas tähenduses ehk deem. Niisuguse populatsiooni moodustab hulk mingi liigi isendeid, mis üsna pika aja (põlvkondade) vältel asustavad mingit territooriumi, mille ulatuses toimub vaba vastastikune ristumine (panmiksia), ja mis on teistest sama liigi isenditest suhteliselt eraldatud, isoleeritud. Seega suguliselt paljunevate õistaimede korral on see isendite hulk, mille piires igaüks võib saada võrdse tõenäosusega mis tahes teise isendi õietolmu, kuigi erandina ei ole

väljastatud ka mujalt tuleva õietolmu mõju. Kui toimub alaline geneetilise informatsiooni vahetus populatsioonis, siis iga isend on oma loomult heterosügootne, ühendades endas mitmesuguseid päri-likke eeldusi, ning kogu populatsioon sisaldab oma genofondis ter-vikuna suure hulga mitmesuguseid geene, millest ühed on kasuli-kud ühtedes, teised teistsugustes tingimustes, kui kasvukohatingi-mused varieerivad või kui olud muutuvad.

Geneetilised eeldused on sootuks teistsugused isetolmlevate isendite populatsioonides, apomiksise (vt. «Botaanika» I, lk. 370) või püsiva vegetatiivse uuenemise korral. Viimasel juhul moodus-tavad ühe isendi vegetatiivselt tekkinud järglased geneetiliselt ühtlase järglaskonna — kloon i. Ka siis, kui tütartaimed eral-duvad ja jätkavad iseseisvat elu, on k l o n a a l n e p o p u l a t s i o o n oma geneetilistelt eeldustelt ühtlane. Enamik isetolmlejate populatsioone, kus harva esineb ka võõrtolmlemist, on oma genee-tilistelt omadustelt vahepealsed suguliselt sigivate (amfimiktiliste) ja klonaalsete populatsioonidega võrreldes. Seega näeme, et genee-tiliselt on populatsioon looduses välitöödel peaaegu võimatu eris-tada, küll on aga sellisel populatsioonikäsitlusel oluline teoreeti-line tähtsus. Ideaalsel juhul, kui eeldada, et populatsioon on väga suur, kuid siiski panmiktiline, ja kui oletada, et keskkond ei muutu ning ei teki uusi mutatsioone, kehtib H a r d y W e i n b e r g i sea-dus (1908). Selle järgi on tasakaalustunud populatsioonis geno-tüüpide suhe (olenemata nende algvahekorra) konstantne ja väl-jendub valemiga

$$q^2AA : 2q(1-q)Aa : (1-q)^2aa,$$

kus A on dominantne ja a retsessiivne alleel ning nende sagedused on vastavalt q ja $(1 - q)$. Sellel seadusel on oluline tähtsus ka reaalsete populatsioonide geneetiliste omaduste uurimisel ning muutuste prognoosimisel.

Süsteemaatikas ja biogeograafias, kus on samuti uuritud isen-ditevaheliste erinevuste kõige mitmesugusemaid astmeid liigi pii-res, on kasutusele võetud teistsugune eristamise alus (enamasti morfoloogiline ja arealoogiline) ja terminoloogia. Kui piirduda liigi ökoloogiliselt sarnaste isendite rühmaga sama kasvukoha piires, seega populatsioonile vastava kogumiga, siis on siin kasutatud nii-suguseid mõisteid nagu ökoloogiline rühm (Keller, 1907), ökotüüp (Turesson, 1929), ökoelement (Sinskaja, 1948) jt.

Liigisiseste üksuste piiritlemise kriteeriume on otsitud ka tsüto-geneetikas. Nii on püütud seostada kromosoomide arvu isendite morfoloogiliste ja füsioloogiliste erinevustega populatsioonis.

Praegusajal on juba võimalik eksperimentaalselt kindlaks teha, millisel määral kasvukoht mõjutab taime taksonoomilisi tunnuseid ning kuidas need tunnused on seotud genotüübiga. Seega on tähel-datav süsteematika, ökoloogia ja geneetika lähenemine ning liigi-sisest eristumist uuriva teadusharu — biosüsteematika — kujune-

mine, seejuures varasemad kujutlused ning terminid omandavad sügavama sisu või kaotavad oma tähenduse.

Uurides taimeliikide isendeid kooslustes, ei ole oluline (ega võimalikki) selgitada nende üksiktunnuste varieeruvust ega pärikkust. Siin on otstarbekaks osutunud *t s õ n o p o p u l a t s i o o n i* mõiste, mis hõlmab kõiki ühes taimekoosluses (fütootsünoosis) olevaid sama liigi isendeid. Tsönopopulatsioonipiiritlemine looduses on hõlbus üksnes siis, kui kooslus esineb piiratud alal või kui liik on stenotoopne; muudel juhtudel on eristamise aluseks taimekoosulus ja selle kasvukoht. Seejuures eeldatakse, et igas koosluses kujuneb vastavalt kasvukoha iseärasustele ja liigisisestele suhetele, mida mõjutavad eeskätt konkurents, õietolmu hulk, uuenemise iseloom jms., valikuga reguleeritav liikuv tasakaal erinevate omadustega isendite vahel. Kui liik esineb mitmes kõrvuolevas koosluses, siis on ka vastavad tsönopopulatsioonid üleminekutega seotud.

Tsönopopulatsioonide erinevusi võib illustreerida järgmise näitega. Põlises kuusikus on kujunenud sinilille populatsioon, mis varjukates tingimustes uueneb peamiselt vegetatiivselt. Kuusiku kõrval olevas lepikus, kus kevaditi on rohkesti valgust, õitseb sinilill rikkalikumalt, viljub hästi ja uueneb seemnetest kariloomade vahendusel. Kui esimesel juhul olid eelisseisundis happelise metsakõhduga kohastunud populatsiooni liikmed, siis teisel juhul säilib rohkem isendeid, kes taluvad kõrgemat nitraatidesisaldust. Kujunevad ka mõned morfoloogilised erinevused, lehe ehituse anatoomilised muutused, juurestiku tegevuse iseärasused.

On tehtud ettepanek (Gilmour, 1967; Heywood, 1967 jt.) võtta populatsiooniterminoloogia ühtlustamiseks tarvitusele ühtne põhisõna «deem» ja lisada sellele mitmesuguseid täpsustavaid täiendeid:

- g a m o d e e m*, vastab ülalmääratletud lokaalpopulatsioonile;
- h o l o g a m o d e e m* on gamodeem, mis on tõhusalt isoleeritud teistest gamodeemidest ning ristumisel ei anna nendega fertiilseid järglasi; see mõiste vastab ökoliigile (*oecospecies*, Turesson, 1929) ehk nn. bioloogilisele liigile;
- g e n o d e e m*, genotüübilt ühtlik isendite kogum;
- a u t o d e e m*, rühm isetolmlevaid isendeid genodeemi piires; vastab kitsaima liigikäsitluse korral pisiliigile;
- ö k o d e e m*, kõik liigi isendid teatud kasvukohatingimustes kas ühes kohas (siis sama mis tsönopopulatsioon) või kogu levila ulatuses (siis peaaegu sama mis ökotüüp);
- t s ü t o d e e m*, kõik liigi isendid ühesuguse kromosoomigarnituuriga (peamiselt kromosoomide arvu järgi otsustades);
- t o p o d e e m*, kõik liigi (või muu liigisisese taksoni) isendid, mis asustavad mingit geograafiliselt piiritletavat ala (seega vastab enam-vähem geograafilisele rassile ehk alamliigile).

TSÖNOPOPULATSIOONI KOOSSEIS

Tsönopopulatsiooni koosseisu nimetatakse ka populatsiooni struktuuriks; see on vaadeldav mitmest seisukohast, millest olulisemad on järgmised.

1. **Geneetiline koosseis** on vaid pikaajalise katsetöö tulemusena selgitatav. Mõningat valgust heidab küll populatsiooni uurimine selle uuenduse seisukohalt: missugune on vegetatiivse paljunemise osatähtsus (kloonide osa) milles avalduvad vegetatiivselt ning generatiivselt uuenenud isendite erinevused ning missugune on ise- ja võõrtolmlemise ligikaudne vahekord.

2. **Sooline koosseis**, s. t. isas- ja emastaimede suhe kahekojalistel taimedel. Kuigi normaalne on suhe 1:1, esineb sellest kõrvalekaldeid, mis oluliselt mõjutavad generatiivse paljunemise efektiivsust. Näiteks meil ei saa rabamurakas mõnel väikesel rabal viljuda, sest kooslusse on sattunud (ornitohoorsest) ainult isastaimed. Erisoolistel taimedel täheldatakse ka ökoloogilis-füsioloogilisi erinevusi; näiteks pajuliste emastaimedel täheldatakse mesofiilsemaid jooni kui isastaimedel.

3. **Vanuseline koosseis**. Polükarpsetel generatiivselt paljunevatel roht- ja puittaimedel on eristatavad 22. tabelis toodud arengujärgud.

Vegetatiivselt paljunevate rohtaimede ja põõsaste puhul võib peale tabelis toodud suure elutsükli kõnelda ka üksikvõsude väikesest elutsüklist, mis algab säilituselundi pungadest või uinupungadest ja lõpeb võsu kuivamisega. Ka siin on olemas esmane puhkeperiood, prematuurne, matuurne ja postmatuurne faas.

22. tabel

Arengujärgud taime elus

Pöördelised sündmused taime elus, mis määravad arengujärgu piiri	Arengujärk	Perioodi nimetus eri autoreil
Viljastamine Seemne vabanemine	embrüo, kujunev seeme seeme (<i>semina</i>)	embrüonaalne ehk looteline latentne periood, esmane puhkeperiood
Idanemine Idulehtede kadumine, iseseisva toitumise algus	tõuse ehk idand (<i>plantula</i>)	} virginiilne, pregeneratiivne
Peatelje harunemine Esmane õitsemine	juveniil ehk noortaim, prematuurne taim täiskasvanu, matuurne taim, viljakandev taim	
Viimane viljumine Surm	postmatuurne taim	generatiivne, matuurne postgeneratiivne, seniilne

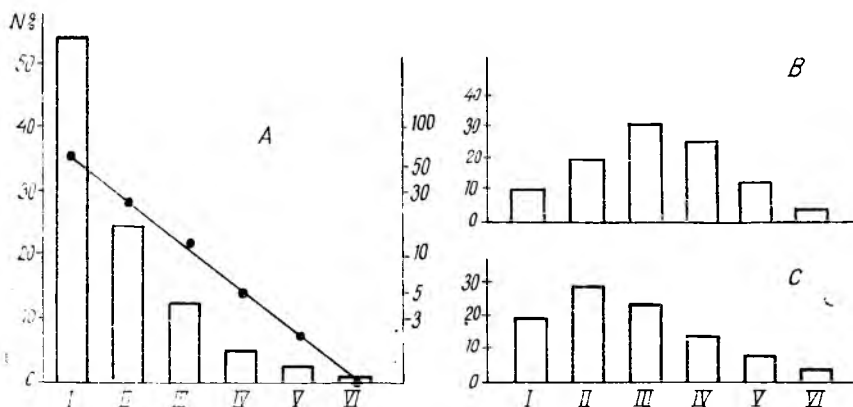
Pikaealistel puittaimedel muutuvad vanusega seoses mitmed omadused (kasvukiirus, seemnekandvus). See tõttu jaotatakse metsapuud metsanduses rakenduslikel kaalutlustel vanuseklassideks (viimaste kestus on peenelehistel lehtpuudel 10, okaspuudel ja tammel 20 aastat) ja vanuserühmadeks. Vanuserühmad olenevad raievanusest. Raieküpsed puistud moodustavad kaks vanuseklassi — raievanuseline ja sellele järgnev vanuseklass; valmivad puistud on raievanusele eelnevas vanuseklassis; keskealised on kõik vanuseklassid noorendike järel kuni valmivateni.

Taimeisendite arvu on kõige raskem kindlaks teha seemnejärgus. Elusate seemnete hulka koosluses — seemnevaru — määratakse kindla mahuga mullaproovide asetamisel idanemistingimustesse ja idandite arvu kindlakstegemisega (mõnikord kulub selleks katseks mitu aastat)

Vanuseline koosseis, mida väljendatakse üksikute arengujärgude või vanuseklasside protsentuaalse vahekorranaga, on oluline seetõttu, et valgustab populatsiooni kujunemiskäiku ning võimaldab ennustada selle edasist osatähtsust koosluses. T. Rabotnov (1950) eristab vanuselise koosseisu alusel järgmisi populatsioonitüüpe.

Normaalses populatsioonis on väga palju nooremaid ja üha vähem vanemaid vanusejärke (40. joonis) Et noores eas on väljalangevus kõige suurem, siis suudab ainult tõhus järelkasv tagada vajaliku arvu isendite täiskasvanuks saamise. Normaalne populatsioon kindlustab seega liigi säilimise koosluses.

Invasioonilises populatsioonis on olemas ainult seemnevaru või noortaimed, seega tsönopopulatsioon on alles kujunemas ning potentsiaalselt on võimalik tema osatähtsuse tõus.



40. joonis. Populatsioonitüübid. Püstteljel arvukus (N %-des), rõhtteljel vanuseklassid (orig.).

A — normaalne populatsioon. Kujutades arvukust kõverana logaritmilise skaala alusel (paremal), kujuneb normaalse populatsiooni puhul sirge, mis näitab, kui kiiresti populatsioon kahaneb vanusega; B — kiiresti hääbuv, regressiivne populatsioon; matuursest st. viljakandvate vanuseklasside (III ja vanemad) uuenemine ei ole tagatud; C — aeglaselt hääbuv regressiivne populatsioon; matuurse vanuseklasside uuenemine on puudulik.

Regressiivses populatsioonis on olemas ainult vanemad arengujärgud, nooremaid pole või on neid nii vähe, et nad ei taga vanema põlvkonna väljavahetamist. Selline koosseis näitab liigi kadumist kooslusest, kui tal pole efektiivseid vegetatiivse paljunemise viise.

4. Seisundiline koosseis. Hoolimata sellest, et taim on viljumisealine, võib õitsemise ja viljumise maha suruda organismi üldseisund — mingite kindlate tingimuste puudumine, mis on vajalikud normaalseks arenguks, või kahjustavate tegurite mõju. Ökoloogias nimetatakse vitaalsuseks (ka elujõulisuseks) seda väliselt nähtavat efektiivsust arenguastmete läbimisei, mis väljendabki organismi seisundit, tema nõudluste ja keskkonnaningimuste kooskõla. Normaalsel vitaalsust, mis avaldub kõigi arenguastmete loomulikus ja õigeaegses läbimises, on raske defineerida ning tihti seda ei märgitagi. Kõrget vitaalsust väljendab vegetatiivsete taimeosade eriline lopsakus (näit. lämmastiku küllaldasel manulusel), rohke õitsemine ja viljumine (valgusrežiimi äkilisel paranemisel) või mõlemad tunnused koos. Rohke õitsemine üksi ei tarvitse siiski väljendada taime heaolu kasvukohas, sest see võib olla tingitud normaalsest õitsemisaastate (ka seemneaastate) tsüklilisusest või eluohtlikust seisundi halvenemisest (näiteks kahjurite rüüste korral). Tavalisem on alane n u d v i t a a l s u s, mis avaldub kasvu kängumises, arengu pidurdumises, õitsemise ärajäämises ja muus ning mille põhjuseks on teiste taime ängistav konkurents, kahjurite kahjustav mõju või mõni miinimumilähedane kasvukohategur, mis takistab normaalset eluprotsesside kulgu.

Enam-vähem ühealaste metsapuude seisundi hindamiseks kasutatakse K r a f t i s k a a l a t («Metsamajandus», 1973, lk. 19):

- I klass — ülevalitsevad eriti tugeva kasvuga puud, millel on jäme tüvi ja laiuv võra;
- II klass — valitsevad tugeva kasvuga puud, mille tüvi ja võra on hästi arenenud;
- III klass — kaasvalitsevad keskmise kasvuga puud, mille võra tipp ulatub kõrgemate puude võrastikku;
- IV klass — allajäänud, kitsaste ja hõredate võradega puud;
- V klass — tugevasti allasurutud, väheste elavokstega puud. Surnud puud (Vb klass) ei kuulu populatsiooni.

Sellise jaotuse alusel valitakse välja puud, mis tuleb hooldusraie käigus kõrvaldada (liiga haralised, teisi rõhuvad «hundid», lootusetult allajäänud). Nagu täheldas juba Morozov (1917), on nendel klassidel väga erinev seemnetoodang, seega erinev osatähtsus järelpõlve kujundamisel. See on hea näide loodusliku valiku toime kohta tsönopopulatsioonis.

Populatsiooni iseloomustamisel ja selle osatähtsuse hindamisel koosluses on üks olulisemaid kvantitatiivseid näitajaid p o p u l a t s i o o n i s u u r u s ehk a r v u k u s, see tähendab populatsiooni kuuluvate isendite koguarv mingil ajamomendil. Kui kõrgemate loomade ja inimeste populatsioonides võib arvukust väljendada absoluutväärtustes (kõik isendid loendatakse ükshaaval), siis taimede puhul valmistab selline moodus raskusi esiteks selle tõttu, et

populatsioon on harva looduses teravalt piiritletav, ja teiseks selle tõttu, et isend kui loendusüksus on paljude taimeliikide puhul raskesti eristatav. Nii on vegetatiivselt paljunevate taimede isend tihti kasvanud ulatuslikuks klooniks; sel juhul loetakse eri isendiks tinglikult iga juurduanud võsu. Suhteliselt hõlpsam on loendada ainult seemnest uuenevaid taimi, näiteks okaspuid, kuid siingi tekitab raskusi kõikide, nooremate arengujärkude (elusad seemned, idandid) ülesleidmine; viimased jäetakse seepärast enamasti arvestamata.

Piiritlemisraskustest aitab üle saada arvukuse väljavõtteline määramine proovi-, õigemini arvestuspindadel — kindla suurusega ruutude või ringide piires. Populatsioonide kvantitatiivse uurimise küsimusi vaatleme koosluse iseloomustamisel.

POPULATSIOONIDÜNAAMIKA

Populatsiooni pikemat aega (näiteks looduskaitseala püsiruumitudel) jälgides võib selle koosseisus ja arvukuses täheldada mitmesuguseid muutusi. Olenevalt aastate erinevustest kujuneb vähem või rohkem uusi võsusi, muutub vitaalsus ja kõigub aasta jooksul juurdekasvav produktioon. Eri aastail valmib erinev hulk vilju, nendes on erineval hulgal seemneid, samuti on erinevad idanemise ja tõusmete kasvu tingimused. Ebasoodsad tingimused aasta vältel põhjustavad seda, et osa taimi sureb, hukkub, eriti rohkesti hävib sel juhul noori taimi.

Eriaastase (fluktuatsioonilise) muutuvuse taustal tõusevad esile populatsioonile eriti soodsad aastad, mil uute isendite arv võib suurenda mitmesuguste soodsate asjaolude (seemneaastad, mahedad talved vm.) kokkulangevuse tõttu. Teiselt poolt võivad erandlikud ilmastikutingimused, kahjurirüüsted jms. tunduvalt alla viia populatsiooni arvukuse, ohustades koguni selle säilimist. Suuri hälbeid populatsiooni arvukuses nimetatakse populatsioonilaineteks (Timofejev-Ressovski järgi). Taimedel on neid vähem uuritud kui loomadel, sest nad ei avaldu nii ilmselt, kuid nende tähtsus liigi evolutsioonis on vaieldamatu.

Arvukuse muutused on hästi jälgitavad üheaastaste taimede kooslustes (näit. umbrohusuis või efemeerikõrbetes). Enamasti moodustavad taimkatte püsikud ja pikaealised puittaimed, mille arvukuse muutused on pärsitud ja ilmnevad varjatumalt.

Vaatleme arvukuse muutustega seotud asjaolusid ükshaaval.

Rikkalik õitsemine tõstab liigi osatähtsust üldises «õietolmuvihmas», suurendab võõrtolmlemise võimalusi populatsiooni piires ja mõnevõrra isegi kaugemate naaberpopulatsioonide vahel. Rikkalik õitsemine on suure vilja- (seemne-)saagi eeldus.

Rikkaliku viljumise korral valmib rohkem generatiivseid leviseid ehk diaspoore (koguvilikondi, vilju, osavilju, seemneid). Valmivate seemnete arv taimeisendi kohta võib olla

väga suur, kuid see on vastavuses seemnete ellujäämise ja järglaste kujunemise väikese tõenäosusega tihedalt asustatud taimkattes.

Seemnesaak peab olema normaalsest mitu korda suurem, et oluliselt suureneks tõenäosus ületada keskkonna vastupanu (selle all mõeldakse kõiki uuenemist takistavaid asjaolusid koos).

Suur hulk seemneid satub maapinnale ja mattub, moodustades s e e m n e v a r u. Ainult vähestel taimerühmadel on seeme kohe ja lühikese aja vältel idanemisvõimeline (pajulised) Enamasti elab noore taime alge seemne kujul üle puhkefaasi, mille kestus on nii liigiti kui ka isenditi väga erinev. Kui puhkeperiood on läbitud, hakkab taim idanema ainult teatud tingimustel, mis on liigiti erinevad; näiteks mitmetel lagedate kasvukohtade taimedel (kanaribik, põdrakanep) on valgus üks idanemise eeldusi.

M. Karmini andmeil (1965) oli Tartu ja Viljandi rajooni üksikutes majandites mulla 20 cm paksuses künnikihis kuni 1644 miljonit seemet hektari kohta, kusjuures 48 umbrohuliigist oli kõige rohkem valge hanemaltsa (17—49%), põldnälghaina (8—37%), põldkannikese (7—21%) ja vesiheina (4—11%) seemneid.

Isendilise varieerumise tõttu toimub idanemine väga mitmesugusel ajal ja seetõttu erineva eduga. Pealegi ei tarvitse idanemistingimused tagada veel idandi ja juveniili kasvuks vajalikke olusid. Loodusliku valikuga on välja kujunenud selline puhkeperioodi ja idanemise säilivuse kestus ja varieeruvus, mis mingil alal võimaldab enamikul utel taimedel kasvu alustada soodsamal aastajal või isegi soodsamal aastal, mil muld on tavalisest niiskem või, vastupidi, õhustatum.

Leidmata tingimusi idanemiseks, suur osa seemnevarust järjest häviv. Alles muutused koosluses, mille korral muld paigutub ümber või vabaneb taimkattest (näit. loomade tegevuse või künni tõttu), näitavad, et mullas on suur hulk elusaid seemneid, mis nagu oleksid oodanud seda muutust, et alustada idanemist.

Disseminatsioon ehk levi on järgmine populatsiooni arengut määrav asjaolu. Tuleb eristada lähilevi ja kauglevi.

Lähilevi korral jäävad diaspoorid olemasoleva koosluse piiresse. Lähileviviisid (autohoooria ehk iselevi, barohoooria ehk raskuslevi, enamik anemohoooria ehk tuullevi viise, mürmekohoooria jt.; lähemalt vt. «Botaanika» I, lk. 387) on kujunenud liikidel tingimustes, kus lähtekooslusse jäädes on eeldused elu jätkata suuremad kui kooslusest väljakandumisel. Isegi keerukad kohastumused, nagu lendtiivad puude tiiblevistel (saarel, vahtral, kuusel), ei vii enamasti levist kooslusest välja, vaid tagavad ainult selle eemaldumise emataime võra alt. Seega peab lähilevi põhiliselt tagama uuenduse populatsiooni piires. Lähilevi korral laieneb kooslus uutele kasvualadele (kui need tekivad vahetus naabruses) pideva rindena, samm-sammult.

Kauglevi korral kantakse osa diaspoore kooslusest välja. Kaugleviviisid on näiteks anemohoooria tolmpiente leviste korral,

hüdrohooria leviste kestva ujumise korral ja zoohooria (eriti ornitohooria). Kauglevi võimaldab geneetilise informatsiooni vahetust teiste kooslustega ning senisest kasvualast väljaspool olevate uute potentsiaalsete kasvukohtade hõivamist, uute populatsioonide rajamist. Harvem võivad levised sattuda hoopis kaugele liigi senisest levilast ja niimoodi luua uusi osalevilaid. Tuleb aga arvestada, et vaatamata heale kohastumusele levida edukalt tuule, vee või loomade abil, ei saa suur osa kaugleviseid neid eeliseid kasutada; nad varisevad maha kohapeal ja seega nende osa uuenemisel ei erine lähileviste omast.

Uuenemisdünaamika tuleneb eeltoodud asjaoludest. Järgmise põlvkonna võivad moodustada nii oma tsönopopulatsiooni kui ka naabrite järglased mitmesuguses vahekorras ja vanuselises koosseisus seemneaastatest, idanemiseks sobivatest perioodidest ning juveniilide üleelamist soodustanud kliimaatilistest ning biotilistest tingimustest olenevalt. Metsakooslustes on raskendavate tingimuste kokkulangemisest põhjustatud ebaühtlus uuenemisel eriti märgatav. Näiteks kuusikute looduslik uuenemine toimub grupi vana metsa häiludes, kus mõne vana puu väljalangemise tõttu on kujunenud võimalused noortaimede edukaks kasvuks. Suurem osa seemneproduktioonist hävib seemne- või idandijärgus, sest olemasolev põlvkond ei anna neile eluvõimalusi; tsönopopulatsioonile tervikuna uuenemine sel ajal polegi vajalik. Ka enamik meie metsade ja rabade kääbuspõõsaid (näit. mustikas) ei uuene seemneliselt vanade taimede all, vaid kohtades, kus taimkate on hävinud (tuleasemeil, kändudel, radadel) Tule mõju uuenemisele on tihti oluline: varasema põlvkonna või konkureerivate taimede osaline hävimine soodustab nii seemnelist kui ka vegetatiivset uuenemist (seda võib jälgida nii niitudel, kus toimub kulupõletamine, kui ka metsapõlendikel); põlengu järel tekib enamasti lühikese aja vältel uus põlvkond või muutub endise populatsiooni vanuseline ja geneetiline koosseis.

Seega võib populatsiooni vitaalsuse suurenemine tingida potentsiaalsete järglaste suurema arvukuse, kuid sellega enamasti ei kaasne ohruse äkilist tõusu ega liigi osatähtsuse suurenemist koosluses; selle «amortiseerivad» liigisisesed ja muud kooslusesisesed suhted. Arvukuse tõusu pidurdab idanemis- või üldse uuenemistingimuste puudumine; suur hulk seemneid jääb seemnevaruna reservi, osa noortaimi jääb ootama vanema põlvkonna väljalangemist, seega paranevad vaid populatsiooni eeldused säilida. Intensiivsema õitsemise ja viljumise perioodid populatsioonis suurendavad oluliselt tõenäosust, millega toimub uute kasvukohtade hõivamine (vabanenud pinna vallutamisel on eeliseid liikidel, mis teistest jõuavad ette) ning geneetilise informatsiooni vahetus (õietolmu ja seemnete näol) kaugemal olevate populatsioonidega.

Teiselt poolt, populatsiooni arvukuse madalseisud, olgu nende põhjused millised tahes, võivad oluliselt ohustada populatsiooni säilimist mingil alal. Populatsiooni koosseisus võivad toimuda nih-

ked (näit. soolises, geneetilises või vanuselises struktuuris), mis paratamatult määravad hävimise juba siis, kui arvukus tervikuna on veel nullseisust kaugel. Neid asjaolusid tuleb arvestada taime-liikide looduskaitselise korraldamisel: liik säilib üksnes siis, kui säilivad selle tsönopopulatsioonid, viimased säilivad aga ainult siis, kui on tagatud nende normaalne, uuenemist tagav koosseis. Üksik-isendite kaitse on vaid osa populatsiooni kaitsest.

POPULATSIOONIDE ERISTUMINE JA LIIGITEKE (SPETSIATSIOON)

Evolutsiooniteooria kohaselt saavad uued liigid kujuneda olemasolevaist mitmel viisil. Igal juhul on liigitekke eelduseks muutused populatsiooni geneetilises struktuuris. Kui tekkinud muutused soodustavad ellujäämist paljunemiseni ning rohkema arvu ja elujõulisemate järglaste saamist olemasolevates ökoloogilistes tingimustes, siis omandavad muutunud isendid populatsioonis aja jooksul üha suurema osatähtsuse. Seda nihet soodustab populatsiooni kas või osaline isoleeritus naaberpopulatsioonidest.

Isoleeritus, mis takistab või koguni väldib geneetilise informatsiooni vahetust (ristumist võõrtolmlemise kaudu), võib kujuneda mitmeti.

Geograafiline isoleeritus seisneb populatsioonide ruumilises eraldatuses liigi areaali katkelisuse või suure levila eri osades paiknemise tõttu.

Ökoloogiline isoleeritus avaldub populatsioonide (ökotüüpide) asumises eri kooslustes, erinevais kasvukohatingimustes.

Ajaline isoleeritus avaldub populatsioonide eri õitsemisperioodina aastas või eri tolmlemisajana ööpäevas.

Reproduktiivne isoleeritus kujuneb tolmlemis- või viljastumismehhanismi eristumisenä, mis väldib tolmlemist või viljastamist teisest populatsioonist pärineva õietolmuga või tingib järglaspõlvkonna eluvõimetuse. Sel juhul kasutatakse ka mõistet ristumisbarjäär.

Need isoleerituse juhud võivad mitmel moel kombineeruda.

Nii katseliselt kui ka arvutuslikult on näidatud, et uue kasuliku omadusega isendite osatähtsus suureneb kiiremini väikestes populatsioonides, seega liigitekke võimalus siin sageneb ja eristumine kiireneb. Ühtlasi on aga väikesed populatsioonid rohkem ohustatud arvukuse languse korral ning võivad tingimuste muutudes kergesti hävida, seega tekkinud uudisvormid võivad uuesti kaduda.

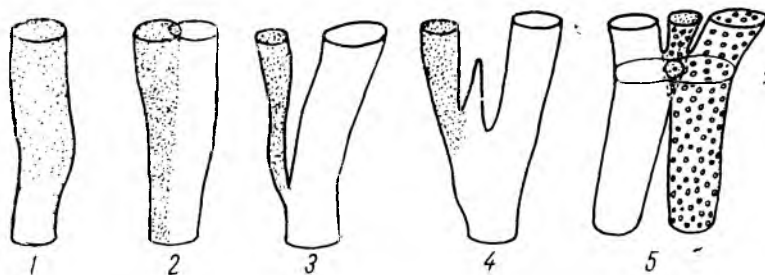
Wright (1934) oletas, et kõige perspektiivsemad evolutsioonilises mõttes on liigid, millel on suured populatsioonid, mis omakorda on jagunenud paljudeks osaliselt isoleeritud pisipopulatsioonideks. Niisugusel juhul võivad kõik kasulikud omadused, mis tekivad ühes pisipopulatsioonis, osalise geenivahetuse tõttu levida ka teistesse pisipopulatsioonidesse, kuid kogunevad eeskätt tingimustes,

kus loodusliku valiku tõttu on just teatavate omadustega isendeil eeliseid.

Liigitekke uurijaile pakuvad erilist huvi liigid, mille üksikuil populatsioonidel on mitmesuguseid erinevusi, eriti aga selliseid, mis soodustavad ökoloogilist või reproduktiivset isoleerumist (ristumisbarjääri teket). Looduses võib leida kõiki üleminekuid omavahel vähe erinevaist vabalt ristuvatest populatsioonidest kuni selliste liigisiseste üksusteni, mis on täielikult eraldunud nii geograafiliselt, ökoloogiliselt kui ka reproduktiivselt (s. t. eri populatsioonide isendid ei anna enam omavahel järglasi); niisuguseid taksonid peetakse juba eri liikideks. Seetõttu (vähemalt nende rühmade puhul, kus liigitekke on parajasti toimumas) ongi liiki defineerida raske ja eristuskriteeriumina kasutatakse neil juhtudel hõlpsamini määratavaid morfoloogilisi tunnuseid. Pealegi on olemas väliselt hästi eristatavaid liike, mille vahel pole ristumisbarjääri tekkinudki (näit. katsetingimustes võib saada hübriide ja sigimisvõimelisi järglasi perekonnas *Iris* jt.). Selliste liikide rühmi nimetatakse süngaameonideks ja neid liike võib geneetika seisukohalt pidada ühe koguliigi eri populatsioonideks

Kui ühes ja samas kohas lähteliigi territooriumil kujuneb kaks või enam uut taksonit, siis nimetatakse liigiteket sümpatrilineks. Kui uue taksoni formeerumine toimub väljaspool lähteliigi levilat, on liigitekke allopatriline.

Liigitekke kestust hinnatakse enamasti kümnete ja sadade tuhandete, isegi miljonite aastatega. Selle aja määrab valiku kiirus (mis võib mõningail tingimusil oluliselt suureneda) ja taimerühmale omane virginiilse perioodi kestus (aeg, mis kulub viljastamisest esimese viljumiseni). Liikide säilimise kestus on väga erinev; keskmine liikide vanus õistaimedel on miljon aastat, kuid paljud liigid on säilinud peaaegu muutu-



41. joonis. Liigitekke skeemid (püstteljel aeg, läbilõige kujutab levilat).

1. Järkjärguline sümpatriline teisenemine. 2. Sümpatriline eristumine ja reproduktiivne isoleerumine. 3. Allopatriline eristumine perifeerse pisipopulatsiooni geograafilise isoleerituse korral. 4. Allopatriline eristumine kogu liigi levila disjunktsiooni tagajärjel. 5. Hübriidne liigitekke.

matutena (kui otsustada paleobotaanilise materjali morfoloogiliste tunnuste järgi) alates paleogeenist, seega 40—60 miljonit aastat.

Liigitikke tähtsamad moodused taimedel on lühidalt järgmised (41. joonis):

1) järkjärguline, väga aeglane populatsioonide teisenemine samal alal (sümpatriliselt), mille tagajärjel lähteliik ehk antsestraalne liik asendub pika aja (kümnete miljonite aastate) jooksul uue liigiga;

2) aeglane sümpatriline populatsioonide eristumine ning isoleerituse süvenemine, mis viib ökoloogiliste rasside (alamliikide) kujunemise ning viimaste täieliku eraldumiseni; selleks võib kuluda aega kümneid tuhandeid aastaid, kuid erandlikult (valiku kiirenemisel) võib see toimuda ka kiiremini; nii võib ühest liigist tekkida mitu uut;

3) populatsioonide allopatriline eristumine ruumilise isoleerituse korral; sellal kui lähteliik on jäänud enam-vähem endiseks, võib eraldunud populatsioon (eriti kui see pole suur) muutuda nii erinevaks, et isoleeriva barjääri kadumisel see lähteliigiga enam ei ristustu; selline eristumine (otsustades saarte vanuse järgi, kus seda täheldatud) võib võtta aega tuhandeid aastaid;

4) liigi levila katkemisel mitmeks osaks eralduvad ka kogu senise liigi populatsioonid mitmesse ossa ja neis toimub liigitikke ruumilise isoleerituse tõttu (nagu p. 3);

5) hübriidne liigitikke erineva genotüübiga taimede ristumisel kusjuures ristand osutub vitaalseks ja sigimisvõimeliseks või toimub edasine paljunemine apomiktiliselt (apomiksise vormidest vt. «Botaanika» I, lk. 370) või ainult vegetatiivselt.

Kõikide nimetatud mooduste korral võib liigitikke soodustava tegurina lisanduda kromosoomide arvu kordistumine — polüploideerumine. Sama garnituuri kordistumisel tekivad auto (polü)ploidid, hübriididel liigitikke allo (polü)ploidid.

Liigitikke on nii pikaajaline protsess, et seda vahetult uurida on võimatu. Siiski on mõnedel juhtudel suure tõenäosusega suudetud rekonstrueerida oletatav liigitikke kulg. Toome mõned sellekohased näited.

1. Kiire valiku klassikaliseks näiteks on tudrad (*Camelina*). Eellasliigi (*Camelina sativa*) kasvamisel linapõldudel koristati tuder koos linaga ja koos linaga

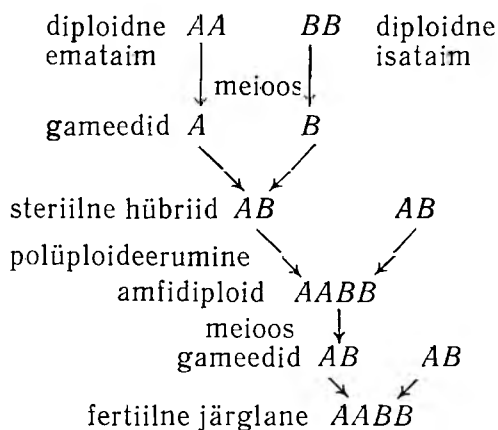


42. joonis. Põldtuder (*Camelina sativa*) — a ja ta vilid — b. Linapõldudel kujunes laiema kõdraga (c, d) linatuder (*C. linicola*).

külvati alati maha linakupraga kõige sarnasema kuju ja raskusega tudrakõdrad. (42. joonis). Nii kujunes hoopis teistsuguse viljasuurusega linaumbrohi — linatuder (*Camelina linicola*) (Zinger, 1912).

2. Aeglase divergentsi näiteks on paljud laialehiste metsade liigid, mis neogeenis jähnenemisel osutusid isoleerituks Euroopas, Kaukaasias, Ida-Aasias ja Põhja-Ameerikas. Nii on ühisest eellasliigist pärit harilik pärn (*Tilia cordata*), reliktnie siberi pärn (*Tilia sibirica*) ja amuuri pärn (*T. amurensis*) (Teisi näiteid vt. 55., 56. ja 63. joonis)

3. Põhja-Ameerika halofiilne kõrreline *Spartina alternifolia* ($2n=62$), olles sattunud inimese läbi Inglismaale, andis rannikuil siinse sugulasliigiga *S. maritima* (= *S. stricta*; $2n=60$) hübriide, mis aga kromosoomide mittevastavuse tõttu ei võimaldanud normaalset meioosi, olid seega viljatud. Alles siis, kui tekkis hübriidne amfidiploid *S. × townsendi* (= *S. anglica*) kromosoomide arvuga $2n=120, 122$ või 124 , tekkis uus loomulikult paljunev liik. Seda väljendab järgmine skeem (Mertensi, 1971 järgi).



4. Analoogiliselt kirjeldatuga on hübriidse tekkega harilik jõhvika (*Oxycoccus palustris*), tetraploid, mis on tekkinud maksimaalse jäätumise ajal Põhja-Ameerikas sealse suureviljalise jõhvika (*O. macrocarpus*) ja laialt levinud väikeseviljalise jõhvika (*O. microcarpus*) hübriidina (Hagerup, 1943).

5. Kare kõrvik (*Galeopsis tetrahit*) on, nagu seda on katseliselt näidanud Müntzing (1930), amfiploid ($2n=32$), mis on tekkinud looduses pehme kõrviku (*G. pubescens*, $2n=16$) ja kirju kõrviku (*G. speciosa*, $2n=16$) ristumisel. See oli esimene juhtum, kus uurija «sünteesis» cellasliikidest looduses juba esineva hübriidse liigi.

AREAAL EHK LEVILA

LIIGI AREAAL JA SELLE KIRJELDAMISE VIISID

Areaal ehk levila on liigi (või mõne muu taksoni) esinemise territoorium (või akvatoorium) Maal. Et liik koosneb populatsioonidest, siis hõlmab areaal kõik vastava liigi populatsioonid.

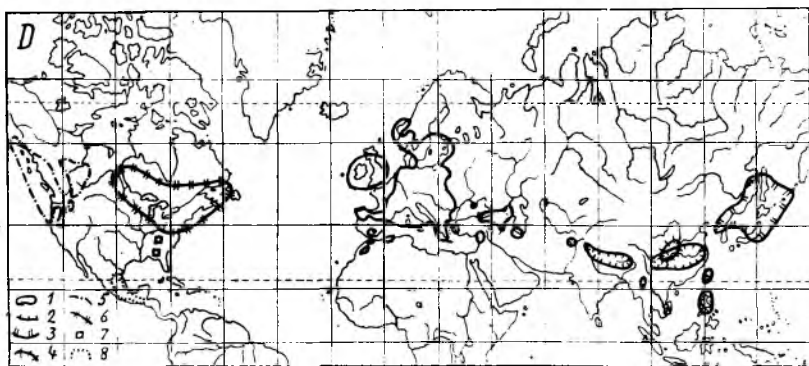
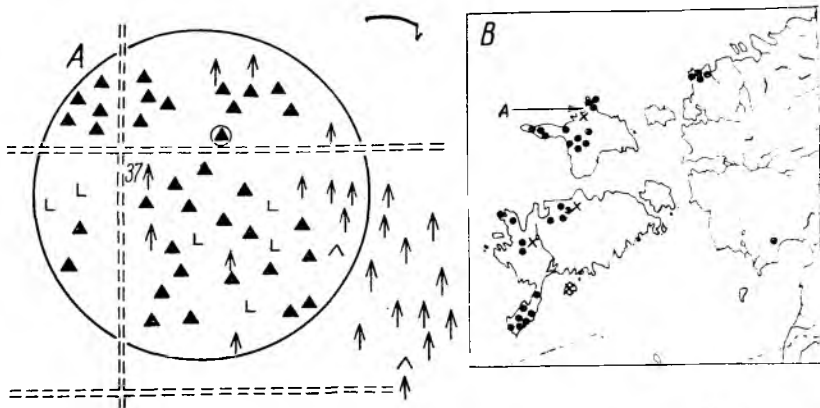
Areaali kirjeldamiseks on kõigepealt vaja kindlaks teha vastava liigi leiukohtad — geograafilised punktid, kust on teada kompetentselt (asjatundja poolt) määratud isendite leiud. Püsiva teadusliku väärtusega on ainult need leiud, mille kohta on olemas tõendusmaterjal herbaareksplaride näol, sest siis on määranguid võimalik kontrollida ja täpsustada. (Sellest nähtub ka, kui suur tähtsus on täpselt etiketitud herbaarmaterjalil ja selle säilitamisel.)

Iga leiukoht annab uurijale kaheksugust informatsiooni: 1) selle kohta, et liik on saanud kunagi antud kohale levida (selleks on olnud olemas vajalikud levitajad jt. levimistegurid, on puudunud levimistõkked), ja 2) et keskkonnategurid on selles kohas liigile enam-vähem soodsad kasvuks (enamasti ka paljunemiseks)

Kui leiukohti on palju, on peale ökoloogiliste järelduste võimalik teha ka kvalitatiivselt erinevaid biogeograafilisi järeldusi. Peamiselt viimastega tegelebki areaalide uurimisel põhinev teadusharu — arealoloogia ehk horoloogia.

Kui kanda kaardile teada olevad leiukohad, siis selgub, et mõnes areaali osas on leiukohti tihedalt, teises hajusalt. Vastavalt kasvukohanõudlustele saab liik esineda areaali piires ainult kindlates tingimustes — kindlal mullal ja koosluses; mõnikord oleneb levik ka sümbiontidest, tolmeldajatest, levitajatest. Liigi levik areaali piires on seega suurel määral sõltuv vajalike tingimuste esinemisest ja jaotumisest territooriumil. Enamasti on liik areaali keskosas vähem nõudlik (s. t. laiema ökoloogilise amplituudiga peamiste kasvukohategurite suhtes) ja võib seega asustada rohkem kasvukohti kui areaali ääreesades, kus liik muutub valivamaks (s. t. ainult osa kasvukohti vastab ökoloogilisele amplituudile) ning suudab säilida vaid eriti soodsates kohtades. Mõnel stenotoopsel liigil paiknevad leiukohad kogu areaali ulatuses väga hajusalt (hajalevila).

Paljudel liikidel on levila piires võimalik eristada mitut kasvukohanõudluste poolest erinevat liigisisest üksust (biotüüpi, ökotüüpi, geograafilist rassi — nii nimetavad neid eri koolkonnad). Liigitekke käsitlemisel selgus, et erinevad populatsioonid või nende rühmitused võivad teatavais tingimustes isoleeruda ja seega kujuneda aja jooksul eri liikideks. Kui selline eraldumine on toimumas, siis on väga raske leida ühtset kriteeriumi, mis näitaks, millal eralduvat taksonit nimetada liigisiseseks üksuseks, näiteks alamliigiks, millal aga omistada talle juba iseseisva liigi staatus. Süstemaatikud, kes lähtuvad peamiselt morfoloogilistest tunnus-



43. joonis. Areaali kujutamine kaardil olenevalt mõõtkavast jugapuu (*Taxus baccata*) näitel. Areaali kirjeldus tugineb üksikute leiukohtade andmeile: A — Tahkuna leiukoha plaan: kolmnurk ringis — vana puu, kolmnurgad — noored puud. Leiukohad kantakse punktidega keskmise mõõtkavaga kaardile (x — hävinud leiukohad). Nii saadakse punktikaart B. Euroopa kaardile kantava ühinevad punktid laikudeks. Nii kujuneb laikukaart C. Maailma kaardil võib jugapuuliikide leviku üldistada piirdekaardina D (Eilarti, Meuseli jt. järgi).

1 — *Taxus baccata*; 2 — *T. wallichiana*; 3 — *T. cuspidata*; 4 — *T. chinensis*; 5 — *T. brevifolia*; 6 — *T. canadensis*; 7 — *T. floridana*; 8 — *T. globosa*.

test, on selle tõttu liigi mahtu käsitanud erinevalt ning on laia liigikäsituse korral pidanud sama taksonit alamliigiks või teisendiks (näit. *Picea abies* var. *obovata* või *Oxycooccus palustris* ssp. *microcarpus*), kitsa liigikäsitluse puhul aga andnud talle iseseisva liigi nime (vastavalt *Picea obovata* või *Oxycooccus microcarpus*). See on võrdlust raskendav asjaolu: olenevalt liigi kontseptsioonist saadakse erinev areaali suurus, vanus, liikide arv flooras jm. (vt. 63. joonis).

Areaali kirjeldamiseks on kõige hõlpsam moodus selle kujutamine kaardil. Märksa keerukam on väljendada areaali omadusi sõnaliselt. Vaatleme neid mooduseid lähemalt.

Areaali võib kujutada kaardil järgmiselt.

1. Punktimeetod ehk märgimeetod. Leiukohad on tähistatud kaardil mittemõõtkavaliste märkidega (enamasti täidetud ringikestega, hävinud leiukohad tühjade ringikestega, fossiilsed leiud ristikestega). Sel viisil saadakse kõige täpsem levikukaart — punktikaart (43. joonis A ja B). Suur mõõtkava, mis võimaldab leiukohtade täpset märkimist, on vajalik detailuuringutel.

2. Tihedasti ligistikku paiknevad leiukohad punktikaardil sulavaid kokku üheks laiguks (sel juhul kõneldakse lauslevilast). Kui need laigud kanda kaardile, saame laigukaardi (43. joonis C).

3. Punktimeetodil kaardile kantud äärmised leiukohad ümbritsetakse pideva joonega, mis tähistab levila piiri. Niimoodi saadud kontuur võidakse viirutada või tõsta muul viisil esile. Selline levikukaart — piirdekaart — on üldistatum, kuid ka ebatäpsem ega võimalda kindlaks teha, missugustes punktides joonega piiratud levilas liik esineb. Ülevaatlikkuse huvides tõmmatakse piirdejoon sageli üle merede ja siseveekogude, kus leiukohti ei saagi olla (44. joonis)

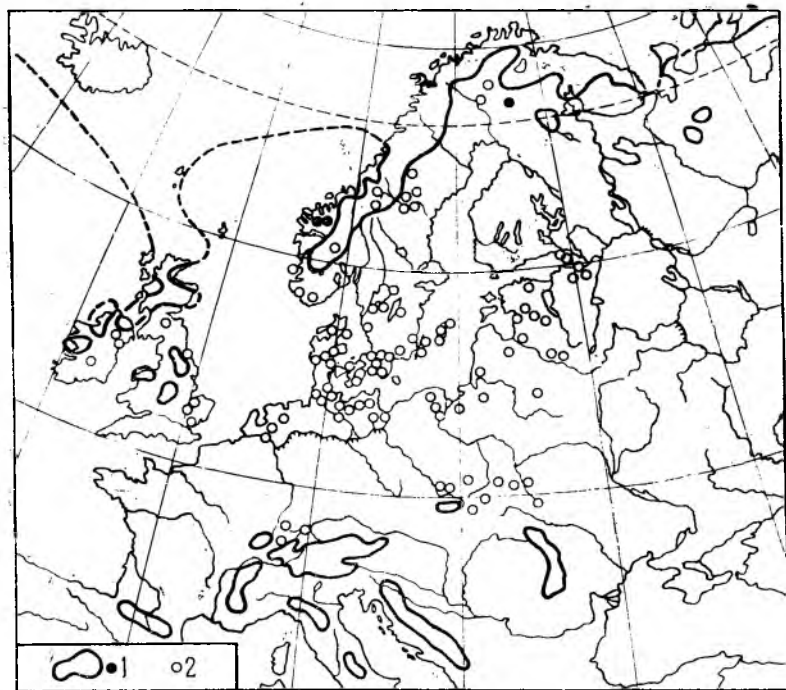
Paljudel juhtudel on otstarbekas kasutada koos punkti- ja piirdemeetodit: lauslevila piirata piirdejoonega ja hajalevila osas kasutada punktimeetodit (43. joonis D).

Piirdemeetodi korral on kõige vaieldavam vahekaugus punktide vahel, mis veel ühendatakse levila piiresse. Teatud kaugusest alates märgitakse üksikleid eraldi väljaspool levilapiiri või ühendatakse omakorda eraldi olevaks osaks areaaliks. See vahekaugus — eraldumislävi — oleneb levimisviisist: on ilmne, et efektiivse kauglevi korral eraldiseisvad punktid ei kaota geneetilist kontakti lähima pideva areaaliosaga. Üldkehtivaid reegleid siin siiski pole ja areaalikaardi koostamisel lahendatakse küsimus kaardimõõdust, andmete hulgest ja uurija tahtest olenevalt. Sama probleem tekib areaali piires olevate levikutühikute piiritlemisel. Kui ulatuslikul alal on olemas soodsad elutingimused, mida näitab vastava taimekoosluse olemasolu, kui liik siiski puudub, on oluline kajastada seda areaalikaardil, piiritledes ala, kus liiki pole (kui seda võimaldab kaardimõõt ja ala küllaldane uuritus)

4. Võrgu ehk rastermeetod — leiukohad kantakse tiheda kaardivõrguga (võrgujoonte vahekaugus 5—50 km) kaardile. Ühe märgiga märgitakse vastavad võrguruudud tervikuna, milles on vähemalt üks leiukoht (45. joonis) Seega määrab leiukoha märkimise täpsuse võrgujoonte vahekaugus. Sellise võrgukaardi ehk rasterkaardi väiksema täpsuse korvab see, et meetod hõlbustab andmete mehaanilist pealemärkimist, salvestamist ja läbitöötamist. Võrgumeetodil koostatakse Euroopa floora atlas (Jalas & Suominen, 1974).

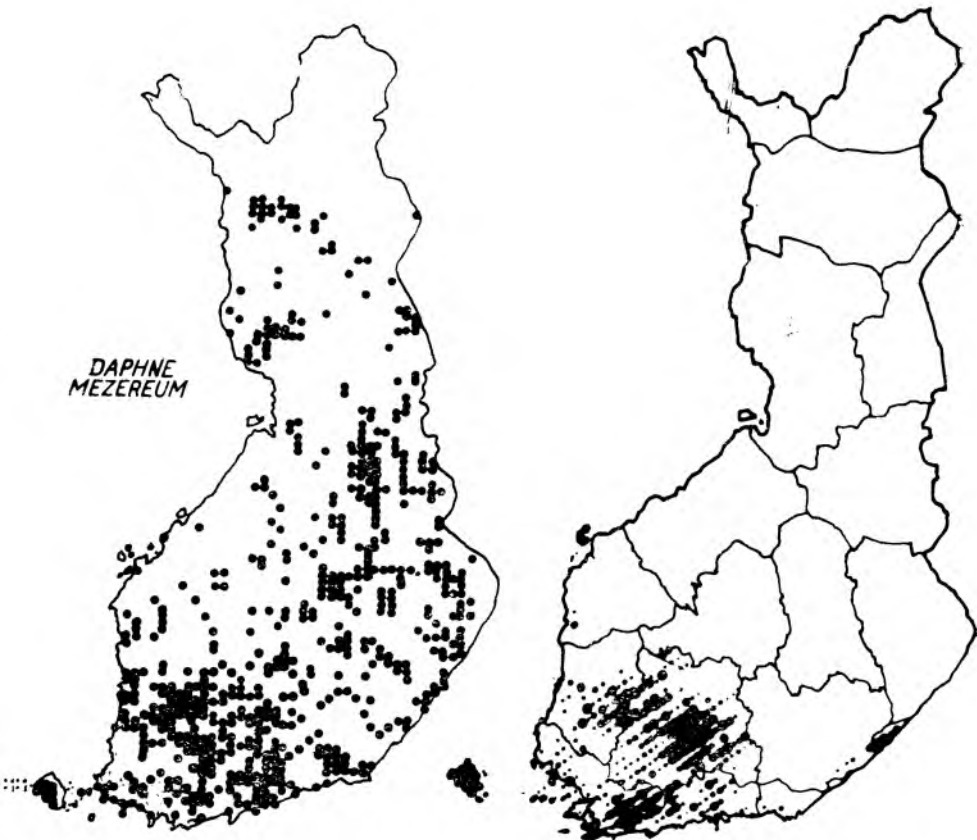
5. Võrgumeetodi teisendiks on Soomes korduvalt rakendatud joonhindamismeetod: kogu maa on kaetud kindla vahekaugusega marsruutjoontega, millel jällegi kindla vahekauguse järel on märgitud punktiga liigi esinemine ja punkti suurusega ohtrus (46. joonis).

Kõiki nimetatud kujutamisi viise võib täiendada ka kvantitatiivsete leiuandmetega, kasutades näiteks erineva suurusega punkte erineva ohtrusega leiukohtade jaoks, erineva tihedusega viirutust piirdekaartidel või erinevat esinemissagedust tähistavaid märke võrgukaartidel.



44. joonis. Drüüase (*Dryas octopetala*) levik Euroopas levila kombineeritud kujutamisi viisi näitena (N. Minjajevi, 1974 järgi):

1 — nüüdislevik piirde- ja punktimeetodil, 2 — fossiilsed leiud (peamiselt jääajajärgsest drüüase-floorast).



45. joonis. Võrgukaardi näidis. Näsiiniin (*Daphne mezereum*) Soomes. Iga märk tähistab liigi esinemist pindalal 10×10 (12) km.

46. joonis. Areaali kujutamine joonhindamise andmeil. Sinilille levila Soomes (Kujala, 1964 järgi). Märki suurus näitab liigi ohtrust leiukohal.

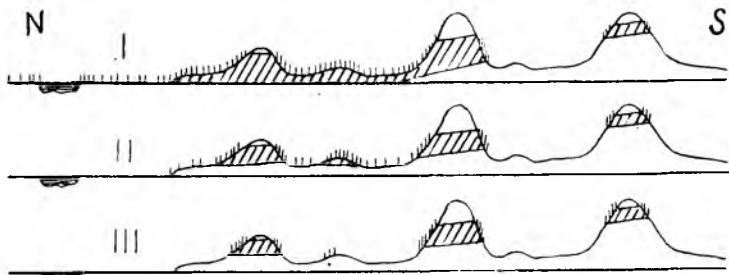
Mõnikord kasutatakse areaali kujutamisel (eriti mägismaadel) profiilskeemi (47 joonis)

Tihti tuleb piirduda levila sõnalise kirjeldamisega. Võrreidavuse huvides on vajalik, et areaalikirjeldused oleksid koostatud ühtse vormi kohaselt ja et kasutataks ühesuguseid regionaalsete üksuste nimetusi. Ühe sellise laiemalt kasutuselevõetud süsteemi on andnud H. Meusel (1965). Tema poolt väljatöötatud *a r e a a l i v a l e m* (e. areaalidiagnoos) võimaldab lakooniliselt kirjeldada mis tahes levilat.

Näiteid areaalivalemitest:

harilik mänd (*Pinus sylvestris*): $sm-temp-(b) \cdot k_{1-3} \text{ Euras}$
mo

harilik kuusk (*Picea abies*): $(sm)-temp-b \cdot k_{2-3} \text{ Eur}$
mo mo



47. joonis. Areaali kujutamine profiilis (Meuseli, 1943 järgi). Profiil kujutab läbilõiget Euroopast Lõuna-Rootsist üle Alpide ja Apenniinide Vahemereni.

I — harilik pöök (*Fagus sylvatica*); II — mägivaher (*Acer pseudoplatanus*); III — euroopa nulg (*Abies alba*).

harilik pöök (*Fagus sylvatica*): (m)-sm-temp oz₁₋₂ Eur
mo mo

kilpjalg (*Pteridium aquilinum*): austr-boreostrop-temp-(b) (oz₁₋₃) circpol
(48. joonis) mo

Nagu näidetest näha, koosneb areaalivalem sümbooltist (sõnalühenditest), mis antakse kindlas järjestuses ja kirjutusviisis.

Areaalivalem koosneb järgmistest osadest.

1. Levila paiknemine laiusvöönditi (48. joonis).

Vööndite sümboolid ühendatakse sidekriipsuga; kui areaal tungib vähe mingi vööndi piirde, pannakse viimase sümbool sulgudesse. Floristiliste vööndite sümboolid (sulgudes vastavus vöönditele, nagu need on antud õpiku IV osas):

- arkt — arktiline (põhjapoolkera tundravööndi lõunapiirini)
- b — boreaalne (taigavöönd)
- temp — temperaatne (segametsade, laialehiste metsade ja metsastepivöönd)
- sm — submeridionaalne (parasvöötme lõunaosa koos stepivööndiga)
- m — meridionaalne (subtroopika ja parasvöötme kõrbed)
- boreostrop — boreosubtroopiline (põhjapoolkera troopikavööde)
- trop — troopiline (ekvatoriaalvöönd)
- austrop — austrosubtroopiline (lõunapoolkera troopikavööde)
- austr — austraalne (lõunapoolkera subtroopika ja parasvööde)
- ant — antarktiline (lõunapoolkera tundravöönd)

2. Levila paiknemine kõrgusvöönditi.

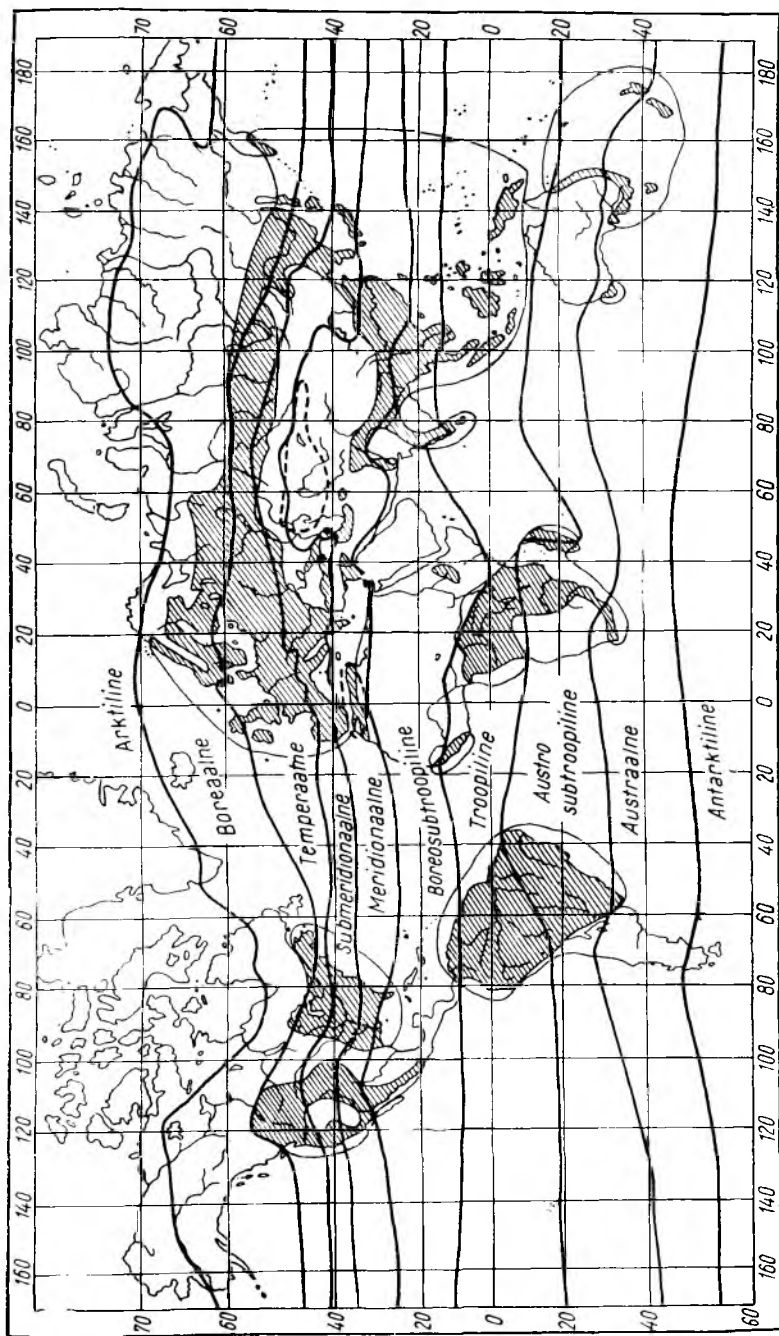
Kõrgusvööndite sümboolid kirjutatakse peenema kirjaga vastava laiusvööndi sümbooli alla. Kasutatakse järgmisi tähistusi:

- mo — montaanne (mägimetsade kõrgusvöönd)
- salp — subalpiinne (mägivõsade kõrgusvöönd)
- alp — alpiinne (mäginiiude kõrgusvöönd)
- niv — nivaalne (lume ja liustike kõrgusvöönd)

3. Levila paiknemine merelise või vastavalt mandrilise kliimaga aladel. Kummalgi juhul kasutatakse kolmeastmelist skaalat:

- oz₁ — ookeaniline
- oz₂=k₃ — subookeaniline
- oz₃=k₂ — subkontinentaalne
- k₁ — kontinentaalne

Sümbool eraldatakse vööndilisuse lühendist korrutamispunktiga.



1 — 2 — 3

48. joonis. Floristilised laiusvööndid (Meuseli jt., 1965 järgi):

1 — kilpjala (*Pteridium aquilinum*) levila kosmopolitse (hulgavööndilise e. pluritsonaalse) areaali näitena; 2 — vööndipiirid; 3 — lehtu anabasi (*Arctostaphylos*) levila ühevööndilise ehk unitsonaalse areaali näitena.

4. Levila paiknemine mandritel märgitakse poolpaksus kirjas. Kasutatakse järgmisi sümboliteid:

As — Aasia
Eur — Euroopa
Euras — Euraasia
Afr — Aafrika
Am — Ameerika
Austr — Austraalia
circpol — tsirkumpolaarne (Euras + Am)

Vajaduse korral lisatakse järgmised lühendid:

W — lääne
O — ida
M — kesk
Sib — Siber
VordAs — Ees-Aasia
Ind — India

Pideva areaali korral pannakse sümbolite vahele sidekriips, katkelise areaali puhul plussmärk.

5. Leviku iseloomu areaali piires märgitakse vajaduse korral järgmiste sümbolitega:

disj — katkeline e. disjunktne levik
lit — levila piki mererannikut

AREAALI TEKE, PIIRID JA MUUTUVUS

Areaalide uurimisel on kõigepealt vaja lahus hoida looduslike ehk spontaanseid areaale, mis on kujunenud looduslike protsesside toimetel, ja inimtekkelisi ehk antropogeenseid areaale, mis on saanud alguse inimese tahtlikust või mittetahtlikust tegevusest.

Looduslike seaduspärasuste selgitamiseks vaatleme kõigepealt esimesi, kuigi tuleb arvestada, et ka neid areaale on mingisugusel määral mõjutanud inimtegevus. Algseid (primaarseid) areaale, mis kujunesid enne inimese sekkumist, praegusajal praktiliselt olemas ei ole; praegusaegsed (sekundaarsed) areaalid on kõik viimaste sajandite vältel rohkem või vähem muutunud.

Areaal on lahutamatu seotud liigiga: ei saa olla areaalita liiki, liigi teke on ühtlasi uue areaali teke.

Uue liigi areaal kujuneb vana (eellas-) liigi areaalist, mis võib olla mitmesuguse suurusega. Nagu selgus eespool liigitekke käsitlemisel, on uute taksonite teke soodustatum väikeste lähtepopulatsioonide korral, mis on osaliselt või täiesti isoleeritud sama liigi teistest populatsioonidest. Liigiteket ühes kohas ja ainult ühel ajal nimetatakse monotoopseks. Kui ühe koha all mõista eristunud lähtepopulatsiooni asukohta, siis näib olevat õigustatud monotoopse tekke valdavaks pidamine.

Mõnel harval juhul on siiski tõenäoline ka liikide polütoopne teke mitmes kohas enam-vähem üheaegselt (näit. naaberliikide hübriidiseerumisel areaalide kokkupuutepunktides) või isegi eri

ajal (näit. polüploideerumisel areaali eri osades). Sel juhul on uue liigi levila kohe mitmeosaline.

Areaali p a n t o o p s e t teket antsestraalse (eellas-) liigi kogu levila ulatuses korraka mingi välisteguri mõjul populatsioonidele on raske kujutleda, küll on aga sageli liigi ulatuslik areaal katkenud suurteks osadeks, millest igaühel on kujunenud isoleeritult eri liik. Ühe liigi väljavahetamist teise poolt pikema (geoloogilise) aja vältel samal alal tavaliselt pantoopseks liigitatakse siiski ei nimetata.

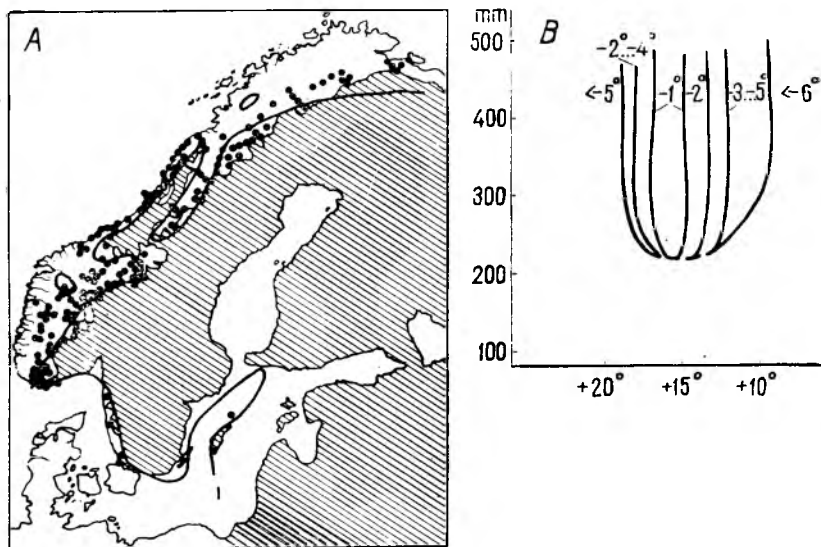
Mingi uue tunnustekompleksiga taksoni areaali e s m a n e l a i e n e m i n e oleneb peamiselt tekkiva liigi ökoloogilisest amplituudist ja konkurentsivõimest sama kasvukoha ja koosluse teiste liikide suhtes. Mõningal määral oleneb levimine ka levimisviisist ja maastiku iseärasustest. Esmasele, suhteliselt kiirele levimisele panevad piiri levimistõkked ehk barjäärid. Levimistõkkeks võib olla ookean, kõrge mäeahelik, kõrb või mõni muu maastikuline takistus, mis looduslike levimisvahenditega on ületamatu.

On teada rohkesti juhtumeid, kus taimeliik inimtegevuse abil sai loodusliku barjääri ületada ning seejärel hakkas kiiresti laiendama oma levilat. Näiteks vesikatku üksainus emasisend sattus Põhja-Ameerikast Kesk-Euroopasse ja ainult vegetatiivselt paljunedes suutis kiiresti (1840.—1880. a.) luua uue suure areaaliosa. Analoogiline on Ameerika troopilise veetaime vesihüatsindi (*Eichhornia crassipes*) vohamine Aafrikas, kus ta on umbe kasvatatud suuri jõgesid, samuti mõnede Euroopast pärit taimede kiire levik Lõuna-Ameerikas, Austraalias ja Uus-Meremaal. Kiire levik on siiski erandlik; esitatud näidetes oli see tingitud konkurentide ja kahjuritite puudumisest.

Tihti on levimistõkkeks mingi ökoloogiline tegur või teguritekompleks (kliima, muld, sümbiontide või tolmeldajate puudumine, tugev konkurents), mis põgusal vaatlusel pole üldse märgatav.

Kui vaadelda levikut mandrite piires, siis kõige tavalisemad on kliimast tingitud levilapiirid. Ka mäed või kõrbed levila piiril on enamasti nähtamatuks kliimaatiliseks levimistõkkeks. Kliimaatilise barjääri kindlakstegemist raskendavad mitmed asjaolud. Hinnates kliimat inimese arusaamasid mööda ja meteojaamade vaatlusriistade näitude keskmistatud andmete alusel, ei ole iga kord tabatav see kliimaatiline tegur, mis tegelikult on mõõduandev taimetele tema kasvukohas. Taim on kõige tundlikum ilmastiku suhtes noores eas, tõusmena, juveniilina, samuti õitsemise ajal. Kevadised hilised või sügisesed varased öökülmad võivad mõjuda hukatuslikult järelkasvule, õienuppudele või viljade valmimisele, kuigi täiskasvanud taimede üldilme millegagi ei reeda külmahellust.

Kliimaatilist levilapiiri aitab selgitada areaalikontuuri võrdlemine kliimakaartide samajoontega (49. joonis). Levilapiiri kokkulangemine mõne isotermiga näitab, et temperatuur näib olevat levikule mõõduandev, kuid sellest ei saa teha järeldust, et mingi kliimaatiline näitaja on otseselt levimist limiteerivaks teguriks. Pigem tuleb arvata, et mõlemad võrreldavad jooned kaardil (loo-



49. joonis. Arealipiiri seos kliimanäitajatega.

A — hariliku kuuse (*Picea abies*) levila loodepiir Skandinaavias (viitutatult ja punktidenä) ning kliimaköver (joonena); B — levilakaardile kantud kliimakövera kulg kolmemõõtmelises teljestikus: püstteljel — aasta keskmine sademete hulk, rõhtteljel — soojema kuu keskmine temperatuur; arvud kõverate juures kõige külmemä (jaanuari) kuu keskmine temperatuur (Hintikka, 1963 järgi).

duses pole neid sel kujul olemas) väljendavad sellel kohal niisugust kliimatilist muutust, mis määrab nii isotermi kui ka mingile taimeliigile limiteeriva kliimateguri.

Jääajajärgse aja vältel on enamik Euroopa vanu taimeliike jõudnud levida oma kliimatiliste barjäärideni. Kuid kliima muutub igal alal olenevalt kohalikest, kogu vööndi ja planeedi mitmesuguse rütmiga kliimamuutustest (lähemalt vt. lk. 316). Seetõttu alluvad kliimatilised levilapiirid pidevalt mitmesugustele võnkuvatele muutustele. Viimased on eriti hästi jälgitavad taimkattevööndite piiril, näiteks Euraasia metsatundras. Keeruka struktuuriga taimkattes, kus valitsevad pikaajalised taimed, on ka kliimavõnked «amortiseeritud» ning nende mõju selgub alles uuenemisdünaamika põhjalikul uurimisel.

Peale vahetult jälgitavate levikumuutuste (sekulaarne ehk nüüdismuutus) osalevad kõik liigid ja nende levilad pikaajalistes muutustes. Viimaste ajamõõtka erineb nii suurel määral meie eluea ajamõödust, et nende uurimine ja mõistmine valmistab suuri raskusi. Need ulatuslikud paleogeograafilised muutused (kliimamuutused seoses jäätumistega, meretransgressioonid, mandrite kuju ja asendi muutused) leiavad käsitlemist osas «Maa taimkate»; siinkohal tuleb vaid märkida, et arealide uurimine on üks teid aastatuhandete ja -miljonite eest toimunu

selgitamiseks. Selleks tuleb lähemalt tutvuda areaalide mõningate omadustega ja neid kirjeldavate mõistetega.

Laienevat areaali (üldiselt või mõnes osas) nimetatakse *progressseeruvaks*, ahenevat aga *regresseeruvaks*. Ulatuslik areaal võib ühes osas olla progressseeruv, teises regresseeruv. Nii on vastavalt jääajastiku kliimamuutustele paljude liikide areaalid Euraasias kord laienenud, kord kahanenud. Piiratud alasil, kus liigid said säilida üldiselt ebasoodsaiks muutunud tingimustes, nimetatakse *refuugiumideks* ehk *pagulateks*. Enamasti olid need mäestikepiirkonnad. Osa liike hävis pagulaid leidmata, osale muutusid elutingimused ka viimastes talumatuks. Väljumisel refuugiumist võis taas alata levila laiendamine, endiste ja uute alade hõivamine. Osa liike aga ei suutnud taastada oma endist levilat, nad jäid vaid soodsaimatesse tingimustesse ja hakkasid sealgi aegamööda hääbuma.

Oeldust tuleb teha järeldus, et liigi praegune levikupilt, mis on selgunud teadusliku uurimistöö tulemusel, seega parimal juhul paarisaja aasta jooksul, on areaali miljoneid aastaid kestnud arenguloos vaid üks hetk. Siiski võimaldab see hetkepilt valgust heita mõnede liigi kujunemise seikadele.

AREAALI SUURUS

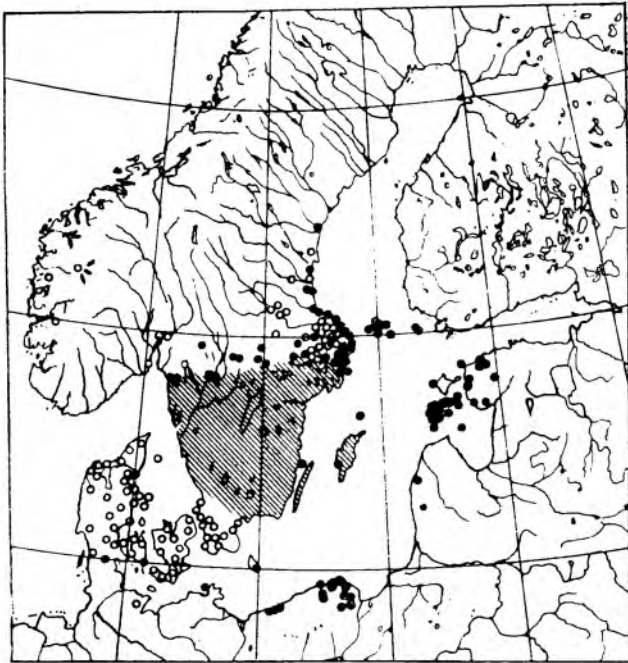
Minimaalne areaali suurus on ainult üks punkt kaardil — ühe populatsiooni asupaik.

Väikese levilaga taksoneid, eriti neid, mis oletatavasti on kujunenud sellel alal, nimetatakse *endemideks* ehk *endemii-tideks* (50. ja 51. joonis). Väike levila võib olla esmane, tingitud areaali väljakujunemast (taksoni noorusest); sel juhul kõnel-dakse *neoendemidest*. Näiteks saaremaa robirohu (*Rhinanthus osiliensis*) ja Kuppferi hunditubaka (*Hieracium kuppferi*) areaal piirdub Lääne-Saaremaaga; need on noored, vähe eristunud pisiliigid.

Väike võib olla ka suhteliselt vana levila, kui selle laienemist on pidevalt takistanud kestav isoleeritus, näiteks saarelise asendi tõttu.

Hästi eristunud liikidel on väike areaal siiski enamasti hääbumise tunnuseks, kunagise laiema levila äärmise kahanemise tagajärg. Vanu endeeme nimetatakse *paleoendemideks* ehk *reliktendemideks*. Need on näiteks hõlmikpuu (*Ginkgo biloba*) ja *Metasequoia glyptostroboides* Lõuna-Hiinas (51. ja 52. joonis), sale nulg (*Abies gracilis*) Kamtšatkal. (Teisi näiteid on toodud Maa taimkatte ajaloolises ülevaates, vt. ka 130. joonis.)

Endeemide poolest on eriti rikkad saared ja mäestikud (53. joonis). Tasandikulises ning suuri muutusi üleelanud Põhja- ja Kesk-Euroopas leidub vaid neoendeme, näiteks pooppuu (levila hõlmab Kesk-Inglismaa, Lõuna-Rootsi ja Lääne-Eesti).



50. joonis. Endemism. Pooppuu (*Sorbus intermedia*) levila Läänemere mail; peale selle ulatub levila veel Kesk-Inglismaale. Tühjad ringid — kultuurist metsistunud.

Nagu esitatust nähtub, on leeb areali suurus olulisel määral taksoni vanusest ja looduslikest tõketest. Vanemal liiki del on olnud pika arenguloo vältel rohkem võimalusi ületada barjääre ja levida teistele mandritele, mistõttu ka nende areaalid on enamasti suuremad (eriti kui võrrelda ühe perekonna liike)

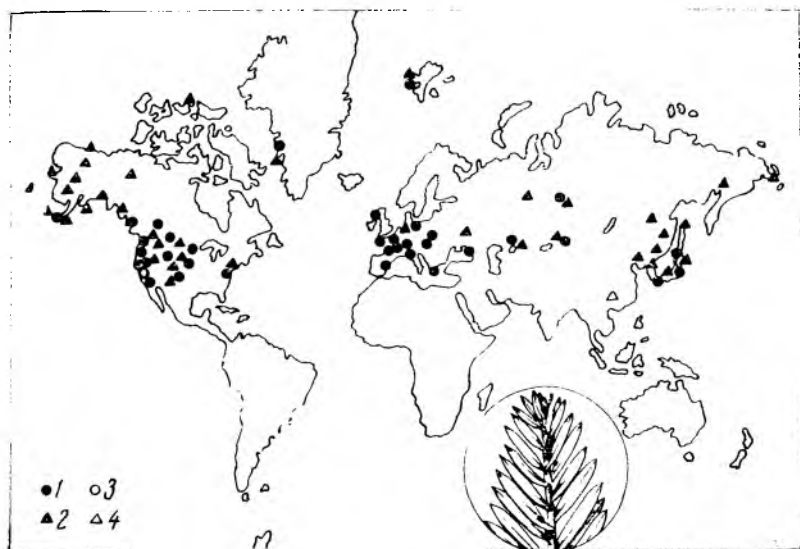
Vähem on leeb areali suurus levimisviisist, sest pika aja vältel on ka aeglaselt levivad liigid jõudnud asustada terveid mandreid. Olulisem on liigi ökoloogiline amplituud ja eri tingimustes uute vormide moodustamise võime ehk nn. evolutsiooniline plastilisus.

Maksimaalne areaal maismaaliikidel hõlmab enamiku mandreist (peale külmvöötme ja kõrbete ning enamasti ka Austraalia tervikuna). Suure areaaliga liike nimetatakse kosmopoliitideks, nende areali kosmopoliitseks, ka boreotroopiliseks (kui see hõlmab paras- ja troopikavöödet) Kosmopoliite on õistaimede seas suhteliselt vähe; rohkem on neid eostaimede seas. Kosmopoliitide näiteid õistaimedest leiame peamiselt järgmistest ökoloogilistest taimerühmadest.

1. Vee- ja kaldataimed: pilliroog, laialehine hundinui, väike lemmel, kamm-penikeel jt. Laia levikut võimaldab neil vesikeskkonna temperatuuri suhteline stabiilsus.

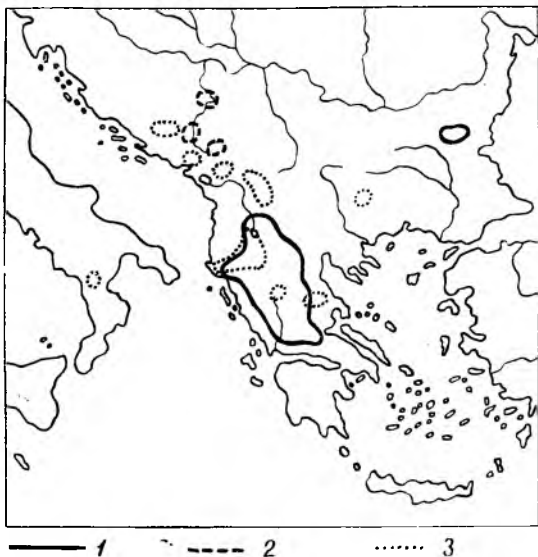


51. joonis. Hõlmikpuu (*Ginkgo biloba*) praegune areaal Hiinas (1) ja hõlmikpuu perekonna fossiilsed leid tertsiaarist (6): plioseenist (2), miotseenist (3), oligotseenist (4), eotseenist ja paleotseenist (5). Juba keskaegkonna lõpul oli hõlmikpuu põhjapoolkeral laialt levinud (leide on ka Kesk-, Põhja- ja Kirde-Aasiast).



52. joonis. Mammutipuumid kui relikttendeemid:

1 — fossiilse *Sequoia langsdorffii* leid hiliskriidist ja tertsiaarist; 2 — fossiilse *Metasequoia occidentalis* leid hiliskriidist ja tertsiaarist; 3 — *Sequoia sempervirens* (ringis võsutipp) nüüdislevila Kalifornias; 4 — *Metasequoia glyptostroboides* nüüdislevila Hiinas.



53. joonis. Balkani paleoendeemid:

1 — hobukastan (*Aesculus hippocastanum*); 2 — serbia kuusk (*Picea omorica*); 3 — soomusmänd (*Pinus heldreichii*) (Rikli, 1943).

2. Mererannataimed: meri-mugulkõrkjas, harilik heinmuda jt.

3. Ruderaaltaimed (prügipaikade taimed, umbrohud): valge hanemalts, vesihein, kurekael, suur teeleht, võilill. Nende levikut on soodustanud inimene, luues kõikjal parasvöötme kultuurtaimede jaoks elutingimusi, mida umbrohud ära kasutavad.

Sõnajalgtaimede seas on nende kõrgele vanusele ja tõhusale eoste abil levimisele vaatamata kosmopoliite vähe; need on peamiselt kaljutaimed, nagu pruun raunjalg ja habras põisjalg. Kosmopoliidid on ka kilpjalg (48. joonis) ja vareskold.

Enamik liike jääb areali suuruselt endeemide ja kosmopoliitide vahele. Neid mõisteid kasutades tuleb arvestada ka levila suhtelist suurust lähedaste taksonite areaalidega või vastava suurema taksoni keskmise arealisuurusega võrreldes; näiteks võrreldes perekondade areaalidega, mis hõlmavad mitut mandrit, on enamik Austraalia perekondi selle mandri endeemid.

AREAALI KUJU JA KATKELISUS

Areaal võib olla terviklik; siis on ta pidev ehk katkematu (kontinuiirne). Kui areaal koosneb mitmest osast, siis on ta katkeline (diskontinuiirne e. disjunktsne) ehk jaoslevila.

Pidev areaal on tihti välja veninud kliimavöötmete suunas

(Euraasias lääne-ida suunas) või jälgendab mäestike kulgu (mägitaimedel). Selle põhjuseks on kliimaatilised levimistõkked.

Katkeline areaal koosneb kahest või rohkemast eraldi osast — osalevilast ehk arellist. Nendevaheline kaugus on nii suur, et taimeliik oma levimisvahenditega seda ületada ei saa. Areaali peamise osaga võrreldes suhteliselt väikesi osalevilaid nimetatakse eksklavideks.

Areaali katkelisust ehk disjunktsiooni võivad põhjustada järgmised asjaolud.

1. Esmase (või eellas-)liigi pideva levila tükeldumine leiukohtade hävimise tõttu selle mõnes osas keskkonnatingimuste halvenemise korral või mõnel muul põhjusel.

2. Uute arellide kujunemine juhusliku kauglevi tõttu (näit. rändlinnud on viinud Euroopa mägitaimi Aafrika mäetippudele).

3. Polütoopne liigiteke.

4. Inimese tegevusest tingitud areaalimuutused (sekundaarsed osalevilad kaugetel mandritel jm.).

Et teist ja kolmandat põhjust esineb väga harva, siis on peamiseks looduslikuks disjunktsiooni põhjuseks ikkagi areaali ajaloolise kujunemise käigus toimunud kasvuvõimaluste muutus (kliimamuutus, meretransgressioon, mägede teke vm.), mis pidi mõjutama paljude liikide levikut. Paleogeograafilised muutused on tõepoolest tingitud paljude (ka süstemaatiliselt väga kaugete) taksonite areaalide ühesuguseid disjunktsioone; neid nimetatakse sel juhul gruppdisjunktsioonideks. Gruppdiskontinuum on omakorda tõenduseks mõningatele paleogeograafilistele muutustele. Nii andis biogeograafia pikema aja vältel ainsana tuge mandritriivi teooriale (vt. lk. 314).

Disjunktsioone uuritakse nii liigi-, perekonna-, sugukonna- kui ka teiste taksonite areaalide tasemel.

Gruppdiskontinuumi tekkepõhjuste ja -aja väljaselgitamisel etendab olulist osa arellidena eraldunud populatsioonide sarnasuse aste, nende taksonoomiline väärtus: kas need on 1) ühe liigi morfoloogiliselt eristamatud populatsioonid või geograafilised alamliigid (siis võib olla disjunktsiooni vanus kümned ja sajad tuhanded aastad), 2) ühe perekonna hästi eristunud liigid (vanus miljonid aastad) või 3) ühe sugukonna lähedased perekonnad, alamperekonnad vm. (vanus kümned kuni sajad miljonid aastad) Praegu katkeliselt levinud taksonite varasemat pidevat levilat tõestavad paljud fossiilsed leiud.

Näiteid mõningaist gruppdiskontinuumidest.

1. Arktoalpiinne disjunktsioon, tekkinud hilisjääajal pärast jääserva taandumist Kesk-Euroopast, mil mandri jääservaesine (periglatsiaalne) floora oli kontaktis mägiliustikesise alpiinse flooraga; liigi pealevila on Arktikas või Subarktikas, osalevilad Alpides, Karpaatides: *Dryas octopetala*. (21. ja 44. joonis), *Salix reticulata*, *Loiseleria procumbens* (54. joonis), *Salix*



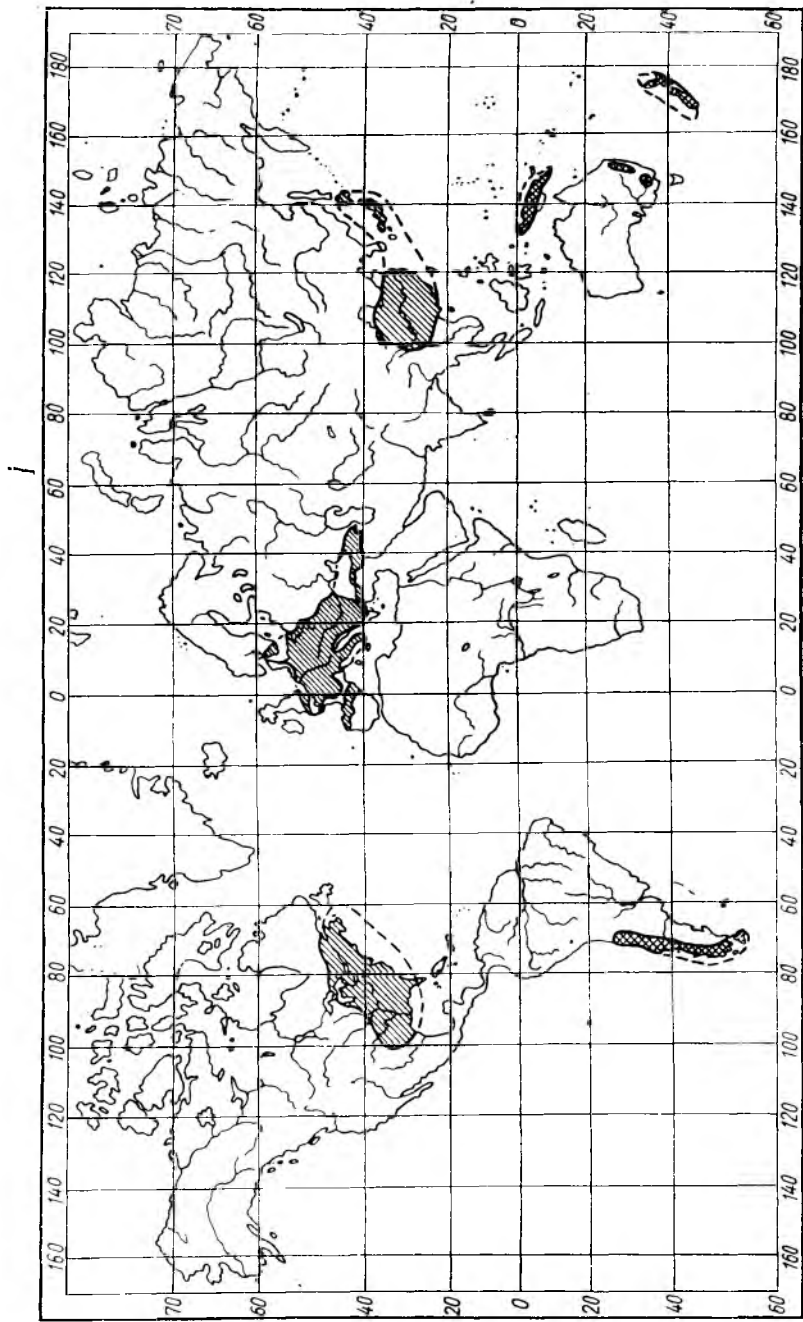
54. joonis. Arктоalpiinse disjunktsiooni näide: kalju-
pohla (*Loiseleuria procumbens*) levila (Meuseli, 1943
järgi).

herbacea, Betula nana; kõigil neil on liigidisjunktsioonid sarnaste populatsioonidega eri arellides.

2. Holarktiline disjunktsioon, kujunenud tertsaaris kogu põhjapoolkera hõlmanud (tsirkumboreaalset) pidevast levilast. Põhja-Ameerikat ja Kirde-Aasiat ühendas praeguse Beringi väina kohal olev maismaa — Beringia. Isoleerunud osalevilates kujunesid eri liigid (seega on need perekonnadisjunktsioonid, vt. 23. tabel, 55., 56. ja 57. joonis).

Holarktilise disjunktsiooni erijuhtudena võib vaadelda a) põhjapatsiifilist (Beringia) disjunktsiooni. Kirde-Aasiale ja Alaskale on näiteks ühine ajaani kuusk (*Picea ajanensis*), Jaapanis, Sahhalinil ja P.-Ameerika idaosas kasvab suur mürgine võhaline, nn. skungikapsas (*Symplocarpus foetidus*); b) põhjaatlantilist e. amfiatlantilist disjunktsiooni, mis võib olla seletatav Põhja-Atlandi mandrilise ühendusega neogeenis, mille kaudu võis levida näiteks sookold (*Lycopodium inundatum*)

3. Gondwana e. Lemuuria disjunktsioon hõlmab peamiselt Madagaskarit, Indiat ja Sunda saari. Näiteks võib olla ahvileivapuu (*Adansonia*) perekonnalevila: peale tuntuima liigi *A. digitata* Aafrikas on veel 10 liiki Madagaskaril ja üks Austraalias. Teine näide: kanntaim (*Nepenthes*) levib Madagaskaril, Kaliman-



Fagus *Nothofagus*

55. joonis. Pöög (Fagus) ja lõunapöög (Nothofagus) levila. Ida-Aasia näib olevat pöökide tekkesentriks. Kaukaasia pöök on jaapami liigile lähedasem; euroopa pöök näib olevat hilisema tekkega.



56. joonis. Valgepöõgi (*Carpinus*) perekonna levila holarktilise disjunksiooni näitena (W. Szaferi jt., 1956 järgi). Kunagisest lauslevilast annavad tunnistust fossiilsed leiud (+). Praegu on 3 osalevilat:

1. Euroopas ja Ees-Aasias (*C. betulus* ja *C. orientalis*), 2. Hiinas, Ida-Aasias (*C. cordata*, *C. japonica*, *C. laxiflora* jt., kokku 13 liiki), 3. Põhja-Ameerikas (*C. caroliniana*).



57. joonis. Tulbipuu (*Liriodendron*) levila holarktilise disjunksiooni näitena: 1 — *L. tulipifera*; 2 — *L. chinensis*. Perekonna fossiilsed leiud neogeenist (+) ja pleistseenist (×) viitavad laiemale holarktilisele levilale minevikus.

Holarktiline disjunktsioon

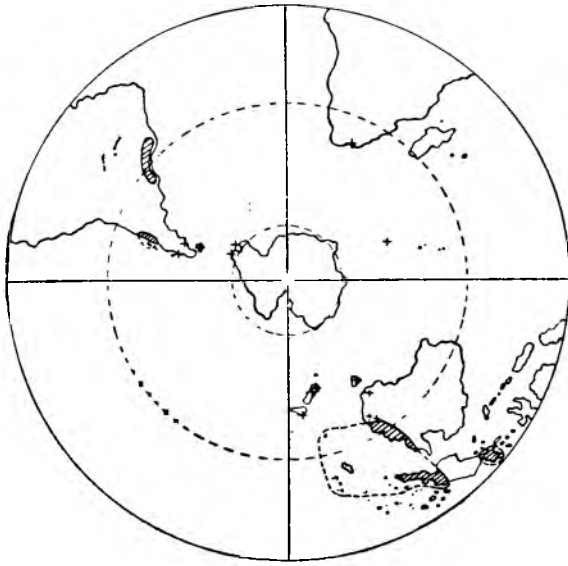
	Lääne-Euroopas ja Vahemeremail	Ida-Aasias (Hiinas, Jaapanis)	P -Ameerikas
Pöök, <i>Fagus</i> (55. joonis)	<i>F. sylvatica</i> (<i>F. grandifolia</i> plioseenis)	<i>F. sieboldii</i> <i>F. japonica</i>	<i>F. grandifolia</i>
Valgepöök, <i>Carpinus</i> (56. joonis)	<i>C. betulus</i>	<i>C. cordata</i> jt.	<i>C. caroliniana</i> jt.
Plaatan, <i>Platanus</i>	<i>P. orientalis</i> (Vahemeremaad)	(välja surnud)	<i>P. occidentalis</i> jt.
Elupuu, <i>Thuja</i>	(Välja surnud)	<i>T. orientalis</i> (= <i>Biota orientalis</i>)	<i>T. occidentalis</i> <i>T. plicata</i>
Pärn, <i>Tilia</i>	<i>T. cordata</i>	<i>T. amurensis</i> jt.	<i>T. americana</i> jt.
Ambrapuu, <i>Liquidambar</i>	<i>L. orientalis</i> (Väike-Aasia)	<i>L. formosana</i> <i>L. edentata</i>	<i>L. styraciflua</i> <i>L. macrophylla</i>
Tulbipuu, <i>Liriodendron</i>	(Välja surnud)	<i>L. chinensis</i>	<i>L. tulipifera</i>

Holantarktiline disjunktsioon

Perekond (sugukond)	Lõuna- Ameerika	Lõuna- Aafrika	Austraalia	Uus- Meremaa
<i>Araucaria</i> (<i>Araucariaceae</i>) (58. joonis)	<i>A. araucana</i> (Andid), <i>A. brasiliana</i> (Brasiilia)	(välja surnud)	<i>A. bidwillii</i> , <i>A. cunninghamii</i>	(välja surnud) Norfolki saar- rel <i>A. excelsa</i>
<i>Leptocarpus</i> (<i>Restionaceae</i>)	<i>L. chilensis</i> (Tšiili)	<i>L. peronatus</i>	<i>L. ramosus</i>	<i>L. simplex</i>
<i>Nothofagus</i> (<i>Fagaceae</i>) (55. joonis)	<i>N. antarctica</i> (suvehaljas) <i>N. betuloides</i> (igihaljas)	(puudub)	<i>N. cunninghamii</i>	<i>N. fusca</i>

tanil. Sellised perekonnadisjunktsioonid on seletatavad lõuna-
mandrite eemaldumisega algselt ühtse Gondwana idaosas.

4. Holantarktiline disjunktsioon (24. tabel) on seletatav Antarktisest või Lõuna-Ameerikast lähtunud perekondade levimisega lõunapoolkeral paleogeenis, kui lõunamanner oli kaetud igihaljaste metsadega; mõnel juhul (*Araucaria*) on siin tege-



58. joonis. Araukaaria (*Araucaria*) perekonna levila holantarktilise disjunktsiooni näitena (Seward & Conway, 1934). Fossiilsed leiud (+) näitavad, et araukaariad kasvasid tertsiaaris ka Lõuna-Aafrikas, Kerguelenil, Uus-Meremaal. Praegu on kaks osalevilat Lõuna-Ameerikas — Andides (*A. araucana*) ja Lõuna-Brasiilias (*A. brasiliana*); ülejäänud osalevilad on Lääne-Irianis, Kirde-Austraalias (*A. bidwillii*, *A. cunninghamii*), Uus-Ginea idaosas, Uus-Kaledoonia ja Norfolkis saarel (*A. excelsa*).

mist kunagi laialt levinud primitiivsete perekondade isoleerunud jäänukitega (58. joonis).

5. Bipolaarne disjunktsioon, mille korral suurema, holarktilise areala osalevilad on lõunapoolkeral, on tekitanud palju vaidlusi. Põhjused on arvatavasti mitmesugused ja mõned katkestused suhteliselt hilised. Kukemarja osaareal Patagoonias ja Lõuna-Atlandi saartel näib olevat tekkinud rändlindude poolt kaasatoodud seemneist. Pääsusilma ja mõnede teiste taimede liigilevilate kandumine lõunasse võib olla seletatav inimõjuga. Ühed liigid võisid levida lõunapoolkerale piki mäestikku (Andid), teised piki rannikuid (59. joonis).

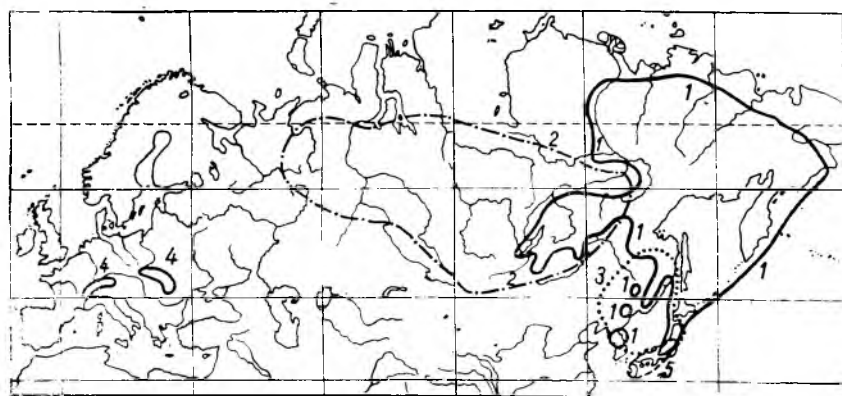
Mandrisiseid (intrakontinentaalseid) disjunktsioone on palju. Neist on Euroopaga seotud järgmised.

6. Periglatsiaalne disjunktsioon — piki maksimaalse jäätumise lõunaserva (*Schivereckia podolica*)

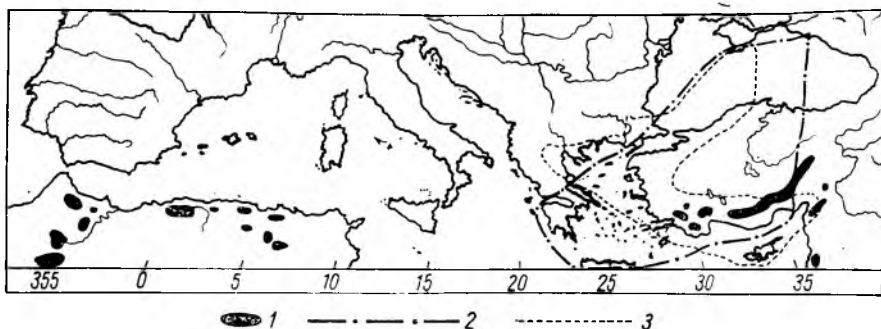
7. Euroopa — Aasia disjunktsioon peegeldab hilisjääaegseid maastikuseoseid ja on mõneti vaieldav. Näiteks *Potentilla* (*Dasiphora*) *fruticosa* põhiareal on Lõuna-Siberis, üks osaareal Loode-Eesti loopealseil; *Cimicifuga foetida*: Kesk-Siber, Kesk-Hiina ja Karpaadid; seederännid (*Pinus* subg. *Haploxyton*).



59. joonis. Bipolaarne disjunktioon pääsusilma (*Primula farinosa*) levila näitel (Szaferi, 1956 järgi).



60. joonis. Euroopa—Aasia disjunktioon seedermandide näitel:
 1 — kääbus-seedermand (*Pinus pumila*); 2 — siberi seedermand (*P. sibirica*); 3 — korea seedermand (*P. koraiensis*); 4 — euroopa seedermand (*P. cembra*); 5 — jaapani seedermand (*P. parviflora*).



61. joonis. Disjunktsioonide näiteid Vahemeremaadelt:

1 — seedri (*Cedrus*) jaoslevila; Atlase mäestikust atlase seeder (*C. atlantica*), Vahemere idaosas liibanoni seeder (*C. libani*) ning küprose seeder (*C. brevifolia*); 2 — krimmi männi (*Pinus pallasiana*) levila; 3 — suureõelise salvei (*Salvia grandiflora*) levila Musta mere disjunktsiooni näitena.

8. Vahemere disjunktsioon kajastab Ürgvahemere ranniku liikide viimseid pagulaid (näit. *Cedrus*, 61. joonis).

9. Musta mere disjunktsioon seob Krimmi üle Musta mere Väike-Aasia ja Balkaniga, välistades Kaukaasia (näit. *Pinus pallasiana* ja teised euksiini reliktid, 61. joonis 2 ja 3).

10. Lusitaania disjunktsioon ühendab praegusajal lahusolevaid Atlandimaid — Iirimaad ja Hispaaniat (*Erica mac-kaiana* jt.)

LÄHEDASTE LIIKIDE LEVILAD

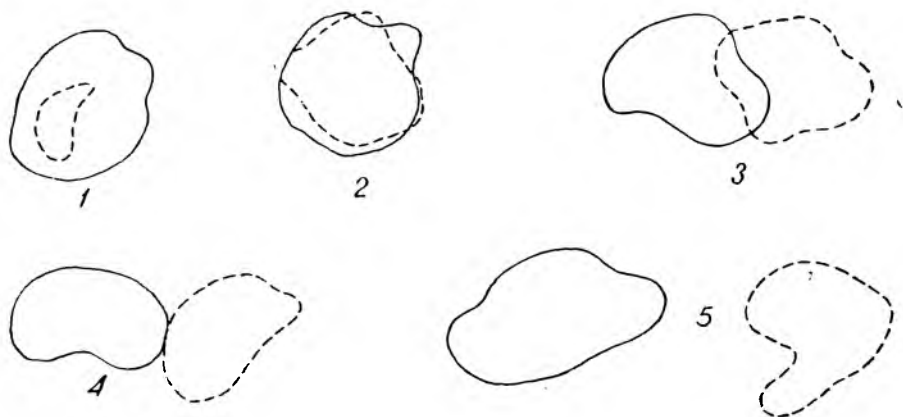
Uute liikide tekkimise kujutlustest lähtudes pakuvad muidugi erilist huvi lähedaste liikide areaalid, mis peegeldavad liikide hiljutise eraldumise mitmesuguseid astmeid ja viise (62. joonis).

Arengulooliselt lähedasi, teineteist asendavaid liike (ja liigile lähedasi taksoneid) nimetatakse vikareerivateks ja vastavat nähtust vikarismiks ehk asenduseks.

Eristatakse järgmisi vikarismi vorme:

1) geograafiline vikarism: lähedased liigid (alamliigid) kasvavad analoogilistes tingimustes erinevais (isoleeritud) geograafilistes piirkondades; näiteks meie võsaulast (*Anemone nemorosa*) asendab Uraali ja Altai mägimetsades *A. altaica*, Ida-Aasias *A. amurensis*, P.-Ameerikas *A. quinquefolia* (63. joonis). Laia liigimahu korral käsitletakse neid liike kui *Anemone nemorosa* alamliike;

2) ökoloogiline vikarism: lähedased liigid (alamliigid) asustavad erinevaid kasvukohti samal alal, seega nende areaalid on hõlmavad, ühtivad või osalt kattuvad. Näiteks arukask eelistab kuivemaid kasvukohti, sookask aga turvasmuldi; mageveekogude ääres kasvab soo-õisluht ja lapikluga, neile lähedased lii-



62. joonis. Lähedaste liikide levilad:

1 — hõlmavad; 2 — ühtivad; 3 — kattuvad; 4 — piirnevad; 5 — lahusolevad. 1 ja 2 viitavad sümpatrilisele, 4 ja 5 allopatrilisele liigitekkele, 3 puhul on mõeldavad mõlemad võimalused ja introgressiivne hübriidiseerumine ühises levilaosas.



63. joonis. Võsaülase (*Anemone nemorosa*) ja talle lähedaste liikide levilad (Meuseli, 1943 järgi):

1 — *A. nemorosa* subsp. *nemorosa*; 2 — *A. nemorosa* subsp. *amurensis*; 3 — *A. nemorosa* subsp. *quinquefolia*; 4 — *A. altaica*. Laia liigikäsitluse korral on *Anemone nemorosa* coll. levila katkeline ja koosneb kolmest osaarealist, kitsa liigikäsitluse korral on tegemist nelja liigiga.

gid rand-õisluht ja tuderluga on aga mererannataimed. Mäestikes eelistab osa liike (näit. Alpides *Gentiana kochiana*, *Rhododendron ferrugineum*) happelisi tardkivimeid, nendele lähedased liigid (*Gentiana clusii*, *Rhododendron hirsutum*) aga karbonaatseid settekivimeid; osa liike levib madalamas metsavööndis, teised, nendele lähedased liigid, aga ülalpool metsapiiri;

3) sesoonne vikarism: lähedased liigid (alamliigid) arenevad (õitsevad) samal ajal eri ajal; nende areaalid ja isegi kasvukohad võivad ühtida. Näiteks liigist suur robirohi on eraldatav varaõitsev kevad-robirohi (*Rhinanthus vernalis*) ja hiljem õitsev suvi-robirohi (*R. aestivalis*).

Nimetatud vikarismivormid võivad mitmeti liituda, näiteks geograafiliselt asendavad liigid võivad erineda ka kasvukohtade ja arengutsükli poolest. Vikarism aitab mõista sedagi, kui erinevaks võib osutada areaali suurus ja vanus, kui võtta aluseks erinev liigikontseptsioon.

Eeltoodust, mis käsitleb päritolult lähedasi liike, tuleb lahus hoida näiliselt sarnanev pseudovikarism, s. o. nähtus, mille korral sarnaseid kasvukohti eri maades asustavad ökoloogiliselt sarnased liigid, mis aga ei ole omavahel lähedases suguluses.

PEREKONNALEVILAD

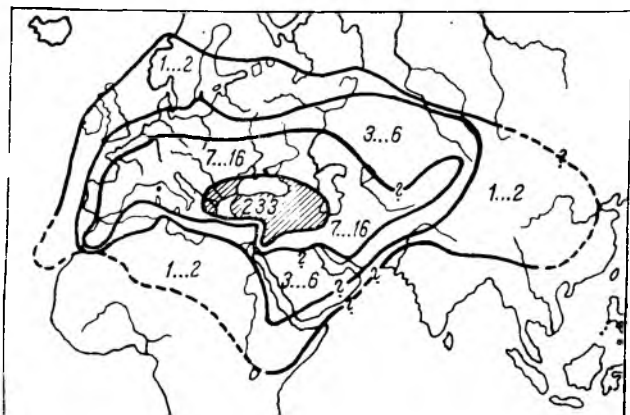
Liigist kõrgemate taksonite levilate selgitamisel on mõningaid iseärasusi, mida vaatleme perekonnalevilate näite varal.

Lähtematerjaliks on siin vastava perekonna liikide areaalide piirdekaardid. Arvestades nende kaartide üldistusastet ja tihti ka liikide erinevat uuritust eri maades, on perekonnalevilad märksa üldistatumad.

Suuruse poolest hõlmab perekonnalevila kõikide selle perekonna liikide levilad. Et liikide ökoloogiline amplituud kliima suhtes on erinev, siis on ka perekonna ökoloogiline amplituud suurem ja perekonnalevila võib ulatuda paljudesse erineva kliimaga mandriosadesse, s. t. kliima mõju avaldub perekonnalevilates nõrgemini.

Arengulooliselt on perekond vähemalt niisama vana kui selle kõige vanem olemasolev liik, kuid kui arvestada ka nüüdseks väljasurnud eellasliike, siis on ta tihti veel vanem. Seega on perekonnalevila saanud kujuneda palju pikema aja vältel, tal on olnud rohkem aega barjääride ületamiseks ning ta kajastab paleogeograafilisi muutusi, mis on toimunud enne praegusaegsete liikide teket. Nii kannavadki perekonnalevilad rohkem ajaloolist ja vähem ökoloogilist informatsiooni ning on seetõttu suure tähtsusega maa taimestiku ajaloo uurimisel ja ulatuslike alade rajoneerimisel.

Kui perekonnalevila kaardile kanda selle eri osades leiduvate liikide arv (näit. 64. joonis), ilmnevad mitmekesisustsentrid, mille analüüsimine võimaldab valgust heita liikide



64. joonis. Perekonnaviila ja liikide arv selle eri osades. Vägiheina (*Verbascum*) perekonna mitmekesisuentsenter üle kahesaja liigiga paikneb Ees-Aasias (Murbecki, 1933 järgi).

tekkekohtadele. Suurema liikide arvu koondumisel mingisse piirkonda võivad olla järgmised põhjused:

1) tegemist on praegusaegse tekketeskumega, primaarse arengutsentriga, kus toimub intensiivne uute liikide teke (sel juhul on siin rohkesti sarnaseid pisiliike);

2) tegemist on pagula või levimiskeskmega, sekundaarse arengutsentriga, kust säilinud liigid on pärast ebasoodsate tingimuste lakkamist hakanud taas välja rändama (sel juhul on siin palju vanemaid, paremini eristunud liike);

3) tegemist on jäänuikeskmega (reliktitsentriga), kus soodsate asjaolude tõttu (näiteks tugev isoleeritus) on säilinud arvukalt mitmesuguseid vanu liike eri alam perekondadest ja sektiioonidest.

Perekondade ja ka liikide areaalide mitmekesisuentsentreid kasutatakse edukalt N. Vavilov kultuurtaimede päritolu väljaselgitamisel. Praegusaajal on see meetod ajaloolises taimegeograafias üks põhilisi. Sellele mõttekäigule vastupidiseid kaalutlusi esitatakse nn. tõrjutud jäänuukite hüpoteesina, mille järgi vanemad, primitiivsemad liigid perekonna piires ei säili tekkekeskmes, vaid tõrjutakse nooremate ja edukamate poolt perekonnaviila ääremaaadele. Ka selle nähtuse kohta võib mõnikord leida näiteid, kuid liikide mitmekesisus säilib enamasti paremini nendes samades tingimustes, kus ta tekib — mitmekesisemates maastikulistest tingimustes, kus kujunevad ajuti isoleeritud pisipopulatsioonid.

TAIMESTIK EHK FLOORA

FLOORAD JA NENDE VÖRRELDAVUS

Kõik mingit ala asustavad taimeliigid koos moodustavad selle ala taimestiku ehk floora. Traditsiooniliselt kuuluvad floora mõistesse sõnajalgtaimed, paljasseemnetaimed ja katteseemnetaimed. Kui mõeldakse sammalde, samblike, vetikate või seente liikide kogumit, kasutatakse vastavalt nimetusi brüofloora, lihhenofloora, algofloora või mükofloora. Floorasse kuuluvad kõik aja jooksul looduslikult levinud liigid (see on spontaanne floora) ja ka need, mis on sattunud loodusesse inimese vahendusel (adventiivfloora) või kasvavad kultuuris avamaal (kultuurfloora). Katmikalade taimed ja toataimed, samuti botaanikaaedadesse, katsejamaadesse ja mujale katseks sissetoodud liigid floora hulka ei kuulu. Floora uurimisega tegeleb floristika.

Käesolevas peatükis käsitletakse ainult looduslikku (spontaanset) floorat, välja arvatud viimased kaks allosa, kus vaadeldakse lähemalt inimesega kaasnenud taimestikku.

