

Tartu Ülikool  
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Mükoloogia õppetool

Heli Einberg

**SUKTSESSIOONILISED MUUTUSED MAAPINNASAMBLIKE  
KOOSLUSTES**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: teadur Inga Jüriado

Tartu 2014

## Sisukord

Sissejuhatus .....	4
1.1. Suktsessioon .....	7
1.1.1. Primaarne suktsessioon .....	7
1.1.1. Sekundaarne suktsessioon.....	7
1.1.3. Tsükliline suktsessioon .....	8
2. Maapinnasamblike koosluste suktsessioonilised muutused eri kliimavöötmete taimkattes ..	9
2.1. Arktilised alad (tundra).....	9
2.1.1. Häiringud arktilistel aladel.....	9
2.1.1.1. Tulekahju .....	10
2.1.1.2. Karjatamine.....	10
2.2. Parasvöötme okasmetsad e. taiga .....	11
2.2.1. Häiringud boreaalsetes metsades .....	12
2.2.1.1. Tulekahju.....	12
2.2.1.2. Karjatamine, tallamine.....	13
2.3. Parasvöötme niidud ja luited .....	14
2.3.1. Niidud .....	14
2.3.1.1. Häiringud niitudel .....	15
2.3.1.1.1. Karjatamine .....	16
2.3.1.1.2. Tulekahju .....	16
2.3.2. Luited .....	17
2.3.2.1. Häiringud luidetel.....	19
2.3.2.1.1. Karjatamine, tallamine ja niitmine .....	19
2.3.2.1.2. Erosioon.....	20
2.3.2.1.3. Tulekahju .....	21
2.4. Ariidsed alad (kõrbed ja poolkõrbed).....	21
2.4.1. Häiringud ariidsetel aladel .....	22
2.4.1.1. Aastaaeg .....	23
2.4.1.2. Mehaaniline häiritus, tallamine ja karjatamine .....	24
2.4.1.3. Tulekahju.....	25
2.4.1.4. Tuule ja vee erosioon .....	26
3. Analüüs.....	27
Kokkuvõte .....	29

Successional changes in terricolous lichen communities.....	30
Summary .....	30
Tänuavaldused.....	31
Kasutatud kirjandus.....	32
Lisa 1. Näited erinevatest samblikest ja kooslustest vastavalt kasvukohtadele .....	38

## Sissejuhatus

Samblikud on sümbiontsed organismid, kes koosnevad seenest ehk mükobiondist ja ühest või mitmest fotobiondist, milleks võib olla kas vetikas või tsüanobakter (Nash, 2008; Trass & Randlane, 1994). Süstemaatiliselt käsitletakse samblikke lihheniseerunud seenentena (Nash, 2008). Mükobiondiks on samblikul tavaliselt kottseen, vähestel juhtudel kandseen. Fotobiondina esineb sambliku sees kas rohevetikas või tsüanobakter. Mõlemad on võimelised fotosünteesi abil tootma anorgaanilistest ühenditest orgaanilisi. Ühes samblikuliigis on mükobiondiks alati üks ja kindel seeneliik, kuid fotobiondina võib samas samblikus esineda erinevatest liikidest või isegi perekondadest pärinev vetikas või tsüanobakter (Trass & Randlane, 1994).

Üldiselt eristatakse kolme talluse vormi, mis jaotatakse morfoloogia ehk väliskuju järgi: põõsassamblikud, lehtsamblikud ja kooriksamblikud ehk pisisamblikud. On ka vahepealseid vorme näiteks sültjas tallus, mille fotobiondiks on tavaliselt tsüanobakter, soomusjas ja poollehtjas e. plakoidne tallus (Nash, 2008; Trass & Randlane, 1994). Põõsassambliku tallus on püstine või rippuv, enamasti tugevasti jagunenud lintjateks, pulkjateks või niitjateks harudeks. Lehtsamblike tallus on tervikuna lamenenud, lehtja või plaatja kujuga ning servadest hõlmadeks jaotunud. Tallus kinnitub alumise poolega substraadile, kinnitumisvahenditeks võivad olla ritsiinid, risoidid või naba. Kooriksamblike tallus esineb ühetaolise pulbrilise, sileda või praguneva koorikuna või kirmena, mis ei jagune harudeks ega hõlmadeks (Trass & Randlane, 1994).

Ökoloogiliselt on samblikud võimelised kohastuma väga erinevate keskkonnatingimustega kasvukohtades. Samblikud kasvavad edukalt tundras, kõrbes ja kõrgmägedes, kus nõudlikumad ja vähem vastupidavamad taimed toime ei tule. Samas ei ole aga samblikud oma aeglase kasvu tõttu võimelised konkureerima kiirelt kasvavate ja kiiresti paljunevate kõrgemate taimedega ning tõrjutakse soodsamate tingimustega kasvukohtadest välja (Trass & Randlane, 1994). Samblikud kasvavad nii puudel kui põõsastel (epifüüdid), kividel (epiliidid) ning tihtipeale koloniseerivad ka paljast mulda (epigeiidid), kus nad on tähtsad komponendid krüptogaamidest moodustunud maapinna eluskoorikus ariidsetel ja poolariidsetel aladel (Nash, 2008; Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2003). Maapinna eluskoorikuks (*biological soil crust*) nimetatakse koorikjat moodustist mullapinna peal, mis koosneb enamasti tsüanobakterite, vetikate, sammalde ja samblike kooslustest (Dojani *et al.*, 2011).

Seega, samblikud võivad kasvada paljudel erinevatel substraatidel: paljad kivi- ja kaljupinnad, taimestumata liivased alad, merest välja uhutud puit, põlengute paigad (Trass & Randlane, 1994). Boreaalsetel ja arktilistel avatud, kuivadel või metsaaladel on maapinnasamblikud laialt levinud. Epigeiidid ehk maapinnasamblikud on laialt levinud veel luidetel, nõmmedel ja niitudel, kuivadel rabadel ning tee kallakutel (Ahti & Oksanen, 1990).

Samblikud on poikilohüdrilised ehk kõiguniiskuselised organismid, kelle veesisaldus varieerub sõltuvalt ümbritseva keskkonna niiskustingimustest (Nash, 2008). Ka samblike eluvormide jaotused on otseselt mõjutatud elupaiga niiskusoludest. Koorikja tallusega samblikud on väga tolerantsed põuale ja on eriti hästi kohastunud kasvama kuivas kontinentaalses kliimas. Lehtja tallusega samblikud vajavad oluliselt rohkem niiskust ja on kohastunud kasvama niiskema kliimaga aladel. Põõsasja tallusega samblikud vajavad niiskust põhiliselt veeauru kujul ja on kohastunud kõrge atmosfääri niiskuse tasemega paikadele (Looman, 1964).

Suktsessioon on koosluste vahetus loomuliku arengu käigus. Kooslusjärgnevuse tõukejõuks on liikide võime, läbi oma elutegevuse, keskkonda muuta (Primack *et al.*, 2008). Ökosüsteemide muutumine toimub sadade kuni tuhandete aastate jooksul. Vastavat substraati asustanud organismid muudavad elutegevuse käigus kasvukoha keskkonnatingimusi, mille tagajärjeks võib olla koosluse muutus, suktsessioon. Muutunud tingimustes osutuvad konkurentsivõimelisemaks uued liigid ja hakkavad selle käigus teisi välja tõrjuma (Masing, 1992).

Autogeense suktsessiooni puhul on muutused põhjustatud ökosüsteemi sisetegurite poolt. See algab pioneerliikide koloniseerimisega asustamata piirkonda ja kestab järgkoosluste vahetumisega suhteliselt stabiilse oleku – kliimaksi – kujunemiseni (Masing, 1992).

Allogeense suktsessiooni puhul põhjustavad muutusi välistegurid. Vastavad tegurid võivad olla nii looduslikud kui ka inimtekkelised (Masing, 1992). Inimtekkeliseks teguriks on näiteks niitmine, mis aeglustab konkureerivate taimekoosluste liikidevahelist väljatõrjumise protsessi või peatab selle. Erinevad häiringud, nagu põlengud, raied, niitmine, tallamine ja teised tegurid takistavad kliimaksikoosluse väljakujunemist (Primack *et al.*, 2008).

Antud referatiivse töö eesmärgiks on anda ülevaade maapinnasamblike koosluste suktsessioonilistest muutustest eri kliimavöötmete taimkattetüüpides. Keskendutakse

põhiliselt suksessioonilistele muutustele, mida on põhjustanud erinevad häiringud (tallamine, karjatamine, põlengud, erosioon) ning esitatakse näited samblikest, mis iseloomustavad vastavaid suksessioonilisi staadiume.

Referatiivne uurimistöö on jagatud kolme ossa. Esimeses osas käsitletakse suksessiooni mõistet. Teises osas käsitletakse eraldi maapinnasamblike suksessioonilisi muutusi arktistel ja ariidsetel aladel ning parasvöötme taigas, niitudel ja luidetel. Kolmandas osas analüüsitakse erinevate kasvukohtade sarnasusi ja erinevusi ning tuuakse välja põhilised faktorid, mis suksessiooni mõjutavad.

## **1.1. Suktsessioon**

Maapinnasamblike kooslustes on eristatud kolme suktsessiooni põhitüüpi: primaarne, sekundaarne ja tsükliline (Longton, 1988).

### **1.1.1. Primaarne suktsessioon**

Primaarne suktsessioon algab pioneerliikide asustamisega taimestikuvabale kasvupinnale, millele järgneb astmeline liikide asendumine suktsessiooniliste koosluste poolt (Bates & Farmer, 1992). Samblikud on efektiivsed koloniseerijad suktsessiooni algstaadiumis, ka kuival maapinnal (Longton, 1988).

Kooriksamblikud on sageli esimesed nähtavad asustajad, kes loovad lehtja tallusega samblikele, väikesele samblapadjale ja hilisemalt arenevale põõsassamblikule sobivad kasvutingimused (Bates & Farmer, 1992).

Nii kivipinda, kui ka noore mullaga kaetud maapinda asustanud pioneerliigil on oluline mõju pinna keemilisel ja füüsilisel murenemisel. Samblikud on võimelised endasse siduma lenduvaid orgaanilisi- ja anorgaanilisi ühendeid (Bates & Farmer, 1992) ning tõstma lämmastiku kättesaadavust alles kujunevatel muldadel (Longton, 1988). Lisaks seovad samblikud vajalikke elemente nagu kaalium, väävel ja fosfor, mis soodustavad samuti lämmastiku kättesaadavust (Bates & Farmer, 1992). Samblikud on keskkonnatingimuste suhtes vähenõudlikud, kuna on suutelised adapteeruma kuivades ja ekstreemsete temperatuuridega aladel, mis on eelduseks primaarsele suktsessioonile (Longton, 1988).

