

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Bioloogia ja elustiku kaitse õppekava

Laura Puura

**TAIMEDE MORFOLOOGILISE PLASTILISUSE MÕJU
TAIMEKOOSLUSE MITMEKESISUSELE: KITKUMISKATSE
LAELATU PUISNIIDUL**

Bioloogia ja elustiku kaitse, 180 EAP

Bakalaureusetöö

Juhendaja Hanna Kaarin Hermlin

Kaasjuhendaja prof Kristjan Zobel

Tartu 2021

Taimede morfoloogilise plastilisuse mõju taimekoosluse mitmekesisusele: kitkumiskatse Laelatu puisniidul

Taimede võime olla plastiline ehk vastata keskkonnamuutustele oma fenotüübi muutmisega annab neile võimaluse liikuda kaasa keskkonnaga samas ise täielikult paigal püsides. Plastiline muutus on morfoloogiline, kui selle käigus kujuneb ümber taime väliskuju. Nii abiootilised kui biootilised tegurid võivad põhjustada taime väliskuju teisenemist, näiteks põhjustab mullas toitainete vähenemine juurte biomassi suurenemise, liiga kuum õhk lehtede paksuse vähenemise, teiste taimedega konkurents valguse pärast varre pikenemise jne.

Käesoleva uurimistöö eesmärk on selgitada taimede plastilisuse olemust, tuua hulgaliselt näiteid plastilistest reaktsioonidest eluta ja elusale keskkonnale ning avada plastilisuse tähtsust koosluse kujundajana. Viimase punkti paremaks uurimiseks viisime Tartu Ülikooli evolutsioonilise ökoloogia töörühmaga läbi püsiruudukatse Laelatu puisniidul, mille käigus kitkusime katseruutudest välja kindlaid taimeliike.

Enne katse läbiviimist püstitasime kaks hüpoteesi, mida üritasime katseliselt tõestada või ümber lükata. Nendeks olid: 1) katseruudu keskmise lehtede arvu plastilisuse suurendamisega kaasneb ruudus suurem liigirikkus; 2) katseruudu keskmise SLA plastilisuse suurendamisega liigirikkus ruudus väheneb. Püsiruudukatse on praeguseks kestnud kaks aastat ja selle ajaga kahjuks ei õnnestunud meil tõestada ega ümber lükata kumbagi hüpoteesi. Kuna katse jätkub, siis loodame järgnevate aastate jooksul ka olulisi tulemusi saada.

Märksõnad: morfoloogiline plastilisus, kooseksisteerimine, liigirikkus, liikide eemaldamise katse

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

The effects of plant morphological plasticity on community diversity: species removal experiment on Laelatu wooded meadow

Plants have an ability to be plastic, which means they can respond to environmental clues by changing their phenotype. This ability provides them an opportunity to keep up with the changing environment while still staying in place. Plastic response is morphological if it alters plants visibly observable appearance. Both abiotic and biotic factors might alter plant morphotype, for instance, a decline in nutrient concentration in soils causes more resources to

be allocated to the roots, high temperatures cause the leaves to be thinner, competition for light elongates the stem and so on.

The purpose of this research is to explain the nature of plasticity, give numerous examples about plastic responses to abiotic and biotic parts of the ecosystem and discuss the importance of plastic alterations to plant community composition. To better understand the latter part, we, a workgroup of Evolutionary Ecology from University of Tartu, conducted a field experiment in Laelatu wooded meadow. It is an ongoing species removal experiment in which we pluck out certain species from our plots.

Before starting with the experiment, we established two hypotheses: 1) species richness will grow in plots with greater plasticity in mean leaf number; 2) species richness will decline in plots with greater plasticity in mean SLA. The field experiment has lasted for two years, but unfortunately, within this timeframe, we were not able to prove or disprove neither of those hypotheses. As our experiment will continue, we are hoping to get more meaningful results within the next few years.

Keywords: morphological plasticity, coexisting, species richness, species removal experiment

CERCS Code: B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus	5
1. Plastilisus	6
1.1. Plastilised muutused vastusena abiootilisele keskkonnale	8
2. Plastilisuse mõju liikide kooseksisteerimisele	13
2.1. Kas plastilisus soodustab või takistab liikide kooseksisteerimist?	14
2.2. Uurimusliku osa sissejuhatus.....	19
3. Metoodika.....	20
4. Tulemused	22
5. Arutelu	27
Kokkuvõte	29
Tänuavaldused	30
Kasutatud kirjandus	31

Sissejuhatus

Keskkond ja selles elavad organismid on omavahel tugevamalt seotud, kui esmapilgul tunduda võib. Ruumis varieeruvad abiootilised tegurid nagu temperatuur, mulla viljakus, veerežiim, valgushulk jpt ühendavad iga oma väärtuse juurde kindlad organismirühmad, kes on aja jooksul kohastunud elama just sellise ressursi taseme juures. Kujunevad fundamentaalsed nišid ehk keskkonnatingimuste väärtuste kogumid, kus rühm või isend üldse on võimeline eksisteerima. Keskkond on aga pidevas muutuses ja kui paljud organismid saavad vajadusel liikuda edasi järgmisesse, loodetavasti paremini nende nišiga sobivasse ümbruskonda, siis taimed peavad kuidagi teisiti hakkama saama. Sellepärast on taimed võimelised olema plastilised ehk suutelised kohanema uute oludega.

Mis aga juhtub, kui arvukad organismirühmad vajavad samu ressursse ehk nende nišid kattuvad? Sellisel juhul ilmub abiootilise faktori kõrvale ka biootiline faktor, mis tähendab, et isendid hakkavad piiratud ressursside pärast konkureerima. Konkureerimine on seda tugevam, mida sarnasemad on isendite nišid. Õnneks on looduses mehhanisme konkurentsi vähendamiseks ja isendite kooseksiseerimise soodustamiseks – üheks neist võib olla ka plastilisus. Plastilisus võib olla liikide kooselu soodustav, näiteks suurendades nišierinevust ja seeläbi vähendades konkurentsi, aga samas võib plastilisus teha ühest liigist edukama konkureerija, kes teised liigid hoopis kooslusest eemaldab.

Biootiliste interaktsioonide, eelkõige konkurentsi tõttu moodustuvad liikide fundamentaalsetest nišidest väiksemad, realiseerunud nišid, mis iseloomustavad reaalselt keskkonna ruumi, mis liigil kasutada on. Plastilisus võib muuta selle ruumi suurust, aga päris täpselt see, mis tingimustel ja millises suunas, ei ole selge (Berg & Ellers, 2010). On rohkelt teada, kuidas abiootilised ja biootilised faktorid mõjutavad plastiliste taimede fenotüüpi, kuid palju vähem ja vastakalt sellest, kas ja kuidas plastilised taimed suudavad taimekooslust mõjutada (Callaway, Pennings & Richards, 2003). Käesoleva uurimistöö eesmärk on anda teoreetilise kirjanduse ja empiiriliste uurimuste baasil ülevaade taimede plastilistest reaktsioonidest abiootilise ja biootilise keskkonna muutustele ning plastilisuse mõjust taimekooslusele. Viimase punkti uurimiseks viisime Laelatu puisniidul läbi püsiruudukatse, kus nelja manipulatsiooniga püüdsime leida toetavaid või ümberlukkavaid tõendeid hüpoteesidele: 1) suurendades koosluse keskmist lehe eripinna plastilisust taimekoosluse liigirikkus väheneb; 2) suurendades koosluse keskmist lehtede arvu plastilisust taimekoosluse liigirikkus suureneb.

1. Plastilisus

Organismi nimetatakse plastiliseks, kui ta suudab muuta oma füsioloogilisi, morfoloogilisi ja/või fenoloogilisi tunnuseid, mis võivad mõjutada tema hakkama saamist. Plastilisuse eesmärk on luua organismile kasulikke muutuseid kindlas keskkonnas, kuid vahel on kasuliku reaktsiooni asemel tegemist hoopis neutraalse või negatiivsega. Seega plastilisus ehk fenotüübiline plastilisus on genotüübi võime eri keskkondades tuua esile sobilikke fenotüüpe (Bradshaw, 1965; Agrawal, 2001). Keskkonna, nii elusa kui eluta, varieeruvus nii ajas kui ruumis põhjustab vajaduse olla plastiline ja selle kaudu suurendada fenotüübi kohasust ehk isendi edukust reproduktiivses mõttes võrreldes populatsiooni keskmisega. Kuigi plastilised muutused on oma algpõhjusest füsioloogilised, ei mõjuta kõik neist väliskuju. Selliseid väliskuju ehk morfoloogiat muutvaid plastilisi reaktsioone nimetatakse morfoloogiliseks plastilisuseks. Ökoloogias huvitatakse just muutustest olendi morfoloogiast, sest need on paremini jälgitavad ja uuritavad kui muutused, mis toimuvad vaid füsioloogilisel tasandil (Bradshaw, 1965). Seetõttu on paljud näited fenotüübilisest plastilisusest tihti morfoloogilised ehk nähtavad organismi väliskujus.

Taimede jaoks on plastilised muutused olulised, sest paiksete organismidena ei ole neil võimalik oma elukohta muuta, kui selle tingimused peaksid osutama ebasobivateks (Bradshaw, 1965, Sultan, 2000). Seetõttu on taimedel läbi evolutsiooni kujunenud võime tajuda keskkonda ja sellele oma fenotüüpi muutes reageerida. Sagedaste keskkonnamuutuste nagu valguse intensiivsuse või õhu niiskussisalduse kõikumiste korral toimuvad taimes väiksemad ümberkorraldused, näiteks plastilised muutused lehtede kaldenurga või õhulõhede avatuse regulatsioonis. Pikaajaliste keskkonnamuutuste, ühtlasi valguse eest varju jäämise ja kontrastsete elupaikade puhul on mõjutatud ka kasv ja areng (Sultan, 2000; Mizutani & Kanaoka, 2018). Nii suunavad taimed toitainete vaeguse korral rohkem biomassi juurtesse ning vastupidiselt viletsates valgustingimustes võsusse (Ericsson, 1995). Sellised suuremad morfoloogilised muutused on võimalikud tänu taimekudede pidevale kasvule. Vanad koed võtavad vastu ja saadavad keskkonnast tuleneva informatsiooni ka noortesse, veel täielikult arenemata kudedesse (Mizutani & Kanaoka, 2018). Nii võib sõltuvalt kasvukohast plastiliste taimede väliskuju, kasvukiirus, paljunemine ja areng ühe liigi sees suurel määral varieeruda. Selline liigisisene varieeruvus, mis tuleneb nii genotüübilistest erinevustest kui plastilisusest, võib moodustada isegi 25% kogu taimetunnuste varieeruvusest koosluses (Siefert *et al.*, 2015).

Kuigi fenotüübiline plastilisus avaldub vastusena keskkonnale, siis tunnuse varieeruvuse piirid on geneetiliselt määratud ja päranduvad edasi (Bradshaw, 1965).

Plastilisuse tekkeks ning püsima jäämiseks peavad olema täidetud teatud ökoloogilised tingimused. Nimelt on plastilisus soositud eelkõige mõõdukalt varieeruv keskkonnas, kus muutused ei ole liiga drastilised ning ilmnevad sujuvalt, et taimel oleks võimalik nendega kohaneda. Püsivalt stabiilses keskkonnas on eelistatud hoopis spetsialiseerunud genotüübid. Liiga kiirete ja sagedaste muutuste korral ei jõua sobilik plastiline reaktsioon seevastu välja areneda. Lisaks peavad keskkonnast tulevad signaalid olema taimele arusaadavad ja usaldusväärsed, et nende põhjal oleks võimalik luua sobiv fenotüüp (Bradshaw, 1965). Need signaalid avalduvad vastusena paljudele ökoloogilistele teguritele, näiteks: abiootilise keskkonna varieeruvus, konkurents valguse ja toitainete pärast, herbivooria, parasitism ning naabrite olemasolu ja nende identiteet (Callaway *et al.*, 2003). Alati ei olegi võimalik plastilisusega luua neid muutusi fenotüübis, mis taimele suurema kohasuse looksid, sest igal genotüübil on omad piirid, mis takistavad fenotüübi ja keskkonna vastastikmõju jõudmist teoreetiliselt võimaliku maksimumini (Bradshaw, 1965).

