

УДК 582.32 : 581.143+581.8

Raimolt VILDE*

ELUVORMIDE MÕISTEST BRÜOLOOGIAS

Kuigi taimede eluvormidele on pööratud botaanilises kirjanduses üsna suurt tähelepanu, ei saa siiski öelda, et see mõiste ise ja sellega kaasnevad probleemid on piisavalt hästi läbi töötatud.

Sammalde eluvorme on tõsisemalt hakatud uurima alles viimasel ajal. Et eestikeelses kirjanduses puuduvad seni sammalde kasvu- ja eluvormide nimetuste vasted, on käesolevas artiklis püütud need esitada.

Mõiste *eluvorm* võttis esimesena kasutusele 1895. aastal Taani botaanik E. Warming taimede adaptatsiooniliste tüüpide määramiseks. Taimede eluvormide kohta on ilmunud tohutul hulgal kirjandust. Head ülevaated kõnealusest probleemist on toodud G. E. Du Rietzi (1931), I. G. Serebrjakovi (Серебряков, 1962) ja I. G. Alejevi (Алеев, 1986) töödes.

Termini *eluvorm* mahtu on autorid mõistnud väga mitmeti. Kitsalt morfoloogilise suuna näiteks võib olla A. P. Hohrjakovi kontseptsioon (Хохряков, 1981, 3), mille kohaselt *biomorf* (termini *eluvorm* sünonüüm) on taime üldine haabitus, mis areneb välja ontogeneesi käigus ning mida determineeritakse fülogeneetiliselt. Terminii määratlus peitub terminis eneses: *eluvorm* — see ei ole midagi muud kui see vorm, mis on elusal organismil.

Teiselt poolt määratlevad paljud autorid eluvormi hoopis laiemalt. Nii näiteks käsitab V. N. Golubev (Голубев, 1959) eluvormi kui kindlat taime kohastumuslikku struktuuri, mis on ajalooliselt välja arenenud kooskõlas kasvutingimustega. Eluvormis peegelduvad taime morfoloogilised, füsioloogilised, tsünotilised ja biokeemilised omadused.

Eluvormi mõiste täpsustuseks on soovitatud eristada taime eluvormi ja kasvuvormi. Nii näiteks on Du Rietz (1931) teinud ettepaneku piirata mõiste *kasvuvorm* taime arhitektuuriga (taime üldine kuju, oksistumise viis ja võrsete süsteemi moodustumine).

J. M. Lavrenko (Лавренко, 1964; Лавренко, Свешникова, 1968) tegi ettepaneku võtta mõistete täpsustamiseks kasutusele kaks uut terminit: *ökomorf* ja *ökobiomorf*. Eluvormideks e. biomorfideks nimetatakse tavaliselt taimede põhilisi struktuuritüüpe. Kuid veel tähtsam on taimekooslusi tundma õppida ökobiomorfide kaudu, s. t. uurida taimetüüpe, mis ei ole eristatud mitte ainult arvestades taimede struktuuri iseärasusi, vaid ka ökofüsioloogilisi omadusi. Viimased näitavad taimede suhtumist tähtsamatesse keskkonna limiteerivatesse faktoritesse (Лавренко, Свешникова 1968, lk. 11).

Oluliselt on täiendanud eluvormi mõistet I. G. Serebrjakov, viies selle tänapäeva teaduslikule tasemele (Серебряков, 1954, 1955, 1962, 1964, 1965; Серебряков, Чернышова, 1955; Серебряков, Серебрякова, 1969, 1972).

Viimane I. G. Serebrjakovi antud eluvormi määratlus oli selline: «Taime eluvorm — see on tema haabitus, mis on seotud arengurütmiga ja kohastunud tema praegustele ja ajaloolistele keskkonnatingimustele.» (Серебрякова, 1972, lk. 86.) Eluvormi mõiste selgitamiseks on olulised

* Tallinna Botaanikaead. 200019 Tallinn, Kloostrimetsa tee 44. Estonia,

mõningad I. G. Serebrjakovi arusaamad. Ta rõhutas, et kõrgemate taimede eluvormide vanuseline ja ökoloogiline muutlikkus teeb vajalikuks ühte eluvormi kui taksonoomilisse üksusesse kanda ainult liigi täiskasvanud isendid, mis kasvavad kindlates kasvukohatingimustes ja omavad kindlat ühetaolist haabitust. Samuti võib üks liik erinevates keskkohatingimustes kuuluda eri eluvormidesse.

