

Latvijas Universitāte  
Bioloģijas fakultāte



**Līga Strazdiņa**

**Saistība starp briofītu funkcionālajām grupām, substrātu  
īpašībām un meža augu sabiedrībām Moricsalas dabas rezervātā**

Promocijas darbs

Doktora grāda iegūšanai bioloģijas nozarē

Apakšnozare: ekoloģija

Darba vadītājs: Dr. biol., prof. Guntis Brūmelis

Rīga, 2013



IEGULDĪJUMS TAVĀ NĀKOTNĒ

Šis darbs izstrādāts ar Eiropas Sociālā fonda atbalstu projektā „Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē ” Nr.2009/0138/1DP/1.1.2.1.2./09/IPIA/VIAA/004.

**Pētījuma publikācijas:**

**Strazdiņa L.**, Brūmelis G., Rēriha I. 2013. Life-form adaptations and substrate availability explain a 100-year post-grazing succession of bryophyte species in the Moricsala Strict Nature Reserve, Latvia. *Journal of Bryology* 35(1): 33-46.

**Strazdiņa L.**, Madžule L., Brūmelis G. 2011. A contribution to the bryoflora of Moricsala Island Nature Reserve, Latvia. *Folia Cryptogamica Estonica*, Fasc. 48: 107-117.

**Ar pētījumu netieši saistītas publikācijas:**

**Strazdiņa L.** 2010. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. *Environmental and Experimental Biology* 8: 49-58.

**Starptautiskās konferences:**

**Strazdiņa L.**, Brūmelis G. Bryophyte succession during a 100 year period after cessation of human disturbance in forests of the Moricsala Island Nature Reserve, Latvia. 3rd European Congress of Conservation Biology. Glāzgova, Lielbritānija. 28.08.-01.09.2012.

**Strazdiņa L.** Historical view on bryophyte functional groups and species diversity in Moricsala Nature Reserve, Latvia. International bryological conference, dedicated to 100 year anniversary of R.N. Schljakov. Apatīti, Krievija. 24.-26.06.2012.

**Strazdiņa L.** Bryophyte community response to natural forest succession in the Moricsala Island Reserve, Latvia. 54th Symposium of the International Association for Vegetation Science: Vegetation in and around water-patterns, processes and threats. Liona, Francija. 20.-24.06.2011.

**Strazdiņa L.** Bryophyte species richness in Moricsala Nature Reserve: influences of substrate and forest type. Doctoral students' conference: Next generation insights into geosciences and ecology. Tartu, Igaunija. 12.-13.05.2011.

**Strazdiņa L.** Growth forms of bryophytes in the Moricsala Island Reserve, Latvia. 6th International Conference: Research and conservation of biological diversity in Baltic Region. Daugavpils, Latvija. 28.-29.04. 2011.

**Strazdiņa L.** Bryophyte species composition in Moricsala Island Nature Reserve, Latvia. International bryological conference devoted to the 110-th birthday of Zoya Nikolaevna Smirnova and Claudia Ivanovna Ladyzhenskaja: Bryology: traditions and state-of-the-art. Sanktpēterburga, Krievija. 11.-15.10.2010.

**Strazdiņa L.** Old-growth forest stand properties and their influence on bryophyte communities in Moricsala Nature Reserve, Latvia. Northern Primeval Forests: Ecology, Conservation & Management. Sundsvāla, Zviedrija. 9.-13.08.2010.

**Strazdiņa L.** Bryophyte community differences between various old-growth forest stands in Moricsala Nature Reserve, Latvia. 23<sup>th</sup> Conference-Expedition of the Baltic Botanists: Seminatural Communities. Hāpsalu, Igaunija. 19.-22.07.2010.

**Strazdiņa L.** Bryophyte species composition in different forest stands on various substrates in Nature Reserve Ozolu Island. 52<sup>nd</sup> International Scientific Conference of Daugavpils University. Daugavpils, Latvija. 14-16.04.2010.

**Strazdiņa L.** Bryophyte species composition of different forest stands on Moricsala Island. 5<sup>th</sup> International Conference: Research and conservation of biological diversity in Baltic Region. Daugavpils, Latvija. 22.-24.04.2009.

**Strazdiņa L.,** Brūmelis G. Biological diversity of epiphytic bryophyte species in the Moricsala Nature Reserve. 22<sup>nd</sup> Expedition of the Baltic Botanists. Daugavpils, Latvija. 14.-17.07.2008.

Mežaka A., **Strazdiņa L.,** Madžule L., Brūmelis G., Liepiņa L., Znotiņa V., Piterāns A. Trends in Latvian bryophyte and epiphytic lichen diversity in Moricsala Nature Reserve. 17<sup>th</sup> International Workshop European Vegetation Survey. Brno, Čehija. 01.-05.05.2008.

#### **Vietējās konferences:**

**Strazdiņa L.** Saistība starp briofītu funkcionālajām grupām, substrātu īpašībām un meža augu sabiedrībām Moricsalas dabas rezervātā. DAP rīkots seminārs Moricsalas vēsture un zinātniskie pētījumi, Rīga, Latvija. 16.10.2012.

**Strazdiņa L.** Antropogēnā brioflora Moricsalas dabas rezervātā. LU 69. zinātniskā konference, Botānikas un ekoloģijas sekcija. Rīga, Latvija. 01.02.2011.

**Strazdiņa L.** Meža augšanas apstākļu un substrāta īpašību ietekme uz briofītu sabiedrībām dabas liegumā „Ozolu sala” Cieceres ezerā. LU 68. zinātniskā konference, Botānikas un ekoloģijas sekcija. Rīga, Latvija. 01.02.2010.

**Strazdiņa L.** Moricsalas sūnu izpētes vēsture mūsdienu skatījumā. LU 66. zinātniskā konference, Botānikas un ekoloģijas sekcija. Rīga, Latvija. 06.02.2008.

## KOPSAVILKUMS

**Strazdiņa L. 2013.** Saistība starp briofītu funkcionālajām grupām, substrātu īpašībām un meža augu sabiedrībām Moricsalas dabas rezervātā

Darba mērķis ir noskaidrot substrāta parametru ietekmi uz briofītu sugu bagātību, sugu sastopamību un sūnu sugu sadalījumu pa funkcionālajām grupām (dzīves formām un dzīves stratēģijām) dažādās meža augu sabiedrībās, kā arī izpētīt sūnu sugu sastāva maiņu Moricsalā. Par pētāmo teritoriju izvēlēts Moricsalas dabas rezervāts, kas ir senākā aizsargājamā dabas teritorija Latvijā un ilgstoši neskartās dabas dēļ īpaši piemērota sūnu ekoloģijas izpētei. Laikā no 2008. gada līdz 2010. gadam desmit dažādās augu sabiedrībās ierīkoti 59 parauglaukumi, katrā uzskaitītas sūnas uz trim substrātu veidiem (dzīvu koku mizas, kritālām, augsnes). Pētīto parametru ietekme novērtēta ar ģeneralizēto lineāro miksēto modeļu (GLMM) metodi, detrendēto korespondentanalīzi (DCA) un vairāku atbilžu permutācijas metodi (MRPP). Lai noteiktu sūnu sugu sastāva izmaiņas Moricsalā pēc apsaimniekošanas pārtraukšanas pēc rezervāta nodibināšanas 1912. gadā, iegūtie rezultāti salīdzināti ar datiem, kas ievākti pirms 100 gadiem un pirms vairāk nekā 30 gadiem.

Pašlaik bagātīgu sūnu sugu sastopamību uz pētītajiem substrātiem nodrošina koku sugas ar atšķirīgu mizas reakciju, dažāda garuma un apkārtmēra kritālas, heterogēns koku sugu sastāvs. Pēdējo 100 gadu laikā Moricsalas meža augu sabiedrībās konstatētas 156 sūnu sugas. Vairākas sugas no salas apmežotās teritorijas ir izzudušas, bet konstatētas jaunas sugas (kopā sugu sastāvs mainījies par 41 sūnu sugu). Kopējais sūnu sugu skaits augu sabiedrību ietvaros ir palielinājies, bet atšķirības starp augu sabiedrībām pēc sūnu sugu skaita 100 gadu laikā samazinājušās. Dominējošās sūnu dzīves formas Moricsalā ir *gluds klājiens*, *raupjš klājiens* un *augsta velēna*, kas raksturīgas vidēji mitriem augšanas apstākļiem. Saulmīlīgo dzīves formu sastopamība, kokaudzei kļūstot biežākai, laika gaitā samazinājusies. Uz salas pārsvarā sastopamas ilgmūžīgās sūnu dzīves stratēģijas – *daudzgadīgi palicēji*, *daudzgadīgi konkurenti* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji*, kas raksturīgi netraucētās, ilgstoši pieejamās mežaudzēs ar stabilu mikroklimatu.

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātē, Botānikas un ekoloģijas katedrā laika posmā no 2007. gada līdz 2012. gadam Dr.biol., prof. Gunta Brūmeļa vadībā.

**Atslēgas vārdi:** DCA, GLMM, MRPP, sugu sukcesija, sūnu dzīves formas, sūnu stratēģijas.

## SUMMARY

**Strazdiņa L. 2013.** Relationships between bryophyte functional groups, substrate properties and forest vegetation communities in Moricsala Island Nature Reserve

The aim of this research was to identify the factors influencing bryophyte species richness, species occurrence and division into life-forms and life-strategies in different vegetation communities on Moricsala Island, as well as determine changes in species composition on the island during the last century. The research was conducted in the Moricsala Island Nature Reserve, which is the oldest protected nature area in Latvia and is particularly well for bryophyte ecology research due to its pristine nature. Bryophytes were collected in 59 sampling sites from living trees, logs, and forest ground in ten different vegetation communities in the time period 2008-2010. Influence of the studied parameters was analysed using generalized linear mixed models (GLMM), detrended correspondence analysis (DCA), and multi-response permutation procedures (MRPP). To determine changes in bryophyte species composition in the Moricsala Island Nature Reserve after termination of land use in 1912, the data recorded before 100 years and the data collected more than 30 years ago were compared with those today.

At present, high bryophyte species diversity on the studied substrate types occurs due to tree species with different bark reaction, logs in various length and diameter, and a heterogeneous tree layer. In total, 156 bryophyte species were found on Moricsala in forest vegetation communities during the last century. Many species disappeared from the study area but new species arrived (in total, species turnover for 41 bryophyte species has occurred). In each vegetation community, the species diversity increased, but differences between the communities decreased over the 100-year period. Smooth mats, rough mats, and tall turfs were the most common life-forms, and they are typical to moist growing conditions. Sun-loving life-forms have declined due to increased denseness in the tree layer. Long-living life-strategies dominate on Moricsala – perennial stayers, competitive perennials, and stress-tolerant perennials. They are characteristic of unmanaged and long lasting forests with a stable microclimate.

The Doctoral thesis was conducted in the University of Latvia, Faculty of Biology, Department of Botany and Ecology, from 2007 to 2012, and supervised by Dr.biol., prof. Guntis Brūmelis.

**Keywords:** bryophyte life-forms, bryophyte life-strategies, DCA, GLMM, MRPP, species succession.

## SATURS

KOPSAVILKUMS .....	4
SUMMARY .....	5
IEVADS .....	13
1. LITERATŪRAS APSKATS .....	15
1.1. Sūnu funkcionālās grupas .....	15
1.1.1. Sūnu augšanas formas .....	15
1.1.2. Sūnu dzīves formas .....	17
1.1.3. Sūnu dzīves stratēģijas .....	18
1.2. Sūnu vairošanās un izplatīšanās īpašības .....	20
1.2.1. Sūnu dzimumvairošanās .....	20
1.2.2. Sūnu bezdzimumvairošanās .....	21
1.2.3. Sūnu diasporu bankas .....	22
1.3. Substrāta un faktoru ietekme uz sūnu sastopamību un morfoloģiju .....	23
1.3.1. Epifītiskās sūnas .....	23
1.3.2. Sūnas uz kritalām .....	30
1.3.3. Augsnes sūnas .....	35
1.4. Augu sabiedrību sukcesijas modeļi .....	40
2. MATERIĀLS UN METODES .....	43
2.1. Moricsalas dabas rezervāts .....	43
2.1.1. Moricsalas apsaimniekošanas gaita .....	44
2.1.2. Augu sabiedrības un augsne Moricsalā .....	45
2.1.3. Dabisko traucējumu ietekme uz veģetāciju .....	47
2.2. Paraugu ņemšanas metodes .....	47
2.3. Kartogrāfiskā materiāla apstrāde .....	50
2.4. Augsnes un koka mizas pH vērtības noteikšana .....	50
2.5. Datu statistiskās analīzes metodes .....	51
2.6. Sūnu sukcesijas pētījums .....	52
3. REZULTĀTI .....	54
3.1. Vispārējs Moricsalas epifītisko briofītu raksturojums .....	54
3.1.1. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto koku mizas reakcijas .....	54
3.1.2. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto koku stumbra diametra .....	56
3.1.3. Sūnu vienlaidus seguma augstums .....	57
3.1.4. Sūnu sugu sastāvs uz pētītajām koku sugām .....	58
3.1.5. Epifītiskās sūnu sugas pētītajās augu sabiedrībās .....	59
3.1.6. Epifītisko sūnu sugu, augu sabiedrību un koku DCA ordinācija .....	61
3.1.7. Epifītisko sūnu GLMM analīze .....	64
3.1.8. Epifītisko sūnu dzīves formas .....	64
3.1.9. Epifītisko sūnu stratēģijas .....	66

3.2. Vispārējs Moricsalas epiksīlo briofitu raksturojums.....	68
3.2.1. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto kritalu reakcijas .....	68
3.2.2. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto kritalu garuma un apkārtmēra .....	70
3.2.3. Epiksīlo sūnu sugu bagātība pētītajās augu sabiedrībās .....	70
3.2.4. Epiksīlo sūnu sugu un augu sabiedrību DCA ordinācija.....	71
3.2.5. Epiksīlo sūnu GLMM analīze .....	75
3.2.6. Epiksīlo sūnu dzīves formas.....	75
3.2.7. Epiksīlo sūnu stratēģijas .....	76
3.3. Vispārējs Moricsalas epigeisko briofitu raksturojums .....	78
3.3.1. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no augsnes reakcijas pētītajās augu sabiedrībās.....	78
3.3.2. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no attāluma līdz mikroparauglaukumam tuvāk augošajam kokam un šī koka sugas .....	79
3.3.3. Epigeiskās sūnas pētītajās augu sabiedrībās.....	80
3.3.4. Epigeisko sūnu sugu un augu sabiedrību DCA ordinācija .....	81
3.3.5. Epigeisko sūnu GLMM analīze.....	84
3.3.6. Epigeisko sūnu dzīves formas .....	84
3.3.7. Epigeisko sūnu dzīves stratēģijas .....	85
3.4. Sūnu sugu sastāva izmaiņas Moricsalā pēdējo 100 gadu laikā.....	86
3.4.1. Sūnu sugu bagātība uz substrātiem Moricsalā dažādos pētījuma periodos .....	86
3.4.2. Sūnu sugu sastāva izmaiņas pētītajās augu sabiedrībās .....	88
3.4.3. Sūnu dzīves formu bagātības izmaiņas .....	91
3.4.4. Sūnu dzīves stratēģiju bagātības izmaiņas .....	94
4. DISKUSIJA .....	97
4.1. Briofitu bagātība Moricsalā atkarībā no pētīto substrātu parametriem un augšanas apstākļiem.....	97
4.2. Sūnu funkcionālo grupu sastopamība Moricsalā uz dažādiem substrātiem pētītajās augu sabiedrībās .....	101
4.3. Sūnu sugu sastāva izmaiņas dabiskās meža sukcesijas gaitā Moricsalas dabas rezervātā .....	105
SECINĀJUMI .....	113
AIZSTĀVĀMĀS TĒZES .....	114
PATEICĪBAS .....	115
LITERATŪRAS SARAKSTS .....	116
PIELIKUMI.....	129

## TABULU SARAKSTS

<b>2.1. tabula.</b> Moricsalas augu sabiedrību klasifikācija pēc Kupfera (pa kreisi) un attiecīgās augu sabiedrības Laiviņas & Laiviņa sistēmā (pa labi).....	46
<b>3.1. tabula.</b> p-vērtības, kas aprēķinātas starp koku sugām ar MRPP analīzi pēc epifītisko sūnu sugu sastāva.....	59
<b>3.2. tabula.</b> p-vērtības, kas aprēķinātas starp parauglaukumiem ar MRPP analīzi pēc epifītisko sūnu sugu sastāva katrā augu sabiedrībā.....	60
<b>3.3. tabula.</b> p-vērtības, kas aprēķinātas starp parauglaukumiem ar MRPP analīzi pēc epiksīlo sūnu sugu sastāva katrā augu sabiedrībā.....	71
<b>3.4. tabula.</b> p-vērtības, kas aprēķinātas starp parauglaukumiem ar MRPP analīzi pēc epigeisko sūnu sugu sastāva katrā augu sabiedrībā.....	81
<b>3.5. tabula.</b> Kopējā sūnu sugu bagātība un sugu skaits, kas konstatētas tikai kādā no pētījuma periodiem dažādās augu sabiedrībās. Reto, aizsargājamo un DMB indikatorsugu skaits norādīts iekavās.....	89
<b>3.6. tabula.</b> Sūnu sugu skaits pa dzīves formām trīs pētījuma periodos uz dažādiem substrātiem.....	92
<b>3.7. tabula.</b> Sūnu dzīves formu bagātība pētītajās augu sabiedrībās dažādos izpētes periodos uz trim substrātiem.....	93
<b>3.8. tabula.</b> Sūnu dzīves stratēģiju sastopamība pētījuma periodos uz dažādiem substrātiem.....	94
<b>3.9. tabula.</b> Sūnu dzīves stratēģiju bagātība pētītajās augu sabiedrībās dažādos izpētes periodos uz trim substrātiem.....	95
<b>3.10. tabula.</b> Sūnu sugu skaits pa dzīves stratēģijām četrās augu sabiedrībās dažādos izpētes periodos.....	96

## ATTĒLU SARAKSTS

<b>2.1. attēls.</b> Moricsalas dabas rezervāta robežu shēma (Moricsalas dabas rezervāta likums 2000).....	43
<b>2.2. attēls.</b> Atklātās teritorijas platības izmaiņas Moricsalā.....	44
<b>2.3. attēls.</b> Augu sabiedrību izmaiņu dinamika Moricsalā (Аболинь и др. 1979).....	47
<b>2.4. attēls.</b> Parauglaukumu izvietojums Moricsalā Laiviņas & Laiviņa (1980) nodalītajās augu sabiedrībās.....	48
<b>3.1. attēls.</b> Pētīto koku sugu mizas pH reakcija (min, vid. un max vērtība).....	54
<b>3.2. attēls.</b> Epifītisko sūnu sugu sastopamība (min, vid. un max vērtība) atkarībā no koka mizas pH. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 13.pielikumā.....	55
<b>3.3. attēls.</b> Kopējā sūnu sugu skaita bagātības saistība ar pētīto koku mizas pH reakciju (a) un pētīto koku stumbra diametru (b) (atzīmēta lineārās regresijas līkne).....	55
<b>3.4. attēls.</b> Pētīto koku sugu diametrs (min, vid. un max vērtība).....	56



<b>3.5. attēls.</b> Epifītisko sūnu sugu sastopamība (min, vid. un max vērtība) atkarībā no koka stumbra diametra. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 13. pielikumā. ....	56
<b>3.6. attēls.</b> Vienlaidus sūnu seguma augstums četrās debespusēs uz pētītajiem kokiem. ....	57
<b>3.7. attēls.</b> Saistība starp vidējo sūnu seguma augstumu un kopējo sūnu sugu skaitu uz koka (atzīmēta lineārās regresijas līkne). ....	57
<b>3.8. attēls.</b> Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB epifītisko indikatorsugu skaits (vidējās vērtības) uz biežāk pētītajām koku sugām (norādīta standartnovirze).....	58
<b>3.9. attēls.</b> Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB epifītisko indikatorsugu skaits (vidējās vērtības) pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze) (a) un kopējais sūnu sugu skaits uz pētītajiem kokiem parauglaukumos (b). Šeit un turpmāk augu sabiedrību abreviatūru skaidrojums 11. lpp. ....	60
<b>3.10. attēls.</b> Epifītisko parauglaukumu DCA ordinācija pēc augu sabiedrības. $n_{\text{paraugl}}=52$ , $n_{\text{sugas}}=56$ . Eigenvērtība Axis1=0,302; Axis2=0,198. ....	61
<b>3.11. attēls.</b> Epifītisko sūnu sugu DCA ordinācija. $n_{\text{paraugl}}=52$ , $n_{\text{sugas}}=56$ . Eigenvērtība Axis1=0,302; Axis2=0,198. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 13. pielikumā. ....	62
<b>3.12. attēls.</b> Koku DCA ordinācija pēc koka sugas. $n_{\text{koki}}=263$ , $n_{\text{sugas}}=56$ . Eigenvērtība Axis1=0,521; Axis2=0,277. ....	63
<b>3.13. attēls.</b> Epifītisko sūnu sugu skaits pa dzīves formām uz pētītajām koku sugām (a) un pētītajās augu sabiedrībās (b). ....	65
<b>3.14. attēls.</b> Epifītisko sūnu sugu skaits pa stratēģijām uz pētītajām koku sugām (a) un pētītajās augu sabiedrībās (b). ....	67
<b>3.15. attēls.</b> Epiksīlo sūnu sugu sastopamība (min, vidējā un max vērtība) atkarībā no kritalas pH vērtības. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 16. pielikumā. ....	69
<b>3.16. attēls.</b> Kopējā epiksīlo sūnu sugu skaita saistība ar kritalas pH reakciju (a), kritalas garumu (b) un kritalas apkārtmēru (c) (atzīmēta lineārās regresijas līkne).....	69
<b>3.17. attēls.</b> Kopējā un reto, aizsargājamo un DMB epiksīlo indikatorsugu bagātība (vidējās vērtības) pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze) (a) un kopējais sūnu sugu skaits uz kritalām parauglaukumos (b). ....	70
<b>3.18. attēls.</b> Epiksīlo parauglaukumu DCA ordinācija pēc augu sabiedrības. $n_{\text{paraugl}}=52$ , $n_{\text{sugas}}=84$ . Eigenvērtība Axis1=0,172; Axis2=0,130. ....	72
<b>3.19. attēls.</b> Epiksīlo sūnu sugu DCA ordinācija. $n_{\text{paraugl}}=52$ , $n_{\text{sugas}}=84$ . Eigenvērtība Axis1=0,172; Axis2=0,130. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 16. pielikumā. ....	74
<b>3.20. attēls.</b> Epiksīlo sūnu sugu skaits pa dzīves formām pētītajās augu sabiedrībās. Šeit un turpmāk dzīves formu abreviatūru skaidrojums 12. lpp.....	75
<b>3.21. attēls.</b> Epiksīlo sūnu sugu skaits pa stratēģijām pētītajās augu sabiedrībās. Šeit un turpmāk stratēģiju abreviatūru skaidrojums 12. lpp. ....	77
<b>3.22. attēls.</b> Augsnes reakcija pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze). ....	78
<b>3.23. attēls.</b> Epigeisko sūnu sugu sastopamība (min, vidējā un max vērtība) atkarībā no augsnes pH. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 19. pielikumā. ....	79
<b>3.24. attēls.</b> Saistība starp epigeisko sūnu sugu skaitu mikroparauglaukumā un augsnes pH vērtību (a) un attālumu līdz tuvāk augošajam kokam (b) (atzīmēta lineārās regresijas līkne). 79	

<b>3.25. attēls.</b> Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB epigeisko indikatoru skaits (vidējās vērtības) pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze) (a) un kopējais sūnu sugu skaits pētītajos augsnes parauglaukumos (b). .....	80
<b>3.26. attēls.</b> Epigeisko parauglaukumu DCA ordinācija pēc augu sabiedrības. $n_{\text{paraugi}}=52$ , $n_{\text{sugas}}=62$ . Eigenvērtība Axis1=0,403; Axis2=0,243. ....	82
<b>3.27. attēls.</b> Epigeisko sūnu sugu DCA ordinācija. $n_{\text{paraugi}}=52$ , $n_{\text{sugas}}=62$ . Eigenvērtība Axis1=0,403; Axis2=0,243. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 19. pielikumā. ....	83
<b>3.28. attēls.</b> Epigeisko sūnu sugu skaits pa dzīves formām pētītajās augu sabiedrībās. ....	84
<b>3.29. attēls.</b> Epigeisko sūnu sugu skaits pa stratēģijām pētītajās augu sabiedrībās. ....	85
<b>3.30. attēls.</b> Sūnu sugu bagātība uz pētītajiem substrātiem. ....	87
<b>3.31. attēls.</b> Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB indikatoru skaits trīs pētījuma periodos uz dažādiem substrātiem. ....	88
<b>3.32. attēls.</b> Sūnu sugu izplatība pa augu sabiedrībām dažādos pētījuma periodos. ....	89
<b>3.33. attēls.</b> DCA parauglaukumu ordinācija pēc augu sabiedrības. $n=27$ . Eigenvērtība Axis1=0,255; Axis2=0,194. ....	91

## PIELIKUMU SARAKSTS

- 1. pielikums.** Terminu ekvivalenti no angļu un vācu valodas latviešu valodā sūnu augšanas formām, dzīves formām un dzīves stratēģijām (Meusel 1935, Gimingham & Birse 1957, Mägdefrau 1969, During 1979, 1992, Bates 1998, Kürschner 2004).
- 2. pielikums.** Sūnu augšanas formas un to raksturojums pēc Meusel (1935) un Mägdefrau (1969).
- 3. pielikums.** Dažādas sūnu augšanas formas (Meusel 1935).
- 4. pielikums.** Sūnu dzīves formas un to ekoloģija pēc Richards (1954), Gimingham & Birse (1957), Mägdefrau (1969) un Bates (1998).
- 5. pielikums.** Sūnu dzīves formu izvietojums gar mitruma un gaismas intensitātes gradientu uz cieta substrāta (pēc Bates (1998) un Kürschner (2004)). Zīmējumu autore Lauma Strazdiņa.
- 6. pielikums.** Sūnu dzīves formu izvietojums gar mitruma un gaismas intensitātes gradientu uz augsnes (pēc Bates (1998) un Kürschner (2004)). Zīmējumu autore Lauma Strazdiņa.
- 7. pielikums.** Sūnu dzīves stratēģijas (pēc During (1979, 1992), Kürschner (2004), Eckstein (2006), Darell & Cronberg (2011)).
- 8. pielikums.** Sūnu dzīves stratēģijas (During 1979).
- 9. pielikums.** Augu sabiedrības Moricsalā 20. gs. sākumā (Kupffer 1931). Numerācijas atšifrējums dots 2.1. tabulā.
- 10. pielikums.** Augu sabiedrības 20. gs. 70-ajos gados (Laiviņa & Laiviņš 1980). Numerācijas atšifrējums dots 2.1. tabulā.
- 11. pielikums.** Parauglaukumu izvietojums Аболинь и др. (1979) pētījumā.
- 12. pielikums.** Morisalā ierīkoto parauglaukumu koku stāva un lakstaugu stāva sugu sastāvs, atrašanās Latvijas Koordinātu Sistēmā (LKS92) un mikroparauglaukumu skaits.

- 13. pielikums.** Moricsalā konstatēto epifītisko sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, aizsardzības statuss, dzīves forma un stratēģija.
- 14. pielikums.** Modeļu AIC vērtība kopējam dzīves formu skaitam un katras dzīves formas skaitam uz pētītajiem kokiem pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.
- 15. pielikums.** Modeļu AIC vērtība kopējam sūnu sugu skaitam, kopējam stratēģiju skaitam un katras stratēģijas skaitam uz pētītajiem kokiem pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.
- 16. pielikums.** Moricsalā konstatēto epiksīlo sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, aizsardzības statuss, dzīves forma un stratēģija.
- 17. pielikums.** Modeļu AIC vērtība kopējam dzīves formu skaitam un katras dzīves formas skaitam uz pētītajām kriticalām pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.
- 18. pielikums.** Modeļu AIC vērtība kopējam sūnu sugu skaitam, kopējam stratēģiju skaitam un katras stratēģijas skaitam uz pētītajām kriticalām pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.
- 19. pielikums.** Moricsalā konstatēto epigeisko sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, aizsardzības statuss, dzīves forma un stratēģija.
- 20. pielikums.** Modeļu AIC vērtība kopējam dzīves formu skaitam un katras dzīves formas skaitam pētītajos augsnes mikroparauglāukumos pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.
- 21. pielikums.** Modeļu AIC vērtība kopējam sūnu sugu skaitam, kopējam stratēģiju skaitam un katras stratēģijas skaitam uz pētītajām kriticalām pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.
- 22. pielikums.** Dažādos pētījuma periodos Moricsalā konstatēto sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, dzīves forma un stratēģija.
- 23. pielikums.** Saraksts ar sugām, kas konstatētas tikai kādā vienā pētījuma periodā, un to sastopamība pētītajās augu sabiedrībās uz dažādiem substrātiem.

## TABULĀS UN ATTĒLOS LIETOTIE SAĪSINĀJUMI

### **Augu sabiedrība / Vegetation community**

**A**—apšu / aspen;

**B**—bērzu / birch;

**BE**—bērzu-egļu / birch-spruce;

**EM**—egļu-melnalkšņu / spruce-black alder;

**MA**—melnalkšņu / black alder;

**OL**—ozolu-liepu / oak-lime;

**OP**—ozolu-priežu / oak-pine;  
**OZ**—ozolu / oak;  
**PE**—platlapju-egļu / nemoral-spruce;  
**PM**—platlapju-melnalkšņu / nemoral-black alder.

### **Dzīves forma / Life form**

**W**—pavedieni / weft;  
**Th**—laponveida klājiens / thalloid-mat;  
**Te**—augsta velēna / tall turf;  
**Td**—sfagni / sphagnoid;  
**Ta**—vijums / tail;  
**t**—zema velēna / short turf;  
**Mt**—pavedienveida klājiens / thread-like mat;  
**Ms**—gluds klājiens / smooth mat;  
**Mr**—raupjš klājiens / rough mat;  
**D**—kokveida forma / dendroid;  
**cu**—mazs cinis / small cushion;  
**CU**—liels cinis / large cushion.

### **Stratēģija / Life-strategy**

**s**—īsilaicīga ceļotājsuga / short lived shuttle;  
**ps**—daudzgadīgs strestolerants palicējs / stress-tolerant perennial;  
**pc**—daudzgadīgs konkurents / competitive perennial;  
**p**—daudzgadīgs palicējs / perennial stayer;  
**l**—daudzgadīga ceļotājsuga / long-lived shuttle;  
**cp**—pionieri / pioneer;  
**c**—kolonizētājs / colonist.

## IEVADS

(..) see in „life-form” the golden link between species and habitat.

(A. G. Tansley 1920)

Sūnas ir viens no piemērotākajiem objektiem ekoloģiskajos pētījumos, jo tām raksturīga cieša saistība ar noteiktām substrātu īpašībām, piemēram, ar koka mizas reakciju (Fritz & Brunet 2010) un koka sugu (Mills & Macdonald 2005), kritalas sadalīšanās pakāpi (Söderström 1988a), kritalas diametru un tilpumu (Heilman-Clausen et al. 2005), īslaicīgiem un dabīgiem augsnes traucējumiem (Jonsson & Esseen 1998). Tāpat sūnu sugas ātri reaģē uz vides izmaiņām, piemēram, pēc mežizstrādes (Vellak & Ingerpuu 2005), un uz vaskulāro augu klātbūtni (Márialigeti et al. 2009), kas ir priekšnosacījums īstermiņa izpētes veikšanai. Sūnu ekoloģijas pētīšanai piemērota ir sugu klasificēšana pēc to funkcionālajām grupām – pēc sūnu augšanas formas (Girgensohn 1860, Meusel 1935, Gimingham 1951), sūnu dzīves formas (Gimingham & Birse 1957, Mägdefrau 1969, Bates 1998) un sūnu dzīves stratēģijas (During 1992, Bates 1998, Kürschner 2004), kas sniedz vēl precīzākas faktoru ietekmes interpretācijas iespējas.

No briofītu sugu bagātības aspekta Moricsalas dabas rezervāts ir izcila dabas vērtība boreo-nemorālajā mežu zonā. To izprata Latvijas botāniķi arī pirms 100 gadiem, kad pēc K. R. Kupfera ierosmes Moricsalai piešķirts dabas rezervāta statuss un uz salas pārtraukta cilvēka darbības ietekme (pļaušana, ganišana, kritalu izvākšana) (Kupffer 1931, Grošinskis 1932). Kupfers veicis arī apjomīgu Moricsalas briofītu pētīšanu un citu laikabiedru datu apkopošanu (Kupffer 1931), salai piešķirot unikālu vērtību pasaules mērogā – mūsdienās ir pieejami gadsimtu seni detalizēti sūnu sastopamības dati. Tas ir priekšnoteikums sūnu sukcesijas pētījumu veikšanai, kas ir salīdzinoši reti pētīts dabas process (Fenton & Bergeron 2006).

Botāniskā interese par Moricsalu bija aktuāla arī pagājušā gadsimta 80-ajos gados, kad veikta plaša salas veģetācijas klasificēšana pa augu sabiedrībām (Laiviņa & Laiviņš 1980, Лаивиньш 1983, Лаивиня 1987). Vērtīgi ir šajā laika posmā veiktie A. Āboliņas briofītu pētījumi Moricsalā (Аболинь и др. 1979).

Veģetācijas sukcesijas skaidrošana atšķiras atkarībā no holistiskā (piemēram, Clements 1936, Egler 1954, Connell & Slatyer 1977) vai redukcionārā (Gleason 1926) uzskata. Lai raksturotu sūnu sukcesiju Moricsalā, izmantota līdz šim nepētīta metode, klasificējot sūnas pēc to stratēģijas.

Par promocijas darba **mērķi** izvirzīts noskaidrot substrāta parametru ietekmi uz sūnu sugu bagātību, sugu sastopamību un sugu sadalījumu pa funkcionālajām grupām (dzīves

formām un dzīves stratēģijām) Moricsalas dabas rezervātā dažādās meža augu sabiedrībās. Kā arī izpētīt sūnu sugu sastāva mainību Moricsalā pēdējo 100 gadu laikā.

Lai sasniegtu mērķus, izvirzīti vairāki **uzdevumi**:

1. noskaidrot sūnu sugu bagātību atkarībā no substrātu (dzīvu koku mizas, kritalu, augsnes) un mikrobiotopu dažādības;
2. raksturot sūnu sugu sastāvu dažādās augu sabiedrībās;
3. aprakstīt konstatētās sūnu sugas pēc to funkcionālajām grupām – sūnu dzīves formas un dzīves stratēģijas;
4. noskaidrot saistību starp sūnu funkcionālo grupu bagātību un pētītajiem parametriem – augu sabiedrība, dzīva koka stumbra diametrs, mizas pH, sūnu vienlaidus seguma augstums, koka suga, kritalas diametrs un garums, kritalas mizas pH, attālums līdz tuvāk augošajam kokam, šī koka suga, augsnes pH;
5. izskaidrot sūnu sugu sastāva izmaiņas Moricsalā pēdējo 100 gadu laikā.

Izvirzītas darba **hipotēzes**:

1. Kokaudzes biežības palielināšanās nodrošina lielāku sūnu sugu un sūnu funkcionālo grupu bagātību Moricsalā.
2. Dažāda izmēra kritalu skaita pieaugums un dabiski traucējumi meža augu sabiedrībās Moricsalā veicina briofītu sugu bagātību.
3. Sūnu sugu sastāva izmaiņas Moricsalā radušās dabiskās meža sukcesijas un pļavu un ganību apsaimniekošanas pārtraukšanas rezultātā.

# 1. LITERATŪRAS APSKATS

## 1.1. SŪNU FUNKCIONĀLĀS GRUPAS

Brioloģijā sūnas klasificē ne tikai pēc taksonomiskās piederības, bet arī pēc to horoloģijas jeb ģeogrāfiskās izplatības, ekoloģijas (During 1992), tipiskā biotopa un substrāta, uz kura sūnas sastopamas (Mägdefrau 1982). Balstoties uz sūnu morfoloģiskajām pazīmēm un vairošanās īpašībām, izveidotas trīs klasifikācijas sistēmas – sūnu augšanas formas (angļu val. *growth-forms*, vācu val. *das Wuchsform*), dzīves formas (angļu val. *life-forms*, vācu val. *das Lebensform*) un dzīves stratēģijas (angļu val. *life-history strategies*, vācu val. *die Lebensstrategien*). Senākos literatūras avotos sūnu augšanas formas un dzīves formas apskata kā identisku sūnu dalījumu (Gimingham 1951). Arī jaunākos pētījumos kā H. Duringa darbā (During 1992) terminoloģija nav lietota viennozīmīgi un sūnu augšanas formas dēvētas par dzīves formām. Tomēr katra no tām ir definēta atšķirīgi (Mägdefrau 1982) (1.pielik.).

Bez minētajām sistēmām pētījumos (piem., Bardat & Aubert 2007) pielieto arī sūnu grupēšanu pēc Ellenberga izveidotās gaismas, temperatūras, kontinentalitātes, mitruma, un pH vērtības indikatorvērtību skalas, kas ir adaptēta lapu un aknu sūnu klasificēšanai (Düll 1991).

Latvijā sūnu izpēte aizsākās 18. gadsimta beigās. Publicētajos darbos galvenokārt atrodami sūnu sugu saraksti (Fischer 1791) un sugu noteicēji (Girgensohn 1860), vēlāk veikti arī ekoloģiski pētījumi (Malta 1926, Bernstein 1928, Apinis & Diogues 1933, Apinis & Lācis 1934/35, Apinis 1939). Sūnu klasificēšana pēc funkcionālajām grupām Latvijā līdz šim nav pētīta, kā rezultātā nav ieviesti attiecīgi termini. Tādēļ šī darba ietvaros doti priekšlikumi sūnu augšanas formu, dzīves formu un dzīves stratēģiju terminu ekvivalentiem no angļu un vācu valodas latviešu valodā (1.pielik.). Autore neizvirza viennozīmīgu šo terminu atbilstību svešvalodās lietotajiem ekvivalentiem un pieļauj arī citu, atbilstošāku versiju ierosināšanu.

### 1.1.1. Sūnu augšanas formas

Sūnu augšanas forma ir katra individuāla augs vai lapa „arhitektūra”, vispārējās morfoloģiskās īpašības – gametofīta (stumbrs jeb kauloīds, sānzari, lapas jeb filoīdi, rizoīdi) un sporofīta novietojums (Meusel 1935, Gimingham 1951, Mägdefrau 1969, During 1992). Izveidotas vairākas sūnu augšanas formu klasificēšanas sistēmas. Viens no principiem, ko pielieto specializētajos sūnu sugu noteicējos (piemēram, Ingerpuu & Vellak 1998), ir klasificēt lapu sūnas trīs grupās – akrokarpās, pleirokarpās un kladokarpās sūnas, un aknu sūnas trīs grupās pēc morfoloģiskām pazīmēm – vienkāršas vai komplicētas lapaņveida aknu sūnas un aknu sūnas ar diferencētu stumbru un lapām (Shaw & Renzaglia 2004).

Akrokarpām (jeb galotņsporogonu (A. Āboliņa, pers. ziņojums)) sūnām ir stateniski augošs nezarots vai maz zarots stumbrs, sānzari ir morfoloģiski līdzīgi galvenajam stumbram. Sporofīts attīstās galvenā stumbra galotnē, pārtraucot tā augšanu un ierosinot jaunu sānzaru veidošanos. Pleirokarpu (jeb sānsporogonu (A. Āboliņa, pers. ziņojums)) sūnu stumbrs ir ložņājošs un bagātīgi zarots. Galvenais stumbrs morfoloģiski atšķiras no sānzariem. Sporofīts attīstās uz daudziem ļoti īsiem, pie pamatnes paplašinātiem sānzariem jeb perihēcijiem, kas izvietoti visā galvenā stumbra garumā un morfoloģiski atšķiras no veģetatīvajiem zariem. Kladokarpām sūnām sporofīti attīstās uz nespecializētiem sānzariem, kas paši zarojas (Crandall-Stotler & Bartholomew-Began 2007). Lai arī katrai no trim minētajām lapu sūnu grupām ir īpaša zarojuma arhitektūra, kas atspoguļo sūnas morfoloģiju (Meusel 1935), to iedalīšana grupās balstīta uz sporofīta novietojuma uz stumbra un sānzariem. Tādēļ šo principu nevar uzskatīt par precīzi atbilstošu sūnu augšanas formu klasificēšanai, jo ir sugas ar ložņājošu stumbru un akrokarpu sporofītu un stateniski augošas sugas ar pleirokarpu sporofītu (La Farge-England 1996).

