

Short Communication

Alustaimestiku mitmekesisus ja geobotaaniline analüüs Edela-Eesti litemännikutes

Mari Tilk^{1*}, Katri Ots², Tea Tullus² ja Malle Mandre²

Tilk, M., Ots, K., Tullus, T., Mandre, M. 2018. Ground vegetation diversity and geobotanical analysis in dune pine forests in southwest Estonia. – *Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused* 69, 63–74, ISSN 1406-9954. Journal homepage: <http://mi.emu.ee/forestry.studies>

Abstract. To investigate the ecosystems on dunes, five typical dunes were selected in the coastal area of the Baltic Sea in southwest Estonia. To study ground vegetation species richness, species composition and horizontal structure, 251 quadrats of 1 m² in size were established and descriptions of vascular plants, bryophytes and lichen species were provided. Topographical factors, soil horizons, soil pH and electrical conductivity, soil nutrients, soil moisture conditions and light conditions were determined. In total, 42 vascular plant, 43 bryophyte and 48 lichen species were recorded on five dunes. Vascular plant species richness and composition on forested dunes was dependent on the absolute dune height, zone and aspect of the slope, soil nitrogen, potassium and phosphorus content, soil pH and moisture, the cover of the bryophyte-lichen layer and light conditions. Regarding bryophyte and lichen layer species composition, important factors were the aspect of the dune, vascular plant species cover, light conditions, the thickness of the moderately decomposed organic soil horizon, soil pH, electrical conductivity and volumetric water content. Lichen species richness was highest on the slopes of the dunes, while bryophyte species richness was higher at the bottoms and decreased towards the tops of the dunes. Ground vegetation species richness and species' horizontal and vertical structure on forested dunes were highly dependent on topography-induced differences, aspect, height and zone of the dunes. The most important factors controlling the complex of ground vegetation were light conditions, soil water content, thickness of the moderately decomposed litter layer and soil potassium and calcium content.

Key words: inland dunes, vascular plants, bryophytes, lichens, environmental factors, topography.

Authors' address: ¹Tallinn Botanic Garden, Kloostrimetsa tee 52, Tallinn, 11913; ²Chair of Silviculture and Forest Ecology, Institute of Forestry and Rural Engineering, Estonian University of Life Sciences, Kreutzwaldi 5, 51006 Tartu, Estonia; *e-mail: mari.tilk@botaanikaad.ee

Sissejuhatus

12. detsembril 2018 toimus Eesti Maaülikoolis Mari Tilga filosoofiadoktori väitekirja „Ground vegetation diversity and geobotanical analysis in the southwest Estonian dune pine forests. Alustaimestiku mitmekesisus ja geobotaaniline analüüs Edela-Eesti litemännikutes“ avalik kaitsmine (Tilk, 2018). Doktoritöö juhendajad olid Katri Ots, Malle Mandre ja Tea Tullus Eesti Maaülikoolist. Väitekirja oponent oli Annamari Markkola Soomest Oulu Ülikoolist. Järgnevalt on toodud väitekirja sisu lühitülevaade.

Borealse võöndi metsastunud luided (elupaigatüüp 2180) kuuluvad Euroopa Liidu Nõukogu loodusdirektiivi lisa I (Council..., 1992) kohaselt esmatähtsate elupaigatüüpide loetellu. Viimaste seireandmete põhjal on mainitud elupaigatüüp haavatavas seisus ja nende alade kaitset hinnatakse ebapiisavaks (European Commission, 2015; European Commission, 2016). Eestis on litemaastiku pindala ligikaudu 200 ruutkilomeetrit, milles enamuse moodustab metsastunud luidete elupaigatüüp (Ratas *et al.*, 2008). Metsastunud luideteks loetakse looduslike või poollooduslike puistutega kaetud luiteid

(European Comission, 2013).

Edela-Eesti rannikumaastikule on ise-loomulikud Antsülsüsjärve ja Litoriaanime-re transgressioonil tekkinud liivaluiteid, mis on aja jooksul kinnistunud ning kaetud mäännimetsadega (Ratas & Rivis, 2003). Uulu ja Rannametsa vahele jäävad luite-metsad on sajandeid kaitse alla kuulunud – esimesed teated pärinevad 1786. aastast, kui ala valitsejad võtsid vastu seaduse vanade luitemetsade kaitseks. Aastatel 1839 ja 1888 võeti piirkonna luitemetsad maastikukaitse eesmärgil kaitse alla (Örd, 2000; Meikar, 2001; Kose et al., 2003); kait-sealused metsad kuulusid Häädemeeste (*Gudmannsbach*) ja Tahkuranna (*Tackerort*) riigimõisate valdusesse (Tammekann et al., 1930). 1958. aastal moodustati Rannametsa luidete, Tolkuse raba, Timmkanali paljandi jms loodusvärtuste kaitseks loodus-kaitseala, millele liideti 1976. aastal põhja poole jäävad alad (Kose et al., 2003; Luite-maa, 2017). Aastal 1991 rajati Rannametsa-Soometsa looduskaitseala, mis 2006. aastal hakkas kandma Luitemaa looduskaitseala nime (Kose et al., 2003). Uulu-Võiste maastikukaitseala loodi 2016. aastal Uulu-Võiste hoiuala, Surju rannametsade kaitseala ja Uulu-Võiste loodusala põhjal (Uulu-Võiste, 2016). Luitemaa looduskaitseala kogu-pindala on 11 301 ha ning Uulu-Võiste maastikukaitseala 690 ha (Uulu-Võiste, 2016; Luitemaa, 2017). Rannametsas asuvad Eesti ühed kõrgemad luited: Tornimägi (34 m) ja Tootusemägi (32 m).

