

ELUVORMI MÕISTEST KÕRGEMATE TAIMEDE ÖKOLOOGIAS

V. Masing

I

Juba ammu enne botaanika kui teaduse sünni kasutasid inimesed mitmesugustel maadel ja mitmesugustes keeltes mitte ainult üksikute taimede nimesid (mis praeguse süstemaatika kohaselt vastavad kõrgemate taimede osas enamasti perekondade nimedele, näit. tamm, kask, ülane jne.), vaid ka üldisemaid mõisteid, nagu puu, põõsas, rohi, sammal jt., milledes oli väliskuju (mõnel juhul ka kasutamiskiisi) alusel ühendatud terve rida tuntud ja tundmatuid taimi. Ka teaduslik botaanika kasutas tihti selliseid väliskuju sarnasusel põhinevaid üldnimetusi, kuid nende osatähtsus süstemaatikas kahanes järsult, kui õite ehituses leiti palju kindlamaid tõelist sugulust väljendavaid tunnuseid. Ja kuigi kaasaegne süstemaatika on leidnud igale taimele tema koha fülogeneetilises klassifikatsioonis, püsib selle kõrval siiski veel vajadusest tingitult teine klassifikatsioon, mis ei põhine mitte niivõrd taimede sugulusel (mis on tihti raskesti äratuntav), kui võrd vegetatiivsete taimeosade väliskuju ja ehituse, elukestuse ning mitmesuguste kohastumiste sarnasuse alusel. Selliselt ühendatud taimeliikide gruppe nimetatakse mitut moodi; kõige üldisem ja läbilõõnum on siiski eluvormi nimetus, mida kasutamegi alljärgnevas.

Aja jooksul, koos teaduse arenguga on eluvormi mõiste pidevalt täienenud ja süvenenud. Taimede elu sügavam tundmaõppimine on võimaldanud viimistleda ja täpsustada eluvormide eristamise tunnuseid. Aja jooksul on mõnevõrra muutunud ka eesmärgid, milleks eluvorme on olnud vaja eristada.

Kogu poolteise sajandi vältel, mil teadus tunneb eluvormi mõistet, on kasutatud seda eeskätt taimkatte kirjeldamiseks. Mitte täpne liikide loend süstemaatilise kuuluvuse äramärgimisega, vaid just eluvormide nimetamine annab kujukalt edasi taimkatte iseloomulikud jooned, kui on vaja kirjeldada troopilist vihmametsa, kõrgmäestiku niitu, poolkõrbe soolakuid või mistahes muud taimkatet. Liikide jaotust eluvormideks võetakse arvesse peaaegu iga

taimkatte analüüsi teostamisel. Peale selle on eluvorme kasutatud kliima hindamisel (R a u n k i a e r, 1908), kasvukohtade vee-režiimi näitajatena, tsünoosi arengusuuna indikaatorina, liikide tekkeloo selgitamisel jm.

Selleks et anda ammendav ajalooline ülevaade eluvormide klassifikatsioonidest (kas või ainult kõrgemate taimede osas), tuleks kirjutada mitu mahukat köidet, sest kaasajaks on eluvormide liigitamise skeeme ja klassifikatsioone esitatud üle poolesaja (võib-olla isegi saja piires) ning see arv tõuseb pidevalt. Siinkohal võime piirduda vaid eluvormide eristamise ajaloo periodiseerimisega S e r e b r j a k o v i järgi, (Серебряков, 1954 а), tutvustades mõne näite varal, kuidas üksikutel perioodidel on küsimust lahendatud. Lõpuks peame jõudma otsusele, kuidas kaasaja teaduse seisukohalt eluvormi küsimust käsitleda ja milliseid perspektiive selline käsitus avab.

1. Kirjeldav süstematiseeriv (füsiomistlik) periood

Kui jätta kõrvale teaduse-eelne periood, peame alustama XIX saj. algusest, taimegeograafia sünniajast. A. H u m b o l d t, taimegeograafia rajajaid, juhtis esimesena tähelepanu sellele, et rändaja, liikudes võõral maal, kohtab teatud piiratud arvu vastava maa loodusmaastikule iseloomulikke silmatorkavaid taimevorme, nagu näit. palmivorm, liaanivorm, kaktusevorm jt. (H u m b o l d t, 1806). Mõne aastakümne möödudes võttis terve rida botaanikuid kasutusele vähetuntud maade taimkatte kirjeldamisel sellise viisi. Eristatud eluvorme nimetati füsiomistlikuks vormideks (H u m b o l d t, põhivormideks («Grundformen» K e r n e r, 1863) või vegetatsioonivormideks («Vegetationsformen» G r i s e b a c h i monumentaalses töös 1872; H u l t, 1881) Kogu seda perioodi XIX sajandi 90-ndate aastateni iseloomustabki see, et eluvormi mõistes pannakse pearõhk v o r m i l e, väliskujule, seostamata seda ökoloogiliste põhjendustega, mille tõttu seda perioodi on nimetatud füsiomistlikuks (D u R i e t z, 1931).