Lisaks piiridele genotüübi tasandil ei ole kõik taimed plastilised ka hinna tõttu, mida tuleb tasuda selleks, et olla plastiline. Plastilisuse hind ilmneb siis, kui läbi plastiliste reaktsioonide loodud fenotüübi kohasus osutub ikkagi madalamaks fikseeritud fenotüübi kohasusest. Nii võib juhtuda, kui keskkonnast tulenevat informatsiooni on vähe või see on ebausaldusväärne ning kogu ressurss kulub vale fenotüübi loomise peale. Näiteks mageveeteed *Physella virgata* muudavad oma fenotüüpi, kui tunnetavad neid ohustavate kiskjate kohalolu. Langerhans ja DeWitt (2002) näitasid, kuidas teod muutsid oma fenotüüpi ka siis, kui nende lähedal olid ainult sellised kalad, kes neist ei toitugi. Tigude kasv aeglustus ja koda muutus ümaramaks – need muutused olid antud olukorras täiesti ebavajalikud ning tigude kohasust vähendavad. Taimetele on kulukas juba üleval hoida mehhanisme ja struktuure oma ümbruse tajumiseks, saadud info mõistmiseks ja sellele vastamiseks (nt fütokroomid). Piiratud ressursi, mis kulub plastiliste reaktsioonide tekitamiseks, võiks taim hoopis investeerida kasvamisest või paljunemisesse ehk alati on olemas lõivsuhe erinevate eluliselt oluliste funktsioonide vahel. Seega, plastiline olemine võib suurendada taime kohasust, kuid valel ajal ja vales kohas avaldudes võib olla taimetele hoopis pigem kulukas kui kasulik ja tema kohasust vähendav (Baldwin, 1999; Langerhans & DeWitt, 2002). Selline kohasust vähendav ehk mitteadaptiivne plastilisus võib avalduda ka olukorras, kus keskkond suunab fenotüüpi eemale selle optimumist (Morris & Rogers, 2013). Näiteks eutorfeerumise tõttu halvenenud nähtavusega veekogus arvasid isased

ogalikud (*Gasterosteus aculeatus*), et peavad emasele meeldimiseks olema eredama punase kõhuga kui selges veekogus. Samas emaste partneri valikut sogases vees ei mõjutanud isaste ornamendi intensiivsem värvus. Seega isaste eredam kõht osutus mitteadaptiivseks, sest vajab rohkem ressursse värvi tootmiseks, kuid ei suurendanud kohasust (Engström-Öst & Candolin, 2007).

Fenotüübiline plastilisus võib lisaks adaptiivsele ja mitteadaptiivsele olla ka kohasuse suhtes neutraalne (West-Eberhard, 2003). Viimast iseloomustab Schuster, White & Marshall (2021) katse meres elavate koloniaalsete selgrootute *Bugula neritina* seedimiskiiruse varieerumisest halvas ja heas elukeskkonnas. Erinevus nende keskkondade vahel seisnes pinna asendis, millele *B. neritina* koloonia kinnitati – vertikaalne pind oli halb ja horisontaalne hea. Vertikaalses asendis jõudis kolooniani rohkem UV-kiirgust ja suurenes ka settimise kiirus, põhjustades loomade kasvu aeglustumise ja reproduktiivsuse languse. Mereloomade seedimiskiirus on plastiline tunnus, mille väärtus vähenes halvas keskkonnas, kuid sellega ei kaasnenud kohasuse kasvu (suuremat hulka järglasi). Halvas keskkonnas kasvavate kolooniate reproduktiivne panus oli tunduvalt madalam võrreldes hea keskkonna kolooniatega. Seega keskkonna erinevused põhjustasid muutuseid *B. neritina* seedimiskiiruses, aga need muutused ei osutunud adaptiivseteks. Võib olla, et seedimiskiirus korreleerus geneetiliselt mõne muu tunnusega, mis oli loodusliku valiku all, ning keskkonna muutudes muutus ka „passiivselt“ kaasa (Schuster, White & Marshall, 2021). Sellised vead plastilistes reaktsioonides, mis ei tõsta isendi kohasust, ei mõjuta plastilisuse evolutsiooni nii kaua, kuni plastilisusest saadud kasud ületavad kahjusid (Langerhans & DeWitt, 2002). Kuigi mitteadaptiivne plastilisus jääb alati osaks eluslooduse süsteemidest, siis ei saa see vähendada adaptiivse plastilisuse tähtsust keskkonna ja organismide vahelistes interaktsioonides.

1.1. Plastilised muutused vastusena abiootilisele keskkonnale

Keskkonnamuutused – näiteks kõikumised veerežiimis, temperatuuris ja CO₂ tasemes – avaldavad mõju taime fenotüübile. Tänapäeval aktuaalse kliimasoojenemise valguses on oluline hinnata kliimamuutuste mõju taimedele ja plastilisuse rolli sellega kohanemisel. Võiks ju eeldada, et looduse heterogeensetel maastikel kasvavad taimed, kes peavad taluma varieeruvaid keskkonnatingimusi, sealhulgas temperatuuri, niiskustaseme ja pH muutuseid, on küllaltki plastilised (Kelly, 2019). Henn *et al.* (2018) jäljendasid Hiina alpiinses kõrgusvööndis (3000–4100 m) kliimamuutusega sarnaseid olusid ja leidsid, et kõik mõõdetud taimede 11 füsioloogilist ja morfoloogilist tunnust avaldasid plastilisi muutuseid, kuid varieerusid

tugevuselt märkimisväärselt. Analüüsiks koguti leheproove neljal erineval kõrgusel (3000, 3500, 3800 ja 4130 m merepinnast) asuvast populatsioonist (164 taime). Plastilisemateks osutusid näiteks lehtede omadused: lehe pindala (cm²) ja lehe paksus (mm) ning kõige vähem plastilisemateks lehtede süsiniku sisaldus (%) ja süsinik 13 isotoobi osakaal ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) (Henn *et al.*, 2018). Seega järgnevalt toon mõned näited taimede plastilistest reaktsioonidest, seades tugevama rõhuasetuse just morfoloogilistele muutustele ja põgusamalt kirjeldades muutusi anatoomias (näiteks õhulõhede paiknemine), füsioloogias (näiteks fotosünteesi aktiivsus) ja fenoloogias, mis eri keskkonnatingimuste puhul aset leiavad.

Kui mullas tekib veepuudus, siis avaldab see oluliselt mõju taimede juurte morfoloogiale. Cai *et al.* (2017) leidsid, et tugeva vee stressi korral vähenes maisi (*Zea mays*) juurte kuivmass ja märgatavalt ka pikkus, kuid suurenes juurte diameeter. Mõju oli oluline ka maisi saagikusele, mis vähenes 55,6%, ning ka võsu biomassile, mis näitas suuremat langust kui juurte biomass. Viimasest tulenevalt suurenes maisi juure ja võsu suhe (Cai *et al.*, 2017). Taimede juured on aga oma kujult ja funktsioonilt päris erinevad ning seda on ka nende võime olla plastiline. Nimelt on peenjuured plastilisemad kui tugeva peajuurega sammasjuurestik ning vee stressi puhul suudavad suunata juurte biomassi sellistesse mulla kihtidesse, kus vee sisaldus on suurem (Fry, Evans, Sturrock, Bullock & Bardgett, 2018). Lisaks juurtele muudab kuiv keskkond ka selliste taimeosade morfoloogiat, mis vastutavad transpiratsiooni eest. Kutiikula ja vahakihi paksenemine lehtedel aitab vähendada vee aurustumist keskkonnas, kus vee kättesaadavus on ebapiisav. Veekadu aitab piirata ka lehe pinnale trihhoomide kasvatamine (Quarrie & Jones, 1977). Vastupidises olukorras ehk vee ülekülluses on taimel raske omastada CO₂ ja hapnikku. Riisi (*Oryza sativa*) puhul aktiveerib taimehormoon etüleen sõlmevahede pikendamise kiireks vee pinnale tõusmiseks (San Ku, Suge, Rappaport & Pratt, 1970).

Kõrge temperatuur põhjustab mitmesuguseid muutuseid taimede morfoloogias, näiteks *Arabidopsis thaliana* seemikute hüpokotüül ja leherootsud pikenevad, et hoida taime kuumast mullast kõrgemal (Gray, 1998). Nii valguse hulga muutuse kui ka temperatuuri kasvu korral reageerivad taimed lehe morfoloogia ümber kujundamisega, näiteks vähenes sojaoa (*Glycine max*, tulemused 12 genotüübi keskmised) lehe paksus keskmiselt kümnekraadise ööpäevase temperatuuri tõusuga 35%. Lehe paksus on taime jaoks oluline parameeter, sest paksemad lehed on seotud suurema fotosünteesi aktiivsusega. Lisaks taime väliskujule toimusid muutused ka füsioloogias ja anatoomias: klorofüllü sisaldus lehtedes ja fotosünteesi aktiivsus vähenesid vastavalt 21% ja 36% ning õhulõhede tihedus suurenes sojaoa lehe ülemisel poolel 37% ning

alumisel poolel 33% (sojauba on amfistomaatiline taim ehk tema lehtedel paiknevad õhulõhed mõlemal pool lehe pinda). Samuti vähenes märgatavalt (65%) keskmine seemnesaak. Kuigi katses olnud 12 sojaoa genotüüpi reageerisid temperatuurile erinevalt ehk omasid tugevat liigisisest varieeruvust, siis näitavad katse tulemused, kui tugevat mõju võib temperatuurioptimumi ületav kliimasoojenemine taimedele osutada (Jumrani, Bhatia & Pandey, 2017; Mizutani & Kanaoka, 2018).

Õhulõhede tihedust mõjutab ka CO₂ tase õhus: kui viia *A. thaliana* täiskasvanud leht kõrge CO₂ kontsentratsiooniga keskkonda, on näha, kuidas õhulõhede tihedus sama taime noortes, veel arenevates lehtedes langeb (Lake, Quick, Beerling & Woodward, 2001). Samas, kui Caldera, De Costa, Woodward, Lake & Ranwala (2017) mõjutasid 18. erinevast ökotoobist, mis jäid kõrgusvahemiku 50–1260 m vahele, korjatud seemnetest kasvatatud *A. thaliana* taimi tavalise 400 ppm ja kõrgema 800 ppm CO₂ kontsentratsiooniga, olid nende tulemused erinevad. Taimedel puudus kindel trend, mis viitaks õhulõhede arvu suurenemisele või vähenemisele 800 ppm juures. See, kuidas suurenenud CO₂ kontsentratsioon lehe õhulõhede paiknemist muutis, sõltus oluliselt ökotoobist ja maastiku kõrgusest. Nii õhulõhede arv kui nende osakaal erinesid liigisiselt oluliselt juba 400 ppm-i juures nii erinevatel kõrgustel, mis näitab *A. thaliana* pikaajast kohastumist keskkonnale, kui ka samal kõrgusel. Viimane viitab, et lisaks CO₂ kontsentratsioonile õhus mõjutavad ka teised keskkonna- ning geneetilised faktorid õhulõhede arvu (Caldera, De Costa, Woodward, Lake & Ranwala, 2017).

Kevadised ja sügisesed ilmad reguleerivad vastavalt taimede pungade avanemise ja puhkeseisundisse jäämise aega ja kestust. Muutused taimede sesoonses käitumises ehk fenoloogias mõjutavad tugevalt nende ellujäävust ja kohasust, mistõttu peavad muutused olema plastilised ja vastavuses keskkonnaga. Cooper *et al.* (2019) leidsid katses teravatipuliste lehtedega haavaliigiga (*Populus fremontii*), kuidas soojas kliimas kõige edukamad olid need haavad, kelle pungad jäid puhkeseisundisse sügisel hilja ja avanesid kevadel vara. Samas külmas kliimas tõi suurima edu varajasem pungade puhkeseisundi algus. Selgus ka, et mitte kõigi populatsioonide plastiline käitumine ei osutunud kohaseks: sooja kodukliimaga haavad pidanuks külmas kliimas pungad puhkama panema varem kui oma kasvukohas, aga tegid seda hoopis 20 päeva hiljem võrreldes oma kodukohaga. Populatsioonid nii külma kui sooja kodukliimaga aladelt lähendasid pungade avanemise aega kohaliku kliimaga sobivas suunas ehk pungade avanemist reguleeriv plastilisus osutus kohaseks. Kuigi jahedama kliimaga alade populatsioonid olid vähem plastilised kui lõunapoolsed, siis alustasid nad edukalt pungade

avanemisega varem ja puhkeseisundiga hiljem, mis võiks anda märku valmisolekust muuta oma fenoloogiat kliimasoojenemise korral (Cooper *et al.*, 2019).