Vienkāršajām lapoņveida aknu sūnām (angļu val. *simple thalloid liverworts*) laponis ir dorsiventrāls, lentveida, nereti ar dzīsløjumu, laponī nav diferencētu iekšējo audu vai epidermas (Shaw & Renzaglia 2004). Atsevišķs šī lapoņa paveids ir radiāli simetriska forma, kas raksturīga *Haplomitrium* un *Herberta* ģints aknu sūnām (Campbell 1970). Komplicētajām lapoņveida aknu sūnām (angļu val. *complex thalloid liverworts*) laponis ir dorsiventrāls, tajā parasti atrodas gaisa kameras ar dorsālām porām un diferencētu iekšējo audu struktūra. Aknu sūnas ar diferencētu stumbru un lapām (angļu val. *leafy liverworts*) var būt radiāli simetriskas vai dorsiventrālas, lapas uz stumbra izvietotas divās pretējās vai vairākās rindās ar divām vai vairākām amfīgastriju rindām (Shaw & Renzaglia 2004). Šī sistēma atbilst sūnu evolucionārās izcelšanās gaitai, to bieži pielieto sūnu sistemātikas un filoģenēzes pētījumos, tomēr ne ekoloģijā, jo katrai grupai raksturīga daudzveidīga lapoņu variācija (Renzaglia et al. 2007).

Par sūnu augšanas formu klasificēšanas pamatsistēmu uzskata vācu briologa H. Meizeļa izdoto darbu (Meusel 1935), kurā iekļautas vienpadsmit lapu sūnu pamatformas ar vairākām variācijām (2.pielik., 3.pielik.). Galvenās sūnu augšanas formas ir: *protonematiskas*, *rizoīdu*, *rizoīdu pavedienu*, *velēnu*, *pavedienu*, *kokveida*, *ķemmveida*, *stateniskas zarveida sūnas*, *kokveida velēna*, *sūnas ar pamatnes dzinumiem*, *ložņājošs augs* un *laponis*.

Sūnas nodala divās galvenajās grupās pēc to augšanas formas – ortotropiskas jeb stateniski augošas un plagiotropiskas jeb līmeniski augošas sūnas. Katru no grupām iedala sīkāk pēc zarojuma veida, jauno dzinumu atrašanās vietas, auga garuma un citiem parametriem. Dažām formām norādīts tipiskais substrāts, uz kura tās ir sastopamas (Meusel



1935). Aknu sūnām galvenokārt raksturīga līmeniska augšanas forma (Girgensohn 1860). No šīs sistēmas uz aknu sūnām attiecināma augšanas forma – *laponis* (Mägdefrau 1969).

Tiešu datu grupēšanu pēc augšanas formas pētījumos bieži nepielieto, jo tās neatspoguļo sūnu saistību ar vides faktoriem (Bates 1998). Taču netieši augšanas formas iekļautas augstāka līmeņa sūnu klasifikācijas sistēmās – pēc sūnu dzīves formas un dzīves stratēģijas (During 1979). Parasti viena augšanas forma atbilst vairākām dzīves formām. Piemēram, *ložņājošs augš* (2.pielik., *B-i*) raksturīgs gan *vēdekļveida formai*, gan *vijumiem* (4.pielik., attiecīgi *f* un *h*) (Mägdefrau 1969).

### 1.1.2. Sūnu dzīves formas

Grupējot vaskulāros augus pēc dzīves formām, galvenais kritērijs ir to vairošanās daļu novietojums augsnē, uz augsnes vai uz kokiem nelabvēlīgu apstākļu laikā (Raunkiaer 1934 cit. pēc Crawley 1997). Sūnas šajā sistēmā attiecināmas kā epifīti (augi aug uz koka un to pārziemošanas daļas atrodas 25 cm virs augsnes), hemaifīti (augi vāji saistīti ar substrātu, līdz 1 cm augsti, pārziemošanas daļas atrodas sniegā), hemikriptofīti (augi cieši pieklāvušies substrātam, līdz 2 mm augsti, pārziemošanas daļas atrodas zemsegā), terofīti (viengadīgi augi, kas pārziemo sporu veidā), ģeofīti (pārziemošanas daļas atrodas augsnē) un hamefīti (augu pārziemošanas daļas atrodas uz augsnes virsmas) (Smith 1913, During 1979, 1992, Pyari & Uniyal 2006). Tomēr sūnu vairošanās daļas neatbilst vaskulāro augu orgāniem un briofītu iekļaušana šajā sistēmā nav adekvāta (During 1979), tādēļ C. Raunkiera (*C. Raunkiaer*) sistēmā uz sūnām var attiecināt tikai auga klasificēšanu kā viengadīgu vai daudzgadīgu dzīves formu. Šāds dalījums neatbilst sūnu dzīves formu daudzveidību, jo gandrīz visas aknu sūnas ir viengadīgas, bet lapu sūnas – daudzgadīgas (Frahm 1996), tādēļ izveidota atsevišķa dzīves formu sistēma tikai sūnām (Bates 1998).

Sūnu dzīves formas ir augtākas sarežģītības sistēma nekā to augšanas formas (Bates 1998). Dzīves forma ir vides faktoru un substrāta fizikālo īpašību ietekmē sūnu kolonijā noteiktā kārtībā apvienotu individuālu sūnaugu vai lapoņu kopums, ņemot vērā to augšanas formu (Gimingham 1951, Gimingham & Birse 1957, Mägdefrau 1969, During 1979). Sūnu dzīves formas klasificējuši vairāki pētnieki (Gimingham & Birse 1957, Birse 1957, 1958a, 1958b, Mägdefrau 1969, 1982, Bates 1998), daļēji balstoties uz Meizeļa sūnu augšanas formu sistēmu (Meusel 1935).

Galvenās sūnu dzīves formas ir *cinis*, *velēna*, *kokveida forma*, *klājiens*, *pavedieni*, *vēdekļveida forma*, *nokarena forma*, *vijums* un *viengadīga forma* (4.pielik.). Būtiskākie vides faktori, kas izraisa sūnu dzīves formu pārmaiņas, ir gaisa mitrums, substrāta ūdens uzsūkšanas spēja un saules gaismas intensitāte (Gimingham & Birse 1957, Mägdefrau 1969, During

1992, Bates 1998) (5.pielik., 6.pielik.). Dzīves formas atspoguļo sugas izdzīvošanas un vairošanās stratēģiju atbilstoši biotopa resursu pieejamībai un traucējumu režīmam (Bates 1998). Sūnu dzīves formas atšķiras uz dažādiem substrātiem, norādot uz atšķirīgo mikroklimatu, ekoloģiskajiem faktoriem un mikronišām (Richards 1954).

Saules gaisma kavē sūnu dzinumumu sēnāru augšanu, tādēļ atklātās vietās (priežu mežos, uz klintīm un koku stumbriem) raksturīgās sūnu dzīves formas ir *mazs cinis* un *zema velēna*. Noēnotās vietās (tropiskajos lietūs mežos, egļu mežos) dominē *vijumi*, kā arī *vēdekļveida forma*, kas uz substrāta izvietojas perpendikulāri saules stariem. Nokarenām epifītiskajām formām un ūdensteču tuvumā augošām augsnes sūnām ūdens veicina garāka stumbra attīstību. Vietās ar ilgstoši augstu ūdens līmeni un purvos, kur pieejams daudz kapilārā ūdens, sastopamas sūnas ar *augstas velēnas* dzīves formu. Tām raksturīgi cieši kopā augoši dzinumi ar blīvi izvietotām lapām un rizoīdu tūbu uz stumbra, kas veicina kapilārā ūdens plūsmu. Tādām dzīves formām kā *klājiens*, *pavedieni*, *vēdekļveida forma* un *vijums* būtiska ir nevis kapilārā ūdens vadīšana, bet gan tā uzglabāšana. Tādejādi arī sausuma periodā tiek nodrošināta ilgāka dzīvības procesa norise, it īpaši fotosintēze. Šāds mehānisms raksturīgs arī atklātu vietu dzīves formām – *zamai velēnai* un *cinim* (Mägdefrau 1969).

Atkarībā no vides faktoru ietekmes mainības sūnas dzīves forma var atšķirties dažādos augšanas apstākļos (Bates 1998), tomēr parasti vienai sūnu sugai raksturīga viena tipiska dzīves forma (Birse 1957). Tāpat kā sūnu sugas ar līdzīgām prasībām pret augšanas apstākļiem ieņem vienu ekoloģisko nišu, šīm sugām var būt raksturīga viena dzīves forma (Gimingham & Birse 1957). Zinot, kādos apstākļos attīstās un dominē konkrēta dzīves forma, sūnu klasificēšana pēc funkcionālajām grupām, nevis noteikšana līdz sugai, ir noderīga ekoloģijas pētījumos dažādās ekosistēmās (Vieira et al. 2012), indikācijā (Oishi 2009) un traucējumu ietekmes novērtēšanā uz bioloģisko daudzveidību (Bardat & Aubert 2007).

### 1.1.3. Sūnu dzīves stratēģijas

Lai klasificētu augus pēc to dzīves stratēģijas, izveidotas vairākas sistēmas. Viena no pamatsistēmām gan augu, gan dzīvnieku sugu klasificēšanā ir 1967. gadā izdotais R. H. Makartūra un E. O. Vilsona (*R. H. MacArthur, E. O. Wilson*) darbs, kurā aplūkota sugu populāciju adaptēšanās ekoloģiskajiem apstākļiem (Crawley 1997). Izšķirtas divas grupas: *r-stratēģi* maksimāli izmanto pieejamos resursus un vairošanās ātrumu pretēji *K-stratēģiem*, kuri efektīvi izmanto resursus, lai palielinātu izdzīvošanu pārapdzīvotības apstākļos. Sūnām raksturīgas abas stratēģijas (ekstrēmie gadījumi attiecīgi būtu *viengadīgas bēgļu* (angļu val. *fugitive*) sugas pretstatā *daudzgadīgajām ceļotājsugām* (angļu val. *long-lived shuttle*)), taču šī koncepcija neiekļauj būtisku informāciju par sūnu atmiršanu un tās iemesliem, kā arī no

blīvuma atkarīgo savstarpējo mijiedarbību nozīmi (During 1992). Tādēļ šo sistēmu nevar pilnvērtīgi iekļaut sūnu ekoloģijas pētījumos.

Cita botānikā plaši lietota klasificēšanas sistēma ir Dž. P. Graima K-S-R modelis (konkurences – strestolerantu augu – ruderālu augu stratēģija) (Grime 1977). Šajā modelī augi atbilst kādai no kategorijām atkarībā no to atbildes reakcijas uz stresu, kas tiek definēts kā tādu resursu (piemēram, gaiss, ūdens, minerālelementi, optimāla temperatūra) pieejamība, kas ietekmē ražību, un traucējumiem, ko definē kā auga biomasu ietekmējošas parādības – augēdāji, patogēni, pļaušana, vēja un sala kaitējumi, augsnes erozija, uguns (Grime 1977). Piemērojot videi četrus iespējamus stresa un traucējuma intensitātes modeļus, attīstās atbilstoša veģetācija. Augi ar konkurentu stratēģiju dominē zema stresa un zemu traucējumu gadījumā. Ja stresa ir maz, bet traucējumi lieli, teritorijā izveidojas ruderālu augu veģetācija, bet apgrieztā kombinācijā – strestolerantu augu veģetācija. Gadījumā, kad ir augsts stress un intensīvi traucējumi, dzīvotspējīga veģetācija neveidojas. Analizējot sūnas pēc šīs sistēmas, lielākā daļa sugu atbilst strestolerantiem vai ruderāliem augiem, vai šo abu kategoriju kombinācijai (Grime 2001). Konkurences stratēģija sūnām nav raksturīga. Gadījumos, kad sūnas veido dominējošo veģetāciju, piemēram, *Sphagnum* un *Polytrichum* sugas sūnu purvos vai *Pleurozium* un *Brachythecium* sugas skuju koku mežu zemsedzē, tās ir attīstījušās nelabvēlīgos apstākļos pēc efektīvas pieejamo resursu izmantošanas, nevis pielietojot konkurences taktiku plašā izpratnē (Grime et al. 1990).

Brioloģijā par piemērotāko pieņemta H. Duringa 1979. gadā izveidotā un 1992. gadā uzlabotā sistēma, kurā dzīves stratēģija jeb dzīves vēstures taktika atspoguļo sūnu ģeneratīvās jeb dzimumiskās un veģetatīvās jeb bezdzimumiskās vairošanās ciklus, ievērojot sūnu dzīves formas un substrāta pieejamību (During 1979, 1992). Sākotnēji izšķirtas sešas stratēģijas – *bēglis*, *kolonizētājs*, *viengadīga ceļotājsuga*, *īslaicīga ceļotājsuga*, *daudzgadīga ceļotājsuga* un *daudzgadīgs palicējs* (During 1979). Vēlāk sistēma papildināta ar vairākām apakšgrupām, piemēram, *kolonizētāja* stratēģija iekļauj trīs tipus – *efemers kolonizētājs*, *īsts kolonizētājs* un *pionieris*, bet *daudzgadīgs palicējs* – divus tipus – *daudzgadīgs konkurents* un *daudzgadīgs strestolerants palicējs* (During 1992) (7.pielik., 8.pielik.). Vācu pētnieki šai sistēmai pievienoja vēl *ģeofītu* dzīves stratēģiju (Frey & Kürschner 1991 cit. pēc Kürschner 2004).

Apkopojot visas minētās stratēģijas, sūnas var iedalīt trīs grupās, balstoties uz trim kompromisa situācijām. Pirmkārt, dažu lielu sporu ražošana pretēji daudzām mazām sporām (raksturīgi sūnām ar *īslaicīgas ceļotājsugas* vai *daudzgadīgas ceļotājsugas stratēģiju*). Otrkārt, nelabvēlīgu apstākļu pārciešana dzimumsporu vai veģetatīvo diasporu stadijā, gametofītam pilnībā atmirstot, nevis attīstot izturīgu gametofītu (raksturīgi sūnām ar *bēgļa*, *kolonizētāja* vai *pioniera* stratēģiju). Treškārt, ieguldot lielu enerģijas daudzumu izturīga un

ilgdzīvojoša gametofīta pilnveidošanā pretēji vairošanās sekmju attīstīšanai (raksturīgi sūnām ar *daudzgadīga palicēja*, *daudzgadīga konkurenta* vai *daudzgadīga strestoleranta palicēja* stratēģiju) (During 1992). Vairumam sugu parasti raksturīga tikai viena noteikta dzīves stratēģija, bet tā var variēt atkarībā no biotopa un augšanas apstākļiem. Piemēram, *Brachythecium rutabulum* mežā piemīt *kolonizētāja*, bet pārejas purvos – *daudzgadīga konkurenta* stratēģija (Darell & Cronberg 2011).

Atrodama cieša saistība starp sūnu dzīves stratēģijām, dzīves formām un augšanas formām. Pētot epifītisko sūnu sugu sabiedrības, atklāts, ka sausos meža tipos dominē kserofītiskas ortotropiskas jeb stateniskas sūnas ar *ciņa* un *īsas velēnas* dzīves formu, kas ražo daudz mazu sporu, lai nodrošinātu tālāku izplatīšanos no mātes auga, kas atbilst *kolonizētāju* stratēģijai (Kürschner 2004). Šī stratēģija raksturīga arī aknu sūnām ar *gluda klājiena* dzīves formu, kas ir ēnмīlīgākas par iepriekš minētajām kserofītiskajām lapu sūnu sabiedrībām (Bardat & Aubert 2007). Mitros, ēnainos meža tipos galvenokārt konstatētas plagiotropiskas sūnas ar *vijuma*, *klājiena* un *vēdekļveida* dzīves formu un *daudzgadīgas ceļotājsugas* un *daudzgadīga palicēja* īpašībām – dzimumiskās un veģetatīvās vairošanās daļu attīstība ir ierobežota vai reti sastopama (Kürschner 2004). Pie šīs grupas var pieskaitīt arī dažas fakultatīvi epifītiskas ortotropiskas sūnas, piemēram, *Polytrichum* un *Leucobryum*, kas sastopamas uz koka pamatnes (Bardat & Aubert 2007). Līdzīgi secinājis Dž. Beits – sūnām ar *liela ciņa*, *pavediena* un *kokveida* dzīves formu raksturīga *daudzgadīga palicēja* dzīves stratēģija, sūnas ar *zemas velēnas* dzīves formu var būt ar *kolonizētāja*, *īslaicīga ceļotāja* un dažkārt *viengadīga ceļotāja* stratēģiju. Sūnas ar *ciņa* dzīves formu atbilst *daudzgadīgas ceļotājsugas* un *daudzgadīga palicēja* dzīves stratēģijai (Bates 1998).

## 1.2. SŪNU VAIROŠANĀS UN IZPLATĪŠANĀS ĪPAŠĪBAS

Augu, arī sūnu vairošanās iekļauj vairākus vienlīdz svarīgus procesus – dzīvotspējīgu diasporu veidošanu, izplatīšanos laikā un telpā, dīgšanu, nostiprināšanos uz substrāta, attīstīšanos par jaunu augu (Grubb 1977). Sekmīga vairošanās atkarīga no resursu pieejamības, augšanas un izdzīvošanas rādītājiem, vairošanās sekmēm (Hedderon & Longton 2008). To, vai sūnu sugai dominē veģetatīvā vai dzimumvairošanās, morfoloģiski nosaka setas garums, sporu lielums un gametofīta augstums (Crawford et al. 2009).

### 1.2.1. Sūnu dzimumvairošanās

Sūnām dzimumvairošanās ir mazāk raksturīga nekā veģetatīvā vairošanās (During 1979), jo vairošanās ar sporām retāk noris sekmīgi (During 1992). Sūnu sporas parasti ir viensūnas ar uzbiezīnātu sienu; tai izšķir iekšējo slāni jeb endosporu (angļu val. *intine*) un

ārejo slāni jeb eksosporu (angļu val. *exine*) (Reski 1998). Dažām aknu sūnām, piemēram, *Pellia* ir daudzšūnu sporas, kas sasniedz 100 μm garumu (Schofield 1985). Spora satur plastīdas, lipīdus, cietes graudiņus un dažkārt arī proteīnus (Reski 1998). Lielākām sporām pieaug izdzīvošanas iespējas, tomēr samazinās sporu daudzumu, ko viens augs spēj saražot, un izplatīšanās attālumu (During 1992). No otras puses, teritorijās ar nelabvēlīgiem augšanas apstākļiem sugas ar mazām sporām izplatīsies tālāk no mātes auga un tām ir lielāka iespēja izdzīvot (Van Zanten 1978 cit. pēc During 1992). Sporu skaits atkarībā no lieluma vienā sporogonā variē – sugām ar lielām sporām (>25 μm) vācelītē parasti ir 5000-10 000 sporu, bet mazu sporu (15-25 μm) skaits var sasniegt 50 000-600 000 (During & van Tooren 1987).

Dažādas sugas sporas izplata sausos vai lietainos laikapstākļos, un pēc šīs pazīmes spriež par sugas sausumizturību (Wiklund & Rydin 2004). Lai izplatītu sporas, sūnām attīstījušies dažādi mehānismi. Piemēram, aknu sūnām (izņemot *Riccia* ģints sūnas (Girgensohn 1860)) sporu vācelītē atrodas viensūnas pavedienuveida elatēras, kas, samazinoties gaisa mitrumam, cieši savijas. Higroskopiski ierosinātas, elatēras attinas, pārplēš sporu vācelīti un sporas izplatās aktīvajā gaisa plūsmā (Schofield 1985). Sūnu sporu izplatīšanās attālums variē no dažiem centimetriem līdz vairākiem kilometriem, divmāju sūnaugu sporas parasti ir mobilākas nekā viemmājas sugām (Crawford et al. 2009).

Mežā sporas no mātes auga ar vēju tiek aiznestas aptuveni 2 m tālu (Porley & Hodgetts 2005). Mazāku (līdz 25 μm) un vieglāku sporu izplatīšanās attālums ir lielāks (Frahm 2008). Atklātās teritorijās vairums sugu sporu nepārsniedz 6-8 km attālumu no mātes auga, retos gadījumos izplatās arī vairāk nekā 80 km tālu, piemēram, *Eurhynchium angustirete* (Hutsemekers et al. 2008). Sporu izplatīšanās sekmes palielinās, ja tās nonāk augstāk esošajā gaisa plūsmā. Tādēļ epigeiskām sūnām biežāk nekā epifītiem raksturīga pagarināta seta un stateniski novietota vācelīte, lai veicinātu sporu nokļūšanu kustīgajā gaisa plūsmā (Porley & Hodgetts 2005). Šādos apstākļos negatīvu ietekmi uz sporu izdzīvošanu rada pastiprināts sausums, aukstums un saules gaismas intensitāte (During & van Tooren 1987).

Dzimumiski vairojas viemmājas (Bates 1998) epifītiskās sūnas un tās sugas, kas apdzīvo relatīvi grūti pieejamus substrātus un biotopus, piemēram, klintis un izcirtumus (Grime et al. 1990), un sugas ar īsu dzīves ciklu, piemēram, *Buxbaumia* (Wiklund & Rydin 2004). Sekmīgāk dzimumvairošanās noris reģionos ar augstu gaisa mitrumu (Austrheim et al. 2005).

### 1.2.2. Sūnu bezdzimumvairošanās

Veģetatīvā vairošanās raksturīga visām sūnu sugām (Crawford et al. 2009), tomēr galvenokārt tā dominē divmāju (Bates 1998), daudzgadīgām un lēni augošām sūnām (During 1992), kā arī tām, kas apdzīvo ekstrēmus biotopus, piemēram, mūžīgo sasalumu un

augstkalnu reģionus (Austrheim et al. 2005). Veģetatīvi vairojas arī ātri augošas sugas, kas sastopamas pļavās un lapu koku mežos ar augstu lakstaugu stāvu (Grime et al. 1990). Veģetatīvi sūnas izplatās ar gandrīz jebkuru auga daļu – rizoīdiem, stumbru, lapām (Frahm 2008). Visbiežāk sūnas veģetatīvi vairojas ar viensūnas vai daudzsūnu specializētām auga daļām (lapas galu, dzinumus, zarus) vai specializētiem veidojumiem (protonematiskām šūnām, vairķermeņiem, gumijiem) (Frey & Kürschner 2011). Katrai sugai var būt dažāda veida veģetatīvās diasporas. Piemēram, *Blasia pusilla* siltās sezonas laikā veido ātri dīgstošus vairķermeņus, kas ir neizturīgi pret nelabvēlīgiem apstākļiem. Bet pirms aukstās sezonas tiek veidoti izturīgāki vairķermeņi ar papildu barības vielām (During 2001).

Atšķirībā no dzimumsporām, veģetatīvo diasporu izplatīšanu nenodrošina īpaši mehānismi. Veģetatīvās diasporas ir lielākas, tādēļ to izplatīšanās attālums ir mazāks nekā dzimumsporām. Tomēr salīdzinoši nelieli vairķermeņi (<10 µm) izplatās vairāku kilometru attālumā no mātes auga (Hutsemekers et al. 2008). Epifītiskās sugas veģetatīvi izplatās ar vēju, kas pārnes sūnu daļas no pirmā stāva koku ārējās lapotnes uz pamežā augošajiem kokiem (Sporn et al. 2010). Meža iekšienē vēja stiprums krītas un nozīmīgi sūnu diasporu izplatītāji ir dzīvnieki (Heinken et al. 2001).

Nelielā izplatīšanās attāluma dēļ sugas, kas izplatās veģetatīvi, ir jutīgākas pret biotopu fragmentācijas negatīvo ietekmi, jo tas samazina šādu sugu populāciju ģenētisko daudzveidību (Wang et al. 2012). Tomēr daudzām sugām limitējošas ir to diasporu sekmīgas ieviešanās un attīstīšanās īpašības, nevis izplatīšanās spēja (Hedenås et al. 2003). Ja piemērots substrāts pieejams salīdzinoši bieži un netālu cits no cita, un sugai ir optimālas izplatīšanās pazīmes (atbilstošs diasporu lielums, labi attīstīts peristoms), sugas sastopamību limitē nevis izplatīšanās sekmes, bet noteiktas substrāta īpašības, piemēram, augsnes reakcija vai koka suga (Vanderpoorten & Engels 2002).

### 1.2.3. Sūnu diasporu bankas

Sūnu dzimumsporas un veģetatīvās diasporas ilgstoši uzglabājas meža augsnē vai koku mizas rievās un ūdenstilpes dūņu slānī. Ūdenstilpē nonākušās diasporas dīgst, karstās vasarās krītoties ūdens līmenim un atsedzot tilpes dibenu (Eckstein 2006). Vecos egļu mežos sūnu diasporas galvenokārt atrodamas augsnes virsējā slānī līdz 5 cm dziļumam. Sugām, piemēram, no *Polytrichum* un *Sphagnum* ģints, sporas ir ilgmūžīgākas un tās atrodamas arī 15 cm dziļumā (Rydgren & Hestmark 1997). Mežā pēc kailcirtes ir apdraudēta epifītisko sūnu izplatīšanās, jo diasporu banka koku mizas rievās pilnībā izzūd. Tādēļ būtiska nozīme ir netraucētiem meža nogabaliņiem, kas kalpo kā sporu banka, lai sūnas varētu rekolonizēt kailcirti (Patiño et al. 2009).

Lai diasporas no meža augsnes nonāktu dīgšanai labvēlīgos apstākļos, nepieciešami dabīgi traucējumi (Jonsson & Esseen 1990). Augsnes sporu bankā ir daudz efemero sūnu diasporas (Grime et al. 1990). Mērenās joslas mežos augsnē galvenokārt atrodas viengadīgo sūnu diasporas, bet daudzgadīgo sugu sporas un vairķermeņi augsnē gandrīz nav sastopami (During 2001). Diasporas no augsnes sporu bankas visbiežāk pieder akrokarpām sūnām, kas veido lielas dzimumsporas un vairķermeņus, un atbilst *kolonizētāju* vai *īslaicīgo ceļotājsugu* dzīves stratēģijai (Jonsson 1993).

Dažādām sūnu sugām sporu dīgtpēja augsnē variē no dažām dienām līdz vairākiem gadu desmitiem (Crum 2001 cit. pēc Glime 2007), un labvēlīgos apstākļos pat vairāk nekā 100 gadus (Frahm 2008). Aknu sūnu sporu dzīvildze ir mazāka nekā lapu sūnām (Benavides et al. 2006), lai arī tās ir lielākas (Heylen & Hermy 2008) un satur vairāk barības vielu. Ragvācelišu sporas nelabvēlīgos apstākļos var pārziemot vai palikt neaktīvas līdz iestājas dīgšanai piemēroti apstākļi (Renzaglia & Vaughn 2000). Biotopos ar pastāvīgi vai ilgstoši stāvošu ūdens līmeni kā purvos un melnalkšņu staignajos sūnu sporu dzīvildze ir 2-3 gadi, ja sporas nonāk anaerobos apstākļos dziļi zem nobiru slāņa, un vairāk nekā trīs gadi, ja pieejami aerobi apstākļi (Sundberg & Rydin 2000). Ja atbilstoši dīgšanas apstākļi ilgstoši nerodas, diasporu bankā var atrast sugas, kas tipiskajai brioflorai vairs nav raksturīgas (Eckstein 2006). Ne visām sugām, kas sastopamas zemsedzē, augsnē atrodamas diasporas, ja šīs sugas vairojas veģetatīvi (Rydgren & Hestmark 1997).

### **1.3. SUBSTRĀTA UN FAKTORU IETEKME UZ SŪNU SASTOPAMĪBU UN MORFOLOĢIJU**

Tas, ka sūnu sugas parasti sastopamas uz konkrēta substrāta un veido uz tā noteiktas sugu sabiedrības, ir zināms jau vairāk nekā 100 gadus (Mägdefrau 1969). Katram substrātam raksturīgas specifiskas īpašības, kas nosaka arī sūnu dzīves formu un dzīves stratēģiju sadalījumu. Taču substrātam specifiskas ir vien nedaudz sugu, piemēram, mēslu sūnas. Lielākā daļa sugu ir fakultatīvi saistītas ar substrātu (Bates 1998) un ir ģenerālisti (Crum 1972 cit. pēc Hedderson & Longton 2008). Tālāk detalizēti raksturoti trīs substrāti, uz kuriem raksturīgs daudzveidīgs sūnu sugu sastāvs boreālajos un nemorālajos mežos – dzīvu koku miza, atmirusī koksne un meža augsne.

#### **1.3.1. Epifītiskās sūnas**

Epifīti ir augi, kas piestiprinās citam augam, visbiežāk koka stumbram, un neizmanto tā dzīvos audus kā barības vielas. Šādu koku sauc par forofītu (Bates 2000). Forofītam attiecībā pret uz tā augošajām epifītiskajām sūnām pastāv komplementāras attiecības, nevis konkurence par pieejamajiem resursiem. Epifīti ir pilnībā atkarīgi no substrātkoka (Grubb 1977).

Epifītisko sūnu loma mērenajos mežos galvenokārt saistāma ar to spēju uzkrāt lietus ūdeni. Sūnu apaugums uz koka stumbra un zariem būtiski samazina augsnes erozijas un stipru plūdu risku (Porley & Hodgetts 2005). Salīdzinot ar citiem substrātiem (atmirušo koksni un augsni), boreālajos mežos epifītiskās sūnu sabiedrības ir sugām nabadzīgas (Mills & Macdonald 2005). Senākos pētījumos gan epifītiskās aknu, gan lapu sūnas apskata kā vienu grupu, tomēr tās uzrāda atšķirīgu atbildes reakciju uz vides apstākļiem (Benavides et al. 2004). Piemēram, tropu mežos aknu sūnas, it īpaši no *Frullaniaceae* un *Lejeuneaceae* dzimtas, sasniedz augstāko sugu bagātību uz dzīvu koku mizas, bet lapu sūnas – uz augsnes (González-Mancebo & Losada-Lima 2003, Mandl et al. 2010).

#### *Epifītisko sūnu dzīves formas un dzīves stratēģijas*

Dominējošās sūnu dzīves formas uz kokiem ar sausu mizu vai sauso mežu tipos, piemēram, skuju koku mežos ir *augsta velēna* un *raupjš klājiens* (Glime & Hong 2002, González-Mancebo & Losada-Lima 2003, Benavides et al. 2004). Tām raksturīga kompakta forma, lai samazinātu ūdens zudumus (Sporn et al. 2010). Uz sausiem augšanas apstākļiem norāda arī *klājiens*, kas raksturīgs pioniersugām, piemēram, *Frullania*, *Radula* un *Hypnum* (Patiño et al. 2009). *Lapoņveida klājiens* un *kokveida* forma šādos mežos nepietiekamā mitruma dēļ nav bagātīgi pārstāvēta (Glime & Hong 2002). Mitro mežu tipos un uz kokiem ar mēreni biezu mizu, kas satur vairāk mitruma, galvenokārt dominē sūnas ar izvērstu *klājiena*, *pavediena* un *nokarenu* dzīves formu (González-Mancebo & Losada-Lima 2003, Benavides et al. 2004). Ēnā augošajām sūnām raksturīga atklāta forma, lai optimāli izmantotu pieejamo gaismu (Sporn et al. 2010). Arī subtropiskajos mežos uz kokiem dominē sūnas ar *vēdekļveida*, *gluda klājiena* un *velēnas* dzīves formu, kas visas norāda uz augstu mitruma līmeni un noēnojumu (Song et al. 2011). Atsevišķas sūnu dzīves formas, piemēram, *vēdekļveida* un *kokveida formu* var izmantot kā indikatorus, kas norāda uz augstu kopējo epifītisko sūnu sugu bagātību mežaudzē (Oishi 2009).

Sūnu dzīves formu sastopamībai labvēlīgus apstākļus nosaka ne tikai mežā valdošais mikroklimats, bet arī citi faktori. Konstatēts, ka sūnu dzīves formu sastopamība ir cieši saistīta ar koka stumbra diametru un vecumu (Song et al. 2011). Uz jauniem kokiem ar mazu diametru sastopamas sūnas ar *nokarenu* un *vēdekļveida formu*, bet uz veciem kokiem – *pavedieni*, *ciņi* un *velēnas*.

Sūnu dzīves formu sastopamība atšķiras dažādā augstumā uz koka stumbra. Uz pamežā augošiem kokiem un pirmā stāva koku stumbriem dominē epifīti ar *kokveida* un *vēdekļveida formu*. Šajā augstuma līmenī sūnas ir pasargātas pret radiāciju un izžūšanu. Koku lapotnē raksturīgas sūnas ar kompaktu *augstas velēnas* dzīves formu, kur tās pielāgojušās sausiem



augšanas apstākļiem. Optimālu substrātu, it īpaši sūnām ar *augstas velēnas* dzīves formu, nodrošina līmeniski augoši un noliekti zari, kas savukārt neietekmē sūnas ar *vijuma*, *vēdekļveida* un *kokveida* dzīves formu, jo tās ir nelielā saskarē ar substrātu (Sporn et al. 2010).

Nav veikti daudz pētījumu par epifītisko sūnu dzīves stratēģijām. Dabiskos mežos dominē *daudzgadīgi palicēji* un *daudzgadīgas ceļotājsugas*. Mežos, kuros veikta apsaimniekošana, sastopamas sūnas ar *kolonizētāju* dzīves stratēģiju (Friedel et al. 2006). Dzīvi koki ir nepastāvīgs substrāts, tādēļ epifīti nepārtraukti ar sporām vai veģetatīvajām diasporām izplatās no veciem uz jauniem kokiem (Vanderpoorten & Engels 2002).

#### *Meža apsaimniekošanas un malas efekta ietekme uz epifītisko sūnu sastopamību*

Noskaidroti epifītisko sūnu sastopamību ietekmējošie faktori dažādos līmeņos. Katram no tiem ir raksturīgi parametri, kuru kvalitāte izskaidro epifītisko sūnu bagātību. Mežaudzes līmenī noteicoša ir piemērota substrāta pieejamība, mežaudzes vecums, meža kontinuitāte. Parauglaukuma līmenī nozīmīgs ir koku vecums, meža reljefs un apsaimniekošanas vēsture. Koka līmenī būtisks ir koka vecums un apkārtmērs, sūnu klājiena īpašības. Mikrobiotopa līmenī sūnu sastopamību izskaidro koka mizas bojājumu intensitāte (Fritz & Brunet 2010).

Meža apsaimniekošanas vēsture nosaka kopējo epifītisko sūnu sugu bagātību. Uz kokiem dabiskos un vecos mežos konstatēta būtiski lielāka sūnu sugu daudzveidība nekā mežos, kuros veikta apsaimniekošana (Vellak & Paal 1999, Song et al. 2011). Viens no skaidrojumiem ir substrāta kvalitāte – koku stāvs ir daudzveidīgāks, tie ilgāku laiku bijuši pieejami sūnu diasporām nekā jaunās mežaudzēs (Boudreault et al. 2008). Lielu epifītisko sūnu sugu un to dzīves formu bagātību gan uz viena koka, gan mežaudzē nodrošina substrāta heterogenitāte, daudzveidīgu mikronišu sastopamība, stabils mikroklimats, minimāls malas efekts (Oishi 2009), atšķirīga diametra koku klātbūtne, mikrobiotopu heterogenitāte un to pieejamība (Friedel et al. 2006), daudzveidīga lapotnes struktūra, heterogēns koku stāvs pēc sastāva un augstuma (Song et al. 2011). Tādēļ tikai dabiskos mežos, kas ir 300-400 gadus veci, raksturīgas vēlās sukcesijas sūnas, piemēram, *Platygyrium*, *Pylaisia* un *Neckera*, kurām nepieciešami pastāvīgi mitri un noēnoti augšanas apstākļi (Bardat & Aubert 2007). Ja meža apsaimniekošanā izmanto citas metodes, ne kailcirti, un audzē atstāj vecus un lielus kokus, arī jaunākos mežos konstatē retas un aizsargājamas sūnu sugas (Madžule et al. 2012).

Ne vienmēr meža iekšiene nodrošina bagātu epifītisko briofitu sugu sastopamību. Mežos ar skraju koku stāvu (Boudreault et al. 2008) un skuju koku plantācijās (Coote et al. 2007) mikroklimats ir pielīdzināms apstākļiem, kādi rodas malas efekta ietekmē. Šeit tāpat kā uz atstatu augošiem kokiem epifītisko sūnu sabiedrības sastopamas tikai pie koka pamatnes, kur vides apstākļi ir līdzīgi kā koka lapotnē – augsta saules gaismas un vēja intensitāte,

relatīvi variējoša gaisa temperatūra un iztvaikošana, un pastāvīgi mainīgi mitruma un ilgstoša sausuma periodi (Richards 1954). Malas efektam var būt arī pozitīva ietekme. Gaismas intensitāte meža malā nodrošina optimālāku fotosintēzes procesu nekā meža iekšienē, un pie daļēji atklātu koku pamatnes dažkārt var konstatēt lielāku epifītisko sūnu segumu nekā uz noēnota koka stumbra (Coote et al. 2007).

Intensīvas meža apsaimniekošanas negatīvā ietekme uz epifītisko sūnu sastopamību galvenokārt izpaužas kā piemērota substrāta izzušana un lokālā mezoklimata būtiskas izmaiņas (Bardat & Aubert 2007). Citi autori parādījuši, ka negatīvāku ietekmi uz epifītu sastopamību rada pēc kailcirtes atstāto ekoloģisko koku izgāšanās, nevis mikroklimata izmaiņas (Löhmus & Löhmus 2010). Pēc kailcirtes sūnu sukcesija uz koku mizas noris pēc piemērota substrāta, it īpaši atbilstošas koka sugas, parādīšanās mežaudzē (Patiño et al. 2009). Atšķiras dažādu pētījumu rezultāti par sūnu rekolonizēšanas spējām teritorijā, kurā veikta kailcirte. Kanāriju salu subtropiskajos mežos vēl astoņus gadus pēc kailcirtes uz atstātajiem kokiem neauga epifītiskās sūnas, un pirms tam esošās sugas bija izzudušas (Patiño et al. 2009). Kalnu reģionos Ķīnā epifītisko sugu sastāva atjaunošanās pēc kailcirtes ilga vairāk nekā 110 gadus, kuru laikā mežaudzē radās piemēroti mikrobiotopi un substrāti (Song et al. 2011). Pētījums Francijā parādīja, ka intensīva meža apsaimniekošana pat ar 170 gadu ciklu ir nepiemērota retu un vēlās sukcesijas epifītisko sūnu sastopamībai (Bardat & Aubert 2007).

Sūnu sastopamībai būtiska mežaudzes īpašība ir tās kontinuitāte. Ar meža kontinuitāti jeb ilglaicību saprot pastāvīgu meža biotopa esamību vienā teritorijā divu līdz trīs cilvēku paaudžu ilgumā. Izteiktākā atšķirība starp mežiem ar un bez kontinuitātes ir piemērotu substrātu kvantitāte un kvalitāte (Fritz et al. 2008). Kontinuitātes labvēlīgā ietekme izpaužas kā augstas kvalitātes substrāta, vecu koku un ilgas kolonizācijas iespējamības kombinācija. Mežos, kuros nav raksturīga kontinuitāte, konstatē tikai biežāk sastopamās aizsargājamās sūnu sugas (Fritz & Brunet 2010).

#### *Epifītiskās sūnas kā indikatori*

Epifītiskās sūnas ir piemēroti indikatori, jo norāda uz mikroklimata (gaisma, gaisa mitrums un temperatūra) un substrāta (mizas raupjums, mizas pH) īpašībām, tomēr tieši neatspoguļo traucējuma veidu vai apjomu (Holz & Gradstein 2005). Indikatoru izvēle jābalsta uz sūnu ekoloģijas zināšanām, jo daļa epifītisko sūnu sastopamas uz atklātā saulē augošiem kokiem un nenorāda uz dabiskiem mežiem (Vanderpoorten & Engels 2002).

### *Epifītisko sūnu sastopamība atkarībā no horizontālā un vertikālā gradienta*

Viens no kļūdainākajiem pieņēmumiem attiecībā uz epifītisko sūnu ekoloģiju ir to cieša saistīšana ar ziemeļu debespusi. Kā pierāda pētījumi, debespuses nozīme sūnu sastopamībā atšķiras. Jāņem vērā ne tikai absolūtā debespuse, bet arī valdošā vēja virziens, gaisa mitrums, noēnojums no apkārt augošajiem kokiem un tuvākās apkārtnes mežaudzēm, kas ietekmē lokālo mikroklimatu un mitruma režīmu (Glime & Hong 2002, González-Mancebo & Losada-Lima 2003, Song et al. 2011). Blīvā un mitrā mežaudzē, kur nav veikta ciršana, epifītiskās sūnas sastopamas uz koka stumbra visās debespusēs. Meža malā sūnas lielāko segumu veido atklātajā koka pusē, kur apkārt augošie koki neveido pastāvīgu noēnojumu, kas nodrošina labvēlīgus apstākļus tikai dažām īpaši ēnmīlīgām sugām (Coote et al. 2007).

