

TARTU ÜLIKOOL  
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Botaanika osakond  
Mükoloogia õppetool

Johanna Poolamets

**Mikroelupaigad ja sealne mikrokliima parasvöötme metsades samblike  
ja tiguide näitel**

Bakalaureusetöö bioloogias

Juhendajad: Piret Lõhmus Ph.D.  
Liina Remm MSc

Tartu 2013

## Sisukord

Sissejuhatus .....	3
1. Mikrokliima ning selle mõõtmised erinevate uurimuste põhjal.....	5
1.2 Samblikele olulised mikrokliimaatilised tingimused .....	6
1.3 Mikrokliima otsesed mõõtmised.....	7
2. Mikroelupaigad .....	10
2.1 Tigude mikroelupaigad .....	10
2.1.1 Lehevaris.....	10
2.1.2 Lamapuit .....	11
2.2 Samblike mikroelupaigad .....	13
2.2.1 Võrastik.....	13
2.2.2 Puukoore omadused mikroelupaikade kujundajatena.....	15
2.2.3 Tuuleheite juurepaljandi mikroelupaigad.....	17
2.2.4 Puuõõnsused.....	18
2.2.5 Tüügaspuude kõdupuit.....	18
2.2.5 Kändude mikroelupaigad .....	19
3. Metsaraie mõju puistu mikrokliimale ja mikroelupaikadele.....	20
3.1 Mõju tigude mikroelupaikadele .....	20
3.2 Mõju samblike mikroelupaikadele.....	21
4. Arutelu.....	23
5. Kokkuvõte.....	25
6. Summary .....	26
7. Tänuavaldused .....	27
8. Kasutatud kirjandus.....	28

## Sissejuhatus

Mikrokliimaks peetakse väikese spetsiifilise paiga kliimat, kus kliimaatilised tingimused erinevad ümbritsevast alast ning see kujuneb temperatuuri, niiskuse, tuulekiiruse ja valgusrežiimi koosmõjul (Ma et al. 2010). Puistu mikrokliima võib varieeruda selle siseosast servaosani ja sealt edasi naaberaladeni, sõltudes metsaserva paigutusest, taimestiku koosseisust ja tihedusest. Muutused puistu mikrokliimas on suuresti sõltuvad päeva- ja aastaajast, metsaserva paigutusest maastikul ja valitsevatest ilmaoludest. Need muudatused puistus võivad ümber kujundada või kahjustada metsaökosüsteemi funktsioone. Näiteks, servaala kõrged mulla ja pinnasetemperatuurid võivad limiteerida organismide levikut maastikul ning madalam niiskustase vähendada biomassi produktsiooni (Chen & Franklin 1997).

Kiire tehnoloogiline areng läbi viimase kolme kümnendi on suuresti laiendanud võimalusi mikrokliima valdkonna uuringuteks. Näiteks on nüüd võimalik kasutada rohkearvulisi andmeregistraatoreid ja eritellimusena valmistatud termopaare, et salvestada metsades mikrokliimaatilist informatsiooni, sest mikrokliima võib varieeruda nii tunnis, päevas, kuus kui ka aastas. Kui vaadelda mikrokliima muutusi kuude ja aastate kaupa, siis nende andmete abil saab määrata aastaajalisi mustreid, mis on olulised mitmetes ökoloogilistes protsessides (Ma et al. 2009). Traditsiooniliselt kasutavad teadlased mikrokliimaatilist infot, et seletada organismide jaotust, liikumist ja arengut looduslikes süsteemides (Chen et al. 1999).

Mikroelupaik on sageli väikesemõõduline, ümbritsevast kasvupinnast või elupaigast spetsiifiliste tingimuste poolest eristuv koht suurema elupaiga sees. Metsas on organismide jaoks palju erinevaid mikroelupaikasid. Juba ainuüksi ühel puul võib leida neid mitmeid, nagu näiteks korbalõhed, koore kühmud, õõnsused, oksad (Michel & Winter 2009). Peale elavate puude asustavad organismid ka surnud puitu, näiteks tüükaid, lamapuitu, kändusid, millede õnarused, puidu erinevad lagunemisastmed ja pinnalõhed kujutavad spetsiifilisi mikroelupaiku kõdupuiduelustikule (Stokland et al. 2012). Samuti on maapinnal olevad mullapraod ja lehevaris olulised mikroelupaigad mitmetele teoliikidele (Luchtel & Deyrup-Olsen 2001).

Antud uurimistö eesmärgiks on anda ülevaade erinevatest parasvöötme metsade mikroelupaikadest ja nende mikrokliima kohta tehtud otsestest (aparaatidega mõõtmised) ja kaudsetest uuringutest (autorid arvavad olevat seotud mikrokliimaga lähtudes üldistest liikide elupaiga nõudlustest ja ökoloogilistest aspektidest), et leida vastust küsimusele, miks liigid kasvavad või esinevad spetsiifilistes

mikroelupaikades ning kas see on seotud sealsete mikroklimaatiliste või muude tingimustega. Et metsaelustik on väga mitmekesine, keskendutakse töös näiteid tuues samblikele ja tigudele.

Samblikud kaasati näitena sessiilsetest organismidest, kes ei vali aktiivselt oma mikroelupaika, vaid leviste sinna sattudes ning sobivate olude esinemisel hakkavad seal kasvama. Üldiselt on samblikud metsas rohkem seotud puu mikroelupaikadega. Teod on aga näide kui liikuvatest ja aktiivselt mikroelupaika valivatest organismidest, kes on rohkem maapinna mikroelupaikadega seotud.

Uurimistöös esimeses osas kirjeldatakse peamiselt parasvöötme metsades läbi viidud mikroklimaatilisi mõõtmisi ning tuuakse välja tigudele ja samblikele olulised mikroklimaatilised tingimused. Teises osas kirjeldatakse parasvöötme metsade erinevaid tigude ja samblike mikroelupaikaid ja nende mikrokliimat ning antakse ülevaade senistest uuringutest metsaraie mõjust puistu mikrokliimale ja mikroelupaikadele.

# 1. Mikrokliima ning selle mõõtmised erinevate uurimuste põhjal

## 1.1 Tigudele olulised mikrokliimaatilised tingimused

Tigude jaoks on pikaajased kuivad tingimused ebasobivad (Asami 1993) ning nad on äärmiselt tundlikud intensiivsele päikesekiirgusele, kõrgele temperatuurile ja vähesele niiskusele.

Vee kättesaadavus on tigude jaoks väga oluline, kuna neil on vett läbilaskev kattekude ja nende keha koosneb suures osas veest. Nälkjad sõltuvad eriti niisketest tingimusest, kuna neil puudub kaitsev koda. Kui vee hulk tigude kehas väheneb, siis väheneb ka nende metaboolne aktiivsus, toitumine on pärsitud või peatub üldse (Luchtel & Deyrup-Olsen 2001). Prior (1984) kirjeldas suure seateo (*Limax maximus*) veemastamise mehhanismi: kui veetustumine on jõudnud mingi kindla punktini (u 60-70%) kehamassist, siis liiguvad teod niiskemale pinnale ja asetavad oma talla tihkelt substraadile, vesi imendub läbi epiteeli kuni umbes 93% kehamassist on taastatud. Maapinnal elavate tigude jaoks ei ole sobiv ka liigne niiskus. Kui teod asuvad mullapragudes, mis on vihmaveega üle ujutatud, siis vahetavad nad oma elupaika, liikudes kuivema pinnase poole (Luchtel & Deyrup-Olsen 2001). Seega tigude üks kõige olulisemaid mehhanisme vältimaks veekaotust või ülemäärast vett ongi sobivate mikroelupaikade aktiivne valimine. Näiteks otsivad nii mitmed teod üles märjad ja külmad lõhed lehevarises, kivipuru keskel või maa all (Luchtel & Deyrup -Olsen 2001).

Suurem osa teoliike on munejad. Mitmed teod kaevavad augu või suurendavad olemasolevaid auke mullapinnal, et paigutada sinna oma munetud munad (Heller 2001). Teo munade edukaks arenguks on tarvis püsivalt niisket paika. Põud on peamine munade hävingu põhjustajaid (Heller 2001). Näiteks kirju nälkjas (*Deroceras reticulatum*) paigutab munad mulda, mis on vähemalt 75% veega küllastunud. Samas, *D. reticulatum* ei paiguta ühtegi muna mulda, mille veega küllastusaste on vaid 10% (Heller 2001). Sarnane olukord on ka võöttigulastega (Helicidae) nagu viinamätigu (*Helix pomatia*) ja liik *Cornu aspersum* — muld peab olema munemiseks läbinisti niiske (Pollard 1975). Ka temperatuur on oluline faktor, mis mõjutab tigude munade ellujäämist (Willis et al. 2008). Nikolai jt. (2013) leidsid oma uurimuses, et liigi *Cornu aspersum* munade ellujäämine 35°C juures sõltub ajast, kui pikalt munad peavad sellise temperatuuri juures olema. Nad leidsid, et munad ei kannata pikaajast olemist (8 tundi) sellise temperatuuri juures, isegi mitte optimaalsete niiskustingimuste olemasolul. See uurimus sobib kokku liigi *Deroceras reticulatum* vaatlustega, kelle puhul optimaalse niiskuse juures elujõuliste munade arv temperatuuri tõusmisel vähenes (Willis et al. 2008).

Kõrgenenud temperatuur mikroelupaigas ja suurenenud päikesekiirguse hulk, mis jõuab tigude

mikroelupaikadesse, võib kiirendada tigude vananemist ja sellega vähendada nende keskmist eluiga. Seetõttu võib olla tigudel, kes elavad taimede tipuosades, lühem eluiga, kui neil tigudel, kes elavad näiteks kivide all või lehevarises, sest taime tipuosadeni jõuab palju rohkem päikesekiirgust (Heller 1990).

## 1.2 Samblikele olulised mikroklimaatilised tingimused

Valgus on samblike jaoks üks mikroklimaatilisi tingimusi kujundav tegur, mis mõjutab otseselt füsioloogiliste protsesside kaudu nende kasvu. Suurenev valguskiirgus intensiivistab fotosünteesi toimumist ja selle tulemusena kiireneb ka samblike kasv. Palmqvist & Sundberg (2000) uurisid samblike kasvu ja neile pealelangeva kiirguse vahelist seost viie suursambliku näitel (*Cetraria islandica*, *Hypogymnia physodes*, *Lobaria pulmonaria*, *Peltigera aphthosa*, *Peltigera canina*). Mikrokliima mõõtmistulemus näitas selget korrelatsiooni samblike kasvu ja pealelangeva valguskiirguse hulga vahel. Maapinnaliikidel (*C. islandica*, *P. aphthosa*, *P. canina*), mis paiknesid avatud võrastikuga alal, oli suurem biomassi tootmine kui epifüütsetel (*H. physodes*, *L. pulmonaria*), tulenevalt nende mikroelupaika jõudnud suuremast valguskvanti voost. Samuti suutsid maapinnal kasvavad liigid endas säilitada kauem vett võrreldes epifüütidega, mis on vajalik metaboolse aktiivsuse hoidmiseks, suurendades seeläbi biomassi tootmist.