2. Efarmonistlik ökoloogiline periood

Kuigi juba varakult sügenes eluvormide liigitustesse puhtväliste, füsiomistlike tunnuste kõrvale ka üksikuid bioloogilis-ökoloogilisi jooni — A. P D e C a n d o l l e'i süsteemis (1814—1815) taime elukestus, I r m i s c h'il (1859) talvitusviisid jt. —, siis määravaks muutus ökoloogia sidumine morfoloogiaga alles sajandi lõpus, alates W a r m i n g i (1884) tööst. W a r m i n g i l t (1895) pärineb ka eluvormi nimetus ise: ta mõistab selle all taimede rühma, millede vegetatiivne keha on tõusmest surmani harmoonilises olukorras ümbritseva maailmaga. Seda harmoonilisuse seisundit hak-

kas Vesque (1882) nimetama efarmooniaiks, mille tõttu kõiki varasemaid ökoloogilisi eluvormide süsteeme nimetatakse efarmonistlikeks. Nendes töödes kajastub ilmselt Darwini vaadete mõju: taimevormidele hakati vaatama üha enam nende kohastumise seisukohalt elutingimustele, eriti kliimale. Nii on kohastumuslikud tunnused aluseks tervele reale eluvormide süsteemidele (Reiter, 1885; Druide, 1887 jt.). Selle perioodi tuntumaks ja tänapäevani taimegeograafide seas kasutatavaks eluvormide süsteemiks kujunes Raunkiaeri (1904) klassifikatsioon. Teatavasti põhineb Raunkiaeri klassifikatsioon olulisel ökoloogilisel tunnusel — kuidas taim elab üle talle ebasoodsa aastaaja ja kui kõrgel maapinnast on uuenemise pungad (joon. 1)



Joon. 1. Eluvormide jaotus Raunkiaeri järgi. 1 — fanerofüüt, 2 ja 3 — kamefüüdid, 4 — hemikrüptofüüt, 5 ja 6 — geofüüdid, 7 — terofüüt, 8 — helofüüt, 9 ja 10 — hüdrofüüdid. Mustaga joonistatud taimeosad elavad üle ebasoodsa aastaaja. (V. Szaferi õpikust 1956.)

Raunkiaer jaotas kõik kõrgemad taimed järgmistesse rühmadesse (eesti keelses nimetused on toodud Lippmaa, 1933, lk. 85 järgi).

- A. Fanerofüüdid (kõrgtaimed) on taimed, mille pungad (kasvukuhikud) on ebasoodsal aastajal vähemalt üle 0,25 m üle maapinna.
- I. Megafanerofüüdid (üle 30 m kõrgused puud) ja mesofanerofüüdid (8–30 m kõrgused puud), lühendiks MM.
 - II. Mikrofanerofüüdid (2–8 m kõrgused puud ja põõsad), lüh. M.
 - III. Nanofanerofüüdid (alla 2 m kõrgused põõsad ja rohttaimed), lüh. N.
 - IV. Epifüüdid lüh. E.
 - V. Tüvisukulendid, lüh. S.
- B. VI. Kamefüüdid (maapinnataimed) — pungad talvituvad madalal (mitte üle 0,25 m) maapinna kohal, lüh. Ch.
- C. VII. Hemikrüptofüüdid (maakamarataimed) — pungad talvituvad maapinnal, varjatuna kõdukihist, lüh. H.
- D. Krüptofüüdid (peittaimed) — pungad asetsevad mullas või vee all, lüh. K.
- VIII. Geofüüdid (mullataimed), pungad mullas, lüh. G.
 - IX. Helofüüdid (sootaimed) ja hüdrofüüdid (veetaimed), pungad vee all, lüh. HH.
- E. X. Terofüüdid (lühieataimed) — elavad ebasoodsa perioodi üle ainult seemnetena, lüh. T.

Raunkiaeri süsteem muutus peagi laialt kasutatavaks, sest see oli lihtne, loogiline ja põhines ühelainsal tunnusel, mis kajastab hästi taime kohastumist kliimale. Selle süsteemi voores aga osutus ühtlasi ka puuduseks: ökoloogilistest seostest ta kajastab ainult kliima mõju, ja sedagi võrdlemisi ühekülgsest (A m e l i n, A м е л и н, 1953). Raunkiaeri süsteemi on püütud korduvalt täiendada ja parandada (näit. B r a u n B l a n q u e t, 1928), kuid vähese eduga, sest nii kaotas see klassifikatsioon oma selguse ja lihtsuse.

Rõhutades õigustatult eluvormide ökologismi (kohastumuslikke jooni) ei tuntud selle perioodi töodes huvi eluvormide tekkimise ja arenemise vastu, rääkimata eluvormide üksteiseks ülemineku võimaluste selgitamisest. Historismi (ajaloolist käsitlust) püüti tihti teadlikult vältidagi, tõmmates terava vahe mittegeneetilise ökoloogilise eluvormide klassifikatsiooni ja fülogeneetilise taimede süsteemi vahele. Eluvormide liigituses nähti mõnikord liikide süsteemile täielikku paralleeli samasuguste taksonoomiliste ühikutega rangelt hierarhilises järjestuses (G a m s, 1918 jt.)

3. Neofüsiomistlik suund

Järgmine periood eluvormide teadusliku käsitluse ajaloos algas peaaegu samaaegselt Raunkiaeri tööde ilmumisega ja väljendus algul tagasipöördumises puhtfüsiomistlike eluvormitunnuste juurde (D r u d e, 1913; D u R i e t z, 1931).

