

DOMINANDID JA NENDE TÕUBID (B. Bõkovi monograafia «Nõukogude Liidu taimkatte dominandid» ilmumise puhul)

H. Trass

Taimesüsteematika ja geobotaanika kateeder

Geobotaanikas, teaduses taimkattest, on üheks oluliseks probleemiks eri taimeliikide osatähtsuse hindamine taimekooslustes. On teada, et kooslusi on väga mitmesuguseid: alates sellistest, mis koosnevad ühest või mõnest liigist (näiteks pilliroo, *Phragmites communis*'e, mõõkheina, *Cladium mariscus*'e jf. kooslused) kuni niisugusteni, millede koosseisu kuulub sadasid liike (näiteks troopilised vihmametsad, millede puurinne üksi võib sisaldada mitusada liiki). Taimekoosluste liigilise koosseisu selliste erinevuste tõttu on neis oluline eraldada erineva kvantitatiivse osatähtsusega liike, eriti aga niisuguseid, mis oma maapealsete osadega valitsevad, domineerivad taimekooslustes. Nende leviku, elutingimuste, majandusliku tähtsuse jm. tundmine aitab oluliselt selgitada nii taimkattes valitsevaid seaduspärasusi kui ka tähtsaid rakenduslikke, taimkatte aktiivse kasutamise küsimusi.

Hiljuti ilmus Alma-Atas B. Bõkovi monograafia «Nõukogude Liidu taimkatte dominandid» kaks esimest köidet.* Selle geobotaanikale erakordse tähtsusega töö autor on seadnud endale ülesandeks anda ülevaade kõigist meie maa taimkatte dominantidest, nende osast taimkattes ja tähtsusest sotsialistlikule rahvamajandusele. Geobotaanikas ei olnud teost, millele oleks seatud dominantide uurimisel nii suur eesmärk. Juba esimese kahes köites on esitatud andmed 701 daminandi kohta! Seetõttu on arusaadav huvi, millega B. Bõkovi teos on vastu võetud nii meie maal kui ka väljaspool selle piire. Tohtu suure faktilise materjali esitamise kõrval on B. Bõkovi töö ka väga suur teoreetiline tähtsus. Käesolevas artiklis peatutaksegi mõningatel teoreetilist laadi küsimustel, mis on üles kerkinud B. Bõkovi teose lugemisel ja kasutamisel.

* Б. А. Быков, Доминанты растительного покрова Советского Союза, том I, Алма-Ата 1960, том II, Алма-Ата 1962. Изд. АН Каз. ССР.

Üksikute taimeliikide domineerimine kooslustes on taimeriiGIS väga laialt levinud nähtus. Selle hindamisel tuleb kõigepealt arvestada, et domineerida võivad nii mikroskoopilised bakterid, vetikad jt. mikrokooslustes ning fütotsünooside vastavates sünuusides esinevad taimed kui ka õistaimed, sealhulgas ka kõige suuremääramõtmelised. Teiseks on oluline silmas pidada, et domineerimine võib olla väga erineva mahuline nähtus; kui näiteks mingi vetikas-dominant moodustab vaid mõnesentimeetrise läbimõõduga omaette kogumikke, mõni bakter aga veelgi väiksemaid, siis siberi või dauuria lehise poolt enda alla haaratavad taimekooslused on mõõdetavad sadade kilomeetritega. Domineerimise niisuguse erilmelisuse ja mahulisuse tõttu omandab suure tähtsuse dominantide õige klassifitseerimine, nende rühmitamine selliselt, et oleksid eraldatud kõik dominantide tähtsamad tüübid.

Kuidas on arvestatud neid nõudeid B. Bõkovi töös?

Dominantide käsitluse aluseks võtab B. Bõkov oma originaalse jaotuse. Kõik dominantid jagab ta esiteks kahte suurde rühma: dominantid ja kondominandid. Esimesed on niisugused, mis valitsevad teatud kindlas taimekoosluse kihis üksi, teised aga valitsevad mitmekesis koos. Kummaski põhirühmas eraldatakse neli alajaotust: konektorid — vegetatiivselt paljunevad, tihedaid liitunud kogumikke moodustavad dominantid; subkonektorid — vähese võimega vegetatiivseks paljunemiseks või seda mitteomavad dominantid; patulektorid — hõredalt, eraldunud isenditena esinevad dominantid; densektorid — ülejäänud. Peale selle räägib B. Bõkov päris dominantidest, mis moodustavad taimekoosluse pea- (enamasti ülemised) kihid ning subdominantidest, mis esinevad teisejärgulistes kihtides.

Niisiis näeme, et B. Bõkov on dominantide jaotamisel arvestanud peamiselt kolme tunnust: 1) üksi või mitmekesis valitsemist 2) vegetatiivse paljunemise iseloomu ja sellest tulenevat dominantide poolt moodustatud kogumike tihedust, 3) esinemist taimekoosluse eri kihtides. Sellise tunnuste piiratud valiku tõttu ei saa B. Bõkovi dominantide klassifikatsiooni pidada päris õnnestunuks. Eraldatud tüübid ei haara dominantide kogu mitmekesisust, ei kajasta nende erinevat tähtsust taimekoosluste moodustamisel. Mõne tüübi eraldamine on olnud ilmselt subjektiivne (näiteks patulektorid, peamiselt kõrbetes ja poolkõrbetes esinevad dominantid, mida B. Bõkov eriti hästi tunneb; vastavate dominantide üldine tähtsus ei tundu aga olevat nii suur, et nende alusel peaks eraldama eri tüübi, eelistades seda mitmete teiste laialt levinud dominantide ees). Nii on B. Bõkovil juhtunud, et ta eraldab küll mõned küllalt ilmekad dominantide tüübid, mitmetele teistele aga reserveerib üldtüübi — densektorid —, kuhu satuvad paljud väga erinevatüübilised dominantid. Selle kõrval iseloomustab B. Bõkov dominante ka nende kuuluvuse seisukohast eluvormidesse, ökoloogilistesse

tüüpidesse jne. See muidugi hõlbustab ettekujutuse saamist dominantide bio-ökoloogilistest omadustest, ei täienda aga nende tüpoloogiat kui niisugust.