Kõrgenenud temperatuur on mikroklimaatilisel oluline tingimus, kuna mõjutab samblike hingamist. Samblike respiratsiooni kiiruse suurenemisel pidurdub nende kasvukiirus. Sundberg jt. (1999) leidsid oma uurimuses, et temperatuuri tõusul 5 kuni 15 °C suurenes hingamisintensiivsus kaks kuni viis korda, sõltuvalt liigist (kuulusid seltsi *Lecanorales*). Liike uuriti laboritingimustes. Kõikide liikide puhul tuvastati esimese 15 minuti jooksul pärast viie kraadist temperatuuri tõusu kiiret respiratsiooni suurenemist. Edasisel temperatuuri tõusul respiratsioonikiirus jällegi järk-järgult vähenes. Lisaks arutlesid autorid, et mõõtmisandmete üle- või alahindamise vältimiseks on kasulikud kuni seitsmetunnised jälgimised, et teha kindlaks, kas samblike hingamiskiirus sõltuvalt muutunud mikroklimaatilistest tingimustest on saavutanud uue tasakaaluoleku.

Muutused samblike mikroelupaikade mikrokliimas mõjutavad ka samblike paljunemist. Martinez jt. (2012) leidsid Hispaania Vahemereselises ja Atlantilises regioonis läbi viidud uurimuses, et hariliku kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) isiidide olemasolu ja rohkus oli tõenäoliselt seotud mikrokliimaga puu erinevatel kõrgustel. Nad mõõtsid igas puistus keskmisi aastasi temperatuure, suve ja talve sademeid, kogu sademete hulka, kõige külmemal kuu miinimumtemperatuuri, kõige soojema kuu maksimumtemperatuuri, niiskust. Nad hindasid puu diameetrit, sambliku kõrgust puutüvel ja iga

üksiku *L.pulmonaria* suunda tüvel. Isiidid esinesid kõige sagedamini ülemistes puutüve osades, kus nad olid vastuvõtlikud suuremale mikroklimaatilisele stressile (suurem kiirgushulk, kõrgem temperatuur, madalam niiskus). Peale selle mõjutasid mikroklimaatilised muutused samuti sambliku sugulist paljunemist, sest apoteetsiumite hulk oli kõige suurem puu alumises osas ja puu põhjakülgedel. Martinez (2012) tõi välja, et neid kohti peetakse puu kõige märjemateks kasvupindadeks sellel laiuskraadil.

Ka niiskustingimused mõjutavad samblike kasvu. On leitud, et hariliku kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) levik kuivemates piirkondades on piiratud vanade puude esinemisega varjulistes kuusemetsades, sest seal on nende jaoks sobiv niiske mikrokliima (Gauslaa et al. 2006). Lisaks arvatakse, et liik *L. pulmonaria* ei esine puu võrastiku ülemises osas, kuna seal on tema jaoks ekstreemsed mikrokliima tingimused (Antoine & McCune 2004). Võrastike ülemistes osades on niisked/kuivatavad tsüklid palju kiiremad, samuti suuremad temperatuurikõikumised, sest võrastiku ülemine osa on avatum tuultele kui tüve madalamad osad (Campbell & Coxson 2001).

### **1.3 Mikrokliima otsesed mõõtmised**

Ajalooliselt on mikrokliima uurimine olnud suuresti vaatluslik, ent kiire tehnoloogiline areng viimase kolme aastakümne jooksul on mikrokliima mõõtmisvõimalusi suuresti laiendanud (Ma et al. 2009). Lisaks on mikrokliima mõõtmised olulised, et saada võimalikult täpselt teavet erinevate liikide nõudlustest nende elukohavalikul. On osutunud vajalikuks jälgida inimtegevuse mõju ja sellest lähtuvaid mikroklimaatilisi muutusi metsades, sest need kujundavad samuti liikide elupaigatingimusi ja seeläbi liikide püsijäämist. Järgnevalt annan ülevaate erinevatest uuringutest, kus mikroklimaatilisi mõõtmisi metsades (erandlikult ka üks näide soos olevast haruldasest teoliigist) on läbi viidud.

Renhorn jt. (1996) viisid läbi mikroklimaatilised mõõtmised Kirde-Rootsi kuusemetsas võrdlevalt metsa servaaladel ja metsa sees, et näha, kas samblike kasv erineb nendel aladel tulenevalt mikroklimaatilistest tingimustest. Mikrokliimat samblike vahetus läheduses mõõdeti metsaservas (2 m) ja metsa sees (100 m, üks puu igas asukohas). Valguse intensiivsust mõõdeti fotodiodidega vahemikus 400-700 nm. Igas mikroklimavaatluspunktis oli kaks fotodiodi, mis olid horisontaalselt monteeritud umbes 20 cm kaugusele tüvest nii tüve põhja- kui ka lõunaküljele, 3,2 m kõrgusele maapinnast. Temperatuuri ja õhuniiskust mõõdeti anduriga, mis oli varustatud radiatsioonikilbiga ja ventilaatoriga. Andur paigutati 3 m kõrgusele maapinnast, tüve loode küljele ja tüvest 1 m kaugusele. Selleks, et vähendada vigade hulka, vahetati andurid mõne aja pärast välja uute vastu. Mikrokliima mõõtmistulemused näitasid, et valgusintensiivsus kasvuperioodi kestel oli metsaservaalal 4,3 korda

kõrgem kui sisemises osas, kuid õhutemperatuuri ja suhtelise niiskuse vahel olid vaid minimaalsed erinevused. Kuna erinevused serva ja sisemise osa mikrokliimas olid minimaalsed, siis samblikud kasvasid sama hästi nii servaaladel kui ka metsa sisemuses.

Ameerika Ühendriikide lääneosas on metsaraie ja eesmärgipärane põletamine tavalised metsade majandamise võtted, kuid nende mõju metsa mikrokliimale teatakse halvasti. Aastatel 1998-2003 sega-okaspuumetsades läbi viidud uuringus koguti mikrokliima andmeid 200 × 200 m proovialadelt. Iga prooviala oli erinev, võrreldi ainult raiutud alasid põletatud aladega ning kombinatsiooni mõlemast metsamajandamise võttest (Ma et al. 2009). Mikrokliima vaatluspunkt rajati iga prooviala keskele ning seal mõõdeti 2 m kõrgusel maapinnast õhutemperatuuri, suhtelist niiskust, fotosünteetiliselt aktiivset kiirgust ja tuulekiirust. Lisaks mõõdeti mulla temperatuuri 0 cm ja 15 cm sügavusel, ning 15 cm sügavusel ka mulla soojust ja suhtelist niiskust. Õhutemperatuuri ja suhtelist niiskust mõõdeti mudelsensorite abil. Mulla temperatuuri mõõdeti 107 erineva temperatuurisondiga ning fotosünteetiliselt aktiivset kiirgust Kvantum Sensoritega. Kõik sensorid programmeeriti andmelugejatega ja lugemisi tehti iga 10 sekundi tagant tunniste vahedega. Suvekuudel laeti andmed alla üle nädala, talvekuudel aga igal teisel kuul. Iga kord kui külastati mikrokliima jaama, kontrolliti, kas sensorid on töokorras. Mikrokliima mõõtmistulemustest selgus, et põletamise ja metsaraie kombinatsiooni tulemusena tõusis õhutemperatuur 58,1% kuni 123,6%. Mullatemperatuur tõusis kõigil harvendatud aladel. Õhuniiskuse mõõtmistulemused näitasid, et mõlema metsamajandamise võttega muutus õhk kuivemaks, mullaniiskus aga tõusis 7,9% kuni 39,8% võrra nii metsaraie kui ka põletamise tulemusena ning tuulekiirus suurenes 15,3% kuni 194,3%.

Võrastikes tehtud mikroklimaatilisi mõõtmisi on läbi viidud erinevate tehnikatega. Näiteks tegid Parker jt. (2004) järjepidevaid mikrokliima mõõtmisi võrastiku erinevatel kõrgustel. Mõõtmiste läbiviimiseks kasutati kraanatorne. Võrastiku albeedot mõõdeti püranomeetriga, mis mõõdab päikese summaarset kiirgust. Püranomeeter paigutati 20 meetrit latvadest ülespoole. Paaris teises uuringus, mis viidi läbi Briti Kolumbia kuusemetsades, (Coxson & Coyle 2003, Campbell & Coxson 2001) paigaldati seadmestikud puuokstel vaid kahele kõrgusele (4 ja 15 m), tüüpiliselt iga oksa keskpunkti. Võrastikule ligipääsemiseks kasutati kraanatornide asemel kõiega ronimistehnikaid. Õhutemperatuuri mõõdeti termopaaridega, mis paigutati 4 m ja 15 m kõrgusel paiknevale seadmestiku mastile, mis asus avatud võrastiku osas. Sademeid mõõdeti 1 mm kogumisämbriga, mis paigutati võra tühimikku. Campbell & Coxson (2001) jõudsid järeldusele oma mõõtmistega, et võrastikes paiknevate samblike (*Alectoria sarmentosa* ja *Bryoria* spp) kasvu jaoks on suurema tähtsusega aastaajalised muutused kasvukeskkonnas (eriti lumesulamine) kui võrastiku vertikaalsed mikrokliima muutused. Coxson &

Coyle (2003) leidsid et võrastiku mikrokliima oli tugevalt mõjutatud aastaajalisusest.

Kahekümne nelja Kesk-Euroopa puuliigi nelja erineva puukooretüübi mikrokliimaatilisi mõõtmisi viis läbi Volker (1986), mõõtes puukoore temperatuure erinevatest positsioonidest iga 20 sekundi järel neid termopaaride abil salvestades. Termopaarid olid paigutatud puukoorele või selle lõhedesse, standardsele 2 m kõrgusele maapinnast. Vead, mis tekkisid temperatuuri mõõtmisel päikesekiirguse tõttu, kontrolliti radiomeetriga. Üldine kiirus mõõdeti iga kahe minuti järel ja salvestati püranomeetriga, mis oli paigutatud puutüvedele. Kuna mikrokliima mõõtmisi võivad segada mitmed loodusolud, siis tehti lugemisi iga 15 minuti järel ja ainult selgetel ja tuulevaiksetel päevadel. Volker näitas oma uurimuses, et Kesk-Euroopa puude erinevad kooreomadused aitavad vältida kambiumi ülekuumenemist. Valge koorega puuliikidel, nagu arukasel (*Betula pendula*), takistab ülekuumenemist nende koorepind, sest peegeldab valguse tagasi. Puuliigid, millel on rohkelt lõhesid, näiteks nagu harilikul tammel (*Quercus robur*), varjutavad need puukoore sisemisi osi, vältides nii ülekuumenemist. Sileda ja õhukese koorega puudel, näiteks nagu harilikul pöögil (*Fagus sylvatica*), aga ei ole mingeid kohastumusi kaitsmaks end ülekuumenemise eest, mistõttu need puud paiknevad sageli koos teiste puudega, et varjutada oma tüve.

Kuczynska & Moorkens (2010) mõõtsid aga ühe haruldase väikesekasvulise luha pisiteo *Vertigo geyeri* elupaiga mikrokliimat, oletades, et see mõjutab otseselt liigi eluolu. See liik elab lubjarikastel allikatoitelistel märgaladel ning tema spetsiifilised mikroelupaiga nõuded on siiani olnud suuresti teadmata. Seepärast viidi aastatel 2002-2005 läbi uuring selle liigi mikrohüdrooloogiliste ja -meteoroloogiliste nõudmiste kohta, mis oli vajalik liigi parema seisundi tagamiseks. Uuring hõlmas nelja lagemadalsoo servas olnud mikroelupaika (samblalehtede vahele, varise sisse), kus õhuniiskus, õhutemperatuur, pinnase temperatuur ja pinnasele langev kiirus salvestati 1-tunnise registreerimissagedusega automaatses ilmajaamas. Võrreldi madalsoo serva pinna ja standardset 2 m kõrgusel olevat mikrokliimat, et välja selgitada mikroelupaikade spetsiifilisus. Andmed analüüsiti päeva, kuu ja aastaaja lõikes.