Eelnevalt kirjeldatud plastilised reaktsioonid võivad taimetele osutada kasulikuks kohanemisel muutuvate keskkonnatingimustega. Samas võib leida ka vastupidiseid näiteid, kuidas tugevalt plastilised liigid ebaõnnestuvad õigete fenotüüpide loomisel juhuslikes ja etteaimamatutes keskkondades, mida kliimamuutused põhjustavad. Keskkonna etteennustamise osas on leitud kriitiline piir, millest allpool ehk täiesti ootamatute keskkonnamuutuste korral ei pruugi plastilisusest organismile enam kasu olla ning võib isegi organismile kahjulikuks osutada (Ashander, Chevin & Baskett, 2016). Tugevad plastilised reaktsioonid arenevad näiteks sesoonselt muutuvates oludes, kus keskkonna signaalid on usaldusväärsed ja hästi ette ennustatavad. Looduslik valik soosib spetsiifiliselt fenotüüpe, mis on kõige tundlikumad nende kindlate signaalide suhtes, ning eemaldab fenotüübid, mille plastilisus signaali osas ei ole nii tundlik või on tundlik ka teistele, valedele signaalidele. Ehk sellises olukorras on plastilisus natuke erisuguse tähendusega, sest soositud on vaid äärmised fenotüübid, samas keskmised on ebakohased. Nii looduslik valik justkui vähendab populatsioonis geneetilist mitmekesisust plastilisuse ümber. Tüüpiline sesoonselt plastiline liik on Aafrika savannide liblikas *Bicyclus anynana*, kelle välimus ja käitumuslikud mustrid erinevad drastiliselt märja ja kuiva aastaaja populatsioonide vahel. Oostra, Saastamoinen, Zwaan & Wheat (2018) leidsid, et keskkonna mõju liblikate eri genotüüpidele oli sama (GxE interaktsiooni peaaegu polnud) ning populatsioonisisene geneetiline varieeruvus plastilisuse osas oli väga madal. Keskkonna muutudes võib kitsalt kohastunud fenotüüpide plastilisus olla mitteadaptiivne ehk keskkonna ja organismi koosmõjul loodud fenotüübid on valed ja mittesobivad uute oludega. Sellisel juhul on loota vaid populatsioonis säilinud geneetilisele mitmekesisusele, mis võib olla piisav uute signaalidega kohanemiseks. Vastasel juhul ohustab populatsiooni väljasuremine (Oostra, Saastamoinen, Zwaan & Wheat, 2018).

Abiootilise keskkonna esile kutsutud muutuste taga võivad olla ka hoopis biootilised põhjused. Taimede morfoloogilist plastilisust on palju uuritud katsetes tihedalt kasvavate võsudega, kus konkurentsi signaali edastab valguse kvaliteedi muutus (Ballaré, Scopel, & Sanchez, 1989; Casal & Smith, 1989; Ballaré, Scopel & Sanchez, 1990; Ballaré, Scopel, Jordan & Vierstra, 1994). Taim tajub konkurentsi, sest teda ümbritsevad taimed jätavad ta valguse eest varju. Sellist varju nimetatakse ka „rohelisteks varjuks“ ning tavalisest varjust erineb ta selle poolest, et roheline varju puhul väheneb lisaks valguse kogusele ka selle kvaliteet. Kuna taimedes neelduvad enim sinine ja punane valgus ning tagasi peegelduvad roheline ja kaugpunane, siis

varjus kasvava taimeni jõuab väike punase ja kaugpunase (*red:far-red*, R:FR) valguse suhe ja vähe sinist valgust. Taimefotoretseptorid tajuvad madalat R:FR suhet ning plastilise vastusena sellele muudavad oma vart pikemaks ja peenemaks, ka leherootsu pikemaks, et varjust jälle valguse kätte jõuda, ning suurendavad valguse paremaks püüdmiseks ka lehtede pindala (Ballaré *et al.*, 1990; Gruntman, Segev & Tielbörger, 2020). Lisaks lükkub taimede õitseag madala R:FR suhte juures varasemaks, et taim jõuaks enne ära õitseda, kui konkurentsist teistele taimedele alla jääb (Wollenberg, Strasser, Cerdán & Amasino, 2008). Leherootsu ja varre pikendamise, varre peenemaks muutumise, lehtede pindala suurenemise ja varasema õitsemise mehhanismid on koos tuntud kui varju vältimise reaktsioon (*shade-avoidance reaction*), et olla konkurentsist teistest taimedest edukam ja püüda ise võimalikult palju varjutamata valgust (Ballaré *et al.*, 1990).

Ballaré *et al.* (1994) näitas ka, kuidas võime plastiliste reaktsioonidega muuta oma leherootsu pikkust suurendas väikeste taimede konkurentsivõimet suurte ees, kujundades nii ümber kogu koosluse struktuuri (lähemalt peatükis 2.). Plastilised muutused taime morfoloogias ja/või füsioloogias mõjutavad enamasti taime kohasust ning kui koosluses teatud isendid/liigid saavad eelise teiste ees, siis võivad muutuda koosluse liigirikkus, mitmekesisus, liikide kompositsioon jpm tunnused, mis hõlmavad endas isenditevahelist interaktsiooni. Eelnev ülevaade käsitles plastilisuse rolli individualistlikul tasemel, kuid looduses on kõik isendid üksteisega seotud, mistõttu on oluline uurida ka plastilisuse mõju suuremalt tervele taimekooslusele.

2. Plastilisuse mõju liikide kooseksisteerimisele

Liikide kooseksisteerimise all mõeldakse tavaliselt erinevatest liikidest isendite samaaegset esinemist mingil kindlal maa-alal. Kohalikul ehk väiksemal skaalal elavad liigid on valim suuremast, regionaalsest liikide kogumist, mis on kujunenud läbi evolutsioonilise liigitekke ja migratsiooni. Seda, millised liigid regionaalselt tasandilt saavad ühes väikeseskaalalises koosluses kasvada, mõjutavad mitmed tegurid – abiootilise keskkonna varieeruvus ja mikroelupaikade olemasolu, püsima jäämist soodustavad (mükoriisa) ja takistavad (konkurents) biootilised suhted, aga ka liikide levimisvõime, levimiskaugus olemasolevast populatsioonist ning seemnete olemasolu ja idanemisvõime kindlas piirkonnas (Zobel, 1997; Zobel, Otsus, Liira, Moora & Möls, 2000; Zobel, van der Maarel & Dupré, 1998; Questad & Foster, 2008). Seega võib sõltuvalt kasvukohast väikeseskaalaline liigirikkus väga suurtes piirides varieeruda.

Kuna koos kasvavad liigid on keskkonna heterogeensus tõttu oma ökoloogiliste vajaduste ehk nišside poolest sarnasemad kui üksteisest kaugemal kasvavad liigid, siis mõjutab neid nii liigisisene kui ka liikidevaheline konkurents. Väga sarnaste nõudmistega liikide vahel toimub tugev konkurents ressursside üle. Sellise konkurentsi kohta lõi vene ökoloog Georgi Gause 1934. aastal teooria, mille järgi kahest identse niššiga liigist saab kohalikul tasandil eksisteerida vaid üks, kes tõrjub teise välja (Gause, 1934). Selleks, et sarnased liigid saaksid ühes keskkonnas elada, peavad olema kooseksisteerimist soodustavad mehhanismid: stabiliseerivad, mille käigus organism surub oma liigikaaslaste kasvu rohkem maha kui teiste liikide kasvu, ja võrdsustavad mehhanismid, mis vähendavad liikide kohasuse (*fitness*) erinevuseid (kohasus on siin kasutusel kui ökoloogiline termin, mis viitab liigi konkurentsivõimele ja mitte niivõrd evolutsioonilisele taustale) (Chesson, 2000). Omamoodi mehhanismina võib kujutada ka plastilisi reaktsioone, mis võivad liikide kooseksisteerimisele kaasa aidata nišierinevuste suurendamisega ja konkurentsi vähendamisega (Jung, Violle, Mondy, Hoffmann & Muller, 2010; Lipowsky *et al.*, 2015), aga ei pruugi, sest plastilisuse tulemusel tunnuste üksteisele lähenemine ehk konvergeerumine on ka võimalik (Henn *et al.*, 2018). Vastukaaluks aga võib oskus keskkonnaga paremini kohaneda soodustada hoopis liigi konkurentsivõimet või invasiivsete taimede levikut (Herr-Turoff & Zedler, 2007; Fenollosa, Munné-Bosch & Pintó-Marijuan, 2017; Hiatt & Flory, 2020). Järgmises peatükis lähemalt viisidest, kuidas plastilisus soodustab või takistab liikide kooseksisteerimist.

2.1. Kas plastilisus soodustab või takistab liikide kooseksisteerimist?

Ühest vastust küsimusele, kas plastilisus soodustab või takistab liikide looseksisteerimist, on raske anda, sest plastilisuse mõju eri taimeliikidele ja nende tunnustele on väga isesugune. Võtame näiteks hüpoteetilise olukorra taimest A ja tema naabrist. Kui plastiline taim A konkurentsiga naabriga kasvatab oma juurt sügavamaks, siis suurenevad naabrite vahel nišierinevused, sest taim A saab oma toitained kätte sügavamatest mullakihtidest, ja plastilisusel on kooseksisteerimist soodustav mõju. Kui aga lisaks nišierinevustele suurenevad naabrite kohasuste erinevused ehk üks taim on tunduvalt paremini kohastunud kui teine, siis toimub konkurentne väljatõrjumine. Kui taim A kasvatab pikema juure kui tema naaber, kuid seetõttu ei omasta piisavalt limiteerivat ressursi, mis paikneb maapinna lähedal, siis tema kohasus kokkuvõttes langeb. Plastilisus osutub mitteadaptiivseks ning hoopis takistab liikide kooseksisteerimist. Nii sõltub plastilisuse mõjust taime niši- ja kohasuse erinevustele, kas tegemist on liikide kooseksisteerimist soodustava või taksitava reaktsiooniga (Turcotte & Levine, 2016).

Mõju suund kooseksisteerimisele sõltub ka sellest, kuidas plastilisus mõjutab liigisisese ja liikidevahelise konkurentsi vahekorda. Kui plastilisus vähendab liigisisest konkurentsi rohkem kui liikidevahelist, siis on kooseksisteerimine häiritud, sest liigisisest ei ole taimede kasv piisavalt alla surutud, et võimaldada paljude erinevate liikide kooselu. Edukaks kooseksisteerimiseks on vaja, et liik surub alla oma enda kasvu rohkem, kui teiste liikide kasvu. Selleks on taimedel erinevad tagasisidemehhanismid – otseselt läbi kasvamistiheduse või kaudselt läbi kasvu limiteerivate ressursside (Chesson, 2000).

Hüpoteetilisest olukorrast reaalsete empiiriliste näidete juurde tulles on näha ohtralt erinevaid tulemusi. Üks võimalus uurimaks plastilisuse mõju kooslusele on kasvatada taimi eraldi liigisisese ja liikidevahelise konkurentsi tingimustes. Burns & Strauss (2012) leidsid, et omavahel konkureerivad sugulased (samast liigist ja samast perekonnast) sarnanesid juur: võsu suhtelt rohkem kui üksikult kasvades, mis tähendab, et sarnasused ilmnisid vaid tugeva konkurentsi keskkonnas. Intensiivse konkurentsi tõttu jäi taimede biomass liigikaaslastega konkureerides kõige väiksemaks. Lisaks soodustas plastilisus liigisisese konkurentsis SLA lahkumist konkureerijate vahel ehk SLA väärtused varieerusid liigisisest konkureerides rohkem kui üksikult kasvades. Suurem erinevus SLA väärtustes võis aidata liigisisest konkurentsi natuke vähendada, sest muutis isendite nišše üksteisest erinevamaks. Suurim biomass oli suurima juur: võsu suhte ja väikseima SLA erinevusega pottides, kus omavahel

konkureerisid võimalikult kauged liigid (samast sugukonnast, kuid eri perekondadest) (Burns & Strauss, 2012). Kui Wang & Callaway (2021) katses lisati konkurentsitingimustele (liigid *Potentilla recta* ja *Leucanthemum vulgare*) ka vee kättesaadavuse manipulatsioon, siis ilmses mõõduka vee sisaldusega keskkonnas nii liigisisese kui liikidevahelise konkurentsi tugev negatiivne mõju taimede biomassile. Kuivas keskkonnas aga suurendasid liigisisene konkurents ja liikidevaheline konkurents koos arvestatuna *L. vulgare* biomassi 85%. Liigisisene konkurents suurendas *P. recta* biomassi 55,6%, kusjuures liikidevaheline konkurents *P. recta*le mõju ei avaldanud. Huvitaval kombel omas mõlema taime jaoks liigisisene ja liikidevaheline koosmõju soodsa vee sisaldusega keskkonnas konkurentset efekti ning *L. vulgare*le kuivas keskkonnas kasvu soodustavat efekti ehk ilmses fasilisatsioon. Võrreldes üksikult kasvatamisega muutus biomassi paiknemine taimedes kuivades tingimustes ja liigisisese konkurentsi tulemusel liikidel ühtselt: mõlemad suurendasid võsu biomassi ja vähendasid juure oma ehk vähenes ka juur:võsu suhe. Kui tüüpiline vastus kuivusele on juurte biomassi suurendamine, et sügavamalt vett kätte saada, siis antud näites võib otsus vähendada juurte biomassi olla strateegiline valik liigisisese konkurentsi kahandamiseks (Wang & Callaway, 2021). Nende katsete pealt saab järeldada seda, kui erinevalt mõjutab konkureerivate liikide sugulusaste ja abiootiline keskkond plastilisi reaktsioone, ning seda, et plastilisus võib soodustada liikide kooseksisteerimist fasilisatsiooni näol (Wang & Callaway näide) või nišierinevuste loomisel (Burns & Strauss'i näites SLA divergents liigisisisel konkurentsil).