### **1.1.1. Sekundaarne suktsessioon**

Sekundaarne suktsessioon on seotud häiringutega. Sekundaarne suktsessioon on laialt levinud, selle käigus võib hävida nii osa kooslusest kui ka kogu taimestik liigse külma, kuivuse, tulekahjude või teiste põhjuste tagajärjel. Näiteks, pikselöögist alguse saanud tulekahju on lokaalne sündmus tundras ja sagedane boreaalsetes metsades ning pehmema kliimaga arktilistel aladel (Longton, 1988). Samblad ja samblikud on vajalikud metsakoosluste taastamiseks ja edasiseks arenemiseks pärast tulekahju (Bates & Farmer, 1992).

Märjematel aladel, ookeanilise kliimaga kasvukohtades, on suktsessioonilised liigid asendunud niiskuslembelisemate kolooniatega, nagu näiteks turbasammalde ja perekond kilpsamblik (*Peltigera*) esindajatega (Bates & Farmer, 1992).

### 1.1.3. Tsükliline suktsessioon

Samblikukooslustes esineb tsükliline suktsessioon. Tsükliline suktsessioon algab sambliku (A) äraerodeerumisega kivipinnalt või isendi surmaga. Järgnevalt toimub paljaks jäänud pinnal isendi asendumine kas sama või teise (B) ökoloogiliselt sarnase lihheniseerunud seene liigi koloniseerimisega (Bates & Farmer, 1992). Kolmas võimalus on erodeerunud liigi (A) taaskoloniseerimine pärast vahepealse liigi (B) esinemist häiritud piirkonnas, liik B võib olla ka pioneerliik, mis loob liigile A sobivad kasvutingimused (Longton, 1988).

Jahns (1982) on uurinud pruun seensambliku (*Baeomyces rufus*) ja sammalde vahelist tsüklilist suktsessiooni. Jahns ja Ott (1982) leidsid, et samblik *B. rufus* asustab vaid kolm aastat üht elupaika. Järelikult peab ta pidevalt taasasustama teatud tingimustega elupaiku. Jahns (1982) leidis, et domineeriva samblaga kaetud substraadil samblikule sobivas varasemas elukohas leidus sambla sees küllaldaselt sambliku *B. rufus* soreede. Soreedid olid end samblalehtede külge kinnitanud ning sulandusid lendlehtedega kokku, et arendada hilisemalt nähtav tallus. Siis kui samblapadi sureb ja hakkab kõdunema, kasvab aga samblikukoloonia kiiresti edasi. Esimese kahe aasta jooksul sambliku (*B. rufus*) taasasustamisel arenevad apoteetsiumid ja suured vegetatiivsed diaspoorid, mitte aga soreedid. Kuna diaspoorid on üksteisele suhteliselt lähedal, aitavad nad kaasa ühtse samblikukoloonia moodustamisel. Kolmandal aastal hakkab tallus lagunema. Selle aja jooksul on sammal võimeline uuesti asustama sambliku *B. rufus* elupaiga. Sambliku lagunemise ajal toimub aga suurehulgaline soreedide taastootmine, mis tagab liigi jätkusuutlikkuse vastaval elupaigal.

## 2. Maapinnasamblike koosluste suktsessioonilised muutused eri kliimavöötmete taimkattes

### 2.1. Arktilised alad (tundra)

Arktiline vööde on põhjapoolseim maastikuvööde, mis hõlmab suuremat osa Arktikast. Arktilise vöötme lõunapiiriks on võetud külmakõrbete ja tundravööndi piir (EE, 1985 *sub* arktiline vööde). Põhjapolaarpiirkond hõlmab Põhja-Jäämerd koos saartega (näiteks Gröönimaa, Uus-Siberi saarestik) ning sellega piirnevate mandrite Euraasia ja Põhja-Ameerika tundravööndit (EE, 1985 *sub* arktika).

Tundra on arktiline bioom, mis asub lähisarktilises kliimavöötmes. Tundrat iseloomustab lühike jahe vegetatsiooniperiood, puude puudumine, väike bioproduksioon ja aeglane mullateke (Masing, 1992).

Põhjapoolsetele arktilistele aladele on iseloomulik pisisamblike olemasolu ja mosaiiksete kogumike teke samblikekoosluses. Lõuna- ja kesk-arktilistele aladele on iseloomulikud suursamblikud: *Flavocetraria cucullata* (harilik tundrasamblik), *F. nivalis* (lumitundrasamblik), *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) ja *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer., aga ka väikesed mulla peal kasvavad kooriksamblikud *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Körb. ja *Lopadium pezizoideum* (Ach.) Korber. (Ahti & Oksanen, 1990).

Hiljutisele moreenile liustiku ümber on iseloomulikud pioneerliikide kogumikud (samblikud *Stereocaulon* spp. (tinasamblik), *Psoroma hypnorum* (Vahl) Gray., kus liikide arv on väike (Ahti & Oksanen, 1990).

#### 2.1.1. Häiringud arktilistel aladel

Arktilises vöötmes on põhiliseks häiringutüübiks põhjapõtrade karjatamine, lisaks veel suureulatuslikud tulekahjud ning raskete masinate kasutamine. Ka lumi on oluline faktor, mis mõjutab vegetatsioonitüüpide arengut ja eristust ning samblike ilmumist arktilistes piirkondades. Lume paksus on reguleeritud elupaiga paljastusest tuultele, kusjuures tuuled on tugevad puuvabadel aladel (Ahti & Oksanen, 1990). Lumevabal ajal kaasneb tallamisega talluse fragmenteerumine, kuid padjandeid või ühtlaseid samblikuvaipu moodustavad organismid paljunevad väga edukalt ka murdunud talluse osakestega (alpi põdrasamblik

(*Cladina stellaris*), mahe põdrasamblik (*C. mitis*), nõmm-tinasamblik (*Stereocaluon paschale*)) (Crittenden, 1999).

#### **2.1.1.1. Tulekahju**

Tulekahju mõju samblikukooslustele sõltub tulekahju intensiivsusest. Madala intensiivsusega tulekahjud stimuleerivad samblike uuesti kasvamist, tugevama intensiivsusega tulekahjud viivad aga maapinna vegetatsiooni varajasse suksessioonistaadiumisse (Klein, 1982). Kaksikümmend kuni kolmkümmend aastat pärast tulekahju taaskoloniseerivad samblikud häiritud ala, levides häiringuala ümbrusest põlenud pinnale. Ligikaudu 30-40 aastat pärast tulekahju kujuneb samblike mitmekesisuse kõrgaeg (Holt *et al.*, 2008).

#### **2.1.1.2. Karjatamine**

Suurte rändavate põhjapõdrakarjade tallamine on põhiline häirituse põhjustaja Arktikas ja Lähis-Arktikas. Korduvalt samade ränderadade kasutamine mõjutab raja pinda ja tallamine hävitab kiiresti samblikuvaiba. Kui tallamise ja pideva karjatamise efekt on kombineeritud, võivad paksud samblikuvaibad peaaegu täielikult kaduda väga lühikese perioodi vältel (Boudreau & Payette, 2004).

Põõsasjad samblikud on tallamisele eriti tundlikud kuival perioodil. Vegetatsiooni taastumine kahjustatud mullal on aeglane protsess, sest dominantsete lihheniseerunud seene liikide kasvukiirus (*Cladina* spp. (põdrasamblikud)) on väga aeglane (3-6 mm/a) (Boudreau & Payette, 2004). Selektiivne põhjapõtrade karjatamine *Cladina* samblike vaipkattel võib suurendada teiste soontaimede või samblikutaksonite ohtrust. Intensiivsema karjatamisega jätab eelnevalt dominantne perekond *Cladina* ruumi teiste liikidele levimiseks (perekondadest kaksikhammas (*Dicranum*), karusammal (*Polytrichum*) ja porosamblik (*Cladonia*) ning liik harilik palusammal (*Pleurozium schreberi*)). Mõnel juhul saavad teised varajase suksessiooni *Cladina* liigid kasu liigi *C. stellaris* katvuse vähenemisel. Karjatamine vähendab dominantse alpi põdrasambliku (*C. stellaris*) ohtrust - loomade tallamine viib vegetatsiooni esimese põdrasambliku staadiumini, mis ilmneb tavaliselt 30-40 aastat pärast tulekahju, milles domineerib samblik *C. mitis* (Herder *et al.*, 2003).

*Stereocaulon* perekonna poolt domineeritud paigad iseloomustavad kerget koosluse häiritust. Selle perekonna liigid esinevad häiritud aladel teistest sagedamini, kuna neil on parem

vastupidavus tallamisele – põhjapõdrad söövad neid harvem ning nad taastuvad kiiresti (Boudreau & Payette, 2004).

Suurema karjatamiskoormuse tulemuseks on vegetatsioon, mis on sarnane varajasele suktsessiooni staadiumile pärast tulekahjut (Herder *et al.*, 2003). Samblikukatte hävimine läbi põhjapõtrade tallamise, toob endaga kaasa mineraalse mulla paljastamise, luues seega sobiva keskkonna kooriksamblikele ja mõnede perekond *Cladonia* esindajatele (Boudreau & Payette, 2004).

Suktsessioonilise muutumise suunad samblikukooslustes pärast põhjapõtrade tallamist võivad olla aga ka keerulisemad. Hilisele suktsessioonistaadiumile iseloomulikud samblikud võivad olla pärast häiringut olemas, sõltuvalt häiringu tugevusest ja põhjapõtrade raja valikust, ning mineraalsed mullad ei ole alati paljastatud. Seega võib seal esineda nii varajasele (kooriksamblikud ja *Cladonia* spp.) kui ka hilisele suktsessioonistaadiumile iseloomulikke esindajaid (*Cladina stellaris* tallust või talluse tükikesi) (Boudreau & Payette, 2004).

## **2.2. Parasvöötme okasmetsad e. taiga**

Parasvööde esineb kahe geograafilise vöötmena külmvöötme ja palavvöötme vahel, üks põhjapoolkeral ja teine lõunapoolkeral. Parasvöödet iseloomustab neli kiirusrežiimi, mis jaotab aasta neljaks aastaajaks (Masing, 1992).

Taiga on põhjaparasvöötme mandrilise kliimaga ala tsonaalne bioom ja sellele vastav taimekatteüksus. Taigas eristatakse tumetaigat ja heletaigat. Tumetaigat iseloomustab tiheda võrastikuga kuuse-, nulu- või seederännimets. Heletaigat iseloomustab taigavööndi valgusrohke männi- ja lehismets. Heletaiga on ülekaalus Lääne-, Kesk- ja Ida-Siberi kesk- ja põhjajataiga allvööndis (Masing, 1992).