Sūnu sugu sabiedrību sastāvs būtiski atšķiras uz stumbra dažādā augšanas augstumā. Tropiskajos lietus mežos izšķir saules epifītus, kas aug koku lapotnē, un ēnas epifītus, kas sastopami uz koku stumbra un pamatnes (Benavides et al. 2004). Mērenajos mežos uz koka pamatnes raksturīgs lielāks sūnu segums un skaits (Fritz 2009), ko izskaidro negatīvs mitruma gradients virzienā uz koka galotni (Glime & Hong 2002, González-Mancebo & Losada-Lima 2003), palielināta gaismas un vēja intensitāte (Coote et al. 2007), kā arī labāka konkurēšanas un fotosintezēšanas spēja zemas gaismas un augsta mitruma apstākļos (Fritz 2009). Kopumā sūnas uz koka stumbra sastopamas līdz 2 m augstumam (Fritz 2009), un augstāk sastopamas tikai uz vairāk nekā 250 gadus veciem kokiem, kuriem raksturīga mikrobiotopu daudzveidība, piemēram, rievaina miza (Fritz & Brunet 2010). No 1,5 m augstuma uz augšu uz koka stumbra dominē epifītiskie ķērpji (Boudreault et al. 2008). Tropiskajos mežos lielāka epifītisko sūnu sugu bagātība raksturīga augstāk, pirmā stāva koku lapotnē, nevis uz koka stumbra pamatnes, ko nodrošina lielāka kokaudzes biezība un samazināts gaismas daudzums nekā mērenajos mežos. Augstāk lapotnē pārmērīgas saules un vēja ietekmē sūnas neattīstās, līdzīgi kā tas novērojams mērenajos mežos (Sporn et al. 2010).

Nabadzīgos mežos epifītisko sūnu sugu sastāvs ir līdzīgs kā jaunos mežos, un tajos dominē epifītiskie ķērpji. Bagātos mežos ir blīvs lapotnes segums, kāds ir raksturīgs dabiskos, vecos mežos (Boudreault et al. 2008). Mežaudzes biezība pozitīvi korelē ar sūnu sugu skaitu uz koka (Friedel et al. 2006), jo noēnojums no blakus augošiem kokiem rada optimālu mikroklimatu sūnu attīstībai (Boudreault et al. 2008). Taču dažas aknu sūnas, piemēram, *Frullania dilatata* ir indikatorsugas augstam apgaismojumam un temperatūrai. Tādēļ tās sastopamas arī uz atsevišķi augošiem kokiem ar gludu un atklātu mizu (Heylen & Hermy 2008). Tomēr kopumā koka mizas ūdens uzturēšana ir ierobežota, tādēļ lielāka epifītisko sugu bagātība raksturīga mitro mežu tipos (Benavides et al. 2004).

### *Koka vecuma un ar to saistīto parametru ietekme uz epifītisko sūnu sastopamību*

Epifītisko sūnu sugu sabiedrību nomainīgu veicina koka mizas īpašības, kas mainās, kokam augot (Friedel et al. 2006). Viena no vizuāli vieglāk novērtējamām pazīmēm, kas norāda uz koka vecumu, ir mizas rievainība. Abi šie rādītāji pozitīvi korelē ar epifītisko sūnu segumu (Boudreault et al. 2008, Song et al. 2011) un retu un aizsargājamu sugu sastopamību (Fritz 2009), jo sūnu diasporas vieglāk piestiprinās rievainai mizai (Boudreault et al. 2008).

Ar koka vecumu pozitīvi korelē arī koka apkārtmērs (Song et al. 2011). Uz lieliem kokiem ir plašāka pieejamā substrāta virsma, ko kolonizēt sūnām (Boudreault et al. 2008). Uz kokiem ar lielu apkārtmēru parasti konstatē ne tikai lielu kopējo epifītisko sūnu sugu bagātību (Friedel et al. 2006, Bardat & Aubert 2007), bet arī daudz retās un aizsargājamās sūnas (Friedel et al. 2006, Fritz & Brunet 2010). Veci koki ir epifītiskajām sugām bagātāki, jo uz tiem sastopamas ne tikai ar veciem kokiem saistītas indikatorsugas (stenotopiskas sugas, kas atkarīgas no konkrēta lieluma kokiem (Friedel et al. 2006)), bet arī pioniersugas, kas aug uz dažādas kvalitātes substrātiem (Fritz & Brunet 2010). Citos pētījumos šādas sakarības nenovēro, jo pieaugot koka vecumam, palielinās starpsugu konkurence. Tā rezultātā vājākās sugas izzūd un kopējā sūnu bagātība uz koka stumbra samazinās (Patiño et al. 2009).

Kokam augot un palielinoties tā apkārtmēram, pieaug iespēja, ka miza būs bojāta. Šādas mikronišas veicina epifītisko sūnu, it īpaši specifiskam substrātam pielāgojušos sugu, bagātību uz koka (Friedel et al. 2006). Izšķir trīs mizas bojājumus, kas būtiski ietekmē epifītisko sūnu sastopamību – stumbra vēzis (angļu val. *canker*), trupes dobumi (angļu val. *rot hole*) un stumbra trupe (angļu val. *surface rot*). Mizas bojājumi, kas radušies no cita krītoša koka vai zara un nav radušies saprotrofo sēņu ietekmē, epifītisko sūnu sabiedrību struktūru neietekmē (Fritz & Heilmann-Clausen 2010). Savukārt mākslīgi radīti koka mizas bojājumi, piemēram, iezāgējumi vai iecirtumi varētu veicināt retu epifītisko sūnu sastopamību homogēnās un salīdzinoši jaunās mežaudzēs (Fritz et al. 2009b). Uz koka stumbra bojājuma vietā ir lielāks sūnu skaits nekā uz veselās, sēnes neskartās koka mizas, jo koksnei trupes vietā ir bāziskāka reakcija un miza uztur lielāku mitrumu (Fritz & Heilmann-Clausen 2010).

Bāziskāka koka mizas reakcija nodrošina lielāku kopējo epifītisko sūnu bagātību (Fritz et al. 2009b) un reto un aizsargājamo sugu sastopamību (Fritz & Brunet 2010). Bāziska mizas reakcija ( $\text{pH} > 5$ ) un mitra vide nodrošina optimālus apstākļus sūnu sporu dīgšanai. Uz kokiem, kuru mizai ir zema ūdensnoturība, sporu dīgšana tomēr var noritēt sekmīgi, ja mizai ir augsta reakcija. Analogi, uz kokiem ar skābu mizu sūnu sporu attīstību nodrošina augsta mizas ūdensnoturība (Wiklund & Rydin 2004). Kokam kļūstot vecākam, tā mizas reakcija samazinās (Barkman 1958 cit. pēc Fritz et al. 2009b, Song et al. 2011), taču šāda sakarība nav raksturīga visām koku sugām, piemēram, veciem dižskābaržiem ir bāziskāka mizas pH vērtība

nekā jauniem (Fritz et al. 2009b). Arī koku sugām, piemēram, apsei ar pazeminātu koka vitalitāti un lēnām mizas bojājumu saudzēšanas īpašībām miza ir bāziskāka (Boudreault et al. 2008). Turklāt epifīti caur jonu apmaiņu paaugstina mizas pH vērtību, uzlabojot sev augšanas apstākļus (Fritz et al. 2009b). Augsnes reakcija nekorelē ar koka mizas pH vērtību un epifītisko sūnu sastopamību (Fritz & Brunet 2010). Taču mežos uz neauglīgām augsnēm dažreiz sastopamas bagātas epifītu sabiedrības. Nabadzīgā mežaudzē koki attīstās lēnāk un tie izaug ar mazāku diametru, rezultātā to ciršanas vecums palielinās. Epifītiem šāds mežs ir ilgāk pieejams kolonizēšanai (Fritz et al. 2008).

Neseni pētījumi pierāda, ka sūnu sastopamību izskaidro un to sporu dīgšanu labvēlīgi ietekmē nevis viens konkrēts faktors, bet vairāku parametru kopums, kas savstarpēji mijiedarbojas, piemēram, paaugstināta mizas pH vērtība, liels koka vecums, zema koka vitalitāte (Fritz et al. 2009b, Fritz & Brunet 2010), gaismas intensitāte, gaisa temperatūra (Wiklund & Rydin 2004), koka mizas īpašības un lapotnes biezums (Boudreault et al. 2008), piemērota substrāta kvantitāte, liels meža vecums un meža kontinuitāte (Fritz et al. 2008).

#### *Epifītisko sūnu saistība ar mitrumu un koka sugu*

Attiecībā uz mitruma daudzumu, jāizvērtē, kura no kategorijām – relatīvā stumbra noteci, mizas ūdensnoturība vai gar koka stumbru notekošo nokrišņu daudzums – ir noteicošais faktors epifītisko sūnu sastopamībai. Koku sugas ir ar lielāku vai mazāku relatīvo stumbra noteci (angļu val. *funnelling ratio*) atkarībā no lapotnes parametriem (lielums, biežība, lapu tips), stumbra apkārtmēra pie koka pamatnes un mizas lobīšanās pakāpes. Relatīvās stumbra noteces rādītājs atkarīgs no koka stumbra noteces daudzuma, ņemot vērā stumbra pamatnes apkārtmēru. To salīdzina ar lietus nokrišņu daudzumu, ko uzkrātu piltuve ar attiecīgajam koka stumbram identisku diametru, tikai bez lapotnes. Šis rādītājs pozitīvi korelē ar epifītisko sūnu sugu bagātību (González-Mancebo & Losada-Lima 2003). Lapu koku mizai ir lielāka ūdensnoturība (angļu val. *water retention*) nekā skuju kokiem, tādēļ tie ir piemērotāki hidrofilām pleirokarpām sūnām, piemēram, *Pylaisia* un *Amblystegium* (Mills & Macdonald 2005). Taču ne vienmēr koku sugas ar nelielu mizas ūdensnoturību ir ar epifītiskajām sūnām nabadzīgas. Šādiem kokiem var būt blīva lapotne, kas nodrošina pastāvīgi mitru mikroklimatu, un liels daudzums gar koka stumbru notekošo nokrišņu (angļu val. *stemflow*) (Fritz et al. 2009b). Kokam izšķiramas vairākas zonas pēc ūdens uzturēšanas kapacitātes, substrāta pieejamības ilguma un mizas raupjuma – visi minētie rādītāji pieaugošā secībā ir no maziem zariem uz lieliem zariem līdz koka stumbram (Zotz 2007). Gaisa mitrums ir vēl viens no limitējošiem faktoriem epifītisko sūnu, it īpaši aknu sūnu, sastopamībā. Tomēr

ir daudz aknu sūnu, kas ir izturīgas pret sausumu, piemēram, *Frullania* ģints sugas (Glime & Hong 2002).

Kā minēts iepriekš, uz lapu kokiem konstatēts lielāks sūnu segums un sugu bagātība nekā uz skuju kokiem (Mills & Macdonald 2004). Viens no skaidrojumiem saistīts ar mizas īpašībām. Skuju kokiem parasti ir plēkšņaina miza, kas regulāri atdalās, negatīvi ietekmējot epifītu sastopamību. Atsevišķas sugas, piemēram, *Frullania* ir pielāgojušās šādam substrātam un aug mizas plaisās (Glime & Hong 2002). Citā pētījumā pierādīts, ka koki ar plēkšņainu mizu ir piemērotāki sūnu kolonizēšanai, jo to diasporām ir vieglāk piestiprināties. Turklāt, šāda miza uztur mitrumu ilgāk nekā gluda (Hedenås et al. 2003). Vēl citos pētījumos koka suga būtiski neietekmē epifītisko sūnu sugu sabiedrības (González-Mancebo & Losada-Lima 2003), jo nozīmīga ir forofītu sugu daudzveidība (Tinya et al. 2009). Retos gadījumos viena piemērota forofīta klātbūtne mežaudzē var nodrošināt lielu kopējo epifītisko sūnu daudzveidību. Zviedrijā 110 gadus vecā mežaudzē uz 400-gadīga dižskābarža konstatētas 11 retas un aizsargājamas sugas, kamēr pārējā mežaudzē sastopama tikai viena reta suga (Fritz et al. 2008). Latvijas dabiskajos meža biotopos bagātīgu reto sūnu sugu daudzveidību nodrošina parastais skābardis *Carpinus betulus* (Mežaka et al. 2012).

#### *Epifītisko sūnu sukcesija uz dzīvu koku stumbra*

Koka stumbra kolonizēšana noris trīs etapos. Sākuma fāzē, kad koki ir 8-15 gadus veci, epifītiskās sūnas aug tikai uz koka pamatnes zem 10 cm augstuma, kur uzkrājas sadalījušās organiskās vielās. Šajā etapā uz koka dominē fakultatīvas epifītiskās sūnas, piemēram, *Polytrichum*, kas parasti sastopamas uz augsnes. Laika gaitā uz koka mizas pieaugot atmirušas koksnes daļiņām un kokiem sasniedzot 25 gadu vecumu, gan aknu, gan lapu sūnas izveido blīvu segumu uz koka pamatnes un pakāpeniski tiek iniciēta augstāka koka stumbra līmeņa kolonizēšana. Šajā etapā uz koka pamatnes sastopamas daudz epiksīlās sugas kā *Tetraphis* un *Herzogiella*. Kad koki ir 60 gadus veci, gandrīz viss koka stumbrs ir noaudzis ar sūnu segumu un sūnas kolonizē arī zemākos zarus. Pioniersugas, piemēram, *Orthotrichum*, kolonizē arvien augstāk esošos zarus. Lapu sūnas uz koka stumbra parasti aug augstāk par aknu sūnām (Mills & Macdonald 2004, Bardat & Aubert 2007, Patiño et al. 2009). Ja mežaudzē notikuši nelieli traucējumi, tajā vienlaikus var pastāvēt gan agrās, gan vēlās sukcesijas sugas, jo tās katra kolonizē dažāda vecuma un sugas kokus (Patiño et al. 2009).

### **1.3.2. Sūnas uz kritālām**

Epiksīlas ir tādas sugas, kas aug uz atmirušās koksnes un parasti nav sastopamas ne uz dzīvu koku mizas, ne uz augsnes (Söderström 1988b). Sūnas ir autotrofi organismi un

atmirušo koksni izmanto tikai kā substrātu, nevis resursu (Heilman-Clausen et al. 2005). No dažādiem atmirušās koksnes veidiem lielākā epiksīlo sūnu daudzveidība ir uz kritalām, mazāk uz celmiem (Mills & Macdonald 2004), bet vismazāk – uz nokaltušiem stāvošiem kokiem (Humphrey et al. 2002). Stumbeņi nav piemērots substrāts epiksīlajām sūnām, kamēr tie nav nogāzušies (Söderström 1988b), tomēr uz tiem aug daudz ķērpju (Humphrey et al. 2002).

#### *Epiksīlo sūnu dzīves stratēģijas*

Sūnas uz kritalām raksturīgas ar *ceļotājsugu* (During 1979) un *bēgļu* dzīves stratēģiju (McAlister 1997), melnalkšņu staignājos uz atmirušās koksnes dominē *kolonizētāji* (Darell & Cronberg 2011) – epiksīli ātri izveido koloniju un drīz to pamet. Mikroniņās un uz mizas sūnu velēnas pārrāvumos parasti sastopamas lēni augošas aknu sūnas un akrokarpās lapu sūnas, bet ātri augošās pleirokarpās sūnas uz kritalas veido plašas kolonijas (Ódor & van Hees 2004). Detalizēti pētījumi par sūnu dzīves formām uz atmirušās koksnes nav veikti.

#### *Meža apsaimniekošanas ietekme uz epiksīlo sūnu sastopamību*

Lielāka epiksīlo sūnu sugu bagātība uz kritalām konstatēta vecos, dabiskos mežos (Crites & Dale 1998), un šīs sūnas dēvē par hemerofobiskām jeb tādām, kas nespēj pastāvēt cilvēka darbības ietekmētos mežos (Vellak & Paal 1999). Meža apsaimniekošana atstāj negatīvu ietekmi uz epiksīlo sūnu sugu daudzveidību, jo tās rezultātā pilnībā vai daļēji izzūd sūnām piemērots substrāts (Timonen et al. 2011). Intensīvi apsaimniekojot mežu, to regulāri retinot, cērtot kailcirtē, novēršot meža ugunsgrēkus, atmirušo koksni izmantojot būvniecībā un kā malku, tīrot mežu pēc dabiskiem traucējumiem, izzūd biotopi vai tie tiek pārvērsti par homogēnām un produktīvām teritorijām (Kushnevska et al. 2007). Sūnu bagātība būtiski samazinās, no meža izvācot atmirušo koksni pat mazu zaru veidā (Harmon et al. 1986).

Dabiskos, vecos mežos raksturīgas daudz dažāda lieluma kritalas un celmi visās sadalīšanās pakāpēs, savukārt apsaimniekotos mežos galvenokārt sastopamas nelielas kritalas, zari un celmi, un atmirusī koksne vēlākajās sadalīšanās pakāpēs gandrīz nav sastopama (Ódor & van Hees 2004). Šādos mežos parasti iztrūkst kritalas kādā no sadalīšanās pakāpēm, bet citā sadalīšanās pakāpē ir vairāk nekā tas būtu dabiskā mežā (Söderström 1988b). Pastiprināta koku atmiršana vecuma un vēja dēļ mežaudzē atkarībā no koka sugas un augšanas apstākļu tipa atšķiras, piemēram, lapu koku mežos Ziemeļamerikā intensīva atmirušās koksnes veidošanās sākas, kad mežaudze pārsniedz 100 gadu vecumu (Jenkins et al. 2004).

Jutīgākās pret meža apsaimniekošanu ir aknu sūnas (Vellak & Ingerpuu 2005), kas veido lielāko obligāto epiksīlo sūnu grupu (Ódor & van Hees 2004). Ķērpji un dažas lapu sūnas pielāgojas cilvēka darbības ietekmei un sekmīgi attīstās arī apsaimniekotos mežos

(Söderström 1988b). Tomēr sugas ar šauru ekoloģisko nišu, kas cieši saistītas ar atmirušo koksni ar konkrētu sadalīšanās pakāpi, no šādiem mežiem var izzust (Söderström 1988b).

Ne tikai meža ciršana, bet arī meža fragmentācija (Frisvoll & Prestø 1997, Ódor et al. 2006) un malas efekts (Heilman-Clausen et al. 2005) negatīvi ietekmē epiksīlo sūnu sastopamību. Ganot mežā mājdzīvniekus, veidojas daļēji atklāta ainava, kas nav piemērota pastāvīgu noēnojumu un mitrumu mīlošām sūnām (Ódor et al. 2006). Tomēr epiksīlās sūnas nav tik prasīgas pret noteiktu gaismas intensitāti kā epigeiskās sūnas, un noteicošais faktors sūnu sastopamībai ir kvalitatīvas atmirušās koksnes klātbūtne (Tinya et al. 2009).

#### *Mežaudzes sastāva nozīme uz epiksīlo sūnu sastopamību*

Uz kritalām mitrā un noēnotā mežā ir būtiski lielāks epiksīlo sūnu sugu skaits nekā sausā un atklātā mežā (Humphrey et al. 2002, Heilman-Clausen et al. 2005). Atkarībā no koku stāva mainās nobiru un caur lapotni iztecējušā lietus ūdens kvalitāte, kas ietekmē epiksīlo sūnu sabiedrību sastāvu (Heilman-Clausen et al. 2005). Caurteces nokrišņi no lapu kokiem ir bāziskāki, un, palielinot šādu koku sastopamību skuju koku mežos, varētu veicināt epiksīlo sūnu sugu daudzveidību (Wiklund & Rydin 2004). Turklāt lapu koku nobiras uz kritalām neuzkrājas tādā apjomā kā egļu vai priežu skuju (Pyle & Brown 2002), tādejā nerada fizisku barjeru sūnu attīstībai.

Uz dzīva koka, atkarībā no tā sugas, mizas raupjuma un ķīmiskā sastāva, uz mizas raksturīgas noteiktas sūnu sugas, kas vēlāk ietekmē epiksīlo sūnu sugu sabiedrību (Ódor & van Hees 2004). Liela nozīme ir kritalas sugai. Sugu sabiedrības būtiski atšķiras ne tikai starp skuju koku un lapu koku kritalām (McAlister 1997, Mills & Macdonald 2004), bet arī starp dažādām lapu koku sugām (Heilman-Clausen et al. 2005). To izskaidro atmirušās koksnes fizioloģija – segsēkļu kritalas sadalās ātrāk nekā kailsēkļiem (Harmon et al. 1986).

#### *Epiksīlo sūnu augšanai piemērotu kritalu īpašības*

Salīdzinot ar augsni, atmirusī koksne sūnām ir piemērotāks substrāts (Pyle & Brown 2002). Kritalas uztur sūnām labvēlīgāku mikroklimatu (Mills & Macdonald 2004), jo saglabā ūdeni ilgāk nekā augsne (Harmon et al. 1986). Atmirusī koksne ir temporāli heterogēns substrāts (Mills & Macdonald 2004), kas nepārtraukti mainās visā pastāvēšanas laikā (Söderström 1988a). Kritalai fragmentējoties pēc mizas nokrišanas, uz tās esošo augu atmiršanas vai pēc citu krītošu koku ietekmes, tās kolonizēšanas process atsākas. Izzdīvojušie augi sastopas ar samazinātu konkurenci un var strauji attīstīties (Harmon et al. 1986).

Kritalas paceļas virs sūnu stāva, kas nodrošina mazāk konkurētspējīgu sugu klātbūtni (Mills & Macdonald 2004) un novērš uz augsnes esošā blīvā lapu nobiru slāņa negatīvo



ietekmi (Crites & Dale 1998). Barības vielu koncentrācija atmirušajā koksne ir mazāka nekā augsnē, tādēļ uz kritalas augi attīstās lēnāk (Harmon et al. 1986) un neveido blīvu nobiru slāni, kas negatīvi ietekmē sūnu attīstību (Humphrey et al. 2002). Pārāk augsta kritala uz sūnu bagātību rada negatīvu efektu, jo kritalas, kas atrodas augstāk par 8-12 cm no zemes virsmas, pakļautas pastiprinātai izžūšanai (Botting & De Long 2009). Kritalai sadaloties, tās augstums virs zemes samazinās, un tā kļūst vieglāk pieejama arī vaskulārajiem augiem, kas uz kritalām dominē pēdējās sadalīšanās pakāpēs (Lee & Sturgess 2001).

#### *Kritalas un mežaudzes parametru ietekme uz epiksīlo sūnu sastopamību*

Citi nozīmīgi faktori, kas veicina sūnu sugu sukcesiju, ietekmē sugu sastopamību un bagātību uz kritalas, ir virsmas lielums, kādā kritala ir tiešā kontaktā ar augsni (Heilman-Clausen et al. 2005), mizas platība un mikroklimatiskie apstākļi (Botting & De Long 2009), kritalas lielums (Ódor et al. 2006) un meža kontinuitāte (Botting & De Long 2009). Sūnu sugu bagātība pozitīvi korelē ar kritalas mitruma saturu (Stehn et al. 2010) un vispārējiem mitruma apstākļiem mežaudzē (Ódor & van Hees 2004). Ūdens uzturēšanas kapacitāte palielinās, kritalai sadaloties (Ódor & van Hees 2004). Sūnu sugu bagātību ietekmē kritalas diametrs un tilpums (Heilman-Clausen et al. 2005), jo atmirusī koksne ar lielu diametru sadalās lēnāk nekā zari un mazi koki (Harmon et al. 1986, Humphrey et al. 2002). Lielas kritalas uztur daudz dažādu mikronišu un, sadaloties lēnāk, tās ir ilgāk pieejamas epiksīlajām sugām nekā mazas kritalas. Mazas kritalas ātrāk tiek apbērtas ar lapu nobirām un augsni, kas kavē epiksīlo sūnu attīstīšanos (Ódor et al. 2006). Kritala nesadalās vienmērīgi visā garumā, tādēļ rodas daudz mikronišu, kas veicina sūnu sugu bagātību (Crites & Dale 1998).

#### *Kritalu sadalīšanās pakāpes*

Vairums autoru izšķir piecas vai sešas grupas, lai klasificētu kritalas pēc to sadalīšanās pakāpes. Galvenie parametri, pēc kuriem veic kritalu klasificēšanu, ir mizas un zaru klātbūtne, sakņu stāvoklis, koksnes tekstūra (atkarībā no sadalīšanās pakāpes nazi var iedurt 1 mm līdz 5 cm dziļumā), virsmas īpašības (gluda vai ar plaisām, kontūra skaidra vai grūti nosakāma), kritalas forma šķērsgrīzumā (apaļa, plakani eliptiska, pārklāta ar augsni), nobiru vai augsnes slānis, kas sakrājis uz kritalas virsmas, iegrimšanas dziļums augsnē (Muhle & LaBlanc 1975 cit. pēc Söderström 1988a, Jenkins et al. 2004, Ódor & van Hees 2004).

Sugu skaits uz kritalas pieaug, palielinoties tās sadalīšanās pakāpei (Heilman-Clausen et al. 2005). Augstākā epiksīlo sūnu bagātība raksturīga uz kritalām vidējā sadalīšanās pakāpē (Crites & Dale 1998, Botting & De Long 2009), bet lielākā kopējā sugu bagātība atrodama uz kritalām vēlākajā sadalīšanās pakāpē (Mills & Macdonald 2004). Citos pētījumos augstākā

sugu bagātība konstatēta uz kritalām vidējā sadalīšanās pakāpē, jo substrāta kvalitāte nodrošina gan epiksīlo, gan epigeisko sūnu klātbūtni (Kushnevska et al. 2007).

Sūnu sugu sastāvs mainās atkarībā no kritalas sadalīšanās pakāpes (Ódor et al. 2006) un kritalas virsmas izmaiņām, kas rodas sadalīšanās rezultātā. Var izšķirt četras sūnām pieejamās virsmas – kritalas miza, cieta koksne, mīksta vai daļēji sadalījusies koksne un pilnībā sadalījusies kritalas koksne (Ódor & van Hees 2004). Vaskulārie augi uz kritalas parasti attīstās tās virspusē (Harmon et al. 1986) kopā ar lapu sūnām, bet aknu sūnas galvenokārt sastopamas vietā, kur kritala saskaras ar zemi, un uz tās sāniem (Botting & De Long 2009). Mizas klātbūtne vai neesamība izšķir ne tikai epifītu sastopamību, bet kopējo sugu bagātību. Dažos pētījumos novērots, ka kritalas, uz kurām vēl daļēji saglabājusies miza, ir ar sūnu sugām bagātākas nekā pilnībā pārklātas vai kailas kritalas (Söderström 1988a, Mills & Macdonald 2004). Tomēr, citi autori secinājuši, ka kailas kritalas ar lielu diametru vēlākās sadalīšanās pakāpēs ir piemērotāks substrāts sūnām nekā mazas kritalas ar mizu (Humphrey et al. 2002). Laika periods, kādā miza atdalās no kritalas, variē atkarībā no koka sugas, un tas var būt no viena gada apsēm līdz 30 gadiem skuju kokiem (Harmon et al. 1986). Kritalas, no kurām atdalījusies miza, vairākus gadus saglabā gludu virsmu, kas nav piemērota sūnu sporu dīģšanai, jo lietus tās var viegli noskalot, tādēļ uz šādām kritalām sūnas sāk attīstīties tikai vēlākās sadalīšanās pakāpēs (McAlister 1997). Atsevišķas sugas (*Blepharostoma*, *Lepidozia*) aug tikai uz kailām kritalām (Söderström 1988a).

#### *Sūnu sukcesija uz kritalām*

Vispārināta veģetācijas maiņa uz atmirušās koksnes ir no ķērpjiem uz sūnām un vēlāk uz vaskulārajiem augiem (Lee & Sturgess 2001). Hipotētiski iespējami vairāki kritalas sukcesijas modeļi. Mežos ar bagātu epigeisko sūnu stāvu, tās sporu vai vairķermeņu veidā nonāk uz jaunas kritalas, uz kuras dominē epifīti. Drīz tie konkurences cīņā tiek izspiesti un turpmāk visās sadalīšanās pakāpēs uz kritalas dominē augsnes sūnas. Epiksīlās sugas uz kritalas sastopamas nenozīmīgā daudzumā un veido nelielu segumu. Savukārt mežos ar blīvu vaskulāro augu stāvu, kuros epigeiskās sūnas tikpat kā nav sastopamas, uz kritalām dažādās sadalīšanās pakāpēs dominē substrātam nespecifiskas sugas. Tām atmirusī koksne ir vienīgā vieta, kur var izvairīties no konkurences ar vaskulārajiem augiem (Kushnevska et al. 2007).

Sūnu sabiedrībās sukcesijas sākumā uz kritalas dominē epifīti, kas mikroklimate izmaiņu rezultātā pēc koka nokrišanas iet bojā vai tieši pretēji – īslaicīgi sasniedz maksimālo augšanu, piemēram, *Ptilidium* ģints aknu sūnas (Harmon et al. 1986). Tie ir fakultatīvie epifīti (Söderström 1988a). Taču kopumā veģetācija uz kritalām pirmajā sadalīšanās pakāpē ir skraja, jo tikai nedaudz sugu spēj augt uz kaila substrāta. Šajā periodā sekmīgi noris sūnu

dzimumsporu un veģetatīvo diasporu dīgšana (Kushnevskaya et al. 2007). Kritalai sadaloties, vairums epifītu, piemēram, *Leucodon*, *Orthotrichum*, *Frullania* atdalās kopā ar mizu, un vēlākajās sadalīšanās pakāpēs uz kritalas vairs nav sastopami (Crites & Dale 1998, Ódor & van Hees 2004). Uz jaunām kritalām sastopami agrie epiksīli, piemēram, *Anastrophyllum*, *Lophocolea* un *Lophozia*, kas kolonizē jaunas kritalas un sasniedz maksimālo bagātību līdz vidējai kritalas sadalīšanās pakāpei (Söderström 1988a, Botting & De Long 2009). Tiem seko vēlīe epiksīli kā *Blepharostoma*, *Tetraphis*, *Herzogiella*, *Nowellia*, *Chiloscyphus* un *Dicranum*, kas maksimālo bagātību sasniedz tikai vēlākajās kritalas sadalīšanās pakāpēs (Söderström 1988a, Crites & Dale 1998, Ódor & van Hees 2004, Botting & De Long 2009). Šīm sugām ir šaura ekoloģiskā niša un tās kalpo kā labi indikatori (Mills & Macdonald 2005). Ir sugas, kurām nav būtiska kritalas sadalīšanās pakāpe, piemēram, *Hypnum*, *Platygyrium*, *Metzgeria* (Ódor & van Hees 2004).

Sūnu stāvs uz kritalas veicina vaskulāro augu sēklu un skuju slāņa veidošanos, drīzumā kritalas virsma kļūst piemērota epigeiskām sugām (Harmon et al. 1986), it īpaši spalvu sūnām kā *Hylocomium*, *Pleurozium* un *Ptilium* (Crites & Dale 1998, Botting & De Long 2009). Pēdējās sadalīšanās pakāpēs uz kritalas sastopamas arī aknu sūnas (Crites & Dale 1998). Atmirušajai koksnei arvien sadaloties, veģetācija uz tās kļūst līdzīga zemsedzei (Lee & Sturgess 2001).

### 1.3.3. Augsnes sūnas

Sūnas uz atklātas augsnes bieži ir pionieri jeb pirmie augi, kas spēj izdzīvot šādā vidē (Lindo & Gonzalez 2010), bet mežos tās visbiežāk ir ģenētiskas sugas (Tinya et al. 2009). Epigeiskās sūnas pasargā augsnes virsmu no iztvaikošanas karstās vasarās un augsnes dziļāku slāņu sasalšanu aukstās ziemās (Girgensohn 1860). Augsnes sūnu daudzums izteikti variē atkarībā no meža tipa un reģiona. Piemēram, Ziemeļamerikas skuju koku mežā sūnas sastāda 59,5 g/m<sup>2</sup>, lapu koku mežā Lielbritānijā šis rādītājs ir 158 g/m<sup>2</sup>, bet skuju koku mežā Polijā – 262 g/m<sup>2</sup> (Rieley et al. 1979). Dabiskos mistrotos skuju un lapu koku mežos augsnes sūnu bagātība ir lielāka nekā uz dzīviem kokiem vai uz atmirušās koksnes (Vellak & Paal 1999). Boreālajos mežos uz augsnes dominē tā sauktās spalvu sūnas (angļu val. *feather mosses*), piemēram, *Hylocomium*, *Pleurozium*, *Ptilium* (Startsev et al. 2008). Dabiskos vecos mežos epigeiskās sūnas biežāk aug uz lapu nobirām, bet mežos, kas atjaunojušies pēc kailcirtes, sūnas sastopamas uz augsnes (Botting & Fredeen 2006).

### *Epigeisko sūnu dzīves formas un dzīves stratēģijas*

Noēnotos un slapjos meža tipos uz augsnes sastopamas sūnas ar *pavedienu* dzīves formu. *Pavedieniem* ir izvērsti zari, tādēļ šīs sūnas parasti sastopamas biotopos, kur tās var ilgstoši saglabāt aktīvus augšanas procesus (Bates 1998). Gan noēnotos un mitros, gan sauos meža tipos dominē aknu sūnas ar *gluda klājiena* dzīves formu. Tās pielāgojas, augot cieši pie substrāta, lai uztvertu augsnes kapilāro ūdeni un novērstu izžūšanu (Bates 1998). Trops mežos uz augsnes galvenokārt sastopamas sūnas ar *velēnas* un *klājiena* dzīves formu (Holz et al. 2002). Pastāvīgi mitrās vietās raksturīga *vēdekļveida forma* (Benavides et al. 2006).

Tipiskākās sūnu dzīves stratēģijas mežā uz augsnes ir *daudzgadīgi palicēji* un *ceļotāji* ar pleirokarpu augšanas formu, kas veido plašus klājenus, lai sekmīgāk konkurētu ar vaskulāro augu stāvu (Frahm 2008). Traucētās vietās dominē akrokarpas *kolonistu* sugas ar īsu dzīves ilgumu, augstām veģetatīvās un dzimumiskās vairošanās sekmēm un mazām sporām (Mills & Macdonald 2005). Atklātās teritorijās, piemēram, pamestos karjeros var novērot dzīves stratēģiju sukcesiju. Teritorijā sākotnēji ieviešas sugas ar *kolonizētāja*, *viengadīga ceļotāja* vai *īslaicīga ceļotāja* stratēģiju, bet aptuveni 25-50 gadu laikā tās nomaina *daudzgadīgi palicēji*, no kuriem daudz ir retu sugu (Hutsemekers et al. 2008).

Epigeiskās sūnas ar dažādām augšanas formām atšķirīgi reaģē uz sūnu velēnas blīvumu. Pateicoties bagātīgam stumbra zarojumam un šaurām sirpjveida lapām, dažas sugas kā *Ptilium crista-castrensis* spēj veiksmīgi saglabāt ūdeni arī atsevišķi nošķirtos zaros, un tajos sekmīgi norisinās fotosintēzes procesi (Pedersen et al. 2001). Savukārt sugas ar gariem, retiem sānzariem un izvērstām platām lapām kā *Rhytidiadelphus triquetrus* vai ar ortotropisku augšanas formu un šaurām, taisnām lapām kā *Dicranum majus* ir jutīgas pret izžūšanu un aug blīvākās velēnās nekā iepriekš aprakstītā sugu grupa, lai sūnu dzinumi savstarpēji pārklātos un veidotu noēnojumu (Pedersen et al. 2001). Tādēļ pret izžūšanu jutīgas sugas, piemēram, *Hylocomium splendens* bieži veido lielas kolonijas ar noapaļotu formu (Bates 1998).

Sūnu velēnu blīvums variē atkarībā no sugas, biotopa un augšanas apstākļiem, un tam var būt kā negatīva, tā pozitīva ietekme uz sūnu izdzīvotību. Blīvas sūnu velēnas labāk uzkrāj ūdeni, rezultātā nodrošinot labvēlīgu mikroklimatu sūnu augšanai (Pedersen et al. 2001, Hutsemekers et al. 2008). Pārāk blīvā velēnā starp dzinumiem palielinās konkurence par pieejamo gaismu, dzinumu biomasa pie pamatnes samazinās, tie pakāpeniski sadalās un iet bojā (Pedersen et al. 2001). Starp-dzinumu konkurence raksturīga arī daudzgadīgajām sūnām, piemēram, *Sphagnum* (During & van Tooren 1987). Sūnām labvēlīgos apstākļos (pastāvīgs mitrums, regulāri nokrišņi, zema iztvaikošana, neliels vēja stiprums) starp-dzinumu konkurence ir daudz izteiktāka un blīvu velēnu ietekme uz sūnu attīstību negatīvāka nekā maz piemērotos augšanas apstākļos, piemēram, egļu mežos (Pedersen et al. 2001).

### *Traucējumu ietekme uz augsnes sūnu sastopamību*

Dabiskajos boreālajos mežos, kuros sūnas ir dominējošā zemsedzes veģetācija, būtiskas izmaiņas koku un lakstaugu stāvā rodas pēc lieliem traucējumiem, galvenokārt pēc vējgāzēm. Vējgāžu ietekmi pēta ainavas, mežaudzes un nokritušā koka ekosistēmas līmenī, no kuriem uz sūnām attiecināms pēdējais (Ulanova 2000). Epigeisko briofītu sugu bagātība pēc koka izgāšanās ir līdz pat divkārt lielāka nekā netraucētā teritorijā (Jonsson & Esseen 1990). Teritorijā, kurā bijis nozīmīgs traucējums pēc vējgāzes, sūnas izplatās trīs veidos – veģetatīvi vairojoties izdzīvojušās populācijas indivīdiem, ar vēja palīdzību atnestām dzimumsporām no citām teritorijām vai dīgstot sporām un veģetatīvajām diasporām no diasporu bankas (analogi vaskulāro augu sēklu bankai) (Rydgren & Hestmark 1997). Mežaudzēs, kas nesen degušas vai kurās savairojušies meža kaitēkļi, parasti neskartas paliek nelielas platības. Tajās esošās sūnu populācijas ir nozīmīgas traucētās teritorijas rekolonizācijas procesā (Schmalholz et al. 2011). Tomēr augstu sugu daudzveidību galvenokārt nodrošina ar vēju atnestās vairošanās daļas un diasporu banka (Jonsson 1993, Jonsson & Esseen 1998).

Lai diasporas no augsnes zemākajiem slāņiem tiktu uznestas virskārtā, nepieciešami nelieli traucējumi, kas visbiežāk ir dzīvnieku rakumi vai koka izgāšanās ar saknēm (Jonsson & Esseen 1990). Būtiska nozīme ir uzirdinātās augsnes laukuma platībai, jo sūnu sugu daudzveidība pozitīvi korelē ar traucējuma apjomu (Jonsson & Esseen 1998, Mills & Macdonald 2004). Tāpat sūnu sugu daudzveidību veicina dažādo mikronišu rašanās pēc koka izgāšanās – atklātas koka saknes, sakrituši zari, kaila minerālaugsne gan paugurā, gan padziļinājumā, humusa slānis, laukakmeņi, kritala (Jonsson & Esseen 1990, Peterson & Pickett 1995, Ulanova 2000). Pēc koka izgāšanās radusies topogrāfija ar padziļinājumiem un uzkalniem ir redzama simtiem gadu (Pyle & Brown 2001). Mikroklimatisko īpašību un specifisku virsmas struktūru dēļ sūnu sugu sabiedrības ap katru izgāzušos koku ir atšķirīgas (Jonsson & Esseen 1990), tādēļ teritorijās pēc traucējuma ir augsta kopējā sūnu sugu daudzveidība (Peterson & Pickett 1995, Mills & Macdonald 2004).

Dabiskus traucējumus rada ūdens līmeņa svārstības buferu mežos ap ūdenstecēm. Tie veicina *kolonizētāja* stratēģijas, *velēnas* un *ciņa* dzīves formu attīstību. Šādos mežos raksturīgs bagātīgs briofītu sugu sastāvs – sastop gan mitrummīlošas mežos augošas sugas, gan tādas, kas saistītas ar traucētām un atklātām teritorijām (Baldwin et al. 2012).

Epigeisko briofītu sugu bagātību veicina tikai dabiski traucējumi, jo cilvēka saimnieciskās darbības ietekme pēc meža nosusināšanas vai izciršanas atstāj būtisku negatīvu ietekmi (Vellak & Ingerpuu 2005). Īpaši negatīvi mežizstrādes radītās sekas ietekmē aknu sūnu daudzveidību (Botting & Fredeen 2006). Pēc kailcirtes atstājot pat nelielus apmežotus laukumus (līdz 50 m<sup>2</sup> lielus), tajos joprojām saglabājas augsta briofītu sugu bagātība. Lai arī

cirstajā teritorijā rodas heterogēns mikronišu komplekss (atklāta minerālaugsne, atklāta augsnes virskārta, celmi, koku saknes, zari un miza), pēc mežizstrādes tehnikas darbības augsne tiek degradēta un veģetācija izpostīta vai mehāniski ietekmēta. Kailcirtē raksturīga lielāka saules radiācija, augstāka gaisa temperatūra un iztvaikošana nekā apmežotā teritorijā, kas rada izplatīšanās barjeru sūnām, kas ir jutīgas pret straujām mikroklimata izmaiņām. Šādā biotopā vairāk nekā neskartā mežā sastopamas sūnas ar *kolonizētāja* vai *pioniera* stratēģiju (Fenton & Frego 2005). Negatīva vides faktoru ietekme uz briofītu sastopamību kailcirtē saglabājas vēl 30-50 gadus pēc ciršanas (Dynesius & Hylander 2007). Pēc kailcirtes mitros mežos augsnē veidojas dziļas rises, kurās uzkrājas ūdens. Šādi mikrobiotopi ir labvēlīgi *Sphagnum* ģints sugu attīstībai, pat ja tās pirms mežizstrādes teritorijā nav bijušas sastopamas. Taču sfagni nomāc jaunu koku augšanu, tādejādi ilgtermiņā negatīvi ietekmējot meža atjaunošanos. Ja traucējumi būtu dabiski, piemēram, pēc vējgāzes, mežā paliktu kritālas, kas ierobežotu sfagnu kolonizēšanas platību (Asada et al. 2004).