Luitemetsade puistu on koosseisult enamasti ühevanuseline (enamasti puht-männik) (Pärn, 2003; Peyrat, 2007), kuid alustaimestiku liigiline koosseis võib suuresti varieeruda. Asukohta reljeefil peetakse üheks tähtsamaks teguriks, mis määrab ära mullatekke protsessi intensiivsuse, alustaimestiku kujunemise ja selle liigili-se koosseisu (Jenny, 1941; Zoladeski, 1991; Peyrat, 2011; Soil Science..., 2017). Rannametsa piirkonna luidet on Eltermanni ja Raukase (1966) hinnangul ebätüüpilised: nii mere- kui ka maismaapoolsed luitenõlvad on suhteliselt järsud (25–45°). Seetõttu

on tekkinud erinevate tingimustega kasvu-kohti ning luitel võib esineda mitu metsa-kasvukohatüüpi: mustika, pohla, sambliku ja kanarbiku metsakasvukohatüübhid (Örd, 1973; Mandre & Korsjukov, 2003; Pärn, 2003). Luidete vanus ja suktsessiooni sta-dium möjutavad luidetel esinevate liikide mitmekesisust (Isermann, 2011). Luidete suktsessiooni viimaseks staadiumiks peetakse luitemetsa, kusjuures metsa loodus-lik kujunemine luidetele võib võtta aega ligikaudu 300 aastat (Lichter, 1998). Samb-like suur liigirikkus kinnistunud luidetel on ajutine nähtus: vähesse konkurentsvöi-mega samblikud asenduvad suktsessiooni käigus sammalde ja soontaimeliikidega (Ketner-Oostra & Sykora, 2000).

Luitemetsade mullad on enamasti eri-neva leetumisastmega leedemullad (*Haplic Podzol*) (Örd, 1972a; Peyrat, 2007), kus huumushorisont esineb põhiliselt öhuke-se kihina luidete jalamitel (Mandre et al., 2008). Peyrat (2007) on leidnud, et leede-mullad on iseloomulikud häiringuteta luitemetsadele mullaarengu kliimakssta-diumis. Luitemetsade mullad on keskmi-selt kuni tugevalt happelised (Örd, 1972b; Isermann, 2005; Mandre et al., 2008) ning mulla pH ja veemahutavus on tähtsad tegurid, mis määrad liigirikkuse ruumilise paiknemise (Schaffers, 2002). Luitealasid peetakse väga kuivadeks ökosüsteemideks (Chandapillai, 1970; Van der Maarel, 1993), kus muldade väike veemahutavus piirab taimede füsioloogilisi protsesse (Niu et al., 2005). Kõduhorisondi tüsedus möjutab mulla veemahutavuse võimet (Berendse, 1998; Elgersma, 1998; Sewerniak et al., 2017). Luitemetsade alustaimestiku va-riieruvust võivad põhjustada ka muutu-sed mulla toitainete sisalduses (Lane et al., 2008). Eriti oluliseks peetakse mulla läm-mastikusaldust, mille suurenev deposi-tioon põhjustab luitealadel alustaimestiku liigirikkuse kadu (Provoost et al., 2011; Kooijman et al., 2017). Borealse vööndi luitemuldade geneesi käigus mineralise-ruvad toitained ja koguneb orgaaniline aine, mulla pH muutub happelisemaks,

kaltsiumisisaldus väheneb ning aja jooksul liigid vahelduvad (Berendse, 1998; Peyrat, 2007). Luitemetsade valgustingimused on seotud luitemetsa puistu arengujärguga ning alustaimestiku kasv, mitmekesisus ja struktuur sõltuvad maapinnale jõudva päikesevalguse hulgast (Bartels & Chen, 2010). On teada, et luitemetsades leidub sambluurikkaid alasid lõunapoolsetel kuivadel ja päikesepaistelistel nõlvadel, samas kui samblad eelistavad põhjapoolsemaid niiskemaid ja varjulisemaid alasid (Oksanen, 1983; Sewerniak, 2016).

Taimestikku peetakse luidete stabiilsuse tagamisel üheks tähtsamaks teguriks (Provoost *et al.*, 2011). Luitemets ei teki kunagi lahtistele luidetele, enne on vajalik huumuskihi teke (Ilves, 1966). Liigilise mitmekesisuse uuringud ning luitemetsades elurikkust määrvavate keskkonnatinngimuste kindlakstegemine võimaldavad nende alade säilitamiseks, kaitsmiseks ja majandamiseks teha paremaid otsuseid.

Doktoritöö eesmärk oli uurida luitemetsade alustaimestiku liigilist mitmekesisust ja leida, millised keskkonnatunnused mõjutavad luitemetsades soontaimede, sammalde ning samblike liigirikkust ja liigilist koosseisu. Eelnevast lähtudes seati järgmised alameesmärgid ja hüpoteesid:

- selgitada ja analüüsida, millised prooviala asukoha, mulla ja puistuga seotud tunnused mõjutavad alustaimestiku liigilist mitmekesisust Edela-Eesti luitemännikutes (Tilk *et al.*, 2011, 2017, 2018);
- tuvastada alustaimestiku liigilise koosseisu tsonaalsus mööda luite kõrgusgradienti. Hüpoteesiks seati, et luidete jalamil, keskosal ja harjal on liikide koosseisu erinevus statistiliselt oluline, eristuvad luidete jalamile, keskosale ja harjale iseloomulikud kooslused ning need eristuvad selgelt ainult kõrgemaks määratletud luidetel (Kösta & Tilk, 2008; Tilk *et al.*, 2011, 2017, 2018);
- analüüsida soontaimede liigirikkust metsaga kaetud luidetel. Eeldati, et soontaimede liigirikkus ja liigiline