Boreaalsed e. põhjaparasvöötme taigavööndile omased avatud, kuivad ja maapinnasamblikega kaetud metsaalad on laialt levinud ning seal domineerivad tihtipeale põõsasja kasvuvormiga põdra- ja porosamblikud (*Cladina*, *Cladonia* spp.) (Ahti & Oksanen, 1990). Kershaw (1977) leidis, et Kanada boreaalsetes samblikurikastes kuusemetsades on dominantne samblik *Stereocaulon paschale*. *Cladina stellaris* on aga dominantne ookeanilise kliimaga aladel.

Soome samblikurikkad boreaalsed männimetsad jaotatakse kahte põhitüüpi: hemiboreaalsed (ehk segametsad) kuni kesk boreaalsed ja põhja boreaalsed metsad. *Cladina stellaris* on

tavaliselt dominantne põlja boreaalsetes metsades, kuid ka samblikud *Baeomyces rufus*, *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. gracilis* ssp. *nigripes* (mustjalg-porosamblik), *C. coccifera* (punapea-porosamblik), *Flavocetraria nivalis*, *Nephroma arcticum* (tundra-neersamblik), *Stereocaulon condensatum* (pisi-tinasamblik) ja *S. grande* (H. Magn.) H. Magn. on iseloomulikud põhja boreaalsetes metsades (Ahti & Oksanen, 1990).

### 2.2.1. Häiringud boreaalsetes metsades

Vegetatsiooni suksessioon naturaalistes boreaalsetes metsades on mõjutatud häiringutest nagu tulekahjud, tallamine, tugevad ning kahjustavad tuuled ning rohke lumi (Uotila *et al.*, 2005).

#### 2.2.1.1. Tulekahju

Boreaalsetes metsades on metsatulekahjud väga sagedased, seetõttu on 200 aastased ja vanemad metsad väga haruldased (Ahti & Oksanen, 1990).

Pärast tulekahju on muld mõnda aega paljas (0-3 aastat), selles staadiumis võib esineda ka maapinna eluskoorik, mis selles staadiumis koosneb tsüanobakteritest, samblikest ja sammaldest (Belnap *et al.*, 2001) (Tabel 1.). Mulla pinda koloniseerivad kiiresti kasvavad kooriksamblikud: tera-varisesamblik (*Trapeliopsis granulosa*), *Placynthiella oligotropha* (J. R. Laundon) Coppins & P. James. ja mustjas puidusamblik (*P. uliginosa*). Seejärel kasvab neil aladel ohtralt karikakujuliste podeetsiumitega porosamblikke (*Cladonia* spp.) (Ahti & Oksanen, 1990), kuid ka mõned kooriksamblikud (*Trapeliopsis granulosa*) võivad kohati domineerida (Foster, 1985). Koos karikakujuliste podeetsiumitega porosamblikega on esmaste koloniseerijate seas ka sarv-porosamblik (*Cladonia cornuta*), kähar porosamblik (*C. crispata*) ja kollane porosamblik (*C. sulphurina*) (Ahti & Oksanen, 1990). *Cladonia* perekonda kuuluvate liikide edukus varajases suksessioonistaadiumis on seotud karmide tingimustega, mis limiteerib kõrgemate taimede kasvu (Uotila *et al.*, 2005). Põdrasamblikud (*Cladina* spp.) ilmnevad ka selles staadiumis. Tavaliselt on esimene koloniseerija *Cladina mitis* (Ahti & Oksanen, 1990), aga Maikawa ja Kershaw (1976) leidsid, et mõnedel aladel on ka *C. stellaris* esimene koloniseerija.

Hiljem saavad põdrasamblikud (*Cladina* spp.) ja teised suuremad põõsasja tallusega samblikud selgelt dominantseks (Ahti & Oksanen, 1990).

Ahti ja Oksanen (1990) eristasid kaht põdrasambliku staadiumi (Tabel 1.). Nooremas staadiumis domineerisid *Cladina mitis*, *C. arbuscula* (mets-põdrasamblik), *C. rangiferina* (harilik põdrasamblik) ja *Cladonia uncialis* (täht-porosamblik), vanemas staadiumis (pärast 80-120 aastat) *Cladina stellaris*. Ookeanilistel hemiboreaalsel ja nemoraalsel aladel ei arene sambliku *C. stellaris* dominantne staadium välja, isegi kui ta vastaval alal esineb (Ahti & Oksanen, 1990).

Tabel 1. Viis tüüpilist suktsessioonistaadiumit püraas tulekahju (Longton, 1988; Ahti & Oksanen, 1990 järgi).

	Staadium	Aastate arv peale tulekahju	Iseloomulikud samblikud
I	Palja mulla staadium	1-3 aastat	
II	Kooriksamblike staadium	3-10 aastat	<i>Lecidea</i> spp. (näsasamblik)
III	Põõsambliku staadium	10-30 (-50) aastat	<i>Cladonia</i> spp., <i>Cladonia crispata</i>
IV	Esimene põdrasambliku staadium	30(-50) -80(-100)	<i>Cladonia</i> spp., <i>Cladina</i> spp., <i>Cladina rangiferina</i>
V	Teine põdrasambliku staadium	Pärast 80-100 aastat	<i>Cladina stellaris</i>

### 2.2.1.2. Karjatamine, tallamine

Fennoskandias on põhjapõtrade karjatamine tähtis faktor vegetatsiooni häiringutes. Põhjapõdrad söövad samblikke põhiliselt talvel, suvel saavad samblikud tõsiselt kahjustada tallamise tõttu (Ahti & Oksanen, 1990).

Karjatamine vähendab perekonna *Cladina* poolt moodustatud samblikuvaiba paksust ja katvust ning suurendab väiksema tallusega suurusega samblike levikut ja mitmekesisust (need, mis esinevad tavaliselt varajases suktsessiooni staadiumis) (Ahti & Oksanen, 1990).

Kauppi (1990), leidis et Kesk-Soomes sambliku *C. stellaris* domineeritud vaipadel, mis kaetakse rohke puruga nagu okaspuu okkad ning puukoore osakesed, võib samblikuvaip

taastuda 3-8 aastaga pärast mattumist. Sarnane häiritus võib toimuda aladel, mis on kaetud põhjapõtrade väljaheidetega (Miller, 1976).

## 2.3. Parasvöötme niidud ja luited

### 2.3.1. Niidud

Niit on ökosüsteem, mille taimkatte moodustavad valdavalt mitmeaastased rohtsed mesofüüdid. Eristatakse primaarset ja sekundaarset niitu. Primaarsed on lammi- ja rannaniidud ning loopealsed. Sekundaarsed niidud on kujunenud metsadest, harva ka põõsastikest inimtegevuse (raiumise, põletamise, karjatamise, niitmise) tulemusel. Rohurindest kõrgemate rinnete teket takistab pidev niitmine või karjatamine (Laasimer, 1965).

Et maapinnasamblike kooslused saaksid areneda, on vaja ulatuslikku häiringut või stressi, et vähendada niidu rohumätaste dominantsust (Gilbert, 1993).

Inglismaa lubjarikastel klibuste muldadega niitudel on leitud, et esimene samblik, mis maapinda koloniseerib, jääb seal ka hiljem domineerima. Suktsessionilised muutused on juhusliku iseloomuga. Tavalisemad samblikud, mis seal esinevad on *Bacidia sabuletorum* (Schreb.) Arnold., *Cladonia furcata subsp. Subrangiformis* (harkjas porosamblik), *C. pocillum* (liibuv porosamblik), *C. rangiformis* (muru-porosamblik), *Collema auriforme* (kõrvlimasamblik), *C. tenax* (sitke limasamblik) ja *Leptogium schraderi* (padjand-tardsamblik). Samblikud, mis esinevad hilissuktsessiooni staadiumis on *Bacidia muscorum* (Sw.) Mudd., *Catapyrenium squamulosum* (Ach.) Breuss., *Leptogium gelatinosum* (pruun tardsamblik), *Polyblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr., *Toninia sedifolia* (sinakas nappsamblik) ja *Verrucaria* spp. (kirmesamblik) (Gilbert, 1993).

Alvareid ehk loopealseid on iseloomustab maapinna tasasus, avatus, tuultele eksponeeritus ning väga õhuke mullakiht (0-30 cm). Muld on esmaselt murenemise produkt ja vegetatsiooni katvus on tihtipeale ebatäielik ning esineb palju taimevaba pinda (Eriksson & Rosén, 2008).

Alvarite õhukesel mullal või paljastunud lubjakividel domineerivad koorikjate ja soomusjate tallustega samblikud. Osa liike kasvavad ka taimejäänustel või sammaldel, need samblikud moodustavad koos sammalde ja tsüanobakteritega maapinna elukooriku (Büdel, 2003; Schaper & Ott, 2003; Leppik *et al.*, 2013). Samblikud, samblad ja tsüanobakterid on esmased

koloniseerijad häiritud mullal ja neil on suur mõju mulla stabiliseerimisele, erosiooni limiteerimisele ja aitavad kaasa soontaimede koloniseerimisele.

Eestis õhukesemullalistele loopealsete iseloomulikeks samblikeks on koorikja ja soomusja tallusega lihheniseerunud seene liigid, näiteks *Cladonia symphycarpia* (vaip-porosamblik), *Collema tenax*, *Fulgensia bracteata* (harilik särasamblik), *Psora decipiens* (stepinaastsamblik) ja *Toninia physaroides* (Opiz.) Zahlbr.; põõsasja ja lehtja tallusega samblikud näiteks *Cetraria islandica* (islandi käokõrv), *Cladonia arbuscula*, *C. ciliata* (ripspõdrasamblik), *C. furcata* ja *Peltigera canina* (koer-kilpsamblik) on iseloomulikud paksema mullakihi alvaritele (Leppik *et al.*, 2013). Ölandi alvaritel (Rootsi), mis on kariloomade mõjualas ja kus soontaimede osakaal on väike, domineerivad maapinna eluskoorikus samblikud *Cladonia symphycarpia*, *C. rangiformis*, *C. foliacea* (leht-porosamblik), *Thamnolia vermicularis*, *Squamarina cartilaginea* (pruunikas vahasamblik), *Fulgensia bracteata*, *Fulgensia fulgens* (hõlmik-särasamblik), *Psora decipiens* ja tsüanobakterid (Büdel *et al.*, 2014). Rootsi loopealsetel on tüüpilised samblikud veel *Cetraria islandica* ja *Flavocetraria nivalis* (Eriksson & Rosén, 2008).

