

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND

Tõnu Raitviir

Valguse kvaliteedi erinevus puude varjus ja rohustu varjus

Magistritöö

Juhendaja: Prof. Kristjan Zobel

TARTU 2013

Sisukord

Sissejuhatus.....	3
Fenotüübiline plastilisus.....	3
Valgusreaktsioonid.....	4
Erinevad varjutüübid ja plastilisuse varieeruvus.....	6
Materjal ja meetodika.....	10
Esimene uuring.....	10
Teine uuring.....	12
Andmete analüüs.....	14
Tulemused.....	15
Arutelu.....	20
Kokkuvõte.....	23
Summary.....	24
Tänuavaldused.....	25
Kasutatud kirjandus.....	26

Sissejuhatus

Taimed kasvavad suuremal osal meie planeedi maismaapinnast, välja arvatud mõned väga ekstreemsed piirkonnad, pidades sealjuures toime tulema erinevate keskkonnatingimustega ja ka konkurentsiga teiste taimede poolt. Konkureeritakse erinevate kasvuks vajalike ressursside pärast, milledest üheks peamiseks, kui mitte kõige olulisemaks, on valgusressurss, täpsemalt fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (ingl. k. *photosynthetically active radiation* ehk PAR) – elektromagnetkiirgus lainepikkusega ligikaudu 400 kuni 700 nm.

Fenotüübiline plastilisus

Sama genotüübiga isendite võimet produtseerida erinevaid fenotüüpe nimetatakse fenotüübiliseks plastilisuseks (Bradshaw 1965; Sultan 2000). Muutlikes keskkonnatingimustes on fenotüübiline plastilisus paljude taimede ellujäämiseks hädavajalik omadus, kuna plastiline taim suudab aktiivselt muuta nii morfoloogilisi kui füsioloogilisi tunnuseid vastavalt keskkonnatingimustele (Ballaré *et al.* 1994; Sultan 2000). Plastilised reaktsioonid avalduvad taime elutsükli jooksul erinevates ruumi- ja ajaskaalades, alates kiirest valkude liikumisest fotosüsteemide vahel kuni aastatepikkuse võra ja juuresüsteemide kujunemiseni (Aphalo *et al.* 1999). Plastilised reaktsioonid sõltuvad geenide ekspressiooni muutustest ja täidavad mitmeid rolle, nagu ainevahetuse tasakaalu säilitamine, ressursside hankimine ja kaitse konkurentide ning herbivooride eest (Aphalo *et al.* 1999; Callaway *et al.* 2003).

Plastilisus on genotüübi omadus, mis on evolutsiooni käigus loodusliku valiku tulemusena tekkinud. Kui plastilisus tõstab taime kohasust, siis nimetatakse seda aktiivseks või ka adaptiivseks plastilisuseks (Schmitt *et al.* 2003; Bell & Galloway 2007). Plastilisust, mis kohasust ei mõjuta, nimetatakse passiivseks plastilisuseks. Tavaliselt avaldub passiivne plastilisus taimedel ressursivaestes ja kasvuks vähesobivates keskkondades (Dorn *et al.* 2000; Bell & Galloway 2007). Mõnedel juhtudel võivad aktiivne ja passiivne plastilisus avalduda fenotüübis samaaegselt, mistõttu adaptiivse plastilisuse hindamiseks on vaja lahutada aktiivne ja passiivne komponent ning uurida neid eraldi (Dorn *et al.* 2000).

Kõik taimeliigid ei ole ühtviisi plastilised, kuna nende võime ümbritsevast keskkonnast signaale vastu võtta ja plastilise reaktsiooni ulatus on erinev. Suurema plastilisusega taimed suudavad edukamalt reageerida keskkonnatingimuste muutustele ja tõenäoliselt on nende ökoloogiline nišš laiem, seetõttu peetakse neid tavaliselt generalistideks (van Tien-deren 1991; Sultan 2000).

Valgusreaktsioonid

Valgus on kõigist taime elutegevust mõjutavatest faktoritest ajas ja ruumis tõenäoliselt enim muutuv, sobides seetõttu hästi adaptiivse plastilisuse uurimiseks (Steinger *et al.* 2003). Enamus taimi kogeb oma elu jooksul varjutamist, ilmselt seetõttu on taimedel arenenud mitmesugused valgust tajuvad pigmendid ja reaktsioonid varjutamisele.

Taimede reaktsioonid varjutamisele varieeruvad liigiti sõltuvalt nende kohastumusest. Varjutaluvad liigid püüavad varju tingimustes suurendada valguse neelamise efektiivsust – lehed on õhemad ja klorofüllü kontsentratsioon lehtedes suurem. Lisaks esinevad lehtedes läätsekujulised epidermirakud, mille ülesandeks on koondada valgust mesofüllü (Boardman 1977). Lehed võivad sõltuvalt valgustingimustest varieeruda ka ühe isendi piires – kõrgemal asuvad ja seega valgusele rohkem eksponeeritud lehed on väiksemad ja paksemad ning alumised lehed suuremad ja õhemad. Sageli kasutatakse lehtede kirjeldamiseks tunnust lehe eripind (*specific leaf area* ehk SLA), mis on lehe pindala ja kuiva biomassi suhe (Gurevitch 2002). Lehtede paksust on küllaltki ebamugav mõõta ja ainult eripinnast ei piisa paksuse usaldusväärseks hindamiseks, sest lehtede struktuur ja veesisaldus võib suures ulatuses varieeruda. Siiski on lehe paksust adekvaatselt võimalik hinnata eripinna ja kuivaine sisalduse (*leaf dry matter content* ehk LDMC) kaudu, kus lehe paksust kirjeldab valem $(SLA \times LDMC)^{-1}$ (Vile *et al.* 2005).

Varju vältivatel liikidel esineb palju erinevaid reaktsioone varjutamisele, milledest peamine on kiirenenud pikkuskasv – oluliselt pikenevad varrelülid ja leherootsud (Smith & Whitlam 1997; Franklin 2008). Lisaks muutub ka lehtede nurk varre suhtes väiksemaks, nii et lehed kasvavad rohkem suunaga ülespoole (Whitelam & Johnson 1982; Moreno *et al.* 2009). Võib arvata, et kõik ressursid on suunatud varju käest välja kasvamisele, sest var-

ju tingimustes väheneb või kaob täielikult varre hargnemine, säilitusorganid muutuvad väiksemaks, lehed muutuvad õhemaks ja SLA kasvab (Smith & Whitelam 1997; Steinger *et al.* 2003; Griffith & Sultan 2005; Franklin 2008).

Varju tajumisel peetakse kõige olulisemaks signaaliks punase ja kaugpunase valguse (R:FR) madalat suhet (Ballaré *et al.* 1990; Smith & Whitelam 1997; Smith 2000), aga tähtis on ka kogu PAR-i intensiivsus (Ballaré *et al.* 1991; Ballaré 1999; Franklin & Whitelam 2005). Suhteliselt vähe on uuritud sinise valguse rolli varju tajumisel, kuid on andmeid, et valguse vähenenud intensiivsus 450 nm piirkonnas kiirendab pikkuskasvu sõltumatult R:FR suhtest (Ballaré *et al.* 1991).

Hariliku müürlooga näitel on leitud, et varjutamisel väheneb lehe pindala (Devlin *et al.* 1999), aga see reaktsioon ei esine kõikidel liikidel ühtviisi (Smith & Whitelam 1997). Eri-nevates katsetes neutraalse varju (normaalne R:FR) ja roheline varjuga (madal R:FR) on leitud, et lehe pindala vähenemist põhjustab eelkõige PAR-i madal intensiivsus (Griffith & Sultan 2005; Kurepin *et al.* 2007). Reaktsioon madalale R:FR-ile oli liigiti erinev ja sõltus sealjuures ka PAR-i intensiivsusest – näiteks hariliku päevalille (*Helianthus annuus*) ja mõru kirburohu (*Polygonum hydropiper*) lehe pindala ei reageerinud madalale R:FR suhtele kõrge PAR-i intensiivsuse juures kasvades üldse (Griffith & Sultan 2005; Kurepin *et al.* 2007), kuid hariliku kirburohu (*Polygonum persicaria*) lehe pindala vähenes oluliselt (Griffith & Sultan 2005). Seevastu madala PAR-i intensiivsuse juures põhjustas madal R:FR neil liikidel hoopis lehe pindala suurenemise võrreldes normaalse R:FR-iga.