Plastiliste reaktsioonide põhjustatud tunnuste lahknemist ja selle mõju kooseksisteerimisele on korduvalt uuritud. Liigisisel mitmekesisusel on oluline osa plastilisuse uuringutes, kuna tunnuste varieerumine liigisiselt on lisaks geneetilisele mitmekesisusele määratud ka plastilisusega. Taimetunnuste varieeruvuse ökoloogilist mõju on kirjeldanud Jung *et al.* (2010) lamminiidu koosluses, kus taimede kõrgus ja SLA muutusid vastavalt üleujutuste intensiivsusele. Mida väiksem oli suhteline kõrgus jõepinnast, seda suurema osa aastast pidid taimed hakkama saama liigse veega keskkonnas. Keskkond töötas kui filter, mis valis kooslusesse sõltuvalt veetasemest kindlad liigid (tihedalt üleujutatud alal siis kõrgemad ja suurema SLA-ga kui jõest kaugematel aladel), piirates liigirikkuse kasvu. Kuid autorid tuvastasid olulisel hulgal liigisisest varieeruvust, tänu millele tunnuste väärtused koosluses olid ühtlasemalt jaotunud, kui juhuslikult juhtuda võiks. Tunnuste väärtuste ühtlasem jaotumine vähendab nende kattumist ning näitab nišierinevuste olemasolu, mis soodustavad kooseksisteerimist (Jung *et al.*, 2010). Samuti toetab rohundite lehekuju vaheldumine vastusena valguskonkurentstile taimede tihedamat kasvumist. Konkurentsis tingitud morfoloogiliselt

plastiliste reaktsioonide tulemusel jäid mööda maad roomavate taimede lehed lühemaks ning rosetjate taimede (lehed maapinna lähedal rosetina) lehed muutusid pikemaks. Selline lehe suuruse lahknemine võimaldab tihedamat kooselu erinevate morfotüüpide vahel (Lipowsky *et al.*, 2015). Ka muutused ressursikasutuses avaldavad mõju liikidevahelistele suhetele, kuid mitte alati kooseksisteerimist soodustavas suunas. Kuna taimed kasutavad üldjoontes kõik samu ressursse, siis ei saa muutused ressursikasutuses toimuda nii drastiliselt, nagu ta loomariigis võiks põhimõtteliselt juhtuda (nagu orav võiks valida sõltuvalt keskkonnast toiduks erinevate taimede seemneid või pähkleid). Küll aga on leitud, et taimed võivad konkurentsi tingimustes muuta lämmastiku vormi, mida nad eelistatult mullast omastavad (nitraat vs ammoonium). Algselt eelistasid kõik katses olnud taimed nitraati ammooniumile, kuid konkurentsi tingimustes ressursi omastamiselt plastilised taimed suurendasid omastatava lämmastiku kogust ning omastasid rohkem keskkonnas hulgalisemalt saada olevat lämmastiku vormi – ammooniumi (muutus realiseerunud nišš). Plastilisus määras konkurentsis tugevama ja nõrgema poole, sest haruldasem ja nõrgem konkurent ei muutnud oma N-i eelistust ega sissevõetavat kogust ning seetõttu jäi ta kasvult teistele alla (Ashton, Miller, Bowman & Suding, 2010). Sarnasele tulemusele jõuavad ka Berg & Ellers (2010), kes kahe liigi ja limiteeriva ressursiga mudeli põhjal spekulatsioonivad, et stressirohkes keskkonnas võib üks liik suurendada oma ressursivajadust ning muuta sellega realiseerunud niši suurust nii, et kooselu teise liigiga pole enam võimalik. Invasiivsete liikide edu võib peituda tugevamas plastilisuses ressurside omastamises, kus taim saab okupeerida suurema osa niširuumist (Berg & Ellers, 2010).

Invasiivsete taimede üleolek võrreldes kohalike taimedega ilmneb tihti stressirohketes tingimustes. Olgu selleks intensiivsem kasv ja suurem biomass pidevalt üleujutatavas keskkonnas (päideroog *Phalaris arundinacea*), suurem SLA, lehe mass ja juur:võsu suhe varjutingimustes (h. alang *Imperata cylindrica*) või intensiivsem fotosüntees kuumas vahemerelises kliimas (*Carpobrotus edulis*) (Herr-Turoff & Zedler, 2007; Hiatt & Flory, 2020; Fenollosa *et al.*, 2017). Nii on *Taraxacum officinale* alpiinsetes keskkondades konkurentsis pärismaiste liikidega nendest edukam, sest tolereerib paremini mägedes olevat kõrget kiirgustaset ning suudab kiiresti kohaneda erinevate kõrgustega. Plastilised taimed saavad edukalt hakkama erinevates keskkonnatingimustes ja madala või heterogeense ressursitasemega piirkondades, soodustades bioloogilist invasiooni (Molina-Montenegro, Penuelas, Munné-Bosch & Sardans, 2012).

Domineerimist soodustavate tingimuste välja selgitamise teeb keerulisemaks see, et alati ei saa koosluses edukas olemist siduda kindla tunnusega. Tavapärastes niiskusoludes suurendavad taimede kohasust tunnused, mis maksimeerivad kasvu, kuid need samad tunnused on raiskavad ja kahjulikud kuivades oludes. Vastupidiselt tagab suurima edu kuivas keskkonnas säästlikum veekasutus, mis jällegi määrab ei võimalda maksimaalset kasvu. Lõivsuhe kasvutempo ja madala ressursi taluvuse määra vahel määrab domineerimise kas niiskes või kuivas keskkonnas. Plastilisuse roll koosluse kujundajana seisneb kas ühes keskkonnas domineerimise võimaldamises või üle keskkondade stabiliseerivate mehhanismide loomises. Seega võib plastilisus soodustada kooseksisteerimist stabiliseerivate nišierisuste tekitamisega vee- ja valguskasutuse efektiivsuses. Kui liigid erinevad veekasutuse efektiivsusest, siis on suurem võimalus, et nad saavad koos ühes kohas elada, sest limiteerivad vähem üksteise kasvu kui väga sarnaste vajadustega liigid. Lisaks väheneb suurema plastilisusega taimede kohasus üldiselt vähem mööda niiskusgradienti ehk nad suudavad paremini säilitada oma konkurentsivõime kui vähem plastilisemad liigid (Pérez-Ramos, Matías, Gómez-Aparicio & Godoy, 2019).

Plastiliste reaktsioonide hulgas leidub ka selliseid, mis aitavad vähendada koosluses konkurentsi asümmeetrilisust ning seeläbi toetavad suurema arvu taimede koos kasvamist. Eelmises peatükis tutvustatud morfoloogilise plastilisuse mõju tihedalt kasvavatele võsudele valguskonkurentsi tingimustes on üks sellistest mehhanismidest. Ballaré *et al.* (1994) katses transgeensete (ei saa keskkonnast kätte signaali R:FR suhtest) ja metsiktüüpi tubakataimedega (*Nicotiana tabacum*) eri tihedusega monokultuurides selgus, et vaid metsiktüübid suutsid taimede tiheduse suurenedes oma leherootsu ja võsu pikendada. Nii vähenes kokkuvõttes võsu ja leherootsu pikkuste varieeruvus ehk taimed muutusid pikkuselt üksteisega sarnasemaks, sest lühemad taimed venisid suhteliselt pikemaks kui juba pikad taimed. Samas transgeensetel taimedel suurenes võsude tiheduse kasvades taimepikkuse varieeruvus. Metsiktüübil suurenes märgatavalt väikeste taimede võsu eripind (lehe pindala võsu kuivmassi kohta) ja suurte oma jäi tihedusest sõltumata samaks, kuid transgeensete võsu eripinnal puudus selline taimesuuruse ja võsude tiheduse vaheline seos. Nii leherootsu pikenemine kui läbi võsu eripinna suurendamise fotosünteesiva pinna suurenemine aitavad väikestel isenditel konkurentsis suurtega edukamad olla ning kokkuvõttes soodustada taimede kooseksisteerimist (Ballaré *et al.*, 1994). Ka Lepik, Liira & Zobel (2005) ja Lepik & Zobel (2015) leidsid, et taimede pikkus on suurema võsu plastilisuse puhul ühtlasem kui vähem plastiliste võsude korral. Lisaks ilmnisid positiivsed seosed võsude kasvamistiheduse ja katseruudu keskmise võsude plastilisuse vahel ning koosluse keskmise lehepindala plastilisuse ja liigirikkuse vahel. Seega

lisaks teada-tuntud nähtusele, et mida tihedamalt taimede võsud kasvavad, seda rohkem erinevaid liike mahub samale pindalale võrreldes hõredalt kasvavate võsudega, sai kinnitust ka asjaolu, et morfoloogiline plastilisuse suurendab väiksel skaalal otseselt, võsude tihedusest sõltumatult taimekoosluse liigirikkust (Lepik, Liira & Zobel, 2005; Lepik & Zobel, 2015).

Plastilisus maa all võib vähendada konkurentsi siis, kui läbi plastilisuse väheneb ka juurte kattumine. Rohkelt on neid uuringuid, kus on leitud, et juurte plastilisus põhjustab juurte üksteisest eemale hoidmist (Bookman & Mack, 1982; Callaway *et al.*, 2003; Schiffers, Tielbörger, Tietjen & Jeltsch, 2011). Näiteks Schiffers *et al.* (2011) näitas katseliselt, kuidas tihedalt paiknevate liigikaaslaste juured kasvasid oma naabritest eemale. Ühtlasi oli mudeldades näha tugev plastilisuse mõju konkurentsi vähendamisele (Schiffers *et al.*, 2011). Vastupidise tulemuse said Gersani, Brown, O'Brien, Maina & Abramsky (2001) sojaubadega (*Glycine max*), kes kasvasid võrreldes üksinda kasvamisega juuri märkimisväärselt agressiivsemalt siis, kui pidid mullaruumi jagama liigikaaslasega. Taime kogumass (koos saagiga) oli kahekesi ja üksikult kasvavatel sojaubadel sama, kui varieerus biomassi jaotus: üksinda kasvaja suunas palju rohkem biomassi saagikusse, kuid sama ruumi liigikaaslasega jagav sojauba rohkem juurtesse. Autorid iseloomustasid olukorda ühisvara tragöödia põhimõttega ehk intensiivsem juurte kasv tuleb teistega ühiste ressursside arvelt ning kasu, mida „ihnuskoit“ saab, on väike võrreldes hinnaga, mida ülejäänud maksma peavad (Gersani, Brown, O'Brien, Maina & Abramsky, 2001).