Loobumisele ökologismist jõuti mitmel teel. Ühelt poolt nähti, et rea ökoloogiliste tunnuste koosrakendamine viib tihti vastuoluliste tulemustele. Samuti osutus raskeks mitmesuguseid taimevormi iseärasusi seletada kohastumisega kaasajal esinevatele tingimustele. Nii, suutmata mõista eluvormi arengu dialektikat, tehti järeldus, et ökoloogiat polegi vaja arvestada; oluline on vaid kasvukuju (välisvorm) — olgu see tekkinud kuidas või milleks tahes. Selle suuna äärmuslikud esindajad (näit. saksa morfoloog R a u h, 1939) on loobunud täielikult ökoloogilistest ja evolutsioonilistest vaadetest ja taime «kasuvormi» vaadeldakse idealistlikult kui puhta vormi avaldust. Näiteks tihedalt vastu maapinda liibuvate tundrapuhmaste kuju ei käsitlenud Rauh mitte kui keskkonnatingimuste mõju tulemust, vaid kui omapärast asümmeetria nähtust.

Teine osa uurijaid läks teist teed. Kui ökoloogilisi tegureid ja neile vastavaid morfoloogilisi kohastumisi on palju ja neid pole võimalik sulatada ühtsesse süsteemi, siis nad arvasid, et ei tule luua mitte üks, vaid mitu klassifikatsiooni: 1) kasvukuju järgi, 2) talvitusviiside alusel, 3) lehe kuju järgi jne. (näit. D u R i e t z, 1931). Progressiivse küljena tuleb märkida, et selline vaade stimuleeris põhjalikumalt taimeökoloogia uurimist ja mitmesuguste kasvukohatingimuste arvesse võtmist. Tänu sellistele töödele allutati suur osa maakera taimeliikidest mitmekülgsele ökoloogilisele analüüsile. Kuid ka see tee viib mehhanistliku käsitlusviisi puhul

ummikusse. Selle suuna uusimates töödes (K ü c h l e r, 1949; D a n s e r e a u, 1951) pole eluvorm midagi muud kui teatavate tunnuste summa; seda võib hõlpsasti väljendada valemina, mis koosneb üksikute kindlaksmääratud tunnuste tähistest, analoogiliselt sellele, kuidas märgitakse telegrammides meteoroloogilisi andmeid. Sel-line täiesti mehhanistlik meetod teeb mõeldavate «eluvormide» (s. o. tunnuste kombinatsioonide) arvu praktiliselt lõputuks ja viib «lihtsuse huvides» samuti loobumisele ökologismist.

Seega näeme, et nn. neofüsiomistlik suund kordab kõrgemal tasemel esimese, füsiomistliku perioodi puudusi ja aitab vähe kaasa eluvormi sügavamale mõistmisele.

4. Ökoloogilis fülogeneetiline suund.

Sajandivahetusel alguse saanud ökoloogiline suund, mille välja-paistvamateks esindajateks olid taanlased W a r m i n g ja R a u n k i a e r, ei kutsunud mitte ainult esile reaktsiooni neofüsiomismi näol, vaid oli aluseks ka eluvormiõpetuse edasiarendamisele. Nagu teisteski bioloogia harudes tungis ka eluvormi küsimustes esile (vaatamata teatavale vastuseisule) ajalooline käsitlus. Nii hakkas juba varakult ilmuma töid, milles käsitleti eluvorme (enamasti teatava süstemaatilise ühiku piires) kui ajalooliselt kujunenud liiki-derühmi, milles peegeldub kohastumine teatavaile konkreetseile keskkonnatingimustele. Seda arenevat suunda, mida võiks nimetada ökoloogilis fülogeneetiliseks, sest seda iseloomustavad nii ökologism kui historism, viljeldakse viimaseil aastaküm-neil üha laiemalt, eriti Nõukogude Liidus.

Historismi nõude eluvormi küsimuses püstitas Nõukogude Lii-dus täies teravuses akad. B. K e l l e r (Б. А. Келлер, 1933), kuid tema enda poolt antud süsteemis (1938) see peaaegu ei kajastu. Eluvormi käsitlust on süvendanud Nõukogude Liidu botaanikud, eriti K o r o v i n (Коровин, 1934), P r o z o r o v s k i (Прозоровский, 1940), A l j o h h i n (Алехин, 1944) S e n j a n i п о в а K o r t š a g i n a (Сенянинова Корчагина, 1949) ja K u l t i a s s o v (Культиасов, 1950). Kuid kahtlemata kõige suurema panuse eluvormide tundmisse on andnud viimastel aastatel I. S e r e b r j a k o v, kes koos kaastöötajatega on asunud süstemaatiliselt uurima levinenumate eluvormide (puude, põõsaste, puhmaste, liaanide jt.) morfogeneesi (väliskuju väljakujunemist ontogeneesis) ja fülogeneesi (Серебряков, 1954b, 1954c; Серебряков, Доманская ja Родман, 1954; Серебряков ja Чернышева, 1955); samalt autorilt on ilmunud ka esimesed kokkuvõtted eluvormide evolutsiooni kohta (S e r e b r j a k o v, 1954a, 1955), mis on olnud osaliselt aluseks ka käes-oleva ülevaate koostamisel.

Mis on siis eluvorm kaasaja ökoloogia seisukohalt? K u l t i a s s o v i (1950, lk. 258) definitsiooni järgi kuulub ühte eluvormi grupp taimi, mis on sarnased oma ajalooliselt kujunenud kohastumiselt keskkonnatingimustele. Sellise kohastumise abil need taimed püsivad, paljunevad ja progresseeruvad.

Sisuliselt lähedase, kuid põhjalikuma vastuse annab S e r e b r j a k o v (1954a, lk. 21): «Eluvorm on taime üldilme mis on lahutamatu seotud tema arengu bioloogiaga ja organite sisemise struktuuriga, mis on tekkinud teatavates ökoloogilis-tsöonoolistes tingimustes ja mis kajastab taime kohastumist nendele tingimustele.»