Arī mājlopu ganīšana un nomīdīšana samazina sūnu bagātību (Austrheim et al. 2005), lai arī šādā veidā tiek nodrošināts piemērots biotops *kolonizētāju* un *īslaicīgu ceļotājsugu* pastāvēšanai (During 1992).

#### *Lapu nobiru ietekme un konkurence ar lakstaugiem*

Epigeisko briofītu sastopamību tieši ietekmē koku stāva sastāvs. Zem koka lapotnes nokrišņu, temperatūras, sala un gaismas apjoms, augsnes ķīmiskās īpašības un mikroorganismu biomasa un aktivitāte var krasi atšķirties, salīdzinot ar atklātu meža teritoriju (Vellak et al. 2003). Mežā pat plāns koku nokritušo lapu slānis nomāc augsnes sūnu attīstīšanos (Richards 1954, Márialigeti et al. 2009). Lapu koku nobiras ne tikai pārklāj sūnām augšanai piemērotas vietas (Márialigeti et al. 2009), tās arī bagātina augsni ar barības vielām un rada lielāku ķīmisko un fizisko barjeru ar fenolu saturošu savienojumu infiltrātu, pastiprinātu noēnojumu un sairušām lapu daļām nekā skuju (Startsev et al. 2008). Tādēļ epigeisko sūnu sastopamība negatīvi korelē ar koku diametru, jo lieliem, veciem kokiem parasti raksturīgs bagātīgs lapu nobiru daudzums un blīva lapotne (Márialigeti et al. 2009).

Lapu koku mežos spalvu sūnas sastopamas reti (Startsev et al. 2008), tajos ir ierobežota akrokarpo un aknu sūnu izplatība (Stehn et al. 2010). Skuju koku piemistrojums nodrošina acidofilu sugu klātbūtni, piemēram, *Eurhynchium* (Márialigeti et al. 2009). Dažkārt lapu nobiras veicina epigeisko sūnu sugu daudzveidību, jo veido buferjoslu un novērš iespējami negatīvu augsnes īpašību ietekmi uz sūnu augšanu (Botting & Fredeen 2006).

Bagātīgs un augsts lakstaugu un graudzāļu stāvs mežā nomāc sūnu attīstību (Rieley et al. 1979), it īpaši aknu sūnu (Frisvoll & Prestø 1997), taču atsevišķos gadījumos sūnas ar liela

ciņa dzīves formu, piemēram, *Leucobryum* var izveidot tik lielas kolonijas, ka konkurences cīņā var negatīvi ietekmēt vaskulāros augus (Stehn et al. 2010). Zemsedzē vaskulārie augi un sūnas nekonkurē par resursiem, bet par augšanas telpu (Vellak et al. 2003). Tādēļ dažkārt novērojams komensālisms, kad stabilā sūnu kolonijā aug nelieli lapu sūnu pavedieni vai aknu sūnas, kas citos apstākļos nespētu konkurēt ar vaskulārajiem augiem un ietu bojā (Bates 1998). Citos pētījumos noskaidrots, ka vaskulārie augi veicina sūnu stāva bagātību, jo tie abi vienādi reaģē uz labvēlīgiem augšanas apstākļiem (Márialigeti et al. 2009). Pleirokarpās sūnas ir pielāgojušās blīvam vaskulāro augu slānim, jo, pateicoties ložņājošam stumbram un gariem zariem, spēj izvairīties no apēnojuma un atmirušo augu daļu infiltrāta, un var izvēlēties augšanai labvēlīgus apstākļus, kur ir piemērots barības vielu, gaismas un mitruma daudzums (Stehn et al. 2010).

#### *Abiotisko faktoru ietekme uz epigeisko sūnu sastopamību*

Gaismas intensitātes ietekme uz augsnes sūnu sugu bagātību dažādos pētījumos atšķiras, un tā var būt gan pozitīva (Tinya et al. 2009), gan negatīva (Holz et al. 2002). Arī augsnes mitrums un pH vērtība būtiski ietekmē augsnes briofītu sastopamību. Gan skuju koku (Frisvoll & Prestø 1997), gan mistrotos mežos (Mills & Macdonald 2004) epigeisko sūnu sugu daudzveidību pozitīvi ietekmē paaugstināts augsnes mitrums. Tas izskaidro, kādēļ sūnu sugu sastopamība pieaug, attālinoties no koka stumbra, jo lapotne aizkavē nokrišņu nonākšanu sūnu stāvā (Vellak et al. 2003). Taču mitros biotopos ar stāvošu ūdeni paaugstināts gaisa mitrums nomāc sūnu fotosintēzi un augšanu (Pedersen et al. 2001).

Atkarībā no augsnes pH vērtības var izšķirt acidofilās sugas, piemēram, *Polytrichum* un kalcifilās sugas, piemēram, *Anomodon* (Vanderpoorten & Engels 2002). Augsta augsnes pH vērtība veicina lielāku epigeisko briofītu sugu bagātību (Holz et al. 2002, Vellak et al. 2003, Mills & Macdonald 2004, Austrheim et al. 2005). Atsevišķas sūnas, it īpaši no *Sphagnum* ģints, dominē uz augsnes ar zemu reakciju. Noskaidrots, ka sfagni paši paskābina augsni. Sugas, kas atkarīgas no bāziskākiem augšanas apstākļiem, šādā vietā ilgstoši nespēj augt, un sfagni var kolonizēt arvien plašāku teritoriju (Asada et al. 2004).

Pozitīvu ietekmi uz augsnes sūnu bagātību atstāj nevienmērīga meža topogrāfija ar heterogēnu mikroreljefu. Sūnu daudzveidība, it īpaši retām un aizsargājamām sugām, sasniedz maksimumu reljefa pazeminājumos un nogāžu piekājēs (Frisvoll & Prestø 1997).

#### *Sūnu sukcesija uz augsnes*

Uz netraucētas meža augsnes raksturīgs neliels skaits daudzgadīgu sūnu sugu, kas spēj izkonkurēt citas sūnas (Mills & Macdonald 2004). Savukārt pēc traucējuma sūnu stāvā noris

straujas pārmaiņas līdzīgi kā tas raksturīgs koku stāvam. Izgāzoties lielam kokam, mežaudzē rodas atvērums, kurā, visticamāk, sāks augt saulmīlīgas koku sugas, piemēram, *Betula pendula*. Ja atvērums būs neliels kā pēc liela zara atdalīšanās, mežaudzē ienāks ēnmīlīgas sugas, piemēram, *Picea abies* (Grubb 1977). Sūnu sukcesijas gaita boreālajos mežos uz augsnes sākas ar sūnām-kolonizētājām (piemēram, *Polytrichum* ģints), kurām seko ķērpji, līdz tos nomaina spalvu sūnas (piemēram, *Pleurozium*) (Botting & Fredeen 2006).

Sūnu stāvā pēc vējgāzes pirmo četru gadu laikā teritorijā ienāk sūnas ar dažādām izplatīšanās stratēģijām. Galvenokārt dominē vēlās sukcesijas un liels skaits agrās sukcesijas sūnas (Jonsson & Esseen 1998). Jaunu sugu attīstību ietekmē vairāki faktori – attiecīgo sugu diasporu sastopamība atbilstošā laikā un vietā, augsnes traucējuma apjoms, saules apspīdētu laukumu lielums atkarībā no atvēruma novietojuma (Grubb 1977). Laika gaitā vēlās sukcesijas sugas konkurences rezultātā pāraug un izspiež agrās sukcesijas sūnas (Jonsson & Esseen 1990). Sugu sastāvs pirmā gada laikā satur 50 % to pašu sugu, kas teritorijā konstatētas pirms traucējuma, kā arī tādas sugas, kas pirms traucējuma nebija sastopamas (Jonsson & Esseen 1998).

#### 1.4. AUGU SABIEDRĪBU SUKCESIJAS MODEĻI

Pēc klasiskās teorijas, kas piemērojama visām veģetācijas un augu dzīvības formām, sukcesija, atšķirībā no atjaunošanās (angļu val. *regeneration*), ir necikliska un cita citai sekojoša veģetācijas maiņa. Dabiskā vidē augu sabiedrības ir pastāvīgi mainīgas – ejot bojā vienam indivīdam, rodas brīva vieta. Laika gaitā tajā attīstās tās pašas vai citas sugas jauns indivīds, ko nosaka vides heterogenitāte (Grubb 1977). Uz dažādiem substrātiem sukcesijas modeļi atšķiras, jo katra substrāta īpašības nosaka atšķirīgu sugu (piemēram, pēc to dzīves stratēģijas un ekoloģijas) sabiedrību sastopamību.

Tomēr augu sukcesijas teorijas atšķiras atkarībā no holistiskā vai redukcionārā uzskata. Holisti supra-organisma, piemēram, augu sabiedrības daļas apskata kā vienotu organismu sistēmu, kas ir savstarpēji saistīti un atkarīgi cits no cita. Katram individuālam organismam vai organismu grupai šajā augu sabiedrībā ir noteikta funkcija, tādejādi veidojot vienotu veselumu. Pretēji šim uzskatam redukcionārās jeb individuālistiskās teorijas piekritēji katru atsevišķu organismu apskata kā fundamentālu vienību, un sabiedrība kā vienība neeksistē. Citi organismi iedarbojas kā vides faktors, līdzīgi kā abiotiski faktori. Teritorijā esošie organismi veido grupas kopā ar citiem organismiem, taču šo grupu sastāvs mainās atkarībā no vides faktoriem un migrācijas (Trepl & Voigt 2011).

Holistiskās skolas sekotāji sukcesiju apskata kā pakāpenisku veģetācijas maiņu konkrētā teritorijā, un tās laikā vienu augu sabiedrību nomaina cita. Sukcesijas iemesli var būt



klimatiska rakstura (piemēram, temperatūras maiņa), topogrāfiski (piemēram, ūdens līmeņa izmaiņas) un biotiski (piemēram, dzīvnieku darbība) (Tansley 1920). Sukcesiju izraisa arī pašas augu sabiedrības, radot vides faktoru izmaiņas (Odum 1969, Horn 1974). Tādejādi sugas pakāpeniski rada tādus apstākļus, kas tām pašām vairs nav piemēroti, bet veicina vēlāko sukcesijas stadiju sugu ieviešanos. Konkurences cīņā pionieri tiek aizvietoti ar vēlāk sastopamajām sugām (Clements 1936). Dž. H. Konela un R. O. Slatjera darbā (Connell & Slatyer 1977) un F. E. Eglera publikācijā (Egler 1954) izšķir vairākus sukcesijas modeļus, kā šis process noris.

Pirmajā, sekmējošajā (angļu val. *facilitation*) modelī (arī Clements (1936) un Egler (1954) pakāpeniskas veģetācijas nomaiņas (angļu val. *relay floristics*) modelī), teritoriju pēc traucējuma kolonizē tikai agrās sukcesijas stadijas sugas, kas ražo lielu daudzumu diasporu ar sekmīgām izplatīšanās īpašībām, spēj ilgi izdzīvot neaktīvā stāvoklī līdz uzrodas augšanai piemēroti apstākļi un ātri aug. Šīs sugas nespēj dīgt, augt un izdzīvot noēnotās un blīvi apdzīvotās vietās, tādēļ to jaunie dzinumi parasti neattīstās mātesauga tuvumā. Tādejādi agrie kolonizētāji laika gaitā pārmaina vidi un tā vairs nav piemērota pionieru attīstībai, bet ir atbilstoša vēlās sukcesijas stadiju sugām.

Otrajā, tolerances (angļu val. *tolerance*) modelī (Connell & Slatyer 1977) (arī Egler (1954) sākotnējās veģetācijas sastāva (angļu val. *initial floristic composition*) sukcesijas modelī), agrās kolonizētāju sugas neietekmē vēlo sukcesijas sugu attīstību. Sugas, kas dominē vēlākās sukcesijas stadijās, arī ienākušas teritorijā uzreiz pēc traucējuma kā kolonizētāji, taču lēnāk aug, ko nosaka to dzīves stratēģija (diasporu ražošana un jauno dzinumu augšana noris daudz lēnāk). Šajā modelī izdzīvo sugas, kas ir izturīgākas pret dažādiem vides faktoriem. Sukcesija ilgst līdz sugas radījušas tik nepiemērotus augšanas apstākļus, ka pat to jaunie dzinumi vairs nespēj izdzīvot.

Trešais, nomākšanas (angļu val. *inhibition*) modelis, paredz, ka sugas, kas kolonizē teritoriju uzreiz pēc traucējuma, kavē citu sugu ienākšanu vai augšanu. Vēlās sukcesijas sugas spēj sekmīgi attīstīties tikai pēc tam, kad agrās sukcesijas sugas aiziet bojā. Vēlās sukcesijas sugas ne vienmēr atšķiras no pionieriem pēc dzīves stratēģijas. Tām nav obligāti jābūt labāk pielāgotām jaunajai videi kā pirmajā modelī vai jābūt izturīgākām reducētu resursu pieejamības apstākļos kā otrajā modelī (Connell & Slatyer 1977).

Arī citi autori uzsver būtiskās atšķirības starp pioniersugām un vēlās sukcesijas stadiju sugām pēc augšanas un vairošanās īpašībām. Sukcesijas sākumā augu sabiedrībā dominē sugas ar *r-stratēģiju* (raksturīgs ātrs vairošanās un augšanas potenciāls), bet vēlās sukcesijas stadijā galvenokārt dominē sugas ar *K-stratēģiju* (ilgdzīvojoši un pret konkurenci izturīgi augi ar lēnu augšanu) (Odum 1969, Horn 1974).

Videi ilgstoši nemainoties, sugu sastāvā izmaiņas vairs nenovēro un šo vēlās sukcesijas stadiju sauc par klimaksu (Clements 1936, Connell & Slatyer 1977) jeb homeostāzi (Odum 1969). Klimaksa stadijā mainās sugu indivīdu bagātība, tāpat to izvietojums teritorijā, bet ne augu sabiedrības sastāvs (Horn 1974). Būtiski, ka klimaksa augu sugu sastāvs ir paredzams atkarībā no primārās sukcesijas veģetācijas (Clements 1936, Odum 1969). Veģetācijas sukcesija var būt atpakaļejoša (pretēji veģetācijas attīstībai, kas vienmēr ir progresējoša), jo ārējo faktoru ietekmē pēc biotopa degradēšanas vai pakāpeniskas vides maiņas augstākas pakāpes augu sabiedrība var tikt aizvietota ar zemāka tipa sabiedrību (Tansley 1920). Jebkurā sukcesijā arī vēlajās stadijās sastopami agrās sukcesijas augi (Odum 1969).

Redukcionārās jeb individuālistiskās teorijas pamatprincips ir neklasificēt sugas pa sabiedrībām (Gleason 1926). To pamato ar novērojumiem dabā: teritorijās ar līdzīgu fiziogēogrāfiju un klimatiskajiem apstākļiem var konstatēt ļoti atšķirīgu veģetāciju, un otrādi – teritorijas, kas izteikti atšķiras pēc vides apstākļiem, var uzturēt gandrīz identisku veģetāciju. Turklāt jebkurā veģetācijā gadu no gada var novērot struktūras izmaiņas. Nelielas gaisa temperatūras, nokrišņu daudzuma vai citu vides faktoru izmaiņas var izraisīt noteiktu sugu indivīdu skaita palielināšanos vai samazināšanos, vai citu sugu ražas un auglības izmaiņas.

H. A. Glīsons savā darbā (Gleason 1926) ar sukcesiju saprot agrāku vai vēlāku augu grupas pāreju uz citu veģetācijas tipu. Taču tā kā veģetācijai dažkārt ir neiespējami noteikt tās robežu telpā, tāpat ir apgrūtināti noteikt arī tās sākšanos vai beigas laikā. Tādēļ par pamatvienību, lai raksturotu sukcesiju, tiek pieņemts katrs atsevišķs sugas indivīds.

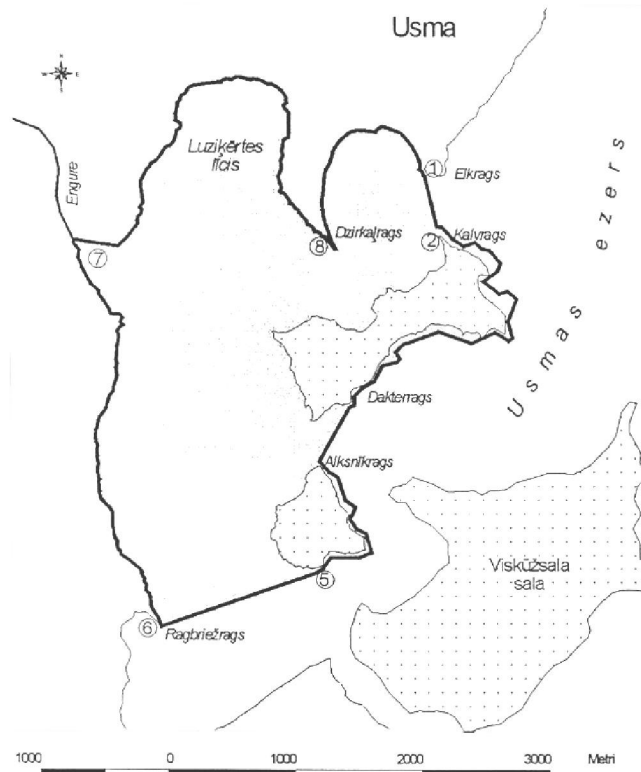
Katrs individuāls augs atspoguļo specifiska vides apstākļu kompleksa ietekmi. Šie vides apstākļi uzrāda saistību ar atrašanās vietu un tos nosaka esošā veģetācija. Veģetācijas struktūras heterogenitāti izraisa nejauša sēklu izplatīšanās vai nepietiekams laiks, lai augs sekmīgi ieviestos. Nelielas atšķirības sugu sastāvā starp blakus esošām veģetācijām rodas neregulāras imigrācijas un nelielu vides apstākļu atšķirību rezultātā. Ģeogrāfiskas veģetācijas izmaiņas ir radušās ne tikai no ģeogrāfiskas vides izmaiņām, bet arī no atšķirīgās apkārtnes floras, kas veģetāciju nodrošina ar imigrantiem. Tas izskaidro, kādēļ divās telpās attālās, bet pēc vides apstākļiem līdzīgās teritorijās veģetācija atšķiras pēc augu populācijām dažādo imigrantu dēļ.

Vides apstākļiem turpinot mainīties, arī veģetācija uzrāda ilgstošas izmaiņas. Taču jāuzsver, ka sukcesijas stadiju maiņa nenoris regulāri un noteiktā secībā. Nākošās veģetācijas rašanās ir atkarīga no imigrācijas īpašībām, ko nosaka vides izmaiņas. Kad lielas izmaiņas apstājas, iestājas klimaksa veģetācijas stadija, taču jebkurā brīdī pēc traucējumu atsākšanās sukcesija var atsākties no jauna (Gleason 1926).

## 2. MATERIĀLS UN METODEDES

### 2.1. MORICŠALAS DABAS REZERVĀTS

Moricsalas dabas rezervāts atrodas Ventspils novadā, Usmas ezerā (Latvijas Koordinātu Sistēmā (LKS92): X 387884; Y 6340594). Teritorija atrodas 40-60 m v.j.l., gada vidējais nokrišņu daudzums ir 700-800 mm gadā. Gada vidējā gaisa temperatūra ir 5,5-5,8 °C, vidējā gaisa temperatūra janvārī -3,5 °C, jūlijā + 16,5 °C (Zelčs 1998).



2.1. attēls. Moricsalas dabas rezervāta robežu shēma (Moricsalas dabas rezervāta likums 2000).

Figure 2.1. Border scheme of the Moricsala Island Nature Reserve.

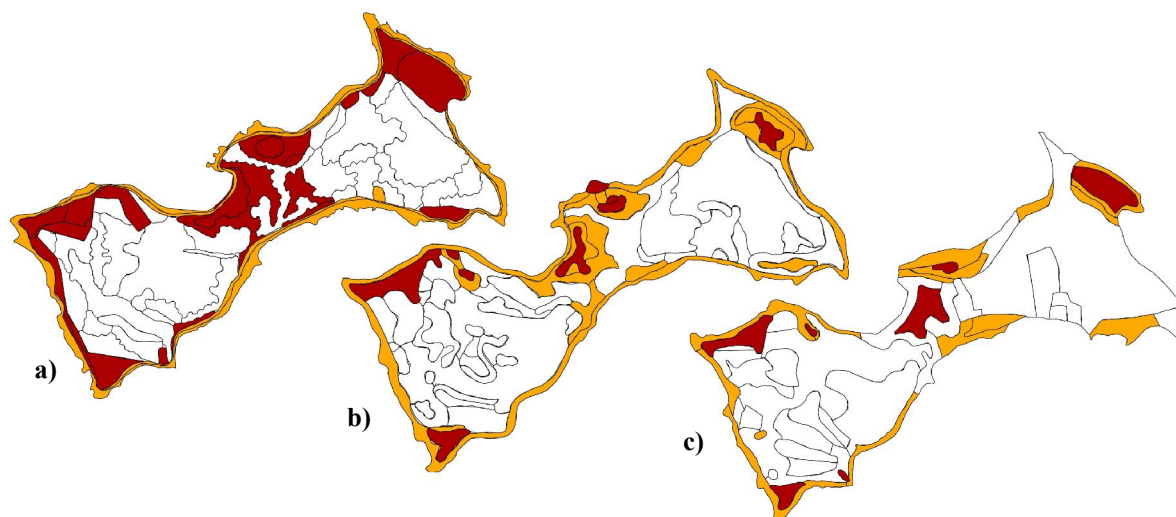
Moricsalas dabas rezervāta platība ir 818,13 ha, tajā iekļautas divas salas (Moricsala, 82,31 ha, un Lielā Alkšņu sala jeb Lielalksnīte, 31,11 ha) un neliela Usmas ezera daļa (Luziķērtis līcis, 704,71 ha) (2.1.att.) (Moricsalas dabas rezervāta likums 2000). Teritorija pasludināta par rezervātu 1912. gadā pēc Rīgas Dabaspētnieku biedrības ierosinājuma, lai saglabātu Moricsalā esošās dabas vērtības (Kupffer 1931). Vēlāk rezervāta platība paplašināta un tai piešķirts dabas rezervāta statuss (likums Par īpaši aizsargājamām dabas teritorijām). Uz salas ZR stūrī meža pļavā *Kungu līdums* 1905. gadā uzcelta mežsarga māja „Kalviņi” ar vairākām saimniecības ēkām (Grošinskis 1932).

Moricsalas reljefs ir nelīdzens ar nelieliem paaugstinājumiem un padziļinājumiem. Augstākā vieta ir Dziļdangkalns, kas stiepjas gar salas ZA piekrasti un augstākajā punktā

sasniedz 27 m v.j.l. (5 m virs pakājē gulošā līdzenuma). Zemākā vieta atrodas salas vidusdaļā (21,3 m v.j.l.), augsta ezera ūdens līmeņa apstākļos tā applūst (Grošinskis 1932).

### 2.1.1. Moricsalas apsaimniekošanas gaita

Visa Moricsalas teritorija vai liela tās daļa senāk bijusi nolīsta un tajā ierīkotas lauksaimniecībā izmantojamas zemes. Uz to norāda augsnes horizontos atrodamās ogļu paliekas (O. Nikodemus, pers. ziņojums). Turklāt līdz rezervāta dibināšanai liela daļa Moricsalas teritorijas (aptuveni 40 %) izmantota lopu ganīšanai un pļaušanai (Kupffer 1931). Pļavas apsaimniekotas ilgstoši un intensīvi, par ko liecina arī izveidojušies vietvārdu nosaukumi, piemēram, *Šķūņu pļava*, *Stekpļava*, *Ķēvdangpļava* un *Āžragpļava*. Pēc rezervāta statusa piešķiršanas pļaušana pārtraukta un lielākā daļa pļavu un ganību dabiskās sukcesijas gaitā arpežojušās (Лаивиня 1987). Pašlaik intensīva pļavu uzturēšana noris tikai *Kungu līdumā* ap „Kalviņu” māju.



### 2.2. attēls. Atklātās teritorijas platības izmaiņas Moricsalā.

**Figure 2.2. Changes of area of open territories on Moricsala Island.**

*Apzīmējumi. Kartes: a—20. gs. sākums (Kupffer 1931); b—20. gs. 70-tie gadi (Лаивиньш 1983); c—21. gs. sākums (Valsts meža dienests 2011). Krāsas: balta—mežs; brūna—sausas vai mitras pļavas un zālāji; oranža—piekrastes krūmi vai kārkļu audzes.*

*Notes. Maps: a—beginning of 20<sup>th</sup> century (by Kupffer 1931); b—1970s of 20<sup>th</sup> century (by Лаивиньш 1983); c—beginning of 21<sup>st</sup> century (by Valsts meža dienests 2011). Colors: white—forest; brown—dry or moist meadows and grasslands; orange—willow thicket or sedge meadow.*

Atsevišķu dzīvo koku ciršana un vēja gāzto koku vākšana Moricsalā notikusi līdz rezervāta dibināšanai. Pēc 1. Pasaules kara pārtraukta salas uzraudzība, Moricsalā izcirsti koki un rīkoti saviesīgi pasākumi. Tomēr plānveidīga mežsaimniecība 19. gs. beigās un 20. gs. sākumā uz salas nav veikta (Grošinskis 1932).

Pašlaik gandrīz visa Moricsalas teritorija (95 %) vienmērīgi klāta ar mežu (2.2.att.). Atklātas vietas ir salas ZR stūrī ap „Kalviņu” māju, kur notiek apsaimniekošana, kā arī salas vidusdaļā, ZA un DR stūrī. Šajās vietās dominē augsts lakstaugu stāvs vai krūmājs. Salīdzinot dažādos laika posmos veidotas Moricsalas veģetācijas kartes (2.2.att., 9.pielik., 10.pielik.), novērtējams, kā izmainījusies dažādu augu sabiedrību aizņemtā platība. Teritorijas platība ar pļavu un krūmu augu sabiedrībām pēdējo 100 gadu laikā ir samazinājusies, taču tās novietojums uz salas palicis nemainīgs. Tas norāda uz specifiskiem augšanas apstākļiem salas vidusdaļā, ZA un DR stūrī, kas labvēlīgi tieši šādām augu sabiedrībām. Mūsdienās nozīmīgu ietekmi uz krūmu augu sabiedrību uzturēšanu atstāj arī bebru darbība.

### 2.1.2. Augu sabiedrības un augsne Moricsalā

Moricsalas augu sabiedrības detalizēti aprakstījuši K. R. Kupfers (Kupffer 1931), S. Laiviņa un M. Laiviņš (1980) (2.1.tab.). Dominējošais veģetācijas tips uz salas ir mežs. Dažas augu sabiedrības aizņem niecīgas platības, piemēram, apšu meži (10.pielik., 5. *sabiedrība*). Taču vairums sabiedrību Moricsalā aizņem vairākus hektārus, būdamas izvietotas kā vienkāršus poligoni vai atsevišķi fragmenti.

Kupfera (1931) monogrāfijā aprakstītas 26 augu sabiedrības (2.1.tab., 9.pielik.), no tām 14 saistītas ar meža veģetāciju. Veicot atkārtotu inventarizāciju 1980. gadā, Laiviņa un Laiviņš klasificējuši 13 augu sabiedrības (2.1.tab., 10.pielik.), 11 saistītas ar meža veģetāciju.

Dažas augu sabiedrības, ko nodalījis Kupfers (1931), atkārtotā pētījumā (Laiviņa & Laiviņš 1980) klasificētas vēl smalkāk. Piemēram, sauss platlapju koku mežs ar bagātu vai vidēji bagātu lakstaugu stāvu (9.pielik., I un II *sabiedrība*) vēlāk klasificēts gan kā ozolu mežs, gan kā ozolu-liepu mežs (10.pielik., 1. un 2. *sabiedrība*). Vairākas Kupfera nodalītās sabiedrības Laiviņa un Laiviņš vēlāk apvienojuši. Piemēram, gan sauss mistrots platlapju-skujņu koku mežs, gan sauss mistrots egļu-platlapju mežs (9.pielik., IV un V *sabiedrība*) vēlāk klasificēti kā platlapju-egļu mežs (10.pielik., 4. *sabiedrība*). Vairums pļavu aizaugušas ar kokiem, tādēļ to augu sabiedrība mainījusies. Piemēram, sausas graudzāļu un lakstaugu pļavas (9.pielik., XV *sabiedrība*) vietā pašlaik raksturīgs ozolu-liepu mežs (10.pielik., 2. *sabiedrība*).

Dominējošā augu sabiedrība Moricsalā ir sauss platlapju koku mežs ar mistrotu koku stāvu (I un II *sabiedrība* pēc Kupffer (1931); 1. un 2. *sabiedrība* pēc Laiviņa & Laiviņš (1980)). V. Grošinska darbā (1932) atbilstošs meža tips tiek saukts par ozolāju. Pēc Valsts meža dienesta taksācijas datiem (2011) šie meži atbilst vēra un gāršas augšanas apstākļu tipiem. Pirmajā koku stāvā dominē ozols, otrajā stāvā – kļava, trešajā stāvā – liepa. Piemestrojuma raksturīga goba, osis, apse, āra bērzs, reti arī egle un priede, vietām sastopams

pīlādzis. Paaugā sastopami neizauguši pirmā stāva sugu koki, it īpaši pīlādzis, kā arī ieva un mežābele. Krūmu stāvā dominē lazda, vietām ieva (Kupffer 1931, Laiviņa & Laiviņš 1980).

**2.1. tabula. Moricsalas augu sabiedrību klasifikācija pēc Kupfera (pa kreisi) un attiecīgās augu sabiedrības Laiviņas & Laiviņa sistēmā (pa labi).**

**Table 2.1. Classification of vegetation communities on Moricsala Island in Kupffer study (left) and corresponding communities in system made by Laiviņa & Laiviņš (right).**

Kupffer, 1931	Laiviņa & Laiviņš, 1980
I Sauss platlapju koku mežs ar bagātu lakstaugu stāvu	1. Ozolu mežs; 2. Ozolu-liepu mežs
II Sauss platlapju koku mežs ar vidēji bagātu lakstaugu stāvu	1. Ozolu mežs; 2. Ozolu-liepu mežs
III Sauss lapu koku mežs ar vidēji bagātu lakstaugu stāvu	2. Ozolu-liepu mežs
XV Sausa siena pļava ar krūmiem	2. Ozolu-liepu mežs
VI Sauss mistrots priežu-platlapju mežs	3. Ozolu-priežu mežs
XIII Mistrota jauktu koku-priežu jaunaudze kādreizējo pļavu vietā	3. Ozolu-priežu mežs
XIV Sausa pļava ar krūmiem	3. Ozolu-priežu mežs
XVI Sausa graudzāļu un lakstaugu pļava	3. Ozolu-priežu mežs
IV Sauss mistrots platlapju-skuju koku mežs	4. Platlapju-egļu mežs
V Sauss mistrots egļu-platlapju mežs	4. Platlapju-egļu mežs
XII Jaukto koku jaunaudze bijušo meža degumu vietās	5. Apšu mežs
VII Mitrs lapu koku dumbrājs	6. Platlapju-melnalkšņu mežs
VIII Slapjš lapu koku dumbrājs	6. Platlapju-melnalkšņu mežs
IX Mitrs mistrots egļu dumbrājs	7. Egļu-melnalkšņu mežs
X Pārpurvojušies mistrots dumbrājs	7. Egļu-melnalkšņu mežs; 8. Bērzu-egļu mežs
V Sauss mistrots egļu-lapu koku mežs	8. Bērzu-egļu mežs
XVII Mitra siena pļava	9. Bērzu mežs
XVIII Mitra graudzāļu pļava	9. Bērzu mežs
XXII Pārpurvojušies viršu pļava	9. Bērzu mežs
XI Krasta krūmi	10. Melnalkšņu mežs
XXIII Piekrastes veģetācija	10. Melnalkšņu mežs
XXIV Sekla ūdens josla	10. Melnalkšņu mežs
XX Slapjš graudzāļu un lakstaugu staignājs, zāļu purvs	11. Kārkli; 12. Grīšļu pļava
XIX Mitra graudzāļu siena pļava	12. Grīšļu pļava
XXI Slapja siena pļava	12. Grīšļu pļava
XXV Ganības uz uzartas meža augsnes	13. Kultūrainava
XXVI Kultūrainava un mākslīgas teritorijas (dārzs, tūrums, pagalms, izgāztuve, ceļš, kartupeļu dobes mežā, grāvji, gravju malas, žogi, koka sētas, jumti)	13. Kultūrainava

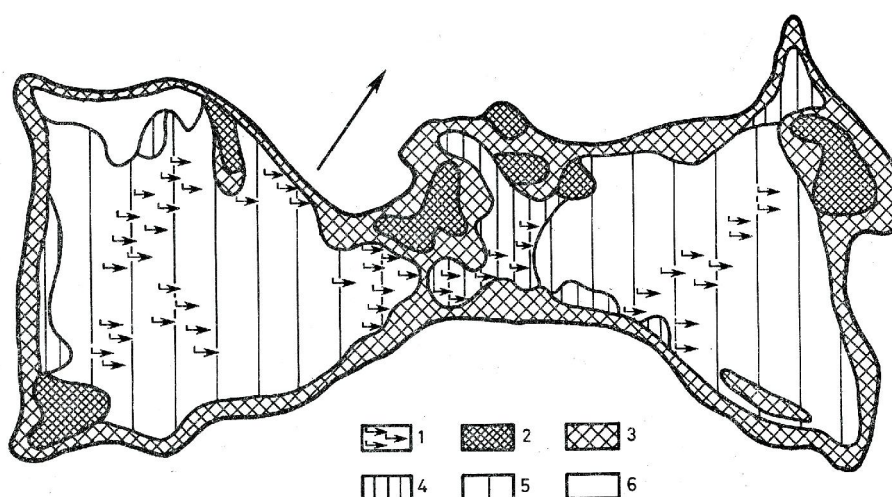
Šīs disertācijas ietvaros visās meža augu sabiedrībās ierīkotajos parauglaukumos noteikts augu sugu sastāvs koku stāvā, paaugā, pamežā un lakstaugu stāvā (12.pielik.).

Moricsalas augšņu pētīšana veikta dažādos laika periodos (Kupffer 1931, Grošinskis 1932, Аболинь и др. 1979). Pēc augsnes mitruma Moricsalas meža augu sabiedrības

sastopamas uz sausām augsnēm (apšu, ozolu, ozolu-liepu, ozolu-priežu, platlapju-egļu) un uz mitrām augsnēm (bērzu, bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu, melnalkšņu, platlapju-melnalkšņu, kārkļu) (Laiviņa & Laiviņš 1980). Dominējošais augsnes tips uz salas ir vidēji pārveidota smilts augsne (Grošinskis 1932) ar reakciju 4,0-4,9 (Аболинь и др. 1979). Pēc izcelsmes Moricsalu veido pārskaloti limniski un limnoglaciāli smilšaini nogulumi ar 15-30 cm bieziem bezakmeņu māla starpslāņiem (Reihmanis 2009).

### 2.1.3. Dabisko traucējumu ietekme uz veģetāciju

Kopš Moricsalas dabas rezervāta dibināšanas 1912. gadā būtiska cilvēka darbības ietekme uz salas ir samazināta līdz minimumam. Tādēļ kā nozīmīgākais traucējums Moricsalā minamas vētras (2.3.att.), kuru rezultātā strauji palielinājies atmirušās koksnes daudzums.



2.3. attēls. Augu sabiedrību izmaiņu dinamika Moricsalā (Аболинь и др. 1979).

Figure 2.3. Rate of vegetation community changes on Moricsala Island (by Аболинь и др. 1979).

Apzīmējumi. Izmaiņu dinamika: 1—ļoti ātra; 2—ātra; 3—vidēji ātra; 4—lēna; 5—ļoti lēna; 6—nav datu.

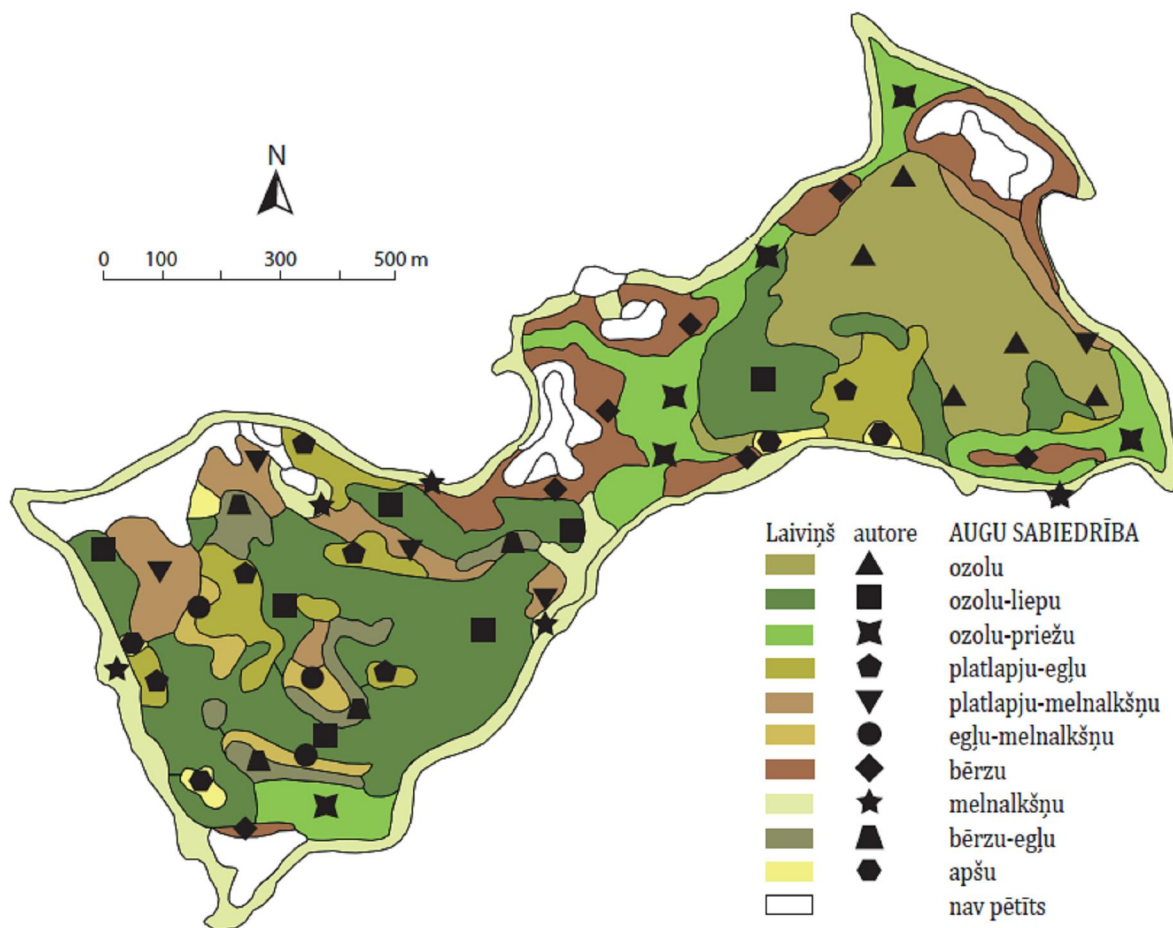
Notes. Rate of changes: 1—very fast; 2—fast; 3—medium; 4—slow; 5—very slow; 6—no information available.

Būtiska ietekme uz Moricsalas veģetāciju ir Usmas ezera ūdens līmeņa svārstībām. Līdz rezervāta dibināšanai būtiskas ezera ūdens līmeņa svārstības izraisīja uz vienīgās ezera iztekas, Engures, uzbūvētās dzirnavas ar dambi. Tas veicinājis Moricsalas piekrastes un zemāko vietu pārpurvošanos un koku, it īpaši bērzu atmiršanu (Grošinskis 1932). Nozīmīga dzīvnieku darbības ietekme uz Moricsalas veģetāciju galvenokārt izpaužas kā meža cūku rakumi plašā teritorijā, bebru nograuzti koki un jūraskraukļu ligzdošana.

## 2.2. PARAUGU ŅEMŠANAS METODES

Praktisks pētījums dabā Moricsalas dabas rezervātā veikts no 2008. līdz 2010. gadam. Parauglaukumi izvietoti tā, lai tie atbilstu vēsturisko pētījumu paraugu ņemšanas vietām un tie

būtu savstarpēji salīdzināmi. Kopumā ierīkoti 52 parauglaukumi (izmērs 25 m x 25 m) (2.4.att., 12.pielik.).