#### **2.3.1.1. Häiringud niitudel**

Häiringud on olulised tegurid niitude struktuuri, funktsiooni ja liigilise koosseisu kujundajatena (O'Bryan *et al.*, 2009). Alates koduloomade pidamisest on loopealseid kasutatud koduloomade karjamaadena ning see on aidanud kaasa ka nende koosluste moodustamisele ja säilimisele (Eriksson & Rosén, 2008). Ökosüsteemi vastus häiringutele ei ole mõjutatud ainult häiringutüübist, aga ka häiringu režiimist nagu intensiivsus, ulatus, kestvus ja sagedus. Häiringujärgne koosluse taastumine on tugevalt mõjutatud ala produktiivsusest, mis kontrollib liikide koloniseerimist ja kasvukiirust (O'Bryan *et al.*, 2009). Samblikud, mis on iseloomulikud just niitudele, vajavad regulaarseid häiringuid (Ejrnæs & Poulsen, 2001).

Soontaimede juurdekasv loopealsetel vähendab mikroelupaiku, mille olemasolu on eriti tähtis maapinnasamblikele. Epigeiliste lihheniseerunud seene liikide mitmekesisus sõltub soontaimede ja sammalde ohtrusest (Leppik *et al.*, 2013). Soontaimede liigirikkusel on negatiivne mõju samblike liigirikkusele (Löbel *et al.*, 2006). Taimede juurdekasv vähendab samblike liigirikkust ja muudab samblike kasvuvormilist koosseisu: koosluses dominantsed

soomusja ja koorikja tallusega samblikud asenduvad põõsasja kasvuvormiga samblikega (Leppik *et al.*, 2013).

#### **2.3.1.1.1. Karjatamine**

Rohke maapinnasamblike esinemine Inglismaa niitudel võib mingil määral olla viimase paari sajandi intensiivse karjatamise tagajärjeks, mis soosis eriti madalate koorikutaoliste koosluste väljaarengut ja pakub mitmekesiseid mikroelupaiku (Gilbert *et al.*, 1978). Ka loopealsetele on karjatamine väga oluline, sest see loob väikeseskaalalisi maapinnahäiringuid, mis tõstab mikroelupaikade heterogeensust (Leppik *et al.*, 2013).

Vähene karjatamine on aga paljude uuringute kohaselt näidanud samblike ja sammalde olulist vähenemist mulla pinnal ning soontaimede ohtruse kasvu (O'Bryan *et al.*, 2009). Vähese karjatamise korral muutub taimede liigiline kompositsioon, niidud hakkavad kinni kasvama põõsaste ja puudega ning see põhjustab samblike kadumist niitudel, kuna nad ei ole konkurentsivõimelised (Bahr *et al.*, 2012).

Ka intensiivne karjatamine vähendab drastiliselt samblike esindatust niitudel (Bahr *et al.*, 2012). Ülekarjatamisel on suur mõju ka tallamisel, mis hävitab krüptogaamide kooriku, surub alla padjandite tekke ja põhjustab samblike mitmekesisuse vähenemist (Eldridge & Rosentreter, 1999; Warren & Eldridge, 2003).

#### **2.3.1.1.2. Tulekahju**

Tulekahju on tähtis komponent niitude ökosüsteemis. Loodusliku tulekahju puudumisel on kunstlikud tulekahjud väga olulised niitude hooldamises ja suktsessioonilise staadiumi säilitamises, et takistada puude levikut (Johansson & Reich, 2005). Puhmikutega maapinnad põlevad enamasti vähem kui 20 aastase intervalliga (Ferguson *et al.*, 2009). Sagedane niitude põlemine üldiselt suurendab krüptogaamide liigirikkust, katvust ja ohtrust. Sagedased põlengud vähendavad konkurentsi soontaimedega ja loovad stabiilse palja mulla pinna, mis on sobiv krüptogaamide kolonisatsiooniks (O'Bryan *et al.*, 2009).

Koosluse taastumine põlenud aladel sõltub peale tule intensiivsuse ka tulekahju eelse biomassi suurusest. Keskkond, kus on suur hulk biomassi, põleb intensiivsemalt, madala intensiivsusega tulekahjud võivad aga kaugele levida, kuid peale põlengut muld ei paljastu (Ferguson *et al.*, 2009).

Pärast tulekahju on põlenud alal esmasteks asutajateks *Cladonia* spp., *Diploschistes muscorum* (sambla-urnsamblik) ja *Peltigera didactyla* (väike kilpsamblik). *Peltigera didactyla* on tsüanobakterit sisaldav samblik ja on sage häiritud muldadel (Johansson & Reich, 2005).

### 2.3.2. Luited

Luide ehk düün on tuiskliival püsiva suunaga tuule toimel moodustunud liivakuhjatis. Eristatakse ranniku- ja mandriluiteid. Luiteid katab hõre psammofüütidest taimkate (Masing, 1992). Luited on mõjutatud tugevate kuni nõrkade tuulte poolt ning neid iseloomustavad toitainevaesed, happelised liivased mullad (Sparrius *et al.*, 2013). Hallid luited on kinnistunud düünid, üldiselt kuivad, millel esinevad primitiivsed või õhukesed leedemullad (Paal, 1997). Noortele hallidele luidetele on iseloomulik madal rohukate, hallidel düünidel on olulised samblad ja eriti samblikud. Kinnistunud pruunidel luidetel on dominantsed puud ja väikesed põõsad (Isermann, 2011). Valged luited on oma nime saanud 20% või rohkemast palja liiva katvusest, mis annab elupaigale heleda tooni (Doody, 2013). Valgetele rannikuluidetele on iseloomulik lahtine, ajutiselt liikuv liiv ning kuiv maapind (Paal, 1997).

Luited on tähtsad ranniku ökosüsteemides, mille mosaiikne vegetatsiooni struktuur on esmaselt säilinud looduslike protsesside tagajärjel nagu tugevad tuuled, liiva erosioon ja kuhjumine. Tulemuseks on suunav suktsessioon paljal liival esinevate pioneerliikide kolooniatest kuni liigirikaste taimekooslusteni ning lõpuks kinnitunud stabiilse düünini, kus domineerivad põõsad ja puud (Maun, 2009).

Sisemaa luidet ehk liivikut iseloomustab suktsessioon liikuvatest või paljastest liivamuldadest kuni kinnitumiseni krüptogaamidega, hiljem rohunditega ning tulevikus väikeste põõsastega ning puudega (Joonis 1.). Aastakümneid pärast primaarset vegetatsiooniperioodi on Hollandi luidetel esmane asustaja paljal liival näiteks roosakas hõberohi (*Corynephorus canescens*) ning järgnevatest kooslustest areneb välja sambliku-dominantne rohumaa (Sparrius *et al.*, 2013).

Hasse (2005) jagas luidete suktsessioonistaadiumid vastavalt dominantsete liikide järgi kuute rühma: (1) paljas liiv, (2) paljas liiv koos *Corynephorus canescens* puhmikutega, (3) liivkarusambla (*Polytrichum piliferum*) matid, (4) vegetatsioon, mis on domineeritud väikeste

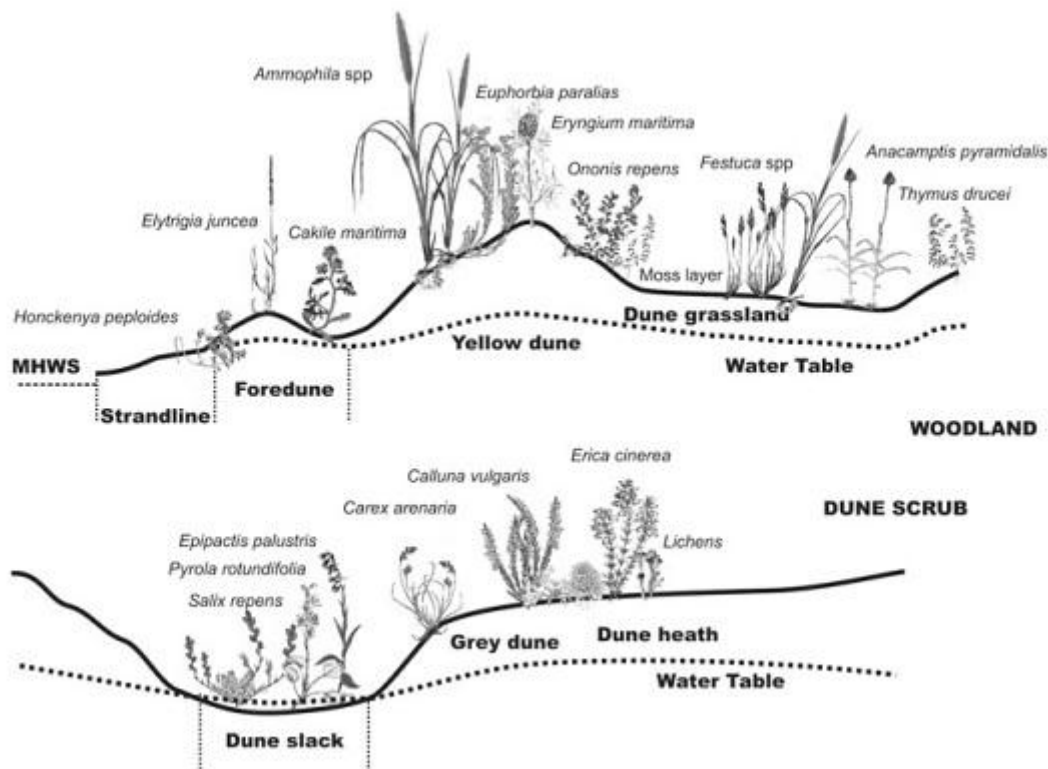
samblike poolt, (5) sambla võõr-kõverharjak (*Campylopus introflexus*) matid ning (6) hiline staadium, kus esinevad põdrasamblikud (Tabel 2.)

Üks palja liiva esmaasustajatest on samblik *Stereocaulon condensatum*. Aja möödudes täitub liigi *Corynephorus canescens* puhmikute vaheline ruum samblaga (*Polytrichum piliferum*). Hiljem täitub enamuse vaba ruum kõrrelistega (*Agrostis vinealis*) kui ka porosamblikega nagu *Cladonia coccifera*, *C. ramulosa* (ebamäärane porosamblik) ja *C. grayi* (Gray porosamblik) (Sparrus *et al.*, 2012).

Taimede katvuse suurenedes jäävad paljud väiksemakasvulised liigid, nagu karikakujuliste podeetsiumidega porosamblikud ja väiksemad samblad, varju ning arvatavasti surevad, kuid suuremad põdrasamblikuliigid suudavad siiski konkurentsipüsida (Ketner-Oostra *et al.*, 2010).

Tabel 2. Luidete suksessioonistaadiumid Hasse (2005) järgi.

Aeg ->						
Liiv		Esmane vegetatsioon				Põõsad
Paljas liiv	<i>Corynephorus</i> spp. (soontaim)	<i>Polytrichum</i> spp. (sammal)	väiksemad samblikud	Põdra-samblikud	Soon-taimed	
			<i>Campylopus</i> spp. (sammal)			



Joonis 1. Luidete suksessioonistaadiumid ja neil domineerivad liigid (Doody, 2013).