Lisaks mõõdeti mulla niiskust kipsblokkidega (2 cm külje pikkus ja 3 cm kõrged), mis olid paigutatud turbapinna alla, tigude vahetusse lähedusse. Maapinna märgust mõõdeti, kasutades väikeseid savipalle, mis koosnesid liivast ja savist ja said absorbeerida vett kuni 30% oma massist. Savipalle kasutati tigude imiteerimiseks, et mõõta niiskusstressi, mida teod kogevad kuivades tingimustes. Savipallid paigutati mikroelupaikadesse, kust võib tigused kõige sagedamini leida: turba pinnale, samblalehtede vahele ja varise sisse. Eksperiment hõlmas endas mõõtmisi savipalli raskuse muutustes. Mulla veesisaldust

määrati laboratoorselt, ahjus kuivatamise meetodiga. Kokkuvõtvalt leiti, et mikro-meteoroloogilised tingimused olid suhteliselt ühtlased üle terve soo ala ja seetõttu järeldati, et neil on väiksem mõju tigudele kui mikro-hüdrooloogilisel režiimil. Saadi teada, et luha pisitigu vajab pidevalt niisket atmosfääri, mille suhteline niiskus peab jääma 80% ja 95% vahemikku ja ka samblasubstraadi niiskus peaks olema ligikaudu 90%.

Kuna mikrokliima mõõtmised viiakse läbi väliskeskkonnas, siis on erinevad sensorid, mida mõõtmisteks kasutatakse, mõjutatavad ümbritsevatest keskkonnaoludest. Näiteks mõjutab temperatuur patareide pinget, mistõttu on häiritud enamike andurite töö ja raadioside. Samuti võib niiskuse sisenemine ja metsloomade tegevus kahjustada seadmete kaitsvat pakkesüsteemi või mõningatel juhtudel need ka täielikult hävitada. Seetõttu on seadmete püsikontroll tähtis, et kindlustada nende korrektne töö ja tagada andmete õigsus (Szewczyk et al. 2004).

## **2. Mikroelupaigad**

### **2.1 Tigude mikroelupaigad**

#### **2.1.1 Lehevaris**

Uuringud (Abele 2010, Niemelä 1997, Kralka 1986) näitavad, et suurem osa teoliikidest eelistab okasmetsa varisele lehtmetsa varist, seetõttu käsitletlen just leht- ja segametsasid tigude mikroelupaiga näitena. On leitud, et varise sügavus on väga tähtis paljudele tigudele. Mitmed teoperekonnad, näiteks kuhikteod (*Euconulus*), ketasteod (*Discus*) ja joonikteod (*Nesovitrea*), eelistavad niiskeid paiku, kus temperatuur kõigub väiksemas ulatuses (Cook 2001). Ära kuivamine on üks peamisi tigude surmapõhjuseid (Bloch & Willig 2006). Lehevaris pakub tigudele kaitset kuivadel perioodidel, säilitades niiskust ja kaitstes nii tiguid ära kuivamise eest (Locasciulli & Boag 1987). Niiskust on tigudele vaja ka liikumiseks, mis on väga aeglane ja väga kulukas tegevus, kuna nad peavad eritama kogu teekonna jooksul lima (Luchtel & Deyrup-Olsen 2001).

Lisaks niiskuse hoidmisele kaitseb varis tiguid talvel madalate temperatuuride eest. Üks kõige kriitilisemaid perioode parasvöötmes elavate maismaatigude elutsükliks on talveuni. Lehtede lagunemise käigus vabaneb aga energia, mis soojendab mulla pinda ja seeläbi võimaldab tigudel talvekülmad üle elada. Natuke enne esimesi öökülmi, matab enamik tiguid end varise ja mulla sisse kuni 10 cm sügavusele. Näiteks Poola lammimetsades leidub kõige rohkem talvituvaid tiguid, eriti filigraantiguid (*Ruthenica filigrana*) ja kahehambaseid sulgsuid (*Clausilia bidentata*) seal, kus varisekatvus on

suurim (Urbański 1964, ref Szybiak et al. 2009). Rohkesti lehevarist kuhjub ka näiteks lamapuude lähedusse ning vähendab seal temperatuurikõikumisi ja suurendab niiskust (Kappes 2006).

Poola lammimetsades läbi viidud uuringus oli väikseim tigu arv maalapil, kus varisekiht väga õhuke ja mullatemperatuur madalaim (Szybiak et al. 2009). Niiskus ja temperatuur olid siiski teise tähtsusega ja sõltusid peamiselt tigu mikrolevilaid mõjutavatest teguritest: varise kogusest ja koostisest. Lisaks lehevarise kui mikroelupaiga kaitsvatele funktsioonidele kasutavad teod varist ka toiduallikana. Kuna puuliikide lehed erinevad oma keemiliselt koostiselt ja toitainete väärtuselt, mõjutab ka varise koostis tigu mikroelupaiga valikut (Wäreborn 1979).

### 2.1.2 Lamapuit

Lisaks sellele, et lamapuidu ümber kuhjub varist, on sellel ka muid väärtusi tigu mikroelupaiga elemendina. On leitud et paljudele tigu on kõige paremad tingimused vanades, väheste häiringutega metsades, kus on palju lamapuitu (Kappes 2009). Tigu isendite hulga ning liikide arvu kasv on positiivses seoses lamapuidu koguse suurenemisega hektari kohta metsas (Müller 2005) (Joonis 1). Isendite arvu ning liigirikkuse kasv ei ole lõplikult tõusva trendiga, vaid stabiliseerub enam-vähem teatud lamapuidu koguse suurenedes (Joonis 1).

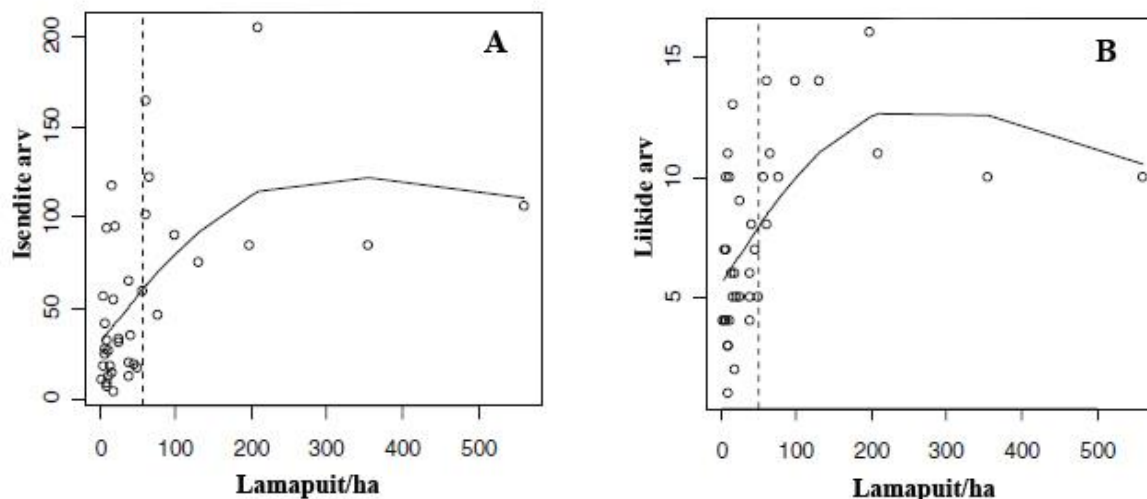
Kui metsa all on vähe lamapuitu, siis ei suuda sealsed teoliigid ületada vahepealseid lamapuu-lünki (Kappes 2009). See põhjustab erinevusi lamapuidu lähedastes kooslustes. Väheste lamapuidu korral tekivad vaid teatud liikide arvukuse maksimumid lamapuidu läheduses ning erinevate lamapuude juures on ka erinevate liikide koondumised. Näiteks sulgsuulased (*Clausiliidae*) vajavad rohkem kui 20 m<sup>3</sup> lamapuitu hektari kohta, et kindlustada stabiilne populatsioon (Kappes 2009).

Puhkepaikadesse koondumine on tigu jaoks oluline, kuna sealsed tigu kogumid loovad grupi sees niiske mikrokliima, tänu millele suudavad nad jääda ellu, hoolimata ümbritsevast kuivast õhust (Cook 2001). Sama on täheldatud Lääne-Saksamaa põlismetsades ülemsugukonna *Helicoidea* esindajate (*Helicodonta*, *Causa*, *Isognomostoma*) puhul, kes lamapuidust kui varjupaigast, sõltuvad (Kappes 2009). Peale selle, et teod loovad grupi sees niiske mikrokliima, absorbeerib ja säilitab ka lamapuit niiskust mitmeteks nädalateks. Kui mõnel perioodil esineb vähem sademeid, siis lamapuit kaitseb tigusid samuti ära kuivamise eest (Kappes 2005). Mida suurem on lamapuu, seda tasakaalustatum on veerežiim, mis on eriti oluline metsades, kus suvel vähe sajab. Mõned teoliigid, nagu sale pisitigu (*Vertigo pusilla*), suur torntigu (*Ena montana*) ja *Vitrea diaphana*, sõltuvad seal just suurtest lamapuudest. Samas on nad võimelised asustama ka metsi, kus on vähem ja väiksemad lamapuud, kui

seal on suvel palju sademeid (Müller et al. 2005). Kuna teod eelistavad varjulist niisket paika elamiseks, siis võib neid leida just lamapuude alt, kus on niiskust ja varju rohkem kui langenud puu pinnal (Kappes 2006). Müller (2005) aga oma uuringus näitas, et tigude arvukus kasvab kuivemalt mullalt niiskemale liikudes, kuid liigirikkus ja arvukus näib vähenevat täielikult niiskelt mullalt niiskele liikudes.

Lisaks sobivatele mikroklimaatilistele tingimustele on lamapuit tigude jaoks oluliseks mikroelupaigaks ka seetõttu, et seal on neile kättesaadav toit. Surnud puudel on suur seente biomass, mis on tigude jaoks oluliseks toiduallikaks (Nordén 2009). Röövtoidulistest tigudest eelistavad lamapuidu läheduses elada näiteks teod perekonnast *Daudebardia*, helkteod (*Oxychilus sp.*) ja siidteod (*Aegopinella sp.*), kuna lamapuitu asustavad ka mitmed putuka- ja lestaliigid, kellest nad toituvad (Speiser 2001). Harilik kedertigu (*Cochlodonia laminata*) aga liibub puit-substraadile ja toitub sellest niisketel perioodidel (Kappes et al. 2006).