Veel on varjutamise reaktsioonidena märgitud lehetede klorofüllisalduse vähenemine ja suurenenud apikaalne dominantsus (Smith & Whitelam 1997). Kui varjutamine jätkub ja taimel ei õnnestu varjust välja kasvada, siis algab õitsemine tavapärasest varem (Devlin *et al.* 1999; Donohue *et al.* 2001). Kokkuvõtvalt nimetatakse kõiki eelkirjeldatud taimede reaktsioone varju vältimise sündroomiks (*shade avoidance syndrome*) (Franklin & Whitelam 2005).

Lisaks valguse neelamisele taimede lehed ka peegeldavad valgust, toimides osaliselt selektiivse filtrina ja osaliselt peeglina (Aphalo *et al.* 1999). Nii lehti läbiva kui ka lehtedelt

peegeldunud valguse spektraalne koostis on muutunud võrreldes otsese päikese kiirgusega, sest klorofüll neelab suure osa punasest ja sinisest valgusest. Kooslustes kasvavatel taimedel ilmnevad varju vältimise reaktsioonid juba enne seda, kui lehtedele langeb otsene vari ja selles on tähtis osa just peegeldunud valgusel (Ballaré *et al.* 1987; Ballaré *et al.* 1990; Rajcan *et al.* 2004; Liu *et al.* 2009; Green-Tracewicz *et al.* 2011).

Erinevad varjutüübid ja plastilisuse varieeruvus

Looduslikes kooslustes võib valguse hulk ja kvaliteet suures ulatuses varieeruda nii ajas kui ruumis. Enamus katseid uurimaks taimede reaktsioone valgussignaale on tehtud tingimustes, kus signaal püsib katse jooksul muutumatuna (Ballaré *et al.* 1987; Devlin *et al.* 1999; Kurepin *et al.* 2007; Masuda *et al.* 2007). Vähesel määral on uuritud erinevatest suundadest saabuvate erinevate valgussignaalide mõju ja signaali muutumist ruumis (Rajcan *et al.* 2004; Skálová 2010).

Suur plastilisus pikkuskasvus võib olla vastuseks vertikaalsele valgusgradiendile, mis tekib rohustu sees (Huber *et al.* 1998). Rohttaimede puhul võib varre ja lehtede pikenedamine olla kõige olulisemaks varju vältimise mehhanismiks (Huber & Wiggerman 1997; Leeftang *et al.* 1998). Rohurindes väheneb valguse intensiivsus ülalt alla liikudes (Huber & Wiggerman 1997) ja alt üles kasvaval taimel on seega võimalus saada positiivset tagasisidet, mis annab taimele märku, et kõrgemale kasvades on lootust pääseda parematesse valgustingimustesse. Nii on loim-vesipaunika (*Hydrocotyle vulgaris*) näitel leitud, et valgusgradiendis avalduvad tüüpilised varjutamisele järgnevad pikkuskasvu reaktsioonid tugevamini kui ühtlases varjus (Leeftang *et al.* 1998).

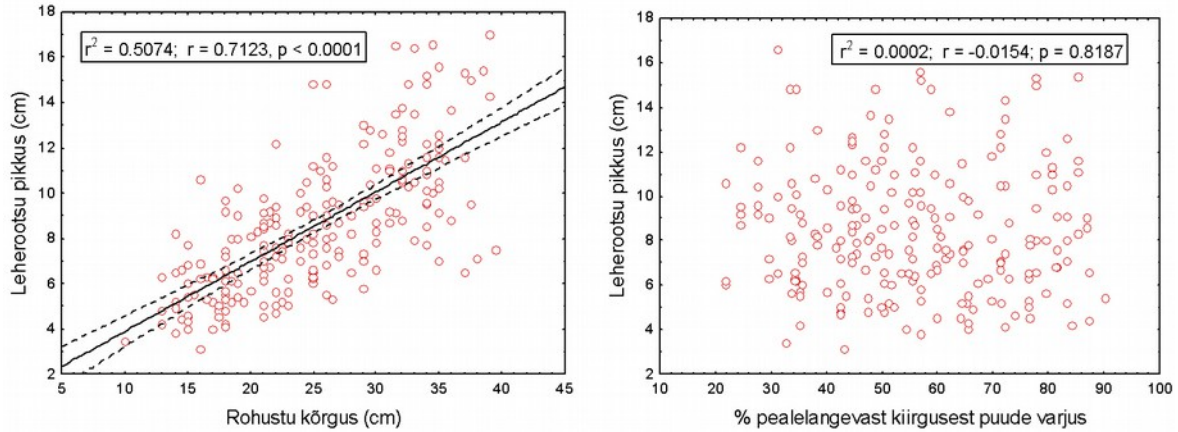
Puude vari erineb valguse kvaliteedi ja ruumilise struktuuri poolest rohustu varjust. Puud küll vähendavad valguse intensiivsust ja muudavad R:FR suhet, aga vertikaalne gradient puudub (Bell & Galloway 2007) või on rohttaimedele kättesaadavast ruumiskaalast väljas (Leuchner *et al.* 2005). Suure katvusega metsades jõuab ainult 0,5 – 5% valgusest läbi puude võra rohurinde taimedeni. Sõltuvalt Päikese asendist ja pilvede liikumisest taevast ning puude okside liigutavast tuulest, pääseb läbi võras tekkivate ja kaduvate avade maapinnani valgus, mis tekitab ühtlase madala R:FR suhtega hajusa kiirguse foonile päike-

selaike (i.k. *sunflecks*). Päikeselaiatud on muutuva suurusega ja liikuvad, aga nende tähtsus alustaimestiku jaoks on küllaltki suur. Selgel päikesepaistelisel päeval võib kuni 85% kogu päevasest valguskiirgusest jõuda rohurinde taimedeni päikeselaiatud kaudu (Chazdon & Pearcy 1991).

Rohustus esineb lisaks vertikaalsele valgusgradiendile alati ka tugev külgsuunaline R:FR signaal naabritelt peegelduva valguse näol, mida puude varjus ei ole või on oluliselt nõrgem. Kuna taimed tajuvad külgsuunast tulevat R:FR signaali varrega (Ballaré *et al.* 1990) ja horisontaalselt paiknevad lehed seda oma asetuse tõttu ei näe, siis võib leiduda liike, mis suudavad eristada rohustu varju ning puude varju (Schmitt *et al.* 1999). Selline oskus diferentseerida erinevaid kasvukohti valgustingimuste alusel ja vastavalt reguleerida plastilisi reaktsioone oleks taimedele suure tähtsusega, andes võimaluse vältida ressurside asjatut raiskamist ja suurendades kohasust.

Katsetes liikidega süstlehine teeleht (*Plantago lanceolata*) ja *Impatiens capensis* võrreldi varjulistest ja valgusrikastest kasvukohtadest pärinevate genotüüpide reaktsioone simuleeritud varjutamisele. Leiti, et erinevatest populatsioonidest pärit samaliigilistel taimedel avaldub plastilisus erinevalt – avatud kasvukohtade taimedel on varju vältimise reaktsioonid madala R:FR suhte juures tugevamad, kui taimedel, mis pärinevad varjulisematest kasvukohtadest (Dudley & Schmitt 1995; van Hinsberg & van Tienderen 1997; von Wettberg & Schmitt 2005). Eelmainitud juhtudel esines varju vältimise reaktsioon alati ning varieerus ainult selle tugevus. Veelgi huvitavamaid tulemusi on aga saadud katsetes liikidega värvi-paskhein (*Serratula tinctoria*) (Semchenko & Zobel 2007) ja harilik maarjalepp (*Agrimonia eupatoria*) (Mägi *et al.* 2011), kus varju vältimise reaktsioonid avaldusid rohustu varjus, aga mitte puude varjus. Värvi-paskheina katses leiti leherootsu pikkuse ja ümbritseva rohustu kõrguse (mis korreleerub valgustatusega) vaheline seos, kuid puude varjus ei reageerinud leherootsu pikkus kuidagi valgustatusele (Joonis 1). Hariliku maarjalepa puhul reageerisid puu varjule ja rohustu varjule erinevalt varre pikkus, õisiku pikkus ja lehe eripind (Mägi *et al.* 2011).