Kavatsemata siinkohal esitada mingisugust uut dominantide jaotust, skitserime siiski tunnused, mida võiks arvestada dominantide rühmitamisel.

1. Nagu juba eespool märgitud, võivad dominantid olla oma suuruselt väga erinevad, alates mikroskoopilistest bakteritest kuni mitmekümne meetri kõrguste puudeni. Siit tulenevad erinevused taimede domineerimise ulatuses, pindade erinevustes, mida katavad teatud dominantide maapealsed osad (nende projektsioon) ning teatud dominantide spetsiifilise mõju erinev ulatus väljaspoole oma maapealsete osade projektsiooni. Sellest tunnusest lähtudes võiks dominantid jaotada näiteks nano-, mikro-, meso-, makro- ja megadominantideks. *Gloeocapsa* on näiteks nanodominant, *Picea excelsa* aga megadominant. Kui esimese isendi domineerimise ulatus on mõnikümmend ruutmikronit, siis teisel on see mitukümmend või isegi sadakond ruutmeetrit.

2. Kui me esimese tunnuse puhul lähtusime domineeriva liigi isendi suuruselt ja tema mõju ulatusest, siis teine arvestamist nõudev tunnus on domineeriva liigi (või liikide) poolt moodustatava kogumiku suurus. Bakteri osas võib see olla vaid mõni ruutsentimeeter või veelgi vähem, mõnel puuliigil aga sadasid ruutkilomeetreid. Sellest tunnusest lähtudes võib dominantid jaotada nano-, mikro-, meso-, makro ja megagregiidseteks*. Sealjuures tuleb arvestada, et esimene ja teine tunnus ei pruugi sugugi kokku langeda: nanodominant võib näiteks olla mesogregiidne või veelgi rohkem (näiteks mõne järve planktonis domineeriv mikroskoopiline vetikas, *Anabaena affinis*, *Asterionella formosa*, *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa* või mõni teine).

3. Eri liigid omavad dominantidena erinevat tähtsust taimkatte elus ning erinevat mõju oma koosluskaaslastele. Kui näiteks *Larix sibirica* mõjustab taigas metsakoosluse mikrokliimat, valgus- ja mullastikutingimusi ning nende ja teiste tegurite kaudu kogu taiga ülejäänud elustikku, siis luitetaimkattes domineeriv *Carex arenaria* omab vaid väga nõrka keskkonda ning teisi luitetaimi mõjustavat võimet. Niisuguseid taimi, mis muudavad keskkonningimusi ning nagu suruvad oma mõju peale taimekoosluse teistele liikmetele, nimetatakse geobotaanikas edifikaatorteks. B. Bõkov oma monograafias loeb, nagu viimasel ajal mitmed teisedki nõukogude geobotaanikud (Марков, 1958; Блюменталь, Петровичева, 1951), dominantide ning edifikaatortori mõisted sünonüümideks, millega ei saa kuidagi nõustuda. Edifikaatortite, taimekoosluse elus kõige mõjuvõimsamate liikide eraldamine teistest dominantidest on ilmtingimata vajalik. Kuid

* Ladinakeelsest sõnast *grex* — rühmitus, kogumik.

ka edifikaatorid pole dominantide hulgas ühtne rühm. Nendegi seas võib eraldada erineva edifikaatoriliku võimega alajaotusi — eriti tugevaid hüper-, keskmise mõjuga sub- ja suhteliselt nõrku hüpoedifikaatoreid. Edifikaatorid ei pruugi taimekoosluses alati olla kõige ülemise, varjutava rinde taimed. Rabades on näiteks edifikaatoriteks samblarinde liigid — mitmesugused turbasamblad. Edifikaatoriteks võivad olla mitte üksi makro- ja megadominandid, vaid ka nano-, mikro- ning mesodominandid. Kamtsatka Geisrite Orus esinevad geiseriidiväljadel näiteks suured limajad bakterite kogumikud 1—3. domineeriva edifikaatorliku bakteriliigiga, mis loovad elukeskkonna ülejäänud taimedele, eeskätt vetikatele.