Happelistel muldadel kasvavates metsades eristub lamapuude lähim ümbrus tigudele soodsa mikroelupaigana, kuna seal on mulla happelisus väiksem ja kaltsiumisisaldus suurem (Müller et al. 2005). Näiteks *Vitrea contracta* on kaltsiifiline liik, kelle ellujäämine happelises keskkonnas on raskendatud. Sellised tingimused esinevad näiteks põõgivarises (pH 4,0-4,3) või põõgimetsade mulla ülemises kihis (A horisondi pH 3,2-3,6). Seetõttu ongi *Vitrea contracta* ellujäämiseks oluline surnud puidu olemasolu, mis põhjustab pH tõusu mulla ülemises kihis (pH 5) ja võimaldab liigil seda asustada (Müller et al. 2005). Lamapuu on mitmete teoliikide jaoks oluline paik ka paaritumiseks. Näiteks kasutab liik *Allogona townsendiana*, kes on endemne Põhja-Ameerika rannametsades, lamapuitu paaritumiseks üle 50% kordadest, kuna seal on piisavalt niisked tingimused (Steensma et al. 2009).



**Joonis 1.** Joonisel 1 A on kujutatud tigu isendite arvu ja hektaril paikneva lamapuidu hulga vahelist seost; Joonisel 1 B on kujutatud liikide arvu ja hektaril paikneva lamapuidu hulga vahelist seost Müller et al. (2005) järgi. Katkendjooned joonistel märgivad lamapuidu künnisväärtuseid, mis tagavad tigu liigirikkuse ja arvukuse säilimise.

## 2.2 Samblike mikroelupaigad

### 2.2.1 Võrastik

Puude võrastik koosneb peamiselt peenikestest okstest, mis on eksponeeritud päikesekiirgusele ja tuulele. Puuvõra sisemine ja alumine osa koosneb aga jämedamate okstest ja on enam varjulisemate ja stabiilsemate tingimustega (Stokland et al. 2012).

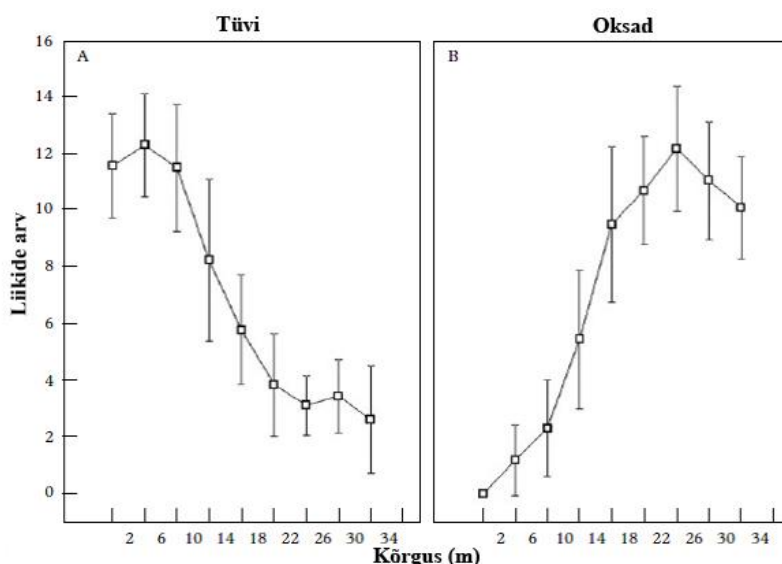
Kuigi tüve alaosa ja võrastike samblikukooslusi on võrdlevalt suhteliselt vähe uuritud, kinnitavad olemasolevad tööd selgelt, et mitmete samblikuliikide esinemine muutub puudel vertikaalselt, sealhulgas on mõned liigid sagedasemad keskmises või ülemises võrastikus (McCune et al. 2000; Campbell & Coxson 2001). Eesti okasmetsades tehtud epifüütide uuringust selgus, et suurem osa samblikke eelistab kasvada tüvedel, kus on suurem võrastiku avatus, näiteks nagu liigid *Cladonia cenotea*, *C. digitata*, *Imshaugia aleurites*, *Lecidea nylanderii*. Ainult liigil *Coenogonium pinet*, leiti, et eelistas väiksemat võrastiku avatust (Marmor et al. 2012).

Marmor jt. (2013) uurisid Lõuna-Eesti okasmetsades epifüütsete samblike vertikaalset jaotust ning leidsid, et samblike liigirikkus männi tüvedel vähenes kõrgusega maapinnast, samas kui liikide arv okstel kasvas. See muutus võib olla seotud männikoore struktuurimuutustega tüve ülemises osas, mis on sile ja kestendav ja ei ole seetõttu samblikele sobiv substraat. Sellist vertikaalset muutust samblikuliikide arvukuses kuuse tüvedel aga ei täheldatud. Männi okstel leitud liikide arvu suurenemist

seostasid autorid oluliselt suurema valguse hulgaga selles mikroelupaigas (Joonis 2). Samas oli kuuse okstel samblikuliikide liigirikkus suurim kesk-võrastikus.

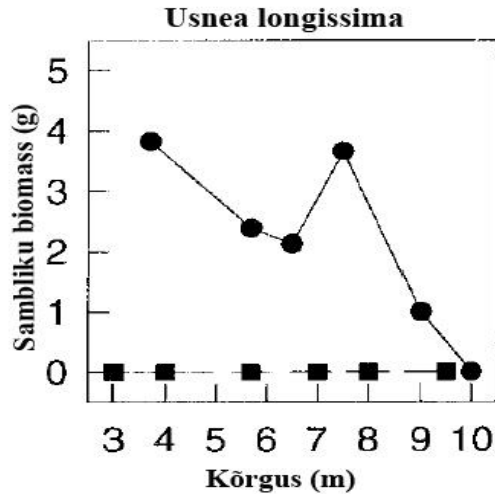
Hea näide puuvõra kui mikroelupaika vajavast liigist on vanade kuusemetsade võrastikes kasvav hiid habesamblik (*Usnea longissima*). Varasemalt tsirkumboreaalsetes rannikuregioonides tavaline liik (Gauslaa et al. 1998), on tänapäeval arvatud Euroopa ohustatud liikide hulka (Serusiaux 1989). Kõige suuremad populatsioonid asuvad nüüdseks Skandinaavias, eriti Kagu-Norra suhteliselt avatud kuusemetsades, peamiselt põhja- ja idasuunas kaldu puutüvede võrastiku ülemistes osades (Tønsgaard et al. 1996). Vastavalt Gauslaa (1998) uuringule kasvas *U. longissima* peamiselt puude lõunapoolsetel külgedel, mis näitab liigi suuremat tolerantsust intensiivsele valgusele, kui mõnel teisel vanametsa liigil, näiteks kopsusamblikel (*Lobaria* spp.). Kõrge valguse ja niiskusenõudlus seletabki liigi *U. longissima* paiknemist võrastikes (Gauslaa et al. 1998).

Gauslaa (1998) täpsem uuring näitab aga, et liigi *Usnea longissima* biomass väheneb kuuseokste kõrguse suurenedes maapinnast. Kõige suurem biomass esineb alla kaheksa meetri kõrgustel paiknevatel okstel, biomass langeb aga järsult üle üheksa meetri kõrgusel paiknevatel okstel. Üle 10 meetri kõrgustelt okstelt liiki enam ei leitud (Joonis 3 A). Liik paikneb peamiselt võrastiku alumiste okste tippude läheduses, kus on sambliku jaoks eeldatavasti piisavalt valgust (Joonis 3 B). Uuringust lähtuvalt oletati, et liigi biomass oli madal okste kinnitumiskoha juures, kuna olid kõige varjulisemad paigad. Ka aastane sademete hulk, kui niiskusfaktor, on oluline hiid habesambliku jaoks, sest liigi arvukus väheneb järjepidevalt Ida-Norrast läbi Rootsi kuni Soomeni seostudes aastase sademete hulga vähenemisega.

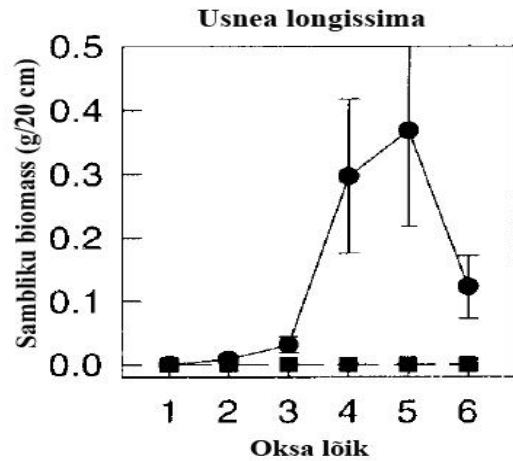


**Joonis 2.** Samblike liigirikkuse muutused männitüvel ja -okstel kõrguste suurenedes maapinnast Marmor et al (2013) järgi.

A



B



**Joonis 3.** A. Hiid habesambliku (*Usnea longissima*) biomassi vertikaalse jaotuse muutused eri kõrgustel asuvatel kuuseokstel ning B liigi biomassi jaotus männioksa kinnitumiskohast kuni oksa tipuni Gauslaa et al. (1998) järgi. Uuringus võrreldi kuut oksa 3-10 meetri kõrgusel maapinnast. Alates oksa kinnitumiskohast jaotati oks kuueks lõiguks. (1) lõik 1, oksa basaalne osa 10-20 cm, (2) lõigu 2 keskmine väärtus on 21-60 cm, (3) lõigu 3 keskmine väärtus on 61-100 cm, (4) lõigu 4 keskmine väärtus on 101 cm oksa kinnitumiskohast eemal ja 60 cm enne oksa tippu, (5) lõigu 5 keskmine väärtus on 60-20 cm enne oksa tippu, (6) kuues lõik on oksa tipp.

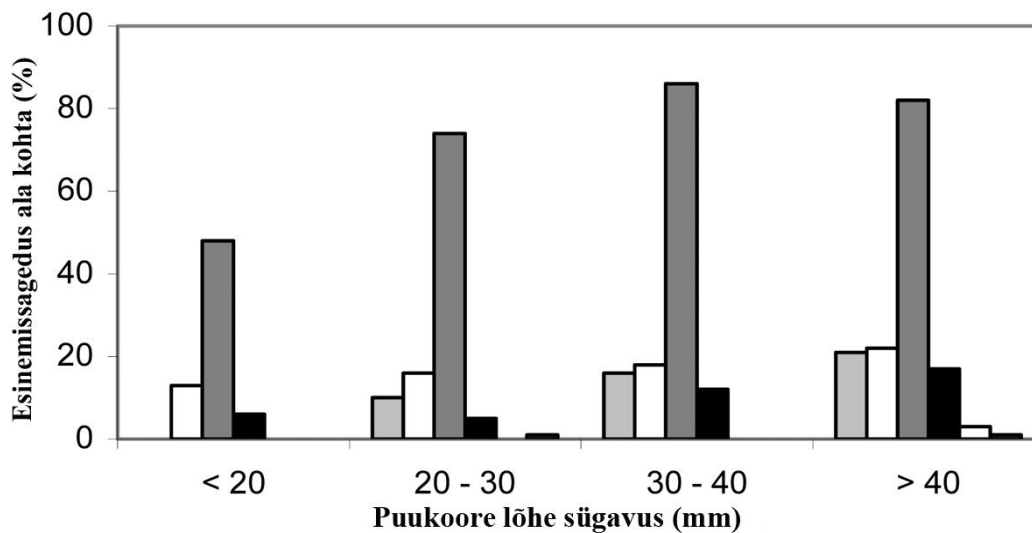
### 2.2.2 Puukoore omadused mikroelupaikade kujundajatena

Puukoore füüsikalised ja keemilised omadused kujundavad erinevaid mikroelupaiku, mis mõjutavad omakorda samblikuliikide esinemist puutüvel. Siinjuures ei ole vastavad puukoore omadused püsivad, vaid muutuvad seoses puu vananemisega. Samblike koosseisu mõjutavad mikroelupaiga omadustena puukoore krobelisus, paksus, tugevus ja veemahutavusvõime (Culberson 1955; Mistry & Berardi 2005). Nii esineb näiteks tamme alumises pooles rikkalikult epifüüte, sest sealne paks koor on suurema veemahutavusvõimega. Ka on tamme korbalõhed oluliseks mikroelupaigaks nii samblikele kui sammalde, sest pakub tuulekaitset ja säilitab niiskust (Ranius et al. 2008). Mida sügavamad on lõhed, seda rohkem vihmavett suudavad nad endas säilitada, seda väiksem on aurumine (mis on suurem puutüvede lõunapoolsel küljel) ja seda suurem on mikroelupaiga niiskustase (Ranius et al. 2008). Samuti on puukoorelõhedes madalam temperatuur kui ümbritsev õhutemperatuur (Volker 1986). Männikoore lõhed on aga kuivad ja vähese valgusega ning sobivad elupaigaks mitmetele kaltsiidsetele ja leprarioidsetele pisisamblikele (Rikkinen 1995).