Sammalde kasvuvormid

Sammalde puhul on traditsiooniliselt eristatud kasvuvorme. Kõige detailsemaks sammalde kasvuvormide klassifikatsiooniks tuleb pidada H. Meuseli (1935) süsteemi. Samblad on selle põhjal jagatud kaheks: a) ortotroopsed ja b) plagiotroopsed. Edasi on ortotroopsed samblad jagatud viide, plagiotroopsed kuude gruppi, mis omakorda jagunevad arvukateks alamgruppideks. Kogu süsteemis on äärmiselt vähe arvestatud ökoloogilisi aspekte, kuna ta on üles ehitatud üksikute taimede morfoloogilistele tunnustele.

C. H. Gimingham ja E. T. Robertson avaldasid 1950. aastal oma sammalde kasvuvormide klassifikatsiooni, mis, nagu autorid ise märkisid, oli H. Meuseli süsteemi lihtsustatud variant. Nende klassifikatsioon koosnes 12 klassist, mis olid eristatud üksiku taimede morfoloogilise ehituse alusel. Viimased omakorda olid ühendatud viide suuremasse gruppi sambla mätaste üldise ehituse järgi. H. Meuseli süsteemi lihtsustamise põhjuseks oli asjaolu, et ökoloogiliste uuringute puhul oli see süsteem liialt keerukas ning osutus võimatuks kasvuvorme välitingimustes eristada.

C. H. Giminghami ja E. T. Robertsoni (1950) süsteem on leidnud ökoloogilistes uuringutes laialdast kasutamist. Seda on korduvalt täiendatud sõltuvalt uurija eesmärkidest ning uurimisterritooriumist (Gimingham, Birse, 1957; Horikawa, Ando, 1952 — kohandatud Jaapani sammalde jaoks; Улычна, 1970 — Karpaatia sammaldele; Longton, 1982 — Arktika sammaldele; Малышева, 1986 — Moskva ümbruse sammaldele).

K. Mägdefrau (1982), lähtudes H. Meuseli (1935) süsteemist, lõi oma sammalde kasvuvormide klassifikatsiooni, mis sisaldab kaks suurt rühma — ortotroopsed ja plagiotroopsed samblad — ja viis kasvuvormi. Järgnevas on antud selle süsteemi ülevaade.

Sammalde kasvuvormid K. Mägdefrau (1982) järgi

I. Ortotroopsed samblad. Varred kasvavad substraadilt vertikaalselt. Gametangiumid ja sporogoonid on akrokarpsed. Fertiilsed taimed jätkavad kasvu lateraalsete innovatsioonidega.

a) Protoneema samblad. Protoneemast kasvavad lühikesed ortotroopsed varred, mis kannavad gametangiome; närtsivad pärast sporogooni valmimist (võrreldavad üheaastaste õistaimedega) ja on enamasti üheaastased. Näit. perekonnad *Buxbaumia*, *Diphyscium* ning perekonnad *Ephemerum*, *Phascum*, *Pleuridium*, *Physcomitrium*, kus kauloneema on mitmeaastane ning uued pungad ja varred tekivad igal aastal.

b) Murusamblad. Sporogooni kandev vars moodustab uue, ortotroopse külgvõrse, mis kannab uuesti arhegoone ja sporofüüti. Innovatsioon võib olla kas basitoonne (emavõrse alumisest osast) või akrotoonne (ülemisest osast). Moodustavad erineva tihedusega ja kõrgusega võrsetesüsteeme.

II. Plagiotroopsed samblad. Varred lamavad rohkem või vähem tihedalt vastu substraati, võib eristada pea- ja külgvõrseid. Gametangiumid tekivad lühikestel külgvõrsetel.

a) Niitjad samblad. Kül- ja peavõrsed halvasti eristatavad. Näit. *Leskeaceae*, paljud *Amblystegiumi* ja *Eurhynchiumi* liigid.

b) Kammsamblad. Tugev peavars lamab tihedalt (ronib) substraadil ning kannab arvukaid lihtsaid või oksistunud külgvõrseid. Enamik liike sugukondadest *Hypnaceae*, *Brachytheciaceae*, *Thuidiaceae* ja *Amblystegiaceae*.

c) Roomavad samblad. Roomava, risoomitaolise peavarre oksad on püstised, tõusvad või substraadilt eemaldunud. Külgoxad on lihtsad või nõrgalt oksistunud (näit. *Leucodon*, *Antitrichia*), lihtsad kuni ühel tasapinnal tihedalt oksistunud (*Neckeraceae*) või oksistunud nagu puud (*Climaciaceae*).