4. Neljandaks arvestamist nõudvaks tunnuseks on erineva tähtsusega dominantide esinemine ühe ja sama taimekoosluse piires. Sellest tunnusest lähtudes on taimekooslusi jagatud mono- ja polüdominantseteks. Tegelikult on raske ette kujutada täiesti monodominantset kooslust; kui koosluse maapealses osas domineeribki ainult üks taimeliik, siis võib olla kindel, et seal esinevad ka mullasisesed seente ning bakterite sünuusid dominantidega. Seega oleks õige rääkida vaid taimekoosluste monodominantsetest struktuuriosadest, sünuusidest (B. Bõkovil kihtidest), kuigi ka need, nagu teada, võivad olla polüdominantset (või vähemalt bi-, tridominantset). Dominantide enda puhul on oluline eraldada niisuguseid, mis moodustavad alati (või valdavalt) puhtaid kogumikke, on kohanenud «ainuvalitsemiseks» (solodominandid, näiteks *Cladium mariscus*), dominante, mis esinevad seaduspäraselt koos kahe-kolme teise dominantiga (kondominandid, näiteks *Sesleria coerulea*), ja niisuguseid, mis esinevad koos paljude teiste nõrkade dominantidega, moodustades polüdominantseid kooslusi (miksdominandid, näiteks *Scorzonera humilis*). Sellise jaotuse korral kerkib probleem: mis sugust taime üldse pidada dominantiks? B. Bõkov sellele küsimusele vastust ei anna, tema määrang on väga üldsõnaline: «kõiki tunduval määral ülekaalus olevaid taimeliike taimkattes nimetatakse taimekoosluste edifikaatoriteks (ehitajateks) ehk dominantideks.» Mis tähendab aga ülekaalus? Kui koosluses on 20 liiki, milledest 13 omavad katteväärtust igaüks 1—5%, 3 liiki 5—10%, 2 liiki 10—15%, 1 liiki 18% ja viimane 25%, kas siis on dominantiks ainult viimane liik või ka eelviimane ning isegi need, mille katteväärtus on 10—15%? Taolistele küsimustele ei anna ei B. Bõkov ega ka teised geobotaanikud vastust, mistõttu dominantide nimetamine on sageli küllalt subjektiivne. Siit kerkib vajadus kas või suvaliste kokkuleppeliste piiride kindlaksmääramiseks dominantide eraldamisel. Esimeseks nõudeks seejuures on meie arvates see, et dominantiks ei ole mitte ükskõik missugune kõige suurema katteväärtusega (või mõne teise kvantitatiivse näitajaga) taimeliik või liikide rühm, vaid niisugune liik (või liigid), mis kvantitatiivselt sisuliselt valitseb teiste üle, mille ohtram esinemine antud koosluses pole juhuslik ega lokaalsetest eriti sobivatest tingimus-

test sõltuv, vaid seaduspärane, ajalooliselt väljakujunenud bioloogiline nähtus (s. o. dominant on niisugune taimeliik, millel on olelusvõitluses välja kujunenud omadused, mis võimaldavad tal teatud kasvukohtades seaduspäraselt haarata enda alla suurema osa koosluse ruumist, mis kõige intensiivsemalt kasutab koosluse öko-toobi tingimusi ning osaleb koosluse ainete ringkäigus). Dominandi selline hindamine eeldab tema bioloogia ja ökoloogia detailset tundmist. Nimetades mingi liigi dominantiks peame endale kohe esitama ka küsimuse: miks antud taimeliik on dominant? Millised on omadused, mis on tal võimaldanud saada dominantiks, võitjaks olelusvõitluses? Kas on selleks vegetatiivse või generatiivse paljunemise eripärasused, ökoloogilise kohanemise mehhanism vm.? Tähendab, on vaja väga detailselt tunda dominantide bioloogiat, ökoloogiat, füsioloogiat, tsönoloogiat, geograafiat jm.

5. Eelmine arutus toob meid viienda arvestamist nõudva tunnuse juurde. Selleks on mingi taimeliigi dominantina esinemise *s a g e d u s*, tema kui dominantide väljakujundatus. Selle tunnuse alusel võime eraldada dominantide kolm tüüpi: 1) obligaatsete dominantid — esinevad alati või enamasti dominantidena (vähemalt areaali keskosas), taimekooslustes domineerimine on neile iseloomulik tunnus; 2) fakultatiivsed dominantid — esinevad taimekooslustes nii dominantidena kui ka tavaliste «saatjatena»; 3) adventiivsed dominantid — domineerivad juhuslikult eriti sobivates tingimustes. Potentsiaalselt võib iga taimeliik kuskil esineda adventiivse dominantina, s. o. mingisuguste juhuslikult kokku satunud tingimuste tõttu (vaba pind, tugevate konkurentide puudumine, eriti sobiv kasvukoht, kõrge seemnesaak vm.), haarata enda alla mõnes taimkatte laigus, kas või ajutiselt, ülevõimu. Eelmises (4.) punktis toodud arutluse põhjal ei tuleks niisuguseid juhuslikult valitsevaid liike nimetada dominantideks. Et aga neid on siiski mõnikord vaja eraldi nimetada, soovitame nende puhul rakendada mõistet prevalent. Prevalendiks me nimetame taimekoosluse sellist liiget, mis 1) domineerib, kuid see seisund on talle ilmselt erakordne ning juhuslik, või 2) sellist taime, mis esineb võrreldes teiste liikidega küll mõnevõrra kõrgema ohtruse ja katteväärtusega, kuid mitte sedavõrd, et teda saaks pidada domineerivaks, valitsevaks.

6. Ning lõpuks kuues tunnus — dominantide sesoonsus. Selle tunnuse alusel võib dominantid jagada kahte suurde rühma: temporaaldominandid (А л е х и н, 1932), mis domineerivad vaid vegetatsiooniperioodi teatud lõigus (näiteks kevadel), ja 2) püsidadominandid, mis valitsevad taimekoosluses kogu vegetatsiooniperioodi jooksul.

Toodud kuus tunnust ei ammenda muidugi dominantide kompleksse käsitlemise kõiki aspekte. Me tahtsime tähelepanu juhtida vaid mõningatele omadustele dominantidel, mida tuleks arvestada nende rühmitamisel, tüpiseerimisel.

Nõukogude geobotaanikas on dominantidele suurt tähelepanu pööratud taimekoosluste klassifitseerimisel. Koosluste ühendamisel tüüpidesse, assotsiatsioonidesse peetakse enamasti tähtsaimateks tunnusteks ühesuguste dominantide esinemist peamistes rinetes. Nii toimib ka B. Bõkov. Siinkohal me ei saa lähemalt vaadelda B. Bõkovi poolt kasutatavaid geobotaanilisi taksonoomilisi ühikuid (assotsiatsioonid, ingregatsioonid, formatsioonid, kongregatsioonid, pangregatsioonid) ega nende eraldamiseks rakendatud tunnuseid. Märgime vaid, et B. Bõkovi vaadetes on palju originaalset ja arvestamist nõudvat.