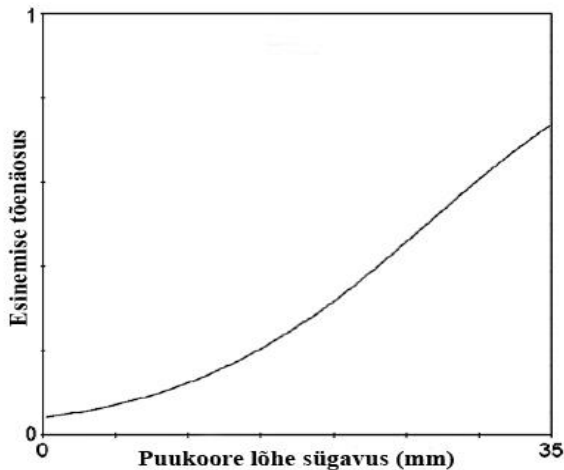
Üldiselt samblikud konkureerivad sammaldega puutüve niisketes mikroelupaikades. Samblad domineerivad seal, kus on suurem vee kättesaadavus. Et samblike katvus on negatiivselt mõjutatud

sammalde kasvuga, siis esinevad samblikud sagedamini seal, kus sammalde katvus on tüve mikroelupaikades madal. Vaatamata sellele säilib ikkagi samblike positiivne suhe puukoorelõhe sügavusega, mida näitas Ranius jt. (2008) uuring Kagu-Rootsis. Nimelt uuriti seal kolmes piirkonnas kaheksa pisisambliku liigi esinemist (neist seitse olid looduskaitsealiselt tähelepanuväärsed) 165 tammel, mis asusid teineteisest 6-15 km kaugusel. Leiti, et liigid esinesid kõige sagedamini puutüve kõige sügavamates lõhedes (joonis 4). Samuti uurisid Mežaka jt. (2012) lõövesamblike (*Lepraria*) liikide levikut Läti kuivades lehtmetsades ning mõõtsid puukoorelõhe sügavust puude põhjaküljel. Kõige sagedamini esines lõövesamblike saarel, vahtral, pärnal, haaval ja jalakal ning just hariliku lõövesambliku (*Lepraria incana*) esinemistõenäosus suurenes puukoorelõhe sügavuse suurenedes (joonis 5).

Peale puukoorelõhede on oluliseks mikroelupaigaks ka koorel olevad kühmud, millede pind on kõrgema temperatuuriga kui ümbritsev õhutemperatuur. Tüüpiliselt on kühmude temperatuurid ekstreemsemad kui koorelõhede omad, vaatamata kahe mikroelupaiga omavahelisele lähedusele (Volker 1986). Näiteks päikeselistel päevadel võivad koorekühmud olla päikesekiirgusele eksponeeritud kuus tundi või kauem, samal ajal kui puukoorelõhed kõigest 1,5 tundi, sest nad on varjutatud kõrvalolevate kühmude poolt (Volker 1986).



**Joonis 4.** Samblikuliikide esinemissagedus vanadel tammedel vastavalt korbalõhede sügavusele, Ranius et al. (2008) järgi. Tulpade värvid näitavad kuute erinevat samblikuliiki ning lõhesügavusel üle 40 mm on kõigi kuue liigi esinemine (vasakult-paremalt): *Calicium adspersum*, *Chaenotheca phaeocephala*, *Chrysothrix candelaris*, *Cliostomum corrugatum*, *Lecanographa amylacea* ja *Schismatomma decolorans*.



**Joonis 5.** Hariliku löövesambliku (*Lepraria incana*) esinemistõenäosus sõltuvalt puukoorelõhe sügavusest Mežaka jt. (2012) järgi.

### 2.2.3 Tuuleheite juurepaljandi mikroelupaigad

Suured, tugeva tuule poolt ülesjuuritud puud on tüüpilised vanadele metsadele. Samblike elurikkuse uuringutel on tuuleheite juurepaljandit vaadeldud harva kui kasvusubstraati, kuigi seal on mikroelupaiku mitmetele puitu- ja puukoort asustavatele samblikuliikidele (Lõhmus et al. 2010). Kui juurepaljandi muld on ebastabiilne ja stressirohke keskkond mitmetele taimedele (Sousa 1984), siis juure koor ja puit jääb kättesaadavaks aeglase kasvuga ja väiksema konkurentsivõimega samblikele (Rogers 1990). Sealjuures näitas Lõhmus (2003), et juurepaljandite samblikekooslused erinevad teistest metsas esinevatest mikroelupaikade samblikukooslustest.

Juurepaljandid ja tekkinud mullavallid ja augud loovad sobivad tingimused erineva nõudlusega samblikele (Staniaszek-Kik & Szczepańska 2011), näiteks valgus- või niiskusenõudlikele, ning puistu tasemel liigirikkus võib selles mikroelupaigas ulatuda mitmekümne liigini (Lõhmus et al. 2007, 2010). Olulised omadused juurepaljandi kui elupaiga asustamisel on paljandi suurus ja vanus (Lõhmus et al. 2010), mis omakorda loob tõenäoliselt samblikele spetsiifilisi mikroelupaiku. Kuuse juurepaljanditel on näiteks väga sagedaseks liigiks *Chaenotheca furfuracea* ja ka punasesse nimestikku kuuluv Eestis haruldane samblik *C. gracilentia* (Lõhmus et al. 2010). Parimad tingimused samblike arenemiseks tuuleheitel on just juurepaljanditel. Selle mikroelupaiga spetsiifilisus tuleneb kuivematest tingimustest ning suurest valguse kättesaadavusest, seda tänu langenud puudest tekkivatele häiludele puude võras, mis muidu võiks samblike kasvu tuuleheitejuurestikel limiteerida (Humphrey et al. 2002). Puu mahalangemisest alles jäänud lohk võib olla sobivaks mikroelupaigaks niiskeid ja varjulisi tingimusi eelistavatele samblikele, sest lohku jõuab vähe valgust ning perioodiliselt esineb seal püsiv vihma- ja

lumesulamisvesi. Sellised tingimused ei soosi aga niivõrd samblike kasvu, kui juurepaljanditel. Samblike vähesus tuuleheite lohus on sageli põhjustatud ka paksust varise kihist ja ka konkurentsist sammalde ja soontaimedega. Juurepaljandilt mahavarisev muld moodustab mullavalle, mis on küll kuivemad mikroelupaigad, ent ebastabiilsuse tõttu madalama samblike esinemisega kui tuuleheite püsivad mullad (Staniaszek-Kik & Szczepańska 2011).

#### **2.2.4 Puuõõnsused**

Puuõõnsused ning sealne kõdupuit on mitmete samblikele eriline mikroelupaik, kuna õõnsuses on nende jaoks sobiv pH ja niiskustingimused ning puuõõnsuse sisemus on palju stabiilsema temperatuuri ja suhtelise niiskusega, kui väline osa (Stokland et al. 2012).

Muutused kõdupuidus sõltuvad muu seas ka sellest, kui palju varist jõuab väljastpoolt õõnsusesse. Kui kõdu veesisaldus on küllalt kõrge, siis auramise tõttu on võrreldes välistingimustega õõnsuses kogu päeva jooksul jahedam, öösel aga soojem. Lämmastikku on kõdus aga umbes 1%, ehk kolm korda rohkem kui kõdunemata puul ja kaks korda enam kui kõduneval puul (Stokland et al. 2012). Lisaks on puuõõnsuses oleval kõdul väga kõrge pH (keskmine 8,2). See seletab ka kõrgemaid pH väärtusi puuõõnsusest allpool olevas piirkonnas, kuna vihmaveega jõuab osa kõdust ka väljapoole õõnsusi (Fritz et al. 2010).

#### **2.2.5 Tüügaspuude kõdupuit**

Surnud puu tüüpidest on tüügaspuudel kõige valgusküllasemad ja kuivemad mikroelupaigad, mis sobivad substraadina samblikele paremini kui sammaldele (Chlebicki et al. 1996, Muhle & LeBlanc 1975). Kuna koore happelisus ei muutu pärast puu surma (Kuusinen 1996), siis puuliigi spetsiifiline samblikukooslus püsib ka koorega tüügestel, kuid need hakkavad puidu paljandumisel tasapisi taanduma. Tüügaspuu kõdunemise käigus paljandub puit ning tüüka eri osades kõduneb see sageli erinevalt. Taolised erineva kõduastmega osad kujutavad samblike jaoks eri mikroelupaiku, kuna mõni samblik eelistab vähem, mõni aga hästi kõdunenud puitu (Nascimbiene et al. 2008).

Tüügaspuud on oluliseks elupaigaks kalitsioidsetele samblikele (Holien 1996, 1998, Löhmus & Löhmus 2011), kuna niiskemate tingimustega lamapuudelt tõrjuvad samblad ja porosambliku liigid (*Cladonia* spp) nad välja (Holien 1996). Tüügaspuude valgusrikastes tingimustes saavad nad ka hästi hakkama, sest viljakehadel esineb kirme, mis kaitseb eoseid UV-kiirguse eest (Rikkinen 1995). Oma uuringus Alam-Pedja looduskaitseala vanades soometsades leidsid Löhmus & Löhmus (2001), et kalitsioidsete samblike katvus ja liigirikkus oli suurem kooreta kui koorega tüügestel ja elavatel puudel.

Enamik puitu asustavatest kalitsiididest olid aga mittelihheniseerunud saproobsed seened (perekondadest *Chaenothecopsis*, *Mycocalicium* ja *Microcalicium*). Lihheniseerunud kalitsiididest leiti kooreta tüügastelt liike perekondadest *Calicium* ja *Chaenotheca*.