Taimede morfoloogilise plastilisuse mõju ülejäänud taimekooslusele võib olla ka raskesti tähelepanev ja kaudne või isegi ulatuda väljapoole taimeriiki. Kaudsest mõjust kõigepealt. Callaway, Nadkarni & Mahall (1991) tuvastasid, et sinise tamme (*Quercus douglasii*) kaks morfotüüpi – sügavate juurtega ja madalate, maapinnalähiste juurtega – muutsid enda all kasvava taimekoosluse biomassi ja kompositsiooni. Sügavate juurtega tamme all kasvavate rohttaimede biomass oli puu juurtega konkurentsi puudumise tõttu 50% suurem kui madalate juurtega tamme all (Callaway, Nadkarni & Mahall, 1991). Sellest veel põnevam aga oli Aschehoug & Callaway (2014) katse samade tammedega, mille käigus selgus, et tammede morfotüübid mõjutavad tugevalt kõrrelise *Stipa pulchra* arvukust ja kohasust. Kuigi tamme maapinnalähedased juured suruvad konkurentsi tõttu alla kõrreliste kasvu ja arvukust, siis ikkagi leidis kõrrelisi ohtramalt madalate juurtega tamme all kui sügavamate juurtega tamme all. Seda seetõttu, et suurem rohttaimede hulk sügavate juurtega tamme all pärssis veel enam *S. pulchra* kasvu ja seemneproduksiooni kui maapinnalähiste juurtega tamme all kasvamine seda tegi. Katse näitab, et efekte, mis kuidagi avaldavad taimekoosluse struktuurile mõju, on palju

ja suur osa neist võibki jääda märkamatuks (Aschehoug & Callaway, 2014). Barbour *et al.* (2019) uurisid, kuidas paju (*Salix hookeriana*) liigisisene varieeruvus (10 genotüüpi) mõjutab taimel elavate lülijalgsete (erinevad lehetäi ja sipelga liigid) ning juure mikroobide ja seente liigirikkust. Pajude morfoloogiline plastilisus ja geneetiline varieeruvus taime suurust määravate tunnuste osas (taime kõrgus, võsude keskmine kõrgus ja arv) mõjutas enim lülijalgsete liigirikkust. On enesest mõistetav, et suurematel taimedel saab elada rohkem putukaid. Juurte C:N suhe mõjutas aga negatiivselt mikroobide ja seente liigirikkust, mis viitab lämmastiku tähtsusele risosfääri elustiku jaoks. Nii pajude suurust määravaid tunnuseid kui juurte C:N suhet mõjutas keskkonna esile kutsutud plastilisus rohkem kui paju genotüüp, mis tähendab, et plastilisusel oli erakordsel suur osa ka lülijalgsete, seente ja mikroobide liigirikkuse määramisel (Barbour *et al.*, 2019). Seega geneetilise mitmekesisuse panus koosluse kujundamisesse on asendamatu, aga oluline roll selles on ka plastilisusel.

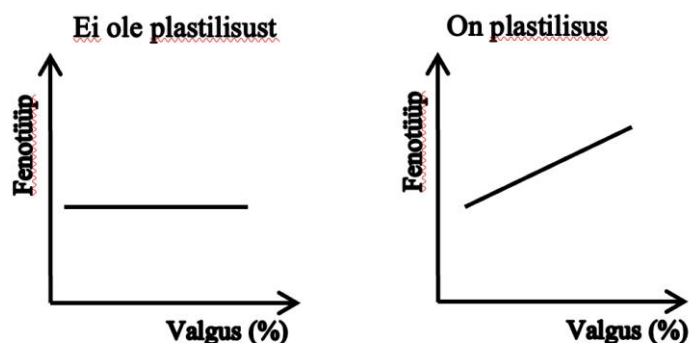
2.2. Uurimusliku osa sissejuhatus

Selleks, et saada rohkem selgust, millist mõju avaldab taimede morfoloogilise plastilisuse vähenemine või suurenemine taimekooslusele, viisime läbi püsiruudukatse, kus manipuleerisime püsiruutude plastilisuse tasemega. Nimelt huvitas meid koosluse keskmise SLA ja lehtede arvu plastilisuse muutumise tulemus niidukoosluse väikeseskaalalisele liigirikkusele. Plastilisusega manipuleerimiseks kitkusime kindlaid taimi kooslusest välja, aga nii, et eemaldasime ainult võsu maapealse osa. Põhinedes Lepik *et al.* (2005) uurimusele ja Hermlin (2019) magistritööle löime kaks hüpoteesi: 1) suurem ruudu keskmine SLA plastilisus vähendab liigirikkust; 2) suurem ruudu keskmine lehtede arvu plastilisus suurendab liigirikkust.

3. Metoodika

Katse põhimõte seisneb katseruutudest töötamise alusel kindlate liikide välja kitkumisel. 2019. aasta suvel, 28. juunil mõõtsime Tartu Ülikooli evolutsioonilise ökoloogia töörühmaga Laelatu puisniidule 25 katseruutu küljepikkusega 30 cm. Lisaks ümbritseb ruutu 10 cm küljepikkusega puhverala. Ruudud jaotasime puisniidu avatud alale suvaliselt – juhuslikku kohta maastikul sirusime ruudu numbriga varustatud puitteiba. Ruudu piirid märkisime telgivaiaidega kinnitatud nõõriga, nii et esimesena kinnitatud puitteivas asuks ruudu põhjapoolseimas nurgas. Ruutudes määrasime taimede liigilise koosseisu ning iga liigi katvuse.

Taimede sihipärase väljakitkumise tarbeks kasutasime varasemalt Lepik *et al.* 2005 leitud plastilisuste väärtusi. Lepik *et al.* 2005 määras 35 taimeliigile erinevad plastilisuse väärtused valguse kättesaadavusele potikatse ja statistilise andmeanalüüsi teel. Plastilisus on määratletud keskkonna (valguse %) ja erinevate taimetunnuste väärtuse (taime fenotüübi) vahelise funktsiooni ehk reaktsiooninormiga, kus plastilisuse suurust näitab sirge tõus (Joonis 1). Kui tõus on nullist erinev, siis on tegemist plastilisusega.



Joonis 1. Reaktsiooninormi tõus määrab plastilisuse olemasolu.

Käesolevas töös kasutasime lehe eripinna (SLA s.o. lehe pindala jagatud lehe kuivmassiga) plastilisuse ja lehtede arvu plastilisuse väärtuseid. Nendele andmetele tuginedes lõime viis töötlust: esimene on kontroll, teine SLA plastilisuse suurendamine (SLA+), kolmas SLA plastilisuse vähendamine (SLA-), neljas lehtede arvu plastilisuse suurendamine (Larv+) ja viies lehtede arvu plastilisuse vähendamine (Larv-). Kontrollruutudest kitkumist ei toimu ning teised töötused põhinevad loogikal, et ruudu SLA plastilisuse suurendamiseks tuleb ruudust välja kitkuda väikese SLA plastilisusega taimed ja vastupidi. Nii tuleb ka lehtede arvu plastilisuse suurendamiseks eemaldada ruudust väikese lehtede arvu plastilisusega liigid ja ruudu lehtede arvu plastilisuse vähendamiseks kitkuda sealt välja liigid, kes on lehtede arvult just väga

plastilised. Välja kitkumisele kuulus vaid taime maapealne biomass. Igale töötlusele määrasime suvaliselt viis ruutu, millest kitkusime liike vastavalt töötluse eeskirjale.

Katseruudult kitkutud taimed kogusime liigi kaupa eraldi ümbrikutesse, puhveralalt kitkutud taimi ei kogunudki. Puhverala eesmärk oli takistada välja kitkumisele kuuluva liigi kiiret levikut katseruutu. Taimi kogusime nende biomassi kaalumiseks. Selleks oli eelnevalt vaja kogutud biomassi 48 tundi 75 kraadi juures kuivatada, sest alles siis sai leida kuivkaalu. Suve keskel, kui Laelatu puisniitu niidetakse, lõikasime ka meie kogu katseruudu biomassi maapinnast 7 cm kõrguselt ära (tavaline niitmiskõrgus), kuivatasime ja kaalusime samamoodi nagu eelnevalt seletatud.

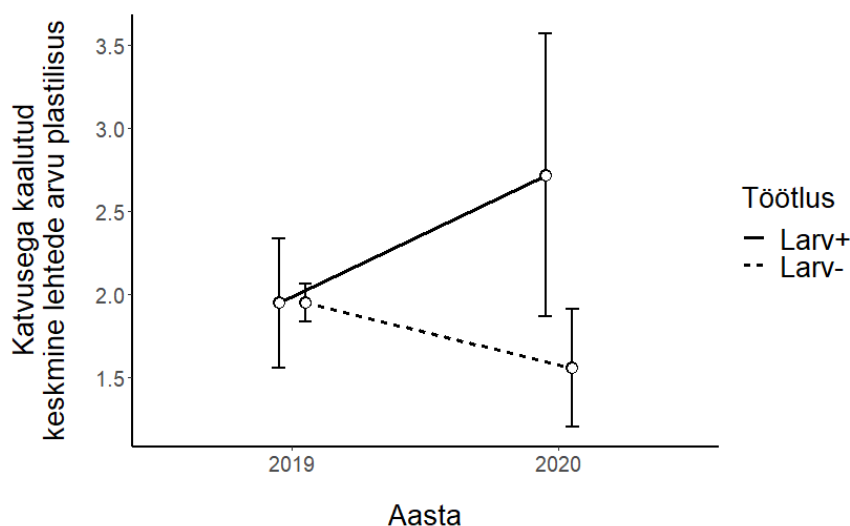
Taimede katvuse ja liigilise koosseisu muutuste ilmnedes saime hiljem andmeanalüüsi käigus teha järeldusi, kas meie katse töötas – kas me suutsime mõjutada taimekooslust oma valitud suunas ning kas vastus manipulatsioonile vastas meie hüpoteesidele või mitte. Teame (Hermlin, 2019), et taimekoosluses on lehtede arvu plastilisuse ja liigirikkuse vahel positiivne seos ning SLA plastilisuse jaoks on sama seos vastupidiselt negatiivne. Seega eeldame, et kui suurendame ruudu keskmist lehtede arvu plastilisust, siis suureneb ka liigirikkus selles ruudus, ning kui suurendame ruudu keskmist SLA plastilisust, siis liigirikkus väheneb. Andmeanalüüsil leidsime kõigepealt statistikaprogrammiga STATISTICA olulised ja huvitavad seosed andmete vahel ning hiljem tegin joonised ümber programmis RStudio (versioon R4.0.3) pakettidega *ggplot2*, *dplyr* ja *ggpubr*. Selleks, et erinevaid plastilisusi oleks võimalik omavahel võrrelda, standardiseerisime need valemiga:

$$\textit{standardiseeritud väärtus} = \frac{\textit{plastilisuse väärtus} - \textit{keskmine}}{\textit{standardhälve}} \quad (\text{Joonised 6–9})$$

Laelatu puisniidul oleme seni käinud kitkumas regulaarselt kaks korda aastas – suve alguses ja lõpus. Seega hetkel oleme kitkunud neljal korral: 28. juunil ja 23. augustil 2019. aastal ning 9. juuni ja 12. septembril 2020. aastal. Katvust määrasime neist kahel korral: 2019. aasta juunis ja 2020. aasta juunis. Nende kahe aastaga aga katse ei piirdu, kitkumise ja katvuse määramisega jätkame ka tulevatel aastatel.

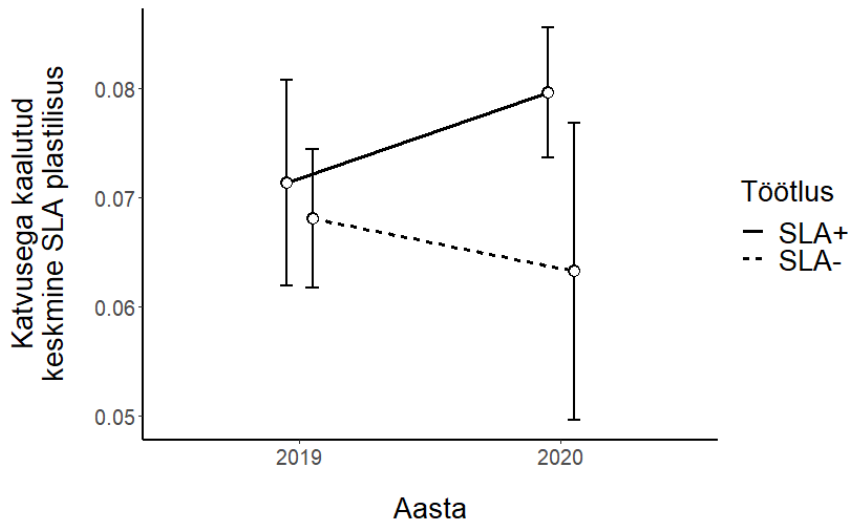
4. Tulemused

Kuna püsiruudukatse on kestnud praeguseks vaid kaks aastat, siis märkimisväärsetest tulemustest veel rääkida ei saa. Siiski, andmetöötlus näitas, et taimede välja kitkumisega saavutasime ruutudes vastavalt töötlusele soovitud olukorrad. Jooniselt 2 nähtub, et algselt oli ruutudes liikide keskmine kaalutud plastilisus võrdne, kuid peale sealt töötluse **Larv+** järgi lehtede arvu poolest vähe plastiliste liikide välja kitkumist on nendes ruutudes lehtede arvult plastiliste liikide osakaal suurenenud ($p \approx 0,038$). See tähendab, et kitkumisega muutsime katseruudu kooslust soovitud suunas. Sarnase tulemuse saime ruutudes töötlusega **Larv-**, kust kitkusime välja lehtede arvult plastilisi taimi, et ruudus plastiliste liikide osakaalu vähendada.