Selliseid erinevusi võib pidada adaptiivseks, sest varjutamise reaktsioonina suurenenud pikkuskasv võimaldab rohttaimede naabruses varju vältida, kuid puude varjus oleks tegemist asjatu ressursikuluga.



Joonis 1: Väarvi-paskheina leherootsu pikkuse seos ümbritseva rohustu kõrgusega ning täielik seosetis puude võra läbiva kiirgusega (avaldamata, trükitud K. Zobeli ja M.Semtšenko loal).

Nagu eelnevast selgus, on taimede reaktsioonid valgusele ja valguse spektraalse koostise tajumise võime mitmekesine, seega võib eeldada, et ka erinevat tüüpi varjude eristamine sõltub fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse kvaliteedist. Enne eksperimentaalseid katseid taimedega on vaja uurida PAR-i ja R:FR seost ning valguse ajalise dünaamikat nii puude varjus kui rohustu varjus, et tuvastada võimalikud erinevused varjutüüpides. Käesolev töö põhineb järgmistel hüpoteesidel:

1. Eelnevate tööde põhjal võib oletada, et taimed kasutavad ära PAR-i kättesaadavuse ja R:FR vahelise seose erinevust puurindes ja rohustus. Kuna puistus osalevad varjutamises ka tüved ja oksad, mis erinevalt lehtedest ei mõjuta märgatavalt R:FR suhet, siis oletan, et puude all on vari vähem „roheline“ kui rohustus;
2. Taimed suudavad tajuda valguse kvaliteedi ajalisi-ruumilisi mustreid ning reageerivad erinevatele mustritele erinevalt. Puude varjus esineb suhteliselt suuri valguslaike, mille ajalisi-ruumilised parameetrid sõltuvad suuresti päikese liikumisest, aga sellised laigud puuduvad rohustu varjus. Oletan, et puittaimedest erinev võra ruumiline struktuur ja tuule mõju rohttaimede põhjustab rohustu

varjus valguse kvaliteedis ja kättesaadavuses lühiajalisi kiireid muutusi ning valguse varieeruvus puude varjus ja rohostu varjus on seetõttu erinev.

Ülaltoodud hüpoteesid on püstitatud selleks, et rajada adekvaatse disainiga poti- ning aiaeksperimente uurimaks milliste signaalide alusel taimed puu- ja rohuvarju eristavad. Eksperimentaalsele kontrollimisele peavad eelnema vaatluslikud uuringud, kus tuleb esiteks selgitada, kas varju „roheline” rohttaimede ja puude varjus tõepoolest erineb. Teiseks on vajalik uurida, millised on puittaimede ja rohttaimede varjus PAR-i ajalise ning ruumilise varieeruvuse erinevused, eesmärgiga nende oletatavate erinevuste olulisust taimede plastilise vastuse kujunemisel eksperimentaalselt testida. Põhjalikud võrdlevad uuringud valgussignaali ajalise-ruumilise muutlikuse kohta erinevat tüüpi varjus tänini praktiliselt puuduvad. Selle töö üks olulisi eesmärke on seega selgitada, millistest aja- ja ruumiskaaladest varju varieeruvuse erinevusi tuleks üldse otsida, soovides edaspidises töös saadud tulemusi eksperimentide adekvaatsel planeerimisel rakendada.

Materjal ja metoodika

Valguse kvaliteedi ja kättesaadavuse ajalis-ruumilise varieeruvuse mõõtmine võrdlevalt puittaimede ning rohhtaimede varjus, erineva PAR-i kättesaadavuse tingimustes, toimus kahes järgus. Esimese uuringu eesmärk oli kontrollida hüpoteesi 1 – valgustatuse ehk PAR-i kättesaadavuse seost punase-kaugpunase valguse suhtega (R:FR) nii puude varjus kui rohuvarjus. Teine uuring viidi läbi hüpoteesi 2 kontrollimiseks, et tuvastada valgussignaali varieeruvust erinevates ajaskaalades puude varjus ja rohuvarjus.

Esimene uuring

Uurimisalad

Valguse mõõtmine toimus kahel uurimisalal, millest ühte iseloomustab erineva liituvusega puu- ja põõsarinde olemasolu (võimalik väikesel pindalal leida nii puittaimede poolt varjutamata kohti kui ka vahepealses ning sügavas varjus kasvavaid rohhtaimi, taimepopulatsioonid kogevad seega väga varieeruvaid varjutamistingimusi), teist aga puu- ja põõsarinde täielik puudumine (taimepopulatsioonid kasvavad ainult rohuvarjus).

Kirjeldatud tingimustele vastasid hästi Laelatu puisniit ($58^{\circ}35'N$, $23^{\circ}34'E$) ja Kasari jõe luht Kloostri silla juures ($58^{\circ}45'N$, $23^{\circ}50'E$). Mõlemil alal on juba pikka aega läbi viidud mitmesuguseid taimeökoloogilisi uurimistöid ja Laelatu puisniidult leiti ka juba mainitud värvi-paskheina erinev reaktsioon puu- ja rohuvarjule (Semchenko & Zobel 2007).

Laelatu puisniit asub Lääne-Eestis, Puhtu-Laelatu looduskaitsealal. Puisniidu kogupindala on 150 ha, millest 1997. aasta andmete kohaselt niidetakse regulaarselt pelgalt 15 ha (Kukk & Kull 1997). Laelatu puisniidu levinumad puuliigid on harilik tamm (*Quercus robur*), harilik saar (*Fraxinus excelsior*), harilik vaher (*Acer platanoides*) jt lehtpuud ning niidu erinevates osades varieerub puuvõrade katvus suures ulatuses, nii et kohati on alustaimestik täielikult puude varjus.

Kasari jõe luht asub samuti Lääne-Eestis ja kuulub Matsalu rahvusparki koosseisu. Kliimatilised tingimused mõlemal uurimisalal on sarnased. Aasta keskmine õhutemperatuur on 6°C ja sademete hulk 650 – 700 mm (Jaagus 1999). Kasari jõe luhal puid ei kasva ja varjutamist põhjustavad ainult rohttaimed, kellest sagedasemad liigid on perekonna Tarn esindajad (*Carex sp*), angervaks (*Filipendula vulgaris*).

Andmete kogumine

Kummalgi uurimisalal määrati 20 mõõtmispunkti, paigutades need silma järgi hinnates 10-astmelisele valgusgradiendile täisvalgusest täisvarjuni, nii et igal astmel oleks kaks mõõtmispunkti. Mõõtmispunktid tähistati Laelatu puisniidul statsionaarsete vaiadega. Puude varju mõõtmisel ulatusid vaiad kõrgemale kui rohustu ja nende otsa paigutati korduvate mõõtmiste käigus sensorid ja ka fotoaparaat kalasilmobjektiiviga. Kasari luhal tähistati mõõtmispunktid samuti statsionaarsete vaiadega, täpne mõõtmispunkt asus aga vaia läheduses, viimasest lõuna pool ning märgistatud ca 5 cm läbimõõduga lameda kiviga. Kuna mõõtmisi tehti rohustu alt, asetati sensor kivi peale. Laelatu niidul olid mõõtmise ajal varjutajateks seega ainult puud ja põõsad, Kasari luhal erineva kõrguse ja tihedusega rohttaimed.

Kõigis mõõtepunktides tegin võra katvuse ja valgustingimuste hindamiseks fotokaameraga Nikon Coolpix 4500 kasutades 180° vaatenurgaga kalasilmobjektiivi Fisheye Converter FC E8. Pildistamise ajal oli objektiiv suunatud otse üles, kindla teadaoleva orientatsiooniga asimuudi suhtes. Laelatu uurimisalal asus kaamera pildistamise ajal mõõtepunktis umbes 50 cm kõrgusel maapinnast, ülalpool rohurinnet. Kasari uurimisalal oli kaamera asetatud rohustu alla maapinnale. Fotode järeltöötlus ja võra läbiva otsese (DSF – *direct site factor*) ning kaudse (ISF – *indirect site factor*) kiirguse hindamine toimus tarkvaraga WinSCANOPY (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada). Lisaks fotodele kasutasin rohustut läbiva kiirguse mõõtmiseks 100 cm × 1 cm valgustundliku pinnaga valgusmõõtjat Licor LI-250, mõõtes sellega valgustatust rohustu all maapinnal ning rohustu kohal umbes 2 m kõrgusel.