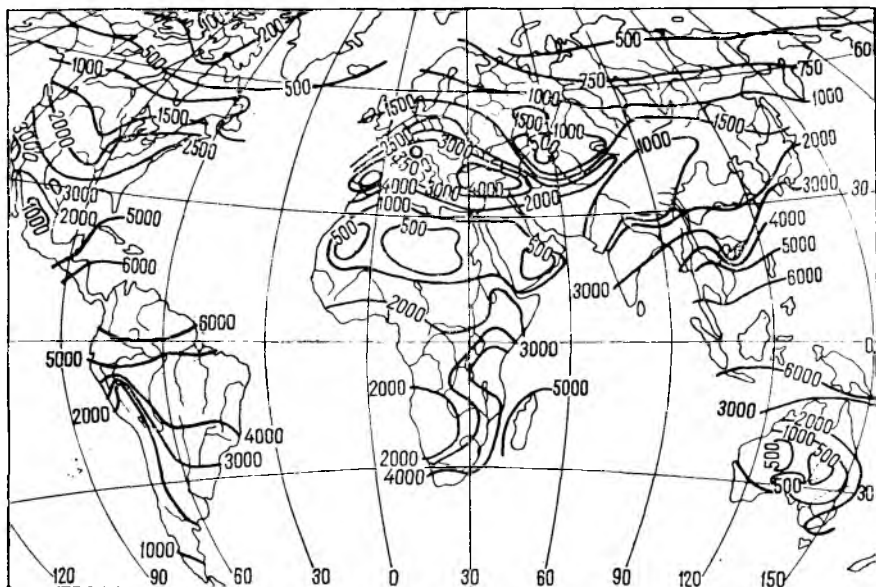
Nimetus «floora» (mitte aga «taimestik») on üle läinud ka inventeerivat laadi teostele, mis annavad ülevaate mingi ala taimestiku liigilisest koosseisust (vt. 25. tabel).

Floora võib erineda ka ala suuruse poolest, mida uurimisega hõlmatakse. Territooriumil, mille botaanik suutis põhjalikult läbi uurida, sai ta kujutluse kohalikust ehk lokaalfloorast. Hiljem, kui lokaalflooradega hõlmatawad alad liitusid ja kogunes rohkem leiuandmeid, üldistati tulemused riikide, osariikide või teiste suuremate territooriumide kohta, mille suurus oli määratud riigi- või muude administratiivpiiridega, järelikult mille floorad ei moodusta looduslikke üksusi. Selliselt koondatud andmed on raskesti võrreldavad.

Floorat iseloomustab kõigepealt selle liigirikkus, selsesse kuuluvate liikide arv. Liigirikkus mingil alal on eb mitmesugustest asjaoludest, mida võib rühmitada järgmiselt:

- 1) ala floristilise uurituse tase;
- 2) liigikontseptsioon floora uuringuil (s. t. liigi maht; kas pisi- liike on loendatud eraldi või käsitletud koguliikidena);
- 3) ala suurus (pindala);
- 4) looduslike tingimuste (eriti kliima) soodsus taimekasvule üldse ning nende mitmekesisus (kasvukohatüüpide arv);
- 5) floora kujunemise ajaloolised olud (territooriumi vanus ja muutumus, isoleeritus või ligipääsetavus jm.);
- 6) inimõju intensiivsus.

Esimesed kaks asjaolu (punktid 1 ja 2) olenevad uurijaist, mitte floorast endast, mistõttu neid on võimalik välistada, kui sama uurija (või uurimiskollektiiv) kogub võrreldavate floorade kohta andmeid ühesuguse detailsusega. Kui lähedaste alade maastikulised tingimused on sarnased (punkt 4), inimõju määr on



65. joonis. Maailma õistaimede floora liigirikkuse samajooned, arvatatud 100 km² suuruste alade liikide arvu alusel (Malõševi, 1975 järgi).

enam-vähem ühesugune ja adventiivfloora jäetakse analüüsimisel välja (punkt 6), jääb floora liigirikkus olenevaks peamiselt ala suurusest (punkt 3) ja floora-ajaloolistest põhjustest (punkt 5)

Nüüdisajal on selgunud, et funktsionaalne seos floora taime-liikide arvu ja pindala suuruse vahel väljendub graafiliselt kumera tõusva kõverana, mille avaldamiseks on otstarbekas kasutada pindala suuruse logaritmi. Niisuguse seose väljendamiseks on esitatud mitu valemit, millest kasutatavam on Arrheniuse oma (1920):

$$y = ax^z \quad \text{ehk} \quad \log y = \log a + z \log x,$$

kus y on liikide arv pindalal, x , a ja z aga konstandid. Arv z , millest oleneb kõvera tõus, kõigub mandriosade kohta 0,11–0,17 vahel (keskmiselt 0,15), saartel 0,20–0,27 vahel. I. Malõšev (1975) toob maailmakaardi, mis näitab floora liigirikkust 100 km² suuruste alade kohta (65. joonis).

Võrdluses ala suuruse (punkt 3) elimineerimiseks soovib I. Tolmatšov lähtuda enam-vähem ühesugusest minimaalsest ala suurusest, kus esinevad kõik sellele piirkonnale (maastikurajoonile) omased kasvukohad niisuguses korduses, et oleks hõlmatud kõik neile vastava taimekooslused ning koosluste liigiliselt erinevad arengujärgud. Sellise ala floorat nimetab I. Tolmatšov konkreetseks flooraks (parem oleks termin ele

Nõukogude Liidu floorasid

Pealkiri	Kõidete arv	Ilmumisaastad	Liikide arv
Eesti NSV floora	9*	1953—	~1600
Latvijas PSR flora	4	1953—1959	1385
Lietuvos TSR flora	4*	1959—	
Арктическая флора СССР	6*	1960—	672
Деревья и кустарники СССР	6	1949—1962	~2900
Флора Абхазии	4	1938—1949	1936
Флора Азербайджана	8	1950—1961	3359
Флора БССР	5	1948—1959	1841
Флора Западной Сибири	11	1927—1949, 1960—1964	2805
Флора Кавказа (2-е изд.)	7*	1939—1967	5124
Флора Казахстана	9	1956—1966	5631
Флора Киргизской ССР	11	1952—1965	3576
	+2	1967—1970	
Флора Крыма	11	1927—1969	2277
Флора Ленинградской области	4	1955—1965	1392
Флора Мурманской области	5	1953—1965	1162
Флора полуострова Камчатки (2-е изд.)	2	1951	825
Флора СССР	30**	1934—1964	17520
Флора Туркмении	8	1932—1960	2607
Флора Узбекистана	6	1941—1962	4147
Флора УРСР	12	1936—1965	3669
Флора Юго-Востока европейской части ССР	6	1927—1936	2146

* Väljaanne lõpetamata. Liikide arv ei ole täielikult selgunud.

** 1973. a. ilmunud täiendustes tuli juurde veel 4747 liiki.

Mõnede elementaarfloorade liikide arv Nõukogude Liidu Euroopa-osa mitmetes võõndites (V. Schmidt, 1975 järgi)

Uuritud ala	Liikide arv	Autor
Franz Josephi maa, Aleksandri maa	22	Dorogostaiskaja, 1960
Franz Josephi maa, Georgi saar	30	Tolmatšov, 1941
Novaja Zemlja, Matotškin Sar	116	Tolmatšov ja Rebristaja, 1971
Kolgujevi saar	165	Tolmatšov, 1941
Kanini poolsaar, Kanin Nos	220	Sergijenko, 1974
Lapimaa looduskaitseala	358	Nekrassova, 1960
Valamo saared	460	Pobedimova ja Gladkova, 1960
Darwini looduskaitseala	547	Samsonova, 1959
Muhu (Eesti NSV)	591	Schmidt, 1887
Lääne-Kurzeme (Läti NSV)	767	Tabaka, 1975
Pihkva ümbrus	777	Baranova, 1973
Keskmuistmulla looduskaitseala (Kurski lähedal)	751	Levitski, 1957, 1959
Belovežje ürgmets	784	Kozlovskaja, 1969
Voroneži looduskaitseala	900	Golitsõn, 1961

Sarnasuse ja erinevuse hindamise valemid

Autor	Valemi eri kujud	Maksim. sarnasus	Maksim. erinevus
Jaccard *	$K_j = \frac{a}{a+b+c} = \frac{a}{n} = \frac{a}{A+B-a}$	1	0
Sørensen *	$K_s = \frac{2a}{2a+b+c} = \frac{a}{1/2(A+B)} = \frac{2a}{A+B}$	1	0
Stugren-Radulescu	$Q_s = \frac{b+c-a}{a+b+c} = \frac{n-2a}{n}$	-1	+1
Ekman	$E = \frac{b+c}{a} = \frac{A+B-2a}{a}$	0	$A+B$

* Tulemus väljendatakse tavaliselt protsentides.

mentaarfloora) ning käsitleb seda kui floora algüksust, mida on võimalik teiste taolistega võrrelda. Elementaarfloora pindala metsavööndis on umbes 100 km². On ilmne, et selle ala laiendamisel lisandub uusi liike floora loendisse esialgu vähe, sest kõik alale omased kooslused on juba arvel. Liikide arv aga suureneb järsult, kui uurimisala laiendada mõne uue maastikuüksusega, kus kasvukohad ja levimise eeldused on teistsugused.

Looduslikelt tingimustelt (maastikuliselt) ja arenguloolt ühtaolise suurema ala floorat nimetatakse regionaalflooraks.

Elementaarfloorad on hästi võrreldavad tasandikel (26. tabel), kuid mäestikel ja saartel on seda moodust kasutades neid raskem piiritleda.

Kui on vajalik võraste ja geograafiliselt kaugete alade võrdlus, osutub tihti häirivaks nende erinev uuritus (punktid 1 ja 2), mille tõttu liigirohkuse asemel võrreldakse perekondade arvu või sugukondade osatähtsust perekondade arvu alusel.

Kahe floora sarnasuse hindamiseks on kasutusel mitmesugused sarnasusnäitajad. Neist vanim on Jaccardi (1901) ühtaolisuse koefitsient, mis väljendab ühiste ja summaarse liikide arvu suhet. Kõige rohkem kasutatakse Sørenseni (soovitanud juba 1913. a. Czekanowski) koefitsienti, mis väljendab ühiste liikide arvu ja eriomaste liikide aritmeetilise keskmise suhet. Teistest koefitsientidest kasutatakse floristikas enam Stugreni ja Radulescu (1961) valemit ning Ekmani (1940) nn. zoogeograafilist valemit; viimane on tegelikult erinevuse ulatuse näitaja. Võrdleva ülevaate neist valemiteist annab 27. tabel, mille tähistused on (vastavalt 2×2 tabelile) järgmised: a on võrreldavate floorade ühiste liikide arv, b ja c — flooradele eriomaste liikide arv; $A = a + b$ ja $B = a + c$ — floorade liikide arv; $n = a + b + c$ — summaarne liikide arv floorade ühisloendis.

FLOORAELEMENDID

Floora analüüsimisel ja võrdlemisel teistega ei rühmitata sellesse kuuluvaid liike mitte niivõrd süstemaatilise kuuluvuse alusel, kuivõrd liigituste järgi, mis heidavad valgust taimestiku tekke- ja arenguloole. Nii eristataksegi liikide rühmitusi kui floora elemente, kusjuures see võib toimuda mitmesuguste kriteeriumide alusel (Christ, 1867)

1. Kui aluseks võtta liikide areaalide paiknemine, võime ühendada enam-vähem ühtelangevate levilatega liigid rühmadeks, mida nimetatakse siis geograafilisteks flooraelementideks ehk lühidalt *geoelementideks*. Selle mooduse eeliseks on lähtematerjali — loodusliku levila leiukohaandmed — konkreetsus ja kontrollitavus, puuduseks aga see, et levilate sarnasust, s. t. ühtelangemist, võib mõista erinevalt, sest pole ju olemas absoluutselt kokkulangevaid areaale. Seetõttu on geoelemendi mõiste maht eri autoreil erinev. Uks selle mõiste täpsustamise mooduseid on liikide rühmitamine erineva mahuga levikurühmadeks mitmeastmeliselt, näiteks eristades allelemente (*subelementum*), elemente (*elementum*) ja elemendiklasse.

Jämeda liigituse korral eristatakse vaid elemendiklasse levila kuulumise järgi mingisse taimekattevööndisse (arktiline, boreaalne) või isegi mitmesse neist (näiteks boreotroopiline). Selle piires võib eristada elemente vastavalt levila paiknemisele vööndi (või mandri) mingis osas (näiteks atlantiline, subatlantiline, euroopa, eurosiberi jt. elemendid, Lippmaa, 1935). Elemendid on omakorda jaotatavad all- e. subelementideks vastavalt sellele, millisesse piirkonda jääb levilate massilisuse kese (näiteks pontiline, pontosarmaatiline element, Eilart, 1963).

Kui me käsitleme seda klassifikatsiooni kui areaalide liigitust nende regionaalse sarnasuse alusel, siis saame areaalitüüpide (areonide) klassifikatsiooni. Selles kasutatakse järgmisi taksonoomilisi üksusi: areaalitüüp (*areotypus*), areaalitüübirühm ja areaalitüübiklass.

Niisugune liigitus on näiteks tšehhi botaanikute Holubi ja Jiraški areonide klassifikatsioon vööndilisuse alusel. Tüübiklassid on selles ühe-, kahe- ja hulgavööndilised areonid, tüübirühmi eristatakse vööndite järgi (näit. arktilised, boreaalsed jne.), areaalitüüpe aga vööndite allosade järgi (näit. arктоatlantiline, arктоpatsiifiline jne.).

Eesti kõrgemate taimede (v. a. sammaltaimed) floora geoelementide jaotus on antud 28. tabelis.

2. Kui lähtuda sellest, kust pärinevad mingi floora liigid, siis saame päritolu-flooraelementide e. *genoelementide* jaotuse. Et üksikliikide tekke- resp. levikukeskme väljaselgitamine on väga vaevanõudev ja ikkagi hüpoteetiline, siis on seda jaotust vähe kasutatud.

3. Rohkem on võimalusi leida, millal mingid liigid jõudsid

**Eesti flora jaotus geoelementideks (Hulténi, 1965
levikurühmade alusel)**

Geoelemendid	Hulténi levikurühmad	Eesti flooras	
		liike	%
Arktiline ja arktomontaanne	3, 5, 8, 9, 11	12	1
Euroopa	12, 13, 23, 34, 42	66	6
sellest kontinentaalseid	(34)	(33)	
Euro-Siberi	14, 15, 25, 26, 35,	429	38
sellest kontinentaalseid	36, 46a		
Holarktiline e. boreotsirkumpolaarne	(15, 35, 36, 46a)	(109)	
sellest disjunktsiid	16, 17, 21, 22, 24,	274	24
põhjapoolkeral	29, 30, 31, 32, 33,		
ka lõunapoolkeral	41b kuni 41f, 46c		
Atlantiline ja subatlantiline		(65)	
Euraasia	18, 19, 20	(11)	
sellest kontinentaalseid	27, 28, 37, 38, 39,	110	10
Kosmopoliitne	40, 41a, 46b	192	17
sellest kontinentaalseid	(27, 37, 38, 39, 40)	(144)	
Ameerika päritoluga naturaliseerunud liigid	41g	15	1,5
Vähe tuntud levilaga liigid	47c, d, e	5	0,5
	45	8	1
	48	11	1
Kokku		1122	100

konkreetssele alale. Nii saame jaotuse ajaloolisteks flooraelementideks ehk k r o n o e l e m e n t i d e k s, rühmitusteks, mille liigid jõudsid kohale oletatavasti ühel ja samal kliimaperioodil. Selle jaotuse aluseks on areaalialalüüsi kõrval eeskätt palünoloogilised andmed.

4. Lähtudes areaali asendist ja sisserännuvõimalustest, on püütud eristada suuna-flooraelemente e. m i g r o e l e m e n t e, mis ühendavad samast suunast sisserännanud liike. (Siinjuures tuleb arvestada, et praegu põhjapoolse levilaga liigid on Eestisse tulnud tegelikult lõunast mannerjääd vabanenud alade esmase asustamise käigus.)

5. Kui pole andmeid liigi sisserännuaja ja -suuna kohta, võib tema saabumise kohta mõndagi tõepäraselt oletada, kui on teada liigi ökoloogilised nõudlused ja suhted koosluskaaslastega. See-tõttu on areoloogias kasutatav ka puhtökoloogiline liigitus ökoloogilisteks flooraelementideks ehk ö k o e l e m e n t i d e k s (näit. kuusikutaimed, rannataimed jt.).

Flooraelementide eristamise aluseid võrreldes näeme, et osa rühmitusi on kasutatavad mis tahes floora uurimisel (punktid 1, 2 ja 5), teised olenevad aga uurimisala asukohast uuritavate lii-

kide areaalide suhtes (punktid 3 ja 4); eri maade floorade korral saadakse seega erinevad rühmitused.

Lokaalfloora uurimisel pakuvad suuremat huvi liigid, mille areaal (või osaareaal) on tervenisti uurimisala piires või mis siin on oma levila piiril, sest neil juhtudel on võimalik jälgida areaali dünaamikat (laienemist, ahenemist) ning sellest teha praktilisi järeldusi. Erilist osa floora iseloomustajatena omavad endeemid ja reliktid; nende protsentuaalne osatähtsus on floora omapära parim näitaja.

RELIKTID

Relikti ehk jäänuki mõistet kasutatakse mitmes tähenduses.

1. Süstemaatikas on reliktna suhteliselt vana taimerühm, mis seisab süsteemis üksikuna, ilma lähedaste sugulasteta, olles ainus liik oma perekonnas, ainus perekond sugukonnas, ainus sugukond seltsis jne.

2. Biogeograafias on reliktna selline takson, mille kunagine laialdane areaal hiljem regresseerus. Reliktne areaal on tihti disjunktna või isegi paljudest arellidest koosnev. Väikese stabiilse areaaliga reliktna on ühtlasi paleoendeem.

3. Geobotaanikas on reliktna kooslus, mis on säilinud praegusel kasvukohal mõnest varasemast kliimaperioodist peale ja mis nüüd erineb teravalt ülejäänud praegusaegsest taimkattest.

Vaatleme biogeograafiliste reliktna liigitust nende vanuse (s. t. laialdase levimise aja) järgi.

Keskajakonna reliktna reliktidest on tuntumad kriidiajastul ka Euroopas levinud paljassemnetaimede perekonnad, nagu paljassemnetaimedest *Cycas*, *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron*, *Callitris*, õistaimedest *Magnolia*, *Liriodendron*, *Nelumbo*, *Cinnamomum* jt.

Tertsiaari reliktna esindavad Euroopas a) veetaimede liigid (näit. Volga suudmealal) lootos (*Nelumbo nucifera*), putuktoiduline *Aldrovanda vesiculosa*, veesõnajalad (*Salvinia natans* ja *Marsilea quadrifolia*), vesipähkel (*Trapa natans*); b) Balkani refuugiumist pärinevad serbia kuusk (*Picea omorica*, lähedane Ida-Aasia ajaani kuusele), hõbepärn (*Tilia tomentosa*, lähedane Ida-Aasia mandžuuria pärnale), harilik hobukastan (*Aesculus hippocastanum*) ja harilik sirel (*Syringa vulgaris*); c) Kolhise refuugiumist (läänepoolses Taga-Kaukaasias) pärinevad *Pinus pithyusa*, pitsunda mänd (lähedane alepo männile), *Rhododendron ponticum* (violettsete õitega) ja *Rh. caucasicum* (valgeõieline), *Buxus colchica* (lähedane Vahemeremaade harilikule pukspuule *B. sempervirens*'ile); d) Hürkaania refuugiumist (Lenkorani rannik idapoolses Taga-Kaukaasias) pärinevad *Parrotia persica*, nn. raudpuu (neogeenis levis Kesk-Euroopas), *Buxus hyrcanus* (lähedane *B. sempervirens*'ile), *Albizzia julibrissin*.

Jäätaja reliktna levisid laialt jääajal periglatsiaalses vöös

mandri jäätmisest puutumata jäänud aladel, mistõttu meil Eestis tõelisi jääaja relikte pole. Hilisjääaja (subarktilise perioodi) reliktid Eestis on põhja-lippernes, klibu- ehk ränitarn, vaevakask, lapipaju jt. Tollal kasvasid Eestis ka *Ephedra distachya*, *Dryas octopetala* jt., mis hiljem hävisid (vt. levilakaardid 44. ja 133. joonisel).

Holotseeni (jääajajärgse perioodi) relikte Eestis esindavad suhteliselt sooja ja niiske atlantilise kliimaperioodi jäänukid, nagu jugapuu, luuderohi, vesipaunikas, tömpöeline luga jt.

Reliktsus ilmneb enamasti areaali ja kasvukohtade iseloomu uurimisel. Eksiteele viivalt hajus levik on nn. pseudoreliktidel, nagu mõnedel käpalistel, näiteks pisikäpal. Reliktsust tõendavad paleobotaanilised leiud. Seda aitab põhjendada ka liigiga seotud parasiitide, tolmeldajate ja kahjurite leviku uurimine, omapärane fenoloogia jms.

Mõned reliktid on pärast refuugiumist väljumist taas laialt levinud, mille tõttu nende praegusaegne levila tervikuna ei näi reliktsena. Sellised on rändreliktid (meil näit. jugapuu, tertsiari relikti Kaukaasiast, mis laialt levis antlantilisel perioodil ja on seega Eestis atlantiline relikti).

SAARTE FLOORAD

Saarte floristiline (samuti nagu faunistiline) omapära on ammugi uurijaid paelunud. «Saar võib mõningaid bioloogilisi nähtusi demonstreerida sellise selgusega, nagu katseklaasis on näha katse tulemused» (E. Mayr, 1967). Erineva vanuse, suuruse ja kaugeusega saarte näol oleks looduses rajatud nagu seeria katseid, mida analüüsides saab välja selgitada saarte asustamise seaduspärasusi.

Saarte floorad, võrreldes lähima maismaa omaga, erinevad omavahel peamiselt järgmiste iseärasuste poolest:

- 1) endeemide rohkus (endeemsete liikide ja perekondade suurem osatähtsus);
- 2) reliktid püsimine;
- 3) eluvormilise koosseisu erinevused (suhteliselt palju puittaimi, isegi valdavalt rohttaimede perekondades).

Nende erinevuste põhjuste analüüsimiseks tuleb saared kõigepealt jaotada floora tekke seisukohalt kahte kardinaalselt erinevasse rühma.

Mandrilise tekkega saared on eraldunud mingist mandrist ning algselt nende floora ei erinenud selle mandri omast. Aja jooksul hakkas floora muutuma, sest isolatsiooni (*isola* — itaalia keeles 'saar') tingimuses olemasolevad liigid andsid uusi geograafilisi rasse (vt. liigitekke 3. viis), osa hävis, juurde tulla said peamiselt hästi levivad tulnukad. Seega mandrilise tekkega saartel (näiteks Briti saared, Gröönimaa, Madagaskar, Tasmaa-

nia, Sokotra jt.) oli floora algusest peale olemas (kaasa arvatud aeglaselt levivad liigid) ja selle praeguse erinevuse aste on leib lahusoleku kestusest (vrd. Briti saari, mis eraldusid Euroopast kvaternaari keskel, ja Madagaskarit, mis on lahus alates kriidijastust)

Ookeanilise tekkega saared on kujunenud merepõhja kerkimise või vulkaanilise tegevuse tagajärjel avameres ning algselt olid nad täiesti taimedeta. Noored korallrahud Vaikses ookeanis näitavad selliste saarte floora kujunemise esimesi järke: siia jõuavad kõigepealt hästi levivad hüdrohoorid (kookospalm) ja anemohoorid (kosmopoliitsed eostaimed). Aja jooksul rikastub floora juhuslike kohalesattunutega. Esmastulnute väikestes rajajapopulatsioonides on liigiteke suhteliselt kiire (vt. liigitekke viisid) ja divergentsi teel eristunud uued rassid täidavad kõik ökonišid. Floora täienemine väljastpoolt on leib ilmselt sellest, kui kaugel on saar lähemast mandrist ja teistest saartest ning kui soodsad ja mitmekesised on siin kasvukohatingimused (viimane asjaolu on leib ilmselt saare suuruselt ja mägisusest). Ookeaniliste saarte floora liigilise koosseisu ilmne olenevus vanusest, kaugusest ja suuruselt on lubanud kasutada tõenäosusarvutust ja välja töötada matemaatilise mudeli, mis kirjeldab üsna rahuldavalt saarte asustumise käiku (MacArthur, 1964).

Seega on nii ühe kui ka teise tekkeviisi korral peamiseks erinevusastet määravaks teguriks a e g. Noored saared on äärmiselt erinevad, aja jooksul aga rikastub nii mandrilise kui ka ookeanilise tekkega saarte floora ja väga vanade saarte korral (Havai, Galapagos) on isegi raske otsustada, kuidas nad tekkisid. Kõigest mandreist kaugematel saarestikel kujuneb äärmiselt omapärane liigiline ja eluvormiline koosseis. Kohapeal on tekkinud suur arv uusi liike. Ühtlane mereline kliima, loomastiku vaesus ja uute konkureerivate liikide puudumine võimaldab säilida vanapärastel vormidel, mis mujal maailmas on ammugi hävinud. Rohusööjate imetajate puudumisega saartel seletatakse rohttaimede tagasiarengut puitunud eellaste eluvormide suunas (korvõielised *Raillardia*-puud Havai saartel, põõsasmalased (*Hebe*) Uus-Meremaal, puitunud ussikeeled Kanaari saartel)

Läänemere saared, mis on hiljuti merest tõusnud ja paiknevad mandrile nii lähedal, et on hõlpsasti asustatavad, on liigitekke uuringuteks liiga noored, küll aga võimaldab floora kujunemine erineva vanuse ja suuruselt laidudel hästi selgitada eri liikide levimisviise ja levimise efektiivsust (Rebassoo, 1970).

Saarte floristilisest omapärast johtub rida teoreetilisi ja praktilisi järeldusi. Saarte floora erineb mandrialade floorast nii tugevasti, et floristilisel rajoneerimisel moodustavad suuremad saared ja saarestikud omaette regionaalseid eraldisi, mille liitmine lähimate mandriregioonidega on suvaline ja tekitab alati palju lahkarvamusi.

Saarte väikesed populatsioonid, millel pole kaua olnud vaen-

lasi (kahjureid, konkurente), hävivad väga hõlpsasti, kui satuvad kokkupuutesse inimese poolt sissetoodud laialt levinud taime- ja loomaliikidega. Nii ongi paljudele ookeanisaartele sissetoodud rotid, küülikud ja kitsed hävitanud suurema osa looduslikust floorast (Püha Helena ja Ülestõusmise saared Atlandi ookeanis, Lord Hove'i saar Uus-Meremaa naabruses jpt.). Igasugune introdukt-sioon kutsub saartel kõige parematest kaalutlustest hoolimata esile olulisi ökoloogilisi tasakaalumuutusi, mis on kohalikule floorale ja faunale äärmiselt ohtlikud. Seetõttu just saarte floorades on kõige rohkem hävinud ja hävimisohus liike ning looduskaitse pör-kab siin kõige suurematele raskustele.

MÄESTIKE FLOORAD

Taimestiku liigirikkus mäestikes on üldtuntud. Kaukaasias on floora viis korda rikkam kui Ida-Euroopa tasandiku kõige liigirik-kamates piirkondades. Mägedes on rohkesti lokaalseid endeme, isegi mäestike eri osades leidub vikareerivaid pisiliike. Mägedes säilib ka rohkem relikte.

Mägede floora on liigirikas eeskätt sel põhjusel, et kasvukohad on siin mitmekesisemad kui tasandikel. Nõlvad, millel on erinev ekspositsioon, kalle ja kivim, mis siin tihti paljandub, on samal kõrguselgi kasvukohatingimuste poolest erinevad. Mitmekesisust suurendab kõrgusvööndilisus (vt. lk. 304), mis mitmekesisust kasvutingimusi seda rohkem, mida kõrgem on mäestik ja mida suurem on kliimaatiline kontrast jalami, nõlvade ja tipu vahel.

Mägedele omased kasvukohad on tihti nii erinevad ümbritse-vate tasandike omadest, et neile omased liigid on täielikult iso-leeritud (nagu saartel). Näiteks Tjanšani kuusikud on isoleeritud taigakuusikuist ulatuslike kõrbetega. Seega kehtib mäestike kohta tihti eespool saarte iseärasuste kohta öeldu. Ka siin on märgatav kiirem liigiteke osaliselt (eri mäeahelikel) isoleeritud väikestes populatsioonides. Näiteks Alpides ja Kaukaasias on rohkesti noori liike perekondadest *Primula* ja *Campanula*, Kagu-Aasias on selli-se seisundis *Rhododendron*, Andides *Senecio* ja *Hypochoeris*. Kasvukohatingimuste vaheldumise ja mitmekesisuse tõttu on tsõno-populatsioonid väiksemad ja varieeruvamad (Wrighti fenomen) ning erinevate omadustega uued rassid võivad hõlpsamini leida neile soodsaid kasvukohti, isegi uusi täitmata ökoloogilisi nišše. Juba eristunud taksonid võivad hiljem uuesti sattuda kokkupuu-tesse ning tekitada hübriide. Mägedes on eriti rohkesti apomikte (*Alpides Taraxacum*, *Alchemilla*, *Potentilla*, *Poa* jt., Kordiljeerides *Crepis*, *Antennaria*, *Arnica*, kuid ka *Poa*).

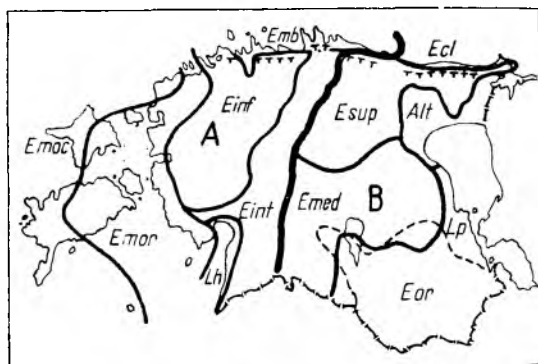
Reliktide säilimist mäestikes soodustab samuti kasvukohtade mitmekesisus ja mosaiikne paiknemine. Eriti tuleb arvestada seda, et kui kliimamuutuste korral tasandikel vööndid nihkuvad tuhan-dete kilomeetrite ulatuses, siis mäestikes tähendab sama muutus

vaid vööndi mõnesajameetrist tõusu või langust. Seetõttu võivad ka aeglaselt levivad taimed leida naabervööndis (või sama vööndi teisel nõlval) sobivaid elutingimusi. Kõrged, keeruka kõrgusvööndilisusega mäestikud on nagu hiigeltrepid troopika ja igijääalade vahel, kus igasuguse nõudlusega organismidele leidub elutingimusi ning kus neid ei ähvarda häving kliima mõningase muutmise korral.

Saarte ja mägede (või vastavalt saarestike ja mäestike) biogeograafiline sarnasus lubab rääkida saare mõistest laiemas tähenduses, s. t. kui piiratud territooriumist, mis on isoleeritud teistest samataolistest kontrastselt erinevate kasvukohtade laia alaga. Seega on meil õigus ka isoleeritud veekogusid (näit. Baikal) käsitleda kui «saari» maismaa taustal ja järelikult seletada nende elustiku iseärasusi saartele omaste seaduspärasustega.

FLORISTILINE RAJONEERIMINE

Floristiline uurimine näitab, et eri maade floora võib väga mitmesugusel määral erineda. Näiteks Eestist läände või idasse liikudes muutub taimestik vähe ja märkamatuult, isegi Uraali mäestik lisab vähe liike, liikide valimik aga muutub märksa ida pool Jenisseid, veel rohkem Amuurimaal. Lõunasse minnes toob Läti, Leedu, Valgevene ja Poola floora vaid väheseid uusi liike juurde,



66. joonis. Eesti floristiline rajoneering. Taimogeograafilised provintsid ja valdkonnad T. Lippmaa (1935) järgi J. Eilarti (1963) täpsustusega (katkendjoonega).

A — Kesk-Euroopa provints; B — Ida-Euroopa provints; Emoc — saarte ja ranniku valdkonna läänerranniku ja saarte lääne-allvaldkond; Emor — läänerranniku ja saarte ida-allvaldkond; Emb — rannikuvaldkonna põhjerranniku allvaldkond; Lh — Häädemeeste allvaldkond; Einf — Looide-E. allvaldkond; Eint — Vahe-E. allvaldkond; Ecl — paekalda allvaldkond; Esup — Pandivere valdkond; Alt — Alutaguse valdkond; Emed — Lahkme-E. valdkond; Eor — Kagu-E. valdkond; Lp — Peipsiäärne valdkond.

oluliselt aga muutub floora koosseis, kui jõuame Balkanile, Lõuna-Krimmi või Kaukaasiasse.

Sarnaste elementaarflooradega alad moodustavad floristilise rajoneerimise väikseima üksuse — floristilise rajooni ehk, nagu meil on tavaks nimetada, taimestiku valdkonna. Valdkondade piiritlemisel lähtutakse tavaliselt nende flooraelementide (geoelementide) levikust, mis sellel alal on levikupiiril ja seega annavad rohkem informatsiooni ala floristilise asustuse käigust. Eesti NSV alal on sellised eeskätt subatlantiline, pontiline ja pontosarmaatiline flooraelement. Viimase uurimine võimaldas täpsustada T. Lippmaa poolt 1935. a. kasutatud jaotust Ida-Eesti kohta (Eilart, 1963) (66. joonis).

Mida väiksem on ala, seda rohkem on olemas floora koosseis kasvukohtade ökoloogilisest mitmekesisusest; kui ala suurus on väiksem elementaarfloora pindalast (ligikaudu 100 km²), ei ole üldse mõtet seda kui rajoneerimisüksust floristiliselt eristada.

Sarnased valdkonnad moodustavad floristilise piirkonna (*districtus*). Neid eristas Lippmaa Eestis 4. Piirkonnad moodustavad suurema ja olulisema rajoneerimisüksuse — flo

29. tabel

Floristilise rajoneerimise üksused

Eesti keeles	Vene ja inglise keeles kirjutavail autoreil (Tahtadžjan, Good)	Saksa autoreil (Diels, Engler, Schmithüsen)	Näide
Riikkond	царство kingdom	Florenreich (taimestikuriik)	Holarktis
Allriikkond	подцарство		Boreaalne
Regioon	область region	Florenregion	Euro-Siberi regioon
Allregioon	подобласть subregion	Unterregion	Kesk-Euroopa provints
Provints	провинция province	Provinz	
Allprovints	подпровинция	Unterprovinz	Balti allprovints
Piirkond	округ district	Bezirk	Saarte ja ranniku piirkond (Eestis)
Valdkond ehk rajoon	район	Rayon	Saarte valdkond (Eestis)

ristilise provintsi (*provincia*). Baltimaid läbibki põhjalõuna suunas Kesk-Euroopa provintsi ja Ida-Euroopa (Tahtadžjanil Vene) provintsi piir. Provintse iseloomustavad endeemsed liigid, endeemseid perekondi tavaliselt pole.

Sarnased provintsid moodustavad floristilise regiooni (*dominio*), mis erineb juba perekondade poolest. Lõpuks on floristilise rajoneerimise suurüksuseks riik-kond (*regnum*), mis erineb juba sugukondade poolest ning omab palju endeemseid perekondi.

Kõiki nimetatud floristilise rajoneerimise üksusi nimetatakse koos fütohoorionideks ehk fütohoroloogilisteks regionaalseteks üksusteks. Nende arv ja nimetused on eri koolkondades erinevad (vt. 29. tabel). Nii nimetatakse suurimat üksust tihti taimestikuriigiks või ühendatakse regioonid riik-kondadeks.

Mida kõrgemal astmel on floristiline üksus, seda laiem ja vaieldavam võib olla ka siirdeala sama astme üksuste vahel; ainult mägedes võivad floristilised piirid olla üsna teravad.

Maakera floristiline liigestus antakse kaardina esikaane siseküljel ja tekstina alates lk. 376 pärast floorade kujunemisloo käsitlust.

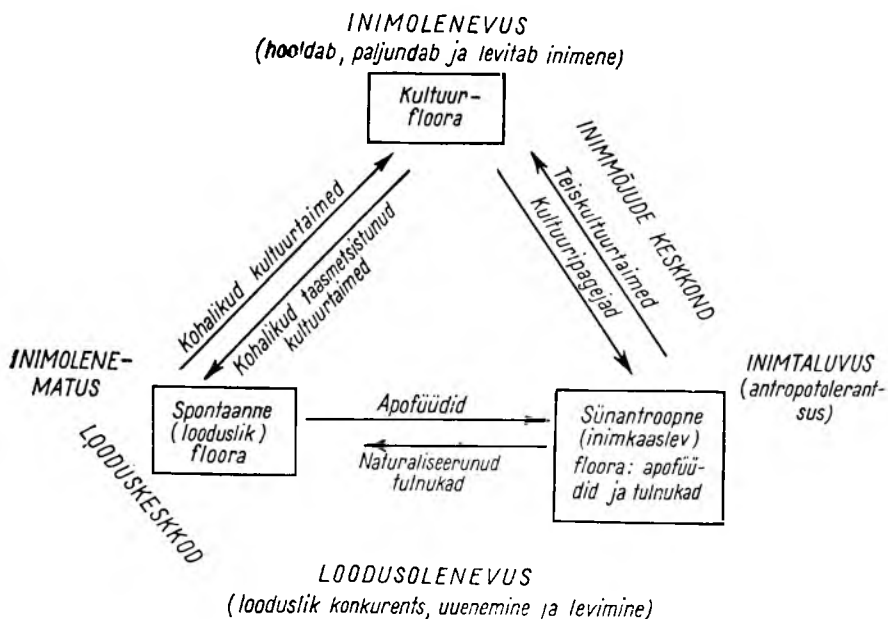
INIMMÖJU FLOORALE

Inimene taimestikku mõjutava ja ümberkujundava tegurina on aegade vältel muutunud üha võimsamaks. Looduslike levimisprotsesside mõistmiseks ja inimtegevuse mitmesuguste külgede hindamiseks tuleb neid lahus hoida, see osutub aga tihti väga raskeks, sest inimese tahtlik ja tahtmatu tegevus põimub tihedalt looduslike tegurite mõjuga.

Kõigepealt on vaja eristada kohalikkude looduslikku ehk spontaanset floorat ja selle vastandina kogu seda taimestikku, mis on kohale jõudnud hiljem seoses inimtegevusega (67. joonis).

Linkola järgi võib loodusliku floora omakorda jaotada vastavalt inimöju taluvusele (1) kultuuripagejateks e. hemerofoobideks, mis inimtegevuse mõjul taanduvad (näiteks madalsootaimed, eriti käpalised), (2) apofüütideks, mida inimtegevus soodustab (näiteks nõgesed, teeled, enamik kohalikke umbrohtusid), ja (3) vahepealseteks, inimtegevuse suhtes indiferentseteks hemeradioforideks, mis inimtegevuse tugevnedes lahknivad ülalnimetatuks. Seega inimöju tugevnedes üha suureneb apofüütide arv ja ohtrus; ka hemerofoobide liikide arv suureneb, kuid nende ohtrus väheneb ning nende kohta on tarvis rakendada looduskaitse abinõusid, kui tegemist on teaduslikult või rakenduslikult oluliste liikidega.

Teise suurrühma moodustavad floorasse hiljem lisandunud, inimtegevusega otseselt või kaudselt seotud taimed — antropofüüdid. Selle rühma taimi nimetatakse tihti ka antropohoorideks



67. joonis. Loodusliku, inimkaasleva ja kultuuris kasvatatava taimestiku suhte skeem (orig.).

Nooled tähistavad taimerühmi, mis on üle minemas ühest põhirühmast teise. Skeemis *all* — loodusolenev taimestik, *üleval* — inimolenev taimestik; *all vasakul* — looduslik, algne ja inimolenematu (spontaanne) taimestik; *üleval paremal* — taimestik, mis areneb inimõmõjuses keskkonnas, s. o. inimese otsese kontrolli all (kultuurfloora) või ümberkujundatud taimkattes, olenemata otseselt inimese suvast (sünantroopne ehk inimkaaslev floora, s. t. apofüüdid ja tulnukad).

(inimlevijateks), kuid õigem on viimane nimetus jätta vaid neile, mille diasporid (levised) levivad otseselt inimese, koduloomade, tööriistade ja sõidukite vahendusel.

Antropofüüdid koos apofüütidega moodustavad kultuurilembeste ehk hemerofiilsete taimede rühma.

Esmasele floorale lisandunud taimed võib jaotada järgmiselt.

1. Looduslikult levinud liigid, mis kasutasid ära inimtegevusest tingitud muutusi maastikus ja said kanda kinnitada inimõmõjustes kooslustes. See rühm on üleminekuline ja raskesti eraldatav.

2. Inimesele tahtmatult koos heina, villa, teravilja, mulla või muuga levinud taimed — **t u l n u k a d** ehk **a d v e n t i i v t a i m e d**.

3. Tahtlikult tarbe- või ilutaimedena kasvatamiseks sissetoodud liigid — **k u l t u u r t a i m e d**.

4. Algselt tahtlikult kasvatamiseks sissetoodud taimed, mis hiljem levisid juba ise; siia kuuluvad nn. põgenikud botaanikaaedadest (ka need arvatakse tihti tulnukate hulka) ja endised kultuurtaimed.

Vastavalt alale saabumise ajale jaotatakse tulnukad omakorda kaheks rühmaks.

Ürgtulnukad ehk arheofüüdid, taimed, mis saatsid põlluharijat ja karjakasvatajat juba eelajaloolistest aegadest peale. Sii kuuluvad näiteks nisulill, valge hanemalts, rukkiluste, võibolla ka rukkilill. Et eristada seda rühma kohaliku floora apofüütidest, kasutatakse tolmuteraanalüüsi või uuritakse koosluste päritolu: arheofüüte ürglooduslikes kasvukohtades ei esine, apofüüte aga küll.

Ustulnukad ehk neofüüdid, mis saabusid viimaste sajandite vältel ja mõnikord isegi hästi teada olevail asjaoludel, näiteks tõlkja ehk nn. rakvere raipe ilmumine Rakvere ümbrusse Krimmi sõja ajal aastail 1853—1856, vesikatku levimine ning väikeseõielise lemmaltsa ja võörakka «pagemine» Tartu ülikooli botaanikaaiast möödunud sajandi keskel.

Transpordivahendite ja kaubaga tuuakse sisse võõraste taimede diaspoore, kuid nende edasine saatus on väga mitmesugune. Suurem osa hävib, leidmata uues kohas sobivaid elutingimusi. Osa neist püsib vaid lühikest aega ning sedagi üksnes soodsate ilmastiku- ja kasvukohatingimuste korral, näiteks värvreseeda (*Reseda luteola*) ja austria puju (*Artemisia austriaca*) Tartu raudteejaamas; selliseid liike nimetatakse juhutulnukateks ehk külalistaimedeks. Õige väike arv tulnukaid suudab uutes tingimustes kohaneda ja taimestikku püsima jääda; need on püsitulnukad, nagu Eestis niitjas mailane, kanada õnnehein, kevadine ristirohi, karvane võörakkar jt.

Tulnuktaimestik ehk adventiivfloora on liigirikas sadamates ja raudteejaamade laoplatsidel, eriti seal, kus laaditakse maha villa või teravilja.

Adventiivfloora uurimine aitab selgitada taimede levimise viise ning võimaldab aegsasti sedastada taimestiku rikastumist uute kasulike või kahjulike liikidega.

Tulnukad koos apofüütidega moodustavad sünanthroopse floora; need on inimkaaslejad, kes olenevad inimese poolt tugevasti mõjutatud keskkonnast.

Ökoloogiliste nõudluste poolest võib sünanthroopsed taimed jaotada mitmesse rühma. Enamikule tulnukaile on omane valguslembesus ja soojade viljakate muldade eelistamine, mis on tingitud enamasti nende lõunapoolsest päritolust. Võisteldes kohaliku päritoluga taimedega ruumi ja valguse pärast, jäävad tulnukad enamasti kaotajajaks ega saa kasvada väljakujunenud looduslikes kooslustes. Seetõttu eelistavad nad alasid, kus inimene on taimkatte kõrvaldanud ning loonud kasvukoha kultuurtaimedele. Eduka levimise, kiire kasvu ja seemnete varavalmivuse tõttu saavad nad kiiresti levida taimkatteta aladele ning jõuavad areneda põldudel ja aedades maaharimis- ja koristusperioodide vahel. Nii on hulk selliseid taimi kujunenud tülikaiks põllu- ja aiaumbrohtudeks, mis võtavad kultuurtaimedelt vee ja valguse. Osa umbrohtusid on oma arengurütmi ja diaspooride suuruse poolest muutunud nii sarnas- teks teatavate kultuurtaimede, et neid on raske tõrjuda ja nad

kujunevad nende kultuuride alalisteks saatjateks. Nii on linapõlde tüüpilised umbrohud linatuder (*Camelina alyssum* e. *C. linicola*), linavõrm (*Cuscuta epilinum*), suur nälghein (*Spergula maxima*) ja lina-raihein (*Lolium remotum*). Suurem osa meie põlluumbrohtudest on laialt levinud metsastepi- ja stepivööndis, kus vegetatsiooniperiood on põua tõttu lühenenud; sealt hakkasid nad levima põhja poole, kui metsad ajapikku asendusid avamaistuga.

Põlluumbrohtude (segetaaltaimede) peamised rühmad Eestis

1. Monokarpsed (ainuviljalised) umbrohud, paljunevad seemnete abil:
 - a) suviumbrohud (talvituvad seemnena): põld- ja valge sinep, põldrõigas, valge hanemalts, harilik malts, nälgheinad, harilik kirburohi, kirju kõrvik, virn, harilik piimohakas, harilik punand, raudnõges, harilik ristirohi, ristikuvõrm jt.;
 - b) talvituvad ja taliumbrohud (talvituvad lehekodarikuna); põld-litterhein, hiirekõrv, vesihein, rukkiluste, põldkannike, rukkilill, kesalill, kurekael, liiv-lõosilm jt.;
 - c) kaheaastased umbrohud (talvituvad lehekodarike ja säilitusjuurte varal): kogelearohi, ussikeel, piimjuur jt.
2. Polükarpsed (kordusviljased) umbrohud, paljunevad nii seemnetega kui ka vegetatiivselt):
 - a) paiksed, vegetatiivselt vähe levivad umbrohud; sammasjuurelised, nagu kollakas, tõlkjas, võilill, põldpuju, imikas, arujumikas; narmasjuurelised, nagu härjasilm, kollane karikakar, suur teeleht, kibetulik jt.;
 - b) rändumbrohud, mis levivad tõhusalt vegetatiivselt, kasutades selleks võsundeid (hanijalg, roomav tulikas), maa-aluseid varsi (orashein, põldosi, paiseleht, naat, valge iminõges jt.) või lisapungi tekitavaid külguuri (nn. roomjuuri), nagu põldohakas, põld-piimohakas, väike oblikas, kassitapp, põdrakanep jt.

Vastandina eelkirjeldatud põlluumbrohtude ehk segetaaltaimede rühmale suudab osa sünantroopseid liike inimese mõjustatud taimkattes kestvalt püsima jääda ning edukalt konkureerida ka liitunud taimkattes. Need on enamasti hea vegetatiivse uuenemisvõimega püsikud, mis eelistavad inimelamute ümbruse lämmastiku- või üldse soolarikkaid kasvukohti, näiteks komposti- ja prüghunnikuid, teede- ja taradeäärseid rohustuid, endisi maa-aluseid jms. Säärased taimed, ruderaaltaimed, pärinevad kas kohalikest nitraadirikkaist kasvukohtadest (lodudest ja viljakate metsade häiludest, nagu kõrvenõges, mets-harakputk, naat), on mererannikute halofiilsete koosluste liikmed (vesihaljas ja punane hanemalts, harilik ja odalehine malts) või on tulnud kunagi lõunast poolkõrbete soolarikkailt kasvukohtadelt (põldpuju, koirohi).

Paljud ruderaaltaimed levivad kergesti loomade abil: epizoohooria head näited on takjad, maarjalepad, ruskmed; endozoohooria on vaarika, punase leedri, linnurohu jt. levimisviis.

Omapärase ruderaaltaimede rühma moodustavad maadgate võsude ja maapinnale liibuvate lehekodarikega tallamiskindlad õue- ja teeservataimed, nagu hanijalg, suur teeleht, harilik ja lamav linnurohi jt. Päritolult on need lagedate ranna- ja kaldapaljastute liigid.

Kunagise ürgse metsa- ja soomaastiku asendumine valgusrohke ja mesofiilsema kultuurmaastikuga on tinginud ajapikku taimepopulatsioonide kohastumise muutunud tingimustele. Üha enam toimub apofütiseerumine, s. o. üleminek esmastest looduslikest kasvukohtadest teisestele inimese loodud kasvukohtadele (rohmaad, raiestikud, pargid jt.) ning lõpuks viimaste eelistaminegi.

Rööbiti sellega toimub ka tahtlikult introdutseeritud ning tulnuktaimede kohanemine uutes tingimustes. Uutele kliimatingimustele füsioloogilise kohanemise ning sobivamate genotüüpide valiku tulemusel toimub a k l i m a t i s e e r u m i n e. Aklimatiseerunuks võib pidada kõiki meie viljapuid ja ilutaimi, mis talvitavad kahjustumata (v. a. erandlikult külmadel talvedel, nagu 1941/42. aastal) ega vaja katmist.

Uutele oludele kohanemuse kõrgeimat astet nimetatakse n a t u r a l i s e e r u m i s e k s; sel juhul on taimepopulatsioon suuteline uutes oludes mitte ainult püsima taimkattes inimese abita, vaid ka looduslikult paljunema ja levima, s. t. käituma nagu kohaliku floora taimedki. Eestis on näiteks naturaliseerunud vanad ravimtaimed, nagu lõhnav kummel, koirohi, ogaõun ning mõned kunagi ilutaimena sissetoodud liigid, nagu punane leeder ja kirikakar; paiguti on naturaliseerunud väikeseõieline lemmalts, tähkjas toompihlakas (*Amelanchier spicata*) jt. Hästi naturaliseerunud ürgtulnukaid on sageli võimatu eristada apofüütidest. Samas on üllatav, et mõned ammu sissetoodud taimed on küll täiesti aklimatiseerunud, kuid ei levi ise, sest et nende viljad ei valmi (kalmus), puuduvad levitajad (hobukastan) või muud tingimused looduslikuks uuenemiseks (sirel, elupuu, põõsasenelad).

KULTUURFLOORADE KUJUNEMINE

Kasulikud taimed, mida aastatuhandete vältel on kasvatatud, hooldatud ja levitanud inimene, on ühesuunalise valiku tõttu omandanud üha enam inimesele vajalikke omadusi (kõrge produktiivsus, hea maitse, varavalmivus, dekoratiivsus jm.). Seejuures on nad tihti minetanud omadusi, mis olid vajalikud looduses kasvamiseks (nagu konkurentsivõime, kaitse- ja levimisvahendid jm.), mille tõttu paljud neist ei suudagi enam kasvada looduslikus keskkonnas, kus inimese hooldus puudub.

Vanimad kultuurtaimed, e s m a s k u l t u u r t a i m e d, on aja jooksul nii tugevasti muutunud, et osutub isegi raskeks määrata nende täpset süstemaatilist päritolu ja tekkeviisi. Nende tekkekoha selgitamiseks on kasutatud mitmekesisuskeskmete meetodit, eeldades, et nendes piirkondades on lähedaste liikide ja liigisiseste üksuste genofondis säilinud rohkem eri tunnuste geene. Sellised kaalutlused võimaldasid N. Vavilovil vanades põllukultuuripiirkondades kindlaks teha põhilised kultuurtaimede tekkekolded ehk geenitsentrid (68. joonis) Uuemal ajal on lisandunud neile vaid



68. joonis. Kultuurtaimede tekkekolded e. geenitsentrid (N. Vavilovi, 1928 järgi).

I — Kagu-Aasia; II — Ida-Aasia; III — Kesk- ja Ees-Aasia; IV — Vahe-meremaad; V — Ida-Aafrika; VI — Kesk-Ameerika; VII — Andid.

vähem tähtsaid tekkekoldeid ning on täpsustatud liike, mis pärinevad nendest kolletest.

N. Vavilovi teeneks on ka paljude hilisemate kultuurtaimede päritolu selgitamine. Selgus, et rukis, kaer, tatar jt. kasvasid algul umbrohtudena nisu-, odra- ja linapõldudel või asulakohtades. Nad allusid ebateadlikule valikule ning pikapeale suurenesid nende kasulikud omadused sedavõrd, et nad võeti tahtlikult kultuuri. Nii-suguseid sekundaarseid ehk teiskultuurtaimi tuntakse alates pronksiajast ning nende arv on järjest suurenenud. Lühema-ajalise kultuurisoleku tõttu on nende tekkelugu hõlpsam kindlaks teha.

Kohalikud esmas- ja teiskultuurtaimed olidki kultuurfloora aluseks kohtades, kus hakkas arenema algeline põllundus, eeskätt subtroopiliste alade ja mäestike mõõdukalt soojades tingimustes. Mõõduandev oli see, et kultuurtaimede valik oli eri tekkekoldeis erinev. Alles hiljem, kaubanduse arenedes ning seoses sõdade ja rahvasterändamisega liitusid esmased tekkekolded mandrite piires ja produktiivsemad kultuurtaimed said ühisomandiks. Vana Maailma kultuurikolded, mis põhinesid teraviljakasvatusel (nisu, oder, Ida-Aasias ka riis ja hirss) ning koduloomade pidamisel, jõudsid teatavasti oma arengus kaugele ette Uue Maailma kultuurikoldeist, kus kultuurfloora oli märksa vaesem (mais, kartul, aeduba) ning veojõulisi koduloomi polnud. Kuigi transpordivahendite arenedes said kogu maailma väärtuslikumad kultuurtaimed kõigile kättesaadavaks, on eri maade kultuurfloorade iseärasused säilinud kliimatilistel, majanduslikel ja rahvuslik-traditsioonilistel põhjustel.

Kultuurtaimede valimik muutub ja suureneb kogu aeg, ka praeg-

gusajal. Eriti suurel arvul kasvatatakse mitmesuguseid ilupuid, -põõsaid ja lilli. Osal neist polegi veel jõudnud valik välja kujundada uusi, kultuuritunnuseid ja nad on looduslikult kasvavate isenditega täiesti sarnased. Teisel osal on lühikese aja jooksul aretatud tuhandeid uusi vorme ja sorte (daaliad, tulbid, gladioolid, iirised jt.). Kõik need moodustavad kolmanda, u u s k u l t u r t a i m e d e rühma.

Osa kultuurtaimi, vastupidi, on minetanud oma majandusliku tähtsuse (endised loitsimis-, värvi-, ravim- ja toidutaimed) või on nende kasvatamine ilu pärast läinud moest; nad võivad taas met-sistuda, asuda looduslike või poollooduslike koosluste koosseisu või püsida kultuuraladel umbrohtudena. Sellised taimed Eestis on näiteks kalmus, leeskputk, seebilill, sigur.

Peale kultuurtaimede kasutatakse sageli ka mõningaid toidu- ja ravimtaimi looduslikest kooslustest, mida ei saa kasvatada kultuuris (mükotroofsed marjataimed, nagu mustikas, murakas) või mille kultuuristamine teeb alles esimesi samme (jõhvikas). Neid nime-tatakse k a s u t u s t a i m e d e k s; nende varude uurimine ja kasu-tamise reguleerimine on botaanilise ressurssoologia ülesanne.

Kultuuristamine toimub praegusajal tihti kaugel kohast, kust taimeliik pärineb. Maailma botaanikaaedade ja sordiaretusjaamade vahel toimub intensiivne seemnete ja muu paljundusmaterjali vahetus ning eri maadest pärinevaid taimi püütakse kasvatada väga mitmesugustes tingimustes. Tulemused on, mõistagi, väga erinevad.

Võõrsilt taimede (ka loomade) sissetoomist nende aklimatiseerimiseks ja paljundamiseks nimetatakse i n t r o d u k t s i o o n i k s. Paremaid tulemusi annab introduktsioon aladelt, kus kliima on sarnane selle ala kliimaga, kuhu taim sisse tuuakse (kliimaatiliste analoogide meetod). Introdutseerimisel erineva kliima ja mullas-tikuga aladelt kasutatakse aianduses mitmesuguseid täiendavaid taimede genotüübi ja füsioloogiliste rütmide mõjutamise vahendeid (hübriidisatsioon, pookimine kohalikule alusele, tolmeldamine võõrtolmuga jt.).

Introduktsiooni teel on võimalik täiendada omamaiste kultuur-taimede valimikku ja täita tühje ökoloogilisi nišše (vt. lk. 196) loo-duses. Ühtlasi kätkeb introduktsioon (eriti saartel ja mäestikes) ohtu: sissetoodud liigid võivad osutada mõnes suhtes kahjulikuks, nende levik võib ohustada kohalikku floorat ja lõhkuda stabilisee-runud ökosüsteeme.

AREALOGIA JA DEMÖKOLOGIA ARENG

Taimegeograafia keskne osa — arealiõpetus (arealooogia ehk horolooogia) — kujunes välja juba eelmise sajandi lõpul ja on are-nunud jõudsalt käesoleva sajandi vältel. Nimekamate esindajatena tuleb mainida geograafilis-morfoloogilise meetodi rajajat R. Wett-steini (1911), flooraajaloolise maailmaülevaate autorit E. Wulffi

(1944), konkreetse floora põhjendajat I. Tolmatšovi (1974) jt. Sajandi teise poole uuringud arenevad ühelt poolt detailse floristika, levilasisese leviku uurimise suunas, kus erilist edu on saavutanud inglise ja soome uurijad lausalise võrkkaardistamisega, teiselt poolt aga mandreid hõlmavate koondülevaadete ja atlaste koostamise poole. Viimaste autoreist on tuntumad rootslane E. Hultén (1950) ja sakslane H. Meusel kaastöötajatega (1965).

Eesti floora uurijaist käesoleval sajandil tuleb nimetada eelkõige T. Lippmaad, G. Vilbastet, K. Eichwaldi ja A. Üksipit.

Arenaal on liigi edukuse geograafiline väljendus. Millised bioloogilised põhjused tingivad liigi praegusaegse leviku, seda püütakse selgitada ökoloogiliste uuringutega mitmel tasemel; liigi ökoloogiliste nõudluste kõrval etendavad olulist osa populatsioonides toimuvad protsessid, maastike ja koosluste areng, levimise efektiivsus jm.

Populatsiooniökoloogia (demökoloogia) on arenenud peamiselt loomade arvukuse dünaamika teooriana. Selle üks nurgakivi on populatsiooni kasvu kõver, mille formuleeris belgia matemaatik P. Verhulst juba 1838. a., kuid mis avastati taas alles 1920. a. Kuigi esimese populatsioonialase töö autoriks oli botaanik (Nägeli, 1874), jäi see unustusse. Alles meie sajandi keskel hakati lähemalt uurima taimepopulatsioonide arvukust määravaid asjaolusid: viljakandvuse rütme, seemnetoodangu ja seemnevaru suurust, uuenemist ja populatsioonide vanuselise koosseisu muutusi. Viimase probleemi tõstatas T. Rabotnov (1955) ja nüüd arendab seda Nõukogude Liidus edasi A. Uranovi koolkond. Konkurentsi kulgu isoleerimustasid esimesena biomatemaatikud A. Lotka (1925) ja V. Volterra (1926); katseliselt kinnitas seda G. Gause (1932). Taimsel andmestikul tehtud varasemaist katseist nimetagem V. Sukatšovi (1927) töid. Populatsioonide kasvu modelleerimine isoleerituse korral on R. MacArthuri (1955) teene. Populatsiooniökoloogia on alles kujunemas ühtseks distsipliiniks, milles esimese koondülevaate loomade kohta tegi F. Schwerdtfeger (1968), taimede kohta J. L. Harper alles 1977 aastal.

KIRJANDUS

Taimepopulatsioonide ökoloogia ja liigitate

- Boughey, A. Ecology of populations. New York, 1968. 135 p.
Briggs, D., Walters, S. M. Plant variation and evolution. London, 1969. 256 p.
Grant, V. Plant speciation. New York, London, 1971. 435 p.
Harper, J. L. Population biology of plants. London, New York, San Fransisco, 1977. 892 p.
MacArthur, R., Wilson, E. O. The theory of island biogeography, New Jersey, 1967. 203 p.
Stebbins, G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.
Stebbins, G. L. Processes of organic evolution. New Jersey, 1966. 230 p.
Wilson, E., Bossert, W. A primer of population biology. Standford, 1971. 192 p.
Корчагин А. А. (ред.). Полевая геоботаника, т. III, М.—Л., 1964. 530 с.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глогов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973, 276 с.

Arealoogia õpikud ja käsiraamatud

- Cain, S. A. Foundations of Plant Geography. N. Y. & London, 1944. 556 p.
Diels, L. Taimegeograafia. Tartu, 1924. 112 lk. (5. tr. saksa k., 1958).
Good, R. The Geography of the Flowering Plants. London, 1964. 518 p.
Hayek, A. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin, 1926. 409 S.
Kalliola, R. Suomen kasvimaantiede. Porvoo-Helsinki, 1973. 308 p.
Rothmaler, W. Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. Jena, 1955. 211 S.
Walter, H., Straka, H. Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. Stuttgart, 1970. 478 S.
Алехин В. В. География растений. М., 1944. 454 с.
Вульф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., 1944. 546 с.
Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 242 с.
Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956. 378 с.

Floristilised teatmeteosed ja atlased*

- Blake, S. F. & Atwood, A. C. Geographical Guide to Floras of the world. Washington, part I, 1942, part II, 1961.
Fitter, A. An Atlas of the Wild Flowers of Britain and Northern Europe. London, 1978. 272 p.
Hannig, E. & Winkler, H. (ed.) Die Pflanzenareale. Jena, 1926—1940.
Hultén, E. The Amphi-Atlantic Plants and their Phytogeographical Connections. Stockholm, 1958. 340 p.
Hultén, E. The Circumpolar Plants, I. Stockholm, 1962. 280 p.; II, 1971.
Hultén, E. Atlas över växternas utbredning i Norden Stockholm, 1971. 512 p.
Jalas, J. & Suominen, J. Atlas Florae Europaeae I, 1972; II, 1973; III 1976.
Meusel, H., Jäger, E. & Weinert, E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965.
Tralau, H. (ed.) Index Holmensis. A World Index to Plant Distribution Maps. Zürich, 1974.
Tutin, H. (ed.) Flora Europaea. Cambridge.
Ареалы деревьев и кустарников СССР, т. I. Л., «Наука», 162 с.+91 карта.
Лебедев Д. В. Введение в ботаническую литературу СССР. М.—Л., 1956. 382 с.
Липшиц С. Ю. Литературные источники по флоре СССР Л., 1975. 230 с.
Чиков П. С. (ред.). Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1976. 340 с.

* Tähtsamad Nõukogude Liidu regioonalfloorad on toodud 25. tabelina.

TAIMKATE JA SELLE ELEMENDID

(SÜNÖKOLOOGIA JA GEOBOTAANIKA ALUSED)

ELUVORMID. LIHKIDEVAHELISED SUHTED

ELUVORMIDE LIIGITUSED

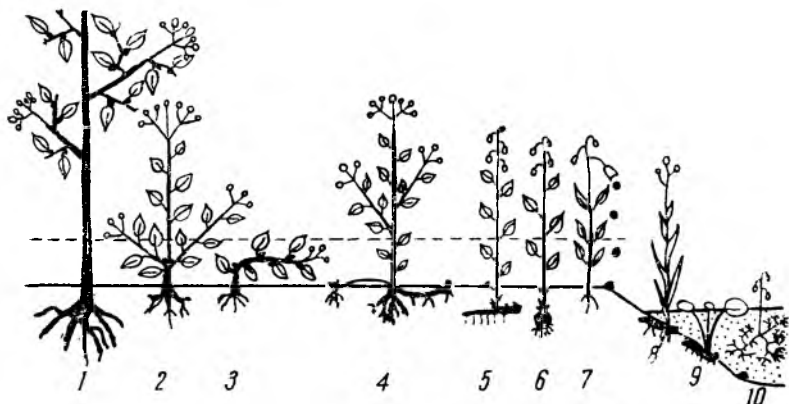
Taimed kasvades koos teatava kasvukoha ökoloogilistes tingimustes on omandanud evolutsiooni vältel kohastumusi, mis avalduvad ka nende välisilmes, morfoloogias. Erineva päritoluga taimerühmades on need kohastumused arenenud konvergenselt, s. t. kujunenud erinevate elundite või nende osade ühetaoliseks muutumise teel. Süstemaatiliselt lähedastes rühmades on kohastumused ühesugusele kasvukohale piirdunud enamasti samade elundite ühesuunalise muutumisega (kahanemine-suurenemine; varasem või hilisem väljakujunemine jms.). Selliseid taimerühmi, mis olenevata oma fülogeneetilisest sugulusest on kohastunud ühte viisi kasutama elukeskkonda ja üle elama ebasoodsaid tingimusi, nimetatakse eluvormideks. (Nõukogude botaanilises kirjanduses on kasutusel ka terminid biomorf ja ökobiomorf, välismaal epimorf.) Analoogiline organismide rühmitamine eluvormideks on kasutatav ka loomade ja seente puhul — eluvorm on üldine biotsönoloogiline mõiste. Alljärgnevalt vaatleme kõigepealt eluvormi käsitlust kõrgemal taimedel.

Ülaltoodud määratlus lubab eluvormideks ühendada väga mitmesuguse mahuga rühmitusi, väga erineval määral sarnaseid taimi. Eluvormi mõistet ongi käsitletud väga mitmesuguselt lähtudes erinevaist uurimisülesandest, kasutades erinevaid kriteeriume, viies jaotuse suurema või vähema detailsuseni ning töötades välja mitmesuguse ulatusega klassifikatsioone kohalikest ülemaailmseteni.

Eluvormide uurimine toimub kolmes põhisuunas.

1. Kirjeldav suund kujunes vajadusest ülevaatlikult kirjeldada liigirikast ja keeruka struktuuriga taimkatet lähemalt selgitamata või isegi tundmata floristilist koosseisu. Hiljem kujunes eluvormide liigitus heaks aluseks väga mitmesuguse taimkatte võrdlemisel ja kirjeldamisel; rinnete ja sünuaside määratlemisel ning suurte taimkatteüksuste eristamisel. Eri tüüpi eluvormide osatähtsuse alusel on hõlbus võrrelda ka kaugete maade väga erinevat taimkatet. Kirjeldava suuna väljapaistvaimaks viljelejaiks sai taani botaanik C. Raunkiaer.

2. Arengulooline suund näeb põhieesmärki eluvormide tekkeloo ning taimede vegetatiivsete organite kohastumuste evolutsiooni seaduspärasuste selgitamises. Selles suunas on märkimisväärne nõukogude botaaniku I. Serebrjakovi ja ta koolkonna tööd.



69. joonis. Eluvormide liigitus (C. Raunkiaeri järgi):

1 — fanerofüüdid; 2 ja 3 — kamefüüdid; 4 — hemikrüptofüüdid; 5 ja 6 — krüptofüüdid-geofüüdid; 7 — terofüüdid; 8 — helofüüdid; 9 ja 10 — hüdrofüüdid. Mustaga on märgitud uuenemispungad ja teised talvituvad osad (skeem Szaferi, 1956 järgi). Katkendjoonega on näidatud lumikattega kaetud osa — umbes 25 cm maapinnast.

3. Biotsöoloogiline suund taotleb selgitada eri eluvormide iseärasusi ja suhteid koosluse elus: kuidas nad kasutavad ära koosluse ajalisi ja ruumilisi muutusi ning milline on nende elustrateegia, mis taganud liikide säilimise koosluse suhetesüsteemis.

C. Raunkiaeri eluvormide klassifikatsioon on läbi viidud põhimõttekindlalt arvestades taimede kohastumusi ebasoodsa aastaaja (külma talve, põuase suve) üleelamiseks. Liigituse aluseks on uuenemispungade olemasolu ja paiknemine. Pungades on varjul taime kõige õrnemad osad — kasvukuhikud. Seega pungade kaitse peab tõesti tagama kõige kriitilisema eluperioodi läbimise taime elus. Algselt (1903) Raunkiaer jaotas kõik seemnetaimed viide eluvormirühma (rooma numbrid allolevas loendis), hiljem see jaotus muutus detailsemaks, kuid peamiseks jäid 10 eluvormiklassi (neid nimetatakse ka bioloogilisteks tüüpideks), mille jaoks fikseeriti ka vastavad sümbolid (69. joonis).

I	1.	MM megafanerofüüdid (üle 30 m kõrgused puud);	Ph — fanerofüüdid (kõrgtaimed) uuenemispungad maapinnast rohkem kui 0,25 m kõrgusel
		mesofanerofüüdid (puud kõrgusega 8—30 m), ka puitlaanid (sama kõrgusega)	
		2. M mikrofanerofüüdid (puud ja põõsad kõrgusega 2—8 m)	
II	3.	N nanofanerofüüdid (põõsad kõrgusega 0,25—2 m)	maapealsed osad püsivad ebasoodsal aastaajal (või viimane puudub)
		4. E epifüüdid (taimed kasvavad teiste taimede peal)	
III	5.	S tüvisukulendid (vt. «Botaanika» I, lk. 257)	
		6. Ch kamefüüdid (pungad kuni 0,25 m kõrgusel maapinna kohal) osa maapealseid osi talvitab	
III	7.	H hemikrüptofüüdid (pungad maapinnal)	

- IV } 8. G geofüüdid (pungad säilituselundites, mullas) } Cr — krüptofüüdid
 9. HH helofüüdid (sootaimed) ja hüdrofüüdid (vee- } (peittaimed) maa-
 taimed) (pungad mudas või vees) } pealsed osad tal-
 veks hävivad
- V 10. Th terofüüdid (elavad ebasoodsa perioodi üle ainult seemnetena)

See lihtne liigitus võitis palju pooldajaid. (Liigituse edasine detailiseerimine lehe suuruse jm. tunnuste järgi on leidnud vähem poolehoidu). Raunkiaeri eluvormide jaotust kasutatakse eriti sageli fütogeograafias ja geobotaanikas. Mõnikord leitakse nende eluvormiklasside protsentuaalne suhe (seda nimetatakse ka bioloogiliseks spektriks) mingis flooras, taimkatteüksuses või võõndis, mida võib võrrelda 1000 juhusliku liigi põhjal leitud keskmise, nn. normaal-spektriga (30. tabel). Bioloogiline spekter näitab eeskätt floora eluvormide koosseisu olenevust kliima iseärasustest; vähem avaldab eluvormide protsentuaalsele suhtele mõju floora vanus, regionaalne kuuluvus ja inimene.

30. tabel

Eluvormiklasside koosseis eri võõndites

Võõnd, kirjeldamiskoht	Eluvormide osatähtsus %-des					Liiki- de arv	Autor
	Ph	Ch	H	Cr	Th		
Tundra (Teravmäed)	1	22	60	15	2	110	Raunkiaer
Segametsad (Poola, keskm.)	8	4	54	15	19		Szafer
Stepp (Poola)	—	9	79	6	6		Szafer
Kõrb (Turkmeenia)	11	7	27	14	41	768	Paulsen
Troop. poolkõrb (Sahara)	23	36	9	7	25		Hagerup
Subtr. vihmamets (India)	66	17	2	5	10	361	Bharucha & Ferreira
Troop. vihmamets (Queensland)	96	2	—	2	—	141	Cromer & Pryor
Normaalspekter	46	9	26	6	13	1000	Raunkiaer

Märkus. Domineeriv eluvormiklass on antud poolpaksus kirjas.

Põhimõttelt teistsugune on nõukogude botaaniku I. Serebrjakovi eluvormide liigitus, mis kajastab peamisi tendentse õistaimede morfoloogia evolutsioonis. Tema arvates tuleb võtta liigituse aluseks taime telgorganite (varre, juure) ehituse põhijooned, eriti maapealsete osade elutsükli kestus, sest selles koondub «nagu fookuses kõikide taimede elu- ja arenguprotsesside spetsiifika, selles kajastuvad välistegurite mõju ja eri eluvormide bioloogilised iseärasused» (Serebrjakov 1955, lk. 73). Alljaotustes kasutab ta Du Rietz' jt. botaanikute rühmitusi. Kahjuks jäi rohttaimede osa klassifikatsioonis Serebrjakovi surma tõttu lõpetamata. Viimases raamatus (1962) on selle liigituse põhijaotused järgmised.

A. Puittaimed

- I. **Puud** — peatelg (tüvi) püsib kogu elu, kümneid või sadu aastaid
 1. Võrapuud (haruneva tüvega, oksised); tüvi püstine või maadjas
 2. Tuttpuud (vähe haruneva tüvega, lühivõsud pikkade lehtede kimbuga, nagu palmid, draakonipuud, pandanid jt.)
 3. Turdpuud (lehitud tüvisukulendid, nagu sammaskaktused)
- II. **Põõsad** — peatelg lühemaeline, moodustab 10—20 (40) aastat kasvavaid tüveharusid — tüvikuid
 1. Võrapõõsad (tüvikud püstised, maadjad või ronivad)
 2. Tuttpõõsad (näit. põõsaspalmid)
 3. Turdpõõsad (sukulendid, nagu opuntsiad)
 4. Nugipõõsad (parasiidid ja poolparasiidid, nagu puuvõõrikud)
- III. **Puhmad** (kääbuspõõsad) — peatelg asendub kohe lühiealiste, 5—10 aastat kasvavate harudega. Alljaotused nagu II rühmal; kasvuviisilt osalt padjandilised (*Loiseleuria*), osalt maadjad (*Empetrum*), harvem ronivad (*Hedera*).

B. Poolpuittaimed

- IV **Poolpõõsad ja -puhmad** — maapealsetel võsudel puituvad vaid alumised osad; rohtsed võsud üheaastased (nagu pujud).

C. Maismaa rohttaimed

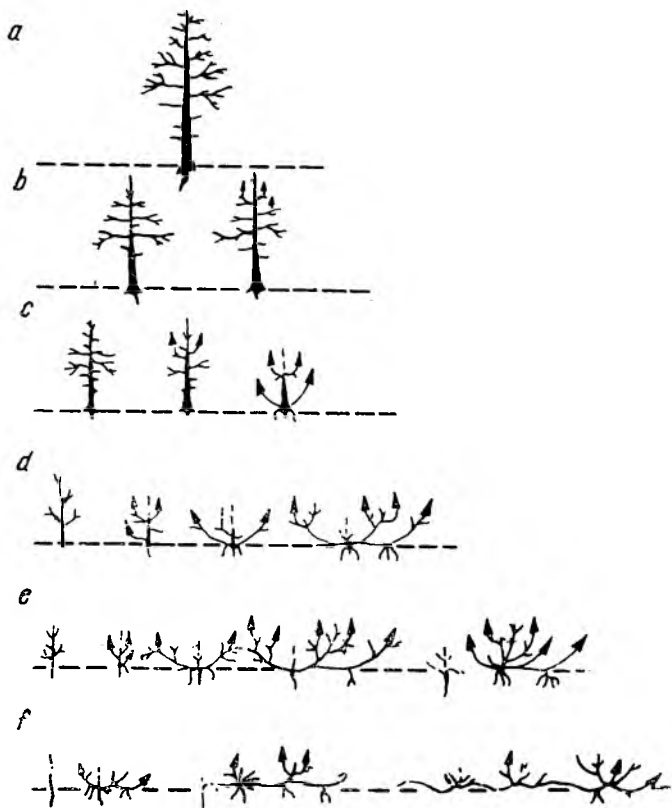
V Kordusviljalised (polükarpseid) püsikud

1. Tavapüsikud (mittesukulentsed mesofüüdid): sammasuurelised (näiteks võilill), narmasuurelised (tulikas), lühivõsundilised (ussilakk), puhmikulised (kastevars), pikavõsundilised (maasikas), mugultaimed (alpikann), sibultaimed (tulp), juurevõsundilised (ohakas).
 2. Turdpüsikud (mägisibul)
 3. Kõdu- ja nugipüsikud (käopäkk)
 4. Epifüüt-püsikud
 5. Ronipüsikud (rohtliaanid)
- VI. **Ainuviljalised** (monokarpseid) **rohttaimed** (püsikud, kahe- või üheaastased); alljaotused nagu V rühmal.

D. Vee-rohttaimed

I. Serebrjakovi vaateid puittaimede reduktsioonile arendab A. Hohrjakov (1977) Ta käsitleb eluvormide geneesi ürgsete ühetejeliste väheharunenud puude evolutsioonilise muutumisena rohketeljelisteks puit- ja rohttaimedeks, millel võsud vahetuvad aja jooksul üha kiiremini. Üht sellist arengurida illustreerib 70. joonis. Taoliste arenguridade ühisteks seaduspärasusteks on: 1) esmase telgorgani (tüve) kui ka seda asendavate võsude elukestuse lühenemine, 2) järjestikku üksteist väljavahetavate võsude arvu suurenemine, 3) varasemate elujärkude arengu kiirenemine ja 4) taimede vegetatiivse liikuvuse suurenemine. Need muutused (mida on soodustanud kliima jahenemine neogeenist peale) on viinud rohtsete eluvormideni, mis oma võsude lühikese elukestuse ja arengurütmi kohaldamisega aastaajalistele muutustele on suutnud võrnatult laiendada taimede eluvõimalusi.

Eluvormide jaotused muutuvad keerukamaks, kui arvestame, et



70. joonis. Parasvõõtmiste eluvormide kujunemine puittaimede võsude elukestuse lühenemise tagajärjel (Hohrjakov, 1975):

a – monopodiaalne puu asendumatute võsudega; *b* – monopodiaalne puu osaliselt sümposiaalsete asendusvõsudega; *c* – põõsa kujunemine puu peatelje reduktsiooni ja asendusvõsude osatähtsuse suurenemise teel; *d* – vegetatiivselt liikuvate põõsaste kujunemine juurduvate asendusvõsude abil; *e* – käabuspõõsaste kujunemine maadjal laiuvate asendusvõsude ja neist kujunevate osapõõsaste abil; *f* – võsundiliste rohhtaimede kujunemine.

paljud organismid võivad päeva, aasta või oma elu vältel vahetada elupaika, kasutada seda erineva intensiivsusega või ebasoodsa perioodi üle elada paremini kaitstud, väheaktiivse puhkejärguna. Vastavalt keskkonnategurite rütmile on kujunenud rütmiliseks ka taimede elu. Ka ühe kasvukoha taimed jagunevad oma elu aastarütmilt *f e n o r ü t m i t ü p i d e k s*, mille näiteid tutvustame kaugemal lehtmetsakooslust käsitledes. Kohastumusena rütmilistele keskkonnamuutustele kujuneb kogu elutsükli ajaline kulg ja ruumikasutamine üha otstarbekamaks ja kooskõlastatumaks teiste koosluse liikmetega, kujuneb eluvormile omane elustrateegia. Selle näitena võrdleme lühieataime (efemeeri) püsiku ja heitlehise puuga. (Teisi näiteid vaatleme taimkattevööndite käsitleluse raames.)

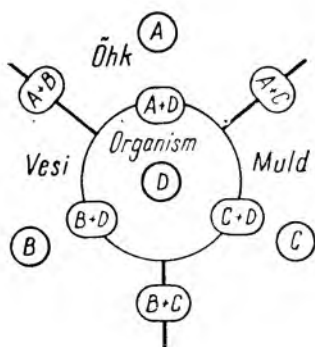
Efemeeri elustrateegia on kujunenud kohastumuseks lühikesel, kuid soodsale kasvuperioodile aastas (põhjapoolkera veevaestel aladel on selleks kevadkuud). Vars ja juur jäävad väikeseks, taime põhimassi moodustab lehestik. Fotosünteesi saadused — assimilaadid kuluvad peatselt õite ja seemnete moodustamiseks. Kiire kasvu ja rohke viljakuse tõttu leiamegi selles eluvormis rohkesti kultuurtaimi ja umbrohte. Vähesese veevaru korral kasvu alguses, taime «kokkuhoidlikkus» avaldub eeskätt varre pikkuse ja lehtede arvu vähenemises, vähemal määral õite ja seemnete arvu vähenemises.

Püsiiku (mitmeaastase rohttaime) elu alguses toimub lehestiku, oksastiku ja juurestiku väljakujunemine; seejärel suunduvad assimilaadid säilitusorganisse ja talletatakse seal üks või mitu aastat. Lühikese kevadise vegetatsiooniga püsiikul — efemeroididel — toimub kevadine kasv varude arvel, seega vähe oleneb ilmast. Saavutanud vajaliku toitevaru ja füsioloogilise ning tsönoloogilise seisundi, algab õite ettevalmistamine. Kordusviljalistel taimedel igal aastal uueneb ka osa säilitusorganeid ning vegetatiivseid organeid. Seemnelise paljunemise vähesus kompenseeritakse vegetatiivsete paljunemisviisidega. Mida raskemad elutingimused, seda aeglasem on kasv, pikem elukestus ja suurem maa-aluste osade suhteline mass (lehed moodustavad 10—40% kogumassist). Püsiikud on eelisolukorras kasvukohtadel, kus vegetatsiooniperiood on lühike ja sellegi võivad katkestada öökülmad, põuad või lumekahjustused — toitevaru maa-alustes organites võimaldab taastada kahjustused.

Heitlehised puud nagu püsiikudki saavad alustada kevadist kasvu eelmise aasta varude arvel. Kui lehestik on kujunenud, toimub assimilaatide jaotus pingereas: öied-viljad, kambium, pungad, toitevaru kooses ja juures, öienõpud järgmiseks aastaks. Selletõttu rikkalik viljumine kahandab radiaalset juurdekasvu ning võtab võimaluse õite ettevalmistamiseks järgmisel aastal. Sellest tuleneb seemneaastate rütm, mis põhja poole üha aeglustub. Suur osa aastatoodangust kulub puudel tüvede ja okste tugikudede loomiseks (ainevahetuse seisukohalt see on «surnud kapital», sest neid aineid taim ise enam kasutada ei saa) see on aga tagatiseks võitluses valguse ja vee eest paljudeks aastateks. Puu elustrateegia rajaneb seega pikaajalisel. Noorena võib taim kaua taluda valgusevähesust; kulub aega, enne kui luuakse võra ja vajalik lehestik, saadakse toitevaru öitsemise alustamiseks. Suur puidumass, paks korp, rohked uinupungad vartes ja kasvupungad võras kindlustavad organismi säilimise ka ootamatute loodusõnnetuste (pakane, tuli, kahjurirüüste) puhuks, mis võivad juhtuda pika eluea vältel.

Biotsööloogias ja biogeograafias on (alates Gamsist, 1918) loodud eluvormide klassifikatsioone, mis hõlmavad ka vetikaid, seeni, baktereid ja loomi. Sellise käsitluse korral tõusevad liigituse peamiste tunnustena esile organismi toitumisviis, liikuvus ja oleluskeskkond (medium), milles toimub aktiivne elutegevus. Toome mõned eluvormirühmade nimetused, mida tarvitatakse sagedamini ökoloogilises kirjanduses.

Toitumisviisi alusel jaotatakse organismid auto- ja heterotroofideks (vt. «Botaanika» I, lk. 12). See jaotus on uemal ajal osutunud ebatäpseks, eriti mikroorganismide osas, mille tõttu vahetult päikeseenergiat kasutavad organismid soovitatakse jaotada fotolitotroofideks (rohelist taimed ja väävlid) ning fotoorganotroofi-



71. joonis. Oleluskeskkondade jaotus eluvormide liigituse alusena.

deks (purpurbakterid orgaanilisel substraadil). Teised organismid saavad energiat anorgaaniliste ühendite (kemolitotroofid, näit. nitriifitseerijad, raua- jmt. bakterid) või orgaaniliste ühendite oksüdeerimisel. Viimasesse, kemoorganotroofide rühma kuuluvad parasiitained, seened, loomad ja valdav hulk baktereid.

Selle jaotuse rakendamisel kõrgemate taimede kohta tuleb arvestada mitmesuguseid üleminekuid iseseisvalt toituvast taime-dest kuni elusast peremehest toituvate parasiitideni. Mükotroofsus (toitumine seensümbiontide abil) suurendab seda mitmekesisust veelgi.

Oleluskeskkonna (meediumi) alusel organisme eluvormideks rühmitades saame järgmise jaotuse (71. joonis).

I. ELAVAD ÜHES OLELUSKESKKONNAS

- A (õhus) — aeroplankton; hõljuvad passiivselt
 B (vees) — plankton ehk hõljum; hõljuvad passiivselt, nii taimed (fütoplankton) kui ka loomad (zooplankton); nekton ehk ujum; ujuvad (ainult loomad); krüofüüton — sulavas lumes
 C (mullas) — edafon; selles eristatakse veel: psammon — liivas (peamiselt loomad), endoliiton — kivimipragudes (endoliitsed samblikud)
 D (organismides) — endoparasiiton, siseparasiitide kogum (bakterid, vetikseened, helmindid jt.)

II. ELAVAD KAHES OLELUSKESKKONNAS KORRAGA

- A+B — pleuston, hõljuvad veepinnal (lemled, vesipähkel jt.)
 neuston, kinnituvad või kulgevad vee pindkilele (viburvetikad, sääsevastsed)
 A+C — epigeion, valdav enamik maismaaorganismide (kõrgemad taimed, loomad, lehkseened); jagunevad sessiilseteks (kinnitunud) ja vagiilseteks (kinnitumata)
 A+D — epibion, teistel maismaaorganismidel elavad epibiondid; välisnugilised ehk ektoparasiidid ja pealisted ehk epifüüdid
 B+C — bentos ehk põhjaelustik, jaguneb sessiilseks ja vagiilseks; veekogu põhja kinnituvaid veesiseid taimi nimetatakse isoetiideks
 B+D — perifüüton, veesisestel taimeosadel kasvavad vetikad, samuti veeloomade ja -taimede välisparasiidid
 C+D — parasito-edafon — maa-aluste taimeosade ja mullaorganismide välisparasiidid (valdavalt seened); epiriison — taimejuuri ümbritsevad organismid (peam. seened ja bakterid)

III. ELAVAD KOLMES OLELUSKESKKONNAS KORRAGA

- A+B+C — veekogu põhjas juurduvad veest väljaulatuvate lehtedega veetaimed (nümfeiidid) jmt.

Kui organism võib ühes ja samas elujärgus asustada nii vesikui ka õhkkeskkonda, kõneldakse amfiibsetest eluvormidest (näit. kõõlusleht) Kui elutsükli eri järgud (näit. puhke- või vastsejärgud) elavad erinevates keskkondades, loetakse tavaliselt iga elujärk eri eluvormi kuuluvaks (näit. roosteseente elujärgud õhus, mullal ja taimedes)

Kõik need liigitused on jämedad ja kasutatavad vaid organismide kõige üldisema jaotuse korral. Detailsemal uurimisel jaotatakse need rühmitused omakorda, kusjuures nii tunnuste kui ka rühmituste arv on piiramatu.

LÄHEDASTE NÕUDLUSTEGA LIIKIDE SUHTED

Nagu eelnevast selgub, näitab eluvorm muu seas ka seda, missugust osa etendab liik looduses (või koosluses), missugune on tema «elukutse» (Odumi võrdlus). Võib kujutleda olukorda, kus ühe ja sama «elukutsega» liike on koosluses mitu, või vastupidist juhtu, kus on olemas tingimused, kuid «ametikoht on vakantne spetsialisti puudumise tõttu». «Ametikohale» vastavat mõistet nimetatakse ö k o l o o g i l i s e k s n i š i k s (ka ökonišiks ehk lihtsalt nišiks). See on kogum tingimusi (ruum, toit, vaenlaste puudumine jm.), mida võivad kasutada selleks spetsialiseerunud organismid. Kui need tingimused jäävad kasutamata, räägitakse tä i t m a t a n i š i s t. Mida vanem (fülogeneetiliselt) ja väljakujunenud on kooslus, seda vähem jääb võimalusi uute liikide lisandumiseks, sest olemasolevad organismid kasutavad ära kõik tingimused, täidavad kõik nišid. Kui sama nišši täidab korraga mitu liiki, puhkeb nende vahel konkurents.* Juba Darwin märkis, et konkurents peaks olema kõige intensiivsem ühesuguste nõudlustega isendite vahel. Nõukogude mikrobioloog Gause näitas 1934. a. ainuraksetel katsetel, et ühesuguste nõudlustega liikide kooselu tingib alati nõrgema väljalangemise. Kooselu on võimalik vaid lähedaste (nii sugulaslike kui ka mittesugulaslike) liikide ökoloogilisel eristumisel, mis vähendab või välistab konkurentsi. See seaduspärasus on tuntud Gause reeglina e. konkurentsi välistamise printsiibina.

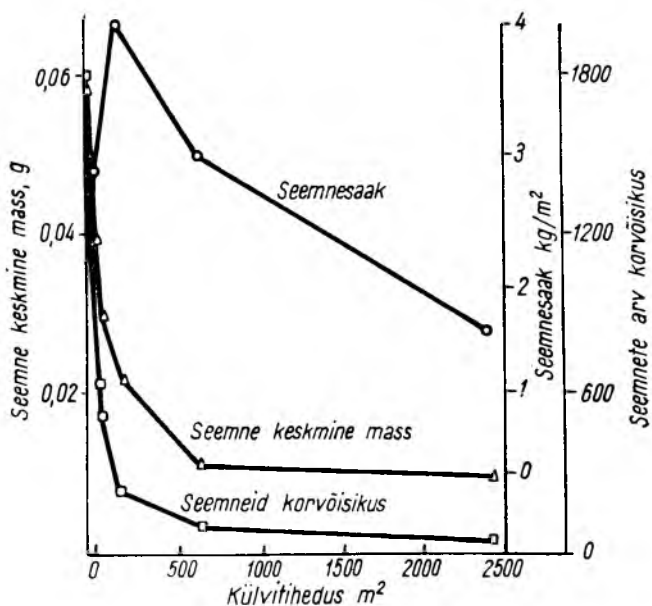
Tegelikult näemegi looduses, et lähedased liigid ei kasuta koosluses olevaid võimalusi kunagi täiesti ühesuguselt: nende nišid ei lange täielikult kokku, vaid äärmisel juhul kattuvad osaliselt. Lähedaste nõudlustega liikidel hävib loodusliku valiku käigus rohkem neid isendeid, kes tugevas konkurentsis on nõrgenenud; ellu jäävad ja paljunevad need, kes on suutnud niši omavahel jaotada (mis tagab mingi kindla osa eluvõimalustest igale liigile), või need, kes on leidnud mitme niši piiril seni vähem kasutatud eluvõimalusi. Pika aja vältel toimub ökoloogiliste liikide diferentseerumine, nii et heade elutingimuste korral on liigirikkais kooslustes nišid jaotatud detailsemalt nii ruumis kui ka ajas: eluvormid on rohkem eristunud vastavalt ruumi eri osade (sünuuside, rinnete) ja koosluse eri arengujärgkude või aastaajaliste iseärasuste ärakasutamisele. Niši mõiste on paljumootmeline ega piirdu nähtavate

* Konkurentsi mõiste pärineb inimühiskonnast, nagu ka mõisted «olelusvõitlus», «nõudlus», «eelistamine» jt. Kasutades selliseid sõnu terminitena, tuleb vältida antropomorfismi.

elutingimustega: samas kohas ja samal ajal kasvavad taimeliigid võivad omavahel erineda mineraalainete nõudluse, sümbiontide tegevuse, mürgisuse (kaitse rohusööjate eest) ja muude omaduste poolest, mis võimaldavad mahendada konkurentsi ja säilida rohete võistlejate seas.

Niisi täpsemal kirjeldamisel ja kvantitatiivsel uurimisel on kasulik seda vaadata paljumõõtmelise ruumi mõttelise osana, nn. niširuumina, mille üksikuteks mõõtmeks on lõigud (ökoloogilised amplituudid) mitmesuguste abiootiliste ja biotiliste tegurite ning ajaliste muutuste telgedel. Tegurite (niiskus, valgus vm.) asemel võib telgedena kujutada ka nende teguritele kohastumise määra ökomorfoloogiliste omaduste (lehepinnaindeks, juurestiku sügavus, uuenemispungade kõrgus) amplituudidena. Selline käsitlus võimaldab võrrelda eri liikide konkurentsivõimet üksikute tegurite kaupa, liikide niširuumide vastastikust paiknemist ning kogu koosluseruumi jagunemist liikide niširuumideks. Selgub, et väljakujunenud kooslustes on koosluseruum jagunenud paljude telgede suunas suureks arvuks niširuumideks, mille keskmised (sünökoloogilised optimumid) jaotuvad ühtlaselt üle kogu koosluseruumi — see on hästi seletatav konkurentsi välistamisega loodusliku valiku käigus.

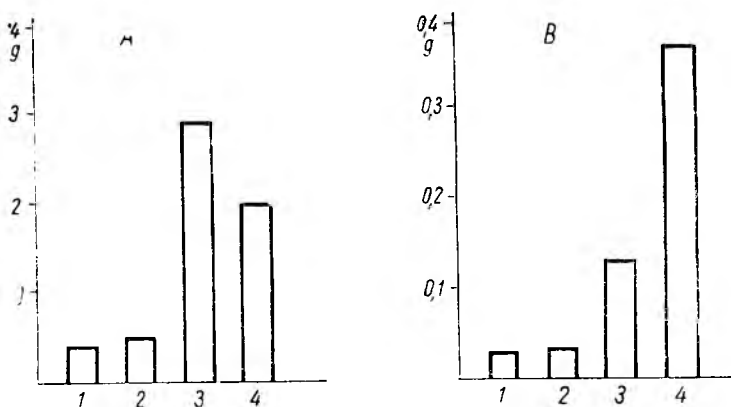
Arvestades suurt taimeisendite arvu, mis alustavad kasvu mingis kohas, on konkurentsi tugevnemine aja jooksul vältimatu, sest kasvades taimed suurenevad, nõuavad rohkem ruumi, vett ja mineraalaineid. Liiga tiheda külvi korral on paratamatu saagi vähenemine (72. joonis)



72. joonis. Liigisisene konkurents. Päevalille seemnesaak, keskmine seemnise mass ja seemniste arv korvõisikus olenevalt külvitihedusest (ruutmeetrile (m^2) külvatud seemnete arvust) (Harper, 1961).

Võsukonkurents avaldub taimede maapealsete osade võitluses valguse ja ruumi pärast. Harvem kujuneb see koguni ühe taime mehaaniliseks tõrjumiseks teise poolt. Näiteks kased piitsutavad tuulega nende kõrval olevaid kuuski ja võivad neid vigastada; laia juurmise kodarikuga teelehed või võililled suruvad maha nõrgemad naabrid. Edukus võsukonkurents on paljudest omadustest, millest tähtsamad on varajane ja kiire kasv (eriti idanditel ja vegetatsiooniperioodi algul), taime kõrgus, võsude jäikus (load, pilliroog), võsundite rohkus, lehtede arengu kiirus, lehepindala ja lehestiku tihedus. Need omadused on liigiti erinevad. Näiteks kevadel kasvab suur parthein kiiremini, suvel aga ületab pilliroog teda kõrguse poolest. Meenutagem, et osa liike on teiste all kasvades kohastunud nõrgema päikesekiirguse kasutamisele. Vegetatiivne kasv on tihti pöördvõrdeline seemnelise uuenemise võimega, s. t. nõrgem laienemisvõime kompenseeritakse suurema seemikute arvuga ja, vastupidi, hea vegetatiivse uuenemise korral taime viljub vähem.

Juurekonkurentsi otseselt vaadelda ei saa ning seetõttu ei osata seda vajalikul määral arvestada. Alles katsed mitmesuguste liikide segudega, naabertaimede juurte isoleerimine või valikuline liikide kõrvaldamine kooslusest näitab, et taimeliikide võime võtta mullast vett, toitesooli ja õhku ning niiviisi mõjutada teiste taimede elu on väga erinev (73. joonis). Mõnede metsataimede (metskastik, vaarikas) rõhutatud seisund vana metsa all on küll valguse vähesusest, kuid võib olla tingitud ka puujuurte konkurentsist (Karpov, 1969) Ariidsetes kasvukohtades kasutavad puujuured vee



73. joonis. Võrdluskatsed oblikaliikide konkurentsi selgitamiseks rohustu osalise kõrvaldamise teel valiva toimega herbitsiidide abil (Putwain ja Harper, 1970).

A — hapuoblika biomass: 1 — kontrol; 2 — rohundid kõrvaldatud; 3 — kõrrelised kõrvaldatud; 4 — kõik teised taimed kõrvaldatud.

B — väikese oblika biomass: 1 — kontrol; 2 — rohundid kõrvaldatud; 3 — kõrrelised kõrvaldatud; 4 — kõik teised taimed kõrvaldatud.

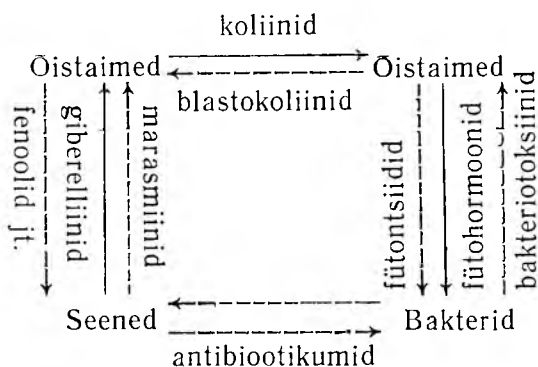
Katse näitab, et hapuoblika ökoniis katab kõrreliste omaga, rohundid aga aitavad kõrrelisi alla suruda; väikese oblika ökoniis langeb kokku nii kõrreliste kui ka rohundite omaga.

puude hajusast kasvust hoolimata kogu ala ulatuses ega võimalda uute isendite lisandumist. Teistel liikidel võimaldab sügav juures-tik pidevamat veevarustust, kuid neid ohustab hapnikuvaegus.

Konkurentsi olulist osa taimede elus näitab seegi fakt, et ühe-suguse mullaga aiapeenrail, kus inimene on konkurentsi kõrvaldanud, võivad kasvada väga mitmesuguste looduslike kasvukohtade taimed.

Katsed niidutaimede segudega näitavad, et mõnede liikide kombinatsioonid annavad paremaid saake kui puhaskülvid või teised segud, millest võib järeldada, et koos kasvades on taimede vahel peale negatiivse vastasmõju ka positiivseid suhteid. Korduvalt on avaldatud arvamust, et ühe taimeliigi eritised avaldavad keemilist mõju teisele taimeliigile ja see mõju võib olla soodus või mittesoodus. Vastastikust mõjutamist toimeainetega nimetatakse allelopaatiaks. Seda tingivad ained kuuluvad väga mitmesugustesse rühmadesse, need võivad olla näiteks eeterlikud õlid, etüleen, fenoolid, kumariinid, kuid ka tavalised organismide lagusaadused.

Tähtsamaid allelopaatilist mõjuvaid ainerühmi näitab allolev skeem (pidavad nooled — stimuleeriva mõjuga kairomoonid, katkendnooded — pärssiva mõjuga allomoonid)



Kuigi allelopaatiaga on viimasel aastakümnel tegelnud paljud uurijad, on selle osatähtsus looduses tänini vaieldav. Üksikujuhtudel on ilmne näiteks orasheina pärssiv mõju mõnedele kultuurtaimedele (oletatavasti agropüreeeni kaudu), teistele sama aine aga kahjulikku toimet ei avalda või mõjub isegi soodustavalt. Juhatumid, mille korral üht liiki taime eritised loovad tema ümber lausa elutu vööndi, on väga haruldased (mõned pujud jt. korvõielised, näit. *Encelia farinosa* Põhja-Ameerikas)

BIOTSÖNOOTILINE KONNEKS

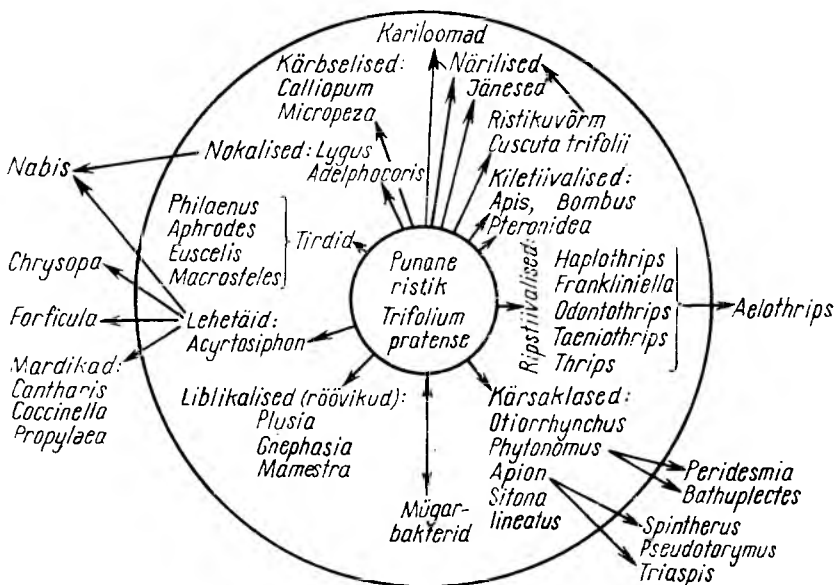
Taimede elu olelusvõitluses oleneb peale suhete eluta keskkonnaga ja konkurentsi teiste kõrgemate taimedega veel suhetest seenparasiitidega, taimeosi toiduks tarvitavate loomadega, tolmeldajatega ja diaspooride levitajatega. Nende suhete kaudu on iga tsöonopopulatsioon seotud paljude teiste liikide populatsioonidega biotsönoosis. Biotsönoosi suhetesüsteemi tervikuna nimetatakse konneksiks; piltlikult võib seda kujutada ruumilise võrguna, mille iga sõlm (liik) on ühenduses paljude teistega. Enamik suhteid ei ole obligatoorsed, s. t. liikidevahelise suhte katkemisel asendab seda mingi teine seos. Erandiks on sümbioosisuhted, suhted loomstenofaagi ja tema toitaima vahel (mis on esimesele eluvajalikud), samuti suhted spetsialiseerunud tolmeldajate ja levitajatega, mida ei saa kuidagi asendada; selliste suhete katkemisel need liigid kaovad kooslusest.

Biotsönootilise konneksi uurimisel on võimatu ja tarbetu selgitada kõikide liikide kõikvõimalikke suhteid. Suhetesüsteemi lahtiharutamiseks kasutatakse mitut moodust.

Konsortsiumide uurimine. Konsortsiumiks nimetatakse organismide rühmitust biotsönoosis, mis on seotud oma elutegevuses teatud autotroofse taimega kui energiaallikaga. Roheline taim on konsortsiumi determinant, sellest olenevad tema konsordid: kõigepealt vahetud tarbijad — taimtoidualised loomad (fütofaagid) ja parasiidid, kuid ka sümbiondid, epifüüdid jt., kellele see taim (kloon, populatsioon või liik) on elutingimuseks (74. joonis). Nimeetatud organismid (esimene kontsenter) on toiduks ja oleluskeskonnaks järgmise, teise kontsentri loomadele ja seentele (zoofaagid, fütofaagide parasiidid jt.), need omakorda kolmanda kontsentri organismidele. Esimese kontsentri konsordid on kõige iseloomulikumad, sest on kohastunud determinandi elutsüklile, taluvad selle kemismi iseärasusi, toiduotsinguil orienteeruvad selle lõhna järgi: neil on kujunenud kestvad ühise evolutsiooni (koevolutsiooni) korral isegi vastastikuseid kohastumusi, mille näiteid toome allpool.

Kultuurtaimede korral moodustavad esimese kontsentri peamiselt kahjurid, teise kontsentri kasurid (kahjurite hävitajad), kolmanda kahjurid (kasurite hävitajad) jne. Inimesele kahjulike taimede korral on asi vastupidi: paaritarvulised (1 ja 3) kontsentrud on inimese seisukohalt kasulikud, paarisarvulised kahjulikud. Suhetesüsteemi muudavad keerulisemaks liigid, mis korraga osalevad mitmes kontsentris; näiteks kase ja männi konsortsiumis suur kirjurähn on esimeses kontsentris kui kõdunevate tüvede õonestaja, kevadel mahlajooja, talvel seemnetest toitaja ja käbide levitaja, teises kontsentris aga kooreüraskite, siklaste jt. koorealuste putukate hävitaja ning võib ulatuda kolmandassegi, kui ta sööb sipelgaid, nende vastseid, harva ka tihaste jt. lindude mune. Sellest nähtub, kui tinglik võib olla liigi kasulikkuse või kahjulikkuse hindamine. Looduslikus koosluses etendavad kõik liigid oma osa, selles pole ei kahju ega kasu.

Troofiliste rühmade vaheliste seoste uurimine algab biotsönoosi koosseisu jaotamisest loomade toitumisviisi ja taimede



74. joonis. Punase ristiku konsortsium (Skuhravy jt., 1959 järgi, täiendustega).

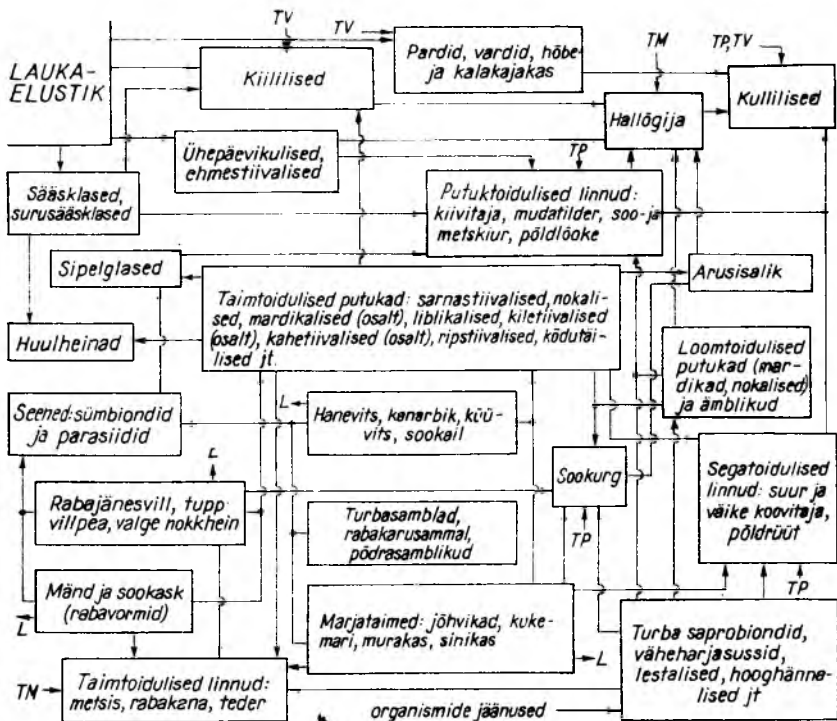
Ringis (esimeses kontsentris) on loendatud tähtsamad tarbijad — putukad (kaasa arvatud tolmeldajad), imetajad, parasiitne võrm ning sümbiondid juurtel. Väljaspool ringi (teise kontsentri) on toodud mõned esimese kontsentri liikide tarbijad — parasiidid ja zoofaigid.

toidukskasutatavuse järgi. Vastavalt uurituse tasemele saadakse väga erineva mahu, süstemaatilise (liigist seltsini) ja ökoloogilise väärtusega rühmad, mis ühendatakse toiduahelate võrguks. See moodus ei eelda kõikide liikide tabamist ja tundmist, kuid annab siiski jämeda pildi peamistest toitumissuhetest biotsünoosis (75. joonis).

Mükotrofism ja parasitism. Eluvajalike, kuid väliselt tihti vähemärgatavate suhete hulka kuuluvad eeskätt mitmesugused organismidevahelised toitumissuhted. Siin on kõige olulisemad suhted seente ja kõrgemate taimede vahel, esimeste parasitism ja viimaste mükotrofism (toitainete omastamine seente vahendusel).

Mükotrofism on maismaataimedele väga laialt omane; hõlpsam on nimetada rühmi, mille toitumine ei ole seotud seentega (löikheinalised).

Obligaatsete mükotroofide, näiteks kanarbikuliste, uibuleheliste, käpaliste kogu elu on seotud seeneniitide sümbioosiga. Enamasti on see suhe vastastikku kasulik (kõneldakse sümbiotrofismist), sest seened saavad niiviisi süsivesikuid, kõrgemad taimed aga vett ja selles lahustunud aineid (eriti P ja N). Seeniitide võrk ümber juure suurendab selle vettimavat pinda rohkem kui 10-kordselt.



75. joonis. Biotsünoosi suhetesüsteem Eesti lageraba näitel (orig.). Skemi lihtsustamise huvides pole täpsemalt eritletud putukate rühmi ja edafoni, lagu-ahelaid pole näidatud.

TV — toit veekogudest, TP — toit põldudel ja niitudelt, TM — toit metsadest, L — toit hulgu- ja rändlindudele.

Siiski on mükotroofsuse korral raske otsustada, millal mõlemale kasulik sümbioos kujuneb ainult ühele poolele kasulikuks suhteks — parasitismiks. Need suhted on tegelikult keerukamad, sest üks taimeliik on seotud tavaliselt mitme seeneliigiga, mille tähtsus toimumises võib olla mitmesugune.

Omapäraseid on klorofüllita õistaimed, nagu seenlill või pesajuur, mida varem peeti saprofüütideks, sümbiontsete seente abil kõdust toitujaks. Radioaktiivsete ainete liikumise kaudu on välja selgitatud, et need taimed parasiteerivad seentel, võttes viimastelt õistaimedest saadud orgaanilisi aineid. Seega on siin õigem kõnelda mükotroofsusest parasitismist, milles osaleb vähemalt kolm lüli: autotroofne taim, seensümbiont ja seenekaudne parasit-õistaim.

Parasiit-õistaimi võib liigitada parasitismi astme ja parasiteerimisviisi järgi.

Parasitismi nõrgim aste on p o o l p a r a s i t i s m, osaline nugi-

mine, nagu seda ammu tuntakse nõrgajuureliste mailaseliste, kamarate, silmarohtude, härgheinte, robirohtude ja kuuskjalgade juures (vt. «Botaanika» I, lk. 203) Osa vett ja toitaineid saavad nad haustorite kaudu mitmesuguste rohttaimede juurtest. Järgmine aste on täiesti juurteta võraparasiidid, nagu puuvõõrikud (*Viscum*), mis kogu vee ja kõik mineraalained saavad peremeestaime kudedest, nad ei ole aga kaotanud assimileerimisvõimet roheliste lehtede ja varte varal.

Täisparasiidid saavad nii orgaanilise kui ka anorgaanilise toidu peremehelt. Lehtede (ja klorofüllil) reduktsioon on siin jälgitav mitmes järgus. Soomukatel ja käopäkal on lehed redutseerunud soomusteks ja muutnud oma funktsiooni; tugevasti on arenenud peremehele kinnituv maa-alune osa, nii et tegemist on peamiselt mullasisese eluviisiga; ainult õitsemiseks ja viljumiseks on vaja maapealset vart. Võõrikud, võttes toitu peremehe maapealsetest osadest, kaotavad elu vältel ka juured (vt. «Botaanika» I, lk. 204). Troopiline raitlill (*Rafflesia*, vt. «Botaanika», I, lk. 210) koosneb vaid hiiglasuurest paljunemiselundist ja seda toitvatest juhtkudedest peremehe kehas. Nii on vegetatiivsete organite reduktsioon ja paljunemisorganite eelisarenemine ka taimsetele parasiitidele iseloomulik arengujoon.

Parasiidi elu on olemasoleva peremehe olemasolust, mistõttu noor taim peab võimalikult kiiresti leidma kontakti peremehega. Selleks on taimedel mitmesuguseid kohastumusi: puuvõõriku kleepuvad seemned kinnitab oksale viljadest toituv lind oma nokka puhastades; juureparasiitidel soodustavad seemne idanemist peremehe juureeritised, mis ka edaspidi suunavad idandi kasvu; maapealsetel parasiitidel teevad idandid «otsivaid» kasvuliigutusi; võõrikud võivad idandi kasv ajutiselt peatada, et peremehe arengut ära oodata.

Suhted tarbijatega. Taimede pikaajaline kooselu loomadega kui taimse aine tarbijatega on tinginud rohkeid vastastikuseid kohastumusi, mis on stabiliseerinud taime- ja loomapopulatsioonide suhteid ja võimaldavad niimoodi mõlemal osalisel säilida. Vastupidi, juhtudel, kui (enamasti inimese kaasabil) ühes ja samas koosluses sattusid kokku eri mandritel kujunenud taimed ja loomad, ei olnud esimestel kaitsevahendeid ning teistel vaenlasi ja sissetoodud loomad hakkasid piiramatult paljunema (näiteks küülikud Austraalias, kartulimardikas Euroopas, kitsed ja närilised ookeanisaartel). Ka taimede introductseerimisel on juhtunud analoogilisi konflikte, kui uues elupaigas pole sissetoodud taimede arvukust piiravaid loomi (näiteks opuntsia Austraalias, vesikatk Euroopas, vesihüatsint Aafrikas). Ühe liigi piiramatult paljunemine lõhub kohaliku konneksi, kooslus vaesub ning osa põhiliike võib seejuures hävida.

Peamised kaitsevahendid loomade vastu on torkivad moodustised (astlad, ogad) ja terava maitse või lõhnaga ained, mis tihti on mürgised (kõrve- ja näärme- ja piimmahlas jm.). Erilise ulatuse on omandanud need vahendid ariidsetel aladel, kus taim-

kate on hõre, taimekasv kestab lühikest aega ning seetõttu tarbimine loomade poolt eriti intensiivne. Erakordse täiuseni on taimekaitsevahendid arenenud Lõuna-Aafrika kõrbetes, kus kohastumuste tekkeks on olnud rohkesti aega. Nii leidub ainult neis paigus sukulente, mis väliskujult on kividest raskesti eristatavad (näit. ümmargused taimed perekonnast *Lithops*, kaljutükki imiteerivad kandilised taimed perekonnast *Pleiospilos*, suguk. *Aizoaceae*).