Oma monograafia kahes esimeses köites kirjeldab B. Bõkov 701 dominantit. Need moodustavad kokku üle 5000 assotsiatsiooni.* Niisiis saame väga suure arvu taksoone, mis järgmiste (kaheidulehelistele taimedele pühendatud) köidete ilmumisel veelgi suureneb, võimalik et kahekordistub. Mida me teame nende sadade ja sadade assotsiatsioonide kohta? Tuleb öelda, et enamiku kohta väga vähe, peamiselt seda, et nad koosnevad nii ja niisugustest dominantidest, et nad moodustavad teatud dominantide kombinatsiooni. Veidi ka levikust. Väga vähe ökoloogiast, peaaegu mitte midagi geneesist. Aga võib-olla me saame nende kohta rohkem teada tulevikus, uurimistööde jätkudes? Kahtlemata. Selleks aitab väga oluliselt kaasa ka B. Bõkovi monograafia. Samas ei saa me aga varjata oma pessimismi. Vaevalt on nõukogude geobotaanika õigeks teeks sadade ja tuhandete väikesemahuliste dominantide kombinatsioonide eraldamine, nende kunstlike taimkatte väljalõikude lugemine geobotaanilisteks põhiühikuteks. Selliste ühikut, millede õigeks nimeks on sotsiatsioon, eraldamisel on teatud positiivseid eeliseid, eeskätt meetoodiline lihtsus. Ühiku ülesseadmine sarnaste dominantide, ühe väga silmapaistva tunnuse alusel on muidugi mõõtnatult lihtsam kui assotsiatsiooni eraldamine pärast taimekoosluste paljude tunnuste (kogu floristilise koosseisu, ökoloogia, struktuuri, geneesi jm.) läbiuurimist. Selles lihtsuses peitub aga ka suur hädahoht: nimelt tuleneb siit kergekätelisus, millega nimetatakse (just nimelt nimetatakse, mitte aga ei analüüsita) kümneid, sadu ja tuhandeid ühikuid. Kõikide nende ebakriitilisel ülevõtmisel, tunnustamisel saame küll mõjuvalt lehekülgederikkad assotsiatsioonide nimestikud, mis aga suhteliselt vähe annavad taimkatte seaduspärasuste tundmaõppimiseks.

Autor on juba ennegi avaldanud kahtlust dominantide printsiibi universaalsuse kohta; see kahtlus tugines väikese Eesti taimkatte geobotaanilisel uurimisel, kus esineb kaunis palju taimekooslusi, milledes on väga raske (või isegi võimatu) eraldada dominante (liigirikkad puisniidud, loopealsed jt.). Nüüd, kui auto-

* Tegelikult on see arv mõnevõrra väiksem, sest mitmekihiliste assotsiatsioonide puhul kordub sama assotsiatsioon eri dominantide juures, kuid igal juhul on neid tuhandeid.

ril on õnnestunud tutvuda ka Nõukogude Liidu teiste alade taimkattega, on see kahtlus veelgi süvenenud. Nüüd julgen juba väita, et kõikides meie maa põhilistes taimkattetüüpides esineb kooslusi, kus domineerimine ei avaldu nii reljeefselt, et seda saaks pidada peamiseks ja universaalseks taksonoomiliseks tunnuseks. Näitena võib tuua Kamtšatka kivikase (*Betula Ermanii*) metsad, millede alumistes rinnetes väga nõrgalt väljakujunenud dominantidest lähtudes tuleks eraldada kümneid väiksemahulisi üksteisega iga-suguseid üleminekuid omavaid metsatüpe. Meie veendumuseks on niisiis, et assotsiatsioon peab olema üles seatud taimekoosluste tunnuste kompleksi alusel. Nende tunnuste hulka kuuluvad: taimekoosluste kogu floristiline koosseis ning eriti selle karakterne tuumik (karakterliigid, dominandid, konstandid jt.), taimekoosluste sünsiaalne struktuur, nende ökotoobid ja geneesi ühtsus. Tunnuste kompleksist lähtumisel saame võrdlemisi laiamahulised assotsiatsioonid, milledest igaühe piires võib esineda mitu dominantide kombinatsiooni, sotsiatsiooni.

Kõige öelduga ei püüta sugugi vähendada B. Bõkovi dominantidele pühendatud töö väärtust, mis tegelikult ajendas ülaltoodud mõtete avaldamisele. Dominandid on taimkattes vastuvaieldamatult olulised; sageli määravad komponendid ning nende monograafiline uurimine on väga vajalik. Kuid, rõhutame seda veel kord, nad ei ole universaalseks nähtuseks, mida saaks alati ja kõikjal rakendada taimekoosluste klassifitseerimisel. B. Bõkovi kogu käsitluslaad aga näitab, et dominantide uurimine teenib tal põhiliselt ühte suurt eesmärki: kõikide seni meie maa taimkattes kirjeldatud assotsiatsioonide fikseerimist. Siit aga järgneb ilmselt veelgi suurem ülesanne — kogu Nõukogude Liidu taimkatte klassifikatsiooni loomine põhiühikute, assotsiatsioonide alusel. Täheleb, B. Bõkovi dominantidele pühendatud töö on fütotsönoloogiline suunitlus, mitte aga ökoloogilis-bioloogiline, nagu sel peaks olema meie arvates. Arvestades B. Bõkovi sellist käsitluslaadi tuleb teha järgmised järeldused: 1) et dominandid ei esine kõikides taimekooslustes, siis ei anna dominantsuse printsiibist lähtuv taimekoosluste klassifitseerimine ülevaadet kogu taimkatte mitmekesisusest, kõikidest esinevatest taimekooslustest; 2) meetodiliselt ei ole õige luua taimkatte klassifikatsioone lähtudes liikidest, taimesüsteematilistest ühikutest, milledeks on B. Bõkovi töös dominandid; klassifitseerides taimekooslusi tuleb lähtuda neist endist kui teatud tervikutest. Selles suhtes väärrib kaalumist, kas pole nõukogude geobotaanikas saanud aeg kolmekümnendatel aastatel J. Braun-Blanquet'lt ja tema kaastöölistel ilmunud «*Prodromus der Pflanzengesellschaften*» * sarnase teose kootamisele asumiseks.