### 2.3.2.1. Häiringud luidetel

Sisemaa luidete ehk liivikute esmases vegetatsioonis on suur samblike mitmekesisus. Suksessioon palja liiva staadiumist kuni samblikurikka vegetatsioonini võib võtta aega 20 kuni 30 aastat (Ketner-Oostra *et al*, 2010). Vegetatsiooni muutumine on mõjutatud sademetest, tugevatest tuultest, erosioonist ja mulla akumulatsioonist (Isermann, 2011).

#### 2.3.2.1.1. Karjatamine, tallamine ja niitmine

Valgetel luidetel on suur liiva osakaal, ning seega ei mõjuta väikesemate loomade, nagu jänese tallamine eriti liigirikkust. Kuivad hallid luided on jäneste karjatamisest rohkem mõjutatud kui pruunid düünid, sest nende taimede, sammalde ja samblike osakaal on suurem (Isermann *et al.*, 2010). Vähene jäneste, kitsede või lammaste karjatamine võib hävitamise asemel hoopis kaasa aidata samblikufragmentide levimisele (Ketner-Oostra *et al.*, 2010).

Muutused, mis järgnevad tallamisele, sõltuvad tallamise intensiivsusest. Intensiivne tallamine võib viia liigirikkuse vähenemisele. Keskmise karjatamiskoormus tekitab ruumilise

heterogeensuse ja suktsessioon jääb keskmisse staadiumisse, milles võib siiski olla suur liikide arv (Isermann *et al.*, 2010).

Hollandis suurenes mõõduka karjatamise tulemusel palja liiva, samblike ja sammalde osakaal ning vähenes oluliselt kõrreliste ja tarnade (näiteks *Calamagrostis epigeios* ja *Carex arenaria*) ning puude ja põdsaste ohtrus (de Bonte *et al.*, 1999).

Taanis esinevatel perekonna hõberohi (*Corynephorus*) domineeritud hallidel luidetel võib primaarne samblike kooslus taastuda paari aastaga, kuid enamasti kestab taastumine viis kuni kümme aastat, siiski põdrasamblikud ilmuvad alles aastakümneid pärast häiringut (Christensen & Johnsen, 2001).

Pärast luidete niitmist on esimene aasta pärast niitmist enamus maapinnast paljas, teisel aastal esineb mullal rohevetikaid, kolmandal aastal on vegetatsioon domineeritud kõrreliste, näiteks *Corynephorus canescens* ja *Campylopus introflexus* liikide poolt. Viiendal aastal väheneb perekonna *Corynephorus* katvus, kuid sambla perekond *Campylopus* jääb siiski dominantseks. Viie aasta jooksul pärast niitmist on samblike osakaal väga väike, kuid võib esineda liike perekonnast *Cladonia* spp. (Ketner-Oostra & Sykora, 2000).

#### **2.3.2.1.2. Erosioon**

Vee erosioon on tähtis faktor avatud liivadel, eriti kallakutel, mis vähendab teiste liikide koloniseerimist ja soosib väiksemakasvuliste samblike kasvamist. Hiljem täitub ala sambla *Polytrichum piliferum* padjandite vahel väiksemakasvuliste samblikega ja *Festuca* spp. (perekond aruheina) ning *Corynephorus canescens* puhmikutega (Sparrus *et al.*, 2012). Hasse (2005) järgi on esimesed samblikud selles staadiumis pioneerliigid, mis produtseerivad tavaliselt askospoore (*Cladonia coccifera* ja *C. grayi*) ja soraale või talluse fragmente (*Cladonia glauca* (hall porosamblik) ja *C. macilenta* (kõhetu porosamblik)). Samblikud, kellel on suuremad diasporid ilmnevad hilisemas staadiumis, nagu põhja porosamblik (*Cladonia borealis*), sinakashall porosamblik (*C. strepsilis*) ja Zopfi porosamblik (*C. zopfii*) ning põdrasamblikud *C. arbuscula* ja *C. portentosa* (sagris põdrasamblik).

### 2.3.2.1.3. Tulekahju

Samblike taastumine sõltub tulekahju intensiivsusest. Väga intensiivse tulekahju korral on samblike taastasustamine väga aeglane, sest enamus samblikest sureb (Ketner-Oostra *et al.*, 2006).

Koorikja tallusega samblikud on tähtsad kui esimesed maapinna stabiliseerijad pärast tulekahjut ja samas takistavad taimede seemnete idanemist. Üks esimestest koloniseerijatest pärast tulekahjut on *Placynthiella* spp. (Vestergaard & Vagn, 2001).

## 2.4. Ariidsed alad (kõrbed ja poolkõrbed)

Ariidseid alasid iseloomustab kuiv sademevaene kliima (Masing, 1992). Ariidse kliimaga alasid iseloomustavad troopilised ja lähistroopilised kõrbed. Kõrbed on kuiva ja kuumaga kliimaga. Kõrbekliimale on iseloomulik kõrge temperatuur ja selle kõikumine, päikseline ilm ja sademete vähesus (EE, 1990 *sub* kõrb).

Ariidsetel ja poolariidsetel aladel üle maailma esineb mullapinna peal ja ülemises kihis nn. maapinna eluskoorik, mis koosneb tsüanobakteritest, vetikatest, sammalde ja samblike kooslustest (Dojani *et al.*, 2011). Struktuuriliselt on maapinna eluskoorik kare ebaühtlane vaip, mis on tavaliselt 1-20 cm kõrgune. Mulla all on samblike ja sammalde ritsiinid, seente hüüfid ja tsüanobakterite filamendid, mis seovad mullaosakesi kokku. Sellised koorikud esinevad kuumadel, külmadel ariidsetel ja poolariidsetel aladel. Nad võivad moodustada kuni 70% maapinna kattest mõnes taimekoosluses (Belnap *et al.*, 2001).

Mulla tekstuur mõjutab tugevalt liikide koosseisu maapinna eluskooriku koosluses. Stabiilsemad, peeneteralisemad mullad (kips, liivsavi) pakuvad paremaid tingimusi ja mitmekesisemaid tsüanobakterite, samblike ja sammalde kooslusi kui vähem stabiilsemad jämedastruktuurilised mullad (Belnap *et al.*, 2001).

Samblikud ja samblad vajavad kasvamiseks stabiilset mulla pinda (Belnap & Eldridge, 2003). Hoolimata mulla tüübist, on esmane koloniseerija üldiselt perekond limasamblik (*Collema*). *Collema* perekonnale järgnevad varajasele suktessioonitüübile iseloomulikud samblikud ja samblad, näiteks: *Caloplaca tominii* Savicz., *Cetraria islandica*, *Cladonia chlorophea* (tera-porosamblik) grupp, *Endocarpon pusillum* (väike agusamblik), *Leptogium corniculatum* (Hoffm.) Minks., *Peltigera digactyla*, *P. rufescens* (pruun kilpsamblik),

*Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss. (Dojani *et al.*, 2011). Varajased koloniseerijad levivad tavaliselt fotobionti sisaldavate diaspooride abil (isiidid, soreedid või eosed, mis on vetikatega kaetud) ja vastupidiselt ilma vetikata levivatele diaspooride, ei pea nad sobivat fotobionti otsima. Ebastabiilsematel muldadel võivad samblad ja samblikud leiduda soontaimede varjus (Belnap *et al.*, 2001).

Hilisemates suksessiooni staadiumites stabiilsetel muldadel on põhilisteks samblikeks *Fulgensia bracteata*, *F. desertorum* (Tomin.) Poelt., *Squamaria lentigera* (valge vahasamblik), *Diploschistes muscorum* ja *Psora* spp. Kui mulla stabiilsus kasvab, siis suureneb ka tsüanobakterite, sammalde ja samblike katvus, kattes kõik pinnad, mis ei ole juba soontaimede või kivide poolt hõivatud (Belnap *et al.*, 2001).

#### **2.4.1. Häiringud ariidsetel aladel**

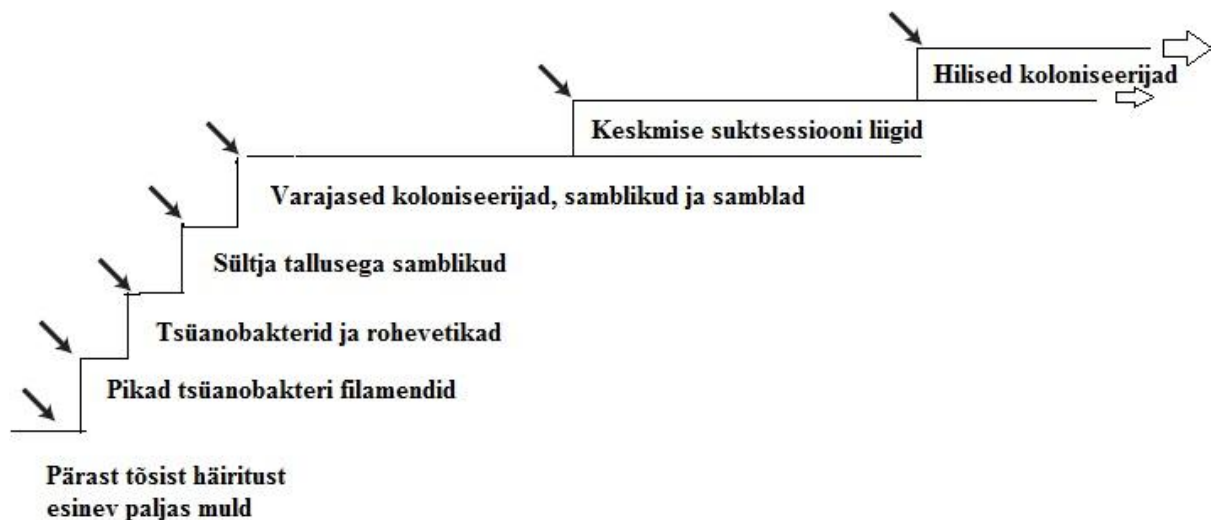
Häiringu mõju sõltub selle tugevusest, ulatusest, sagedusest ja ajastusest (Belnap *et al.*, 2001). Häiringu tagajärjeks on üldiselt liikide mitmekesisuse, biomassi ja katvuse vähenemine (Belnap & Eldridge, 2003).

Pikad tsüanobakterite filamendid (*Microcoleus*), on tavaliselt esimesed koloniseerijad, eriti ebastabiilsetel liivastel muldadel. Neile järgnevad väksemad tsüanobakterid ja rohevetikad (Joonis 2). Kui mullad on happelisemad (tavaliselt on kõrbemullad kergelt happalised), siis on rohevetikad esimesed koloniseerijad (Belnap *et al.*, 2001).