Valguskiirguse intensiivsuse mõõtmisel kasutasin firma Skye Instruments seadet SpektroSense2 ning sensorit SKR 110 (660/730 nm), mis mõõdab samaaegselt punase ja kaugpunase spektriosa intensiivsust. Mõlemal uurimisalal mõõtsin kõigis mõõtepunktides punase ja kaugpunase valguse intensiivsuse, nii et Laelatu uurimisalal asus sensor rohurindest kõrgemal ja Kasari uurimisalal rohustu sees, maapinna ligidal. Arvestades mõõtepunktis sensori aluseks pandud kivi ja sensori enda mõõtmatega, oli efektiivne mõõtepunkt rohustus maapinnast umbes 6–7 cm kõrgusel. Mõõtmised toimusid ajavahemikul 12.06.2008 kuni 15.07.2008, 12 korda Laelatu niidul ja 9 korda Kasari luhal. Mõõtmised toimusid erinevatel kellaaegadel, hõlmates nii koidujärgseid ja loojanguelseid madala päikese asendiga aegu, kui ka keskpäevaseid aegu, kui päike oli kõrgel.

Teine uuring

Uurimisalad

PAR-i ajalise varieerumise mõõtmised toimusid kahel niidul ja kahes metsatüüpi koosluses – Emajõe luhaniidul Kärevere silla juures (58°25'N, 26°31'E), Trassi niidul Ahja jõe ääres (58°6'N, 27°4'E), samas asukohas niidu kõrval kasvavas kuusikus ning nemoraalse metsa sarnases Raadi pargis Tartus (58°23'N, 23°44'E).

Emajõe luhaniidu taimestiku sagedasemateks liikideks on punane aruhein (*Festuca rubra*), harilik kerahein (*Dactylis glomerata*), aasnurmikas (*Poa pratense*), lõhnav maarjahuhein (*Anthoxanthum odoratum*) ja harilik näär (*Pimpinella saxifraga*). Trassi niidu tavalisemateks rohttaimeliikideks on värvmadar (*Galium boreale*), valge madar (*G. album*), aaskurereha (*Geranium pratense*), harilik orashein (*Elymus repens*), punane aruhein (*Festuca rubra*) ja harilik äiatar (*Knautia arvensis*). Mõlemat niitu niidetakse kord aastas ja kevadeti esineb üleujutusi.

Raadi pargis on peamisteks puuliikideks harilik vaher (*Acer platanoides*), harilik jalakas (*Ulmus glabra*), harilik pärn (*Tilia cordata*), suurelehine pärn (*T. platyphyllos*) ja pargi hooldamata osas ka harilik sarapuu (*Corylus avellana*).

Andmete kogumine

Kõigil neljal uurimisalal valisin neli statsionaarset mõõtepunkti, kus erinevatel aegadel kogusin korduvalt andmeid punase ja kaugpunase valguse intensiivsuse kohta. Valgussensoriks oli juba esimeses uuringus kasutusel olnud Skye Instruments'i sensor SKR 110 (660/730 nm). Andmete salvestamiseks kasutasin rüperaali ning OÜ Hedgehog poolt spetsiaalselt käesolevaks uuringuks valmistatud seadet, mis võimaldas valgussensori signaali kiirusega kuni 10 korda sekundis arvutisse edastada.



Joonis 2: Uurimisalade asukohad Eesti kaardil. 1) Laelatu puisniit; 2) Kasari jõe luht; 3) Emajõe luht; 4) Trassi niit; 5) Raadi park.

Mõõtmised sooritasin sarnaselt esimeses uurimistöös tehtule, nii et niidul asetasin sensori maapinnale, metsas aga üle rohurinde ulatuva posti peale. Igal mõõtekorralt salvestasin andmeid poole tunni jooksul. Mõõtmised toimusid 2012. aasta juunis ja juulis, 15 korda puude varjus ja 10 korda rohustu varjus.

Andmete analüüs

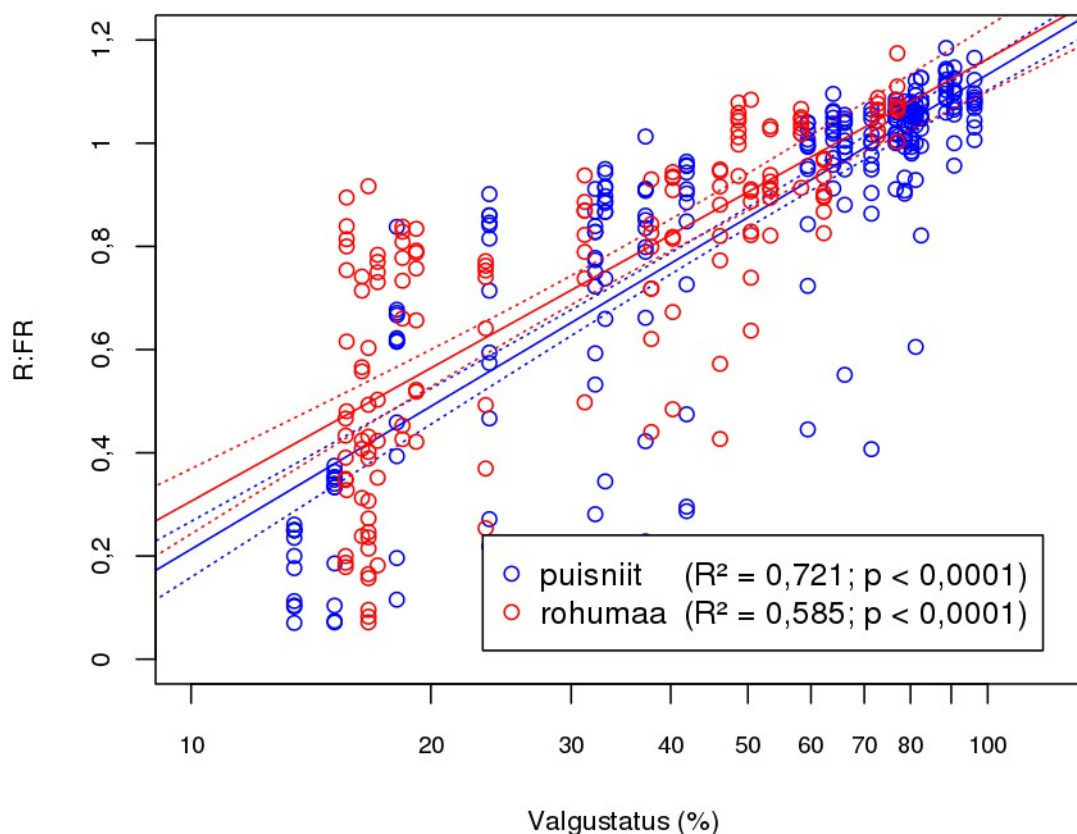
Valgustatuse ja R:FR seose uurimiseks kasutasin lineaarset regressioonanalüüsi, olles eelnevalt valgustatuse väärtused logaritminud. Valgussignaali ajalise varieeruvuse uurimiseks arvasin nii punase kui kaugpunase signaali, samuti aga viimaste suhte tarvis standardhälbed ja variatsioonikoefitsendid. Variatsioonikoefitsent on standardhälbe ja aritmeetilise keskmise jagatis ning sõltumatu andmete keskmisest väärtusest. Peale terve pooltunnise mõõteperioodi varieeruvuse uurimist arvasin standardhälbed ja variatsioonikoefitsendid ka üle kogu aegrea liikuva aknaga. Kasutasin ühe ja viie sekundi pikkust akent, et võrrelda valguse varieeruvust lühikeses ajaskaalas.

Lisaks valguse varieeruvusele uurisin valguse ajalist autokorrelatsiooni. Autokorrelatsioon aegreas iseloomustab andmete korrelatsiooni iseendaga, ehk ühel ajahetkel mõõdetud väärtuse sõltuvust eelmis(t)el ajahetke(de)l mõõdetud väärtus(t)est. Teistpidi vaadates võib seda võtta ka kui järgmisel ajahetkel mõõdetava väärtuse ennustatavust. Juhuarvude jada korral on andmete autokorrelatsioon nullilähedane. Analüüsi käigus arvasin kõigi aegridade jaoks ajalise autokorrelatsiooni väärtused ajaaknaga (*lag*) 0,1 kuni 30 sekundit. Puude ja rohustu varieeruvuse ning autokorrelatsiooni erinevusi võrdlesin t-testiga.