Mida võtta aluseks eluvormide eristamisel ja liigitamisel?

Lähtudes sellest, et eluvorm on kujunenud teatava taimeliikide rühma evolutsiooni käigus teatavates konkreetsetes keskkonnatingimustes, tuleb arusaadavalt aluseks võtta see tunnus, mis kajastab evolutsiooni välitel toimuvat kohastumisprotsessi kõige põhilisemates, kõige tähtsamates joontes ja mis määrab, kui mitte kõikide teiste, siis vähemalt olulisemate tunnuste iseloomu.

Näiteks katteseemneliste taimede eluvormide fülogeneesis on selliseks tunnuseks S e r e b r j a k o v i järgi taime maapealsete osade elutsükli kestus. Selles tunnuses koondub «nagu fookuses kõikide taime elu- ja arenguprotsesside spetsiifika, selles kajastuvad välistegurite mõju ja erinevate eluvormide bioloogilised iseärasused» (S e r e b r j a k o v, 1955, lk. 73). Selle tunnuse alusel võib jaotada kõik katteseemnelised jämedates joontes järgmistesse eluvormidesse:

1. kõrgetüvelised puud elutsükli kestusega sada kuni mitusada aastat;
2. madala- või hulगतüvelised puud elutsükli kestusega 40–45 a.;
3. põõsad;
4. puhmad;
5. polükarpset rohttaimed;
6. monokarpset rohttaimed.

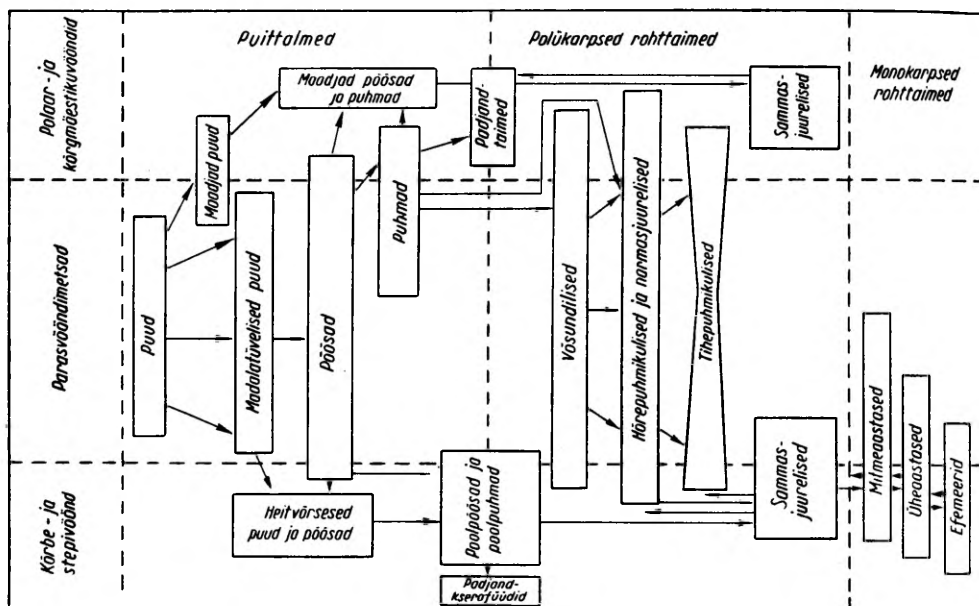
Nagu on näidanud rohkete uurimuste andmed (literatuuri loend vt. S e r e b r j a k o v, 1954a, 1955), on katteseemnetaimede evolutsioon toimunud just elutsükli lühenemise suunas, kusjuures seda põhjustas kliimatiliste tingimuste halvenemine Maa mitmesugustes osades.

Igaühes nimetatud gruppidest on omakorda tekkinud rida madalama astme eluvorme. Näit. puudest on tekkinud osa maadajaid (maa-ligidasi) vorme, liaane, sukulente jne.; polükarpsetest rohttaimedest võib omakorda eristada võundilisi, sammasjuurega, tiheda- ja hõredapuhmikulisi eluvorme kui evolutsiooni-etappe (joon. 2).

Lähtudes eluvormide eeltoodud eristamise printsiibist, on arusaadav, et fülogeneetiliselt väga kaugete taimerühmade (näit. seente ja vetikate või samblike, sammalde ja õistaimede) esindajad ei saa kuuluda ühte eluvormi ka siis, kui neil on väliselt sarnaseid jooni või mõni ühesugune kohastumuslik joon. Põhiliselt erinev evolutsiooni põhisuund tingib neil ka põhiliselt erinevad kohastumised ja erinevat on selliste vormide vahel alati palju rohkem kui sarnast.

Eeltoodu põhjal võib loomulikult tekkida küsimus, kas eluvormide süsteem ökoloogilis-fülogeneetilisel alusel ei lange täielikult

kokku fülogeneetilise süsteemiga; evolutsioon on ju ühtne ja alati seotud kohastumistega. Mõned eluvormide rühmitused langevad tõesti kokku üksikute kohastumuslikult väga ühtlaste ja omapäraste süstemaatiliste rühmadega (näit. parasiitsete taimede sugukonnad *Orobanchaceae* või *Rafflesiaceae*). Enamasti aga siiski eluvormide süsteem ei lange kokku taimeliikide fülogeneetilise süsteemiga, sest esimene ühendab endas ühesuguste tingimuste tõttu konvergentseks kujunenud vorme, teine — päritolult sugulaslikke, tihti divergentseid vorme; esimene pöörab peamise tähelepanu taime vege-



Joon. 2. Katteseemnetaimede mõningate eluvormide rühmade fülogeneetiliste suhete skeem (I. Serebrjakov, 1955).

tatiivsete osade omadustele, mis, olles kõige tihedamas sõltuvuses keskkonnast, kannavad endal kõige ilmekamalt kohastumuslikke jooni, teine aga generatiivsetele osadele, mis on evolutsioonis kõige konservatiivsemad ja näitavad selle tõttu kõige paremini taimede sugulussuhteid; esimene on reeglina polüfüleetiline, teine — enamasti monofüleetiline.