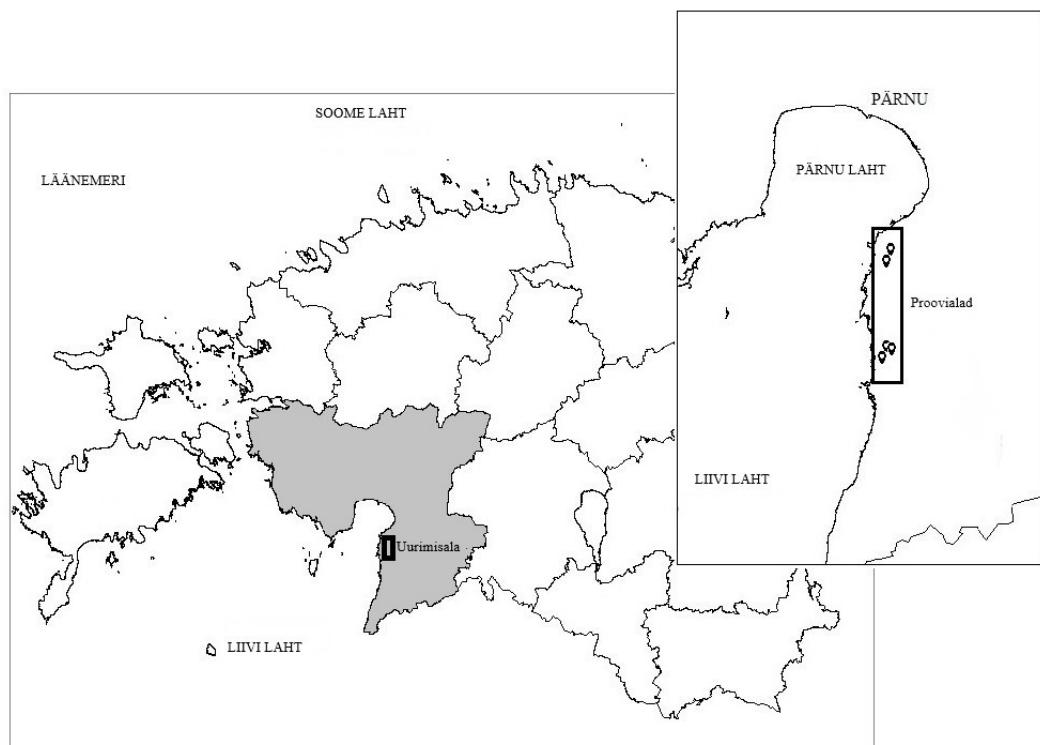
koosseis sõltuvad kuivadel ning toitainevaestel muldadel peamiselt mulla omadustest ja kasvukoha valgustingimustest ning soontaimede liigirikkus väheneb mullas sisalduva lämmasti-kuulga suurenemisel (Tilk *et al.*, 2011, 2017);

- analüüsida sammalde ja samblike liigirikkust luitemännikutes. Sammalde ja samblike liigirikkuse ning liigilise koosseisu uurimisel oletati, et koosluse struktuuri mõjutab enim mulla veesidumisvõime ja mulla pH ning samblike liigirikkus suureneb aladel, kus soontaimede katvus on madalam (Kösta & Tilk, 2008; Tilk *et al.*, 2018).

Materjal ja metoodika

Luitemetsade alustaimestiku liigilise mitmekesisuse ja liigirikkuse uurimiseks valiti Edela-Eestis Uulu ning Häädemeeste vahele jäälvalt alalt viis tüüpilist luidet, mille kaugus rannajoonest on ligikaudu 2–3 km (Joonis 1). Alad 1, 2 ja 5 paiknevad Luitemaa looduskaitsealal ning kuuluvad kõrgemate luidete hulka. Luitemaa looduskaitsealal on kaitsealused elupaigatüübidi järgmised: *2130 (rohetaimedega kinnistunud rannikulited ehk hallid luidet), 2180 (atlantilise, kontinentaalse ja boreaalse piirkonna metsastunud luidet), 2190 (niisked luitenõod). Madalamate luidete alad 3 ja 4 asuvad Uulu-Võiste maastiku kaitsealal, kus kaitstavad elupaigatüübidi on *9010 (vanad loodusmetsad), 9080 (Fennoskandia soostuvad ja soo-lehtmetsad), 2180 (atlantilise, kontinentaalse ja boreaalse piirkonna metsastunud luidet).

Proovialade täpne asukoht ja iga proovivruudu kõrgus mõõdeti Garmin GPSMap 76CSx tasku-GPS-navigaatoriga. Puisut iseloomustavad takseernäitajad saadi Riigimetsa Majandamise Keskuse andmebaasist ning Kõresaare (2003), Pärna (2003) ja Kõresaare *et al.* (2008) töödest. Uuringuala metsad on enamasti loodusliku tekkega (83,8%) puhtmännikud (Pärn, 2003).



Joonis 1. Uurimisala ja proovialade asukohad.

Figure 1. Locations of the study area and study sites.

Piirkonna luitemännikutele on iseloomulik kõrge vanus (120–190 aastat) ja ebapiisav looduslik metsauenemine (Örd, 1972a; Kõresaar, 2003; Pärn, 2003).

Luidete topograafilistest näitajatest määrati iga prooviruudu koordinaadid, kõrgus merepinnast (m), suhteline kõrgus (m), kaldenurk ($^{\circ}$), suund ilmakaarte suhtes ja asukoht luitel (jalam, keskosa, hari). Mulla iseloomustamiseks määrati mullaliigid luidete jalamil, keskosal ja harjal, hinnati mullahorisontide tüsedust (cm) ning võeti analüüsides mulla pH, elektrijuhtivuse ja põhitoitainete ($N_{\text{üld}}$, P, K, Ca, Mg) sisalduse määramiseks laboritingimustes. Kasvuperioodi välitel (kevadine, suvine ja sügisene sisaldus) mõõdeti mullas sisalduva vee hulga (%) väärtsused (Field Scout™ TDR 300) eeltingimusel, et kolm päeva varem ei ole vihma sadanud. Valgustingimuste hindamiseks mõõdeti 2008. aasta

23. juuli keskpäeval lühikese aja jooksul alustaimestikuni joudva fotosünteetiliselt aktiivse kiurguse hulk iga ruudu kohta (Decagon Devices AccuPAR Model PAR-80, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Lisaks määrati visuaalse hindamise teel igal ruudul puistu vörastiku liituvus, hinnates puuvõradega kaetud pinna suurust prooviruudul. Tulemus väljendati skaalal 0–1 (Masing, 1979; Pihelgas, 1983).

Soontaimede, sammalde ja samblike liigilise koosseisu ning horisontaalse struktuuri määramiseks rajati kokku 251 ühe ruutmeetri suurust prooviruutu (Tilk et al., 2011, 2017, 2018). Prooviruudud paiknesid aladel 1, 2, 3 ja 4 sirge transektina üle luiteharja ning prooviruutude vahe oli üks meeter (Tilk et al., 2017, 2018). Alal 5 paiknesid transekt ja prooviruudud läänepoolsel luiteenõlval vahega üks meeter (Kösta & Tilk, 2008; Tilk et al., 2011). Prooviruutudel

määratati soontaimede, sammalde ja samblike üldkatvus, seal esinevad liigid ning nende katvus, soontaimede puhul määratati veel ka ohtrus.