Andmete analüüsimiseks kasutasin programme Statistica 7.0 (StatSoft Inc., USA) ja R 3.0.0 (R Foundation for Statistical Computing, Austria). Olulisuse nivoo kõigis analüüsides oli 0,05.

Tulemused

Punase-kaugpunase valguse suhte ja üldise valgustatuse vahel esines statistiliselt oluline positiivne seos nii puude varjus kui ka rohustu varjus (Joonis 3).



Joonis 3: R:FR ja valgustatuse vaheline seos. Valgustatus on otsese ja hajusa kiirguse aritmeetiline keskmine väljendatuna protsentides, regressiooni arvutamiseks on valgustatuse väärtused logaritmitud. Joonisel on esitatud regressioonisirged ja 95% usalduspiirid.

Kuna mõlema regressioonisirge usalduspiirid suures osas kattusid, siis ei saanud puude ja rohustu varju kvalitatiivset erinevust tuvastada.

Nii punane kui kaugpunane valgus kui ka R:FR olid puude varjus varieeruvad kui rohu varjus (Tabel 1). Variatsioonikoefitsient oli puude varjus kõigil kolmel juhul oluliselt suurem, samuti oli puude varjus oluliselt suurem R:FR standardhälve. Punase ja kaugpunase valguse standardhälve oli puude varjus väiksem kui rohu varjus, kuid erinevus polnud statistiliselt oluline.

Tabel 1: Valguse varieeruvus puude varjus ja rohustu varjus. Tabelis on esitatud punase ja kaugpunase valguse ning nende suhte (R:FR) standardhälvete (SD) ja variatsioonikoeffitsientide (CV) keskmised puude varjus ja rohustu varjus ning mõlema rühma võrdlemisel t-testiga saadud tulemused. Paksema kirjaga on esile toodud statistiliselt olulised tulemused.

	\bar{x}_{puud}	\bar{x}_{rohustu}	t	df	p
SD punane	7,611	12,008	-0,681	16,39	0,506
SD kaugpunane	7,369	13,287	-0,938	14,77	0,363
SD R:FR	0,125	0,047	3,863	20,67	0,001
CV punane	0,627	0,220	2,928	16,99	0,009
CV kaugpunane	0,458	0,159	3,038	16,38	0,008
CV R:FR	0,273	0,104	3,174	20,51	0,005

Tabelites 2 ja 3 on esitatud vastavalt ühe- ja viiesekundilise aknaga leitud tulemused, kuid kummagi akna korral ei ilmnenud statistiliselt olulist erinevust. Hoolimata olulise erinevuse puudumisest puude ja rohu varju vahel lühikeses ajaskaalas, väärib tulemus siiski äramärkimist, kuna erineb pikaajalisest varieeruvusest (Tabel 1) ja puude varjus on varieeruvus pigem väiksem varieeruvusest rohustu varjus.

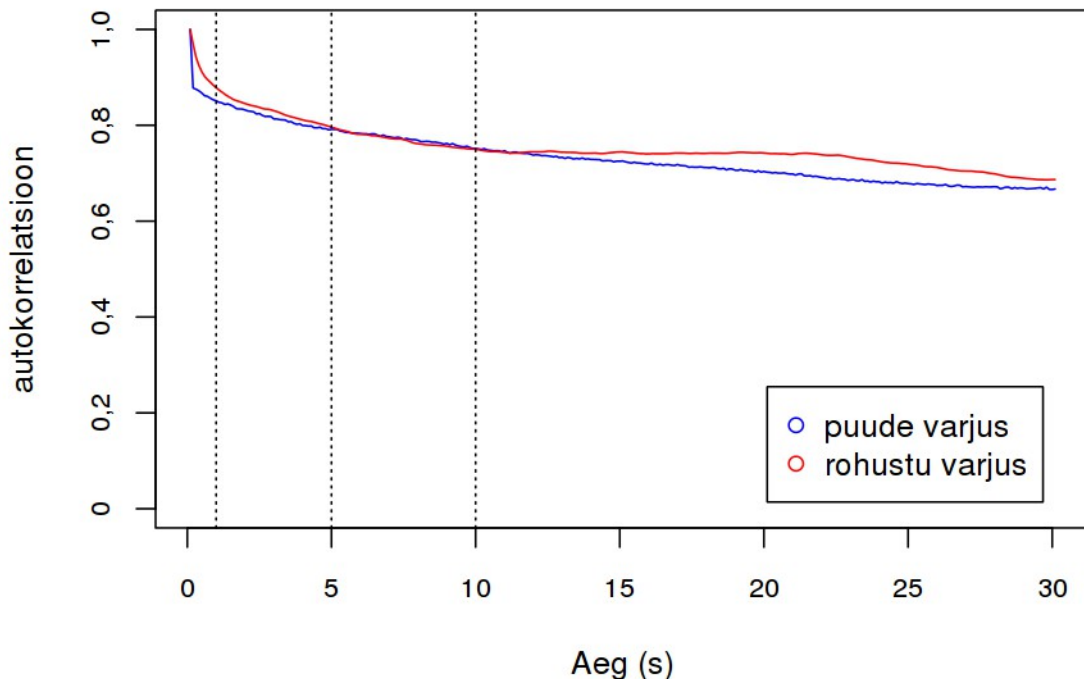
Tabel 2: Valguse intensiivsuse ja kvaliteedi (R:FR) varieeruvus ühesekundilises aknas puude varjus ja rohustu varjus. Tabelis on esitatud punase ja kaugpunase valguse ning nende suhte (R:FR) standardhälvete (SD) ja variatsioonikoeffitsientide (CV) keskmised puude varjus ja rohustu varjus ning mõlema rühma võrdlemisel t-testiga saadud tulemused.

	\bar{x}_{puud}	\bar{x}_{rohustu}	t	df	p
SD punane	0,145	2,891	-1,619	9,02	0,140
SD kaugpunane	0,145	2,537	-1,631	9,02	0,137
SD R:FR	0,008	0,008	0,112	22,84	0,912
CV punane	0,022	0,028	-0,640	22,79	0,529
CV kaugpunane	0,014	0,014	-0,112	22,62	0,991
CV R:FR	0,019	0,017	0,278	22,34	0,784

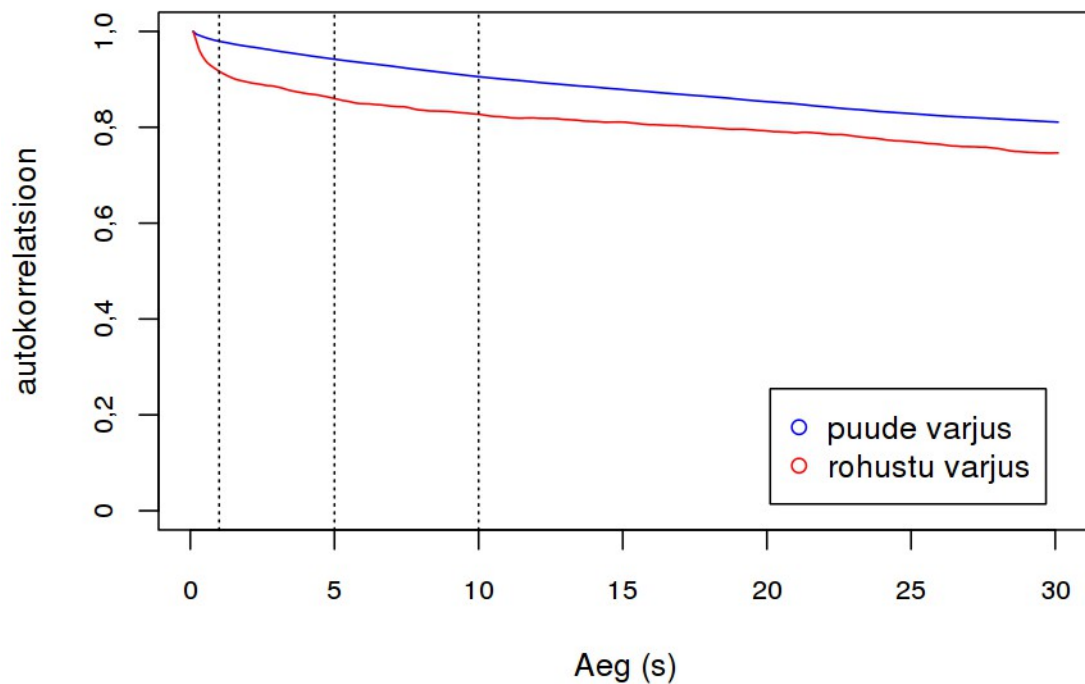
Tabel 3: Valguse intensiivsuse ja kvaliteedi (R:FR) varieeruvus viiesekundilises aknas puude varjus ja rohustu varjus. Tabelis on esitatud punase ja kaugpunase valguse ning nende suhte (R:FR) standardhälvete (SD) ja variatsioonikoefitsientide (CV) keskmised puude varjus ja rohustu varjus ning mõlema rühma võrdlemisel t-testiga saadud tulemused.