2.4. attēls. Parauglaukumu izvietojums Moricsalā Laiviņas & Laiviņa (1980) nodalītajās augu sabiedrībās.  
Figure 2.4. Sampling sites on Moricsala Island in vegetation communities classified by Laiviņa & Laiviņš (1980).

Parauglaukumu izvietojums balstīts uz Laiviņas & Laiviņa (1980) klasificēto augu sabiedrību karti (10.pielik.), kas atzīta par atbilstošāku mūsdienu Moricsalas veģetācijas situācijai. Katrā no augu sabiedrībām ierīkoti vismaz trīs parauglaukumi. Šajā darbā ar terminu *augu sabiedrība* (angļu val. *vegetation community*) apzīmēta veģetācija pēc dominējošās koka sugas pēc Laiviņas & Laiviņa (1980), piemēram, bērzu un egļu-melnalkšņu augu sabiedrība.

Katrā parauglaukumā sūnas pētītas uz trim substrātiem – dzīviem kokiem, kritālām un augsnes. Veicot teritorijas apsekošanu, no katra substrāta izvēlēti pieci briofītu sugu sastopamību vislabāk reprezentējoši mikroparauglaukumi. Ja parauglaukumā uz kāda substrāta konstatēts daudzveidīgs sūnu sugu sastāvs, tajā ierīkoti seši attiecīgā substrāta mikroparauglaukumi (12.pielik.).



Epifitiskās sūnas uz koka stumbra pētītas visās debespusēs līdz 2 m augstumam. Katram kokam noteikti šādi parametri: koka suga, stumbra apkārtmērs krūšu augstumā, sūnu vienlaidus seguma augstums katrā debespusē, mizas pH vērtība. Sūnu seguma augstums dažādu iemeslu dēļ netika mērīts 40 pētītajiem kokiem. Kopā sūnas pētītas uz 263 kokiem.

Epiksīlās sūnas raksturotas uz redzamās virsmas visā kriticalas garumā. Katrai kriticalai noteikti šādi parametri: kriticalas garums, diametrs 1,5 m attālumā no saknes vai kriticalas gala ar lielāko diametru, mizas pH vērtība. Sūnas pētītas uz 260 kriticalām.

Augsnes sūnas katrā parauglaukumā noteiktas piecos mikroparauglaukumos (izmērs 1 m x 1 m), kopā ierīkoti 263 šādi laukumi. Lai noskaidrotu nokrišņu un koku noēnojuma ietekmi uz augsnes sūnu sastopamību, mērīts katra mikroparauglaukuma attālums līdz tuvāk augošajam kokam vai krūmam un noteikta tā suga. Katrā parauglaukumā brīvi izvēlētos trīs mikroparauglaukumos ievākts augsnes paraugs pH vērtības noteikšanai. Uz visiem substrātiem katras sūnu sugas segums novērtēts pēc pielāgotas Brauna-Blankē skalas (I – <10 %; II – 11..25 %; III – 26..50 %; IV – 51..75 %; V – 76..100 %) (Pakalne & Znotiņa 1992).

Nezināmās un lauka apstākļos grūti nosakāmās sūnu sugas ievāktas marķētās papīra aploksnēs un analizētas laboratorijā. Sugu noteikšanai izmantoti Smith (1990, 2004), Jukoniene (2003), ИГНАТОВ & ИГНАТОВА (2003, 2004), Atherton et al. (2010) lapu un aknu sūnu noteicēji. Sugu nosaukumu nomenklatūra lietota pēc Grolle & Long (2000) un Hill et al. (2006). Atsevišķu sugu noteikšanā konsultēja brioloģe, dr.biol. A. Mežaka.

Visas konstatētās sūnu sugas klasificētas pēc atbilstības kādai no 12 dzīves formām (*mazs cinis, liels cinis, kokveida forma, raupjš klājiens, gluds klājiens, pavedienveida klājiens, zema velēna, vijums, sfagni, augsta velēna, laponveida klājiens, pavedieni*) un 8 sūnu stratēģijām (*kolonizētājs, pionieris, bēglis, daudzgadīga ceļotājsuga, daudzgadīgs palicējs, daudzgadīgs konkurents, daudzgadīgs strestolerants palicējs, īslaicīga ceļotājsuga*). Ja kāda Moricsalā konstatētā sūnu suga citos pētījumos nav atrasta, tās stratēģija nav uzrādīta.

Daži autori *daudzgadīgu palicēju* stratēģijai neizdala apakštipus – *daudzgadīgi konkurenti* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji* – un apskata tikai *daudzgadīgus palicējus* plašākā izpratnē. Šajā darbā analizētas visas trīs stratēģijas atsevišķi, atsaucoties uz Darell & Cronberg (2011) pētījumu. Sugām, kurām nav pieejama informācija par piederību kādam no minētajiem apakštipiem, uzrādīta *daudzgadīga palicēja* stratēģija.

Sūnu dzīves formu un stratēģiju bagātības raksturošanai izmantoti dati par sūnu sugu skaitu katras funkcionālās grupas ietvaros, nevis sugu seguma dati.

### 2.3. KARTOGRĀFISKĀ MATERIĀLA APSTRĀDE

Kartogrāfiskā informācija par Moricsalas augu sabiedrībām iegūta no Kupfera monogrāfijas (1931) un Laiviņas & Laiviņa darba (1980). Kartes ieskenētas ar EPSON Expression 10000xl skeneri ar 300 dpi izšķirtspēju. Moricsalas kadastra karte ielādēta datorā no Valsts meža dienesta (2011) mājas lapas mērogā 1:6000. Kartes izveidotas GIS programmā Quantum GIS 1.6.0.; kartes piesaistītas Latvijas koordināšu sistēmai, izmantojot *Web Map Services* (WMS) slāni ar Latvijas ortofoto karti, kas iegūta no LU Ģeogrāfijas un Zemes zinātņu fakultātes WMS Servera. Augu sabiedrību robežas izdalītas trijās kartēs *Shapefile* (SHP) formātā, vektorizējot attiecīgās WMS servisa kartes. Attiecīgi izveidotas atribūtu tabulas, norādot informāciju par augu sabiedrībām pēc Kupfera (1931) un Laiviņas & Laiviņa (1980).

Pārklājot kartes, pārbaudīts, vai attiecīgās augu sabiedrības atbilst katrā no pētīšanas periodiem un noteikts, kā mainījusies to aizņemtā platība. Kartē izvēlēti šīs disertācijas ietvaros veicamā praktiskā darba parauglaukumu ierīkošanas vietas, lai katru augu sabiedrību pārstāvētu vismaz trīs parauglaukumi. Parauglaukumu atrašanās vietu koordinātas ievadītas, izmantojot *Global Positioning System* (GPS) uztvērēju eTrex GARMIN.

### 2.4. AUGSNES UN KOKA MIZAS pH VĒRTĪBAS NOTEIKŠANA

Lai noteiktu koka mizas pH vērtību, paraugs no katra pētītā koka stumbra ievākts krūšu augstumā Z pusē un no katras pētītās kritālas 1,5 m attālumā no saknes vai kritālas gala ar lielāko diametru. Ja kritāla bija satrupējusi un uz tās vairs nebija mizas, ievākts koksnes paraugs. Katrs mizas/koksnes paraugs ievietots atsevišķā marķētā papīra aploksnē un atvērtā veidā žāvēts istabas temperatūrā vairākas nedēļas. Pirms svēršanas paraugi sasmalcināti.

Augsnes pH vērtības noteikšanai paņemti aptuveni 0,5 kg augsnes virskārtas no katra parauglaukuma trīs brīvi izvēlētiem mikroparauglaukumiem. Paraugi ievietoti marķētos plastmasas maisiņos un atvērtā veidā žāvēti istabas temperatūrā vairākas nedēļas. Laboratorijā augsnes paraugi vienu diennakti turēti 60 °C žāvēšanas skapī Nahita Model 632/13. Pirms svēršanas paraugi izsijāti ar augsnes sietu (acu diametrs 3 mm un 5 mm).

Koka un kritālu mizas un augsnes paraugi analizēti pēc standarta metodes (Programme Centre EDC 1989) Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Botānikas un ekoloģijas katedras Augsnes laboratorijā. Ar elektroniskajiem svāriem KERN ALJ 220-4 NM iesvērts 0,50 g parauga. Katram augsnes paraugam sagatavoti trīs atkārtojumi, bet mizas paraugam – viens. Iesvērtie paraugi ievietoti kolbās ar 20 ml 1M KCl šķīdumu, kura pH vērtība iestādīta no 5,5 līdz 6,0. Kolbas divas stundas ievietotas Heidolph PROMAX 2020 kratītājā ar ātrumu 140 apgriezieni stundā. Visi paraugi izfiltrēti ar filtrpapīru, Ø 90 mm. Ar portatīvo pH-metru

GPH 014 GREISINGER electronic noteikta izfiltrētā šķīduma pH vērtība. Rādītājs nolasīts pēc 30 sekundēm. Katram paraugam veikti trīs atkārtoti mērījumi, no kuriem aprēķināts vidējais aritmētiskais rādītājs.

## 2.5. DATU STATISTISKĀS ANALĪZES METODES

Moricsalā ievāktajiem datiem ir hierarhiska struktūra (pieci mikroparauglaurumi katrā parauglaurumā, vismaz trīs parauglaurumi katrā augu sabiedrībā), tādēļ par datu analīzes metodi kopējā sūnu sugu skaita, dzīves formu un stratēģiju skaita analizēšanai izmantoti ģeneralizētie lineārie miksētie modeļi jeb GLMM (*generalised linear mixed models*) (Zuur et al. 2007). Visiem modeļiem kā randomizētais faktors (*random factor*) izvēlēts parauglaurums. Tā kā analizēti skaita dati, izmantota Puasona regresija (*Poisson distribution*) ar logaritmisko saistības funkciju (*logarithmic link function*).

Kā ietekmējošie faktori atkarībā no substrāta tipa izmantoti: augu sabiedrība, koka suga, koka diametrs, koka mizas pH vērtība, vidējais sūnu vienlaidus seguma augstums uz koka epifītiem datiem, augu sabiedrība, kritālas garums, kritālas diametrs, kritālas pH vērtība epiksīliem datiem, augu sabiedrība, augsnes pH vērtība, attālums līdz tuvāk augošajam kokam un šī koka suga epigeiskiem datiem.

Izmantots sekojošs modeļa algoritms:

$$\text{Skaitis} \sim \text{Faktors1} + \text{Faktors2} + \text{Faktors3} + (1|\text{Parauglaurums}) \quad (1)$$

Katram substrātam no attiecīgajiem faktoriem izveidoti visi iespējamie modeļu varianti (katrs atsevišķi vai summējot) un noskaidrota AIC (*Akaike's information criterion*) vērtība, kas norāda uz neatkarīgo mainīgo ietekmes varbūtības līmeni. Faktoriem ar kategoriju vērtību (desmit augu sabiedrības, deviņas biežāk pētītās koku sugas epifītiem, augsnes mikroparauglaurumam tuvāk augošās deviņas koku sugas) piemērotākais modelis atkārtots vairākkārtīgi, lai pirmajā līmenī būtu iekļauta katra no kategorijas vienībām. Modelis ar zemāko AIC izvēlēts par piemērotāko. Ar ANOVA (*Analysis Of Variance*) analīzi tas salīdzināts ar modeli ar otru zemāko AIC vērtību un novērtēts, vai tie būtiski atšķiras. Ja faktoru ietekme uz kopējo sugu skaitu mainās, izvēlēts cits modelis ar minēto faktoru kombināciju vai individuālu ietekmi ar zemāko AIC vērtību. Visas minētās metodes veiktas programmā R (ver. 2.15.1.) paketē lme4.

Programmā PC-ORD for Windows (Ver. 5.0) veikta DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) ordinācija, lai noteiktu saistību starp sugu sastāvu un vides faktoriem uz pētītajiem substrātiem. Sugu matricā (*Main matrix*) atzīmēta sugu klātbūtne vai neesamība (1 vai 0)

parauglaukumos vai mikroparauglaukumos, nevis to sastopamība ballēs. Sugas ar vienu atradni substrāta ietvaros no analīzes izņemtas. Faktoru matricā (*Second matrix*) atkarībā no pētāmā substrāta iekļauti sekojoši parametri – koka mizas pH vērtība, koka diametrs, koka suga (epifītiskiem datiem), vidējais kritalu garums, vidējais kritalu apkārtmērs un vidējā kritalu pH vērtība parauglaukumā (epiksīliem datiem), vidējā augsnes pH vērtība un vidējais attālums līdz tuvāk augošajam kokam (epigeiskiem datiem), augu sabiedrība un kopējais sūnu sugu skaits parauglaukumā (visiem substrātiem). Epifītiem par parauglaukuma pamatvienību pieņemts gan katrs pētītais koks, gan katrs atsevišķs parauglaukums, epiksīliem un epigeiskām sūnām – katrs atsevišķs parauglaukums.

Visiem substrātiem augu sabiedrību savstarpējā līdzība pēc sūnu sugu sastāva pārbaudīta ar neparametrisko testu vairāku atbilžu permutācijas metodi jeb MRPP (*Multi-Response Permutation Procedures*). Izmantota Eiklīda jeb Pitagora attāluma mērīšana (*Euclidean or Pythagorean distance measure*). No rezultātu tabulas izmantoti šādi statistiskie rādītāji – starp-grupu homogenitāte *A* (*chance-corrected within-group agreement*) un varbūtības koeficients *p* (*probability*). Salīdzinot visas augu sabiedrības pa pāriem, to līdzība novērtēta pēc *p*-vērtības (McCune & Grace 2002).

Kopējā parauglaukuma sūnu sugu skaita saistība ar dažādiem faktoriem noteikta ar Spirmena korelācijas analīzi (*Spearman's rank correlation*), kurā atkarībā no substrāta, iekļauts koka diametrs, koka mizas pH vērtība, sūnu vienlaidus seguma augstums, kritalas garums, kritalas diametrs, kritalas pH vērtība, augsnes pH vērtība, attālums līdz tuvāk augošajam kokam. Analīze veikta programmā R (ver. 2.15.1.).

## 2.6. SŪNU SUKCESIJAS PĒTĪJUMS

Veicot trīs pētījumu periodu briofītu sugu sastāva salīdzināšanu (Kuffer 1931, Аболинь и др. 1979, autores dati), analizēti ar dažādām metodēm ievākti dati. Kupfers briofītus raksturojis katrā no izdalītajām 26 augu sabiedrībām (14 dominē meža veģetācija, 11 raksturīga pļavu un atklātu biotopu veģetācija, un divi ir cilvēka veidoti biotopi (2.1.tab., 9.pielik.), apkopojot vairāku pētnieku (J. M. Mikutowicz, P. Claussen, W. Lamprecht, V. Grošinskis, A. Apinis) datus un neizmantojot parauglaukumu metodi. Visām konstatētajām sūnu sugām uzrādīta sastopamība katrā no pētītajām 26 augu sabiedrībām, kā arī norādīts substrāts, uz kura suga konstatēta.

Āboliņa u.c. savā pētījumā ierīkoja 24 parauglaukumus deviņos meža tipos (visos, kurus aprakstījis Laiviņa un Laiviņš (1980) (2.1.tab.), izņemot apšu mežā), divos biotopos, kur dominē graudzāles, un kultūrainavā (11.pielik.). Sūnas pētītas galvenokārt uz augsnes un uz kritalām, un noteiktas tikai piecas epifītiskās sugas. Tā kā tas neatspoguļo patieso situāciju,

datu analīzē, salīdzinot trīs pētījumu rezultātus, šajā laika posmā epifītiskās sūnas netika iekļautas. Visām sugām norādīta sastopamība katrā no 10 augu sabiedrībām.

Šīs disertācijas ietvaros dati ievākti desmit meža tipos 52 parauglaukumos (2.4.att., 12.pielik.). Lai salīdzinātu visu trīs pētījuma periodu rezultātus, pēc aprakstiem Kupfera monogrāfijā (1931) secināts, kuri poligoni atbilst mūsdienu salas situācijai. Tie sugu saraksti, kas pēc Kupfera izdalītajiem veģētācijas tipiem Laiviņas un Laiviņa kartē atrodas vienā augu sabiedrībā, apvienoti. Tā kā ne Āboliņas, ne Kupfera pētījumā netiek analizēta sūnu sugu sastopamība apšu mežā, šajā disertācijā apšu mežā ievāktie dati pievienoti ozolu-liepu mežam, kas atbilst šīs augu sabiedrības novietojumam Moricsalā pēc Kupfera ierīkotajiem parauglaukumiem. Kopumā šajā vēsturisko datu analīzē iekļauti tikai tie parauglaukumi, kuros pašlaik izveidojušās mežu augu sabiedrības.

Lai izvērtētu, vai izmaiņas Moricsalas sūnu sugu sastāvā atbilst kādam no klasiskajiem sukcesijas modeļiem (Gleason 1926, Clements 1936, Egler 1954, Odum 1969, Horn 1974, Connell & Slatyer 1977), salīdzināts sugu skaits katras sūnu dzīves stratēģijas ietvaros starp trim pētījumu periodiem. Analīze veikta četrām augu sabiedrībām – divām, kas pēc sugu sastāva ir līdzīgākās starp visiem trim pētījumiem (egļu-melnalkšņu un bērzu-egļu mežs), un divām, kas pēc sugu sastāva atšķiras visvairāk (bērzu un melnalkšņu mežs). Pirmās divas augu sabiedrības arī Kupfera pētījuma laikā bija mežu augu sabiedrības, bet otras divas sabiedrības bija pļavas vai nenostabilizējusies veģētācija (2.1.tab.).

Analīzē izmantotas sūnu stratēģijas, nevis dzīves formas, jo tā ir komplicētāka sistēma un iekļauj gan sūnu vairošanās īpašības, gan sūnu dzīves formas un substrāta pieejamību (During 1979, 1992). Pēc E. P. Oduma (Odum 1969) un H. S. Horna (Horn 1974) teorijas sukcesijas gaitā teritorijā palielinās ne tikai sugu skaits, bet arī dzīves formu un stratēģiju sarežģītība. Tādēļ izvirzīta hipotēze, ka sūnu sugas ar sarežģītāku dzīves stratēģiju (*daudzgadīgs palicējs, daudzgadīgs konkurents, daudzgadīgs strestolerants palicējs, daudzgadīga ceļotājsuga*) ir vairāk sastopamas Moricsalā pašlaik nekā pirms 100 vai 30 gadiem, kad dominēja sūnas ar vienkāršāku stratēģiju (*kolonizētājs, pionieris, bēglis, īslaicīga ceļotājsuga*). Prognozēts, ka šāda sakarība būs izteiktāka augu sabiedrībās, kur veikta intensīva pļaušana, nekā teritorijās, kur arī senāk bijis mežs.

### 3. REZULTĀTI

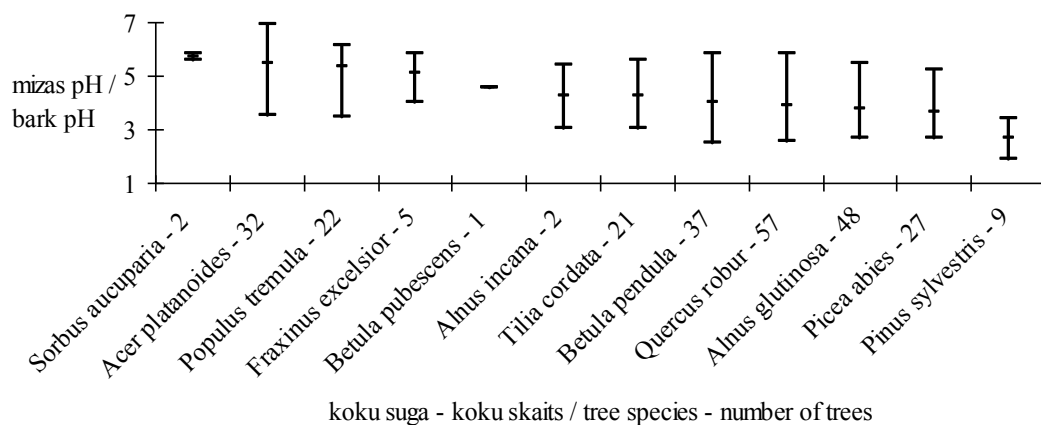
#### 3.1. VISPĀRĒJS MORICŠALAS EPIFĪTISKO BRIOFĪTU RAKSTUROJUMS

Uz 263 pētītajiem kokiem konstatētas 68 sūnu sugas (12 aknu un 56 lapu sūnas), 14 ir Latvijā retas, aizsargājamās vai iekļautas dabisko meža biotopu (DMB) indikatorsugu sarakstā (13.pielik.). Biežāk sastopamās sugas uz kokiem ir *Hypnum cupressiforme*, *Radula complanata*, *Dicranum montanum* un *Metzgeria furcata* (konstatētas attiecīgi uz 239, 67, 66 un 63 kokiem). Divpadsmit sūnu sugas atrastas vienu reizi, piemēram, *Dicranum viride*, *Neckera complanata* un *Zygodon baumgartneri*. Retās un aizsargājamās sugas galvenokārt konstatētas mazāk nekā piecas reizes, un tikai trīs sugas (*Metzgeria furcata*, *Ulota crispa*, *Neckera pennata*) sastopamas biežāk. Vidēji uz katra koka noteiktas 4,32 sūnu sugas.

Mērīto parametru (koka mizas pH reakcija, stumbra diametrs, sūnu vienlaidus seguma augstums, debespuse, koka suga, augu sabiedrība) saistība ar epifītisko sūnu sugu, sūnu dzīves formu un stratēģiju bagātību un sastopamību detalizēti apskatīta turpmākajās sadaļās.

##### 3.1.1. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto koku mizas reakcijas

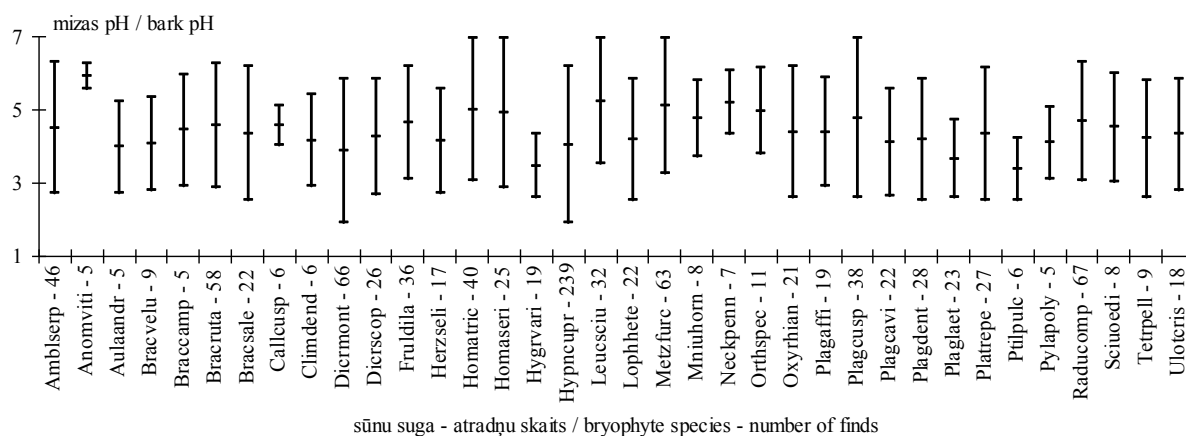
Epifītiskās sūnas noteiktas uz 12 koku sugām. Pēc mizas reakcijas tās iedalītas trīs grupās (3.1.att.).



3.1. attēls. Pētīto koku sugu mizas pH reakcija (min, vid. un max vērtība).

Figure 3.1. Bark pH of studied tree species (min, average, max values are shown).

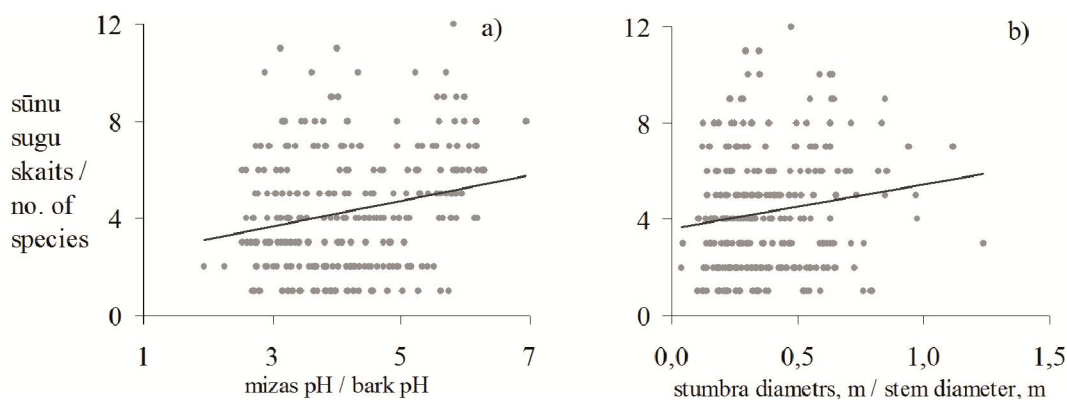
Parastā kļava, parastā apse, parastais osis un parastais pīlādzis ir ar salīdzinoši bāziskāko mizas reakciju, vidējā pH vērtība ir lielāka par 5,1. Sugas ar vidēji skābu mizas reakciju (vidējā mizas pH vērtība no 3,7 līdz 4,5) ir abas bērzu sugas, baltalksnis, parastā liepa, parastais ozols, melnalksnis un parastā egle. Parastā priede ir ar skābāko mizas reakciju (vidējā vērtība 2,7). Plašākā mizas pH vērtības amplitūda noteikta kļavai, āra bērzam un ozolam (vidēji 3,3 vērtības), bet šaurākā – osim un priedei (vidēji 1,6 vērtības).



**3.2. attēls. Epifītisko sūnu sugu sastopamība (min, vid. un max vērtība) atkarībā no koka mizas pH. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 13.pielikumā.**  
**Figure 3.2. Epiphytic bryophyte species occurrence depending on tree bark pH (min, average, max values are shown). Only those species recorded on more than five trees are included. Species abbreviations given in Appendix 13.**

Konstatētās sūnu sugas sastopamas dažāda platuma amplitūdā atkarībā no koka mizas pH vērtības (3.2.att.). Lielākā daļa sugu sastopamas plašā mizas pH amplitūdā, piemēram, *Homalothecium sericeum* un *Plagiomnium cuspidatum*. Dažām sūnu sugām šī amplitūda ir šaurāka, piemēram, *Neckera pennata* un *Pylaisia polyantha*. Šaura niša konstatēta tipiskām zemsedzes sugām, piemēram, *Calliergonella cuspidata* un *Hygroamblystegium varium*.

Retajām un aizsargājamām sugām konstatēta šaurāka mizas pH amplitūda nekā bieži sastopamajām sugām. Atsevišķas sugas biežāk sastopamas uz skābākiem kokiem (*Jamesoniella autumnalis* un *Plagiothecium latebricola*), citas – uz bāziskākiem kokiem (*Anomodon* un *Neckera* ģints), bet atradņu skaits vairākām sugām ir ļoti zems, tādēļ vispārīgus secinājumus nevar izvirzīt.

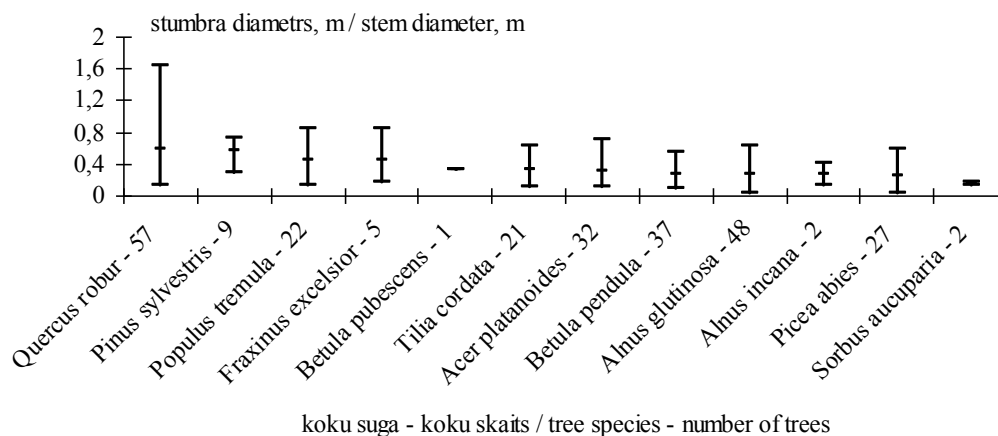


**3.3. attēls. Kopējā sūnu sugu skaita bagātības saistība ar pētīto koku mizas pH reakciju (a) un pētīto koku stumbra diametru (b) (atzīmēta lineārās regresijas līkne).**  
**Figure 3.3. Relationships between epiphytic bryophyte species richness and tree bark pH (a) and tree stem diameter (b). Linear regression trendline is shown.**

Kopējais sūnu sugu skaits uz koka statistiski būtiski (korelācijas koeficients=0,202; p=0,0009) pozitīvi korelē ar koku mizas reakciju (3.3.att.).

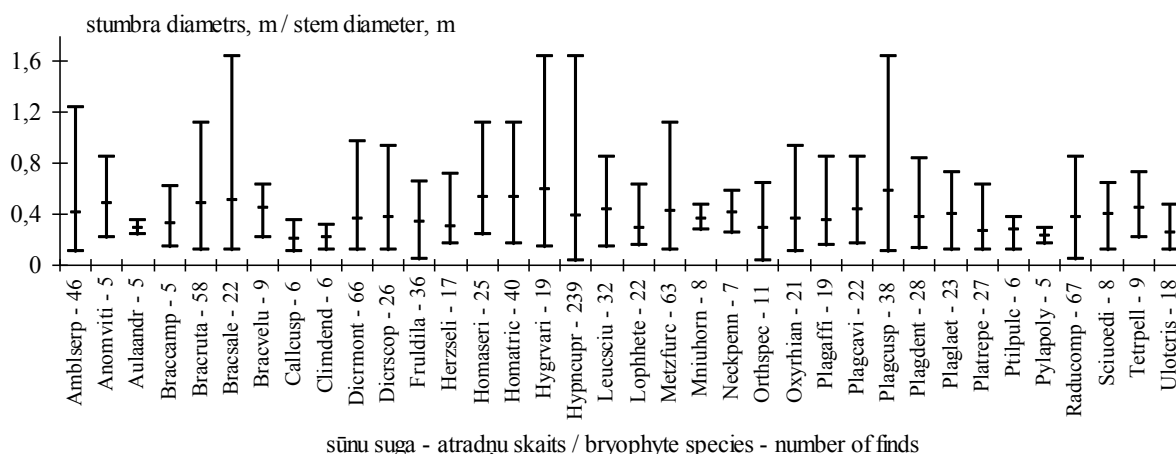
### 3.1.2. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto koku stumbra diametra

Pētītās koku sugas ar lielāko diametru ir ozols, priede, apse un osis, un ar mazāko diametru – pīlādzis, egle, baltalksnis un melnalksnis (3.4.att.). Plašākā diametra amplitūda raksturīga ozolam (starpību starp lielāko un mazāko pētīto koku 1,5 m). Pārējām sugām lielākā un mazākā koka diametra starpība nepārsniedz 0,7 m.



3.4. attēls. Pētīto koku sugu diametrs (min, vid. un max vērtība).

Figure 3.4. Stem diameter of studied tree species (min, average and max values are shown).



3.5. attēls. Epifītisko sūnu sugu sastopamība (min, vid. un max vērtība) atkarībā no koka stumbra diametra. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 13. pielikumā.

Figure 3.5. Epiphytic bryophyte species occurrence dependent on tree stem diameter (min, average and max values are shown). Only those species recorded on more than five trees are included. Species abbreviations given in Appendix 13.

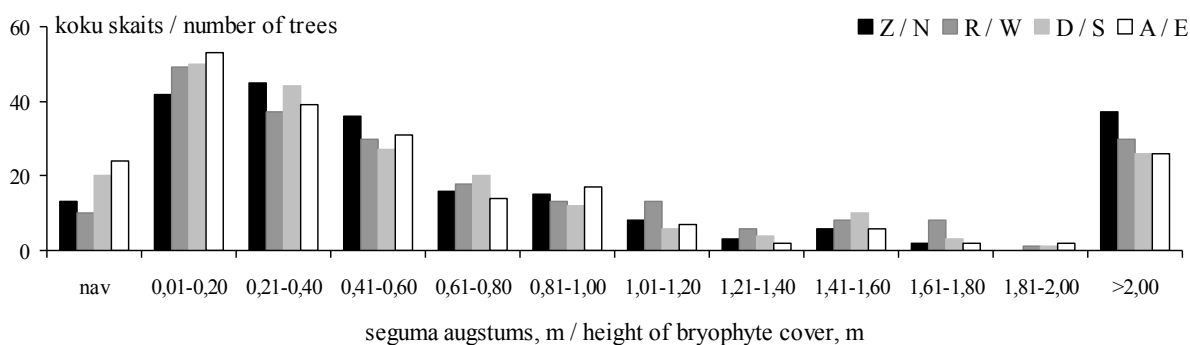


Sūnas biežāk konstatētās uz maziem un vidēji lieliem kokiem (3.5.att.). Atsevišķām sūnu sugām raksturīga plaša sastopamības amplitūda, piemēram, *Hypnum cupressiforme* un *Plagiomnium cuspidatum*. Konstatēta statistiski būtiska saistība starp visu pētīto koku diametru un kopējo sūnu sugu skaitu uz koka (korelācijas koeficients=0,16; p=0,01) (3.3.att.).

### 3.1.3. Sūnu vienlaidus seguma augstums

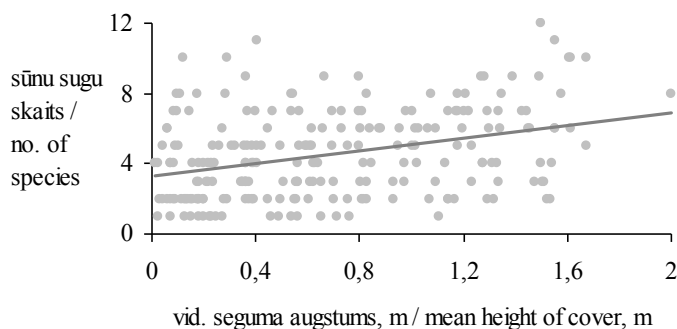
Ne visiem pētītajiem kokiem mērīts vienlaidus sūnu seguma augstums visās debespusēs, tādēļ analizē šajā apakšsadaļā nav iekļauti astoņi parauglaukumi no piecām augu sabiedrībām. Kopā vienlaidus sūnu seguma augstums noteikts 223 kokiem. Vidējais seguma augstums uz kokiem visās debespusēs ir līdzīgs: R – 0,75 m, Z – 0,72 m, D – 0,65 m, A – 0,62 m (3.6.att.).

Koku sugas ar augstāko sūnu segumu Z un A debespusē ir ozols (attiecīgi vidēji 1,14 m un 0,88 m) un liepa (attiecīgi vid. 1,09 m un 0,95 m). R un D debespusē lielākais seguma augstums noteikts ozolam (attiecīgi vid. 1,15 m un 0,90 m), un kļavai (attiecīgi vid. 0,95 m un 0,87 m). Mazākais seguma augstums visās debespusēs noteikts priedei (A – vid. 0,08 m, R – vid. 0,25 m) un āra bērzam (D – vid. 0,16 m, Z – vid. 0,30 m).



3.6. attēls. Vienlaidus sūnu seguma augstums četrās debespusēs uz pētītajiem kokiem.

Figure 3.6. Height of continuous bryophyte cover in four compass directions on studied trees.



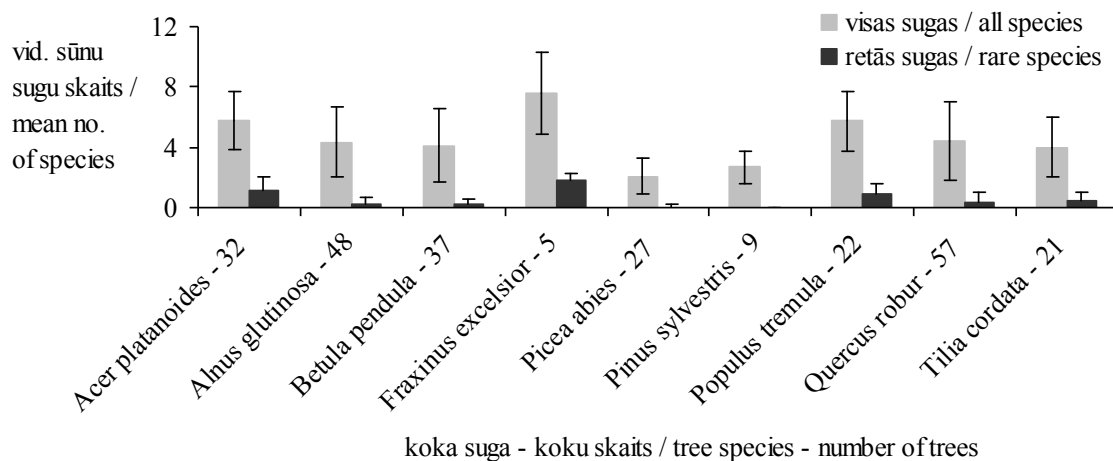
3.7. attēls. Saistība starp vidējo sūnu seguma augstumu un kopējo sūnu sugu skaitu uz koka (atzīmēta lineārās regresijas līkne).

Figure 3.7. Relationship between average height of continuous bryophyte cover and bryophyte species richness. Linear regression trendline is shown.

Analizējot sūnu seguma augstuma ietekmi uz kopējo sugu skaitu uz koka, no četrās debespusēs iegūtajiem mērījumiem aprēķināts katra koka vidējais segums. Starp šiem rādītājiem konstatēta statistiski būtiska pozitīva saistība (korelācijas koeficients=0,33;  $p<0,001$ ) (3.7.att.).

### 3.1.4. Sūnu sugu sastāvs uz pētītajām koku sugām

Kā minēts iepriekš, sūnas pētītas uz divpadsmit koku sugām. Visvairāk pētītās koku sugas ir ozols, melnalksnis, āra bērzs, un kļava (attiecīgi 57, 48, 37 un 32 koki), bet vismazāk pētītās – purva bērza, baltalksnis un pīlādzis (attiecīgi viens, divi un divi koki). Kopējais sūnu sugu skaits atbilst pētīto koku skaitam; lielākā sūnu sugu bagātība noteikta uz ozola, melnalkšņa, āra bērza un kļavas (attiecīgi 41, 39, 39 un 32 sugas). Visvairāk reto un aizsargājamo sūnu sugu konstatētas uz kļavas un ozola (attiecīgi astoņas un septiņas sugas). Analizējot vidējo sūnu sugu skaitu uz stumbra pa koku sugām (3.8.att.), lielākā vērtība noteikta osim (vidēji 7,6 sugas), kļavai (vid. 5,8 sugas) un apsei (vid. 5,7 sugas), bet mazākā – eglei (vid. 2,1 sugas) un priedei (vid. 2,7 sugas).



3.8. attēls. Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB epifītisko indikatorsugu skaits (vidējās vērtības) uz biežāk pētītajām koku sugām (norādīta standartnovirze).

Figure 3.8. Number of total and rare, protected and WKH epiphytic indicator species (mean values) on most studied tree species (standard deviation is shown).

Konstatētas 19 sūnu sugas, kas sastopamas tikai uz vienas no koku sugām. Visvairāk, septiņas, šādas sūnu sugas noteiktas uz ozola, bet četras uz kļavas. Biežāk pētītās koku sugas savstarpēji būtiski atšķiras pēc sūnu sugu sastāva ( $A=0,07$ ,  $p<0,0001$ ) (3.1.tab.).

3.1. tabula. p-vērtības, kas aprēķinātas starp koku sugām ar MRPP analīzi pēc epifītisko sūnu sugu sastāva.

Table 3.1. p-values for the MRPP pairwise comparisons after epiphytic bryophyte species composition among the tree species.

	<i>Acer</i>	<i>Alnus</i>	<i>Betula</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Picea</i>	<i>Pinus</i>	<i>Populus</i>	<i>Quercus</i>	<i>Tilia</i>
<i>Acer</i>	-	<0,0001	<0,0001	0,53	<0,0001	<0,0001	0,002	<0,0001	<0,0001
<i>Alnus</i>	<0,0001	-	0,06	<0,0001	<0,0001	0,002	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Betula</i>	<0,0001	0,06	-	<0,0001	<0,0001	0,09	<0,0001	0,0001	<0,0001
<i>Fraxinus</i>	0,53	<0,0001	<0,0001	-	<0,0001	0,0002	0,28	0,0006	0,0020
<i>Picea</i>	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	-	0,04	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Pinus</i>	<0,0001	0,002	0,09	0,0002	0,04	-	<0,0001	0,0010	0,0001
<i>Populus</i>	0,002	<0,0001	<0,0001	0,28	<0,0001	<0,0001	-	<0,0001	<0,0001
<i>Quercus</i>	<0,0001	<0,0001	0,0001	0,0006	<0,0001	0,0010	<0,0001	-	0,06
<i>Tilia</i>	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0020	<0,0001	0,0001	<0,0001	0,06	-

Apzīmējumi (Notes). Koka suga (Tree species): *Acer*—*Acer platanoides*; *Alnus*—*Alnus glutinosa*; *Betula*—*Betula pendula*; *Fraxinus*—*Fraxinus excelsior*; *Picea*—*Picea abies*; *Pinus*—*Pinus sylvestris*; *Populus*—*Populus tremula*; *Quercus*—*Quercus robur*; *Tilia*—*Tilia cordata*.