Ükski kaitsevahend ei ole aga absoluutne: astlad ei kaitse taimi väikeste putukate ega karedakeelilise kaameli eest, mürkained mõjuvad valikuliselt. Isegi Vahemeremaade püreetrid (*Pyrethrum*), millest valmistatakse putukamürke, ei ole kaitstud mõnede just neile spetsialiseerunud putukate eest.

Taimeosade toiduks tarvitamine on taimedele (ja taimekooslustele tervikuna) mõneti isegi kasulik. Võsude kärpimisega loomad soodustavad õistaimede harunemist, uute võsude teket. Rohtse massi ärasöömisel ei kuhju liiga palju surnud kulu, mis takistaks uuenemist. Loomad väetavad mulda, sest muudavad taimse aine uuesti kasutatavaks (nii sõralised kui ka liblikaröövikud viivad väljaheidetega mulda rohkesti nitraate).

Nii tuleb taime kasutamist loomade poolt ja loomade mõju taimedele käsitada kui vastastikku reguleeruvat protsessi, mille korral on kujunenud (kui selleks on olnud aega) mõnikord väga keerukad vastastikused suhted. Eriti eredaks näiteks on sipelgate, vana, kuid kõrgelt arenenud putukarühma ja neid kasutavate taime suhted troopikamaades (mürmekofiilia, mürmekohooria jt.).

Suhted tolmeldajatega on taime ja loomade vahelistest suhetest seotud kõige keerukamate vastastikuste kohastumustega. Neil juhtudel etendab tolmeldaja määravat osa taimeliigi levikus. Tolmeldajad (enamasti putukad, troopikas ka linnud ja nahkhiired) leiavad nägemis- või haistmismeele abil õied, kust saavad endale või järglastele toitu nektari või õietolmu näol. Õisi külastades puudutavad nad mõne kehaosaga (peaga, tagakehaga, jalgadega) tolmutat ja kannavad sellega õietolmu üle. Kuigi enamik putukaid on polütroopsed (s. t. külastavad paljude taimeliikide õisi), eelistavad nad siiski ühte tüüpi õisi ja tolmeldavad neid edukamalt kui teisi.

Polütroopsete tolmeldajate vastandiks on monotroopsed tolmeldajad (vt. «Botaanika» I, lk. 366), kes külastavad kõigest ühte taimeperekonda ja kellel tolmeldamise protseduur on väga rangelt välja kujunenud.

Erineva kliimaga aladel on ka peamised tolmeldajate rühmad erisugused. Alpides kõrgemale tõustes kahaneb kiletiivaliste ja suureneb liblikaliste osatähtsus, vastavalt suureneb libliktolmeldamise osakaal. Troopilise Ameerika mägedes seevastu annavad ilmet kolibrid. Troopilistes kõrbetes on peamisteks tolmeldajateks sipelgad, kuid palavuse tõttu on neidki napilt ja valdab isetolmlemine. Arktikas kahaneb tolmeldajate arv, kõige kaugemale põhja ulatu-

Suhted õite ja tolmeldajate vahel
(Faegri ja van der Pijli, 1971 järgi)

Õie tüüp	Tolmeldajad	Õie eelivärvus
Ratasjas; kausjas	mardikad	pruun
Kellukjas, kup- jas	herilased	hallikaspruun
Pintseljas (tol- mukad pikalt väljas)	kärbsed nahkhiired	valge
Huuljas	kimalased, mesilased	kollane
Liblikjas	ööliblikad päevaliblikad	sinine, lilla erepunane
Putkjas (pika putkega)	linnud	ererohteline

vad karvased kimalased ja kärbsed, külmakõrbes pole tolmeldajaid üldse.

Saartel on üldiselt vähem putuktolmlejad ja rohkem tuultolmlejad, sest tugevad tuuled kahandavad putukate arvu ja suurendavad anemofiilia osatähtsust. Tuultolmlejad on rohkesti ka stepides ja savannides. Heitlehistes metsades on anemofiilia omane varakevadel õitsevatele taimedele.

Geograafilise liigitekke seisukohalt on märkimisväärne, et tolmeldaja või selle käitumise erilaadsus võib tingida ökoloogilise või etoloogilise ristumisbarjääri kujunemise. Juba Darwin märkas, et rohekas käokeel (*Platanthera chlorantha*) erineb kahelehelisest käokeelest (*P. bifolia*) polliiniumide asetuse poolest, ja oletas, et see erinevus ei lase neil ristuda. Tõepoolest, neid kahvatuõielisi kápalisi tolmeldavad ööliblikad, kellele polliiniumid kukuvad kas silmadele (esimesel liigil) või suistele (teisel liigil) ning sealt järjekordse õie külastamise ajal sellesama liigi emakaile.

TAIMEKOOSLUS

TAIMEKOOSLUSE PÕHIOMADUSED

Juba ammu täheldati, et teatud taimeliigid kasvavad koos sarnastes tingimustes korduvate iseloomulike taimekooslustena ehk fütotsönoosidena. Küsimusele, millest on tingitud teatud eluvormide ja liikide koosesinemine välisilmelt ja ehituselt (struktuurilt) korduvate ühetaoliste kooslustena, võib vastata mitmeti ning vastavalt sellele võib taimekooslusi määratleda erinevalt.

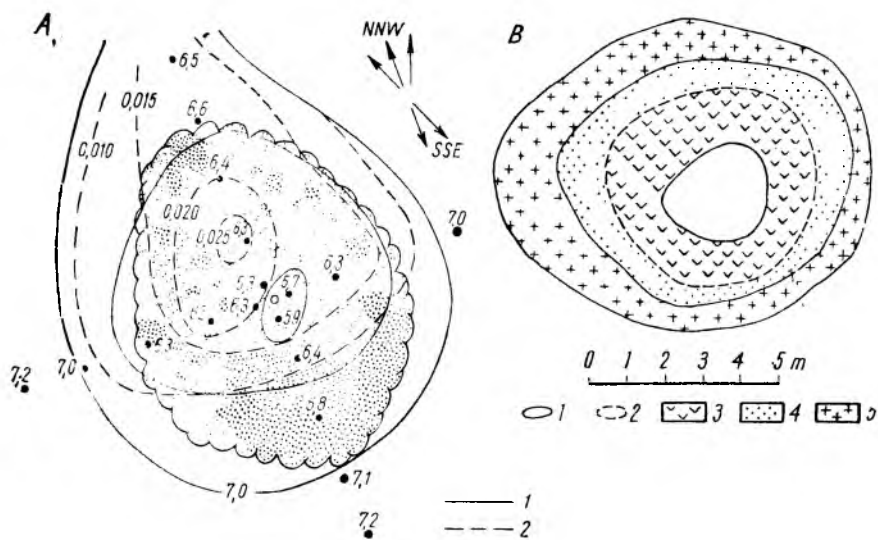
1. Esimene käsitlus on ökoloogilis-territoriaalne. Igale liigile on omane teatud ökoloogiline amplituud; koos saavad kasvada ainult need liigid, mille nõudlused on kooskõlas kasvukoha keskkonnatingimustega. Seega viitab liikide alaline koosesinemine teatud kasvukohtade kui keskkonnategurite kombinatsioonide kordumisele maastikus. Siiski on eri liikidel, isegi eri ökotüüpidel ja vanusejärgkudel ökoloogilised nõudlused mõnevõrra erinevad. Keskkonnategurite kombinatsiooni väikeselegi erinevusele vastab juba eri liikide valimik või vähemalt liikide osatähtsuse muutus. Selline liikide autökoloogiast lähtuv käsitlus peab koosluse kõige olulisemaks omaduseks keskkonnategurite kompleksi, teiste sõnadega, kasvukoha ehk ökotoopi. Liikide ökoloogilist eripära (individualsust) eriti rõhutavat käsitlust nimetatakse individualistlikuks ja selle äärmuslikumad esindajad ei pea koosluste eristamist üldse vajalikuks.

2. Teine käsitlus lähtub sellest, et koosluses on mööduandvad taimedevahelised suhted. Metsas (tihedas koosluses) kasvavatel puudel on hoopis isesugune võra kuju, tüve koone, okste ja lehtede paigutus, järelkasv jm. Konkurents valguse, vee ja mineraalainete pärast tingib mõnede isendite väljalangemise ning allesjäänute kohanemise kooskasvamisele. Võitlus eluruumi ja -võimaluste eest avaldub ka eri liiki isendite vahel; ka need suudavad koosluses säilida vaid siis, kui nendevahelised suhted (kaasa arvatud sümbioos, parasitism jt.) seda võimaldavad või vähemalt oluliselt ei takista. Nendest kaalutlustest lähtudes räägitaksegi taimede assotsieerumisest kooslusteks ning tõstetakse esile taimedevahelisi suhteid kui olulisimat koosluse kriteeriumi. Selle käsitluse korral pööratakse erilist tähelepanu taimeliikidele, mis mõjutavad tugevasti teiste kasvu, s. t. dominantidele (vt. allpool) Varemalt analogiseeriti taimedevahelisi suhteid tihti suhetega inimühiskonnas (sellest praeguseks vananenud terminid «taimeühiskond» ja «fütosotsioloogia»).

3. Kolmas käsitlus lähtub taimede osast ökosüsteemis või bioötsönoosis (vt. lk. 26). Koosluseks ühendab taimi nende ühesugune osa aineringes, eriti orgaanilise aine loomisel ja mullatekkel. Kooslusena kasvades muudavad taimed neile iseloomulikul viisil elutingimusi: annavad varju (s. t. võtavad ära osa kiir-

gusest) ning pumpavad mullast vett ja mineraalaineid, muutes sellega mulla veehulka ja kemismi. Varisenud taimeosadest ehk varisest moodustub kõdu kui lähteaine mullahuumusele; seega kooslus nii kasutab kui ka loob talle omast mulda. Kooslus kujuneb elupaigaks mitmesugustele seentele ja loomadele, kelle tegevus jällegi avaldab mõju taimedele. Nii on ilmne, et iga taimekooslus omandab talle iseloomuliku kooslusesisese keskkonna ja koosluse olemasolu eelduseks on taimede ning abiootilise ja ka biootilise keskkonna vahelised suhted kompleksina. Just eriomase suhetesüsteemi poolest erineb üks kooslus teisest ja kooslus üldse hajusalt kasvavate taimede juhuslikust rühmitusest.

Nimetatud kolm lähtekohta koosluste käsitlemisel pole vastuolus, vaid täiendavad üksteist ja on eri tüüpi kooslustes erineval määral rakendatavad. Äärmuslikes kliimaatilistes ja edaafilistes tingimustes on kõige määravam kasvukoht; näiteks kõrbetes kasvavad taimed hajusalt ning nendevahelised suhted on nõrgad (ainult juurekonkurents vee pärast). Vastupidise näitena võib vaadelda tihedat okasmetsa, mille liigiline koosseis on peamiselt valitseva puuliigi loodud tingimustest (valgus- ja soojusrežiimist, happelisest metsakõdust). On kooslusi (näit. rabades), kus tihedasti kasvavad turbasamblad loovad üha tüseneva vetthoidva substraadi



76. joonis. Ühe taime mõjuväli.

A — mullastiku muutused üksiku männi (*Pinus contorta*) võra all Kalifornias; pidev Joon (1) — pii samajooned, katkendjoon (2) — kogulämmastiku samajooned; mõõtmispunktide vahe 4 jalga; nooled tähistavad valitsevaid tuuli (Zinke, 1962 järgi).
 B — mosaiiksus valge saksaulli (*Haloxylon persicum*) võra all Karakumi kõrbes: 1 — sool-dunud ja tihenenu-d taimkatteta ala võra all; 2 — võra välispiir; 3 — *Suaeda lipskyi*; 4 — *Kochia odontoptera*; 5 — *Matricaria lamellata* (Netšajeva ja Prihodko, 1966 järgi).

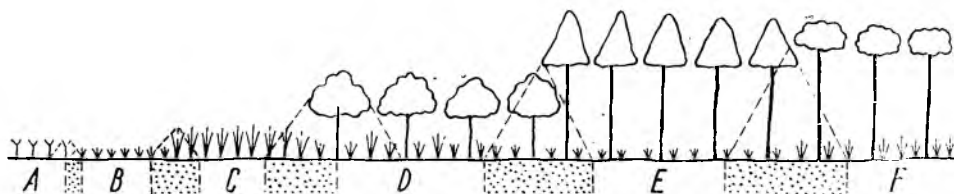
turbast, mis ei olene esmasest kasvukohast ning allolevatest mulla- ja põhjaveekihtidest ning kus teiste taimede kasvu määrab just see turbasammalde loodud keskkond.

Eelöeldust lähtudes võime taimekooslust defineerida kui taime rühmitust ühtlasel kasvukohal, mille ulatuses valitsevad ühesugused suhted nii organismide vahel kui ka organismide ja keskkonna vahel. Et suhete süsteemi ei saa vahetult kindlaks teha, siis kasutatakse koosluste eristamisel koosluste põhiomadusi, mis seda suhetesüsteemi peegeldavad: koosseis (jagamatud elemendid, milleks on kooslus jaotatav), struktuur (elementide paigutus ja seose iseloom) ning kasvukoha omadused. Need põhiomadused väljenduvad mitmesuguste kvalitatiivsete tunnustena ja kvantitatiivsete näitajatena (parameetritena), mille varieerumine koosluse piires on väiksem kui eri kooslusi võrreldes.

Nagu nimigi ütleb, on taimekooslus taimede rühmitus. Seoses sellega, et mikroobid ja seemned ei kuulu taimeriiki, on tehtud ettepanek eristada fütotsönoosi kõrval biotsönoosis mikrobitsönoosi (pisikukooslust) ja mükotsönoosi (seenekooslust). Mikrobitsönoosid, erinedes fütotsönoosidest mitme suurusastme võrra, on koosluste uurimisel raskesti eristatavad. Mükotsönoosid, mis on seotud kõdu omadustega ja peremeestaimede kemismiga, huvitavad müko-looge viimasel ajal üha rohkem ja rohkem.

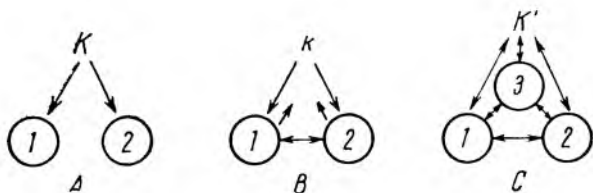
Koosluste piiritlemisel on vaja arvestada taimede suurust ja mõjuvälgust. Taimeisendi või üksikvõsu mõjuvälja võib kujutleda mõtteliselt eristatava ruumiosana keskkonnas, kuhu ulatuvad taime elusad juured, kuhu langeb enamik varisenud lehti ja muud varist ning mille piires on ilmne taime mõju allpool olevaile taimedele, kõdule ja mullale (76. joonis). Eri eluvormide korral on mõjuväli erinev: samblavarte ümber on selle raadius mõõdetav millimeetritega, rohttaimedel sentimeetritega, puudel meetritega. Et suuremate taimede mõjuväli hõlmab väiksemate omi, siis määrab taimekoosluse kui terviku suurusmõõdu kõige suuremate mõõtetega taimede, enamasti puude mõjuvälja suurus.

Mõjuvälja suurusel tuleneb kaks praktilist järeldust.



77. joonis. Kooslustevahelise siirderiba laiusel olevus dominantide mõjuvälja ulatusest (orig.).

A, B, C jne. — erinevate dominantidega kooslused. Täpitatud ala nende vahel näitab siirdeala suurenemist vastavalt dominantide suurenemisele, seega ka mõjuvälja suurenemisele. Lihtsuse huvides on näidatud ainult kõige mõjukamate liikide mõjuvälju.



78. joonis. Suhete areng koosluse kujunemisel (orig.).

A — ajutine rühmitus, milles üksikud eri liikide (1, 2) isendid olenevad keskkonnast K , kuid ei mõjuta vastastikku teineteist ega suuda muuta K omadusi.

B — algkooslus. Suhted 1 ja 2 vahel muutuvad vastastikus- teks, algab nende keskkonda muutev mõju.

C — väljakujunenud kooslus. Taimed olenevad keskkonnast ja mõjutavad seda nii, et muutunud keskkonnas K' saavad kasvada ka mõned muud liigid (3).

Esiteks, rohttaimekoosluste minimaalne suurus on kümneid kordi väiksem puittaimede koosluste vähimast suurusest. Kui näiteks niit hakkab võsastuma, kasvavad sellele puud ning rohttaimede rühmitused jäävad nende mõjuvälja koosluste allosadena — sünuusidena, mikrotsünoosidena.

Teiseks tuleb arvestada, et koosluste piiril satuvad kohakuti eri dominantide mõjuväljad, muutes all olevate taimede elutingimusi ja koosluse sisekeskkonda. Nii kujuneb kahe kontrastse koosluse piiril kummaski erinev siirdeala, ökotoon, kus võivad leida elutingimusi kummaski koosluses puuduvad taimed, moodustades omapärase siirderühmituse või eri koosluse. Siirdeala ulatus oleneb naaberkoosluste liikide mõjuväljade ulatusest, koosluste mõjust tervikuna ja muust (77. joonis) Mida väiksem ja liigestatum on koosluse pindala, seda suhteliselt suurem on tema välispiir ja naaberkoosluste mõju (servaeft).

Koosluse põhiomadused kujunevad teatud aja vältel (78. joonis). Nende väljakujunemise astme järgi eristatakse algkooslusi ehk protsünoose, suhteliselt kiiresti vahetuvaid arenguastmeid — järgkooslusi ning suhteliselt stabiilseid püsikooslusi. (Lähemalt koosluste arengust käesoleva peatüki lõpus.)

TAIMEKOOSLUSE KOOSSEIS

Koosluse koosseis on fikseeritav mitmes lähenduses ja mitmesuguse täpsusega. Koosseisu võib täpsustada taksonoomilises mõttes, tehes kindlaks taimede kuuluvuse taksonitesse, võimaluse korral liikide täpsusega. Fütotsönoloogiline koosseisu täpsustamine seisneb liikide osatähtsuse selgitamises koosluse elus.

Kõige jämedam on jaotus eluvormideks, mida on võimalik teha ka võõramaise kooslusega esmakordsel tutvumisel. Eluvormide protsentuaalne vahekord ongi üks koosluse tunnuseid.

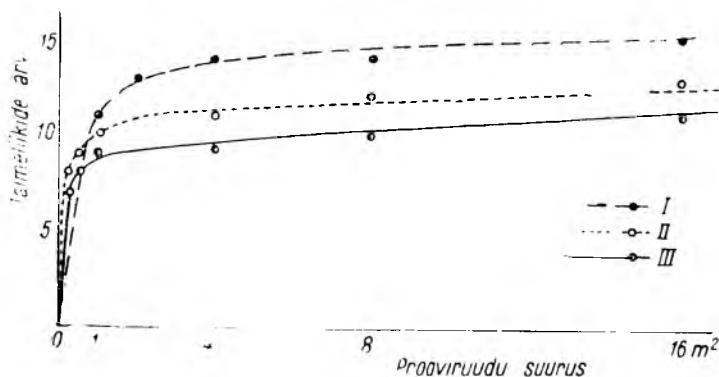
Rohttaimede eluvormide detailsem eristamine nõuab uuendusviiside ja maa-aluste osade lähemat tundmaõppimist.

Jaotus eluvormideks on tavaliselt aluseks liikide loendile. Loendit alustatakse puudest ja põõsastest, edasi tulevad puhmas- ja rohttaimede liigid. Rohttaimede osas on tavaks (eriti niitude kirjeldamisel) järjestada liigid rühmiti: 1) kõrrelised, 2) graminoidid (kitsalehised üheidulehelised, nagu tarnad, load jt.), 3) liblikõielised, 4) rohunid (ühe- ja kaheidulehelised), 5) sõnajalgtaimed (osjad, kollad, keerdlehtikud, muud). Lõpuks on sambalarinne, milles tihti antakse eraldi maksasamblad, lehtsamblad ja samblikud. Rühmade piires esitatakse liikide ladinakeelsed nimetused tähestikulises järjekorras.

Teine liikide järjestamise võimalus põhineb nende osatähtsusel. Andmetöötluse käigus paigutatakse liigid ümber vastavalt nende ohtrusele või katvusele (rinde piires) või jaotatakse kogu loend koosluses olevate liikide rühmadeks.

Liikide koguarve koosluse liigiline küllastatus on sünteetiline tunnus, mis iseloomustab koosluse mitmekesisust ja suhete keerukust. Liikide arvu loendatakse kindla suurusega (1 m², 4 m², 100 m²) pindalal. Loomulikult suureneb pindala suurenedes ka liikide arv, algul kiiresti, siis üha aeglasemalt (harvade, väikese sagedusega liikide leidmise tõttu) Seda laadi liikide arvu kõverad näitavad, kui suur ala on vaja kirjelduseks võtta, et registreeritud koosseis oleks usaldatav (79. joonis).

Liikide koguarv on (võrreldavate alade võrdse pindala korral) muidugi suurem ökoloogiliselt eriti soodsates kasvukohtades (viljakatel muldadel hea niiskus- ja õhurežiimi korral), nagu lubjarikastel aruniitudel Lääne-Eestis (kuni 60 liiki ruutmeetril) või nendega ökoloogiliselt sarnanevates Kesk-Vene niidustepides (kuni 80 liiki ruutmeetril). Liikide koguarv on eriti kõrge rohttaimeli-



79. joonis. Proovipindala liikide arvu suurenemine pindala suurenemisel. Püstteljel liikide arv, rõhtteljel proovi pindala (m²). I—III proovid eri rabamännikuist (Masing ja Trass, 1955).

kide isendite väiksuse ja lühikese elukestuse korral (väikesi efemeere mahub pinnaühikule rohkem). Troopikametsades on ökoloogiliste nišside rohkus (epifüütide, parasiitide ja liaanide jaoks) ning floora vanus peamised suure liikide arvu põhjustajad; seal on olnud aega keerukate vastastikuste seoste ja parema ruumi- ning ajakasutuse kujunemiseks.

Suhteliselt väike on liikide arv (ühesuguse vanusega taimkatte korral) tugeva edifikaatoriga kooslustes, näiteks varjukates kuuse- ja pöögimetsades, või mõne teguri poolest äärmuslikes kasvukohatades.

Osatähtsuse järgi koosluses võib liike jaotada mitmeti. Levinum on dominantide, s. t. valitsevate liikide esiletõstmine, mis võib toimuda rinnete kaupa (vt. lähemalt allpool) või massi järgi. Liikide osatähtsusel põhinevad rühmad kannavad nõukogude geobotaanikas fütotsönootüüpide nimetust. Tuntuim on V Sukatšovi jaotus: 1) edifikaatorid — liigid, mis mõjutavad oluliselt kooslusesisest keskkonda, ja 2) assektaatorid — liigid, mille osalemine ei ole keskkonda määrav.

Omapärane on L. Ramenski ettepanek eristada violente, taimi, mis vallutavad ala ja hoiavad seda oma valduses tänu mehaanilisele tugevusele ja biomassile; eksplerente, taimi, mis suudavad vabanevat pinda kiiresti kasutada suure seemneproduktiooni, efektiivse levimise või võsundite kiire kasvu tõttu; patiente, taimi, mis säilivad koosluses vähevitaalsetena oma vähenõudlikkuse tõttu ja arenevad edukalt vaid äärmuslikes tingimustes, kus pole violente ega eksplerente. (Kui kasutada inimsuhete keelt, iseloomustab esimesi jõupoliitika, teisi väledus, kolmandaid vastupidavus).

Kuigi koosseisu loendisse kantakse liiginimetused, osalevad koosluses tegelikult vaid vastavate liikide kohalikud tsönopopulatsioonid. Koosluse põhjalikumal uurimisel ongi vaja kasutada populatsioonide koosseisu uurimise meetodeid (lk. 103). Eriti oluline on selgitada populatsiooni vanuselist koosseisu ja seisundit, sest sellest oleneb liigi edasine saatus koosluses. Tavaline on puurindeliikide järelikasvu hindamine eraldi selle vanuse (puurindesse jõudmise aja) ja vitaalsuse (edasise osalemise perspektiivsuse) järgi.

TAIMEKOOSLUSE STRUKTUUR

Struktuuri all mõeldakse praegusajal kõige mitmesugusemaid seoseid objekti osade (süsteemi elementide) vahel, mis määravad selle ehituse ja olemuse. Ka taimekoosluse struktuuri on mõistetud mitmeti. Laiemas tähenduses kuulub siia alla nii koosluse koosseis (eluvormiline, liigiline, populatsiooniline struktuur), koosseisu elementide paiknemine ruumis (ruumiline struktuur), nende ajaline kestus ja järgnevus (dünaamika ehk kronoloogiline struktuur) kui ka neid ühendavate ökoloogiliste seoste kogum (funktsionaalne struktuur) Kitsamas, tavalisemas tähenduses mõeldakse taime-

koosluse struktuuri all vaid ruumilist struktuuri ning vastavat osa fütotsönoloogiast nimetatakse sümmorfoloogiaks.

Ka ruumiline struktuur hõlmab mitmesuguseid ehituslikke iseärasusi. Vastavalt sellele, missuguste elementide ruumilist paiknemist koosluses kirjeldatakse, võib eristada

a) geomeetrilist struktuuri ehk arhitektoonikat, mis kirjeldab taimeosade (eriti fotosünteesivate organite — lehtede, fülloodide) paiknemist (kõrgust, orienteeritust) ja pindala. See on vajalik taimekoosluse produktsiooniprotsesside uurimiseks, kusjuures vaadeldakse eriti taime neid iseärasusi, mis kujunevad koosluses kasvamisel;

b) jaotumuse all kirjeldatakse isendite paiknemist koosluses liikide kaupa, s. t. tegemist on tsönopopulatsioonide ruumilise struktuuri uurimisega;

c) vertikaalstruktuuri all mõeldakse eluvormide ja tsönopopulatsioonide ruumijaotust ülestikku, vertikaallõikes; seda kirjeldatakse horisontide ja rinnete eristamise teel;

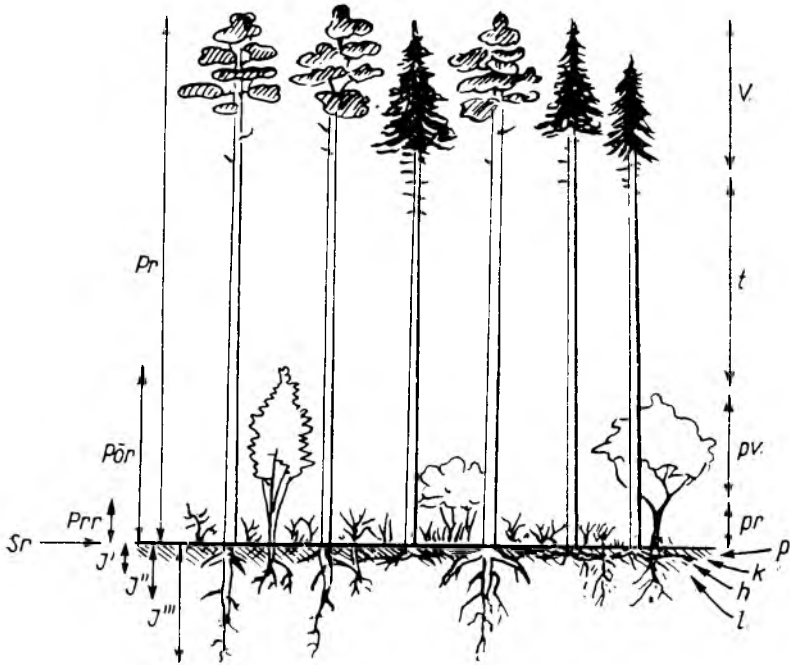
b) horisontaalstruktuuri all käsitletakse eluvormide, tsönopopulatsioonide ja nende rühmituste ruumijaotust maapinnal, horisontaallõikes, plaanis.

Struktuuri kui taimkatte omaduse uurimine ei tarvitse toimuda koosluste kaupa; mõningate struktuuriprobleemide korral pole koosluste eristamine üldse vajalik. Liiatigi läheb kooslusesisene struktuur tihti üle kooslustevaheliseks, nagu nähtub mosaiiksuse vaatlemisel (lk. 268).

Vertikaalstruktuur. Ültalt alla ehk vertikaalsuunas tuleb koosluses kõigepealt oluluskeskkonna alusel eristada maapealset ja maa-alust osa, veekooslustes vastavalt veepealset ja veealust osa; viimane jaguneb omakorda veesiseseks osaks ja põhjaks. Kui taimkate on enam või vähem kihistunud, on taimeosad koondunud kõrgus- (või sügavus-) astmetesse. Seda kihilisust, stratifikatsiooni, võib kirjeldada põhimõtteliselt kahel viisil.

Esiteks võib kogu koosluse ruumi jaotada paralleelseteks, teineteist välistavateks kihtideks, horisontideks; näiteks palumetsa korral saaksime sel juhul mändide võrahorisondi ehk võrastiku, võraaluse tüvehorisondi ehk tüvestiku, puhmahorisondi (koos tüvealustega), pinnahorisondi (samblad, puhmaste ja puude juurekaelad), kõduhorisondi, huumushorisondi ja leethorisondi (maaluses osas on kasutatavad mullahorisontide nimetused), nagu näidatud 80. joonise paremal poolel. Selline käsitlus on eriti vajalik aine- ja energiavoogude uurimisel; iga horisont on kui filter, mille peab läbima vesi (vihmana või nõrgveena), valgus (maapealses osas), soojus, või ekraan, millelt kiirgus tagasi peegeldub.

Teine, geobotaanikas tavalisem moodus on koosluse rinnete eristamine. Rindeid käsitletakse siin kui ühesuguse kõrgusega taimede kogumeid. Nn. bioloogilise käsitluse korral peetakse silmas taimede piirkõrgusi; sel juhul kuuluvad ühte rindesse taimed ühest või mitmest lähedasest eluvormist; nii ühendatakse kõik puud (ole-

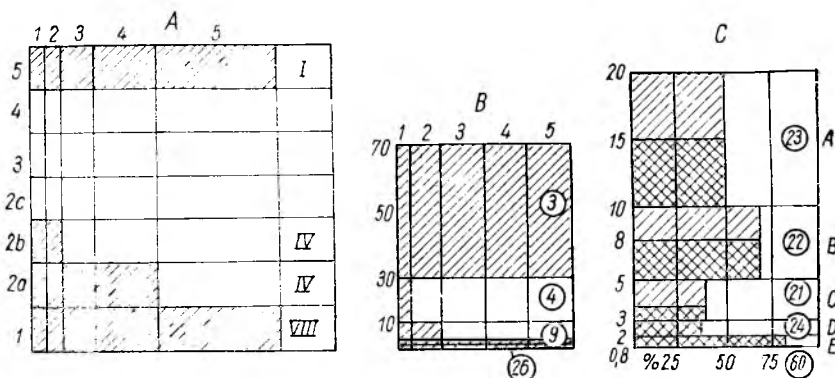


80. joonis. Metsakoosluse vertikaalstruktuur (orig.).

Vasakul jaotus kattuvateks rinneteks: *Pr* — puurinne; *Põr* — põsarinne; *Prr* — puhma-rohurinne; *Sr* — samblarinne; *J'* — pindmine juurerinne; *J''* — keskmine juurerinne; *J'''* — sügav juurerinne.

Paremal jaotus üksteist välistavateks horisontideks: *v* — võrahorisont (võrastik); *t* — võralane tüvehorisont; *pv* — põõsa-võrahorisont; *pr* — puhma-rohuhorisont; *p* — pinnahorisont; *k* — kõduhorisont; *h* — huumushorisont; *l* — leethorisont.

nemata nende kõrgusest) puurindesse, põõsad põõsarindesse, puhmad ja rohttaimed puhma-rohurindesse, epigeilised samblad ja samblikud samblarindesse 80. joonise vasemal poolel. Morfoloogilise käsitluse korral ühendatakse taimed rinnetesse vastavalt nende kõrgusele vaatlusajal, seega samblarindesse satuvad ka puude ja rohttaimede tõusmed, puhma-rohurindesse noored puu- ja põõsataimed jne. Ruumilises mõttes kattuvad madalamad rinded kõrgemate rинnete alumiste osadega, seega vastandina horisontidele rinded ei välista üksteist. Rindeline käsitus hõlbustab taimekoosluse kirjeldamist ja võrdlemist, eriti kui kasutatakse ühesugust jaotust rinneteks. Eesti geobotaanilises kirjanduses on tavaks eristada puu-, põõsa-, puhma- ja rohurinnet (või ühist puhma-rohurinnet, kui neil on ühesugune kõrgus), lisaks samblarinnet. Vajaduse korral eristatakse allrindeid, eriti puurindes (metsanduses kasutatakse sel juhul nimetusi «esimene rinne» ja «teine rinne») ja rohurindes. Et rинnete kõrguspiire on võimatu fikseerida nii, et kõik maailma taimekooslused oleksid ühevõrra hõlpsalt liigestatavad, siis on eri maades kasutusel mõnevõrra erinevad jaotused. Troopikas, kus



81. joonis. Vertikaalstruktuuri skemaatiline kujutamine.

- A — palumännik Soomes (Hulti, 1881 järgi); püstteljel rinded: I — puurinne; IV — puhmarinne (kahe alarindega); rõhtteljel ohtrus pallides.
 B — kuuse-nulumets Apalatši mäestik (Caini ja Castro, 1959 järgi); püstteljel horisontide kõrguse järgides, rõhtteljel katvus; ringides liikide arv rindes.
 C — troopiline igihaljas mets Brasiilias (Caini ja Castro, 1959 järgi); püstteljel — kõrgus meetrites, rõhtteljel — katvus (%), ringides — liikide arv rinnete kaupa; erinev viirutus näitab rinde kõrguse varieerumist; valdav osa rindest on tihedama viirutusega.

mitmesuguse kõrgusega puud ja neil kasvavad liaanid ning epifüüdid moodustavad põhiosa kooslusest, on vertikaalstruktuur üldse raskesti liigestatav; jaotus eluvormide järgi kajastab seda kõige paremini.

Koosluste vertikaalstruktuuri graafilisi kujutamiseviise tutvustab 81. joonis (samuti 84., 140. ja 144. joonis teistest õpiku osadest).

Eri rinnetes kasvavad liigid on oma suuruse ja mõju tõttu teistele väga erinevad; selle tõttu avaldab taimeliikide vahekorid rinde piires ning eri rindeis kooslusele tervikuna mitmesugust mõju. Valitsevat (kõige suurema katvusega) liiki rindes nimetatakse dominantiks, tihti võib olla ka mitu peaaegu ühesuguse tähtsusega kaasvalitsevat liiki ehk kodominanti. Osatähtsuselt järgmist liiki nimetatakse allvalitsevaks ehk subdominantiks. Kõige olulisema rinde dominant, mis määrab suurel määral kogu koosluse struktuuri, nimetatakse edifikaatoriks. Metsades on edifikaatoriks puurinde dominant, kui aga puurinne puudub või on nõrk, võib edifikaatori osa langeda rohurinde dominantile (näit. pilliroog) või isegi samblarinde dominantile (näit. turbasammal).

Ülaltoodud viisil eristatavate rinnete arv Eesti metsakooslustes kõigub ühest (tihe, täielikult alustaimestikuta kuusik) kuni neljani (näiteks salumetsas puurinne, põõsarinne, rohurinne ja samblarinne); kui puurindes saab eristada kaht allrinnet ja puhma-rohurinne on kaheks jaotatav, suureneb rinnete arv kuueni. Suurem rinnete arv kõneleb eluvormide rohkusest, mis suudavad koos kas-

vada; selle eelduseks on hea mullaviljakus ja väljakujunenud kohastumused võrastikualusele valgusrežiimile.

Horisontaalstruktuur avaldub koosluse eri osade kõrvuti paiknemises. Kõik nad katavad mingit pinda (on seega territoriaalsed üksused) ja on kujutatavad plaanil mustrina — *mosaiiksuse* *sena*. Kui ühtlane kasvukoht ka poleks, ikkagi avaldub siin keskkonnategurite mõningane varieerumine, sest maapind ei ole kunagi täiesti tasane, mulda tekitanud lähtekivim pole koostiselt ega sügavuselt ühesugune, kapillaar- ja kilevee üläpiir on erineval sügavusel. Sellele taustale lisandub taimede, seente ja loomade elutegevuse mõju, mis jällegi mitmekesistab keskkonda. Taimede erisugune suurus ja katvus, varisenud osade (varise) lagunemise iseloom loob erilaadseid tingimusi teistele, allpool olevatele taimedele. Eriti tihedakasvulised taimed tekitavad mitmesuguse valgus- ja niiskusrežiimiga laike. Mättamoodustajad (mäta- ja eristarn, sinihelmikas, tupp-villpea) loovad soodes tingimusi mesofüütidele. Karu- ja turbasamblapadjandid koguvad vett ja loovad soostumiskoldeid.

Mida suuremad on taimed (näiteks puud) ja mida suurem pindala on vajalik koosluse kirjeldamiseks, seda suuremaid erinevusi võib leida ka koosluse kasvukoha piires ning seda rohkem on organisme (kaasa arvatud alamad taimed ja seemned), kellele koosluses leidub eluvõimalusi (ökoloogilisi nišše).

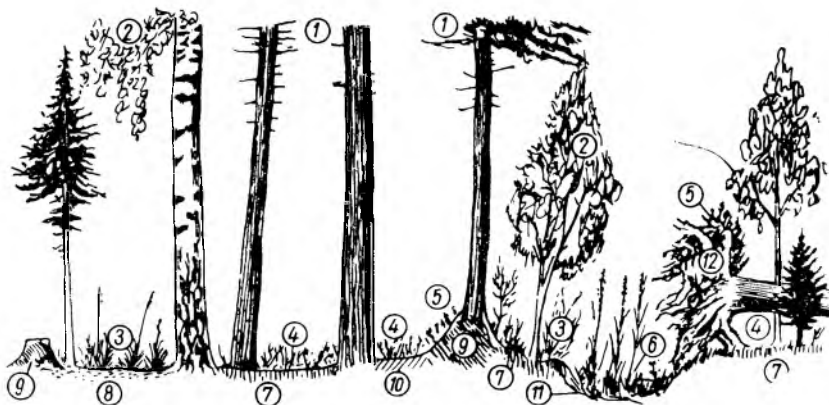
Kasvukoha ja taimede paiknemise ebaühtlus tingibki, et horisontaalstruktuur on alati *mosaiikne*. Uurija peab arvestama, missugused vahendid ja võimalused (aeg, tööjõud) on tal keskkonna ebaühtluse väljaselgitamiseks, ning otsustama, missuguses mõõtkavas on kasvukoha ja koosluse erinevaid laike võimalik ja vajalik kirjeldada (vt. 31. tabel).

Peale suuruse varieerub ka mosaiiksuse avalduste püsivus, kestvus. Näiteks mutimullahunnikust tingitud erinevus püsib 1—2 aastat (sellest piisab, et vabanenud pinda saaksid kasutada siia sattunud levised), kännumätas püsib aastakümneid, rändrahn aastatuhandeid.

Mosaiiksuse põhjused ja tagajärjed koosluse struktuuris põimuvad omavahel. Mitut laadi, mitmesuguse vanuse ja mitmes mõodus mosaiiksuse avaldused satuvad kohakuti. Kõik see teeb mosaiiksuse põhjuste analüüsi väga keerukaks ning uurijal ei jää tihti muud üle kui sedastada erinevate koosluseosade esinemist, selgitamata nende tekkepõhjusti.

Korrapäraseid struktuuriosi koosluse piires on kirjeldatud mitmesuguses taimkattes ja neid on nimetatud väga mitmeti. Samu nimetusi on kasutatud omakorda teistsuguse tekke ja ulatusega nähtuste jaoks. Seetõttu tuleb kirjanduse kasutamisel arvestada koolkondlikke erinevusi terminoloogias. Eesti geobotaanikutel on kujunenud järgmine mõistete süsteem (82.—84. joonis)

Kogumik moodustub ühe liigi isenditest või võsudest, kui nad kasvavad lähestikku. See on tsönopopulatsiooni alljaotus — kloon



82. joonis. Mustikakuusiku struktuur. Mikrotsünoosid ja sünuusid (Masingu, 1965 järgi).

Rinnetes domineerivaid liike: 1 — *Picea abies*; 2 — *Betula verrucosa*; 3 — *Calamagrostis arundinacea*; 4 — *Vaccinium myrtillus*; 5 — *Vaccinium vitis-idaea*; 6 — *Molinia coerulea*; 7 — *Pleurozium schreberi*; 8 — samblarinne puudub; 9 — *Dicranum scoparium*; 10 — *Hylacomium splendens*; 11 — *Mnium punctatum*; 12 — *Hypnum cupressiforme*.

Näiteid sünuusidest: 7+10, 4+5.

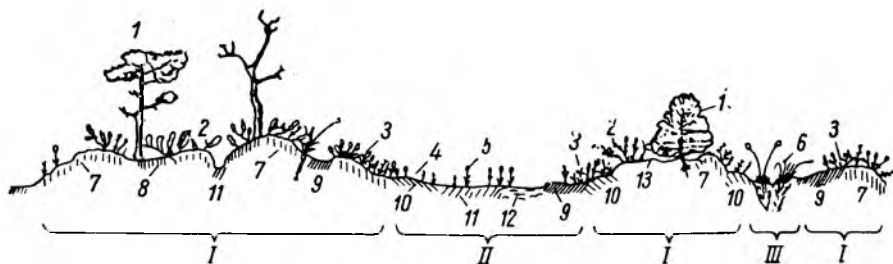
Näiteid mikrotsünoosidest: 3+8, (4+5)+(7+10); 5+9, 5+12; 6+11.

või seemneliselt uuenenud taimede rühm* Olenevalt kasvu- ja uuenemisviisist on kogumik kas hõre (kui võsundid on pikad, näit. pillirool, kilpjalal, lillakal, uibulehtedel) või tihe (nii et takistab teiste taimede kasvu, nagu kõrvenõgesel, karusamblal); äärmuslikud on tihedapuhmikuliste määtamoodustajate kogumikud.

Kogumiku tiheduse ja suuruse järgi eristatakse järgmisi kasvuvormi (varem nimetati seda omadust seltsivuseks): rühmiti, salguti (väikeste laikudena, polstritena); jõuguti (suuremate laikudena, vaibanditena); parviti (pidevate suurte laikudena). Kogumikuks võib nimetada ka noorte kuuskede rühma häilus või ühest pasknääri «laost» kasvama hakanud noorte tamme gruppi.

Sünuus koosneb ökoloogiliselt lähedastest (ühte või kahte eluvormi kuuluvatest) tsönopopulatsioonidest ühes rindes või läbi rinnete (liaanide ja epifüütide sünuusid) Peale ökoloogilise amplituudi kattumise seovad ühe sünuusi taimi mitmesugused kohastumused kooskasvamisele (ruumiline ja ajaline niši jaotus, seosed mullaseente ja -mikroobide vahendusel, poolparasitism ja parasitism jm.). Sünuusid on suhteliselt iseseisvad ja püsivad, mõnikord isegi püsivamad kui kooslus, sest võivad minna ühest kooslusest teise, kasvada erinevate edifikaatorite all või ilma nendeta (näiteks taigas ja metsatundras). Sünuusi kui koosluse olulise «ehitusdetaili» tähtsust rõhutas eriti T. Lippmaa (nimetas neid oma varasemates töödes üherindeühinguiks). Ta eristas sünuuse kõikides

* Vene autorid kasutavad termineid заросль, куртина, агрегация. Inglise keeles on vastav nimetus pure stand. Saksa keeles Bestand, Reinbestand.



83. joonis. Puis-älveraba taimkatte struktuur (Masing, 1965).

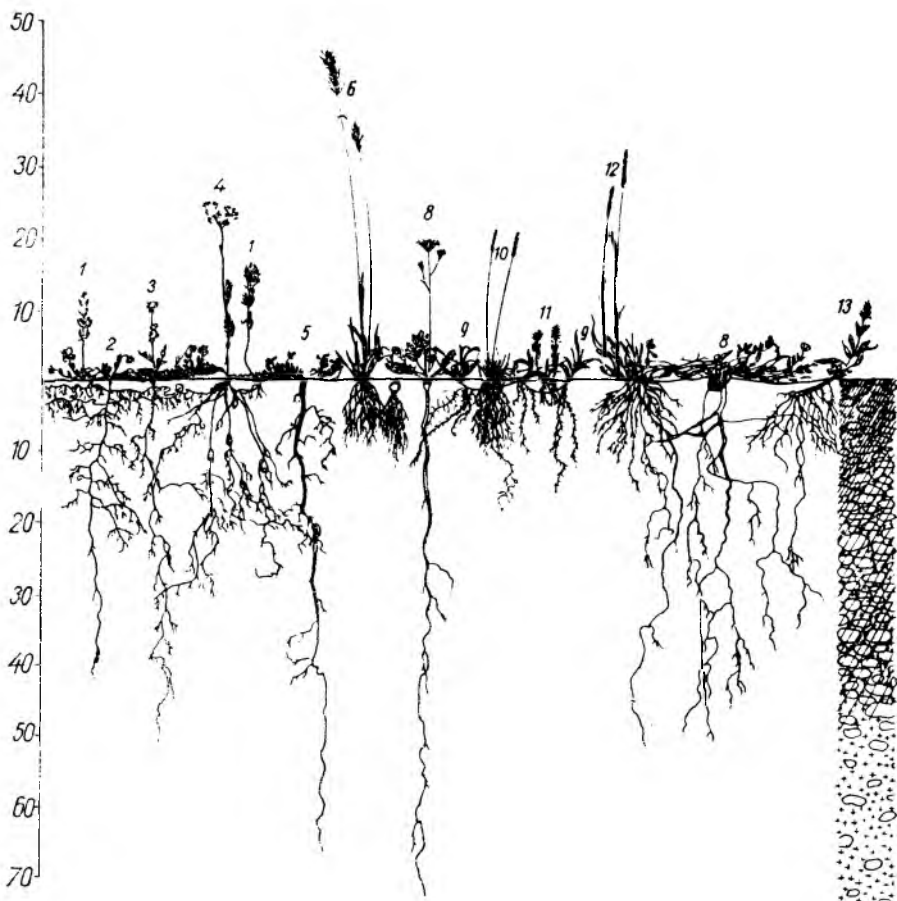
Dominandid ja vastava dominandiga sünuusid: 1 — *Pinus sylvestris*; 2 — *Ledum palustre*; 3 — *Calluna vulgaris*; 4 — *Andromeda polifolia*; 5 — *Scheuchzeria palustris*; 6 — *Eriophorum vaginatum*; 7 — *Sphagnum fuscum*; 8 — *Pleurozium schreberi*; 9 — *Sph. magellanicum*; 10 — *Sph. rubellum*; 11 — *Sph. balticum*; 12 — *Sph. cuspidatum*; 13 — samblarinne puudub. Mikrotsünoosid (assotsiatsioonide fragmendid): 1+8+13 — *Pinus sylvestris*-*Pleurozium schreberi*, 3+7 — *Calluna vulgaris*-*Sphagnum fuscum*, 3+4+10 — *Calluna vulgaris*-*S. rubellum*, 5+11 — *Scheuchzeria palustris*-*Sphagnum balticum*, 6+9 — *Eriophorum vaginatum*-*S. magellanicum* jt. I — mättakooslused, II — älvekooslused, III — mättavahed.

rinnetes ja löi sünuusidel põhineva uurimismeetodi ja klassifikatsiooni.

Kuigi paljudel juhtudel rinne (bioloogilises mõttes) ja sünuus langevad ruumiliselt kokku, pole nad identsed; mida madalamale laskuda taimkatte vertikaalstruktuuris, seda rohkem sünuusid diferentseeruvad. Eriti samblarindes võib kõrvuti esineda kolm-neli oma keskkonnanõudlustelt ja -mõjutustelt erinevat sünuusi. Näiteks ka rabastavas metsas on samblarindes kõrvuti kolme erineva niiskusrežiimiga sünuusid: suhteliselt kuivalembene palusamblasünuus, ajuti vett koguv karusamblasünuus ja tugevasti vett varuv turbasamblasünuus; kändudel võib lisanduda veel mõni samblike-sünuus.

Mikrotsünoos on mitme sünuusi pidev ühendus teatud iseärasustega kasvukohal koosluse piires, näiteks nõgudes või mätastel ühtse puurinde all. Mikrotsünoos on mitmerindeliline osakooslus, fragment, mis allub siiski edifikaatori üldisele mõjule. Mikrotsünoos, nagu nimigi näitab, on väike kooslus, millele on omased kõik koosluste iseärasused peale küllaldase ruumilise ulatuse; laiendamist takistab tal kasvukoha piiratud suurus, näiteks reljeefi väikevorm (mikrovorm, nagu peenar rabas) Mikrotsünoos võib olla ka ökoloogiliselt kauge koosluse kild või laik, näiteks taimestunud rändrahn metsas või veetaimedega linaleoauk niidul. Mikrotsünoos võib olla arenev laienev moodustis, mis annab edaspidi alguse uuele kooslusele.

Nimetatud kolme mõistega võib kirjeldada ruumilist struktuuri mis tahes maismaakoosluses (veekooslustes lisanduvad liikuvamad vetikarühmitused, mida siinkohal ei vaadelda). Põhiliseks raskuseks on siingi nende nähtuste ajaline ja ruumiline üleminekulisus. Nii on üleminekutega seotud ajutised taimede rühmitused, mikrotsünoosid ja fütotsünoosid. Kas koosluse s i s e n e mosaiiksus on



84. joonis. Angerpisti-mägiristiku kooslus Kassaril (Lippmaa, 1933). Rohurindes on hästi eristatav kõrgem ja madalam (kuni 6 cm) alarinne. Muld on tekkinud paeklibul, õhuke huumuserohke (humus on viirutatud), juurte peamine mass on pealmises 15-cm kihis. Sügavamal kruus (ristikesed).

Tähtsamad taimeliigid: 1 — *Galium boreale*; 2 — *Helianthemum vulgare*; 3 — *Scabiosa columbaria*; 4 — *Filipendula hexapetala*; 5 — *Lotus corniculatus*; 6 — *Avena pubescens*; 7 — *Ranunculus bulbosus*; 8 — *Pimpinella saxifraga*; 9 — *Carex verna*; 10 — *Festuca ovina*; 11 — *Satureja acinos*; 12 — *Phleum Boehmeri*; 13 — *Veronica spicata*.

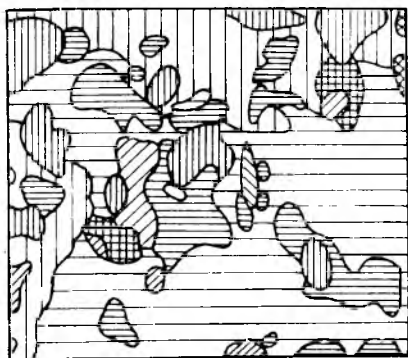
nii tugev, et võib juba rääkida teise koosluse fragmentidest või mitme kõrvuoleva koosluse kompleksist, seega kas nähtus kujuneb koosluse väliseks, see oleneb täiesti koosluse mõiste mahust ja piiritlemise kriteeriumidest.

Peale nimetatute on tihti kasutusel ka mõned spetsiaalsemad mõisted, mis on seotud kindlate taimkattetüüpidega.

Inimese poolt ümberkujundatud taimkattes võib rääkida a g r o - t s ö n o o s i d e s t ehk kultuurfütootsenoosidest. Need on enamasti

Mosaiksuse avaldusi boreaalsetes taimekooslustes

Laikude suurus ja kuju	Tegurid, mis tingivad vastavat mosaiksust				Laikude tähtsus kooslusele ja vastavad struktuuriosad	
	abiootilised	fütogeensed	zoogeensed	antropogeensed		
Isodiaimeetriselised	∅ < 2 cm		varisenud viljad, okkad	vihmausside mullatom- bud, käigud, ekskremendid	väetiseterade kogumi- kud	uuenduskolded, sambla- ja samblikukogumikud
	∅ 2— 20 cm	üksikud veeri- sed, munakad	varisenud lehed, puh- mikute alused, rohu- mättad	räpped, korjused, sõra- liste ekskremendid, jäl- jesüvendid	heitmed	
	∅ 0,2— 2 m	rähnud	samblamättad, kännu- mättad, tihedad kogu- mikud	loomaurud, sipelgape- sad, lamamisasemed, mutimullahunnikud	kännud, külvilapid, heitmed	ajutised rühmitused, sünuusid, mikrotsönoo- sid
	∅ 2— 10 m	karstilehtrid, kaldavaringud	puuvõrade ja põõsaste alused, tormiheite kän- nud ja lohud	metssea songermud	tuleasemed, telgiase- med, kivi- ja kännu- hunnikud, linalleoaugud	
Pikkus palju kordi suurem laisusest	laius < 1 m	vihmanired ja -uurded	lamatüved	sipelgate ja imetajate rajad	künnivaod, jalgrajad, dreenikohad	teiste kasvukohtade tai- mede sissetungiteed, ajutised rühmitused, sünuusid, mikrotsönoo- sid, fütotsönöosid
	laius 1—2 m	end. oja- ja jõe- sängi osad	vallmättad (siirdesoo- des)		kraavid, kaevikud, kivi- aiad, taliteed, traktori- teed, end. linalleo- ja turbaaugud	
	laius üle 2 m	soodid (vana- jõed)	peenarmättad (rabas)			



85. joonis. Partsellid pärna-kuusikus (Moskva oblast, Dölis, 1969):

1 — *Picea — Carex pilosa*; 2 — rohundi-sambla; 3 — kuuse tihed järelkasv häilus; 4 — *Tilia cordata*; 5 — kuuse järelkasv haava all; 6 — *Populus tremula — Aegopodium podagraria*; 7 — *Dryopteris* häilus; 8 — *Picea — Dryopteris*; 9 — osjad häilus.

lühiealised rühmitused, mis tekivad haritud aladel ja koosnevad inimese poolt tahtlikult või tahtmatult koheletoodud ja kasvama hakanud taimedest. Paljud umbrohud on mitmeti seotud just teatud kultuurtaimedega, mistõttu agrotsünoosidel avaldub nõrgalt kooslusele omane assotsieeruvus.

Metsades biogeotsünooloogiliselt ühesuguseid mikrotsünoose hõlmava üksusena soovitab V Dölis eristada partselle.

Partsell on kõiki rindeid hõlmav struktuuriosa, mida iseloomustab rinnete kombinatsioon, valitsev puuliik või selle puudumine (häiludes). Puurinde liik tingib ka allolevate rinnete valgus- ja sademeterežiimi ning koguneva kõdu iseloomu, seega määrab suurel määral allolevate sünuuside keskkonna. Kõrvuti olevates partsellides võivad olla ülarinde dominandi mõju erinevuse määrast olenevalt nii samad kui ka erinevad sünuusid. Segapuistutes võib eristada partselle vastavalt puuliigile või liikide kombinatsioonile (85. joonis), näiteks kuuse-, kase-, haavapartsellid, kasepartsell kuuse järelkasvuga, häilupartsell kuuskede vahel jne. Puhtpuistutes on partsellaarsed erinevused väiksemad ning eristatavad võrastiku tiheduse ja puude vanuse järgi.

Horisontaalstruktuuri kirjeldamiseks tuleb appi võtta plaanistamine, võraprojektsioonide joonistamine ja aerofotoplaanide dešifreerimine, üksikute struktuuriosade kvantitatiivse suhte selgitamiseks aga sammumeetod, joontakseerimine või planimeetreeerimine.

TAIMEKOOSLUS JA KESKKOND

Taimekooslus on lahutamatu seotud kasvukohtaga, kui viimase all mõista kõikide abiootiliste tegurite kogumit selles kohas. Kasvukohta nimetatakse ka ökotoobiks (nõukogude geobotaanikas levinud tähenduses) või biotoobiks (üldises bio-

tsönoloogias ja biogeotsönoloogias kasutatav termin). Nimetatud seos seisneb selles, et taimekooslus oleneb kasvukoha tingimustest, kuid ühtlasi ka kujundab neid ümber (tekitades huumust, muutes mikrokliimat jm.). luues kooslusesisese keskkonna. Puude võrastik on selle keskkonna valgus-, soojus- ja niiskuse-žiimi üks kujundajaid metsakooslustes. Juurkond reguleerib mulla niiskus- ja mineraaltoiterežiimi. Nii on metsa alumiste rinnete taime- ja oksid ja oksidid keskkonnamoodustajaks nii ökotoop kui ka ülemiste rinnete taimeid. Seevastu nõrga edifikaatori korral on taime- ja oksidid tagasimõju keskkonnale väiksem. Kuid isegi kõrbes üksikult kasvavad saksauulid muudavad kasvukohta: loovad erilise soolakoorigu võra alla (vt. 76. joonis B).

Koosluse ja kasvukoha suhetes avaldub dialektiline vastuolu. Looduslik valik hoolitseb pidevalt selle eest, et kooslus vastaks kasvukohale, et säiliks kõige paremini omavahel ja keskkonnaga kohastunud organismid. Teiselt poolt tingib koosluse elutegevus (surnud organismide jäänuste, eritiste jm. mõjutustena) kasvukoha väikesi muutusi, mis rikuvad väljakujunenud tasakaalu kooslusega. Mõningase aja järel, kui need muutused ei ole koosluse poolt puhverdatud või kõrvaldatud, võivad need esile kutsuda koosluse hääbumise ja asendumise mõne muu kooslusega, mis vastab muutunud tingimustele.

Vaatamata tihedale vastastikusele olenevusele taimekoosluse ja kasvukoha vahel, ei ole koosluste tüübid ja kasvukohatüübid (vastavad klassifikatsiooniüksused) üksüheses vastavuses, s. t. teatud tüüpi kooslus ei kasva ainult teatud mullaliigil ja teatud mullaliik ei tingi ainult sellele omase koosluse kujunemist. Peamiseks põhjuseks on see, et taimekoosluste eristamisel kasutab inimene tunnuseid, mis ei vasta täielikult reljeefivormide, mullaliikide ja teiste kasvukohaomaduste tüpologiseerimise aluseks olevatele tunnustele. Pealegi on ökotoop üldse stabiilsem kui selles arenev taimekooslus. Taimekoosluse arengul on näiteks mulla arengust erinev tõukejõud ja erinev kiirus; taimekooslus võib kajastada muutuste tendentse, mis ilmnevad mulla uurimisel alles pika aja järel. Neid asjaolusid on vaja arvestada geobotaanilise indikatsiooni kasutamisel. Taimekooslus on tundlik keskkonna näitaja, kuid tuleb silmas pidada, et taimeid «hindavad» ja «näitavad» keskkonnategureid erinevalt inimesest ja tema mõõteriistadest. Metoodika keskkonna ja koosluse vastavuse matemaatiliseks hindamiseks on väljatöötamisel ja see võib anda ka indikaatorite kasutamisele senisest objektiivsema aluse.

Rakenduslikult on oluline nii kasvukoha ja koosluse vastavus kui ka kasvukoha ja koosluse vastavuse võrdväärsus taimse produktiooni (näit. puidutoogi või heinasaagi) saamisel. Sama puuliik, näiteks mänd, võib luua ühesuguse kasvukiirusega (boniteediga) puustuid nii liival kui turbal, seega erineva lõimise, mullaniiskuse jt. tegurite kombineerumisel. Koos männiga kasvab nendes võrd-



86. joonis. Loomatekkeline mosaiiksus: intensiivse karjatamisega kärjemustriliseks tallatud nõlv (B. Vinogradovi foto).

väärsetes kasvukohtades ka teisi ühiseid taimi (näit. pohl, kanaribik, põdrakanep), nii et need taimekooslused on küllaltki sarnased. Kõikidel sellistel juhtudel kõneldakse koosluste konvergentsist. Ilmselt on keskkonnategurite kompleksis üks või mitu tähtsat, juhtivat tegurit, mille arvestamine on eriti oluline.

Juhtiv tegur on see keskkonnategur, millest suurimal määral oleneb koosluse koosseis, struktuur ja produktiivsus. Vastavalt miinimumireeglile on juhtivaks teguriks see, mis avaldub oma miinimumis (vähesusena, vaegusena) või maksimumis (ülemäärasena, liiana), limiteerides (piirates) eluvõimalusi. Juhtivaid tegureid võib olla üks või mitu; viimasel juhul nõuab nende eristamine ja osatähtsuse selgitamine eksperimenti või statistilist menetlust.

Juhtiv tegur muutub võõndiliselt: tundras on selleks soojus (mõõdetuna näiteks vegetatsiooniperioodi maapinnatemperatuuridena), taigavööndis mullaviljakus, mis seostub veerežiimi ja lõimise, metsastepi-, stepi-, poolkõrbe- ja kõrbevööndis mullaniiskusega, mis lõuna pool on seotud mulla soolsusega, mägistel aladel kasvukoha asend — kõrgus merepinnast ja ekspositsioon. Subtroopikas ja troopikas on üheks juhtivaks teguriks loomade mõju, mis

sealses kultuurmaastikus avaldub karjatamisena (86. joonis). Kõikjal suureneb inimõju, mis kohati osutub juhtivaks teguriks.

Keskkonnategurite koosmõju avaldub kas vastastikuse võimenduse või nõrgenemisena või osalise asendumisena. Näiteks hea lämmastikuvarustuse korral taluvad niidu- ja põllukõrrelised paremini põuda, lubjarikastel muldadel lepivad sarapuud väiksema valgusega metsa all kui lubjavaesel mullal.

Selle koosmõju tõttu koosluste ökoloogias (sünökoloogias) ei ole alati kehtivad seaduspärasused, mis on tehtud kindlaks liikide autökoloogia uurimisel nõukatsetes, peenrail jm. Selle asjaolu tõttu annavad ökoloogilised skaalad, mis näitavad liikide nõudluste ulatust (ökoamplituudi) tähtsamate tegurite suhtes vaid orienteerivaid andmeid.

Ökoloogilised skaalad on välja töötatud L. Ramenski ja ta kaastöötajate poolt Vene tasandiku keskosa kohta. Lääne-Euroopas on kasutusel H. Ellenbergi skaalad. Eesti tingimustele on need andmed kohaldanud H. Krall ja K. Pork («Välibotaanika» 1970, lk. 127—137).

Taimekoosluse mõju keskkonnale ei piirdu taimede vahetu ümbreusega. Taimekoosluste kogum — taimkate — on pinnavete filtreerumist ühtlustav tegur, mis nõlvadel ei lase vallanduda erosioonil, põhjaveetaseme regulaator, tuule kiiruse kahandaja, õhkkonna gaasirežiimi looja.

TAIMEKOOSLUSTE KIRJELDAMINE

Taimekooslusi võib kirjeldada mitmesuguse põhjalikkusega, kusjuures kasutatakse mitmesuguseid meetodeid ja määratakse mitmesugused kvalitatiivsed ja kvantitatiivsed parameetrid, koosluste tunnused. Meetodite valik oleneb ühest küljest töö eesmärgist ning kasutada olevast ajast ja tööjõust: tuleb valida meetodid, mis kõige väiksema aja- ja töökuluga annaksid vajalikke tulemusi, tuleb piirata uurimisobjekti nii ruumiliselt kui ka ajaliselt. Teisest küljest oleneb meetodite valik uurimisobjektist — taimkatte ja sellesse kuuluvate koosluste iseloomust, eriti kõrgema rinde taimede suurusest ja jaotumusest. Ei ole olemas universaalseid meetodeid, mis kõlbaksid geobotaaniliseks tööks ühtviisi hästi igas aja- ja ruumimõõtkavas ning igasuguse taimkatte jaoks.

Lihtsaimgi kooslus koosneb suurest hulgast isendeist, mis erinevad üksteisest vanuse, suuruse jt. omaduste poolest ning kuuluvad vastavate liikide tsönopopulatsioonidesse. Koosluse koosseisu ja ehituse määravad keskkonnategurid, koosluse varasem arengulugu ja mitmesugused juhuslikud asjaolud. Koosluse iga tunnus oleneb paljudest tegureist, on matemaatiliselt väljendudes paljude muutujate funktsioon. Pealegi saab tunnuse arvvaartust määrata ainult ligikaudselt, mitmesugustest asjaoludest tingitud vigadega. Seetõttu on koosluste kirjeldamisel, võrdlemisel ning rühmitamisel otstarbekas kasutada statistilisi meetodeid ja arvestada statistilise andmetöötuse põhinõudeid.

Kooslust täielikult kirjeldada on tavaliselt võimatu. Uuriija võtab kirjeldamiseks mingi osa, proovi, mis peab iseloomustama kogu kooslust. Statistikas nimetatakse seda väljavõtte tegemiseks kogu kooslusest kui üldkogumist.

Proovivaliku ehk proovivõtu korral tuleb otsustada a) kuidas leida proovi koht, b) milline peab olema proovi suurus ja kuju, c) kui palju proove on vaja võtta. Vastused neile küsimustele on omavahel seotud. Kui kirjeldus tehakse põgusa eeluuringu (rekognosuurimise) käigus ja selleks on vähe aega, võetakse üksainus suurem proov koosluse keskelt, uurija arvates kõige iseloomulikumast ja ühtlasemast osast. Proovi suurus (pindala) peab hõlmama enamikku liike ja kajastama koosluse struktuuri — rindelisust, mosaiiksust (metsakooslustes 1000—2500 m², rohhtaimekooslustes 100 m², samblakooslustes 1—10 m²) Sellise s u v a l i s e ehk valikulise proovivõtu puuduseks on valiku subjektiivsus, mis välistab statistilise andmetöötluse võimaluse. Viimase nõuete kohaselt peab väljavõtte olema representatiivne (esinduslik), s. t. küllalt suur selleks, et kajastada üldkogumit lubatava vea piires, ning koosluse mis tahes osal peab olema võrdne tõenäosus sattuda väljavõttesse. Selleks võetakse suur hulk väikesi proove, mis paigutatakse kooslusse juhuslikult (vahekaugused on juhuslikud arvud) või korrapäraselt — regulaarselt (ühesuguse vahekaugusega). Vahepealne moodus on piiritletud (plokistatud) juhuslik proovivalik: kogu ala jaotatakse ühesuurusteks plokkideks ja igas plokkis võetakse ühepalju juhuslikke proove.

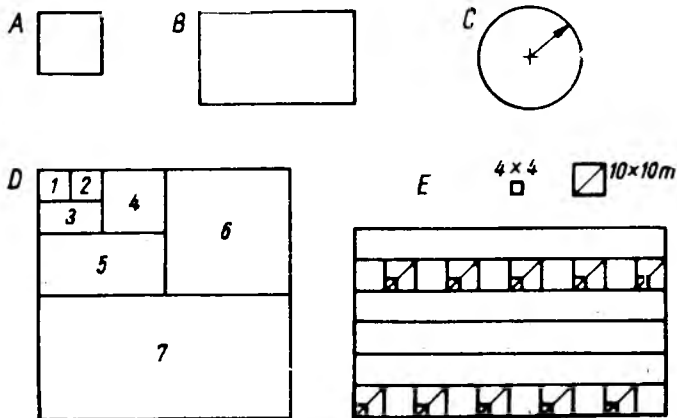
Geobotaanikas kasutatavad proovivalikumethodid on järgmised.

1. Proovipinnametodid (ka ruudumethodid, kuigi proovipind ei tarvitse olla ruudukujuline) on vanimad ja tänini kõige kasutatavamad. Kujult on eelistatud ruudu- ja ringikujulisi proovipindu, kuid tugeva mosaiiksuse korral on paremad riskülikuld külgede suhtega 1:2 kuni 1:5. Proovipinna suurus oleneb a) proovivalikust (vt. eespool); b) arvestusüksuse, nagu võsu, isendi, kogumiku suurusest; c) koosluse tunnustest, mida tahetakse määrata; d) koosluse varieeruvusest (heterogeensusest). Erineva struktuuriga koosluste ja isegi eri rinnete jaoks kasutatakse tihti erineva kuju ja suurusega prooviruute (87 joonis) Minimaalset proovipinna suurust usaldatava andmestiku saamiseks võib kindlaks määrata mitmeti.

Minimaalpinde ehk ruum on proovipind, millel esineb valdav osa (enamasti üle 90%) liikide arvust. Selle määramiseks kasutatakse liikide arvu ja pinna suuruse graafikut (vt. 79. joonis), kus minimaalpinna suurus vastab liikide arvu kõvera murdekohale. Näiteks Eesti liigirikastel niitudel on minimaalpinna keskmiselt 4 m², madalsoodel 10—16 m², metsa alumistes rinetes 25—60 m²

Väljendusala on proovipind niisuguse suurusega, mis väljendab nii liigilist koosseisu kui ka rindelise struktuuri, katvuse vahekordi ja teisi koosluse tunnuseid.

Mida suurem on proovipind, seda täielikum on koosluse kirjel-



87. joonis. Proovipinna meetodid. Proovipinna kuju ja selle alljaotused.

A — prooviruut; B — prooviristikülik; C — prooviring; D — suuren-datav proovipind minimaalpindala määramiseks; E — eri suurusega proovipinnad eri rinnete uurimiseks (Bourdeau ja Oosting, 1959).

du, kuid seda rohkem kulub ka aega ja seda suurem on võimalus kaasa haarata kooslusele mitteiseloomulikke keskkonnategurite kombinatsioone erinevate mikrotsönoosidega.

Järgmisi meetodeid nimetatakse proovipinnatuteks.

2. **Vahekauguste meetodid** on loodud selleks, et välistada proovipinna kuju ja suuruse valiku raskusi. Selliseid meetodeid on välja töötatud mitu. Nende kõikide korral võetakse juhuslikud punktid koosluses ning mõõdetakse teatud vahekaugused (88. joonis)

a) Lähima isendi meetodi korral mõõdetakse juhusliku punkti ja sellele lähima taime vahekaugus (88. joonis, A), leitakse niisuguste vahekauguste aritmeetiline keskmine \bar{r} ja keskmine isendi pind ehk kasvuruum S seest

$$\bar{r} = \frac{1}{2} \sqrt{S},$$

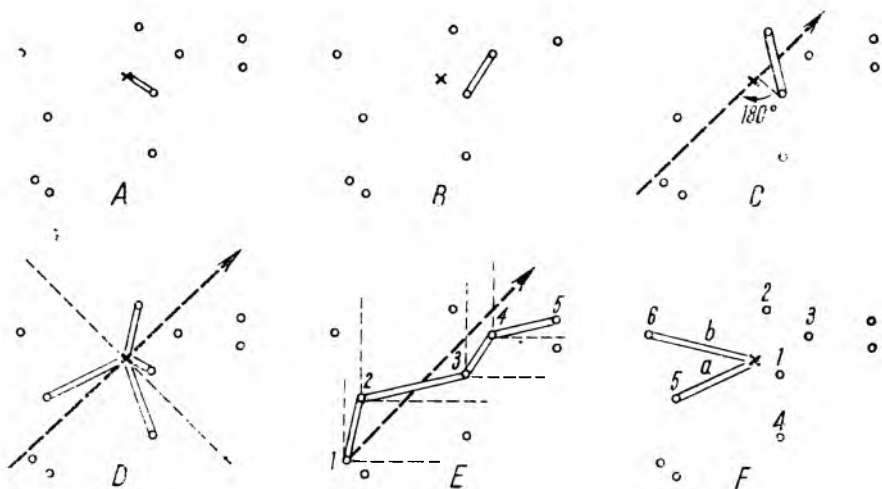
kus $S = 4\bar{r}^2$ ja keskmine arvukus $D = \frac{1}{S}$.

b) Lähima naabri meetodi korral mõõdetakse lähima isendi ja sellele lähima naabri vahekaugus (88. joonis, B), sel juhul $\bar{r} = 0,6 \sqrt{S}$.

c) Juhusliku paari meetodi korral määratakse lähima isendi kaugus naabrist, mis asub väljaspool 180° nurka (88. joonis, C); sel juhul $\bar{r} = 0,8 \sqrt{S}$.

d) Veerandite meetodi korral jaotatakse ruum ümber juhusliku punkti neljaks ja leitakse kaugused igas veerandis olevast lähimast naabrist (88. joonis, D); $\bar{r} = \sqrt{S}$.

e) Rändkvadrandi meetodi korral leitakse järjestikku kaugused



88. joonis. Proovipinnatud meetodid sama koosluse kirjeldamisel (orig.).

Katkendjoon noolega — liikumissuund; peen katkendjoon — kujutletavad abisirged; × — juhuslik punkt; kaksikjoon — mõõdetav vahekaugus.

A — lähima isendi meetod; B — lähima naabri meetod; C — juhusliku paari meetod; D — veerandite (kvadrantide) meetod (kõik Cottam & Curtis, 1953 järgi); E — rändkvadranti meetod (Catana, 1963); F — laieneva raadiuse meetod (Bõkov, 1966). Empiirilisel on määratud, et keskmine vahekaugus isendite vahel koosluses 1 on leitav mõõdetava vahekauguse r kaudu järgmise kordaja abil, mis onoleb meetodist: A korral $1=2r$, B puhul $1,67 r$, C korral $0,8r$, D ja E puhul $1=r$, F korral $0,8 r$.

lähimate punktide vahel, millest iga järgmine asub eelmise suhtes 90° nurgas liikumise suunas (88. joonis, E).

f) Laieneva raadiuse meetodi korral keskmine vahekauguse määramine A. Bõkovi järgi toimub järgmisel viisil (88. joonis, F). Juhuslikust punktist arvates leitakse 6 lähemat isendit ja mõõdetakse kaugus võetud punktist 5-nda (a) ja 6-nda (b) isendini; sel juhul keskmine vahekaugus $\bar{r} \approx 0,8 \frac{a+b}{2}$;

$\bar{r} = \sqrt{S}$. Arvukuse leidmiseks vahekauguse järgi võib kasutada ka nomogrammi (Bõkov, 1970, lk. 92).

Vahekauguste meetodid ei ole kasutatavad isendite rühmjaotumuse korral, mida aga esineb üpris sageli. Mõnede eluvormide puhul on raskusi ka isendi keskpunkti leidmisega.

3. Joonlõigu- ehk transektimeetodid seisnevad proovipinna ahendamises jooneni või kitsa ribani. Taimedega kaetud lõikude pikkused mõõdetakse liikumisel kindlas suunas (mida võib koosluses märgistada nõoriga). Lõigud summeeritakse liikide kaupa ja summa jagatakse mõõtjoonte kogupikkusega; jagatis näitabki katvust protsentides. Meetod on kasutatav ka mätaste basaalpinna ja mikrotsõnooside pindade leidmisel, eriti hõredais kooslustes. Liigirikkas lopsakas taimkattes see meetod eelseid ei anna ja üksiklõikude pikkuse määramise viga suureneb. Sageli kasutatakse joonlõigu asemel kitsast riba (vt. ka 94. joonis)

Taimekoosluste tähtsamad tunnused

Struktuur, mida tunnus kirjeldab	Analüütilised (üksikkoosluste) tunnused		Sünteesilised (süntaksonite) tunnused		
	liikidel	kooslusel	liikidel	kooslusel	
Kooseis ja liikide osatähtsus	esinevus * ohtrus	liikide arv, fütotsönotüübid; koosseisu valem **	esinevus ohtrus	keskmised ja äärmised väärtused	liigirikkus karakterliigid või dominandid
	arvukus	täius **	arvukus		üldkatvus kogubiomass
	katvus (liigi) biomass	üldkatvus; liituvus** kogubiomass; tagavara **	katvus (liigi) biomass		
	(liigi) produktiivsus sagedus * vitaalsus	koosluse produktiivsus boniteet **	(liigi) produktiivsus konstantsus *		keskmine boniteet * rindelisus
Vertikaalstruktuur	kõrgus juurestiku sügavus	rinnete ja horisontide arv ja ulatus			
Horisontaalstruktuur	jaotumus * kogumike läbimõõt	homogeensus * mosaiiksus * sünuuside ja mikrotsünooside pindala			sünuuside ja mikrotsünooside tüübid ja sagedus
Suhete struktuur		kooslevus *			

* Tunnused, mille väärtused olenevad proovivõtu viisist (eriti prooviruutude suuruselt ja paigutusest); kõikide teiste tunnuste korral väärtused ei sõltu pindalast või muutuvad nendega võrdeliselt.

** Ainult metsanduses kasutatavad puistu tunnused.

Tabel ei hõlma erilisi dünaamika kirjeldamise tunnuseid.

4. **Punktimeetodi** korral taandatakse juhusliku proovi suurus punktini. Proovipunktid fikseeritakse pikkade peente varraste abil, mis torgatakse ühe- või mitmekaupaga regulaarse või juhusliku vahekaugusega vertikaalselt (või mingi nurga all) rohurindesse (siit nimetus nõelameetod) Registreeritakse torgete üldarv ja puudete arv taimeliikide kaupa. Nii võib saada objektiivseid andmeid liikide katvuse ja üldkatvuse kohta (vt. allpool) Kui kõikide puudete kõrgused märgitakse üles eraldi, saadakse andmeid ka rohurinde vertikaalstruktuuri kohta. Meetod on kasutatav samuti samblarinde üldkatvuse ja madala puhmarinde analüüsimisel.

Tunnuseid ehk näitajaid (parameetreid), mis iseloomustavad taimekooslust, on palju. Vaatleme neist kõige sagedamini kasutatavaid, võttes aluseks R. Tuomikoski poolt soovitatud liigituse, mida on mõnevõrra muudetud (32. tabel).

LIIKIDE KOHTA MAARATAVAD TUNNUSED

Esinevusel on vaid kaks väärtust: 1 — liik esineb koosluses (ruudus) või 0 — puudub. Määramist raskendab isendite vähemärgatavus, eriti kasvuperioodi algul või lõpul. Liigi olemasolu näitab, et kooslus (ruut) paikneb liigi fütotsöonoolilises amplituudis, liigi puudumine aga ei tarvitse tähendada väljumist liigi amplituudist. Kui liik esineb, määratakse tema hulk (ehk ohtrus laiemas mõttes) mõne alljärgneva tunnuse kaudu.

Ohtrus ehk abundants (*A*) on liigi suhteline hulk (võrreldes teiste liikidega); väljendatakse tavaliselt pallides kokkuleppelise palliskaala alusel. Näiteks väga kasutatav on Braun-Blanquet' viiepilliline skaala:

- | | |
|--------------------|---|
| 1 — arvukehv | 4 — ohter |
| 2 — arvuvähene | 5 — üliohter (maksimaalse mõeldava ohtrusega) |
| 3 — arvuküllaldane | |

Suuremate prooviruutude kasutamise ja taimkatte üldise kirjeldamise korral marsruutidel on nõukogude geobotaanikud sageli kasutanud Drude (1890) skaalat (33. tabel), mille astmete kriteeriumid on aga eri autoreil erinevad.

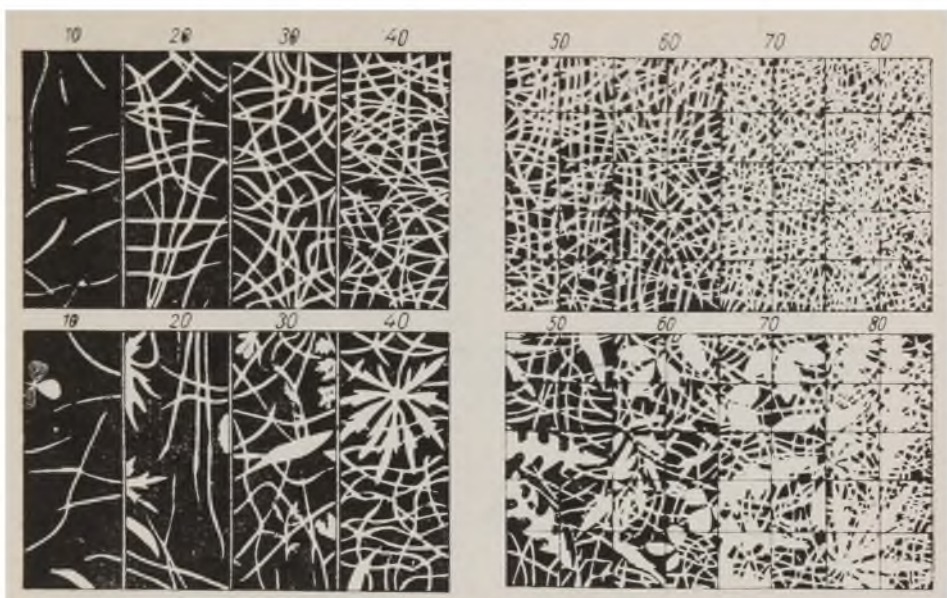
Selliste skaalade astmete kriteeriumid kujunevad uurijail eeskujude varal ning ühe koolkonna või kollektiivi piires saadavad andmed on võrreldavad. Vaatamata pallide eristamise suvalisusele, määratakse ohtrust sageli ja määramisviga on tavaliselt ± 1 pall.

Arvukus (*D*) on isendite või võsude arv pinnaühikul. Tihti nimetatakse seda näitajat ka tiheduseks (ingl. *density*) Arvukuse pöördväärtus ($1/D$) on keskmine isendi pind ehk kasvuruum (*S*).

33. tabel

Drude skaala

Palli tähistus	Ohtrusaste	Isendite vahekaugused (Uranovi, 1935 täiendus)
<i>sol.</i>	<i>solitarius</i> — üksik	1,5 m
<i>sp.</i>	<i>sparsus</i> — hajus	1—1,5 m
<i>cop.1</i>	<i>copiosus</i> — ohter alljaotused Aljohhini (1929) järgi	0,4—1 m
<i>cop.2</i>		0,2—0,4 m
<i>cop.3</i>		0,2 m
<i>soc.</i>	<i>socialis</i> — seltsiv	isendid liitunud ühtseks fooniks



89. joonis. Võrdlusetalonid katvuse määramiseks (%-des) (Ramenski, 1938).

Võrdlustunnusena on arvukus kasutatav enam-vähem ühesuuruste taimede korral, seega vaid rinnete piires.

Katvus (C), ka katteväärtus ehk dominants, on liigi isendite elusate maapealsete osade poolt kaetava pinna suurus protsentides või palliskaalas (89. joonis). Katvus on üks ilmekamaid liigi hulga ja osatähtsuse näitajaid, kuid ei ole kahjuks määratav ühesuuruse süstemaatilise veaga (katvust alla 10% võib määrata veaga $\pm 1\%$, katvust 10–30% veaga $\pm 5\%$ jne.) ja muutub tunduvalt aastaajast olenevalt. Tuntumate katvusskaalade võrdlus tuuakse 34. tabelina. Visuaalne katvuse määramine (võrdlusetalonide järgi või kogemuslikult) on täpsem väiksemate väärtuste korral ja juhul, kui eri liigid üksteist ei kata. Laia lehestikuga suurte taimede puhul võib juba väikese ohtruse korral katvus suur olla, seevastu mõned hõredad taimed (näiteks põldosi) võivad ka suure ohtruse korral katta suhteliselt väikest pinda.

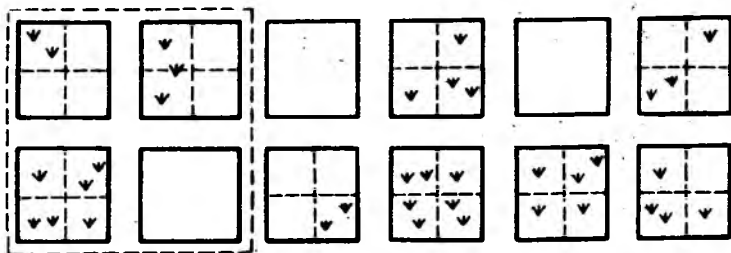
Steppides, niitudel jm., kus lehtede katvus eri aastaegadel muutub, kuid isendite ohtrus püsib, on oluline eristada lehestiku katvust (lehtede projektsiooni pindala) ja püsivate taimeosade, s. t. varte, puhmikute **b a s a l p i n d a** (nende läbilõikepinda maapinna tasemel).

Ohtruse ja katvuse hindamise subjektiivsusest tuleneva vea kõrvaldamiseks võib määrata arvukust sageduse kaudu.

Sagedus ehk frekvents (F) määratakse arvukail väikestel proovilappidel, mis on võetud juhuslikult. Sagedus näitab protsentides,

Kativuse skaalade võrdlus.

Taimeliigi poolt kaetava pinna suurus prooviruudu pinnast		Katteväärtuse tähistused (rasvaselt) tarvitavamate skaalade järgi				
Kümnendmurdudes	Lihtmurdudes	Hult-Sernanderi täiendatud skaala	Braun-Blanqueti skaala	Drude skaala (Sukatsovi järgi)	Ramenski skaala	Kümneastmeline protentskaala
		+ (<1/100)		sol (<1/100)	p (0,1-0,5%)	
0		1 (1/100-1/16)	1 (<1/20)		r (0,5-2,5%)	
	1/16			sp (1/100-1/8)	c (2,5-7%)	1 (1-10%)
0,1	1/8	2 (1/16-1/8)			m ¹ (7-12%)	
			2 (1/20-1/4)		m ² (12-18%)	2 (11-20%)
0,2		3 (1/8-1/4)		cop ¹ (1/8-1/4)	m ³ (18-25%)	
	1/4					3 (21-30%)
0,3					m ⁴ (25-35%)	
		4 (1/4-1/2)	3 (1/4-1/2)	cop ² (1/4-1/2)		4 (31-40%)
0,4					m ⁵ (35-50%)	
						5 (41-50%)
0,5	1/2					6 (51-60%)
		5 (1/2-3/4)	4 (1/2-3/4)	cop ³ (1/2-3/4)	m ⁶ (50-70%)	
0,6						7 (61-70%)
						8 (71-80%)
0,7						
	3/4					
0,8						
		5+ (3/4-4/4)	5 (3/4-4/4)	soc (3/4-4/4)	m ⁷ (>70%)	9 (81-90%)
0,9						
						10 (91-100%)
1,0						



90. joonis. Ohtruse ja sageduse olenevus prooviruudu suurusest. Kogu ruutude arvust $n=12$ esines uuritavat liiki $a=9$ juhul, seega sagedus $F_{12} = \frac{9 \cdot 100}{12} = 75\%$. Keskmise arvukus $A_{12} = \frac{36}{9} = 4$ isendit. Kui ruudud võtta 4 korda väiksemad, oleks sagedus $F_{48} = \frac{24 \cdot 100}{48} = 50\%$ ja keskmine arvukus $A_{48} = \frac{36}{24} = 1,5$ isendit. Kui ruudud võtta 4 korda suuremad, siis oleks $F_3 = 100\%$ ja $A_3 = 12$.

mitmel ruudul (n_a) kõikidest vaadelduist (n) esines uuritavat liiki $\left(F = \frac{n_a}{n} 100\right)$ Eespoolkäsitletud punkti- ehk nõelameetod, nagu

nägime, on tegelikult sageduse määramine suure juhuslike proovide arvu korral, kus iga proov on kahandatud punktiks. Sagedus kajastab arvukust ja katvust, kuid pole nendega lineaarses sõltuvuses, sest on leib ka ruutude suurusest, vahekaugusest, isendite suurusest ja kasvuiisist.

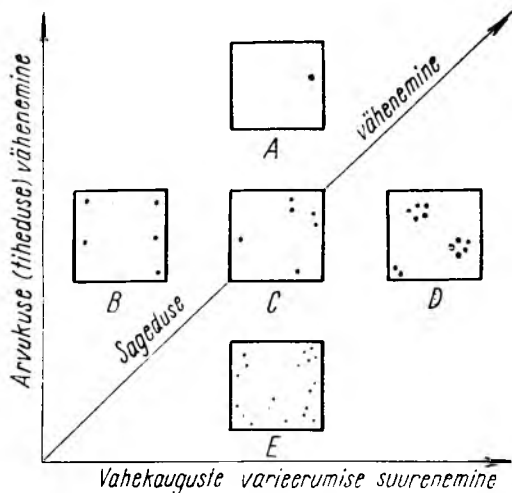
Arvukuse ja sageduse olenevust prooviruudu suurusest aitab selgitada 90. joonis.

Mõnikord kasutatakse liigi osatähtsuse hindamiseks indekseid, milledes arvestatakse koos mitut tunnust. Sellised on Braun-Blanquet' koguhinnang (D ja C), Curtis'e liigi osatähtsus (F , D ja C suhteliste väärtuste summa), Frey fütotsönoloogiline tähtsus (F ja B korrutis) jt.

Braun-Blanquet' (1951) koguhinnangu skaala astmed on järgmised:

- + — arvukehv, katvus tühine;
- 1 — arvuküllane, väikese katvusega;
- 2 — ohter, väikese katvusega või katvus $1/20$ — $1/4$ mis tahes ohtruse korral;
- 3 — katvus $1/4$ — $1/2$ olenemata ohtrusest;
- 4 — katvus $1/2$ — $3/4$ olenemata ohtrusest;
- 5 — katvus üle $3/4$ olenemata ohtrusest.

Analoogilised meetodid on kasutusel ka põõsaste, puude ja teiste suurekasvuliste taimede ohtruse määramisel; oluline on sel juhul suurendada proovipinda nii, et suurimate isendite lehestiku läbimõõt ei ületaks kümnendikku prooviruudu külje pikkusest, s. t. et proovipinnale mahuks küllaldane arv isendeid, mis võimaldaks otsustada nende ohtruse üle. Näiteks metsades kasutatakse proovitükke külje pikkusega 50—100 m (pindalaga 0,25 kuni 1 ha).



91. joonis. Jaotumus.

A — hajajaotumus; B — korrapärane ehk regulaarne jaotumus; C — juhujaotumus; D — rühmjaotumus; E — lausjaotumus.

Massimeetodid seisnevad mahalõigatud taimede massi määramises (tavaliselt absoluutkuivas olekus) pinnaühiku kohta.

Taimede biomass (*B*) ehk fütomass määratakse üleskorjatud rohttaimede toor- või kuivmassina (kuivatatuna 105° juures). Seega peegeldab biomass liigi osatähtsust aineringses. Enamasti piirduakse maapealsete osade kaalumisega. Meetod on töömahukas; tihti kaalutakse vaid osa proovi ning leitakse *B* ja *D* või *B* ja *C* suhted. Ülejäänud osa hinnatakse visuaalselt veaga ±10%.

Saagikuseks nimetatakse enamasti majanduslikult olulist produktsiooni, heintaimedel niidetava osa massi, kasutustaimedel viljade kogumassi jms.

Vitaalsus (*V*) väljendab kasvukoha ja aasta ilmastikutingimuste vastavust liigi nõudeile. Märgitakse (mõnikord eraldi vegetatiivsete ja generatiivsete osade kohta) pallides (1 või ° — kidur, 2 — normaalne, 3 või * — lopsakas) (vt. ka lk. 135).

Kõrgus (*H*) määratakse eri rindeis erineva täpsusega, näiteks puurindes veega ±1 m. Kõrgus koos katvusega annab hea kujutluse taimede ruumilisest paiknemisest ja on korrelatsioonis biomassiga.

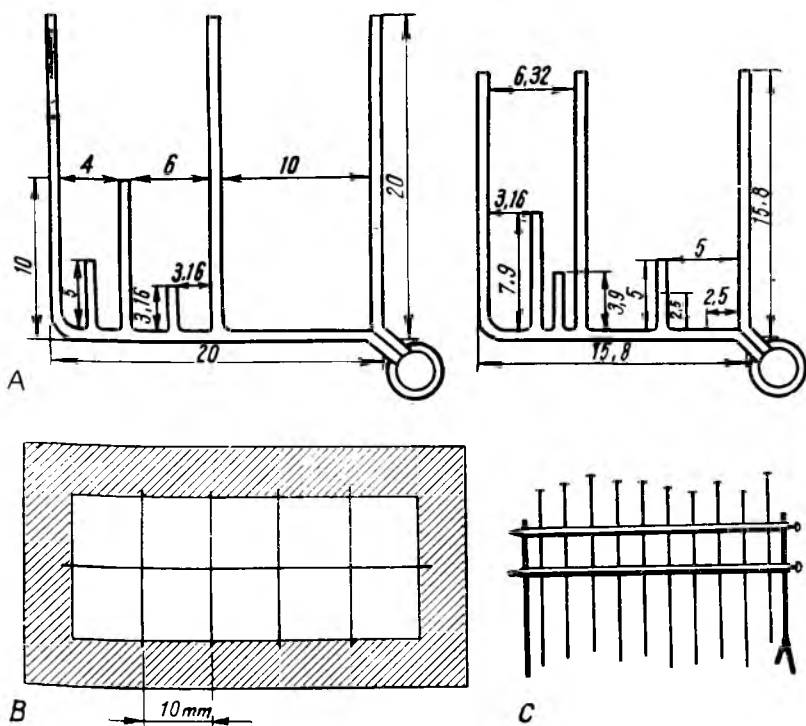
Jaotumus ehk dispersioon väljendab liigi isendite paigutuse iseloomu proovipinnal. T. Frey eristab jaotumusväljal, mille telgedeks on vahekauguste varieeruvus ja arvukus, 5 jaotumusviisi (91. joonis). Keskmise arvukuse korral võime eristada regulaarset jaotumust (vahekaugused ühesugused), juhujaotumust (vahekaugu-

sed väga mitmesugused) ja agregatiivset ehk rühmjaotumust (vahekaugused on väikesed rühma piires ja suured rühmade vahel). Kui arvukus kahaneb, läheneb jaotumus sporaadilisele ehk hajajaotumusele, kui arvukus suureneb siis liitelisele ehk lausjaotumusele.

KOGU KOOSLUSE KOHTA MÄARATAVAD TUNNUSED

Liikide arv, mis iseloomustab kasvukoha soodsust taimede üldse, oleneb prooviruudu suurusest ja läheneb asümptootiliselt maksimumile, mis hõlmab kõik kõrgemate taimede liigid selles koosluses.

Üldkatvus on kõikide liikide maapealsete osade poolt kaetava pinna suurus rinnete kaupa. Et rindes taimede lehestik mõningal määral kattub, siis on liikide katvuste summa suurem kui üldkatvus. Seda vahet nimetatakse **k a t t u m u s e k s** ja see peegeldab liikidevahelist konkurentsi. Üldkatvus määratakse tavaliselt visuaalselt enne üksikliikide katvuse määramist; abivahenditena kasu-



92. joonis. Abivahendeid katvuse määramiseks.

A — Ramenski harkmõõdik; *B* — Ramenski võrkraam kümnendike hindamiseks;
C — Varraste komplekt punktimeetodi jaoks.

Harkmõõdikute mõõtmised sentimeetrites. Varraste pikkus 30–70 cm.

tatakse etalone ja võrkraame (92. joonis). Täpsemalt saab üldkatvust määrata seadmete abil (pildistamine teatud kõrguselt, liikuva fotoraku abil, planimetreerides võrade projektsioone).

Suhteliselt kiiresti saab statistiliselt hinnatavaid katvusandmeid joonlõigu- ja punkti- ehk nõelameetodil. Esimene annab paremaid tulemusi hõredas, teine tihedas rohttaimekoosluses. Et saada valitsevate liikide katvust veega kuni 10%, on vaja teha vähemalt 250 torget, väiksema ohtrusega liikide tabamiseks aga 400—500 torget.

Puurinde kirjeldamisel metsakooslustes kasutatakse metsatakerimise ülevõetud meetodeid ja mõisteid.

Puude kogum metsas moodustab puistu.

Puistus eristatakse I ja II rinde, kui viimase keskmine kõrgus on vähemalt 20% võrra väiksem kui esimese rinde keskmine kõrgus, II rinde minimaalne kõrgus peab olema vähemalt 25% I rinde keskmisest kõrgusest ja mitte alla 4 m, vastasel korral seda käsitletakse kui järelkasvu. Mitmerindelisel puistust nimetatakse liitpuistuks. Madalakasvulised puud ja põõsad moodustavad alusmetsa.

Puistu koosseis antakse rinate kaupa valemil kujul, mis koosneb puuliike tähistavatest kahtähelilistest lühenditest ja arvudest nende ees, mis näitavad, mitu kümnendikku puude massist moodustab vastav puuliik. Puhtpuistu koosneb ühest puuliigist (või on kõrvalliike vähem kui $\frac{1}{10}$); selle valem on näiteks 10 Ku (puhtkuusik). Segapuistu koosseisu valemil näiteks võib olla 4 Ks 3 Mä 1 Hb 1 Lv+Lm (kask, olenemata liigist, moodustab selles 4, mänd 3, haab 2, harilik lepp 1 kümnendiku, sangleppa aga on alla 5%).

Puistu **tootlikkust** puude kasvukiiruse kaudu näitab boniteet. Eristatakse viit peamist (I kuni V) ja kaht abiklassi (Ia, Va), mis annavad seitsmeastmelise skaala, kus kõrgeim boniteediklass on Ia ja madalaim Va. Boniteediklass määratakse tabelite abil puistu tekkeviisi, vanuse ja keskmise kõrguse järgi.

Puurinde tiheduse määramiseks on kolm viisi.

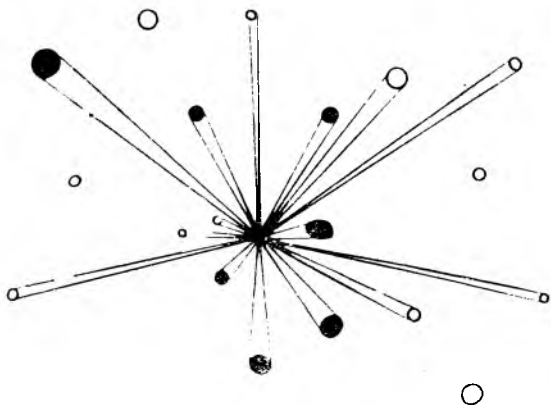
1. **Puutüvede arvu loendamine** proovitükil; tavaliselt mõõdetakse seejuures tüvede läbimõõt rinnakõrgusel (1,3 m) 2 või 4 cm täpsusega ning tüved jaotatakse selle alusel jämedusklassidesse.

2. Puurinde üldkatvust nimetatakse **liituvuseks**. Liituvus määratakse visuaalselt hinnates puuvõrade poolt kaetava pinna suurust (kümnendikes). Metsas võib rinde liituvus ulatuda mõnest kümnendikust kuni 1,0-ni (puuvõrad on siis täiesti liitunud, ruumi ei ole enam ühelegi puule). Täpsemal uurimisel joonistatakse võrade projektsioonid ning määratakse nende pindala.

3. **Puistu täiuse** määramisel lähtutakse puistu tagavarast (puurinde tüvepuudu biomassist tihedemõõdetes) või rinnaspindalade summast (tüvede ristlõikepindade summast rinnakõrgusel) 1 ha kohta. Mõlemal juhul võrreldakse saadud andmed niisama kõrge normaalpuistu (puistu täiusega 1,0) vastavate andmetega käsiraamatuis toodud standardtabelist. Tagavara või rinnaspindala leidmise töömahukas protseduur lihtsustub, kui kasutada nurkloendurit (93. joonis). Mitmes korduses juhuslikes punktides loendatakse tüvede arv, mis ei mahu kindla suurusega (1'8') vaatenurka. Loendatud puude arv on võrdne selle puistu rinnaspindalade summaga ruutmeetrites hektari kohta. Jaganud arvu tabelist leitud sama kõrgusega normaalpuistu 1 ha rinnaspindalade summaga, saame täiuse. Täiust väljendatakse samuti kümnendmurrana, kuid selle arvväärts ei tarvitse kokku langeda liituvuse väärtusega ning võib ületada 1,0.

Lähemaid juhendeid puistu kirjeldamiseks ja vastavaid tabeleid leidub metsatakerimise raamatuis ja «Välibotaanikas».

Homogeensus väljendub selles, et ühesuguse pinnasuurusega proovid koosluse piires osutuvad võrdluse aluseks olevate tunnuste (näiteks dominandi katvuse, valdavate liikide koosseisu)



93. joonis. Nurkloenduri kasutamine. Juhuslikult võetud punktist viseeritakse ümberringi kõigi nähtavate puude diameetreid läbi nurkloenduri ava; loendatakse puud, mille diameeter ei mahu nurkloenduris etteantud nurka α (need on lähemad või jämedamad tüved, joonisel mustad); puud, mille läbimõõt vastab täpselt nurgale α , loendatakse puoles arvus.

poolest küllalt sarnasteks (katvuse ja liikide arvu hälbed on kindlais piires). Täielikku homogeensust pole olemas, sest kõik tunnused on muutuvad ja isegi ühtede tunnuste suhtelisel muutumatuks jäädes võivad teised varieeruda. Homogeensus on suurem, kui liikide jaotumus läheneb juhuslikule. Seevastu sage rühmjaotumus loob mosaiiksuse, mille korral võib määrata nii üksikkogumike kui ka nende vahemike homogeensust eraldi ja peale selle võrrelda homogeensust suuremate pindade kaupa, määrates nende mosaiiksuse sarnasuse. Seega oleneb nii homogeensuse kui ka mosaiiksuse väljendumine proovipinna suuruselt, koosluse uurimise mõõtkavast.

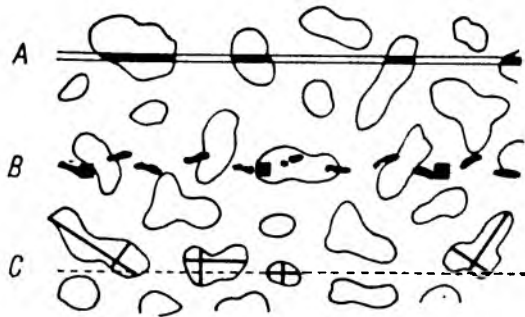
Et täpsemalt määrata, millised proovid tuleb arvata ühte kooslusse (ühte mikrotsönoosi, ühte sünuusi), on vaja hinnata nende sarnasust.

Mosaiiksuse uurimisel kasutatakse samuti nii proovipinna- kui ka proovipinnatuid meetodeid, kusjuures viimaste osatähtsus suureneb mõõtkava vähenemisel (94. joonis). Saadud tulemuste illustreerimiseks kujutatakse kooslusemosaiiki läbilõikes (82. ja 83. joonis) või plaanis (85. joonis).

Tunnuseid, mis kirjeldavad koosluse funktsionaalset struktuuri, on vähem uuritud ja need on enamasti kvalitatiivset laadi.

Rohkem on uuritud liikide koosinemist — **kooslevust***. Seda võib käsitada kui kahe liigi vahelise korrelatsiooni erijuhtu, mille puhul kummalgi liigil märgitakse ainult esinevus. Võrreldes

* Vene keeles сопряженность, inglise keeles association.



94. joonis. Mosaiiksuse uurimise meetodeid (orig.).

- A — joonhindamine: mikrovormide mõõtmine piki käigujoont;
 B — sammumeetod: punktproovi registreerimine iga neljanda sammu järel;
 C — läbimõõdumeetod: kõikide käigujoonele ulatuvate mikrovormide läbimõõdude mõõtmine.

liikide koosinemist prooviruutudel, selgub, millised liigid on sagedamini koos (positiivne kooslevus), seega võivad omada erilisi vastastikuseid kohastumusi ja moodustada sünuuside või mikrotsünooside tuumikuid. Kooslevuse negatiivsete väärtuste korral võib oletada antagonismi või erinevat reageerimist kasvukoha mingitele omadustele. Otsene ühe liigi mõju teisele (näiteks parasitism) on kõrgemate taimede puhul erandnähtus.

Kooslevuse väärtus ja märk olenevad prooviruudu suurusest; Greig-Smith võtab arvesse järgmisi asjaolusid.

1. Kui ruudu suurus on lähedane isendi suurusele, näitab negatiivne kooslevus ainult ruumilist välistamist, s. t. seda, et kaks isendit ei saa kasvada ühes ja samas kohas.

2. Kui ruutude suurendamisel kooslevuse väärtus kahaneb, kõneleb see nende liikide kooslevuse kasvukohaolenevusest, sest proovipinna suurenedes kasvukohatingimuste amplituud suureneb.

3. Kui ruutude suurenemisel kooslevuse väärtus ei muutu, viitab see vastastikusele olenevusele (keskkonna muutmise kaudu vm.).

Kooslevuse analüüsimisel kasutatakse 2×2 tabelit.

		Liik A		
		esineb	puudub	
Liik B	esineb	a	b	$(a+b)$
	puudub	c	d	$(c+d)$
		$(a+c)$	$(b+d)$	N

Arvud a , b , c ja d näitavad kombinatsioonide arvu. Kooslevuse arviliseks väljendamiseks on kasutatud mitmeid koefitsiente, millest kasutatavaim on Cole'i koefitsient C . C arvutatakse järgmiselt:

kui $ad > bc$ (positiivne kooslevus), siis $C = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)}$;

kui $a \leq d$, siis $C = \frac{ab - bc}{(a+b)(a+c)}$;

kui $a > d$, siis $C = \frac{ad - bc}{(b+d)(c+d)}$.

Et ruut d (juhtude arv, mille korral ei esine kumbagi võrreldavatest liikidest) mõjutab tugevasti tulemust, siis on välja pakutud kooslevuse koefitsiente, mis d väärtusi ei sisalda, näiteks Iverseni koefitsient

$$K = \frac{a \cdot 100\%}{(a+b) + (a+c) - a}$$

KLASSIFIKATSIOONIÜKSUSTE (SÜNTAKSONITE) TUNNUSED

Iga konkreetne kooslus on mõnes suhtes omapärane, teistest erinev. Ei ole kaht täiesti ühesugust kooslust. Taimkatet kirjeldades võib koosluste individuaalsed erinevused arvestamata jätta. Taimekoosluste uurimisel on ju olulisema tähtsusega korduvad, seaduspäraselt ikka uuesti ilmnevad jooned. Koosluste korduvuse ja sarnasuse rõhutamine viib tüpoloogilise käsitluseni, s. t. iga konkreetset kooslust võime vaadelda kui mingit tüüpi koosluste esindajat. Mida pidada tüübiks, milliste tunnuste alusel koondada kooslusi rühmadeks ja neid omakorda suuremateks klassideks sarnasuse alusel — selle kõigega tegeleb koosluste süstemaatika ehk õpetus koosluste klassifikatsioonist — *süntaksonoomia*. Mis tahes klassifikatsioonistme üksust nimetatakse *süntaksoniks*.

Kui üksikkoosluse tunnused määratakse kindlaks vähestel valikuliselt võetud prooviruutudel või rohketal mittevalikuliselt võetud väikestel ruutudel, siis süntaksonite tunnused, nn. sünteetilised tunnused, saame üksikkoosluste tunnuste koondamise ja üldistamise teel. Süntaksoni statistiliselt usaldatavaks kirjeldamiseks keskmiste näitajate abil on vaja kasutada hästi paljude üksikkoosluste andmeid, kusjuures üksikkooslused peavad olema esindatud proportsionaalselt nende pindaladega, või võetakse igast eri kooslusest (eri kohast) ühepalju kirjeldusi.

Koosluste liikide arvu võrdlus annab kujutluse süntaksoni liigirikkusest ehk liigilisest küllastatusest.

Liikide esinevuse võrdlus süntaksonisse kuuluvates kooslustes annab sünteetilise tunnuse — *konstantsuse*, mida laialt kasutati skandinaavia koolkonnas.

Võrreldes eri liikide esinevust ja sagedust mitmesugustes süntaksonites, selgub, kuidas neid võib kasutada viimaste piiritlemisel, missugune on liikide *diagnostiline* väärtus. Liigi seose

tugevust süntaksoniga nimetatakse Braun-Blanquet' koolkonnas truuduseks, Lippmaa on eelistanud nimetada seda ühiskonnapäsiiks, nüüd kasutatakse terminit kooslusepäsi. Liigi kooslusepäsi võib väljendada Goodalli valemiga (lk. 126)

JUURDEKASV, PRODUKTIIVSUS JA KASUTEGUR TAIMEKOOSLUSTES

Taimkattes, mis biosfääris ainsana toodab orgaanilist ainet, võib taimekooslust käsitleda kui selle elementaarset tootvat üksust.

Taimekoosluse töö hindamiseks tuleb lähtuda üksikute taimede kasvust ja tootlikkusest ning seejärel selgitada, kuidas toimub kasv koosluse kui terviku tingimustes.

Kasvu hindamiseks dekaadide, kuude ja aastate viisi määratakse taimeorganite kaupa või kogu taime kohta lineaarne (pikkuse, kõrguse), radiaalne (tüvede läbimõõdu) või massi (kuivkaalu) juurdekasv. Produktsooniuringutes väljendatakse juurdekasv tavaliselt massiühikutes (t/ha) või ümberarvutatuna energiaühikuteks (maismaataimede kudede massi 1 g kuivainet sisaldab 4,3 kcal ehk 18 kilodžauli) ajaühiku kohta.

Lühiajalise juurdekasvu üle otsustamiseks tuleb tunda eeskätt fotosünteesi intensiivsust. Esmane orgaaniline aine rohelises taimes moodustub ju fotosünteesiprotsessis. Näib, nagu oleks taime kuivainemassi juurdekasv ajaühikus määratud fotosünteesi intensiivsusega. Kuid tuleb silmas pidada, et taim vajab energiat ka olemasolevate struktuuride säilitamiseks ja et selleks ei kasutata vahetult päikesekiirgust, vaid kulutatakse energiat, mis vabaneb taimes eneses orgaaniliste ühendite muundumisel, s. t. hingamisel. Samasuguse päritoluga energiat kasutatakse ka kasvuprotsessides vajalike ühendite sünteesimiseks. Seega kogu orgaaniline aine, mis on moodustunud fotosünteesiprotsessis, ei säili taimes. Juurdekasvu hindamiseks tuleb fotosünteesi intensiivsusest lahutada hingamise intensiivsus. Vahe on võrdeline juurdekasvuga ajaühikus.

$$\Delta M = \varepsilon_1 \Phi L_1 t_1 - \varepsilon_2 R L_2 t_2 - \Delta m;$$

kus ΔM on taime kuivaine juurdekasv vaadeldaval perioodil;

Φ — fotosünteesi keskmine intensiivsus;

R — hingamise keskmine intensiivsus;

Δm — varise kuivainemass;

L_1 — fotosünteesivate organite pindala või mass;

L_2 — hingavate organite pindala või mass;

t_1 — ajavahemik, mille vältel taim fotosünteesis;

t_2 — ajavahemik, mille vältel taim hingas;

$\varepsilon_1, \varepsilon_2$ — koefitsiendid, mis arvestavad üleminekut CO_2 -ühikutelt biomassile.

Kasv on seda intensiivsem, mida intensiivsem on fotosüntees ja mida tagasihoidlikum on hingamine. Fotosünteesi intensiivsus suureneb valguse, temperatuuri, taimede veevarustuse, mineraalse toitumise, CO_2 -ga varustatuse ja teiste tingimuste paranemisel. Fotosünteesi intensiivsus ja kuivaine juurdekasv suurenevad ka

fotosünteesivate organite pindala, s. o. suhtelise lehepinna suurenemisel, kuid ainult teatud piirini, taimkatte või külvi optimaalse suhtelise lehepinna saavutamiseni. Kui suhteline lehepind veel suureneb, ei kaasne sellega märgatavat fotosünteesi kasvu, sest varju jäävate lehtede summaarne hingamine hakkab ületama nende fotosünteesi.

Taime välisilme oleneb suurel määral sellest, kuidas jaotub kuivaine juurdekasv tema organite vahel. Massi juurdekasvu jaotumise iseloomustamiseks on J. Ross, M. Monsi ja Y. Murata kasutusele võtnud nn. kasvufunktsioonid. Kasvufunktsioon näitab, mitu protsenti kuivaine juurdekasvust (ΔM) talletus mingis organisis. Kui tähistada lehtede, varte, juurte ja reproduktiivsete organite juurdekasve tähtedega Δm_e , Δm_v , Δm_j , Δm_r , siis on vastavad kasvufunktsioonid

$$\frac{\Delta m_e}{\Delta M}, \frac{\Delta m_v}{\Delta M}, \frac{\Delta m_j}{\Delta M}, \frac{\Delta m_r}{\Delta M}$$

On ilmne, et

$$\Delta M = \Delta m_l + \Delta m_v + \Delta m_j + \Delta m_r$$

ja

$$\frac{\Delta m_l}{\Delta M} + \frac{\Delta m_v}{\Delta M} + \frac{\Delta m_j}{\Delta M} + \frac{\Delta m_r}{\Delta M} = 1.$$

Kasvufunktsioonid muutuvad taimede ontogeneesi vältel. Nende muutumine on normaalses keskkonnatingimustes igal taimeliigil võrdlemisi kindla iseloomuga ja kujundab taime arhitektoonikat. Keskkonnatingimused võivad mõnesugusel määral mõjutada taime kasvufunktsioone. Näiteks suured lämmastikuannused suurendavad lehtede ja vähendavad juurte kasvufunktsioone, niiskuse defitsiit pinnases suurendab juurte ning vähendab lehtede ja varte kasvufunktsioone.