Tsüanobakterid aitavad kaasa mulla stabiliseerimisele ning on vajalikud järgmise suksessiooni staadiumi algatamiseks, millega kaasneb sammalde ja samblike levimine (Dojani *et al.*, 2011) (Joonis 2). Kuna samblikud ja samblad on vähem tolerantsemad häiringute suhtes kui tsüanobakterid, siis seetõttu sagedase häiringu puhul säilib maapinna eluskoorikul varajane suksessiooni staadium, kus domineerivad tsüanobakterid (Belnap & Eldridge, 2003).

Eluskoorik, kus domineerivad samblikud ja samblad, vajab pikemat ajavahemikku taastumiseks pärast häiringut kui tsüanobakterist koosnev koorik, eriti pärast koorikmaterjali täielikku eemaldamist. Samblike ja sammalde taastumine võib olla ebatäielik isegi pärast seitset aastat ning võib minna ligikaudu 60 aastat, et samblik *Psora crenata* (Taylor.) Reinke. taastuks vähem häiritud aladel (Dojani *et al.*, 2011).

Intensiivse häirituse tagajärjeks on paljas muld. Tugevalt, hiljuti või sageli häiritud mullad on domineeritud pikkade tsüanobakterifilamentide poolt. Kui häiritus on nõrgem, vähem sage või häiritusest on mõnda aega möödunud, on koorik tavaliselt keskmises suktsessiooni staadiumis, mõne sambliku ja sambla liigi olemasoluga (Belnap *et al.*, 2001).



Joonis 2. Maapinna eluskooriku üldine taastumine pärast häiringut (Belnap *et al.*, 2001 järgi). Suktsessioonilised staadiumid on joonisel astmetena esitatud. Häiring, mis viib tagasi suktsessiooni eelmisele astmele on näidatud nooltega.

#### 2.4.1.1. Aastaaeg

Maapinna eluskoorikus domineerivad organismid on tugevalt mõjutatud ka aastaajalistest sademetest. Ökoregioonides, kus on palju suviseid sademeid (Sonora kõrb), on suurem tsüanobakterite mitmekesisus (*Lyngbya*, *Calothrix*, *Schizothrix* ja *Nostoc*) ja madalam samblike ohtrus. Tavaliselt kasvavad nendel aladel samblike perekonnad *Collema* ja soomusjad samblikud *Placidium* ja *Peltula* (õnarsamblik). Külma kõrbes domineerib tsüanobakteri liik *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. ning tavalisteks samblikeks on: *Acarospora schleicheri* (Ach.) A. Massal., *Aspicilia* spp. (lehtersamblik), *Candelariella* spp. (sädesamblik), *Collema* spp., *Diploschistes muscorum*, *Endocarpon pusillum*, *Placidium* spp. ja *Psora* spp. (Belnap *et al.*, 2001).

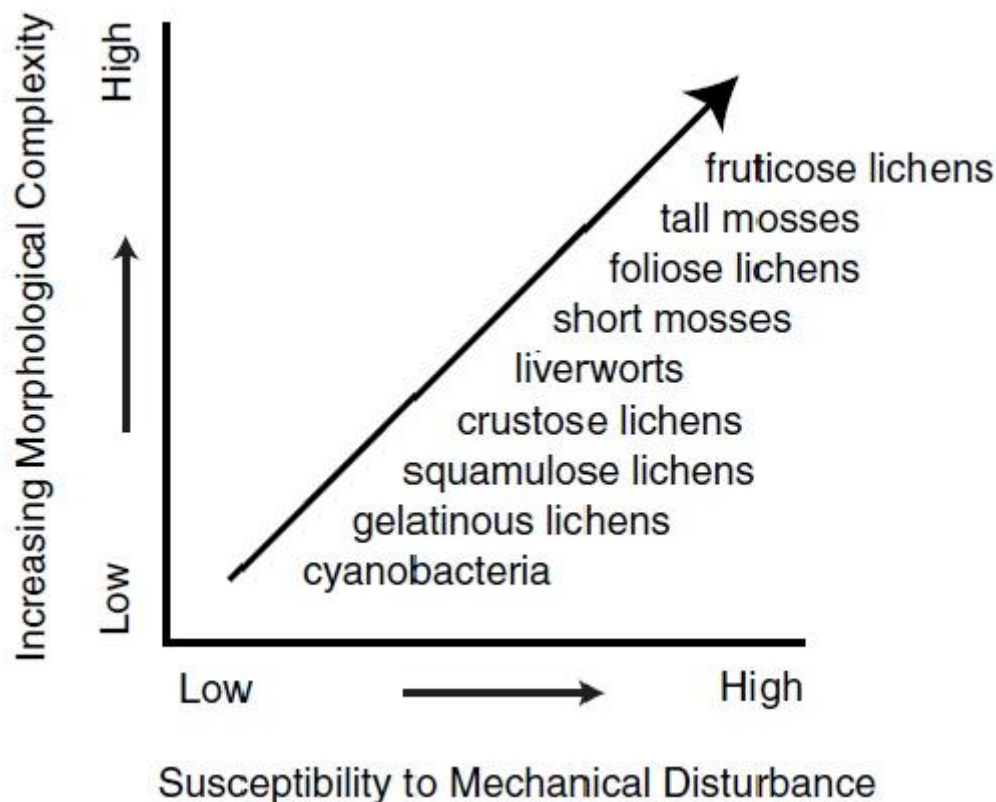
Koorikja tallusega samblikud on metaboolselt aktiivsed ainult märjal perioodil, kuival perioodil on nad haprad ja metaboolselt väheaktiivsed. Seega kuival ajal esinenud häiringud avaldavad antud kooslusele tugevamat mõju kui sajuperioodil toimunud häiringud. Kuival perioodil häiritud kooslus on vähemvõimeline taastuma järgneval märjal perioodil (Belnap & Eldridge, 2003). Pärast häiringut laguneb maapinna eluskoorik väikesteks tükikesteks ja mulla pind jääb erosiooni eest kaitseta, kuni järgmine vihmased moodustab uue kooriku (Belnap, 2003).

#### **2.4.1.2. Mehaaniline häiritus, tallamine ja karjatamine**

Enamus mulda kokkusuruvad häiringud (sõidukid, inimeste või loomade tallamine) avalduvad sarnaselt, aga häiringu tõsisus sõltub selle tekitajast. Sõidukite rõhumine ja tallamine mõjuvad pinnale samamoodi, aga masin avaldab pinnale palju suuremat jõudu kui tallamine (Belnap *et al.*, 2001). Mehaaniline häiring (rasked masinad, autod) vähendab maapinna eluskooriku katvust (Dojani *et al.*, 2011).

Masinad pööravad tihtipeale mullaosakesed ümber ja matavad kooriku organisme, kuid tallamine surub pinda kokku. Masina sõidujäljed koguvad endasse vett, mis aeglustab või takistab kooriku taastamist. Kui koorik on täielikult eemaldatud on taastamine väga aeglane, eriti aladel, kus on vähe sademeid või esinevad liivased mullad. Peenema tekstuuriga muldadel, kus koorik on ainult purunenud, on taastumisprotsess kiirem (Belnap *et al.*, 2001).

Tallamine on põhiline häiring maapinna eluskoorikul, mis on põhjustatud karjatatavate loomade poolt (Warren & Eldridge, 2003). Tallamine ja karjatamine vähendavad oluliselt krüptogaamide katvust maapinna eluskoorikus ja nende mitmekesisust. Võrreldes teiste makroskoopiliste koorikorgasmidega, vajavad samblikud suuremat keskkonna stabiilsust ja on tundlikumad kariloomade tallamisele kui samblad (Scutari *et al.*, 2004). Tundlikkus tallamise suhtes kahaneb järgmiste rühmade kaupa: samblad – lehtjad/põõsasjad samblikud – soomusjad/koorikjad samblikud – sültjad samblikud – ränivetikad – rohevetikad/tsüanobakterid (Belnap *et al.*, 2001; Warren & Eldridge, 2003) (Joonis 3.). Intensiivse karjatamise tõttu võivad hävida kõik kooriku komponendid. Samblikud perekondadest *Heippa* (lappsamblik), *Collema* ja *Peltula* on pioneerliigid ülekarjatatud aladel ja on vähetundlikumad tallamisele (Scutari *et al.*, 2004).



Joonis 3. Tundlikkus mehaanilisele häiritusele maapinna eluskoorikus dominantse morfoloogilise grupi järgi (Belnap *et al.*, 2001). Y- teljel on kasvav morfoloogiline komplitseeritus, X- telg iseloomustab tundlikkust mehaanilisele häiritusele, mõlemal teljel madalamast kõrgemale. Joonisel, alustades madalaimast: tsüanobakterid, sültja tallusega samblikud, soomusja tallusega samblikud, koorikja tallusega samblikud, helviksamblad, lühikesed samblad, lehtja tallusega samblikud, kõrged samblad, põõsasja tallusega samblikud.

#### 2.4.1.3. Tulekahju

Kahju ulatus ja maapinna eluskooriku taastumine sõltub tulekahjueelsest liigilisest koosseisust, tule intensiivsusest ja tulekahjude sagedusest. Sagedased tulekahjud takistavad samblike ja samblakatte taastumist, jättes alles mõned tsüanobakterite liigid (Belnap *et al.*, 2001).

Ajalooliselt on olnud tulekahjud ariidsetel ja poolariidsetel aladel suhteliselt harva esinevad, jättes aega taastumiseks hilissuktsessioonis esinevatele kooriku organismidele (Belnap *et al.*, 2001).

#### **2.4.1.4. Tuule ja vee erosioon**

Maapinna eluskoorik kaitseb mulla pinda tuule ja vee erosiooni eest. Erosioonile on kõige tundlikum paljas muld, siis tsüanobakterite/vetikate kiht ning samblike ja sammalde kiht kaitseb mulda erosiooni eest kõige paremini. Maapinna eluskoorik hoiab mulda järskudel kallakutel kinni (Belnap *et al.*, 2001).

Varajases suktsessioonis esineva peamiselt tsüanobakteritest koosnev koorik on heledavärviline, mis moodustab maapinnale väikestest mosaiikidest koosneva kooriku, millel on vähene kaitse tuule ja vee erosiooni eest. Maapinna eluskooriku koosluse hilisemas arengustaadiumis koloniseerivad mulla pinda tumedavärvilised samblikud või samblad. Võrreldes varajases suktsessiooniastmes tsüanobakterite poolt moodustunud koorikuga on hilisema suktsessiooniastme tumedavärvilisel koorikul kõrgem ainevahetuslik efektiivsus ja kaitsevõime erosiooni eest (Lan *et al.*, 2013).