Sambla-, sambliku- ja soontaimeliikide liigirohkust (S) hinnati liikide koguarvuna iga ruudu kohta. Lisaks arvutati iga ruudu kohta Simpsoni mitmekesisusindeksid (D'). Kochi indeksit (K_k) kasutati soontaimede koosluste homogeensuse hindamisel erinevatel luidetel ja Sørensoni sarnasuskoefftsienti (K_s) kasutati soontaimede koosluste sarnasuse hindamisel erineva kõrgusega luidetel. Andmeanalüüs käigus kasutati regressioon- ja korrelatsioonanalüüs tegemiseks andmetöötlusprogramme *MS Excel* ja *statgraphics* (Kösta & Tilk, 2008; Tilk et al., 2011, 2017, 2018). Statistikaprogrammi *PC-ORD* versiooni 6 kasutati mitmese reaktsiooni permutatsiooni protseduuri (*MRPP*) ja indikaatorliikide analüüsiga (*ISA*) käigus ning kooslust iseloomustavate indeksite arvutamisel (Tilk et al., 2017, 2018). Vabavaralise statistikaprogrammi R pakettide *lme4* ja *vegan* abil tehti kogutud andmete mitteparametrikeline ordinatsionanalüüs (*NMDS*) ning eritleti andmeid kasutades lineaarset segamudelit (Tilk et al., 2017, 2018).

Tulemused ja arutelu

Alustaimestiku liigirikkuse uurimisel tuvastati 42 soontaimeliiki, 43 samblikuliiki ja 49 samblikuliiki (Kösta & Tilk, 2008; Tilk et al., 2011, 2017, 2018). Harilik palusammal (*Pleurozium schreberi*) oli levinuim liik, esinedes 90%-l ruutudest, sellele järgnesid harilik pohl (*Vaccinium vitis-idaea*) 82%-l, harilik mustikas (*Vaccinium myrtillus*) 72%-l, võnk-kastevars (*Deschampsia flexuosa*) 71%-l, palu-härghein (*Melampyrum pratense*) 70%-l ja harilik laanik (*Hylocomium splendens*) 64%-l ruutudest. Rahvusvahelise Looduskaitseliidu (IUCN) punasesse nimistusse kantud ohustatud liikidest esinevad alal liiv-aruhein (*Festuca polesica* (ohulähedane), karukold (*Lycopodium clavatum* (ohulähedane), sagris põdrasamblik (*Cladonia portentosa* (ohulähedane) ja kare porosamblik (*Cladonia scabriuscula* (ohualdis).

Luidete vanus ja suktsessiooni staadium on väga tähtsad tegurid, mis määrvavad ära luidetel esinevate liikide hulga ning koosluste liigilise koosseisu. Luidete suktsessiooni käigus taimestik muutub, hallidel taimestunud luidetel domineerivad samblad ja samblikud, samas kui järgmises staadiumis, s.t pruunidel luidetel, domineerivad puud ja kääbuspöösad (Isermann, 2011). Kõrgematel luidetel domineerisid samblad ja samblikud ainult seitsmel ruudul ning need olid vähe esindatud madalamatel luidetel (Tilk et al., 2018). Sammalde ja samblike liigirikkus oleks olnud märgatavalts suurem, kui uuringusse oleksid olnud kaasatud ka epifüütsete liigid (Kösta & Tilk, 2008). Alustaimestiku tsonaalsus on luidetele iseloomulik ning väljendus uuritud luidetel liigilise koosseisu muutustes, sõltus asukohast luitel ja analüüsitud taksonoomilistest gruppidest (Kösta & Tilk, 2008; Tilk et al., 2011, 2017, 2018). Indikaatorliikide analüüs töi välja luidete jalameile, keskosale ja harjale iseloomulikud alustaimestiku liigid (Tabel 1). Seejuures on indikaatorliikide arv luite keskosas väikseim ning liigid kuuluvad sammalde ja samblike hulka. Luite jalamil esinevad niiskemaid ja toitainerikkamaid kasvukohti eelistavad liigid, samas kui luite harjale on iseloomulikud liigid, kes taluvad kuivust ja toitainevaegust (Tilk et al., 2011, 2017). Töös leidis kinnitust hüpotees, et litemetsade alustaimestik moodustab luidete jalameile, keskosale ja harjale iseloomulikke kooslusi (Kösta & Tilk, 2008; Tilk et al., 2011, 2017, 2018). Osaliselt ei leidnud kinnitust hüpotees, et tsonaalsus on iseloomulik ainult kõrgematele luidetele. Kui esialgses väiksema valimiga uuringus (Tilk et al., 2011) selgus, et ainult kõrgemal luitel moodustab alustaimestik sõltuvalt asukohast tsoone, siis järgnenud, suuremale valimile tuginenud uuringud lükkasid selle ümber (Tilk et al., 2017, 2018).

Tabel 1. Luite tsoonidele iseloomulikud alustaimestiku liigid ja statistiliselt olulised indikaatorväärtused ($p < 0.05$).

Table 1. Indicator species for different zones of the dunes with statistically important indicator values ($p < 0.05$).

| Liigid / Species | Asukoht luitel Zone of dune | p-väärtus p-value | Indikaatorväärtus Indicator value |
|-------------------------------------|--------------------------------|----------------------|--------------------------------------|
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | Jalam / Bottom | 0.0002 | 45.8 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | Jalam / Bottom | 0.0010 | 45.5 |
| <i>Rubus idaeus</i> | Jalam / Bottom | 0.0020 | 9.6 |
| <i>Convallaria majalis</i> | Jalam / Bottom | 0.0092 | 9.5 |
| <i>Vaccinium uliginosum</i> | Jalam / Bottom | 0.0102 | 7.5 |
| <i>Ledum palustre</i> | Jalam / Bottom | 0.0108 | 8.2 |
| <i>Brachythecium erythrorrhizon</i> | Jalam / Bottom | 0.0134 | 5.8 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | Jalam / Bottom | 0.0162 | 8.9 |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | Jalam / Bottom | 0.0164 | 11.7 |
| <i>Mycelis muralis</i> | Jalam / Bottom | 0.0188 | 5.8 |
| <i>Hylocomium splendens</i> | Jalam / Bottom | 0.0246 | 32.0 |
| <i>Brachythecium oedipodium</i> | Jalam / Bottom | 0.0400 | 6.7 |
| <i>Ceratodon purpureus</i> | Keskosa / Slope | 0.0322 | 8.5 |
| <i>Cladonia rangiferina</i> | Keskosa / Slope | 0.0470 | 7.7 |
| <i>Cladonia stygia</i> | Keskosa / Slope | 0.0498 | 7.7 |
| <i>Cladonia arbuscula</i> | Keskosa / Slope | 0.0504 | 9.5 |
| <i>Festuca rubra</i> | Hari / Top | 0.0002 | 25.8 |
| <i>Calluna vulgaris</i> | Hari / Top | 0.0004 | 35.9 |
| <i>Hieracium umbellatum</i> | Hari / Top | 0.0010 | 10.3 |
| <i>Solidago virgaurea</i> | Hari / Top | 0.0024 | 9.9 |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | Hari / Top | 0.0062 | 38.7 |
| <i>Melampyrum pratense</i> | Hari / Top | 0.0078 | 39.2 |