Joonis 2. Töötluste Larv+ ja Larv- mõju katseruudu lehtede arvu plastilisusele aastatel 2019 ja 2020. Y-teljel on katvusega kaalutud keskmine lehtede arvu plastilisus ning x-teljel aastad, millal kitkusime. Teise faktorina on kaasatud töötlus. Vurrud näitavad 95% usalduspiire. Aasta*töötlus koosmõju tuli oluline ($p \approx 0,038$).

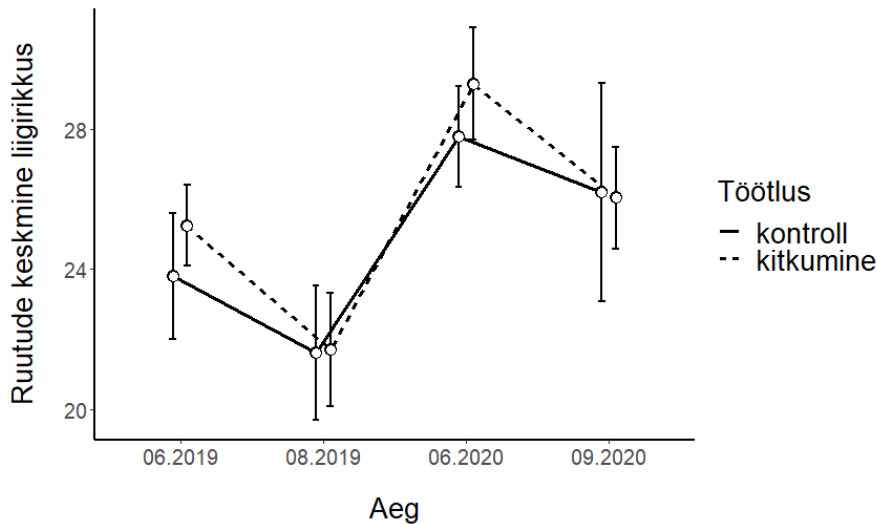
Joonis 3 näitab samasugust olukorda töötluste **SLA+** ja **SLA-** puhul, kuigi statistiliselt mitteoluliselt ($p \approx 0,19$). Aga siiski õnnestus ka SLA poolest plastiliste ja väheplastiliste taimede osakaalu ruutudes soovitud suunas muuta. Joonised 1 ja 2 ei näita midagi plastilisuse mõjust taimekooslusele, vaid lihtsalt seda, et manipulatsiooni tulemusel on olukord ruutudes soovitud suunas muutunud. Kitkumisega saavutasime mingi efekti ja just selle efekti mõju teistele ruudus kasvavatele taimedele meid huvitabki.



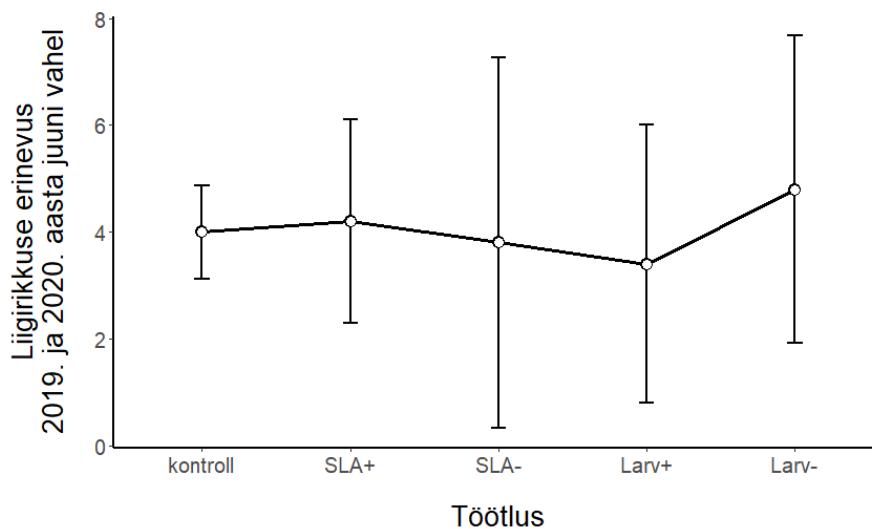
Joonis 3. Töötluste SLA+ ja SLA- mõju katseruudu SLA plastilisusele aastatel 2019 ja 2020. Y-teljel on katvusega kaalutud keskmine SLA plastilisus ning x-teljel aastad, millal kitkusime. Teise faktorina on kaasatud töötlus. Vurrud näitavad 95% usalduspiire. Aasta*töötlus koosmõju ei tulnud oluline ($p \approx 0,19$).

Ruutudest liikide välja kitkumisega võiksime eeldada, et järgmisel korral on neis liigirikkus väiksemaks jäänud. Jooniselt 4 on aga näha, et nii ei ole läinud – nii kontrollide kui kitkutud ruutude liigirikkus on püsinud umbes samal tasemel ($p \approx 0,83$). Tõenäolisem on, et me siiski ei suutnud katseruutudest liike viimseni eemaldada ning seepärast ei ole liigirikkus langenud, aga võimalus on ka, et kitkutud liikide asemele on tulnud uued liigid. Jooniselt 4 nähtub veel, et liigirikkus on kõrgem kevaditi kui suviti ja 2020. aastal kui 2019. aastal ($p < 0,01$). Hilissuveks olid ruutudest kadunud paljud varasuvised liigid nagu võsaülane (*Anemone nemorosa*), enamasti ka tulikad (*Ranunculus acris* ja *Ranunculus polyanthemos*) ja väike rohirohi (*Rhinanthus minor*). 2020. aastal võis liigirikkus olla suurem seetõttu, et kitkumise kollektiiv tundis teisel aastal taimeliike paremini kui esimesel ning oskas neid paremini määrata.

Kui manipulatsioonide tagajärjel oleks vastavalt hüpoteesile pidanud töötlustes **SLA-** ja **Larv+** ehk SLA plastilisuse vähendamisel ja lehtede arvu plastilisuse suurendamisel ruutudes liigirikkus kasvama, siis jooniselt 5 näeme, et liigirikkuse muut esimese ja teise aasta juuni vahel ei sõltu töötlustest ($p \approx 0,95$). Võib näha isegi liigirikkuse muudu langust **SLA-** ja **Larv+** töötluste puhul, aga kuna varieeruvus keskmise ümber on väga suur, siis järeldusi töötluste mõjust liigirikkusele praegu teha ei saa. Samuti eeldasime, et töötlustega **SLA+** ja **Larv-** liigirikkus väheneb, kuid ka seda ei juhtunud. Kuigi 1. ja 2. joonis näitavad, et katseruutude tingimused on muutunud, siis selle mõju taimekoosluse liigirikkusele ei ole veel jõudnud avalduda.



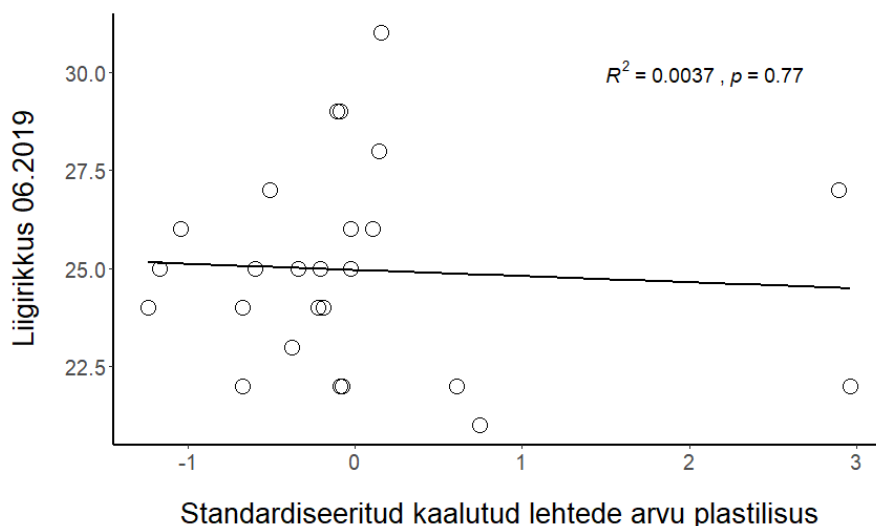
Joonis 4. Kitkumise mõju liigirikkusele. Y-teljel on ruutude keskmine liigirikkus ja x-teljel kõik neli korda, mil käisime kitkumas. Teise faktorina on juures töötlus, aga nii, et kontrolli puhul kitkumist ei toimunud ja ülejäänud kitkumisega töötledud on ühendatud uue koondtöötuse „kitkumine“ alla. Vurrud näitavad 95% usalduspiire. Aeg*töötlus koosmõju ei tulnud oluline ($p \approx 0,83$), aga töötluste samasugune mõju liigirikkusele on siin hea märk.



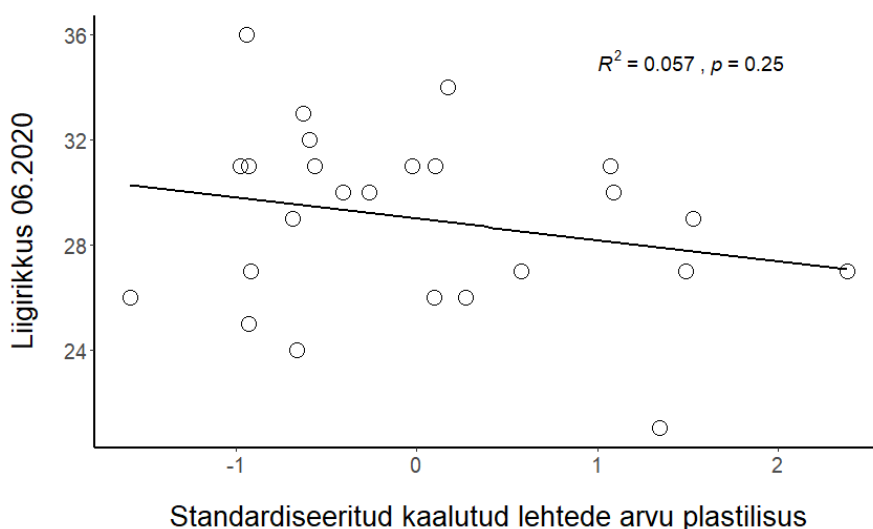
Joonis 5. Liigirikkuse erinevus 2019. ja 2020. aasta juuni vahel sõltuvalt töötlustest. Y-teljel on liigirikkuse muut 2019. ja 2020. aasta juuni vahel (teise aasta liigirikkus - esimese aasta liigirikkus) ning x-teljel kõik viis töötlust. Vurrud näitavad 95% usalduspiire. Töötluste mõju liigirikkusele ei tulnud oluline ($p \approx 0,95$).