Lehtmaksasamblaid võib samuti klassifitseerida ülaltoodud süsteemi järgi. Tallusjad maksasamblad moodustavad eraldi tüübi: talloidsed samblad (näit. *Marchantiaceae*).

Toodud süsteem on suhteliselt lihtne ning seetõttu mugav kasutada välitingimustes.

Sammalde eluvormid

Et sammalde ökoloogiat ja füsioloogiat on suhteliselt vähe uuritud, on ka eluvormide klassifikatsioon kasinalt. Kirjandusest võib leida vaid üksikuid katseid. Nii näiteks on T. I. Stefureac (1941) samblad jaganud makrobrüofüütideks (varre kõrgus üle 5 cm), mesobrüofüütideks (1—5 cm) ja mikrobrüofüütideks (alla 1 cm).

J. J. Barkman (1958) on loonud kaks epifüütide eluvormide klassifikatsiooni (nende hulka kuuluvad ka samblad). Esimese aluseks on epifüütide veerežiim, teise puhul substraadile kinnitumise viis ja taimede kõrgus.

K. Mägdefrau (1969, 1982), luues oma eluvormide klassifikatsiooni, lähtus faktist, et samblad esinevad looduses väga harva üksikute eksemplaridena, tavaliselt indiviidide gruppidenä, mis on omavahel teataval viisil seotud. Gruppide kuju ja ehitus tulenevad sellest, et nad kasvavad esialgselt ühest protoneemast ja on omavahel suguluses, samuti sellest, et igal üksikul taimel on kindel liigile iseloomulik kasvuvorm — varre kuju, oksistumise viis. Side indiviidide vahel ja nende kasvuvorm muutub välitingimuste mõjul, seepärast tuleb neid grupe vaadelda kui eluvorme.

K. Mägdefrau (1969, 1982) on loonud oma sammalde eluvormide klassifikatsiooni, mis koosneb kümnest eluvormist. Hiljem (Beck, Mägdefrau, Sensor, 1986) on ta kirjeldanud veel üht eluvormi — kerakujulisi samblaid.

C. H. Giminghami ja E. T. Robertsoni (1950) kasvuvormide klassifikatsioonis on suuremad klassid eristatud samblakoloonia kuju järgi. Järelikult on viimaste eristamise printsiip siin niisamasugune nagu K. Mägdefraul eluvormide eristamise puhul. Võrdlemine näitab, et ka tulemused on sarnased (kasvuvormide rühmad on tegelikult K. Mägdefrau mõistes eluvormid).

Enamlevinud sammalde eluvormide klassifikatsioonideks võib pidada C. H. Giminghami ja E. T. Robertsoni (1950), C. H. Giminghami ja E. Birse (1957), K. Mägdefrau (1969, 1982) ning R. E. Longtoni (1982) süsteeme. Kõik need baseeruvad samblakoloonia ehitusel ja on üksteisele üsna lähedased. Missugust nendest kasutada, sõltub uurija ülesannetest ja uurimisterritooriumist. Käesolevas töös on toodud C. H. Giminghami ja E. Birse (1957) klassifikatsioon. See on täiendatud variant C. H. Giminghami ja E. T. Robertsoni (1950) avaldatust ning paistab silma suure detailsuse poolest. Süsteem on loodud küll Inglismaa sammalde jaoks, kuid on täiesti kasutatav ka arktiliste sammalde puhul (vt. näit. Vilde, 1988). Järelikult peaks see olema kasutatav ka Eesti sammalde uurimisel.

Eestikeelses kirjanduses on sammalde eluvorme nimetatud ka kasvuviisideks. Sammalde eluvormide nimetuste juures on arvestatud varem kirjanduses toodud nimekujudid (Välibotaanika, 1970).

Sammalde eluvormid C. H. Giminghami ja E. Birse (1957) järgi

1. M ä t t a d. Taimed moodustavad enam-vähem kuplitaolised grupid; varred alustavad kasvu ühest punktist. Oksad ühesugused, tekivad varre tipust, jätkavad kasvu samas suunas kui peavars, suurendades mätta mõõtmeid.