* B. Bõkov väidab oma töö 1. köites (lk. 11), et nimetatud «*Prodromuses*» oli taimkatte klassifitseerimisel «ammendavalt arvestatud selles domineerivate liikide koosseisu», mis pole õige, sest J. Braun-Blanquet' koolkond pöörab dominantidele väga vähe tähelepanu.

Seda muidugi suure autorite kollektiiviga, üksikute vihikute kaupa ja esialgu võib-olla ka regionaalselt. Eesti geobotaanikutel on plaanis asuda sellise töö koostamisele Eesti NSV kohta juba lähemal ajal. Niisuguse geobotaanilise «Taimekoosluste kriitilise konspekti» koostamise üheks eelduseks on assotsiatsioonide eraldamisega seotud teoreetiliste küsimuste lahendamine, assotsiatsiooni mahus ja diagnostilistes tunnustes kokkuleppimine. Niisuguse konspekti kõrval ei kaota oma tähtsust tsönobiontide (edifikaatorite, dominantide, karakterliikide jt.) monograafiline uurimine. Neile tuleks aga anda eeskätt ökoloogilis-bioloogiline sisu (eeskuju võiks võtta inglaste «Briti bioloogilisest floorast»).

B. Bökovi monograafias on antud laiahaardeline pilt dominantidest. Kas tema töös on aga tõesti haaratud kõik Nõukogude Liidu taimkattes esinevad dominandid? Vaatleme selles suhtes suuremaid taimede rühmi.*

Bakterid. B. Bökovi monograafias selle hõimkonna liikedominante ei vaadelda. See on seletatav bakterite ökoloogia ja fütotsönootilise tähtsuse nõrga uuritusega. Tulevikus tuleks aga geobotaanikas sellele küsimusele pöörata tõsist tähelepanu bakterite suure osatähtsuse tõttu ainete ringkäigu protsessides taimekooslustes.

Vetikad. B. Bökovi raamatu esimeses köites tuuakse 18 mändvetikate liiki. Valik nendele on langenud seetõttu, et nad on makrovormid ning moodustavad veekogude põhjas laialdasi «veevaluseid niitusid». Tegelikult on vetikate, eriti nende mikrovormide hulgas dominante palju kordi rõhkem. Erilist tähelepanu tuleks pöörata mikrokoopiliste vetikate sünuusidele muldades, veekogudes jm. Suur on nende tähtsus ka epifüütsete sünuuside moodustajatena. Võib väita, et näiteks sellised epifüütseid ja aerofüütseid sünuuse moodustavad liigid, nagu *Pleurococcus vulgaris*, *Gloecapsa rupestris*, *G. alpina*, *Nostoc commune*, *Cylindrospermum muscicola* jt., või mullasisesed dominandid *Anabaena variabilis*, *Nostoc punctiforme* jt. omavad taimekoosluste elus suuremat tähtsust kui mõnedki vetikate makrovormid. Seetõttu tuleb kõrgelt hinnata algotsönoloogiliste ning «limnosotsioloogiliste» uurimistööde tunduvat elavnemist viimasel ajal (vt. Ш т и н а, 1959; З а у е р, 1956; Т h u n m a r k, 1945).

Seened. Sellele rühmale ei pööra B. Bökov oma töös mingit tähelepanu. Siingi on vabanduseks mükotsönoloogiliste uurimistööde ekstenziivsus. Kuid ilmselt on ka teisi põhjusi. Nimelt tekib küsimus, kas mükosünuusides on üldse võimalik eraldada dominante, sest need moodustavad labiilseid, väga tundlikult sesoonsetele ilmastikutingimustele ning sama fütotsönooti koosseisu ja

* Selle ülevaate koostamiseks andsid mõningaid andmeid vetikate, seente ja sammalde kohta Tartu Riikliku Ülikooli taimesüstemaatika ja geobotaanika kateedri töötajad A. Kalda, K. Kalamees, E. Kukk ja V. Masing, mille eest avaldan neile sügavat tänu.

ökotoobisisestele erinevustele reageerivaid rühmitusi (Kalamees, 1960). Mükosünuusi tuleb vaadelda kui taimekoosluse kõrgematest taimedest moodustatud sünuusidega (eriti puurindega ja selle liikidega) ning keskkonnatingimustega erilistes intiimsetes suhetes olevaid, taimekoosluse elus-väga suurt osa etendavaid rühmitusi. Neid mükoriisa kaudu kõrgemate taimedega teatud tervikuid moodustavaid taimekoosluse struktuuriosi on õige nimetada konsortsiumideks. Konsortsiumide uurimisele tuleks geobotaanikas pöörata tõsist tähelepanu. Selles uurimistöös on tarvis vajalikul määral arvestada ka domineerimisnähtust. Nagu kogemused näitavad, omavad nende seeneliikide kõrval, mis oma viljakahedega ilmselt domineerivad (moodustavad monodominantseid sünuuse; Eesti tingimustes *Amanita mappa*, *Rozites caperata*, *Mycena vulgaris*, *Marasmius perforans*, *Lactarius helvius*, *L. rufus*, *Russula decolorans* jmt.), väga suurt tähtsust liigid, millede viljakahad pole küll silmapaistvad, mütseel aga moodustab küllalt pideva substraadisese sünuusi, mis võtab osa tähtsatest protsessidest fütotsünoosi elus, eriti orgaanilise aine lagundamisprotsessidest (Частухин, Николаевская, 1953).