Eelduste kohaselt peaks lehtede arvu plastilisuse suurendamine koosluses tooma endaga kaasa liigirikkuse kasvu ning vastupidiselt SLA plastilisuse suurendamine liigirikkuse vähenemise. Joonised 6–9 ei näita midagi kindlat, nende r^2 (statistiline mõõde mudelile – kui suure osa sõltuva muutuja varieeruvusest seletab ära sõltumatu muutuja) on väga väike ning ei seleta peaaegu üldse mudelit ja p-väärtused on suuremad kui 0,05, kuid siiski võib natuke spekuloida õrnade trendide üle, mis joonistelt nähtuvad. Lehtede arvu plastilisuse suurenedes on esimese (2019) aasta kevadel liigirikkus jäänud enam vähem samaks (Joonis 6), aga teisel

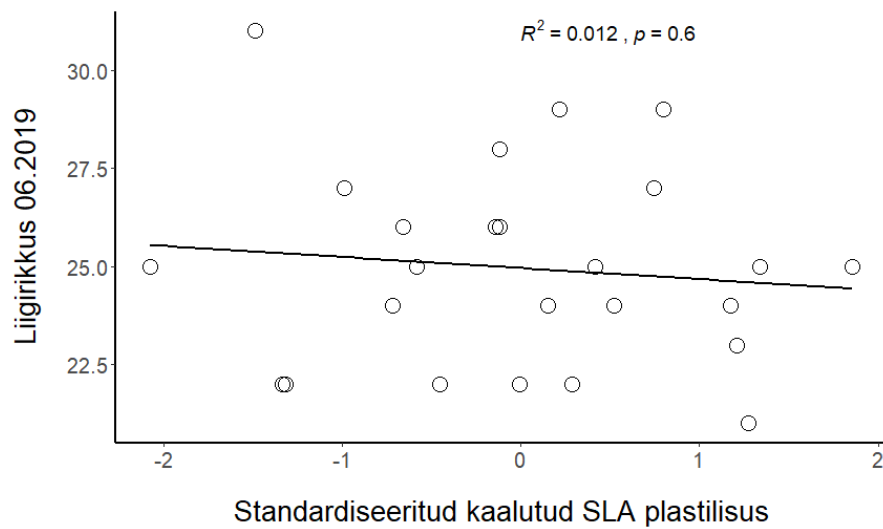
aastal (2020) natuke selgemalt hoopis vähenenud (Joonis 7). Seega teise aasta seisuga on trend pigem meie hüpoteesi ümberlökkamise suunas liikunud. Ka SLA plastilisuse trend tundub teise aasta seisuga (Joonis 9) suunduvat vastassuunas eeldustele, mille kohaselt liigirikkus plastilisuse suurenedes väheneb. Need joonised näitavad, et midagi statistiliselt olulist ei ole katsest veel välja tulnud, muutuste tekkimine võtab rohkem aega.



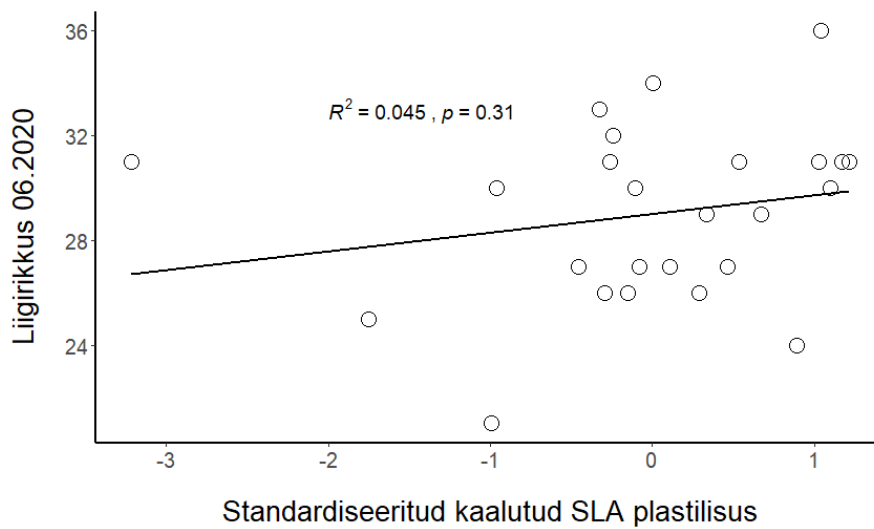
Joonis 6. Lehtede arvu plastilisuse mõju liigirikkusele. Y-teljel on liigirikkus ja x-teljel standardiseeritud kaalutud lehtede arvu plastilisus. Graafik on 2019. aasta kevade kohta. Lehtede arvu plastilisuse mõju liigirikkusele on mitteoluline ($p \approx 0,77$).



Joonis 7. Lehtede arvu plastilisuse mõju liigirikkusele. Y-teljel on liigirikkus ja x-teljel standardiseeritud kaalutud lehtede arvu plastilisus. Graafik on 2020. aasta kevade kohta. Lehtede arvu plastilisuse mõju liigirikkusele on mitteoluline ka teisel aastal ($p \approx 0,25$).



Joonis 8. SLA plastilisuse mõju liigirikkuisele. Y-teljel on liigirikkus ja x-teljel standardiseeritud kaalutud SLA plastilisus. Graafik on 2019. aasta kevade kohta. SLA plastilisuse mõju liigirikkuisele on mitteoluline ($p \approx 0,6$).



Joonis 9. SLA plastilisuse mõju liigirikkuisele. Y-teljel on liigirikkus ja x-teljel standardiseeritud kaalutud SLA plastilisus. Graafik on 2020. aasta kevade kohta. SLA plastilisuse mõju liigirikkuisele on mitteoluline ka teisel aastal ($p \approx 0,31$).

5. Arutelu

Häiringute ja vabade laikude olemasolu koosluses suurendab liigirikkust, sest nii väheneb konkurents ning tühjad kohad saavad potentsiaalselt täituda uute liikide esindajatega (Wilson & Tilman, 1993). Viimane aga juhtub vaid juhul, kui liikidel on võimalik kooslusesse levida. Zobel *et al.* (2000) näitasid, et seemnete külvamine suurendas väikeseskaalalisel tasandil liigirikkust enim koos häiringuga, kuid häiringu mõju liigirikkusele eraldi ei olnud oluline. Tühjad kohad võimaldasid võsude tihedamat kasvumist, kuid ei toonud kaasa märkimisväärset liigirikkuse kasvu. Seega biotilised reaktsioonid üksi, siinkohal just konkurentsi vähenemine, ei ole kõige määravamad liigirikkuse suurendamisel (Zobel *et al.*, 2000).

Meie kitkumiskatse tulemused ei näita, et SLA või lehtede arvu plastilisusel oleks olnud olulist mõju liigirikkusele. Väikeste häiringute tekitamine võis avaldada liigirikkusele mõju, sest ruutude keskmine liikide arv oli teisel aastal oluliselt suurem kui esimesel ($p < 0,01$), aga suurema tõenäosusega põhjustasid selle meie parem liikide tundmine teisel aastal ja tõsiasi, et enamasti me ei suutnud liike täielikult välja kitkuda, mitte nii väga uute liikide tulek vähenenud konkurentsi tingimustes. Samasugune põhjendus võib sobida ka seletuseks kitkutud ruutude ja kontrolli liigirikkuse nii väiksele erinevusele ($p \approx 0,83$), sest kuigi me eemaldasime katseruutudest liike, püsis liigirikkus kahe aasta jooksul kitkutud ja kitkumata ruutudes sama. Zobel, Zobel & Rosén (1994) leidsid Laelatu puisniidu kitkumiskatses (eemaldati koosluses esinevaid mitte domineerivaid liike), et nelja aasta jooksul liikide eemaldamine katseruutudest ei toonud kaasa muutust uute liikide migratsioonis ehk katseruutudesse levimisel (Zobel, Zobel & Rosén, 1994). Niidutaimede kadu ja taasilmumine väiksel alal on dünaamiline protsess, mida võivad mõjutada ka kohalikud ilmastikuolud (Rusch & van der Maarel, 1992). Seega liigilise koosseisu muutused ajas ja ruumis toimuvad mõneti juhuslikult – liigid surevad pidevalt välja ja ilmuvad uuesti ja kitkumisega võime selle protsessi toimumise kiirusele vaid kaasa aidata (Zobel *et al.*, 1994).

Liigisisest varieeruvust, muu hulgas plastilisust peab arvesse võtma, kui tahta selgitada koosluse muutuseid häiringu tagajärjel. Võime muutuda tuleb taimede kasuks nii häiringu ajal kui ka selle järel. Intensiivse herbivooriaga piirkonnas domineerivad taimed, kes suudavad vähendada oma kõrgust ja lehtede suurust, sest ei ole mõistlik investeerida süsinikku taimeorganitesse, mis suure tõenäosusega söödud saavad. Selle asemel aitab edukam olla suurem investeering näiteks paljunemisesse. Samas herbivooria järel iseloomustab dominantid just plastilisus kasvu soodustavates tunnustes, sest siis tagab edu suurem kasv (Wakatsuki,

Nishizawa & Mori, 2021). Ka plastilisus lehe morfoloogilistes tunnustes nagu lehtede arv ja SLA võib taimede lehekuju varieeruvusega vähendada võsude konkurentsi ja soodustada liigirikkust (Lepik *et al.*, 2005; Burns & Strauss, 2012; Lepik & Zobel, 2015), kuid ikkagi eeldusel, et uued taimed saavad kooslusesse levida.

Keskmise häiringu hüpoteesi kohaselt esineb suurim liigirikkus keskmise häirimise nivool, sest ükski liik ei saa domineerida teiste üle. Kui häiringud on liiga sagedased, siis jõuavad koosluse asustada vaid lähedalt migreeruvad ja kiire paljunemisega liigid. Keskmisel häiringu nivool saavad võimaluse ka aeglasema elutempoga liigid, kuid regulaarne taimede hukkumine tagab võrdsed võimalused kõigile ja ei luba ühegi liigi suhtelisel ohtrusel liiga suureks saada (Connel, 1978). Ka meie kitkumise katse on kui häiring koosluses, kuigi selektiivsem kui generalistist herbivoor, kuid seda enam saab kitkutavate liikide valik muuta taimekooslust. Näiteks dominantide eemaldamisega, nii et ka biomass korjatakse ära, võidab kooslus liigirikkuse kasvu osas kõige enam. Nii vabaneb ülejäänud kooslus konkurentsi survest ja maha ei jää üleliigset biomassi, mis võiks aidata ebasümmeetriliselt suuremaks kasvada kiire kasvuga liikidel (Lishawa, Lawrence, Albert, Larkin & Tuchman, 2019).

Kitkumiskatsega ei õnnestunud meil tõestada kumbagi hüpoteesi: 1) ruudu keskmise lehtede arvu plastilisuse suurendamisel puudus oluline mõju liigirikkusele; 2) samuti ei omanud ruudu keskmise SLA plastilisuse suurendamine liigirikkuse jaoks tähtsust. Üks põhjus, miks me olulisi tulemusi ei saanud, võib peituda selles, et katseruudus suurenenud/vähenenud morfoloogilise plastilisuse osakaalu mõju ei jõudnud veel kooslusele avalduda. Üks plastilisuse hindadest, mida plastilised taimed maksta peavad, on plastilise reaktsiooni võimalik ajaline mahajäämine keskkonnamuutusest (Baldwin, 1999). Seega, kuna me suutsime vastavalt töötlusele katseruudu plastilisust vajalikus suunas mõjutada (Joonised 2 ja 3), siis tundub, et katsega ka järgmistel aastatel jätkates, võiksime saada paremad tulemused oma hüpoteeside kinnitamiseks või ümber lükkamiseks.

Kokkuvõte

Mitu liiki saavad jagada eluruumi, kui nende ressursivajadused edukaks eksisteerimiseks erinevad üksteisest piisavalt, et ära hoida konkurentset väljatõrjumist. Kooseksisteerimisele aitab kaasa, kui liik surub enda kasvu rohkem maha kui teiste liikide kasvu ja kui liigid on võrdselt edukad üksteisega konkureerimisel. Lisaks võib koosluses liikidevahelisi suhteid mõjutada nende võime muutuda vastavalt keskkonnale ehk olla plastiline. Plastilisuse ja ka ainult väliskuju muutva morfoloogilise plastilisuse toimet tervele taimekooslusele on tihti väga keeruline hinnata läbipõimunud isendite- ja liikidevaheliste vastastik- ja koosmõjude ning organismi tasemel toimivate lõivuhete tõttu, kuid katsetega on võimalik sellest segadusest tõele lähemale jõuda. On hulgaliselt informatsiooni taimede morfoloogilistest muutustest, kuid sellest enam huvitab loodusuurijaid nende muutuste mõju tervele taimekooslusele. Hästi on kirjeldatud taimede plastilist vastust valguse kättesaadavusele konkurentsis teiste taimedega. Selle käigus pikenenud leherootsud ja varred ühtlustavad taime kõrgust üle koosluse, mis vähendab asümmeetrilist konkurentsi ja suurendab võsude tiheust ja liigirikkust. Siiski on plastilisuse ümber hulgaliselt küsimusi, näiteks millisest hetkest alates plastilisus hoopis soodustab ühe liigi domineerimist teiste üle või miks kõrvuti kasvavad taime juured vahel väldivad üksteist, aga vahel üksteisega konkureerima kipuvad? Kuna plastilisus on väga taime- ja tunnusespetsiifiline reaktsioon, mida juba definitsioonilt mõjutavad tugevalt keskkonnamuutused, siis on raske leida ühtset seletust kõigile probleemidele.