Eluvormide süsteem langeks täielikult kokku fülogeneetilise loomuliku süsteemiga ainult sel juhul, kui loobutaks eluvormist kui liikide gruppi tähistavast mõistest ja iga liiki hakataks vaatlama kui eri eluvormi. Taolisi vaateid on propageerinud eriti mõned zooloogid (S. Severtsov, C. A. Северцов, 1951; K. P. A. ver, 1956). Sel juhul taanduks eluvormi uurimine nende (tihti väga väikeste) erinevuste uurimisele, mille poolst ühe liigi ökolo-

gia erineb teise omast, ja kuigi ka need küsimused vajavad selgitamist, jääb selgusetuks, miks sajad liigid, tihti erineva päritoluga ja eri kohtades, on omandanud teatavates tingimustes teatava ühesugused kohastumised; sel juhul jääb selgusetuks ja üksik-kohastumiste kõrval varju taimeriigi evolutsiooni kui kohastumusliku protsessi põhisuund mitmesugustel perioodidel ja mitmesugustes tingimustes.

III

Püüame mõne näite varal täpsustada ja illustreerida kujutlust eluvormist õistaimedel.

Analüüsime kõigile tuntud eluvormi, mida prof. T. L i p p m a a (1933) nimetas *Anemone*-elementaareluvormiks. Sellesse kuulub peale võsa- ja kollase ülase laanelill, ussilakk ja teisi metsataimi.

Seoses sellega peatume kõigepealt L i p p m a a vaadetele eluvormile, kes selles küsimuses asus (võib-olla suuremal määral kui fütotsoonoloogia küsimustes) Nõukogude Liidus tänapäeval valitsevatele vaadetele väga lähedasel seisukohal. Kahjuks pole meil seda väärtuslikku lõiku Lippmaa pärandist edasi arendatud ega laiemalt tutvustatudki. Seetõttu saigi võimalikuks kurioosne fakt, et üks parimaid eluvormide küsimuse spetsialiste S e n j a n i n o v a K o r t š a g i n a, märksõna «Eluvorm» autor «Suures Nõukogude entsüklopeedias» (köide 16, 1952), heidab Lippmaale ette, ilmselt tundmata tema vaateid, rahuldumist Raunkiaeri klassifikatsiooniga (S e n j a n i n o v a - K o r t š a g i n a, 1949, lk. 97). Ometi oli Lippmaa üks neid, kes juba siis, kui Raunkiaeri süsteem oli veel fütotsoonoloogias ainuvalitsev, leidis uue tee eluvormide küsimuse sügavamaks lahendamiseks.

Vastupidi enamikule teistest uurijatest, kes alustasid eluvormide süsteemi väljatöötamist «ülalt», võttes käsile kogu Maa taimestiku ja asudes seda jaotama suurteks eluvormide rühmadeks, asus Lippmaa küsimust lahendama induktiivselt, ühendades üheks e l e m e n t a a r e l u v o r m i k s ühe hästi väljakujunenud tsünoosi ühesuguste kohastumistega taimeliigid. Esimesel juhul, tegutsedes «maailma mastaabis», juhtus mõnigi kord, et välise sarnasuse tõttu sattusid ühte gruppi hoopis eri tingimustes kujunenud ja erinevate kohastumistega taimed (näit. kõrbe poolpöösad ja arktilis-alpiinsed puhmastaimed); lähtudes ühe tsünoosi eluvormidest ei saa aga selliseid kunstlikke liikide rühmitusi kuidagi moodustada. Arvestades tsünooside tekkelugu ja levikut võimaldab Lippmaa meetod sügavamalt iseloomustada eluvorme nende põhjuslikus seoses keskkonnaga.

Anemone-eluvormi kui varjukate parasvööndi metsade rohurinde eluvormi iseloomustavad järgmised tunnused (L i p p m a a, 1933, lk. 79 järgi, täiendustega). Risoom on pikk ja peenike; ta kasvab edasi ja kogub toitelemente kobeda metsahuumuse sügavusel, seega toitaineterikkaimas ja mikrobioloogiliselt aktiivseimas mullahorisondis. Varjuka metsa all, kus seemneline

uuenemine on enamasti alla surutud, on selline vegetatiivse uuenemise ja ühtlasi asukoha muutmise viis väga otstarbekas. Uuenemispungad talvituvad lumikatte all soojemas kihis, mis võimaldab nende varast tärkamist kevadel. Vars on 10—30 cm kõrgune ja kannab ülemises osas horisontaalselt laiuvaid lehti. Lehed on enam-vähem ühesugusel kõrgusel, et paremini ära kasutada vähest valgushulka metsa all. Et valgus langeb metsas reeglina ülalt, on lehtede asend horisontaalne ja üksteist mittekattev. Oied on enamasti hästi silmapaistvad, valged või kollased ja asuvad lehtede taustal.