### 3. Analüüs

Primaarne suksessioon algab pioneerliikide asustamisega taimestikuvabale kasvupinnale (Bates & Farmer, 1992). Sekundaarne suksessioon on seotud häiringutega (Longton, 1988). Samblikud on võimelised asustama ka ekstreemsemate tingimustega alasid, kus taimkooslused ellu ei jääks. Neid leidub nii külmadel arktistel aladel, kui kuumadel ja kuivadel ariidsetel aladel (Trass & Randlane, 1994).

Lisaks keskkonna tingimustele nagu temperatuur, õhuniiskus ja mulla omadused, on samblikud suurel hulgal mõjutatud ka häiringutest. Põhilised häiringud, mis on käsitletud kliimavõõrte taimkattealadel on tallamine, karjatamine, niitmine, tulekahjud ja erosioon (Longton, 1988; Boudreau & Payette, 2004; Ahti & Oksanen, 1990; Sparrius *et al.*, 2012; Ketner-Oostra & Sykora, 2000).

Häiringud mõjutavad kooslusi nii positiivselt kui negatiivelt. Ühest küljest võivad nad abiks olla samblike mitmekesisuse säilimisele, näiteks niitude karjatamine aitab kaasa samblike koosluste säilitamisele, sest vähendab soontaimede ohtrust ja seega ka nendevahelist konkurentsi (O'Bryan *et al.*, 2009). Teisel juhul aga negatiivselt, näiteks suureulatuslikud taiga tulekahjud võivad hävitada kogu samblike koloonia põleval maapinnal ning hilissuksessiooni koosluse taastumine võib aega võtta aastakümneid (Longton, 1988; Ahti & Oksanen, 1990).

Kõige sarnasema suksessiooniga alad on tundra ja taiga alad, kuigi kliima tingimused ja taimestik on mõnevõrra erinevad. Mõlemad on tugevasti mõjutatud põhjapõtrade karjatamisest ja tallamisest (Boudreau & Payette, 2004; Ahti & Oksanen, 1990). Nendel aladel esinevad tavaliselt pioneerliigina koorikja tallusega samblikud ja hilissuksessioonis põõsasja kasvuvormiga samblikud, näiteks perekond *Cladina* spp. Teiseks häiringuks, mis mõjutab ulatuslikult taiga ja tundra vegetatsiooni, on tulekahjud. Pärast tulekahju on samblike taaskoloniseerimine küll võrdlemisi kiire, umbes kolm aastat, kuid üldine samblikukoloonia taastumine on väga aeglane, samblike kõrgaeg on taas alles 30 kuni 40 aasta pärast ning hilissuksessioonis esinevate samblike ilmumine, näiteks *Cladina stellaris*, on alles 80 kuni 100 aastat peale tulekahju (Ahti & Oksanen, 1990).

Niidu ja luidete kooslused on omamoodi sarnased, kuna seal esineb suurem konkurents taimedega, mis mõjutavad oluliselt samblike vegetatsiooni. Karjatamine niitudel ja luidetel

ehk lokaalne häiring, on tähtis samblike kolooniate säilimisele, kuna vähene karjatamine soodustab näiteks kõrreliste ja tarnade ning puittaimede arengut (Bahr *et al.*, 2012) ehk suksessiooni jõudmist kliimaksini. Karjatamine hoiab aga suksessiooni keskmises staadiumis, ehk kõige soodsamas staadiumis samblike jaoks. Karjatamine on vajalik ka mikroelupaikade säilimiseks (Leppik *et al.*, 2013). Intensiivne karjatamine aga enamasti vähendab samblike esindatust drastiliselt (Bahr *et al.*, 2012). Ka ariidsete alade ülekarjatamine mõjub samblikele laastavalt (Scutari *et al.*, 2004) ning viib tihtipeale vegetatsiooni suksessiooni esimesse staadiumisse, palja maapinna või tsüanobakteritega ja rohevetikatega domineeritud koorikuni (Belnap *et al.*, 2001).

Osad õhukesemullalised ja põuakartlikud niidud sarnanevad keskkonnatingimuste poolest mõnevõrra ariidsete aladega (Büdel, 2003). Niitudel võib esineda samuti maapinna eluskoorik, kus esmasteks koloniseerijateks on tihtipeale tsüanobakterid, neile järgnevad samblikud, samblad ja soontaimed (Büdel *et al.*, 2014). Maapinna eluskoorik esineb vähesel määral ka luidetel, eriti suksessiooni varases staadiumis, milles domineerivad samblikud. Ka arktilistel aladel on täheldatud maapinna eluskooriku olemasolu. Sealne koorik on hajunud väikesteks maapinnalappideks ning seal domineerivad tsüanobakterid, samblikud ja samblad. Tundras ja taigas esineb maapinna eluskoorik ainult varajases suksessiooni staadiumis (0-3 aastat), hilisemas suksessiooni staadiumis, kui domineerivad põõsasjad põdrasamblikud, ei ole organismid omavahel enam nii integreeritud ja eluskoorikut ei moodusta (Büdel, 2003).

## Kokkuvõte

Antud töö eesmärgiks on anda ülevaade suktessioonilistest muutustest maapinnasamblike kooslustes erinevate kliimavöötmete taimkattetüüpides. Samblikud on võimelised kohastuma väga erinevate keskkonnatingimustega aladel ja kasvavad edukalt nii tundras, kõrbes kui kõrgmägedes.

Suktessioon on koosluste vahetus loomuliku arengu käigus. Eristatakse primaarset, sekundaarset ja tsüklilist suktessiooni.

Primaarne suktessioon algab pioneerliigi asustamisega taimestikuvabale pinnale. Ariidsetel aladel on pioneerliigiks tsüanobakter, temale järgnevad samblikud, samblad ja kõrgemad taimed. Tundras ja taigas on esmasteks asustajateks koorikja tallusega samblikud, mis on ka dominantsemad põhjapoolsetel aladel, hilissuktessioonis on dominantsed põõsasja kasvuvormiga samblikud, näiteks perekonnast *Stereocaulon* ja *Cladina*.

Sekundaarne suktessioon on seotud häiringutega. Sekundaarne suktessioon on laialt levinud, selle käigus võib hävida nii osa kooslusest kui ka kogu taimestik. Põhilisteks häiringuteks on põlengud, tallamine ja karjatamine, erosioon või aastaajalised muutused. Taigas esinevate kolooniate taastumine pärast tulekahju kestab aastakümneid, tüüpiline koosluste suktessioonirida on paljas muld, kooriksamblike staadium, põõsassamblike staadium, esimene põdrasambliku staadium ja teine põdrasambliku staadium. Häiringud üldiselt vähendavad liigirikkust ja ohtrust, intensiivsed häiringud mõjuvad kasvupinnale isegi hävitavalt. Häiringud on aga väga tähtsad koosluste suktessioonilistele muutustele ja võivad kaasa aidata ka näiteks samblikele elupaikade loomisele. Niitude karjatamine on samblikele mõnevõrra positiivne häiring, kuna see vähendab konkurentsi soontaimedega ja loob samblikele mikroelupaiku.

Tsükliline suktessioon on ka seotud häiringutega, eriti erosiooniga. Erodeeritud paljast pinda võib koloniseerida sama või uus liheniseerunud seene liik, taaskoloniseerimine toimub levistega kõrvalistelt aladelt või samalt alalt, näiteks eoste või tallusefragmentide abil.

# Successional changes in terricolous lichen communities

## Summary

The aim of current paper is to give overview of successional changes in terricolous lichen communities in different climate zones and types of vegetation cover. Lichens are able to adapt in places with very different environmental conditions, they grow successfully in tundra, deserts and high mountains.

Succession is a natural change in community structure over time. Primary, secondary and cyclic succession is defined.

Primary succession starts with colonisation of the pioneer species on bare soil or sand. In arid climate the first colonizer is usually cyanobacteria, followed by lichens, mosses and higher plants. In tundra and taiga, the pioneer species are usually crustose lichens, in late successional stage, the fruticose species become dominant, for example species from genus *Stereocaulon* and *Cladina*.

Secondary succession is involved with disturbances. Secondary succession is widespread and the disturbances can destroy all the species in the community. The main disturbances are wildfires, grazing, trampling, erosion or seasonal changes. In boreal forests the recovery of community after wildfire could last decades: first is stage of bare soil, then crustose lichens colonize the bare soil, thereafter follows first reindeer lichen stage and the second reindeer lichen stage. Disturbances mainly reduce species richness and abundance; intensive disturbances have more destructive effect on vegetation. On the other hand, disturbances are important factors that create various microhabitats. Grazing also creates microhabitats for lichens, which are especially important for lichens in alvars.

Cyclic succession is also caused by disturbances, especially erosion. Eroded surfaces can be recolonized or colonized by the same species, that was there before or by new species from places nearby.

## **Tänuavaldused**

Tänan oma lõputöö juhendamise ja abistamise eest Inga Jüriado´t.

## Kasutatud kirjandus

- Ahti, T. and Oksanen, L. 1990. Epigeic Lichen Communities of Taiga and Tundra Regions. – *Vegetatio* 86 (1): 39-70.
- Arktika. 1985. Eesti entsüklopeedia. 1. kd. – Valgus, Tallinn, pp. 296.
- Arktiline vööde. 1985. Eesti entsüklopeedia. 1. kd. – Valgus, Tallinn, pp. 298.
- Bahr, A., Ellström, M., Schnoor, T. K., Pahlsson, L. and Olsson, P. A. 2012. Long-term changes in vegetation and soil chemistry in a calcareous and sandy semi-natural grassland. – *Flora* 207: 379–387.
- Bates, J. W. and Farmer, A. M. (eds.). 1992. *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. – Clarendon Press, Oxford, 404 pp.
- Belnap, J. 2003. Biological soil crust and wind erosion. - In: Belnap, J. and Lange, O.L. (eds.). 2003. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 339–347.
- Belnap, J. and Eldridge, D. 2003. Disturbance and Recovery of Biological Soil Crusts. - In: Belnap, J. and Lange, O.L. (eds.). 2003. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 363–383.
- Belnap, J. and Lange, O.L. (eds.). 2003. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, 503 pp.
- Belnap, J., Kaltenecker, J. H., Rosentreter, R., Williams, J., Leonard, S. and Eldridge, D. 2001. *Biological soil crusts: ecology and management*. – Technical Reference 1730-2.
- De Bonte, A. J., Boosten, A., van der Hagen, H. G. J. M. and Sykora, K. V. 1999. Vegetation development influenced by grazing in the coastal dunes near The Hague, The Netherlands. – *Journal of Coastal Conservation* 5: 59-68.
- Boudreau, S. and Payette, S. 2004. Caribou-induced changes in species dominance of lichen woodlands: an analysis of plant remains. – *American Journal of Botany* 91 (3): 422-429.

Büdel, B. 2003. Biological soil crusts in European temperate and mediterranean regions. - In: Belnap, J. and Lange, O.L. (eds.). 2003. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 75–86.