Samblikud. Selle taimerühma liigid moodustavad, nagu teada, paljudes taimekooslustes silmapaistvaid ja fütotsünootiliselt olulisi sünuuse. Vaatamata sellele on nõukogude geobotaanikas samblike geobotaanilisele uurimisele pööratud äärmiselt vähe tähelepanu. Need üksikud uurimused, mis on teostatud juba aastakümneid tagasi (Еленкин, 1904; Савич, 1914; Оксер, 1927), ei ole kahjuks peaaegu üldse leidnud järgijaid. Seetõttu tunneme äärmiselt nõrgalt meie maa taimkatte eri tüüpide ja taimekoosluste samblike sünuuse*. Sealjuures ei pöörata sellele taimerühma fütotsünooloogilisele uurimisele vajalikku tähelepanu ka uusimates suurtes üldistavates geobotaanilistes monograafiates. Nii näiteks leiame «Полевая геоботаника» esimeses köites küll ülevaated bakterite, vetikate ja seente uurimisest geobotaanilistel eesmärkidel, mingisugust tähelepanu pole aga pööratud samblikele. Päril samasugust etteheidet ei saa teha B. Bõkovile — tema monograafias on esitatud samblike-dominantide nimestik, millesse kuulub 35 maapinnal kasvavat liiki. Kahjuks ei anna see nimestik ligikaudsetki pilti Nõukogude Liidu taimkattes esinevatest samblike-dominantidest. Maapinnal kasvavatest samblikest puuduvad selles näiteks niisugused liigid nagu *Stereocaulon tomentosum*, *Cornicularia tenuissima*, *Cladonia impexa*, *C. squamosa*, *C. turgida*, *Biatora granulosa*, *B. uliginosa* jpt.** Ei aita ka see, et B. Bõkov

* Vastupidi mõnele lääne geobotaanilistele koolkondadele, kus lihhenotsünooloogilistele uurimistöödele pööratakse olulist tähelepanu, kuigi vastavad tööd on sageli teostatud lähtudes meie vastuvõetamatutest teoreetilistest alustest; kokkuvõtlikest töödest vt. К I e m e n t, 1955.

** B. Bõkovi toodud nimestikust tuleb *Cladonia alcicornis* Fr. maha kustutada, sest see on tegelikult samas esitatud *C. foliacea* sünonüüm.

oma töö teises osas täiendab seda nimestikku mõne liigiga, vastavalt P. L. Gortšakovski (Горчаковский, 1961) retsensioonis tehtud märkustele. Tegelikult ulatub domineerimisvõimeliste samblikuliikide arv näiteks üksnes niivõrd väikesel alal, nagu Eesti NSV, 50—60-ni, kogu Nõukogude Liidu taimkattes on neid aga kahtlemata mitusada.

S a m b l a d. B. Bõkovi monograafias on neile pööratud võrdlemisi suurt tähelepanu; kirjeldatakse 80 liiki. Kuid ka seda nimestikku võib soovi korral täiendada. Teeme seda Eesti materjalide põhjal: peale B. Bõkovi töös märgitud nelja maksasambla esinevad meil dominantidena *Cephalozia connivens*, *C. media*, *Frullania dilatata*, *Microlepidozia setacea*, *Nowellia curvifolia*, *Preissia commutata*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Radula complanata*; turbasammaldest tuleks lisada *Sphagnum contortum*, *S. Dusenii*, *S. fimbriatum*, *S. inundatum*, *S. Jensenii*, *S. platyphyllum*, *S. plumulosum*, *S. Wulfianum*; lehtsammalde hulgas on meil peale paljude B. Bõkovi märgitud dominantideks *Amblystegium riparium*, *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *Brachythecium populum*, *Bryum Maratii*, *Camptothecium lutescens*, *Ceratodon purpureus*, *Ctenidium molluscum*, *Dicranum Bergerii*, *D. scoparium*, *D. undulatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus aduncus*, *D. exannulatus*, *D. fluitans*, *Eurhynchium striatum*, *Fissidens adianthoides*, *Funaria hygrometrica*, *Grimmia apocarpa*, *Homolothecium sericeum*, *Hypnum cupressiforme*, *Mnium undulatum*, *Neckera complanata*, *Polytrichum piliferum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Thuidium Philiberti* jt.

Võrreldamatult täielikum on B. Bõkovi töös järgmiste hõimkondade — sõnajalgtaimede, paljasseemnetaimede ning katteseemnetaimede (seni ilmunud üheiduleheliste osa) dominantide käsitus. Kuid ka siin võib lokaalselt töötav geobotaanik teha korrektiive ja täiendusi (näited Eestist: lõikheinalistest puuduvad B. Bõkovi Eesti soodel esinevad dominantid *Carex Hostiana*, *C. Buxbaumii*, *C. Davalliana* ja *Rhynchospora fusca*, loalistest *Juncus filiformis* ja *J. subnodulosus*, kõrrelitest niidutaim *Avenastrum pratense*, luitetaim *Ammophila arenaria* jmt.).

Kõik need märkused tekitavad tahtmatult mõtte, et sellelaadse monograafilise suurteose, nagu on «Nõukogude Liidu taimkatte dominantid» koostamine peaks olema autorite kollektiivi ülesandeks. Nõukogude teadusele on iseloomulik ja traditsiooniline joon suurte, laialdast faktilist materjali haaravate probleemide kollektiivne lahendamine; niisuguseks probleemiks on ka kogu Nõukogude Liidu taimkatte kõikide dominantide inventariseerimine. Sellega me ei taha alahinnata B. Bõkovi töö väärtust, seda erakordset eruditsiooni ja sünteesioskust, mis iseloomustab vaadeldava monograafia autorit. Kahtlemata jääb B. Bõkovi teos palju

deks aastateks nõukogude geobotaanikas asendamatuks käsiraamatuks, tööks, millest me leiame nii vajalikku faktilist materjali kui ka kõige kiiremat lahendamist vajavaid probleeme.