1.1. Suured mättad (Cu*; *large cushions*; большие подушки). Dia-meeter üle 5 cm. Näit. *Leucobryum glaucum*.

1.2. Väikesed mättad (cu; *small cushions*; маленькие подушки). Dia-meeter alla 5 cm. Näit. *Grimmia* ja *Ulota* liigid.

2. M u r u. Süsteemid paralleelsetest püstistest varrest.

2.1. Kõrge muru (Te; *tall turfs, branches erect*; высокие дерновинки, ветки прямые). Varred tavaliselt üle 2 cm kõrged, oksistunud või oksistu-mata, innovatsioonid lateraalsed, oksad vertikaalsed. Näit. *Dicranum ma-jus*, *Polytrichum commune*, *Tortula ruralis*.

2.1.1. Risoididega kõrge muru ((Trh); *tall turfs, branches erect with dense felt of rhizoids along the greater part of the stem*; высокие дерно-винки с густым войлоком ризоидов на большей части стебля). Tiheda risoidkattega suuremal osal varrest. Näit. *Aulacomnium palustre*, *Polyt-ricum strictum*.

2.2. Lühioksnene muru (Td; *tall turfs, divergent branches of limited growth*; высокие дерновинки, боковые ветки с ограниченным ростом). Kõrge muru, külgmised oksad limiteeritud kasvuga. Varred üle 2 cm kõr-ged. Näit. *Sphagnumi* liigid.

2.3. Madal muru (t; *short turfs*; короткие дерновинки). Nagu 2.1., aga varred alla 2 cm kõrged. Näit. *Bryum argenteum*, *Ceratodon pur-pureus*.

2.4. Hõre muru (to; *open turfs*; открытые дерновинки). Varred lühi-kesed, üksteisest eraldatud. Näit. *Polytrichum aloides*.

3. D e n d r o i d n e (D; *the dendroid form*; древовидные). Varred sümposiaalsed, hiljem püstised. Püstine osa varrest allpool oksistumata, kaetud alalehtedega, rikkalik oksistumine ja normaalsed lehed varre üle-mises osas, moodustades võra. Näit. *Climacium dendroides*, *Plagiomnium undulatum*.

4. P o l s t e r. Varred kasvavad horisontaalselt substraadil; moodus-tavad tiheda läbipõimunud mati. Peavõrsed roomavad substraadil, tihti risoididega. Külgmisi oksti tihti rikkalikult, kuid piiratud kasvuga, tõus-vad või horisontaalsed, tihedalt läbipõimunud või paralleelsed.

4.1. Kare polster (Mr; *rough mat*; грубые коврики). Peavõrsed kin-nitunud substraadile, rikkalike lühikeste püstiste külgokestega, oksad oma-vahel läbi põimunud. Polstri võib tervikuna substraadilt ära kiskuda. Näit. *Brachythecium rivulare*, *Eurhynchium striatum*.

4.2. Sile polster (Ms; *smooth mat*; гладкие коврики). Oksad oma-vahel läbi põimunud, kasvavad samal tasapinnal nagu peavõrse. Näit. *Hypnum cupressiforme*, *Pseudoleskeella nervosa*.

4.3. Niidikujulised (Mt; *thread-like forms*; нитевидные формы). Õrnad, roomavad, ebaregulaarselt ning hõredalt oksistunud, mõnikord moodustavad hõreda polstri. Eluvorm võib esineda paljudel liikidel, mis kasvavad hõredalt teiste liikide vahel.

4.4. Tallusjas polster (Th; *thalloid mats*; таллондные коврики). Taim moodustab talluse. Näit. *Marchantia polymorpha*.

* Sulgudes on esimesel kohal C. H. Giminghami ja E. Birse'i (1957) soovitatud eluvor-mide nimetuste lühendid.

5. Vaip (W; *wefts*; сплетения). Süsteem on välja kujunenud üksikult kasvavate tõusvate varte läbipõimimisel, tihti lopsakas ja jõuline. Varred pikad, tugevad, risoidid esinevad harva. Külgoksad tihti võlvjad või tõusvad. Näit. *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*.

5.1.1. Risoididega vaip ((Wrh); *wefts with tufts of rhizoids frequent along the stems*; сплетения с пучками ризоидов на стеблях). Sama kui 5., kuid varrel sagedased risoidid. Näit. *Thuidium tamariscinum*.