Kasvufunktsioonide uurimine ja mõjutamine sihiga, et inimesele vajalik produkt moodustaks juurdekasvust võimalikult suure osa, on agronoomia ja metsanduse põhiprobleeme. Selektiooni teel ja mitmesuguste muude vahenditega püütakse saavutada nende organite kasvufunktsioonide suurenemist, millest ollakse majanduslikult huvitatud. Nii näiteks õnnestus 1960-ndate aastate lõpul Filipiinidel Manila Riisinstituudis aretada madalakõrrelisi, kuid suure terasaaigiga riis sorte.

Produktsiooniuringud keeruka struktuuriga looduslikes kooslustes on väga tömahukad ja mõnede algandmete osas (näiteks juurestikust väljalangenud osa) vaid ligikaudselt määratavad. Metsakoosluse produktiivsuse aastabilansi arvutamise näitena on toodud 35. tabelis andmed 60-aastase põõgiku kohta Taanis.

Esitatud andmeist nähtub, et hingamiseks kulub metsakooslustes suhteliselt suur osa kogutoodangust: ligi 50%, suhe P_B/R läheneb 2-le. Veel suuremad on hingamiskadod troopilistes vihmametsades, kus $R=70 \dots 80\% P_B$ -st. Seevastu rohttaimekooslustes, kus fotosünteesis osaleb suurem osa taimsest massist, eriti aga planktonis, kus kõik rakud sünteesivad orgaanilist ainet, suhe P_B/R läheneb 10-le.

Vastavalt produktsiooninäitajatele ja -kadudele muutub koosluses aja jooksul aastane juurdekasv (ΔB). Noortes metsakooslustes, kus lehestikumassi kohta on veel suhteliselt vähe varte- ja

Pöögiku produktiivsuse aastabilanss (kuivaine t/ha)
(Mär-Möller, Müller, Nielsen, 1954)

	Lehed	Tüved ja oksad	Juured	Kokku	P_B -st
ΔB aastane juurdekasv	0	5,3	1,6	6,9	35
V_A aastane väljalangemine varisena	2,7	1,0	0,2	3,9	20
P_A aastane puhastoodang $\Delta B + V_A$	2,7	6,3	1,8	10,8	55
R hingamiskulud	4,6	3,5	0,7	8,8	45
Kogutoodang (P_B)	7,3	9,8	2,5	19,6	100

juurtemassi, on P_N kõrge, P_B/R soodus ja selle tõttu biomassi juurdekasv intensiivne. Hiljem netoproduktioon P_N hakkab vähenema, hingamiskaod aga suurenevad edasi. Mida suuremaks kasvavad puud, seda suurem on kudede hulk, mida lehestik peab «ülal pidama»: selle tulemusel kogu fotosünteesi toodang võib kuluda vaid lehestiku uuendamiseks ja hingamiseks ning täiendavaks juurdekasvuks sellest ei jätku (aasta jooksul juurde kasvanud osa on võrdne varisena väljalangeva ainehulgaga või isegi viimastest väiksem). Seda asjaolu arvestataksegi metsakasvatuses puistuste raievanuse määramisel.

Märksa lihtsamad on produktiooniüuringud rohttaimekooslustes — niitudel, rohusoodel, efemeerikõrbetes. Fütomass suureneb vegetatsiooniperioodi alguses kiiresti, hiljem aeglasemalt. Kui suhteline lehepind ehk lehepinnaindeks ulatub $4 \text{ m}^2/\text{m}^2$ -ni (s. t. kui valgust vastuvõttev lehepind on 4 korda suurem kui vastavate taimede kasvupind), saavutab kooslus netoproduktiooni maksimumi — siis on õige aeg heinamaid niita. Hiljem lehepind suureneb, suurenevad hingamiskaod, toimub rakkude puitumine ja rohusööjate jaoks olulise kudede toiteväärtuse kahanemine.

Ülevaate tähtsamate tsonaalsete taimekoosluste produktiivsusest maailmas annab 36. tabel.

Osa taimede loodud orgaanilisest ainest kasutavad ära tarbijad, osa jääb kasutamata ja sureb, moodustades mortmassi. Surnud taimeosad jäävad osalt organismide koostisse (näiteks puudel lülipuit, korp; kõrrelistel kuivanud lehed — kulu), osalt aga varisevad maha (varisena). Lagundajad (mikroobid, seened, lestalised jmt. selgrootud), toitudes mortmassist, muudavad aja jooksul varise kõduks, kõdu huumuseks ja viimase mineraalaineks, kusjuures uuesti vabaneb taimede poolt seotud CO_2 . Soodsates tingimustes (soojuus, niiskus, neutraalsele lähedane pH, aeratsioon) on lagunemine kiire ja CO_2 -sisaldus mullaõhus võib tõusta 0,5—1,5 mahuprotsendini, seega kuni 50 korda, ületades selle sisalduse atmosfääris. Ebasoodsates tingimustes on lagunemine aeglane või seiskub hoopis ning orgaaniline aine konserveerub toorhuumuse või turba kujul.

Andmeid tsonaalsete taimekoosluste produktiooni ja aineringe kohta (mitm. allikate järgi)

Taimekoosluste näiteid	Veget. perioodi kestus dekaadides	Fütomass B _F t/ha		Netoprodukt-sioon P _N t/ha		Keskm. lehepinna indeks m ² /m ²	Keskm. kõdu mass t/ha	Keskm. zoomass B _Z	
		amplituud	keskm.	amplituud	keskm.			selgroogsed kg/ha	kokku t/ha
Tundrakooslused	4—8	5—30	20	1—3	2,5	2	10	1,26	0,1
Taiga	10—17	80—300	200	4—10	7	12	40	2,24	0,2
Kuuse-segamets	12—18	80—400	300	4—15	8	10	20	5,52	
Laialehine mets	14—18	60—500	370	6—20	12	5	20	12,9	0,8
Stepp mustmullal	17—23	15—30	40	6—15	9	4	4		0,3
Kuivstepp	20—26	10—50	30	4—10	6	3	2	6,06	0,15
Savann	22—30	20—60	40	4—15	10	4	2	~20 ¹	0,25
Troopil. heitlehine mets	32—36	100—300	200	10—20	16	5	5	5 ¹	
Troopil. vihmamets	36	500—700	600	10—35	22	8	2	10 ¹	

1 ainult imetajad.

Orgaanilise aine produtseerimise efektiivsust taimekooslustes iseloomustatakse taimkatte kasuteguriga η :

$$\eta = \frac{C \cdot \Delta_M}{\sum Q \cdot a_n}$$

kus Δ_M on kuivaine juurdekasv; C — taimede põlemissoojus (kalorsus); a_n — neeldumiskoeffitsient taimkattes; $\sum Q$ — taimkattele langenud fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse summa ajavahemikus, mille vältel määrati juurdekasv.

Kasutegur on kuivaines sisalduva energia juurdekasvu ja selle kuivainekoguse loomiseks kulutatud kiirgusenergia hulga suhe. Seega näitab kasutegur, kui suur osa taimkattes neeldunud kiirgusenergiast talletub fotosünteesiprotsessis orgaanilise ainaena. Kasutegur on mõnes suhtes ülevaatlikum suurus kui juurdekasv, sest ta võimaldab võrrelda erinevates keskkonnatingimustes kasvavate mitmesuguse produktiivsusega taimede fotosünteesilist efektiivsust.

Kasutegurit võib arvutada ka taimkattele langenud kiirguse suhtes. Niiviisi arvatud kasutegur iseloomustab eeskätt kasvukoha kasutamise efektiivsust taimede poolt. Kui näiteks selgub, et neeldunud kiirguse suhtes arvatud kasuteguri väärtus on suur, taimkattele langenud kiirguse suhtes arvatud kasuteguri väärtus aga väike, siis viitab see sellele, et taimede arv pinnaühikul on väike ning suur hulk kiirgust läheb kasutult pinnasesse. Suhteliselt väike kasutegur ka küllalt suure saagi korral viitab sellele, et mullaviljakus ei ole täielikult ära kasutatud ja et saaki on võimalik külvinormi reguleerimise või parema agrotehnikaga suurendada.

Kasivad uurimised lubavad hinnata kasutegureid koosluste kaupa üksnes ligikaudu. Kõige väiksem — 0,03% — on kasutegur kõrbetaimede kooslustes; alpiinsetes rohhtaimede kooslustes on see juba märksa suurem, 0,2—0,8%. Efektiivseiks ökosüsteemideks võib pidada preeriataimede kooslusi, mille kasutegur kõigub 1,2—3,0% vahel. Metsakoosluste kasutegur on veel suurem, kuni 3,5%. Kõige suuremad on kasutegurid põllumajanduskultuuridel, seda eeskätt mullaviljakuse tõstmise tõttu. Riisipõllu keskmine kasutegur varieerub piirides 2,8—3,5%, ulatudes periooditi kuni 4,9%-ni. Maisipõllu keskmine kasutegur on 4—5% piirides, küündides intensiivse kasvu perioodidel G. Ustenko andmetel Volgogradi piirkonnas niisutatavatel katselappidel 12,8%-ni. Arvutuslikult on püütud hinnata ka suuremate territooriumide taimkatte kasutegurit. Kogu maakera taimkatte keskmine kasutegur on ligikaudu 0,2—0,3%. M. Budōko ja N. Jefimova arvutuste kohaselt on NSV Liidu taimkatte kasutegur 0,7%. Maksimaalne (1,8—2,0%) on kasutegur Kaukaasia Musta mere äärsetes pooligihaljastes metsades. Suhteliselt suur on kasutegur ka NSV Liidu Euroopa-osa territooriumil — 1,0—1,2%. Põllumajanduskultuuride kasuteguri sõltuvuse uuri-

mine keskkonnategureist, keskkonnategurite kompleksi väljaselgitamine, mis tagab suure kasuteguri ühe või teise kultuuri korral, on saagikuse tõstmise alus. Looduslike taimeliikide ja tervete koosluste kasuteguri uurimine võimaldab paremini mõista liikidevahelisi energiaühendusi suhteid koosluses. Suurema kasuteguriga liigid on tavaliselt konkurentsivõimelisemad, mistõttu on tõenäoline, et taimkatte loodusliku arengu vältel taimekoosluste produktiivsus tõuseb ja kasutegur suureneb. Teoreetiliselt on kindlaks tehtud, et ka praegused kõige kõrgemad kasutegurid ei ole veel piiriks taime produktiivsuse ja saagikuse tõstmisel: ülempiiriks võiks olla umbes 15%.

TAIMEKOOSLUSTE DÜNAAMIKA

Nagu kõik biosüsteemid, nii osalevad ka kooslused üheaegselt mitmes tsüklilise (pöörduva) ja atsüklilise (pöördumatu) muutumise käigus.

Taimkatte muutusi tingivad nii välistegurid kui ka muutused kooslustes endis — suhted taimede, taimede ja teiste organismide ning taimede ja koosluse sisekeskkonna vahel. Kõik ajalised muutused on jaotatavad kahte rühma: 1) kooslusesisesed muutused, mis on enamasti lühiajalised, enam-vähem tsüklilised ja toimuvad koosluse tunnuste varieerumise piires; neid käsitletakse kui koosluse dünaamikat; 2) teised on seotud koosluse koosseisu ja struktuuri pöördumatu ümberkujunemisega ning viivad uue koosluse kujunemiseni — vahetuseni ehk suktsessioonini (viimaseid vaadeldakse lähemalt järgmises peatükis). See jaotus on tinglik. On olemas rühm muutusi (taastumised), mis on vahepealse iseloomuga; hoolimata sellest, et struktuurimuutused on mõnikord ulatuslikud, tingivad nad koosluse tagasipöördumise varasema seisundi suunas. Üldise ülevaate ajalistest muutustest taimkattes annab 37 tabel.

Ööpäevased ehk tsirkaadsed muutused on olulised eeskätt ökofüsioloogia seisukohalt, sest ööpäeva jooksul muutub fotosünteesi, transpiratsiooni, hingamise jt. protsesside intensiivsus. Hüdrobioloogist on teada planktonikoosluste ööpäevane liikuvus. Maismaakooslustes võib muutuda koosluse ilme (rohurinde katvus, õite avanemine jm.), kuid see on võrdlemisi vähe märgatav ja võib geobotaanika seisukohalt arvestamata jääda. Erandlikud on mõned kõrbekooslused, kus suur osa taimi õhtuti ja öösiti avab õisi ja lehelabasad.

Aastajalised ehk sesoonsed muutused väljenduvad koosluse aastarütmis, s. t. teatud faaside kordumises igal aastal ligikaudu ühel ajal. See on tingitud taimede kasvust ja arengust aastajaliste keskkonnamuutuste taustal. Kooslusse kuuluvate liikide mõningate fenofaaside kokkulangemine tingib erilmeliste kooslusefaaside — aspektide — korrapärase vaheldumise aasta jooksul.

Aspektide erinevused ilmnevad nii taimede vegetatiivsete osade

Ajalisel muutused taimkattes

Muutused	Faas ja selle kestus	Perioodilisus	Muutuste põhjus	Muutuste laad
Ööpäevased (tsirkaadsed)	valgus-, pimedusfaas — tundides	~ 24 tundi	ööpäevased päikesekiirguse erinevused	ökofüsioloogilised muutused
Aastajalised (sesoonsed)	aspekt — dekaadid, kuud	1 aasta	aastaaegade ilmastiku muutused (ka inim-mõju)	
Eriaastased (fluktuatsioonid)	üks aasta	puudub või ebakindel, 3—10 a.	eri aastate ilmastiku erinevused, seemnekandvuse rütmid, inim-mõju jm.	
Taastumised (demutat-sioonid)	järgkooslused, vanuseastmed — mitu kuni mitukümmend aastat	mitukümmend kuni mitusada aastat	korduv looduskatastroof või inim-mõju lakkamine	kooslusesised — koosseis ei muutu
Vahetused (suktses-sioonid)	järg- ja püsikooslused — mitukümmend või mitusada aastat	puudub või väga ebamäärane	kasvukoha muutus kohalike välis- või sisetegurite mõjul	koosluste ja struktuur muutub
Kliima e. üldvahetused	kliima-periood — aastatuhanded	puudub või ebakindel, 10 ³ —10 ⁴ aastat	kliima muutus	koosluste koosseis ja struktuur muutub
Koosluste evolutsioon (fülotsöno-genees)	sajad tuhanded kuni kümned miljonid aastad	puudub	orgaanilise looduse evolutsioon paleogeograafiliste muutuste taustal	nagu eelmised, kuid lisandub floora muutumine, ökoloogiliste niššide ümberjaotumine
				nagu eelmised, kuid lisanduvad uued eluvormid, uued liigid

üheaegses ilmumises (näit. puude lehistumine) või kadumises (lehtede varisemine) kui ka õite ja viljade massilises valmimises. Et üks või teine liik osaleb koosluse välisilme mõjutamises erineval määral, siis võib rääkida nende erinevast aspektiivsusest; mõnigi koosseisus vähetähtis kaasleja võib õitsemise ajal olla väga aspektiivne (näiteks niitudel kevadel kollakas, suvel härjasilm või punaste lehtedega väikeoblikas). Hästi nähtavate välistunnustega kaasnevad aspektis ka raskemini jälgitavad muutused (näiteks säilitusorganite kujunemine), mille tundmisel võib olla rakenduslik tähtsus. Aspektide järgi võib otsustada, millal on otstarbekas alustada niitmist ja karjatamist, kasutada väetisi või herbitsiide, korjata ravimtaimi vmt.

Kõige kontrastsemalt ja rohkearvulisemalt avalduvad aspektid rikka taimestiku ja hästi eristatavate aastaaegade (külm talv, niiske kevad, põuane suvi, vihmane sügis) korral. Seetõttu hakatigi aspekte eristama kõigepealt niidusteppe ja teiste ariidsete alade taimkatte kirjeldamisel. Aastaaegade erinevustest tuleneb erineva aastarütmiga taimerühmade — f e n o r ü t m i t ü ü p i d e — eristamine.

Eristades nelja aastaaega, võib kõik meie laiuste taimed jaotada nende aastaajalise arengu järgi kümnesse fenorütmitüüpi (A. Borissova järgi).

1. Igihaljad (lehed püsivad üle aasta, näit. pohl, metspipar, kuusk).
2. Pidevhaljad (lehed vahelduvad kogu aasta vältel, näit. ojamõõl, kastevars).
3. Talve-suvehaljad (lühikese puhkeperioodiga sügisel, näit. süstjas teeleht).
4. Sügis-kevadhaljad (lühikese puhkeperioodiga suvel, näit. nõmmkann).
5. Kevad-suve-sügishaljad (lühikese puhkeperioodiga talvel, enamik lehtpuid ja rohttaimi).
6. Kevad-sügishaljad (suvised ja talvised puhkeperioodiga, näit. kanakoole).
7. Kevad-suvehaljad (sügise ja talvised puhkeperioodiga, näit. robirohi, ussitatar).
8. Suve-sügishaljad (talvised ja kevadised puhkeperioodiga, näit. kamaras).
9. Kevadhaljad (suvised, sügise ja talvised puhkeperioodiga, näit. võsaülane, varakevadik, kevadmailane, kuldtäht).
10. Suvehaljad (sügise, talvised ja kevadised puhkeperioodiga, näit. seenlill).

Aastaajalise dünaamika peegeldus on ka üheaegselt õitsevate taimeliikide arvu muutused, mida näitavad nn. õ i t s e m i s k ö v e r a d. V Golubev on näidanud, et viimased on iseloomulikud eri võõndite (tsonaalsetele) taimekooslustele, hälbimine võõndile iseloomulikust õitsemiskõverast aga viitab koosseisu tekkeloo eripärale.

Aastaajaliste aspektide erinevusi niitudel teravdatakse regulaarse niitmiseega. Nii kujunevad ädalaaspektid.

Eriaastased muutused ehk **fluktuatsioonid** on tingitud põhiliselt eri aastate ilmastiku erinevustest, mis pealegi võivad võimenduda nii taimede, seente ja loomade paljunemiserütmide kui ka inimtegevuse tõttu. Muutused avalduvad selles, et koosluses olevatest levistest ja vegetatiivse paljunemise organitest kasvab eri aastail erinev arv võsusi: ebasoodsail mitte ühtegi (kuigi populatsioon säilib

seemnetena, mugulatena vm.), soodsail aastail aga massiliselt. Erinev on ka taimede õite arv, viljumise intensiivsus, kahjurite poolt avaldatav surve (viljapuaedades on need nähud laialt tuntud). Selle tõttu eri aastail sesoonsed aspektid nihkuvad ajaliselt (kõikudes keskmise esinemisaja ümber), avalduvad mitmesugusel määral (eriti avaldub see õitseamise rohkuses) või langevad isegi välja. Rohhtaimedest dominandid (niidu- või stepikooslustes) võivad ajutiselt kaotada oma valitseva koha ja anda ruumi tavaliselt teisejärgulistele taimeliikidele.

Eestis on fluktuatsioonid ilmekamad luhaniitudel, mille veerežiim oleneb kevadisest üleujutusest. Suurveeaastail jääb osa kevadaspektist ära (kooslus on vee all, varsakabjad õitsevad vees), madala veeseisuga aastail aga on takistatud niiskuslembeste taimede areng ja valitsema pääsevad aruniidutaimed.

Ka teistel niitudel, kus koosvalitsevaid liike on mitu, võivad dominandid ja subdominandid eri aastail vahelduda. Sellistele muutustele mõjuvad kaasa ristikutel täheldatud 4—5-aastase perioodiga ohtruserütmid ning kasutusrežiimi (väetamine, karjamine) erinevused eri aastatel.

Mõned kooslusetüübid, näiteks rabad ja nõmmemetsad, on seevastu väga väikese ja väheolulise eriaastase dünaamikaga.

Geograafiliselt on fluktuatsioonid eriti ilmekad vööndite piiriladel, kus jahedamail ja niiskemail aastail annavad ilmet põhjapoolse vööndi tunnustaimed, soojadel ja kuivadel suvedel aga lõunasse jääva vööndi taimed. Metsastepis toimub esimesel juhul niidustepikoosluse mesofütiseerumine, niidustumine (valitsevad rohundid), teisel juhul kserofütiseerumine, stepistumine (valitsevad kuivalembesed kõrrelised); poolkõrbekooslustes avaldub esimesel juhul rohkem stepiilme, teisel juhul kõrbelisuus. Nii aitavad fluktuatsioonid selgitada ühelt poolt üksikkoosluste ökoloogilise varieerumise ulatust, teiselt poolt aga taimkattevööndite piiride kõikumist. Siit järelbub ajafaktori vajalikkus taimkatte uurimisel: ühekordne kirjeldus peegeldab vaid antud aasta või aastaaja iseärasusi.

Maksimaalset eriaastast muutlikkust võib täheldada kontinentaalse kliimaga kohtades, kus taimkate eriti tugevasti oleneb sademeteveest ja edifikaatorid on nõrgad. Taolised tingimused on näiteks kõrbevööndis, kus eri aastail varieerub rohurinne mõne sentimeetri kõrgusest efemeerikattest kõrge vohava niidurohustuni.

Taastumised ehk **demutatsioonid** toimuvad juhul, kui esialgne kooslus on tugevasti vigastatud või vaesunud mingi loodusõnnetuse, enamasti aga inimtegevuse tagajärjel. Kui vaibub häiriva teguri otsene mõju, algab koosluses looduslik taastumine, mis võib (olenevalt muutuse ulatusest) kesta väga mitmesuguse aja ja viia esialgsele kooslusele lähedase (või mõnevõrra vaesunuma) seisundini. Seega võib siin protsessi ulatusest ja kestusest olenevalt olla tegemist muutusega, mis vastab fluktuatsioonile või koosluse vahetusele ehk suktsessioonile (lk. 248).

Lihtsaimaks taastumise näiteks on ajutiselt tugevasti karjatatud rohumaal toimuvad muutused. Kari sööb rohhtaimi valikuliselt, soodustades mürk- ja torktaimede vohamist (toimub degressioon, liigilise koosseisu vaesumine). Karjatamise lakkamisel hakkab esialgne niidukooslus aegamööda taastuma (Vössotski järgi ongi see demutatsioon). Kui lakkab ka niitmine, algab niidu võsastumine, metsakoosluse taastumine, mis on hästi näha kunagistel puisniitudel Lääne-Eestis. Metsakoosluse taastumine endisel kaua kasutatud heina- või põllumaal on juba tõelise vahetuse näide, sest siin on vahepeal muutunud ka kasvukohatüüp, mullaliik (kamardumise tõttu) ja toitevaru mullas.

Metsakoosluse taastumist pärast põlengut, tormikahjustust või raiet võib käsitada demutatsioonina puhul, kui kahjustava teguri mõju oli piiratud, taimede maa-alused osad säilisid ning mullas ei toimunud olulisi nihkeid. Selliseid taastumisi on võimalik jälgida metsas häiludes, tuleasemeil, soodes kraavide ummistumise korral. Kui aga sekkumine kooslusse hävitas mulla huumuse (põlemise või erosiooni tõttu) ja tingis ulatuslikke hälbeid veerežiimis, s. t. kasvukohatingimused muutusid, ei saa sama kooslus taastuda ning toimub tõeline suktessioon.

Metsakoosluse taastumisel avalduvad edifikaatori uue põlvkonna üheaegselt kasvamaminekul koosluse vanuselised muutused. Näiteks palumetsade raiestikel leiame kuiva- ja valguslembesi nõmmetaimi (kanarbik, pohl), mis tihedakasvulistes noorendikes hakkavad kaduma, andes ruumi varjutaimedele, nagu mustikale, palu-härgheinale ja metsasammaldele. Vanemas eas puurinne hõreneb taas ja valgustaimed saavad uuesti laieneda. Looduslikult arenevates metsades (ürgmetsades) toimuvad vanuselised muutused laiguti, mikrotsönooside (partsellide) kaupa.

Laiguti võivad demutatsioone põhjustada ka kaevuva eluvii- siga loomad, nagu mutid, uruhiired, suslikud. Nende mullakuhilad loovad järjest uusi vaba substraadi laiike, mida ümbritsevad taimed asustavad nii vegetatiivselt kui ka generatiivselt. Stepikooslustes, kus «kaevureid» on rohkesti, on alati osa taimkatet mitmesugustes taastumisfaasides, kogu kooslus «küntakse» mõne aja jooksul läbi ja selle populatsioonide koosseis nooreneb.

Esitatust selgub, et koosluse koosseisu, produktiivsuse jt. tunnuste varieerumise kindlakstegemiseks on vaja tunda nii aastaajalisi kui ka eriaastasi muutusi, seega jälgida kooslust paljude aastate vältel. Neid muutusi võib vaadelda kui koosluse reageeringuid korduvatele välismõjudele, mille tõttu koosseisu kuuluvad taime- liigid on saanud neile muutustele mitmeti kohastuda. Taastumised näitavad koosluse reageeringut eriti tugevale välismõjule, millele tavaliselt pole taimedel kujunenud spetsiaalseid kohastumusi ja mille korral koosluse edasise arengu tingivad nii allesjäänud tsönopopulatsioonide jäänused kui ka uute, juurdetulevate liikide omadused; seega avalduvad siin juba mõned suktessioonidele omased erijooned.

VAHETUSED JA KLIIMAKS

Vahetused (ehk suktsessioonid tavalises tähenduses) on muutused taimkattes, mille käigus ühed taimekooslused asenduvad teistega. Muutuste ulatuse ja kiiruse, põhjuste ja tagajärgede poolest võivad vahetused olla väga mitmekesised. Pealegi kombineeruvad nad omavahel, tingivad üksteist ja loovad lõpuks väga keeruka taimkattemuutuste üldpildi, kus iga kooslus osaleb ühtaegu mitmes erinevamõdulises muutumises. Peale vahetuste, mis toimuvad paratamatult ala kõikide koosluste arengus (obligatoorsed vahetused), võivad lisanduda veel juhuslikud, koosluste arengust olenematud, looduskatastroofidest ja inim mõjust tingitud muutused (fakultatiivsed vahetused), mis toovad kaasa eelkirjeldatud taastumisi ehk demutatsioone või hoopis uute koosluste tekke.

Muutuste põhjused on kas seesmised, tingitud koosluse enda arengust ja suhetest kasvukohaga, või koosluse ja kasvukoha suhtes välised. Vastavalt sellele eristatakse autogeenseid ehk endogeenseid ning allogeenseid ehk eksogeenseid vahetusi.

See jaotus on aga tinglik, sest tihti seesmised ja välised põhjused võivad põimuda ja oleneb vaadeldava ökosüsteemi või geosüsteemi suurusastmest, millist põhjust lugeda seesmiseks ja millist väliseks.

Autogeense vahetuse tingivad kindlasuunalised kooslusesisesed nihked aineringes või suhete süsteemis, mis aja jooksul kuhjades (kumuleerudes) saavutavad sellise ulatuse, et kasvukoht ei vasta enam peamiste liikide ökoloogilistele amplituudidele. Koosluses võib aga olla mitmesuguseid tasakaalustavaid tegureid, mille tõttu ka tugevad keskkonnahälbed osutuvad pärsituiks.

Allogeense vahetuse põhjustab suurema süsteemi (maastiku, vesikonna) muutus, millesse kooslus kuulub sõltuva allsüsteemina. Seetõttu selline muutus ei ole koosluse poolt kuigivõrd reguleeritav. Allogeense vahetuse algpõhjuseks on tihti inimtegevuse otsene või kaudne mõju. Näiteks metsaraie nõlvadel kutsub esile erosiooni, erosiooniga kaasneb rohke mulla ära- ja pealekanne, mõnede ojade ummistumine, teiste süvenemine; veetaseme alanemine soodustab järvede kinnikasvamist, soometsade kuivenemist, tormiheidet, põlenguid, viimased omakorda loovad soodsaid tingimusi metsakahjuritele. Äkilisi taimkatte hävinguid nimetatakse kataklüsmideks. Neid on nimetatud ka katastroofilisteks vahetusteks.

Muutuste suuna järgi jaotatakse vahetused progresseerivateks, taimekoosluse struktuure täiustavateks, produktiivsust tõstvateks ning, vastupidi, retrogressiivseteks (ehk regressioonideks), taimekoosluse struktuuri lammutavateks ja vaesestavateks. Regressioonid tekivad näiteks ülekarjatamise korral ning tööstusgaaside ja radioaktiivse kiirguse mõjul. Koosluse püsivust viimasel juhul mõõdetakse kiirgusdoosiga, mis kutsub esile liigilise koosseisu vaesumise 50% võrra.

Vahetuste liigitamisel tuleb arvestada, et need võivad erineda

ka pinna suuruse poolest, kus toimub muutus. Mikrotsönoosides toimuvaid muutusi nimetatakse mikrosuktsessioonideks (näiteks tuleasemetel, sipelgapesadel, urgude ümbruses), mõned neist aga oma kvalitatiivsete tunnuste poolest ei erine koosluste vahetustest (näiteks põlendikel) või sellistest muutustest, mis hõlmavad ala kõiki kooslusi. Suktsessiooni käik võib olla erinevais rinneteski erinev: puurinne või sügaval juurduvatest taimedest (pilliroog) rohurinne on palju stabiilsem kui näiteks samblarinne.

Taimekoosluste vahetusi uuritakse kas otseste või kaudsete meetodite abil. Esimesed võimaldavad toimunud muutusi kindlalt sedastada, teised annavad põhjust suurema või väiksema tõenäosusega väita, et vahetus on toimunud (või toimumas); alles mitme kaudse meetodi kooskasutamise korral saadakse usaldusväärne pilt toimunud muutustest.

Otsesed meetodid (V Aleksandrova järgi):

- 1) vahetu vaatlus (eriti looduskaitsealade püsivaatlusaladel);
- 2) katse (uurija poolt sihikindlalt esilekutsutud muutuste jälgimine);
- 3) eri aegadel tehtud plaanide, kaartide, fotode jmt. võrdlus;
- 4) säilinud reliktsede taimede, koosluseosade ja taimsete jäännuste (turba) uurimine.

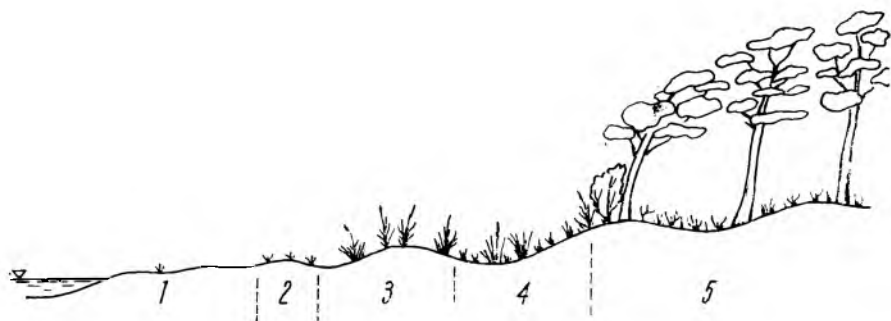
Kaudsed meetodid:

- 5) kõrvuolevate eri arengujärgus koosluste võrdlus eeldusel, et võrreldavatel kooslustel on ühesugune arengukäik;
- 6) teistest stabiilsemate maastikuelementide (endiste pinnavormide ja mikrovormide jäännuste, mullaprofiilide) uurimine;
- 7) populatsioonidünaamika uurimine (tsönopopulatsioonide koosseisu ja vitaalsuse muutused);
- 8) dendrokronoloogia (puude aastarõngaste uurimine);
- 9) ajalooürikute, kohanimed, muististe uurimine.

Vahetuste käsitlust on otstarbekas alustada taimekoosluste tekke jälgimisega alal, kus taimkatet pole olnud (uued leetseljakud jõgedes ja rannikuil, stabiliseeruvad luited, aherainepuistangud) või kus see on täielikult hävinud pärast mingit katastroofi (põleng, vulkaanipurse vmt.). Selliseid vahetusi on nimetatud primaarseleks suktsessioonideks ehk (V Sukatšovi järgi) süngeneesideks. Algul on kujunev taimkate väga olenev abiootilisest keskkonnast ning ümbritsevate alade taimkattest, kust tulevad levised, hiljem aga hakkavad üha enam mõju avaldama taimedevahelised suhted, suhted taimede ja kasvukoha vahel. Välistegurite mõju (tuul, üleujutus) raugemisel on vahetuste edasine käik juba autogeenne.

Maa-ala esmasel taimestumisel võib eristada järgmisi faase (95. joonis):

- 1) esmasrühmituste (pioneergrupeeringute) faas, mil kiiresti levivate, enamasti üheaastaste taimede üksikisendid või kogumikud asustavad ala; substraat on veel kinnistumata.



95. joonis. Süngenees ehk primaarne suktsessioon rannaluidete kinnistumisel (Pärnu lahe rannaluidete näitel):

1 — merevee vahetu mõju all olev vöönd; 2 — algkoosluste fragmendid tekkivatel luidetel (avandüünidel): merisinepi ja merihumuri kogumikud; 3 — avakooslused valgetel (kinnistumata) luidetel: vareskaera—liiv-aruheina kooslus; 4 — järgkooslused hallidel (kinnistunud) luidetel: liiv-aruheina—liiv-hunditubaka kooslus; 5 — püsikooslused vanadel luidetel: nõmme- ja palumännikud, kukemarja- ja mustikarohked kooslused.

2) algkoosluse faas, mil hakkavad vegetatiivselt laiuma püsikud, moodustades ulatuslikke kogumikke ning kinnistades substraati; algab mullateke; täitmata niššidega algkooslusi nimetatakse ka avakooslusteks;

3) mitmerindelise järgkoosluse faas, mil lisanduvad põõsad ja puud, mis varjutavad allajäänud rohttaimi ning kiirendavad mullateket.

Süngeneesi üldised jooned on

- maapinna üha püsivam ja tihedam asustamine taimedega,
- koosluse mõju suurenemine mullatekkele, kamardumine,
- üha pikemaerialiste eluvormide juurdetulek,
- liigilise koosseisu stabiliseerumine (juhuslike asemel püsivad, spetsialiseerunud liigid),
- taimede kõrguse, bioloogilise produktiooni ja biomassi suurenemine.

Algkooslustele järgnevad vahetuste korras püsivamad kooslused, millesse uusi liike lisandub peamiselt kasvukoha ja valgusrežiimi muutumise korral. Selliseid järjestikuseid vahetusi nimetatakse suktsessioonideks (kitsamas, tavalisemas tähenduses), järjestikuseid kooslusi järgkooslusteks ja nende rida suktsessioonireaks ehk -seeriaks.

Kui vahetuse põhjuseks on koosluses toimuvad protsessid, mis aja jooksul muudavad kasvukoha olemasolevale kooslusele vastuvõetamatuks, toimub endoökogenees (V Sukatšovi termin), näiteks veekogu kinnikasvamine (mültumine) ja soo areng madal-soost rabani.

Endoökogeneesil on rida ühiseid jooni süngeneesiga (eriti *b* ja *c*), peale selle aga on siin iseloomulik veel

f) surnud orgaanilise aine (vees detriidi, muda, soos turba) progresseeruv kogunemine,

g) koosluse üha suurem iseseisvumine, sõltumatus varasematest arengufaasidest ja nende muldadest,

h) bioloogilise produktsiooni stabiliseerumine.

Liigilise ja eluvormilise koosseisu ning bioproduktsiooni poolest ei tarvitse seda laadi vahetuse hilisemad järgud olla varasemaist rikkamad.

Kui vahetuse tingivad kooslusevälised põhjused, näiteks vee-režiimi muutus laial alal, muldade erosioon, viimastel sajanditel ka inimtegevus, on tegemist h o l o g e n e e s i g a (V Sukatšovi termin). Ka näiliselt looduslikud muutused on tegelikult tihti inimtekkelise algpõhjusega. Näiteks järvede ülespaisutamine ja veehoidlate loomine tingib naabruses muutuste rea, mis võib täielikult sarnaneda looduslikuga.

Allogeensed muutused on näiteks kuivenduse järgsed muutused soodes ja soometsades (kui kuivendamisega ei kaasne maaharimist). Kuivendusele reageerib kiiresti samblarinne (turbasamblad asenduvad pärislehtsamaldega, nagu tüviksammas, palusammal, kaksikhammas) kui ka rohurinne (vohama hakkavad kastikud, sinihelmikas); puhmarindest taanduvad niiskuselmbesed liigid (jõhvikas). Puurinne on puude vanuse tõttu stabiilsem: mõnda aega püsivad soost pärinevad puuliigid mänd ja sookask, juurde tulevad kuusk, arukask.

Madal- ja siirdesoometsade kuivendamise tagajärjel tekivad kõdusoometsad, kus arumetsadele omased mikrotsünoosid (eriti kännumätastel) kasvavad intensiivselt kõdunema hakkaval tusedal turbakihil. Kuivendussüsteemi ummistumise korral võib täheldada taassoostumist (noorte karusambla- ja turbasamblapadjandite vohamist).

Kliima pikaajaline ühesuunaline muutumine põhjustab paljude liikide väljalangemist või juurdetulekut, ulatuslikke struktuurimuutusi, seega koosluste üldist ümberkujunemist territooriumil. Selliseid muutusi nimetatakse üldvahetusteks ehk regionaalsuktsessioonideks vastandina eespool käsitletud kohalikele vahetustele ehk lokaalsuktsessioonidele.

Kõige rohkem vaidlusi on tekitanud küsimus suktsessioonide üldisest suunast juhul, kui nende arengut ei häiri inimtegevusega looduskatastroofid. Suurt mõju on siin avaldanud kliimaksiõpetus, mille nimekaim teoreetik oli ameerika ökoloog F Clements. Tema arvates asenduvad muutlikud järgkooslused lõpuks püsikoosluse, s. o. kliimaksiga.

Kliimaksiõpetuses võib eristada kolme arenguastet. Esmalt (kahekümnendatel aastatel) oli käibel monokliimaksi kontseptsioon, mille järgi kõik kooslused ühes kliimavööndis aja jookul suktsessioonide käigus muutuvad üha sarnasemateks (konvergeeruvad). mesofüütsemateks, kuni lõpuks saavutavad ühise kliimaksiseisundi, mis jääb püsima kliima muutumiseni. Kolmeküm-

nendatel aastatel täiendati seda mõttekäiku nii palju, et kujunes polükliimaksi kontseptsioon: oletati, et kliimakseid on maastikus mitu ja koosluste konvergensti ei toimu; näiteks järvede kinnikasvamisel tekib üks kliimaks (raba), luidete kinnikasvamisel teine (nõmmemets). Korduvate looduskatastroofide ja inimtegevuse käigus vaesunud kooslused ei jõuagi kliimaksini, vaid moodustavad sellele lähedasi ebapõliskooslusi (diskliimakseid) Mingi vööndi kliimale kõige paremini vastavat ja selles vööndis kõige levinumat kliimaksit võib pidada ligikaudselt vastavaks tsonaalsele taimkatteüksusele nõukogude geobotaanikas, järelikult Eestis oleks see kuuse-segamets. Seoses kontiinumivaadete mõjulepääsuga tuli revideerimisele ka kujutus kliimaksist, tuli käibe k l i i m a k s i m u s t r i (*climax-pattern*) kontseptsioon (Whittaker, 1953). Selle järgi vastab igale keskkonnatingimuste kombinatsioonile oma kliimaks ja kõik need on omavahel üleminekutega seotud.

Praeguseks on Clementsi keerukas kliimaksite liigitus aegunud. Selle asemel soovib Whittaker (1974) jaotada kliimakseid kahe põhilise stabiilsust tingiva teguri alusel: dominantide põlvkondade kestuse ja keskkonnamuutuste tsüklite kestuse järgi. Vastavalt sellele võib eristada viit juhtu:

1) dominandid on väga lühiealised, keskkonna muutused pidevad ja kiired, kliimaks pole mõeldav (näit. planktonis);

2) dominandi iga ja keskkonnamuutuste tsükli kestus langevad kokku, mõlemal on see üks aasta, kliimaks järgkooslustest ei erine (näit. efemeerikõrbete kooslused);

3) dominantide iga on pikem kui vaheaeg perioodiliselt toimivate katastroofide vahel, mis hävitavad taimkatte; pärast seda algab uuesti taimkatte taastumine; valdavad järgkooslused, mis ei jõua kliimaksini;

4) dominandid on pikaeralised, nende populatsioonid püsivad, keskkonna muutused suhteliselt nõrgad: järgkooslused erinevad vähe kliimaksist (näit. tundras);

5) dominandid on pikaeralised, kuid nad vahetuvad seoses tugevate keskkonnamuutustega veel pikemate ajavahemike järel (klassikalised suksessioonid metsavööndis).

Ainult viimaste kohta kehtivadki kliimaksite üldised omadused:

a) suhteline stabiilsus, mis on tingitud tasakaalust koosluse arengu, mulla arengu ning kliimaksitingimuste vahel;

b) suurema stabiilsuse tõttu hõlmavad kliimaksikooslused (eriti tasandikel) ulatuslikke alasid;

c) kliimaksis seotakse maksimaalne kogus orgaanilist ainet ja energiat, aineringe tsüklid muutuvad üha suletumateks;

d) suhe P/R (produktioon/respiratsioonikaod) kahaneb ja läheneb ühele (produktiivsus üldiselt tõuseb, kuid ei tarvitse olla maksimaalne);

e) suhe B/P (biomass/produktioon) suureneb;

f) konstantsete liikide (mis esinevad vähemalt pooltes kirjeldustes) arv suureneb;

g) suureneb normaalsete tsönopopulatsioonide osatähtsus (seal on esindatud kõik vanuseastmed);

h) detailiseerub ökoloogiliste nišside jaotus; suhteliselt palju on spetsialiseerunud liike, sümbioosi ja parasitismi, seega ruumiline ja funktsionaalne struktuur tüsistub;

i) kooslused muutuvad kahjustavatele välismõjudele vastupidavamaks, reageerides neile paindlikumalt nii koosseisu kui ka struktuuri varieerimisega.

Siit järeldub, et praegusaegses tähenduses ei ole kliimaks oma arengus seismajäänud muutumatu kooslus, vaid suhteliselt stabiilne taimkatteseisund, kus vahetused on äärmuseni aeglustunud. Selle kontseptsiooni rakenduslik tähtsus seisneb selles, et inimesel avaneb võimalus sihipäraselt koosluste arengut mõjutades saavutada nende suhteline stabiilsus ning optimaalne produktiivsus.

Praegusajal inimese poolt tugevasti mõjutatud taimkattes on looduslikud järgkooslused ja neist kujunenud kliimaksid tegelikult vähemuses. Suurt ala katavad kooslused, mis on looduslikust seisundist hälbinud sellisel määral, et isegi inimõju lakkamisel ei viiks vahetused tõelise kliimaksini, vaid selle mingi vaesunud variandini. Inimõju püsimisel ja tugevnemisel suureneb kultuurkoosluste osatähtsus ja isegi loodusliku ilmega taimkattes on välisegurite mõju nii pidev, et järgkooslused ei saa üle minna püsikooslusteks. Seetõttu on kultuurmaastikus põhjust vastandada looduslikele põliskooslustele mitmesuguse stabiilsusega antropogeenselt mõjutatud tekiskooslusi ja vaid inimtegevuse abil säilitatavaid kultuurkooslusi. Inimõju lakkamisel kul-

38. tabel

Koosluste liigitus vastavalt taimkatte arenguastmetele ja nende stabiilsusele (vertikaalteljel) ning inimõjule (horisontaalteljel)

	Looduslikus taimkattes	Inimese mõjutatud taimkattes	Inimese loodud kultuurtaimkattes
Taimkatte kujunemise algastmed	esmasrühmitused		üheaastased
Vahetastmed	↓		agrotsünoosid
Stabiiliseerunud taimkate	algkooslused (protsünoosid)		mitmeaastased (inimõju lakkamisel toimub üleminek tekiskooslustele)
	↓	↓	
	järgkooslused	tekiskooslused	
	↓	↓	
	püsikooslused (kliimaksid)	ebapõliskooslused või püsikooslused	(stabiiliseerunud kooslusi pole)

tuurkooslused metsistuvad, omandavad aja jooksul tsonaalsele taimkattete iseloomuliku koosseisu ning järjestikuste vahetuste käigus stabiliseeruvad ebapõliskooslusteks (näilised kliimaksid).

TAIMKATE EHK VEGETATSIOON

TAIMEKOOSLUSTE ERISTATAVUS JA ÜLEMINEKULISUS

Taimkatte kui ruumiliselt ja ajaliselt väga keeruka ning vaheldusrikka loodusnähtuse kirjeldamisel ja selles valitsevate seoste selgitamisel peab uurija paratamatult kõrvale jätma objekti mõned vähem tähtsad omadused, et välja tuua põhilised jooned, seaduspärasused. Vältimatu skematiseerimine on seotud samaaegse teadusliku uurimistöö taseme ja kogemustega teistel aladel, mis annavad eesõiguse mõningatele mudelkujutlustele, tööhüpoteesidele ja lähenemisviisidele. Kujuneb traditsiooniline vaadete, mõistete ja meetodite süsteem, mida teadusloos nimetatakse paradigmaks. Teaduse ajaloolises arengus võib täheldada algul täiesti vastandlikena arenevate vaadete dialektilist ühinemist uue paradigma raames. Just nii on arenenud kujutlused taimkattest ja taimekooslustest. Selles arengukäigus võib eristada kolme vaadetesüsteemi, mida on otstarbekas vaadelda nende kujunemise järjekorras.

Geobotaanika algerioodil, mis langes kokku fülogeneetilise süstemaatika tõusuajaga, nähti taimekoosluses diskreetselt, hästi eristatavat terviklikku objekti. Mitmesuguse suuruse ja kujuga, kuid olemuselt ühesugused, seesmiselt homogeensed taimekooslused moodustavad taimkatte kui mosaiigi. Püüdes teha tollal uudset koosluse mõistet arusaadavaks, võrreldi kooslusi organismidega, nende arengut ontogeneesi ja fülogeneesiga. Koosluste klassifikatsioon ehitati üles hierarhilise süsteemina, millele püüti leida samuti arenguloolist põhjendust. Nagu organismide isendid kuuluvad liikidesse, nii ka koosluse indiviidid moodustavad klassifikatsiooni põhiüksuse — assotsiatsiooni. Sellest koosluste diskreetsust rõhutavast paradigmast pärineb suur osa mõisteid ja meetodeid, mida kasutatakse tänini. Osa nendest mõistetest on aegunud (konstantsus, seltsivus, ühiskonnapäsi), osa saanud uue põhjenduse (homogeensus, mosaiiksus).

Käesoleva sajandi kahekümnendail aastail tekkis märksa teistsugune mõttekäik (L. Ramenski oli üks algatajaid-põhjendajaid), mis pääses mõjule alles kuuekümnendail aastail. Sellest kujunes välja uus, t a i m k a t t e p i d e v u s e käsitlus ehk k o n t i i n u m i kontseptsioon. Taimkatte ruumilise ja ajalise muutumise detailsem uurimine näitas, et koosluste piiritlemine on tinglik. Iga kooslus on seotud üleminekute kaudu teistega. Kõrvuolevad, kuid erinevais tingimuses arenevad kooslused lähevad üksteiseks üle liikide järkjärgulise, ükshaaval ärajäämise ja juurdetuleku teel (siin avaldub ruumiline ehk topograafiline kontiinum) Just koosluse ajaline

areng näitab, et muutused ei ole enamasti järsud, hüppelised, vaid üleminek toimub aegamööda, vastavalt sellele, kuidas muutuvad liikide elutingimused ja nendevahelised suhted (siin avaldub ajaline ehk kronoloogiline kontiinum). Kui koosluste ühtlane muutuste jada on millegipärast katkenud, võime kusagil lähikonnas leida selliseid kooslusi, mis mõtteliselt rittapanduna ikkagi näitavad, et looduses on kõik üleminekud koosluste vahel olemas (sellised kombineeritud koosluste read moodustavad taksonoomilise kontiinumi).

Arenes kujutlus taimkattest (ja üldse looduskeskkonnast) kui paljumõõtmelisest ruumist, mille mis tahes punktis on võimalik teatud taimekooslus. Üksikmõõtmeteks, mõeldavateks telgedeks selles ruumis on keskkonnategurid või nende kompleksid. Juhtivate tegurite kaupa on võimalik taimekooslusi reastada, ordineerida. Igasugune klassifikatsioon on tinglik.

Kontiinumi kontseptsioon sai teoreetilise põhjenduse ökoloogia alustes. Keskkonnategurid varieeruvad tõesti pidevalt ja mitmes suunas, mille tõttu ükski kasvukoht pole suures ulatuses ühtlane. Kasvukohategurite muutused on sujuvad, nende kombineerumisel tekib lõputu arv mitmesuguseid kasvukohti. Kasvukeskkonna tohtu mitmekesisus maismaal pakub eluvõimalusi paljudele organismidele, kes liigiti (või ökotüüpide jt. liigisiseste üksustena) on kohastunud mitmesuguste tingimuste kombinatsioonidele. Igal taime-liigil (ökotüübil) kujuneb talle omane (individuaalne) ökoloogiline amplituud oluliste keskkonnategurite suhtes, talle omane ökoloogiline nišš. (Uued liigid kasutavad nišše, mis ei ole veel täielikult ammendatud, või jagavad olemasoleva niši mõnel uudsel viisil.) Sellest tuleneb, et pole kaht ega enamat autotroofset liiki, mille elunõudlused langeksid täielikult kokku ja mis seetõttu koos moodustaksid selgepiirilise ökoloogilise rühmituse, koosluse tuumiku. Ka taimevahelised suhted ei ole nii jäigad, et ainult vähesed liigid saaksid kasvada koos, luues vastastikku vajalikke elutingimusi. Isegi edifikaatori mõju teistele autotroofidele ei ole liigispetsiifiline; sama mõju võib avalduda mõne teise liigi või liikide kombinatsiooni korral.

Seega kujutlus kontiinumist viib taimekoosluse kui kindlapiirilise rühmituse eiramiseni. Taimekooslus on vaid taimkatte arengu üksikmoment, juhuseis, nagu filmist võetud üksikkaader.

Aärmuslikud «kontinualistid» leidsid, et koosluse mõiste on üldse tarbetu, et tuleb üles ehitada uus geobotaaniline mõistete süsteem ning kasutada taimkatte uurimisel hoopis teistsugust meetodikat.

Rõhutades looduse muutuvust, liikumist, arengut kui põhitendentsi, ei saa siiski eitada ka selle ebaühtlust, erinevusi arengu kiiruses, mille tõttu võib rääkida mõnede faaside suhtelisest püsivusest, üleminekute kontrastsusest.

Loodusele on omane üldise pidevuse taustal ka katkelisus, kvandilisus, esinemine diskreetsete üksustena. Need on vastan-

did, mis lähevad dialektiliselt üksteiseks üle. Nähtuste uuritavaist suurusjärgudest, ajavahemikest ning vaadeldavaist tunnustest ole-nevalt võib üleminek olla korraga pidev kui ka kontrastne.

Seoses küberneetika võidukäiguga käesoleva sajandi teisel pool-lel hakkab nii looduse kui ka ühiskonna nähtuste uurimisel üha enam maad võtma süsteemne käsitus. Tsönootilised süs-teemid on rühm biosüsteeme, millel on suur hulk elemente paljude labiilsete seostega nende vahel. Üksikelemendid on suhteliselt ise-seisvad ja võivad üksteist välja vahetada, ilma et see ohustaks süs-teemi tervikuna. Maastikuteaduses ja ökoloogias arenes kujutus biosfäärist kui ühtsest süsteemist ja Maa taimkattest kui selle süs-teemi «tootvast» komponendist. Õpetus ökosüsteemidest käsitleb biosfääri megaökosüsteemina, milles võib eristada mitmesuguse suuruse ja kestusega ruumilis-ajalisi allsüsteeme, meso- ja mikro-ökosüsteeme, mis kõik on omakorda mitmeti liigestatavad. Biogeo-tsönoloogias käsitletakse biogeotsönoosi kui biogeosfääri elemen-taarosa, tegevast «rakku», ja fütotsönoosi kui selle määravat, pro-dutseerivat lüli. Üha enam levib kujutus, et biogeotsönoos on oma-korda hästi liigestatav allosadeks (partsellid, mikrotsönoosid) ja tsönootiline nähtuste rida lõpeb alles üksikisendite vahetute suhete süsteemidega (tsönotsellidega). Isendite väikese suuruse ja ahta mõjupiirkonna korral jätkub süsteemide jada silmaga nähtamatus mikromaailmas. Selles tohutus süsteemide reas on siiski väga mit-mesuguse püsivusega objekte ning mõnede suhteline stabiilsus nõuab erilist seletust. Pole kahtlust, et mõningate süsteemide era-kordne stabiilsus ja terviklikkus oneneb regulatsioonist, elementi-devahelisest seosest ja tagasisidest.

Süsteemne käsitus on andnud uuesti, ent nüüd juba kõrgemal tasemel, eluõiguse taimekoosluse mõistele, kuid selle sisu on mär-gatavalt muutunud. Taimekooslus on üks looduslikke süsteeme, ökosüsteemi (biogeotsönoosi) iseloomulik allsüsteem. Taimekoos-luse regulatsiooni iseloomu tõttu (puudub keskne «mälu» ja tsent-raalne regulaator) on taimekooslus hõlpsalt allosadeks jaotatav, ta on väheterviklik. Siiski viib loodusliku valiku kaudu toimuv regu-latsioon koosluses mõnede liikide, sünnuuste ja mikrotsönooside kombinatsioonide prevaleerimisele ning stabiilsuse suurenemisele (kui seda ei häiri välised põhjused), mis tagab teatud suurusast-mega osasüsteemide ning teatud tüüpi koosluste sagedama esi-nemise ja säilimise aastatuhandete vältel.

Igaüks nimetatud käsitusviisidest on rikastanud kujutlust taimkattest, aidanud esile tuua selle mitmesuguseid, ka dialektili-selt vastandlikke omadusi: pidevust ja pidevusetust, stabiilsust ja labiilsust, homogeensust ja mosaiiksust jt. Seetõttu võib pidada põhjendatuks väga mitmesuguseid meetodikaid, kui need vastavad uuritava taimkatte iseloomule ja uurimisülesandele. Vähekontrast-ses maastikus, tasasel reljeefil ja nõrkade edifikaatorite korral, näiteks poolkõrbetes või tundrates, ei ole koosluste eristamine mitte

ainult väga tinglik ja töömahukas, vaid tihti ka tarbetu; kirjeldamisel langeb siin pearõhk kasvukohategurite gradientidele, samade liikide erinevale grupeerumisele olenevalt mosaiiksel muutuvaist kasvukohtadest vm. Teiselt poolt on rida teoreetilisi ja praktilisi probleeme, mille korral taimkatte jaotamine kooslusteks ja nende ühendamine süntaksoniteks on väga vajalik, sest see võimaldab neid kaardistada, välja selgitada nende pindala, produktiivsust pindalaühiku kohta jms.

Dialektiliselt on lahendatav ka koosluste (või teiste taimkatteüksuste) paljuvaieldud piiriküsimus. Lähtudes taimkatteüksuste muutuvusest, on kõik piirid suhtelised, muutlikud. See ei välista juhtumeid, mille korral looduslik piir kahe koosluse (või süntaksoni) vahel on hästi eristatav. s. t. olukorda, kus ühe tunnused kitsal alal (või lühikese ajaga) asenduvad teiste tunnustega; siin pole piir tinglik, vaid reaalselt eksisteeriv, mõõdetav nähtus. Niisugused teravad taimkatteüksuste piirid on tingitud peamiselt maastikus olevatest kasvukohapiiridest, näiteks liigestatud reljeefist (järsud mäeharjad, sisselõikunud orud vm.) või veekogude piirjoontest. Just inimene oma tegevusega loob rohkesti teravaid piire, tarastades karjamaid, raiudes metsa lankidena, rajades soode serva piirdekraave jms., niiviisi sirgjooneliselt eraldades erineval viisil majandatavaid alasid ja tingides kasvukohtade ja taimekoosluste järsku eristumist. Sellele vaatamata on ka need piirid teravad ainult teatud mõttelises, s. t. kaardistamisel on nad kujutatavad laiuseta joonena ainult vastava kaardimõõdu korral. Mõõtkava suurendamisel piir «lahustub», muutub ebateravaks, laieneb siirderibaks või kaob hoopis. Näiteks järvekallas, mis lennukilt paistab terava joonena, maismaa- ja veekoosluste eralduspiirina, ning on hästi fikseeritav mõttelises üle 1:5000 (s. t. ka 1:10 000, 1:20 000 jne.), võib kaardistamisel mõttelises 1:1000 või 1:500 jaguneda mitme meetri laiuseks veetaimede võõndiks, õõtsikuribaks ja kaldasooks. Veel suuremas mõttelises plaanil on neidki raske eristada ning vee- ja maismaakoosluste piir lakkab olemast, asendudes sopilise sünuusipiiriga, mis eraldab lausa vees ja vees ujuval samblal kasvavaid kogumikke. Viimanegi piirjoon on olemas veetasemest ja võib muutuda isegi ööpäeva vältel, seega pole plaanil fikseeritav.

Reaalsed, mingis ruumi- ja ajamõõdus eksisteerivad piirid on seotud rohkete üleminekute kaudu sellistega, mille kindlakstege mine on täiesti suvaline. Näiteks metsas võime leida koosluste rea, mille üheks äärmuseks on puhas kuusik, teiseks puhas männik ja vahepeal on kõik üleminekud (9 kuuse kohta 1 mänd kuni koosseisuni, milles 9 männi kohta on vaid 1 kuusk). Kaardistamisel on siiski vaja ka selliseid metsi jaotada koosseisu järgi. Nii eraldatasegi kuusikud männikuist kokkuleppeliselt ribas, kus ülekaal läheb kuuskedelt üle mändidele. Analoogiliselt on vaja eristada alumiste rinnete poolset erinevaid kooslusi ning kooslusi nende allüksustest, kooslusesisestest rühmitustest. Kõikide nende näidete

korral v a l i b uurija selle tunnuse, mis võimaldab piiri tõmmata. On selge, et uurijad, töötades erinevate ülesannetega ja erinevail meetodeil, võivad neid piire eristada isemoodi või ei erista neid üldse.

KLASSIFIKATSIOON

Kõikidel elualadel, kus on tegemist paljude asjade või nähtustega ja nende mitmekesisusega, on vaja neid liigitada, s. t. koondata mingite tunnuste järgi rühmadeks ja anda igale rühmale nimetus. Teaduses nimetatakse sellist rühmitamist klassifitseerimiseks. Klassifitseerimine on loogiline operatsioon, mis seisneb mingi hulga objektide jaotamises osahulkadeks, rühmadeks, mida nimetatakse klassideks. Ühte klassi kuuluvatel objektidel on ühiseid tunnuseid, nad on sarnasemad kui eri klassidesse kuuluvad objektid. Neid klasse võib omakorda ühendada või jaotada mõnede teiste tunnuste alusel mitmel klassifitseerimise tasemel. Nii saadakse suuremad (kõrgemad) või väiksemad (alamad) rühmitused. Näiteks taimede klassifitseerimisel saadakse taksonoomilised üksused ehk taksonid, millel võib olla mitmesugune taksonoomiline järk: liik, perekond, selts, klass (nüüd juba eritähenduses) jne. Taimkatte klassifitseerimisel sarnasuse alusel saadakse rühmitused, mida nimetatakse taimkatteüksusteks ehk süntaksoniteks. Neil võib samuti olla mitmesugune süntaksonoomiline järk: assotsiatsioon, formatsioon jt. Selle nn. tüpoloogilise klassifitseerimise kõrval on võimalik ka taimkatte teistsugune liigitus ruumilise paiknemise (horoloogilisel) printsüibil, millest tuleb juttu tagapool.

Klassifitseerimise tulemuseks on kl a s s i f i k a t s i o o n, rühmituste (klasside) süsteem, milles kõik objektid on ära jaotatud nii, et selgub, millised neist on rohkem sarnased (evivad rohkem ühiseid tunnuseid) ja millistel on vaid mõned kõige üldisemad ühisjooned. Esimesed kuuluvad klassifikatsioonis ühtedesse ja nendesamasamadesse rühmitustesse alates kõige alamaist rühmitustest, viimased ühendatakse aga alles kõrgemate rühmituste tasemel.

Taimkatte klassifitseerimine on väga keerukas toiming ning tekitab palju laharvamusi, sest siin võib vaielda nii liigitamise objekti (taimekooslus või muu taimkatteeraldus), liigitamise aluseks olevate tunnuste ja nende pingerea (osatahtsus klassifitseerimise eri tasemeil) kui ka sarnasuse määra üle iga tunnuse avaldumisel, mis lubab eristada üksusi mingil tasemel. Nendest probleemidest annavad ülevaate R. Whittakeri (1962), V Aleksandrova (1969) ja H. Trassi (1976) koondteosed.

Taimkatte klassifikatsiooni arengule andis suuna Brüsseli botaanikakongressi (1910) otsus, mille järgi kl a s s i f i k a t s i o o n, kuhu kuuluvad kõik teatud floristilise koosseisu ja ühesuguse välisilmega kooslused ühetaolistes kasvukohatingimustes. See definitsioon aitas ühtlustada vaateid, kuid ei täpsustanud ühetaolisuse määra ega näidanud, millist kriteeriumi kolmest eelistada rühmade eristamisel ühel tasemel ja

missugust eri tasemeil. Vastavalt sellele, millist nimetatud kolmest põhikriteeriumist taimkatte klassifitseerimisel eelistati, jagunesid geobotaanilised koolkonnad kolmeks:

1) floristilised, mis seadsid esikohale liigilise koosseisu (pidades liigi esinevust olulisemaks kui liigi hulga näitajaid);

2) füsionoomilised, mis pidasid määravaks rindelist struktuuri ja eluvormilist koosseisu, hiljem aga ka liikide valitsevust rindeis ja teisi struktuuritunnuseid; sellest suunast kujunes fütotsönoloogiline ja struktuurianalüütiline käsitlus;

3) ökoloogilised ehk fütotopoloogilised, mis lähtusid kasvukoha tunnustest.

1. **Floristilist koosseisu** aluseks võtavad koolkonnad on saanud enamasti alguse töödest liigirikkas ja muutuva domineeruvusega kooslustes. Arvati, et igat koosluse tüüpi — assotsiatsiooni kui ka kõrgemaid üksusi — saab iseloomustada eksklusiivsete (ainult sellele rühmitusele omaste) **karakterliikidega**. Iseloomulikuks peeti igale liigile omast «truudusastet» (alatisest koosluses osalemisest juhusliku kaaslemiseni). Kuigi need kriteeriumid ei osutunud ammendavaiks, on liigiline koosseis tervikuna siiski nii informatiivne ja hästi töödeldav tunnus, et sellele on rajatud kõige põhjalikumalt läbitöötatud Braun-Blanquet' klassifikatsioon ja ka rida uusi, statistilisel andmetöötusel põhinevaid liigitusi.

Braun-Blanquet' koolkond (ka sigmatism, asutuse initsiaalidest SIGMA) käsitab assotsiatsiooni suhteliselt laiamahulisena. Kõrgemad üksused on liitkonnad, seltsid ja klassid; väiksemad üksused on subassotsiatsioonid, variandid ja faatsiesed. Nende nimetuste eristamiseks kasutatakse erilisi lõppe. Nimetustele lisatakse esmaskirjeldaja nime lühend ja aastaarv.

Näiteks kasutab see koolkond angervaksa koosluse korral järgmisi nimetusi:

klass <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> Tx. 37 (≈ niidud)	lõpp	-etea
selts: <i>Molinietalia</i> W Koch 26 (≈ sooniidud)	lõpp	-etelia
liitkond: <i>Filipendulion</i> (Br. Bl. 47) Lohm. 67	lõpp	-ion
assotsiatsioon: <i>Cirsio-Filipenduletum</i> Rybníček 74	lõpp	-etum
subassotsiatsioon: <i>Filipenduletum stellariosum</i>	lõpud	-etum -osum

Kõikide üksuste jaoks on välja selgitatud diagnostilised liigid s. t. karakterliigid ja diferentsiaalliigid, mis on omased osale üksustele ning puuduvad teistes, ning määratud liikide «truudus». Andmetöötlus seisneb üksikkirjelduste võrdlemises mitmes järgus ning osutub küllaltki objektiivseks (peale viimase järgu, kus määratakse üksuse taksonoomiline väärtus). Üksused on hästi seostatud keskkonnateguritega. Hinnatav on liikide süstemaatika peen eritus (eesmärgil koosluste diagnostikas kasutada liigisiseseid üksusi) ja geografism: kõikidel üksustel püütakse määrata levila.

Sigmatismi arendatakse praegusajal eriti Saksa DV-s, Saksa FV-s, Jugoslaavias ja Poolas, viimasel ajal ka Nõukogude Liidus.

2. **Välisilmet ja struktuuri aluseks võtavad koolkonnad** on vani-

mad, kuid kõige rohkem levinud põhjamaades vaese floora ning hästi eristatavate rinnete ja dominantidega taimkattes. Varasemad selle suuna esindajad piirdusid kergesti märgatavate välistunnuste (valitsevate eluvormide) alusel suurte üksuste — formatsioonide — eristamisega.

Eluvormidel põhinevad kõrgemad üksused on laialt kasutatavad tänini, eriti taimkatte kaardistusüksustena ja geograafiliselt laiemate üldistuste korral (suurematele aladele on raske leida ühiseid floristilisi tunnuseid).

Pikka aega oli kasutusel, eriti õppekirjanduses E. Rübeli ja Brockmann-Jeroschi nelikliigitus.

- I. *Lignosa* — puittaimkond (metsad ja põõsastikud)
- II. *Herbosa* — rohttaimkond (savannid, stepid, niidud, ka rohune veetaimkond)
- III. *Deserta* — kõrbetaimkond (külma- ja kuivakõrbete hajus taimkond)
- IV *Errantia* — uittaimkond (liikuvad kooslused kinnitumata taimedest vees, liival ja mujal)

Hiljem, eriti Skandinaavias ja Nõukogude Liidus (V Sukatšovi koolkonna mõjul), omandas rindeline struktuur koos dominantidega peamise diagnostilise väärtuse. Kujunes välja alamate üksuste hierarhia ja nimetamisviis. Näiteks Moskva (Aljohhini) koolkonnas moodustati üksuste nimetused järgmiselt.

	Näide männikuist (A. Uranov)	Näide steppidest (H. Dochmann)
Formatsioon	<i>Pineta silvestris</i>	<i>Stipeta Lessingiana</i>
Assotsiatsiooni- rühm	<i>Pineta silvestris hylocomiosa</i>	<i>Stipeta Lessingiana diversiherbosa florida</i>
Assotsiatsioon	<i>Pinus silvestris</i> — <i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Stipa Lessingiana</i> + <i>Filipendula hexapetala</i>
Sotsiatsioon	<i>Pinus silvestris</i> — <i>Vaccinium myrtillus</i> — <i>Hylocomium splendens</i>	<i>Stipa Lessingiana</i> + <i>Stipa rubens</i> + <i>Filipendula hexapetala</i>

M ä r k u s. + nimetuste vahel ühendab sama rinde kodominante. Nimetuste kirjutusviis muutmata.

Formatsioon hõlmab selles käsitluses kooslusi, mis on ühesuguse edifikaatoriga, näiteks metsi valitseva hariliku männiga. Monodominantsete metsade kirjeldamisel on see viis otstarbekas ja suure rakendusliku tähtsusega (edifikaator on ühtlasi valitsev puuliik ja peamine toodanguandja). Polüdominantsetes niidukooslustes on see moodus suure aastaajalise ja eriaastase varieerumise tõttu raskesti kasutatav.

Assotsiatsioonid on eristatavad kahe rinde dominantide alusel, seega peale edifikaatori tuleb arvesse veel puhma- või

rohurinde dominant. Kui arvestada ka samblarinde dominant, saame väikseimad üksused, eri rinnete dominantide kombineerumisel põhinevad sotsiaalsioonid.

3. **Kasvukohategureid** aluseks võtvaid koolkondi iseloomustab mulla ja veerežiimi oluliseks pidamine. See annab klassifikatsioonile suurema indikaatorliku, rakendusliku väärtuse ning on kasutatav ka aladel, kus taimkate on lühiealine ja tugevasti keskkonnast olenev, näiteks steppides ja kõrbetes. Ökoloogilistel teguritel baseeruv klassifikatsioon võib kujuneda tegelikult kasvukohtade, mitte koosluste liigituseks. Et aga kasvukoht on biogeotsünoosi osa, siis võib neid liigitusi pidada ka biogeotsünotilisteks; sageli korratud etteheide, et kooslust liigitatakse talle mitteomase tunnuse järgi, kaotab siis teravuse.

Ökoloogilised on näiteks Warmingi (1907), Dielsi (1910) ja Bökovi (1957) klassifikatsioonid, Pogrebnjaki metsatüpoloogia ja A. Sennikovi niidutüpoloogia.

4. Korduvalt on rõhutatud, et taimkatte klassifikatsioon peab arvestama ka koosluste arengulugu. Analooogiliselt fülogeneetilise süstemaatikaga peeti ideaalseks **fülotsönogeneetilisi klassifikatsioone**. Nüüd on ilmne, et koosluste genees ei ole otseselt võrreldav liikide tekkelooga, sest isesuguse päritoluga liikide segunemise tõttu on ta alati polüfüleetiline. Küll on aga mõeldav koosluste teket siduda floora tekkega, eriti klassifikatsiooni kõrgemal astmel. Selline klassifikatsioon on näiteks V. Sotšava poolt väljatöötatud süsteem maailma atlase jaoks, kus kogu Maa taimkatte jaotatakse kolmeks: A — põhja-välistroopiline, B — troopiline ja C — lõuna-välistroopiline; eluvormidel põhinevatele taimkonnatüüpidele järgneb selles süsteemis järgmise alama üksusena *f r a a t r i a*, mis ühendab fülotsönogeneetiliselt lähedasi formatsioone.

Näide sellest klassifikatsioonist on võetud Ida-Siberist (Olenjoki-Viljui plaatoolt):

taimkonnatüüpide süsteem	— põhja-välistroopiline
taimkonnatüüp	— boreaalne (taiga) taimkond
formatsioonide fraatria	— angariidne
formatsioonirühm	— põhjataiga lehismetsad ja -hõrendikud
formatsioon	— põhjataiga dauuria lehise hõrendikud
subformatsioon	— kesksiberi " " " "
assotsiatsioonirühm	— sambla-sambliku-puhma-lehisehõrendikud
assotsiatsioon	— sambla- (<i>Camptothecium trichoides</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i>)-drüüase (<i>Dryas crenulata</i>)-lehisehõrendikud.

Esitatud klassifikatsioonisuundade jaotus on võrdlemisi jäme, sest enamik liigitajaid kasutab mitut kriteeriumi, kusjuures eeltoodud erinevused kajastuvad peamiselt alamate üksuste eristamisel. Kõrgemate üksuste aluseks on peamistest eluvormidest tingitud suurjaotused ja nende regionaalsed alljaotused.

Eesti NSV taimkatte täielikumaid liigitusi on kolm: T. Lippmaa sünuuside klassifikatsioon (1933), L. Laasimeri taimkatte klassifikatsioon (1965) ja kollektiivselt loodud taimkatte kaardistusük-

suste klassifikatsioon, mille kõige täielikum redaktsioon on ilmunud 1970. a. («Välibotaanika»; A. Marveti taimekoosluste määraja). Kõik need klassifikatsioonid on ökoloogilis-fütotsönoloogilised, s. t. arvestavad nii kasvukoha kui ka koosluse struktuuri omadusi.

Viimastel aastakümnetel on tugevasti edenenud **matemaatiliste meetodite rakendamine** koosluste võrdlemisel, mille tulemusi kasutatakse klassifitseerimise alusena. Sellekohased meetodid võib jaotada kolme rühma: 1) meetodid, mis uurivad liikide kooslevust, s. t. koosinemist kirjeldustes; 2) meetodid, mis põhinevad koosluste sarnasuse hindamisel; 3) meetodid, mis uurivad liikide ja koosluste seost kasvukohategurite muutustega (gradientidega); viimaseid vaatleme ordinatsiooni käsitlemisel. Kõige rohkem edusamme on tehtud koosluste sarnasuse matemaatilisel määramisel.

Koosluste sarnasust võib väljendada ainult ühiste liikide arvust lähtudes, kasutades seejuures eespool vaadeldud sarnasusnäitajaid. Et koosluste võrdlemisel ei ole oluline mitte ainult esinevus, vaid ka liikide osatähtsus, siis on Jaccard'i, Sørenseni jt. valemeid täiendatud liigi hulga (biomassi, ohtruse vm.) parameetritega. Seoses masinarvutuse kasutuselevõtuga on koosluste ja nende parameetrite võrdlemisel viimasel aastakümnel pakutud sarnasusvalemite arv kasvanud väga suureks ja nende võrdlus kujunenud omaette uurimissuunaks. Siinkohal tutvustame vaid mõnda lihtsamat sarnasusvalemit.

Suurem osa valemeid on mõeldud endiselt sarnasuse näitajate arvutamiseks, mille väärtus kõigub 0 ja 1 vahel. Nii on Jaccard'i valemile andnud Ellenberg kuju

$$K_E = \frac{0,5M_a}{0,5M_a + M_b + M_c}$$

kus M_a on ühiste liikide ohtruste summa;

M_b ja M_c — ainult kooslustele eriomaste liikide ohtruste summad.

Poola botaanikud (Motyka *et al.*), arendades edasi Czeka-
nowski-Sørenseni valemit, on selle lugejaks võtnud $2M_w$, s. t. ühiste liikide väikseimate ohtrusenäitude kahekordse summa; kui näiteks 3 ühist liiki esinesid võrreldavais kooslustes ohtrustega 2 ja 5, 10 ja 3 ning 4 ja 1, siis $2M_w = 2(2+3+1) = 12$. Valemi nime-
tajas on võrreldavate koosluste liikide ohtruste summa

$$K_M = \frac{2M_w}{M_A + M_B}$$

Kui kasutada ohtruste absoluutväärtuste asemel suhtarve ($M_A = M_B = 100$), siis lihtsustub valem veelgi (Bray ja Curtis):

$$K_{BC} = \frac{2M_w}{200} 100 = M_w (0/0).$$

Teist teed on läinud uurijad, kes püüavad leida võrreldavate koosluste erinevuse määra kui nende vahekaugust hulgamõõtmelises koordinaadistikus, kus igale tunnusele vastab eri telg. Kui võrrelda kooslusi paljude tunnuste järgi, väljendub kahe koosluse vahekaugus n -mõõtmelises ruumis valemiga

$$D_{12} = \sqrt{(x_{11} - x_{12})^2 + (x_{21} - x_{22})^2 + \dots + (x_{n1} - x_{n2})^2},$$

kus x_{11} ja x_{12} on esimese tunnuse väärtused esimeses ja teises koosluses, x_{21} ja x_{22} — teise tunnuse väärtused neis kooslustes jne.

Klassifitseerimisel selle meetodi järgi määratakse punktide (koosluste) vahekaugused (erinevuste suhteline määr), hulgamõõtmelises ruumis eristatakse punktide tihedamad kogumid (süntaksonid) ning määratakse nende kogumite vahekaugused (süntaksonite erinevuste määr).

Matemaatilise klassifikatsiooni algoritme on pakkunud paljud autorid. Neid võib liigitada omakorda

1) vastavalt sellele, kas aluseks võetakse liikidevahelised korrelatsioonid (R-metoodika) või kooslustevahelised korrelatsioonid (Q-metoodika);

2) vastavalt algoritmi ehitamise printsiibile: heuristilised, mille korral klassifikatsiooni astmeid täpsustatakse klassifitseerimise käigus, ja variatsioonilised, mille korral klassisisese ja klassivälise erinevuse määr on ette antud;

3) klassifitseerimise aluseks olevate tunnuste arvu järgi: ühe-

39. tabel

Klassifitseerimisalgoritmide liigitus (B. Mirkini järgi)

	Ühendavad algoritmid		Jaotavad algoritmid	
	monoteetilised	polüteetilised	monoteetilised	polüteetilised
Variatsioonilised	L. Orloci — 1, 1967	L. Orloci — 2 T. Frey, 1971	G. Lance & W Williams, 1966	A. Edwards & L. Cavalli-Sforza, 1965
Heuristilised		P Terentjevi korrelatsiooniplejaadid, 1959 J. Braun-Blanquet' (SIGMA) metoodika Wroclawi dendriidimeetod, 1951 B. Mirkini plokimeetod, 1970	W Williams & J. Lambert, 1959 D. Goodall, 1953	P. Mac Naughton-Smith <i>et al.</i> , 1964

tunnuselised ehk monoteeatilised või hulgatunnuselised ehk polüteetilised;

4) klassifitseerimiskäigu loogika järgi: ühendavad ehk induktiivsed ja jaotavad ehk deduktiivsed; ühendamismooduse korral võib lähtuda mis tahes rühmitusest, mille piires sarnasus on suurem etteantud väärtusest, või siis lähtuda liikide paarist, mille vahel on sarnasus suurim, ning sellele järjest lisada vähesarnaseid objekte.

Ülevaate kasutatavamatest klassifitseerimisalgoritmidest annab 39. tabel.

ORDINATSIOON

Kui lähtuda taimkatte pidevusest, siis on selle kirjeldamise ja uurimise põhiliseks meetodiks ordinatsioon, uurimisobjektide (liikide, nende rühmituste, koosluste) järjestamine piki mingisuguseid telgi, mis määravad taimkatte varieerumise. Ordinatsioonitelgedeks võivad olla keskkonnategurid, kasvukohtade järjestus maastikus või nende muutused ajas; sel juhul on tegemist otseordinatsiooniga. Kuid teljed võivad kajastada nii reaalselt eksisteerivaid tegureid ja nende kombinatsioone kui ka erinevusi üksikobjektide sarnasuses või nendevahelistes seostes, mille reaalne põhjus on teadmata (kaudordinatsioon).

Vastavalt sellele, kas järjestamine toimub ühe või mitme telje järgi, eristame ühe- ja mitmemõõtmelist ordinatsiooni.

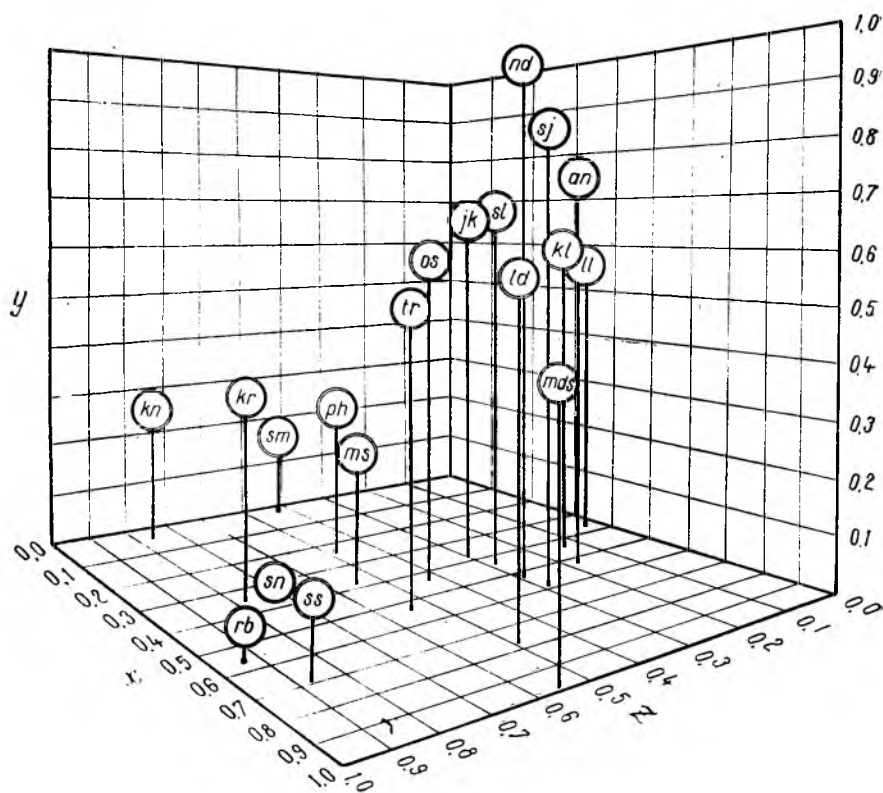
Ordinatsioonimeetodi alged tekkisid sõltumatult mitmes koolkonnas, millest olulisemad olid L. Ramenski tööd (1925) NSV Liidus ökoloogiliste ridade kohta, St. Kulczynski (1925) tööd Poolas, mis panid aluse sarnasusindeksite kasutamisele ja dendriidimeetodile, H. Ellenbergi (1948) tööd Saksa FV ökoloogiliste skaalade kohta ning J. T. Curtise (1959) ja R. Whittakeri tööd, mis arendasid välja tervikliku meetodika kontinuumi kontseptsiooni kohaselt. Seega on eri maade uurijad tulnud korduvalt sarnaste kontseptsioonide juurde.

L. Ramenski meetodika lähtub juhtivate tegurite tundmisest. Võetakse tähtsuselt olulisim tegur ja valitakse kaks rühma kirjeldusi, mis vastavad selle teguri äärmistele väärtustele (näit. kõige kuivemailt ja kõige niiskemailt kasvukohtadelt). Nende vahele paigutatakse vahepealsed kirjelduste rühmad, kasutades erilist elektiiivse keskmise meetodit. Kui kirjeldused on rühmitatud ühe telje suhtes, järgneb igas rühmas analoogiline järjestamine tähtsuselt järgmise telje suunas. Nii võidakse arvestada ka tähtsuselt järgmisi tegureid. Meetodi eeliseks on ökoloogilisus (kõigi teadmiste arvestamine, mis on teada juhtivate tegurite kohta) ja koosseisu statistiline arvessevõtt, puuduseks aga telgede valiku ning telje lõikudeks jaotamise subjektiivsus (statistilise kontrolli puudumine).

Visconsini koolkonna polaarsete ordinatsiooni metoo-

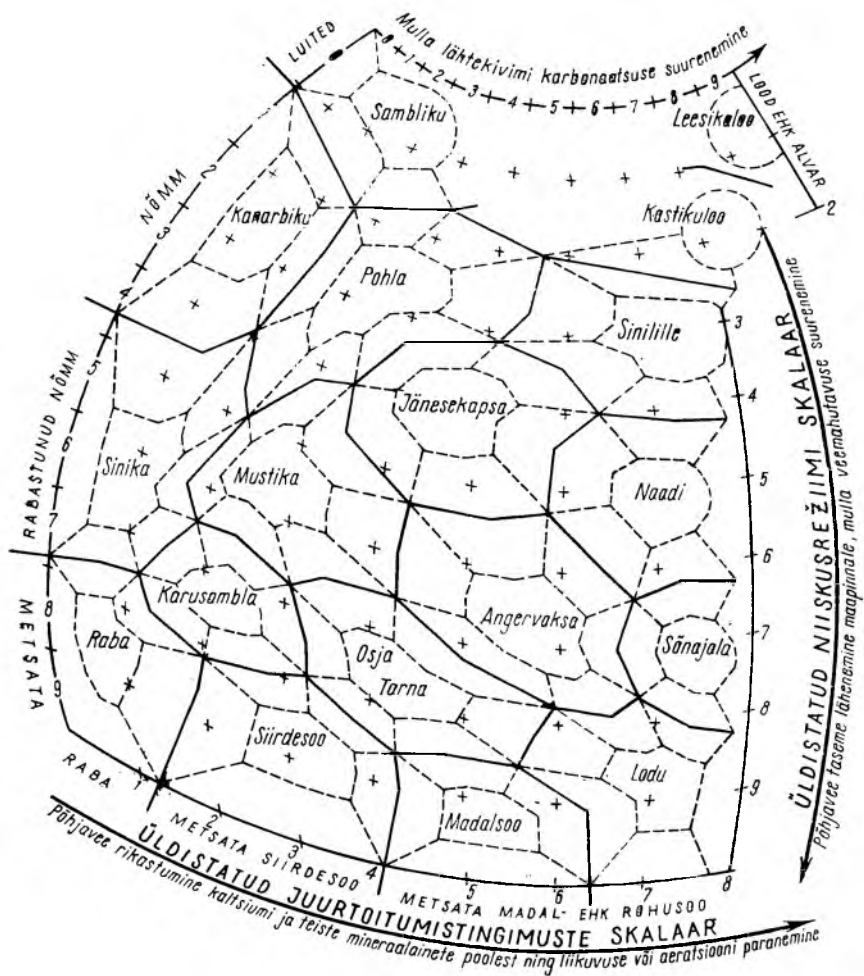
dika (Bray & Curtis, 1957) kohaselt leitakse esmalt kaks kõige erinevamat kooslust, mis saavad esimese telje tippudeks. Kasutades sarnasuse indekseid, järjestatakse sellele teljele kõik ülejäänud kooslused. Teise telje tippudesse võetakse jällegi kaks omavahel kõige erinevamat kooslust, mis esimesel teljel jäävad keskpaika. Analoogiliselt leitakse kolmas telg ja ka järgmised teljed. Arvutusalgoritmid on suhteliselt lihtsad ja jõukohased ka keskmise võimsusega arvutitele. Meetod võimaldab püstitada tööhüpoteesi, missugustele teguritele või tegurikompleksidele leitud teljed vastavad; seda kõige vaieldavamast osast toimingust kontrollitakse teiste meetoditega.

Edasiseks sammuks oli faktorianaalüüsi rakendamine, mis võimaldas matemaatilise rangusega eristada nii maksimaalse varieerumise telgi kui ka määrata nende arvu ja osakaalu. Fakto-

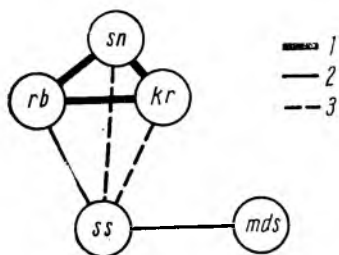


96. joonis. Eesti metsakasvukohatüüpide keskmiste näitajate ordinaatsioon kolmemõõtmelise skeemina (Lõhmus, 1974). Lähem seletus tekstis.

Tüüpide lühendid: ll – leesikaloo, mkl – (mets-)kastikuloo; sm – sambliku; kn – kanariku; ph – pohla; jk – jänesekapsa; ms – mustika; kr – karusambla; sl – sinilille; nd – naadi; an – angervaksa; os – osja; tr – tarna; sj – sõnajala; sn – sinika; ld – lodu; mds – madalsoo; ss – siirdesoo; rb – raba.



97. joonis. Eesti metsakasvukohatüüpide ordinatsioon tasapinnalise skeemina (Lõhmus, 1974). Täisjoonega on tähistatud kasvukohatüüpide ja katkendjoontega üleminekuliste alltüüpide piirid. Ristikestega on tähistatud koordinaadistik skalaaride alusel. (Skalaar on arvuline näitaja, mis seob kahte või enamat karakteristikut, mis on ühesugusel määral seotud uurimisandmetega).



98. joonis. Mõnede kasvukohatüüpide erinevusmääral põhinev dendriit (Lõhmuse, 1974 järgi). Erinevust väljendab vahekaugus $(I - K_*)$, mille väärtused on antud 40. tabelis, samas ka kasvukohatüüpide lühendid. Jäme joon — $(I - K_*) \leq 30$; peen joon — $(I - K_*) = 31 - 60$; katkendjoon — $(I - K_*) = 51 - 60$.

Rabastuvate ja soometsade kasvukohatüüpide suhteliste kauguste ($I-K_s$) maatriks (Lõhmuse järgi, 1974)

	kr	mds	ss	rb
sinika (sn)	0,24	0,91	0,60	0,26
karusambla (kr)		0,92	0,60	0,30
madalsoon (mds)			0,50	0,92
siirdesoo (ss)				0,50
raba (rb)				

Sørenseni sarnasusindeks (vt. 27. tabel) $K_s = \frac{2a}{A+B}$, kus A — valitsevate

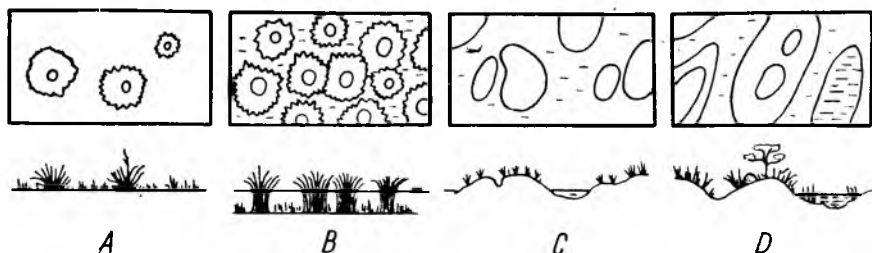
liikide katvuste ruutjuurte summa ühes kasvukohatüübis, B — sama teise kasvukohatüübi kohta ja a — mõlemale kasvukohatüübile ühiste valitsevate liikide väiksemate katvuste ruutjuurte summa.

rianalüüs on seotud võimsama arvutustehnikaga, mis võimaldab sooritada vajalikke tömahukaid arvutusoperatsioone.

Eestis on polaarse ordinatsiooni meetodit kasutanud metsakasvukohtade uurimisel E. Lõhmus. Ordinatsioon toimus taimekoosluste liigilise koosseisu alusel, arvestades liikide osatähtsust (võttes ruutjuure keskmise katvuse hinnangust). Eristatud metsakasvukohtade erinevuste hulgamõõtmeline (suhteliste kauguste) maatriks (40. tabel) transformeeriti kolmemõõtmeliseks Bray ja Cur-tise meetodil; selgus, et x -telg ühendas äärmuslikku kuiva kasvukohta (sambliku) kõige märjemaga (madalsoon), z -telg karbonaatset kuiva leesikaloo kasvukohta happelisema märja rabakasvukohaga, y -telg — sinika kasvukohta naadi kasvukohaga (96. joonis). Selline ruumiline ordinatsioon oli küll piltlik, kuid praktiliseks kasutamiseks vähesobiv. Eristatud rühmituste ökoloogiline võrdlus näitab, et kasvukohateguritest avaldavad kõige suuremat mõju veerežiim ja lähetekivimi karbonaatsus (või sellega seoses olev mulla happesus). Et viimane on omakorda seoses mulla õhustatusega, võib kogu kasvukohatüüpide mitmekesisust kujutada kahe peateljega (üldistatud niiskusrežiim ja toiterežiim) määratud pinnale (97. joonis). Sama maatriksi andmeid dendriidimeetodil kujutades võib saada kahemõõtmelise skeemi, nagu see on osaliselt näidatud 98. joonisel.

KOMPLEKSSED TAIMKATTEÜKSUSED (KOMBINATSIOONID)

Taimkatte üks üldisi seaduspärasusi on koosluste või nende fragmentide alaline esinemine kõrvuti, iseloomulike paaride, ridade või kombinatsioonidena olenevalt sellest, kuidas paiknevad kasvukohad maastikus. Koosluste koosinemine võimaldab ühendada nad kompleksseteks taimkatteüksusteks, viimaseid aga võtta omaette uurimisobjektina ning nende abil kirjeldada taimkattet mis tahes mõõtkavas. Komplekssete taimkatteüksuste kirjeldamine on eriti vajalik taimkatte kaardistamisel. Et üksikkoosluste kujutamine on nende väikese ulatuse tõttu tavaliselt võimatu, siis on kaardistusüksused enamasti kompleksed. Selliseid üksusi nime-



99. joonis. Koosluse horisontaalse diferentseerumise astmed, ülal plaanis, all profiilis (orig.).

A — mätlik niit; B — suurlarnastik üleujutusosal, rohumättad ja mättavahed on erinevais tingimuses; C — samblamättad siirdesoo: mätastel oligotroofsed, vahemikes mesotroofsed liigid; D — sambla (peenar-) mättad ja nendevahelised älved rabas; nii mätastel kui älvetes mitme koosluse fragmente.

tatakse ka lihtsalt kompleksideks, horoloogilisteks üksusteks ehk fütotsönohoorideks.

Kompleksed taimkatteüksused koosnevad lihtsaimal juhul kahest kooslusetübist, millest kumbki on seotud vastava mikro- või nanoreljeefi vormiga. Mätlikul niidul vahelduvad mättamoodustajad (puhmikulised kõrrelised või lõikheinalised) võsundiliste või sammassjuureliste taimedega, mis täidavad mätaste vahemikke. Kui mättad on väikesed ja madalad ning tingimused nende sees ja nende vahel erinevad vähe, võib kooslust vaadelda ökoloogiliselt homogeenisena (99. joonis, A). Suuremate ja kõrgemate mätaste korral erinevad mättapealsed ja mättavahed tingimuste poolest tunduvalt ja neid asustavad eri sünuusid või mikrotsönoodsid (99. joonis, B). Sellist heterogeenset kooslust nimetatakse tihti kompleksseks, kuid seda võib vaadelda ühtlasi kompleksina kahest kooslusetübist, millest ühe fragmendid on mättail, teise omad mättavahedes. Siirdesoodes ja rabades on mättad veel suuremad, ümarad, kuppeljad või piklikud, peenrataolised, mättavahedes aga arenevad niiskuslembesed või koguni veetaimede kooslused (99. joonis, C). Sellist taimkatet käsitleb enamik uurijaid kahe või enama koosluse tüübi kompleksina, näiteks mäta-älve- või peenar-lauka-kompleksina. Nii samblamätastel kui ka nende vahel võivad kooslused omakorda eristuda vastavalt veetasemele, nii et igal mikro- või vormil kujuneb mitu kontsentriselt paiknevat kooslust (99. joonis, D).

Esitatud näite puhul kujunevad kompleksed kooslused homogeenisest kooslusest kasvukoha ökoloogilise kahestumise teel mätaste kasvu käigus. Teistel juhtudel (näiteks tundras või poolkõrbes) on komplekssus tingitud kasvukohatingimuste erinevustest mikro- või vormidel, mis on tekkelt abiootilised (näit. tingitud mulla kohrutumisest või sooldumisest)

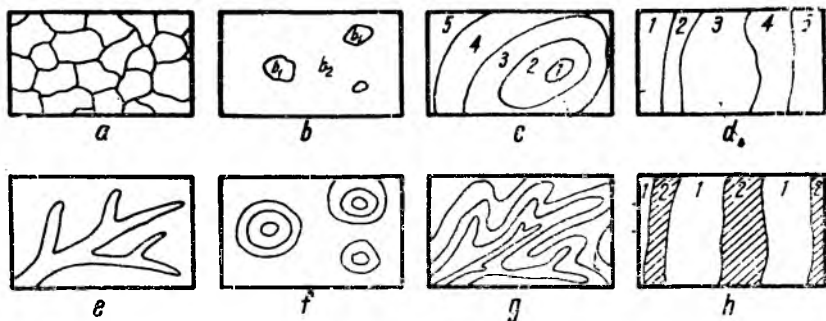
Toodud näidete analüüsimisel selgub, et koosluste komplekside kirjeldamine peab hõlmama peale osalevate koosluste tunnuste veel nende suurus- ja paiknemisvahekordade iseloomustuse. Näiteks

mätta-älvekomplekside korral tuleb näidata mätaste kõrgus, keskmine läbimõõt, orienteeritus ilmakaarte suhtes, mätaste ja älvete pinna protsentuaalne suhe. Viimase määramiseks kasutatakse transekti- või sammumeetodit (kui pole olemas suuremõõtkavalisi aerofotosid) (vt. ka 94. joonis).

Samasugune suhe (nagu kirjeldatud näidetes koosluse ja kooslusekomplekside vahel) ilmneb uuesti suuremate komplekssete üksuste kirjeldamisel ja kaardistamisel. Kaardimõõdu vähendamisel on koosluste asemel tegemist kõrgematest taimkatteüksustest eraldistega (või seesmiselt komplekssete üksustega, mille sisemist struktuuri pole võimalik kajastada selles kaardimõõdus), koosluste komplekside asemele aga tulevad kõrgemate taimkatteüksuste kompleksid. Heaks näiteks on kuplilise moreenmaastiku taimkate, mis kontuuride paigutuselt meenutab eelkirjeldatud mätliliku kompleksi (99. joonis, C ja D). Positiivsetel pinnavormidel, nagu kuplitel ja mõhnel, on arumetsad või nendest tekkinud teiskooslused palu või sūrja tüübirühmast, kuivemad ülalpool, niiskemad nõlva alumises osas ja jalamil. Negatiivsetel pinnavormidel — nõgudes ja lohkudes — on sood ja soostunud niidud, millel kuivematest märjemateni võib jällegi olla kontsentriiline paigutus.

Nendest näidetestki nähtub, et mitmesuguses mõõtkavas võivad korduda teatavad taimkatteüksuste paigutuse mustrid, mille kirjeldamisel on otstarbekas lähtuda vähestest tüüpidest kui mudelitest. Kui eraldised on enam-vähem ühesuurused, siis sarnaneb muster kärjega (k ä r j e m u s t e r); kui üks eraldis on pinnalt palju suurem teistest ja moodustab neile tausta, tekib saareline muster; kontsentriiliste vöödena ümber mingi keskme kujuneb vööline ehk ringmuster; rööbikute vöödena paiknevad eraldised moodustavad r i b a m u s t r i (see võib olla ka ringmustreri juht raadiuse suurenemisel); ribad harunemisel kujuneb o k s a m u s t e r (100. joonis, e). Kirjeldatud lihtsaimas (esimese järgu) mustris võib iga eraldis olla omakorda kirjeldatav mõne mustritüübina. Nii saame keerukama teise järgu mustri, näiteks saareline muster, mille «saared» on vööliised (100. joonis, f), oksamuster, mille «oksad» on ribamustriga (100. joonis, g). Need on kõige sagedamini esinevad näited taimkattekaartidelt.

Mustri kirjeldamisel tuleb peale kontuuride suuruse ja kuju arvestada ka nende kvalitatiivseid erinevusi, mingit tüüpi eraldiste kordumist teatud seaduspärasusega või järjestumist. Lihtsaimal juhul, kahe komponendi korral, võivad erinevad eraldised moodustada kas saarelise mustri ($b_1 b_2$ taustal või vastupidi, 100. joonis, b) või ribamustri (1 vaheldub 2-ga) (100. joonis, h). Kolme komponendi korral suureneb mustrite mitmekesisus märksa, kusjuures erilist tähelepanu pälvivad korrapärased ring- ja ribamustrid. Kui eraldised paiknevad juhtiva keskkonnateguri muutumise (gradiendi) suunas seaduspärasel ruumilisel järgnevuses, räägitakse r i d a d e s t. Kui reas on kooslused ühtlasi ajalises järgnevuses, on



100. joonis. Taimkattemuster (orig.):

a – kärjemuster; *b* – saareline muster; *c* – vööline ehk ringmuster; *d* – ribamuster; *e* – oksamuster; *f* – saareline + vööline muster; *g* – oksa- + ribamuster; *h* – ribamuster kahest komponendist. Numbrid tähistavad eri tüüpi eraldusi.

tegemist suktsessiooniseeriaga ehk vahetuste reaga. Nii võime järvekaldal eristada vööliselt erinevate soostumisastmete ridu, mäenõlval kõrgusastmete ridu, mandriservas vööliselt erinevate humiidsusastmete ridu jne.

Esitatud näited ja tutvumine taimkattekaartidega veenavad, et seaduspäraste muustrite esinemine on taimkatte üldine omadus, mida tuleb alati arvestada, kuid mis avaldub teravamini teatud mõõtkavades kaartidel olenevalt maastiku struktuurist ja taimkatte omadustest. Mõned taimkatteeraldised (kooslused, nende süntaksonid või kompleksid) esinevad alati koos, kõrvuti iseloomulike kombinatsioonidena. Suurusjärgult eristatakse maismaataimkattes mikrokombinatsioone läbimõõduga kümneist sadade meetriteni (need on tavaliselt koosluste kompleksid traditsioonilises tähenduses); mesokombinatsioone, mis hõlmavad sadu meetreid või kilomeetreid ja on seotud taimkatte paiknemisega keskmise suurusega pinnavormidel, mesoreljeefivormidel; makrokombinatsioonid mis ulatuvad kümnetesse kilomeetritesse ja on seotud makroreljeefivormidega; lõpuks megakombinatsioonid, mis hõlmavad sadade kilomeetrite suurusi mandriosi.

Iga sellise suurusjärgu piires on võimalik eristada muustritüüpe, tüpologiseerida komplekse (s. t. eristada komplekside tüüpe, tüübiriühmi jne.), järjestada sellesse kuuluvaid üksusi ridadeks, liigitada ridu ja kasutada teisi klassifitseerimise mooduseid. Mingi territooriumi taimkatte kirjeldamisel on seega esmane ülesanne välja selgitada, missuguse suurusjärgu kombinatsioonid on antud mõõtkavas eristatavad, ning kirjeldada nende struktuuri vajaliku detailisusega.

Näiteid mikro-, meso- ja makrokombinatsioonide kohta Eestis on esitatud 41. tabelis.

Kompleksed taimkatteüksused mõnedes Eesti maastikes

Suurus- järk	Kõrvemaa metsa- ja rabamaastikus	Lõuna-Eesti metsamaastikus	Alutaguse nõmme- ja metsamaastikus
Mikro- kombi- natsioo- nid	puis-älveraba (= peen- ra-älvekompleks), puis- laukaraba; rabasaarte kooslused	mõhna metsakooslused (rida: laane- ja palu- metsad); järvekallaste ja nõosood kooslused	luidete nõmmemetsa kooslused; kriivadeva- heliste nõgude soode kooslused
Meso- kombi- natsioo- nid	rabamassiivi taimkate (rida: servamäe, raba- männik, puis-älveraba, puis-laukaraba, lage- raba)	suuremate kuplite ja liitvormide taimkate (rida: jalami salumets, nõlva ja lae sūrja- mets)	sisemaaluidestiku taimkate (luided, krii- vad, nõosood jm.)
Makro- kombi- natsioo- nid	soostike taimkate (ra- bamassiivid, soojärved, rabasaared jm.); met- samassiivide taimkate	kõrgustike taimkate järvestike (järverühmade) taimkate	metsamassiivide taim- kate, soostike taimkate

TAIMKONNAD JA TAIMKONDLIKUD ISEÄRASUSED

Korduvalt on püütud anda tüpoloogilist klassifikatsiooni, mis hõlmaks kogu maailma taimkatet. Alles viimasel ajal süveneva rahvusvahelise koostöö raames on teadlastel õnnestunud kooskõlastada üldiselt vastuvõetavate üksuste nomenklatuuri.

Esitame selle alljärgnevalt Ellenbergi ja Mueller-Dombois' viimases redaktsioonis (1967). Taksonoomilised astmed on selles tähistatud järgmiselt: I, II — formatsiooniklassid (eestikeelses tõlkes on siin kasutatud nimetustes — taimkond); A, B. — formatsioonirühmad; 1, 2, 3.. — formatsioonid (viimastest on toodud vaid mõned näited).

I. METSATAIMKOND (liitunud võrastikuga metsad)

A. Igihaljad metsad (igihaljad puuliigid on ülekaalus)

1. Troopilised vihmametsad. 5. Mangroovmetsad. 9. Igihaljad okaspuumetsad.

B. Heitlehised metsad (heitlehised puuliigid ülekaalus)

C. Kseromorfsed metsad (jagunevad kõva-, tork- ja turdlehisteks)

II. HÖRENDIKUTAIMKOND (vene k. редколесья, ingl. k. woodlands)

A. Igihaljad hõrendikud

B. Heitlehised hõrendikud

C. Kseromorfsed hõrendikud

III. POÖSASTIKUTAIMKOND (alljaotused A, B ja C nagu eelmisel)

IV PUHMASTIKUTAIMKOND

- Peale A, B ja C (analoogiliselt eelmistega) eristatakse veel
- D. Sambla-, sambliku- ja puhmatundrad
- E. Puhmarohked samblasood

V ROHTTAIMKOND (maismaal)

- A. Savannid
- B. Stepid
- C. Niidud
- D. Rohusood
- E. Sooldunud sood (rohttaimede ja poolpõõsastega)
- F. Muud rohundikooslused
 - 1. Püsirohundikooslused.
 - 2. Efemeerikooslused.
 - 3. Ajutised rohundikooslused.

VI. HAJATAIMKOND (kõrbed jt. hajusa taimkattega taimkonnad)

- A. Kaljutaimkond
- B. Liivataimkond
- C. (Päris-) kõrbetaimkond

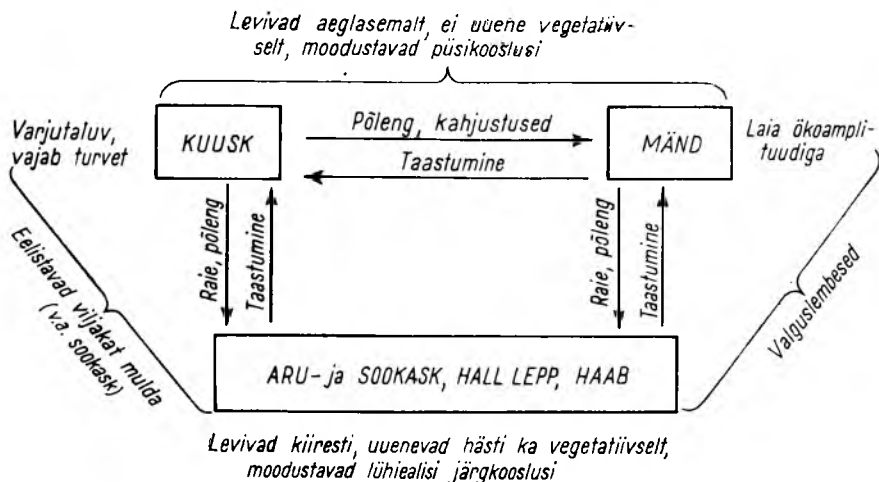
VII. VEETAIMKOND

- A. Öötsikud
- B. Roostikud
- C. Juurduv ujutaimkond
- D. Juurduv veesisene taimkond
- E. Ujuv mageveetaimkond

Taimkondade piires on suuri ökoloogia, struktuuri ja dünaamika erinevusi, mida tuleb taimkatte kirjeldamisel arvestada. Peatume siinkohal tähtsamate metsavööndi formatsioonirühmade iseärasustel; teiste vööndite taimkatet iseloomustame järgmises peatükis.

Metsad. Põhjapoolkera metsi on geobotaanikud kõige paremini ja mitmekülgsemalt uurinud. Enamik koolkondi on lähtunud metsade taimekoosluste uuringuist. Metsade botaaniline uurimine on toimunud tihti käsikäes metsandusliku uurimistööga. Metsanduse põhiobjektiks on puude kogum metsas, puistu, kus toimub puidu kui suure tähtsusega loodusvara taastootmine. Eriti metsatakseerimine, statistikal rajanev õpetus puude ja puistute mõõtmisest, on andnud palju meetoodilisi võtteid, mida on rakendatud hiljem ka teiste koosluste uurimisel. Metsade liigitamisega tegelev metsatüpoloogia on taimkatte klassifikatsiooni üks katsekive ja rakendusalasid.

Metsakooslustel on iseärasusi, mis metsa taimkatte uurimisele on vajutanud oma pitseri. Kõigepealt on metsad suhteliselt keeruka struktuuriga mitmerindelised kooslused, kus puurindel on enamasti tugev mõju allolevatele rinnetele. Puud on pika elueaga ja nende kasvukäik on hästi uuritav aastarõngaste abil. Puude vanuse ja kõrguse kaudu on hõlbus hinnata puude kasvukiirust kui kasvukoha headuse näitajat (seda väljendab puistu boniteet). Puude juurdekasvu dünaamika kajastab hästi kasvukohas toimuvaid muutusi ja on selle indikaatoriks. Nii on puistu uurimine tihedalt seotud kasvukohtade ökoloogilise uurimisega. Metsa areng (uuenemine, vanuseklasside iseärasused, konkurents puurindes jm.) on ökoloogilise regulatsiooni musternäide.

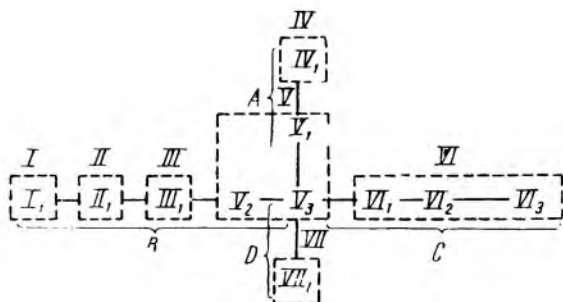


101. joonis. Puuliikide vaheldus Eesti metsades (orig.).

Lageraied, harvem looduslikud katastroofid (tuli, torm, kahjurirüüsted) kutsuvad metsades esile valitseva puuliigi vahelduse. Eesti metsades on valitsevaid puuliike vähe ja vahelduskeem seetõttu suhteliselt lihtne: okaspuud vahelduvad raiejärgselt lühiealiste, nn. pehmete lehtpuudega, viimased asenduvad aja jooksul uuesti pikaealiste okaspuudega, kusjuures varjutaluv kuusk võib headel muldadel välja tõrjuda valguslembese männi (101. joonis). Väheviljakatel liiv- ja turvasmuldadel vaheldust ei toimu.

Metsade mitmekesisuse kirjeldamisel on keskseks mõisteks metsatüüp. Uhte metsatüüpi kuuluvad metsaosad (puistud), mis on ühesugused liigilise koosseisu, rindelisuse, kasvukohatingimuste, uuenemistingimuste ja puuliikide vaheldussuundade poolest ning nõuavad ühesuguseid metsamajanduslikke meetmeid. Kriteeriumide rohkuse tõttu võetakse eristamisel tegelikult aluseks kas floristiline koosseis, dominandid või juhtivad keskkonnategurid. Et metsatüüpide valimik mingil alal sõltub kohalikest füüsilis-geograafilistest tingimustest (kliima, reljeef, mullastik), siis on välja töötatud mitmesuguseid regionaalseid ja lokaalseid tüpoloogilisi klassifikatsioone.

V Sukatšovi tüpoloogias on metsad jaotatud kõigepealt püsikooslustes valitseva puuliigi järgi (*Piceeta*, *Pineta* jt.): igaühel on eristatud kasvukohatingimuste alusel tüübirühmad, hilisema nimetusega tsüklid, mida reastatakse vee- ja toiterezüümi järgi nn. ökoloogilis-fütotsönoloogilisteks ridadeks (102. joonis). Keskkel kohal skeemis paikneb tsükkel *Oxalidos*, kuusikutes *Piceeta oxalidos*, männikutes *Pineta oxalidos* jne. Erinevale puuliigile vaatamata on alumised rinded ühetaolised ja näitavad kasvukohatingimusi (mida rõhutatakse A. Cajanderi jt. koolkondades) Tsük-

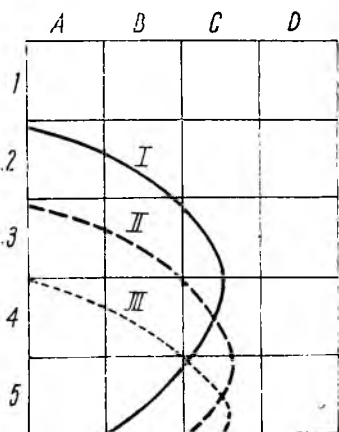


102. joonis. V. Sukatšovi ökoloogilis-fütotsönoloogiliste ridade skeem metsakoosluste klassifitseerimiseks.

Assotsiatsioonirühmad ja assotsiatsioonid: I — *Sphagneta*; II — *Pineta sphagnosa*; III — *Pineta polytrichosa*; IV — *Pineta cladinoso*; V — *Pineta hylocomiosa*; VI — *Pineta composita*; VII — *Pineta herbosa*. A, B, C ja D — read.

Is on üks või mitu metsatüüpi, mis vastavad ühele või mitmele assotsiatsioonile; viimast peab Sukatšov väiksemaks ja põhiliseks üksuseks fütotsönoloogilises klassifikatsioonis.

Ukraina koolkonna (P Pogrebnjak, D. Vorobjov) tüpoloogias on kolm järku: kõige väiksem üksus on p u i s t u t ü ü p; püsikoosluse ja selle järgkoosluste puistutüübid moodustavad koos sama kasvukoha ajutiselt metsata kooslustega m e t s a t ü ü b i; viimane on sisuliselt kasvukohatüüp laias tähenduses (seria Gausseni, Laasimeri jt. tähenduses) Kõige jämedam üksus, mis koondab eri regionaalsetes tingimustes olevad kasvukohalt analoogilised tüübid, on e d a t o o p. Edatoope on 24 ja nad on kujutatavad kahe-mõõtmelisel skeemil, mille koordinaatideks on kasvukohtade jao-

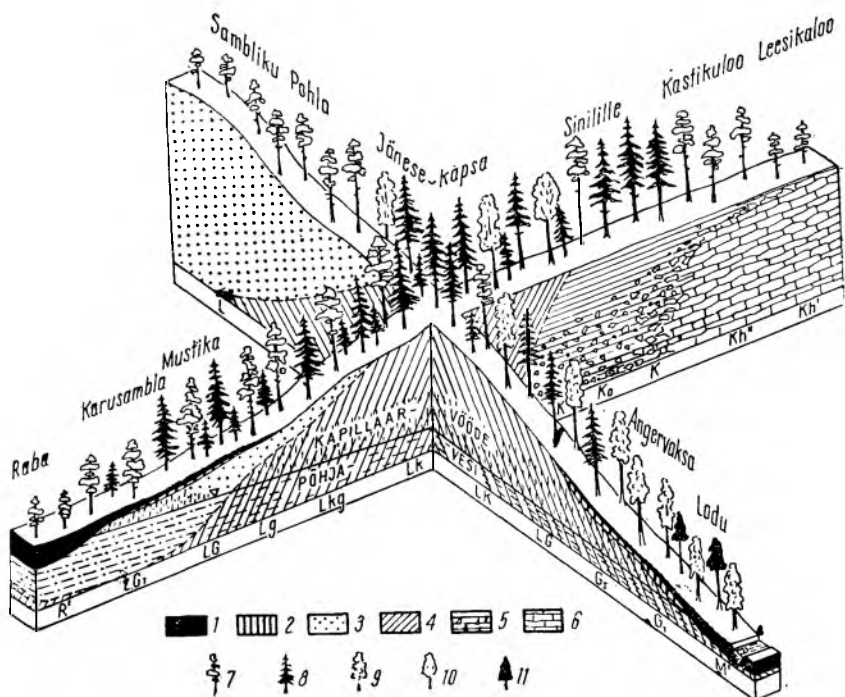


103. joonis. Ukraina koolkonna metsatüpoloogide klassifikatsiooniskeem.