	\bar{X}_{puud}	\bar{X}_{rohustu}	t	df	p
SD punane	0,339	4,297	-1,613	9,05	0,141
SD kaugpunane	0,330	3,887	-1,651	9,05	0,133
SD R:FR	0,013	0,011	0,312	22,97	0,758
CV punane	0,043	0,044	-0,081	22,77	0,936
CV kaugpunane	0,025	0,024	0,203	22,22	0,841
CV R:FR	0,031	0,025	0,488	22,99	0,630

Analüüsidest välitööde käigus kogutud aegridu, ilmnes kõigil juhtudel küllaltki tugev ($> 0,6$) autokorrelatsioon. Punase ja kaugpunase valguse autokorrelatsioonis olulisi erinevusi puude ja rohu varjus ei esinenud. Kui punase valguse korrelogrammil (Joonis 4) puu ja rohu varju kõverad peaaegu kattuvad, siis kaugpunase valguse puhul (Joonis 5) on näha rohu varjus puude varjust nõrgemat autokorrelatsiooni, kuid erinevus ei olnud statistiliselt oluline.

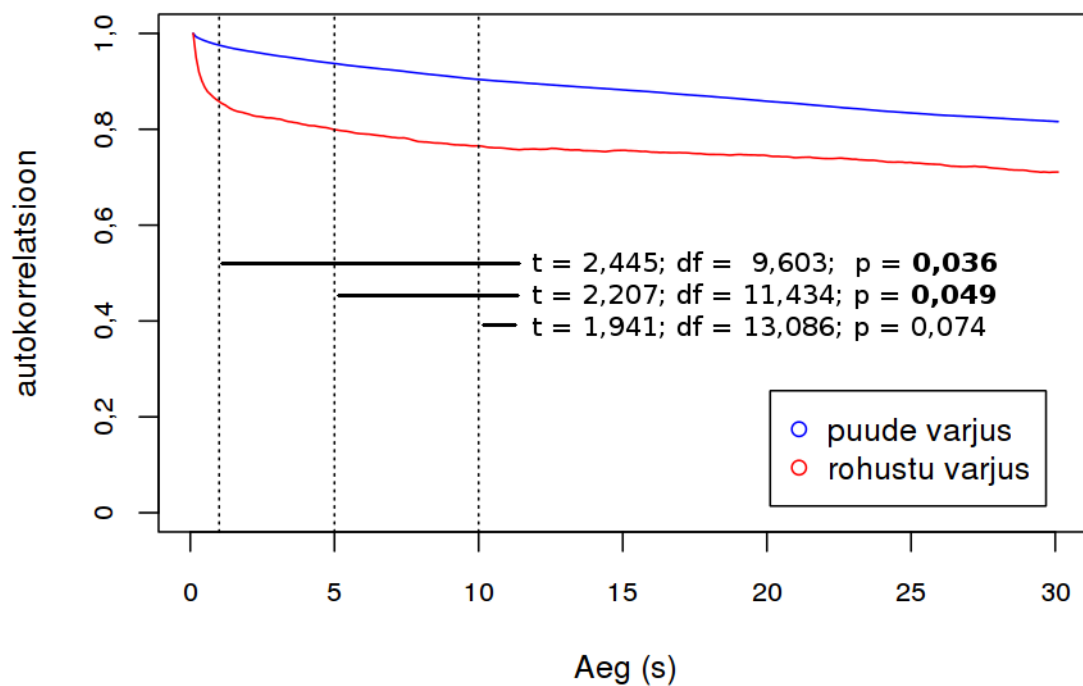


Joonis 4: Punase valguse autokorrelatsioon sõltuvalt kahe ajamomendi vahelisest aknast ehk ajaintervallist (*lag*). Joonisel on kujutatud mõlema rühma keskmine autokorrelatsioon.



Joonis 5: Kaugpunase valguse autokorrelatsioon sõltuvalt kahe ajamomendi vahelisest ajavahemikust ehk ajaintervallist (*lag*). Joonisel on kujutatud mõlema rühma keskmine autokorrelatsioon.

R:FR väärtuste autokorrelatsioonis esines aga oluline erinevus ühe ja viie sekundi pikuse ajaakna korral (Joonis 6).



Joonis 6: Punase-kaugpunase valguse suhte autokorrelatsioon sõltuvalt kahe ajamomendi vahelisest aknast ehk ajaintervallist (*lag*). Joonisel on kujutatud mõlema rühma keskmine autokorrelatsioon ning esitatud t-testi tulemused 1, 5 ja 10 sekundi pikkuse ajaakna võrdluse kohta. Statistiliselt olulised tulemused on paksemas kirjas.

Arutelu

Käesolevas töös uuriti valgussignaali võimalikku erinevust puude varjus ja rohustu varjus, et saadud tulemuste alusel oleks tulevikus võimalik disainida realistlikumaid eksperimente taimede selektiivse plastilisuse uurimiseks. Kuna looduses on leitud taimede plastilistes reaktsioonides erinevusi puude varjus ja rohustus varjus (Semchenko & Zobel 2007; Mägi *et al.* 2011) ning nende reaktsioonide peamiseks initsiaatoriks on teadaolevalt punase-kaugpunase valguse suhe (Ballaré *et al.* 1990; Smith & Whitelam 1997), siis keskendusin töös just sellele valgussignaalile.

Varasemates töödes on näidatud, et taimede varjus esineb valguse kättesaadavuse ja punase-kaugpunase valguse suhte vahel seos ning koos valguse kvantiteediga langeb ka kvaliteet ehk R:FR (Muraoka *et al.* 2001; Leuchner *et al.* 2005). Esimeseks tööhüpoteesiks oli, et see kvalitatiivne seos on puude varjus ja rohustu varjus erinev. Uurimistöös sai kinnitust valguse kättesaadavuse ja punase-kaugpunase valguse suhte vaheline tugev seos. Regressioonanalüüsil selgus, et determinatsioonikoefitsendi väärtus oli puude varjus 0,72 ja rohustu varjus 0,59, seda tingimustes, kus kiirgust mõõdeti väga erinevates ilmastikutingimustes ja erinevatel kellaaegadel. Puude varjus, kus varjutamises osaleb tüvede ja okste näol ka hulk punast valgust mitteneelavaid taimeosi, võiks teoreetiliselt oodata vähem rohelist varju (ehk R:FR suuremaid väärtusi) kui rohustu varjus. Uuringus ilmnes aga hoopis vastupidiselt, et puude vari oli keskmiselt mõnevõrra rohelisem kui rohu vari (Joonis 2). Regressioonanalüüsis kattusid mõlema rühma regressioonisirge $P = 0,05$ usalduspiirid suurel määral ja seega ei saa eelmainitud erinevust oluliseks pidada ning esimene hüpotees kinnitust ei leidnud.

Valguse kättesaadavust ja ajalist varieeruvust on uuritud ka varem (Turnbull & Yates 1993; Bell *et al.* 2000) aga nendes töödes on käsitletud pikemat ajavahemikku (kuni mitu kuud) ja mis peamine, suuremat intervalli mõõtmiste vahel. Selliste meetoditega leitakse ajaliselt suhteliselt aeglaselt toimivate protsesside, nagu puudealused päikeselaigud või pilvede liikumine, mõju. Kuna R:FR tajuvad pigmendid on tundlikud ja varju vältimise reaktsioonid kiired (Ballaré 1999; Franklin & Whitelam 2005) ning ka mõnede varju vältimises

osalevate geenide ekspressiooni kirjeldatakse väga kiirena (Salter *et al.* 2003), siis võib pidada tõenäoliseks, et punase ja kaugpunase valguse kiire ajaline varieeruvus kannab endas samuti taimedele olulist informatsiooni.