KIRJANDUS

- Barkman, J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen.
- Beck, E., Mägdefrau, K., Senser, M. 1986. Globular mosses. — *Flora*, 178, nr. 2, 73—83.
- Du Rietz, G. E. 1931. Life forms of terrestrial flowering plants. — *Acta phytogeogr. suec.*, 3, nr. 1, 1—95.
- Gimingham, C. H., Birse, E. 1957. Ecological studies on growth form in bryophytes. 1. Correlations between growth form and habitat. — *J. Ecol.*, 45, nr. 2, 533—545.
- Gimingham, C. H., Robertson, E. T. 1950. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. — *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1, nr. 4, 330—344.
- Horikawa, Y., Ando, H. 1952. A short study of the growth form of bryophytes and its ecological significance. — *Hikobia*, 1, nr. 3—4, 119—128.
- Longton, R. E. 1982. Bryophyte vegetation in Polar Regions. — *Rmt. Bryophyte Ecology*. London; New York, 123—165.
- Meusel, H. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. — *Nova Acta Leopold.*, 3, nr. 12, 123—277.
- Mägdefrau, K. 1969. Die Lebensformen der Laubmoose. — *Vegetatio*, 16, nr. 5—6, 285—297.
- Mägdefrau, K. 1982. Life-forms of bryophytes. — *Rmt. Bryophyte Ecology*. London; New-York, 45—58.
- Stefureac, T. J. 1941. Cercetari sinecologice si sociologice asupra Bryophytelor din codrul secular Slatioara (Bucovina). — *Anal. Acad. Roman. Ser. III*, 16, nr. 27, 1—197.
- Warming, E. 1895. Plantesaafund. Grundtræk of den ökologiske Plantegeografi. Kjobenhavn.
- Vilde, R. 1988. Differentiation of epigeic moss groupings on the grounds of dominant life forms. — *Rmt. Isoquanta Models. Their Architecture and Application*. Tallinn, 81—94.
- Välibotaanika. 1970. Tartu.
- Алеев Ю. Г. 1986. Экоморфология. Киев.
- Голубев В. Н. 1959. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией. — *Ботан. ж.*, 44, nr. 12, 1704—1716.
- Лавренко Е. М. 1964. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, nr. 1, 32—46.
- Лавренко Е. М., Свешникова В. М. 1968. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове. — *Rmt. Основные проблемы современной геоботаники*. Ленинград, 10—15.
- Мальшева Т. В. 1986. Формы роста мохообразных и лишайников в лесах Подмосквья. Ред. ж. «Биол. науки». Москва. Рукопись деп. в ВИНТИ 12. 06. 86, nr. 4322-В.
- Серебряков И. Г. 1954. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. — *Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. П. Потемкина*, 37, вып. 2, 21—89.
- Серебряков И. Г. 1955. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 60, вып. 3, 71—91.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. Москва.
- Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — *Rmt. Полевая геоботаника*. Москва; Ленинград, 3, 146—205.
- Серебряков И. Г. 1965. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зоны СССР. — *Rmt. Проблемы современной ботаники*. Москва; Ленинград, 2, 17—22.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1969. Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах. — *Ботан. ж.*, 54, nr. 9, 1321—1325.

- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1972. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений. — Ботан. ж., 57, 5, 417—433.
- Серебряков И. Г., Чернышова М. В. 1955. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae*. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 60, вып. 2, 65—77.
- Серебрякова Т. И. 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, ВИНТИ, 1, 84—169.
- Хохряков А. П. 1981. Экология биоморф растений. Москва.
- Улычна К. О. 1970. Формы роста мохообразных Карпатского высокогорья. — Укр. ботан. ж., 27, пг. 2, 189—196.

Toimetuse saabunud
12. X 1990

Раймольт ВИЛЬДЕ

О ПОНЯТИИ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ В БРИОЛОГИИ

Дается краткий обзор об использовании терминов «форма роста» и «жизненная форма» в бриологической литературе. Рекомендуется определить эти понятия по К. Мердефрау (Mägdefrau, 1969, 1982). Приведены классификации форм роста мхов по К. Мердефрау (Mägdefrau, 1982) и жизненных форм по Ч. Х. Гимингему и Е. Бирс (Gimingham, Birse, 1957).

Raimolt VILDE

LIFE FORMS OF MOSSES

The present paper gives a short survey of the use of the terms *growth form* and *life form* in bryological literature. These terms are recommended by Mägdefrau (1969). The classification of mosses' life forms is given by Gimingham and Birse (1957) and the classification of growth forms by Mägdefrau (1982).