Tegurid, mis mõjutavad metsastunud luidetel alustaimestiku liigirikkust ja koosluse liigilist koosseisu, on soontaimedel, samaldel ning samblikel erinevad (Tabelid 2 ja 3). Luidetel on soontaimede liigirikkust ja liikide mitmekesisust enim mõjutanud topograafilised omadused, nagu luite absoluutne kõrgus, asukoht luitel ja paiknemine ilmakaarte suhtes, samuti substraadi pH, lämmastiku-, fosfori- ja kaaliumisisaldus, mullaniiskus ning valgustingimused (Tilk et al., 2017). Soontaimede puhul on oluline näitaja ka sambla- ja samblikurin-

de üldkatvus. Luitemetsade soontaimede liigirikkus väheneb märgatavalt suurenud lämmastikuhulga korral (Tabel 3). Sambla- ja samblikurinde liigilist koosseisu ning struktuuri määrapavad luite kõrgus, paiknemine ilmakaarte suhtes, asukoht luitel, lisaks valgustingimused, mulla pH, lahustuvate soolade ionicide kontsentraatsioon mullalahuses, mullaniiskus, soontaimede katvus ja mõõdukalt lagunenud kõdukihi tüseldus (Tilk et al., 2018). Need tulemused kinnitavad hüpoteesi, mille kohaselt mõjutab sammalde ja samblike

kooslusi mullaniiskus ja pH. Uuringust selgus, et kui sammalde liigirikkus püsis kogu luite piires suhteliselt stabiilsena, olles suurim luidete jalameetrit, siis samblike liigirikkus oli suurim luidete nõlvadel, kus maapinnale jõudvat valgust oli kõige enam, mullaniiskus ja soontaimede katvus väikseim (Tilk *et al.*, 2018). Analüüs-

des uuritud luitemetsade alustaimestikku tervikuna ja koosluse liigilist koosseisu mõjutavaid tegureid, ilmnes, et statistiliselt olulised on luite kõrgus ja paiknemine ilmakaarte suhtes, mõõdukalt lagunenud kõduhorondi tüsedus, mulla pH, mullaniiskus, mulla kaaliumi- ja kaltsiumisisaldus ning luite valgustingimused.

Tabel 2. Alustaimestiku, soontaimede, sammalde ja samblike liigist koosseisu mõjutavad keskkonnategurid vastavalt mitteparametrisel ordinaatsioonanalüüsile.

Table 2. Relationships between the species composition of ground vegetation, vascular plants, bryophytes and lichens and environmental vectors and factors of dunes, according to non-metric multidimensional scaling ordination.

| Vektorid <i>Vectors</i> | Soontaimed, samblad ja samblikud <i>Vascular plants, bryophytes and lichens</i> | | Soontaimed <i>Vascular plants</i> | | Samblad ja samblikud <i>Bryophytes and lichens</i> | | Samblad <i>Bryophytes</i> | |
|---|--|----------|--------------------------------------|----------|--|----------|------------------------------|----------|
| | R ² | Pr (> r) | R ² | Pr (> r) | R ² | Pr (> r) | R ² | Pr (> r) |
| Suhteline kõrgus (m) <i>Relative height (m)</i> | 0.06 | 0.001 | 0.09 | 0.062 | 0.05 | 0.004 | 0.05 | 0.005 |
| Kõrgus merepinnast (m) <i>Absolute height (m.a.s.l.)</i> | 0.05 | 0.002 | 0.25 | 0.001 | 0.06 | 0.001 | 0.05 | 0.002 |
| Kaldenurk (°) <i>Degree of inclination or ascent (°)</i> | 0.01 | 0.335 | 0.06 | 0.158 | – | – | – | – |
| Fotosünteetiliselt aktiivse valguse hulk ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) <i>Photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)</i> | 0.17 | 0.001 | 0.01 | 0.914 | 0.16 | 0.001 | 0.15 | 0.001 |
| Võrastiku liituvus (%) <i>Canopy cover (%)</i> | 0.14 | 0.001 | 0.25 | 0.001 | 0.04 | 0.018 | 0.06 | 0.001 |
| Keskmine mullas sisalduva vee hulk (%) <i>Average soil volumetric water content (%)</i> | 0.13 | 0.001 | 0.16 | 0.008 | 0.10 | 0.001 | 0.11 | 0.001 |
| Keskmine mulla pH _{H₂O} <i>Average pH_{H₂O}</i> | 0.07 | 0.003 | 0.13 | 0.022 | 0.08 | 0.001 | 0.08 | 0.001 |
| Keskmine mulla elektrijuhtivus ($\mu\text{S cm}^{-1}$) <i>Average electrical conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$)</i> | 0.11 | 0.001 | 0.08 | 0.073 | 0.09 | 0.001 | 0.09 | 0.001 |
| Mulla N _{tot} -sisaldus (%) <i>N_{total} content in soil (%)</i> | 0.04 | 0.016 | 0.23 | 0.002 | 0.02 | 0.063 | 0.03 | 0.058 |
| Mulla Mg-sisaldus (mg kg^{-1}) <i>Mg content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 0.06 | 0.004 | 0.18 | 0.007 | 0.02 | 0.06 | 0.03 | 0.033 |
| Mulla P-sisaldus (mg kg^{-1}) <i>P content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 0.02 | 0.099 | 0.16 | 0.005 | 0.02 | 0.066 | 0.03 | 0.044 |
| Mulla K-sisaldus (mg kg^{-1}) <i>K content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 0.06 | 0.001 | 0.21 | 0.004 | 0.03 | 0.033 | 0.04 | 0.012 |