### **2.2.5 Kändude mikroelupaigad**

Kändudel esineb samblike jaoks mitmesuguseid mikroelupaikasad, mida kujundavad peamiselt kännu väliskuju, puidu paljandumine ja kõduaste ning valgus- ja niiskustingimused. Kännu väliskuju puhul on oluline, et saetud kännul on sile tasapind, kuid looduslikult tekkinud kändudel üldiselt seda pole. Näiteks on mitmetele samblikuliikidele sobivateks mikroelupaikadeks saagimise järel või tuulemurrutõttu kaheks või rohkemaks tasapinnaks jaotunud kännu pind (Caruso & Rudolphi 2009). Kõrgemad kännud on enam eksponeeritud valgusele ja tuulele, seetõttu on nad sobivaks mikroelupaigaks kuivatolerantsetele samblikele (Söderström 1988). Kännud, mille serva on saagimisest jäänud vertikaalset puiduosa, loovad varjulise keskkonna kännu pinnale ja seetõttu asustavad selle paiga rohkem varju eelistavad samblikuliigid, näiteks liigid *Cladonia arbuscula*, *Cladonia botrytes*, *Lecidea Ciberrosa*, *Lepraria* spp (Caruso et al. 2008, Caruso & Rudolphi 2009). Kännu mikroelupaiga tunnustest on oluline ka puidu lagunemisaste, näiteks asustavad samblikud meelsamini kändusid, mis on vähem lagunenust kuni keskmise lagunemisastmeni (Humprey et al. 2002, Söderström 1988). Lisaks loob suurema mikroelupaikade mitmekesisuse ebakorrapärasem (nagu augud ja lõhed) ja karedam kännu pind, mis absorbeerib vett ja säilitab niiskust paremini kui tasane pind (Caruso et al. 2008).

### **3. Metsaraie mõju puistu mikrokliimale ja mikroelupaikadele**

Mitmed uuringud on näidanud, et metsaraie mõjutab oluliselt puistu mikrokliima muutusi (e.g. Ma et al. 2009, Liechty et al. 1992, Heithecker & Halpern 2006). Raie vähendab võrakatvust, mille tulemusena tekivad rohkem avatud alad ning nendes kohtades jõuab suurem kogus otsest päikesekiirgust pinnaseni, soojendades üles pinnalähedase kihi ja viies kuumust ka sügavamatesse mullakihtidesse. Mikrokliima ja taimestiku vaheliste interaktsioonide tulemusel muutub pinnalähedane kiht kuivemaks, muld aga märjemaks, kuna metsaraie tulemusena jõuab rohkem vihmavett maapinnani ja puude eemaldamisega väheneb taimede veenõudlus (väiksem transpiratsioon). Samas kuivem ja kuumem õhk, mis on põhjustatud suurenenud päikesekiirgusest võib suurendada aurustumist, mis võib vähendada mulla niiskust (Ma et al. 2009). Chen jt. (1993), viisid läbi võrdlevad mikroklimaatilised mõõtmised vanades metsades, nende servas ja lageraiega aladel. Mõõtmisandmeid koguti kahel aastal juunist septembrini. Leiti, et kõige suuremad varieeruvused mikrokliimas esinesid servaaladel, ning mõjutused olid seotud serva suunaga. Nende algne eeldus oli, et serva mikrokliima on vahepealne lageraiele ja metsa siseosale, kuid see oli nii ainult tuule- ja päikesekiirguse, aga mitte temperatuuri ja niiskuse puhul. Õhutemperatuur oli üldiselt kõige kõrgem servaalal ja kõige madalam metsa sees. Keskmised päevased mullatemperatuurid olid aga kõrgeimad lageraiega aladel ning madalaimad metsas, kus nad kõikisid ka kõige vähem. Päeva keskmine suhteline niiskus suurenes raiutud alalt metsa siseosasse. Tuulekiirus ja päikesekiirgus olid suurimad raiutud alal ja väikseimad metsa sees. Leiti, et kohalikud ilmastikuolud mõjutasid mikrokliimat, seda täheldati ööpäevaste muutustega temperatuuris ja suhtelises niiskuses. Tuul mõjutas servaalade temperatuuri ja niiskusrežiimi. Raiesmike tugevamad tuuled aitavad õhku segada, kandes soojuse ja niiskuse ümbritsevatele aladele ja vähendades nii ümbritsevate alade muutusi õhutemperatuuris ja suhtelises niiskuses. Serva läheduses on tuul aga nõrgem, luues nii stabiilsed tuuleolud ning ekstreemsema õhutemperatuuri ja niiskuse servaalal. Kuigi uuringus mõõdeti mulla temperatuuri, ei kogutud andmeid mullapinna katvuse kohta (varise ja taimestikuga), mis samuti mõjutavad mulla temperatuuri.

#### **3.1 Mõju tigude mikroelupaikadele**

Hylander jt. (2004) uurisid Rootsis metsaraie mõju tigudele 15 puistus, mis paiknesid piki ojade kaldaid. Enamik liike olid negatiivselt mõjutatud raietegevusest, kuid oli ka selgeid erinevusi tundlikkuse osas. Üldiselt leiti, et varis muutus pärast raiumist tigudele ebasoodsaks elupaigaks. Samas aga mõnes kohas, kuhu olid jäetud säilikpuud, jäi maapinnal kasvav samblakate puutumatuks, mis omakorda kaitses varist otsese päikesekiirguse eest. Kõige märjematel raiealadel, mis olid kaetud

kahjustamata samblakattega olid teod kaitstud. See tulemus näitab, et väikesed niisked paigad, nt madalad lohud ja lõhed maapinnas, sobivad tigudele pagulaks. Sellised mikroelupaigad on olulised tigude pikaajaliseks ellujäämiseks.

Ström jt. (2009) uurisid samuti metsaraie mõju tigudele Põhja-Rootsi ojaäärsetes metsades. Kuid nad võrdlesid varises elavate tigude liigirikkust ja arvukust kolmeteistkümnes vanas poollooduslikus metsas ja kolmeteistkümnes noores metsas (mis olid jõudnud areneda 40-60 aastat pärast metsaraiet). Teod koguti niisketest mikroelupaikadest, nagu kivirahnude ja puutüvede lähedalt ja õõnsustest. Noortest puistutest leiti keskmiselt 135 koda ja 9,5 liiki, mis oli märkimisväärselt kõrgem võrreldes vana metsaga, kust leiti 58,1 koda ja 6,9 liiki. Ainult kaks kuueteistkümnest liigist eelistasid elupaigana noore metsa asemel vana.

Intensiivse metsamajandamise või tuulemurru tõttu on Euroopa ja Põhja-Ameerika leht- ja okasmetsades viimasel kümnendil muutunud invasiivseks liigiks verev lemmalts (*Impatiens glandulifera*), sest sõltub metsahäiringutest (Ruckli et al. 2013). Ruckli jt. (2013) leidsid oma uuringus, et tigude liigirikkus suurenes vastusena *I. glandulifera* invasioonile. Raiejärgse avatud võrastikuga metsades oli tigude arvukus suurem võõrliigiga proovialadel, kui nendel, kuhu liik ei olnud sisse tunginud. *I. glandulifera* mõjutab teoliikide koosseisu mulla niiskuse kaudu. Mõõtmised näitasid, et mulla niiskus oli suurem ja päevased mulla temperatuurid madalamad nendel proovialadel, kus esines liik *I. glandulifera* kui nendes paikades, kus oli kohalik taimestik. Muutunud mikrokliima tingimused olid eriti sobivad laialt levinud ja üleujutust taluvatele teoliikidele.

### **3.2 Mõju samblike mikroelupaikadele**

Vanades metsades on suurem kogus erineva lagunemisastmega surnud puitu (tüükad, puunotid) kui majandatud metsades (Liira et al. 2007, Lõhmus & Kraut 2010), mis on oluline mikroelupaik samblikele. Ka vanadel metsapuudel on rohkelt mikroelupaikasid (näiteks puuõõnsused kõduga ja ilma, puukoorelõhed, armid, vaik, kühmud, ebaühtlased võrastikud), mida liigid saavad asustada (Michel & Winter 2009). Michel & Winter (2009) leidsid, et vahetult peale metsade raiumist oli keskmine mikroelupaikade arv 115 mikroelupaika/ha kohta, vanades looduslikes metsades oli see aga 745 mikroelupaika/ha kohta.

Metsaraie mõju mikroelupaikadele ja sedakaudu samblikele ilmestab Bunnell jt. (2008) töö, kus uuriti kas ilmneb erinevusi raiutud (20-30 aastat pärast raiet) ja raiumata metsade sama lagunemisastmega puidul elavate samblike liigirikkuse vahel. Nad ei leidnud olulist erinevust liigirikkuses või samblike

katvuses, kuid liigiline koosseis erines (raiumata aladel oli rohkem pisisamblikke, raiutud aladel aga suursamblikke). Leiti, et substraadi omadustel, nagu diameeter ja lagunemisaste, oli kõige suurem mõju samblike liigirikkusele. Parima lagunemisastmega (“pehmed” puunotid olid eelistatud “kõvadele”) mahalangenud puude hulk oli ligikaudu 3 korda suurem seal, kus raiet polnud toimunud.

Esseen (2006) oma uuringus näitas, et oksa-tuustsambliku (*A. sarmentosa*) paiknemine vanades metsades oli põhjustatud substraadi kättesaadavusest (puude suurus) ja nad oletasid, et ka muutustest mikrokliimas (siseosas on palju stabiilsem mikrokliima kui serva aladel), mistõttu samblike talluste maksimumpikkus oli metsa servaalal neli korda väiksem ja mass 16 korda väiksem võrrelduna metsa sisemise osaga ning mass vähenes ühtlaselt siseosast välisosani.

## 4. Arutelu

Eelpool refereeritud teaduskirjanduse põhjal võib arvata, et liigid kasvavad või esinevad spetsiifilistes mikroelupaikades, sest seal on nende jaoks sobivad mikroklimaatilised tingimused, kuid lisaks sellele mõjutavad neid elupaikades ka muud tegurid (konkurents, pH, toidu kättesaadavus). Sageli seostatakse uuringutes liikide esinemist teatud mikroklimaatiliste tingimuste või mikroelupaiga omadustega kaudselt (Kappes et al. 2006, 2009, Mežaka et al. 2012, Lõhmus & Lõhmus 2011) ning täpseid mõõtmisi on läbi viidud veel väga vähe (Ranius et al. 2008, Ruckli et al. 2013). Probleemne on ka see, et nii mikroelupaiga kui ka mikrokliima mõistet käsitletakse uuringutes suhteliselt vabalt ning ühest definitsiooni on raske leida kummalegi.

Kokku leidsin tigu kohta vaid ühe töö, kus kaasati mikrokliima uurimiseks mõõtmisjaamu ning oli võimalik otseselt seostada liigi esinemist mikroelupaigas sealse mikrokliimaga (Ruckli et al. 2013). Samblike kohta leidsin kolm tööd, kus oli mikroelupaiga mikrokliimat otseselt mõõdetud. Üks mõõtmine tehti korbalõhedes (Ranius et al. 2008) ja kaks mõõtmist võrastikes (Coxson & Coyle 2003, Campbell & Coxson 2001). Metsamaastikul esineb aga mitmeid samblike kasvupindu, nagu kännud, tüügaspuid ja tuuleheite juurepaljandid, mida asustab eripärane liigiline koosseis (nt. Holien 1996, Lõhmus & Lõhmus 2001, Caruso & Rudolphi 2009, Staniaszek-Kik & Szczepańska 2001) ning mille mikroklimaatilisi omadusi ei ole seni veel täpselt mõõdetud.

Nii võib näiteks samblike liigilise koosseisu alusel oletada, et mikroklimaatilised tingimused kännu eri tasapindadel ja vertikaalsel puiduosal on erinevad (Caruso & Rudolphi 2009) ja sedakaudu kujutavad nad ka eri mikroelupaiku. Kuid milline on nende mikrokliima võrdlevalt raiesmikul ning metsas ning ka teiste kõdupuidu kasvupinna (tüügas- ja lamapuu) mikroelupaikadega võrreldes, vajaks edasisi uuringuid.