Uurimistöö raames Laelatu puisniidule rajatud püsiruudukatsega otsisime vastust küsimusele, kuidas ruudu keskmine SLA ja lehtede arvu plastilisus mõjutab liigirikkust. Kahe aastaga, mil katse on kestnud, pole SLA ja lehtede arvu plastilisuse mõjutamise manipulatsioonid ilmutanud olulist mõju liigirikkusele. Andmeanalüüs näitas, et suutsime katseruutude keskmist plastilisust muuta soovitud suunas, aga plastiliste reaktsioonide efekt taimekooslusele ei ole veel avaldunud. Jääb üle vaid katsega edasi minna ja loota, et just vähene aeg on olnud põhjus tulemuste puudumisel.

Tänuavaldused

Ma tänan südamest oma juhendajat, Hanna Kaarin Hermlinit, sest ta oli alati minu jaoks olemas igas bakalaureusetöö koostamise etapis ning andis pidevalt põhjalikku tagasisidet mu isemoodi kirjutistele. Hanna oli ka esimene, kes tutvustas mulle statistikaprogrammi RStudio, milles hiljem kõik joonised tegin. Ma tänan väga ka prof Kristjan Zobelit, kes mind üldse taimede evolutsioonilise ökoloogia uurimisrühma värbas, mulle bakalaureusetöö teema ja katse andis ning mulle esimesed ladinakeelsed taimenimed selgeks õpetas. Täna kogu meie väikest töörühma: Kristjan Zobelit, Jaan Liirat, Susanna Vainu, Hanna Kaarin Hermlinit ja Mihkel Annusveeri huvitavate esitluste eest ning eraldi veel Kristjan Zobelit, Susanna Vainu, Hanna Kaarin Hermlinit ja Anu Lepikut mõnusate Laelatu puisniidul veedetud päevade eest, mis möödusid produktiivselt niidul lebades ja kitkumisega kätele valu andes.

Kasutatud kirjandus

- Agrawal, A. A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294(5541), 321-326.
- Aschehoug, E. T., & Callaway, R. M. (2014). Morphological variability in tree root architecture indirectly affects coexistence among competitors in the understory. *Ecology*, 95(7), 1731-1736.
- Ashander, J., Chevin, L. M., & Baskett, M. L. (2016). Predicting evolutionary rescue via evolving plasticity in stochastic environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1839), 20161690.
- Ashton, I. W., Miller, A. E., Bowman, W. D., & Suding, K. N. (2010). Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91(11), 3252-3260.
- Baldwin, I. T. (1999). Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example of adaptive phenotypic plasticity. *Journal of chemical ecology*, 25(1), 3-30.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L., & Sanchez, R. A. (1989). Photomodulation of axis extension in sparse canopies: role of the stem in the perception of light-quality signals of stand density. *Plant Physiology*, 89(4), 1324-1330.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L., & Sanchez, R. A. (1990). Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science*, 247(4940), 329-332.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L., Jordan, E. T., & Vierstra, R. D. (1994). Signaling among neighboring plants and the development of size inequalities in plant populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(21), 10094-10098.
- Barbour, M. A., Erlandson, S., Peay, K., Locke, B., Jules, E. S., & Crutsinger, G. M. (2019). Trait plasticity is more important than genetic variation in determining species richness of associated communities. *Journal of Ecology*, 107(1), 350-360.
- Berg, M. P., & Ellers, J. (2010). Trait plasticity in species interactions: a driving force of community dynamics. *Evolutionary Ecology*, 24(3), 617-629.
- Bookman, P. A., & Mack, R. N. (1982). Root interaction between *Bromus tectorum* and *Poa pratensis*: a three-dimensional analysis. *Ecology*, 63(3), 640-646.

- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, *13*, 115-155.
- Burns, J. H., & Strauss, S. Y. (2012). Effects of competition on phylogenetic signal and phenotypic plasticity in plant functional traits. *Ecology*, *93*(sp8), S126-S137.
- Cai, Q., Zhang, Y., Sun, Z., Zheng, J., Bai, W., Zhang, Y., ... & Zhang, L. (2017). Morphological plasticity of root growth under mild water stress increases water use efficiency without reducing yield in maize. *Biogeosciences*, *14*(16), 3851-3858.
- Caldera, H. I. U., De Costa, W. J. M., Woodward, F. I., Lake, J. A., & Ranwala, S. M. (2017). Effects of elevated carbon dioxide on stomatal characteristics and carbon isotope ratio of *Arabidopsis thaliana* ecotypes originating from an altitudinal gradient. *Physiologia plantarum*, *159*(1), 74-92.
- Callaway, R. M., Nadkarni, N. M., & Mahall, B. E. (1991). Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology*, *72*(4), 1484-1499.
- Callaway, R. M., Pennings, S. C., & Richards, C. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, *84*(5), 1115-1128.
- Casal, J. J., & Smith, H. (1989). The function, action and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. *Plant, Cell & Environment*, *12*(9), 855-862.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, *31*(1), 343-366.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, *199*(4335), 1302-1310.
- Cooper, H. F., Grady, K. C., Cowan, J. A., Best, R. J., Allan, G. J., & Whitham, T. G. (2019). Genotypic variation in phenological plasticity: reciprocal common gardens reveal adaptive responses to warmer springs but not to fall frost. *Global change biology*, *25*(1), 187-200.
- Engström-Öst, J., & Candolin, U. (2007). Human-induced water turbidity alters selection on sexual displays in sticklebacks. *Behavioral ecology*, *18*(2), 393-398.
- Ericsson, T. (1995). Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. In *Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems* (pp. 205-214). Springer: Dordrecht.

- Fenollosa, E., Munné-Bosch, S., & Pintó-Marijuan, M. (2017). Contrasting phenotypic plasticity in the photoprotective strategies of the invasive species *Carpobrotus edulis* and the coexisting native species *Crithmum maritimum*. *Physiologia plantarum*, *160*(2), 185-200.
- Fry, E. L., Evans, A. L., Sturrock, C. J., Bullock, J. M., & Bardgett, R. D. (2018). Root architecture governs plasticity in response to drought. *Plant and soil*, *433*(1), 189-200.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, *79*(2036), 16-17.
- Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E., Maina, G. M., & Abramsky, Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, *89*(4), 660-669.
- Gray, W. M., Östin, A., Sandberg, G., Romano, C. P., & Estelle, M. (1998). High temperature promotes auxin-mediated hypocotyl elongation in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(12), 7197-7202.
- Gruntman, M., Segev, U., & Tielbörger, K. (2020). Shade-induced plasticity in invasive *Impatiens glandulifera* populations. *Weed Research*, *60*(1), 16-25.
- Henn, J. J., Buzzard, V., Enquist, B. J., Halbritter, A. H., Klanderud, K., Maitner, B. S., ... & Vandvik, V. (2018). Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1548.
- Hermlin, H K. (2019). The role of morphological plasticity in plant species coexistence. Magistritöö. Tartu Ülikool, botaanika osakond.
- Herr-Turoff, A., & Zedler, J. B. (2007). Does morphological plasticity of the *Phalaris arundinacea* canopy increase invasiveness?. *Plant Ecology*, *193*(2), 265-277.
- Hiatt, D., & Flory, S. L. (2020). Populations of a widespread invader and co-occurring native species vary in phenotypic plasticity. *New Phytologist*, *225*(1), 584-594.
- Jumrani, K., Bhatia, V. S., & Pandey, G. P. (2017). Impact of elevated temperatures on specific leaf weight, stomatal density, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in soybean. *Photosynthesis Research*, *131*(3), 333-350.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology*, *98*(5), 1134-1140.

- Kelly, M. (2019). Adaptation to climate change through genetic accommodation and assimilation of plastic phenotypes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1768), 20180176.
- Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J., & Woodward, F. I. (2001). Signals from mature to new leaves. *Nature*, 411(6834), 154-154.
- Langerhans, R. B., & DeWitt, T. J. (2002). Plasticity constrained: over-generalized induction cues cause maladaptive phenotypes. *Evolutionary Ecology Research*, 4(6), 857-870.
- Lepik, M., & Zobel, K. (2015). Is the positive relationship between species richness and shoot morphological plasticity mediated by ramet density or is there a direct link?. *Oecologia*, 178(3), 867-873.
- Lepik, M., Liira, J., & Zobel, K. (2005). High shoot plasticity favours plant coexistence in herbaceous vegetation. *Oecologia*, 145(3), 465-474.
- Lipowsky, A., Roscher, C., Schumacher, J., Michalski, S. G., Gubsch, M., Buchmann, N., ... & Schmid, B. (2015). Plasticity of functional traits of forb species in response to biodiversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(1), 66-77.
- Lishawa, S. C., Lawrence, B. A., Albert, D. A., Larkin, D. J., & Tuchman, N. C. (2019). Invasive species removal increases species and phylogenetic diversity of wetland plant communities. *Ecology and evolution*, 9(11), 6231-6244.
- Mizutani, M., & Kanaoka, M. M. (2018). Environmental sensing and morphological plasticity in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 83, 69-77.
- Molina-Montenegro, M. A., Penuelas, J., Munné-Bosch, S., & Sardans, J. (2012). Higher plasticity in ecophysiological traits enhances the performance and invasion success of *Taraxacum officinale* (dandelion) in alpine environments. *Biological Invasions*, 14(1), 21-33.
- Morris, M. R., & Rogers, S. M. (2013). Overcoming maladaptive plasticity through plastic compensation. *Current Zoology*, 59(4), 526-536.
- Oostra, V., Saastamoinen, M., Zwaan, B. J., & Wheat, C. W. (2018). Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. *Nature communications*, 9(1), 1-11.

- Pérez-Ramos, I. M., Matías, L., Gómez-Aparicio, L., & Godoy, Ó. (2019). Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature communications*, *10*(1), 1-11.
- Quarrie, S. A., & Jones, H. G. (1977). Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *Journal of Experimental Botany*, *28*(1), 192-203.
- Questad, E. J., & Foster, B. L. (2008). Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities. *Ecology letters*, *11*(7), 717-726.
- Rusch, G., & van der Maarel, E. (1992). Species turnover and seedling recruitment in limestone grasslands. *Oikos*, 139-146.
- San Ku, H., Suge, H., Rappaport, L., & Pratt, H. K. (1970). Stimulation of rice coleoptile growth by ethylene. *Planta*, *90*(4), 333-339.
- Schiffers, K., Tielbörger, K., Tietjen, B., & Jeltsch, F. (2011). Root plasticity buffers competition among plants: theory meets experimental data. *Ecology*, *92*(3), 610-620.
- Schuster, L., White, C. R., & Marshall, D. J. (2021). Plastic but not adaptive: habitat-driven differences in metabolic rate despite no differences in selection between habitats. *Oikos*.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, *18*(12), 1406-1419.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, *5*(12), 537-542.
- Zobel, K., Zobel, M., & Rosén, E. (1994). An experimental test of diversity maintenance mechanisms, by a species removal experiment in a species-rich wooded meadow. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, *29*(4), 449-457.
- Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence?. *Trends in ecology & evolution*, *12*(7), 266-269.
- Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., & Möls, T. (2000). Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability?. *Ecology*, *81*(12), 3274-3282.
- Zobel, M., van der Maarel, E., & Dupré, C. (1998). Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, *1*(1), 55-66.

- Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, *31*(10), 803-813.
- Wakatsuki, Y., Nishizawa, K., & Mori, A. S. (2021). Leaf trait variability explains how plant community composition changes under the intense pressure of deer herbivory. *Ecological Research*. *36*(3), 521-532.
- Wang, S., & Callaway, R. M. (2021). Plasticity in response to plant–plant interactions and water availability. *Ecology*, e03361.
- West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.
- Wilson, S. D., & Tilman, D. (1993). Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, *74*(2), 599-611.
- Wollenberg, A. C., Strasser, B., Cerdán, P. D., & Amasino, R. M. (2008). Acceleration of flowering during shade avoidance in *Arabidopsis* alters the balance between FLOWERING LOCUS C-mediated repression and photoperiodic induction of flowering. *Plant physiology*, *148*(3), 1681-1694.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Laura Puura,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Taimede morfoloogilise plastilisuse mõju taimekoosluse mitmekesisusele: kitkumiskatse Laelatu puisniidul,

mille juhendaja on Hanna Kaarin Hermlin ja kaasjuhendaja prof Kristjan Zobel,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Laura Puura

25.05.2021