Olalt alla — hügrotoobid: 1 — kuiv; 2 — värske; 3 — niiske; 4 — märg; 5 — vesine (soo); vasakult paremale — trofotoobid: A — väga vaesed; B — võrdlemisi vaesed; C — võrdlemisi viljakad; D — viljakad mullad. Näitena on toodud sookailu (*Ledum palustre*) ökoloogiline amplituud eri piirkondades: I — Jakuutia lõunaosas, II — Komi põhjajärgis, III — Euroopa-osa segametsade võõndis (Vorobjovi, 1953 järgi).

tus veerežiimi järgi hügrotoopideks (0 kuni 5) ja mulla viljakuse järgi trofotoopideks (A kuni D) (103. joonis). Edatoopide määramiseks kasutatakse indikaatortaimede ökoloogilisi skaalasiid: näiteks angervaks kasvab edatoopides C_4 , C_5 , D_4 ja D_5 .

Eesti NSV-s võeti sõjajärgsel perioodil A. Karu eestvõttel kasutusele kohalik tüpoloogia, milles kujunes neli klassifikatsiooniastet: tüübiklassid (arumetsad, soostunud ja soometsad), tüübirühmad (nõmme-, palu-, laane-, salu-, sürja-, loo-, lodu-, sooviku-, madal-soo-, siirdesoo-, raba- ja kõdusoometsad), kasvukohatüübid (Sukatšovi nimetuste ning Pogrebniaki indeksitega, näiteks kanarbikutüüp A_1) ja metsatüübid kitsamas mõttes (vastavalt valitsevale puuliigile kasvukohas, näiteks kanarbikumännik). Uue tüpoloogilise skeemi on ordinatsioonimeetodil välja töötanud E. Lõhmus (104. joonis). Peale metsanduses oluliste levinumate metsatüüpide leidub Eestis kohati omapäraseid metsakooslusi, mis pakuvad taimegeograafiliselt ja geobotaaniliselt erilist huvi oma reliiktsuse või ökoloogilise omapära tõttu. Sellised on lammimet-



104. joonis. Metsakasvukohatüüpide seos mulla lähtekivimite ja nendel kujunenud muldadega:

1 — turba- või kõduhorisont (A_0); 2 — turvastunud huumushorisont (A_0A_1); 3 — liiv; 4 — karbonaadivaba või -vaene liivsavimoreen; 5 — karbonaatne (rähkne) liivsavimoreen; 6 — paas; 7 — mänd; 8 — kuusk; 9 — kask; 10 — haab; 11 — sanglepp. Muldade nimetused vastavalt kehtivatele lühenditele.

Skeem on koostatud üldistatud ordinatsiooni põhjal (96. joonis).

sad (endise nimetusega uhtlammi-metsad) jõgede üleujutusala-
del, pangametsad (klindialused metsad) pankrannikul, sanglepi-
kud rannaliival, hiismetsad (laialehiste metsade fragmendid) jt.

Sood on metsade järel olnud teine põhjamaade geobotaanikute
meelisobjekt. Sookoosluste lihtne ja ulatuslikul alal ühesugune
koosseis on soodustanud ökoloogilisi ja võrdlev-regionaalseid
uuringuid. Vähene inimõju on võimaldanud selgitada looduslikke

42. tabel

Sootaimede jaotus eluvormide järgi ja nende osa turbatekkes

Eluvorm	Veekogude kallastel ja madalsoodes	Rabades ja siirdesoode rabamättail
Puud	sanglepp (k, p), sookask (k, s)	mänd (k, p, v)
Põõsad	pajud (k), madal kask (k, s), porss (v)	—
Kääbus- põõsad (puhmad)	—	vaevakask, sookail, hanevits, sinikas, kanarbik, küüvits, jõhvi- kas, kukemari (j, p, v)
Poolpõõsad	soopihl (r, s)	—
Puhmik- püsikud	raud-, mätas-, eris-, luhatarn (j, t), sepsikad (j), sinihelmikas (j)	tupp-villpea , raba-jänesvill, nokkhein (j, t),
Võsund- püsikud	enamik tarnu (j, r), püstkastik (j); pilliroog , konnaosi, hundinui, võhumõök (r), ubaleht (s)	rabamurakas (r, s), rabakas (r)
Kodarik- püsikud	mürkputk, soo-piimputk (j); või- pätakas	huulhein
Samblad	pruunsamblad (l)	turbasamblad , raba-karusammal (l), maksasamblad
Samblikud	—	põdrasamtlikud

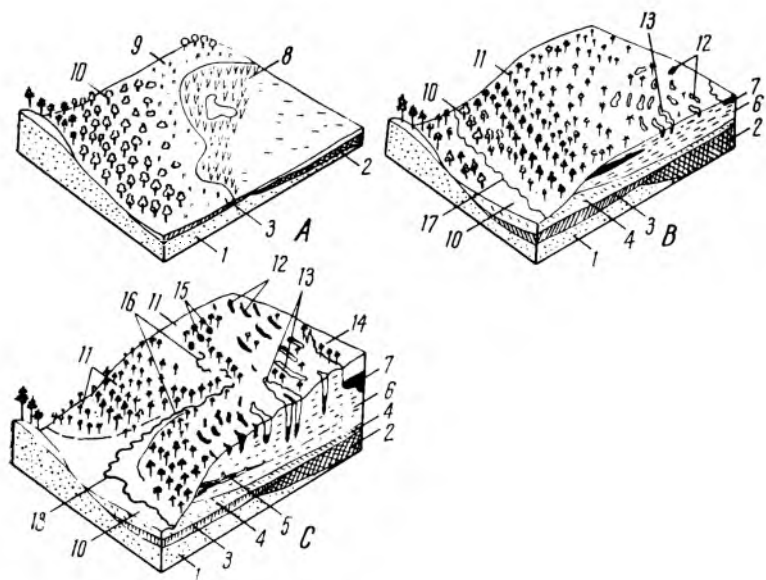
Turbas säilivad taimeosad on antud lühenditena sulgudes: k — koor, korp;
p — puit; l — lehed, rohtsed varred; v — viljad, kähbid; s — seemned; j —
juureosad; r — risoomid; t — lehetuped.

Peamised turbatekitajad on antud poolpaksus kirjas.

arenguprotsesse ja kliimakskooslusi. Soode areng on kergesti kindlakstehtav turbalasundi eri kihtide vanuse ja koosseisu järgi: see on kui arhiiv, mis on talletanud kõik sookoosluste muutused aastatuhandete vältel. Seetõttu on soode arengut võimalik rekonstrueerida kogu jääajajärgse aja kohta ja siit järeldusi teha (palünoloogia meetodeil) ka ümbritsevate alade taimkatte arengu kohta.

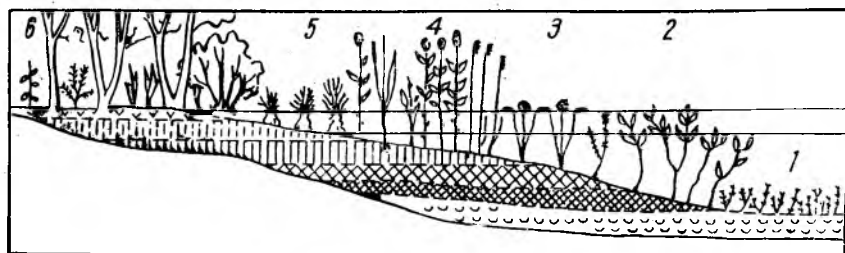
Soo on maastiku erilise arengusuuna — soostumise — tagajärg. Soostumine on taimejäänuste puudulik lagunemine veerohkes ja hapnikuvaeses keskkonnas ning siin tekkiva orgaanilise materjali — turba — ladestumine. Vastavalt vete ja taimkatte iseloomule kujunevad mitmesuguse toitesisalduse jm. omadustega turbaliigid. (Soode paiknemist reljeefil vt. 138. joonisel.)

Sookoosluste moodustajatena ning turbatekitajatena etendavad peamist osa turbasamblad. Erakordse veemahutavuse ja vee happelisuse suurendamise võime tõttu loob turbasamblakamar äärmiselt omapärase, pidevalt juurdekasvava orgaanilise substraadi kõigi teiste taimede kasvuks. Teistest taimerühmadest etendavad sookooslustes olulisemat osa nn. pruunsamblad (hüdrofiilsed päris-



105. joonis. Soo areng Eestis (orig.). A — järve kinnikasvamine boreaalsel perioodil, servas madalsoo; B — soo on jõudnud rabafaasi; tekivad esimesed laukad; C — praegune arenguaste: raba keskosas on laukad ja suur sekundaarne laugasjärv; on kujunenud vett väljaviiv rabaoja.

1 — fluvioglatsiaalsed liivad ja saviliivad; 2 — järvesetted; 3 — madalsooturvas; 4 — siirdesoturvas; 5 — tugevamini lagununud turba vahekihid; 6 — rabaturvas; 7 — turbamuda; 8 — järveroostik; 9 — madalsoo; 10 — siirdesoo; 11 — raba; 12 — älved; 13 — laukad; 14 — laugasjärv; 15 — rabalehtrid; 16 — rabaoja algmed (osalt lasundi sees); 17 — servamäre oja algmetega; 18 — soost väljavoolav oja.



106. joonis. Suktsessioonirida eutroofse järve kalda kinnikasvamise näitel (Firbasi, 1949 järgi):

1 — mändvetikakooslus järve põhjas; 2 — penikeelekooslus; 3 — ujulehtedega veetaimede kooslus; 4 — roostik; 5 — suurarnakooslus; 6 — sanglepakooslus. Igale kooslusele vastab eri järvemuda või turba kujunemine. Näidatud on ka kõrgeim ja madalaim veetase.

lehtsamblad, nagu sibirikud, vildikud, teravtipud jt.), võsundilised ja puhmikulised lõikheinalised (tarnad, villpead, jänesevillad), putuktoidulised püsikud (huulheinad, võipätkad), kanarbikulaadsed kääbuspõõsad (kailud, kukemarjad, jõhvikad) ja vähesed esindajad teistest sugukondadest (soopihl, ubaleht, murakas jt.) Üle vaate turbatekitajatest Eesti soodes annab 42. tabel.

Soode arengu algastmeil võivad kasvukohatingimused olla väga mitmesugused olenevalt toitvate vete mineraalainete- ja hapnikusisaldusest. Nii on kardinaalselt erinev allikasoodete toitumine survelestest või surveta põhjavetest, lammi- ehk luhasoodete toitumine jõgede üleujutusvetest ja nendega kaasatoodavast mudast, õõtsiksoodete toitumine järvede kaldail või tavalisemate pärismadalsoodete segatoitumine reljeefinõgudes. Turbakihi tüsenemine soo arengu vältel mõjub taimede kasvukeskkonda vaesestavalt ja toiterikkama keskkonna (eutroofsed) kooslused aja jooksul taanduvad toitevaese keskkonna (oligotroofsete) koosluste ees. Seda üleminekuvormi, mille korral lohkudes ja niredes püsib veel eutroofseid sünnuuse, vaesunud mätastele aga on tunginud oligotroofsed sünnuused, nimetatakse siirdesooks. Siirdesoods võib leiduda ka ainult sellele faasile iseloomulikke (mesotroofseid) taimeliike (niitjas tarn, alpi-jänesevill). Oligotroofsed turbasamblad on eriti tugevad keskkonnamõjutajad: tekib lausaline turbasamblaist substraat, millel suudavad kasvada ainult oligotroofsed taimed, kes lepivad siinse sademelise toitumisega (mineraalained ja vesi tulevad sademete ja tolmuaga)

Soode areng on seega suurel määral autogeenne, mis tingib omapäraste, ümbritsevast maastikust väga vähe olenevate isereguleeruvate koosluste ning nendest kooslustest koosnevate komplekssete taimkatteüksuste moodustumise. Nende üksuste ruumiline struktuur kujuneb peamiselt samblakamara kasvu ja läbi kamara filtreeruvate vete koosmõjul. Samblasünnuused loovad sookooslusi, mis koosluste kompleksideks kombineerudes moodustavad tervik-

likke soomassiive ja viimaste ühinemisel soostikke. Soomassiivi kasv tervikuna määrab üksikkoosluste edasise saatuse selle pinnal ja võib väljavoolavate vetega mõjutada ümbritsevate alade mulda ja taimkatet.

Niidud. Niiduks nimetatakse biogeotsünoosi (ökosüsteemi), milles taimkatte moodustavad peamiselt tihedalt kasvavate mitmeaastaste mesofüütide (eriti kõrreliste) kooslused ja mille mullas toimub kamardumine. Niitude mulla veevaru on küllaldane taimekasvuks kogu aasta vältel, kuid madalate temperatuuride tõttu talvel taimekasv vaibub (merelistes piirkondades võib talvine puhkeperiood puududa). Ökoloogiliste taimerühmade ja aastarütmi poolest erinevad niidud steppidest, kus valitsevad mitmeaastased kserofüüdid ja lühikese vegetatsiooniperioodiga taimed (efemeerid, efemeroidid) ning taimekooslustel on kaks puhkeperioodi, talvine ja suvine. Stepikooslustega võrreldes on vahepealsete omadustega niidustepi- ja looniidukooslused, kus esineb kserofüüte ning suvel võib kasv katkeda põua tõttu. Niidud on üleminekute kaudu seotud ka rohusoodega, kus valitsevad niiskuslembed püsikud ja mulla kamardumine läheb üle turvastumiseks.

Niidud on kõige laiemalt levinud parasvöötme kõigis merelise kliimaga osades, kuid soodsais kasvukohtades võivad esineda ka tundra-, stepi- ja kõrbevööndis ning mägedes vastavates kliimatilistes kõrgusastmetes.

Kõlvikutena on niidud r o h u m a a d, mida võib kasutada nii heina- kui ka karjamaana. Niitude uurimisega tegeleb niidundus.

Tekkelt on niidud kas esmased (primaarsed) või teisesed (sekundaarsed). Rohtsed mesofüüdid saavad kestvalt moodustada puudeta kooslusi vaid eritingimustes, nimelt üleujutusaladel (lammiiniidud), merevee ja niiske merekliima mõjupiirkonnas (rannaniidud), lühikese vegetatsiooniperioodiga külma niiske kliima korral (tundraniidud ja mäginiiidud). Mujal püsivad rohttaimekooslused lühikest aega või ainult pideva inimõju (niitmise, karjatamise) korral ning viimase lakates võsastuvad, metsastuvad. Eestis on enamik niite kujunenud endistele metsa- ja põllumaadele. Ekstensiivse kasutamise korral jäeti niitudele puude ja põõsaste tukki; nii tekkisid eriti Lääne-Eestile varem nii iseloomulikud puisniidud, kus liigiline koosseis oli eriti rikas metsa-, mõnikord ka sootaimede lisandumise tõttu. Intensiivse maakasutuse korral asendatakse looduslikud niidud kultuurniitudega, mille koosseisus valitsevad kõrgema produktiivsusega ja söödana väärtuslikumad heintaimed.

Niitude taimekooslustes etendavad peamiselt osa valguslembed rohttaimed, eluvormilt valdavalt püsikud — hemikrüptofüüdid, mis hästi taluvad maapealsete osade ajutist hävimist, sest uuenevad kulukihis peituvate pungade varal. Maa-aluste osade järgi eristatakse sammajuurelisi (aasristik, äiatar, võilill jt.; eelistavad hästi õhustatud muldi) ja narmasjuurelisi (kibetulikas, kõrrelised, tarnad). Narmasjuurelised jagunevad võsundilisteks, hõre- ja tihepuhmikulisteks, kusjuures viimased võivad moodustada kohastu-

musena halvale aeratsioonile suuri mättaid (mätastarn, luht-kastevars, sinihelmikas). Vähem on niitudel geofüüte — mugul- ja sibultaimi (laugud, kanakoole). Üheaastaste taimede (terofüütide) osatähtsus niitudel on väike ja suureneb vaid hõredama taimkatte korral, eriti seal, kus inimene oma mõju avaldab (lisandub ristõielisi umbrohte)

Maapealsete osade kasvu iseärasuste poolest võib eristada roomavaid (roomav metsviits, valge ristik), maapealsete võsundite abil laienevaid (hanijalg), väänduvaid (võrm) ja väänlate abil ronivaid (hiire- ja seahernes) niidutaimi. Vegetatiivse uuenemise viisid on niitudel suure osatähtsusega, kusjuures olenevalt tingimustest võivad need mõnel liigil vähem või rohkem välja areneda (näiteks punasel aruheinal).

Toitumisviisi poolest valitsevad niidutaimede seas niisugused autotroofid, millel on tihe seos (sümbioos) seentega (mükotroofid, näiteks enamik kõrrelisi), mügarbakteritega (bakteriotroofid, kõik liblikõielised) või mõlema rühmaga (hiire- ja seaherned jt. liblikõielised). Väiksem osa niidutaimi on poolparasiitse (robirohud, kamarad jt. mailaselised), veel vähem parasiitse (soomukad, võrmid) eluviisiga.

Rakenduslikult eristatakse niidutaimede seas nelja rühma:

kõrrelised — moodustavad tavaliselt peamise kasuliku heinamassi;

liblikõielised ja loalised — moodustavad väheväärtusliku osa heinast;

liblikõielised — lämmastikurikas komponent;

rohunid — kõikide teiste sugukondade taimed.

Peale selle jaotatakse niidutaimed söödavuselt kolme rühma: söödavad, söödamatud ja mürgised taimed.

Niidukoosluste struktuuri iseärasusteks on rohtse taimemassi tihe koondumine kahte horisonti — **rohustusse** (maapealsed osad) ja **kamarasse** (maa-aluste osade pindmine kiht koos uuenemispungade ja kuluga). Kamaras toimub intensiivne taimeosade lagunemine mullaorganismide toimel ja huumuse teke.

Rohustusse (seda nimetatakse niidunduses ka heinkamaraks, taimikuks) on koondunud arvukalt isendeid (või võsusid), mis sageli kuuluvad paljudesse eri liikidesse ning on mitmesugustes arengujärgkudes. Rohttaimede eluruumi diferentseerumine ökoloogilisteks nišsideks on toimunud nii vertikaalstruktuuris (eri kasvuvormide jaoks) kui ka ajaliselt (eri fenorütmitüüpidele). Rohurindes võib eristada mitut allrinnet (84. joonis). Osal taimedel on lehtede peamass alumises horisondis (rosettpüsikud, nagu võililled, teelehed jt.; aluskõrrelised, nagu punane ja lamba-aruhein), teistel seavastu on võsud ühtlaselt lehistunud ka ülemises osas (oksised püsikud, nagu köömen, hiirehernes; pealiskõrrelised, nagu

harilik orashein); peale nende moodustavad maapinnal roomavad püsikud (roomav metsviits) ja teiste taimede noorjargud kõige madalama, otse maapinnal areneva allrinde.

Niidukooslustes ei ole sellist üksikliikide — dominantide — pidevat ja lugevat üleolekut teistest nagu boreaalsetes metsades. Eriaastane muutlikkus ja kasvukohtade ebaühtlus suurendab kirevust veelgi. Seetõttu on niidukoosluste klassifitseerimine dominantide alusel raske ja väga tinglik ning enamik kasutatavamaid liigitusi põhineb kasvukohaomadustel. Neist on nõukogude geobotaanikas tuntum A. Sennikovi klassifikatsioon, milles niidutaimkond jaotatakse viide formatsiooniklassi:

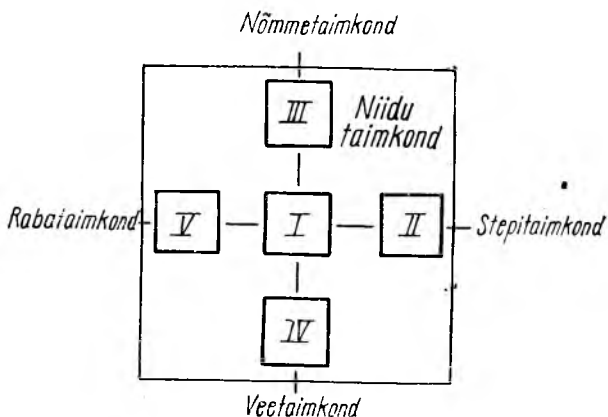
- I — tõelised ehk eumesofüütsed niidud
- II — stepistunud ehk eukseromesofüütsed niidud
- III — nõmmeniidud ehk psühromesofüütsed niidud
- IV — soostunud ehk hüdromesofüütsed niidud
- V — sooniidud ehk oksülomesofüütsed niidud.

Uleminekuid nende klasside vahel väljendab lihtne skeem (107 joonis), millel on ilmne sarnasus metsade liigitusega kahe juhtiva teguri järgi (103. joonis). Niidu-uurijad, kes on töötanud suurte

43. tabel

Eesti looduslike rohumaade tüübiklassid ning -rühmad

Tüübiklassid ja tüübirühmad	Kasvukoht	Saagikus ts/ha
1 Soorohumaad (rm.)	Üle 30-cm tusedusega turba l (soodel)	
11 Madalsoorohumaad	Eutroofsel turba l	
111 Pärismadalsoode rm.	Põhjaveetoitumisega	2—10
112 Luha (madal)soode rm.	Üleujutustoitumisega	8—20
113 Allik (madal)soode rm.	Surveliste põhjavete toitumisega	4—8
114 Oõtsik (madal)soode rm.	Järvelise toitumisega	2—4
12 Siirdesoorohumaad	Meso- või oligotroofsel turba l	2—6
2 Looduslikud niidud	Õhukesel turba l või mineraalmullal	
21 Soostunud niidud (sn.)	Turba tusedus alla 30 cm	
211 Liigirikkad sn.	Karbonaatsel lähtekivimil	4—12
212 Liigivaesed sn.	Karbonaadivaesel lähtekivimil	2—6
22 Luhaniidud	Jõgede üleujutusladel	6—20
23 Rannaniidud	Soolakulistel muldadel	8—15
24 Aruniidud	Kuivadel ja parasniisketil muldadel	
241 Pärisaruniidud ehk pärisarud	Parasniisketil kamarakarbonaatsetil ja kamar-leetmuldadel	2—12
242 Looniidud ehk looarud	Paealadel (loopealsetel)	1—5
243 Sürjaniidud ehk künkaarud	Karbonaatsetil moreenküngastel	3—5
244 Paluniidud ehk paluarud	Kuivadel vaestel leetmuldadel	1—4



107. joonis. Niitude klassifikatsiooniüksuste (assotsiatsioonirühmade) skeem A. Sennikovi (1956) järgi. Lähem seletus tekstis.

jõgede lammidel (L. Ramenski, A. Markov), rõhutavad seevastu juhtivate teguritena üleujutuse kestust ja alluviaalsust (setete ladestumise intensiivsust) ning soovivad võtta need niidukoosluste ordinatsiooni aluseks.

Eesti niidukoosluste klassifikatsioon on antud 43. tabelis.

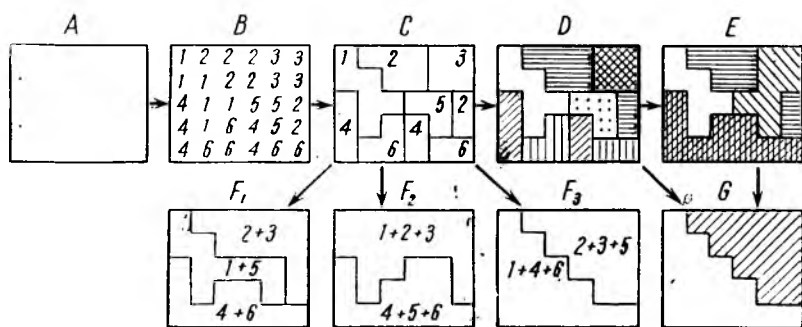
RAJONEERIMINE

Klassifikatsiooni käsitlemisel tutvusime taimekoosluste liigitamisega nende suurema või väiksema sarnasuse alusel mitmesugusteks klassifikatsiooniüksusteks — süntaksoniteks. Kõik need üksused on territoriaalsed, s. t. nad on lahutatamatult seotud mingi territooriumiga (vastandina fülogeneetilise süstemaatika taksonitele, mida võime liigitada olenemata sellest, kus nad asuvad).

Komplekssete üksuste vaatlemisel nägime, et neid moodustavaid süntaksonideid ei ühendata kombinatsioonideks mitte tunnuste sarnasuse, vaid alatise koosinemise alusel mingil territooriumil, seega ka need üksused on territoriaalsed. Mis tahes komplekse ehk kombinatsioone (kui nad on ühes suurusastmes) võime jällegi rühmitada sarnasuse alusel; nii saame komplekside tüpoloogilise klassifikatsiooni. Kuid komplekse võime ühendada ka teiste niisama suurtega, mis asuvad kõrvuti samal territooriumil; nii saame suuremad, kõrgema astme kompleksed üksused. Niisuguste territoriaalsete üksuste võrdlemisel selgub, et mida suuremad nad on, seda vähem on neis olulisi sarnaseid jooni ja seega nende rühmitamine sarnasuse alusel ning tüüpide eristamine, s. t. tüpoloogi-

line klassifitseerimine, kaotab mõtte. Suurte territoriaalsete üksuste võrdlemisel etendavad üha olulisemat osa nende erinevused, nende individuaalsed iseärasused, mille poolest nad erinevad kõigist teistest sama suurus- ja klassifikatsiooniastme üksustest. Seetõttu on suurte territoriaalsete üksuste eristamine nende oluliste omaduste alusel hoopis iselaadi üldistamisvõte, mida nimetatakse rajoneerimiseks; selle tulemust kaardipildis nimetatakse rajoneeringuks. (Mõned uurijad nimetavad igasugust territoriaalsete üksuste eristamist rajoneerimiseks; sel juhul tuleb vahet teha varem käsitletud tüpoloogilise rajoneerimise ja siin vaadeldava individuaalse rajoneerimise vahel.) Neid mõisteid selgitab 108. joonis.

Olulised erinevused rajoneerimisel on seotud ala paiknemisega just teatud geograafilises piirkonnas, selle pinnachituse, kliima jm. iseärasustega: iga rajoneerimisüksus on maailmas ainukordne (individuaalne). Seetõttu nimetatakse rajoneerimisüksusi alati geograafiliste kohanimedega ning just kohanime järgi on neid hõlbus ära tunda ja tüpoloogilistest üksustest lahus hoida. Rajoneerimisüksused on territoriaalselt terviklikud, s. t. nad ei saa esineda mitme «tüki» või «saarena» teiste üksuste foonil. Tüpoloogilised üksused seevastu esinevad tavaliselt rohkete üksiktükidena. Üldtuntud rajoneerimisüksused Eesti geograafias on näiteks Vooremaa, Sakala kõrgustik, Lääne-Eesti madalik. Neile kõigile on



108. joonis. Territooriumi liigestamine tüpoloogilisel ja rajoneerimise printsiibil (orig.).

Nooled näitavad teostamise järjestust. *A* — kogu uuritava ala ulatuses võetakse korrapäraselt kirjeldamispunktid (proovitükid); *B* — neis punktides tehtud kirjeldused rühmitatakse tüüpideks (kooslusteks), mis tähistatud numbritega 1 kuni 6; *C* — tüüpide alusel piiritletakse eraldised; *D* — ühesugused alad saavad ühesuguse tähistuse (signatuuri); saadakse tüpoloogiline kaart; *E* — kui on teada, et näiteks tüübid 3 ja 5 on lähedased (ühes tüübirühmas) ning 4 ja 6 alati kõrvu olles moodustavad kompleksi, võib neid kaardi üldistamisel ühendada kõrgema astme tüüpideks, saadakse üldistatud tüpoloogiline kaart; *F* — kui ühendada eraldised kahe- või kolmeaupa nii, et saadud suuremad eraldised on terviklikud ja omavahel erinevad, saadakse rajoneerimiskaart; antud juhul on võimalik kolm erinevat rajoneeringut *F₁*, *F₂* ja *F₃*; *G* — rajoneerimiskaart võib piiride poolest ühtida üldistatud tüpoloogilise kaardiga, kui eri rajoneerimisüksused (antud juhul 1+4+6 ja 2+3+5) on ühtlasi kõrgemal astmel üldistatud tüpoloogilised üksused. Skeemil on kontuurid ümardamata; tegelikul kaardistamisel joonte generaliseerimine oleb kaardi mõõtkavast ja etteantud täpsusastmest.

omased iseärasused, mis teevad nad kordumatuks; voori võib esineda mitmel pool maailmas, kuid Vooremaa on ainus.

Põhimõtteliselt võib mis tahes suurusjärgu territoriaalseid üksusi käsitleda individuaalsete erinevuste (rajoneerimise) või tüpoloogilise sarnasuse seisukohalt. Kuid teadusliku töö efektiivsuse huvides on otstarbekas käsitleda väikesi üksusi tüpoloogiliselt, et iga eraldise iseärasustesse süüvimata esile tuua nende ühised üldised jooned. Väga suuri territooriume (näiteks mandreid või nende osi) on seevastu mõttekas käsitleda ainult nende erinevuste seisukohalt, sest ühiseid jooni on neil vähe ja need ei kannata küllalt informatsiooni. Keskmise suurusjärguga üksuste uurimisel võimaldavad teha üldistusi nii nende sarnased kui ka erinevad jooned. Seetõttu on mõeldav ühtede ja samade territoriaalsete üksuste (näiteks kõrgustike, mäestike) käsitus nii tüpoloogilises kui ka individuaalses (regionaalses) plaanis.

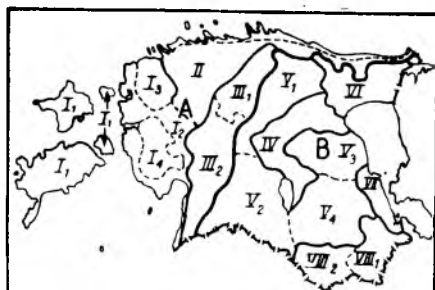
Mõnikord on otstarbekas neid printsiipe kasutada kombineeritult: suurte rajoneerimisüksuste piires eristada eri tüpoloogilisi üksusi ja viimaste nimetustes seda märkida. Nii kujunevad regionaalselt piiratud tüpoloogilised klassifikatsiooniüksused, nagu Lääne-Eesti puisniidud, Alpide mägimetsad jt.

Rajoneerimisel teadusliku üldistusena on nii teoreetiline kui ka praktiline tähtsus. Näiteks uute kultuurtaimede introductseerimisel ja kasvatusalade planeerimisel on oluline tunda eri maakohtade mullastiku ja agrokliima omadusi; selles aitabki territooriumi mullastikuline või vastavalt agrokliimaatiline rajoneering.

Rajoneerimine võib toimuda mitmesuguse detailsusega. Traditsiooniliselt on eesti keeles vähima rajoneerimisüksuse nimetuseks *valdkond* (teatud suurusega valdade rühmitus), mis vastab vene autorite rajoonile. Kõrgemad rajoneerimisüksused on piirkond, ringkond, provints, regioon, riikond. Eri teadusaladel on rajoneerimisüksuste arv ja nimetused erinevad.

Botaaniliste tunnuste alusel läbiviidud rajoneering võib olla 1) floristiline, kui aluseks on liikide vm. taksonite levilad, 2) geobotaaniline, kui aluseks on taimekoosluste klassifikatsiooni üksused, s. t. süntaksonid, 3) kompleksne botaanilis-geograafiline, kui arvestatakse nii ühtesid kui ka teisi. Rajoneerimisel võib pidada teistest olulisemateks väga mitmesuguseid tunnuseid, mistõttu rajoneeringuid võib olla palju. Kui aga võrreldavad alad erinevad üksteisest väga tugevasti, kajastub see ka mis tahes olulise tunnuse kasutamisel, seega ilmneb objektiivse seaduspärasusena. Kui võrreldavad alad erinevad vähe, siis rajoneeringu subjektiivsus suureneb ja selle tähtsus ning rakendatavus on väike.

Eestis on floristilise rajoneeringu andnud K. P. Kupffer (1925), hiljem T. Lippmaa (1935). Geobotaanilise rajoneeringu autor on L. Laasimer (1965), kelle järgi meie vabariigi territoorium jaguneb kahte allprovintsi, milles on kokku 8 rajooni ja 13 allrajooni (109. joonis). Nõukogude Liidu geobotaanilise rajoneeringu järgi asub



1 2 3 4

109. joonis. Eesti NSV geobotaaniline rajoneering (L. Laasimeri, 1958 järgi).

A — Lääne-Baltikumi geobotaaniline allprovint. I — Lääne-E. niitude ja puisniitude rajoon; 1 — saarte aruniitude ja arupuisniitude allrajoon; 2 — mandri lääneosa aruniitude ja arupuisniitude allrajoon; 3 — Loode-E. soostunud niitude ja soode allrajoon; 4 — Kasari jõgikonna ja Pärnu soode allrajoon. II — Loode-E. ja Põhja-E. rannikuvööndi aruniitude rajoon; klindi allrajoon (märgitud katkendjoonega). III — Vahe-E. rabade ja lodumetsade rajoon; 1 — lodumetsade allrajoon (Kõrvemaa); 2 — rabade allrajoon (Soomaa). B — Ida-Baltikumi geobotaaniline allprovint. IV — Pedja jõgikonna soode ja lamminiitude rajoon. V — Ida- ja Kesk-E. kuusikute ja kuusesegametsade rajoon; 1 — Pandivere kõrgustiku allrajoon; 2 — Sakala kõrgustiku allrajoon; 3 — Vooremaa allrajoon; 4 — Otepää kõrgustiku allrajoon. VI — Kirde-E. rabade ja lodumetsade rajoon (Alutaguse). VII — Emajõe alamjooksu ja Peipsi edelaranniku lammisoode rajoon, VIII — Kagu-E. liivaste männimetsade rajoon; 1 — moreenkuplistiku ja Piusa oru allrajoon; 2 — Mõniste männimetsade allrajoon.

110. joonis. Väljavõtte botaanilis-geograafilisest liigestusest (Isatšenko, 1977).

Täpitatud (1) on lõunataiga metsade levikuala, valgeks on jäetud kuusesegametsade ala, jooneline (2) on kesktaiga; 3 — vööndi piir; 4 — provintsi piir, mis eraldab Balti Valgevene allprovintsi (I¹) ja Valdai-Onega (I²) allprovintsi.

Eesti ala Euraasia taigaoblasti (selle Ida-Euroopa provintsi) edelapiiril (110. joonis).

Rajoneerimisüksuste piiride kohta kehtib geobotaaniliste piiride kohta öeldu: piirid on fikseeritavad vaid teatud mõotkavas; mõotkava suurendamisel nad muutuvad siirdevöönditeks, ähmastuvad. Viimasel ajal on rajoneerimisprobleeme püütud lahendada statistiliste meetodite abil; nii on saadud näiteks Pihkva oblasti rajoneering.

KARTOGRAAFILINE KUJUTAMISVIIS

Eespool võisime vaadelda fenoloogilist kaarti (vt. 12. joonis). areaalikaarte (vt. 43. joonis ja järgmised) ja arealipiiride üldistamisel saadud floristilise rajoneerimise kaarte (vt. 66. joonis ja esikaane siseküljel). Taimekoosluste uurimise tulemusi võib samuti kujutada kaardina, millel on näidatud ühe mingisuguse koosluse paigutus ja ruumilised iseärasused (vt. 85. joonis), sama tüüpi koosluste kordumine mingil alal või siis rajoneerimine kui koosluste leviku seaduspärasuste üldistus (vt. 109. joonis). Selliste eri tüüpi kaartide võrdlus võimaldab teha mõningaid üldisemaid järeldusi nähtuste kartograafilise kujutamise kohta.

Kaarte võib liigitada kõigepealt vastavalt a i n e a l a l e, mida

nad kajastavad. Käesolevas õpikus vaatleme fenoloogilisi kaarte (näitavad taimede aastaajalise arengu geograafilisi seaduspärasusi), floristilisi kaarte (näitavad liikide või kõrgemate taksonite, samuti flooraelementide või floorade levikut ning sellel põhinevaid geograafilisi üldistusi) ja geobotaanilisi ehk vegetatsioonikaarte (näitavad koosluste, mitmesuguste geobotaaniliste üksuste struktuuri ja levikut ning neil põhinevaid seoseid taimkatte ja keskkonna vahel jm.). Ka üldised füüsilis-geograafilised ja maastikukaardid annavad tihti vajaliku kujutluse taimkattest ja taimede elutingimustest.

Geobotaanilised kaardid omakorda võivad kajastada reaalsel, uurimise ajal olemasolevat taimkatet või näidata taimkatet, mis oli alale iseloomulik enne selle kultuuristamist (rekonstrueeritud taimkatte kaardid). Taimkatet võib näidata ka kasvukohtade järgi. Sel juhul saame fütotopoloogilise kaardi, kus pearõhk on kasvukohatüüpide leviku kujutamisel.

Kaardi teine oluline tunnus on mõõtkava, suhe, mis näitab, mitu korda on reaalseid nähtusi vähendatud kaardil kujutamiseks. Vastavalt mõõtkavale on kaardil võimalik kujutada ainult teatud suurusjärgus territoriaalseid üksusi (eraldisi). Peale õiges suurusvahekorras antud kujutiste võib kaardile kanda mittemõõtkavaliste märkidena üksikobjekte, mille arvu piirab jällegi mõõtkavast olenev pinna suurus. Vastavalt mõõtkavale jaotatakse kaardid järgmiselt:

väikese mõõtkavaga	— alla 1:1 000 000,
keskmise mõõtkavaga	— 1:25 000 kuni 1:1 000 000,
suure mõõtkavaga	— 1:5 000 kuni 1:25 000.

Mõõtkava korral üle 1:5000 on juba tegemist plaaniga. Geobotaanilistel kaartidel määrab mõõtkava, milliste klassifikatsiooniüksustega kujutatakse taimkatet (44. tabel).

Kolmandaks võetakse kaartide liigitamisel aluseks andmestiku üldistusaste ja viis. Kaardid, mis kujutavad konkreetseid uurimisobjekte (leiukohti, üksikpuid, looduskaitseobjekte jm.) on analüütilised kaardid vastandina sünteetilistele, millel on üksiknähtud üldistatud ning antud eraldiste, piiride, sama-joonte jm. kujul, mis sellistena looduses ei eksisteeri.

Kui kaardil antud piirjoon eraldab ala, kus mingi objekt (liik, assotsiatsioon) esineb, sellest alast, kus ta puudub, on tegemist areaalikaardiga laiemas mõttes. Ühel areaalikaardil võib kujutada ka mitut areaali, kuid igaüks neist on siis tähistatud erineva piirjoonega või kaetud erinevate märkide või värvidega.

Uhetunnuseliste piirjoontega kaartide vastandiks on rohkettunnuseliste piirjoontega kaardid, millel on kujutatud eraldised, s. t. territoriaalsed üksused. Viimaseid võib saada andmete üldistamise teel kahel viisil. Ühel juhul sama tüüpi üksused (näiteks sama assotsiatsioon, taimkonnatüüp) korduvad kaardil, sest nad on üldistatud sarnaste tunnuste alusel; sellised kaardid on tüpo-

Geobotaanilistel kaartidel näidatavate üksuste olenevus määtkavast
(B. Vinogradovi, 1976 järgi, täiendatult)

Määtkava	Eraldise suurusaste ja tähis (Vinogradovi järgi)	Klassifikatsiooniuksused, mille näitamiseks on määtkava kõige kohasem
1 : 100 000 000	petahoorid — P	laiusvööndid *
1 : 30 000 000	terahoorid — T	taimkonnatüübid, allvööndid **
1 : 10 000 000	gigahoorid — G	formatsiooniklassid
1 : 3 000 000	megahoorid — M	formatsioonirühmad ***
1 : 1 000 000	makrohoorid — ma	formatsioonid, kõrgusvööndid
1 : 300 000	mesohoorid — me	assotsiatsiooniklassid
1 : 100 000	mikrohoorid — mi	assotsiatsioonirühmad
1 : 30 000	nanohoorid — n	— „ —
1 : 10 000	pikohoorid — p	assotsiatsioonid ja väiksemad üksused
1 : 3 000	femtohoorid — f	— „ —
1 : 1 000	atohoorid — a	— „ —

* Näiteks floristiliste vööndite kaart (48. joonis) on määtkavas 1 : 160 000 000, maailma floristiline ja geobotaaniline kaart õpiku sisekaanel on määtkavas 1 : 90 000 000.

** Näiteks drüüase levikukaart (44. joonis) on määtkavas 1 : 30 000 000.

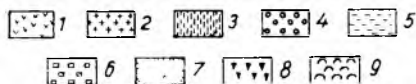
*** Näiteks Eesti NSV kaardid on õpikus (66. ja 109. joonis) määtkavas 1 : 5 000 000.

loogilised kaardid ning neil on sama tüüpi eraldiste jaoks kasutusel alati ühesugune viirutus, värv või siffer. Teisel juhul on kõik eraldised individuaalselt erinevad, sest nad on üldistatud neile omaste iseärasuste alusel; niisugused kaardid on rajoneerimiskaardid ning neil on igal eraldisel eri number, siffer või nimi, mis näitab nende kordumatust. Kohanimelised eraldised (Lääne-Eesti rajoon vms.) viitavad rajoneerimisprintsibile, värvid võivad aga trükitehnilistel põhjustel rajoneerimiskaardil ka korduda. Selles õpikus esitatud kaartidest on näiteks maailma taimkatte kaart koostatud tüpoloogilisel, maailma floristiline kaart (mõlemad sisekaanel) aga rajoneerimisprintsibil. Teistest laialt kasutatavatest kaartidest on näiteks puistuplaanid, majandite mullastikukaardid, maailma taimkattevööndite kaardid koostatud tüpoloogilisel põhimõttel, geoloogiliste lademetega kaardid, mullastikuvaldkondade kaardid, administratiivjaotuse kaardid jt. rajoneerimis põhimõttel.

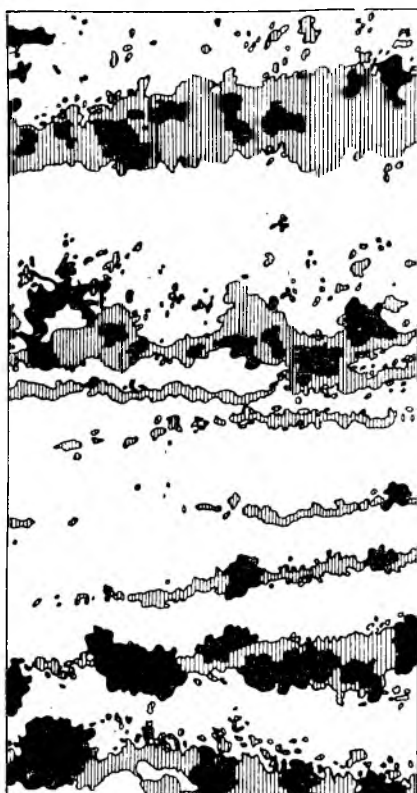
Lõpuks võib kaarte liigitada ka otstarbe järgi: üldkasutatavad, universaalsed ja eriotstarbelised, näiteks metsa- ja rohu- maakaardid, indikatsioonikaardid jt.

Kaartide koostamise käiku vaatleme suuremäätkavalise taimkattekaardi näitel (111. joonis).

A



B

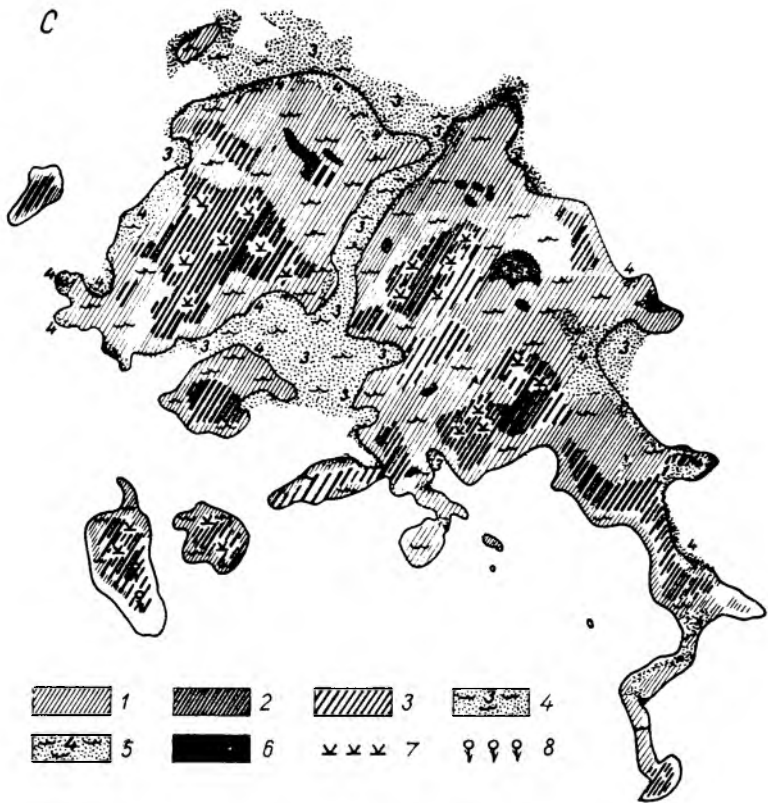


111. joonis. Taimkatte kujutamise plaanis ja kaardil mitmes mõõtkavas (Kassari rannakooslused, Lippmaa 1933).

A — fragment taimkatteplaani mõõtkavas 1:10. Samblarindes *Thuidium abietinum* (1) — *Ditrichum flexicaule* (2) — sünuus; kaasnevad *Tortella tortuosa* (3), *Encalypta contorta* (4), *Hypnum* sp. (5), *Barbula* sp. (6), samblikest *Cladonia pyxidata* (7), muud *Cladoniad* (8) ja *Peltigera canina* (9). Rohurindes hõre *Festuca ovina* (F, mustad rõngad) ja *Galium verum* (G); *Draba incana* (Dr); *Silene nutans* (Si) jt. Pujude (*Artemisia rupestris*, Art), liivatee (*Thymus serpyllum*, Th) ja noorte kadakate (*Juniperus communis*, Jun) all puudub samblarinne.

B — fragment mõõtkavas 1:100. Rannavallidel kasvavad kadakad (1), viirutatud pind (2) kujutab A all kujutatud koosluse fragmente, ülejäänud maapind (3) on kaetud paemunakate ja klibuga.

Geobotaaniku ülesanne on olemasolevale aluskaardile (kaart-alusele) kanda eristatavad taimkatteüksused. Praegusajal on seejuures suureks abiks aerofotod, millel on hästi näha metsade, soode, niitude jt. kontuurid. Aerofotoplaanidelt saadava informatsiooni täpsustamiseks valitakse v o t m e a l a d, kus toimub lauseline suuremõõtkavaline kaardistamine ja aerofotode eraldiste vas-

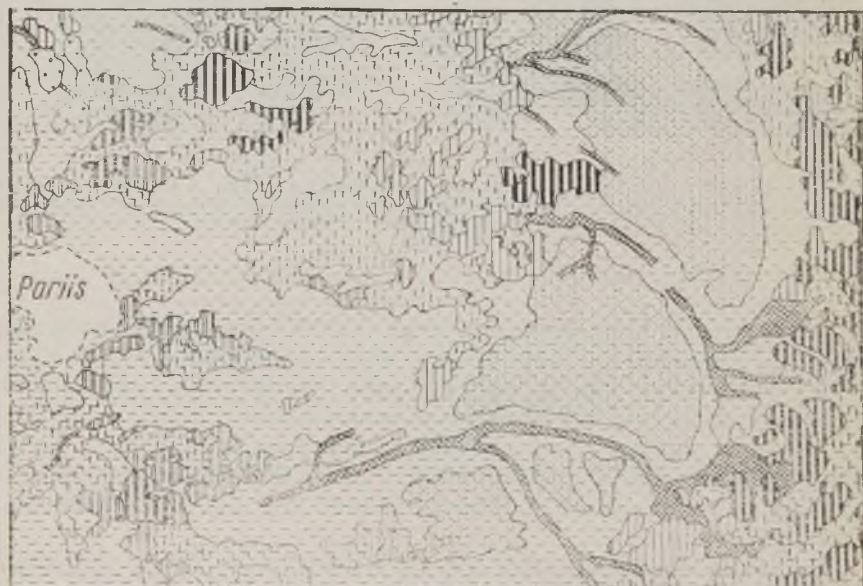


C — osa Kassari kaguranniku taimkattekaardist mõõtkavas 1:14000. 1 — tuderloakooslus; 2 — rannaniit, rannavallid; 3 — looniit paeklibul; 4 — väikese alsi kooslus; 5 — rand-sõlmeina ja rand-teelehe avakooslus liival; 6 — soolarohu-nadaheinakooslus; 7 — kadakas; 8 — kibuvits.

tavusse viimine taimkatteüksustega kasutatava klassifikatsiooni alusel. Võtmealadest väljajäävad alad kaardistatakse marsruutmeetodil (ka otstarbekamate marsruutide määramisel annavad abi aerofotoplaanid) või paralleelsetel mõõdistuskäikudel, mis katavad ettenähtud tihedusega kogu ala. Kasulikuks abimaterjaliks geobotaanikule on mullastiku- ja metsafondi kaardid, mille eraldised kattuvad rohkem või vähem taimkatteüksuste eraldistega.

Geobotaanilised kaardid on tavaliselt värvilised. Eraldiste taustvärvuse määrab kasvukoha tüüp (fütotopoloogilistel kaartidel) või koosluse klassifikatsiooniüksus (fütotsoonoloogilistel kaartidel). Eraldiste taustvärvusele kantakse märkidena dominandid, kasutusviis jm. Kaardile lisatud legend annab värvide ja märkide seletuse.

Kaardil kasutatavate värvide valimik ei ole geobotaanikas ran-



- 1 2 3 4 5 6 7
- 8 9 10

gelt unifikseeritud (nagu näiteks geoloogidel stratigraafias) ning seda olekski raske ülemaailmselt teha, sest siis jääks väiksema piirkonna kaartide värvide valimik väga väikeseks ja raskesti eristatavaks. On tavaks märkida kuivi kasvukohti soojade värvidega (oranž, punane, pruun), külmi ja märgi lillade, siniste ja hallide toonidega, keskmisi, mesofüütide kasvukohti aga mitmesuguste rohelise värvi varjunditega. Puittaimede kujutamiseks kasutata- vaid leppemärke demonstreerib 118. joonis.

Suuremõõtkavalise kaardi alusel koostatakse kõik väiksema mõõtkavaga kaardid. Viimastel saadakse eraldiste kontuurid karto- graafilise üldistamise ehk generaliseerimise teel: kontuure lihtsus- tatakse, väiksemad eraldised liidetakse suuremate juurde ning saadakse komplekssemad ja kõrgema astme klassifikatsiooniüksus- tele vastavad eraldised.

Keskmise mõõtkavaga rekonstrueeritud taimkatte kaart Eesti NSV kohta koostati aastail 1934—1958 (T. Lippmaa, L. Laasimer). Suuremõõtkavalist looduskaitsealade kaardistamist alustati meil 1960. aastal (V. Masing).

Nõukogude Liidus lõpetati taimkatte kaardistamine (mõõtkavas 1:4 000 000) suurriikidest esimesena juba 1954. aastal (J. Lavrenko ja V. Sotšava). Praegu koostatakse maailma taimkattekaarti mõõtkavas 1:1 000 000, ka NSV Liidu kohta on valminud rida kaar- dilehti. Taimkatte kaardistamisel on esirinnas Prantsusmaa, Sveits ja sotsialismimaad. Keskmise ja väikese mõõtkavaga kaartide koostamine on viimaseil aastakümneil kiiresti edenenedu tänu kosmoseaparaatide kasutamisele kaardistamisel (112. joonis). Suuremõõtkavaliste kaartide koostamisel pildistatakse uurimis- paika üleslastavatelt balloonidelt. Andmete kiiret üldistamist kaar- dina võimaldavad elektronarvutid.

GEOBOTAANIKA ARENG

Teadus taimekooslustest ja taimkattest hakkas 20. sajandi algul üha enam muutuma iseseisvaks teaduseks oma teoreetiliste aluste, terminoloogilise süsteemi ja meetodikaga. Tollal nimetati seda teadust eri maades isemoodi (fütosotsioloogia, ökoloogiline geobotaanika, dünaamiline ökoloogia) Hiljem said Euroopas ülekaalu säärased nimetused nagu fütotsönoloogia, geobotaanika ja vege-

112. joonis. *Uleval* — Pariisi nõo telekujutis, mis on saadud Maa tehiskaaslaselt «Nimbus-I» mõõtkavas 1 : 10 000 000. Foto mõõtkava 1 : 120 000 (Vinogradov, 1971). *All* — Pariisi nõo taimkatte kaart, koostatud tehiskaaslaselt «Nimbus-I» saadud telekujutise järgi (Vinogradov, 1971).

1 — valgepöõgi—pöõgi—tammemetsad; 2 — kastani—tamme-segametsad; 3 — tamme-segametsad; 4 — pöõgi-tammemetsad kuuse ja kasega; 5 — tamme-segametsad koos niitude, põldude, aedade jt. kõlvikutega; 6 — tammemetsad, männimetsad koos nõm- mede, niitude jt. kõlvikutega; 7 — lammimetsad ja -võsad koos lamminiitude ja soo- dega; samuti aiad jt. kõlvikud lammil; 8 — põllud, viinapuustandikud, aiad ja niidud; 9 — taimkatteta alad; 10 — pilvedega kaetud alad ülelennuhetkel.

tatsiooniteadus, Ameerikas aga eelistati endiselt käsitlust ökoloogia osana.

Edasine areng on iseloomustatav järgmiselt (kui aluseks võtta H. Trassi ülevaade geobotaanika arengust ja arengutendentsidest 1976).

Perioodi 20-ndatest 50-ndate aastate alguseni ilmestab paljude regionaalsete koolkondade väljakujunemine ning nende poolt väga intensiivne taimkatte kirjeldamine, kaardistamine ning klassifikatsioonide väljatöötamine. Levinuim oli kujutus taimekoosluste diskreetsusest, vaated taimkattele tervikuna ning selle pidevusele aga ei leidnud veel mõistmist. Sellel perioodil tulid tooniandvad käsitusviisid Põhja-Euroopast (G. E. DuRietz' Uppsala koolkond, A. Cajanderi metsa- ja sootüpoloogia, T. Lippmaa üherindeühingute käsitus), Kesk-Euroopast (Zürich-Montpellier' koolkond — E. Rübel, H. Gams, J. Braun-Blanquet) ja Põhja-Ameerikast (F Clementsi kliimaksiöpetus) Nõukogude Liidus, kus seda teadust hakati nimetama geobotaanikaks, tekkis kaks peamist kollet — Leningradi (V Sukatšov) ja Moskva (V. Aljohhin) koolkond; oli ka teisi (L. Ramenski ökoloogiliste skaalade käsitus, P Pogrebnjaki metsatüpoloogia jt.).

50-ndatel aastatel algas meetodite ümberhindamine seoses taimkatte pidevuse (kontiinumi) kontseptsiooniga ning kvantitatiivsete meetodite laialdase kasutuselevõtuga. Mõõduandvaiks kujunesid USA (J. Curtis, R. Whittaker) ja inglise (P Greig-Smith) teadlaste statistilistel meetoditel tuginevad vaated. NSV Liidus omandas juhtiva koha biogeotsönoloogiline suund (V Sukatšov). Mandrilises Välis-Euroopas jäi endiselt kasutatavaimaks Braun-Blanquet' meetodika üha ökoloogilisema rõhuasetusega (H. Ellenberg)

Praegusaegset arengutaset taimkatte uurimisel iseloomustab süsteemne käsituslaad massilise statistilise andmetöötluse, modelleerimise ja ökoloogiliste statsionaarsete uurimistulemuste ulatusliku kasutamise. Viimaseid edendasid eriti Rahvusvahelise Bioloogiaprogrammi (1964—1974) tööd. Ilmneb konsolideerumine ülemaailmses ulatuses, mis väljendub kontinentide hõlmavates kaardistustöödes, üldistavates koondkäsiraamatutes («Handbook of Vegetation Science», alates 1973), biosfääri taimsete varude komplekses arvelevõtmises ja rahvusvahelistes looduskaitsetaotlustes.

KIRJANDUS

Õpikud, meetodikaalased koondteosed

Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1964. 865 S.

Cain, S. A., Castro, C. M. O. Manual of vegetation analysis. N. Y., 1959. 325 p.

Ellenberg, K. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart, 1956.

136 S.

Fukarek, F. Pflanzensoziologie. Berlin, 1964. 160 S.

- Greig-Smith, P. Quantitative plant ecology. 2-nd ed. London, 1964. 256 p.
Handbook of Vegetation Science. Vol. 5. 1973, Vol. 6. 1974, Vol. 8. 1974,
738 p.
- Kershaw, K. A. Quantitative and dynamic ecology. London, 1964.
- Knapp, R. Einführung in die Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1971. 388 S.
- Lippmaa, T. Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute klassifi-
katsiooni põhijooni. Acta Univ. et horti bot. univ. Tartuensis III, f. 4, 1933.
169 lk.
- Masing, V., Trass, H. Juhend soode geobotaaniliseks uurimiseks. Tartu, 1955.
82 lk.
- Marvet, A. Eesti taimekoosluste määraja. Tartu, 1970. 62+14 lk.
- McLean, R. C., Ivimey-Cook, W. R. Textbook of theoretical botany 4. N. Y., 1973.
595 p.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. Aims and methods of vegetation ecology.
N. Y., 1974. 547 p.
- Scamoni, A. Einführung in die praktische Vegetationskunde. 2. Aufl. Jena, 1963.
236 S.
- Shimwell, D. W. The description and classification of vegetation. London, 1971.
322 p.
- Vaga, A. Fütötsönoloogia põhiküsimusi. Tartu, 1940. 153 lk.
- Whittaker, R. H. Classification of natural communities. Bot. Rev. 42., 1962. 239 p.
- Välibotaanika. Botaanika õppepraktika materjale. Teine trükk, Tartu, 1970.
184 lk.
- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата, 1970. 304 с.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
- Василевич В. И. Количественные методы изучения структуры растительности.
Итоги науки и техники. Ботаника, 1. М., 1972, с. 5—83.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М., 1973. 384 с.
- Дылис Н. В. и Сукачев В. Н. (ред.). Основы лесной биогеоценологии. М., 1964.
574 с.
- Лавренко Е. М. (ред.). Геоботаническое районирование СССР М.—Л., 1947.
152 с.
- Марков М. В. Общая геоботаника. М., 1962. 450 с.
- Марков М. В. Агрофитоценология. Казань, 1972. 269 с.
- Миркин Б. М. и Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978.
212 с.
- Полевая геоботаника, 1, 1959. 444 с.; 2, 1960. 499 с.; 3, 1964. 530 с.; 4, 1972.
366 с.; 5, 1976. 320 с.
- Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974. 384 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 384 с.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследо-
вание земель. М., 1938. 620 с.
- Родин Л. Е. и Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологиче-
ский круговорот азота. М.—Л., 1965. 253 с.
- Сукачев В. Н. Избранные труды, 1. Л., 1972. 418 с.
- Трасс Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л., 1976.
252 с.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.
- Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы.
М.—Л., 1961. 474 с.

MAA TAIMKATE

(BOTAANILISE GEOGRAAFIA ALUSED)

TAIMKATTE JAOTUMISE ÜLDISED SEADUSPÄRASUSED

BIOSFÄÄR JA FUTOGEOSFÄÄR

Planeet Maa on oma õhukeses pindmises kihis «kaetud» kontsentriliste sfääriliste kestadega — geosfääridega, mis erinevad üksteisest koostise ja oleku poolest. Eristatakse järgmisi geosfääre:

a t m o s f ä ä r, valdavalt õhk, s. o. gaaside segu, mille mahust 78,08% on N₂, 20,95% O₂, 0,93% Ar, 0,03% CO₂, lisaks veeaur ja aerosoolid;

h ü d r o s f ä ä r, valdavalt vesi, milles on lahustunud mineraalained ja õhk ning mis sisaldab tahket heljumit.

Merevee soolades valdavad elementidest Cl (55,3%), Na (30,6%) ja O (6,3%), magevee soolades on esikohal O (44,1%), järgnevad Ca (20,4%) ja C (7,0%)

L i t o s f ä ä r ehk maakoos, valdavalt tahke, keerukates ühendites seotud anorgaaniline aine. Ümberarvutatuna oksiididele on settekivimites esikohal SiO₂ (58,5% massist) ja Al₂O₃ (13,1%). Tardkivimites on nende osatähtsus vastavalt 59,1 ja 15,3%; 5% piiri ületavad ka Fe- ja Ca-oksiidid. Litosfäär ulatub 15—70 km sügavuseni; sügavamal asuvaid geosfääre pole siinkohal oluline kirjeldada.

Nimetatud geosfääride kokkupuutepinnal on möödukate temperatuuride (+50 ja —50 °C vahel) ja rõhkude tingimuses kujunenud elu. Esmast eluala üha laiendades on selle mitmesugused vormid aja jooksul tekitanud eelmistega kohakuti uue, elusa orgaanilise aine sfääri, mida nimetatakse biosfääriks. V Vernadski, selle teooria looja, märgib, et biosfääri põhiliseks iseärasuseks on aine kolme põhioleku — tahke, vedela ja gaasilise — üheaegne koosseksisteerimine, mis on elu üks eeldusi.

Kõikidest teistest geosfääridest erineb biosfäär biogeokeemiliste protsesside poolest, mille aluseks on päikeseenergia kasutamine autotroofsete taimede poolt. Taimede elutegevus omakorda tekitab olulisi muutusi keskkonnas: rikastab õhkkonda hapnikuga, muudab vete kemismi ning tekitab neis orgaanilisi setteid, lagundab kivimite pinda, kujundab mulda ning annab eluvõimalusi heterotroofsetele organismidele. Organismide paljunemisvõime, liikuvus ja kohastumine on tinginud aja jooksul elutandri laiendamise ja asustuse tihenemise.

Biosfääri kõige olulisemaks omaduseks on selle produktiivsus — orgaanilise aine tootmise võime. Produktiivsust väljendatakse orgaanilise aine puhastoodangu kuivainemassis või energiasisalduses pindala- ja ajaühiku kohta. Kogu maakera summaarse produktiivsuse hinnanguid on püüdnud anda mitmed uurijad. Eriti Rahvusvahelise Bioloogiaprogrammi materjalid ja kiirgusrežiimi uuringud on andnud selleks vajalikke lähteandmeid. Nõukogude teadlased N. Bazilevitš (mullateadlane) ja L. Rodin (geobotaanik) on leidnud, et biosfääri summaarne looduslik toodanguvõime (lähtudes tsonaalsete taimekoosluste produktiivsusest) on maismaal $172 \cdot 10^9$ t/a ja ookeanides $60 \cdot 10^9$ t/a, seega kokku $232 \cdot 10^9$ t/a. Orgaanilise aine kogumass (biomass) on nende hinnanguil $2400 \cdot 10^{12}$ t. Arvestades inimõju ja kultuurkooslusi A. Rjabtšikov peab õigemaks kontinentide produktiivsust $120 \cdot 10^9$ t/a. H. Lieth ja R. Whittaker hindavad reaalselt produktsiooni maismaal $115 \cdot 10^9$ t/a, merede produktsiooni — $55 \cdot 10^9$ t/a, mis kokku annab $170 \cdot 10^9$ t/a. Kogutoodang (brutoproduktsioon) on maismaal 2,7 korda, meredes 1,5 korda ja maailmas keskmisena 2,3 korda netoproduktsioonist suurem.

Organismide keemilisest koostisest moodustab peamise osa vesi (keskmiselt 90%) Võrreldes teiste geosfääridega biosfääris valdavad elementidest hapnik (70%) ja süsinik (18%). Organismide massist ligi 90% langeb kõrgematele taimedele, 9% alamatele taimedele (kaasa arvatud seemed ja mikroobid) ja kõigest 1% loomadele. Viimastest omakorda valdavama osa (98%) moodustavad selgrootud, eriti mullafauna.

Biosfääri võib käsitada laiemas ja kitsamas tähenduses. Esiimesel juhul, V Vernadski järgi, hõlmab biosfäär Maa teised geosfäärid selles ulatuses, milleni ulatuvad organismid elusana (kas või passiivselt hõljudes või vetega kantuna) Seega selles tähenduses ulatub biosfäär atmosfääris nii kõrgele, kui suudavad õhuvooludega tõusta hõljuvad eosed ja kus neid ei hävita ultraviolettkiirgus, hüdroosfääri suurimate meresügavikeni ning maapõue nii sügavale, kui seda võimaldab õõnsuste esinemine ning põhjavete liikumine neis. Niisuguse käsituse korral on biosfääri «pakus» 10—20 km.

Kitsamas tähenduses, mis praegusajal on levinum, mõeldakse biosfääri ehk ökosfääri all ainult aktiivsete organismidega asustatud kihti Maa pinnal. Sellest väljapoole jäävat passiivsete vormide ajutist eluala nimetatakse sel juhul parabiosfääriks.

Biosfääris võib omakorda eristada elu tihedama koondumise sfääri, mis langeb kokku autotroofide eluruumiga — see on füto geosfäär (Lavrenko, 1949) Füto geosfäär ulatub üle maa-pinna taimkatte maksimaalse kõrguseni (seega parasvöötme metsades umbes 40 m, stepikooslustes 1—2 m), mullas taimejuurte maksimaalse sügavuseni ning veekogudes nii sügavale, kuni ulatub taimekasvu võimaldav valgus, ookeanis seega 100—350 meet-

rini (olenevalt vee läbipaistvusest). Mäestikes on mõeldav aktiivne taimne elu (fotosüntees) ligi 7000 m kõrguseni.

Fütogeosfäär kui taimede elusfäär leiabki järgnevalt lähemat käsitlemist.

FÜTOGEOSFAÄRI MEGASTRUKTUUR

Kosmoselaevalt on näha, et Maad kattev taimede kiht on väga erineva peegeldusvõime, värvuse ja tihedusega. Need erinevused on tingitud taimkatte tihedusest, kõrgusest, koosseisust ja muust. Planetaarses ulatuses, kõige jämedamalt hinnatuna, peame kõigepealt vahet tegema ookeanide (ja ka merede ning teiste veekogude) ja mandrite taimkatte vahel, mille tingib oluluskeskkonna ja taimede eluvormide põhiline erinevus. Nii ongi korduvalt tehtud ettepanek kogu elutanner jaotada mereveestikuks ehk okeanaaliks, mageveestikuks ehk fluviolakustraaliks ja mandristikuks ehk kontinentaaliks.

Nii meres kui ka maismaal on tähtsuselt esimene tegur, mis võimaldab liigestada nii vee- kui maismaataimkatet, kliima, täpsemalt päikesekiirguse intensiivsus ja jaotus; teatavasti muutub see oluliselt poolustelt ekvaatori suunas liikudes. Seetõttu peame tutvuma eelkõige Maa tsonaalsete üldiste seaduspärasustega, mis tingivad tsoonide — laiusvöötmete ja -vööndide kujunemist. Ühe vöötme piires võib aga taimkattes olla küllaltki suuri erinevusi, sest vöötmele omane kiirgushulk langeb aladele, mis erinevad üksteisest oma pilvisuse, sademete hulga, valitsevate tuulte jm. poolest. Et nimetatud kliimaatilised tegurid muutuvad kõige ilmselt mandritel mere äärest sisemaale (või vastupidi) liikudes, siis osutub järgmiseks olulisemaks tegurite kompleksiks kliimamerelisus või mandrilisus. Et osata arvestada järgmise, reljeefiga seotud tegurite kompleksi mõju, on vaja peatuda kõrgusvööndilisuse seaduspärasustel. Niimoodi, järk-järgult pingereas välja tuues põhilisemad tegurid taimkattele ning selgitades nende osa fütogeosfääri megastruktuuri kujunemises, saavadki mõistetavaks taimkatte jämedad erinevused meie planeedil, mis on hästi näha väikesemõõdulistel taimkattekaartidel (vt. kaart tagakaane siseküljel).

VÖÖTMED JA VÖÖNDID

Kerakujulise Maa pöörlemisest ümber oma mõeldava telje ja tiirlemisest ümber Päikese on teadupäraselt tingitud päikesekiirguse intensiivsuse erinevused vöötmeti. Kiirgusbilansi arvutustega (Budöko, 1964) on kindlaks tehtud, et ainult päikesekiirte lange-misnurgaga ei seletu maapinda soojendava energiahulga suured tsonaalsed erinevused (suvisel pideval polaarpäeval saavad suured laiused summaarselt ligikaudu niisama palju kiirgust kui troopilised laiused) Oluline on ka tagasipeegelduva kiirguse arvesta-

mine, mille juures on mõõduandev igijääalade suur peegeldumisvõime ja seega vähene soojenemine. Peale polaaralade jäätumise mõjutavad soojusrežiimi oluliselt ka õhumasside liikumised (tuuled) ja hoovused. Seetõttu ei saa vöötmeid piiritleda laiuskraadidega, vaid otstarbekas on aluseks võtta kuu- ja aastaisotermide kulg. Nii põhja- kui ka lõunapoolkeral eristatakse kõige jämedamates joontes järgmisi soojusvöötmeid:

k ü l m v ö ö d e,

piiriks kõige soojema kuu $+10^{\circ}\text{C}$ isoterm,

p a r a s v ö ö d e,

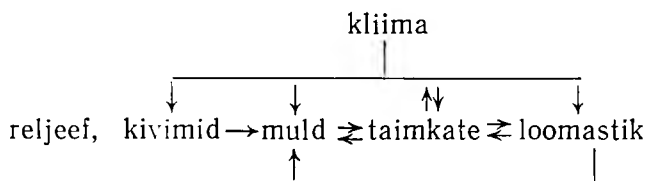
piiriks $+20^{\circ}\text{C}$ aastaisoterm,

p a l a v v ö ö d e.

Tihti jaotatakse need soojusvöötmed veel kaheks, eristades külma ja igikülma vöödet, mõõdukat (temperaatsset) ja sooja parasvöödet (subtroopikat), palavvööde aga jaotatakse troopiliseks ja ekvatoriaalseks.

Päikese kiirgusenergia juurde- ja äravool (mida integraalselt väljendab mingi koha kiirgusbilanss) tingib maapinna ja selle kohal olevate õhukihtide soojusliku seisundi, veeaurusisalduse, õhumasside liikumise ning koos sellega pilvisuse, sademete jaotuse jt. meteoroloogilised nähud, mis kujundavad koos ilma. Ilmade iseloomulik paljuaastane režiim ongi kliima. Ühes soojusvöötmes võime eristada mitut kliimavööndit.

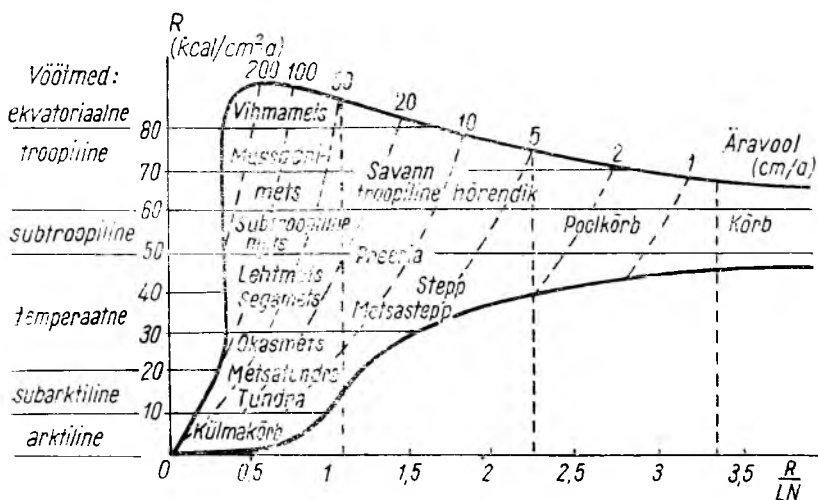
Kliima mõjutab taimkatet otseselt ja kaudselt, nagu näitab all-olev lihtsustatud skeem:



Kliima võõndilisusega on seega seotud ka teiste maastiku-komponentide võõndilisus. Nii võimegi eristada mullastiku-, taimkatte- ja kompleksseid maastikuvööndeid, mis rohkem või vähem kattuvad.

Nõukogude geograaf A. Grigorjev on püüdnud viia vööndite jaotuse objektiivsemale alusele selle abil, et ta lähtub rangelt kiirgusrežiimi näitajaist. Ta eristab üldisemalt vöötmeid kiirgusbilansi alusel ning nende piires vööndeid (ja allvööndeid) niiskusrežiimi alusel. Viimase kvantitatiivseks väljendajaks peab M. Budõko kuivuse kiirgusindeksit — maapinnale jõudva aastase kiirgusbilansi ja aastase sademetehulga aurustamiseks kuuluva soojushulga suhet. Nii on saadud väga ülevaatlik skeem, mida kujutab 113. joonis.

Selle skeemi oluline puudus taimkatte liigitamise seisukohalt



113. joonis. Geograafiline tsonaalsus põhjapoolkera maismaal (Budõko ja Grigorjevi, 1950 järgi). Püstteljel kiirgusbilanss R (kcal/cm^2 aasta), rõhtteljel kuivuse kiirgusindeks R/LN ; katkendjoontega on näidatud äravool (cm/aasta).

on see, et siin ei arvestata sademete jaotust aasta vältel. Nii on keskmiselt optimaalse niiskuse korral ühetaolise sademeterežiimi puhul võimalik lehtmetsade kasv, sademete ebahütlase jaotuse puhul aga kujuneb metsastep.

Kui lähtuda taimkatte enda iseärasustest, siis kaalukamad kriteeriumid võõndite jaotuse jaoks on 1) taimkatte ruumiline struktuur (määravad eeskätt valitsevad eluvormid ning viimaste piires edifikaatorid, mis vähem või rohkem kujundavad ümber abiootiliste tegurite poolt loodud eeldusi), 2) taimkatte aastaajaline rütm, mis on kujunenud kohastumusena soojuse ja sademetehulga aastaajalisele jaotusele, ja 3) floristiline koosseis (valitsevad flooraelemendid, mis kajastavad floorade kujunemist). Need kriteeriumid annavad aluse eelistada traditsioonilist jaotust taimkatte-võõnditeks. Ka siin võib jaotuse viia mitmesuguse detailsuseni: võib eristada põhivõõndeid, mis erinevad kardinaalselt oma struktuurilt ja aastarütmilt, ning vahevõõndeid, kus naabervõõndite tunnused esinevad kõrvuti, moodustades mosaiigi või põimingu kõrvalvõõndite kooslustest ja taimestikust.

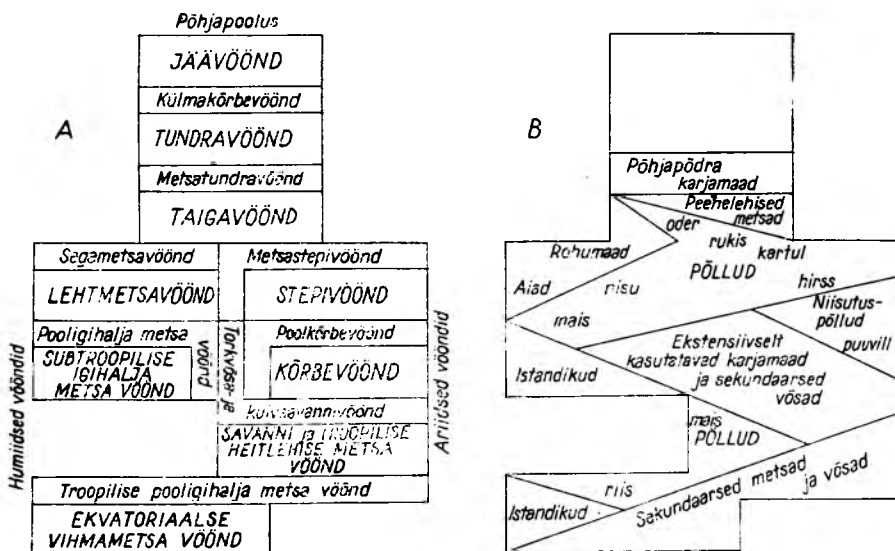
Põhivõõndid võib jaotada laiusteks allvõõnditeks. Enamikul juhtudel võib eristada võõndites kolme allvõõndit, mida ühtlase mõttes tuleks nimetada põhja-, kesk- ja lõuna-allvõõndiks.

Vahevõõndid on kitsamad ja nende piirid vaieldavamad. Nende geobotaaniline ja floristiline omapära ei ole nii ilmne. Mõnikord on otstarbekas nad jaotada kaheks allvõõndiks vastavalt viimaste sarnasusele põhja- või lõunapoolse põhivõõndiga.

Ülevaate põhjapoolkera taimkattevöönditest, nagu neid käsitletakse allpool, annab skeem (114. joonis).

Sellest nähtub, et ühed taimkattevööndid on ülemandrilised, s. t. ulatuvad mandri läänerrannikult idaservani, seega vastavad täpsemalt vööndi tähendusele. Teised vööndid on väiksema laiutise ulatusega; nende eristamise alused selguvad kliima merelisuse ja mandrilisuse ning ideaalse mandri käsitlemisel. Vööndite nime õigustab sel puhul asjaolu, et nad olid pidevad, ülemandrilised varasematel aegadel, või siis see, et nad paiknevad vöötaoliselt ümber mandri ariidse keskosa.

Mis tahes vööndi taimkate on territooriumi keskkonnatingimuste ebaühtlusest olenevalt ikkagi mosaiikne ja koosneb ka inimõju mitteametavastamise korral mitmesugust tüüpi taimekooslustest. Vööndile kõige iseloomulikumad on tsonaalsed taimekooslused, mis paiknevad enam-vähem tasastel või lainjatel veelahkmealadel keskmise lõimisega ja liikuva põhjaveega muldadel. Nii-suguseid kasvukohti nimetatakse G. Vössotski soovitusel pl a a - k o r i t e k s. Tsonaalsed taimekooslused on seotud tsonaalsete mullaliikidega. Tavaliselt on vööndiomased kooslused looduslikus taimkattes ülekaalus ning nende kindlakstegemine ei valmista raskusi. Ainult erandjuhtudel võivad liigestatud reljeef, tugev erosioon või, vastupidi, äärmine tasasus ja laialdane soostumine tsonaalse taimkatte vähemusse jätta.



114. joonis. Taimkattevööndid põhjapoolkeral (orig.).

A — loodusliku taimkatte vööndid. Laiemad lahtrid — põhivööndid, kitsamad lahtrid — vahevööndid.
 B — inimtegevusega muudetud taimkatte vööndilisus. Põldude osas on nimetatud tähtsamad kultuurid.

Tsonaalsed taimekooslused vastavad kõige paremini koha kliimatingimustele, nad on kõige stabiilsemad ilmastiku ja teiste mõjude suhtes, enamasti on nad ka kõige produktiivsemad looduslikus vegetatsioonis. Seetõttu vastab tsonaalse taimekoosluse mõiste ligilähedaselt k l i i m a k s k o o s l u s e mõistele.

Tsonaalsete koosluste kõrval paikneb igas vööndis rohkem või vähem ka naabervööndite kooslusi või nende fragmente; neid nimetatakse ekstratsonaalseteks ehk vööndivälisteks kooslusteks. Põhjapoolse vööndi ekstratsonaalsed kooslused leivad tingimusi lõunapoolse vööndi külmematel ja niiskematel kasvukohtadel, näiteks kohtame põhjataigas tundrafragmente. Lõunapoolse vööndi ekstratsonaalseid kooslusi kohtame põhjapoolse vööndi lõunanõlvadel, kus on kuivem ja soojem. Nii kohtame taigavööndis laialehiste lehtmetsade elemente just lõunanõlvadel, lehtmetsavööndis aga hakkavad nõlvad omandama üha rohkem stepielemente. See asjaolu on mõistetav, kui arvestada koosluse kasvukohanõudeid kõikjal, kus see võib kujuneda. Nimetatud seosel põhineb ka V Aljohhini sõnastatud «ennetamisreegel»: iga tsonaalne kooslus ennetab oma lausalise vööndilise esinemise eelmise (põhja- või lõunapoolse) vööndi erandlikel kasvukohtadel. Seega põhjast lõunasse liikudes kohtame *A* vööndis tsonaalsete koosluste kõrval juba järgmise, *B* vööndi ekstratsonaalseid kooslusi; edasi vööndis *B* on peale tsonaalsete koosluste põhjaosas veel *A* ekstratsonaalseid kooslusi, edasi aga tulevad *B* taustal juba sisse järgmise vööndi *C* ekstratsonaalsed kooslused jne. (vt. ka 32. joonis)

Peale naabervööndite koosluste leidub igas vööndis ka selliseid kooslusi, mis kusagil omaette vööndit ei moodusta ning mis alati jäävad plaakoritest eemale. Need on intratsonaalsed ehk vööndisisesed kooslused, mis asustavad iseloomulikke kasvukohti ühe või mitme vööndi piires. Sellised on metsavööndis näiteks looduslikud niidu- ja sookooslused, mis on seotud orgude ja nõgudega. Ka intratsonaalsed kooslused avaldavad tsonaalseid erinevusi, kuid vastandina tsonaalsetele ei ole nad kusagil ökoloogiliste tingimuste optimumis. Suktessiooniõpetuses vastavad need kooslused plagiokliimaksitele.

Lõpuks on olemas ka nn. atsonaalsed ehk mitte vööndilised kooslused, mis väga vähe olenevad vööndi kliimarežiimist ja on seetõttu eri vöönditeski väga sarnased. Sellised on näiteks mererannakooslused, järvede ja jõgede veetaimekooslused ning kaljude epilütsed kooslused. Muidugi ei saa ka siin kliima oma mõju avaldamata jätta, kuid olulisemad on substraadi omadused või vesikeskkonna ühtlustav mõju.

KLIIMA MANDRILISUS JA MERELISUS

Meri ja maismaa on erineva soojusmahutavuse ja soojusjuhtivusega. Vesi soojeneb ja jahtub aeglaselt, kuiv maapind aga kiiresti. Nii tekivad merede ja mandrite kohal erinevad kliimatingimused. Merelises ehk maritiimses (ka ookeanilises) kliimas on õhutemperatuuride ööpäeva- ja ka aastaamplituudid väikesed, pilvisus suur, rohkesti on sademeid. Vastupidi, mandrilises ehk kontinentaalses kliimas on temperatuurivahed suured, pilvisus väike, sademeid vähe. Seda on võimalik hästi jälgida, kui võrrelda Eestiga ligikaudu samal lauskraadil asuvate mereäärsete ja mandri sisemuses asuvate kohtade kliimat.

Merelise ja mandrilise kliima vahel on olemas kõik üleminekud. Tavaliselt eristatakse merelise ja mandrilise kliimatüübi vahel kaht üleminekuastet — submaritiimne (merelisele lähedane) ja subkontinentaalne (mandrilisele lähedane).

Kui õhumassid püsiksid paigal, kujuneks mandrite kohal kontsentriiline ja rannikutega enam-vähem rööbitine kliimatüüpide jaotus. Mandri läänerannikul oleks kliima samasugune kui idarannikul. Tegelikult on õhkkond mitmesugustel põhjustel (Maa kuju ja pöörlemine, õhurõhu erinevused) keerukas liikumises. Kohati on sellel liikumisel siiski väga püsiv suund (näiteks väljendavad seda ühesuunalised tuuled, passaadid subtroopikas) ja mereline kliima «nihkub» kaugemale mandri kohale (Lääne-Euroopas) või tungib mandriline kliima rannikuteni (Lääne-Saharas või Ohhoota mere ääres).

Kliima merelisuse (või vastavalt kontinentaalsuse) kvantitatiivseks hindamiseks on kasutatud mitmesuguseid indekseid. Näiteks N. Ivanov leiab kontinentaalsuse astme K (kraadides) valemist

$$K = A_1 - A_0,$$

kus A_1 on õhutemperatuuri aastaamplituud mingis punktis, A_0 — õhutemperatuuri keskmine aastaamplituud sellel lauskraadil, kus punkt asub. K positiivsed väärtused näitavad mandrilisuse, negatiivsed väärtused aga merelisuse ülekaalu.

Kliima mandrilisuse-merelisuse arvestamine toob kliimavööndite jaotusse järgmised täiendused (B. Alissovi järgi).

Palavvöötme ekvatoriaalsetel aladel on õhumasside liikuvus ning erinevus maa ja mere kohal väike, ekvatoriaalne kliima on ühtlane kogu aasta vältel, kusjuures ööpäevased temperatuuride kõikumised on suuremad ööpäeva keskmiste temperatuuride aastakõikumistest (need on 24—27 °C piires). Eemaldudes ekvaatorist, hakkavad ilmema temperatuuri aastaajalised muutused, kujuneb suvine vihmaaeg ja jahedamate kuude kuivaage, mis kõige enam avaldub ekvatoriaalsete mussoonide kliimatüübis. Edasi, troopilises vöendis kujuneb kolm kliimatüüpi vastavalt mandrite kohal tekkivatele püsivatele kuivadele tuultele ning ookeani poolt puhuvatele tuultele, mis toovad rohkesti sademeid. Nii kujuneb lõunapoolkera mandrite läänerannikul kuiv troopiline kliima, idarannikul sademeterohke kliima ning mandrite siseosades äärmiselt kontinentaalne kuiv kliima.

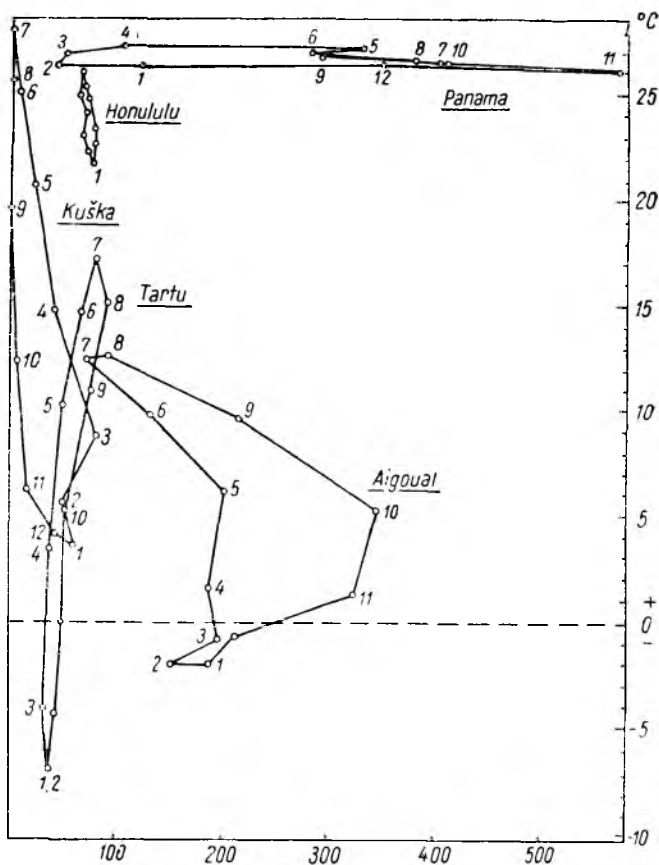
Subtroopikas, kus suvel määravad kliimat troopilised, talvel aga põhjapoolsed õhumassid, kujuneb jällegi kolm kliimatüüpi: põhjapoolkera läänerannikutel vahemereline kliima mahedate sajaste talvede ja põuaste suvedega,

idarannikutel mussoonkliima kuiva jaheda talve ja niiske suvega, mandrite siseosades aga kontinentaalne kliima külma talve ja kuiva palava suvega.

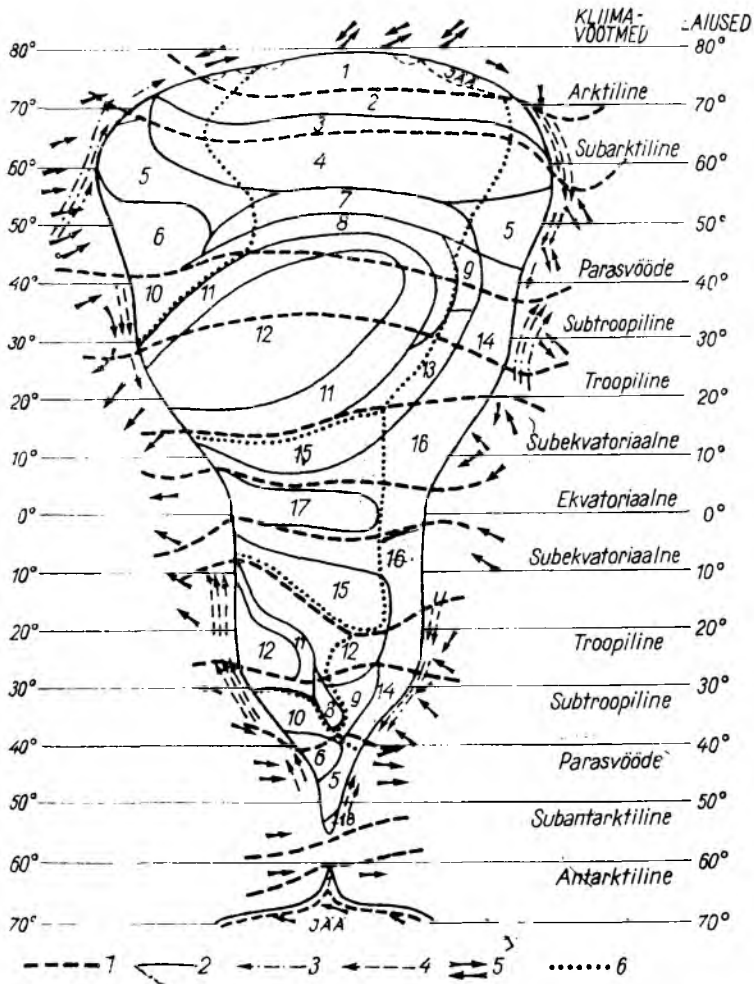
Parasvöötme keskmistel laiustel on mõõduandvad polaarsed õhumassid, mis põhjapoolkera läänerannikuil loovad merelise kliima (suur õhuniiskus ja ühtlane sademete hulk kogu aasta vältel, sellest mahe talv ja jahe suvi), idarannikuil mussoonkliima külma lumevaese talve ja vihmase suvega, mandrite siseosades aga mandrilise kliima karmi talve ja sooja suvega.

Külmvöötmes puudub mussoonkliima tüüp; siin eristatakse vaid merelist (talv on mõõdukalt külm, suvi jahe) ja mandrilist kliimat (talv on karm, suvi mõõdukalt soe). Polaaraladel on taimekasv võimalik vaid merelistel aladel, kontinentaalsed alad aga kattuvad igijääga.

Näiteid mõnedest kliimatüüpidest annab 115. joonis.



115. joonis. Klimogrammid, mis näitavad mõnede kohtade kuu keskmiste temperatuuride (püstteljel) ja kuu keskmise sademete hulga (rõhtteljel) kulgu aasta vältel võrreldes Tartu kliima vastavate näitajatega. Numbriid tähistavad kuid. Panama ja Honolulu on troopilises vöötmes, Kuška (Nõukogude Liidu lõunapoolseim punkt) kontinentaalses subtroopikas ja Aigoual (mägi Lõuna-Prantsusmaal) merelises parasvöötmes (Dajoz' 1972 järgi).



116. joonis. Ideaalne kontinent, mille laius on võrdeline maismaa ulatusega vastavil laiuskraadidel (Rjabtšikov, 1972):

1 — kliimavöötmete piirid; 2 — vööndite piirid; 3 — valitsevad tuuled; 4 — soojad hoovused; 5 — külmad hoovused; 6 — merelise ja mandrilise kliima piir. Taimkattevööndite tähistused: 1 — külmakõrb, 2 — tundra, 3 — metsatundra, 4 — taiga, 5 — segamets, 6 — laialehine mets, 7 — metsastepp, 8 — stepp, 9 — preeria, 10 — kõvalehised põõsastikud, 11 — poolkõrb, 12 — kõrb, 13 — torkvõsad ja hõrendikud, 14 — mussoonimets, 15 — savann, 16 — heitlehine mussoonimets, 17 — vihmamets, 18 — subantarktiline nõmm.

Nimetatud kliimaatiliste iseärasuste tõttu avaldub enamikus vööndites mandrite lääne—ida-suunaline asümmeetria: läänerannikul on tingimused väga erinevad samal laiusel olevaist idarannikuist. Suured erinevused avalduvad ka põhja- ja lõunapoolkera vööndite vahel. Suurtel mandrilistel aladel põhjapoolkeral aval-

duvad võõralised iseärasused hästi; eriti kehtib see hiiglasuure Euraasia põhja- ja keskosa kohta. Lõunapoolkeral on mandrite läbimõõt väiksem, mistõttu ookean avaldab kliimale tugevamat mõju ja laiusvööndilised seaduspärasused ei ole nii ilmsed.

Ideaalne manner. Mudel, mis üldistab kliima mõju maismaa taimkattele, kannab ideaalse mandri nimetust. Sellel kujutletaval mandril on tegelike, reaalseste mandritega võrreldes järgmised põhilised erinevused: 1) manner moodustab tasase platoo 100—200 m üle meretaseme; 2) mandri piirjoon on ühtlase kumerusega (puuduvad saared, lahed, ääremereid, siseveekogud jm.); 3) maapind on ühesuguste füüsikaliste ja keemiliste omadustega. Sellisele mudelile (116. joonis) on võimalik paigutada kõik tsonaalsed taimekooslused ja siin saab näidata nende vahelisi üleminekuid. Hästi ilmnevad kogu mandrit läbivad taimkattevööndid, kontinentaalsemate piirkondadega seotud vööndid ning merelised vööndid, mida katkestab mandrisisene ariidne ala. Mandri laia põhjaosa keskel, kus laiusvööndilisus langeb kokku merelisuse-mandrilisuse gradiendiga, on vööndid kõige korrapärasemad. Mandri lääne- ja idaserval on seevastu mereliste koosluste alad, mis sisemaale suundudes kiilukujuliselt kahanevad ja põhjustavad kontinentaalsete laiusvööndite väljakiildumist nii lääne- kui ka idaosas.

Ideaalse mandri paras- ja palavvööde on tugevalt asümmeetriline: kõrbelisim (ariidseim) piirkond nihkub läände ja seda ümbritseb vööna poolkõrbete ja rohtlate poolkõrbeline (semiariidne) piirkond.

Tegelike mandrite taimkattekaarti ideaalse mandri skeemiga võrreldes ilmneb, et suur kompaktno Euraasia ja Aafrika koos vastavad tasandikulistes osades hästi mudelile. Väike ümar Austraalia manner näitab hästi mandrilisusastmete kontsentrilisust. Nagu nähtub aga Ameerika ja Aasia siseosadest, tingib kõige olulisemaid erinevusi sellest mudelist reljeef, eriti kõrgmäestikud oma vertikaalse tsonaalsusega ja ekraniseeriva mõjuga õhumasside liikumisele.

KÕRGUSVÖÖNDILISUS

Kõrgmäestikes vahetuvad jalamilt harjani kliima- ja taimkattevööndid nii, nagu oleksime liikunud põhja poole (põhjapoolkeral) ja läbinud kõik laiusvööndid igilumeni välja. See jääme sarnasus on tingitud järgmisest:

esiteks, keskmine õhutemperatuur langeb kõrgemale tõustes 1 km kohta keskmiselt 5° , mis vastab tasandikel piki meridiaani minnes umbes 500-km vahemaale (arvestades keskmiseks temperatuuri gradiendiks tasandikel $1,3^{\circ}$ ühe laiuskraadi, s. o. 111 km kohta); erinevates tingimustes kõigub see gradient 0— 10° piires; teiseks, temperatuuri langedes kahaneb auramine, ja et ka

sademetek hulk tuulepoolsetel nõlvadel üleval pool suureneb, siis on taimkate paremates niiskustingimustes, mis jällegi matkib põhjapoolsemaid laiusvööndeid;

kolmandaks, lüheneb vegetatsiooniperiood madalamate temperatuuride, suurenevate temperatuuriamplituudide ja lumikatte kauema püsimise tõttu.

Peale nimetatud kokkulangevuse on kõrgus- ja laiusvööndilisel siiski ka olulisi erinevusi.

Esiteks, laiusvöönditi muutub kiirgushulk laiuskraadist olenevalt; kõrgusvööndites määrab selle muutumise nõlva ekspositsioon ja absoluutne kõrgus merepinnast (õhukihi paksus). Öö ja päeva kestus on eri kõrgusvöötmis ühesugune. Mäestike kohal on õhk hõredam, kuivem, läbipaistvam ja seetõttu rikkam ultraviolet- ja infrapunase kiirguse poolest; seega on päikesekiirgus mäestikes ka kvalitatiivselt erinev tasandike omast ja kõrgusega see erinevus suureneb.

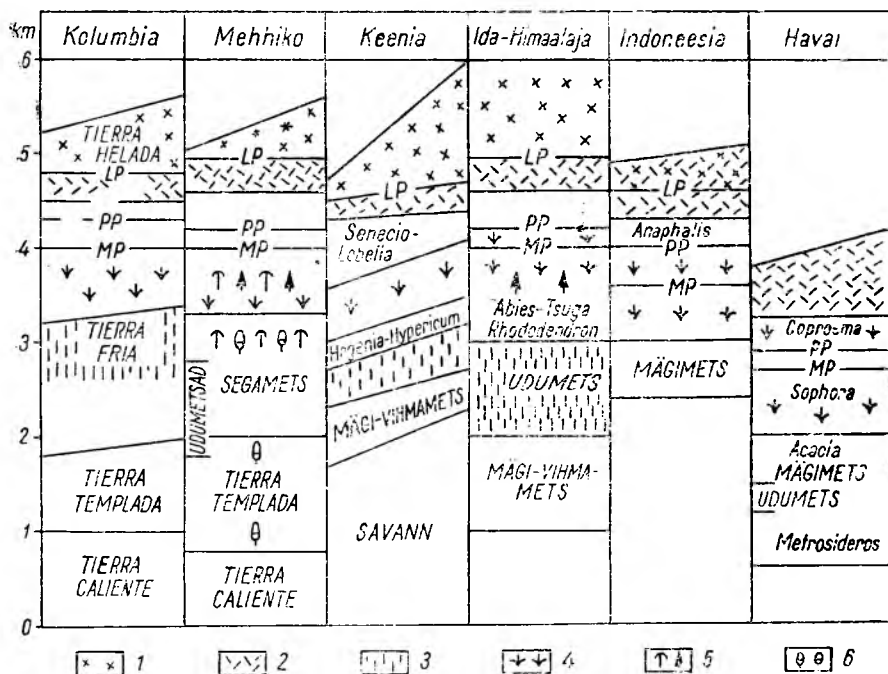
Teiseks, kõrgusvööndites tõuseb sademetek hulk ainult kõrguseni, kus vihmapiilved «tühjenevad» (Kaukasuse keskosas on see 2500 m, Altais 2000 m, Pamiiris 4300 m); sellest kõrgemal väheneb sademetek hulk kiiresti. Väga palju oleneb ka mäestiku asetusest sademete toovate tuulte suhtes: vastasnõlvadel on sademetek hulk tihti väga erinev (näiteks isegi suhteliselt madala Uraali läänenõlvad saavad sademeteid kaks korda rohkem kui idanõlvad).



117. joonis. Kõrgusvööndilisuus Hissari mäestikus (Tadžiki NSV). Kontinentaalsete tingimuste tõttu vööndid avalduvad selgemini põhjanõlvadel. Mägimetsavööndis valitseb kadakas (*Juniperus semiglobosa*), lõunanõlvadel poolkõrb (V. Masingu foto).

Kolmandaks, nõlvade veerežiim ja taimkate mäestikes on leitud suurel määral kallakusest ja lähtekivimi mehaanilistest omadustest. Väikese kallakuse korral saavad kujuneda sügavamad mullad, suurema kallakuse korral aga on muldkate õhuke või puudub ja paljastuvad lagedad kaljupinnad. Nõlvade ekspositsiooni ja kallakuse suured erinevused tingivadki seda, et taimkatte kõrgusvööndid mäestikes on tihti katkendlikud (117 joonis).

Kõrgusvööndit käsitlevad eri autorid erinevalt: ühed peavad seda maastikuliseks kompleksiks, mis koosneb mitmesugustest taimkooslustest (kaasa arvatud ojakaldad, laviinirajad jm.), teistele on määrav valitsev (kõrgus-) tsonaalne taimkattetüüp või -kooslus. Euroopa uurijad, lähtudes peamiselt Alpide uurimisest, eelistavad eristada kõrgusastmeid: planaarne (tasandiku-), kolliline (küngastiku-), submontaanne (eesmäestiku-), montaanne (keskmise mäestiku-), supramontaanne (ülemine mäestiku-), subalpiinne (alumine kõrgmäestiku-), alpiinne (ülemine kõrgmäestiku-) ja nivaalne (igilumeaste). Kesk-Aasia uurijail on kasutusel astmed, nagu tšull (eelmäestiku lössikõrbed), adõrr (madalmäestike stepid ja poolkõrbed), tau (mägimetsad) ja džailau (lagedad



118. joonis. Kõrgusvööndilisus mõnedes troopikamäestikes (Trolli, 1959 järgi): 1 — nivaalne vöönd (igilumi); 2 — subnivaalne vöönd; 3 — bambusevöönd; 4 — pöösastikevöönd (peam. kanarikulisel); 5 — okasmetsavöönd (mänd, nulg jt.); 6 — lehtmetsavöönd (tamm, lepp). MP — metsapiir, PP — puupiir, LP — lumepiir.

KLIIMA HUMIIDSUSASTMED

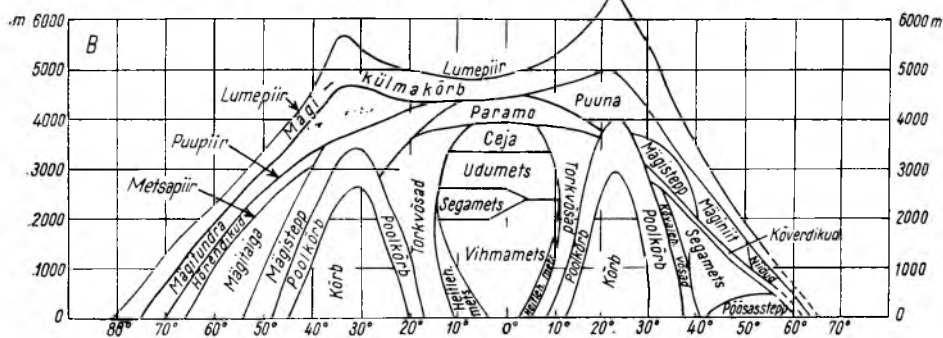
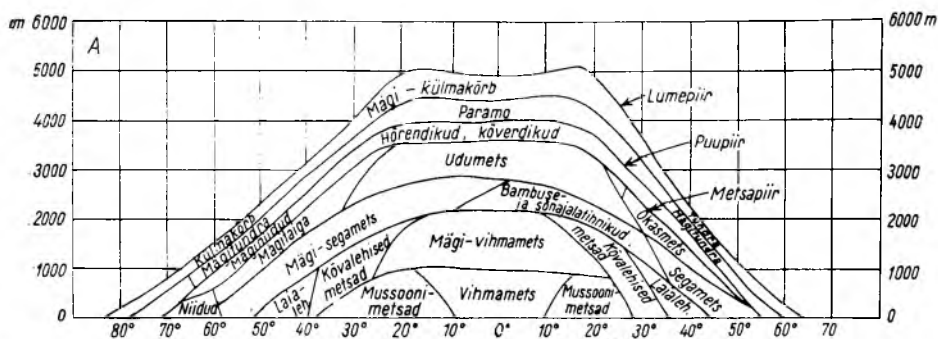
	submaritiinne		subkontinentaalne		kontinentaalne		meritiinne	
Põhjataiga	Hibiinid	Lähispolaar- ja loodenõlv	Põhja-Uraal kirdenõlv	Kesk-Siberi kiltmaa Putorana	Viljuu platoo	Tšerski ahelik	Kamtsatka keskosa	Kamtsatka idaosa
	T n n 1 0	T n n F ↑ 1 ↑	T n n F ↑ F ↑	T n n F ↑	T n F F ↓	T n n F ↓	T n n F ↑	T n n F
Lõunataiga		Kesk-Uraal laanenõlv		Jenissei ahelik	Baikali ahelik	Stanovoi ahelik	Bureja ahelik	Kesk- ja lõuna Sahhalin
		T n n ↑ ↑	T n n ↑	T n n ↑	T n F F	T n F F	T n F F	T n n ↑
Laielahtised metsad ja stepid	Ida-Karpaadid	Lõuna-Uraal edenõlv	Põhja-Uraal kagunõlv	Kesk-Altai Laane-Sajaanid	Ida-Sajaanid	Jablonovali ahelik	Vaike-Hingani mäestik	Sihhote-Liini lõunaosa
	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n
Poolikõrbed ja kõrbed	Krimmi lõunenõlv	Suur-Kaukasuse laaneosa	Suur-Kaukasuse põhjanõlv idaosa	Põhja- ja Laane-Tjanshan põhjanõlv	Laane-Tjanshan lõunenõlv	Sise-Tjanshan	PUUD ▲▲ Abies ■ Juniperus F Larix ▲▲ Picea T Pinus sylvestris, T P. palustris, P. mugeti ▼ Psibina, P. karawinskis, P. pumila	PÖÖSAD ● igihaljad ▼ Rhododendron KÄÄBUSPÖÖSAD T Ericaceae T magitundrataimed POOLPÖÖSAD ▲ padjandataimed
	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n
Subtroopika	Suur-Kaukasuse laaneosa	Suur-Kaukasuse keskosa	Suur-Kaukasuse lõunenõlv idaosa	Armeenia lõunenõlv	Kopetdag, idaosa	Laane-Pamir	▲ Alnus n Betula P Castanea n Fagus ▼ Juglans ▼ Populus n Prunus, Pyrus n Quercus n Tilia	ROHTTAIMED ▼ kserofiilsed n kõrrelised - mesofiilsed - rohunid n kõrgrohud ↑ Sasa (bambus)
	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n	T n n ↑ n n

*Baikali idakaldal olev Bargusini ahelik kuulub humiidsesse kliimaastmesse

119. joonis. Kõrgusvööndilise tüübid Nõukogude Liidus (Stanjukovitši, 1973 järgi, lihtsustatult).

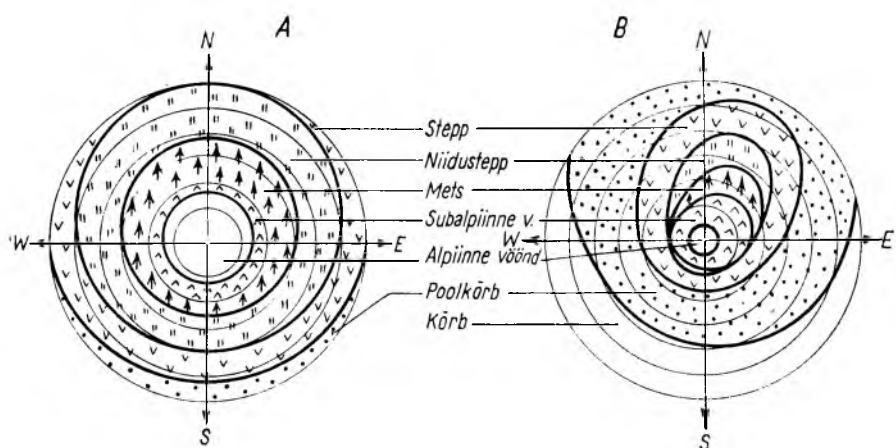
kõrgmäestikualad). Järgnevas käsitluses on kõrgusvööndeid nimetatud analoogiliselt laiusvöönditega, kuid vööndinimetuse ette on lisatud sõna mägi-

Kõrgusvööndite arv alal oleneb (peale mõiste mahust tingitud erinevuste) 1) mäestiku kõrgusest, 2) laiusvööndist (ekvaatoril, näit. Kilimandžaarol on vööndeid palju, Arktikas aga, näit. Novaja Zemljal, järgneb külmakõrbele ikkagi ainult igilumi), 3) asendist mandri merelises või mandrilises osas. Äärmuslikes kontinentaalseis tingimuses, näiteks Ida-Pamiiris, kõrgusvööndite erinevused ühtlustuvad: kõikjal on kõrgmägikõrb, mis erineb vaid väheste tunnuste poolest. Nagu laiusvööndis muutub kliima tasandikel ookeanist sisemaa poole, nii muutuvad ka kliimatingimused mäestikes. Igale laiusvööndi ja kliima merelisuse-mandrilise astme kombinatsioonile vastab oma vööndilise



120. joonis. Kõrgusvööndilisuse üldistatud skeem (Trolli, 1956, ja Rjabtšikovi, 1972 järgi). Püstteljel kõrgus merepinnast; rõhtteljel laiuskraadid, vasemal põhja-, paremal lõunapoolkera kohta.

A — mandrite maritiimsse kliima aladel; B — mandrite (peam. Ameerika) kontinentaalse kliimaga aladel.



121. joonis. Ideaalse mäe mudel kõrgusastmetega 400—3000 m (Jelenevski, 1938 järgi).

A — Kagu-Altai; B — Lääne-Tjanšan.

t ü ü p, s. t. kindel kõrgusvööndite järjestus alt üles. Mõned vööndilisuse tüübid on laialt levinud (nagu tasandike kliimatüübidki), teised on seotud vaid eriliste tingimustega mõnes mäestikis (118. joonis). Vööndilisuse tüüpe võib võrrelda nii laiusvööndite kaupa (laiusridadena) kui ka merelisuse-mandrilisuse astmete kaupa, s. t. enam-vähem meridionaalselt läbi kõikide laiusvööndite. Nõukogude Liidu mäestike kõrgusvööndeid võrdlevalt uurinud K. Stanjukoviš eristab kokku 36 vööndilisuse tüüpi (vt. 119. joonis). Üldistatud kõrgusvööndilisuse skeemi kogu maailma kohta on andnud C. Troll (120. joonis).

Kõrgusvööndite kõrguspiirid olenevad oluliselt ekspositsioonist: lõuna—edela-poolne mäekülj jõuab kõige rohkem soojeneda, põhja—kirde-poolne saab aga kõige vähem soojust. Seda seaduspärasust üldistab ideaalse mäe mudel (121. joonis). Viimane on kujutletav ühesugusest kivimist korrapärase koonusena. Eespool öeldust tulenevalt on ideaalse mäe kõrgusvööndite piirid määratavad, kui on antud selle mäe geograafiline asend (põhja- või lõunapoolkera, laiusvöönd, kliima merelisuse-mandrilisuse aste) ja kõrgus. Kõige paremini reaalseist mägedest vastavad sellele mudelile korrapärased vulkaanilised kuhikud, nagu Pico de Teyde Kanaaridel (vt. 147. joonis) ja Cotopaxi Andides, mille uurimisel A. v. Humboldt tuletaski kõrgusvööndilisuse sea-



122. joonis. Orutundra iseloomuliku külmakohrutusliku mosaiiksusega Polaar-Uraalis. Nõlvade alumises osas siberi kuusk ja kask (V. Masingu foto).

duspärasuse. Tegelikult on kõrgusvööndite piirid eeltoodud põhjustest olenevalt väga sopilised.

Ideaalse mäe mudelist on tuletatav ka ideaalse mäestiku mudel. See koosneb külgipidi liidetud üksikmägede mudelitest, mille kõrgusvööndilisuse määrab lisaks veel mäestiku orientatsioon valitsevate tuulte suhtes ja naabermäestike ekraneeriv mõju. Kõige selle tõttu on niisuguse mudeli loomine väga keerukas ning tema praktiline tähtsus väike.

Reljeef võib kohati luua ka tingimused, kus kõrgusvööndilisus on tugevasti muutunud või koguni vastupidine. Viimast juhtu — vööndite reversiooni (ümberpöördumist) — käsitleme kahe näite varal.

1. Hiibinides (Koola poolsaarel) ja Polaar-Uraalis on laiad põhja poole avatud orud, kuhu koguneb raskem külm õhk, mis tingib orulammil metsavööndi asemel orutundra kujunemise; viimane läheb oruservas üle taigahõrendikuks ja edasi nõlvakuusikuks, mis ülalpool uuesti madaldudes ja hõrenedes taandub mägitundraks. (122. joonis).