KIRJANDUS

- Braun-Blanquet, J. 1933—1939. Prodromus der Pflanzengesellschaften. 1—6. Montpellier.
- Kalamées, K. 1960. Seente uurimise meetodikast ja nende tähtsusest fütotsönoosides. ENSV TA Toim. 9, biol. seeria, 4.
- Klement, O. 1955. Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repert., Beih., 135.
- Thunmark, S. 1945. Zur Soziologie des Süßwasserplanktons. Folia Limnol. Scand., 3.
- Алехин, В. В. 1932. Русские степи и методы их исследования. Бюлл. МОИП, отд. биол., 3—4.
- Блюменталь, И. Х., Петровичева, О. Л. 1951. Геоботанический очерк высокогорных мелкоосоковых пастбищ северо-западного Кавказа. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 30.
- Горчаковский, П. Л. 1961. П. А. Быков. Доминанты растительного покрова Советского Союза, т. I, 1960 (рец.). Бот. журн., 46, 3.
- Зауер, Л. М. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области. Тр. БИН АН, сер. 2, 10.
- Еленкин, А. А. 1904. Лишайниковые формации в Саянах. Труды СПб. Общ. естествоиспыт., 35, I.
- Марков, М. В. 1958. О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. Бот. журн., 43, 4.
- Окснер, А. М. 1927. До вивчення флори обрисики в каменястих виходів України. Вісн. Київск. Бот. саду, 5—6.
- Савич, В. П. 1914. К изучению лишайников Новгородской губернии. Изв. Бот. сада Петра Великого, 14, прилож. I.
- Частухин, В. Я., Николаевская, М. А. 1953. Исследование по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и ползащитных полосах. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 2, 8.
- Штина, Э. А. 1959. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 2, 12.

ДОМИНАНТЫ И ИХ ТИПЫ

(По поводу монографии Б. А. Быкова «Доминанты растительного покрова Советского Союза»)

Х. Трасс

Резюме

Изложенные в недавно вышедшей из печати монографии Б. А. Быкова * классификация доминантов и огромный материал по экологии и распространению, а также о фитоценологическом и хозяйственном значении доминантов побудили автора высказать по соответствующим вопросам некоторые свои соображения.

При разделении доминантов на типы Б. А. Быков учитывает, главным образом, 3 признака: 1) доминируют ли в слое фитоценоза несколько видов вместе или только один вид; 2) характер связанности, густоты образуемой доминантом группировки и тип вегетативного размножения последнего; 3) где доминант находится — в главном или во второстепенном слое. На основании соответствующих признаков Б. А. Быков и построил свою интересную типологию доминантов. Эта типология несомненно является большим шагом вперед для познания разнотипности доминантов. В то же время ее нельзя считать универсальной, применимой для типологии всех встречающихся в растительных сообществах доминантов. Эта некоторая ограниченность типологии Б. А. Быкова, по нашему мнению, обусловлена тем, что в основу ее взято слишком мало признаков. Будучи далеки от намерения создать какую-нибудь новую типологию доминантов, мы укажем здесь лишь группу признаков, которые, по нашему мнению, должны быть учтены при типологизации доминантов.

Первый признак — размеры (величина) особой доминирующего вида. На основании этого признака мы делим доминанты на нано-, микро-, мезо-, макро- и мегадоминанты. Бактерии являются, например, нанодоминантами, щучка — мезодоминантом, а ель — мегадоминантом. Вторым признаком — величина образуемого доминантом участка (заросли, группировки). Доминанты делятся на нано-, микро-, мезо-, макро- и мегагегидные доминанты. Некоторые виды бактерий и водоросли являются наногегидными (они образуют участки, измеряемые сантиметрами); лиственница даурская — мегагегидный доминант, образующий участки, измеряемые километрами и десятками километров. Третий признак — степень влияния доминанта на дру-

* Б. А. Быков, Доминанты растительного покрова Советского Союза, том I, Алма-Ата, 1960, том II, Алма-Ата, 1962. Изд. АН КазССР.

гие члены сообщества и на экотоп; выделяется группа эдификаторов (таким образом, эдификаторы и доминанты мы не считаем синонимами), которая далее подразделяется на сильные гиперэдификаторы, средние субэдификаторы и сравнительно слабые гипоэдификаторы. Четвертый признак — характер доминирования вида в сообществе; здесь можно выделить тип доминанта, который всегда или (преимущественно) доминирует один — солодоминанты, доминанты, господствующие совместно с двумя или тремя другими видами равносильных с ним доминантов — кондоминанты, и доминанты, образующие в сообществе полидоминантную смесь (из 4, 5, 6 равносильных видов) — миксдоминанты. Пятый признак — выработанность у вида качеств доминанта, константность проявления у него свойств доминанта. На основании этого признака доминанты можно разделить на облигатные, факультативные и адвентивные. На основе шестого признака — сезонности — доминанты делятся на темпоральдоминанты и константдоминанты.

Приведенные признаки не исчерпывают всего многообразия свойств доминантов растительного покрова, однако их учет все же поможет более комплексному пониманию доминантов.