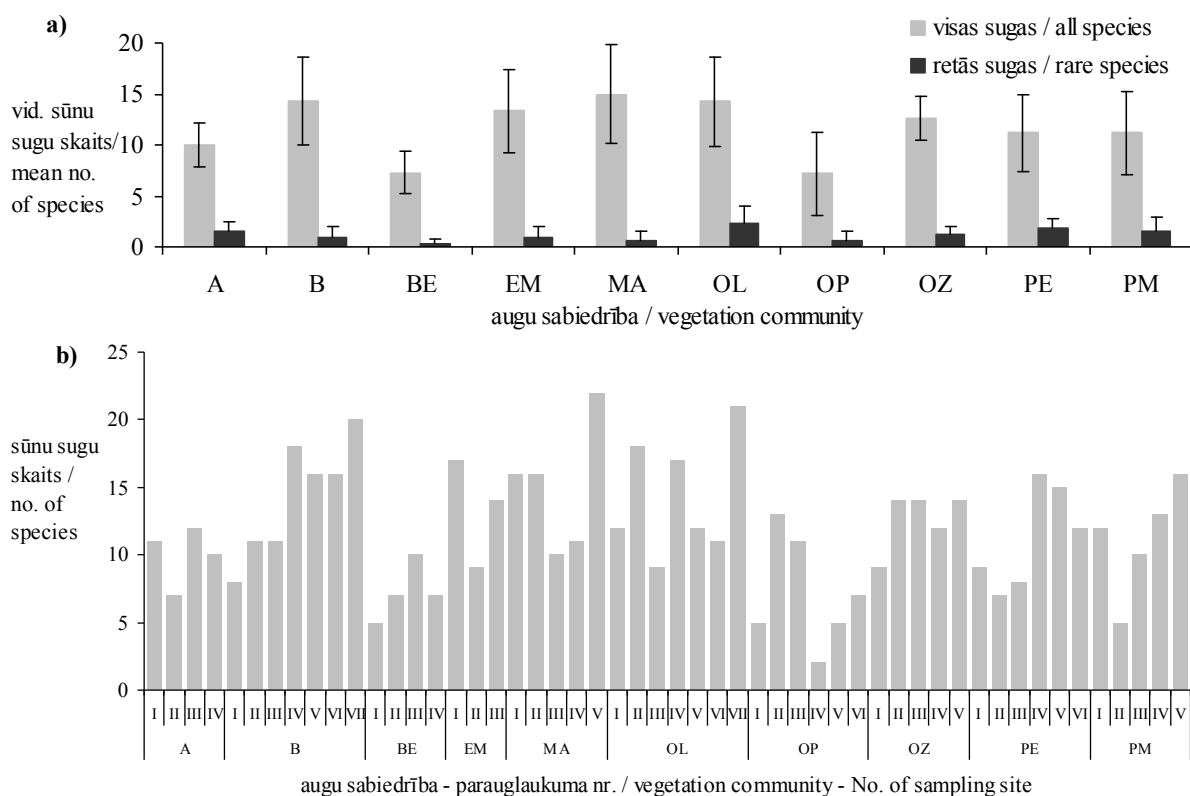
### 3.1.5. Epifītiskās sūnu sugas pētītajās augu sabiedrībās

Epifītiskās sūnas noteiktas desmit augu sabiedrībās, katrā ierīkojot trīs līdz septiņus parauglaukumus. Kopējā sūnu sugu bagātība analizēta atsevišķi pa parauglaukumiem un pa augu sabiedrībām, apkopojot datus (3.9.att.).

Lielākais kopējais sūnu sugu skaits konstatēts bērzu un melnalkšņu mežā (attiecīgi 39 un 38 sugas), bet mazākais – apšu un bērzu-egļu mežā (attiecīgi 18 un 17 sugas) (3.9.att.). Lielākā reto un aizsargājamo sūnu sugu bagātība raksturīga ozolu-liepu un platlapju-egļu mežā (attiecīgi deviņas un septiņas sugas), mazākā – bērzu-egļu un ozolu-priežu mežā (attiecīgi viena un divas sugas).

Sūnas uz kokiem raksturotas 52 parauglaukumos (3.9.att.). Lielākais kopējais sūnu sugu skaits konstatēts 5. *melnalkšņu*, 7. *ozolu-liepu* un 7. *bērzu* meža parauglaukumā (attiecīgi 22, 21 un 20 sugas). Sugām nabadzīgākais parauglaukums ar divām sūnu sugām ir 4. *ozolu-priežu* meža parauglaukums. Piecas sugas noteiktas 1. un 5. *ozolu-priežu*, 1. *bērzu-egļu* un 2. *platlapju-melnalkšņu* meža parauglaukumā.

Izmantojot MRPP analīzi, salīdzināts sūnu sugu sastāvs starp desmit pētītajām augu sabiedrībām, par pamatvienību pieņemot parauglaukumu. Konstatētas būtiskas atšķirības starp visām augu sabiedrībām kopā ( $A=0,08$ ,  $p<0,0001$ ), kā arī salīdzinot tās pa pāriem (3.2.tab.).



**3.9. attēls. Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB epifītisko indikatorsugu skaits (vidējās vērtības) pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze) (a) un kopējais sūnu sugu skaits uz pētītajiem kokiem parauglaukumos (b). Šeit un turpmāk augu sabiedrību abreviatūru skaidrojums 11. lpp.**

**Figure 3.9. Number of total and rare, protected and WKH epiphytic indicatorspecies (mean values) in studied vegetation communities (standard deviation is shown) (a) and number of total species richness on trees in sampling sites (b). Here and further, see abbreviations of vegetation communities on page 11.**

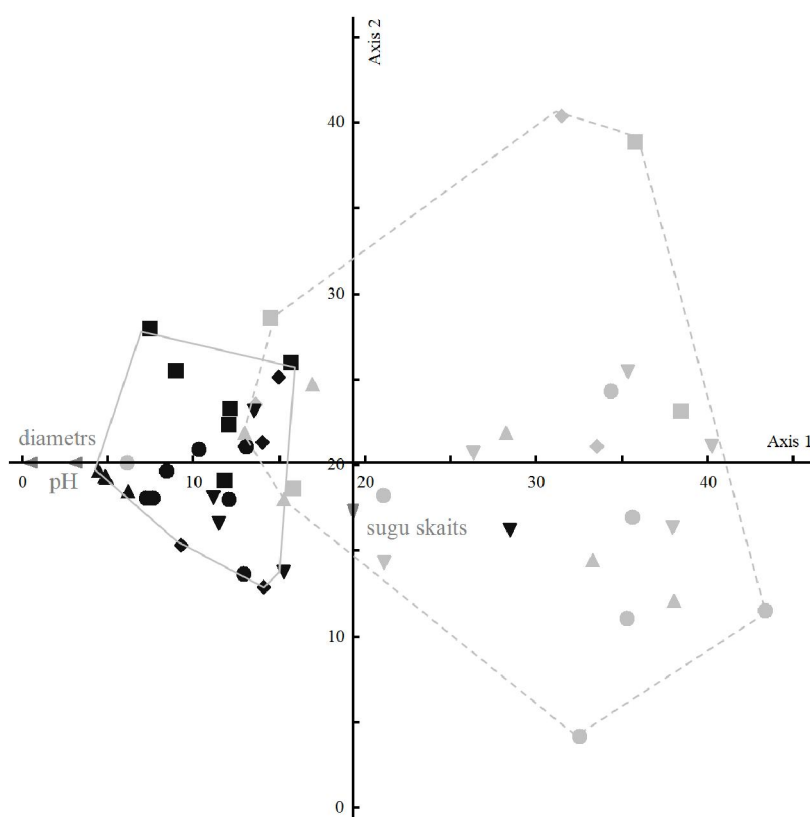
**3.2. tabula. p-vērtības, kas aprēķinātas starp parauglaukumiem ar MRPP analīzi pēc epifītisko sūnu sugu sastāva katrā augu sabiedrībā.**

**Table 3.2. p-values for the MRPP pairwise comparisons among the sampling sites after epiphytic bryophyte species composition for each vegetation community.**

	A	B	BE	EM	MA	OL	OP	OZ	PE	PM
A	-	0,007	0,005	0,01	0,006	0,005	0,006	0,005	0,02	0,07
B	0,007	-	0,02	0,14	0,53	0,001	0,02	0,004	0,003	0,03
BE	0,005	0,02	-	0,25	0,02	0,001	0,74	0,005	0,005	0,02
EM	0,01	0,14	0,25	-	0,51	0,005	0,04	0,24	0,10	0,15
MA	0,006	0,53	0,02	0,51	-	0,002	0,02	0,02	0,005	0,06
OL	0,005	0,001	0,001	0,005	0,002	-	0,001	0,36	0,03	0,62
OP	0,006	0,02	0,74	0,04	0,02	0,001	-	0,002	0,02	0,05
OZ	0,005	0,004	0,005	0,24	0,02	0,36	0,002	-	0,07	0,55
PE	0,02	0,003	0,005	0,10	0,005	0,03	0,02	0,07	-	0,19
PM	0,07	0,03	0,02	0,15	0,06	0,62	0,05	0,55	0,19	-

### 3.1.6. Epifītisko sūnu sugu, augu sabiedrību un koku DCA ordinācija

DCA ordinācija veikta atsevišķi augu sabiedrībām, klasificējot tās pa parauglaukumiem (3.10.att., 3.11.att.), un kokiem (3.12.att.). Parauglaukumu ordinācijā izšķirti divi klasteri. Ordinācijas plaknes labajā pusē (3.10.att., *pelēkie simboli apvilkti ar raustītu līniju*) klasteri veido galvenokārt Moricsalas piekrastē sastopamās audzes ar bērzu, melnalksni un egli, kas ir koku sugas ar mazāko stumbra diametru un vidēji skābu un skābu mizas reakciju. Šajās augu sabiedrībās raksturīga zema reto un aizsargājamo sugu sastopamība (3.9.att.) un vidēji liels sūnu sugu skaits uz viena koka (vidēji 5 un 4,7 sugas) (3.8.att.).



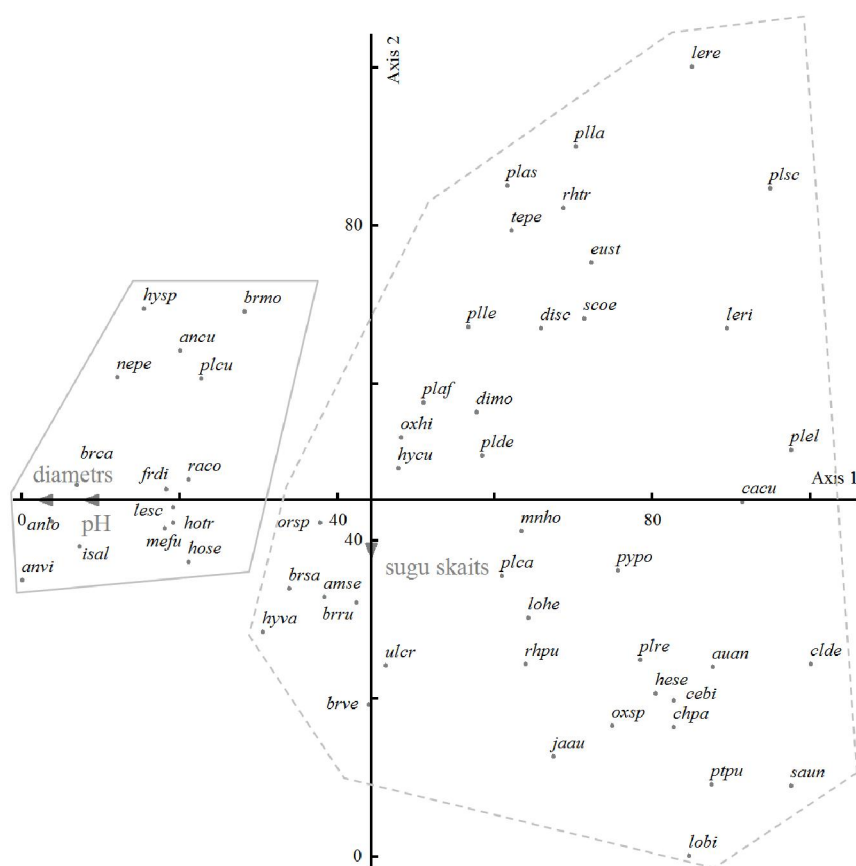
3.10. attēls. Epifītisko parauglaukumu DCA ordinācija pēc augu sabiedrības.  $n_{\text{paraugi}}=52$ ,  $n_{\text{sugas}}=56$ . Eigenvērtība Axis1=0,302; Axis2=0,198.

Figure 3.10. DCA ordination of 52 epiphytic sampling sites showing vegetation community. Eigenvalue for Axis1=0,302 and for Axis2=0,198.

Apzīmējumi. Augu sabiedrība: ●—bērzu; ■—bērzu-egļu; ◆—egļu-melnalkšņu; ▲—ozolu-priežu; ▼—melnalkšņu; ▲—apšu; ●—ozolu-liepu; ◆—ozolu; ▼—platlapju-melnalkšņu; ■—platlapju-egļu. Vektori: diametrs—vidējais koku stumbru diametrs parauglaukumā; pH—vidējā koku mizas pH vērtība parauglaukumā; sugu skaits—kopējais sūnu sugu skaits.

Notes. Vegetation community: ●—birch; ■—birch-spruce; ◆—spruce-black alder; ▲—oak-pine; ▼—black alder; ▲—aspens; ●—oak-lime; ◆—oak; ▼—nemoral-black alder; ■—nemoral-spruce. Vector: diametrs—mean tree stem diameter in sampling site; pH—mean tree bark pH in sampling site; sugu skaits—total number of bryophyte species in sampling site.

Otrajā klasterī apvienotas pārējās piecas augu sabiedrības – apšu, ozolu-liepu, ozolu, platlapju-egļu un platlapju-melnalkšņu (3.10.att., melnie simboli apvilkti ar nepārtrauktu līniju). Šajos mežos raksturīgi platlapji un koki ar salīdzinoši lielāko diametru un bāziskāko mizas reakciju, piemēram, ozols, liepa, apse, kļava. Gan pēc kopējā (3.9.att.), gan vidējā sūnu sugu skaita uz koka šīs augu sabiedrības ir vidēji līdz ļoti bagātīgas (dažādos mežos vidējais sugu skaits uz koka ir no 3,5 līdz 5,2). Šajās sabiedrībās konstatētas visas teritorijā noteiktās retās un aizsargājamās sūnu sugas, septiņas no tām citos meža tipos nav konstatētas, piemēram, *Dicranum viride*, *Zygodon baumgartneri* un trīs *Anomodon* ģints sugas (3.11.att., sugu nosaukumi apvilkti ar nepārtrauktu līniju).

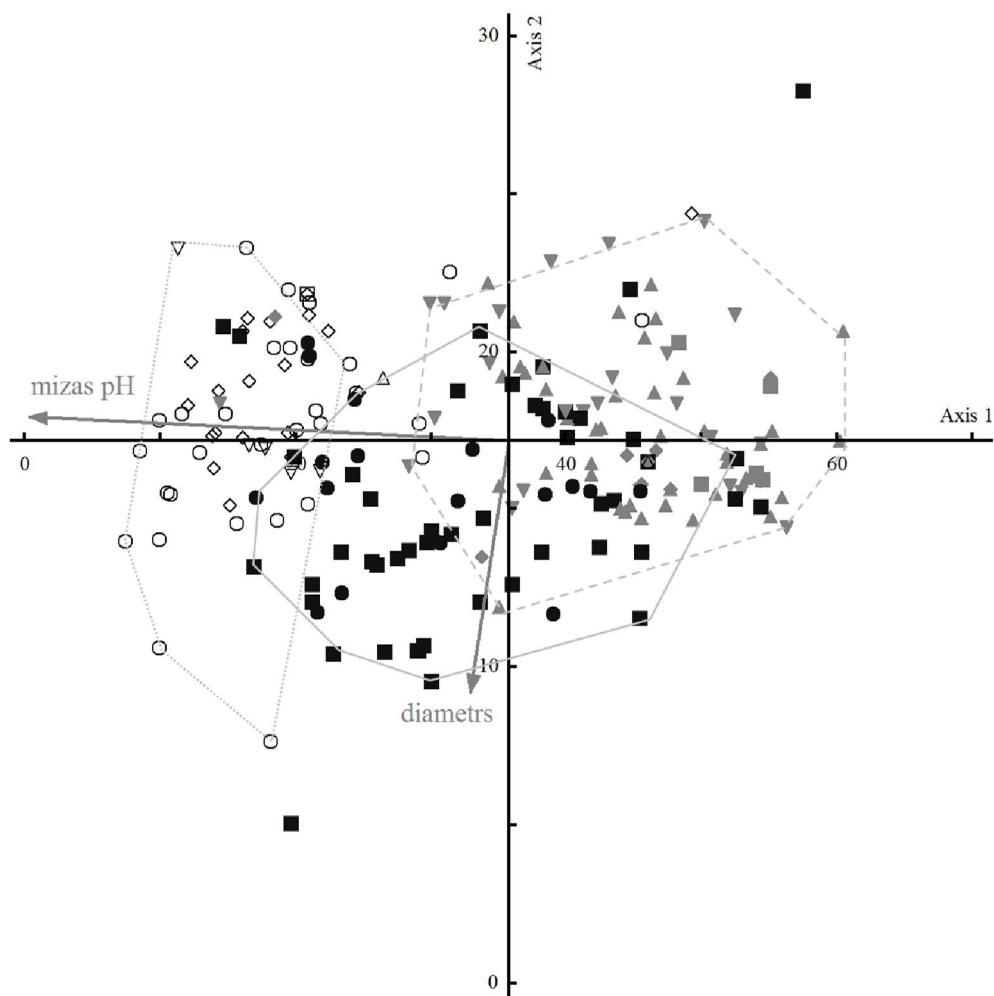


3.11. attēls. Epifītisko sūnu sugu DCA ordinācija.  $n_{\text{paraugi}}=52$ ,  $n_{\text{sugas}}=56$ . Eigenvērtība Axis1=0,302; Axis2=0,198. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 13. pielikumā.

Figure 3.11. DCA ordination of 56 epiphytic bryophyte species. Eigenvalue for Axis1=0,302 and for Axis2=0,198. Species abbreviations given in Appendix 13.

Apzīmējumi. Vektori: diametrs—vidējais koku stumbru diametrs parauglaukumā; pH—vidējā koku mizas pH vērtība parauglaukumā; sugu skaits—kopējais sūnu sugu skaits.

Notes. Vector: diametrs—mean tree stem diameter in sampling site; pH—mean tree bark pH in sampling site; sugu skaits—total number of bryophyte species in sampling site.



3.12. attēls. Koku DCA ordinācija pēc koka sugas.  $n_{\text{koki}}=263$ ,  $n_{\text{sugas}}=56$ . Eigenvērtība Axis1=0,521; Axis2=0,277.

Figure 3.12. Tree DCA ordination showing tree species.  $n_{\text{trees}}=263$ ,  $n_{\text{species}}=56$ . Eigenvalue for Axis1=0,521 and for Axis2=0,277.

Apzīmējumi. Koka suga: ○—*Acer platanoides*; ◇—*Populus tremula*; ▽—*Fraxinus excelsior*; △—*Alnus incana*; □—*Sorbus aucuparia*; ■—*Quercus robur*; ●—*Tilia cordata*; ▲—*Alnus glutinosa*; ▼—*Betula pendula*; ◆—*Picea abies*; ■—*Pinus sylvestris*; ●—*Betula pubescens*. Vektori: diametrs—koka stumbra diametrs; mizas pH—koka mizas pH vērtība.

Notes. Tree species: ○—*Acer platanoides*; ◇—*Populus tremula*; ▽—*Fraxinus excelsior*; △—*Alnus incana*; □—*Sorbus aucuparia*; ■—*Quercus robur*; ●—*Tilia cordata*; ▲—*Alnus glutinosa*; ▼—*Betula pendula*; ◆—*Picea abies*; ■—*Pinus sylvestris*; ●—*Betula pubescens*. Vector: diametrs—tree stem diameter; mizas pH—tree bark pH.

Pēc ekoloģiskajiem faktoriem DCA ordinācijā koku izvietojums gar pirmo un otro asi balstīts attiecīgi pēc koka mizas pH vērtības un stumbra diametra (3.12.att., vektori). Ordinācijas plaknes labajā pusē dominē koki ar skābāku mizas reakciju, piemēram, abas pētītās skujkoku sugas, melnalksnis un āra bērzs (3.12.att., pelēkie simboli apvilkti ar raustītu līniju). Uz tiem raksturīgas acidofilās sūnu sugas kā *Ptilidium pulcherrimum*. Ordinācijas plaknes kreisajā pusē izvietoti koki ar bāziskāku mizas reakciju, piemēram, kļava, apse un

osis (3.12.att., *baltie simboli apvilkti ar punktotu līniju*) ar tipiskām bazidofilām sūnu sugām kā *Anomodon* ģints. Zem ordinācijas centra dominē ozols (3.12.att., *melnie simboli apvilkti ar nepārtrauktu līniju*), kam raksturīgs lielākais stumbra diametrs starp pētītajām koku sugām. Virs ordinācijas centra izvietotas gandrīz visas pārējās pētītās koku sugas.

### 3.1.7. Epifītisko sūnu GLMM analīze

Kopējo epifītisko sūnu sugu bagātību parauglaukumā (AIC=226,1) izskaidro modelis, kurā iekļauti divi kategoriju faktori (augu sabiedrība un koka suga) un viens nepārtraukti variējošs faktors – vidējais sūnu vienlaidus seguma augstums (15.pielik.). Būtiski lielāks kopējais sūnu sugu skaits raksturīgs bērzu augu sabiedrībā, bet mazāks ozolu-priežu mežā. Starp parējām augu sabiedrībām kopējā sūnu sugu bagātība atšķiras mazāk. Starp pētītajām koku sugām būtiski lielāks kopējais sūnu sugu skaits noteikts uz oša, kļavas, apses un ozola, mazāks uz egles un melnalkšņa. Kopējais sugu skaits ir lielāks uz kokiem ar augstu vidējo sūnu segumu ( $p=0,007$ ).

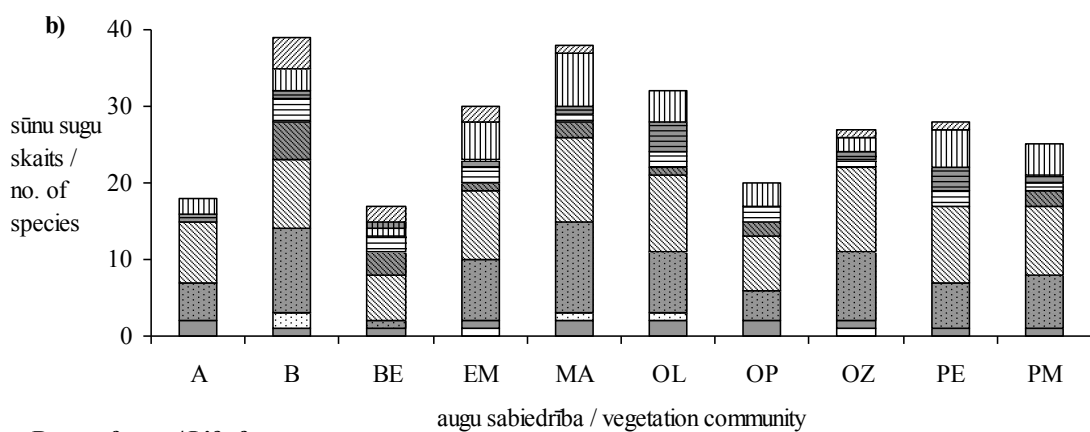
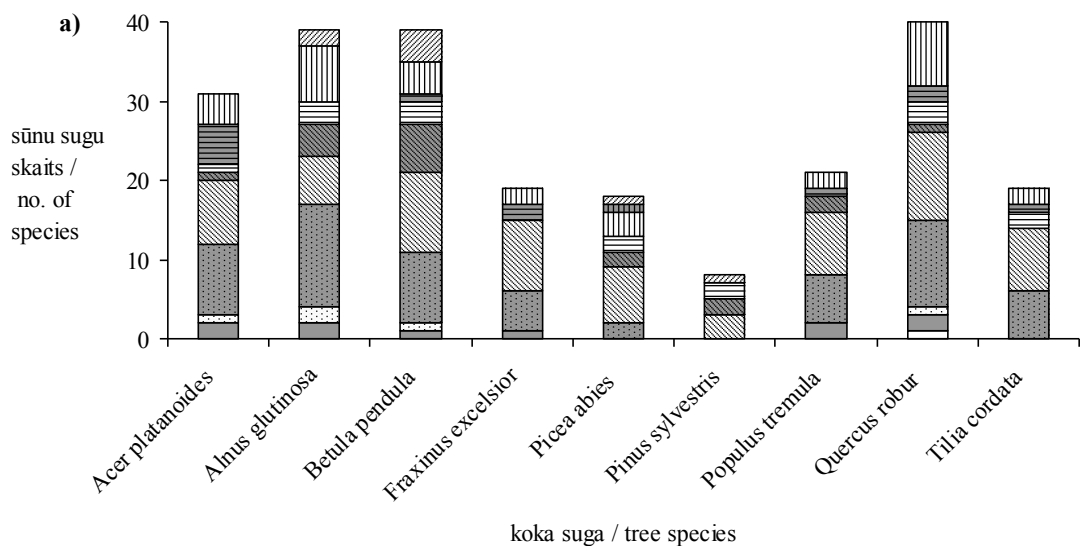
### 3.1.8. Epifītisko sūnu dzīves formas

Konstatētās epifītiskās sūnas pārstāv vienpadsmit dzīves formas (13.pielik., 3.13.att.). Sugām bagātākās dzīves formas ir *raupjš klājiens*, *gluds klājiens* un *augsta velēna* (attiecīgi 16, 14 un 11 sugas), bet sugām nabadzīgākās – *liels cinis* un *lapoņveida klājiens* (katrai viena suga). Nevienā augu sabiedrībā nav konstatētas visas dzīves formas. Visvairāk, deviņas, dzīves formas noteiktas bērzu, egļu-melnalkšņu un melnalkšņu augu sabiedrībās, bet vismazāk, piecas, – apšu mežā (3.13.att.).

Sūnas ar *lapoņveida klājiena* formu sastopamas tikai bērzu-egļu augu sabiedrībā, ar *liela ciņa* dzīve formu – ozolu un egļu-melnalkšņu mežā, ar *kokveida formu* – bērzu, melnalkšņu un ozolu-liepu mežā. Pārējās dzīves formas konstatētas vairāk nekā pusē no pētītajām augu sabiedrībām. Sūnas ar *maza ciņa*, *augstas velēnas*, *raupja* un *gluda klājiena* dzīves formu noteiktas visās pētītajās augu sabiedrībās.

Tikai viena dzīves forma sastopama uz visām pētītajām koku sugām – *gluds klājiens* (3.13.att.). Sūnas ar *raupja klājiena* un *augstas velēnas* dzīves formu konstatētas uz gandrīz visām koku sugām, izņemot priedi, baltalksni, purva bērzu un pīlādzi. Sūnas ar *liela ciņa* formu noteiktas tikai uz ozola, bet ar *lapoņveida klājienu* – tikai uz egles. Nav neviena koku suga, uz kuras konstatētas visas noteiktās sūnu dzīves formas. Dzīves formām bagātākās koku sugas ir ozols, āra bērzs, kļava un melnalksnis (attiecīgi desmit, deviņas, astoņas un astoņas formas), bet nabadzīgākās – priede, osis un liepa (četras, piecas un piecas formas).





**Dzīves forma / Life form:**

- |                                      |                               |  |
|--------------------------------------|-------------------------------|--|
| □ liels cinis / large cushion        | ■ mazs cinis / small cushion  | ▣ kokveida forma / dendroid                |
| ▨ raupjš klājiens / rough mat        | ▩ gluds klājiens / smooth mat | ▤ pavedienveida klājiens / thread-like mat |
| ▤ zema velēna / short turf           | ▥ vijums / tail               | ▧ augsta velēna / tall turf                |
| ▩ laponveida klājiens / thalloid-mat | ▨ pavedieni / weft            |  |

3.13. attēls. Epifītisko sūnu sugu skaits pa dzīves formām uz pētītajām koku sugām (a) un pētītajās augu sabiedrībās (b).

Figure 3.13. Distribution of epiphytic bryophyte life-forms on studied tree species (a) and in studied vegetation communities (b).

Pēc GLMM analīzes rezultātiem secināts, ka kopējo dzīves formu skaitu uz koka parauglaukumā izskaidro augu sabiedrība un liels vidējais sūnu vienlaidus seguma augstums ( $p=0,01$ ) (modeļa AIC=112,9) (14.pielik.). Dzīves formu skaits ir būtiski lielāks bērzu un melnalkšņu augu sabiedrībā, bet mazāks ozolu-priežu mežā.

Ar GLMM analīzi skaidrota pētīto faktoru saistība ar katras sūnu dzīves formas bagātību uz kokiem parauglaukumā (14.pielik.). Sūnu sugas ar *liela ciņa* formu (AIC=17,6) vairāk sastopamas uz kokiem ar lielu stumbra apkārtmēru ( $p=0,0007$ ). Sūnas ar *pavediena* dzīves formu (AIC=76,9) biežāk aug uz kokiem ar zemu sūnu vienlaidus seguma augstumu

( $p=0,002$ ). Sūnas ar *augstas velēnas* dzīves formu (AIC=192,8) vairāk sastopamas uz kokiem ar lielu sūnu vienlaidus seguma augstumu ( $p<0,0001$ ). Pozitīva saistība ar kokiem, uz kuriem ir augsts sūnu segums ( $p=0,01$ ) vai kuriem ir bāziska mizas reakcija ( $p=0,0005$ ) ir sūnām ar *vijuma* formu (AIC=77,9). Uz kokiem ar skābāku mizas reakciju un zemāku sūnu seguma augstumu būtiski (katram faktoram atsevišķi  $p<0,05$ ) vairāk sastopamas sūnu sugas ar *pavedienveida klājiena* dzīves formu (AIC=128,7). Šo minēto piecu sūnu dzīves formu bagātība uz kokiem parauglaukumā nav būtiski saistīta ne ar koka sugu, ne augu sabiedrību.

Ar koka sugu un lielu sūnu seguma augstumu ( $p=0,004$ ) saistītas sūnas ar *gluda klājiena* dzīves formu (AIC=116,8). Sugu skaits sūnām ar *gluda klājiena* formu ir lielāks uz kļavas, oša, apses un ozola, bet mazāks uz melnalkšņa, egles un āra bērza. Sūnas ar *maza ciņa* dzīves formu (AIC=103,8) biežāk sastopamas uz kokiem ar mazu apkārtmēru ( $p=0,02$ ), un mazāk uz āra bērza. Sūnas ar *zemas velēnas* dzīves formu (AIC=171,1) vairāk sastopamas uz kokiem ar skābu mizas reakciju ( $p<0,0001$ ). Sugu skaits sūnām ar *zemas velēnas* formu ir lielāks bērzu un bērzu-egļu augu sabiedrībās, bet mazāks ozolu mežā. Sugu bagātība uz kokiem parauglaukumā sūnām ar *raupja klājiena* dzīves formu (AIC=225) ir saistīta ar visiem pētītajiem faktoriem. Sūnas ar *raupja klājiena* formu biežāk sastopamas uz kokiem ar skābu mizas reakciju ( $p=0,02$ ) un uz kokiem ar lielu apkārtmēru ( $p=0,03$ ). Sugu bagātība *raupja klājiena* formas sūnām ir lielāks bērzu un melnalkšņu augu sabiedrībā, bet mazāks apšu, bērzu-egļu un ozolu-priežu augu sabiedrībā. *Raupja klājiena* formas sugu bagātība ir lielāka uz kļavas un apses, bet mazāka uz egles.

Sugu skaits sūnām ar *lapoņveida klājienu* un ar *kokveida formu* nav būtiski saistīts ne ar vienu pētīto faktoru.

### 3.1.9. Epifītisko sūnu stratēģijas

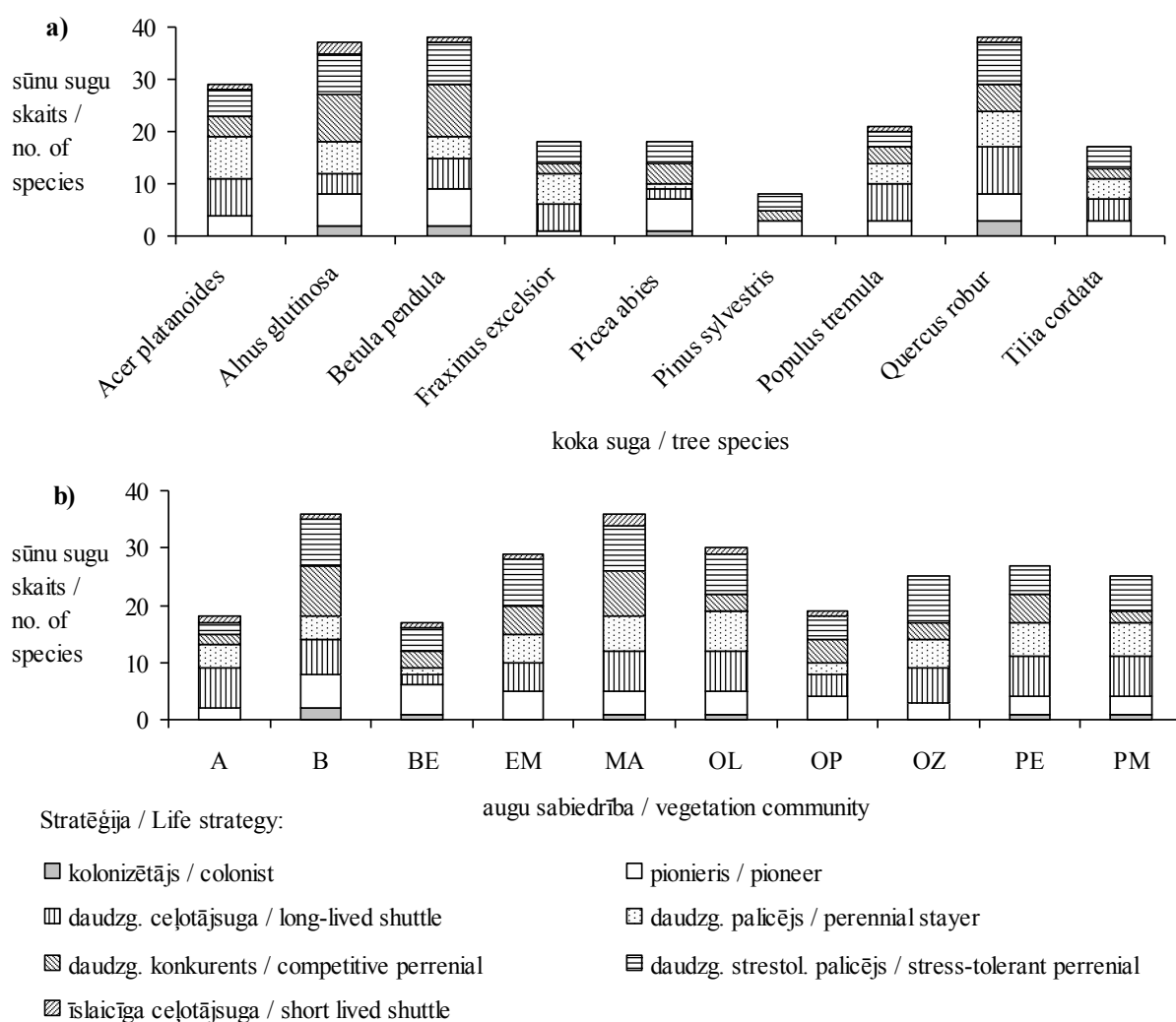
Epifītiskās sūnu sugas klasificētas pēc septiņām dzīves stratēģijām (13.pielik.). Piecām sūnu sugām stratēģija netika uzrādīta, jo pieejamajā literatūrā neatradās atbilstoša informācija. Sugām bagātākās stratēģijas ir *daudzgadīgi palicēji* (15 sugas), *daudzgadīgi konkurenti* (13 sugas), *daudzgadīgas ceļotājsugas* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji* (abām 10 sugas). Mazākais sugu daudzums konstatēts *īslaicīgu ceļotājsugu stratēģijai* (divas sugas).

Četrās no desmit augu sabiedrībām (bērzu, bērzu-egļu, melnalkšņu, ozolu-liepu) sastopamas sugas no visām noteiktajām stratēģijām (3.14.att.). Pārējās augu sabiedrībās nav konstatētas sūnas ar *kolonizētāja* vai *īslaicīgas ceļotājsugas* stratēģiju. Mazākais stratēģiju skaits, piecas, konstatēts ozolu mežā.

Pēc stratēģiju sastāva no pārējām koku sugām kļava un osis atšķiras pēc *daudzgadīgo palicēju* dominances, melnalksnis un bērzs – pēc *daudzgadīgo konkurentu*, bet apse un ozols

– pēc *daudzgadīgo ceļotājsugu* dominances (3.14.att.). Visas sūnu stratēģijas sastopamas uz melnalkšņa, āra bērza un ozola; uz priedes noteiktas tikai trīs stratēģijas. Uz visām pētītajām koku sugām sastopamas sūnas no trim stratēģijām – *pionieri*, *daudzgadīgi konkurenti* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji*. Tikai uz četrām koku sugām konstatētas sūnas ar *kolonizētāja*, bet uz piecām – ar *īslaicīgas ceļotājsugas* stratēģiju.

Pēc GLMM analīzes rezultātiem konstatēts, ka kopējo sūnu dzīves stratēģiju bagātību (modeļa AIC=113,4) uz kociem izskaidro liels sūnu vienlaidus seguma augstums ( $p=0,001$ ) (15.pielik.). Ne starp pētītajām koku sugām, ne starp augu sabiedrībām kopējais stratēģiju skaits būtiski neatšķiras.



**3.14. attēls. Epifītisko sūnu sugu skaits pa stratēģijām uz pētītajām koku sugām (a) un pētītajās augu sabiedrībās (b).**

**Figure 3.14. Distribution of epiphytic bryophyte life-strategies on studied tree species (a) and in studied vegetation communities (b).**

Atsevišķi analizēta katras stratēģijas saistība ar pētītajiem faktoriem (15.pielik.). Sūnas ar *daudzgadīga strestoleranta palicēja* stratēģiju (modeļa AIC=89,8) galvenokārt sastopamas

uz kokiem ar skābu mizas reakciju ( $p=0,0001$ ). Sugu skaits sūnām ar *daudzgadīgas ceļotājsugas* stratēģiju ( $AIC=218,8$ ) ir lielāks uz kļavas, oša, apses un ozola, bet mazāks uz melnalkšņa un āra bērza. Sūnas ar šo stratēģiju biežāk sastopamas uz kokiem ar augstu vienlaidus seguma augstumu ( $p=0,005$ ) un bāzisku mizas reakciju ( $p=0,009$ ). *Daudzgadīgu konkurentu* ( $AIC=216,9$ ) bagātība ir lielāka uz melnalkšņa un āra bērza, bet mazāka uz kļavas un egles. Sūnas ar *pioniera* stratēģiju ( $AIC=223,8$ ) biežāk sastopamas uz kokiem ar augstu sūnu vienlaidus segumu ( $p=0,001$ ). *Pionieru* bagātība ir lielāka parauglaukumos bērzu un bērzu-egļu augu sabiedrībā. Sugu skaits sūnām ar *daudzgadīga palicēja* stratēģiju ( $AIC=201,8$ ) uzrāda pozitīvu saistību ar kokiem ar bāzisku mizas reakciju ( $p=0,0003$ ) un ar kokiem, uz kuriem ir augsts sūnu vienlaidus segums ( $p=0,02$ ). *Daudzgadīgu palicēju* bagātība ir lielāka ozolu augu sabiedrībā, bet mazāka ozolu-priežu mežā. Sūnas ar *kolonizētāja* un *īslaicīgas ceļotājsugas* stratēģiju neuzrāda ciešu saistību ar pētītajiem faktoriem.