| | | | | | | | | |
|---|------|-------|------|-------|------|-------|------|-------|
| Mulla Ca-sisaldus (mg kg^{-1}) <i>Ca content in soil (mg kg^{-1})</i> | 0.08 | 0.001 | 0.12 | 0.030 | 0.01 | 0.434 | 0.01 | 0.269 |
| Kõdukihi tüsedus, (cm) <i>Organic horizon thickness (cm)</i> | - | - | 0.02 | 0.655 | - | - | - | - |
| Halvasti lagunenud kõdukihi tüsedus (cm) <i>Organic horizon thickness (cm) of poorly decomposed soil</i> | 0.03 | 0.023 | - | - | 0.01 | 0.259 | 0.01 | 0.898 |
| Mõõdukalt lagunenud kõdukihi tüsedus (cm) <i>Organic horizon thickness (cm) of moderately decomposed soil</i> | 0.15 | 0.001 | - | - | 0.12 | 0.001 | 0.09 | 0.001 |
| Hästi lagunenud kõdukihi tüsedus (cm) <i>Organic horizon thickness (cm) of well-decomposed soil</i> | 0.02 | 0.067 | - | - | 0.03 | 0.025 | 0.01 | 0.491 |
| Huumushorisondi tüsedus (cm) <i>Humus horizon thickness (cm)</i> | 0.01 | 0.388 | 0.01 | 0.744 | 0.03 | 0.033 | 0.03 | 0.028 |
| Soontaimede üldkatvus (%) <i>Vascular plants total cover (%)</i> | - | - | 0.17 | 0.001 | 0.17 | 0.001 | 0.18 | 0.001 |
| Sammalde ja samblike üldkatvus (%) <i>Bryophytes and lichens total cover (%)</i> | - | - | 0.20 | 0.001 | - | - | - | - |
| Faktorid <i>Factors</i> | | | | | | | | |
| Ala <i>ite</i> | 0.09 | 0.001 | 0.30 | 0.001 | 0.11 | 0.001 | 0.07 | 0.002 |
| Suund ilmakaarte suhtes <i>Aspect of the quadrat</i> | 0.20 | 0.001 | 0.15 | 0.003 | 0.19 | 0.001 | 0.18 | 0.001 |
| Asukoht luitel <i>Zone of dune</i> | 0.04 | 0.003 | 0.05 | 0.225 | 0.03 | 0.012 | 0.03 | 0.036 |

- neid näitajaid ei analüüsitud / these indicators were not analyzed

Tabel 3. Soontaimede liigirohkust ja üldkatvust oluliselt mõjutavad keskkonnategurid vastavalt lineaarsele segamuodelile.

Table 3. Significance of factors contributing to species richness and the coverage of vascular plants according to a linear mixed model.

| Soontaimede liigirohkust mõjutavad tegurid <i>Factors contributing to species richness</i> | DF | F-väärtus <i>F-value</i> | p-väärtus <i>p-value</i> |
|---|--------|-----------------------------|-----------------------------|
| Asukoht luitel / <i>Zone of dune</i> | 215.97 | 15.43 | < 0.001 |
| Suund ilmakaarte suhtes / <i>Aspect of the quadrat</i> | 7.87 | 16.67 | < 0.001 |
| Kõrgus merepinnast / <i>Absolute height</i> | 183.53 | 0.17 | 0.685 ^a |
| Sammalde ja samblike üldkatvus (%) <i>Bryophytes and lichens total cover (%)</i> | 215.42 | 0.003 | 0.960 ^a |
| Fotosünteesiliselt aktiivse valguse hulk ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) <i>Photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)</i> | 215.18 | 15.46 | < 0.001 ^a |
| Keskmine mullas sisalduva vee hulk (%) <i>Average soil volumetric water content (%)</i> | 216.36 | 26.54 | < 0.001 |
| Keskmine mulla pH _{H₂O} / <i>Average pH_{H₂O}</i> | 216.54 | 10.70 | 0.001 |

| | | | |
|---|--------|-------|----------------------|
| Mulla N _{üld} -sisaldus (%) / <i>N_{total} content in soil (%)</i> | 215.46 | 29.22 | < 0.001 ^a |
| Mulla P-sisaldus (mg kg ⁻¹) / <i>P content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 216.92 | 0.002 | 0.969 |
| Mulla K-sisaldus (mg kg ⁻¹) / <i>K content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 216.85 | 4.98 | 0.027 |
| Kõdukihi tüsedus, (cm) / <i>Organic horizon thickness (cm)</i> | 215.50 | 1.97 | 0.162 |
| Asukoht luitel / <i>Zone of dune</i> | 102.68 | 13.46 | < 0.001 |
| Suund ilmakaarte suhtes / <i>Aspect of the quadrat</i> | 3.29 | 1.53 | 0.356 |
| Kõrgus merepinnast / <i>Absolute height</i> | 2.31 | 22.06 | 0.032 |
| Sammalde ja samblike üldkatvus (%) <i>Bryophytes and lichens total cover (%)</i> | 199.17 | 1.86 | 0.174 ^a |
| Fotosünteetiliselt aktiivse valguse hulk ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) <i>Photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)</i> | 216.78 | 0.04 | 0.844 |
| Keskmine mullas sisalduva vee hulk (%) <i>Average soil volumetric water content (%)</i> | 205.64 | 22.96 | < 0.001 |
| Keskmine mulla pH _{H₂O} / <i>Average pH_{H₂O}</i> | 124.85 | 4.78 | 0.031 ^a |
| Mulla N _{üld} -sisaldus (%)/ <i>N_{total} content in soil (%)</i> | 217.00 | 27.28 | < 0.001 ^a |
| Mulla P-sisaldus (mg kg ⁻¹) / <i>P content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 32.27 | 0.12 | 0.727 |
| Mulla K-sisaldus (mg kg ⁻¹) / <i>K content in soil (mg kg⁻¹)</i> | 139.17 | 24.43 | < 0.001 |
| Kõdukihi tüsedus (cm) / <i>Organic horizon thickness (cm)</i> | 174.46 | 6.61 | 0.011 |

^a – näitab negatiivset mõju / indicates a negative effect

Doktoritöö tulemustest nähtub, et keskkonnatingimused, mis määradavad metsastunud luidetel alustaimestiku liigirikkuse ja koosluse struktuuri, moodustavad omavahel seotud keerulise süsteemi, mis mõjutab alustaimestiku moodustanud eluvorme erinevalt.