В первых двух томах монографии Б. А. Быкова описывается 701 доминант. Анализ доминантов начинается с водорослей, из которых приводится 18 видов харовых. В действительности, конечно, число доминантов (в том числе и макроформ) среди водорослей намного больше приведенного у Б. А. Быкова. При этом следует отметить, что многие микроформы-доминанты водорослей могут иметь в растительных сообществах даже большее значение, чем другие макрофиты (например, такие эпифитные и аэрофитные виды как *Pleurococcus vulgaris*, *Gloeo-capsa rupestris*, *G. alpina*, *Nostoc commune*, *Cylindrospermum muscicola* и др., или образователи внутрипочвенных альгосинузий *Anabaena variabilis*, *Nostoc punctiforme* и др.). В монографии Б. А. Быкова не рассмотрены доминанты бактерий и грибов. Объясняется это отчасти слабой изученностью экологии и ценологии данных организмов. В действительности среди них имеется много доминантов, играющих в жизни фитоценозов огромную роль. Из лишайников в работе Б. А. Быкова приводится 35 напочвенных видов. Это количество не отражает даже малой части из доминантного состава лишайников в растительности СССР. Укажем, что из напочвенных видов в работе Б. А. Быкова отсутствуют такие виды как *Stereocaulon tomentosum*, *Cornicularia tenuissima*, *Cladonia impexa*, *C. squamosa*, *C. turgida*, *Biatora granulosa*, *B. uliginosa* и др. Только в Эстонии встречается 50—60 видов лишайников-доминантов, во всем же Советском Союзе количество их видов достигает нескольких сот. Значительно большее внимание Б. А. Быков уделил мхам (приводится 80 видов). На основании данных из

Эстонии можем указать на следующие мхи-доминанты, отсутствующие в работе Б. А. Быкова: а) Печеночные мхи: *Cephalozia connivens*, *C. media*, *Frullania dilatata*, *Microlepidozia setacea*, *Nowellia curvifolia*, *Preissia commutata*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Radula complanata*; б) сфагновые мхи: *Sphagnum contortum*, *S. Dusenii*, *S. fimbriatum*, *S. inundatum*, *S. Jensenii*, *S. platyphyllum*, *S. plumulosum*, *S. Wulfianum*; в) листостебельные мхи: *Amblystegium riparium*, *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *Brachythecium populum*, *Bryum Marratii*, *Camptothecium lutescens*, *Ceratodon purpureus*, *Ctenidium molluscum*, *Dicranum Bergerii*, *D. scoparium*, *D. undulatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus aduncus*, *D. exannulatus*, *D. fluitans*, *Eurhynchium striatum*, *Fissidens adianthoides*, *Funaria hygrometrica*, *Grimmia apocarpa*, *Homalothecium seriaceum*, *Hypnum cupressiforme*, *Mnium undulatum*, *Neckera complanata*, *Polytrichum piliferum*, *Rhizidiadelphus squarrosus*, *Thuidium Philibertii*.

Приведенные здесь замечания не умаляют значения и научных достоинств монографии Б. А. Быкова. Появление этой работы в советской геоботанике является большим событием, и нашим исследователям растительного покрова она, несомненно, на много лет будет служить необходимой многоупотребляемой настольной книгой.

DOMINANTS AND THEIR TYPES

(on the occasion of the publication of B. Bykov's monography "Vegetation Dominants in the Soviet Union")

H. Trass

Summary

The first two volumes of B. Bykov's monography "Vegetation Dominants in the Soviet Union" were recently published in Alma-Ata. Theoretical standpoints and facts on the ecology, distribution and phytocoenological as well as economic importance of dominants given in these volumes, served as incentives to present certain ideas of the author in these matters.

B. Bykov has mainly used the following 3 indications in dividing the dominants into types: (1) the prevalence of single plants or their groups; (2) the connections and density of the grouping patch formed by the dominant and the vegetative multiplication type of the dominant, causing it; (3) the occurrence of the dominant in the main or adventitious strues. According to these indications B. Bykov differentiates the following types of dominants: at first, the dominants (prevailing alone in certain strues of

the plant community) and the condominants (prevailing as a group). There are 4 subdivisions in these groups: the connectors, forming densely connected groupings; the subconnectors, forming vaguely connected groupings; the patulectors, the dominants occurring sparsely as separate individuals; the densectors, all the rest. In addition to that B. Bykov has dealt with the dominants proper prevailing in the main strues and the subdominants (in the secondary strues).

As to the author, B. Bykov's classification of dominants does not express their variety. Without creating any new classification of dominants the author has given a survey of certain indications which ought to be inevitably considered while classifying the dominants. These indications are the following:

(1). The size and rate of prevalence of the individuals of the prevailing species. Starting with these indications the dominants may be divided into nano-, micro-, meso-, macro- and megadominants, e. g.: *Gloeocapsa* is a nanodominant, *Picea excelsa* is a megadominant.

(2) The size of the stand, patch, grouping that has been formed by the individuals of the prevailing species. Judging by this indication the dominants may be divided into nano-, micro-, meso-, macro- and megagregidous ones. A nanodominant can be meso- or even macrogregidous (such as *Anabaena affinis*, *Asterionella formosa*, the microscopical algae prevailing in lake plankton, etc.).

(3) The influence of the dominant on other plants in its community and the conditions of phytocoenosis. The species forming environment conditions and strongly influencing others are grouped under the edificators. Extremely strong dominants among them are differentiated as hyperedificators, the medium ones as subedificators and the weak ones as hypoedificators.

(4) The mode of occurrence of the dominant in the community. Judging by this indication the types of solodominants (prevailing alone), the condominants (two or three species together) and the mixdominants (4, 5, 6 dominants together) may be differentiated.

(5). The development of the dominant. Obligatory, optional and adventitious dominants may be distinguished.

(6). The seasonal occupation of the dominant. The types of temporal dominants and constant dominants may be distinguished.

At the end of the article the author adds to B. Bykov's monography some dominants widely distributed in the Estonian vegetation that are lacking in the paper under discussion.

B. Bykov's monography "Vegetation Dominants in the Soviet Union" is a great generalizing work in Soviet geobotany. In its two volumes data on 701 dominants are given.