### 3.2. VISPĀRĒJS MORICŠALAS EPIKSĪLO BRIOFĪTU RAKSTUROJUMS

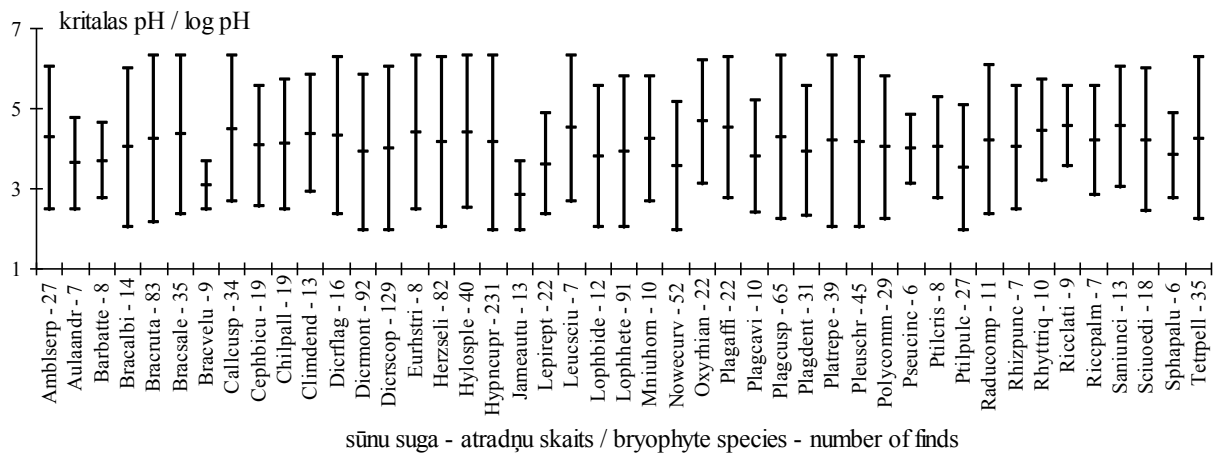
Uz 260 kritālām konstatētas 84 sūnu sugas (21 aknu un 63 lapu sūnas), desmit no tām ir retas, aizsargājamas vai iekļautas DMB indikatorsugu sarakstā (16.pielik.). Biežāk sastopamās sūnu sugas uz kritālām ir *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *D. montanum* un *Lophocolea heterophylla* (konstatētas attiecīgi 231, 129, 92 un 91 reizi). No visām sugām 18 konstatētas tikai uz vienas kritālas, trīs no tām ir retas un aizsargājamas sugas (*Homalia trichomanoides*, *Neckera complanata*, *Plagiothecium latebricola*).

Vidēji uz katras kritālas noteiktas sešas sūnu sugas, ar lielāko sugu skaitu uz kritālām ozolu-liepu un egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā (abām 19 sugas). Apšu, bērzu, melnalkšņu, ozolu-liepu, ozolu-priežu un platlapju-egļu mežā pētītas kritālas, uz kurām sastopama tikai viena sūnu suga.

#### 3.2.1. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto kritālu reakcijas

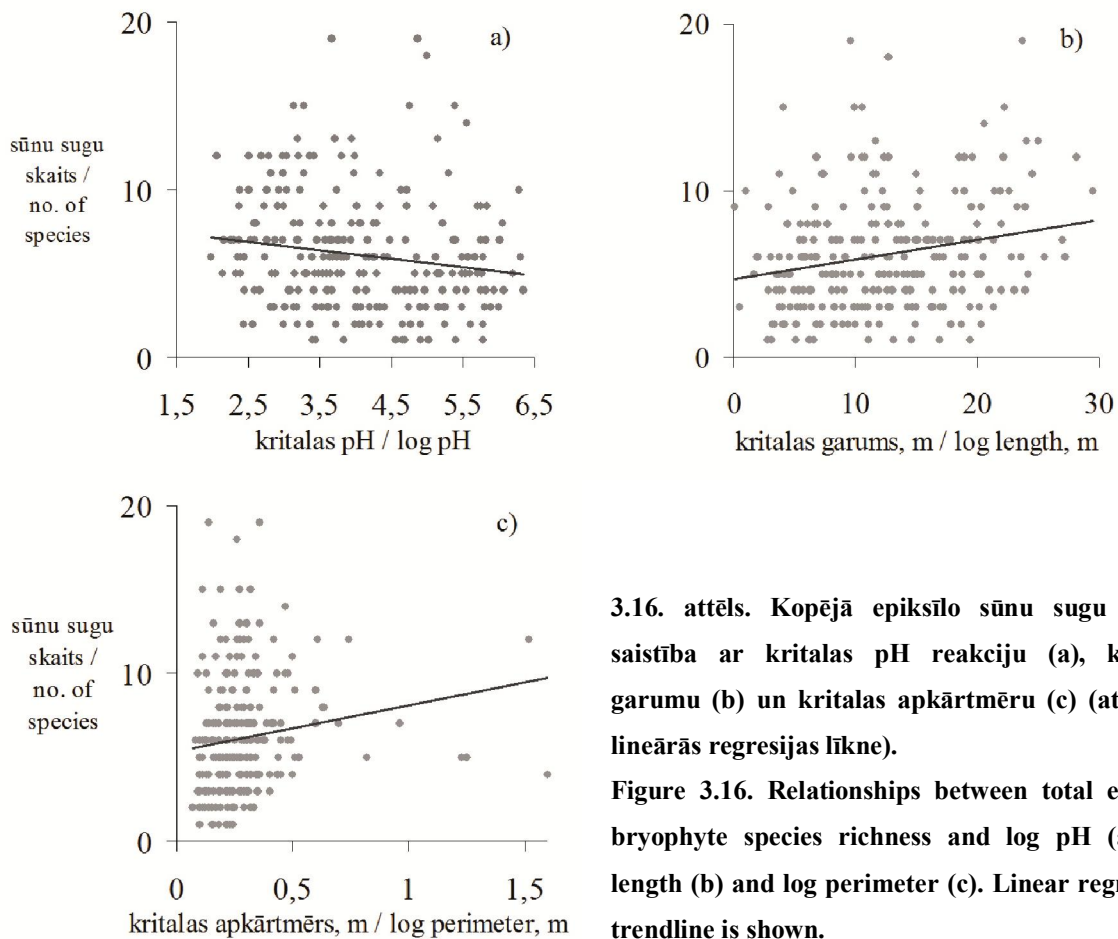
Trim no visām pētītajām kritālām pH vērtība pārsniedz 6,3, un tikai vienas kritālas pH ir zemāka par 2,0. Vidējā kritālu pH vērtība ir 4,02. Kritālas koka suga netika noteikta.

Lielākā daļa no biežāk konstatētajām sūnu sugām sastopamas plašā kritālas pH vērtības amplitūdā no 3 līdz 4,5 vienībām (3.15.att.). Atsevišķas sugas, piemēram, *Brachytheciastrum velutinum* un *Jamesoniella autumnalis* noteiktas uz skābākām kritālām (vidējais pH attiecīgi 3,1 un 2,8). Abas sugas raksturīgas ar šaurāko pH vērtības nišu, salīdzinot ar citām sugām. Uz bāziskākām kritālām konstatētas *Riccardia latifrons* (vid. pH 4,7), *Oxyrrhynchium hians* un *Sanionia uncinata* (vid. pH abām sugām 4,6).



**3.15. attēls. Epiksīlo sūnu sugu sastopamība (min, vidējā un max vērtība) atkarībā no kritalas pH vērtības. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviātūru skaidrojums 16. pielikumā. Figure 3.15. Epixylic bryophyte species occurrence dependent on log bark pH (min, average and max values are shown). Only those species recorded on more than five logs are included. Species abbreviations given in Appendix 16.**

Kritalas mizas un koksnes reakcijas saistība ar kopējo sūnu sugu skaitu uz kritalas ir statistiski būtiska un negatīva (korelācijas koeficients=-0,206; p=0,0008) (3.16.att.).



**3.16. attēls. Kopējā epiksīlo sūnu sugu skaita saistība ar kritalas pH reakciju (a), kritalas garumu (b) un kritalas apkārtmēru (c) (atzīmēta lineārās regresijas līkne).**

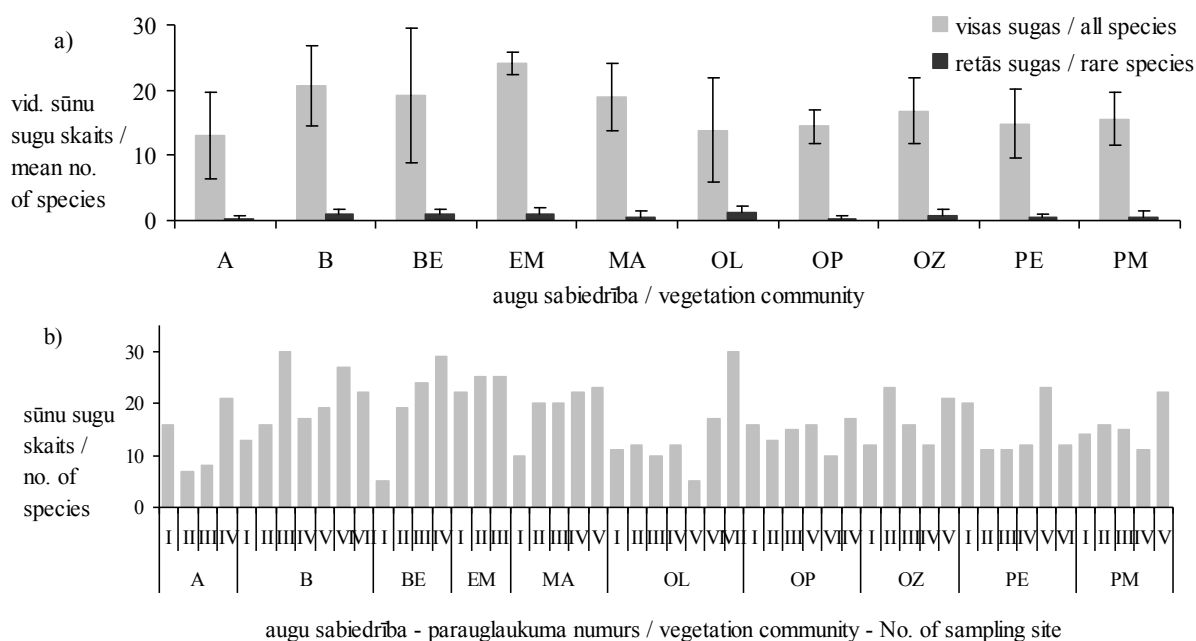
**Figure 3.16. Relationships between total epixylic bryophyte species richness and log pH (a), log length (b) and log perimeter (c). Linear regression trendline is shown.**

### 3.2.2. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no pētīto kritalu garuma un apkārtmēra

Pētīto kritalu vai to posmu garums ir no 0,5 līdz 29,5 m, vidējā vērtība 12,14 m. Melnalkšņu un bērzu augu sabiedrībā ir īsākās kritalas (vidējā vērtība attiecīgi 8,95 un 10,29 m), bet ozolu-liepu un ozolu augu sabiedrībā – garākās (vid. attiecīgi 14,14 un 15,13 m). Pētīto kritalu apkārtmērs ir no 0,07 līdz 1,6 m, vidēji 0,28 m. Egļu-melnalkšņu un bērzu augu sabiedrībā kritalas ir ar mazāko apkārtmēru (vid. attiecīgi 0,20 un 0,21 m), bet ozolu-liepu un ozolu augu sabiedrībā – ar lielāko apkārtmēru (vid. attiecīgi 0,37 un 0,4 m). Kopējais sūnu sugu skaits būtiski pozitīvi korelē gan ar kritalas garumu (korelācijas koeficients=0,207;  $p=0,0007$ ), gan kritalas apkārtmēru (korelācijas koeficients=0,251;  $p<0,001$ ) (3.16.att.)

### 3.2.3. Epiksīlo sūnu sugu bagātība pētītajās augu sabiedrībās

Lielākā kopējā sūnu sugu bagātība konstatēta bērzu augu sabiedrībā (51 sugas), mazākā – apšu un ozolu-priežu mežā (attiecīgi 31 un 32 sugas), bet vidēji lielākais sugu skaits parauglaukumā noteikts egļu-melnalkšņu mežā (3.17.att.).



3.17. attēls. Kopējā un reto, aizsargājamo un DMB epiksīlo indikatorsugu bagātība (vidējās vērtības) pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze) (a) un kopējais sūnu sugu skaits uz kritalām parauglaukumos (b).

Figure 3.17. Number of total and rare, protected and WKH epixylic indicatorspecies (mean values) in studied vegetation communities (standard deviation is shown) (a) and total species richness on logs in studied sampling sites (b).

Lielākais sugu skaits noteikts 7. ozolu-liepu, 3. bērzu un 4. bērzu-egļu meža parauglaukumā (attiecīgi 30, 30 un 29 sugas) (3.18.att.). Sugām nabadzīgākie parauglaukumi ar piecām sūnu sugām ir 1. bērzu-egļu un 5. ozolu-liepu meža parauglaukums.

Desmit sūnu sugas (piemēram, *Dicranum montanum*, *Herzogiella seligeri*, *Lophocolea heterophylla*, *Nowellia curvifolia*, *Tetraphis pellucida*) sastopamas visās pētītajās augu sabiedrībās. No visām sugām 18 konstatētas tikai kādā vienā sabiedrībā.

Visvairāk reto un aizsargājamo sugu noteiktas bērzu un ozolu-liepu mežā (abās piecas sugas), bet vismazāk – apšu mežā (viena suga). Vienīgi ozolu-liepu mežā uz kritālām atrastas divas dabisko mežu indikatorsugas *Homalia trichomanoides* un *Neckera complanata*, bet bērzu-egļu mežā – *Plagiothecium latebricola*.

**3.3. tabula. p-vērtības, kas aprēķinātas starp parauglaukumiem ar MRPP analīzi pēc epiksīlo sūnu sugu sastāva katrā augu sabiedrībā.**

**Table 3.3. p-values for the MRPP pairwise comparisons among the sampling sites after epixylic bryophyte species composition for each vegetation community.**

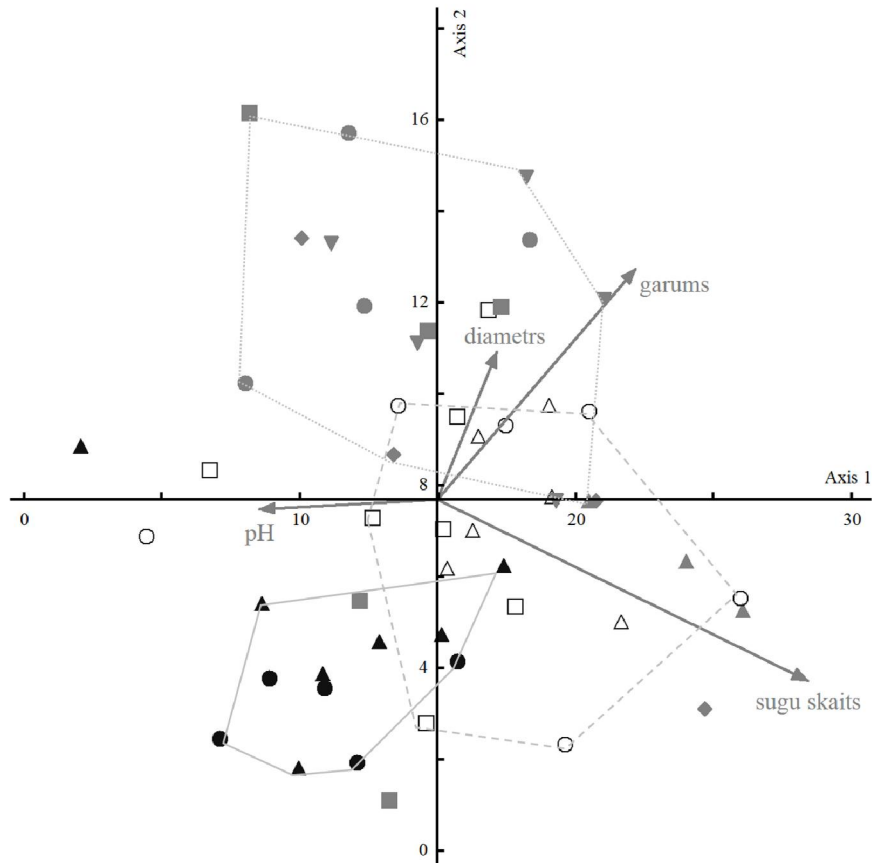
	A	B	BE	EM	MA	OL	OP	OZ	PE	PM
A	-	0,006	0,23	0,02	0,005	0,11	0,006	0,03	0,07	0,15
B	0,006	-	0,15	0,002	0,37	0,01	0,03	0,001	0,03	0,02
BE	0,23	0,15	-	0,57	0,09	0,41	0,74	0,14	0,62	0,59
EM	0,02	0,002	0,57	-	0,004	0,008	0,004	0,006	0,04	0,004
MA	0,005	0,37	0,09	0,004	-	0,004	0,001	0,001	0,01	0,06
OL	0,11	0,01	0,41	0,008	0,004	-	0,08	0,01	0,46	0,36
OP	0,006	0,03	0,74	0,004	0,001	0,08	-	0,04	0,76	0,09
OZ	0,03	0,001	0,14	0,006	0,001	0,01	0,04	-	0,03	0,12
PE	0,07	0,03	0,62	0,04	0,01	0,46	0,76	0,03	-	0,07
PM	0,15	0,02	0,59	0,004	0,06	0,36	0,09	0,12	0,07	-

Augu sabiedrības savstarpēji salīdzinātas pēc kopējā epiksīlo sūnu sastāva ar MRPP analīzi, konstatētas būtiskas atšķirības ( $A=0,04$ ,  $p<0,0001$ ) (3.3.tab.).

### 3.2.4. Epiksīlo sūnu sugu un augu sabiedrību DCA ordinācija

DCA ordinācijā iekļauti 52 parauglaukumi (3.18.att.) un 84 epiksīlās sūnu sugas (3.19.att.). Visi iekļautie četri ekoloģiskie faktori izskaidro sugu un parauglaukumu novietojumu ordinācijas plaknē. Parauglaukumu ordinācijā nošķiras trīs klasteri.

Pirmo grupu veido mitras augu sabiedrības (bērzu un melnalkšņu) (3.18.att., *melnie simboli apvilkti ar nepārtrauktu līniju*), kas galvenokārt sastopamas Moricsalas piekrastē. Šajās sabiedrībās ir visīsākās kritālas ar mazāko diametru. Tikai šajos mežos konstatētās sūnu sugas – *Climacium dendroides*, *Fissidens adianthoides*, *Riccardia latifrons* – norāda uz mitru mikroklimatu. Kopumā šīs augu sabiedrības ir ļoti līdz vidēji bagātas ar epiksīlajām sūnu sugām. Tikai šajās sabiedrībās uz kritālām konstatētas arī vairākas tipiskas epifītiskas sūnu sugas, piemēram, *Orthotrichum affine*.



3.18. attēls. Epiksīlo parauglaukumu DCA ordinācija pēc augu sabiedrības.  $n_{\text{paraugi}}=52$ ,  $n_{\text{sugas}}=84$ . Eigenvērtība Axis1=0,172; Axis2=0,130.

Figure 3.18. DCA ordination of 52 epixylic sampling sites showing vegetation community. Eigenvalue for Axis1=0,172 and for Axis2=0,130.

Apzīmējumi. Augu sabiedrība: ▲—bērzu; ●—melnalkšņu; ●—apšu; ◆—bērzu-egļu; ▲—egļu-melnalkšņu; ▼—ozolu; ■—platlapju-melnalkšņu; □—ozolu-liepu; △—ozolu-priežu; ○—platlapju-egļu. Vektori: pH—vidējā kritalu pH vērtība; garums—vidējais kritalu garums; diametrs—vidējais kritalu diametrs; sugu skaits—kopējais sūnu sugu skaits parauglaukumā.

Notes. Vegetation community: ▲—birch; ●—black alder; ●—aspen; ◆—birch-spruce; ▲—spruce-black alder; ▼—oak; ■—nemoral-black alder; □—oak-lime; △—oak-pine; ○—nemoral-spruce. Vector: pH—mean pH of logs from sampling site; garums—mean length of logs; diametrs—mean diameter of logs; sugu skaits—total species number in sampling site.

Otrajā klasterī grupētas trīs augu sabiedrības – ozolu-liepu, ozolu-priežu un platlapju-egļu (3.18.att., baltie simboli apvilkti ar raustītu līniju). Tās ir vidēji bagātas līdz nabadzīgas pēc epiksīlo sūnu sugu skaita (3.17.att.). Šajās sabiedrībās ir vidēji garas kritalas ar vidēji lielu apkārtmēru. Tās sūnu sugas, kas konstatētas tikai šajā klasterī iekļautajās sabiedrībās, ir nedaudz, piemēram, *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia neesiana* un *Thuidium delicatulum*.

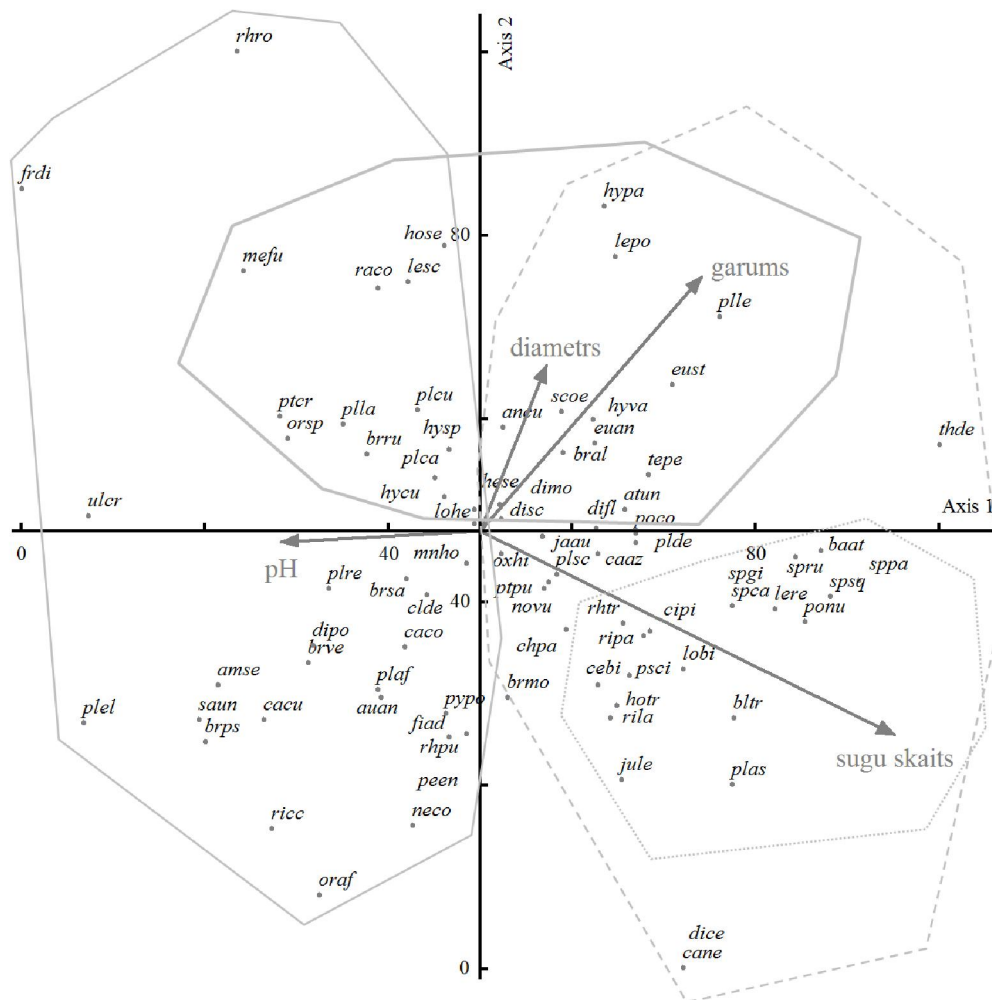


Trešajā klasterī apvienoti ļoti daudzveidīgi parauglaukumi no piecām augu sabiedrībām – apšu, bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu, ozolu un platlapju-melnalkšņu (3.18.att., *pelēkie simboli* *apvilkti ar punktotu līniju*). Šajās sabiedrībās kritalas ir gan ar bāziskāko, gan skābāko mizas reakciju. Pēc kritalu lieluma šajās augu sabiedrībās galvenokārt atrodas lielas un garas kritalas. Pēc sūnu sugu bagātības tās izteikti variē (apšu un ozolu augu sabiedrībās noteikta mazākā sugu bagātība, bet bērzu-egļu mežā – viena no lielākajām). Pēc sūnu sugu sastāva klasterī iekļautās augu sabiedrības raksturīgas ar vairākām sugām, kas nav konstatētas citās sabiedrībās, piemēram, *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa*, *Plagiothecium latebricola*, *Rhodobryum roseum*, no kurām daļa ir bieži sastopamas uz dzīviem kokiem.

Vispārīgi analizējot DCA ordinācijas rezultātus, secināts, ka pirmā ass atbilst dažādām meža sukcesijas stadijām un ar tām saistīto augu sabiedrību ekoloģiju. Ordinācijas plaknes kreisajā pusē dominē pionierstadijai raksturīgie Moricsalas piekrastes meži ar apsi, melnalksni un bērzu (*pelēkie un melnie simboli*). Šajos mežos ir kritalas ar mazāko garumu un apkārtmēru. Ordinācijas plaknes labajā pusē izvietotas augu sabiedrības ar platlapju koku sugām un egli (*baltie simboli*), kas galvenokārt sastopamas salas vidusdaļā. Šajos mežos raksturīgas kritalas ar lielāko garumu un apkārtmēru, kas norāda uz meža ilglaicību.

Ordinācijas otrā ass izskaidro mitruma apstākļus. Virs ordinācijas plaknes centra izvietotas augu sabiedrības kā apšu, ozolu, ozolu-priežu (*pelēkie un baltie simboli*), kurās raksturīgs sausāks mikroklimats un mežaudze ir atklātāka. Ordinācijas apakšdaļā atrodas parauglaukumi no mitrākām un ēnainākām augu sabiedrībām, piemēram, bērzu, melnalkšņu, platlapju-melnalkšņu (*melnie simboli*).

Analizējot sūnu sugu DCA ordināciju (3.19.att.), konstatēts, ka kopējā sugu izvietojuma saistība ar ordinācijas asīm atbilst iepriekš aprakstītajai parauglaukumu ordinācijai. Plaknes kreisajā daļā sastopamas vairākas epifītiskās sūnu sugas, piemēram, *Frullania dilatata*, *Orthotrichum affine* un *Ulota crispa* (3.19.att., *sugu nosaukumi apvilkti ar nepārtrauktu līniju*). Tās norāda uz kritalu kolonizēšanas sākuma stadiju un kopējo mežaudzes nelielo vecumu. Ordinācijas plaknes labajā pusē izteikti dominē tipiskas epiksīlās un epigeiskās sūnu sugas, piemēram, *Blepharostoma trichophyllum*, *Tetraphis pellucida* un visas uz kritalām konstatētās *Sphagnum* ģints sugas (3.19.att., *sugu nosaukumi apvilkti ar raustītu līniju*). Šādas sugu sabiedrības norāda uz kritalu un mežaudzes kontinuitāti.



3.19. attēls. Epiksīlo sūnu sugu DCA ordinācija.  $n_{\text{paraugi}}=52$ ,  $n_{\text{sugas}}=84$ . Eigenvērtība Axis1=0,172; Axis2=0,130. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 16. pielikumā.

Figure 3.19. DCA ordination of 84 epixylic bryophyte species from 52 sampling sites. Eigenvalue for Axis1=0,172 and for Axis2=0,130. Species abbreviations given in Appendix 16.

Apzīmējumi. Vektori: pH—vidējā kritalu pH vērtība parauglaukumā; garums—vidējais kritalu garums parauglaukumā; diameters—vidējais kritalu diameters parauglaukumā; sugu skaits—kopējais sūnu sugu skaits parauglaukumā.

Notes. Vector: pH—mean pH of logs from sampling site; garums—mean length of logs from sampling site; diameters—mean diameter of logs from sampling sites; sugu skaits—total species number in sampling site.

Ordinācijas otrā ass norāda uz mitruma gradientu – sugas, kas saistītas ar mitrām un ēnainām augu sabiedrībām koncentrētas zem ordinācijas ass centra, piemēram, *Sphagnum* ģints sugas un liela daļa aknu sūnu kā *Plagiochila asplenoides*, *Riccardia palmata* un *Riccia* sp. (3.19.att., sugu nosaukumi apvilkti ar punktotu līniju). Sausumizturīgas sugas atrodamas virs ordinācijas plaknes centra, piemēram, *Dicranum montanum*, *Brachythecium rutabulum* un *Radula complanata* (3.19.att., sugu nosaukumi apvilkti ar uzbiezinātu līniju).

### 3.2.5. Epiksīlo sūnu GLMM analīze

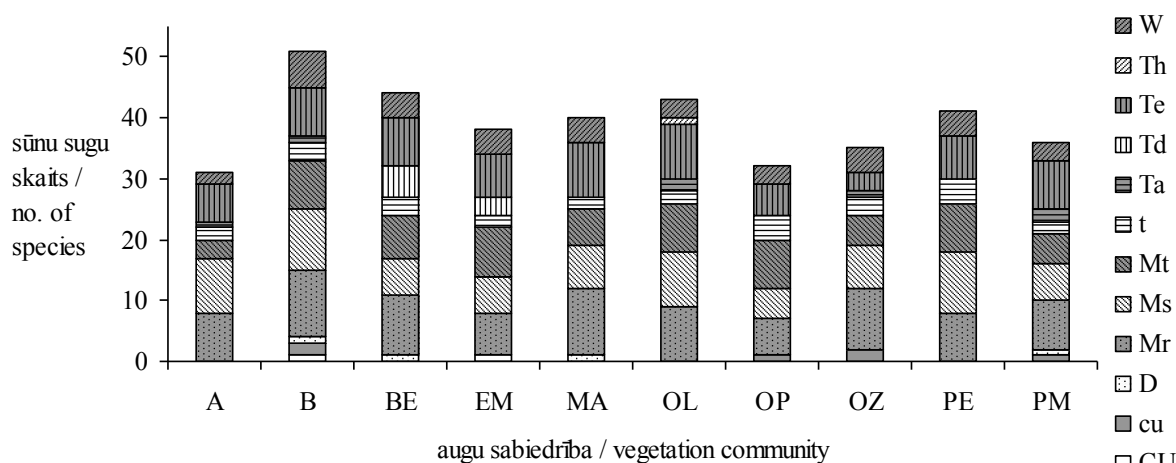
Pēc GLMM analīzes rezultātiem (18.pielik.) secināts, ka kopējo sūnu sugu bagātību uz kritalām parauglaukumos vislabāk izskaidro modelis ar visu pētīto faktoru kombināciju (AIC=354,7). Kopējais sūnu sugu skaits ir lielāks uz garākām kritalām ( $p=0,0001$ ), uz kritalām ar lielu diametru ( $p=0,001$ ) un skābu mizas reakciju ( $p=0,01$ ).

Kopējā epiksīlo sūnu sugu bagātība būtiski atšķiras starp pētītajām augu sabiedrībām. Tās var iedalīt trīs grupās. Sugām bagātās augu sabiedrības (bērzu, bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu un melnalkšņu) būtiski atšķiras no sugām nabadzīgākām sabiedrībām (apšu, ozolu-liepu, ozolu-priežu, ozolu un platlapju-egļu). Vienīgi platlapju-melnalkšņu mežs pēc sugu skaita būtiski neatšķiras no parējām sabiedrībām.

### 3.2.6. Epiksīlo sūnu dzīves formas

Kopumā Moricsalā uz kritalām noteiktas 12 sūnu dzīves formas (16.pielik.). Sugām bagātākās dzīves formas ir *gluds klājiens*, *raupjš klājiens* un *augsta velēna* (attiecīgi 17, 16 un 15 sugas), bet sugām nabadzīgākās – *liels cinis*, *kokveida forma* un *lapoņveida klājiens* (katra pārstāvēta ar vienu sugu).

Nevienā augu sabiedrībā nav konstatētas visas dzīves formas. Visvairāk formas sastopamas bērzu un platlapju-melnalkšņu mežā (attiecīgi desmit un deviņas), bet platlapju-egļu mežā tikai sešas dzīves formas (3.20.att.). Sešas dzīves formas (*raupjš*, *gluds*, *pavedienveida klājiens*, *zema* un *augsta velēna*, *pavedieni*) sastopamas visās pētītajās augu sabiedrībās. *Lapoņveida klājiens* noteikts tikai ozolu-liepu mežā, *liels cinis* – tikai bērzu un egļu-melnalkšņu mežā, *sfagni* – tikai bērzu-egļu un egļu-melnalkšņu mežā.



3.20. attēls. Epiksīlo sūnu sugu skaits pa dzīves formām pētītajās augu sabiedrībās. Šeit un turpmāk dzīves formu abreviatūru skaidrojums 12. lpp.

Figure 3.20. Distribution of epixylic bryophyte life-forms in studied vegetation communities. Here and further, see abbreviations of life-forms on page 12.

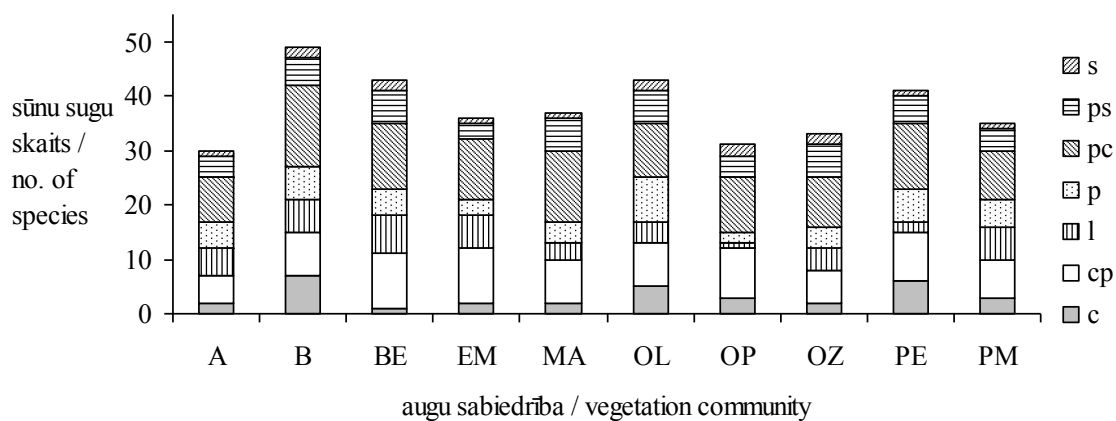
Pēc GLMM analīzes (17.pielik.) rezultātiem konstatēts, ka kopējo sūnu dzīves formu bagātību izskaidro visu pētīto faktoru kombinācija (modeļa AIC=130,4). Būtiski lielāks dzīves formu skaits sastopams uz garām kritalām ( $p=0,04$ ), uz kritalām ar lielu diametru ( $p=0,02$ ) un uz kritalām ar skābu mizas reakciju ( $p=0,009$ ). Lielāka dzīves formu bagātība konstatēta bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā, bet mazāka apšu, ozolu-liepu un ozolu sabiedrībā.

Ar GLMM analīzi meklēta katras sūnu dzīves formas saistība ar pētītajiem faktoriem (17.pielik.). *Zemas velēnas* formas (AIC=219,4) sūnu bagātība negatīvi saistīta ar kritalas mizas pH ( $p<0,0001$ ) un garām kritalām ( $p=0,0007$ ). Sugu skaits sūnām ar *vijuma* formu (AIC=71,4) ir lielāks uz garākām kritalām ( $p=0,007$ ) un uz kritalām ar bāziskāku mizas reakciju ( $p=0,08$ ). Sūnas ar *pavediena* dzīves formu (AIC=295,2) vairāk sastopamas uz garām kritalām ( $p=0,004$ ). *Pavedienu* sugu bagātība ir lielāka bērzu augu sabiedrībā, bet mazāka apšu un ozolu-liepu sabiedrībā. Sūnas ar *augstas velēnas* formu (AIC=244,9) biežāk sastopamas uz garām kritalām ( $p<0,0001$ ) un uz kritalām ar skābu mizas reakciju ( $p=0,01$ ). Lielāka *augstu velēnu* sugu bagātība ir melnalkšņu un egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā. Sugu skaits sūnām ar *pavedienveida klājiena* dzīves formu (AIC=345,7) ir lielāks uz kritalām ar lielu diametru ( $p=0,008$ ) un uz kritalām ar skābu mizas reakciju ( $p<0,0001$ ). Lielāka *pavedienveida klājiena* sugu bagātība noteikta egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā, bet mazāka apšu, ozolu-liepu un ozolu augu sabiedrībā. Sūnas ar *raupja klājiena* formu (AIC=280,1) vairāk sastopamas uz kritalām ar lielu apkārtmēru ( $p=0,004$ ) un ar bāzisku mizas reakciju ( $p=0,04$ ). Sugu bagātība sūnām ar *raupja klājiena* formu ir lielāka bērzu un melnalkšņu mežā, bet mazāka ozolu-priežu un platlapju-egļu sabiedrībā.

*Sfagni*, sūnas ar *kokveida*, *gluda klājiena*, *maza ciņa*, *lapoņveida klājiena* un *liela ciņa* dzīves formu neuzrāda būtisku saistību ar pētītajiem faktoriem.

### 3.2.7. Epiksīlo sūnu stratēģijas

Kopumā uz kritalām noteiktās sūnu sugas pārstāv septiņas dzīves stratēģijas (18.pielik.). Divām sugām stratēģija netika uzrādīta nepietiekamas informācijas dēļ. Sugām bagātākās stratēģijas ir *daudzgadīgi konkurenti* un *daudzgadīgas ceļotājsugas* (attiecīgi 18 un 14 sugas), bet mazākais pārstāvju skaits, trīs, noteikts *īslaicīgām ceļotājsugām*. Visas stratēģijas sastopamas visās pētītajās augu sabiedrībās (3.21.att.).



3.21. attēls. Epiksīlo sūnu sugu skaits pa stratēģijām pētītajās augu sabiedrībās. Šeit un turpmāk stratēģiju abreviatūru skaidrojums 12. lpp.

Figure 3.21. Distribution of epixylic bryophyte life-strategies in studied vegetation communities. Here and further, see abbreviations of life-strategies on page 12.

Kopējo stratēģiju bagātību uz kritalām parauglaukumā pēc GLMM analīzes rezultātiem (18.pielik.) izskaidro modelis ar diviem nepārtraukti variējošiem faktoriem – kritalas diametru un mizas reakciju (AIC=122,6). Kopējais stratēģiju skaits ir lielāks uz kritalām ar lielu diametru ( $p=0,01$ ) un ar skābu mizas reakciju ( $p=0,03$ ). Kopējā sūnu stratēģiju bagātība būtiski neatšķiras starp pētītajām augu sabiedrībām.

Analizēta pētīto faktoru saistība ar katru no konstatētajām stratēģijām atsevišķi (18.pielik.). Sūnas ar *daudzgadīga strestoleranta palicēja* stratēģiju (AIC=130,4) vairāk sastopamas uz kritalām ar skābu mizas reakciju ( $p=0,009$ ). Sugu skaits sūnām ar *daudzgadīga palicēja* stratēģiju (AIC=248) ir lielāks uz kritalām ar bāzisku mizas reakciju ( $p=0,01$ ). Abu minēto stratēģiju bagātība būtiski neatšķiras starp pētītajām augu sabiedrībām.

Sūnas ar *daudzgadīga konkurenta* stratēģiju (AIC=313,8) vairāk sastopamas uz garākām kritalām ( $p<0,0001$ ). Šīs stratēģijas bagātība parauglaukumā ir lielāka bērzu un melnalkšņu augu sabiedrībā, bet mazāka apšu un ozolu-liepu sabiedrībā. Sugu skaits sūnām ar *īslaicīgas ceļotājsugas* stratēģiju (AIC=125,6) ir lielāks uz kritalām ar skābu mizas reakciju ( $p=0,0001$ ). *Īslaicīgu ceļotājsugu* bagātība ir lielāka ozolu-priežu augu sabiedrībā. Sugas ar *pioniera* stratēģiju (AIC=269,5) biežāk sastopamas uz kritalām ar lielu diametru ( $p=0,01$ ). *Pionieru* sugu bagātība ir lielāka bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā, bet mazākā apšu mežā. Sūnas ar *daudzgadīgas ceļotājsugas* stratēģiju (AIC=234,6) vairāk sastopamas uz garām kritalām ( $p=0,06$ ). *Daudzgadīgu ceļotājsugu* bagātība ir lielāka egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā. Sūnas ar *kolonizētāja* stratēģiju (AIC=212,3) ir vairāk uz kritalām ar lielu diametru ( $p=0,002$ ) un ar skābu mizas reakciju ( $p<0,0001$ ). *Kolonizētāju* sugu bagātība ir mazāka uz kritalām parauglaukumos ozolu augu sabiedrībā.