Mitmete samblikeuuringute (e.g. Fritz & Heilmann-Clausen 2010, Ranius et al. 2008, Jüriado et al. 2009) põhjal kujundavad mikroelupaiga tingimusi mitmed tegurid – näiteks nii mikrokliima kui ka koore pH ja sammalde konkurents mistõttu on mikroelupaiga uuringutel oluline jälgida mitmete tegurite koosmõju. Sama kinnitavad ka tigu mikroelupaigauuringud (Szybiak et al. 2009, Kappes et al. 2009), näiteks lisaks lamapuidu kui sobiva mikroelupaiga mikroklimaatilistele tingimustele (niiskus ja vähene valgus) oli tigu oluline ka lamapuidul kättesaadav toit ja kõrgem pH kui ümbritseval mullapinnal (Kappes 2005, Kappes et al. 2006, 2007).

Mikroelupaikade ning sealse mikrokliima kohta on teadmiste puudujääke ka geograafilises mastaabis.

Näiteks vihmametsades on võrastiku mikrokliima kohta tehtud märgataval arvul uuringuid (e.g. Sillett et al. 1995, Gehrig-Downie et al. 2011, Dickinson et al. 1993), ent samalaadsed teadmised parasvöötme kohta on kasinad. Kuna aga vihmametsa kliima erineb suuresti parasvöötme omast, siis ei saa neid andmeid kasutada parasvöötmes elavate liikide mikroelupaikade eelistuste ning tingimuste selgitamiseks.

Mikrokliimamõõtmisi metsades on vähe läbi viidud tõenäoliselt seetõttu, et mõõtmisaparaatide hinnad on väga kõrged ja nende väljaarendamine on keerukas, paljuski seetõttu, et nad peavad olema vastupidavad välitingimustele ja loomade kahjustustele ning energiatõhusad ja vähest hooldust vajavad (Szewczyk et al. 2004, Chen et al. 1993).

## 5. Kokkuvõte

Antud uurimistöö eesmärgiks oli anda ülevaade erinevatest parasvöötme metsade mikroelupaikadest ja nende mikrokliimast tigude ja samblike näitel, et saada teada, miks liigid kasvavad või esinevad spetsiifilistes mikroelupaikades ning kas see on seotud sealsete mikroklimaatiliste või muude tingimustega.

Kuna täpseid mikroklimaatilisi mõõtmisi on tehnika arenedes hakatud tegema alles suhteliselt hiljuti, siis ei ole veel teada kuigi palju sellest, millised mikrokliima omadused ja kui palju puistu sees varieeruvad. Siiski on teada, et mikrokliima varieerub puistu siseosast servani ning et kõige suuremad varieeruvused esinevad metsa servaaladel ja on seotud serva suunaga (suund ilmakaarele).

Kaudsete ja otsete mõõtmistega on leitud, et muutused samblike ja tigude mikroelupaikade mikrokliimas mõjutavad nende füsioloogiat ja paljunemist. Teaduslikus kirjanduses on käsitletud mitmeid mikroklimaatilisi tegureid, mis piirkonnas paiknevate tigude ja samblike elutegevust mõjutavad. Näiteks tigude ellujäämine sõltub suuresti mikroelupaiga niiskustasemest, sest nende keha koosneb suure osas veest. Liialt madala vee hulga korral kehas on ka nende elutegevus pärsitud. Kõrgenenud temperatuurid vähendavad tigude munade elujõulisust ja pidurdavad samblike kasvukiirust (suurenenud respiratsiooni tõttu). Samblike kasvukiirus ja tõenäoliselt tigude vananemine on korrelatsioonis pealelangeva valguskiirgushulgaga. Kõrgem temperatuur, suurem kiirgushulk ja madalam niiskus mikroelupaigas, põhjustavad samblikele mikroklimaatilist stressi, mis mõjutab apoteetsiumite hulka ja tõenäoliselt ka samblike isiidide olemasolu ja rohkust.

Läbitöötatud kirjandusest saadud tulemuste põhjal võib väita, et organisme ei mõjuta nende mikroelupaikades ainult sealne mikrokliima, vaid ka muud tegurid. Samblike mõjutab sageli lisaks konkurents mikroelupaiga pärast sammaldega ja muutused puukoore pH-s. Tigusid mõjutavad peale lamapuidul ja lehevarises olevate mikroklimaatiliste tingimuste ka sealne toidu olemasolu ja samuti pH tingimused.

Kuna väga vähe on läbi viidud mikroelupaikade otseid mikroklimaatilisi mõõtmisi, siis on sageli mikroelupaiga ja mikrokliima vaheline seos jäänud kaudsete hinnangute tasemele. Seepärast tuleks liikide elupaiga uuringutes enam tähelepanu pöörata võrdlevatele otsestele mikrokliima mõõtmistele, pöörates lisaks tähelepanu ka muudele mikroelupaiga tingimustele.

## **Microhabitats and their microclimate in the temperate latitude forests by the example of lichens and snails**

Johanna Poolamets

### **6. Summary**

The aim of the current research was to give an overview of the microhabitats and their microclimate in the temperate latitude forests by using snails and lichens as example organisms. This information would enable us to find out why different species grow or occur in specific microhabitats and whether it is linked to the microclimatic conditions of the area or to other parameters.

The accurate microclimatic measurements have been applied relatively recently due to modern technological development in the current field. Because of this, the knowledge of what which microclimatic conditions and to what extent vary within a stand, is vague. However, it is known that microclimate varies from the center toward the edge of the stand. The largest variations occur in the edge of the forest area and are related to the edge direction (point of the compass).

Indirect and direct measurement results show that changes in microhabitat microclimate have an effect on the physiology and reproduction processes of snails and lichens. Also other microclimatic factors affect their functioning. For example, the microhabitat humidity level has a strong influence on the snail survivor. Their body is composed largely of water and inadequate water levels in the snail organism suppress its normal functions. Higher temperatures diminish snail egg survival and lichen growth rate and probably the aging of the snails correlate with the intercepted radiation amount. Studies show that higher temperature and radiation rates with lower moisture levels in the microhabitat are the cause of lichen microclimatic stress. This affects the amount of apothecia existence and most likely the abundance of isidia.

Based on the studied scientific literature, it appears that not only the local microclimate but also other factors influence the organisms in the respective microhabitat. Besides microclimate factors, lichens are often affected by the competition with mosses and tree bark pH changes. The snails are affected by the microclimatic conditions on the coarse woody debris and leaf litter, as well by the availability of food and pH levels.

The lack of research on microclimatic measurements in different microhabitats only allows to draw indirect estimates on the connection between microhabitats and microclimate. Therefore more attention should be paid on comparative direct microclimate measurements, taking into account other conditions in the microhabitat.

## **7. Tänuavaldused**

Töö kirjutamisel tänan suure abi, kommentaaride ja ettepanekute eest oma juhendajaid Piret Lõhmust ja Liina Remmi. Tänan ka kõiki oma lähedasi, kes olid pingelistel hetkedel suureks vaimseks toeks.

## 8. Kasutatud kirjandus

### Teadusartiklid ja teadustööd

- Abele, S. E. 2010. Gastropod diversity in the boreal mixedwood forest of northern Alberta—variation among forest types and response to partial harvesting. - M.S. Thesis. Edmonton, Alberta: University of Alberta. 107 pp.
- Antoine, M. A. and McCune, B. 2004. Contrasting Fundamental and Realized Ecological Niches with Epiphytic Lichen Transplants in an Old-Growth Pseudotsuga Forest. - *The Bryologist* 107(2): 163-173.
- Asami, T. 1993. Interspecific differences in desiccation tolerance of juvenile land snails. - *Functional Ecology* 7: 571-577.
- Bunnell, F. L., Spribille, T., Houde, I., Goward, T. and Bjork, C. 2008. Lichens on down wood in logged and unlogged forest stands. - *Can. J. For. Res.* 38: 1033-1041.
- Campbell, J. and Coxson, D. S. 2001. Canopy microclimate and arboreal lichen loading in subalpine spruce–fir forest. - *Can. J. Bot.* 79: 537-555.
- Caruso, A., Rudolphi, J. and Thor, G. 2008 Lichen species diversity and substrate amounts in young planted boreal forests: A comparison between slash and stumps of *Picea abies*. - *Biological conservation* 141: 47-55.
- Caruso, A. and Rudolphi, J. 2009. Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. - *The Bryologist*, 112: 520-531.
- Chen, J., Franklin, J. F. and Spies, T. A. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. - *Agricultural and Forest Meteorology* 63: 219-237.
- Chen, J. and Franklin, J. F. 1997. Growing season microclimate variability within an old-growth Douglas-fir forest. - *Climate Research* 8: 21-34.
- Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosfoske, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L. and Franklin, J. F. 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. - *BioScience*, 4: 288-297.
- Chlebicki, A., Zarnowiec, J., Cieslinski, S., Klama, H., Bujakiewicz, A. and Zaluski, T. 1996. Epixylites, lichenicolous fungi and their links with different kinds of wood. - *Phytocoenosis* 8: 75-111.

- Coxson, D. S. and Coyle, M. 2003. Niche partitioning and photosynthetic response of alectorioid lichens from subalpine spruce – fir forest in north-central British Columbia, Canada: the role of canopy microclimate gradients. - *Lichenologist* 35(2): 157-175.
- Culberson, W. L. 1955. The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of northern Wisconsin. - *Ecol Monogr* 25: 215-231.
- Dickinson, K. J. M., Mark, A. F. and Dawkins, B. 1993. Ecology of lianoid/ epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, Haast Ecological District, New Zealand. - *Journal of Biogeography* 20: 687-705.
- Esseen P.-A. 2006. Edge influence on the old-growth forest indicator lichen *Alectoria sarmentosa* in natural ecotones. - *Journal of Vegetation Science* 17: 185-194.
- Fritz, Ö. and Heilmann-Clausen, J. 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). - *Biological Conservation* 143: 1008-1016.
- Gauslaa, Y., Ohlson, M. and Rolstad, J. 1998. Fine-scale distribution of the epiphytic lichen *Usnea longissima* on two even-aged neighbouring *Picea abies* trees. - *Journal of Vegetation Science* 9: 95-102.
- Gauslaa, Y., Lie, M., Solhaug, K. A. and Ohlson, M. 2006. Growth and ecophysiological acclimation of the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in forests with contrasting light climates. - *Oecologia* 147: 406-416.
- Gehrig-Downie, C., Obregon, A., Bendix, J. and Gradstein, S. R. 2011. Epiphyte Biomass and Canopy Microclimate in the Tropical Lowland Cloud Forest of French Guiana. - *BIOTROPICA* 43(5): 591-596.
- Heller, J. 1990. Longevity in molluscs. *Malacologia* 31: 259-295.
- Holien, H. 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the caliciales in a suboceanic spruce forest area in Central Norway. - *Lichenologist* 28: 315-330.
- Holien, H. 1998. Lichens in spruce forest stands of different successional stages in central Norway with emphasis on diversity and old growth species. - *Nova Hedwigia* 66: 283-324.
- Humphrey, J. W., Davey, S., Peace, A. J., Ferris, R. and Harding, K. 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. - *Biol. Conserv.* 107: 165-180.
- Hylander, K., Nilsson C. and Göthner, T. 2004. Effects of Buffer-Strip Retention and Clearcutting on Land Snails in Boreal Riparian Forests. - *Conservation Biology*, 4: 1052-1062.