2. Jugoslaavia ühes sügavas karstilehtris (Smrekova draga) võib jälgida järgmist sügavusvööndite järjestust: 1) tsonaalne pöögimets, 2) nõlval kuusik (kuni 130 m-ni allpool lehtri serva), 3) mägimännivõsa rododendroniga (*Rhododendron hirsutum*), 4) alpitaimed (*Clematis alpina*, *Doronicum austriacum*, *Stachys alpina*) kaljunukkidel, 5) turbasamblad, jõhvikas, püsilumi (lehtri põhjas) (Morton, 1960).

MAAILMAMERE VÖÖNDILISUS

Hüdrofääri megastruktuuris on tsonaalsusel palju tagasihoidlikum osa kui maismaal. Põhiliseks struktuuriüksuseks on suured ookeaninõod, mille piires toimub valdavalt vete tsirkulatsioon. Ookeane äärestavad madalamad mered mandrinõlval (šelfil). Need on palju produktiivsemad, sest nad saavad toitaineid ka mandrilt.

Ookeanide taimkatte põhimassi moodustab mikroskoopiline fütoplankton. Makrofüüdid on koondunud kitsale rannaribale (litoraaliale). Taimne elu kontsentreerub pindmistesse kihtidesse, 50—100 m sügavuseni. Nendes kihtides kõigub temperatuur kõige tugevamini. Ainult siin avaldubki laiusvööndilisus.

Laiustsonaalsetest iseärasustest on olulisemad järgmised. P o l a a r a l a d e vete temperatuur on kogu aeg madal ja kestab jääkate neelab valgust ning takistab vete tsirkulatsiooni. Fütoplanktonil on ainult üks lühiaegne kevadine maksimum. Siiski on elu meres nendel laiustel võrratult rikkalikum kui maismaa jääkõrbes.

S u b p o l a a r s e d v ö ö n d i d (subarktiline ja subantarktiline) on talvel kaetud jääga, suvel on nad jäävabad. Jää tekkimisel vesi jaheneb ja muutub soolasemaks, mis tingib veemasside vertikaalse liikumise ja koos sellega rikastumise hapniku ja mineraalainetega. Suvel, mil päev on pidev, areneb neis tingimustes väga rohke plankton — kõigi teiste mereorganismide toiduahelate alguslii.

Parasvöötme vetes on samuti ilmsed aastaegade erinevused ja toimub vee intensiivne segunemine. Planktonil on kaks arengumaksimumi — kevadine ja sügisene; liike on vähe, kuid nende arvukus on suur. Subpolaarse ja parasvöötme piiril saavutab planktoni produktiivsus avamerel maksimumi.

Subtroopikas on aastaajalised muutused väikesed: planktoni areng kestab kogu aasta, raugedes mõnevõrra vaid talvel; kevadise ja sügisese maksimumi vahele jääb kestev suvine periood. Soolsus on kõrge, vesi seguneb halvasti. Planktoni produktiivsus on väike (olenevalt vete väikesest hapniku- ja toitainetesisaldusest) Atlandi ookeani lääneosas on omapärane «meri meres» — Sargasso meri, kus hiiglasliku veekeerisega kanduvad kokku ujuvad mariadrud (*Sargassum*)

Palavvöötmes aastaajad puuduvad. Vesi soojeneb maksimaalselt (kui ilm on selge ja vaikne, siis pinnal isegi 28—30°-ni). Vee kohal soojeneb ka õhk, tekitades võimsaid tõusvaid õhuvoole ja madalrõhualasid, mis on troopiliste orkaanide tekke algpõhjuseks. Vetikate areng kestab ühtlaselt kogu aasta; ainult talvel, mil tugevneb vete segunemine lainetuse mõjul, on märgatav nõrk planktoni arvukuse tõus. Planktoni produktiivsus on suurem kui subtroopikas, jaotuselt ebaühtlane ning keskmiselt ei küüni parasvöötme tasemeni.

TAIMKATTE ARENGULUGU

MUUTUSED AJAS JA NENDE UURIMINE

Eelmises peatükis esitatud taimkattemudel on staatiline: ta näitab tingimusi praegusajal ega arvesta nende erinevusi ja muutusi minevikus. Seetõttu peame tutvuma olulisemate muutustega, mis on mõjutanud taimkatte kujunemist (eriti viimase 100—200 miljoni aasta jooksul, s. o. ajal, mil tekkisid ja levisid põhilised praegu maismaad asustavad taimerühmad)

Ka selle täiendusega saame teada vaid seda, missugused on ökoloogilised eeldused taimkatte kujunemiseks Maa eri kohtades. Neid eeldusi võivad aga kasutada mitmed taimerühmad vastavalt sellele, millised neist on evolutsioonis jõudnud valitsevale seisundile, millised on saanud mingile kohale levida ja seal püsima jääda. Seetõttu omandab esitatu konkreetse sisu alles siis, kui arvestame floorade tekkimise ja levimise kohta teada olevaid andmeid.

Nii tulebki taimkatte arenguloo selgitamiseks tutvuda paleogeograafia ja tektoonika poolt kindlakstehtud muutustega mandrite ja merede paigutuses minevikus, paleoklimatoloogia andmetega möödunud aegade kliimamuutuste kohta ning neid asjaolusid arvestades püüda paleobotaanika ja ajaloolise taimegeograafia meeto-

dite abil rekonstrueerida praeguse taimestiku arengulugu ja praegust taimkatet moodustavate koosluste kujunemist.

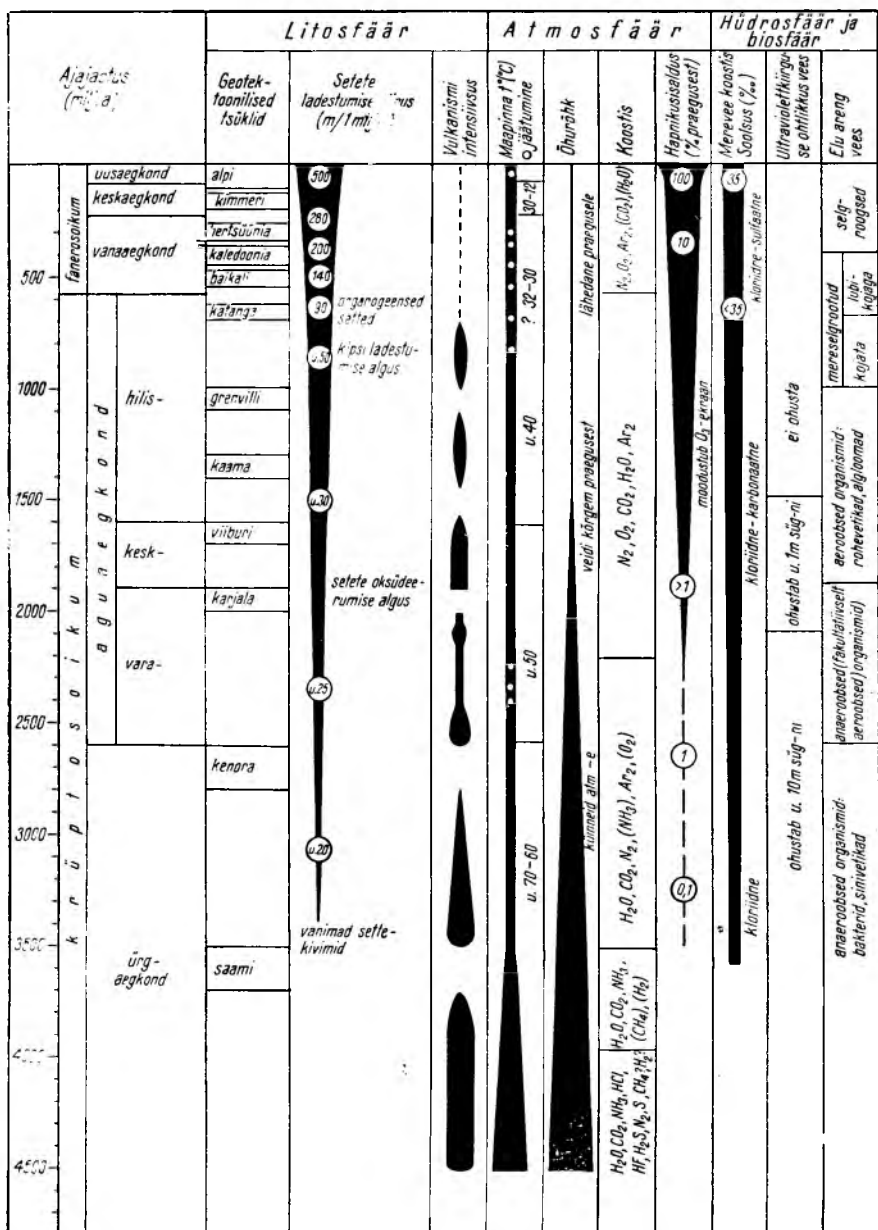
Taimkatte arengulugu uurides tuleb arvestada, et siin on tegemist eelkõige geoloogilise ajaloo, milles ajavahemikud on väga suured ja kestuselt erinevad — sadadest miljonitest aastatest aastatuhandeteni. Tuhandaastased ajalõigud on seega hinnatavad üksnes geoloogiliste hetkedena. Nähtused, mida siin vaatleme, on uuritavad ainult niisuguste meetodite abil, mis võimaldavad saada küllaldase täpsusega andmeid vastavas ajamõõtkaavas. Ajamõõtkaava arvestamine on siin niisama oluline nagu igapäevases elus, kus suurusastmelt erinevate ajaühikute mõõtmiseks kasutame erinevaid meetodeid ja vahendeid: sekundeid, minuteid ja tunde vaatame kellalt, päevi ja kuid kalendrist, möödunud aastaid, aastakümneid ja aastasadu eristame aga sündmuste järgi, mis on kirja pandud päevikuis, ajalooraamatuis jm.

Biosfääri arenguloo rekonstrueerimiseks kasutatakse mitmesuguseid geoloogia ja geofüüsika meetodeid. Varasemate perioodide uurimisel, mil ei olnud veel makroskoopilisi kivistisi tekitavaid organisme (krüptosoikum), on peamiseks informatsiooniallikaks litoloogia, teadus settekivimite kujunemisest. Kihitide järjestus maakoos näitab nende kujunemise järjestust. Nii saadakse teada nende suhteline vanus (relatiivne geokronoloogia). Leidude tegeliku vanuse määramine (dateerimine) annab absoluutse geokronoloogia.

Geoloogilise ajaloo hilisemas järgus lisandub litoloogilisele andmestikule üha rohkem organismide kivistisi (fossiile), mis võimaldavad luua kujutlust vastava aja elukeskkonnast ja elust. Siin pärineb põhiline andmestik paleontoloogiast, teadusest, mis uurib väljasurnud (fossiilsete) organismide jäänuseid ja teisi elutegevuse jälgi. Kivististerohket perioodi nimetatakse faneroosikumiks, mis algas 600 miljonit aastat tagasi. Varem arvati, et sellele eelnenud pikk periood oli valdavalt eluta. Mikropaleontoloogilised ja biogeokeemilised uuringud on aga elu tekkemomendi nihutanud üha kaugemale ning praegusajal tuleb arvata, et elu tekkis õige varsti pärast meie planeedi kujunemist. Lähemalt käsitlemata elu tekkimist, mille geograafilised aspektid on alles ebaselged, anname 123. joonisel ülevaate biosfääri varasemast kujunemiskäigust. Faneroosikumit käsitletakse tagapool aegkondade kaupa.

Mandrite ja ookeanide muutused. Juba esimesed taimegeograafilised uurimused viisid järeldusele, et taimede levik pidi varem olema teistsugune ning praegu lahus paiknevate mandrite ja saarte vahel pidi olema mingi ühendus. Muidu on ju mõeldamatu disjunktsioonide teke ning ainult maismaad mööda aeglaselt levivate taimede sattumine inimese abita ülemeremaadesse.

Pikemat aega seletati selliseid nähtusi maismaasildadega, s. t. varem mandreid sidunud mäeahelike või muude mandriosadega, mis hiljem hävisid. Geoloogide andmed maakoore



123. joonis. Maa geosfääride areng (J. D. Bernali, P. Cloudi, M. Rutteni ja L. Salopi järgi).

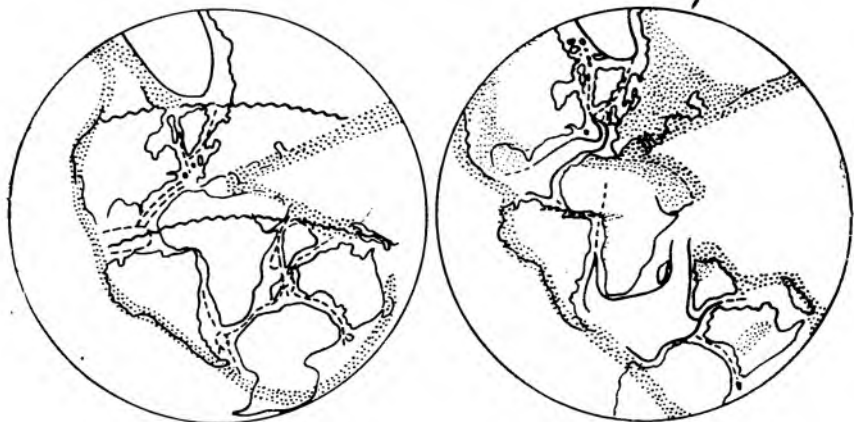
vertikaalsete liikumiste kohta, mille tagajärjel suured maismaaosad kattusid madalmeredega või, vastupidi, tõusid merest, samuti kurdmäestike tekke seletused näisid olevat sellele küllaldaseks põhjenduseks.

Mõned endised maismaasillad avastati tõepoolest merepõhjas. Näiteks pole kahtlust, et Ida-Aasia oli Loode-Ameerikaga ühenduses kahe «silla» varal, mille kontuurid on hõlpsasti leitavad meresügavuste kaardil: on vaid vaja kujutleda, et meretase oli madalam.

Teisal aga ei luba põhjalikumgi merepõhja uurimine arvata, et kunagi võis mingi mäeahelik või saarte rida ühendada selliseid praegu lahus olevaid maismaa-alasid nagu Lõuna-Ameerika ja Lõuna-Aafrika või Madagaskar ja Indoneesia, mida aga ometi seob teatav floora sarnasus. Eriti hämmastav on suur sarnasus floorade vahel lõunapoolkeral, kus mandritippe eraldavad tohutud ookeaniavarused. Seetõttu suhtusid paljud biogeograafid kohe pooldavalt mandritriivi hüpoteesi, mida esimesena püüdis põhjendada saksa geofüüsik A. Wegener (1912). Kui praegused mandrid kontuure mööda kokku lükata, moodustub ühtne mandritomp, mida Wegener pidas ürgmandriks (Pangaea); see olevat vanaaegkonna lõpus pragunenud ning lõhede laienemisel olevat tekkinud Atlandi ja India ookean, mandrid aga, olles kergemad all-olevatest poolvedelatest magmalistest kihtidest, valgunud üha kaugemale üksteisest. Eriti pika tee läbinud väikesed mandrid — Austraalia ja Antarktis. Vaatamata rohketele biogeograafilistele tõendustele, ei leidnud geoloogid pikemat aega küllaldaselt põhjendusi sellisele liikumisele ning mandritriivi pooldajatele (mobilistidele) kujunes kindel vastuseis mandrite püsivuse pooldajate (fiksistide) näol.

Vaadete tasakaal muutus järsult viiekümnendate aastate lõpul. Seda tingis ühelt poolt paleomagnetismi kui uurimismeetodi kasutuselevõtt, mis võimaldas settekivimite magnetiseeruvate setteosakeste orientatsiooni alusel määrata mandriosade paigutuse muutusi magnetpooluse suhtes. Teiselt poolt on ookeanoloogiliste uurin-gute käigus selgitatud, milline on ookeanide põhja reljeef ning kui vanad on põhjasetted. Selgus, et ookeanide põhjasetted ei ole vanemad kriidiajastust, kusjuures noorimad osad on ookeani keskosas, kus paikneb omapärane kõrgustike ahel, mille keskel on piki-lõhe (rift).

1962. a. pani ameerika geoloog G. Hess aluse ookeanipõhja laienemise hüpoteesile. Riftid on maakoore lõhed, millest väljub Maa koorealuse kihi (astenosfääri) kuum laava, hangub kummalgi pool kesklõhet ja surub ookeani põhja laiali, tingides selle kui ka mandrite eemaldumise. Mandrite servade lähedal süvikutes vajub ookeani põhi mandri alla ja sulab uuesti. Mereväärinate võon-did, ookeanisetele vanuse suurenemine kesklõhest kaugenedes ja merepõhja reljeefi vormid näivad kinnitavat seda vaadet. Tõenäoliselt juba vanaaegkonnas oli kaks ürgmandrit, mis läänes ühine-



124. joonis. Mandrite paigutus mandritriivi teooria kohaselt keskaegkonna algul (ligi 200 milj. aasta eest, vasakul) ja lõpul (ligi 100 milj. a. eest, paremal) (Tarlingi, 1971 järgi).

Peenelt täpistatud alad kujutavad madalmerede piirkondi mandreil, jõe täpistus näitab süvikuid mandrite servas, mille settest tekksid hilisemad kurdmäestikud. Jõe joon — avanenud murrang, katkendjoon — tekkiv lõhe. Lainejoonega on piiratud troopilised alad.

sid, idas olid aga eraldatud Ürgvahemere ehk Teetisega (Thetys). Põhjapoolne ürgmander Lauraasia oli lõunaosaga ekvaatoril. Aja jooksul hakkas ta eemalduma põhja poole. Atlandi lõhe tekkis 200—300 milj. aasta eest ja ürgmandri lääneosa Põhja-Ameerika (Laurentia) hakkas eemalduma Euraasiast kiirusega 1—1,5 cm/a. Hiljem, 150—200 milj. a. tagasi lõhenes Gondwana, lõnamander, tekkis Atlandi ookeani lõunaosa ja Lõuna-Ameerika hakkas eemalduma Aafrikast kiirusega 1,5—2,2 cm/a. India ookean tekkis 160 miljoni aasta eest ja endise Gondwana tükid hakkasid eemalduma — Antarktis lõunasse, Austraalia kagusse. India hakkas lähenema põhjmandrile ja lõpuks liituski sellega, pigistades kokku Teetise ning tekitades Himaalaja kurdmäestiku (paleogeenis). Vaikse ookeani vanuse suhtes on vaated erinevad: ühed uurijad peavad teda esmaseks ookeaniks, teised arvavad, et ta tekkis Maa üldise paisumise käigus ning pole vanem teistest ookeanidest.

Kuigi mandrite ja ookeanide tekke ja liikumise mehhanism on veel ebaselge, pole kahtlust, et praegused mandrid on muutnud oma asendit üksteise suhtes (124. joonis) Biogeograafia seisukohalt on oluline tõdeda, et need liikumised toimusid ka keskaegkonna lõpul ja uusaegkonna vältel, see tähendab ajal, mil kujunesid õistaimede sugukonnad ja perekonnad. Tertsiaaris, kui lõnamandrid olid üksteisest juba märgatavalt eemaldunud, hakkasid alles eristuma praegusaegsete imetajate rühmad ja hilisemad neist ei jõudnud enam asustada eemaldunud Austraaliat ja Antarktikat. See zoogeograafiline eripära vajutas oma pitseri ka taimestiku arengule.

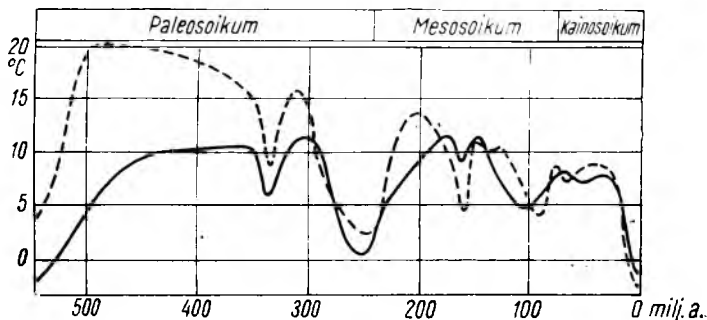
Kuid ka praegused põhjamaad ei ole püsinud samasuuruste ja -kujulistena. Maad koosnevad jäikadest «plaatidest» — platvormidest, mis ei paindu, kuid võivad kohati tõusta või vajuda, ning nendevahelistest painduvamatest aladest. Nii moodustab Skandinaaviat ja Soomet hõlmav Balti kilp väljaulatuva osa suurest Vene platvormist. Eesti ala asub selle platvormi loodeosas; kuni devonini oli see ala suurema osa ajast madalmerena laskunud olukorras, siis aga kerkis ja on säilinud tänini maismaana, millel vaid kohati on madalmerd (Läänemeri) ja suuri siseveekogusid.

Olenevalt sellest, kas maad on laialt üle ujutatud, saartena hajutatud või, vastupidi, märksa kõrgemal maailmamere tasemest ja omavahel liitunud, on oluliselt erinev ka kliimarežiim: kui esimesel juhul valitsevad laial alal merelise kliima tingimused, siis teisel juhul on maade siseosades suuri kontinentaalse kliima alasid, seega on kliimaatiline mitmekesisus (nagu selgub ideaalse maade mudelistki) palju suurem (äärmisest merelisest äärmise maadiliseni).

Kurdmäestike tekkimises on leitud seaduspäraselt tsüklilisust. Maakoore suhteliselt rahulikule faasile (mis kestab 100—500 milj. a.) järgneb lühemaajaline (ligi 50 milj. a.) orogeenne ehk kurrutusperiood, tekivad uued kurdmäed, intensiivistub vulkaaniline tegevus ja selle tagajärjel suureneb CO₂ hulk õhus ja vees. Kerkega algab intensiivne erosioon, mägede tasandumine, kivimite murenemine, mis seob O₂, ja uus settimine. Nii pole mägede teke seotud mitte ainult reljeefi muutustega, vaid mõjutab atmosfääri kaudu ka kliimat. Praegust perioodi iseloomustab viimase, alpi kurrutuse raugemine.

Kliimamuutused on seletatavad nii maaväliste (kosmiliste) kui ka Maa geosfääriliste muutustega. Esimeste hulka kuuluvad eeskätt päikesekiirguse võimalikud muutused ja Maa asendi muutused selle kiirguse suhtes. Kuigi need põhjused võiksid oluliselt mõjutada Maa kliimat (ja seda on ka tõesti oletatud), ei ole praegusajal võimalik tõestada, et just need muutused on olnud kardinaalsete kliimamuutuste algpõhjuseks viimastes aegkondades. Olemasolev aparatuur ei võimalda näidata solaarkonstandi muutusi. Maa telje kaldenurga ja Maa orbiidi ekstsentrilisuse võimalikud muutused, nagu näitavad arvutused, ei saa olla kogu planeedi hõlmavate oluliste kliimanähtuste põhjuseks, küll võivad nad aga põhjustada lühiajalist kliima kõikumist.

«Maiste» põhjuste olulisuse poolt räägivad Maa kliima tsonaalsuse erinevused põhja- ja lõunapoolkeral ning merelisuse-maadilisuse mõju praegusaegseski kliimas. Muutusi võib kahtlemata põhjustada atmosfääri koostise muutumine: pilvisuse (veeauru) ja tolmusisalduse (näit. intensiivse vulkanismi korral) suurenemine kutsub esile päikesekiirguse suureneva peegeldumise ja kliima jahenemise, CO₂-sisalduse suurenemine aga nn. kasvuhooneefekti tõttu kliima soojenemise. Vaieldamatu on maade paigne-



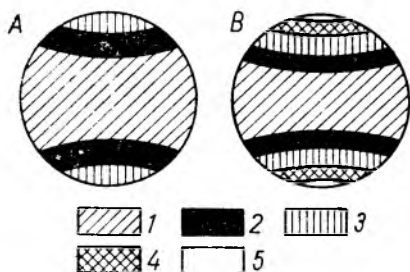
125. joonis. Temperatuurimuutused faneroosikumis põhjapoolke-
ral rekonstrueerituna flora ja fauna leidude (katkendjoon) ja
muude tunnuste põhjal (pidev joon) (Brooksi, 1932 järgi).

mise ja suuruse mõju, sest sellest oleneb hoovuste kulg ja õhu-
masside liikumine. Kui mandri läbimõõt ületab 500 km, tekib selle
keskel pidev antitsüklon (kõrgrõhkkond), mis põhjustab aasta
keskmise temperatuuri tunduvalt alanemist. Merede laienemise
(transgressiooni) korral aga, vastupidi, maismaa soojeneb tun-
duvalt, sest teda ümbritsevad laiema merelise kliimaga mais-
maa-alad ja hästi soojenevad üleujutatud madalmered.

Eriti oluliseks kliimateguriks näib olevat «jäämüts» polaar-
maadel. Mandrijää tekkimise eelduseks suurtel laistel on suviste
temperatuuride alanemine (oletatavasti ainult mõni kraad) ja tal-
viste sademete (lume) rohkenemine: lumi ei jõuagi suvel sulada
ja ladestub jääks. Kui aga püsijää on kord tekkinud, kutsus ta
esile edasise jahtumise juba suure peegeldusvõime, sulatamiseks
kuluva suure soojushulga ja antitsüklonite moodustamise tõttu.
Seega jääkate ise tingib oma laienemise ja säilimise mingi aja
vältel.

Kuigi suurte kliimamuutuste põhjuste üle veel diskuteeritakse,
on nende olemasolu geoloogilises minevikus vaieldamatu (125.
joonis) Kogu teada oleva geoloogilise ajaloo vältel on vaheldu-
nud kaks põhiliselt erinevat kliimaseisundit: kestvam,
püsivam (normaalsem) on Maal olnud kliimaolukord, kus soojus-
vöötmed erinevad vähe ja kogu planeedil valitseb troopiline kuni
(polaaraladel) mõõdukas parasvöetmeline kliima järskude tso-
naalsete ja regionaalsete piirideta. Selle perioodi piires on pea-
miseks kliimat mõjutavaks teguriks mandrite suuruse muutused.
Säärane kliimaseisund iseloomustab paleosoikumit kuni karbo-
nini, juura ja kriiidiajastut, paleogeeni (45. tabel)

Teine, suhteliselt lühiajaline kliimaseisund avaldub teravas
soojusvöetmelisuses seoses pooluste ümbruse jäätumisega ning
sellest tingitud külmade ja soojade õhumasside ulatusliku segu-
nemisala kujunemisega parasvöetmes. Selles seisundis on tem-
peratuuride erinevused pooluse ja ekvaatori vahel suured, kliima-



126. joonis. Kliimavööndid Maa arengu soojadel, ühtlastel (A) ja jahedatel, kontrastsetel (B) perioodidel.

1 — troopiline; 2 — subtroopiline; 3 — soe parasvööde; 4 — jahe parasvööde ja külmvööde; 5 — igijää.

vööndeid on rohkem ja nende piirid kohati järsud. Et õhumasside liikumised mõjutavad tugevasti kliimat, siis muutub ilmastik selles seisundis nii aastaaegade kui ka pikemate perioodide kaupa rohkem. Säärane seisund oli paleosoikumi lõpul (perm) ja püsib noogeenist praeguseni.

Seda üldist seaduspärasust selgitab 126. joonis.

AEGKONDADE ÜLEVAADE

Ajalooline geoloogia, tuginedes sette kivimite lasumisjärjestusele (stratigraafia) ning rööbistades ühevanuseid kihte eri kohtades juhtkivististe alusel, on välja töötanud ühtse geokronoloogilise skeemi, mis võimaldab hinnata üksikkihtide ja nende komplekside suhtelist vanust. Suurimad stratigraafilised üksused selles on l a d e k o n n a d (neile vastavad ajaliselt aegkonnad). Need jagunevad l a d e s t u t e k s (ajastuteks) ja viimased omakorda ladestikeks (ajastikeks). Uuemal ajal on mitmesuguste meetodite abil kindlaks tehtud (dateeritud) nende üksuste absoluutne vanus.

See jaotus, mis on välja töötatud praktiliselt eristatavate kivistite alusel (nende põhimassi moodustavad välis- või siseskeleti osad, hambad jt. vastupidavamad fragmendid), peegeldab põhiliselt loomastiku arengutaset ja võimaldab ainult kaudselt järeldusi teha taimkatte ning olelustingimuste kohta üldse. Loomad said arenema hakata alles pärast seda, kui olid tekkinud neile toiduks sobivad taimed. Seetõttu on loogiline arvata, et kui jaotada kogu geoloogiline ajalugu taimkatte alusel suurüksusteks, siis peavad viimaste piirid paleozooloogiliste üksuste ajaliste piiridega võrreldes pisut varasemale ajale nihkuma. Jaotus paleobotaanilisel alusel, mis muidugi kajastab täpsemini ka keskkonna muutusi, on antud aegkondade tabeli viimases lahtris. Ökoloogilise põhjendatusele vaatamata on see jaotus taimeosade raskema identifitseeritavuse tõttu praktikas vähem kasutatav ning vaevalt olekski otstarbekas muuta traditsioonilisi jaotusi. Eeldame, et õpiku kasutajale on rahvusvaheline geokronoloogia selle zooloogilises osas juba kooliõpingist tuntud (45. tabel).

Elu areng faneroosioikumis (viimased 570 milj. a.)
(K. Markovi jt. järgi)

Aegkond	Ajastu	Ajastik	Vanus milj. a.	Kestvus milj. a.	Kurrutused	Valitsev loomarühm, uued rühmad	Valitsev taime- rühm	Aegkond paleobotaanikas		
Kaino- soikum Kz	Tertsiaar	Kvaternaar — Q		1,5— 2	Alpi	Inimene	Katte- seemne- taimed	Neofüü- tikum e. kaino- füütikum		
		Neo- geen Ng	Pliotseen	25		Imetajad, putukad, linnud				
			Miotseen							
		Paleo- geen Pg	Oligotseen	26		Seened				
			Eotseen	39						
Paleotseen	65									
Meso- soikum Mz	Kriit — Cr		70	Alpi	Ürglinnud	Paljas- seemne- taimed (palm- lehikud, okaspuud jt.)	Meso- füütikum			
	Juura — J		136		Roomajad					
	Triias — T		193		Ürgimetajad					
			225							
Paleo- soikum Pt	Perm — P		280	Hertsüüni	Ürgkahe- paiksed Ürgroomajad	Sõnajalg- taimed, seemne- sõna- jalad	Paleo- füütikum			
	Karbon — C		345					Kalad (kõhrkalad)		
	Devon — D		400					Maismaa- lüliljalgsed		
	Silur — S		435					Kaledoonia	Mereselg- rootud (trilobiidid, käsijalg- sed jt.)	
	Ordoviitsium — O		500							Psilo- füüdid
	Kambrium — Cm		570							Rohe- jt. vetikad
Protero- soikum Pz							Eo füütikum			

Alljärgnevalt on antud taimkatte arengulugu paleobotaaniliste aegkondade kaupa. Vastandina paleozooloogilistele -soikum-lõpulistele nimetustele kannavad need -füütikumi-lõpulisid nimetusi.

Eofüütikum on esimene ja kõige pikem periood, mis algas elu tekkega ja kestis maismaataimede kujunemiseni. Ainsad taimorganismid olid vetikad, ainus elukeskkond vesi. Esimesed vaieldamatud elu jäljed pärinevad 2,7 miljoni vanustest biogeensetest lubjakividest ja nn. molekulaarsetete kivististest rauamaagis (Minnesota), esimesed organismide kivistised — ligi 2 miljoni aasta vanused sinivetikate taolised fossiilid (Gunflint, Ontario). Millal tungisid märjale maismaale esimesed ajutised asukad — bakterid ja algrohevetikad — pole teada.

Paleofüütikum algas maismaa asustamisest kõrgemate taime-dega. Millal see toimus, pole veel võimalik täpsustada. Silurist on leitud vaid üksikuid taimeosi ja eoseid, mida võiks pidada maismaataimedele kuuluvaiks; arvatavasti need pärinevad vetikailt. Devonis on aga kõrgemad taimed esindatud kohe rohkelt ja paljudes kohtades.

Paleofüütikumi võib jaotada omakorda kaheks. Esimesel poolel kuni hilis-devonini olid peamisteks rühmadeks madalakasvuliste ürgraiaste klass (*Psilophytopsida*): *Rhynia*, *Psilophyton*, *Asteroxylon*, ja esikeerdlehed (*Primoofilices*) (Botaanika II osa, lk. 348). Teisel poolel (kuni hilispermioni) olid ilmetandvaiks juba puukujulised sõnajalgtaimed, sõnajalgpuud.

Nõrgalt väljendunud soojusvöötmelisuse tõttu sel perioodil nimetatud taimerühmad esinesid Maal väga laialdaselt, kuigi ökooloogiliselt olid need seotud ainult alalisniiskete ranna- ja kaldakasvukohtadega. Maismaa oli valdavalt esmane kõrbe, mida taimed sellel evolutsiooniastmel ei suutnud veel asustada.

Karboni ehk kivisöeajastu algust iseloomustab ühtlane lopsakas troopiline flora, mis sai tuntuks Kesk-Euroopa kivisöemaardlaist vestfaali floorana. Suured soomspuud (*Lepidodendron*), pitsatipuud (*Sigillaria*) ja lülilised kalamiidid (*Calamites*) kasvasid koos põõsajate talblehikute (*Sphenophyllum*), ürg- ja pärisõnajalgadega ning viimastele sarnaste pteridospermidega.

Hiliskarbonis kujuneb välja selgem vöötmelisus: Euroopa ja Põhja-Ameerika (kaasa arvatud Gröönimaa ja Teravmäed) on endiselt troopilise euraameerika flooraga (Atlandi ookeani polnud), kus valdasid puukujulised pteridospermid, sõnajalad ja algelisemad okaspuud (*Lebachia*) Praeguse Sise- ja Kagu-Aasia hõlmas troopiline Kattaasia regioon (hiidsõnajalg *Gigantopteris* oli selle tunnustaim). Aasia kesk- ja põhjaosa hõlmas troopikaväline Angaraa regioon, kus valitsesid aastarõngastega puud ja sõnajalg oli vähem. Selle lõunaosas oleva Kuznetski kivisöemaardla moodustavad põhiliselt ihnlehtkute (*Cordaites*) rohked jäänused, millele kaasneb pärislehtsamblaid, koldi jt. Põhja-Euroopast üle Vene tasandiku keskosa Kesk-Aasiani kul-

ges ariidne vöönd. Lõunapoolkeral, ühtsel lõunamandril Gondwanal oli ühtlane parasvööteline floora, millele andis nime ürgne keeljade lehtedega paljasseemnetaim keellehik, *Glossopteris* (mida kaua peeti sõnajalaks). Puudel olid aastarõngad. See kõik seletub hästi jahenemisega, mis viis karboni lõpul Gondwana jäätumiseni.

Mesofüütikum, paljasseemnetaimede aegkond algab permil lõpus. Nii permis kui ka triiase algul laiusid ulatuslikud ariidsed alad mandrite siseosades. Triiase lõpul hakkab kliima uuesti ühtlustuma ja uue, laialdaselt ühetaolise floora moodustavad paljasseemnetaimed: ürgpalmlehekulaadsed (*Bennettitales*), palmlehekulaadsed (*Cycadales*), hõlmikpuulaadsed (*Ginkgoales*) ja okaspuulaadsed (*Coniferales*). Need taimerühmad esmakordselt suutsid kasvada ka eemal veekogudest, kuid vajasid pideva veevaruga mulda. Vanemate rühmade mõned perekonnad, näiteks osjad (*Equisetum*), kollad (*Lycopodium*), mõned sõnajalad (*Marattia*, *Osmunda* jt.) ja ürgsemad okaspuud (*Podocarpus*, *Cephalotaxus*) omandavad selle aegkonna keskel juba üpris praegusaegse ilme.

Hisiljuuras ja kriidi algul hakkab kliima vöötmelisus tugevema. Põhjapoolkeral eristub soe-parasvööteline taimkate, kus puurinde moodustavad vanapärased okaspuud (*Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Libocedrus*) ja hõlmikpuu (*Ginkgo*), alusmetsa — palmlehid, sõnajalgtaimed. Euraasia keskosa on ariidne. Ürgvahemereala on troopiline, Euroopas ulatub subtropiika Gröönimaani. Gondwana lõheneb, lõunamandrite floorakontakt püsib veel mõnda aega Antarktise kaudu (selle pärandiks on mõnede vanade okaspuude ja primitiivsete katteseemnetaimede holantarktilised areaalid, vt. lk. 161).

Neofüütikum ehk kainofüütikum algas kriidijastu keskel, sest, nagu märgib A. Tahtadžjan, sel ajal toimus «üks järsemaid ja põhilisemaid muutusi maismaa taimkattes: õistaimed levisid suhteliselt lühikese aja, lausa mõne miljoni aasta vältel üle kogu maakera ja jõudsid kiiresti Arktika ning Antarktikani. Nad ilmusid kohe suures vormide mitmekesisuses ja omandasid kiiresti valitseva seisundi». (1970, lk. 50) Õistaimede kiire edu põhjuseks on peetud nii soodsat olukorda kliimas (näit. kiirgusfooni muutusi, millele ei suutnud enam kohastuda vanemad rühmad), suurt ökoloogilist plastilisust, mis oli tingitud lehe ja juhtkudede edasisest evolutsioonist, risttolmlemist putukate abil, kes samuti saavutasid siis õitsengu. Väga oluline oli õistaimede elutsükli lühenemine ja võime puhkeperioodidega seda ajutiselt katkestada, mis võimaldas asustada ka seni «kõrbena» püsinud ebakindla niiskusrežiimiga alasid. A. Tahtadžjan, nagu mitmed teisedki, peab õistaimede algkoduks Kagu-Aasia mäestikke ja neile lähedasi piirkondi, kus on säilinud kõige rohkem primitiivsete omadustega perekondi. Teine kaalukam hüpotees, mille põhjendajaks on L. Croizat, peab õistaimede tekkekohaks Antarktist, sest enamik õistaimede sugukondi on levinud lõunapoolkera mandreil,

kuhu nad võisid jõuda vaid kesksest Antarktikast teatavaid «vâra-
vaid» kaudu: üle Tulemaa, Kapimaa, Madagaskari, Austraalia
ning Uus-Meremaa.

Paleogeenis (varases tertsaaris) toimus kõikjal õistaimede
perekondade «moderniseerumine»: eotseenis olid enamik pere-
kondi juba nüüdisaegsed, oligotseenis peaaegu kõik, neogeenis
aga olid paljud liigid juba praegusaegseist eristamatud (Tahtadž-
jan, 1970).

Tsonaalsus avaldus selgesti, kuid vööndid olid mõnevõrra
põhja pool. Põhja-Siberis ja arktilistel saartel oli jahe ookeaniline
parasvööde heitlehiste puudega. Atlandil ulatus Ürg-Golfi hoo-
vuse soojendav mõju Gröönimaani, kuhu ulatus üksikuid subtropi-
pilisi elemente (magnoolia, sabalpalm). Ulatuslikud alad Euraa-
sias ja Põhja-Ameerikas olid parasvöötmeliste heitlehiste metsa-
dega kaetud, mille põõsarindes oli lõuna pool ka igihaljaid liike
(*Mahonia*, *Ilex*, *Buxus*) ning puudel oli liaane (*Actinidia*, *Hedera*,
Parthenocissus, *Vitis* jt.). Lõuna pool, Ürgvahemere põhjaranni-
kul ja saartel, oli lopsakas loorberilehine vegetatsioon (nagu praegu
Ida-Aasias), kuhu kuulus igihaljaid pöökke, kampripuid (*Cinna-
momum*), tammi ja palme (*Trachycarpus*, *Livistona*) ning üksi-
kuid troopilisi liike (mangroovsoodes kasvas *Nypa*-palm) Ajuti
(paleotseenis ja eotseenis) ulatus soe subtropika Kesk-Euroopani
(Londoni—Kiievi jooneni). Ürgvahemere lõunarannik oli troopi-
line, kuid vaesus aegamööda.

Varem laialt levinud vaade, et paleogeenis oli Euroopa (Kesk-
Euroopa «poltaava floora») troopikavöötmes, põhineb E. S. Barg-
hoorni (1953) arvates asjaolul, et tol ajal ei olnud siin pakaselisi
talvi, mis takistanuks mõnede troopikataimede kasvamist subtropi-
pikas, keskmised temperatuurid polnud aga kõrged ja vöötmete-
vahelised temperatuurierinevused üldse olid väikesed.

Eotseenis alanud ja oligotseenis kiirenenuid jahenemine andis
Euraasias ülekaalu külmakindlamatele heitlehistest puudest (tam-
med, pajud, vahtrad), kuid siiski püsis veel vanu okaspuid
(*Sequoia*, *Taxodium*) ja tuli juurde uusi (*Abies*, *Pinus*), mis
kõneleb mõõdukalt soojadest suvedest ja mahedatest talvedest.

Neogeenis (miotseenis ja pliotseenis) oli Kesk-Euroopas veel
palju liike, mis on omased praegusele Põhja-Ameerika floorale
(*Juglans cinerea*, *Fagus grandifolia*, *Liriodendron tulipifera*,
Nyssa sylvatica), Ida-Aasiale (*Chamaecyparis pisifera*, *Magnolia
kobus*, *Phellodendron amurense*) või Taga-Kaukaasia subtropi-
kale (*Pterocarya pterocarpa*, *Parrotia*) (127. joonis). Neogeenis
võidule pääsenud floorat nimetati varem arktotertsiaarseks (ta
arvati pärinevat praegusest Arktikast), hiljem levis nimetus tur-
gai floora (leiukoha järgi Kasahstanis)

Kontinentaalsemates piirkondades Aasia siseosades (tollasel
Angaraa mandril) hakkas kujunema praeguste parasvöötme step-
pide ja kõrbete floora. Mäestike nõlvadel tekkis uusi pujude ja
maltsaliste liike. Hiljem, seoses Teetise kadumisega alpi kurru-



127. joonis. Pliotseenis Kesk-Euroopas kasvanud taimi (Krosценка leiukohast Lõuna-Poolas) (Szafer, 1956 järgi):

1 — tulbipuu (*Liriodendron tulipifera*); 2 — nüssa (*Nyssa sylvatica*); 3 — kaukaasia tiib-pähkklipuu (*Pterocarya pterocarpa*); 4 — jaapani magnoolia (*Magnolia kobus*); 5 — mägi-ebaküpress (*Chamaecyparis pisifera*).

tuse käigus, ariidsed alad laienesid. Pärissetpid tekkisid miotseenis ja pliitseeni lõpuks ulatusid need ka Kagu-Euroopasse. Analoomiline kserofiilne madrotertsiaarne flora kujunes ka Põhja-Ameerika lääneosas alates eotseeni keskelt ja kattis oligotseeni lõpuks suurema osa selle mandri edelaosast.

Alpi kurrutus kujundas kõrgete kurdmäestike ahela Püreneed—Alpid—Karpaadid—Kaukasus—Kopetdag—Himaalaja ning koos sellega tingimused alpiinse flora tekkeks, arenguks ja rännuks lääne-ida suunas läbi Euraasia. Tekkisid soodsad tingimused endeemide kujunemiseks eri mäestikes (*Rhododendron*, *Quercus*). Ameerikas kujunes analoomiliselt piki Kordiljeere ja Ande meridiaalne rännutee.

Kvaternaari iseloomustavad jäätumised ning seega flora kiire vaesumine Euroopas ja Põhja-Ameerika keskosas. (Jäätumis- ja

jäävaheaegadega ning edasise arengukäiguga tutvume järgmises osas.)

Esitatud lühiülevaade taimkatte arenguloo suurjärgkudest võimaldab teha järgmised järeldused.

1. Stabiilsemad perioodid Maa arenguloos olid ühtlaselt sooja kliimaga, mil kümnete aastamiljonite vältel jõudis suurtel aladel välja kujuneda suhteliselt ühetaoline floora, milles iga kord valitses uus taimerühm ja mida A. Krištofovič nimetab polükroonseks. Sellised olid psilofüütne floora devonis, vestfaali floora karbonis, paljasseemnetaimede floora juuras ja õistaimede floora paleogeenis.

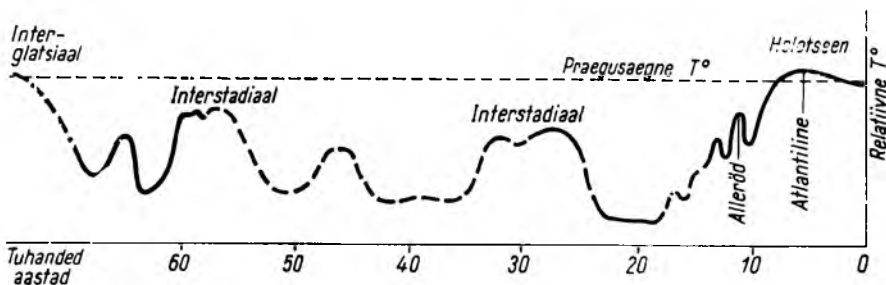
2. Murrangud taimkatte arengus on suhteliselt lühiealised (kestavad mõni miljon kuni mõnikümmend miljonit aastat).

3. Iga murrang oli seotud uue elutandri esmasasustamisega maismaal: sõnajalgtaimed «vallutasid» märjad rannikualad, paljasseemnetaimed pidevalt niisked maismaad, katteseemnetaimed ka ajutise veevajakuga kasvukohad (stepid, poolkõrbed, kõrbed) ning lühikese suvega jahedad alad (tundra, alpiinne võõnd mägedes).

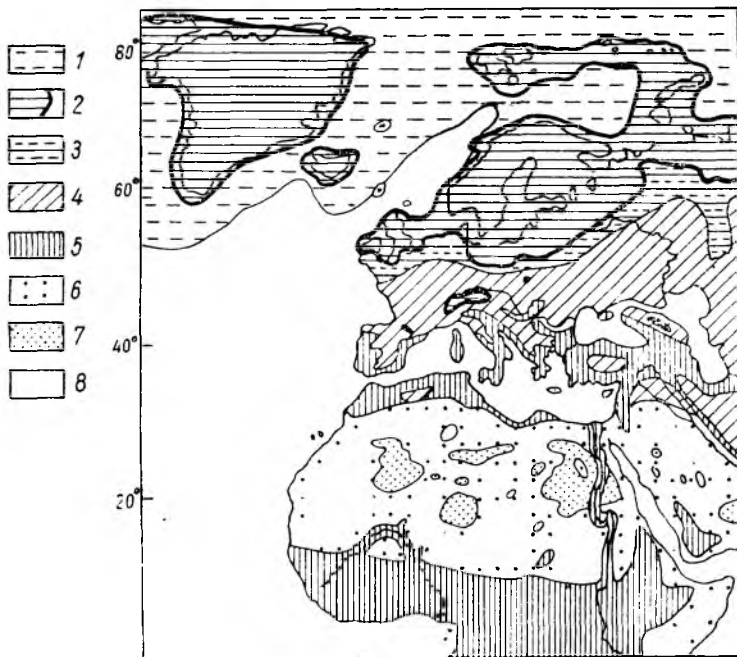
JÄAAJAD

Ajastuid kestvate kliimaseisundite vältel on kliima omakorda võnkuv saja kuni kümne tuhande aastases ajamõõtkavas. Eriti hästi on see kindlakstehtav viimase ajastu (kvaternaari) kohta, mis jaotatakse kaheks ebavõrdseks osaks — pleistotseeniks ja holotseeniks (viimased 10 000 aastat) (128. joonis).

Oligotseenis alanud üldine jahenemine viis pleistotseenis ulatuslikule ja korduvale jäätumisele. Mäestikes laienesid liustikualad. Mandreid kattis ulatuslik mandrijää, mis ulatus kord kaugemale lõunasse, kord kahanes taas (129. joonis). Mandri jäätumine kestab Gröönimaal ja Antarktikas tänapäevani, seega planetaarselt vaadatuna kestab jääaeg praegugi.



128. joonis. Temperatuurimuutused Kesk-Euroopas viimase 70 000 aasta (pleistotseeni lõpu ja holotseeni) vältel (Woldstedti, 1962 järgi).



129. joonis. Taimkate Euroopas ja Aafrika põhjaosas viimase (valdai, vürmi ehk visla) jäätumise maksimumi ajal (Büdel, 1962).
 1 — jäätunud meri; 2 — mandrijää; 3 — periglatsiaalne võõnd; 4 — jahestepp; 5 — igihaljad metsad; 6 — kuivstepp ja savann; 7 — poolkõrb ja kõrb; 8 — avameri.

Kui jälgida parasvöötmes mingi ala arengut pleistotseenis, võime eristada siin jäätumise ehk glatsiaalperioode, nende vahelisi, suhteliselt lühikeseealisi jäävaheaegu ehk interglatsiaale ja viimastest veel lühemaid interstadiaale. Aladel, kus lausalist jäätumist polnud, võis olla tegemist mäestike jäätumise ga liustike laienedes või siis avaldas jäätumine kaudset mõju. Jääserva vahetult ümbritsevat olustikku nimetatakse periglatsiaalseks. Pärast lausalise mandrijää sulamist võis kohati pikemaks ajaks säilida liikumatuid jääpanku (nn. surnud jää), mis olid mattunud setete alla. Sademetevaestel kontinentaalsetel aladel avaldub jäätumine pinnase pidevas külmumises, igikeltsa moodustumises. Kõik see mõjutab taimkatet tugevasti.

Jäätumiste arv ja kestus on olnud eri aladel erinev: põhja pool ja kõrgmäestikes ei jõudnud jää jäävaheaegadel sulada ja seega oli jäätumine kestvam ning «jääaegade» arv väiksem. Stratigraafiline skeem dateeritud ajapiiridega mõnede Euroopa piirkondade jaoks koos settenäidetega Eestist on toodud 46. tabelis.

Jäävaheaegade setteid on leitud ka Eestis mitmel pool. Nende palünooloogiline uurimine näitab, et taimkate mikuulini jäävaheajal Eestis vastas lehtmetsa-

Jäätumised ja jäävaheajad Euroopas

Strati- graafi- lised jaotused	Jäätumiste (j.) ja jäävaheegade (jv.) nimetused, dateeringud tuh. a.			Setted Eestis	
	Alpides	Kesk- Euroopa tasandikel	Ida-Euroopa tasandikul		
Holotseen Q _{IV}				jääajajärgsed ma- dalmere-, järve- ja soosetted	
Pleistotseen ülem-	würmi j. (Würm)	visla j. (Weichsel)	valdaj j.	ostaš- kovi j. 10—25	hall (Põhja-Eesti) ja punakaspruun (Lõuna-Eesti) mo- reen, fluvioglatsi- aalsed ja limnogat- siaalsed setted
				molooga- šeksnaa jv. 25—50	Peedu jt. jv. järve- ja soosetted
				kalinini j. 50—70	violetthall moreen Lõuna-Eestis
kesk- Q _{II}	rissi- würmi jv. (Riss- Würm)	eemi jv. (Eem)	mikuulini jv. 70—110	Rõngu jäävaheag- sed järve- ja soo- setted	
	rissi j. (Riss)	varta j. (Warthe)	kesk- vene j.	moskva j.	hall (Otepää, Haan- ja) moreen
		münsteri jv. (Münster)		odintso- vo jv.	?
saale j. (Saale)		dnepri j.		pruun (Lõuna- Eesti) moreen	
mindeli- rissi jv. (Mindel- Riss)	holsteini jv. (Holstein)	lihvini jv. 240—380		Karuküla (?) jv. setted	
alam- Q _I	mindeli j. (Mindel)	elsteri j. (Elster)	valge- vene j.	okaa j. belovežje jv. dzukija j.	hall kiltjas (Lõuna- Eesti) moreen ?
	güntsi- mindeli jv.	kromeri jv. (Cromer)			
	güntsi j. (Günz)				

sade võõndi tamme-karpinuse allvööndile (Rõngu leiu andmeil, Thomson, 1941). Mõned uued leiud (Karuküla, Liivrand, 1976) on toonud päevavalgele ka varasemate interglatsiaalide (oletatavasti lihviini jäävaheaja) setteid, millist on leitud muuseas parasvöötme soojematele osadele iseloomulikke taimi, nagu *Aldrovanda* (ujutaim huulheinaliste sugukonnast), *Brasenia* (vesiroosiliste suguk.), *Osmunda cinnamomea* (kuningisõnajalg) ja *Salvinia natans* (vesisõnajalg).

Jäätumise mõju taimkattele oli nii otsene — laienev mandrijää kaanetas kogu looduse üha pakseneva jääkilbiga — kui ka kaudne. Jääkilp mõjutas kliimat laias ulatuses väljaspool jäätumisala ning kujundas ümber levilaid.

Vaatamata mandrijää paksusele (1—2 km), võisid sellest siiski välja ulatuda kõrgemad mäetipud. Selliseid jääst väljaulatuvaid paljaid mägesid nimetatakse Gröönimaal nunatakkideks. Pealegi ei katnud mandrijää Atlandi ookeani; mere ääres oli jääkihi paksus väiksem ja kohati võis säilida jäävabu oaase nagu praegu Antarktikas. Seetõttu on võimalik, et Skandinaavia nunatakkidel elas jäätumise üle osa tundrataimi, näiteks lapi rododendron (*Rhododendron lapponicum*), mille areaal piirdub Põhja-Skandinaaviaga.

Jääserva ees oli kõrgrõhkkondadest tingituna tundrailmeline periglatsiaalne taimkate, milles mosaiikselt paiknes tundra, metsatundra ja katmata moreeni avakooslusi. Viimastes võis mulla puudumise tõttu kasvada mägi- ja kuivstepitaimi (*Ephedra*, *Artemisia*) Kaugemal lõunas järgnes kontinentaalse kliimaga kuivjahe metsastepp ja kohati ladestus lössi. Ookeanilt tulevad madalrõhkkonnad olid surutud lõuna poole ning põhjustasid Lõuna-Euroopas ja Põhja-Aafrikas sademete rohkust. Selle perioodi veerikkusest kõnelevad kõrbesse lõikunud voolusängid (vadid) ja jõeorgude kõrgemad terrassid.

Jäätumiste korral oli floora tõrjutud tagasi lõunasse, ent jäävaheaegadel tungisid taimed uuesti vabanenud aladele. Selline korduv fluktuierimine vaesestas tugevasti liigilist koosseisu, nagu näitab jäävaheaegade floora võrdlus Loode- ja Kesk-Euroopas praegusaegse flooraga (47. tabel).

Jäätumise elasisid tagasisurutud taimed üle lõunapoolseis mäestikes ja merede rannikul, kus kohalik kliima ja ekspositsioon oli soodsam. Need kohad — pagulad ehk refuugiumid — olidki kolleteks, kust hiljem, tingimuste muutudes, võis taimestik uuesti levima hakata. Pagulad säilitasid ka mõningaid vanapäraseid relikte, mis pole suutnud hiljem levida, ning rändrelikte, mis soodsatel perioodidel laiendasid taas oma levilat. Ülevaate tähtsamatest refuugiumidest Euroopas ja Ees-Aasias annab 48. tabel.

Kui võrrelda jäätumiste mõju põhjapoolkera eri piirkondades, siis selgub, et Euroopa floora kaotas oma endisest koosseisust kõige rohkem. Selle põhjuseks oli mäestike asend, mis takistas taimestiku taandumist, ning kliimamuutuste kulg Vahemere ääres, kusjuures Vahemeri oli samuti risti ees lõuna poole taanduvatele liikidele. Lääne-Siberi ja Kesk-Aasia alad vaesused tugeva kuivenemise tagajärjel, mis kestis pärast jääaegagi. Seevastu Ida-

Puuliikide liigilise koosseisu vaesumine Loode- ja Kesk-Euroopas
jäävaheagade setete palüoloogilise uurimise andmeil
(Walteri ja Straka, 1970 järgi)

	Plütsseen		Alamkvat.			Keskkvat.			Ülemkvat.		Levik nüüdisaajal *
	j.*	tege- leni jv.	j.	vaa- li jv.	j.	kro- meri jv.	j.	hols- teini jv.	j.	holo- tseen	
Ambrapuu <i>Liquidambar</i>	++										Põ-Am, H.
Sooküpress <i>Taxodium</i>	++										Põ-Am.
Kastanipuu <i>Castanea</i>	++	++									Lõ-E, Põ-Am, J
Magnoolia <i>Magnolia</i>	++	++									Põ-Am, Aasia
Aktiiniidia <i>Actinidia</i>	++	++									Aasia
Sekvoia <i>Sequoia</i>	++	++		++							Põ-Am
Humalpöök <i>Ostrya</i>	++	++		++							Lõ-E, Põ-Am, J
Pähklipuu <i>Juglans</i>	++	++		++		++					Lõ-E, Aasia, Põ-Am
Eukommia <i>Eucommia</i>	++	++		++		++					Lõ-H
Tsuuga <i>Tsuga</i>	++	++		++		++					Põ-Am, J, H
Seedermänd, <i>Pinus</i> subg. <i>Haploxyton</i>	++	++		++		++					Alpid, Aasia, Põ-Am
Tiitpähklipuu, <i>Pterocarya</i>	++	++		++		++		++			Kauk.
Hikkoripuu, <i>Carya</i>	++	++		++		++		++			Põ-Am, H
Korgipuu, <i>Phellodendron</i>	++	++		++		++		++			Põ-Am, H
<i>Picea omoricoidea</i>	++	++		++		++		++			Ida-Aasia
Pöök <i>Fagus</i>	++	++		++		++		++			Lõ-E (<i>P. omorica</i>)
Praegused metsapuud: <i>Abies</i> , <i>Alnus</i> , <i>Betula</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Pinus</i> (subg. <i>Diploxyton</i>), <i>Quercus</i> , <i>Salix</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i>	++	++		++		++		++		++	Põ-Am, J
	+									++	Põ-Am, Aasia

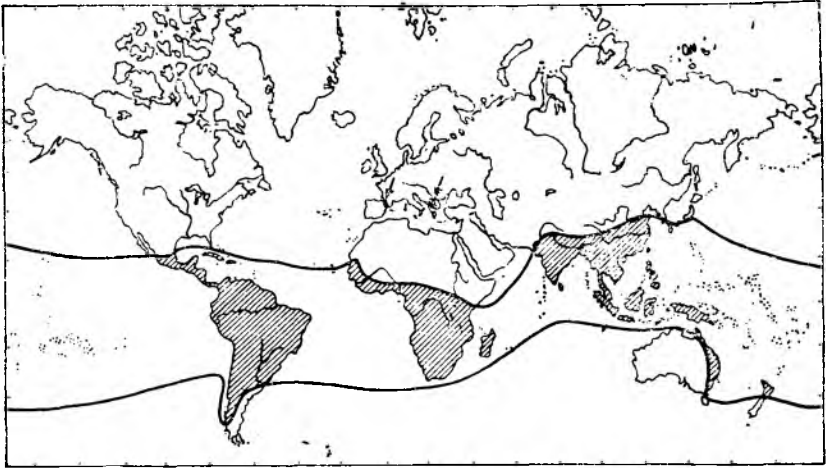
+ — kohati, üksikleidudena

++ — laialdaselt, rohkesti

* H = Hiina, J = Jaapan, j. = jäätumine, jv. = jäävaheaeg.

Pagulad Lõuna-Euroopas ja Ees-Aasias ning seal
säilinud reliktiliste näiteid

Pagula (refuugium)	Reliktide näiteid; nende lähimate sugulasliikide levila
Pürenee mäestik	<i>Ramonda pyrenaica</i> (<i>Gesneriaceae</i>); suguk. teised perek. Senegalis, Nigeerias; (vt. ka Balkan) (130. joonis) <i>Dioscorea pyrenaica</i>
Alpide lõunanõlvad	<i>Wulfenia carinthiaca</i>
Ungari termaalallikad	<i>Nymphaea lotus</i>
Balkan	Serbia kuusk, <i>Picea omorica</i> (53. joonis), sõsarliik <i>P. ajanensis</i> Kaug-Idas Höbepärn, <i>Tilia tomentosa</i> ; <i>T. mandshurica</i> Kaug-Idas Harilik hobukastan, <i>Aesculus hippocastanum</i> <i>Ramonda</i> (3 liiki), <i>Haberlea</i> , ainsad gesneerialised Euroopas (vt. ka Pürenee) <i>Forsythia europaea</i> <i>Dioscorea balcanica</i> (vt. Pürenee)
Läänepoolne Taga-Kau- kaasia ja Musta mere idarannik	Tiibpähklipuu, <i>Pterocarya pterocarpa</i> (miotseenis Poolas) <i>Rhododendron ponticum</i> (ka Pürenee mäestik, Väike-Aasia) Pukspuu, <i>Buxus colchicus</i>
Volga delta	Lootos, <i>Nelumbo caspica</i> ; <i>N. nucifera</i> Indias, ajaloolisel ajal Kreekas, Egiptuses. <i>Vallisneria spiralis</i> (ka Alpides)
Idapoolne Taga-Kaukaa- sia: Lenkoran, Talõšš	<i>Parrotia persica</i> , neogeenis laialt Kesk-Euroopas <i>Pterocarya pterocarpa</i> (vt. eespool) <i>Zelkova carpinifolia</i> ; <i>Z. cretica</i> Kreetal, teised Kaug-Idas <i>Albizia julibrissin</i> Granaadipuu, <i>Punica granatum</i> <i>Gleditschia caspica</i>
Anatoolia Liibanon	Seedrid, <i>Cedrus libani</i> ; <i>C. atlantica</i> (Atlas), <i>C. brevifolia</i> (Küpros), <i>C. deodara</i> (Himaalaja)



130. joonis. Gesneerialiste sugukond pantroopilise leviku näitena. Euroopas on ainult kahe perekonna (*Ramonda* ja *Haberlea*) reliktsed pisilevilad Püreenees ja Balkanil (Walteri ja Straka, 1970 järgi).

Siber ning Põhja-Ameerika lääne- ja idaosa säilitasid suure osa paleogeeni taimedest heade taandumisvõimaluste tõttu meridionaalsete mäestike varjus.

Jäätumistest tingitud disjunktsioonide tõttu tekkis eri mäestike periglatsiaalses vööndis neoendeeme, millest vanimatel on küllalt palju erinevusi selleks, et neid pidada eri alamliikideks või (kitsa liigikäsitluse korral) isegi liikideks.

FLOROGENEES

Pärast tutvumist peamiste maastikku muutvate teguritega ja nende mõju ulatusega hiljutises geoloogilises minevikus saab asuda rekonstrueerima taimestiku ehk floora kujunemiskäiku — florogeneesi. Floora (selle mõiste botaanilis-geograafilises tähenduses) on ajalooliselt kujunenud taimeliikide kogum mingil füüsilis-geograafiliselt ja arengulooliselt ühetaolisel alal. Nii nagu territooriumid võivad olla rohkem või vähem sarnased ning erinevuste korral seostuda siirdealade kaudu, nii on ka floorad omavahel seotud ja nende piiritlemine niisama tinglik kui maastiku- ja taimkatteüksuste eristamine, ent ometi on see ühtviisi vajalik.

Floorade erinevused on tingitud

1) territooriumi vanusest ja muutumatuse astmest, mille vältel taimestik on saanud kujuneda,

2) neid moodustavate liikide arenguloost (fülogeneesist) ja asustamiskäigust,

3) keskkonnatingimuste erinevustest, nende mitmekesisusest ja muutlikkusest varem ja praegusajal,

4) seostest naaberaladega või nende seoste puudumisest (isoleeritusest) varem ja nüüd.

Florogenees ongi mitmesuguse päritolu, sugulusastme ja keskkonnanõudlusega liikide kogumi stabiliseerumine mingil territooriumil, mis pika kestuse korral võib viia uute, ainult sellele alale omaste taksonite — neoendeemide — kujunemisele. Seega võivad flooras olla nii mujalt tulnud, allohtoonised (sisserännanud) kui ka kohal tekkinud, autohtoonised liikmed. Vastavalt nende rühmade osatähtsusele tuleb eristada ühest küljest vanu, pika aja vältel ühel kohal kujunenud floorasid ja teise äärmusena noori, suhteliselt hiljuti vaba territooriumi (taimede liustikusulamisala, merest kerkinud saare vm.) asustanud immigratsioonilisi floorasid. Vanad floorad on rikkad reliktide poolest, nendes on suhteliselt palju mitmesuguste kõrgemate taksonite esindajaid (seda näitab näiteks perekondade ja liikide koguarvu suhe). Niisuguses flooras toimuvad muutused liikide väljasuremise, uute liikide kujunemise ja vähemal määral sisserännu tagajärjel. Ainult keskkonnatingimuste muutudes hakkab flooras toimuma rohkem kõiki nimetatud muutusi, mille tõttu aja jooksul liigilise koosseis võib kujuneda ümber sellisel määral, et floorat tervikuna hakkab seda tagantjärele uurinud paleobotaanik nimetama mõne uue, iseloomuliku rühma (enamasti perekonna) järgi.

Maakera vanimad, troopilised floorad on kujunenud taimekasvule optimaalses kliimas keskaegkonnast peale. Mandrite eraldumine ja meretransgressioonid tingisid troopiliste floorade eristumise ja lahusarengu alates hiliskriidist. Sellest ajast on kujunenud troopilises Ameerikas ja Aafrikas iseseisvad endeemsed sugukonnad ja perekonnad. Ühiseid (pantroopilisi) perekondi on ainult 250 ümber (Good, 1964); need said levida enne Atlandi avardumist. Kestvam oli mandritevaheline ühendus subtropilises vööndis (võib-olla üle saarestike-ahelate) ka kaugemal lõunas (üle Antarktise) kuid see enam ei mõjutanud troopiliste floorade arengut.

Tertsiaaris eraldusid ka lõunapoolkera floorad. Lõuna-Ameerika, samuti Lõuna-Aafrika seos Austraaliaga avaldub ühistes sugukondades, perekonnad on aga eristunud juba hiljem.

Põhjapoolkera vanima floora koldeks tuleb pidada subtropiilist Hiinat (eriti Yunnan), Ülem-Birmat, Põhja-Vietnami ja Lõuna-Jaapanit. «See on ainus piirkond Maal, kus võime leida nii suures kontsentratsioonis Holarktise parasvöötme floora primitiivseid esindajaid ja samas nii suurel arvul elusaid fülogeneetilisi seoseid. See ei ole ainult «tertsiaari reliktide pagula», vaid Euraasia ja Põhja-Ameerika parasvöötmetaimestiku põhituumad häll.» (Tahtadžjan, 1970, lk. 72.)

Noored floorad kujunevad algul täielikult immigrantidest,

mitmelt poolt sisserännanud liikidest, kes leiavad eest kasutamata eluvõimalusi (vabu ökoloogilisi nišše) või suudavad mõningal määral muutudes ära kasutada uusi tingimusi. Immigrantide seas võib olla ka rändrelikte. Keskkonda tugevasti mõjutavate liikide sisseränd tingib vastavate koosluste kujunemise ja võimaldab ka tsönootiliselt nendega tugevasti seotud liikidel (varjulembestel, parasiitsetel jt.) kanda kinnitada. Noore floora kujunemisel oleneb väga palju asustatud naaberlade olemasolust, nende kaugusest ja levimistõketest. On selge, et Läänemeremaade floora kuulub viimasesse rühma (Eesti floora moodustab formaalse, administratiivpiiridega määratud osa sellest). Uued noored liigid (neoendeemid) tekivad taolises flooras alles paljude tuhandete aastate möödudes. Mõnevõrra kiiremini toimub uute hübriidsete vormide teke eri suundadest tulnud lähedaste liikide kokkupuutumisel (introgressiivne hübriidatsioon). Seega on siin floora tervikuna märksa noorem kui enamik liike; Läänemeremaade floora on koguni sadu kordi noorem enamikust siin kasvavaist liikidest, mille vanust võib mõõta miljonite aastatega.

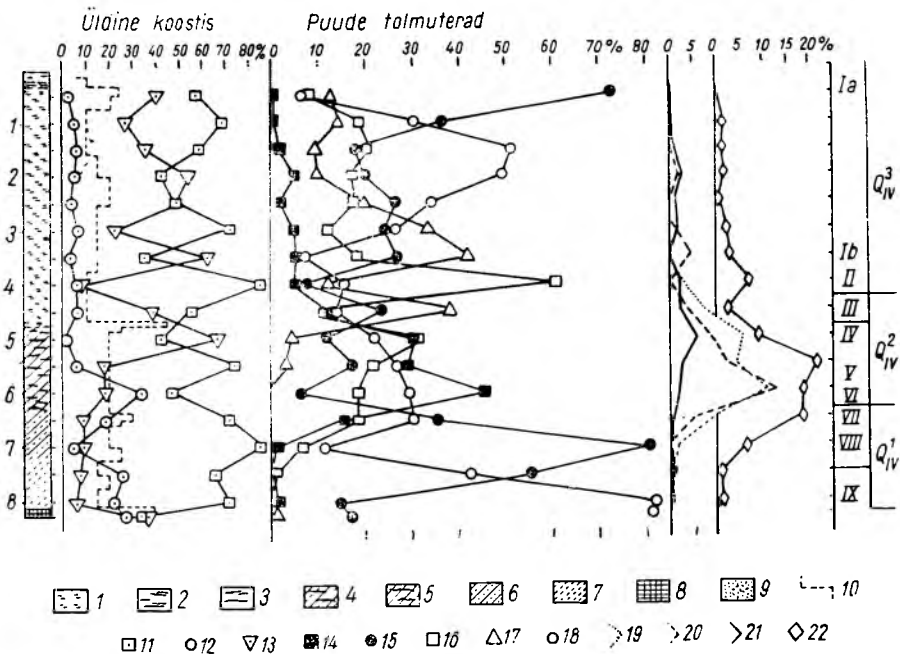
KVATERNAARI TAIMKATTE UURIMISE JA DATEERIMISE MEETODID

Mida lähemale jõuame praegusajale, seda rohkem on materjali ja meetodeid, mida võib uurimistöös kasutada ning seda täpsemad tulemusi on võimalik saada. Peamiseks meetodiks taimkatte (eriti metsade) floristilise koosseisu määramisel on *tolmutera* ja *eoseanalüüs*, millega tegeleb paleobotaanika eriharurühm — *paleonoloogia*.

Lähtematerjali saadakse peamiselt turbalasundite ja järvesetete proovide keetmisel 10% KOH-ga, söelumisel ja tsentrifuugimisel. Mikroskoobi vaateväljas loendatakse mõnisada tolmutera ja määratakse puude perekondade tolmuterade osatähtsus (%). Puude tolmuterade koguarvu (BP ehk AP) suhtes leitakse rohttaimede tolmuterade koguarv (NBP ehk NAP) ja eoste arv protsentides. Ühe proovi eri tolmuterade suhet nimetatakse *palünospektriks*, ühe profiili spektrite koondkokkuvõtet *palünogrammiks* (131. joonis). Viimast nähtub eri puude osatähtsuse muutumine aja jooksul, taimerühmade ilmumine või kadumine. Proovivõtmise sügavuse järgi järjestatud proovide jada rööbitatakse absoluutse kronoloogiaga, viimasel ajal ¹⁴C-meetodi abil.

Sellest hoolimata, et tolmuterade ja eoste morfoloogilisel uurimisel praegusegsete suurendusvahenditega on võimalik määrata üha suuremat arvu taimeliike, on siiski mõnegi olulise sugukonna (näit. kõrreliste) osas tolmuterade eristamine perekondadenigi võimatu.

Palünogrammide kvantitatiivset hindamist raskendab mitu asjaolu. Esiteks, tuultolmlejate õietolmu tohtu ülekaal putuktolmlejate omast ja eri perekondade erinev õietolmutoodang tingib, et palünospekter ei väljenda otseselt taimede ohruse suhet omaaegses koosluses, kust võeti proov. Nii on männi-, lepa-, kase- ja sarapuutolmu alati suhteliselt rohkem ning tamme-, pärna- ja pajutolmu suhteliselt vähem, kui pidada kuuse tolmuterade hulka keskmiseks. Puude tegeliku osatähtsuse arvutamiseks kasutatakse mitmesuguseid kordajaid. Teiseks, tolmuterade hulk, mis ladestub mingis kohas, ei kajasta mitte ainult seal kasvanud taimekooslust, vaid ka naaberkooslusi ning selles leidub (tavaliselt alla 1%) isegi kaugelt (kuni sadu kilomeetreid) tuulega kohaletoodud õietolmu



131. joonis. Hiripilli soo palünogramm (Veber, 1963):

1 — fuskumiturvas; 2 — villpea-sfagnumiturvas; 3 — puhma-sfagnumiturvas; 4 — siirdesoo tarna-lehtsamblaturvas; 5 — siirdesoo rohaturvas; 6 — madalsoo tarna-lehtsamblaturvas; 7 — lehtsamblaturvas; 8 — järvemuda; 9 — liiv; 10 — turba lagunemisaste. Tolmuterad: 11 — puude tolmuterade üldhulk; 12 — rohttaimede tolmuterade üldhulk; 13 — eoste üldhulk; 14 — tamme-segametsa (*Ulmus* + *Tilia* + *Quercus*); 15 — männi (*Pinus*); 16 — lepa (*Alnus*); 17 — kuuse (*Picea*); 18 — kase (*Betula*); 19 — jalaka ja künnapu (Ulmus); 20 — pärna (*Tilia*); 21 — tamme (*Quercus*); 22 — sarapuu (*Corylus*) tolmuterad. Rooma numbrid tähistavad kliimastaadume Posti ja Nilssoni järgi.

(eriti kui see on hea hõljumisvõimega). Kolmandaks on erinev ka tolmuterade säilivus mitmesugustes settimistingimustes ning vesi võib settinud õietolmu ümber paigutada.

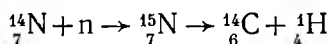
Kõikide nimetatud põhjuste tõttu ei saa väikesi kõikumisi palünogrammidest pidada representatiivseks.

Peale tolmuterade võib leiduda organogeensetes setetes ka teisi mikrofossiile (eriti ränivetikate ja amööbide kodusid) ning makrofossiile, nagu lehtede jäljendeid, seemneid ja vilju, kooretükke. Et fossiliseerumine pole veel jõudnud lõpule, nagu pole lõppenud ka sette kujunemine settekivimiks, siis nimetatakse viimaste aastatuhandete paleontoloogilisi leide subfossiilideks.

Viimaste aastatuhandete kohta annavad lisaandmeid arheoloogilised leiud. Selles ajavahemikus dateerimine on võimalik (iseegi ühe aasta täpsuseni) dendrokronoloogia abil. Dendrokronoloogia põhineb puude aastarõngaste laiuste registree-

rimisel ja võrdlemisel. Teades mõne piirkonna puude aastarõngaste dünaamikat (nn. juhtkronoloogiat), on võimalik määrata leitud kuni tuhandete aastate vanuste puidu- või isegi sõetükide vanust.

Radioaktiivse süsiniku (^{14}C) meetod põhineb pideval reaktsioonil, mis toimub õhus kosmilise kiirguse tõttu tekkivate neutronite (n) mõjul õhulämmastikule



^{14}C assimileeritakse roheliste taimede poolt koos muu süsinikuga ning seotakse orgaanilisteks ühenditeks. Koos taimse toiduga satub ^{14}C ka loomadesse, nii et kõik elusad organismid sisaldavad seda isotoopi enam-vähem ühesuguses koguses. Pärast organismi surma jätkub ^{14}C radioaktiivne lagunemine. Arvestades ^{14}C poolestusaega (5568 ± 30 aastat), võib uuritava orgaanilise aine radioaktiivsuse alusel arvutada selle absoluutse vanuse. Väikeste ainehulkade ja mitmete meetodiliste raskuste tõttu on sellelgi dateerimismenetluses puudusi.

Juba sajandi algul võeti absoluutse kronoloogilise meetodina kasutusele viirsa vi meetod. Liustike taganemisel Skandinaavias sulas jää ebaühtlaselt ja jättis liustiku ette kujunevate veekogude põhja igal aastal ühe savikihi — varvi. Viimase «kevadosa» moodustav aines on heledam ja jämedam kui hiljem ladestuv «sügisosal», mis moodustab terava piiri järgmise aasta «kevadosaga». Eriti soojadel suvedel ladestus rohkem ainet, mis võimaldabki rööbistada eri veekogude varvide seeriaid ning siduda eri vanuses veekogudest saadud andmestiku.

Kõikide nimetatud meetodite paralleelse kasutamise korral on võimalik pärastjääaegsete setete vanust määrata 50—100-aastase täpsusega, viimaste aastatuhandete osas aga veel täpsemalt.

KLIIMASTAADIUMID JA TAIMKATTE ARENG HOLOTSEENIS

Viimasest jätumisest möödunud aeg (Euroopa mandril olenvalt asukohast 20 000 kuni 8000 aastat tagasi) kuulub geoloogilise jaotuse järgi ülepleistotseeni, mil mandrijää «taganes» üle Fennoskandia, ja holotseeni, mis hõlmab viimased 7800 aastat (teistel andmetel 10 000 a.). Selle perioodi detailsemaks liigestamiseks kasutatakse palünoloogiliselt eristatavaid kliimaperioode ja faase, mida tähistatakse sümbolite ja rooma numbritega (49. tabel).

Üldine kliima- ja taimkattemuutuste kulg holotseenis langeb kokku jäävaheaegade kohta kindlakstehtud tsükliga: algul jahe- niiske (igikelts ja palju veekogusid) tundrataoline faas, seejärel soojem ja kuivem hõredate okasmetsade faas, siis soe niiske kliima-optimum kõige soojalembesemate laialehiste liikidega, millele järg-

Holotseeni ja ülepleistotseeni liigestus

	Mandrisetted Metsade arengufaasid	Aeg tuh. a.	Meresetted Läänemere arenguastmed		
Holotseen	Subatlantiline SA	männi-kase Ia	Limneameri		
		ülemise kuuse Ib			
		kase-lepa II			
	Subboreaalne SB	alumise kuuse III		2,8	
		tamme IV		4,2	
	Atlantiline AT	pärna V		4,8	maksimaalne transgressioon Litoriinameri
		jalaka VI		5,8	
	Boreaalne BO	sarapuu VII		7,8	Antsülusjärv maksimaalne transgressioon
		männi VIII		8,4	
	Preboreaalne PB	kase IX		9,0	Joldiameri
		9,3			
(Ülem-)pleistotseen	Subarktiline	ülemdrüüas X DR3	10,2	Balti jääpaisjärv	
		allerödi XI AL	10,8		
	Arktiline	keskdrüüas DR2	11,7		
		bölling BÖ	12,0		
		alamdrüüas DR1	12,7		
			13,2		

Valdai jäätumine

neb taas jahenemine, okasmetsade ülekaal ja lõpuks viimaste hõrenemine uue jäätumise eel. Seda kulgu muudab keerulisemaks väiksema amplituudiga kliimakõikumiste lisandumine, «väikesed jääajad» (little ice age) ja väikesed soojenemised. Et iga jahenemine ei ole veel jäätumine ja iga soojenemine jäävaheaeg, eriti Arktikast kaugemais piirkonnas, siis soovitatakse viimasel ajal eristada «külmaegu» ehk krüokroone ja «palavaegu» ehk termokroone, suurema ajalise ulatuse korral aga lisada nendele terminitele eesliide

mega-. Seega näiteks valdai (värmi) megakrüokroon koosneb kahest krüokroonist ja nendevahelisest termokroonist.

Holotseeni kliima ning veerežiimi muutusi tingivad tsüklilised ja atsüklilised muutused, mille kestus on mõõdetav aastatuhandetega. Sellistest üldistest seaduspärasustest mainime järgmisi.

1. Päikesekiirguse muutused olenevalt Maa orbiidi pikaajalistest tsüklilistest muutustest, mis kokku sattudes annavad olulisi hälbeid. Arvutuslikult (Milankovitš, 1941) saadud kiirguskõverate äärmuspunkte on rööbistatud jäätumismaksimumidega. See seos on praeguseni vaieldav.

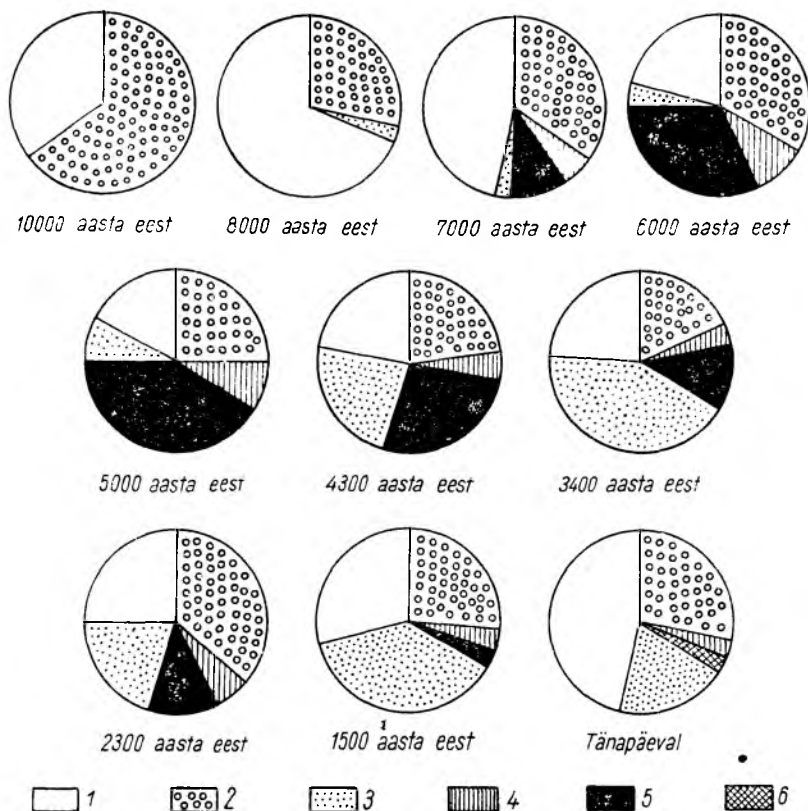
2. Loodete (tõusu-mööna) jõudude rütm perioodiga 1800—1900 aastat põhjustab ookeani transgressioone (pealetunge) ja regressioone (taandumisi) ning vastavaid muutusi ääremeres ja siseveekogudes (Snitnikov, 1949, 1957). Selle rütmiga on seletatavad ka Läänemere transgressioonid: Joldiamere maksimum, Antsülusjärve maksimum ja kaks Litoriinamere transgressiooni.

3. Maakoore kõikumad liikumised, mis on sedastatavad kordusloodimise teel. Mõõtmised näitavad, et alpi kurrutuse aladel on tasandike kõikumise kiirus kuni 10 mm aastas. Nüüdisajal tõuseb Loode-Eesti kuni 3 mm aastas, Kagu-Eesti aga vajub 1 mm aastas.

Kliimast ja reljeefi arengust tingitud keskkonnas kujunes vastastikus olenevuses muldkate ja taimkate. Kummagi arengus on omad seaduspärasused. Taimkatte kujunemiskäik sõltus peale kohalike keskkonnatingimuste (hilisematel perioodidel ka inimese) mõju mitmesuguste flooraelementide sisserännust ning ökoloogilistest niššidest olemasolnud taimkatte taustal. Näiteks Eestis etendasid sisserännuteedena olulist osa Läänemeri, Koiva—Võhandu—Peipsi veetee, Luuga—Pljussa—Narva veetee, ranna- ja kaldapaljastute ning jääserva moodustiste avakoosluste read (Eilart, 1963). Et taimkatte, eriti metsade arengut Eesti alal on kirjeldatud L. Laasimeri (1965) ja U. Valki (1974) monograafias, siis piirdume siin koondtabeli (49. tabel), puuliikide osatähtsuse diagrammi (132. joonis) ja mõnede olulisemate joonte esiletoomisega Läänemeremaade flora ja vegetatsiooni arengus.

Periglatsiaalsel (nn. subarktilisel) perioodil valitses kuiv keskkonnatingimuste mosaiik külmadest jääjärvedest ja samblarohkeist tundrakooslustest kuni kuivade rahanõlvade kuivstepikoosluste (*Ephedra distachya*) ja soolakuteni (*Artemisia pauciflora* (133. joonis). Kujutlus valitsevast tundrast on väär, sest siin pole olnud kunagi polaarpäeva ja -ööde ega nii madalaid temperatuure kui Arktikas.

Allerõdi soojenemine pani aluse metsastumisele, kagust tuli ajutiselt sisse kuusk (*Picea obovata?*), kuid valdama jäi avamaastik; põõsastest vohasid kased ja astelpaju. Järgnenud jahe-nemine (hilise drüüase-flooraga) ei muutnud oluliselt floristilist koosseisu.



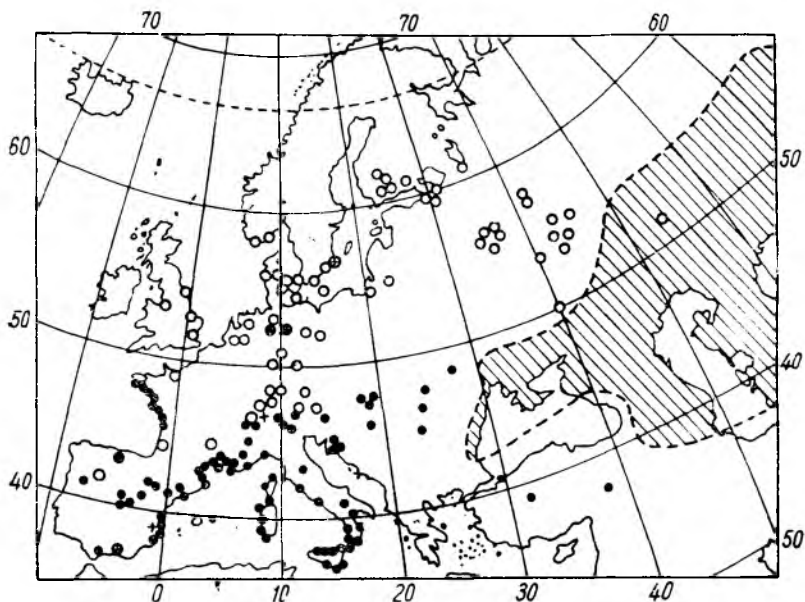
132 joonis. Metsade liigilise koosseisu muutumine Eestis viimase 10 000 aasta jooksul (Valk, 1974):

1 — männid; 2 — kask; 3 — kuusk; 4 — lepp; 5 — tamm, pärn, jalakas; 6 — haab (viimane ainult viimases diagrammis, sest ei säili).

Preboreaalsel staadiumi iseloomustas ulatuslik metsatumine (kase- ja männimetsad), madalate veekogude kinnikasvamine ning liigniiskete alade soostumine.

Boreaalsel perioodil, mida nimetatakse postglatsiaalseks männiajaks, võib oletada kuivalembeste elementide rohket sissetungi, palu- ja loometsade koosluste formeerumist.

Atlantilisel perioodil saavutas kliima jääajajärgse optimumi. Keskmine temperatuur (otsustades sarapuu levila põhjapiiri järgi) oli umbes 2,5° kõrgem praegusest, kuid merelisuse tõttu puudusid talvepakased ja suvepõuad. Suurima ala hõivasid lehtmetsakooslused laialehiste liikide (kännapuu, pärn, tamm, vaher) ja leppadega; sood hakkasid üle minema rabafaasi. Saabusid soojaperioodi tunnusliigid: *Trapa natans*, *Hedera helix*, *Viscum album*, arvatavasti ka *Carpinus betulus*.



133. joonis. Hariliku efedra (*Ephedra distachya*) praegusaegne levik (viirutus ja mustad punktid) ning levik hilisglatsiaalis ja preboreaalis (rõngad) (Walteri ja Straka, 1970 järgi).

Subboreaalset perioodi iseloomustas tamme-segametsade asendumine kuusikutega; see muutis oluliselt mullatekke üldsuunda ja biotsünooside koosseis üldse omandas taiga ilme. Niis- ked jahedad suved soodustasid soostumist (eriti rabade kasvu). Esimestele püsipõldudele tulid apofüütsed umbrohud.

Subatlantilisel perioodil põimusid keerukalt kliimast, mulla arengust ja inimese mõjust tingitud taimkattemuutused. Tekkis rohkesti puisniite ja kohati taandus mets põldude ees täiesti. Taimekooslused omandasid praegusaegse ilme. Flora koosseisu hakkasid oluliselt täiendama tulnukad ja teised inimkaaslejad taimed.

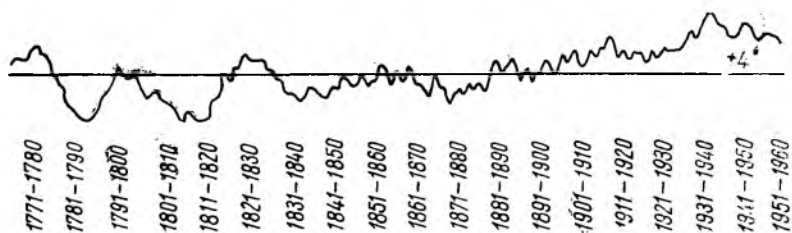
TAIMKATTE NÜUDISMUUTUVUS

Viiimasel sajanditel on põhiline taimkatet muutev tegur inime- ne. Kõige sügavamaid jälgi on inimtegevus jätnud inimkonna hällis — subtropikas, kus kunagiste metsade asemele on tulnud istandikud, ekstensiivselt kasutatavad alad on aga muutunud vähetootlikeks torkvõsadeks või paljastuiks. Lehtmetsade võond Euroopas on muutunud nn. kultuurstepiks, kus nii kultuuris kui ka umbrohtudena valitsevad stepi- ja poolkõrbetaimed; ka kliima on

muutunud kuivemaks. Taigavööndi asustatud aladel on mets ja soo taandumas; mullateadlased räägivad õigusega metsa-niiduvööndist. Stepivööndi looduslik vegetatsioon on asendatud kõikjal põldudega; stepikooslusi võib kohata vaid fragmentidena kaitsealadel ja jäätmail. Kõrbevööndi niisutatavatel aladel laieneb oaasitaimkate. Savanne ja troopilisi heitlehiseid metsi laastab iga-aastane üle põletamine. Isegi terviseohtlikud troopilised vihmametsad pole jäänud kõrvale buldooseri ja mootorsaega töötavaist puiduvarujaist ja istandikerajajaist, nad kahanevad kiiresti.

Kui vaadelda looduslike nüüdismuutusi, tuleb esijoones nimetada kliima muutust, mille mõju taimkattele on märgata inimea väitel. Eriti vööndipiiridel paistab silma näiteks metsapiiri kõikumine metsatundras ja mäestikes. Siin avalduvad lühemad kliimavõnked, mille kestus piirneb aastakümnetega (134. joonis). Nii on täheldatud käesoleva sajandi esimesel poolel kogu põhjapoolkeral soojenemist. Keskmise temperatuur 30-ndail aastail tõusis küll vaid 0,6° võrra, kuid siiski sulasid liustikud selle tagajärjel Alpides ja Arktikas, paljastades kohati kunagisi inimtegevuse jälgi (näit. normannide põllud Gröönimaal, mis kunagi oli märksa haljam, nagu näitab nimigi) Põhjamerede temperatuur tõusis, laevaliiklus Põhja-mereteel paranes, metsapiir nihkus tundras põhja poole, kus puid ei hävitatud kütuse saamiseks. Viimasel kahel aastakümnel on aga Arktikas registreeritud uut jahenemist, jääolude halvenemist. Tuntud on ka veel lühem 11 ja 22-aastane külmade talvede kordumise tsükkel.

Erineva tsüklilisusega kliimaperioodide kokkulangemine ja atsüklilised lisamuutused teevad kliima käigu analüüsimise ja prognoosimise keerukaks. Kliima muutub laineliselt, milles iga lainekõverus on omakorda keerukas lainejoon. Seetõttu ei saa rääkida kliima üldisest soojenemisest või jahenemisest: olenevalt ajamõõtkavast toimub ühel ja samal ajal ühes ja samas kohas nii soojenemine kui ka jahenemine, kõik oleneb vaid sellest, kui pikka perioodi vaadelda ja millisega teda võrrelda. Ajamõõtkava mittestastamine on biogeograafias korduvalt tekitanud asjatuid vaid-



134. joonis. Aastakümne keskmise temperatuuri muutused kahel viimasel sajandil Leningradis (Borissovi, 1967 järgi).

lusi ja möödarääkimisi; ühe ja sama vööndipiiri kohta ühes ja samas kohas võib üks uurija väita põhja, teine lõuna poole nihkumist olenevalt sellest, missuguseid ajaperioode võrreldakse. Näiteks tundrapiir on Euroopa-osas nihkunud põhja poole, kui rääkida aastatuhandete lõikes (jääajajärgset aega jäätumisperioodiga võrreldes); seesama piir on nihkunud lõunasse, kui võrrelda subatlantilist perioodi atlantilisega, mil metsad ja rabad ulatusid Barentsi mereni; seesama piir nihkus põhja poole käesoleva sajandi kolmekümnendail aastail, aga kuhupoole ta liigub praegu, selgub edaspidi, sest kliima väljendub alles paljude aastate ilmade keskmisena.

TAIMKATTE ÜLEVADE VÖÖNDITI

Maismaa taimkattevööndite skeem, mille alusel on koostatud järgnev vööndite kirjeldus, on antud 114. joonisena.

Iga vööndi kohta on kirjelduses toodud

- a) olulisemad ökoloogilised tingimused ja nende mõju taimkatte struktuurile,
- b) tsonaalsete koosluste peamised eluvormid ja nende ökoloogilis-tsöonoloogilised iseärasused,
- c) allvööndid,
- d) floora päritolu, liigirikkus ja tähtsamad flooraelemendid,
- e) regionaalsed iseärasused (eriti Nõukogude Liidus).

Pearõhk on pandud tsonaalse vegetatsiooni kirjeldamisele Nõukogude Liidu piires.

Vahevööndite kirjeldus on lühem või (troopika osas) hoopis ära jätud.

TSIRKUMPOLAARSED VÖÖNDID

Jäävöönd (ka igilume- ja jäävöönd) on poolust ümbritsev ala, kus maa- või veepind on kogu aasta jooksul kaetud lume ja jääga. Taimedest saavad siin ajutistes sulamisveelokudes ja sulalumes areneda ainult mikrovetikad ja -seened — väga lühiealine organismide kogum, mida nimetatakse krüofüütoneiks. Mageveekrüofüütoneis valdavad rohevetikad (paarkümmend liiki), millest sagedaim on *Chlamydomonas nivalis*, mis põhjustab lumevee punaseks värvumist. Mineraalaineid saab krüofüütoneist tolmust. Orgaanilisi aineid lagundavad mõned mikroseedid ja bakterid.

Jääst paljanduvaid kaljusid ei jõua taimed asustada, sest positiivsed temperatuurid püsivad siin selleks liiga lühikest aega. Seal, kus maad katab alaline sammalde ja samblike kirme, on tegemist külmakõrbe vahevööndiga, s. t. üleminekuga järgmisele vööndile.

Põhjapoolkeral hõlmab jäävöönd suurema osa Gröönimaast, Severnaja Zemljast jt. saartest, lõunapoolkeral Antarktise mandri.

Külmakõrbevöönd on lumevaba vaid 1—2 kuud; kuu keskmine õhutemperatuur on positiivne vaid juulis ja augustis; viimane on

kõige soojem kuu, kuigi päeva keskmine õhutemperatuur ei tõuse üle 4° Sademeid langeb aastas 200—400 mm, enamasti lume või uduna. Lumikate on õhuke. Mereline kliima põhjustab tihedat pilvisust, sagedaid udusid ja tugevaid tuuli. Igikelts on lausaline.

Maapind on jaotunud külmalõhede varal poole- kuni poolteismeetrise läbimõõduga hulknurkadeks, mille piires ebaühtlase sulamise ja külmumise tõttu jämedam murend surutakse servade poole, peenem murend ja liivsavi aga koguneb keskele. Taimkate ja muld saab kujuneda vaid lõhedes ja pisilohkudes, kus taimed on talvel paremini kaitstud. Taimede ja mikroobide elutegevus on mõeldav vaid mõnesentimeetrises pindmises kihis, mis soojeneb mõne kraadi võrra üle 0° Taimekooslused esinevad pisimätta-, pisivalli- või pärjakujuliste fragmentidena, mis katavad kuni $\frac{1}{3}$ (harva $\frac{1}{2}$) maapinnast (1. foto)

Udude tõttu pole nõlvade ekspositsioonil olulist taimekasvu soodustavat mõju. Soid ei ole. Veekogudes ei ole õistaimi.

Taimkatte pioneerideks on samblad (*Rhacomitrium lanuginosum*, *Orthothecium chryseum*, *Ditrichum flexicaule* jt.) pinnaselõhedes ja kooriksamblikud kaljupinnal. Poolkerakujulisi samblakogumikke asustavad aegamööda taimkattele ilmet andvad põõsasamblikud (*Cetraria delisei*, *C. cucullata*, *Thamnolia subuliformis*) ja vähesed mõne sentimeetri kõrguseks kasvavad rohttaimed, eriti kevadikud (*Draba* liigid), kivirikud (*Saxifraga oppositifolia* ja *S. cernua*) ning kõrrelised (*Deschampsia arctica* ja *Phippsia algida*), kõik püsikud, mille levila suurem osa jääb tundravööndi põhjaossa. Õistaimede flora on väga liigivaene, näiteks Tšeljuskini neemel (Taimõri poolsaare põhjatipus) leidub ainult 42 liiki*. Kui see mandriosa välja arvata, paikneb kogu vöönd arktilistel saartel; iseloomulik on ta näiteks Uus-Siberi saartel.

Tundravöönd moodustab põhjapoolkeral 500—1000 kilomeetri laiuse vöö. Vegetatsiooniperiood on lühike (2—2,5 kuud), valgusrikas (püsib polaarpäev), soojavaene. Juulikuu keskmine õhutemperatuur ulatub +10°-ni. 10°-isotermi peetaksegi enamasti tundravööndi lõunapiiri määrajaks. Kogu suve vältel võib olla öökülmi ja sadada lühiajaliselt lund. Sademeid on vähe, 200—300 mm/a, kuid õhuniiskus on siiski suur, eriti suvel. Suurem osa sademeid tuleb suviste uduvihmadena, ainult 10% talvelumena. Lumikate on seetõttu õhuke ja tugevad talvetormid (purgaad) puhuvad lume nõgudesse, paljastades kõrgemad kohad. Pinnas külmub ja sulab ebaühtlaselt, avalduvad kohrutusnähtused. Suvel lahtisulanud (turbas kuni 40 cm, liivas kuni 1,5 m) pinnasekihid on enamasti liigniisked, sest allolev igikelts takistab vee sissenõrgumist. Lahtisulanuna hakkab veega küllastunud muld nõlvadelt alla valguma (see on maavoole e. solifluktsioon) tekitades iseloomuliku viiru-

* Liikide arv siin ja tagapool hõlmab ainult looduslikku (spontaanset) floorat.

lise või astmelise muld- ja taimkattemustri. Liigniisketes muldades, kus mikrobioloogiline tegevus on nõrk, valitseb muldades anaerobioos, iseloomulik on gleistumine. Mullad on happelised, huumusvaesed, väikese lämmastikuvaruga, värvuselt hallid, nõrgalt eristunud horisontideks. Taimejüured levivad ainult mulla pealmistes kihtides ja vahetult sambla all.

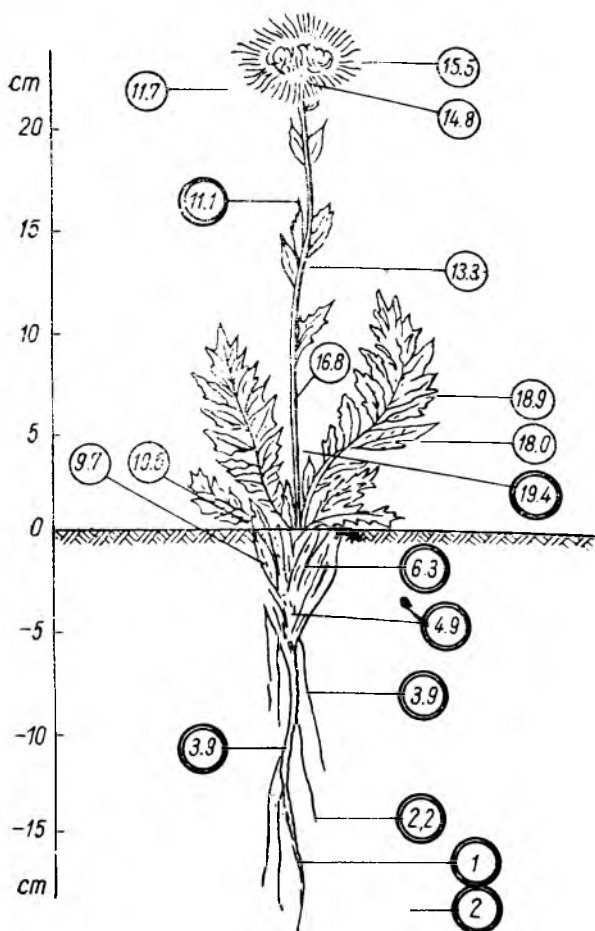
Sõltuvalt ebaühtlastest pinnasetingimustest mikro- ja mesoreljeefivormidel moodustavad tundrataimekooslused tihti korrapärase mustriga kompleksse taimkatte: kõrgematel kohtadel laigutundrad (taimestumata laikude läbimõõt kuni 1,5 meetrit), lammidel polügonaalsood (ala jaotub 15—20 m külgedega ruutudeks; piki külgi lõhed ja vallid, keskel märjad lohud) Nõgudes on piskühmulised sood, tasastel igikeltsaaladel palju madalaid järvi, loike ja laialt meandreeruvaid jõgesid, mille tõttu märgalade kooslused on suures ülekaalus.

Ainuvalitsevad taime-eluvormid tundras on need, mis jäävad talvel lumega kaitstuks, kuid lühikese suvega jõuavad kiiresti arenda; niisugused on mõned maadjad kääbuspõõsad, eriti aga rohtsed püsikud (hemikrüptofüüdid, helo- ja hüdrofüüdid). Nõgudes ja lohudes on põõsad kõrgemad. Suuremates orgudes, kus avaldub lõuna poolt tulevate jõgede soojendav mõju ja igikelts taandub, võivad kasvada kõveratüvelised kased, kääbusseederännid jt. puuliigid, mis moodustavad metsapiiri (vt. tagapool). Põhiliselt on tundra metsatu, sest puud ei saa siin kasvada. Oma alumiste rinnete poolest meenutavad tundrakooslused võondi lõunaosas metsakooslusi, millel puurinne puudub.

Tundra õistaimede seas valitsevad krüofiilsed psührofüüdid (niiskete-külmade kasvukohtade taimed), mis on ühtlasi oksülofüüdid (happeliste muldade taimed), näiteks kanarbikulised (*Cassiope*, *Loiseleuria* jt.). roosöielised (murakad *Rubus arcticus* jt *R. chamaemorus*, drüüas *Dryas*, *Novosieversia glacialis* jt.), kivi-rikud (*Saxifraga*) (2. foto) jt. Iseloomulik on kääbuspõõsaste kseromorfism, vanapärane joon, mille säilimist näib soodustavat lämmastikuvaegus ja anaeroobsus (varem peeti oluliseks põhjuseks füsioloogilist kuivust külmade muldade tõttu).

Kasvuvormi poolest on ülekaalus maadjad taimed, mis hoiduvad soojendava maapinna ligidale ja väldivad transpiratsioonikadusid. Sellised on kääbuskased ja pajud, mis kaugemal lõunas kasvavad püstistena. Põhja pool muutub paljude püsikute kasvuksju kompaktsemaks: tekivad sooja paremini hoidvad padjandid (näit. *Silene acaulis* või *Saxifraga cernua*; samade perekondade parasvöötmeliikidel on teatavasti püstine kasvuvorm)

Vegetatsiooniperioodi algul on taimede areng kiire. Kasv algab lume all. Paljudel põõsastel on õienupud valminud juba eelmisel aastal. Taim võib jõuda õite avanemiseni mõne päeva jooksul. On täheldatud isegi õitsemata puhkemist lumes (*Novosieversia glacialis* arktilistel saartel), kui hange pinnal kujuneb koorik, mille all temperatuur tõuseb kõrgemale kui õhus selle kohal (3. foto, 135.



135. joonis. *Novosieversia* temperatuur õitsemise ajal (Tihomirovi, 1963 järgi). Vasakul — varjus, paremal — päikese käes, kahekordses rõngas — sisetemperatuur.

joonis). Taimede väikese kõrgusega võrreldes on õied suhteliselt suured. Nende nõgus pind koondab soojust ja meelitab sellega ligi tolmeldajaid.

Liblikõielisi — olulisi mulla rikastajaid lämmastikuga — on suhteliselt vähe, peamiselt perekonnast hundihammus (*Astragalus*), lipphernes (*Oxytropis*) jt. Nende levikut põhja limiteerivad tolmeldajad — kimalased, kes suudavad lendu tõusta alles siis, kui nende suur tume karvane keha on küllaldaselt soojenenud. Üldse takistab edukat õitsemist tugevasti ilmastik. Seemned igal aastal valmida ei jõua, nad on enamasti väikesed (75% liikidel

alla 1 mg), ei nõua valmimisel rohkete varuainete koondamist, levivad peamiselt tuulega. Kõige selle tõttu on ülivaldav vegetatiivne paljunemine maa-alustest lühivõsudest. Jämeda risoomiga või sibulaga geofüüte on vähe, sest varuainete kogumine on raske. Esineb vivipaariat (sigipungade teket emataimel), näiteks *Poa arctica*, *Polygonum viviparum* jt.

Samblad suudavad maapinnalähedast soojust ja niiskust eriti hästi ära kasutada. Mõned perekonnad, nagu vildikud (*Aulacomnium*), kaksikhambad (*Dicranum*), sirbikud (*Drepanocladus*), härmikud (*Rhacomitrium*) on väga laialt levinud. Samblad loovad soodsa mikrokeskkonna ka kõrgematele taimedele ja põõsamblikele. Sügavama lumikattega aladel on samblikest iseloomulikud põdrasamblikud (*Cladonia*), mis õigustavad oma nime põhjapõtrade talvesöödana, õhemat lumevaipa vajavad käokõrvad, nii pruunid (*Cetraria islandica*, *C. delisei*) kui ka kreemikasvalged (*C. nivalis*, *C. cucullata*), ja narmassamblikud (*Alectoria*). Kõige tuulisematel kohtadel suudavad vastu panna vaid kooriksamblikud ja usjad tamnooliad (*Thamnozia*).

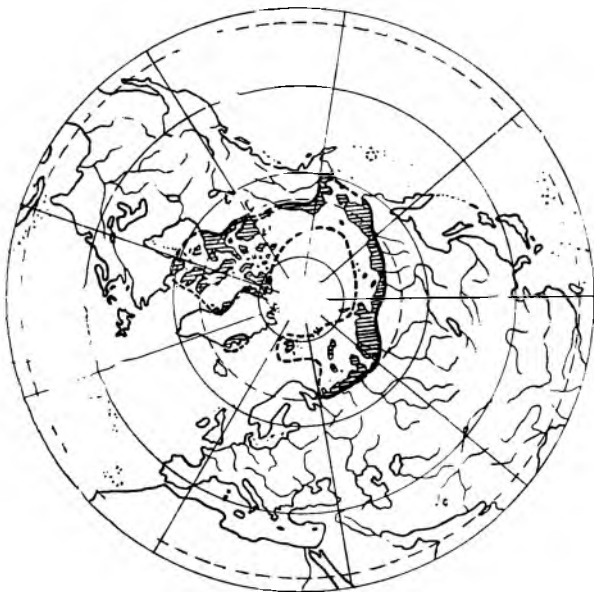
Tundravööndis eristatakse kolme allvööndit.

Põhjatundra (arktiline tundra) hõlmab Novaja Zemlja lõunaosa ning Põhja-Jäämere rannikualad Siberis Jamalist Tšuktši poolsaare põhjarannikuni. Taimkattes valitsevad laigulised sambla-sambliku- ja rohukooslused (laigutundrad), kääbuspõõsad (peale perek. *Dryas* ja mõnede pajude) puuduvad; laialdased on madalsoolad tarnade jt. helofüütidega (kõrrelistest on olulisim *Arctophila fulva*)

Kesk-tundra (ka tüüpiline ehk sambla-samblikutundra) ulatub Kolgujevi saarest läbi kogu vööndi Kolõma jõeni. Iseloomulikud on tiheda samblarindega samblatundrad peenemal ja samblikutundrad jämedamal lõimisel. Rohu-puhmarinne on suhteliselt tihe ja moodustab söödabaasi põhjapõtradele.

Lõunatundra ulatub Koola poolsaare põhjarannikult ja Kanini poolsaarelt Anadõri lahe rannikuni. Taimkattes valitsevad kanarbikulised kääbuspõõsad, kääbuskased (vaevakask *Betula nana* ja sellele lähedased liigid *B. exilis*, *B. fruticosa* jt.), orgudes ning lõuna pool kase- ja pajupõõsastikud (hallilehelised põõsaspajud, nagu *Salix lanata*, *S. glauca*, *S. lapponum* jt.).

Kogu laiuses on tundravöönd oma floristiliselt koosseisult väga ühesugune. Suurel määral kattub ta arktilise allregiooniga Maa floristilises rajoneeringus. Tundrafloora ühetaolisuse on tinginud kauane mandriseos üle Beringia ning varasem ühendus ka Põhja-Atlandi kohal. Et tundrad kujunesid alles kvaternaari jäätumise ajal, siis on floora siin noor ja raskete elutingimuste tõttu vaene. Kõige liigirikkam on tundrafloora Leena ja Kolõma suudmeala vahel, alal, kus pole olnud kunagi lausjäätumist. Kusagil praeguse Ida-Siberi mere, Wrangeli saare ja Beringi väina piirkonnas tekkinud kõrgarktiline floora on kõige vanem (ligi 400 liiki õistaimi). Sellest ida ja lääne poole tundrafloora vaesub.



136. joonis. Eoarktilise kõrrelise *Dupontia fischeri* tsirkumpolaarne levila (Szaferi, 1956 järgi).

Flooraelementidest on olulisemad järgmised:

1) eoarktiline e. pärisarktiline element; levik on peaaegu tsirkumpolaarne, ei välju tundravööndist (v. a. Kirde-Siberi mõned piirkonnad), näiteks kõrrelised *Arctophila fulva*, *Dupontia fischeri* (136. joonis), *Hierochloë pauciflora*, *Phippsia algida*;

2) arктоalpiinne element on päritolult kahesugune: osa on tekkinud praeguse metsavööndi alpiinses kõrgusastmes, osa praeguse tundravööndi mäestikes; siia kuuluvad *Salix herbacea*, *Polygonum viviparum*, *Oxyria digyna*, *Silene acaulis*, *Arabis alpina*, *Dryas octopetala* (vt. 44. joonis), *Saxifraga oppositifolia*, *Arctous alpina* jpt.;

3) kvasiarktiline e. hüpoarktiline element pärineb metsavööndi metsadest ning ulatub tundravööndi lõunaossa ja metsatundrasse. Siia kuuluvad näiteks *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Betula nana* ja mõned villpead (*Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*);

4) lokaalsemalt (Jakuutias) on levinud kserofiilne arktiline element, mis pärineb kontinentaalsest jahestepist (*Cerastium maximum*, *Lychnis sibirica*);

5) piki mereranda ulatuvad tundravööndisse ranniku halofüüdid, nagu *Cakile maritima*.

Metsatundra on vahevöönd tundra- ja taigavööndi vahel, paljude uurijate järgi tundravööndi lõunapoolsem allvöönd. Selle põhjapiiri moodustavad hõrendikud veelahkmeil, lõunapiiri viimased laigutundrakooslused. Vööndi kulgu Nõukogude Liidus võib kujutada kitsa paelana, millesse jäävad Lähis-Arktika suurimad keskused Murmansk, Salehard, Norilsk, Hatanga ja Tšerski (Kolõma alamjooksul). Kolõma suudmealast idas tasandikuline metsa-

tundra mägise reljeefi tõttu puudub, selle analoogid mägedes (kivikaseköverdikud ja seederännivõsad) on aga laialt levinud.

Juulikuu keskmine temperatuur tõuseb 14°-ni. Agrometeoroloogiline suvi (ööpäevase keskmise temperatuuriga üle 15°) kestab siin mõnest päevast 20 päevani. Koola poolsaarel on Golfi hoo-vuse tõttu metsatundra talv mahe, merest kaugemal aga, Siberis, on talv karm. Lumikate on түседам kui tundras, pakub seetõttu taimedele tõhusamat kaitset.

Metsatundra üleminekuline iseloom avaldub ka mullastikus ja taimkattes. Alumised rinded on peaaegu samasugused kui lõunatundras või põhjataigas. Hästi on arenenud sambla-sambliku-, puhma-, kohati ka põõsarinne. Lisandub hõre puurinne omapärase kujuga puudest, mis kooslust vähe muudavad. Kuused on siin väga kitsa võraga, oksad aga ulatuvad maani ning alumised neist, mis on lume kaitse all, on eriti lopsakad.