Et just selline lehtede asetus on metsa tingimustes otstarbekas, näitab seegi, et paljud noored puu- ja põõsastaimed, näit. vahtrad, jalakad, sarapuud jt. oma noores eas, olles rohurinde kõrgusel, omavad samasugust lehtede hoidu, seega läbivad nad oma ontogeneesis vähemalt lehtede asetuse osas *Anemone*-eluvormile vastava faasi.

Analogiliselt üksikuid kohastumisi hinnates vastavas tsünoosis valitsevate tingimuste seisukohalt, võime tuua näiteid ka teiste maastikuvõõtmete eluvormidest, näit. subtroopiliste metsade igihaljad põõsad, poolkõrbe poolpõõsad või kõrgmäestike kõrbete padjandaimed.

Arutlused eluvormi tunnuste kohastumuslikkuse kohta tsünoosis valitsevaile tingimustele on aga ainult sel juhul põhjendatud, kui käsitletakse vanu, juba kümneid aastatuhandeid väljakujunenud tsünoositüüpe (näit. laialehine mets, subtroopiline mets, poolkõrb, kõrb) ja taimeliike, mis on välja kujunenud just sellistes, aastatuhandete jooksul suhteliselt vähe muutunud tingimustes.

Kuid Maa taimkattes on ka suhteliselt noori taimkatteühikuid, nagu näiteks need, mis tekkisid alles jääajastiku mõjul või koguni pärast viimast jääaega. Sellised noored tsünoosid on asustatud liikidega, millel valdavas enamikus on suurem vanus. Seega sellised liigid (ja nende kohastumuslikud joned) olid juba varem, teistsugustes tingimustes välja kujunenud ja nad moodustasid uut tüüpi tsünoose juba kindlakujuliste eluvormidena.

Näiteks rabad ulatuslikke alasid katvate soodena on suhteliselt noored, interglatsiaalse või koguni postglatsiaalse vanusega moodustised (Богдановская и Гуи́е́неуф, Богдановская Гиенэф, 1947). Enamik rabal kasvavaid taimeliike on aga märksa vanemad ja on tuntud juba tertsiari lademeist. Arvestades seda vanuse vahet me ei saa kõnelda nende taimede puhul elementaareluvormidest, mis on kohastunud just rabade tingimustele, vaid peame otsima kaugemast minevikust tsünoose, kus praegustel rabataimedel võisid kujuneda sellised tunnused, mis võimaldasid (või vähemalt ei takistanud) neil raba asustamist.

Vaatleme näitena selliseid tüüpilisi rabapuhmaid, nagu küüvits, sini-kas, hanevits, sookail. Nende liikide arengulugu on suhteliselt hästi uuritud ja me saame selle põhjal luua tööpärase pildi praeguse rabapuhma kui eluvormi geneesist (käsitletud Serebrjakovi ja Tšernõšova, 1955 järgi, seal ka literatuuri loend).

Varemalt arvati, et puhmad on lihtsalt väikesekasvulised, kääbusjad põõsad — sellest tuligi eestikeelne nimetus «kääbuspõõsad», mis on tõlgitud saksa või inglise keelest (Zwergsträucher, dwarf shrubs). Nagu uemad uurimused on näidanud, moodustavad puhmastaimed ilmse eluvormi, mis ei ole mitte ainult kvantitatiivselt (väikese kasvu poolest), vaid ka kvalitatiivselt nii põõsastest kui ka poolpõõsastest erinev. Sellepärast on eesti keeles õigem kasutada eri nimetust «puhmas», andes sellele rahvakeeles mitmeti kasutatavale mõistele täpse teadusliku tähenduse.

Puhmad on puitunud varrega taimed, mille peatlg on lühikese-ealine (kuni 5 a.), harunev ja annab alguse rohkeile osa- e. partsiaalpuhmaile (elutsikli kestusega samuti 4—5 a.); osapuhmad on ligistikku või tekivad maa-alusest varrest, mis on säilitusorganiks. Lehed on puhmail väikesed, enamasti igihaljad.

Kanarbikuliste sugukonna puhmastaimede geograafiline levik, süstemaatika, anatoomia kui ka ökoloogia näitavad, et nende tekkekohaks on olnud subtroopilise vööndi niisked soojad mäestikurajoonid, tõenäoliselt ülemkriidid või alamtertsiaaris. Palearktiliste raba- ja tundrakanarbikuliste tekkekoldeks peetakse Ida-Aasia mäestikke. Algul olid nad puu- või põõsataolised vormid, mis hiljem paras- ja külmvööndi mäestike tingimustes elasid läbi suuri muutusi. Aastaaegade erinevuste tugevnemine, vegetatsiooniperioodi lühenemine, aasta keskmise temperatuuri alanemine, üldise ja ultraviolettkiirguse tugevnemine, tuulte mõju — kõik need tegurid koos põhjustasid mäestiku tingimustes maapealsete osade elutsikli lühenemise. Tipmise kasvu nõrgenemine kutsus omakorda esile jõudsa ja kestva uuenemise «puhkavatest» pungadest; see osutus karmides tingimustes väheefektiivse generatiivse uuenemise tõhusaks asendajaks. Osa algselt igihaljaid kanarbikulisi muutus karmides tingimustes suvehaljajaks (mustikas, sinikas).