Tänusõnad. Töö on valminud Haridus- ja Teadusministeeriumi finantseeritava uurimisteeama IUT 21-4 „Eesti metsade süsiniku dünaamika ja jätkusuutlik majandamine“ toetusel.

Kasutatud kirjandus

Bartels, S.F., Chen, H.Y.H. 2010. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? – Ecology, 91, 1931–1938.

Berendse, F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. – Biogeochemistry, 42, 73–88.

Chandapillai, M.M. 1970. Variation in fixed dune vegetation at Newborough Warren, Anglesey. – Journal of Ecology, 58, 193–201.

Council of the European Union. 1992. Council

Directive 92/43/EEC on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. [WWW document]. – URL <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/HTML/?uri=CELEX:31992L0043&from=en>). [Accessed 24 January 2019].

Elgersma, A.M. 1998. Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors. – Biodiversity and Conservation, 7, 193–206.

Eltermann, G., Raukas, A. 1966. Estonian dunes (Eesti luidetest). – Eesti Loodus, 1, 12–18. (In Estonian).

European Commission. 2013. Interpretation Manual of European Union Habitats EUR28. [WWW document]. – URL http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/Int_Manual_EU28.pdf. [Accessed 24 January 2019].

European Commission. 2015. European Environment. [WWW document]. – URL http://ec.europa.eu/environment/nature/pdf/state_of_nature_en.pdf. [Accessed 24 January 2019].

European Commission. 2016. European Red List of Habitats. Part 2. [WWW document]. – URL <https://forum.eionet.europa.eu/european-red-list-habitats/library/terrestrial-habitats/b-coastal/b1.7c-baltic-coniferous-coastal-dune-woodland>. [Accessed 24 January 2019].

Ilves, A. 1966. Dune vegetation and afforestation (Luidete taimkatest ja metsastamisest). – Eesti Loodus, 1, 19–23. (In Estonian).

Isermann, M. 2005. Soil pH and species diversity in coastal dunes. – Plant Ecology, 178, 111–120.

- Isermann, M. 2011. Patterns in species diversity during succession of coastal dunes. – *Journal of Coastal Research*, 27, 661–671.
- Jenny, H. 1941. Factors of Soil Formation: A System of Quantitative Pedology. New York, Dover Publications. 281 pp.
- Ketner-Oostra, R., Sykora, K.V. 2000. Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. – *Journal of Coastal Conservation*, 6, 191–206.
- Kooijman, A.M., van Til, M., Noordijk, E., Remke, E., Kalbitz, K. 2017. Nitrogen deposition and grass encroachment in calcareous and acidic Grey dunes (H2130) in NW-Europe. – *Biological Conservation*, 212, 406–415.
- Kõresaar, K., Kõresaar, P., Mandre, M. 2008. Development and renewal conditions of dune pine forests second growth in the lichen and cowberry site type in Southwest Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 49, 47–58.
- Kõresaar, P. 2003. Natural renewal of dune pine forest of *Vaccinium vitis-idaea* and *Cladina* site types on the southwestern coast of Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 39, 81–92.
- Kose, M., Kose, M., Klein, A. 2003. The conservation history of the Rannametsa Dunes. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 39, 93–98.
- Kösta, H., Tilk, M. 2008. Variability of bryophytes and lichens on a forested coastal dune Tõotusemägi in Southwestern Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 49, 71–80.
- Lane, C., Wright, S.J., Roncal, J., Maschinski, J. 2008. Characterizing environmental gradients and their influence on vegetation zonation in a subtropical coastal sand dune system. – *Journal of Coastal Research*, 24, 213–224.
- Lichter, J. 1998. Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes. – *Ecological Monographs*, 68, 487–510.
- Luitema. 2017. Management plan of Luitema Nature Reserve and Luitema limited-conservation area 2018–2027 (Luitema looduskaitseala ja Luitema hoiuala kaitsekorralduskava 2018–2027). Environmental Board of Republic of Estonia. 219 pp. (In Estonian).
- Mandre, M., Korsjukov, R. 2003. Some characteristic features of the pigment system of Scots pine (*Pinus sylvestris*) on sandy dunes in the coastal area of Southwest Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 39, 43–49.
- Mandre, M., Tilk, M., Kõresaar, P. 2008. Chemical characteristics of soils in Scots pine forests of *Cladina* and *Vaccinium vitis-idaea* site types on coastal dunes of Baltic Sea. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 49, 5–12.
- Masing, V. 1979. Botany III (Botaanika III). Tallinn, Valgus. 414 pp.
- Meikar, T. 2001. Nature protection of Estonian forests prior to institutional reforms (Looduskaitsest Eesti metsades institutsionaalsete korralduste eel). – Eesti Looduseuurijate Seltsi aastaraamat, 80. Tallinn, Teaduste Akadeemia Kirjastus, 156–177. (In Estonian).
- Niu, S.L., Jiang, G.M., Wan, S.Q., Liu, M.Z., Gao, L.M., Li, Y.G. 2005. Ecophysiological acclimation to different soil moistures in plants from a semi-arid sandland. – *Journal of Arid Environments*, 63, 353–365.
- Oksanen, J. 1983. Vegetation of forested inland dunes in North Karelia, eastern Finland. – *Annales Botanici Fennici*, 20, 281–295.
- Pärn, H. 2003. Forests on dunes in Southwest Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 39, 20–31.
- Peyrat, J. 2007. Development, properties and classification of dune soils in the Curonian Spit National Park, Russian part. – *Geologija*, 59, 59–64.
- Peyrat, J. 2011. Landscape and vegetation of southern Baltic dune systems: diversity, landuse changes and threats. – Doctoral Dissertation. Kiel, University of Kiel. 139 pp.
- Pihelgas, E. 1983. Forest biology (Metsabioloogia). Tallinn, Valgus. 223 pp. (In Estonian).
- Provost, S., Jones, M.L.M., Edmondson, S.E. 2011. Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: a review. – *Journal of Coastal Conservation*, 15, 207–226.
- Ratas, U., Rivils, R. 2003. Coastal dune landscape of Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 39, 9–19.
- Ratas, U., Rivils, R., Käärt, K. 2008. Changes of coastal dune landscapes in Estonia. – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 49, 59–70.
- Schaffers, A.P. 2002. Soil, biomass, and management of seminatural vegetation. Part II. Factors controlling species diversity. – *Plant Ecology*, 158, 247–268.
- Sewerniak, P. 2016. Differences in early dynamics and effects of slope aspect between naturally regenerated and planted *Pinus sylvestris* woodland on inland dunes in Poland. – *iForest*, 9, 875–882.
- Sewerniak, P., Jankowski, M., Dąbrowski, M. 2017. Effect of topography and deforestation on regular variation of soils on inland dunes in the Toruń Basin (N Poland). – *Catena*, 149, 318–330.
- Soil Science Division Staff 2017. Soil survey manual. USDA Handbook 18. – Ditzler, C., Scheffe, K., Monger, H. C. (eds.). Washington, Government Printing Office. 639 pp.
- Tammekann, A., Kõpp, J., Kant, E. 1930. Pärnumaa: geographical, profitable and historical description (Pärnumaa: maadeteaduslik, tulunduslik ja ajalooline kirjeldus). Tartu, Eesti Kirjanduse Selts. 761 pp. (In Estonian).
- Tilk, M. 2018. Ground vegetation diversity and geobotanical analysis in the south-west Estonian dune pine forests. – Doctoral thesis.