Puuliigid, mis moodustavad metsade põhjapiiri, on Euraasias järgmised: Norras harilik määnd ja tundrakask (*Betula tortuosa*), Koola poolsaarel jääb neist valitsema viimane. Valgest merest Uraalini ulatub põhjapiirini siberi kuusk (*Picea obovata*) (4. foto). Petšora jõgikonnas lisandub siberi lehis (*Larix sibirica*), mis ida pool Uraali muutub ainuvalitsevaks ning Jenissei joonel asendub dauria lehisega (*Larix gmelini*). Lehised on kontinentaalsetel aladel igikeltsal kõige vastupidavamad (5. foto). Alles Kaug-Idas lisandub metsapiiril jällegi kaski (*Betula cajanderi*).

Iseloomulik koosluse vorm on hõrendik, kus puude võrad ei puutu kokku. Kohati esineb metsapiiril vaid üksikuid puid; selline puistundra meenutab harvikut, raieistikku, kus üksikud puud on alles jätud uuenduse soodustamiseks. (Looduslikke kooslusi ei ole soovitatav nimetada harvikuteks.)

Metsatundras saavad puud edukalt kasvada ainult parimail kasvukohtadel, seal, kus mullad on soojemad, kergema lõimisega ja parema aeratsiooniga. Suurte jõgede orgusid pidi ulatub metsatundrasse tõelisi tihedaid taigametsi.

Metsatundras hõlmavad laialdasi alasid kohrutusliku tekkega mätlikud puhmasood ning kühmusood (palsasood). Turbakühmud (palsad) on leivapätsikujulised moodustised, mille kõrgus on 1—5 m ja läbimõõt 4—12 m; sees on neil igikelts, laed on tuul paljaks nühhinud. Kühmude vahel on märg tarnasoo. Floristiliselt iseloomustavad metsatundrat arvukad hüpoarktilised liigid, eriti kased (*Betula nana* ja seda ida pool asendav *B. exilis*), põõsaslepp (*Alnus fruticosa*), murakas (*Rubus chamaemorus*), pääsusilm (*Primula farinosa*) (vt. 59. joonis) jt., mille levila hõlmab lausaliselt ka põhjataiga. Metsatundrale ainuomaseid flooraelemente pole.

Taigavöönd on maismaavöönditest pindala poolest suurim. Parasvöötme põhjapoolseima vööndina iseloomustab seda jahe ja niiske kliima. Sademete hulk (300—600 mm/a) on suhteliselt suur, auramine mõõdukas, nii et metsapuudele jätkub siin vett kogu

aasta ja põuda ei esine. Sademetevaestes kontinentaalsetes piirkondades hoolitseb igikelts vajaliku niiskuse eest suvel. Juulikuu keskmine temperatuur ulatub 13—14°-st põhjapiiril kuni 18—19°-ni lõunapiiril. Kül mavaba periood kestab põhjapiiril 75—90 päeva, lõunapiiril 100—120 päeva. Efektiivsete temperatuuride summa ulatub 800-st 2000°-ni. Talvetemperatuurid on kohati madalamadki kui tundras, sest tingimused on mandrilisemad; nii paikneb põhjapoolkera külmim piirkond Verhojanski ümbruses taigavööndis. Madalad talvetemperatuurid ja õhuke lumikate kontinentaalseis piirkonnis tingivad igikeltsa püsimise.

Tsonaalseks koosluseks selles vööndis on okasmets, mille edifikaatoriteks on mikrotermsed okaspuud. Puurinde võrade all olevad taimed moodustavad enamasti hõreda põõsarinde ja hästi väljakujunenud puhma-rohurinde ning samblarinde. Ökoloogiliselt on suures ülekaalus mesofüüdid, ainult alumistes rinnetes leidub õrnalehelisi hügrofüüte. Elutsükli kestuse poolest valdavad püsikud mitme lehtede generatsiooniga; mõned neist on talvehaljad (jäävad lume alla roheliste lehtedega, mis jätkavad elutegevust kevadel) Alumisi rindeid iseloomustab vegetatiivne uuenemine.

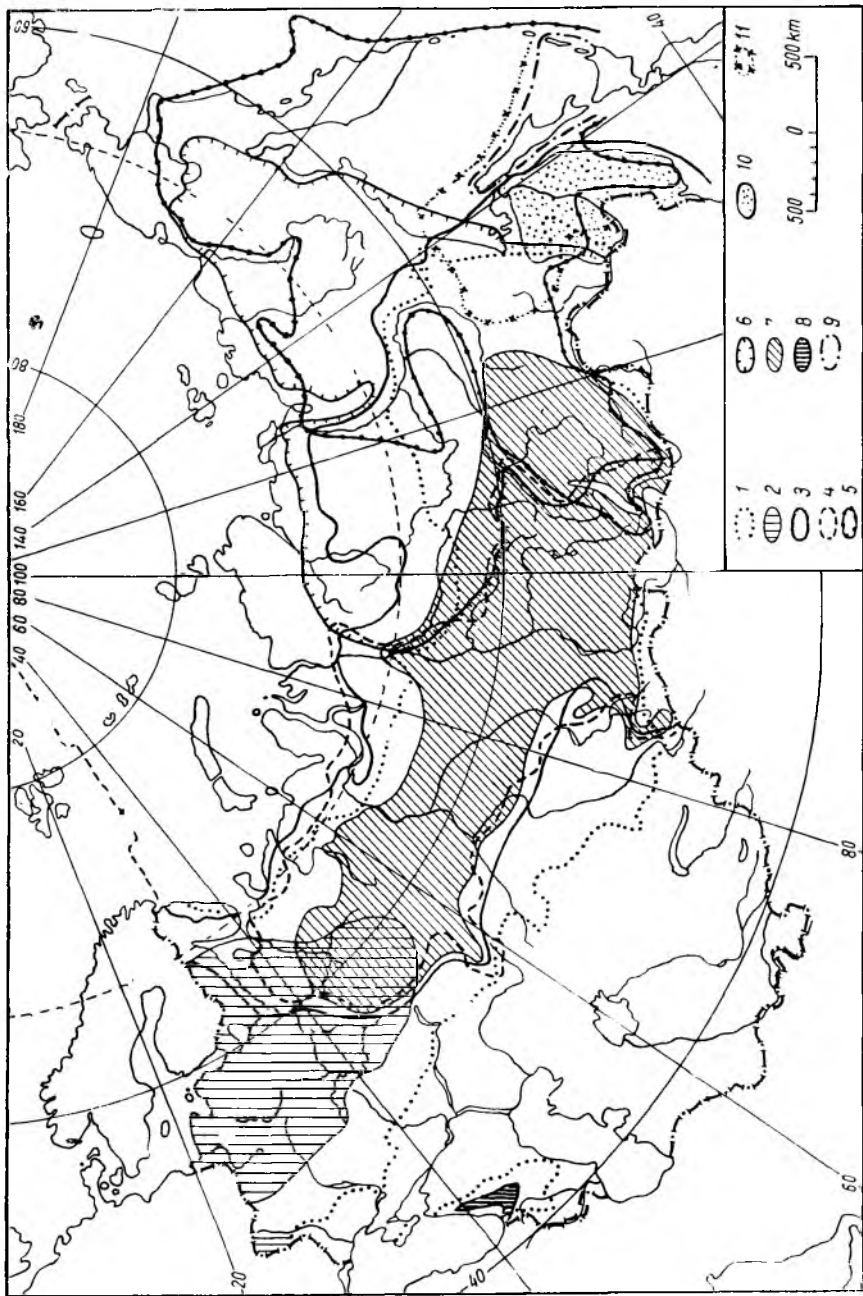
Fütotsönoloogiliselt võib stabiilsed taigakooslused jaotada kahte tähtsamasse rühma:

1) varjukad kuuse- ja nulumetsad, mis moodustavad taiga kitsas tähenduses, *tumetaiga* (vene k. темнохвойная тайга);

2) valgusrohked männi- ja lehisemetsad, mis asendavad eelmisi vaesemal muldadel ja kontinentaalsemates tingimustes; see on *heletaiga* (светлохвойная тайга; venekeelne nimetus tuleneb okaste värvusest, eriti lehisel).

Tumetaiga on tsonaalselt laiem ja levikuga ja moodustab okasmetsavööndi ka paljudes mäestikes. Seda iseloomustab üherindelise puistu väga varjusallivast ja tiheda okastikuga okaspuust (ühest, harva kahest kuuse- või nululiigist; Siberis lisandub neile siberi seedermand, Põhja-Ameerika okasmetsades tsuuga ja eba-tsuuga) (137. joonis). Tihe võrastik loob omapärase mikrokliima, mis kaitseb allpool kasvavaid taimi tugeva kiirguse, tuule, auramise ja temperatuurikõikumise eest, kuid ühtlasi pidurdab kasvu, õitsemist ning seemnelist uuenemist (ka edifikaatoritel endil) Võraalune valgusvaegus on arendanud mükotroofsust ja mõjutanud üleminekut saprofütismile, nagu see on hästi jälgitav käpalistel ja uibulehelistel. Kui kooslus uuenemiskaste tõttu hävib, siis valitsev puuliik vahetub: kiirema levimis- ja kasvukiirusega kased ja haavad saavad ajuti ülekaalu, loovad ajutisi lehtpuukooslusi ning alles nende all kujunevad eeldused okaspuude uuenemiseks ning okaspuumetsa taastumiseks.

Heletaiga on Euraasia lääneosas seotud liivaste ja soiste kasukohtadega. Eriti suure ulatuse saavutavad need metsad Lääne-Siberi madalikul (6. foto). Kontinentaalsemais piirkonnis igihaljad okaspuud ei suuda talvituda ja seepärast saavutavad heitlehised lehised laialdastel Ida-Siberi igikeltsaaladel absoluutse üle-



137. joonis. Tähtsamate taiga-puuliikide levilad Nõukogude Liidus (mitm. allikate alusel):

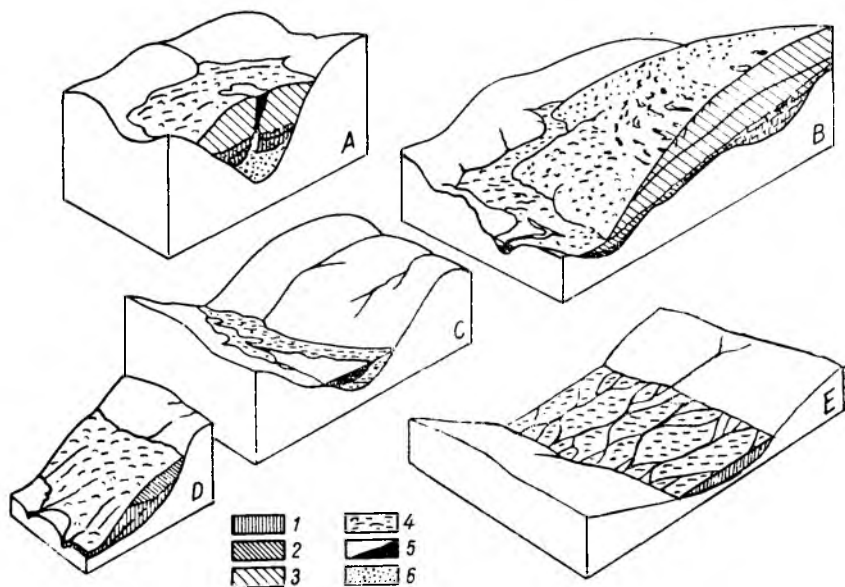
1 — harilik määnd (*Pinus sylvestris*); 2 — harilik kuusk (*Picea abies*); 3 — siberi kuusk (*Picea obovata*); 4 — siberi lehhis (*Larix sibirica* s. l.); 5 — kääbus-seedermänd (*Pinus pumila*); 6 — daauria lehhis (*Larix gmelini*); 7 — siberi nulg (*Abies sibirica*); 8 — kaukaasia nulg (*Abies nordmanniana*); 9 — sahhalini nulg (*Abies sachalinensis*); 10 — amuuri nulg (*Abies nephrolepis*); 11 — ajaani kuusk (*Picea ajanensis*). (Vt. ka 60. joonis.)

kaalu. Ka metsapõlemised soodustavad heletaiga ülekaalu (tume-
taiga puud on õhukesekorbalised).

Heletaiga alustaimestik on ülekaalus käabuspõõsad, uibu-
lehed ja mõned lõikheinad; õrnalehelised hügrofüüdid, nagu
jänesekapsas ja nõiakold, taanduvad.

Taigametsadele on iseloomulik enamiku taimede mükotrofism.
Seensümbiondid võimaldavad puudel happelisest mullast paremini
toitaineid omastada. Oluliseks koosseisu määravaks teguriks on
osutunud juurekonkurents, mis liitunud metsades pärsib uuendust
ja selekteerib alustaimestikust välja ainult vähenõudlikke liike.
Alles raieastikel ja põlendikel, kus vabaneb rohkem nitraate jt. toit-
aineid ning valgust on piiramatult, saavad rohttaimed areneda
pidurdamatult.

Põhjataiga metsad on hõredad, valgusrohked, puude
juurdekasv väike. Kuuskede ja nulgude külgokste juurdekasv on
pidurdatud, mistõttu võrad on kitsad ja teravkoonilised. Kanar-
bikuliste rohkuse tõttu meenutab põhjataiga lõunapoolsemaid
nõmme-, palu- ja rabametsi, kuid erineb neist rohkete maapinna-
samblike (*Cladonia*, *Nephroma*, *Peltigera* liigid) poolest. Mullas-
tikus valitsevad leet-gleimullad. Soodest on iseloomulikud aaba-
sood, läbivoolulised tarnasood kitsaste looklevate rabapeenardega.
(138. joonis E).



138. joonis. Soode paiknemine reljefil (orig.).

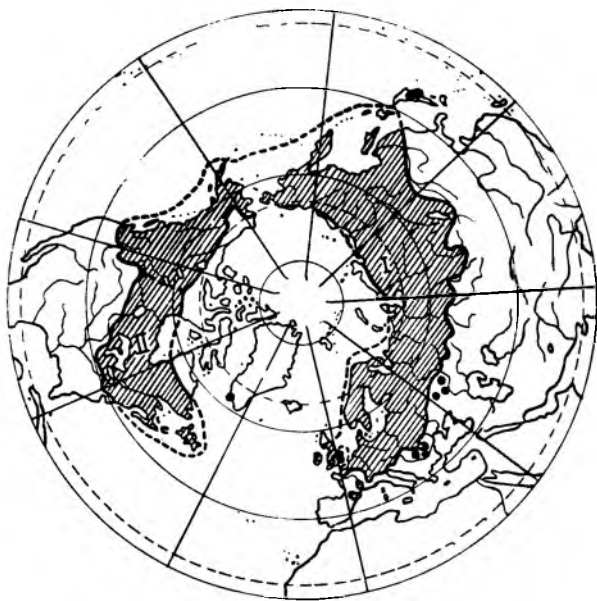
A — raba sulglohus, eriti mäestikes; B — raba veelahkmealal, järvelise tek-
kega, hiljem laiunud arumaadele; C — lammisoo äravooluga nõos; D — alli-
kasoo nõlva jalamil; E — aabasoo seljakute vahel; madalsoolisel taustal kit-
sad rabapeenrad. 1 — madalsooturbad; 2 — siirdesooturbad; 3 — rabaturbad;
4 — tasane ja mätlik soo pind; 5 — veekogud; 6 — järvesetted.

Kesktaigas saavutavad okasmetsad tiheda liituvuse, boniteet tõuseb. Alustaimestik on liigivaene, hästi on arenenud samblarinne. Kesктаига куусик on laanemetsailmeline. Mullastikus valitsevad leetmullad. Soodest on kõige rohkem puisrabasid, mida Siberis kutsutakse räämideks.

Lõunataigas lisandub eutroofseid liike kõikides rinetes, boniteet saavutab maksimumi. Üldilmelt sarnanevad need metsad liigirikaste kuusikutega. Tihedama rohurinde tõttu samblarinne hõreneb. Mullastikus suureneb kamar-leetmuldade osatähtsus. Taimekasvatuseks on siin eeldused head, mistõttu suur osa maid on ammu põllustatud või niidustatud. Soostunud alad on õige mitmekesised (madalsoodest tüüpiliste rabadeni) (138. joonis B, C ja D).

Taigavööndi õistaimede flora on kogu põhjapoolkeral suhteliselt ühtlane ja hõlmab kokku ligi 15 000 liiki (M. Popovi järgi). Liikide arv on piirkonniti muidugi erinev: tasandikulistel aladel hõlmab elementaarflora 350—700 liiki.

Puurinde all on olemustingimused ühtlasemad, mistõttu alustaimestiku liikidel on areaalid enamasti suuremad. Siin on väga laia levilaga liike: sammaldest palusammal, laanik, sõnajalgtaimedest kattedkold, karukold, harilik kolmissõnajalg, rohtsetest õistaimedest roomav öövilge, harilik nõiakold, harilik jänesekapsas, leseleht, kuningakübar, harilik lakkleht, kääbuspõõsastest harilik harakkuljus, mustikas, pohl, sinikas, küüvits (139. joonis).



139. joonis. Holarktilise küüvitsa (*Andromeda polifolia*) tsirkumboreaalne levila (Szaferi, 1956 järgi).

Nõukogude Liidu taigavööndi provintside iseloomustus (S. Kurnajev, 1973)

	Skandinaavia — Kesk-Vene	Ida-Vene	Uraali	Lääne-Siberi	Kesk-Siberi	Ida-Siberi	Amuuri-maa	Sahhaliini
Vegetatsiooniperioodi (>5°) kestus päevades	146—176	103—162	110—150	125—143	100—139	99—126	118—152	110—163
Jaanuari keskm. t°	—3 kuni —12	—12 kuni —18	—15 kuni —22	—18 kuni —22	—23 kuni —43	—25 kuni —49	—25 kuni —35	—10 kuni —23
Juuli keskm. t°	16—18	12—18	14—18	16—19	14—19	10—18	15—18	12—16
Aasta keskm. sademete hulk mm	490—630	380—700	380—810	370—590	190—510	130—560	400—780	500—1000
	harilik kuusk, <i>P. abies</i>		siberi kuusk, <i>P. obovata</i>		ajaani kuusk, <i>P. ajanensis</i>		<i>P. glehnit*</i>	
kuusk, <i>Picea</i>			siberi nulg, <i>A. sibirica</i>				<i>A. nephrolepis*</i>	
nulg, <i>Abies</i>							<i>A. sachalinensis*</i>	
seedermand, <i>Pinus</i> subg. <i>Haploxyton</i>			siberi seedermand, <i>Pinus sibirica</i>				kääbusseedermand, <i>Pinus pumila</i> (mägedes)	
mänd, <i>Pinus</i> subg. <i>Diploxyton</i>	harilik mänd, <i>Pinus sylvestris</i>							
lehis, <i>Larix</i>	vene lehis, <i>L. russica</i> <i>L. sibirica</i>		siberi lehis, <i>L. gmelini</i>		dauria lehis, <i>L. gmelini</i>		<i>L. kurilenensis</i>	

* Ainult lõunataigas.

Endeemide väike osatähtsus taiga flooras ja relikptide vähesus Euraasias (enamik neist on Kaug-Idas) viitab taigafloora suhtelisele noorusele. Praegusajal on vastuvõetavaim oletus (Krõlov, Tolmatšov), et taigakooslused tekkisid Ida-Siberi või Kaug-Ida mäestikes jahedamas kõrgusvööndis ja kliima jahenemisel pleistotseenis laskusid tasandikele ning hõivasid taanduvate soojalembeste metsade ala. Selle poolt räägib ka asjaolu, et vanimad taigareliktid on säilinud Siberi mäestikes.

Taigavööndi provintside iseloomustus on antud 50. tabelis.

HUMIIDSED VÖÖNDID

Segametsavöönd ehk boreonemoraalne vöönd on tüüpiline vahelvöönd, mis ühendab merelisemate piirkondade taigametsi laialehiste metsadega. (Segametsa all on siin mõeldud fütogeograafiliselt okas- ja lehtmetsade koosinemist ning läbipõimumist, mitte aga metsanduslikku segapuistut, kus ühe rinde koosseisus on mitu puuliiki).

Segametsavöönd koosneb Euraasias kahest kolmnurksest alast, mis ahenevad ida poole. Nõukogude Liidu Euroopa-osas on selle kolmnurga idaosa nurkadeks Leningrad, Gorki ja Kiiev; Eesti jääb seega ala põhjaservale.* Peale selle esineb segametsi mäestike vastavas kõrgusvööndis.

Ida-Aasias on segametsavöönd mägise reljeefi ja kontinentaalse kliima tõttu piiratum.

Atlandi ookeani lähedus läänes ja mussooniline ilmastikurežiim Kaug-Idas tingib sellel alal pehmed talved ja küllalt suure õhuniiskuse kogu aasta vältel. Sademete hulk tõuseb 600—700 mm-ni aastas. Suure õhuniiskuse tõttu väheneb öökülmade oht ja pakasevaba periood pikeneb. Positiivne niiskusbilanss soodustab nõgude soostumist.

Kaug-Idas on segametsavööndi oluliseks omaduseks sademeterohke suvi, mil esineb tugevaid üleujutusi. Talv on pakaseline (vaatamata märksa lõunapoolsemale asendile, Nõukogude Liidus 52° ja 42°30' p. l. vahel).

Nii mullastik kui ka taimkate on pinnamoest olenevalt mousaiikne. Seda kirevust on suurendanud ammune mitmekesine inimõju, nüüdisajal aga mõjub suurmajandite põldude massiivistamise tõttu sama tegur pigem ühtlustavalt.

Segametsavööndi geobotaanilist ilmet, mida hästi tunneme Eestist (7 foto), aitab täiendada võrdlus Kaug-Ida segametsadega: niisugused olid metsad kunagi enne jääaega Euroopas (140.

* Eesti ala asend taiga lõunapiiril ja segametsavööndi põhjapiiril tingib nii taigakoosluste (näiteks liigivaeste laanemetsade) kui ka liigirohkete segametsade (salumetsade) esinemise. Vööndipiiride kujutamine joonena on keskmes mõõtkavaski raske ja vaieldav. Uheks lähenduseks oleks tsonaalsete taimekoosluste pinna osatähtsuse määramine rajooniti.



1. foto. Külmakõrb Tšeljuskini neemel: maapind on hulknurkadeks lõhenenud. Lõhedesse surutakse kivid serviti, hiljem kinnituvad sinna samblad (*Orthothecium*, *Rhacomitrium*), nende peale kasvavad samblikud (mustpruun *Cetraria delisei*, kreemvalge *C. cucullata*, usjas *Thamnolia subuliformis*). Õistaimed (*Saxifraga oppositifolia*, *Draba subcapitata*) on väikesed ja varjuvad sammaldes (V. Masingu foto).

2. foto. Üks visamaid, kõige kaugemale Põhja ulatuvaid õistaimi — vastaklehtine kivirik *Saxifraga oppositifolia* tundrajõe kaldaklibul (Taimõr, Schrenki jõel, V. Masingu foto).





3. foto. Kevad arktilises tundras, esiplaanil õitseb suurte kollaste õitega karvaselehine roosõieline *Novosieversia glacialis*. Mikroreljeefis on märgatavad kohrutusmättad. (Taimõri poolsaare keskosa, V. Masingu foto).

4. foto. Metsatundra: teravavõralised kuused (*Picea obovata*) tiheda vaevakase (*Betula nana*) ja alpileesika (*Arctous alpina*) koosluses. (Põhja-Komi, Ussaa jõgikond, V. Masingu foto).





5. foto. Põhjaitaiga Jakuutias. Soostuv lehise (*Larix gmelini*) hõrendik igikelt-
sal. Osa tüvesid viltu mulla tugeva külmakohrutuse tõttu. Esiplaanil madala-
kasvuline kask — *Betula exilis* (V. Masingu foto).

6. foto. Rabastuv männik (*Pinus sylvestris* ja *P. sibirica*) kõrge metsosjaga
tihedal sammalkattel Lääne-Siberi taigas (Tomski oblast, T. Tamme foto).





7. foto. Salukuusik rohke vahtra ja pärnaga Alutagusel (Heinassaar, F. Jüssi foto).

8. foto. 250-aastane pöögik Maagimäestik (M. Novaki foto).





9. foto. Laialehine mets Primorje lõunaosas. Kõrgema puurinde moodustavad amuuri korgipuu, mitu pärna- ja jalakaliiki, maksimovitši pappel jt. Madalamas puurindes rohkesti vahtraid (Kedrovaja Pad, V. Masingu foto).



10. foto. Niidustepi õitseva kullerkupuga, taamal tammik (Keskmustmulla Looduskaitseala, V. Masingu foto).

11. foto. *Stipa joannis* looduskaitsealuses stepis (Keskmustmulla Looduskaitseala, A. Semjonova-Tjanšanskaja foto).





12. foto. Poolkõrb kõrgete sarikalistega (*Dorema aitchisonii*) (Badhõzi looduskaitseala, L. Pootsi foto).

13. foto. Poolsavann pistaatsiatega (*Pistacia vera*) (Badhõzi looduskaitseala, V. Masingu foto).

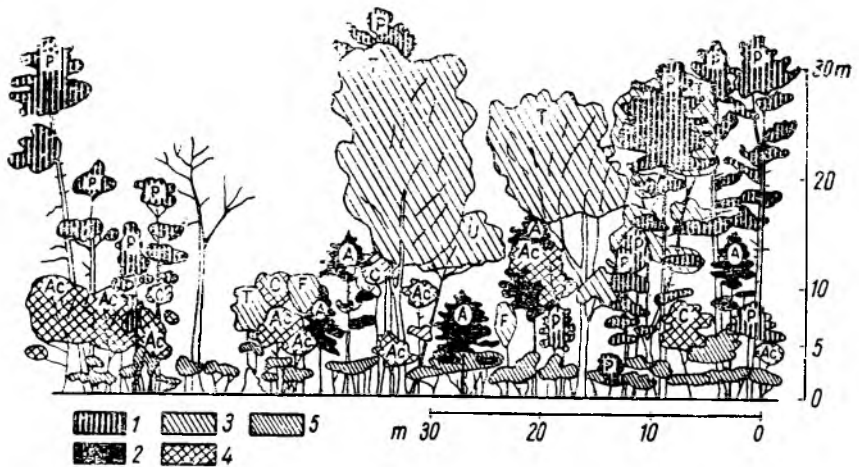




14. foto. Liivakõrb Kara-Kumis. Vasakul — valged saksauulid (*Haloxylon aphyllum*) iseloomulikel sooldunud põndakutel, keskel — rühm liivakaatsiaid (*Ammodendron conollyi*), paremal — harjashein (*Aristida karelini*). (V. Masingu foto.)

15. foto. Savann Keenias. Vihmavarjukujulise valgusvõraga akaatsiad moodustavad hõreda puurinde.





140. joonis. Keeruka rindelise struktuuriga segamets Primorjes; riba laius 10 m (Krölov, 1975):

— kõrgema rinde okaspuud: *Pinus koraiensis* (P); 2 — madalama rinde okaspuud: *Abies nephrolepis* (A); 3 — kõrgema rinde lehtpuud: *Tilia amurensis* (T), *Fraxinus mandschurica* (F); 4 — madalama rinde lehtpuud: *Acēr mōho* (Ac), *Cerasus maximowiczii* (C); 5 — põõsarinde liigid: *Philadelphus tenuifolius*, *Corylus manshurica*, *Eleutherococcus senticosus*.

joonis). Võrdlus on ilmekam, kui panna kõrvuti mõnede taimkatet iseloomustavate eluvormide liigiline mitmekesisus Eestis ja suviste temperatuuride poolest sarnasel alal Kaug-Idas (51. tabel).

Segametsade floora Euroopas ja Kaug-Idas on oma arenguloolt väga erinev. Kui idas on tegemist vanade, neogeenist pärinevate liigirikaste metsakoosluste põhjapoolsemate variantidega, milles on säilinud palju relikitseid elemente, siis Euroopa segametsad on korduvate jääaegade tõttu väga vaesunud ja reliktidest leidub siin vaid jääajajärgsete perioodide rändrelikte. Floora rikastumist on tinginud alles hilisem otsene ja kaudne inimõju. Valgusrohked niidud tulid metsade asemele, konkurentsivaesed põllukooslused kujunesid lõunapoolsete lühieataimede kasvukohtadeks. Seetõttu isegi siis, kui maha arvata hilisemad tulnukad, ulatub elementaarfloora liikide arv 570-st (Valdai) ligi 800-ni (Belovežje)

Lehtmetsavöönd, täpsemalt parasvöötme laialehiste metsade vöönd, ka nemoraalne vöönd, on praegusajal samuti katkendlik. Vöönd paikneb lõuna pool taigavööndit, kus vegetatsiooniperiood ületab 150 päeva ja talv on merelistes parasvöötmetingimustes mõõdukalt külm (miinimum ei lange alla -20°C) ning suhteliselt lühike (ei kesta üle kolme kuu). Suviste vihmade tõttu pole siin põuda ja muld on parasniiske kogu aasta.

Vöönd jääb põhilises osas väljapoole NSV Liidu territooriumi: ta paikneb Lääne- ja Kesk-Euroopas ning Kaug-Idas Hiina, Korea ning Jaapani aladel. Nõukogude Liidu piires võib tüüpilistest lehtmetsadest leida ainult tammikuid, mis ulatuvad metsastepivööndis

Mõningate metsa-eluvormide liikide arv segametsavööndi lääne- ja idaosas

Eluvorm	Eesti	Zeja-Bureja vesikond *	Pri-morje *
Puuliike	38	59	99
neist kõrgemas puurindes	11	13	23
Põõsaliike	38	74	120
Kääbuspõõsaliike	12	26	33
Puitliaane	1	9	22
Rohtliaane (üle 1 m)	2**	8?	12
Võraparasiite	—	—	1***

* Sokolovi andmeil.

** *Humulus lupulus*, *Lathyrus sylvestris*.

*** *Viscum coloratum*.

Uraalini ja idas ilmuvad taas Amuurimaal, ning mitmesuguseid nemoraalseid mägimetsi, mis moodustavad vastava kõrgusvööndi Karpaatides ja Kaukaasias.

Vööndi kliimatingimustes on heitlehised lehtpuud okaspuude ees eelisseisundis igasugustel muldadel (peale toitevaeste soode). Lehtpuud jõuavad vegetatsiooniperioodi vältel luua uuesti kogu assimilatsiooniparaadi (aastavõrsed uute lehtedega), võrsed jõuavad puituda ning varuda toitaineid järgmiseks kevadeks. Suvehaljaste lehtede varisemine kõrvaldab puude ainevahetusjäätmeid ja kahandab talvel transpiratsiooniks kuluva vee hulka. Kõik see võimaldab lehtpuudel toota orgaanilist ainet kiiremini. Lehtpuud ületavad okaspuid kasvukiiruse poolest, kuid jäävad alla elukestuse ja lehestiku kogupinna poolest.

Kooslusemoodustajatena võib lehtpuud jämedalt jaotada peenelehisteks ja laialehisteks. Esimete hulka kuuluvad suhteliselt väikese lehepinnaga kased, pajud ja haavad, mis suudavad kasvada ka taigavööndis ja asendavad teatavais tingimustes (põlendikud, raieistikud) okaspuid metsakooslustes; nad on enamasti lühiajaliste koosluste kujundajad. Teise rühma kuuluvad suurema lehelabaga põuatundlikumad pärnade, jalakate, saarte ja vahtrate liigid ning nahkjamate lehtedega tammed ja pöögid. Alljärgnevalt on lehtpuude all tinglikult mõeldud just laialehiseid liike ning lehtmetsade all laialehiste lehtpuude ülekaaluga kooslusi. Eriseisund lehtpuude seas on leppadel, mis on seotud läbivooluliste lammi- ja lodutingimustega kogu parasvöötmes ning mis varustavad end lämmastikuga kiirikseente abil.

Heitlehiste lehtpuude domineerimine mõjutab kogu koosluse

arengut ja koosseisu. Põõsarinne on mõnel juhul hästi arenenud. Üsna pika suve tõttu saab rohurindes koos kasvada mitu taime-rühma, mis erinevad oma aastaajalise rütmi, maapealsete võsude elukestuse ja puhkestaadiumi iseloomu poolest.

Nii eristatakse Vorskla naaditammikuis (Belgorodi oblastis) järgmisi fenotüüpe (Gorõškina, 1974).

1. Varakevadised efemeroidid (*Scilla sibirica*, *Corydalis solida*, *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna* jt.), mille vegetatsioon (üks lehtede põlvkond) kestab vaid 4–6 nädalat enne puistu lehtimist; kasv jätkub sügisel maa all, kus luuakse pungad järgmiseks kevadeks.

2. Hemiefemeroidid (*Dentaria bubifera*, *Adoxa moschatellina*) erinevad eelmistest pikema vegetatsiooni (8–10 nädalat) ja hilisema öitsemise poolest.

3. Varasuvised kestvakaasvulised püsikud (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea* jt.), millel on suve vältel 2–3 lehtede põlvkonda 8–12 kuu vältel: lehed hävivad talvel.

4. Talvehaljad kestvakaasvulised püsikud (*Asarum europaeum*, *Carex pilosa*), millel on üks väga pikaealine lehtede põlvkond (kuni 14 kuud), mis elab talve üle ja sureb suve algul.

5. Hilissuvised püsikud (*Polygonatum multiflorum*, *Scrophularia nodosa* jt.) ühe võsupõlvkonnaga, mis elab kevade lõpust sügise alguseni.

Euroopa lehtmetsad on floristilise vaesumise ja ammuse kultuuristamise tõttu valdavalt monodominantsed tammikud või pöögikud (8. foto), harvem võib kohata polüdominantseid pärnavahtra-jalakametsi ja teisi, neidki enamasti erakordselt soodsates toitumistingimustes. Tamm ja pöök kui tugevad edifikaatorid loovad eriti omapäraseid kooslusi, kus valguse aastaajaline rütm on väga muutlik, rohurinne suhteliselt liigirikas ja samblarinne liigivaene (lehekulu aeglase lagunemise tõttu). Tammetõrud ja pöögipähklid loovad rikkaliku toiduvaru ka loomadele. Tüüpilistest lehtmetsaliikidest on jääajajärgse soojaperioodi saabudes jõudnud Läänemerele ja hiljem leppinud sinsete tingimustega viljakamais kuuse-segametsades sinilill (*Hepatica nobilis*), püsik-selja-rohi (*Mercurialis perennis*), lõhnav varjulill (*Asperula odorata*) jt. Seega salutammikud, nagu neid veel fragmentaarselt leidub Lääne-Eestis ja saartel, annavad kujutluse kõige põhjapoolsematest ekstratonaalsetest laialehistest metsadest.

Nemoraalne võõnd Euroopas jaotatakse vastavalt dominantidele tamme-kuuse, tamme-karpinuse (valgepöogi) ja tamme-pöogi allvõõndiks.

Kaug-Ida lehtmetsavõõndi liigirohkust põhjustavad neetsamad tegurid, mida käsitlesime segametsade puhul. Primorje ranniku monodominantsed tammikud jändriku mongoolia tammega (*Quercus mongolica*) on tekkinud metsade laastamise ja põletamise tagajärjel. Laialehist metsa Kaug-Idas ilmestavad peale arvukate vahtrate (9 liiki), jalakate (3 liiki), pärnade (3 liiki) ja saarte (3 liiki) laiavõralised mandžuuria pähklipuud (*Juglans mandshurica*), amuuri korgipuud (*Phellodendron amurense*) (9. foto) ja kaugemal Hiinas mitu tammeliiki, paplid (*Populus davidiana*, *Broussonetia papyrifera*) ja *Koelreuteria paniculata*.

Pooligihalja metsa võond on siirdeala üleminekul Vahemere-maade (mediterraansetele) igihaljastele metsadele, mistõttu seda nimetatakse ka submediterraanseks võõndiks. See võond hõlmab Pürenee poolsaare loodeosa, Prantsusmaa edelaosa, Alpide lõunajalami, Itaalia siseosad, Põhja-Kreeka, Lõuna-Bulgaaria, Türgi ja Iraani põhjaosa.

Lõuna-Euroopas on selle võõndi metsakoosluste puurindes külmahellad lehtpuud, nagu karvane ja austria tamm (*Quercus pubescens*, *Q. cerris*), õissaar (*Fraxinus ornus*), humalpöök (*Ostrya carpinifolia*), kastanipuu (*Castanea sativa*) ja prantsuse vaher (*Acer monspessulanum*). Alusmetsas leidub igihaljaid liike; neist on iseloomulikumad astelpöösas (*Ilex aquifolium*) ja puks-puu (*Buxus sempervirens*). Liaanidest tunneb end hästi igihaljas luuderohi (*Hedera helix*) Rohurindes väärivad märkimist ristiku-taoline *Dorycnium suffruticosum* ja putuköie (*Ophrys*) liigid. Kauaaegsete raiete ja karjatamise tõttu on need metsad enamasti asendunud pooligihaljaste võsadega. Balkanil nimetatakse niisugust sekundaarset võsa šibljakiks.

Submediterraanse võõndi omapärane kontinentaalne piiripunkt on Krimmi lõunaranniku kitsas riba, kus koos karvase tammega kasvab mediterraanseid kadakaid (*Juniperus excelsa*, *J. oxycedrus*) ning igihaljaid pöösaid, nagu maasikapuu (*Arbutus andrachne*), musta mere ruskus (*Ruscus ponticus*) jt. Siin leidub nn. euksiini relikte, mis pärinevad neogeenist, mil Krimm oli ühendatud üle Musta mere Ees-Aasiaga ja tollal mandrilise Egeuse mere kaudu Lõuna-Balkaniga, näiteks krimmi mänd (*Pinus pallasiana*), kada-kas (*Juniperus excelsa*), koeranaeris (*Bryonia alba*) (vt. 61. joo-nis) jt.

Taga-Kaukaasia küllalt niiske lääneosa (Kolhise madaliku) ja kuivema idaosa (Lenkorani madaliku) esmaseid metsi võib samuti pidada pooligihaljasteks. Puurindes on siin mitmesugused tammed (*Quercus hartwissiana*, *Q. castaneifolia*), pöök (*Fagus orientalis*) kastanipuu (*Castanea sativa*), pöösarindes aga igihaljad puks-puud, ruskused jt. Rohurindes on kevaditi priimulad, alpikann (*Cyclamen persicum*) jt. risoomipüsikud.

Subtroopilise igihalja metsa võond, täpsemalt loorberilehiste ja kõvalehiste metsade võond, paikneb 30. ja 40. põhjalaiuskraadi piirkonnas. Kliima on siin troopika ja parasvöötme vahepealne, sest suvel on määravad lõuna poolt, talvel põhja poolt pärinevad õhumassid. Nõukogude geograafid peavad seda võõndit subtroopi-liseks, Lääne-Euroopa autorid aga arvavad ta mõõdukalt sooja võõndisse, sooja parasvööndisse või meridionaalsesse võõndisse.

Sellele võõndile on iseloomulikud kliima aastaajalised erinevu-sed, mis suurenevad kui liikuda kontinentaalses suunas. Lääneosas valitseb vahemere-line ehk mediterraanne kliima kuiva päi-kesepaistelise suve ja sademeterohke maheda talvega. Ida poole kahaneb sademete hulk ja talved muutuvad karmimaks, kuni

kliima ei võimaldagi enam metsakasvu. Mandrite idaserval on mussoonkliima kuiva talve ja sademeterikka suvega. Vastavalt sellele on tsonaalne taimkate väga erinev ja metsade ühiseks jooneks on vaid nende igihaljus. Nende ühendamine ühte vööndisse põhineb taimkatte geneesi ühtsusel: kogu ala oli kunagi mõõdukalt soe Urvahemere rannikupiirkond ja moodustas sujuva ülemineku palava troopika ja parasvöötme vahel. See sujuvus on mõningal määral säilinud vaid Euraasia idaserval. Liiasi on alpi kurrutuse käigus suured osad tõusnud mäestikeks ning tasandikulisi alasid vööndile omase tsonaalse taimkattega on säilinud vähe.

Tavaliselt eristatakse selles vööndis vastavalt kliimale kolme metsataimkatte tüüpi: loorberimetsi, kõvalehiseid metsi ja mussoonmetsi. Kõikidest neist on kauase inimõju tõttu (põllustamine, karjatamine, erosioon) järele jäänud peamiselt võsad, millel on eri kohtades eri nimetused: Hispaanias tomillaar, Lõuna-Prant-susmaal gariig ja makii (*maquis*), Itaalias makja (*macchia*), Kreekas früügana.

Tõelisi loorberimetsi (loorberilehiseid metsi, *Laurisilvae*) kasvab Atlandi saartel ja Pürenee poolsaare edelaosas. Siin oli puurindes korgitamm (*Quercus suber*), vääriloorber (*Laurus nobilis*), lusitaania loorberkirss (*Laurocerasus lusitanica*). Praegu on neid relikitseid metsi Kanaaride udumetsavööndis. Vahemeremaade keskosa tsonaalseks metsakoosluseks oli arvatavasti torktamme (*Quercus ilex*) mets, põõsarindes *Viburnum tinus*, *Buxus sempervirens*, *Phillyrea media*, *Arbutus unedo* jt. Liaanidest olid tähtsamad *Smilax aspera* ja *Hedera helix*. Alaliselt varjus olev rohu- ja samblarinne oli nõrgalt arenenud. Puudel oli rohkesti epifüütseid samblaid.

Vahemeremaade idaosas on metsad hõredamad ja kserofiilsemad. Sellist taimkatet nimetatakse tavaliselt kõvalehiseks (*Durilignosa*) See nimetus sobib laiemas mõttes kogu vööndi läänepoolmikule. Puurindes etendavad olulist osa laiavõralised õlipuud (*Olea europaea*), pistaatsiad (*Pistacia*) ja jaanileivapuud (*Cerantonia siliqua*). Kõikidel neil on väga põuakindlad jäigad lehed.

ARIIDSED VÖÖNDID

Metsastepivöönd on siirdeala, mis seob metsavööndeid stepiga. Nõukogude Liidus langeb selle põhjapiir enam-vähem kokku kuuse levila lõunapiiriga mööda loogelist joont Kiiev—Gorki—Kaasan, katkeb laiusvööndina Uraali kohal ja jätkub Lääne-Siiberis uuesti Tjumeni—Novosibirski joonel; ida pool muutub ta mäestike tõttu fragmentaarseteks ja kaob. Suvi on soe ja pikk; efektiivsete temperatuuride summa ületab 2600° ja pakasevaba periood kestab 3,5—5,5 kuud. Kui sademeid tuleb piisavalt, on metsastep taimekasvutingimustelt parasvöötmes optimaalne. Paraku aga kõigub sademete hulk suuresti, mis tingib paduvihmade korral erosiooni ja

põuaga taimkatte kuivamist. Suhteliselt suur auramine suvel põhjustab äravoolu kahanemist ja jõgede suvist kuivamist. Soode arenemine on võimalik ainult sulgnõgudes ja lammidel. Karbonaatne löss on lähtekivimina viljakas, kuid allub kergesti vee-erosioonile, mistõttu loodusliku taimkatteta alasid liigestavad tihti mitmesuguses arengujärgus olevad uhtorud.

Looduslikus olukorras oli ligi pool alast kaetud lehtmetsade, pool hästi kamardunud liigirikaste niidusteppeidega (10. foto). Nüüd on metsasus langenud 5—25% -ni, stepialad aga kõik (peale väheste looduskaitsealade) üles haritud.

Niidusteppeides kujunesid lössil sügavad (üle 1,2 m) mustmuldad, mille huumusesisaldus on erakordselt suur (kuni 700 t/ha). Need on maailma viljakaimad mullad.

Niidustepid on rohukoosluste reas üleminekulülilis mesofiilsete niidu- ja kserofiilsete stepikoosluste vahel. Niitudega seob neid rohundite rohkus, samblarinde olemasolu ja kamardumus, steppeidega kevadised efemeroidid ja suvine läbikuivamine.

Soodne soojusrežiim ja kõrge mullaviljakus tingivad niidusteppeide erakordse liigirohkuse — 70 kuni 80 liiki ruutmeetril. Nii paljude populatsioonide koosinemine on mõeldav ainult kestva vastastikuse kohastumise korral, mida väljendab koosluse keerukas ruumiline ja ajaline struktuur. Rohurindes võib eristada siin 3—4 allrinnet. Eri liikide juurestik ulatub mitmesuguse sügavuseni ja kasutab kokku kogu ulatuslikku huumushorisonti. Lehtede ja õite väljakujunemine eri perioodidel tingib koosluse välisilmes aasta jooksul suurt mitmekesisust, rohkete (8—11) aspektide vahetumist. Aspekti eristatakse õitsvate liikide järgi, kuid see on ainult arengurütmi erinevuste väline väljendus. Iga järgmine arenguaste ületab ka kasvult eelmised ja tõstab lehepinna uuele kõrgusele.

Anname V Aljohhini järgi niidusteppeide aspektide lühikese kirjelduse klassikaliseks kujunenud uurimisalal Streletsi stepis Kurski lähedal (Keskmustmulla looduskaitseala).

1. Eelkevadine faas. Kulu all peituvad haljalt talvituvate taimede kodarikud (aprilli algus).

2. Karukella aspekt. Kulupruunil taustal hakkavad õitsema palu-karukell (*Pulsatilla patens*) ja madal tarn (*Carex humilis*) (aprilli lõpp).

3. Adoonise aspekt. Maapind hakkab kattuma rohelusega; sellel foonil on suured kuldkollased (*Adonis vernalis*) ja hallvioletsed (*Pulsatilla patens*, *Hyanthisella leucophaea*) õied (mai algus).

4. Metsülase aspekti ilmestavad rohked valged õied (*Anemone silvestris*, *Orobos pannonicus*) eredal rohelusel; kohati on tumelillat (*Iris aphylla*) ja kollast (*Primula officinalis*) (mai lõpp).

5. Lõosilma aspekti määravad helesinised (*Myosotis popovii*) ja kollased (*Senecio integrifolius*, *Ranunculus polyanthemus*) õied ning stepirohu (*Stipa joannis*) valged sulgjad ohted (juuni algus, 11. foto).

6. Salvei aspektis on ülivaldav tumesinine *Salvia pratensis*; hommikuti õitsevad kaldaluste (*Bromus riparius*) ja ida-piimjuur (*Tragopogon orientalis*) (juuni keskpaik).

7. Mägiristiku aspekt on jällegi valgeõieline (*Trifolium montanum*, *Leucanthemum vulgare*, *Filipendula hexapetala*), vähem märgatavad on kellukate sinised ja punase ussikeele (*Echium rubrum*) tumepunased õisikud (juuni lõpp).

8. Esparseti aspekt on juba vähem värvikas: siin valitsevad kreemikasroosa *Onobrychis arenaria* ja kollane *Galium verum* (juuli algus).

9. Käokannuse aspekt on märksa luitunum: rohkete taimede kuivanud lehtede kohal kõrguvad *Delphinium cuneatum*'i tumesinised õisikud (juuli keskpaik).

10. Upsujuure aspekt: mürgine suurelehine *Veratrum nigrum* oma tumepunaste õitega on ainus silmatorkav taim kulupruunil taustal (augusti algus).

11. Sügisaspektis pole enam silmatorkavalt õitsvaid taimi (september).

Tuleb lisada, et eri aastail aspektid mõnevõrra nihkuvad, võivad osalt kokku langeda või kahvatuda. Pildi kirevust suurendab veel asjaolu, et eri nõlvadel võib kohata ühtaegu eri aspekte.

Metsastepivöönd on parimate tammikute kasvukoht Ida-Euroopas. Siin saavutavad tammikud parasvöötmele maksimaalse fütomassi (307 t/ha maapealses osas ja 432 t/ha koos maa-aluse massiga, Nešatajev jt., 1974) Üldiselt kehtib nende kohta eespool tammikute kohta öeldu, kuid neis lisandub stepiliike ja ida suunas nad üha vaesuvad liigiliselt koosseisult. Vastandina Vene tasandiku tamme-metsastepile iseloomustavad Lääne-Siberi metsastepi kase- ja kase-haavatukad liudjates nõgudes ning rohked sooldunud mullad. Ida pool Obi jõe lisanduvad metsastepi fragmentides kasele mänd ja lehis.

Stepivöönd. Steppideks nimetatakse puudeta rohtlaid parasvöötmes* Euraasias moodustavad nad vööndi mandri kontinentaalsemas osas, mis ulatub Lõuna-Ukrainast (lõuna pool Kišinjovi—Harkovi joont) Lääne-Siberisse ja pärast katkemist Lõuna-Siberi mäestikes jätkub uuesti Mongoolias ja Taga-Baikalimaal.

Pika sooja suve (pakaseta periood kestab 3,5—6,5 kuud, efektiivsete temperatuuride summa 2800—3400°) ja sademete vähesuse tõttu (250—150 mm) tekib taimedel niiskusevajak, mis suve lõpul muutub sageli põuaks. Nii kujuneb aasta vältel kaks taimekasvule ebasoodsat perioodi — talv ja suvi; mõlemad tingivad kohastumusi nende perioodide üleelamiseks.

Kohalikud jõed on veevaesed, põhjaveed sügaval ja mineraliseerunud. Olulist mõju taimekasvule avaldab tuule- ja veeerosioon, mis tugevneb eriti kultuuraladel, ning muldade sooldumine.

Stepile kõige iseloomulikumad on kooslused kserofiilsetest tihedapuhmikulistest kõrrelistest; Euraasias on nendeks stepirohud (*Stipa*), stepi-aruhein (*Festuca sulcata*) ja sale haguhein (*Koeleria gracilis*).

Stepivööndi põhjapiiri määratakse põhimõtteliselt nende koosluste valitsemise järgi plaakoreil. Et aga kogu vööndis on tasased veelahkmealad ammu üles haritud ja tsonaalsetest kooslustest on säilinud vaid vähesed fragmendid, siis tuleb vööndi piiritlemisel arvestada kliima ja mullastiku andmeid.

Niiskusevajak määrab stepikoosluste struktuuri ja aastaajalise

* Mõned autorid, eriti Põhja-Ameerikas, käsitavad steppi laiemas tähenduses: nad lisavad siia ka poolkõrbed ja osa palavvöötme rohtlaid. Mõnikord vastandatakse Euraasia steppi Põhja-Ameerika preeriale ja pampale, sest et viimastes pole talvist puhkeperioodi.

arengu. Kliimategurid takistavad siin puude kasvu (stepi metsatuse põhjused, mille üle kaua vaieldi, on kompleksed, kuid peamine tegur on siiski veerežiim), ka põõsad on taandunud peamiselt põhjanõlvadele ja orgudesse. Taimede arv pinnaühikul kuival ajal ei saa olla kuigi suur. Püsikute kestvad puhmikud ei kata maapinda lausaliselt ega moodusta pidevat kamarat. Nende vahemikke kasutavad kevadel lühiealised maapinnavetikad ja samblikud ning lühiealised õistaimed (efemeerid), suvel aga paistab taimevõsude vahelt paljas muld.

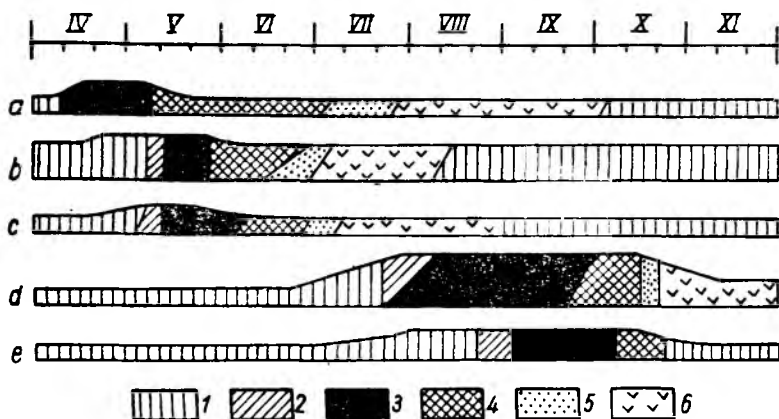
Iseloomulik on ka põhiliste eluvormide valimik. Määrav on, nagu öeldud, tihedapuhmikuliste kõrreliste rühm, millel transpiratsiooni reguleerib lehelabade rullumine ja kompaktno kasv võimaldab fütokliimat stabiliseerida. Teised püsikud jagunevad mitmesse rühma vastavalt arengurütmile ja lehtede jaotusele ruumis. Varakevadise arenguga kevadpüsikuil, efemeroiididel, on vett ja valgust küllaldaselt: nendel on madal laiuv kodarik pehmetest lehtedest, mis kiiresti luuakse mugulais või sibulais varutud aineist. Siia kuuluvad pojengid (*Paeonia*), tulbid (*Tulipa*) ja kuldtahed (*Gagea*).

Suvipüsikuil on kaks peamist kasvuvormi. Ühtedel, kuhikpüsikutel, on püstine väheharunev vars ja koonilise üldkujuga lehestik: algul tekivad laiad lehed, hiljem vart mööda ülespoole lehe suurus kahaneb ja lehed muutuvad kseromorfsemaks; sellised on vägiheinad, salveid, ussikeeled jpt. Nende taimede vahelise ruumi kasutavad ära kaharad oksise varre ja enamasti rohkete väikeste õite ja lehtedega veerpall-püsikud. Nende nimi (vene keeles *непекати поле*) tuleneb omapärasest veerevast levimisviisist, mis võimaldab ühtlast seemnete levi laial alal. Sellesse rühma kuuluvad kipslilled, tuliürdid (*Phlomis*), mitmed putked ja jumikad. Enamik püsikuid on ulatusliku juurestikuga (sammasjuurelised on ülekaalus).

Hilissuvise arenguga sügispüsikud on märksa kserofiilsemad, nad kasutavad ära ruumi, mis tekib mesofiilsete rohundite kuivamisel. Transpiratsioon on neil alla surutud afüllia (laugud — torujate assimileerivate vartega hilised geofüüdid), tiheda karvastuse (stepiaster) või kõvalehisuse tõttu. Lehtede muutumine aslatega on tavaline nähtus (*Eryngium campestre*). Hilise arenguga on siin ka poolpõõsad (pujud, kohhiad). Kõik need kserofiilsed rühmad lähevad lõuna pool üle poolkõrbesse.

Üheaastased taimed täidavad püsikute vahemikke. Osa neist alustab kasvu sügisel ja talvitub lehekodarikuna, teine osa on tõelised lühieataimed, mis kogu arengutsükli läbivad kahe kevadkuuga. Lehtede ehituselt on need mesofüüdid. Nende kasvukõrgus ja kõikide osade suurus oleneb talvisest sademete hulgast ja võib tugevasti varieeruda.

Seega avalduvad niidustepi ja pärisstepi erinevused nii struktuuris kui ka eluvormide koosseisus (lõuna poole kahanevad meso-



141. joonis. Pärissstepi fenospektrite näiteid (Askania-Nova Looduskaitseala, Šalõt, 1946):

a — *Iris pumila*; b — *Festuca sulcata*; c — *Carduus uncinatus*; d — *Galatella villosula*; e — *Artemisia austriaca*. 1 — vegetatiivne faas; 2 — õienupud; 3 — õied; 4 — viljade valmimine; 5 — viljade küpsemine; 6 — vegetatiivsete osade hävimine. Riba laius vastab liigi katvusele.

fiilsed niidurohundid ja maapinnasamblad, lisanduvad aga efemerid, kserofiilsed püsikud ja poolpõõsad).

Alljärgnev ülevaade stepikoosluse aastaajalisest arengust Lõuna-Ukrainas (Askania-Nova looduskaitsealal) võrreldes niidustepikooslustega näitab aspektide mitmekesisuse vähenemist (Šalõt, 1930) (141. joonis).

1. Varakevadine faas: mugulnurmika (*Poa bulbosa*) ja teiste ületalve haljana püsinud lehestiku taustal õitsevad efemeroidid-geofüüdid (kuldtähed, *Gagea*) ja efemerid (varakevadik, *Erophila verna*, kevadmailane, *Veronica verna*, ukraina kesakann, *Cerastium ucrainicum* jt.) (märts-aprilli algus).

2. Tulbi faas: õitsevad punase- ja kollaseõielised tulbid (*Tulipa schrenkiana*), kirjud iirised (madal võhumõök, *Iris pumila*) (aprilli keskpaik).

3. Sulg-stepirohu faas: sulgjate ohetega stepirohtude (*Stipa lessingiana*, *S. ucrainica*) ja stepiaruheina õitsemine: nende taustal eripunased karuohaka (*Carduus uncinatus*) ja violetset vägiheinte (*Verbascum phoeniceum*) õisikud (mai algus).

4. Rohundite faas, milles ilmet annavad sinillillad salveid, roosad jumikad, violetset tuliürdid (*Phlomis*) ja kollane püreeter (*Pyrethrum millefoliatum*) (mai lõpp—juuni algus).

5. Suvine faas, millal enamik rohundeid on õitsenud, kõrrelised kolletanud (juuni lõpp—juuli algus).

6. Jõhv-stepirohu faas, mil suve lõpu sademete puhul taastub taimkatte rohelus ja õitsema hakkavad *Stipa capillata*, *Centaurea diffusa*, laugud, stepi-aster, pujud.

7. Sügisene faas, mil sügisvihmadega hakkavad haljendama mugulnurmika ja talvituvate üheaastaste taimede lehekodarikud ja puhmikud.

Stepitaimkattele on avaldanud alati tugevat mõju loomastik. Rohttaimed on toiduks paljudele imetajatele, kohastumusena on kujunenud taimedel hea vegetatiivse uuenemise võime, selle puudumisel kaitsekohastumus (astlad, piimmahl) ja loomade abil levimine (epizoohooria on väga sage) Seetõttu on stepikoosluste

säilitamiseks isegi looduskaitsealadel vajalik mõõdukas karjamine. Rohked kaevurnärilised toovad alatasa välja mulda, mille asustumisel suktsessiooni korras saavad osaleda mitmed konkurentsivõimelised lühieaained. Et kogu stepp on varem või hiljem «läbi kaevatud», siis moodustub erineva vanusega taimkattelaikudest muster, mis suurendab liikide mitmekesisust stepi ökosüsteemis tervikuna.

Stepifloora on kujunenud neogeenis savannitaoliste rohtlate vaesumisel. Viimase valiku tegi jääaeg, kui praeguses stepivööndis paiknes jahe kase-männi-lehise metsastepp.

Läänest itta jaguneb Euraasia stepivöönd kolmeks kliimaatiliseks ja florogeneetiliselt erinevaks piirkonnaks: Lõuna-Venemaa steppide tunnustaimed on ukraina stepirohi (*Stipa ucrainica*) ja kaldaluste (*Bromus riparius*), märksa kontinentaalsemates Kasaahstani steppides aga punane ja sarepta stepirohi (*S. rubens*, *S. sareptana*), kümpuju (*Artemisia frigida*) jt. ning lõpuks äärmiselt karmides Baikali-tagustes steppides jõhv-stepirohi (*Stipa capillata*), tardhein (*Aneurolepidium pseudoagropyrum*) ja siberi soolikarohi (*Tanacetum sibiricum*).

Kõrbestepi- ehk poolkõrbevööndit peetakse tihti stepivööndi lõunapoolsemaks või kõrbevööndi põhjapoolsemaks allvööndiks. Kõige põhjendatum näib olevat selle ala käsitus vahevööndina, sest selles on kõrvuti nii stepi- kui ka kõrbekooslusi. Mullastikus valdavad huumusevaesed heledad kastanmullad, laialt esineb sooldunud muldi (solonetsid) ja soolajärvi.

Kõrbestepi sopiline põhjapiir (stepi lõunapiir) läbib Volgogradi, Aktjubinski, Karaganda ja Semipalatinski.

Suvine palavus ja sademete nappus tingivad taimkatte kiire kuivamise juba juunis. Sademetevaesel aastal sarnaneb poolkõrb kõrbega, sademeterohkel aastal aga stepiga. Ka tugev karjamine muudab taimkatte kõrbeilmelisemaks.

Kõrbestepi põhiline iseärasus on muld- ja taimkatte kirev mikrososiaalsus: väikesedki mikroreljeefi erinevused tingivad niiskuse- ja toiterežiimi erinevusi ning koos sellega stepi- ja kõrbekoosluste kõrvuesinemise.

Klassikaline poolkõrbe kirjeldus pärineb B. A. Kellerilt (1903) Sarepta ümbrusest Alam-Volgal, kus komplekses taimkattes on kolme tüüpi kooslusi:

1) stepirohukooslused sooldumata tumedatel kastanmuldadel ning parema veevarustusega lohkudes; koosnevad kõrrelistest (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Festuca sulcata* jt.) ja stepipüsikutest (*Phlomis pungens*, *Limonium latifolium*, *Salvia nemorosa* jt.);

2) aruheina-püreetrikooslused nõrgalt sooldunud poolkõrbe-muldadel, kus ilmet määravad madalamad puhmikkõrrelised (eriti *Festuca sulcata*) ja raudrohulehine püreeter (*Pyrethrum achilleifolium*); peale stepipüsikute on siin poolpöösaid (*Artemisia incana*, *Kochia prostrata*); kevadel määravad ühe aspekti tulbid;

3) mustpujukoooslused sooldunud solonetsidel, kus valitsevad tumedad, kuival ajal raagus puju- (*Artemisia pauciflora*) ja teised poolpöösaid (*Camphorosma monspeliaca*, *Kochia prostrata*); kevadel on rohkesti efemeere (*Alyssum desertorum*) ja alamaid taimi.



142. joonis. Kõrgmägikõrb Ida-Pamiiris. Taimkatte moodustavad madalad rõngataoliselt laienevad padjandid (V. Masingu foto).

Ida pool Uraali asuvates poolkõrbetes valitseb kahekomponendiline kompleks, näiteks Betpak-Dala kiltmaa põhjaserval (Pavlov, 1931):

1) stepikooslus (*Festuca sulcata* ja *Stipa lessingiana* domineerimas) heledate pujuodega (*Artemisia austriaca*, *A. pontica*, *A. frigida*);

2) savikõrbekooslus mustpuju (*A. pauciflora*) ja maltsalistega (*Atriplex cana*, *Anabasis salsa*).

Kõrbevööndis saavutab soojaküllus ja sademetevaesus oma äärmuse; nende koosmõju muutub põhiliseks taimkatet kujundavaks teguriks, jättes valgusrežiimi ning taimedevahelised mõjutused tagaplaanile. Taimkate on hõre, laiguline (142. joonis).

Põhjapoolkeral moodustavad kõrbed laia laiusvööndi läbi Aafrika (Sahara, Nuubia) ja Ees-Aasia (Araabia) Kesk- ja Sise-Aasiani, vahepeal mäestike tõttu Iraanis katkedes (13. foto). Alljärgnevas on vaadeldud peamiselt Kesk-Aasia kõrbi, mille iseärasuks on külmad talved (külmima kuu keskmine temperatuur +2 kuni -10 °C).

Kõrbes saab maapind 120—150 kcal/cm² soojuskiirgust aastas, ka pilvitute päikesepaisteliste päevade arv on siin suurim. Kontinentaalse kliima tõttu on aga päevased ja aastased temperatuurikõikumised suured. Sademeid on äärmiselt vähe (100—250 mm aastas) ja need langevad peamiselt talvekuudel. Talvisest lumeevest peab piisama kevadiseks vegetatsioonialguseks ja see tegur määrabki taimede idanemis- ja arenemisvõimalused, kasvu kõrguse

ja kestuse. Veevaru tervikuna määrab ka taimkatte tiheduse, s. t. taimede assimileeriva ja transpireeriva pinna iga maapinnaühiku kohta. Sademete vaesus pidurdab ka mullateket, mille tõttu muldad on siin primitiivsed, vähese huumusesisaldusega ja kõrge soolusega.

Pinnavett kõrbes pole (erandiks on ajuti veega kattuvad takorid), seega pole ka ojasid ega kohalikke jõgesid. Taimekasvatus põhineb suurel määral mägedest tulevate transiitjõgede ja neist lähtuvate kanalite vetel.

Põhiliseks taimekasvu eelduseks kõrbes on seega vesi. Vee kättesaadavus taimedele oleneb siin suuresti pinnase omadustest. Seetõttu on kõrbetaimkatte käsitlemisel otstarbekas lähtuda kõrbetüüpidest, mida eristatakse pinnase lõimise ja veerežiimi alusel.

Savikõrbes on muld raske lõimise (valdavalt liivsavi), veerežiim on väga muutuv. Kevaditi võib vesi küllastada pindmisi kihte (kohati tekivad ajutised pinnaveekogudki), kuid suvel aurab intensiivse kapillaarse tõusu tõttu varutud vesi ära. Kõrbevööndi põhjaosas on savikõrbed laialt levinud Araali mere ja Balhaši järve vahel. Siin on karakertaimeks üks nn. valgepujudest (*Artemisia terrae-albae*), mis moodustab ulatuslikke pujukõrbi. Pujud moodustavad siin iseloomulikke kooslusi koos maltsalistest poolpõõsastega, nagu kõrbemalts, kohaliku nimetusega kokpekk (*Atriplex cana*), bijurgunn (*Anabasis salsa*) ja lehitu anabes ehk itsegekk (*Anabasis aphylla*). Seega on savikõrbe (ja mõnede teiste kõrbetüüpide) peamiseks eluvormiks poolpõõsas, mille maa-alune osa on puitunud, paljuaastane ja moodustab valdava osa biomassist; sellest lähtub tugev peajuur rohkete külgjuurtega. Maapealne osa koosneb arvukatest lühiealistest rohtsetest võsudest, mis kannavad õisi, minetavad tipmise kasvu ning moodustavad tiheda puhmiku. Lehed on enamasti väikesed, lühiealised või hoopis kadunud ja asendunud asteldegaga.

Savikõrbekooslusi tuleb pidada kõrbevööndis tsonaalseteks; lõuna pool omandavad ülekaalu teised kõrbekooslused.

Lõuna pool on savikõrbed taimekasvule äärmiselt ebasobivad ja seda mitmel põhjusel. Tugeva kapillaarse veetõusu tõttu koguneb savikõrbe pinnale sooli — kujuneb soolakõrb, millel saavad kasvada ainult soolataimed ehk halofüüdid. Kui kloriidide ülekaal kutsub esile tüüpilise soolakõrbe, siis sulfaatide rohkenemine (koos karbonaatidega) mullas tingib kipsitaimede ehk güpsofüütide ilmumist, mis vastandina halofüütidele ei ole sukulentid.

Kohtades, kus maapind ei küllastu sooladega uute savikihtide pideva pealeladestumise tõttu (alluviaalsed ja deluviaalsed tasandikud), tekivad kõrbevööndile iseloomulikud äärmiselt tasased kõrgemate taimedeta alad — takorrid. Pealevalguvad veed toovad siia setteid ja loovad kevadel pinnal ajutise liigniiskuse (savi on vettpidav), mistõttu siin saavad lühikese aja vältel kasvada vetikad, seened ja samblikud; need moodustavad maapinnale limase kile (sinivetikad *Phormidium*, *Microcoleus*, *Stratonostoc*,

samblik *Diploschistes*) Peagi vesi aurab ja taimekile pulbristub. Veevaru kaob kuival ajal täiesti. Maapind kuivab klaaskõvaks, praguneb ja koorub pealt plaatidena lahti. Sel ajal saavad siin kasvada vaid väga vähesed sügava juurestikuga poolpöösad, nagu kaameliastel (*Alhagi*).

Lössikõrbed, mis on tekkinud eelmäestikes ja mägede jalamil kunagistest lammisetetest, langevad oma tekke ja asendi poolest laiustsonaalsest reast välja. Lõimiselt on löss ühtlane peentolmjas liivsavi, mille on kohale kandnud tuul ja mis poorsuse poolest on parema veeläbilaskvuse ja veemahutavusega kui settesavi. Liikuvad soolad on siit välja uhutud (leostunud), säilinud on karbonaadid. Mägedeäärse asendi tõttu saab selline kõrb rohkem vett. Selle kõige tõttu areneb lössidel kevaditi lopsakas taimkate efemeeridest, mille kõrgus ja tihedus on otseselt seotud talvise veevaruga. Selliseid kõrbeid nimetatakse ka efemeerikõrbeteks. Kohati on neid nimetatud tinglikult ka poolsavannideks (arengurütmisarnasuse tõttu subtroopiliste savannidega); kõrgematel mäenõlvadel lähevad nad üle mägisteppideks, ka mullateke on siin arenenum nagu kõrbestepis, kuid erinevalt steppidest puuduvad siin puhmikkorrelised.

Efemeerikõrb meenutab kevadel lühikest aega niitu, sest koosneb mesofiilsetest taimedest, mille seas on palju rohundeid, ka liblikõielisi (üheaastased hundihambad). Efemeerid on kujunenud ristõieliste (*Alyssum*, *Draba*), magunaliste (*Papaver*, *Hypecoum*), kõrreliste (*Bromus*, *Eremopyrum*), tulikaliste (*Ceratocephala*, *Delphinium*) jt. sugukondadest.

Peale efemeeride võib siin kohata ka risoomipüsikuid-efemeeroide, millel lehed on lühikest aega rohelised ja toimub intensiivne varuainete kogumine. Madalakasvulistest efemeroididest on tähtsamad *Carex pachystylis* ja *Poa bulbosa*; massilisuse tõttu on nad siin söödataimedeks. Silmatorkavalt kõrge kasvuga on dekoratiivsed rohtlaliiliad (*Eremurus*) ja ainult eriti soodsail aastail kõrgeks sirguvad putkelised — feerulad (*Ferula*) ja doreemad (*Dorema*) (12. foto).

Soolakõrbed on kogunimetus kõrbetele, kus pinnase sooladesisaldus on suur ja need kogunevad kirmena või isegi paksu kihina maapinnale (solontšakid). Soolade rohkus pinnases takistab tavalistel taimedel vee vastuvõtmist. Soolataimedel ehk halofüütidel peab olema rakkude tsütoplasma sooladesisaldus suurem, et tagada osmootset rõhku; krinohalofüütidel on ka võime eritada sooli pinnale. Väliselt on halofüütidel lihakad lehed või varred. Lehed on hallid, nende kasv aeglane. Halofüüdid on väga vastupidavad põuale ja kasvavad kogu pika vegetatsiooniperioodi vältel. Eluvormidest leidub siin järgmisi:

1) lehitud madalpuud, nagu saksauul (*Haloxylon persicum*), ja raagpöösad, näiteks tamariskid (*Tamarix*), mis reguleerivad soolasisaldust heitvõrsesusega (saksauul) või soolanäärmetega;

2) kserofiilsed poolpõõsad, enamasti maltsaliste sugukonnast (*Salsola arbuscula*, *Anabasis salsa* jt.);

3) sukulentsed püsikud, lülilise varrega, peamiselt maltsalised, nagu sarsazan (*Halocnemum strobilaceum*), soolarohi (*Salicornia herbacea*), kõrbemalts (*Atriplex cana*);

4) soolanäärmete abil sooli eritavad mesofiilse ilmega püsikud (*Limonium tinajuureliste*, *Frankenia frankeennialiste*, *Reaumuria tamariskiliste* sugukonnast, kõrreline *Aeluropus*);

5) üheaastased kestvakaasvulised taimed, nagu ogamalts (*Salsola crassa*), *Halimocnemis karelinii*, soodahein (*Suaeda*)

R ä h a k õ r b e d, mille pind on kaetud jämedama kivimmaterjaliga, on iseloomulikud vanadele kulunud mäestikulavadele. Nõukogude Liidu piires esineb selliseid kõrbeid vähe, rohkem on neid Mongoolias ja Põhja-Aafrikas.

Räharohke savipinnas vanadel platoodel (Ustjurt, Betpak-Dala) ja mäestike (Hissari, Alai) jalamil moodustab halle ja hallpruune kõrbemuldi, mida iseloomustab kõrge karbonaatsus ja kipsikihi esinemine 40—70 cm sügavuses. Selliseid kõrbeid nimetatakse ka kipsikõrbeteks ja kõrbetaimi, mis on kohastunud suurele sulfaatioonisisaldusele, güpsofiütideks (kipsitaimedeks). Kipsmullad säilitavad paremini vett, samuti (nagu karbonaatsed mulladki) soojenevad nad kiiresti ja sügavalt läbi. Seetõttu võime leida neil muldadel mitmeid relikitseid taimi, eriti mäestikes.

Tasandike kipsikõrbetele on iseloomulikud poolpõõsad, nagu pujud (*Artemisia*, sektsioon *Seriphidium*), ogamaltsad (*Salsola laricina* jt.), artrofüütum (*Arthrophytum*), nanofüütum (*Nanophyton erinaceum*) jt. Põõsaist kasvab kipsikõrbeis efedra (*Ephedra distachya*) ja läätspuu (*Caragana*) liike. Efemeroide esindavad juba eespool nimetatud laialt levinud kõrbetaimed, nagu kõrbetarn, feerulad jt. Rohkesti on ka efemeere.

L i i v a k õ r b e d on oma veerežiimi poolest täielikuks vastandiks savikõrbetele. Sademetevesi nõrgub siin sügavale ja moodustab põhjaveevaru, mis kapillaarõõnte laiuse tõttu üles ei tõuse, nii et seda saavad kasutada ainult sügavajuurelised taimed. Kevaditi koguneb luidete vahele peenema lõimisega muldadesse ka pinnavett, mis võimaldab siin laiguti areneda efemeeridel ja soolakõrbetaimedel. Luited võivad moodustada keerukaid meso- ja mikroreljeefivorme ning olla osaliselt kinnistunud. Nii moodustub liivakõrbes samuti kompleksne ja kõrbe kohta väga liigirikas, kuigi hõre taimkate (14. foto). Taimekasvu raskendab siin liiva liikuvus. Kohastumusena sellele on liivataimede (psammofiütide) maaalustel vartel uuenemispungad mitmesugusel sügavusel, võsude teke on intensiivne ja mattumise korral kasvavad nad kiiresti.

Eluvormide mitmekesisus liivakõrbes on suur. Neist tähtsamad on järgmised:

1) kõvalebised madalpuud, nagu liivakaatsjad (*Ammodendron*, kõrgus kuni 6 m); võra on hõre, lehed varisevad põua ajal;

2) lehitud põõsad, kõrgus kuni 2 m, nagu *Ephedra*, valge saksauul

(*H. aphyllum*), vormirohke perekond *Calligonum* kohaliku nimega džuzgun; võrsed varisevad osalt suve lõpul;

3) pisilehised või ajutise lehestikuga poolpöösad, eriti maltsalised (*Salsola richteri*, *S. paletzkiana*) ja liblikõielised (*Ammothamnus*, *Astragalus paucijugus*); kuival ajal on nad raagus;

4) kserofiilsed puhmikkõrrelised, nagu harjashein ehk selin (*Aristida*); peamised liiva kinnistamise pioneerid;

5) võsundilised efemeroidid, millest tähtsaim on kõrbetarn (*Carex physodes*), mis kevadel moodustab kinnistuvail liivadel hõreda taimkatte ja on kõrbe- karjamaade põhiline söödataim;

6) parasiidid pöösaste juurtel, nagu kõrbesoomukas (*Cistanche*), kuni meetrikõrgune tumepunase kurikataolise varrega klorofüllita parasit kalli- goonumil;

7) efemeerid (vt. eespool).

Kaks viimast rühma ei kannata veepuudust ja on seetõttu mesofiilse ilmega, pehmete kudedega. Lisaks nimetatule esineb liivakõrbes vähemal arvul juurpüükuid ja sukulentide, mida käsitlesin eespool.

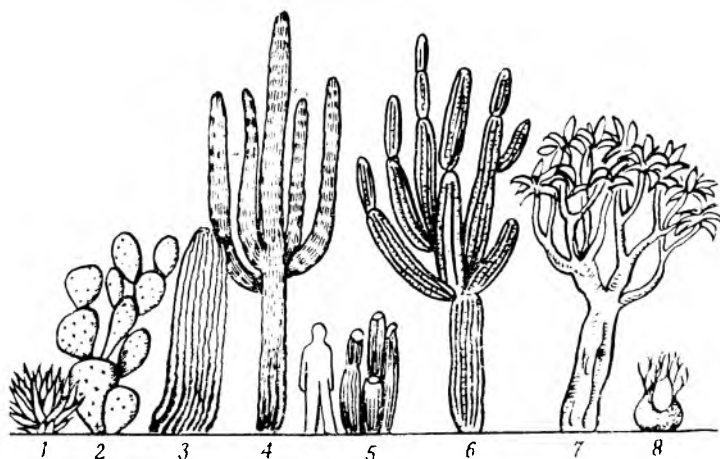
Kõrbe psammofüütidel on huvitavaid kohastumisi tuulega levimiseks liival: põisjad kaunad või põisikud ning rohkekarvalised seemnised, mis pallina veerevad liival (*Calligonum*).

Kõrbevööndi intratsonaalses taimkattes on eriti olulised lammi- metsad — tugaid, ainsad tõelised metsakooslused selles vööndis, mis kunagi ääristasid suuri jõgesid (eriti Amudarjad), nüüd on aga tugevasti harvendatud. Puurindes on siin erilehine pappel (*Populus diversifolia*) jt. paplid seksioonist *Turanga*. Pöösastest on tähtsamad hõbepuud (*Elaeagnus*), pajud ja tamariskid. Tiheda võsa punuvad ida-elulõng (*Clematis orientalis*). siberi anger- vars (*Cynanchum sibiricum*) ja seatapp (*Calystegia sepium*). Märgetes kohtades lisandub eelmistele pilliroog.

Arengulooliselt on Kesk-Aasia kõrbetaimkate suhteliselt noor. Ta tekkis Ürgvahemere rannikualadel, kus eotseenis laiusid veel vihmahaljad, peaaegu troopilised metsad, oligotseenis kujunesid heitlehised parasvöötmemetsad, miotseenis aga algas kuivenemine, kujunes mediterraanne kliima.

Kõrbeline olukord Kesk-Aasias kujunes alles pliotseenis seoses orogeneesiga, mille vältel tõusid Kopetdag ja Tjanšani ahelikud. Et Kesk-Aasia kõrbealad tekkisid isoleerituna teistest maailma kõrbealadest, siis siinses flooras vanu kõrbetaimi peaaegu polegi. Neogeenis kujunes rannataimedest soolakutaimkond, kus maltsa- lised on tekitanud massiliselt uusi liike; niisama vanad on kipsi- kõrbete, tugaide ja kserofiilsete võsade liigid. Efemeerid ja efeme- roidid on tekkinud suurel määral kohapeal mesofiilsetest eellastest järkjärgulise reduktsiooni teel vastavalt vegetatsiooniperioodi lühenemisele.

Liivakõrbe floora on oletatavasti kõige noorem: ta tekkis alles pleistotseeni keskel neogeeni polümorfsetest liivataimedest, efe- meeridest, soolakutaimedest ja vähestest lõuna poolt sisseränna- nud taimedest. Nii moodustavadki iseloomuliku osa Kesk-Aasia kõrbefloorast suhteliselt noored liigid, mida mõnes perekonnas tekkis kohapeal suurel arvul (kuigi nende perekondade vanemaid



143. joonis. Sukulentide näiteid eri regioonidest.

1 — *Agave*; 2 — *Opuntia*; 3 — *Ferocactus*; 4 — *Carnegiea*; 5 — *Haageocereus*; 1–5 Põhja-Ameerikast; 6 — *Euphorbia* Ida-Aafrikast; 7 — *Aloë dichotoma*; 8 — *Pachycereus* Lõuna-Aafrika kõrbedest.

liike leidub ka mujal). Selliseid «liigitekkeplahvatusi» võime tuua näiteks perekondadest *Calligonum*, *Astragalus*, *Salsola*, *Zygo-phyllum* jt.

Liikide arv kõrbevööndi eri piirkonnis on küllaltki erinev, kõikes 300-st (Ustjurti lõunaosa) 1100-ni (Karakumi lääneosa); kui välja jätta mäestikud ja poolkõrbed, hõlmab kõrbevööndi looduslik floora umbes 1600 liiki (Korovin, 1961). Sugukondadest on esikohal maltsaliste sugukond, napilt edestades korvöielisi; rohkesti on ka libliköielisi (ainuüksi hundihambaid üle 200!), ristöielisi, liilialisi, kõrrelisi; kõrbele eriomastest sugukondadest väärivad nimetamist seiglehelised (*Zygo-phyllaceae*).

Subtroopiliste ja troopiliste alade kõrbed erinevad eelkirjeldatuist peamiselt kõrgemate keskmiste temperatuuride poolest. Aastases temperatuurikäigus puuduvad talvised pakasid. Eri mandrite kõrbepiirkondade eraldatuse tõttu on kujunenud erinevatest flooradest konvergentselt ühesugused eluvormid — turdpuud ja -püsikud, poolpöösad jt. (52. tabel ja 143. joonis)

Kõrbetaimkatet kirjeldatakse tihti järgmiste Saharast pärinevate kõrbe-tüüpide nimetuste abil.

1. Hammada on kivi-kõrb, mis endistest meresetetest on säilitanud soola-rohkuse. Taimedest esineb väheseid ksero-halofiüte.

2. Seriir ehk reg on rähakõrb, mis on tekkinud konglomeraatide murenemisel, mille tõttu esineb nii liiva- kui ka soolakutaimi.

3. Erg ehk areg on liivakõrb liikuvate luidetega, mille alla koguneb põhjaveet ja kus saavad kasvada sügavajurelised liivataimed.

4. Vadi on endine jõesäng, mis ajutise vooluteena on palistatud pöösaste või halofüütidega.

Kõrbe-, poolkõrbe-, ja torkvõsa-eluvormide näiteid eri mandreilt

Eluvorm	Aasia—Põhja-Aafrika (Sahara-Gobi reg.)	Lõuna-Aafrika (Namibi-Karroo regioon)	Põhja- ja Kesk-Ameerika (Madreaani reg.)	Lõuna-Ameerika (Andide regioon)	Austraalia (Kesk-Austraalia regioon)
Puud Kõvalehised võrapuud Lehitud võrapuud Tuttpuud	<i>Ammodendron</i> <i>Haloxylon</i> —	— <i>Aloe dichotoma</i>	<i>Prosopis</i> — <i>Agave, Dasylirion, Nolina, Yucca</i>	— <i>Puya</i>	<i>Eucalyptus</i> — <i>Kingia</i>
Turdpuud	<i>Adenium</i>	<i>Adenia</i> <i>Moringa</i>	<i>Carnegiea gigantea, Idria columnaris</i>	<i>Oreocereus</i>	<i>Adansonia greggii</i>
Põõsad Kõvalehised võrapõõsad Lehitud võrapõõsad	— <i>Calligonum, Ephedra, Tamarix</i>	<i>Olea</i> <i>Tamarix</i>	<i>Larrea</i> <i>Cercidium Fouquieria</i>	<i>Acacia, Eugenia</i>	<i>Acacia</i> <i>Casuarina</i>
Poolpõõsad (enamasti halofüüdid)	<i>Artemisia, Anabasis, Atriplex, Salsola</i>	<i>Atriplex, Salsola Suaeda</i>	<i>Atriplex, Encelia, Suaeda</i>	<i>Atriplex</i>	<i>Atriplex, Artemisia, Erenophila, Kochia</i>
Püsiikud Kahelehelised tavapüsiikud Ühelehelised tavapüsiikud Turdpüsiikud	<i>Astragalus, Ferula, Zilla Andropogon, Aristida</i> —	<i>Arthroa, Zygochloa, Aristida</i> <i>Aizoaceae (Mesembryanthemum), Crassulaceae, Stalipia</i>	<i>Asteraceae</i> <i>Bouteloua</i> <i>Cactaceae</i>	<i>Loasa, Nicotiana, Oxalis, Solanum Festuca</i> <i>Cactaceae</i>	<i>Asteraceae</i> <i>Astrelba, Triodia</i> —
Üheaastased Eümeerid	<i>Brassicaceae</i> <i>Poaceae</i> <i>Ranunculaceae</i>	<i>Aizoaceae</i>	<i>Poaceae</i> <i>Ranunculaceae</i>	<i>Asteraceae</i> <i>Solanaceae</i>	<i>Asteraceae</i> <i>Fabaceae</i>

5. Daia ja sebha on sooldunud nõgu soolakutaimedega.

6. Oaasis väljuvad soolavaesed põhjaveed allikatena, võimaldades ka hüdro- ja mesofüütide kasvu. Oaasitaimkatteks nimetatakse tihti ka alaliste vooluvetega kaasnevat vegetatsiooni kõrbevööndis.

Torkvõsavöönd hõlmab laialdasi subtroopilisi ja troopilisi alasid Aafrikas ja Ameerikas, eriti lõunapoolkeral. Põuaperiood kestab siin 5 kuni 10 kuud. Taimed varuvad selleks ajaks vett tüvedesse või lehtedesse (tüvi- ja lehtsukulendid). Kaitseks loomade vastu, kes otsivad mahlakat sööta, on enamikul puudel, põõsastel ja rohttaimedel torkivad kaitsevahendid (astlad, ogad), millest nimetus torkvõsa või torkhõrendik. Osa taimi on kaitstud ka keemiliselt — tugevate mürkainetega (piimalillelised) Sademeterohkeis osades, kus hakkavad suuremat osa etendama kõrrelised, toimub üleminek kuivsavannidele ja heitlehistele hõrendikele. Sademetevaestes piirkondades lähevad torkvõsad üle poolkõrbeteks.

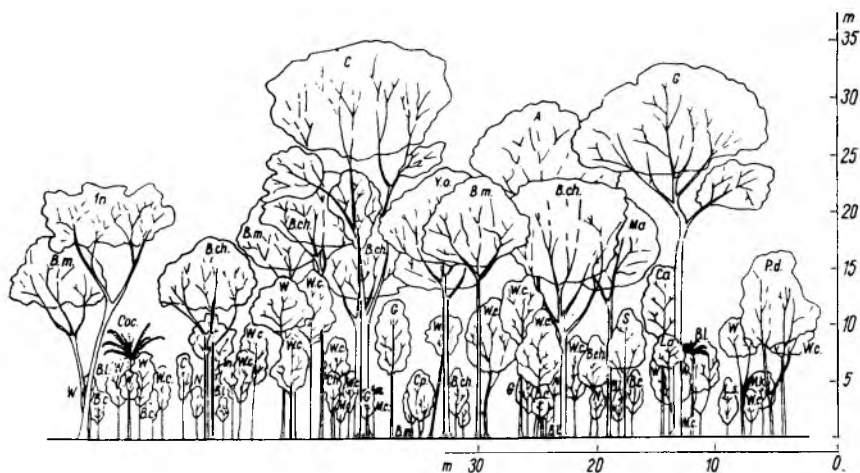
Floristiliselt on torkvõsade erinevused eri mandreil väga suured. Aafrikas valdavad torkivad akaatsiad, kaktusekujulised euforbiad, vähem on vett varuva tüvega puid (*Adansonia*, baobab, ühine savannidega).

Torkvõsavöönd on jagunenud mitmeks osaks Kesk-Ameerikas, Põhja-Brasiilias (kohalik nimetus kaatinga ja karaskal) ning Põhja-Argentiinas. Neis paigus on iseloomulikud rohked sukulendid kaktuselistest, tuttpuud agaavilistest (*Agave*, *Dasylyrion*, *Nolina*, *Yucca*), tünja tüvega «pudelpuud» villapuulistest, torpkõõsad leguminoosidest (*Prosopis*) jt.

TROOPILISED ÜLEMANDRILISED VÖÖNDID

Vihmametsavöönd, täpsemalt igihalja troopilise ja ekvatoriaalse metsa vöönd, ümbritseb maakera ekvatoriaalse vööna ja katkeb vaid mäestike ja kõrgete kiltmaade kohal. Aasta keskmised temperatuurid kõiguvad vaid mõne kraadi ulatuses 20—26° piires. Sademeid on aastas üle 2000 mm, kuu keskmine tihti niisama suur kui Eestis aasta keskmine. Vihm tuleb tugevate valingutena enamasti pärastlõunati. Pilves ilmaga on temperatuur peaaegu püsiv ja relatiivne õhuniiskus 100% lähedal. Selge ilmaga tõuseb temperatuur üle 30°, õhuniiskus langeb kiiresti 50%-ni, ja kuigi püsi-soojasele inimesele tundub õhk olevat lämmatavniiske, peavad puud taluma märgatavat lehepinna ülekuumenemist ja niiskusdefitsiiti. Seetõttu on siin puulehed nahkjad ja reguleerivad aaramist õhulõhedega. Vee ülejääk eraldatakse gutatsiooni teel. Alumistes rinnetes on õhk pidevalt auruga küllastatud.

Mullad on enamasti vanad, lähtekivim sügavalt murenenud. Aluste ja ränioksiidi väljauhtumise tõttu on muld raudoksiidist (Fe_2O_3) punane ja horisontideks liigestumata (lateriitpinnas). Muld on happeline (pH=4,5—5,5) ja väga mineraalainevaene. Kogu taimestikule vajalik toitainete varu on talletatud elusa füto-



144. joonis. Troopilise vihmametsa profiillõige (Richardsi, 1957 järgi).

massina. Iga surnud taimeosa laguneb jalamaid (puidu lagundavad kiiresti termiidid) ning taimed võtavad laguained kohe tagasi juurte ja mükoriisa kaudu. Vaatamata suurele sademete hulgale, ei toimu metsast mineraalainete väljauhtumist. Kiire aineringe tõttu saab vihmamets püsida aastatuhandeid ühel ja selsamal kohal. Kuid tarvitseb vaid mets raadata ja puit põletada, kui kohe algab kiire mineraalainearvu väljauhtumine. Korduva metsahävitamise tagajärjel vaesub pinnas sedavõrd, et mets asendub vähe-liigiliste kõrgrohu- (*Imperata*) või sõnajala- (*Gleichenia*, *Pteridium*) kooslustega.

Erandlikult rikkad on noored vulkaanilised mullad, mis taluvad kauaaegset kultuuristamist (Indoneesias), ja pidevalt rikastuvad lammialad (Brasiilias)

Primaarse vihmametsa struktuuri määrab kõrge puurinne, mis koosneb paljudest eri puuliikidest, nii et raske on leida kõrvuti kaht sama liiki puud. Hektari kohta tuleb 4—100 puuliiki. Kõrgeim alarinne (kohati kuni 60 m) koosneb tavaliselt hajusalt paiknevatest puuhiiglastest. Nende all on madalama kasvuga puude võrastikud, mis võtavad ära suurema osa valgust (144. joonis). Metsaalune on seetõttu hämar ja peaaegu õistaimedeta. Kui üks hiigelpuudest välja langeb, täidavad tema koha kohe kiirekasvulised sekundaarmetsaliigid ja need asenduvad alles aja jooksul aeglasemalt kasvavate ülarindepuudega. Suure liigirohkuse tõttu on väga vähe tõenäoline, et koha asustaks sama liiki puu (145. joonis).

Vihmametsapuud kui eluvormi iseloomustavad järgmised omadused. Tüved on saledad, väheste okstega, võra kõrge ja suhteliselt väike. Koor on õhuke, tihti roheline, korbata. Aastarõngaid



145. joonis. Troopiline vihmamets rohkete sõnajalgpuudega (Samoa).

ei kujune; puude vanus ei ületa arvatavasti 250 aastat. Juurestik on madal. Tüvede toetamiseks on kujunenud õhukesed lamedad plankjuured ja õhujuured; puud kinnituvad ka liaanide abil. Lehed on enamasti suured, suurus varieerub vastavalt asukohale võras. Kasvukuhikud on kaetud karvade, lima või alglehtedega; punga-soomused puuduvad. Võsude kasv on kiire ja hootine; juurdekasvanud osad on algul värvitud või punased ning tugikoe puudumise tõttu lõdvad. Sage on kauliflooria (tüveõiesus) ja vastavalt kaulikarpia (tüveviljasus), mis on seoses nahkhiirtolmlemise ja suurte viljade levitamisega imetajate (lendoravad, ahvid, poolahvid) poolt. Suurte viljade suured seemned võimaldavad idandite kiiret kasvu ja tagavad seega paremini pääsu valguse kätte. Õitsemine ja viljumine toimub aasta ringi, ühe ja sellesama liigi eri puudel ja isegi eri okstel eri ajal, mistõttu pole aspektide erinevusi. Ainult mõnel liigil esineb üheaegset õitsemist, mille kutsub esile erakordne vihmajärgne jahtumine või lühike kuivaperiood.

Liaanidel on võitluses valguse pärast eriti otstarbekas taktika: teiste taimede tüvesid kasutades, ronivad nad üles tänu peenikeste varte kiirele kasvule, kulutamata reserve tugikudede ja teiskasvu moodustamisele. Ronimisel on abiks okslikkus, astlad, ronijuured, väänlad, väänduvad võsutipud. Et kiireks kasvuks vajavad liaanid valgust, siis ronivad nad üles häiludes või raies-tike serval. Seetõttu on nad sekundaarsetes metsades eriti arvukad. Jõudnud võrasse, jätkab liaan kasvu naaberpuudele, nii et

mõne toeks olnud tüve väljalangemine ei tingi veel pikaajalise liaani hävimist. Liaani pikad varred saavad vett edasi kanda üksnes hea niiskusrežiimi korral.

Epifüüdid, taimed, mis kasvavad teiste taimede tüvedel, okstel ja isegi lehtedel (epifüllid), on algusest peale soodsamates valgustingimustes, kuid vee kättesaamine on neil raske. Enamik epifüüte kasutab ainult vihmavett, seega oleneb nende kasv vihmade sagedusest, mitte aga vihmade kestusest või sademete koguhulgast. Vihmavee varumiseks on epifüütidel lehe-, varre- või juuremugulad, laiad lehterjad lehetuped (bromeelialistel) või siis loob taim endale orblehtedest mullamahuti (*Platyserium*). Tihedas metsas on epifüütide poolt ülalhoitava mulla mass mitu tonni hektari kohta. Seda kasutavad teised organismid, eriti sipelgad, kes tassivad üles seemneid ja loovad puudel «sipelgaaedu». Epifüüte levitavad eeskätt linnud (kui viljad on lihakad). Osal epifüütidel on tolmpeneed seemned (orhideed) või eosed (sõnajalad).

Eelnimetatud eluvormide vahepealsed on *liane* epifüüdid (hemiepifüüdid), mis alustavad elu liaanina, hiljem aga ühendus põhitüve kaudu kaob ja nad jätkavad elu epifüütidena, mis maapinnaga on ühenduses õhujuurte kaudu.

Teise vaheühma ronitaimed, epifüütlianiid, alustavad elu epifüütidena puuokstel. Algul loovad nad lühikese võsu, kuid



146. joonis. Liaanid-puukägistajad, *Ficus scandens* liaanina *Dalbergia* tüvel (Lääne-Himaalaja) (J. Eilarti foto).

tugeva juure, mis ronib kandurpuud mööda alla, põimudes ümber selle tüve. Alles siis, kui juur on jõudnud maapinnani, hakkab võsu edasi arenema ja juured, mis ümbritsevad tiheda kihina kandurpuu tüve, takistavad viimase teiskasvu ning lämmatavad kandurpuu aja jooksul. Säärased «puukägistajad» on mõned malai viigipuud (*Ficus*), ameerika kluusiad (*Clusia*) ja uusmeremaa mürdilised (*Metrosideros*); aja jooksul kujunevad neist suured puud, mille «tüve» moodustavad kunagised juured (146. joonis).

Rohtsed püsikud maapinnal etendavad vihmametsas vähetähtsat osa. Nad on kiirekasvulised hiidrohttaimed, nagu banaanid, mis kasutavad kiiresti ära tekkivaid häile, või siis äärmiselt vähenõudlikud varjutaimed, mida sellesama omaduse tõttu kasvatakse meil toataimedena (*Aspidistra*, *Chlorophytum*, *Tradescantia*, *Saintpaulia*) ja mis uuenevad peamiselt vegetatiivselt. Tiheda rohustu puudumist metsa all seletatakse ka puude tugeva juurekonkurentsiga.

Parasiitaimede osatähtsus on väike. Tuntuim on raitlill (*Rafflesia*), suureõieline varretu ja lehitu juureparasiit tsissustel.

Kokkuvõtteks võib öelda, et vihmamets moodustab äärmiselt konkurentsitiheda koosluse, kus valgus ja toitesoolad on peamiselt limiteerivateks teguriteks. Puiduproduksioon on ligi kaks korda suurem kui parasvöötme metsades (see vastab kaks korda pikemale, kogu aastat hõlmavale vegetatsiooniperioodile), kuid kõik taimeosad, puit kaasa arvatud, on väga veerohked. Esimesed täieliku bioproduksiooni määramise katsed näitasid, et primaarne brutoproduksioon on suur, kuid ka hingamiskaod on väga suured, mille tõttu netoproduksioon on ligikaudu võrdne parasvöötme paremate metsade omaga.

Floristiliselt on vähe ühist eri regioonide troopikametsade vahel (kui mõned laialt levinud üldtroopilised rühmad välja arvata). Igal mandril on kujunenud oma troopiline floora väga varakult (kriidi lõpp, paleogeeni algus) ja sisaldab kliima muutumatuse tõttu suurel arvul primitiivseid perekondi, eriti puude hulgast.

Vihmahalja metsa vöönd (troopiliste heitlehiste metsade ja savannide vöönd) ümbritseb mõlemal poolkeral troopilisi vihmametsi, sest ekvaatorist eemaldudes hakkavad avalduma aastaajad (kuiv ja vihmane), sademete hulk väheneb ja vihmaaja kestus lüheneb. Vastavalt sellele hakkab metsapuudel avalduma aastarütm lehtimises ja õitsemises. Kõigepealt (ekvaatorist eemaldudes) kaotavad kuival ajal oma lehed kõrgemad puud, alumistes rinnetes aga säilib veel igihaljus (need on troopilised pooligihaljad metsad, mis moodustavad vahevööndi). Sademete hulga vähenedes ja põuaaja pikenedes kaotavad kõik puittaimed oma lehestiku: tegemist on heitlehise troopikametsaga, mis on haljas vihmaajaperioodil, raagus aga kuival ajal. Kui sademeid on kõigest 400—500 mm, ei jätku vett lausalisele metsale, tekib hõrenedik ja see omakorda hõreneb savanniks. Kui sademeid on umbes 300 mm, jääb järele vaid põõsarinne (põõsassavann), 200 mm korral aga

kujuneb kõrbestepp (andmed kehtivad Edela-Aafrika kohta, H. Walteri järgi) Seega on vihmametsade, vihmahaljaste metsade ja savannide reas kontiinum, mille on astmeliseks teinud üha tugevnev inimtegevus. Pooligihaljaid ja vihmahaljaid metsi on hõlpsam raadata kui vihmametsi, sest neid saab kuival ajal maha põletada. Nende võondite vihmaaja sademetest piisab kultuurtaimede kasvatamiseks, kuna kaugemal, ariidsetel aladel, on mõeldav ainult karjakasvatus. Tule abil hävitatakse kuivadel aladel igal aastal põõsastik ja õhemakorbalised puud. Nii on tekkinud ulatuslikud inimtekkelised savannid valdava rohttaimestiku, kergesti uuenevate põõsaste ja üksikute põlemisresistentsete puudega. Looduslikud savannid on säilinud vaid suhteliselt piiratud aladel (15. foto).

Vihmahaljaste metsade ja savannide vahекord oleneb edifikaatorite erinevast veemajandusest.

Heitlehistel troopikapuudel on lai hõre juurestik, mis võib hõivata suure mullamahu. Selline juurestik saab paremini kätte vett ka kaljusel lähtekivimil ja sügavamatest põhjaveehorisontidest, kuhu vesi koguneb talviti või sademeterohkel ajal. Kuivematel aladel kasvavad puud laiavõralistena ja hajusalt, hõrendikena. Veepuuduse korral reguleeritakse veekadusid õhulõhede abil, edasi heitlehisuse teel (mis troopikapuudel on enamasti fakultatiivne, kasvukohatingimustest olenev). Osa puud saab varuda vett oma kudedesse. Kuid isegi raagus puu kulutab auramisele vett ega saa kasvada, kui kuivaperiood kestab pikka aega. Ajutine niiskusepuudus ei lase kasvada ka epifüütidel ja liaanidel. Küll on sellistes metsades parasiitaimi võrades ja juurtel.

Savannikõrrelistel on kompaktne juurestik, mis tihedalt põimib läbi pindmised mullakihid ja kasutab ära suviste sademete vee, laskmata sellel sügavamale koguneda. Kõrrelistel on tugev transpiratsioon, energiline aineringe ja suur bioproduktioon ajaühikus. Kuival ajal maapealsed osad kuivavad täielikult, säilivad vaid kuivade lehetuppede vahel varjatud pungad ning maa-alused osad. Seega ei ole kuivaperioodi kestus hukatuslik, kui sellele järgneb niiske aastaeg.

Tasakaal puude ja kõrreliste vahel looduslikus ökosüsteemis on labiilne ning inimõju korral kaldub kiiresti kõrreliste kasuks. Kõrreliste kasv omakorda on takistatud erodeeritud ja kivistel aladel, samuti hävitab neid ülemäärane karjatamine. Mõlemad põhjused tingivad kserofiilse torkvõsa laia leviku praeguses troopikas.

REGIONAALNE ÜLEVAADE

REGIONAALSED ISEÄRASUSED

Vastandina võõndilistest seaduspärasustest tulenevatele ökooloogilistele ühisjoontele on Maa taimkatte regionaalsed iseärasused, nagu nägime eespool, tingitud floora ja vegetatsiooni ajaloolise arengu käigust eri mandritel ja nende osadel. Mandritriiv, kliimamuutused ja teised maastikke muutvad protsessid geoloogilises minevikus on taimkatet eri piirkondades kord ühtlustanud, kord erinevamaks muutnud. Kohati on kestev isoleeritus saartena regionaalse omapära eriti teravalt välja kujundanud. Regionaalsete erinevuste kõige ilmekamaks peegeldajaks on floristiline koosseis kui kestva florigeneesi praegune tulemus. Seetõttu on järgnev regionaalne ülevaade tehtud floristilise rajoneeringu alusel.

A. Tahtadžjani rajoneering, millele toetume (vt. kaart esikaane siseküljel), erineb vähe teistest laialt kasutatud (Dielsi ja Matticki, Goodi) rajoneerimiskeemidest, kuid on täiendatud uusimate andmetega. Suhteliselt suur osakaal selles on antud endemismile, mille tõttu endeemirikkad piirkonnad on esile tõstetud kõrgemate rajoneerimisüksustena kui varasemates rajoneeringutes. Ülevaate endemismi osatähtsusest regionoiti annab 53. tabel.

Kõige jämedamad regionaalsed erinevused väljenduvad riikondade ja regionoide omadustes. Erinevad edifiikaatorid tingivad ka olulisi erinevusi taimkattes. Seetõttu on järgnevas ülevaates toodud ka mõningaid geobotaanilisi jooni, eriti selliseid, mis seostuvad teistes botaanilistes kursustes nimetatavate taksonitega. Lisaks on toodud tähtsamad kultuurtaimed, mis pärinevad vastavatest piirkondadest. (Nimede osas on järgitud Tahtadžjani süsteemi.)

Riikondade erinevused kujunesid välja alates kriidiajastu keskelt, mil võis juba eristada vanemat troopilist ja kaht nooremat — arktilist ja antarktilist soe-parasvöötmelist öistaimede floorat. Põhjapoolkeral kujunes aegsasti välja kaks vöötmelist regionooni. Boreaalne regionooni mesofiilse heitlehise flooraga säilitas pleistotseenini ühetaolisuse mandriühenduste varal üle Beringi maa ja Põhja-Atlandi. Ürgvahemere regionooni (Teetise saartel ja põhjarannal) oli subtropiline, kohati ariidne. Eotseenis eristus Põhja-Ameerika lääneosas ariidne madrotertsiaarne regionooni, millel kujunes tihe seos Ameerika troopiliste elementidega.

Ülemkriidis ja paleogeenis eristus samuti kaks troopilist riikonda — Paleotroopis ja Neotroopis, millel on praeguseni suhteliselt vähe ühiseid perekondi (umbes 250), küll aga sugukondi (palmilised, gesneerialised jt. 130. joonis). Atlandi ookean kujunes oluliseks levikutõkkeks, millest troopilised rühmad said mööduda üksnes üle troopikavälise ühenduste põhjas ja lõunas. Üllatavad on vaid mõned transatlantilised levilad, mis kindlasti on hiljem tekkinud (üksikud bromeelialised ja kommeliinilised Aafrikas).

Lõunapoolkera troopikavälise floorade areng on vähe tuntud. Nende Gondwana «kildude» kunagine ühtsus viitab lähedusele kriidiajastul. Kuid näiteks araukaariate ja prootealiste levik on osaliselt seletatav varasema laialdasema levilaga troopikas üldse. Kestva isoleerituse tõttu tertsaaris kujunesid Kapimaa, Madagaskari, Austraalia, Uus-Meremaa ja Lõuna-Ameerika lõunaosa floorad väga erinevaiks. Neis kujunenud tugev sugukondlik endemism põhjendab riikondade eristamist (vaatamata nende alade suhteliselt väikesele suurusle) või (Madagaskari puhul) vähemalt allriikkonna tähtsusega regionooni eraldamist.

Endeemsete sugukondade ja perekondade arv regioonides
(Tahtadžjan, 1970)

№	Regioon	Endeeme		№	Regioon	Endeeme	
		suguk.	perek.			suguk.	perek.
1.	Euro-Siberi	—	palju	5.	Makaroneesia	—	30
2.	Atlantilise P -Ameerika	2	100	6.	Mediterraanne	1?	palju
3.	Kaljumaestiku	—	vähe	7.	Sahara-Gobi	1	palju
4.	Ida-Aasia	17	~300	8.	Madreaani	5	palju
Kogu holarktiline riikkond						31	palju
9.	Sudaani-Angoola	5?	vähe	15.	Indo-Hiina	—	~250
10.	Ginea-Kongo	—	palju	16.	Malai	2	palju
11.	Namibi-Karoo	1	2	17.	Paapua	—	vähe
12.	Püha-Helena ja Üles- tõusmise saare	—	5	18.	Fidži	1	15
13.	Madagaskari	9	~300	19.	Havai	—	palju
14.	India	—	~150	20.	Polüneesia	—	vähe
				21.	Uus-Kaledoonia	5	~100
Kogu paleotroopiline riikkond						41	palju
22.	Kariibi	2	500	26.	Pampa	1	50
23.	Guajaana	—	~100	27.	Andide	6	~250
24.	Amazonase	1	500	28.	Fernandese	1	15
25.	Kesk-Brasiilia	—	400				
Kogu neotroopiline riikkond						32	palju
29.	Kapimaa	7	palju	Kogu Kapimaa riikkond		7	palju
30.	Kirde-Austraalia	4	~150	32.	Kesk-Austraalia	—	40
31.	Edela-Austraalia	3	125	Kogu Austraalia riikkond		10	400
33.	Uus-Meremaa	—	30	35.	Antarktiliste saarte	—	2
34.	Patagoonia	1	5	Kogu holantarktiline riikkond		4	40

HOLARKTIS

Holarktis ehk holarktiline riikkond on maailma suurim: hõlmab suurema osa põhjapoolkerast. Põhjaosas on see äärmiselt ühetao-line. Erinevused suurenevad lõuna suunas eri mandreil üha tihe-nevate seoste tõttu mitmesuguste troopiliste aladega. Seepärast jaotab Tahtadžjan selle riikkonna kolmeks allriikkonnaks: boreaalne (regioonid 1—4), Urgvahemere (5—7) ja Madreaani (8).

Endeemsed sugukonnad: *Adoxaceae*, *Aucubaceae*, *Butomaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Eucommiaceae*, *Peganaceae*, *Scheuchzeriaceae* jt.

Iseloomulikud sugukonnad: *Aceraceae*, *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*, *Saxifragaceae*.

Vegetatsiooni omapära avaldub kõige paremini laiusvööndilisuses tänu suurtele mandrialadele ja mitmekesisel kõrgusvööndilisuses tänu mitmesuguse asukoha ja kõrgusega mäestikele.

1. Euro-Siberi regioon on suurim, kuid jääaegade läbi vaesunud. Euroopas on endeemsed perekonnad *Astrantia*, *Bulbocodium*, *Lunaria*, *Pulmonaria*, *Ramonda*, *Stratiotes* jt. Taimkattevööndite diapasoon on suur: külmakõrbest stepini. Erilist liigirikkust täheldatakse keeruka kõrgusvööndilisusega mäestikes: Püreenees, Alpides, Karpaatides, eriti Kaukaasias, vähemal määral Altais ja Sajaanides.

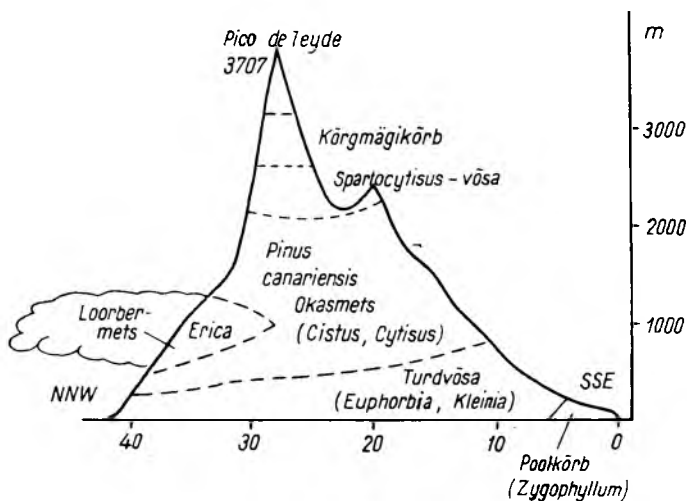
See regioon on peedi, kapsaste, ristikute, lutsernide, mitmete õuna-, pirni- ja kirsipuude, vaarika, sõstarde, maasika ja humala kodumaa.

2. Atlantilise Põhja-Ameerika regioon on samuti vaesunud, kuid neogeeni reliktide säilimiseks oli siin paremaid eeldusi.

Tuntumad endeemid on putuktoiduliste taimede perekonnad *Sarracenia* ja *Dionaea*. Taimkattevööndite mitmekesisus on suur nagu eelmiseski regioonis, kuid eriti liigirikkad on okaspuumetsad ja segametsad. Tuntud kultuurtaimedest on siinsetest preeriatest pärit päevalill ja maapirn, aiataimedest astrid, heleeniumid, gaillardiad jt. Suurest Järvistust pärineb vesiriis.

3. Kaljumäestiku regioon hõlmab USA kõige liigirikkama osariigi — Kalifornia. Kuulsad on siinsed okasmetsad, kus kasvavad maailma kõige kõrgema tüvega okaspuud (*Sequoiadendron*, *Sequoia*, ka *Pseudotsuga* ja *Tsuga*). Rohttaimedest on tuntumad endeemid *Eschscholtzia* (kollane magunaline), *Darlingtonia* (putuktoiduline) ja *Sarcodes* (erepunane seenlill)

4. Ida-Aasia (ehk Hiina-Jaapani) **regioon** on eriti lõunaosas kõige liigirikkam ja ürgsem kogu riikkonnas. Siin leidub ülivanu paljasseemnetaimede relikte (*Ginkgo*, *Metasequoia*, *Cryptomeria*). Vahevormid mujal hästi eristatavate perekondade vahel (näit. *Lilium* ja *Fritillaria*, *Saxifraga* ja *Chrysothamnium*, *Aconitum* ja *Delphinium*) viitavad samuti paljude holarktiliste rühmade tekkekoldele. Rohketest endeemsetest perekondadest väärivad nimeta-



147. joonis. Kõrgusvööndililus Tenerife saarel (Walteri, 1958 järgi).

mist laialdaselt introductseeritud ilutaimed, nagu *Aspidistra*, *Aucuba*, *Callistephus*, *Cercidiphyllum*, *Chaenomeles*, *Fatsia*, *Hosta*, *Kerria*, *Paulownia* ja *Weigela*. Ravim- ja kasutustaimedena on laiemalt tuntud endeemsed puittaimed, nagu *Eleutherococcus*, *Eucommia*, *Phellodendron*. Toidutaimedest on siit pärit riis, hirss, kukeleib (gomi), tatar, sojauba, rõigas, naeris, mariõunapuu jt.

5. **Makaroneesia regioon** hõlmab Atlandi ookeani idaosa stabiilse subtroopilise kliimaga saared. Endeemsetest perekondadest kasvab ligi pool Kanaari saartel. Endeemsetest liikidest on tuntumad pirnloorber (*Persea indica*), pärisdraakonipuu (*Dracaena draco*), kanaari datlipalm (*Phoenix canariensis*), põõsasjad liigid perekondadest *Echium*, *Euphorbia*, *Limonium*, *Sonchus*. Taimkattes avaldub selge kõrgusvööndilisuus: turdpõõsastega poolkõrbed — loorberilehised metsad ja männikud — subalpiinsed võsad. (147 joonis)

6. **Mediterraanne (Vahemere) regioon**. Ürgvahemere floora tuumaala. Siinsetele loorberilehiste metsadele on karakterseid endeemid, nagu *Laurus nobilis*, *Quercus ilex* ja *Q. coccifera*, kõvalehiste metsadele ja võsadele *Arbutus unedo*, *Myrtus communis*, *Nerium oleander*, *Olea europaea*, *Pistacia mutica* ja ainus palmiline Euroopas — *Chamaerops humilis*. Idaosas tugevneva ariiduse tõttu on suvel põud, millele taimed on kohastunud säilitusorganite moodustamisega ja varakevadise kasvuga (*Allium*, *Iris*, *Narcissus*). Ammuse ja tugeva inimõju (eriti karjatamise) tõttu on taimkate vaesunud. Kunagiste metsade asemele on tulnud võsad ja põõsastikud. Puittaimedest on ammu kultuuris ülalnime-

tatud maasikapuu, mürt, oleander, õlipuu, pistaatsia. Põllutaime-dest on siit pärit vanad kultuurkõrrelised nisude ja otrade hulgas, kiulina ja porgand.