Laskumine mäestikest samblarohketesse taigametsadesse, soostunud tundrattes ja rabadesse kutsus esile uusi kohastumisi. Osa puhmastaimi omandas aja jooksul pikad nõõrjad risoomid (küüvits, pohl, mustikas). Teine osa, tänu lisajuurte moodustumisele, omandas võime kasvada koheval, järjest juurdekasvaval sammalkattel (sookail, hanevits). Nõrga konkurentsivõimega puhmaliidid (küüvits, hanevits) suruti üha enam välja metsataimekooslustest rabastunud aladele ning rabadesse ja et nad olid vähenõudlikud pinnase viljakuse suhtes, suutsid nad uutes tingimustes mitte ainult ära elada, vaid ka teataval määral kohastuda.

Nii võimegi käsitleda rabapuhmaid kui puhmaste-eluvormi esindajaid, kes osutusid oma varem väljakujunenud kohastumiste tõttu suutelisteks asustama raba juba siis, kui see hakkas kujunema siirdesoo-taalistest tsünoosidest turbasammalde erakordse vohamise tagajärjel.

Tutvumine rabapuhmastega laiendab kujutlust eluvormist kui ökoloogilis-geneetilistest liikide rühmast, eluvormist kui muutlikust, arenevast nähtusest. Näeme, et peale selliste eluvormide, mille kujunemine on toimunud aastatuhandeid suhteliselt stabiilsetes keskkonnatingimustes ja millel on seetõttu kujunenud välisilmeski väga ilmseid kohastumisi neile keskkonnatingimustele (metsavormid, kõrbetaimed jne.), on veel rida teisi eluvorme, millede esindajad on oma fülogeneesis koos läbinud mitmesuguste keskkonnatingimustega arenguastmed ja omandanud neid läbides mitmesuguseid kohastumuslikke tunnuseid, mis ei tarvitse enam olla kohastumuslikud kaasaegsetes tsünoosides kasvades.

Kaua ühesugustes tingimustes elanud hästi spetsialiseerunud eluvormid on hõlpsasti klassifitseeritavad — nende liigitamisest ongi enamasti alustatud klassifikatsiooniskeemide koostamist. Seevastu liigid, mis oma fülogeneesi vältel on läbi käinud keerulise arengutee läbi mitmesuguste tingimuste, omandamata ühe mingisuguse kasvukoha pitserit, valmistavad eluvormide klassifitseerimisel suuri raskusi. Range taksonoomiliste ühikute süsteemi sisseviimine, mida mõned uurijad analoogia põhjal süstemaatikaga on soovitanud (näit. G a m s, 1918), tundub eluvormide klassifitseerimisel eriti vägivaldsena. Rivistades eluvormid lineaarsesse süs-

teemi, kaob nende tekke ja arenemise dünaamika kogu oma geograafilises ja ajaloolises mitmekesisuses. Seepärast tuleb otsida eluvormide süstematiseerimiseks pindlikumaid vorme.

* *
*

Koos Maa biosfääri arenemisega muutuvad ja arenevad tsünoosid, kujunevad ümber neis esinevad elutingimused ja koos kõige sellega muutuvad ja arenevad nende koosseisu kuuluvad liigid, omandades järjest uusi kohastumuslikke jooni. Eluvormide eristamine ja uurimine on üks tee selleks, et sügavamalt mõista orgaanilise looduse arenemise peasuundi, mõista evolutsiooniprotsessi seaduspärasusi.

KIRJANDUS

- Braun Blanquet, J. 1928. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin.
- Dansereau, P. 1951. Description and recording of vegetation upon a structural basis. Ecology, 32, № 2.
- De Candolle, A. P. 1814—1815. Theoretische Anfangsgründe der Botanik. Zürich.
- Drude, O. 1887. Entwurf einer biologischen Einteilung der Gewächse. A. Schenk, Handbuch der Botanik, III.
- Drude, O. 1913. Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig.
- Du Rietz, E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants, I. Acta Phytogeogr. Suecica, III, Uppsala.
- Gams, H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges., 63, Zürich.
- Grisebach, A. 1872. Die Vegetation der Erde. Leipzig. (II trükk 1894).
- Hult, R. 1881. Försök till analytisk behandling of växtformationerna. Meddel. Soc. Fauna et Flora Fenn., VIII.
- Humboldt, A. 1806. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen.
- Irmisch, Th. 1859. Über Lathyrus tuberosus und einige andere Papilionaceen. Bot. Ztg., 17 (ref. Serebrjakovi järgi, 1954a).
- Kerner von Marilaun, A. 1863. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck.
- Küchler, A. W. 1949. A physiognomic classification of vegetation. Ann. An. Amer. Geogr., 39, № 3.
- Lippmaa, T. 1933. Taimeühingute uurimise meetodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni. Loodusuurijate Seltsi Aruanded, XL, 1—2.
- Paaver, K. 1956. Faunistiliste komplekside bioloogilise analüüsi küsimusi. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 49. köide.
- Rauh, W. 1939. Über Gesetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der höheren Pflanzen. Mitt. D. Dendrol. Ges., 52.
- Raunkiaer, C. 1904. Om biologiske typer. Bot. Tidskrift, 26.
- Raunkiaer, C. 1908. Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. B. B. Z., 27. Dresden.
- Reiter, H. 1885. Die Consolidation der Physiognomik. Graz.
- Vesque, J. 1882. L'espèce végétal. Ann. Sc. Nat., 6 sér., 13.
- Warving, E. 1884. Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Festskr. Naturh. Foren. Kjøbenhavn.