Käesoleva töö teiseks hüpoteesiks oli, et lühikese ajavahemiku jooksul on valguse kvantiteedi ja kvaliteedi varieeruvus suurem rohu varjus võrreldes puude varjuga. Seadisin eesmärgiks mõõta valguse varieeruvust ühe sekundi kestel, milleks usaldusväärseks hindamiseks tuleb teostada vähemalt 10 mõõtmist sekundis. Kuigi töös kasutatud valgussensor on piisavalt tundlik, ei võimaldanud sellega seotud mõõteseadmed kasutada mõõtmisel lühemat intervalli kui üks sekund. Soovitud mõõtesageduse saavutamiseks valmistas OÜ Hedgehog vastavalt valgussensori parameetritele spetsiaalse mõõteseadme, mida on võimalik ühendada arvutiga ja seekaudu salvestada mõõteandmeid kiiresti ja hulgakaupa.

Mõõdetud valgussignaali varieeruvust võrreldes selgus, et tervet pooletunnist mõõteperioodi vaadeldes on puude varjus punane ja kaugpunane valgus ning nende suhe oluliselt varieeruvamad kui rohu varjus, kõigi kolme puhul esines variatsioonikoefitsendis statistiliselt oluline erinevus (Tabel 1). Tööhüpoteesina püstitatud varieeruvuse erinevus lühikese ajavahemiku kestel ei leidnud kinnitust, sest nii ühesekundilist kui ka viiesekundilist perioodi analüüsid olid valguse intensiivsuse ning kvaliteedi varieeruvused puude varjus ja rohu varjus väga sarnased ning statistiliselt olulist erinevust ei esinenud kordagi.

Peale varieeruvuse analüüsisin ka ajalist autokorrelatsiooni mõõdetud valgusandmete aegridades, võrreldes autokorrelatsiooni ühe sekundi, viie sekundi ja kümne sekundi pikkuses ajaaknas. Punase ja kaugpunase valguse intensiivsuses jällegi statistiliselt olulisi erinevusi puude varjus ja rohu varjus ei esinenud, aga punase-kaugpunase valguse suhte autokorrelatsioon oli ühe- ja viiesekundilise akna puhul rohu varjus oluliselt nõrgem kui puude varjus (Joonis 6). Siiski oli nii puude varjus kui rohu varjus signaali autokorrelatsioon väga tugev ($> 0,6$), erinedes seega mõlemal puhul oluliselt juhusliku signaali autokorrelatsioonist. Samuti puudub teadmine, kuidas võiks taimed valgussignaali autokorrelatsiooni tajuda, seetõttu ei omistaks ma siin leitud puude varju ja rohu varju erinevusele suuremat tähendust.

Lisaks käesolevas töös uuritud hüpoteesidele võib taimedel olla veel võimalusi varju tüübi tuvastamiseks. Rohttaimede ümber on taimede lehtedelt ja vartelt peegeldunud horisontaalsuunalisel kiirgusel madal R:FR, mis aga puistus enamasti puudub (Seavers & Smith 1997). Ka on näidatud, et taimed tajuvad nii külgsuunast kui altpoolt peegelduvat madalat R:FR-i varjutamissignaalina isegi juhul, kui otsest varjutamist (veel) ei toimu (Ballaré *et al.* 1990; Rajcan *et al.* 2004). Eeltoodut arvestades eksisteerib võimalus, et horisontaalse valgussignaali puudumine koos vertikaalse signaali olemasoluga, nagu see met-sas on, võib taime jaoks anda märku varju vältimise kasutusest.

Teine võimalus on, et varjude eristamisel mängib olulist rolli positiivse tagasiside süsteem, mis töötab ainult rohus – kasvades kõrgemale paranevad valgustingimused ja PAR-i kättesaadavus, andes märku pikkuskasvu edukusest. Kuna puude varjus pikemaks kasvamine rohttaimede jaoks reeglina PAR-i kättesaadavust ei muuda, siis seal positiivne tagasiside puudub.

Kahe viimatikirjeldatud hüpoteesi hüpoteesi kontrollimiseks on võimalik teha kontrollitud tingimustes potikatse, kasutades kunstlikku varjutamist ja kitsa spektriga LED-valgusteid kaugpunase valguse lisamiseks, et simuleerida erinevatest suundadest saabuvasid signaale.

Kokkuvõte

Viimastel aastatel on kogunenud fakte, mis viitavad taimede selektiivsele morfoloogilisele plastilisusele puittaimede varju ja rohustu varju suhtes – mitmed rohttaimeliigid reageerivad aktiivse venimiskasvuga varjutamisele naabruses olevate rohttaimede poolt kuid on näiliselt tundetud puittaimede varju suhtes. Tänapäev ei ole selge, millise signaali alusel toimub plastilise reaktsiooni käivitumine või pidurdumine ühel või teisel juhul.

Käesoleva töö eesmärgiks oligi uurida, milliseid süstemaatilisi erinevusi on kaht tüüpi varju kvaliteedis on võimalik leida, eesmärgiga kasutada saadud tulemusi edasiste eksperimentide planeerimiseks. Täpsemalt kontrolliti kahte hüpoteesi:

1. Punase-kaugpunase valguse suhte (R:FR) ja fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (PAR) seos on puude varjus ja rohustu varjus erinev.
2. Valguse kvaliteedi ajaline varieeruvus ja autokorrelatsioon puude varjus ja rohustu varjus on erinev.

Esimene hüpotees kinnitust ei leidnud, sest R:FR ja PAR olid tugevalt seotud nii puude varjus kui rohustu varjus ja statistiliselt olulist erinevust polnud. Teise hüpoteesi tulemused olid vastuolulised, sest valguse varieeruvuses puude varjus ja rohustu varjus esines erinevus pikas perioodis (30 min) ja erinevust ei esinenud lühikeses perioodis (1 s ja 5 s), kuid lootus oli leida erinevus just lühikeses perioodis. Lisaks esines erinevus R:FR ajalises autokorrelatsioonis ühe- ja viiesekundilise ajaaknaga, kus rohustu varjus oli R:FR autokorrelatsioon ootuspäraselt väiksem kui puu varjus.

Summary

In recent years some results, that suggest a selective morphological plasticity in plants to the response of tree shade and herbaceous shade have appeared. Few herbaceous species are shown to react to the shade of neighboring herbs, but seem to be insensitive to the tree shade. To date, it is not clear what is the signaling mechanism that causes the activation or inhibition of plastic response in either case.

The purpose of this study was to investigate systematic differences between the quality of these two shadow types, to use the results for planning further experiments. Specifically two hypotheses were tested:

1. There is a difference in the relationship between red to far-red ratio (R:FR) and photosynthetically active radiation (PAR) under tree shade and herbaceous shade.
2. Temporal variability and autocorrelation of light quantity and quality are different under tree shade and herbaceous shade.

The first hypothesis was not confirmed, because R:FR and PAR were strongly related both in trees and herbaceous shade, and the difference between two types of shade was not statistically significant. For the second hypothesis results were controversial. Variability of light quantity and quality differed under tree shade and herbaceous shade in the long term (30 min), and there was no difference in the short term (1 s and 5 s) variability, while the expectation was to find a difference in short time periods. In addition, there was significant difference between R:FR autocorrelation in tree shade and herbaceous shade within one second and five second time window, where autocorrelation of the signal was lower under herbaceous shade as expected.

Tänuavaldused

Täna oma juhendajat Kristjan Zobelit huvitava teema ning toetuse eest. Suur tänu ka Indrek Rebasele ja OÜ-le Hedgehog, kellela oleks pooled mõõtmised võimatud olnud. Aitäh Inga Hiiesalule, kes andis töö vormistamisel kasulikke kommentaare. Lisaks täna Marina Semtšenkot, Sirgi Saart ja kõiki teisi toredaid inimesi, kes välitöödel kaasas käisid või lihtsalt toeks olid.

Osaliselt on käesolevat tööd rahastatud Eesti Teadusfondi projektist nr 9269.