- Tartu, Estonian University of Life Sciences. 174 pp.
- Tilk, M., Mandre, M., Klõšeiko, J., Kõresaar, P. 2011. Ground vegetation under natural stress conditions in Scots pine forests on fixed sand dunes in southwest Estonia. – *Journal of Forest Research*, 16, 223–227.
- Tilk, M., Ots, K., Tullus, T. 2018. Effect of environmental factors on the composition of terrestrial bryophyte and lichen species in Scots pine forests on fixed sand dunes. – *Forest Systems*, 27, e015.
- Tilk, M., Tullus, T., Ots, K. 2017. Effect of environmental factors on the species richness, composition and community horizontal structure of vascular plants in Scots pine forests on fixed sand dunes. – *Silva Fennica*, 51, article id 6986.
- Uulu-Võiste. 2016. Uulu-Võiste Protection Management Plan 2017-2026 (Uulu-Võiste maastikukaitseala kaitsekorralduskava 2017-2026). Environmental Board of Republic of Estonia. 47 pp. (In Estonian).
- Van der Maarel, E. 1993. Preface. – van der Maarel, E. (ed.). *Ecosystems of the World* 2A. Dry Coastal Ecosystems. Polar Regions and Europe. Amsterdam, Elsevier Science Publishers. 600 pp.
- Örd, A. 1972a. Recreational conditions of Southwest Estonian coast, its forests and renewal (Edela-Eesti ranniku rekreatiivsed tingimused, tema metsad ja nende uuendamine). – Candidate Dissertation. Tartu, Estonian Agricultural Academy. 306 pp. (In Estonian).
- Örd, A. 1972b. Soils of dune forests in southwest Estonia (Edela-Eesti luitemetsade mullastikust). – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 9, 207-221. (In Estonian).
- Örd, A. 1973. Growth development and productivity of dune forests in Southwest Estonia (Edela-Eesti luitemännikute tootlikkusest ja kasvukäigust). – *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 10, 144-167. (In Estonian).
- Örd, A. 2000. Protected forests and their management in Estonia (Kaitsemetsad ja nende majandamine Eestis). Tallinn, Keskkonnaministeerium. 234 pp. (In Estonian).
- Zoladeski, C.A. 1991. Vegetation zonation in dune slacks on the Łeba Bar, Polish Baltic Sea Coast. – *Journal of Vegetation Science*, 2, 255–258.

Ground vegetation diversity and geobotanical analysis in dune pine forests in southwest Estonia

Mari Tilk, Katri Ots, Tea Tullus and Malle Mandre

Summary

In 2018, Mari Tilk received a degree of Doctor of Philosophy in Forestry at the Estonian University of Life Sciences. The PhD thesis (Tilk, 2018) focuses on vascular plants, bryophytes and lichens on forested dunes of various heights in southwest Estonia, with the overall aim of determining the environmental factors that shape ground vegetation communities. To investigate the ecosystems on dunes, five typical dunes were selected in the coastal area of the Baltic Sea in southwest Estonia between Uulu and Häädemeeste; the average distance of the study sites from the Baltic Sea coast was approximately 2–3 km. To study ground vegetation species richness, species composition and horizontal structure, 251 quadrats of 1 m² in size were established. For all quadrats, descriptions of vascular plants, bryophytes and lichen species were provided, and the total coverage of vascular plants, bryophytes and lichen species as well as the coverage of each layer were estimated. In addition, various environmental factors were determined. In total, 133 ground vegetation species were recorded on the five dunes: 42 vascular plant, 43 bryophyte and 48 lichen species. Ground vegetation species richness and composition on the forested dunes were not determined by one or two factors, but

rather by a complex system of environmental variables that showed different effects on different ground vegetation life-forms. Vascular plant species richness and composition on forested dunes were also dependent on the absolute dune height, zone and aspect of the slope, soil nitrogen, potassium and phosphorus content, soil pH and moisture, the cover of the bryophyte-lichen layer, and light conditions. Regarding the bryophyte and lichen layer species composition, some of the most important factors were the aspect of the dune, vascular plant species cover, light conditions, thickness of the moderately decomposed organic soil horizon, soil pH, electrical conductivity and volumetric water content. Lichen species richness was highest on the slopes of the dunes, while bryophyte species richness was higher at the bottoms and decreased towards the tops of the dunes. Ground vegetation species richness and species' horizontal and vertical structure on forested dunes were highly dependent on topography-induced differences, aspect, height and zone of the dunes. The most important factors controlling the complex of ground vegetation were light conditions, soil water content, thickness of the moderately decomposed litter layer and soil potassium and calcium content.