Büdel, B., Colesie, C., Green, T. G. A., Grube, M., Lazaro Suau, R., Loewen-Schneider, K., Maier, S., Peer, T., Pintado, A., Raggio, J., Ruprecht, U., Sancho, L. G., Schroeter, B., Türk, R., Weber, B., Wedin, M., Westberg, M., Williams, L. and Zheng, L. 2014. Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe: the Soil Crust International Project (SCIN). – Biodiversity and Conservation DOI 10.1007/s10531-014-0645-2.

Christensen, S. N. and Johnsen, I. 2001. The lichen-rich coastal heath vegetation on the isle of Anholt, Denmark – conservation and management. – Journal of Coastal Conservation 7: 13–22.

Crittenden, P. D. 1999. Aspects of the ecology of mat-forming lichens. – Rangifer 20 (2-3): 127-139.

Dojani, S., Büdel, B., Deutschewitz, K. and Weber, B. 2011. Rapid succession of Biological Soil Crusts after experimental disturbance in the Succulent Karoo, South Africa. – Applied Soil Ecology 48: 263–269.

Doody, J. P. 2013. Sand Dune Conservation, Management and Restoration. – Coastal Research Library, Brampton, Huntingdon, 303 pp.

Ejrnæs, A. and Poulsen, R. S. 2001. Cryptogam: Environment Relationships in Danish Grasslands. – Lindbergia 26 (3): 121-128.

Eldridge, D. and Rosentreter, R. 1999. Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. – Journal of Arid Environments 41: 11–25.

Eriksson M. O. G. and Rosén E. 2008. Management of Natura 2000 habitats. 6280 \*Nordic alvar and precambrian calcareous flatrocks. – Technical Report 16/24

Evans, R. D. and Johansen, J. R. 1999. Microbiotic crusts and ecosystem processes. – Critical Reviews in Plant Sciences 18: 183–225.

- Ferguson, A.V., Pharo, E. J., Kirkpatrick, J. B. and Marsden-Smedley, J. B. 2009. The early effects of fire and grazing on bryophytes and lichens in tussock grassland and hummock sedgeland in north-eastern Tasmania. – *Australian Journal of Botany* 57: 556–561.
- Foster, D. R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black Spruce) - Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada. – *Journal of Ecology* 73: 517-534.
- Gilbert, O. L. 1993. The lichens of chalk grassland. – *Lichenologist* 25 (4): 379–414.
- Gilbert, O. L., Earland-Bennett, P. and Coppins, B. J. 1978. Lichens of the sugar limestone refugium in upper teesdale. – *New Phytologist* 80 (2): 403-408.
- Hasse, T. 2005. Charakterisierung der Sukzessionsstadien im Spergulo-Corynephoretum (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten. – *Tuexenia* 25: 407–424.
- Herder, M., Kytöviita, M. M. and Niemelä, P. 2003. Growth of reindeer lichens and effects of reindeer grazing on ground cover vegetation in a Scots pine forest and a subarctic heathland in Finnish Lapland. – *Ecography* 26: 3-12.
- Holt, A. E., McCune, B. and Neitlich, P. 2008. Grazing and fire impacts on macrolichen communities of the Seward Peninsula, Alaska, U.S.A. – *The Bryologist* 111 (1): 68-83.
- Isermann, M. 2011. Patterns in Species Diversity during Succession of Coastal Dunes. – *Journal of Coastal Research* 27 (4): 661–671.
- Isermann, M., Koehler, H. and Mühl, M. 2010. Interactive effects of rabbit grazing and environmental factors on plant species-richness on dunes of Norderney. – *Journal of Coastal Conservation* 14: 103-114.
- Jahns, H. M. 1982. The cyclic development of mosses and the lichen *Baeomyces rutus* in an ecosystem. – *Lichenologist* 14: 261-265.
- Jahns, H. M. and Ott, S. 1982. Flechtenentwicklung an dicht benachbarten asten Standorten – *Herzogia* 6: 201-241.
- Johansson, P. and Reich, P. B. 2005. Population size and fire intensity determine post-fire abundance in grassland lichens. – *Applied Vegetation Science* 8: 193-198.

- Kauppi, M. 1990. The effect of litter and waste wood on a *Cladina stellaris* carpet. – *Aquilo Series Botanica* 29: 33-38.
- Kershaw, K. A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. – *Canadian Journal of Botany* 55: 393-410.
- Ketner-Oostra, R., van der Peijl, M. J. and Sykora, K. V. 2006. – *Journal of Vegetation Science* 17: 147-156.
- Ketner-Oostra R., Sparrius L. B. and Sýkora K. V. 2010. Development of lichen-rich communities. – In: J. Fanta & H. Siepel (eds.) *Inland drift sand landscapes, Part III: Ecosystem succession*. KNNV publishing. Zeist, the Netherlands, pp. 236-254.
- Ketner-Oostra, R. and 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.
- Klein, D. R. 1982. Fire, Lichens, and Caribou. – *Journal of Range Management* 35 (3): 390-395.
- Kõrb. 1990. *Eesti entsüklopeedia*. 5. kd. – Valgus, Tallinn, pp. 281.
- Laasimer, L. 1965. *Eesti NSV taimkate*. – Valgus, Tallinn, 397 pp.
- Lan, S., Wu, L., Zhang, D. and Hu, C. 2013. Assessing Level of Development and Successional Stages in Biological Soil Crusts with Biological Indicators. – *Microbial Ecology* 66: 394-403.
- Leppik, E., Jüriado, I., Suija, A. and Liira, J. 2013. The conservation of ground layer lichen communities in alvar grasslands and the relevance of substitution habitats. – *Biodiversity and Conservation* 22: 591–614.
- Longton, R. E. 1988. *Biology of polar bryophytes and lichens*. – Cambridge University press, Cambridge, 391 pp.

- Looman, J. 1964. Ecology of lichen and bryophyte communities in Saskatchewan. – Ecology 45 (3): 481-491.
- Löbel, S., Dengler, J. and Hobohm, C. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: The effects environment, landscape structure and competition. – Folia Geobotanica 41: 377–393.
- Maikawa, E. and Kershaw, K. A. 1976. Studies on lichen dominated systems part 19 the postfire recovery sequence of black spruce - lichen woodland in the Abitau Lake area, N.W.T. – Canadian Journal of Botany 54: 2679-2687
- Masing, V. 1992. Ökoloogia leksikon. – Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn, 320 pp.
- Maun, M. A. 2009. The biology of coastal sand dunes. – Oxford University Press, New York, 280 pp.
- Miller, D. R. 1976. Biology of the Kaminuriak population of barren-ground caribou. Part 3: Taiga winter range relationships and diet. – Canadian Wildlife Service Report Series No. 36. Environment Canada Wildlife Service, Ottawa, pp. 42.
- Nash III, T. H. 2008. Lichen Biology. – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 486.
- O'Bryan, K. E., Prober, S. M., Lunt, I. D. and Eldridge, D. J. 2009. Frequent fire promotes diversity and cover of biological soil crusts in a derived temperate grassland. – Oecologia 159: 827 – 838.
- Paal, J. 1997. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. – Tallinna Raamatutrükikoda, Tallinn, pp. 241 – 242.
- Primack, R. B., Kuresoo, R and Sammul, M. 2008. Sissejuhatus looduskaitsebioloogiasse. – Eesti Loodusfoto, Tartu, 416 pp.
- Schaper, T. and Ott, S. 2003. Photobiont selectivity and interspecific interactions in lichen communities. I. Culture experiments with the mycobiont *Fulgensia bracteata*. – Plant biology 5: 441-450.

Scutari, N. C., Bertiller, M. B. and Carrera, A. L. 2004. Soil-associated lichens in rangelands of north-eastern Patagonia. Lichen groups and species with potential as bioindicators of grazing disturbance. – *The Lichenologist* 36 (6): 405–412.

Sparrius, L. B., Sevink, J. and Kooijaman, A. M. 2012. Effects of nitrogen deposition on soil and vegetation in primary succession stages in inland drift sands. – *Plant Soil* 353: 261–272.

Sparrius, L. B., Kooijman, A. M. and Sevink, J. 2013. Response of inland dune vegetation to increased nitrogen and phosphorus levels. – *Applied Vegetation Science* 16: 40–50.

Trass, H. and Randlane, T. 1994. Eesti suursamblikud. – TÜ kirjastus, Tartu, pp. 13-22.

Uotila, A., Hotanen, J. P. and Kouki, J. 2005. Succession of understory vegetation in managed and seminatural Scots pine forests in eastern Finland and Russian Karelia. – *Canadian Journal of Forest Research* 35 (6): 1422-1441.

Vestergaard, P. and Vagn, A. 2001. Recovery of Danish coastal dune vegetation after a wildfire. – *Journal of Coastal Conservation* 7: 117-128.

Warren, S. D. & Eldridge, D. J. 2003. Biological soil crusts and livestock in arid ecosystems: Are they compatible? – In: Belnap, J & Lange, O.L. (eds.). 2003. *Biological Soil Crusts: structure, function, and management*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 401-415.

### **Internetileheküljed:**

eSEIS – eesti samblike e-infosüsteem, pildigalerii.

[<http://www.ut.ee/ial5/k2n/lichphoto/index.htm>]. 20. mai 2014.

Kidsdiscover kodulehekülg. [<http://www.kidsdiscover.com/spotlight/biomes-for-kids/>] 21. mai 2014.

Soilcrust kodulehekülg. [<http://www.soilcrust.org/gallery.htm>]. 21. mai 2014.

## Lisa 1. Näited erinevatest samblikest ja kooslustest vastavalt kasvukohtadele



Lisa 1.1. Põhjapõder tundras samblikke söömas (allikas: kidsdiscover).



Lisa 1.2. Taigale ja tundrale iseloomulik samblik *Stereocaulon paschale* (allikas: eSEIS)



Lisa 1.3. Parasvöötme taigale iseloomulik samblikuvaip (*Cladina stellaris*) (foto: Heli Einberg).



Lisa 1.4. Alvar ehk loopealne, Saaremaa (foto: Ede Leppik).



Lisa 1.5. Düün (foto: Marja-Liisa Kämärä)



Lisa 1.6. Ariidsetel aladel ja parasvöötme niitudel maapinna eluskooriku hilises suktsessioonistaadiumis esinev *Fulgensia bracteata* (allikas: eSEIS).



Lisa 1.7. Maapinna eluskoorik ariidset alal (allikas: soilcrust.org).

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

Mina, Heli Einberg,

*(autori nimi)*

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

Suktsessioonilised muutused maapinnasamblike kooslustes,

*(lõputöö pealkiri)*

mille juhendaja on Inga Jüriado,

*(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, **26.05.2014**