Kasutatud kirjandus

- Aphalo, P.J., Ballare, C.L. & Scopel, A.L., 1999. Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany*, 50(340), pp.1629–1634.
- Ballaré, C.L. *et al.*, 1987. Early detection of neighbor plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment*, 10(7), pp.551–557.
- Ballaré, C.L., 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science*, 4(3), pp.97–102.
- Ballaré, C.L. *et al.*, 1994. Signaling among neighboring plants and the development of size inequalities in plant populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(21), pp.10094 –10098.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L. & Sánchez, R.A., 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves - an early signal of competition in plant canopies. *Science*, 247(4940), pp.329–332.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L. & Sánchez, R.A., 1991. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell and Environment*, 14(1), pp.57–65.
- Bell, D.L. & Galloway, L.F., 2007. Plasticity to neighbour shade: fitness consequences and allometry. *Functional Ecology*, 21(6), pp.1146–1153.
- Bell, G.E., Danneberger, T.K. & McMahon, M.J., 2000. Spectral Irradiance Available for Turfgrass Growth in Sun and Shade. *Crop Science*, 40(1), p.189.
- Boardman, N.K., 1977. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28(1), pp.355–377.
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in Genetics*. Academic Press, pp. 115–155.
- Callaway, R.M., Pennings, S.C. & Richards, C.L., 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84(5), pp.1115–1128.
- Chazdon, R.L. & Pearcy, R.W., 1991. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *BioScience*, 41(11), pp.760–766.
- Devlin, P.F. *et al.*, 1999. Phytochrome D Acts in the Shade-Avoidance Syndrome in Arabidopsis by Controlling Elongation Growth and Flowering Time. *Plant Physiology*, 119(3), pp.909–916.

- Donohue, K. *et al.*, 2001. Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its consequences for performance in novel habitats. *Evolution*, 55(4), pp.692–702.
- Dorn, L.A., Pyle, E.H. & Schmitt, J., 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: Testing for adaptive value and costs. *Evolution*, 54(6), pp.1982–1994.
- Dudley, S. & Schmitt, J., 1995. Genetic Differentiation in Morphological Responses to Simulated Foliage Shade between Populations of *Impatiens capensis* from Open and Woodland Sites. *Functional Ecology*, 9(4), pp.655–666.
- Franklin, K.A., 2008. Shade avoidance. *New Phytologist*, 179(4), pp.930–944.
- Franklin, K.A. & Whitelam, G.C., 2005. Phytochromes and Shade-avoidance Responses in Plants. *Annals of Botany*, 96(2), pp.169–175.
- Green-Tracewicz, E., Page, E.R. & Swanton, C.J., 2011. Shade Avoidance in Soybean Reduces Branching and Increases Plant-to-Plant Variability in Biomass and Yield Per Plant. *Weed Science*, 59(1), pp.43–49.
- Griffith, T.M. & Sultan, S.E., 2005. Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist*, 166(1), pp.141–148.
- Gurevitch, J., 2002. *The Ecology of Plants* 1st ed., Sinauer Associates.
- Van Hinsberg, A. & van Tienderen, P., 1997. Variation in growth form in relation to spectral light quality (red/far-red ratio) in *Plantago lanceolata* L. in sun and shade populations. *Oecologia*, 111(4), pp.452–459.
- Huber, H., Fijan, A. & During, H.J., 1998. A Comparative Study of Spacer Plasticity in Erect and Stoloniferous Herbs. *Oikos*, 81(3), pp.576–586.
- Huber, H. & Wiggerman, L., 1997. Shade avoidance in the clonal herb *Trifolium fragiferum*: A field study with experimentally manipulated vegetation height. *Plant Ecology*, 130(1), pp.53–62.
- Jaagus, J., 1999. Uusi andmeid Eesti kliimast. In *Uurimusi Eesti kliimast*. Publicationes Instituti Geographici Universitatis Tartuensis. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus, pp. 28–38.
- Kukk, T. & Kull, K., 1997. *Puisniidud*, Haapsalu: Lääne-Eesti Saarestiku Biosfääri Kaitseala Läänemaa Keskus.
- Kurepin, L.V. *et al.*, 2007. Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *Journal of Experimental Botany*, 58(8), pp.2145–2157.

- Leeftang, L., During, H.J. & Werger, M.J.A., 1998. The role of petioles in light acquisition by *Hydrocotyle vulgaris* L. in a vertical light gradient. *Oecologia*, 117(1-2), pp.235–238.
- Leuchner, M., Fabian, P. & Werner, H., 2005. Spectral multichannel monitoring of radiation within a mature mixed forest. *Plant Biology*, 7(6), pp.619–627.
- Liu, J. *et al.*, 2009. The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research*, 49(2), pp.217–224.
- Masuda, J., Ozaki, Y. & Okubo, H., 2007. Rhizome transition to storage organ is under phytochrome control in lotus (*Nelumbo nucifera*). *Planta*, 226(4), pp.909–915.
- Moreno, J.E. *et al.*, 2009. Ecological modulation of plant defense via phytochrome control of jasmonate sensitivity. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America*, 106(12), pp.4935–4940.
- Muraoka, H. *et al.*, 2001. On the convertibility of different microsite light availability indices, relative illuminance and relative photon flux density. *Functional Ecology*, 15(6), pp.798–803.
- Mägi, M. *et al.*, 2011. Limited phenotypic plasticity in range-edge populations: a comparison of co-occurring populations of two *Agrimonia* species with different geographical distributions. *Plant Biology*, 13(1), pp.177–184.
- Rajcan, I., Chandler, K.J. & Swanton, C.J., 2004. Red-far-red ratio of reflected light: a hypothesis of why early-season weed control is important in corn. *Weed Science*, 52(5), pp.774–778.
- Salter, M.G., Franklin, K.A. & Whitelam, G.C., 2003. Gating of the rapid shade-avoidance response by the circadian clock in plants. *Nature*, 426(6967), pp.680–683.
- Schmitt, J. *et al.*, 2003. The Adaptive Evolution of Plasticity: Phytochrome-Mediated Shade Avoidance Responses. *Integrative and Comparative Biology*, 43(3), pp.459–469.
- Schmitt, J., Dudley, S.A. & Pigliucci, M., 1999. Manipulative Approaches to Testing Adaptive Plasticity: Phytochrome-Mediated Shade-Avoidance Responses in Plants. *The American Naturalist*, 154(S1), pp.S43–S54.
- Seavers, G.P. & Smith, H., 1997. The reflectance properties of plant internodes modify elongation responses to lateral far-red radiation. *Plant, Cell & Environment*, 20(11), pp.1372–1380.
- Semchenko, M. & Zobel, K., 2007. The Role of Leaf Lobation in Elongation Responses to Shade in the Rosette-forming Forb *Serratula tinctoria* (Asteraceae). *Annals of Botany*, 100(1), pp.83–90.

- Skálová, H., 2010. Potential and constraints for grasses to cope with spatially heterogeneous radiation environments. *Plant Ecology*, 206(1), pp.115–125.
- Smith, H., 2000. Phytochromes and light signal perception by plants - an emerging synthesis. *Nature*, 407(6804), pp.585–591.
- Smith, H. & Whitelam, G.C., 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 20(6), pp.840–844.
- Steinger, T., Roy, B.A. & Stanton, M.L., 2003. Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(2), pp.313–323.
- Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12), pp.537–542.
- Van Tienderen, P.H., 1991. Evolution of Generalists and Specialist in Spatially Heterogeneous Environments. *Evolution*, 45(6), pp.1317–1331.
- Turnbull, M.H. & Yates, D.J., 1993. Seasonal variation in the red/far-red ratio and photon flux density in an Australian sub-tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 64(1–2), pp.111–127.
- Vile, D. *et al.*, 2005. Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. *Annals of Botany*, 96(6), pp.1129 –1136.
- Von Wettberg, E. & Schmitt, J., 2005. Physiological Mechanism of Population Differentiation in Shade-Avoidance Responses Between Woodland and Clearing Genotypes of *Impatiens Capensis*. *American Journal of Botany*, 92(5), pp.868–874.
- Whitelam, G.C. & Johnson, C.B., 1982. Photomorphogenesis in *Impatiens parviflora* and other plant species under simulated natural canopy radiations. *New Phytologist*, 90(4), pp.611–618.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Tõnu Raitviir
(sünnikuupäev: 07.08.1977)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose Valguse kvaliteedi erinevus puude varjus ja rohostu varjus,

mille juhendaja on Kristjan Zobel,

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

Tartus, **27.05.2013**