- Warming, E. 1895. *Plantesamfund*, Kjøbenhavn. (Saksakeelne väljaanne P. Graebneri täiendustega: «Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie», 1918, III trükk.)
- Алехин В. В. 1944. География растений. М.
- Амелин И. С. 1953. Об эколого-биологической системе растений Раункьера. Бот. Журнал 38, № 4, стр. 581—582.
- Богдановская Гиенэф И. Д. 1947. О происхождении флоры бореальных болот Евразии. Мат. по ист. флоры и растит. СССР. т. II.
- Келлер Б. А. 1933. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях. Сов. бот., № 2, стр. 39.
- Келлер Б. А. 1938. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР Растительность СССР, т. I, М.—Л.
- Коровин Е. П. 1934. Растительность Средней Азии. М.
- Культиасов М. В. 1950. Проблема становления жизненных форм у растений. Проблемы ботаники, вып. 1.
- Прозоровский А. В. 1940. Полупустыни и пустыни СССР Растительность СССР, т. 2.
- Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных. М.
- Сенянинова Корчагина М. В. 1949. К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, № 107, сер. геогр. наук, 6, 5.
- Сенянинова Корчагина М. В. 1952. Жизненная форма. Большая Сов. Энциклопедия, т. 16.
- Серебряков И. Г. 1954а. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. Моск. Гор. Пед. Ин-та имени В. П. Потемкина, т. 37.
- Серебряков И. Г. 1954б. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Евр. части СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 59, № 1.
- Серебряков И. Г. 1954в. О морфогенезе жизненной формы стланика у можжевельника туркестанского и казацкого. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 59, № 5.
- Серебряков И. Г. 1955. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 60, № 3.
- Серебряков И. Г., Доманская Н. П. и Родман Л. А. 1954. О морфогенезе жизненной формы кустарника. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 59, № 3.
- Серебряков И. Г. и Чернышева М. В. 1955. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 60, № 2.
- Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. Изд. Иностран. Лит., М.

О ПОНЯТИИ «ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА» В ЭКОЛОГИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В. Мазинг

Резюме

Понятие о жизненной форме прошло в течение полутора столетий своего существования сложный путь развития. Описательный систематизирующий период прошлого столетия, эфармонические и экологические системы жизненных форм конца прошлого и начала настоящего столетия, возврат к физиономическим системам и, с другой стороны, углублённый филогенетический анализ жизненных форм в настоящее время — это основные этапы развития учения о жизненных формах.

Трактовка жизненных форм как групп растений со сходными исторически сложившимися приспособлениями к условиям существования является наиболее плодотворной, учитывающей как историзм, так и экологизм этого явления. В качестве примера приводится схема филогенетических отношений некоторых групп жизненных форм покрытосеменных по И. Г. Серебрякову (1955)

Значительный интерес представляет разработанное профессором Тартуского университета Т. Липпманом (1933) понятие о элементарных жизненных формах, обладающих благодаря длительной эволюции в условиях определенного типа ценозов рядом приспособительных для этих условий черт.

Более сложным является вопрос о выделении элементарных жизненных форм в сравнительно молодых типах ценозов (напр., верховое болото). Растения этих ценозов еще не выработали заметных, специфических для условий этих ценозов приспособлений.

Предложение рассматривать экологические особенности каждого вида как самостоятельную жизненную форму нельзя считать целесообразным, так как такая узкая трактовка жизненной формы не способствует выявлению основных направлений эволюции, свойственных многим видам в определенных условиях существования.

ÜBER DEN BEGRIFF «LEBENSFORM» IN DER ÖKOLOGIE DER HÖHEREN PFLANZEN

V. Masing

Zusammenfassung

Der Begriff «Lebensform» hat eine lange, 150-jährige Entwicklung durchgemacht. Die beschreibend-systematisierende (physiognomistische) Periode des vorigen Jahrhunderts (A. v. Humboldt, 1806; A. Kerner v. Marilaun, 1863; A. Grisebach, 1872; R. Hult, 1881 u. a.), die epharmonistisch-ökologische Periode der Jahrhundertwende (E. Warming, 1895; O. Drude, 1887; C. Raunkiaer, 1904, Abb. 1. u. a.), die neophysiognomistische (O. Drude, 1913; E. Du Rietz, 1931; A. Küchler, 1949 u. a.) wie auch die ökologisch-phylogenetische Richtung (M. Kultiassow, 1950; I. Serebriakow, 1954 u. a.) unserer Zeit sind die wichtigsten Etappen dieser Evolution.

Die Auffassung der Lebensform als einer Gruppe von Pflanzen, die ähnliche Adaptationen zur Umwelt historisch ausgebildet haben, ist zur Zeit die fruchtbarste. Als Beispiel ist ein Schema der phylogenetischen Beziehungen zwischen einzelnen Lebensformen der Angiospermen angeführt (Abb. 2, nach I. Serebriakow).

In diesem Zusammenhang ist der Begriff der elementaren Lebensform, den Prof. T Lippmaa (1933) ausgearbeitet hat, von Interesse. Zu einer elementaren Lebensform gehören Pflanzen, die während der Evolution in bestimmten Lebensbedingungen eine ganze Reihe von ähnlichen Adaptationen erworben haben. Schwieriger ist die Unterscheidung elementarer Lebensformen in Phytozönosen jüngerer Alters, da in solchen Fällen noch keine merkbaren Adaptationen für die betreffenden Lebensbedingungen zu finden sind.

Der Vorschlag, den Komplex von ökologischen Eigentümlichkeiten einer Art als eine Lebensform aufzufassen (S. Sewertzow, 1951), ist nicht als zweckmässig anzusehen, da er wenig Möglichkeiten bietet, die Hauptrichtungen der Evolution vieler Pflanzenarten in bestimmten Umweltsbedingungen zu klären.