- Jüriado, I., Liira, J., Paal, J. and Suija, A. 2009. Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. - *Biodivers Conserv* 18: 105-125.
- Kappes, H. 2005. Influence of coarse woody debris on the gastropod community of a managed calcareous beech forest in Western Europe. - *Journal of Molluscan Studies* 71(2): 85-91.
- Kappes, H. 2006. Relations between forest management and slug assemblages (Gastropoda) of deciduous regrowth forests. - *Forest Ecology and Management* 237: 450-457.
- Kappes, H., Jabin, M., Kulfan, J., Zach, P. and Topp, W. 2009. Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests. - *Forest Ecology and Management* 257: 1255-1260.
- Kralka, R. A. 1986. Population characteristics of terrestrial gastropods in boreal forest habitats. - *American Midland Naturalist* 115: 156–164.
- Kuczynska, A. and Moorkens, E. 2010. Micro-hydrological and micro-meteorological controls on survival and population growth of the whorl snail *Vertigo geyeri*. Lindholm, 1925 in groundwater fed wetlands. - *Biological Conservation* 143: 1868-1875.
- Kuusinen, M. 1996. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. – *Lichenologist* 28: 443-463.
- Liechty, H. O., Holmes, M. J., Reed, D. D. and Mroz, G. D. 1992. Changes in microclimate after stand conversion in two northern hardwood stands. - *Forest Ecology and Management* 50: 253-264.
- Liira, J., Sepp, T. and Parrest, O. 2007. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. - *Forest Ecology and Management* 250: 34-46.
- Locasciulli, O. and Boag, D. A. 1987. Microdistribution of terrestrial snails (Stylommatophora) in forest litter. - *The Canadian Field-Naturalist* 101: 76-81.
- Lõhmus, P. and Lõhmus, A. 2001. Snags, and their lichen flora in old Estonia peatland forests. - *Ann. Zool. Fenn.* 38(4): 265-280.
- Lõhmus, P. 2003. Composition and substrata of forest lichens in Estonia: a meta-analysis. - *Folia Cryptog. Estonica* 40: 19-38.
- Lõhmus, A., Lõhmus, P. and Vellak, K. 2007. Substratum diversity explains landscape-scale covariation in the species richness of bryophytes and lichens. - *Biol. Conserv.* 135: 405-414.

- Lõhmus, A., Kraut, A. 2010. Stand structure of hemiboreal old-growth forests: characteristic features, variation among site types, and a comparison with FSC-certified mature stands in Estonia. - *For. Ecol. Manage.* 260: 155-165.
- Lõhmus, P., Turja, K. and Lõhmus, A. 2010. Lichen communities on treefall mounds depend more on root-plate than stand characteristics. - *Forest Ecology and Management* 260: 1754-1761.
- Ma, S., Concilio, A., Oakley, B., North, M. and Chen, J. 2009. Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. - *Forest Ecology and Management* 259: 904-915.
- Marmor, L., Tõrra, T., Saag, L. and Randlane, T. 2012. Species Richness of Epiphytic Lichens in Coniferous Forests: the Effect of Canopy Openness. - *Annales Botanici Fennici*, 49(5): 352-358.
- Marmor, L., Tõrra, T., Saag, L., Leppik, E. and Randlane, T. 2013: Lichens on *Picea abies* and *Pinus sylvestris* – from tree bottom to the top. - *Lichenologist* 45: 51-63.
- Martinez, I., Flores, T., Ojalora, M. G. A., Belinchon, R., Escudero, A., Prieto, M. and Arat, G. 2012. Multiple-scale environmental modulation of lichen reproduction. - *Fungal biology* 116: 1192-1201.
- McCune, B., Rosentreter, R., Ponzetti, J. M. and Shaw, D. C. 2000. Epiphyte habitats in an old conifer forest in Western Washington, U.S.A. - *Bryologist* 103: 417-427.
- Mežaka, A., Brūmelis, G., Piterāns A. and Printzen, C. 2012. Distribution of *Lepraria* in Latvia in relation to tree substratum and deciduous forest type. - *Ann. Bot. Fennici* 49: 162–170.
- Michel, A. K. and Winter, S. 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. - *Forest Ecology and Management* 257: 1453-1464.
- Mistry, J. and Berardi, A. 2005. Effects of phorophyte determinants on lichen abundance in the cerrado of central Brazil. - *Plant Ecol* 178: 61-76.
- Muhle, H. and LeBlanc, F. 1975. Bryophyte and lichen succession on decaying logs. I. Analysis along an evaporational gradient in eastern Canada. - *J. Hattori Bot. Lab.* 39: 1–33.
- Müller, J., Strätz, C. and Hothorn, T. 2005. Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. - *European Journal of Forest Research* 124: 233-242.
- Nascimbiene, J., Marini, L., Motta, R. and Nimis, L. P. 2008. Lichen diversity of coarse woody habitats in a *Pinus-Larix* stand in the Italian Alps. - *The Lichenologist* 40(2): 153-16.

- Nicolai, A., Vernon, P., Lenz, R., Lannic, J., Briand, V. and Charrier, M. 2013. Well Wrapped Eggs: Effects of Egg Shell Structure on Heat Resistance and Hatchling Mass in the Invasive Land Snail *Cornu aspersum*. - *J. Exp. Zool.* 319: 63-73.
- Niemelä, J. 1997. Invertebrates and boreal forest management. - *Conservation Biology* 11: 601-610.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F., Olausson, B. 2004. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests, - *Biol. Conserv.* 117: 1–10.
- Palmqvist, K. and Sundberg, B. 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. - *Plant, Cell and Environment* 23: 1–14.
- Parker, G. G., Harmon, M. E., Lefsky, M. A., Chen, J. Q., Van Pelt, R., Weis, S. B., Thomas, S. C., Winner, W. E., Shaw, D. C. and Frankling, J. F. 2004. Three-dimensional Structure of an Old-growth *Pseudotsuga-tsuga* Canopy and its Implications for Radiation Balance, Microclimate, and Gas Exchange. - *Ecosystems* 7(5): 440-453.
- Pollard, E. 1975. Aspects of ecology of *helix pomatia* L. - *Journal of Animal Ecology* 44: 305-329.
- Prior, D. J. 1984. Analysis of contact-rehydration in terrestrial gastropods: osmotic control of drinking behaviour. - *Journal of Experimental Biology* 111: 63-73.
- Ranius, T., Johansson, P., Berg, N. and Niklasson, M. 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. - *J Veg Sci* 19: 653-662.
- Renhorn, K., Esseen, P., Palmqvist, K. and Sundberg, B. 1997. Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. - *Oecologia* 109: 1-9.
- Rikkinen, J. 1995. What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. - *Bryobrothera* 4: 1–239.
- Rogers, R. W. 1990. Ecological strategies of lichens. - *Lichenologist* 22: 149-162.
- Ruckli, R., Rusterholz, H.-P. and Baur, B. 2013. Invasion of *Impatiens glandulifera* affects terrestrial gastropods by altering microclimate. - *Acta Oecologica* 47: 16-23.
- Serusiaux, E. 1989. Liste rouge des macrolichens dans la Communauté Européenne. Centre de Recherches sur les Lichens. - Département de Botanique, Liege.

- Sillett, C. S., Gradstein, S. R., Griffin, D. 1995. Bryophyte Diversity of Ficus Tree Crowns from Cloud Forest and Pasture in Costa Rica. - *The Bryologist* 98 (2): 251-260.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Staniaszek-Kik, M. and Szczepańska, K. 2011. Lichen biota of tree fall disturbances in the Polish part of the Karkonosze Mts (West Sudety Mts). - *Čas. Slez. Muz. Opava (A)* 60: 139-146.
- Steensma, K., Lilley, P. and Zandberg, H. 2009. Life history and habitat requirements of the Oregon forestsnail, *Allogona townsendiana* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Polygyridae), in a British Columbia population. - *Invertebrate Biology* 128(3): 232-242.
- Ström, L., Hylander, K., Dynesius, M. 2009. Different long-term and short-term responses of land snails to clear-cutting of boreal stream-side forests. - *Biological Conservation* 142: 1580-1587.
- Sundberg, B., Ekblad, A., Näsholm, T. and Palmqvist, K. 1999. Lichen respiration in relation to active time, temperature, nitrogen and ergosterol concentrations. - *Functional Ecology* 13: 119-125.
- Szewczyk, R., Osterweil, E., Polastre, J., Hamilton, M., Mainwaring, A. and Estrin, D. 2004. Habitat monitoring with sensor networks. - *Communications of the ACM* 47: 34-40.
- Szybiak, K., BŁoszik, J., Koralewska-Batura, E. and GoŁdyn, B. 2009. Small-scale distribution of wintering terrestrial snails in forest site: relation to habitat conditions. - *Polish journal ecology* 57: 525-535.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. - *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Söderström, L., 1988. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. - *Nord. J. Bot.* 8: 89-97.
- Tønsberg, T., Gauslaa, Y., Haugan, R., Holien, H. and Timdal, E. 1996. The threatened macrolichens of Norway – 1995. - *Sommerfeltia* 23: 1-283.
- Urbański, J. 1964. Ślimak winniczek *Helix pomatia* L. – jego systematyka, biologia, znaczenie gospodarcze i ochrona [The Roman snail, *Helix pomatia* – its systematic, biology, economical and conservation value] – *Ochr. Przyr. Kraków*, 29: 215-254. (in Polish).
- Volker, N. 1986. The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. - *Oecologia (Berlin)* 69: 148-160.

Willis, J. C., Bohan, D. A., Powers, S. J., Choi, Y. H., Park, J. and Gussin, E. 2008. The importance of temperature and moisture to the egg-laying behaviour of a pest slug, *Deroceras reticulatum*. - *Ann Appl Biol* 153: 105–115.

Wäreborn, I. 1979. Reproductive success of two species of land snails in relation to calcium salts in forest litter. - *Malacologia* 18: 177–180.

### **Raamatud**

Cook, A. 2001. Behavioural ecology: on doing the right thing, in the right place at the right time. - In: Barker, G. M. (ed.), *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingfort, pp. 447-487.

Heller, J. 2001. Life History Strategies. - In: Barker, G. M. (ed.), *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingfort, pp. 413-447.

Luchtel, D. L. and Deyrup-Olsen, I. 2001. Body Wall: Form and function. - In: Barker, G. M. (ed.), *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingfort, pp. 147-178.

Speiser, B. 2001. Food and feeding behavior. - In: Barker, G. M. (ed.), *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingfort, pp. 259-288.

Stokland, J. N., Siitonen, J. and Jonsson, B. G. 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. - Cambridge University Press, Cambridge, UK.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, \_\_\_\_\_ Johanna Poolamets \_\_\_\_\_ (autori nimi)  
(sünnikuupäev: 30.11.1990 \_\_\_\_\_)

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

**Mikroelupaigad ja sealne mikrokliima parasvöötme metsades samblike ja tiguide näitel**

\_\_\_\_\_,  
(lõputöö pealkiri)

mille juhendajad on Piret Lõhmus (Ph.D.) ja Liina Remm (MSc)

\_\_\_\_\_,  
(juhendaja nimi)

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2013**