7. **Sahara-Gobi region** moodustab ulatusliku ariidse vööndi Atlandi rannikult Sise-Aasiani. Rohkesti leidub endeemseid perekondi, näiteks uurijate järgi nimetatud *Iljinia*, *Borsczovia*, *Potania* (Mongoolias), *Niedzwedzka* (ainus välistroopiline bignoosialine Tšu-Illi Alataus).

Taimkattes etendavad silmatorkavat osa poolpöösad ja rohttaimed maltsaliste, ristõieliste, liblikõieliste (eriti mitmesajaliigiline perekond *Astragalus*), kareleheliste, tinajuureliste, seigleheliste jt. sugukondadest.

Eriti eluvaene on kõrb Aafrikas, kus mitmekesisust loovad kuivad jõesängid vadid ja oasid datlipalmidega.

Mesofiiline metsafloora on reliktné ja väga omapärane: selline on Hürkaania provints (Talõši mäed ja Lenkorani rannik NSV Liidus). kus kasvavad paljud endeemid (*Parrotia persica*, *Punica granatum*, *Albizzia julibrissin* jt.). Ainulaadne on ka mussoonkliimast mõjutatud Lääne-Himaalaja provints (puudest *Cedrus deodara*, *Juglans regia*, *Platanus orientalis* jt.).

Paljude kultuurtaimede (ja üldse põlluviljeluse) algkodu: üheteranisu, polbnisu, speltanisu, rukis, kaherealine oder, kaer, lääts, melon, ploomi-, pirni- ja mandlipuu, viinapuu, viigipuu, granaadipuu, spinat jt.

8. **Madreaani (Sonoori) region** on eelmisega analoogiline ariidne ala Põhja-Ameerikas ja Mehhiko kiltmaal. Siinsetest endeemidest on tuntumad hiigelsammaskactus *Carnegia*, puukujuline *Yucca* ja raagpöösas *Fouquieria*.

PALEOTROOPIS

Paleotroopiline region hõlmab kõik Vana Maailma troopilised alad ja on eraldatud naaberriikondadest ulatuslike kõrbe- või mäestikualadega; seal, kus need barjäärid nõrgenevad (Ida-Aasia), on troopiline floora segunenud tugevamini holarktilisega (Taiwan).

Endeemsed sugukonnad: *Dipterocarpaceae*, *Musaceae*, *Nepenthaceae* jpt.

Iseloomulikud sugukonnad: *Anonaceae*, *Araliaceae*, *Combretaceae*, *Euphorbiaceae*, *Moraceae* (üle 1000 liigi perekonnast *Ficus*), *Nepenthaceae*, *Pandanaaceae*, *Sterculiaceae*, *Zingiberaceae*.

Arengulooliselt koosneb riikond väga erineva vanuse ja tekke- looga osadest. Suurim, Aafrika mandri keskosa, on üha tõusev ja kuivenev mandripank, mis veel tertsiaaris koosnes mitmest suhteliselt sademeterikkast osast. Madagaskar, Hindustan ja Kagu-Aasia saared on olnud kaua isoleeritud. Taga-India (Indo-Hiina) on arenenud suhteliselt stabiilselt ja säilitanud katteseemnetaimede algkodust (milleks seda peetakse) kõige suurema liigi-



148. joonis. Tuttvõralsed sukulendid (*Senecio*) Keenia mäel (tundmatu foto).

rikkuse. Vaikse ookeani saared on nende vanusest ja päritolust olenevalt väga mitmekesise liigirikkusega.

Lähtudes sellest võib eristada Aafrika (regioonid 9—12), Madagaskari (13), Indo-Malai (14—18), Polüneesia (19—20) ja Uus-Kaledoonia (21) allriikkonda.

9. Sudaani-Angoola (ehk Sudaani-Sambesi) **regioon**. Troopilised ariidsed alad Aafrikas ja Ees-Aasias. Endeemseid sugukondi ja perekondi (näit. *Saintpaulia*) on vähe.

Ligi pool endeemsetest perekondadest kasvab Sokotra saarel (*Dendrosicyos*, *Socotora*). Valdavad taimkatteüksused on savannid ja torkvõsad, kus kasvavad iseloomulikud kuiva taluvad puud perekondadest *Acacia*, *Adansonia*, *Butyrospermum*, *Commiphora*, *Euphorbia*, *Gardenia* jt. Torkvõsade turdpuud kuuluvad perekondadesse, mis meil on tuntud rohtsetena (*Euphorbia*, *Lobelia*, *Senecio*) (148 joonis).

Savannitaimedest on läinud kultuuri *Pennisetum*, *Sesamum*, *Ricinus* jt.

10. Ginea-Kongo regioon hõlmab Lääne-Aafrika ja Kongo nõo vihmametsade ala, mis on küll liigirikas, kuid palju vaesem kui Malai ja Neotroopise vihmametsade alad.

Kultuuri on läinud siit õlipalm, libeeria kohvipuu, koolapähkli-puu, raffiapalm jt.

11. Namibi-Karoo region on suuremas osas kõrbeline. Endeemsed perekonnad on *Welwitschia* (seltsi ainus esindaja) ja *Acanthosicyos*. Palju kohalikke dekoratiivseid liike perekondadest *Mesembryanthemum*, *Stapelia*, *Gasteria* jt. ning üks toidutaim — arbuus.

12. Püha Helena ja Ülestõusmise saare region. Siin on ainult 5 endeemset perekonda, kõik Pühal Helenal. Floorat ja taimkatet on tugevasti kahjustanud metsistunud seed ja kitsed.

13. Madagaskari (ehk Maskareeni) region koosneb suurest maastikuliselt vaheldusrikkast mandrilisest saarest ja rohketest vulkaanilistest saarestikest. Madagaskari floora 6000 liigist on vaid veerand Aafrikaga ühised. Kuulsad on omapärane lehvikjas ränduripuu (*Ravenala*), sukulentsed puud piimalilliliste (*Euphorbia*) ja koerakooluliste (*Pachypodium*) sugukonnast ning endeemsest sugukonnast *Didiereaceae*; Seišelli saartelt pärineb hiigelviljadega palm *Lodoicea*.

14. India region on mandritriivi teooria kohaselt läbi teinud kõige pikema «merereisi» Antarktikast Sise-Aasiani. Endeemseid sugukondi ei ole. Enamik endeemseid perekondi on väikesed ja väheolulised. Suurim on liigirikkus põhjaosas, kus Himaalaja jalamiilt Tiibeti kiltmaani võib kohata tohutut tingimuste mitmekesisust, mida kasutasid paljud taimed oma rännul Kagu-Aasia tsentrist läände (nn. Himaalaja tee).

Hindustani poolsaare savannid ja jõgede lammid on nüüd tihedasti asustatud. Siit pärinevad paljud kultuurtaimed, nagu džuuut, suhkruroog, seesam, india riis, kurk, baklažaan, kardemon, osa pipraid, viinapalm, mangopuu, puuvillapõõsas jt.

15. Indo-Hiina region on olnud levikukoldeks ja rännusuundade sõlmpunktiks. Ala iseloomustab suur hulk endeemseid perekondi. Mussoonimetsadele on karakterised kaksiktiibviljak *Dipterocarpus*, *Shorea* ja tiikpuu e. tekapuu *Tectona* — kõik kõvapuidulised hiigelpuud. Siit pärineb rida vanu kultuurtaimi, nagu teepõõsas, tsitrused, arvatavasti ka riis.

16. Malai (Maleesia) region on maailma liigirikamaid ja liigitihedamaid piirkondi: 1 km² kohta on loendatud kuni 2000 liiki. Mereline kliima mussoonidest tingitud kõrge sademetehulgaga loob soodsad tingimused lopsakaks taimekasvuks vihmametsades, mis mäestikes asenduvad udu- ja heitlehiste metsadega. Eriti rohkest on esindatud *Arecaceae*, *Fabaceae*, *Lauraceae*, *Moraceae* (*Ficus*), *Pandanaceae*, *Piperaceae*, *Zingiberaceae*. Palmidest väärivad esiletõstmist *Areca*, *Corypha*, *Calamus* (ainus ronipalm), *Nypa* (jõgede kaldail, eotseenis Kesk-Euroopas) Kõrrelistest vohavad bambused. Hästi on arenenud mangroovid.

Paljude troopiliste toidu- ja tarbetaimede tekkekolle: leivapuu, mitu riisiliiki, kiubanaan, suhkruroog, suhkrapalm, taro, must

pipar, muskaadipuu, kampripuu, nelgipuu, durian, arvatavasti ka banaan ja kookospalm.

17. **Paapua regioon** (Uus-Ginea) on madala endeemsustaseme, rohkelt esineb nii Malai kui ka Austraalia elemente. Ürgsed okaspuud: *Podocarpus*, *Papuacedrus*. Kultuurtaimedest on siit pärit saagopalm (*Metroxylon*).

18. **Fidži regiooni** iseloomustab primitiivne sugukond *Degeneriaceae* ja rohke arv endeeme (ligi 70% liikidest).

19. **Havai regioon** on ligi 20% perekondi ja üle 90% liikidest endeemsed. Eriti iseloomulikud on puukujulised lobeelialised (*Cyanea*) ja korvõielised (*Argyroxiphium*).

20. **Polüneesia regioon** on liigivaene, sest enamik saari on suhteliselt noored korallmoodustised.

21. **Uus-Kaledoonia regioon** seevastu on kõrge endeemsustaseme: üle 80% liikidest ei esine kusagil mujal maailmas. Valdav sugukonnad *Rubiaceae*, *Myrtaceae*, *Araliaceae*. Rohttaimi on vähe.

NEOTROOPIS

Neotroopiline riiklond hõlmab nn. Uue Maailma troopika, mis on olnud märksa ühtlasema arenguga ja suutnud säilitada erakordse liigirikkuse.

Endeemsed sugukonnad: *Bixaceae*, *Bromeliaceae* (ainult üksikud liigid mujal), *Cannaceae*, *Caryocaraceae*, *Loasaceae*, *Tropaeolaceae* jt.

Iseloomulikud sugukonnad: *Cactaceae* (ulatub Madreaani regiooni), *Marantaceae*, *Nyctaginaceae*, *Passifloraceae*, *Phytolaccaceae*, *Solanaceae* jt.

22. **Kariibi regioon** hõlmab nii mandrilise kui ka saarelise Kesk-Ameerika — siirdeala Holarktisele, mille elemendid tungivad sisse mägede kaudu. Saartel rohkesti endeeme. Vanu relikte: palmlehed (*Ceratozamia*, *Zamia*), sooküpress (*Taxodium*). Laialt on levinud samblikutaoline epifüüt *Tillandsia*. Kultuurtaimedest pärinevad siit mais, aeduba, agaav, punapipar, vanill, puuvillapõõsad, daalia jt.

23. **Guajaana regioon** on isoleeritud mäginne ala, mida ümbritsevad madalikumetsad, põhjast savannid. Ligipääsmatu Roraima massiiv on udurohke; seal valitsevad madaralised, korvõielised.

24. **Amazonase regioon** on maailma suurim ja liigirikkaim vihmametsapiirkond veerikkaimas jõgikonnas. Ligi 3000 endeemset liiki, nende seas hiigelpuid, palme, epifüüte, liaane, sõnajalgu (*Cyathea*), veetaimi (*Victoria*); taimkattele annavad ilme suured veetaseme kõikumised. Kultuuri on läinud siit parapähklipuu *Bertholletia*, kautšukipuu *Hevea*, maniokk *Manihot esculenta*, kakaopuu *Theobroma*.

25. **Kesk-Braasiilia regioon** kuivadel kiltmaadel. Seda iseloomustavad rohtlad (kampod), torkvõsad ja hõrendikud; mägedes araukaariad. Maapähkli, paraguai astelpõõsa ja vahapalmi kodumaa.



149. joonis. Kaktused Andides.

26. Pamparegioon on Euraasia stepivööndi kaugel analoog kserofiilsete kõrreliste (*Cortaderia*) ja korvõielistest rohunditega. Lääneosa on kaetud neotroopiliste torkvõsadega.

27. Andide regioon moodustub maailma pikimast ja massiivsest mäeahelikust keeruka kõrgusvööndilisusega, kus esineb väga vihmarohkeid nõlvu ja sademetevaesemaid kõrbi. Eriti iseloomulikud on mägi kõrbed, kus ühinevad Neotroopise (kaktused, agaaivid), Holarktise (*Saxifraga*, *Viola*, *Gentiana*) ja Holantarktise (*Acaena*, *Azorella*, *Donatia*) elemendid (149. joonis). Andide vanadest põllunduspiirkondadest on pärit kartul, tomat, aeduba, koka-põõsas, kiinapuu, fuksia, kannu.

28. Fernandese saarte regioon on endeemirohke (nende nimed meenutavad Robinsoni: *Robinsonia*, *Selkirkia* jt.). Esineb puid korvõieliste ja maltsaliste hulgast.

KAPENSIS

Kapensis ehk Kapimaa riikond ja samanimeline (29.) regioon on floristilistest suurüksustest väikseim. Floora (6000 liiki) omapära seletab kauaaegne isoleeritus merede ja kõrbete tõttu. Teisel kohal endeemide järel on paleotroopilised liigid. Holarktisega ühiseid perekondi on ainult 50 (*Viola*, *Urtica*, *Ranunculus*, *Stipa* jt.).

Endeemsed sugukonnad: *Bruniaceae* (erikoidsed puhmad), *Roridulaceae* (putuktoidulised poolpöösad) jt.

Iseloomulikud sugukonnad: *Aizoaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Crassulaceae*, *Ericaceae*, *Euphorbiaceae*, *Iridaceae*, *Orchidaceae*, *Proteaceae*, *Restionaceae* jt.

Vegetatsiooni üldilme määrab subtroopiline vahemerelik kliima (talvised sademed ja põuased suved). Valitsevad kuivalembesed väikeste lehtedega igihaljad pöösad ja puhmad (eriti sugukonnadest *Proteaceae*, *Ericaceae*) ning geofüüdid (suguk. *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*, *Orchidaceae*). Rohkesti on ka korvõielisi, nagu õelilletaolised käokullad (*Helichrysum*, ligi 140 liiki), *Cineraria*, *Senecio*, *Gerbera* jt. Puuliike on vähe ja enamik neist on madalad; teistest omapärasemad on prootealised (*Leucadendron argenteum* ja *Faurea salonga*). Metsad koosnevad peamiselt Austraaliast ja Kaliforniast pärit võõrliikidest. Siit on tulnud arvukalt toataimi, nagu sulgaspar (*Asparagus plumosus*), toavõhk ehk kalla (*Zantedeschia*), arvukad amarüllilised (*Amaryllis*, *Crinum*, *Clivia*), liilialised (*Aloë*, *Gasteria*), võhumõõgalised (*Haemanthus*, *Gladiolus*, *Freesia*). epifüütne liilialine (*Chlorophytum*), pelargoonid (*Pelargonium*), kirinõgesed jt.

AUSTRAALIA EHK AUSTRALIS

Austraalia riikond on kõige endeemirikkam: ligi 12 000 liigist on endeeme 75%. Endeemsed sugukonnad on *Casuarinaceae* (1 liik ulatub Birmani). *Cephalotaceae* (putuktoidulised).

Iseloomulikud sugukonnad: *Asteraceae*, *Cunoniaceae*, *Epacridaceae*, *Gooeniaceae*, *Mimosaceae* (*Acacia*), *Myrtaceae* (*Eucalyptus*, *Melaleuca*), *Pittosporaceae*, *Xanthorrhoeaceae*. Eriti rohkesti endeemseid liike on perekondades *Acacia* (ligi 600 liiki fülloodidega akaatsiaid), *Eucalyptus* (ligi 600 endeemset liiki, peale selle kümnekond lähedastel saartel), *Grevillea* (*Proteaceae*; 200 liiki).

Vegetatsioon on valdavas osas poolkõrbeline, kusjuures sademete hulk aastati on väga ebahütlane. Ainult idarannikul on sademeid ohtralt ja kirderannikul saavad kasvada malai tüüpi vihmametsad. Troopilistest metsadest savannideni ja kõrbehõrendikeni on puurindes ainuvalitsev perekond *Eucalyptus*. Kõigest 5% on metsades teisi puid — araukaariaid ja podokarpusi.

Suurt osa sisemaast katavad akaatsia- ja eukalüptipöösastikud ning torklehiste kõrrelistega (*Spinifex*, *Triodia*) poolkõrbed. Hõredate eukalüptimetsade alusmetsas leidub palmlehtikuid (*Macro-*

zamia), tuttuid (*Xanthorrhoea*, *Kingia*), kasuariine ja prootealisi, idaosas ka kilpjalga. Kevaditi hakkavad haljendama geofüüdid (*Drosera* ja *Oxalis* üldtuntud perekondadest), hiljem maapinna-orhideed ja liilialised. Vähe on lihakate viljadega ornitohorseid taimi.

Kohalik kultuurfloora on vaene, ent seda enam on mõju avaldanud tulnuktaimed, millest mõned on muutunud lausa nuhtluseks (*Opuntia*).

30. Kirde- ehk Ida-Austraalia regioon on kõige sademeterikam ja seetõttu ka mandri metsaseim. Siia lisandub ka metsane saar Tasmaania (10 endeemse perekonnaga) mõnede holantarktiliste joontega.

31. Edela-Austraalia regioon on kõige isoleeritum ja seetõttu erakordselt endeemirohke (ligi 75% liikidest). Valitsevad hõrenedikud ja nõmmed rohkete madalakasvuliste põõsaliikide ja geofüütidega.

32. Kesk-Austraalia (Erema) regioon hõlmab mandri kõige ariidsemad alad, enamasti poolkõrbed maltsaliste, kõrreliste ja korvõielistega.

HOLANTARKTIS

Holantarktiline e. antarktiline riikond (eelistada tuleks esimest nimetust, et vältida kokkulangemist samanimelise jäämandri nimega) on kõige hajunum: koosneb Lõuna-Ameerika lõunatipust, Uus-Meremaast ja antarktiliste vete saartest.

Endeemsed sugukonnad: *Donatiaceae*, *Hectorellaceae* jmt. (kõik ookeani-saarte puhmikpüsigud).

Iseloomulikud perekonnad: *Araucaria*, *Azorella*, *Nothofagus* (vt. 24. tabel).

33. Uus-Meremaa regioon on vastandina lähedal asuvale Austraaliale sademeterohke ja mägene. Mitmekesine metsafloora ulatub vihmametsadest jääliustikeni; puuduvad akaatsiad, eukalüptid, kasuariinid, küll on aga vanu «laialeniseid» okaspuid (*Podocarpus*, *Agathis*) ja sõnajalgpuud (*Cyathea*, *Dicksonia*). Mägedes on suurem osatähtsus parasvöötme taimedel, eriti rohkeil tulnukail. Ainus kultuurtaim on endeemne linaliilia (*Phormium tenax*).

34. Patagoonia regioon hõlmab Andide niiske lõunaosa, Tulemaa, ariidse Patagoonia ja Falklandi saared. Metsad on samblikarikkad, niisked, suurimad *Nothofagus*. Saartel valitsevad mätaskõrrelised ja padjandtaimed (*Poa caespitosa*, *Azorella*). Ühised Holarktiselega on perekonnad *Empetrum*, *Primula*, *Caltha*.

35. Antarktiliste saarte regioon koosneb üksikutest saarerühmadest, kus taimestik on väga liigivaene. Kergueleni saartel (20 liiki) on kaks endeemi — *Pringlea* (tuntud kui «kergueleni kapsas») ja *Lyallia* (*Hectorellaceae*). Kõige kaugemale lõunasse ulatuvad Grahami maal (64° l.-l.) antarktika kastevars *Deschampsia antarctica* ja nelgiline *Colobanthus crassifolius*.

KIRJANDUS

Üldkäsitlusi biosfäärist ja selle taimevarudest

- Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Л., 1970. 28 с.
Биосфера. Перевод с англ. М., 1972. 183 с.
Будыко М. И. Глобальная экология. М., 1977. 327 с.
Вернадский В. Н. Биосфера. Л., 1926. М., 1967. 376 с.
Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. М., 1968. 254 с., 2-е изд. 1973. 268 с.
Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по МБП. в. I. Л., 1975. 285 с.

Taimeriigi ja floorade arengust

- Mägdefrau, K. Paläobiologie der Pflanzen. 4. Aufl. Jena, Stuttgart, 1968. 549 S.
Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л., 1944. 545 с.
Криштофович А. Н. Палеоботаника. Изд. 4. Л., 1957. 650 с.
Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
Рутген М. Происхождение жизни (естественным путем). М., 1973. 411 с.
Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., «Наука», 1978. 247 с.

Maailma taimkate. Kultuurtaimed

- Walter H. Vegetationszonen und Klima. Fischer, Jena, 1970. 244 S.
Алехин В. В. География растений. 2-е изд. М., 1944. 454 с.
Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1. М., 1968. 551 с., Т. 2. М., 1974. 422 с., Т. 3. М., 1975. 428 с.
Вульф Е. В. и Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Справочник. Л., 1969. 565 с.
Гордеева Т. Н., Стрелкова О. С. Практический курс географии растений. М., 1968. 335 с.
Ильинский А. П. Растительность земного шара. М.—Л., Изд. АН СССР, 1937. 458 с.
Кемпбел Д. Х. Ботанические ландшафты земного шара. М., 1948. 439 с.
Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961. 448 с.
Шмятхюзен И. Общая география растительности. М., 1966. 310 с.

Nõukogude Liidu botaaniline geograafia

- Laasimer, L. Eesti NSV taimkate. Tln. 1965. 398 lk.
Алехин В. В. Растительность СССР в островных зонах. М., 1951. 512 с.
Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент, Изд. АН Узб. ССР Книга 1., 1961. 452 с., Книга 2., 1962. 547 с.
Павлов Н. В. Ботаническая география СССР Алма-Ата, 1948. 707 с.
Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м 1: 4000000. М.—Л., Т. 1, 1956. 460 с., Т. 2, 1956. 971 с.
Соколов В. Е. и др. По природным зонам. Вып. 1. М., 1969. 251 с. Вып. 2. М., 1974. 302 с.
Станюкович К. В. Растительность гор СССР Душанбе, 1973. 416 с.
Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 439 с.

I EESTIKEELSETE TERMINITE NING PEREKONNANIMEDE REGISTER¹

- aabasoo 349*
 aaloe 97
 aastaaeg, fenoloogiline 123*
 aastarütm, aastaajalised muutused 243
 abiootilised tegurid 16
 abundants 228
 adaptatsioon 23
 adoonis 358
 adru 63
 adventiivfloora 182
 adventiivtaimed 181
 adörr 306
 aeduba 74, 383, 384
 aegkond 318, 319
 aerobioloogia 69
 aeroplankton 69, 195
 afüllia 98
 agaav 97, 383, 384
 agregatiivne jaotumus 233
 agrotsünoos 218, 253
 ahvileivapuu 158
 aineringe 86*
 ainuviljaline 183, 192
 ajamöötkava 312
 ajastu 319
 akaatsia 385
 akantoliimon 64*
 aklimatiseerumine 184
 aktiivne reaktsioon (pH_{H₂O}) 82
 aktiniidia 328
 aktinomeeter 35
 alamliik 143
 albeedo 38
 algkooslus 209*, 250*
 algofloora 168
 allelement 172
 allelopaatia 199
 alleröd 336
 allikasoo 349*
 allogeenne vahetus 248
 allohtoonne 331
 allomoonid 199
 allopatriline 140
 alluviaalsus 282
 allvalitsev liik 214
 allvöönd 298
 Alpid 177, 306
 alpiinne 306
 alpikann 192, 203
 alpi kurrutus 323
 alpilesikas 67
 Altai 305, 308
 alusmets 234
 Amazonia 383
 ambrapuu 161, 328
 ammonofiilne 101
 amplituud, fütotsünootiline 21
 — ökoloogiline 18
 anabas 149
 anabioos 63, 65
 Andid 177, 369, 384
 angerpist 100, 218*
 angervaks 125, 275
 angervars 100, 367
 antarktiline 148, 149*
 antarktilised saared 386
 antropofüüdid 180
 antropogeensed tegurid 18
 antropotolerantsus 181
 antökoloogia 16
 aperiodilised tegurid 24
 apofüüdid 180
 araukaaria 162*, 384, 385
 arbuus 97, 382
 areaal 143, 152, 187
 arcaal, antropogeenne e. inimtekkeline 150
 — disjunktkne, diskontinuiirne e. katkeline 156
 — looduslik e. spontaanne 150
 — katkematu, pidev 156
 — pluritsonaalne 149

¹ Tähekesega varustatud leheküljenumbriid viitavad joonistele. Perekonnanimed on antud ainsuses, ökoloogiliste jm. rühmade nimetused mitmuses. Sugu-konnanimed on antud ainult ladinakeelsete nimede registris.

- areaal, progresseeruv 153
 — regresseeruv 153
 — unitsonaalne 149
 areaalidiagnoos 147
 areaalikaart 144*, 286
 areaalipiir 152*
 areaalivalem 147
 areaalitäübiklass 172
 areaalitäüp 172
 areaaliõpetus, arealooogia 143, 188
 areg 368
 arell 157
 arengujärk 133
 areon 172
 arheofüüdid 182
 arhitektoonika 212
 ariidne 91
 arktiline 149*, 345
 arkoalpiinne 157, 345
 arktotertsiaarne 322
 Arrheniuse valem 169
 artrofüütum 366
 aruhein 96, 250*, 359
 arumets 275
 aruniit 281
 arvukus 135, 228
 asendatavus 23
 asendushappesus 82
 aspar 385
 aspekt 243, 358, 361
 aspektiivsus 245
 assektaator 211
 assotsiatsioon 13, 206, 258
 assotsiatsioonirühm 260
 astelpaju 107
 astelpõõsas 384
 aster 378
 asurkond 130
 atlantiline periood 337
 Atlantiline P.-Ameerika 378
 atlased 188
 atmoindikatsioon 125
 atmosfäär 70*, 101*, 294, 313*
 atohoorid 287
 atsidofiilne 100
 atsonaalne 300
 auramine 90, 92*
 Austraalia 369
 Austraalia riikond, Austraalis 385
 austraalne 148, 149*
 austrosubtroopiline 148, 149*
 autodeem 132
 autogeenne vahetus 248
 autonoomsed e. autarksed süsteimid
 30
 autohtoonne 331
 autökoloogia 15
 avakooslus 250*
 avandüün 250*
 avasüsteem 30
 baklažaan 382
 Balkan 156*, 174, 329
 bambused 382
 banaan 383
 baobab 370
 barjäär 151
 basaalpind 229
 basidofiilne 100
 bentos 195
 Berljandi valem 36
 bijurgunn 364
 biogeosfäär 27
 biogeotsönoloogia 15
 biogeotsönoos 26, 128
 bioloogiline miinimum 57
 bioloogiline murenemine 75
 bioloogiline spekter 191
 biomass 232
 biomorf 189
 bioom 27
 bioota 27
 biootilised tegurid 18
 biosfäär 27, 70*, 101*, 294, 313*
 biosüsteem 25, 26*
 biosüstemaatika 131
 biotoop 26, 220
 biotsönoloogia 15
 biotsönoos 26, 28, 128, 200, 202*
 biotäüp 143
 bipolaarne disjunktsioon 162, 163*
 blastokoliinid 199
 boniteet 234, 272
 boreaalne 148, 149*
 boreaalne periood 337
 boreonemoraalne 352
 boreosubtroopiline 148, 149*
 boreotroopiline 154
 botaanilis-geograafiline 284
 Braun-Blanquet' koolkond 259, 282
 Braun-Blanquet' skaala 228, 231
 Bray ja Curtise valem 262
 Brockmann-Jeroschi liigitus 260
 broomeelialised 73
 brüofloora 168
 bölling 335
 C₃- ja C₄- taimed 62
¹⁴C meetod 334
 Cajanderi tüpoloogია 273, 292
 Clementsi kliimaksiõpetus 251
 Cole'i koefitsient 236
 daalia 53, 186, 383
 datlipalm 97, 379
 deem 130
 degressioon 247
 demutatsioon 246
 demökoloogia 15, 186, 187
 dendriit 266*

- dendrokronoloogia 333
 destruendid 26
 determinant 200
 devon 319
 diagnostiline väärtus 237
 diaspoor 136
 diferentsiaallik 259
 disjunktsioon 156
 disjunktsioon 157
 diskliimaks 252
 diskontinuiirne 156
 dispersioon 232
 disseminatsioon 137
 dominant 211, 214, 252
 dominants 229
 doreema 365
 draakonipuu 192, 379
 Drude skaala 228
 drüüas 68*, 146*, 342
 džailau 306
 džuuat 382
 durian 383
 dünaamika (koosluses) 211, 243
 düseutroofne e. segatoiteline 119
 düstroofne, e. huumustoiteline 118
 düün vt. luide
- ebaküpress 323*
 ebapõliskooslus 252
 ebatsuuga 347
 edaafilised tegurid 17
 edafon 75, 195
 edatop 274
 Edela-Austraalia 386
 edifikaator 211, 214
 eeluuring 224
 Eesti flora 173, 332
 efedra 338*, 366
 efektiivne temperatuur 58
 efemeerid 97, 194
 efemeerikõrb 365
 efemeroidid 94, 97, 355, 360
 Ekmani valem 171
 eksklaav 157
 eksogeenne vahetus 248
 eksplerent 211
 ekspositsioon 105
 ekstratsionaalne 300
 elemendiklass 172
 element 172
 elementaarflora 171
 elodeiidid 116
 elujõulisus vt. vitaalsus
 elulõng 367
 elupaik 27
 elupuu 74, 161, 184
 elustrateegia 21
 elutingimus 16
 elutsükkel 24, 195
 eluvorm 189, 190*, 193*, 209, 354
- endem, endemiit 153, 377
 endemism 154*
 endogeenne vahetus 248
 endoliiton 195
 endoparasiit 195
 endoökogeenes 250
 enelas 184
 energiavaru 31
 energiavaru muut 32
 energiavoog 31
 ennetamisreegel 106, 300
 eoarktiline 345
 eofüütikum 320
 eoseanalüüs 332
 epibion; epibiondid 195
 epigeion 195
 epifüüdid 73, 96, 373
 epifüütijaanid 373
 epilimnion 111*
 epimorf 189
 epiirion 195
 eraldis 286
 eraldumislävi 145
 erg 368
 eriaastane muutuvus 245
 eripind 83
 erisoojus 58
 eritus-soolataimed 102
 erodeeritud mullad 107
 erosioon 106
 esinevus 228
 esmarühmitus 249, 253
 esmaskultuurtaimed 184
 euhaliinne 20, 111
 euhalo-füüdid 102
 eukalüpt 103
 eukommia 328
 eukserofüüdid 98
 euksiini reliktid 164, 356
 eumesofüütne 281
 Euro-Siber 378
 eurühaliinne 19, 111
 eurühdriline 89
 eurütermne 19, 61
 eurütoopne 34
 eutrofeerumine 120
 eutroofne e. rohketoiteline 114*, 119
 evolutsioon 139
 evolutsiooniline adaptatsioon 83
 evaporatsioon 90
 evapotranspiratsioon 93
- faktorialüüs 265
 faktorid vt. tegurid
 faktoriökoloogia 16, 128
 fakultatiivne vahetus 248
 fanerofüüdid 109*
 faneroosikum 312, 317*, 319
 FAR vt. fotosünteesiliselt aktiivne kiir-
 gus

- feerula 365
 femtohoorid 287
 fenofaas 121
 fenoloogia 120
 fenoloogilised kaardid 127
 fenorütmitüüp 193, 245, 355
 fenospekter, fenoloogiline spekter 122*, 361*
 Fernandese 384
 Fidži 383
 floora 11, 168, 330
 — kohalik 168, 180
 — konkreetne 169
 — spontaanne 168, 180
 — sünantroopne 182
 floorad, noored 331
 — troopilised 331
 — vanad 331
 flooraelement 172
 floristika, floristiline uurimine 168
 floristiline rajoneering 178*, 376
 florogenees 330
 fluktuatsioon 245
 fluorvesinikhape (saastainena) 73
 formatsioon 13, 260
 fotolitotroofid 194
 fotomorfogeneetiline efekt 53
 fotoorganotroofid 194
 fotoperiodism 53
 fotosüntees 50, 51*, 52*, 61*
 fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (FAR) 42*, 43*, 44*, 47*, 54*
 fraatria 261
 frankeenia 102
 frekvents 229
 frügana 357
 fuksia 384
 fülotsöngenees 244
 fülotsöngeneetiline klassifikatsioon 261
 füsioloogiline kuivus 63
 fütogaagid 30, 200
 fütogeenne väli 25
 fütogeograafia 11
 fütogeosfäär 295
 fütohoorium 180
 fütokliima 29, 65
 fütokroom 53
 fütomass 232*, 241
 fütontsiidid 199
 fütoplankton 195
 fütotsioloogia 291
 fütotopoloogiline kaart 289
 fütotsönohoor 267
 fütotsönoloogia 291
 fütotsönoloogiline kaart 289
 fütotsönoos 206
 fütotsönotüüp 211
 gaasirežiim 70, 112
 gaasivahetuse valgusköover 50, 51*, 52*
 gaillardia 378
 gamodeem 132
 gariig 357
 Gause printsiip 196
 geenitsentrid 185*
 geneetiline horisont 78
 genodeem 132
 generalistid 19
 genoelement 172
 geobotaanika 291
 goelement 172
 geofüüdid 190*
 geograafiline flooraelement 172
 — külv 19*
 — rass 132, 143
 geokronoloogia 312
 geomeetiline struktuur 212
 geosfäär 294
 gigahoorid 287
 Ginea-Kongo 381
 gladiool 186
 glatsiaalperiood 325
 gleihorisont 79
 gleistunud horisont 79
 globaalne ökoloogia 15, 129
 glükohalofüüdid 102
 glükofüüdid 102
 Goldi funktsioon 46
 gomi 379
 Gondwana 158, 320
 Goodalli valem 126
 graminoiidid 210
 granaadipuu 329, 380
 gravitatsioonivesi 84*
 gruppdisjunktsioon 157
 Guajaana 383
 güpsfüüdid 366
 haab 50, 273*, 337*
 haguhein 359
 hajajaotumus 232*
 hajalevila 143
 hajataimkond 272
 hall(-a) 73
 halofiilne 102, 111
 halofoobne 111
 halofüüdid 102
 hammaada 368
 hanemalts 156, 182, 183
 hanevits 202
 hanijalg 183
 hapnik 70, 113, 114*
 harakkuljus 350
 harakputk 183
 Hardy-Weinbergi seadus 131
 harjashein 367
 harkmöödik 233*

harvik 346
Havai 176, 383
heinmuda 156
heitlehised troopikapuud 375
heitvõrdeses 365
hekestotermne 61
heleenium 378
heletaiga 347
heljofüüdid 49
heliotropism 49
helofüüdid 190*
hemeradiafoorid 180
hemerofiilne 181
hemerofoobid 180
hemikrüptofüüdid 190*
Henry seadus 112
herbivoorid 30
hernes 53
heuristiline algoritm 263
hiirehernes 280
hiirekõrv 183
hiismets 276
hikkoripuu 328
hiliskülm 61
hirss 379
hobukastan 156*, 174, 184, 329
holantarktiline disjunktsioon 161
Holantarktiline riikond 386
Holantarktis 386
holarktiline disjunktsioon 158, 160*
Holarktis, Holarktiline riikond 378
hologamodeem 132
hologenees 251
holotseen 335
homogeensus 234
horisont (mullas) 78
— (taimkaates) 212, 213*
horisontaalstruktuur 212, 215
horoloogia 143, 186
hulgatunnuseline algoritm 263
Hultëni levikurühmad 173
humal 96, 378
humalpöök 328
humiidne 91
hundihammast 343
hundinui 154
hünditubakas 49, 153, 250*
huulhein 101
huumus 76
huumusained 78
huumushorisont 78
huumus-illuviaalhorisont 79
huumusesisaldus 78
höbepuu 101, 367
hõljum 195
hõlmikpuu 153, 155*, 321
hõrendik 346
hõrendikutaimkond 271
härghain 203
härjasilm 183

härmik 344
hüdrobioloogia 16
hüdrofüüdid 190*
hüdroindikatsioon 125
hüdrokeemilised tegurid 17
hüdrosfäär 70*, 294, 313*
hüdrotermoregulatsioon 63
hügrofüüdid 95
hügromesofüüdid 96
hügroskoopsusvesi 84*
hügrotsoop 274*
hüperhaliinne 111
hüpoarktiline 345
hüpolimnion 111*
hüppekiht 111
Hürkaania 174, 380

ibe 77
Ida-Aasia 378
ideaalne kontinent e. ideaalne manner
303
— mägi 308*
igihalja metsa vööndid 356
igikelt 341
igilumevöönd 340
ihnleht 320
iiris 186
illuviaalhorisont 79
ilm 69, 297
imikas 183
iminõges 183
India 382
indikaator 123
indikaatori alatus 125
— sagedus 125
— väärtus 125
indikaatoritaimed e. taimindikaatorid
123
indikaatoritunnus 124
indikatsioon 123, 124*, 221
indikatsiooniobjekt 124*
indiivid e. isend 130
Indo-Hiina 382
Indo-Malai 381
«Inimene ja biosfäär» 129
inimmõju 180
inimolenevus 181*
inimtaluvus 181*
inimtekkeline levila 150
interglatsiaal 325
intratsonaalne 300
introduktsioon 186
invasiooniline populatsioon 134
isepuhastusvõime 113
isoant 121*
isoetiidid 116
isofeen 122
isolatsioon, isoleeritus 139
itsegekk 364

Ivanovi kontinentaalsuse valem 301
Iverseni koefitsient 237

jaanileivapuu 357
Jaccardi sarnasusnäitaja 171
jahestepp 325*, 345
jalakas 337*, 355
jaotumus 212, 232*
jaroviseerumine 67
joonhindamine 146; 236
joonlõigumeetod 226
jugapuu 50, 144*, 175
juhujaotumus 232*
juhutulnukas 182
jumikas 99*, 183
jusshein 100
juura 319
juurdekasv 238
juureeritised 82
juurekonkurents 198
juurkond 90
jõgitakjas 112
jõhvikas 142
jänesekapsas 49, 53, 350
jänesvill 276
järelkasv 211
järgkooslus 209, 250, 253
jääaeg 324
jääaja reliktid 174
jäänukikese 167
jäätumisperiood 325
jäävaheaeg 325
jäävöönd 340
kaameliastel 97, 365
kaart, analüütiline 286
— fenoloogiline 121*, 286
— floristiline 178*, 286
— fütotopoloogiline 289
— fütotsönoloogiline 289
— geobotaaniline 286, 287
— sünteetiline 286
— tüpoloogiline 286
kaasvalitsev liik 214
kaatinga 370
kadakas 305*, 356
kaderohi 100
kaer 380
kail 22, 274*
kainofüütikum 321
kajinosoikum 319
kairomoonid 199
kakaopuu 383
kaksikhammas 74
kaksiktiibviljak 382
kaktused, kaktuselised 62, 89, 97, 384
kalamiit 320
Kaljumäestik 378
kaljupohl e. -palukas 67. 158*
kaljutaimed 107

kaljutaimkond 272
kalla 385
kalle 105
kalmus 184, 186
kalorsus 32
kaltsifiilid 100
kaltsifiilne 99
kaltsifoobid 100
kamar 90, 280
kamaras 203, 245
kamardumine 279
kambrium 319
kamefüüdid 190*
kampo 384
kampripuu 322, 383
Kanaari saared 176, 379
kanakoole 59, 245
kanarbik 74, 100, 104
kanarbikulised 97
kanep 53
kanna 384
kannike, 49, 183
kanntaim 158
kapillaarvesi 84*
Kapimaa 385
kapsas 378, 386
karakterliik 259
karaskal 370
karastumine 65
karbon 319
kardemon 382
karelehelised 380
Kariibi regioon 383
karikakar 183
karjatamine 247
karnivoorid 30
karpoökoloogia 16
kartograafiline kujutamine 285
kartul 55, 384
karuohakas 361
karukell 358
karusammal 217
kask 68*, 93, 273*, 337*, 346
kasmofüüdid 107
kassikäpp 49
kassitapp 183
kastanipuu 328, 356
kaste 73
kastehein 21*
kastepunkt 73
kastevars 100, 192, 245
kastik 198, 251
kasuariin 385
kasutegur fotosünteesil 51* 242
— ökoloogiline 33
kasutustaimed 186
kasvufunktsioon 239
kasvuhooneefekt 71
kasvukohapüsivuse reegel 22*
kasvukohategurid 261

- kasvukohatüüp 266*, 275
 kasvukoht 26, 206
 kasvukohtade võrdväarsus 221
 kasvutegurite reegel 22
 kasvuvüis 216
 Kataasia 320
 kataklüsm 248
 katkelisus 156, 157
 katteväärtus vt. katvus
 kattumus 233
 katvus 229*, 230, 233*
 katvuse etalon 229
 kaudindikatsioon 126
 kauglevi 137
 Kaukaasia; Kaukasus 177, 305, 307*,
 356
 kautšukipuu 383
 keellehik 321
 kemolitotroofid 195
 kemoorganotroofid 195
 kermek 102
 kesakann 361
 kesalill 183
 Kesk-Austraalia 386
 Kesk-Brasiilia 383
 keskkond 15
 keskkonnakaitse 126
 keskkonnategurid 16
 kesktaiga 350
 kevadik 68, 245
 kiinapuu 384
 kiirgus, päikesekiirgus 18, 28, 35, 336
 — fotosünteesiliselt aktiivne 42*,
 43*, 44*, 47*, 54*
 — hajus 36
 — ioniseeriv 55
 — lähedane infrapunane 36
 — lühilaineline 36
 — otsene 36
 — pikalaineline 38
 — summaarne 36
 — ultravioletne 36
 kiirgusbilans 38, 39*, 40*, 298*
 kiirgusdoos 55
 kiirgus(energia)voog 36
 kiirguse päevasumma 42
 kiirguskaitse 63
 kilbukas 116
 kilevesi 84*
 kilpjalg 149*, 156
 kipsikõrb 366
 kipsitaimed 366
 kipslill 360
 kirburohi 183
 kirikakar 184
 kirinõges 63, 385
 kirsipuu 378
 kivid 77
 kivirik 22, 68*, 107
 klass 259
 klassifikatsioon 258, 271, 274, 281
 klassifitseerimine 258
 klassifitseerimisalgoritmid 263
 kliima 29, 57, 297
 — ekvatoriaalne 301
 — kohalik 29
 — kontinentaalne e. mandriline
 301
 — maritiimne e. mereline 301
 kliimaks, kliimaksikooslus 248
 kliimaksimuster 252
 kliimaksiõpetus 251
 kliimamuutused 316, 334, 339*
 kliimaseisund 317
 kliimavahetused 244
 kliimavöönd 297, 318*
 kliimaatilised tegurid 17
 kliimaatilis-edaafilised tegurid 17
 klimogramm 302*
 klonaalne populatsioon 131
 kloon 131, 215
 kodarikpüsidik 276
 kodominant 214
 koerakoolulised 382
 koeranaeris 356
 koeratubakas 122*
 kogelearohi 183
 kogubiomass 227
 koguhinnang 231
 kogumik 215
 koguproduksioon, kogutoodang 30,
 240, 295
 kohanemine 23
 kohastumine 23
 kohastumise edukus 34
 kohastumiskiirgus 50, 52*
 kohastumus 24, 65
 kohhia 360
 kohrutus 65
 kohvipuu 382
 koirohi 184
 kokapõõsas 384
 kokpekk 364
 kold 158, 321, 350
 koldnõges 122*
 kollakas 183
 kolliinne 199
 kolmissõnajalg 350
 kolokvint 63
 kombinatsioonid 267
 kompasstaimed 48
 kompensatsioonipunkt 50
 kompleksid, kompleksed taimkatte-
 üksused 267, 271*
 konkurents 21, 187, 196, 197, 198*
 konneks (biotsönootiline) 200
 konsordid 200
 konsortsium 200, 201*
 konsumendid 26
 konstantsus 237

- kontiinum 254
 kontinentaalsus vt. mandrilisus
 kontinuiirne 156
 kontsenter 200
 konvergents 222
 kookospalm 176, 383
 koolapähklipuu 382
 kooslevus 235
 kooslus 26, 209*
 — atsonaalne e. mittevööndiline 300
 — ekstratsonaalne e. vööndiline 300
 — intratsonaalne e. vööndisene 300
 — tsonaalne e. vööndiomane 299
 koosluse dünaamika 243
 kooslusepüsi 238
 koosmõju 22, 223
 koosseis 133, 209, 227, 234
 — floristiline 298
 — geneetiline 133, 202, 234
 — seisundiline 135
 — sooline 133
 — vanuseline 133
 koosseisu valem 234
 kopsurohi 122*
 kordusviljaline 183, 192
 korgipuu 328, 355
 kores 77
 kortisleht 49
 kosmopoliit(ne) 154
 Krafti skaala 135
 kriit 319, 321
 Krimm 356
 krinohalofüüdid 102
 kronoelement 173
 kruus 77
 krüofiilne 61, 342
 krüofüüdid 95, 195
 krüofüüton 195, 340
 krüokroon 335
 krüptofüüdid 190*
 krüptosoikum 312
 kserofütiseerumine 246
 kserofüüdid 94, 95, 96
 kseromorfism, kseromorfsed taimed 97
 kseromesofüüdid 96
 kuhikpüsikud 360
 kuivendüsjärgsed muutused 251
 kuivaine, tuhavaba 32
 kuivuse kiirgusindeks 298*
 kuivustaimed 96
 kukehari 62, 97, 107
 kukeleib 379
 kukemari 250*
 kuldkann 92*
 kuldtäht 360
 kultuurfloora 168, 184
 kultuurfütotsönoos, kultuur(taime)koos-
 lus 218, 254
 kultuurilebene 181
 kultuuripagejad 180
 kultuurniit 279
 kultuurstepp 338
 kultuurtaimed 181, 184, 378
 kulu 86, 240
 kummel 184
 kuningakübar 350
 kurekael 156, 183
 kurereha 92*
 kurk 382
 kurrutusperiood 316
 kuumakarastus 63
 kuumakindlus 63
 kuusik, kuusemets 52, 94, 132, 216*, 347
 kuusk 74, 93, 147, 152*, 156*, 273*,
 309*, 337*, 348* 351
 kuuskjalg 203
 kvasiarktiline 345
 kvaternaar 319, 322
 kõdu 86, 241
 kõdupüsikud 192
 kõdusoometsad 251
 kõiguniiskuseline 91
 kõikuvad liikumised 335
 kõrb 81, 97, 207, 252, 363
 kõrbesoomukas 367
 kõrbestepp
 kõrbesteppivöönd 362
 kõrbetaimed 97, 366, 369
 kõrbetaimkond 260
 kõrbevöönd 363
 kõrge energia süsteem 53
 kõrgmägikõrb 307, 363*
 kõrgtaimed 190
 kõrgus (taimedel) 232
 kõrgusaste 306
 kõrguspiir 309
 kõrgusvöönd, kõrgusvööndilisus 296,
 304, 305*, 307*, 308*, 379*
 kõrvik 142, 183
 kõvalehised metsad 357
 kõverdik 346
 kõõlusleht 117
 kaokannus 359
 kaokeel 205
 kaokuld 385
 kaopäkk 192, 203
 kápalised 180
 kärjemuster 269
 káabuskaled 344
 káabuspöösad 192, 193* 276
 káhmusoo 346
 külalistaimed 182
 küllastusvajak 72
 külmakõrb 340
 külmalõhe 65
 külmakindlus 63

külmvööde 297
künka-aru (niit) 281
küüvits 22, 202

laanelill 49
laanemets 271, 252
laanik 350
ladvatuli 104
laguahel 30
lagundajad 26
laigukaart 144*, 145
laigutundra 344
laiusvöönd 149*
lakkleht 350
lammimets 275, 367
lammisoo 349*
lasuvustihedus 83
lateriit (pinnas) 370
laugas 277*
lauk 360, 361
Lauraasia 315
lausjaotumus 232*
lauslevila 145
laviin 103
leeder 183, 184
leesikas 49
leeskpuitk 186
leethorison 79
legend 289
lehepinna indeks 46, 241
lehis 74, 93, 346, 348* 351
lehisemets, laarik 347
lehitus 98
lehtede pindtihedus 46, 51
lehtmetsavöönd 353
lehtpuud, laialehised 354
-- peenelehised 354
leiukoht 143
leivapuu 382
lemmalts 184
lemmel 116, 154
lemnüüdid 116
Lemuuria disjunktsioon 158
Leningradi koolkond 292
lepp 101, 273*, 337*
leseleht 350
lessiveerunud horisont 79
letaalne doos 55
letaalne miinimum 57
levi 137
levila (vt. areaal)
levimiskese 167
levimistõke 151
levis 136
liaan-epifüüdid 373
liaanid 96, 372
lihhenofloora 168
liigiline küllastatus 237
liigirikkus 237
liigisisene konkurent 197*

liigisisened suhted 17, 130, 196
liigisisened üksused 131
liigiteke 139, 140*, 187, 367
liik 130, 132, 140
liikide arv 210*, 233
liikide loend 210
liikidevahelised suhted 17, 189
liitkond 259
liituvus 234
liiv 77, 107
liivakaatsia 8
liivakõrb 8, 366
liivataimed 107
liivataimkond 272
liivsavi 77
liivsibul 97
lina 380
linaliilia 386
lina umbrohud 183
linnurohi 183
Lippmaa rajoneering 178*
lippernes 175, 343
litofüüdid 107
litoindikatsioon 125
litosfäär 70*, 294, 313*
litterhein 183
lobeelialised 383
lokaalfloora 168
lokaalkliima 29
lokaalpopulatsioon 130
lokaalsuksessioon 251
looaru e. looniit 281
loodete rütm 336
looduskaitse 128, 177
loodusekasutus 126
looduslikud niidud 281
loodusolenevus 181
loorber 357
loorberimetsad 357
loorberkirss 357
lootos 117, 174, 329
lubikas 100
luga 48, 100, 164, 166, 175
luhaniit, luht 246, 281
luide 107, 205*, 271
luks 37
luksmeeter 37
lumepiir 306*
lumi 103
lumikate 67
Lusitaania disjunktsioon 164
tuste 358, 362
lutsern 74, 96, 100, 378
luuderohi 175, 356
luudpõõsas 97
lõhetaimed 107
lõimis 76
lõunapöök 159*
lõunataiga 350
lõõsilim 183

- läbilaskekoeffitsient 45*, 47*
 läbimõõdumeetod 236
 lähilevi 137
 lähtekivim 75
 lämmastikurežiim 100
 lämmastikuringe 101*
 lävikiirgus 53
 lääts 380
 läätspuu 366
 lössikõrb 365
 lühilaineline kiirgus 36
 lühipäevataim 53
- maadjas kasv 65
 maailmameri 310
 maapirn 378
 maapähkel 384
 maarjalepp 183
 maa soojuskiirgus 38
 maasikapuu 356, 380
 maasikas 192, 378
 maastikuvöönd e. geoom 27
 maastikuökoloogia 15
 maatuli 104
 maavoole 105, 341
 Madagaskar 382
 madala energia süsteem 53
 madalsoo 276
 Madreaani (Sonoori) regioon 369, 380
 madro-tertsiaarne 323
 magetaimed 102
 mageveestik e. fluviolakustraal 296
 magevesi 113
 magnoolia 323* 328
 mahoonia 67
 mailane 182, 245, 361
 mais 49, 62, 383
 maismaasillad 312
 Makaroneesia 379
 makja e. makii 357
 makrofossiil 333
 makrohoorid 287
 makrokliima 29*
 makrokombinatsioon 270
 makrotermne 61
 maksimum 18
 Malai (Maleesia) 382
 malts 183, 366
 mandlipuu 380
 mandrijää 324
 mandriilus 296, 301
 mandristik e. kontinentaal 296
 mandritriiv 314, 315*
 mangopuu 382
 mangroovitaimed 102
 maniokk 383
 maran 61*
 marasmiinid 199
 mariadru 311
 marsruutmeetodid 289
- massimeetodid 232
 mediterraanne kliima 301, 356
 Mediterraanne regioon 379
 meedium vt. oluluskeskkond
 megafanerofüüdid 190
 megahoorid 287
 megakombinatsioon 270
 megastruktuur 296
 megatermne 20
 megaökosüsteem 27
 mehaanilised tegurid 17, 103
 melon 63, 97, 380
 merelisu 296, 301
 mereveestik e. okeanaal 296
 merevesi 113
 meridionaalne vöönd 149*
 merihumur 250*
 merisinep 250*
 merotoop 27
 merotsõnoos 27
 mesofanerofüüdid 190
 mesofütiseerumine 246
 mesofüüdid 94
 mesofüütikum 321
 mesohaliinne 20
 mesohoorid 287
 mesokliima 29*
 mesokombinatsioon 270
 mesoreljeef 105
 mesosoikum 319
 mesotermne 20, 61
 mesotroofne 278
 mesoökosüsteem 27
 metalimnion 111*
 metallofüüdid 125
 metsad 80*, 86, 241, 272
 — heitlehised 271
 — igihaljad 271, 356
 — kõvalehised 357
 — laialehised 353
 — loorberilehised 357
 — pooligihaljad 356
 — troopilised 52, 370
- metsakasvukohatüüp 265*, 266*, 275*
 metsakooslus 272
 metsaködu 78
 metsamassiiv 271
 metsa-niiduvöönd 338
 metsapiir 306*
 metsapõleng 104
 metsastepivöönd, metsastep 81* 357
 metsataimkond 271
 metsatulekahju 104
 metsatundra 345
 metsatüüp 273, 274*
 metspipar 122*
 metsputk 126
 metsvits 49
 migroelement 173
 miinimum 18

- miinimumireegel 21
 miinimumtemperatuur 57
 mikrobotsõnoos 208
 mikrofanerofüüdid 190
 mikrofossiil 333
 mikrohoorid 287
 mikrokliima 29*
 mikrokombinatsioon 270
 mikroreljeef 105
 mikrotermne 20, 61
 mikrotsõnoos 216*, 217*
 mikroovorm 105
 mikroökosüsteem 27
 miljöö 15
 mineraloogiline koostis 75
 minimaalpind, minimaalruum 224
 mitmekesisustsenter 166
 monokliimaks 251
 monotetiline algoritm 263
 monotoopne liigiteke 150
 montaanne 306
 mortmass 240
 mosaiiksus 215, 222, 236*
 Moskva koolkond 260, 292
 mugulkõrkjas 156
 muld 74, 81*, 84*, 104*, 275*
 mullaelustik 75
 mullaerim 77
 mulla happesus 82
 mulla horisont 78
 mulla külmastusaste 82
 mulla lõimis, mehaaniline koostis 76
 mulla neelamismahutavus 82
 mulla niiskus 85*
 mullaprofiil 78, 80*
 mullareaktsioon (pH) 82
 mullastruktuur 83
 mullateke 86
 mullatekketegur 81*
 mulla veerežiim 85
 murakas 186, 346
 muskaadipuu 383
 mussoonikliima 302, 352
 muster 269, 270*
 mustikas 50, 250*, 350
 muutused, aastaajalised e. sesoonsed 243
 — eriaastased 245
 — tsirkaadsed e. ööpäevased 243
 — vanuselised 247
 mõjustik 15
 mõjuväli 25, 207*, 208*
 mõõdistuskäik 289
 mõõkrohi 100
 mõõl 245
 mõõtkava 286
 mäestike floora 177
 mäestike taimkate 304, 306*, 307*
 mägisibul 62, 107, 192
 mänd 93, 147, 156*, 207* 273*, 337*, 348*, 351
 männik, männimets 260, 273, 347
 märgimeetod 145
 mükofloora 168
 mükoriisa 101
 mükotrofism, mükotroofsus 195, 201
 mükotroofne parasitism 202
 mükotsõnoos 208
 mültumine 250
 mürt 380
 müürlill 107
 naat 126, 183
 naeris 379
 Namibi-Karoo regioon 369, 382
 nanofanerofüüdid 79
 nanofüüton 366
 nanohoorid 287
 nanoreljeef 105
 naturaliseerumine 184
 neeldumiskoeffitsient 45*
 nektion 195
 nelgipuu 383
 nemoraalne vöönd 353
 neoendeam 153
 neofüüdid 182
 neofüütikum 321
 neogeen 319
 Neotroopis, Neotroopiline riikond 383
 netoproduktatsioon 241
 neuston 195
 niidud 246, 279
 niidustep 358
 niiskus, relatiivne 71
 niiskumõõtur 71
 nisu 19*, 49, 53, 62, 380
 nisulill 182
 nišš (ökoloogiline), ökonišš 26, 196
 niširuum 197
 nitrofiilne 100
 nivaalne 306
 normaalspekter 191
 nugipõõsad 192
 nulg 104, 148*, 348*, 351
 nulumets, nulik 347
 nunatak 327
 nurkloendur 235*
 nurmikas 361
 nõges 180, 183
 nõelameetod 227, 234
 nõiakold 349, 350
 nõmmemets 275
 nõmmkann 245
 näitunnus 124
 näivleetunud horisont 79
 nälghein 100, 183
 närbumisniiskus 84
 näsinijn 147*
 nümfeiidid 116

- nüssa 323*
 nüüdismuutus 152
- oaas 370
 oblikas 100, 198*
 oder 53, 57, 62, 93
 ogamalts 366
 ogaõun 184
 ohakas 100, 183, 192
 ohtrus 228, 231*
 oksamuster 269
 oksülofüüdid 342
 oksüüria 61*
 oleander 380
 olelusenergia 30
 oluluskeskkond 15, 18, 69, 74, 194*, 195
 olulusvõitlus 200
 oligohaliinne 20
 oligotroofne e. vähetoiteline 118
 omastatava vee diapasoos OVD 85
 optimumväärtus 18, 19*
 opuntsia 192, 203
 orashein 183, 199
 ordinatsioon 264, 265*, 266*
 ordinatsioon, polaarne 264
 ordoviitsium 319
 organiseerituse tasemed 25
 orutundra 309*, 310
 osa-areaal, osalevila 145
 osakooslus 27
 osi 183, 321
 osmoos 89
 osmootne väärtus 89, 112
 otseindikatsioon 126
- Paapua regioon 383
 padjand 64*, 65
 padjandtaimed 64*
 pagula 153, 327
 paiseleht 123, 183
 paju 68*, 107, 175
 pakasekindlus 65
 palavvööde 297, 311
 paleoendeem 153, 156*
 paleofüütikum 320
 paleogeen 319
 paleosoikum 319
 Paleotroopis e. Paleotroopiline riikond 380
 palmilised 322
 palsa; palsasoo 346
 palünogramm 332
 palünoloogia 332
 palünospekter 332
 paluaru e. paluniit 281
 palumets 247
 palusammal 350
 Pamparegioon 384
 pandan 192
 pangamets 276
 panniksia 130
- pantooptne liigiteke 151
 pappel 367
 parabiosfäär 295
 parapähklipuu 384
 parasitism 201
 parasito-edafon 195
 parasvööde 297, 311
 parthein 198
 partsell 220*
 Patagoonia 386
 patsiendid 211
 pealisted 96
 pedoindikatsioon 125
 peegeldumiskoeffitsient 45*
 peenes 77
 peet 378
 peinomorfism 101
 peitained 191
 pelargoon 385
 penikeel 117, 154
 perekonnalevila 166
 perifüüton 195
 periglatsiaal 325
 periglatsiaalne disjunktsioon 162
 perioodilised tegurid 24
 perm 319
 pesajuur 222
 petahoorid 287
 petrofüüdid 107
 piimjuur 183, 358
 piimohakas 183
 piirdekaart 145
 piiriküsimus (geobotaanikas) 257
 piirkond 179, 284
 pikalaineline kiirgus 38
 pikapäevataimed 53
 pikohoorid 287
 pilliroog 102, 154, 276
 pinnahorisont 212
 pinnamood 105
 pinnase temperatuur 60*
 pinnatuli 104
 pinnavorm 105
 pioneergrupeering 249
 pipar 383
 pirnipuu 378, 380
 pirnloorber 379
 pisikäpp 175
 pistaatsia 357, 380
 pitsatipuu 320
 plaakor 299
 plaatan 161
 planaarne 306
 plankton 195, 252, 310
 pleuston 195
 ploompuu 380
 podokarpus 385
 Pogrebnjaki metsatüpoloogia 292
 pohl 245, 350
 poikilohüdrilised 91

- pojeng 360
 polaaralad 310
 poltaava floora 322
 polügonaalsoo 342
 polükliimaks 251
 polükroonne floora 324
 Polüneesia 383
 polüploideerumine 141
 polüteetiline algoritm 263
 polütoopne liigiteke 150
 polütroopsed tolmeldajad 204
 pooligihalja metsa vöönd 356
 poolkõrb 96, 362
 poolkõrbevöönd 362
 poolparasitism 202
 poolpuhmad 192
 poolsavann 365
 poolpuittaimed 192
 poolpõõsad 192, 364, 380
 pooppuu 153, 154*
 poorsus 82
 populatsioon 28, 130
 populatsioonidünaamika 136
 populatsiooni koosseis 133, 211
 populatsioonilaine 136
 populatsiooni suurus 135
 populatsioonitüüp 134*
 populatsiooniökoloogia 15, 187
 porgand 74
 porss 101
 preboreaalne 337
 preeria 359
 priimula 356
 produktiivsus 238, 295
 produktsioon 30, 238
 produtsendid 26
 progresseeruv areaal 153
 proovipinna meetodid 224, 225*
 proovipinnatud meetodid 225, 226*
 proovitükk 231
 proovivalik, proovivõtt 224
 protsünoos 209, 253
 provints 179, 180, 284
 pruunsamblad 276
 psammofüüdid 107
 psammon 195
 pseudokserofüüdid 97
 pseudorelikt 175
 pseudovikarism 166
 psührofüüdid 95
 psühromeeter 71
 psühromeetriline koefitsient 71
 psühromeetriline valem 71
 psühromesofüüdid 96
 puhastoodang 30
 puhkefaas 66
 puhmad 192
 puhmarinne 213
 puhmarohurinne 213
 puhmastikutaimkond 272
 puhmikpüsikud 276
 pujsniit 279
 puistu 234, 272
 puistu tüüp 274
 puis-älvesraba 217*, 271
 puittüaanid 96
 puittaimed 192
 puittaimkond 260
 puju 22, 97, 182, 192, 199, 364
 pukspuu 67, 174, 329, 356
 punand 183
 punapipar e. paprika 383
 punktikaart 144*
 punktimeetod 145; 227
 putukõis 356
 puud 192, 194
 puuliikide vaheldus 273
 puupiir 306*
 puurinne 213
 puuvillapõõsas 58, 382, 383
 puuvõõrik 192, 203
 põdrakanep 183
 põdrasamblik 55
 põhivöönd 298
 põhjataiga 349
 põisjalg 156
 põisrohi 67
 põld 87
 põleng 104
 põliskooslus 253
 põlluumbrohud 183
 põuakindlus 89
 põõsad 192
 põõsastikutaimkond 271
 päevalill 49, 62, 378
 päklikipuu 328, 355, 382
 päikesekiirgus vt. kiirgus
 pärisaru (niit) 281
 päriskuivustaimed 98
 pärissoolataimed 102
 päritolu-flooraelement 172
 pärn 74, 142, 161, 329, 337* 355
 pääsusilm 100, 163*
 põõgimets, põõgik 240, 355
 põök 104, 148*, 159*, 161, 322, 328, 355, 356
 Püha Helena saar 177, 382
 püranomeeter 36
 püreeter 204, 361
 pürheliomeeter 36
 pürofüüdid 104
 püsikooslus 209, 253
 püsikud 192, 194, 355, 360
 püsiniiskuselisus 91
 püsitulnukad 182
 Q-metoodika 263
 raagtaimed 97
 raba 202, 207, 217*, 349*

- radioaktiivse süsiniku meetod 334
 radioökoloogia 55
 raffiapalm 382
 Rahvusvaheline Bioloogiaprogramm
 129, 295
 raihein 183
 raitlill 203, 374
 rajoneering 178*, 283, 376
 rajoneerimine 282, 283*
 — floristiline 178
 — geobotaaniline 285*
 rajoneerimiskaart 287
 rajoneerimisüksus 179, 284
 rajoon 179, 284
 rannaluide 250*
 rannaniit 281
 rastermeetod 146
 raud-illuviaalne horisont 79
 raudpuu 174
 raunjalg 156
 Raunkiaeri klassifikatsioon 190
 reaktsioon 82, 115
 redis 55
 redokspotensiaal 86
 redutsendid 26
 refuugium 153, 327
 reg 368
 regionaalflora 171
 regionaalsuktsessioon 251
 regioon 179, 180, 284
 regresseeruv areaal 153
 regressiivne populatsioon 135
 regressioon 248
 regulaarjaotumus 232
 rekognoosuurimine 224
 rekonstrueeritud taimkatte kaart 286
 relikt 174, 329, 378
 reliktendeem 153
 reliktitsenter 167
 reljeef 105, 296
 reseeda 182
 respiratsioonenergia 30
 ressursoloogია 186
 režiimid 16
 retrogressiivne suktsessioon 248
 reversioon 310
 ribamuster 269
 rida 269, 274*
 riikkond 179, 180, 284
 riis 49, 53, 58, 379, 382
 rinnaspindala 234
 ringkond 284
 ringmuster 269
 rinne 212, 213*, 234
 risosfäär 75
 ristik 96, 201*, 378
 ristörohi 182, 183
 ristumisbarjäär 139
 R-metoodika 263
 robirohi 153, 166, 203, 245
 robiinia 48
 rododendron 327
 rohtlailiilia 365
 rohtlapõleng 104
 rohttaimed 192
 rohttaimkond 260, 272
 rohukamar 280
 rohumaa 80*, 279
 rohuline 213
 rohostu 280
 ronipüsigud 192
 ronitaimed 96
 roos 74
 roostik 272
 ruderaaltaimed 156, 183
 rukis 62
 rukkilill 182, 183
 rukkiluste 182, 183
 ruse 183
 ruskus 356
 ruumerisoojus 58
 rõigas 183, 379
 rähakorb 366
 rändrelikt 175
 ründumbrohi 183
 ränduripuu 382
 rääm 351
 Rübeli klassifikatsioon 260
 rühmjaotumus 232*

 saagikus 232
 saagopalm 383
 saar (puu) 50, 61, 74, 355
 saarte flora 175
 sademed 87, 298
 sademete muutlikkus 88
 sagedus 229, 231*
 Sahara-Gobi regioon 369, 380
 saksauul 89, 98, 207*, 365
 salat 48, 55
 salumets 122*, 214, 352
 salutammik 355
 salvei 164*, 358
 samblarinne 213
 sammumeetod 236
 sarapuu 65
 sarnasus 262
 sarnasusnäitaja 171
 sarratseenia 101
 sarsazan 366
 savann 241, 381
 savannikõrrelised 375
 savi 77
 savikorb 364
 saviliiv 77
 seahernes 280
 seatapp 367
 sebha 370
 seebilill 186
 seebralill 52

- seeder 164*
 seedermänd 68, 162, 163*, 328, 348*,
 351
 seemnevaru 134, 137
 seenekooslus 208
 seenlill 222, 245
 seesam 382
 segamets, segametsavöönd 81, 352,
 353*
 segapuistu 220, 234
 segetaaltaimed 183
 seisund 135
 sekulaarne muutuvus 152
 seljarohi 126
 selts 259
 seltsivus 216
 semidüstroofne 118
 sepsikas 276
 Serebrjakovi eluvormide liigitus 191
 seriir 368
 servaepekt 209
 sesoonsed muutused 243
 sigmatism 259
 sigur 186
 sihttunnus 124
 siirdesoo 278
 siirdesoorohumaa 281
 silmarohi 203
 silur 319
 sinep 53, 183
 sinihelmikas 215, 251
 sinikas 350
 sininukk 100
 sinilill 49, 59, 122*
 sinningia 63
 sirbik 344
 sirel 174, 184
 sisetemperatuur 62, 343*
 skalaar 266*
 skungikapsas 158
 sojauba 379
 solaarkonstant 35
 soldanell 62
 solifluktsioon 105, 341
 solontšakk 365
 soo 268, 276, 277*, 349*
 soodahein 366
 soojusbilanss 41*
 soojusbilansi võrrand 40
 soojusjuhtivus 58
 soojuskiirgus 38
 soojusvoog 41
 soojusvõõde 297
 sookail 274*
 sooküpress 328, 383
 soolakutaimed 102
 soolakõrb 365
 soolalembene 102
 soolarohi 366
 soolataimed 89, 102
 soolikarohi 362
 soolus 111
 soomets 267
 soopihl 276
 soorohumaa 281
 soostik 271
 soostumine 277
 soostunud niit 281
 sorgo 49, 62
 sotsiatsioon 260
 Sotšava klassifikatsioon 261
 Sørenseni sarnasusnäitaja 171
 spinat 380
 * spetsiatsioon 139
 spontaane floora 168
 stapeelia 97
 stenohaliinne 19
 stenohüdriline 89
 stenotermne 19, 61
 stenotoopne 34
 stepp 6, 81, 241, 361
 stepiaster 48, 360
 stepirohi 358, 359, 361, 362
 stepistumine 246
 stepivöönd 359
 Stokes'i valem 109
 struktuur 211, 227
 — funktsionaalne 211
 — ruumiline 212
 struktuurianalüütiline käsitlus 32
 stsüofüüdid 49
 Stugreni ja Radulescu sarnasusnäi-
 taja 171
 subalpiinne 306
 subassotsiatsioon 259
 subatlantiline periood 338
 subboreaalne periood 338
 subdominant 214
 subelement 172
 subformatsioon 261
 subfossiil 333
 subkontinentaalne 148, 301
 submediterraanne 356
 submeridionaalne 148, 149*
 submontaanne 306
 subokeaaniline 148, 301
 subpolaarne 310
 subtropika, subtropiline 297, 303*,
 311, 368
 Sudaani-Angoola 381
 suhkruroog 62, 382
 suhkrupalm 382
 suitsukindlus 73
 Sukatšovi metsatüpoloogia 274*
 suktessioon 243, 250*
 suktessioonirida 250, 278*
 sukulendid 89, 97, 368*, 381*, 382
 sundpuhkefaas 66
 supramontaanne 306
 suuna-flooraelement 173

- suurtarnakooslus, suurtarnastik 268*, 278*
- sõnajalad 116, 320
- sõnajalgpuud 320
- sõstar 378
- sügavpuhkefaas 66
- sügavusvöönd 310
- sümbiotrofism 201
- sümmorfoloogia 212
- sümpatriline 140
- süngaameonid 140
- süngenees 249, 250*
- süntakson 237, 258
- süntaksonoomia 237
- süntoop, 27
- sünuus 216*, 217*
- sünekoloogia 15, 189
- sürjamets 271
- sürjaniit 281
- süsinikdioksiid 70, 114*
- süsinikuringe 70*
- süsteemid (ökoloogias) 26, 27, 256
- süsteemne ökoloogia 28
- Šennikovi klassifikatsioon 281, 282*
- šibljak 256
- Zürich-Montpellier' koolkond 292
- taassoostumine 251
- taastumine 246
- tagavara 234
- Tahtadžjani rajoneering 376
- taiga 241, 346
- taimegeograafia 11
- taimehoroloogia 12
- taimekooslus 26, 206, 227
- taimestik vt. floora
- taimestiku-valdkond 179
- taimeökoloogia 13
- taimik 280
- taimkate 189, 223, 254, 294
- taimkattekaart 11, 288*, 289*
- taimkattemuster 270
- taimkatteplaan 288*
- taimkattevöönd 299*, 303*
- taimkatte kaardistamine 288*
- taimkatteüksused 258
- taimkond 271
- taimkonnatüüp 261
- takistustermomeeter 56
- takõrr 364
- talblehik 320
- talvekindlus 65
- tamarisk 365
- tamm 50, 103, 337*, 355
- tammik 94, 355, 359
- tarbijad 26
- tarn 175, 215, 276
- taro 382
- tatar 379
- tau 306
- tavapäikud 192
- teeleht 156, 183
- teepõõsas 53, 382
- Teetis 315
- tegur (ökoloogiline) 16, 17, 24
- juhtiv 222
- perioodiline 24
- tegurite asendatavus 23
- teiskultuurtaim 185
- tekapuu 382
- tekiskooslus 253
- tekkekese 167
- tekkekolle 185*
- temperaadne 148, 149*
- temperatuur 19*, 56, 61*, 110
- aktiivne 58
- efektiivne 58
- keskmine 152*
- temperatuuriamplituudid 57
- temperatuurijuhtivus 58
- temperatuurisumma 58
- terahoorid 287
- termistor 56
- termograaf 56
- termokroon 335
- termomeeter 56
- termoperiodism 66
- termoviisor 57
- terofüüdid 190*
- territoriaalsed üksused 282, 286
- Thetys vt. Teetis
- tihedus 108, 228
- tiibpäklipuu 323*, 328, 329
- tiikpuu 382
- till 53
- tinajuurelised 380
- Tjanšan 307*, 308*
- toiduahel 30
- toiduahelate võrk 201
- toitaine 99
- toiterežiim 98
- tolerantsuse diapsoon 19
- tolerantsuse reegel 22
- tolm 77
- tolmeldajad 204
- tolmuteraanalüüs 332
- tomat 384
- tomillaar 357
- toomingas 121*
- toompihlakas 184
- tootjad 26
- topodeem 132
- torkvõsavöönd 370
- tormikahjustused 103
- tradeskantsia 52
- transektimeetod 226
- transgressioon 152, 339
- transpiratsioon 91, 92*

transpiratsioonikoefitsient 92
 triias 319
 trofodünaamiline 32
 trofotoop 274*
 troofiline tase 31, 128
 troopika; troopiline 149*, 368
 troopiline floora 331
 tsirkaadne rütm 243
 tsirkulatsioon 111*
 tsirkumpolaarne 150, 350
 tsitrus 382
 tsonaalne; tsonaalsus 296, 298*
 tsuga 328
 tsönopopulatsioon 132
 tsönotsell 256
 tsükloroorfoos 109
 tsütodeem 132
 tšull 306
 tubakas 53
 tuder 141*, 183
 tugai 367
 tuli 104, 138
 tulikas 96, 183, 192
 tuliürt 360, 361
 tulnukad 181
 tulnuktaimestik 182
 tulbipuu 160*, 161, 323*
 tulp 186, 192, 360
 tumetaiga 347
 tundra, tundravöönd 81, 241, 341
 tunnused (taimekooslustel) 228
 turbasammal 73, 74, 89, 100, 115, 276,
 277
 turbatekitajad 276, 277
 turdpuud, turdpõõsad ja turdpüsikud
 192, 369
 turdtaimed 97
 turvas 78, 276, 277
 tuttpuud ja tuttõõsad 192, 369
 tuul 69, 103
 tuulepuud 103
 tõlkjas 182, 183
 tõrjutud jäänukite hüpotees 167
 tähein 122*
 täisparasiidid 203
 täius 234
 tüpologia, tüpoloogiline klassifikat-
 sioon 258, 271
 tüpoloogiline kaart 283*, 286
 tüvestik 212
 tüvisukulendid 192
 tüübiklass 275, 281
 tüübirühm 275, 281

ubaleht 276
 ubikvistid 19
 udu 73
 udumets 73
 uibuleht 349
 uittaimkond 260

ujutaimkond 272
 Ukraina koolkond 274
 umbrohud 183
 Uppsala koolkond 292
 upsujuur 259
 Uraal 307*
 ussikeel 22, 176, 183, 358
 ussilakk 122*, 192
 ussitatar 245
 uuenemisdünaamika 138
 uustulnukas 182
 Uus-Kaledoonia 383
 Uus-Meremaa 386

vaarikas 183, 198, 378
 vadi 368, 380
 vaeguskujusus 101
 vahapalm 384
 vahekauguste meetodid 225
 Vahemere disjunktsioon 164
 vahemereline kliima 301, 356
 Vahemeremaad 357
 vaht 148, 355
 vahetused 243, 248
 vahevöönd 298
 valdkond 179, 284
 valgepöök 160*, 161, 355
 valgus 36, 37, 109
 valguse neeldumine vees 109
 valgusenõudlus 49
 valguslembene 49
 valgusregulatsioon 54
 valgusstaadium 53
 valitsev liik 211, 214
 vanill 383
 vanuseklass 134
 vanuserühm 134
 vanuselised muutused (kooslused) 247
 varakevadik 361
 varakülm 61
 vareskaer 98, 250*, 367
 vareskold 156
 varis 87
 varjulembene 49
 varjulill 100
 varjataluvus 49
 varsakabi 49
 varud 16
 veeauru rõhk 71, 72*
 veebilanss 94
 veedefitsiit 94
 vee-erosioon 106
 veekogud 39, 117
 veekulu 90
 veerežiim 85, 87
 veerpall-püsikud 360
 veesisaldus 94
 veetaimed 108, 115
 veetaimkond 272
 veetemperatuur 110

- veevajak 94
veevõtt 88
veeõitseng 120
vegetatsioon vt. taimkate
vegetatsioonikaart 286
vegetatsiooniperioodi kestus 81, 241, 351
vegetatsiooniteadus 291
velviitsia 73
vertikaalstruktuur 212, 213*, 214*
vesi 83, 84*, 108
vesihein 156, 183
vesihernes 101, 116
vesihüatsint 151, 203
vesikatk 116
vesilääts 116
vesipall 112
vesipaunikas 175
vesipähkel 116, 117, 174
vesiriis 378
vestfaali floora 320
vihmahalja metsa võond 374
vihmametsad, vihmametsavõond 241, 370, 371*
vihmametsapuud 371
viigipuu 374, 380
viinapalm 383
viinapuu 380
viirsavimeetod 334
vikarism 164
vildik 344
villapuulised 370
villpea 100, 215, 276
violendid 211
virn 183
viskoossus 108
vitaalsus 135, 232
vivipaaria 344
Wrighti fenomen 177
võhumõök 48, 361
võilill 53, 156, 183, 192
võipätkas 101
võnkvars 95, 100
võraparasiidid 203
võrapuud ja võrapõõsad 192
võrastik 212
võrgukaart 147*
võrgumeetod 146
võrkraam 233*
võrm 183
võsukonkurent 198
võsundpüsikud 276
võtmeala 288
võõrkakar 182
vägihein 22, 361
väliveemahutavus 85
väljendusala 224
välk 104
- vääveldioksiid (SO₂) 73
võondid, võondilisus 296, 299*, 303*
võondilisuse tüübid (mäestikes) 307
võotmed 296, 303*
- õhk 69
õhkkond 69
õhuhõljum 69
õhuionisatsioon 69
õhuniiskus 71
õhurõhk 69
õhu saastatus 73
õhutemperatuur 56
õietolmu diagramm 333*
õisluht 164, 166
õitsemiskõver 245
õlipalm 382
õlipuu 357, 380
õnnehein 182
õunapuu 74, 378, 379
õõtsikud 272
- älved, älvekooslused 217*, 268*
äärmustemperatuur 57
- ökobiomorf 189
ökodeem 132
ökoelement 131, 173
ökofüsioloogia 16, 128
ökokliima 29
ökoloogia 12, 15
ökoloogiline amplituud 18, 19*, 274*
— flooraelement 173
— fütogeograafia 12
— nišš, ökonišš vt. nišš
— skaala 223
ökoloogilis-fütotsönoloogiline rida 273, 274*
ökosfäär 27, 295
ökosüsteem 26, 128
ökotoon 209*
ökotoop 27, 206, 220
ökotüüp 131, 143
öökülm 61
ööpäevarütm, ööpäevased muutused 243
öövilge 350
- üherindeühing 216
ülane 59, 164, 165*
üldauramine 93
üldkatvus 233
üldpoorsus 83
üldvahetused 251
üldökoloogia 128
ürgmets 34, 247
ürgtulnukas 182
Ürgvahemeri 315

II LADINAKEELSETE TAIMENIMEDE REGISTER¹

- Abies* (vt. ka nulg) 74, 322, 328
 — *alba* 148*
 — *gracilis* 153
 — *nephrolepis* 348 k, 353*
 — *nordmanniana* 348 k
 — *sachalinensis* 348 k
 — *sibirica* 348*
Acacia 369, 381, 385
Acaena 384
Acantholimon diapensioides 64*
Acanthosicyos 382
Acer (vt. ka vaher)
 — *mono* 353*
 — *monspessulanum* 356
 — *platanoides* 48
 — *pseudoplatanus* 148*
Aceraceae 378
Aconitum 378
Actinidia 322, 328
Adansonia 158, 370, 381
 — *digitata* 158
 — *gregorii* 369
Adenia 369
Adenium 369
Adonis vernalis 358
Adoxa moschatellina 355
Adoxaceae 378
Aegagrophila sauteri 112
Aegopodium podagraria 220*, 355
Aeluropus 366
Aesculus hippocastanum 156 k, 174, 329
Agave 368*, 369, 370
Agrostis tenuis 22*
Aizoaceae 204, 369, 385
Albizzia julibrissin 174, 329, 380
Alchemilla 177
Aldrovanda vesiculosa 174, 327
Alectoris 344
Alhagi camelorum 97, 365
Allium 379
Alnus (vt. ka lepp) 328, 333*
 — (*Alnaster*, *Duschekia*) *fruticosa* 346
Aloe 385
 — *dichotoma* 368*, 369
Alyssum desertorum 362, 365
Amaryllidaceae 385
Amaryllis 385
Amelanchier spicata 184
Ammodendron conollyi 366, 369, 8
Ammothamnus (*Sophora sectio Ammothamnus*) 367
Anabaena 119
Anabasis aphylla 149 k, 364, 369
Anabasis salsa 363, 364, 366
Andromeda polifolia 350*
Andropogon 369
Anemone altaica 164, 165 k
Anemone amurensis 164, 165 k
 — *memorosa* 164, 165 k
 — *quinquefolia* 164, 165 k
 — *ranunculoides* 355
 — *sylvestris* 358
Aneurolepidium pseudoagropyrum (= *Leymus chinense*) 362
Anonaceae 380
Antennaria 177
Aphanothece 119
Apiaceae (*Umbelliferae*) 378
Aponogeton 112
Arabis alpina 345
Araliaceae 380, 383
Araucaria 161, 162 k, 386
 — *araucana* 161, 162 k
 — *bidwillii* 161, 162 k
 — *brasiliana* 161, 162 k
 — *cunninghamii* 161, 162 k
 — *excelsa* 161, 162 k

¹ Tähekesega varustatud leheküljenumbriid viitavad joonistele, k — leviku-kaardile. Uuemas kirjanduses kasutatavad sünonüümid on antud sulgudes. Viide eestikeelsele nimele osutab rohketele viidetele eestikeelsest registrist. Numbrid kursiivkirjas viitavad tahvlitele.

- Arbutus andrachne* 356
 — *unedo* 357, 379
Arctophila fulva 344, 345
Arctous alpina 67, 345, 2
Areca 382
Arecaceae 382
Argyroxiphium 383
Aristida Stipagrostis karelinii 367, 369,
 8
Arnica 177
Artemisia (vt. ka puju) 97, 327, 366,
 369
 — *austriaca* (= *A. repens*) 182,
 361*, 363
 — *frigida* 362
 — *incana* 362
 — *pauciflora* (= *Seriphidium pau-*
ciflorum) 336, 362
 — *pontica* 363
 — *rupestris* 288*
 — *terraealbae* (= *Seriphidium ter-*
rae-albae) 364
Arthroaerua 369
Arthrophytum 366
Asarum europaeum 122*, 355
Asclepiadaceae 385
Asparagus plumosus 385
Asperula odorata 355
Aspidistra 374, 379
Asteraceae 369, 385
Asterionella 118
Asteroxylon 320
Astragalus 343, 368
 — *paucijugus* 367
Astrantia 378
Astrebla 369
Atriplex 62, 369
 — *cana* 363, 366
Aucuba 379
Aucubaceae 378
Aulacomnium 344
Avena (*Avenochloa*, *Helictotrichon*)
pubescens 218*
Azorella 384, 386

Barbula sp. 288*
Bertholletia 383
Betula (vt. ka kask) 328, 333*
 — *cajanderi* 346
 — *exilis* (= *B. nana* ssp. *exilis*) 344
 346, 3
 — *fruticosa* 344
 — *nana* 67, 68*, 158, 344, 2
 — *tortuosa* (= *B. pubescens* ssp.
tortuosa) 346
 — *verrucosa* (= *B. pendula*) 216*
Biota (*Platykladus*, *Thuja*) *orientalis*
 161
Bixaceae 383
Borsczowia 380

Bouteloua 369
Brasenia 327
Brassicaceae 369, 378
Bromeliaceae 383
Bromus 365
 — *riparius* (= *Bromopsis riparia*)
 358, 362
Broussonetia papyrifera 356
Bruniaceae 383
Bryonia alba 356
Bryophyllum 53
Bulbocodium 378
Butomaceae 378
Butyrospermum 381
Buxus 322, 329
 — *colchica* 174
 — *hyrcana* 174
 — *sempervirens* 67, 174, 356

Cactaceae 369, 383
Cakile lapponica 345
Cakile maritima 345
Calamagrostis arundinacea 216*
Calamites 320
Calamus 382
Calligonum 98, 367
Callistephus 379
Callitris 174
Calluna vulgaris (vt. ka kanarbik) 74
Caltha 386
Calystegia sepium 367
Camelina 141
 — *alyssum* (= *C. linicola*) 141*,
 142, 183
 — *sativa* 141*
Campanula 177
 — *media* 53
Campanulaceae 378
Camphorosma monspeliaca 362
Cannaceae 383
Caragana 366
Carduus uncinatus 361*
Carex humilis 358
 — *pachystylis* 365
 — *physodes* 367
 — *pilosa* 220*, 355
 — *verna* (= *C. caryophyllea*) 218*
Carnegiea 368*, 369, 380
Carpinus 160 k, 161, 328
Carpinus betulus 160 k, 161, 337
 — *caroliniana* 160 k, 161
 — *cordata* 161
 — *japonica* 160 k
 — *orientalis* 160 k
 — *laxiflora* 160 k

Carum 74
Carya 328
Caryocaraceae 383
Caryophyllaceae 378

- Cassiope* 342
Castanea sativa 328, 356
Casuarina 369
Casuarinaceae 385
Cedrus atlantica 164 k, 329
 — *brevifolia* 164 k, 329
 — *deodara* 329, 389
 — *libani* 164 k, 329
Centaurea diffusa 361
 — *scabiosa* 92*
Cephalotaceae 385
Cephalotaxus 321
Cerastium maximum 345
 — *ucrainicum* 361
Cerasus maximowizii 353
Ceratium 109, 118, 119
Ceratocephala 365
Ceratonia siliqua 357
Ceratozamia 383
Cercidiphyllaceae 378
Cercidiphyllum 379
Cercidium 369
Cetraria cucullata 341, 344, 1
Cetraria delisei 341, 1
 — *islandica* 74, 344
 — *nivalis* 344
Chaenomeles 379
Chaetomorpha 112
Chamaecyparis pisifera 322, 323*
Chamaerops humilis 379
Chlamydomonas nivalis 340
Chlorophytum 374, 385
Chrysosplenium 378
Cimicifuga foetida 162
Cinnamomum 174, 322
Cineraria 385
Cistanche 367
Citrullus colocynthis 63
Cistus 379*
Cladina 89
Cladonia 288*, 344, 349
 — *pyxidata* 288*
 — *rangiferina* 74
Clematis alpina 310
 — *orientalis* 367
Clivia 385
Clusia 374
Colobanthus crassifolius 386
Combretaceae 380
Commiphora 381
Cordaites 320
Cortaderia 384
Corydalis solida 355
Corylus (vt. ka sarapuu) 333*
 — *manshurica* 353*
Corypha 382
Crassulaceae 369, 385
Crepis 177
 — *paludosa* 122*
Crinum 385
Cryptomeria 378
Cunoniaceae 385
Cuscuta epilinum 183
Cyanea 383
Cyathea 383, 386
Cycas 174
Cyclamen persicum 356
Cymbalaria 107
Cynanchum sibiricum (= *C. acutum*
 ssp. *sibiricum*) 367
Cyperaceae 378
Cytisus 379*

Dalbergia 373*
Daphne mezereum 147 k
Darlingtonia 378
Dasiphora (*Pentaphylloides*, *Potentilla*) *fruticosa* 162
Dasyliirion 369, 370
Degeneriaceae 383
Delphinium 365, 378
Dendrosicyos 381
Dentaria (*Cardamine*) *bulbifera* 355
Desphampsia antarctica 386
 — *arctica* (= *D. brevifolia*) 341
Dicranum 74, 344
 — *scoparium* 216*
Dicksonia 386
Didiereaceae 382
Dinobryon 118
Dionaea 378
Dioscorea balcanica 329
 — *pyrenaica* 329
Diploschistes 364
Dipterocarpaceae 380
Dipterocarpus 382
Dirichium flexicaule 288*, 341
Donatia 384
Donatiaceae 386
Dorema 365
 — *aitchisonii* 7
Doronicum austriacum 310
 — *suffruticosum* 356
Draba 341, 365
 — *incana* 288*
 — *subcapitata* 1
Dracaena draco 379
Drepanocladus 344
Drosera 386
Dryas 342, 345
 — *octopetala* 68, 146 k, 157, 175
Dryopteris 220*
Dupontia fischeri 345*
Durilignosa 357
Duschekia vt. *Alnus fruticosa*

Echium 379
 — *rubrum* 358
Eichhornia crassipes 151

- Elaeagnus* 367
Eleutherococcus 353*, 379
Elodea 116
Elytrigia vt. *orashein*
Empetrum (vt. ka kukemari) 192, 386
 — *nigrum* 345
Encalypta contorta 288*
Encelia farinosa 199, 369
Epacridaceae 385
Ephedra 98, 327, 369
 — *distachya* 175, 338 k, 366
Equisetum (vt. ka osi) 321
Eremophila 369
Eremopyrum 365
Eremurus 365
Erica mackaiana 164, 379*
Ericaceae 385
Eriophorum angustifolium (= *E. poly-*
stachyon) 345
 — *vaginatatum* 345
Erophila verna 361
Eryngium campestre 360
Eschscholtzia 378
Eucalyptus 369, 385
Eucommia 328, 379
Eucommiaceae 378
Eugenia 369
Eupatorium argentatum 53
Euphorbia 62, 379*, 381
Euphorbiaceae 380, 385

Fabaceae 369, 382
Fagus (vt. ka pöök) 159 k, 161, 322,
 328
 — *grandifolia* 161
 — *japonica* 161
 — *orientalis* 356
 — *sieboldii* 161
 — *sylvatica* 148*, 161
Fatsia 379
Faurea salonga 385
Ferocactus 368*
Ferula 369
Festuca ovina 218*, 288*, 369
 — *sulcata* 359, 361*, 362, 363
Ficaria (Ranunculus) verna 355
Ficus 374, 380, 382
 — *scandens* 373*
Filipendula hexapetala (= *F. vulga-*
ris) 218*, 358
Fontinalis 116
Forsythia europaea 329
Fouquieria 369, 380
Fragilaria 119
Frankenia 102, 366
Fraxinus (vt. ka saar) 74
 — *mandschurica* 353*
 — *ornus* 356
Freesia 385
Fritillaria 378

Gagea lutea 360
Galatella villosula 361*
Galeobdolon
 — *luteum* 122*
Galeopsis pubescens 142
 — *speciosa* 142
 — *tetrahit* 142
Galium boreale 218*
 — *verum* 288*, 359
Gardenia 381
Gasteria 382, 385
Gentiana 384
 — *clusii* 166
 — *kochiana* 166
Geranium sanguineum 92*
Gerbera 385
Gesneriaceae 330 k
Geum reptans 61*
Gigantopteris 320
Ginkgo biloba 153, 155 k, 174, 321,
 378
Gladiolus 385
Gleditschia (Gleditsia) caspica 329
Gleichenia 371
Gloeocapsa 119
Glossopteris 321
Goodeniaceae 385
Gramineae, vt. Poaceae
Grevillea 385
Griffithsia 112

Haageocereus 368*
Haberlea 329, 330 k
Haemanthus 385
Halimocnemis karelinii 366
Halocnemum strobilaceum 102, 366
Haloxylon (vt. ka saksauul) 98, 369
 — *aphyllum* 367, 8
 — *persicum* 207*, 365
Hectorellaceae 386
Hedera 192, 322, 387
 — *helix* 337, 357
Helianthemum nummularium (= *H.*
vulgare) 92*, 218*
Helichrysum 385
Hepatica nobilis (vt. ka sinilill) 122*,
 147 k, 355
Hevea 383
Hieracium kuppferi 153
Hierochloa pauciflora 345
Hippeastrum 48
Honkenya 102
Hordeum (vt. oder)
Hosta 379
Humulus 354
Hyacinthella leucophaea 358
Hydrocharis 116
Hylocomium splendens 216
Hypocoon 365

- Hypnum* 288*
— *cupressiforme* 216
Hypochoeris 177

Idria columnaris 369
Ilex 322
— *aquifolium* 356
Iljinia 380
Imperata 371, 382
Iridaceae 385
Iris 140, 379
— *aphylla* 358
— *pumila* 361*
Isoetes 116

Juglans cinerea 322, 328, 355
— *mandshurica* 355
— *regia* 380
Juncus 116
Juniperus communis 288*
— *excelsa* 356
— *oxycedrus* 356
— *semiglobosa* 305*

Kerria 379
Kingia 369
Kleinia 379*
Kochia 62, 369
— *odontoptera* 207*
— *prostrata* 362
Koeleria gracilis 359
Koelreuteria paniculata 356

Lactuca 48
Larrea 369
Larix (vt. ka lehis) 74
— *amurensis* 351
— *gmelinii* 346, 348 k, 3
— *kurilensis* 351
— *russica* 351
— *sibirica* 346, 348 k
Lathyrus sylvestris 354
Lauraceae 382
Laurocerasus lusitanica 357
Laurus nobilis 357, 379
Lebachia 320
Lecanora varia 74
Ledum palustre 274*, 345
Lemna 56, 116
Lepidodendron 320
Leptocarpus chilensis 161
— *ramosus* 161
— *simplex* 161
Leucadendron argenteum 385
Leucanthemum vulgare 358
Leymus 367, 369
Libocedrus 321
Lilium 378
Limonium (= *Statice*) 102, 376, 379
— *latifolium* 362

Linosyris villosa 48
Liquidambar edentata 161, 328
— *formosana* 161
— *macrophylla* 161
— *orientalis* 161
— *styraciflua* 161
Liriodendron 160 k, 161, 174, 322, 323*
— *chinensis* 160 k
— *tulipifera* 160 k

Lithops 204
Livistona 322
Loasa 369
Loasaceae 383
Lobelia 381
Lodoicea 382
Loiseleuria procumbens 67, 157, 158 k,
192, 342
Lolium remotum 183
Lotus corniculatus 218*
Lunaria 378
Lyallia 386
Lychnis (*Silene*) *sibirica* 345
Lycopodium inundatum 158, 321

Macrozamia 385
Magnolia 174, 328
— *kobus* 322, 323*
Mahonia 322
— *aquifolium* 67
Malus 74
Manihot esculenta 383
Marantaceae 383
Marattia 321
Marsilea quadrifolia 174
Matricaria lamellata 207*
Medicago 74
Melaleuca 385
Melosira 119
Mercurialis perennis 355
Mesembryanthemum 369, 382
Metasequoia 174, 321, 378
— *glyptostroboides* 153, 155 k
— *occidentalis* 155 k

Metrosideros 374
Metroxylon 383
Micania 53
Microcoleus 364
Microcystis 118
Mimosaceae 385
Mnium punctatum 216*
Molinia coerulea 216*
Moraceae 380, 382
Moringa 369
Musaceae 380
Myosotis popovii 358
Myrtaceae 383, 385
Myrtus communis 379

Najas 166
Nanophyton erinaceum 366

- Narcissus* 379
Nelumbo (Nelumbium) caspica 174, 329
 — — *nucifera* 174
Nepenthaceae 380
Nepenthes 158
Nephroma 349
Nerium oleander 379
Nicotiana 369
Niedzwiedzka 380
Nolina 369, 370
Nostoc 89
Nothofagus 159 k, 161
 — *antarctica* 161
 — *betuloides* 161
 — *cunninghamii* 161
 — *fusca* 161
Novosieversia glacialis 342, 343 k, 2
Nyctaginaceae 383
Nymphaea lotus 329
Nypa 322, 382
Nyssa sylvatica 322, 323*

Obione 102
Olea europaea 357, 369, 379
Onobrychis arenaria 359
Oreocereus 369
Ophrys 356
Opuntia 368*, 386
Orchidaceae 385
Orobis (Lathyrus) pannonicus 358
Orthothecium chryseum 341, 1
Oryza (vt. riis)
Oscillatoria 120
Osmunda cinnamomea 321, 327
Ostrya carpinifolia 328, 356
Oxalis 369, 386
Oxycoccus (vt. ka jöhvikas)
 — *macrocarpus* 142
 — *microcarpus* 142, 145
 — *palustris* (= *O. quadripetalus*) 142
Oxyria digyna 61*, 345
Oxytropis 343

Pachycereus 368*
Pachypodium 382
Paeonia 360
Pandanaceae 380, 382
Papaver 365
Papuacedrus 383
Paris quadrifolia 122*
Parrotia persica 174, 329, 380
Parthenium 53
Parthenocissus 322
Passifloraceae 383
Paulownia 379
Peganaceae 378
Pelargonium 385
 — *grandiflorum* 53

Peltigera 349
 — *canina* 288*
Pennisetum 381
Persea indica 379
Phaseolus 74
Phellodendron amurense 322, 328, 355, 379
Philadelphus tenuifolius 353
Phillyrea media 357
Phippsia algida 341, 345
Phleum boeheri (= *P. phleoides*) 218*
Phlomis 360, 361
 — *pungens* 362
Phoenix canariensis 379
Phormidium 364
Phormium tenax 386
Phragmites (vt. pilliroog)
Phytolaccaceae 383
Picea (vt. ka kuusk) 74, 220*, 328, 333*, 351
Picea abies 145, 147, 152 k, 336, 348 k, 351
 — *ajanensis* 158, 329, 348 k, 351
 — *glehnii* 351
 — *obovata* (*P. abies* ssp. *obovata*) 145, 336, 346, 348 k, 351, 2
 — *omorica* 156 k, 174, 329
 — *omoricoides* 328
Pimpinella saxifraga 218*
Pinus (vt. ka mänd) 74, 162, 322, 328, 333*, 351, 379*
 — *australis* 104
 — *cembra* 163 k
 — *contorta* 207*
 — *heldreichii* 156 k
 — *koraiensis* 163 k, 353*
 — *pallasiana* 164 k, 356
 — *parviflora* 163 k
 — *pithyusa* 174
 — *pumila* 68, 163 k, 348 k, 351
 — *rigida* 104
 — *sibirica* 163 k, 351, 3
 — *sylvestris* 104, 147, 348 k, 351, 3
Piperaceae 382
Pistacia 357
 — *mutica* 379
 — *vera* 7
Pittosporaceae 385
Platanthera bifolia 205
 — *chlorantha* 205
Platanus 161
 — *occidentalis* 161
 — *orientalis* 161, 380
Platyterium 373
Pleiospilos 204
Pleurozium schreberi 216*
Poa 177, 344
 — *arctica* 344
 — *bulbosa* 361, 365

- Poaceae* (= *Gramineae*) 369
Podocarpus 321, 383
Polygonatum multiflorum 355
Polygonum viviparum 344, 345
Populus davidiana 356
— *diversifolia* 367
— *tremula* (vt. ka haab) 220*
Potania 380
Potentilla 162, 177
Primula 177, 386
— *farinosa* 163*, 346
— *officinalis* (= *P. veris*) 358
Pringlea 386
Prosopis 369, 370
Proteaceae 385
Pseudotsuga 378
Psilophyton 320
Pteridium aquilinum 149 k, 371
Pterocarya pterocarpa 322, 323*, 328
Pulmonaria 378
— *obscura* 355
— *officinalis* 122*
Pulsatilla patens 358
Punica granatum 329, 380
Puya 369
Pyrethrum 204
— *achilleifolium* 362
— *millefoliatum* 361

Quercus (vt. ka tamm) 323, 328, 333*
— *castaneifolia* 356
— *cerris* 356
— *coccifera* 379
— *hartwissiana* 356
— *ilex* 357, 379
— *mongolica* 355
— *pubescens* 356
— *robur* 48
— *suber* 357

Rafflesia 203, 374
Raillardia (= *Raillardia*) 176
Ramalina farinacea 74
Ramonda 329, 330 k, 378
— *pyrenaica* 329
Ranunculaceae 369, 378
Ranunculus 385
— *bulbosus* 218*
— *polyanthemos* 358
Ravenala 382
Reaumuria 366
Reseda luteola 182
Restionaceae 385
Rhacomitrium 341, 344 (= *Racomitrium*)
— *lanuginosum* 341
Rhinanthus aestivalis 166
— *osiliensis* 153
— *vernalis* 166

Rhipsalis 96
Rhododendron 177, 310, 323, 327, 329
— *caucasicum* 174
— *ferrugineum* 166
— *hirsutum* 166, 310
— *lapponicum* 327
— *ponticum* 174, 329
Rhynia 320
Ricinus 381
Robinsonia 384
Roridulaceae 383
Rosa 74
Rosaceae 378
Rubiaceae 383
Rubus arcticus 342
— *chamaemorus* 342, 345, 346
Ruscus ponticus 356

Sagittaria 117
Saintpaulia 374, 381
Salicaceae 378
Salicornia 102
— *herbacea* (= *S. europaea*) 366
Salix 328
— *glauca* 344, 345
— *herbacea* 68*, 158
— *lanata* 344
— *lapponum* 344
— *polaris* 68*
— *reticulata* 157
Salsola 62, 369
— *arbuscula* 366
— (*Climacoptera*) *crassa* 366
— *kali* 102
— *laricina* 366
— *paletzkiana* 367
— *richteri* 367
— *soda* 102
Salvia grandiflora 164 k, 358
— *nemorosa* 362
Salvinia natans 116, 174, 327
Sansevieria 48
Sarcodes 378
Sargassum 311
Sarothamnus 97
Sarracenia 378
Satureja acinos (= *Acinos arvensis*) 218*
Saxifraga 378, 384
— *cernua* 341, 342
— *oppositifolia* 68*, 341, 345, 1
Saxifragaceae 378
Scabiosa columbaria 218*
Scenedesmus 56
Scheuchzeria palustris 217
Scheuchzeriaceae 378
Scirpus 116
Schivereckia 162
Scilla sibirica 355
Scrophularia nodosa 355

- Selkirkia* 384
Senecio 177, 381*, 385
 — *integrifolius* 358
Sequoia 322, 328, 378
 — *langsdorfii* 155 k
 — *sempervirens* 155 k
Sequoiadendron 174, 321, 378
Seriphidium 366
Sesamum 381
Shorea 382
Sigillaria 320
Silene acaulis 67, 342, 345
 — *nutans* 288*
Smilax aspera 357
Socotora 381
Solanaceae 369, 383
Solanum 369
Sonchus 379
Sorbus intermedia 154 k
Spartina alternifolia 142
 — *anglica* (= *S. townsendi*) 142
 — *maritima* (= *S. stricta*) 142
Spartocytisus 379*
Spergula maxima (= *S. arvensis* ssp. *maxima*) 183
Sphagnum (vt. ka turbasammal) 74, 89
 — *balticum* 217
 — *cuspidatum* 217
 — *fuscum* 100, 217
 — *magellanicum* 217
 — *rubellum* 100, 217
Sphenophyllum 320
Spinifex 385
Spirodela 116
Stachys alpina 310
Stapelia 369, 382
Stellaria holostea 122*, 355
Sterculiaceae 380
Stipa 359, 385
 — *capillata* 361
 — *joannis* (= *S. pennata* ssp. *pennata*) 358, 6
 — *lessingiana* 361
 — *rubens* (= *S. zaleski*) 362
Stipa sareptana 362
 — *ucrainica* (= *S. zaleski* *ucrainica*) 361
Stratiotes 378
Stratonostoc 364
Suaeda 102, 366, 369
 — *lipskyi* 207*
Symplocarpus foetidus 158
Syringa vulgaris 174

Tabellaria 118, 120
Tamarix 102, 365, 369
Tanacetum sibiricum 362
Taraxacum 177
Taxodium 322, 328, 383

Taxus (vt. ka jugapuu)
 — *baccata* 144 k
 — *brevifolia* 144 k
 — *canadensis* 144 k
 — *chinensis* 144 k
 — *cuspidata* 144 k
 — *floridana* 144 k
 — *globosa* 144 k
 — *wallichiana* 144 k
Thamnia 341, 344
 — *subuliformis* 341, 1
Theobroma 383
Thuidium abietinum 288*
Thuja 74, 161
 — *occidentalis* 161
 — (*Biota*, *Platyclusus*) *orientalis* 161
 — *plicata* 161
Thymus serpyllum 288*
Tectona 382
Tidestromia oblongifolia 62
Tilia (vt. ka pärn) 74, 161, 328, 329, 333*
 — *americana* 161
 — *amurensis* 142, 161, 353*
 — *cordata* 142, 161, 220*
 — *mandshurica* 329
 — *sibirica* 142
 — *tomentosa* 174, 329*
Tillandsia 383
Tortula tortuosa 288*
Trachycarpus 322
Tradescantia 52, 374
Tragopogon orientalis 358
Trapa natans 116, 174, 337
Trifolium (vt. ristik)
 — *montanum* 358
 — *pratense* 74*
Triodia 369, 385
Triticum (vt. nisu)
Tropaeolaceae 383
Tsuga 328, 378
Tulipa 360
 — *schrenkiana* 361

Ulmus 328, 333*
Umbelliferae (= *Apiaceae*) 378
Urtica 385
Utricularia 116

Vaccinium myrtilus (vt. ka mustikas) 216
 — *vitis-idaea* (vt. ka pohl) 216
Vallisneria spiralis 116, 329
Veratrum nigrum 359
Verbascum 167 k
 — *phoeniceum* 361
Veronica spicata 218*
 — *verna* 361
Viburnum tinus 357

Victoria 383
Viola 384, 385
— *calaminaria* 126
Viscum 203
— *album* 337
— *coloratum* 354
Vitis 322

Weigela 379
Welwitschia 382
Wulfenia carinthiaca 329

Xanthorrhoea 385

Yucca 369, 370, 380

Zamia 383
Zantedeschia 385
Zea (vt. *mais*)
Zebrina 52
Zelkova carpinifolia 329
— *cretica* 329
Zilla 369
Zingiberaceae 380, 382
Zygophyllaceae 368
Zygophyllum 368

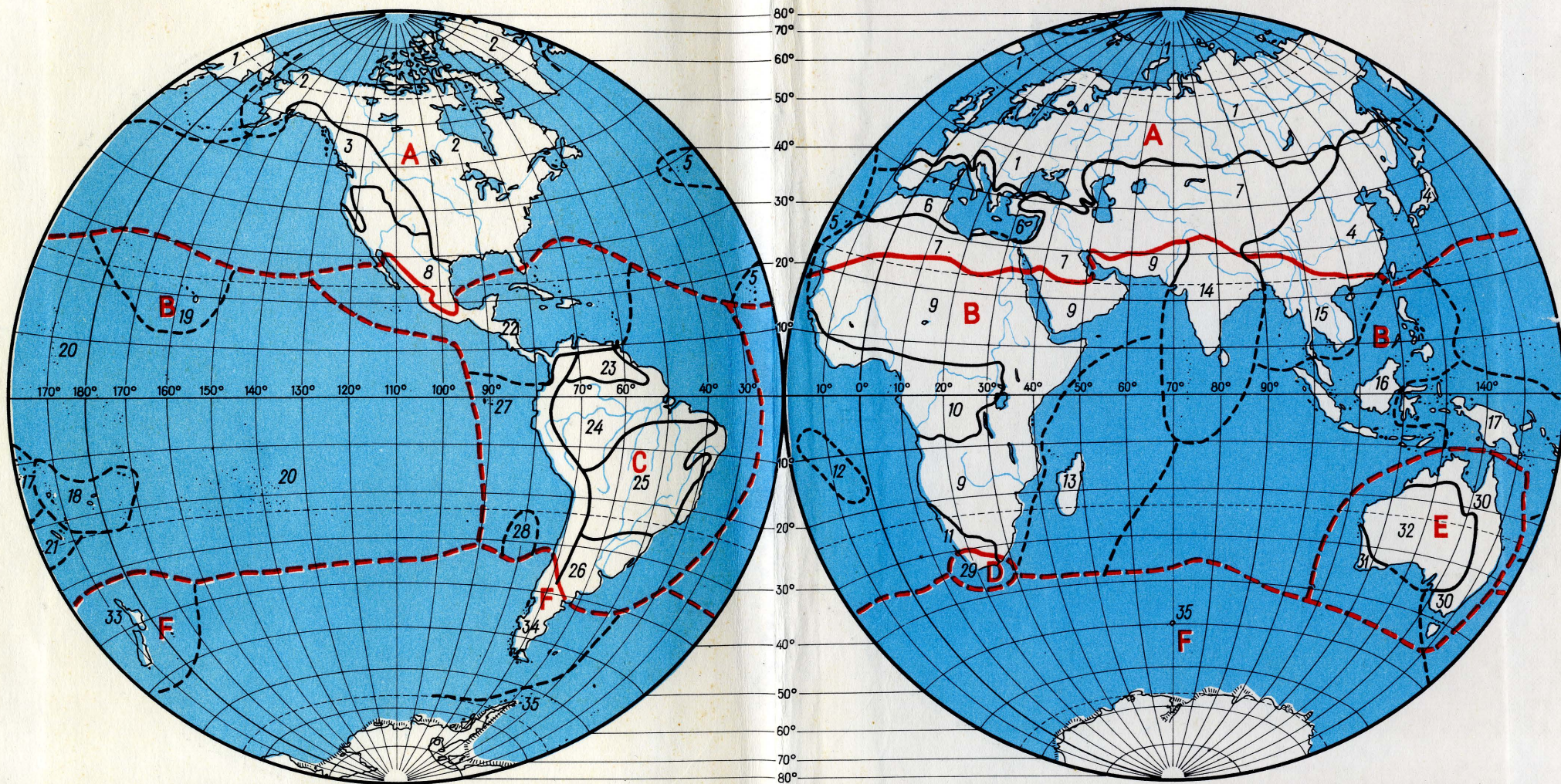
Ботаника III. Составитель Виктор Викторович М а з и н г. На эстонском языке. Художник-оформитель Г. П а н т. Издательство «Валгус», Таллин.
Toimetaja A. Arak. Kunstiline toimetaja M. Niin. Tehniline toimetaja A. Muna. Korrektor E. Petser.
ИБ № 1018.

Laduda antud 24. 04. 78. Trükkida antud 18. 05. 79. Formaats 60×90/16. Trükipaber nr. 1. Kiri: literaturnaja. Kõrgtrükk. Tingtrükipoognaid 26+0,5 (kleebised)+0,25 (ees- ja tagaleht). Arvestuspoognaid 31,87. Trükiarv 3000. Tellimuse nr. 1917.

Hind rubl. 1.50.

Kirjastus «Valgus», 200090 Tallinn, Pärnu mnt. 10. H. Heidemanni nim. Trükikoda, 202400 Tartu, Ülikooli 17/19. I.

MAISMAA FLORISTILISE LIIGESTUSE KAART



A. Holarktiline riikond: 1 — Euro-Siberi; 2 — atlantilise Põhja-Ameerika; 3 — Kaljumäestiku; 4 — Ida-Aasia; 5 — Makaroneesia; 6 — Mediterraanne (Vahe-mere); 7 — Sahara-Gobi; 8 — Madreaani regionon.

B. Paleotroopiline riikond: 9 — Sudaani-Angoola; 10 — Ginea-Kongo; 11 — Namibi-Karoo; 12 — Püha Helena ja Ülestõusmise (Ascensioni) saarte; 13 — Madagaskari; 14 — India; 15 — Indo-Hiina; 16 — Malai; 17 — Paapua; 18 — Fidži; 19 — Havai; 20 — Polüneesia; 21 — Uus-Kaledoonia regionon.

C. Neotroopiline riikond: 22 — Kariibi; 23 — Guajaana; 24 — Amazonase; 25 — Kesk-Brasiilia; 26 — Pampa; 27 — Andide; 28 — Fernandese regionon.

D. Kapimaa riikond: 29 — Kapimaa regionon.

E. Austraalia riikond: 30 — Kirde-Austraalia; 31 — Edela-Austraalia; 32 — Kesk-Austraalia regionon.

F. Holantarktiline riikond: 33 — Uus-Meremaa; 34 — Patagoonia; 35 — Antarktiliste saarte regionon.