### 3.3. VISPĀRĒJS MORICŠALAS EPIGEISKO BRIOFĪTU RAKSTUROJUMS

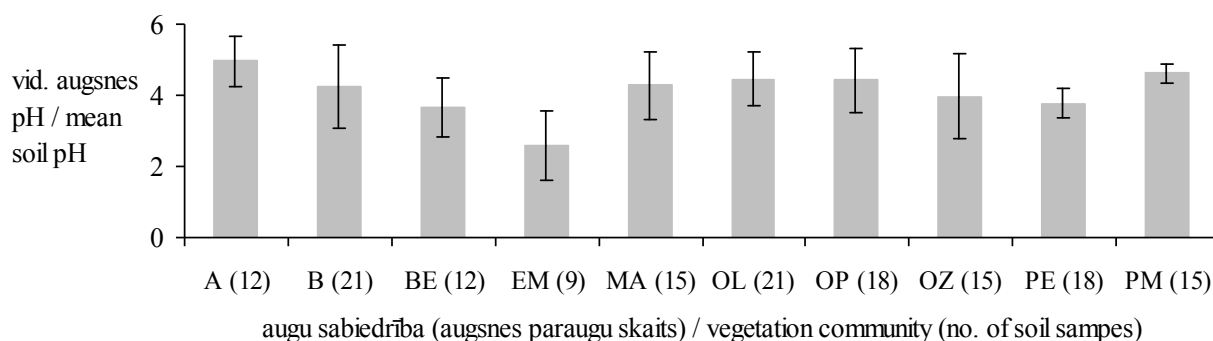
Moricšalā ierīkoti 263 augsnes mikroparauglaukumi. Kopā konstatētas 82 sūnu sugas (14 aknu un 68 lapu sūnas), piecas no tām retas, aizsargājamas vai iekļautas DMB indikatoru sarakstā (19.pielik.). Biežāk sastopamās sūnu sugas uz augsnes ir *Hypnum cupressiforme* (99 atradnes) un *Brachythecium rutabulum* (88 atradnes). Pārējās sugas nav konstatētas biežāk par 50 reizēm. Tikai viena atradne noteikta 24 sūnu sugām. Vidēji katrā augsnes mikroparauglaukumā atrastas 3,4 sugas.

Tālāk analizēta pētīto faktoru (augšnes pH, attālums līdz tuvāk augošajam kokam, šī koka suga, augu sabiedrība) ietekme uz epigeisko sūnu sugu bagātību.

#### 3.3.1. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no augsnes reakcijas pētītajās augu sabiedrībās

Augsnes paraugs netika ievākts katrā mikroparauglaukumā, bet trīs brīvi izvēlētās vietās no parauglaukuma. No šiem mērījumiem aprēķināta parauglaukuma un attiecīgās augu sabiedrības vidējā pH vērtība. Vidējā augsnes reakcija visās augu sabiedrībās ir 4,2.

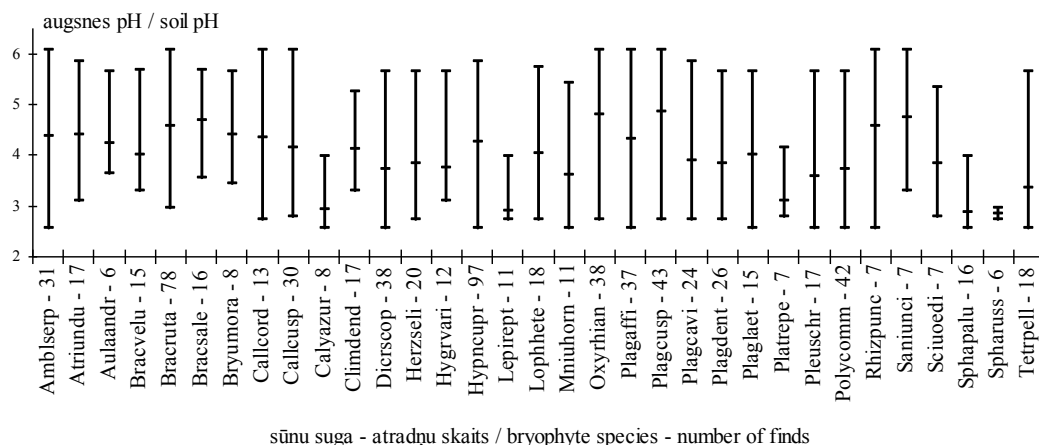
Bāziskākā augsne noteikta 3. *melnalkšņu* parauglaukumā (pH=6,1), bet skābākā 4. *egļu-melnalkšņu* parauglaukumā (pH=2,6). Augu sabiedrības līmenī bāziskākā augsne ir apšu un platlapju-melnalkšņu mežā (attiecīgi vid. pH vērtība 5,0 un 4,6), bet skābākā – egļu-melnalkšņu un bērzu-egļu mežā (attiecīgi vid. pH vērtība 3,0 un 3,7) (3.22.att.).



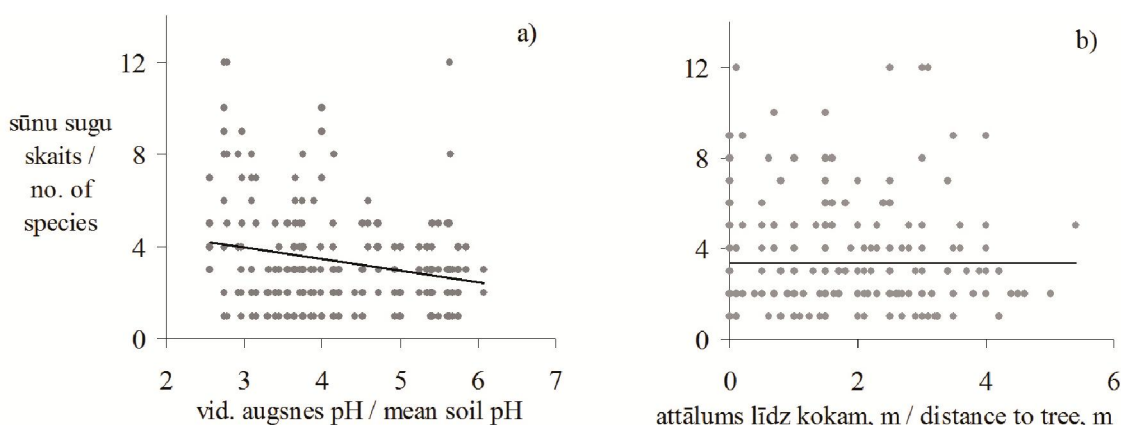
3.22. attēls. Augšnes reakcija pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze).

Figure 3.22. Soil reaction in studied vegetation communities (standard deviation is shown).

Biežāk sastopamajām sugām analizēta sastopamība dažādā augsnes pH amplitūdā (3.23.att.). Puse no šīm sugām, piemēram, *Amblystegium serpens*, *Calliergon cordifolium* un *Plagiomnium affine* neuzrāda saistību ar noteiktu augsnes reakciju un sastopamas plašā trīs un vairāku vienību amplitūdā. Izteikti šaura sastopamības niša raksturīga *Sphagnum russowii* (0,23 vienības). Atsevišķas sugas sastopamas uz bāziskākas augsnes, piemēram, *Aulacomnium androgynum*, *Brachythecium salebrosum* un *Sanionia uncinata*, bet citas – uz skābākas augsnes, piemēram, *Calypogeia azurea*, *Lepidozia reptans* un *Platygyrium repens*.



3.23. attēls. Epigeisko sūnu sugu sastopamība (min, vidējā un max vērtība) atkarībā no augšnes pH. Attēlotas sugas, kas atrastas >5 reizes. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 19. pielikumā.  
 Figure 3.23. Epigeous bryophyte species occurrence dependent on soil pH (min, average and max values are shown). Only those species recorded in more than five soil micro-sample plots are included. Species abbreviations given in Appendix 19.



3.24. attēls. Saistība starp epigeisko sūnu sugu skaitu mikroparauglaukumā un augšnes pH vērtību (a) un attālumu līdz tuvāk augošajam kokam (b) (atzīmēta lineārās regresijas līkne).  
 Figure 3.24. Relationships between total epigeous bryophyte species richness in micro-sample plot and soil pH (a) and distance to the nearest growing tree (b). Linear regression trendline is shown.

Kopējais sugu skaits cieši negatīvi saistīts ar augšnes pH (korelācijas koeficients = -0,155;  $p=0,012$ ) (3.24.att.). Lielākais kopējais sugu skaits (10 vai 12 sugas) konstatēts sešos mikroparauglaukumos ar vidējo augšnes pH vērtību robežās no 2,7 līdz 4,0.

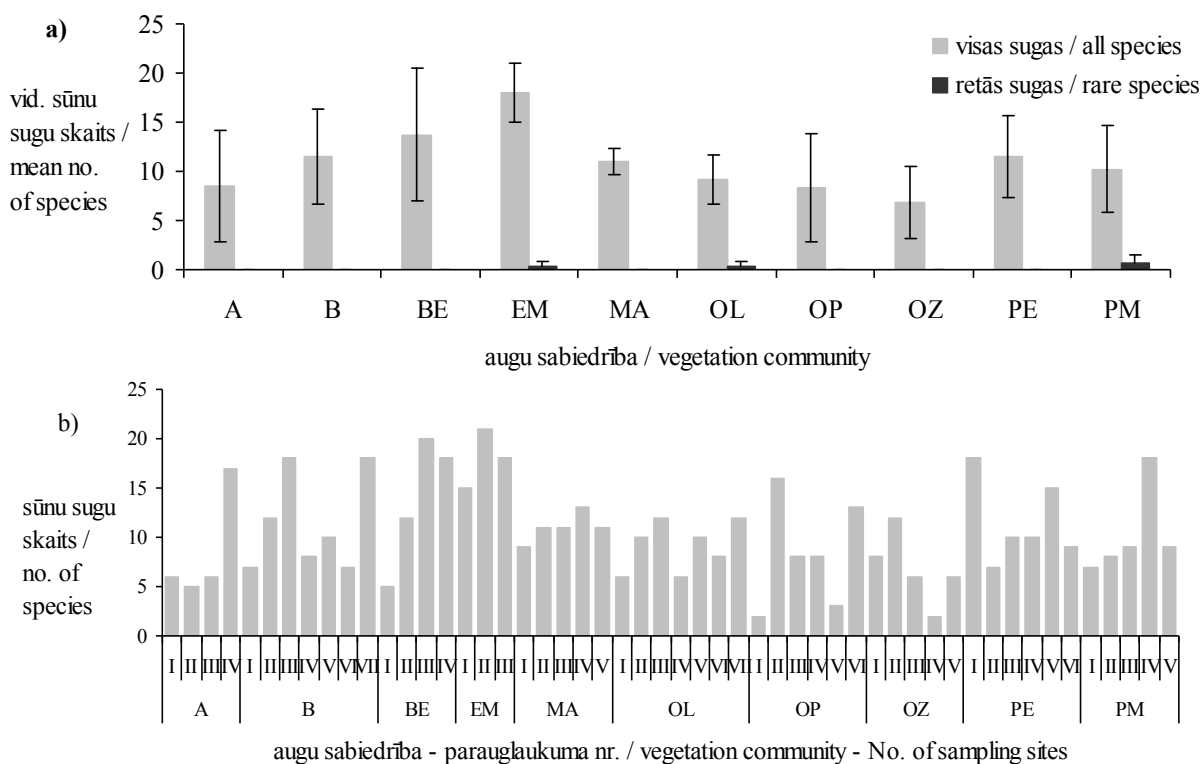
### 3.3.2. Sūnu sugu sastopamība atkarībā no attāluma līdz mikroparauglaukumam tuvāk augošajam kokam un šī koka sugas

Lai pārbaudītu hipotēzi, ka epigeisko sūnu sugu bagātība saistīta ar attālumu līdz tuvāk augošajam kokam un šī koka sugu, veikti atbilstoši mērījumi un novērojumi. Vidējais attālums no mikroparauglaukuma līdz tuvāk augošajam kokam ir 1,6 m. No visiem

mikroparaugļaukumiem 38 atrodas tieši pie koka (0 m attālumā), bet divi ierīkoti tālāk par 5 m no tuvāk augošā koka. Četri mikroparaugļaukumi, kuros visos noteikts lielākais sūnu sugu skaits, 12 sugas, katrs atrodas dažādā attālumā no tuvāk augošā koka – no 0,1 m līdz 3 m attālumam. Mikroparaugļaukumi, kuros noteikta tikai viena sūnu suga, atrodas gan tieši pie koka, gan vairāk nekā 4 m attālumā. Kopumā nav novērota būtiska korelācija starp kopējo sūnu sugu skaitu mikroparaugļaukumā un attālumu līdz tuvāk augošajam kokam (korelācijas koeficients=-0,004; p=0,951) (3.24.att.).

### 3.3.3. Epigeiskās sūnas pētītajās augu sabiedrībās

Lielākā sugu bagātība noteikta bērzu un platlapju-egļu (37 sugas), un egļu-melnalkšņu mežā (36 sugas), bet vidēji lielākais sugu skaits konstatēts egļu-melnalkšņu mežā (3.25.att.).



3.25. attēls. Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB epigeisko indikatorsugu skaits (vidējās vērtības) pētītajās augu sabiedrībās (norādīta standartnovirze) (a) un kopējais sūnu sugu skaits pētītajos augsnes paraugļaukumos (b).

Figure 3.25. Number of total and rare, protected and WKH epigeous indicatorspecies (mean values) in studied vegetation communities (standard deviation is shown) (a) and number of total species richness on forest floor in studied sampling sites (b).

Mazākais sugu skaits noteikts ozolu un apšu augu sabiedrībās (attiecīgi 17 un 22 sugas). Reto un aizsargājamo sugu bagātība ir zema, septiņās sabiedrībās nav atrasta neviena suga ar aizsardzības statusu. Visvairāk, trīs sugas, noteiktas platlapju-melnalkšņu mežā.



Parauglaukumu līmenī lielākā epigeisko sūnu sugu bagātība noteikta 2. *egļu-melnalkšņu* meža parauglaukumā un 3. *egļu-bērzu* meža parauglaukumā (attiecīgi 21 un 20 sugas) (3.25.att.). Tām seko seši parauglaukumi no vairākām augu sabiedrībām, kuros noteiktas 18 sūnu sugas. Sugām nabadzīgākie ir 1. *ozolu-priežu* meža parauglaukums un 4. *ozolu* meža parauglaukums (abos noteiktas divas sugas), un 5. *ozolu-priežu* parauglaukums ar trim sugām.

Trīs sūnu sugas noteiktas visās augu sabiedrībās (*Amblystegium serpens*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum commune*), un sešas sugas iztrūkst tikai vienā no pētītajām sabiedrībām (*Brachythecium rutabulum*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium cavifolium*, *P. denticulatum*, *P. laetum*). No visām sugām 22 ir atrastas tikai kādā vienā augu sabiedrībā, piemēram, *Mnium stellare* un *Jamesoniella autumnalis* tikai platlapju-melnalkšņu mežā, *Calypogeia neesiana* un *Thuidium delicatulum* tikai platlapju-egļu mežā, *Pellia endiviifolia* un *Dicranum majus* tikai egļu-melnalkšņu mežā.

Ar MRPP analīzi salīdzināts sūnu sugu sastāvs starp augu sabiedrībām, konstatētas būtiskas atšķirības ( $A=0,049$ ,  $p<0,0001$ ) (3.4.tab.).

**3.4. tabula. p-vērtības, kas aprēķinātas starp parauglaukumiem ar MRPP analīzi pēc epigeisko sūnu sugu sastāva katrā augu sabiedrībā.**

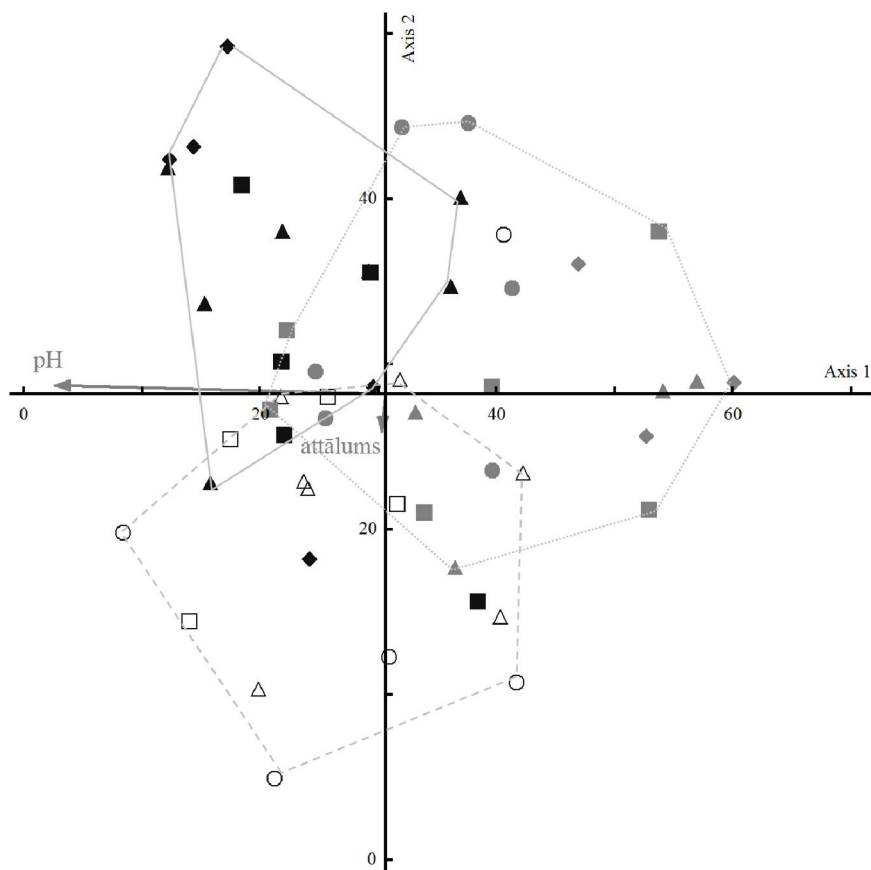
**Table 3.4. p-values for the MRPP pairwise comparisons among the sampling sites after epigeous bryophyte species composition for each vegetation community.**

	A	B	BE	EM	MA	OL	OP	OZ	PE	PM
A	-	0,13	0,11	0,01	0,02	0,59	0,1	0,39	0,14	0,86
B	0,13	-	0,02	0,001	0,39	0,04	0,06	0,004	0,14	0,27
BE	0,11	0,02	-	0,56	0,006	0,06	0,05	0,02	0,46	0,07
EM	0,01	0,001	0,56	-	0,005	0,002	0,004	0,004	0,15	0,01
MA	0,02	0,39	0,006	0,005	-	0,005	0,009	0,008	0,03	0,09
OL	0,59	0,04	0,06	0,002	0,005	-	0,31	0,29	0,73	0,89
OP	0,1	0,06	0,05	0,004	0,009	0,31	-	0,03	0,47	0,13
OZ	0,39	0,004	0,02	0,004	0,008	0,29	0,03	-	0,06	0,15
PE	0,14	0,14	0,46	0,15	0,03	0,73	0,47	0,06	-	0,38
PM	0,86	0,27	0,07	0,01	0,09	0,89	0,13	0,15	0,38	-

### 3.3.4. Epigeisko sūnu sugu un augu sabiedrību DCA ordinācija

DCA ordinācijā iekļauti 52 parauglaukumi (3.26.att.) un 62 konstatētās sūnu sugas (3.27.att.). Parauglaukumi neveido koncentrētus klasterus, tomēr starp tiem pastāv noteiktas saistības. Zem ordinācijas ass centra izvietoti parauglaukumi no trim augu sabiedrībām – apšu, ozolu-liepu un ozolu (3.26.att., *baltie simboli apvilkti ar raustītu līniju*). Tie ir sausi meži ar salīdzinoši nabadzīgāko epigeisko sūnu sugu skaitu parauglaukumā. Sūnu sugas, kas

konstatētas tikai šajās augu sabiedrībās, ir maz, piemēram, *Homalothecium sericeum* un *Dicranum fuscescens*.



3.26. attēls. Epigeisko parauglaukumu DCA ordinācija pēc augu sabiedrības.  $n_{\text{paraugi}}=52$ ,  $n_{\text{sugas}}=62$ . Eigenvērtība Axis1=0,403; Axis2=0,243.

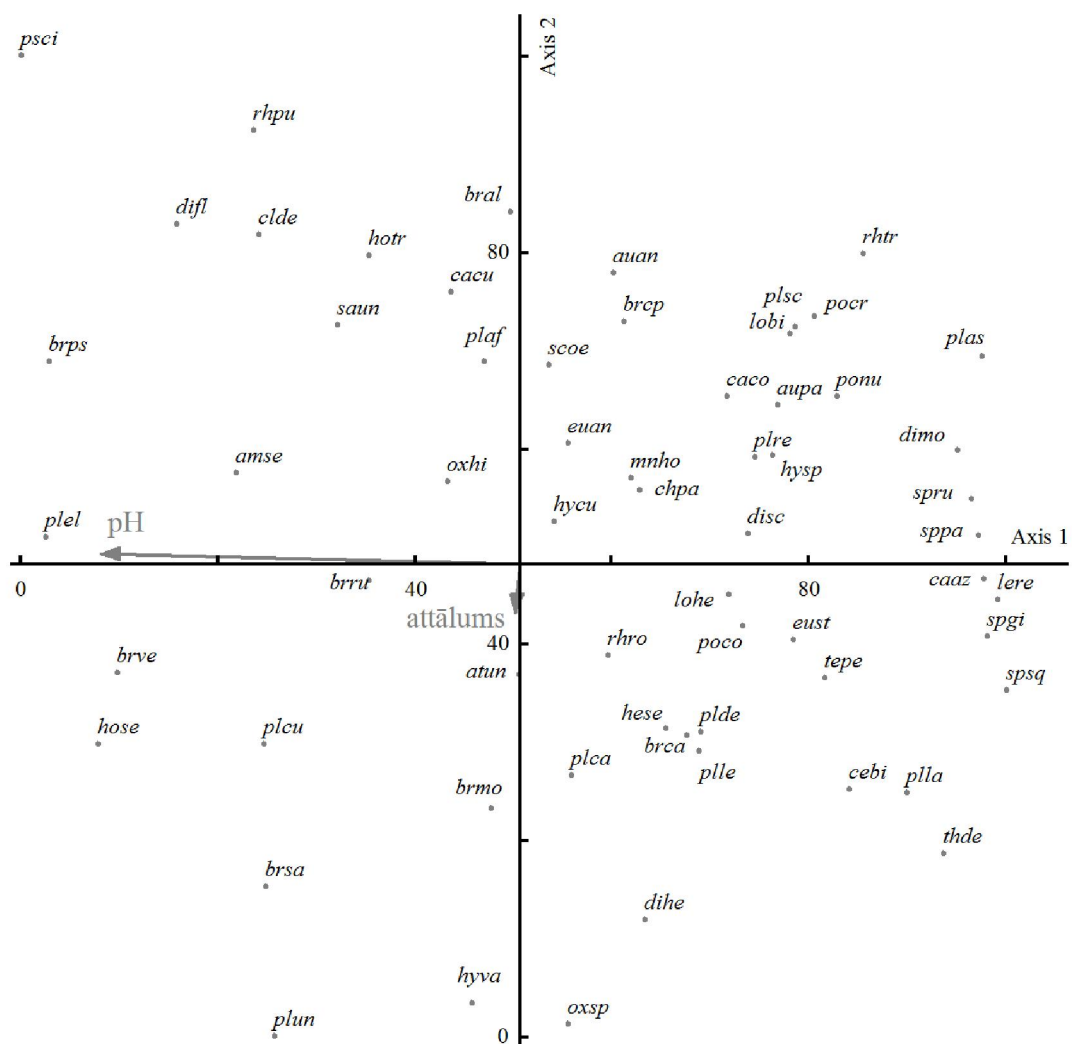
Figure 3.26. DCA ordination of 52 epigeous sampling sites showing vegetation communities. Eigenvalue for Axis1=0,403 and for Axis2=0,243.

Apzīmējumi. Augu sabiedrība: □—apšu; △—ozolu-liepu; ○—ozolu; ▲—bērzu-egļu; ◆—egļu-melnalkšņu; ●—ozolu-priežu; ■—platlapju-egļu; ▲—bērzu; ◆—melnalkšņu; ■—platlapju-melnalkšņu. Vektori: pH—vidējā augsnes pH vērtība parauglaukumā; attālums—vidējais attālums līdz tuvāk augošajam kokam.

Notes. Vegetation community: □—aspen; △—oak-lime; ○—oak; ▲—birch-spruce; ◆—spruce-black alder; ●—oak-pine; ■—nemoral-spruce; ▲—birch; ◆—black alder; ■—nemoral-black alder. Vector: pH—mean soil pH from sampling site; attālums—mean distance to the nearest tree in sampling site.

Virs ordinācijas centra koncentrēti parauglaukumi no trim augu sabiedrībām – melnalkšņu, bērzu un platlapju-melnalkšņu (3.26.att., *melnie simboli apvilkti ar nepārtrauktu līniju*). Tie ir salīdzinoši mitrākie meži, un ir vidēji bagāti pēc sūnu sugu skaita. Vairākas sūnu sugas, kas konstatētas augu sabiedrībās no šī klastera, citās sabiedrībās Moricsalā ir reti sastopamas, piemēram, *Bryum pseudotriquetrum*, *Climacium dendroides*, *Pseudobryum cinclidioides* un *Sanionia uncinata*.

Trešajā klasterī ietilpst četras augu sabiedrības – bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu, ozolu-priežu un platlapju-egļu (3.26.att., *pelēkie simboli apvilkti ar punktotu līniju*). Tās ir vidēji mitras sabiedrības ar ļoti bagātīgu epigeisko sūnu sugu skaitu. *Dicranum montanum*, *Lepidozia reptans*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* un piecas *Sphagnum* ģints sugas bieži sastopamas šajās augu sabiedrībās, bet citās ir reti konstatētas.



3.27. attēls. Epigeisko sūnu sugu DCA ordinācija.  $n_{\text{paraugi}}=52$ ,  $n_{\text{sugas}}=62$ . Eigenvērtība Axis1=0,403; Axis2=0,243. Sugu nosaukumu abreviatūru skaidrojums 19. pielikumā.

Figure 3.27. DCA ordination of 62 epigeous bryophyte species. Eigenvalue for Axis1=0,403 and for Axis2=0,243. Species abbreviations given in Appendix 19.

Apzīmējumi. Vektori: pH—vidējā augsnes pH vērtība parauglaukumā; attālums—vidējais attālums līdz tuvāk augošajam kokam parauglaukumā.

Notes. Vector: pH—mean soil pH from sampling site; attālums—mean distance to the nearest tree in sampling site.

Ordinācijas plaknes labajā pusē izvietoti parauglaukumi no trešā klastera. Tās ir sugām bagātas augu sabiedrības, ko apstiprina koncentrētais sugu izvietojums DCA sugu ordinācija (3.27.att.). Šajos parauglaukumos ir salīdzinoši skāba augsne (3.22.att.), uz ko norāda gan

vektors, gan sūnu sugas, piemēram, *Calypogeia azurea*, *Lepidozia reptans* un *Sphagnum* ģints sūnas. Ordinācijas plaknes kreisajā pusē izvietotas sūnu sugas, kas uzrāda saistību ar bāziskāku augsnes reakciju, piemēram, *Brachythecium salebrosum* un *Sanionia uncinata*.

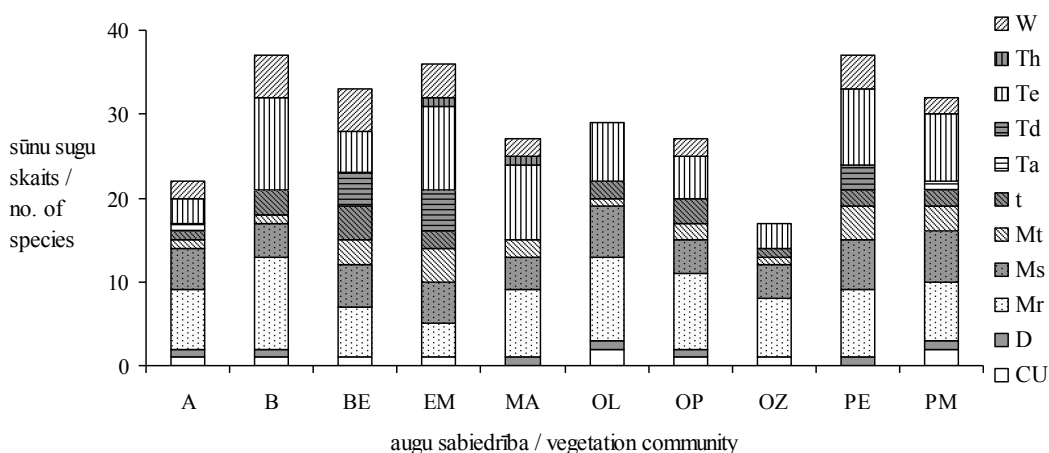
Ordinācijas otro asi var izskaidrot ar mitruma gradientu. Zem ordinācijas centra izvietoti parauglaukumi no pirmā klastera ar sausākajām augu sabiedrībām un sausumizturīgākām sūnu sugām, piemēram, *Thuidium delicatulum*, *Plagiomnium undulatum* un *Atrichum undulatum*. Ordinācijas plaknes augšdaļā izvietoti parauglaukumi no otrā klastera ar mitrākajām augu sabiedrībām, uz ko norāda attiecīgas sūnu sugas – *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Plagiochila asplenoides* un citas.

### 3.3.5. Epigeisko sūnu GLMM analīze

Kopējo sūnu sugu bagātību parauglaukumā uz augsnes izskaidro modelis ar vienu faktoru – mikroparauglaukumam tuvāk augošā koka sugu (AIC=302,5) (21.pielik.). Lielāka sūnu bagātība ir parauglaukumos, kas ierīkoti tuvu eglei un āra bērzam, bet mazāka – parauglaukumos pie liepas. Kopējā epigeisko sūnu bagātība būtiski neatšķiras starp pētītajām augu sabiedrībām, un tā nav saistīta ar augsnes reakciju.

### 3.3.6. Epigeisko sūnu dzīves formas

Augsnes parauglaukumos kopā noteiktas 11 sūnu dzīves formas (19.pielik., 3.28.att.). Ar sugu skaitu bagātākās formas ir *augsta velēna*, *raupjš klājiens* un *gluds klājiens* (attiecīgi 20, 14 un 11 sugas), bet *liels cinis*, *vijums* un *lapoņveida klājiens* katrs pārstāvēts ar divām sugām. Nevienā augu sabiedrībā nav noteiktas visas dzīves formas. Visvairāk, deviņas formas, konstatētas apšu, egļu-melnalkšņu un platlapju-melnalkšņu meža tipos, bet vismazāk – ozolu mežā (sešas dzīves formas).



3.28. attēls. Epigeisko sūnu sugu skaits pa dzīves formām pētītajās augu sabiedrībās.

Figure 3.28. Distribution of epigeous bryophyte life-forms in studied vegetation communities.

Četras sūnu dzīves formas (*augsta velēna, raupjš, gluds un pavedienveida klājiens*) atrastas visās desmit augu sabiedrībās, *zema velēna* nav konstatēta tikai melnalkšņu mežā. *Vijums un lapoņveida klājiens* katrs sastopami tikai divās augu sabiedrībās.

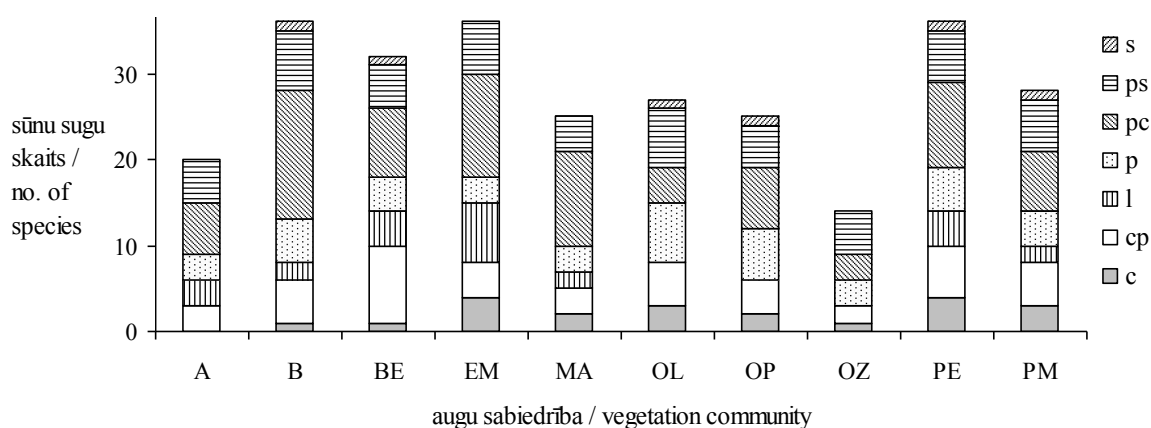
Pēc GLMM analīzes rezultātiem konstatēts, ka kopējo dzīves formu bagātību augsnes mikroparauglaukumos izskaidro vistuvāk augošā koka suga (modeļa AIC=507,3) (20.pielik.). Lielāks dzīves formu skaits noteikts mikroparauglaukumos, kas ierīkoti tuvu kļavai, eglei, āra bērzam vai pīlādzim, bet mazāks – lazdas, liepas, melnalkšņa vai ozola tuvumā.

Atsevišķi analizēta katras dzīves formas saistība ar pētītajiem faktoriem (20.pielik.). Sugu skaits sūnām ar *pavedienveida klājiena* dzīves formu (AIC=158,9) ir lielāks mikroparauglaukumos ar skābu augsnes reakciju ( $p=0,03$ ). Sūnas ar *pavediena* dzīves formu (AIC=165,4) ir mazāk sastopamas mikroparauglaukumos, kas ierīkoti netālu no ozola. Sugu bagātība sūnām ar *zemas velēnas* formu (AIC=145,8) ir lielāka mikroparauglaukumos ar skābāku augsnes reakciju ( $p=0,04$ ). *Zemas velēnas* sugu bagātība uz augsnes ir zemāka, ja netālu aug lazda. *Sfagnu* (AIC=70,1) bagātība ir lielāka mikroparauglaukumos ar skābu augsnes reakciju ( $p=0,0006$ ). *Sfagni* konstatēti trīs augu sabiedrībās, un vairāk sastopami bērzu-egļu sabiedrībā nekā egļu-melnalkšņu vai platlapju-egļu mežā.

Sugu bagātība sūnām ar *liela ciņa, raupja klājiena, lapoņveida klājiena, vijuma, gluda klājiena, augstas velēnas un kokveida formu* nav statistiski būtiski saistīta ar kādu no pētītajiem faktoriem.

### 3.3.7. Epigeisko sūnu dzīves stratēģijas

Augsnes parauglaukumos noteiktas septiņas sūnu dzīves stratēģijas, piecām sugām tā nav uzrādīta nepietiekamas informācijas dēļ (19.pielik.). Sugām bagātākā stratēģija ir *daudzgadīgi konkurenti* ar 23 sugām, bet *īslaicīgas ceļotājsugas* pārstāvētas tikai ar vienu sugu, *Atrichum undulatum*.



3.29. attēls. Epigeisko sūnu sugu skaits pa stratēģijām pētītajās augu sabiedrībās.

Figure 3.29. Distribution of epigeous bryophyte life-strategies in studied vegetation communities.

Četrās augu sabiedrībās (bērzu, bērzu-egļu, platlapju-egļu, platlapju-melnalkšņu) konstatētas visas noteiktās sūnu dzīves stratēģijas (3.29.att.). Četras stratēģijas sastopamas visās pētītajās augu sabiedrībās – *pionieri*, *daudzgadīgi palicēji*, *daudzgadīgi konkurenti* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji*.

Pēc GLMM analīzes rezultātiem (21.pielik.) secināts, ka kopējo sūnu stratēģiju bagātību mikroparaugukumā izskaidro tuvāk augošā koka suga (AIC=491,3). Lielāka stratēģiju bagātība ir, ja tuvumā aug kļava, āra bērzs vai egle, bet mazāka, ja tuvāk augošais koks ir lazda, liepa vai ozols. Lai noteiktu pētīto faktoru saistību ar katras stratēģijas bagātību augsnes mikroparauglukumos, tās analizētas atsevišķi (21.pielik.). Sūnas ar *daudzgadīga konkurenta stratēģiju* (AIC=285,9) lielākā skaitā sastopamas, ja tuvumā aug egle, melnalksnis vai āra bērzs, bet mazākā – pie lazdas, liepas vai ozola. Mikroparauglukumos ar skābāku augsni ir lielāka *kolonizētāju* (AIC=131,4) un *daudzgadīgu strestolerantu palicēju* (AIC=250,5) sugu bagātība (attiecīgi  $p=0,016$  un  $p=0,014$ ). Sūnas ar *daudzgadīgas ceļotājsugas stratēģiju* (AIC=141,9) vairāk sastopamas egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā.

Sugu bagātība sūnām ar *pioniera*, *daudzgadīga palicēja* un *īslaicīgas ceļotājsugas* stratēģiju nav būtiski saistīta ar pētītajiem faktoriem.

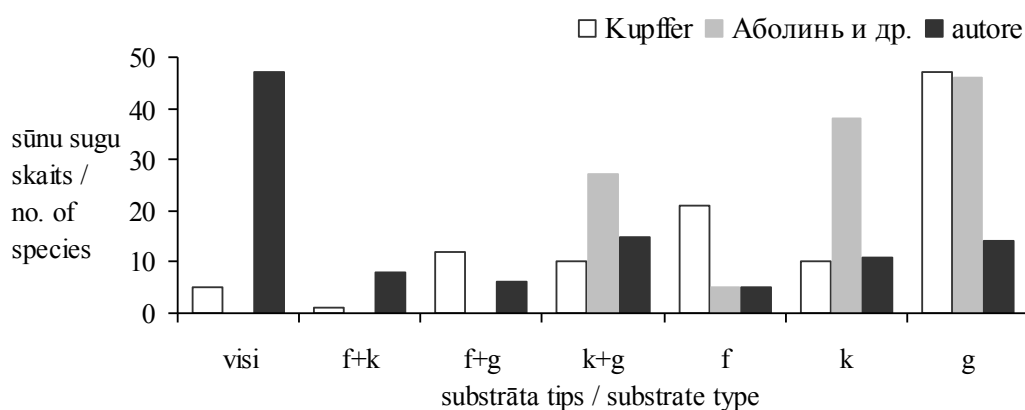
### 3.4. SŪNU SUGU SASTĀVA IZMAIŅAS MORICSAĻĀ PĒDĒJO 100 GADU LAIKĀ

Kopā trīs pētījumos (Kupffer 1931, Аболинь и др. 1979, autores dati) Moricsalā konstatētas 156 sūnu sugas (27 aknu un 129 lapu sūnas) (22.pielik.). Gandrīz puse no sugām, 67 sugas, atrastas visos izpētes periodos. Līdzīgs sugu skaits konstatēts tikai kādā vienā no pētījumiem – 12 sugas Kupferam (piemēram, *Amblystegium subtile*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Orthotrichum gymnostomum*), 13 Āboliņai (piemēram, *Lophocolea minor*, *Plagiothecium nemorale*, *Eurhynchiastrum pulchellum*), 16 autorei (piemēram, *Bryum rubens*, *Cladopodiella fluitans*, *Fissidens taxifolius*). Kopā atrastas 19 retas un aizsargājamas sugas, deviņas no tām konstatētas visos izpētes periodos (piemēram, *Metzgeria furcata*, *Antitrichia curtipendula*, *Plagiothecium latebricola*). Kopējā reto un aizsargājamo sugu bagātība Kupfera pētījumā ir 13 sugas (*Preissia quadrata* un *Hypnum imponens* noteiktas tikai šajā periodā), Āboliņai 11, bet autorei 17 sugas (*Barbilophozia attenuata*, *Jungermannia leiantha*, *Dicranum viride* un *Zygodon baumgartneri* noteiktas tikai šajā pētījumā).

#### 3.4.1. Sūnu sugu bagātība uz substrātiem Moricsalā dažādos pētījuma periodos

Lielākā daļa Moricsalā noteikto sugu (90 sugas) ir substrāta ģenerālisti un sastopamas uz visiem vai diviem no pētītajiem trim substrātiem, piemēram, *Hylocomium splendens*, *Lepidozia reptans* un *Sanionia uncinata*. No visām sugām 56 ir substrāta speciālisti un

saistītas ar kādu vienu substrātu (70 % no tām ar augsni). Piemēri obligātajām epifītiskajām sugām ir *Anomodon attenuatus*, *Dicranum viride*, *Orthotrichum gymnostomum*, obligātajām epiksīlajām sugām – *Hypnum imponens*, *Barbilophozia attenuata*, *Riccardia latifrons*. Piemēri sugām, kas obligāti saistītas ar augsni, ir *Bryum*, *Pohlia*, *Polytrichastrum* un *Sphagnum* ģints pārstāvji. Reto un aizsargājamo sūnu sugu substrāta preference ir vienlīdzīga – noteiktas desmit ģenerālistes un deviņas ar substrātu obligāti saistītas sugas. Visvairāk reto un aizsargājamo sugu konstatētas tikai uz dzīvu koku mizas vai uz kralālām (uz katra četras sugas), vai uz abiem šiem substrātiem (piecas sugas).



### 3.30. attēls. Sūnu sugu bagātība uz pētītajiem substrātiem.

**Figure 3.30. Distribution of bryophyte species on studied substrate types.**

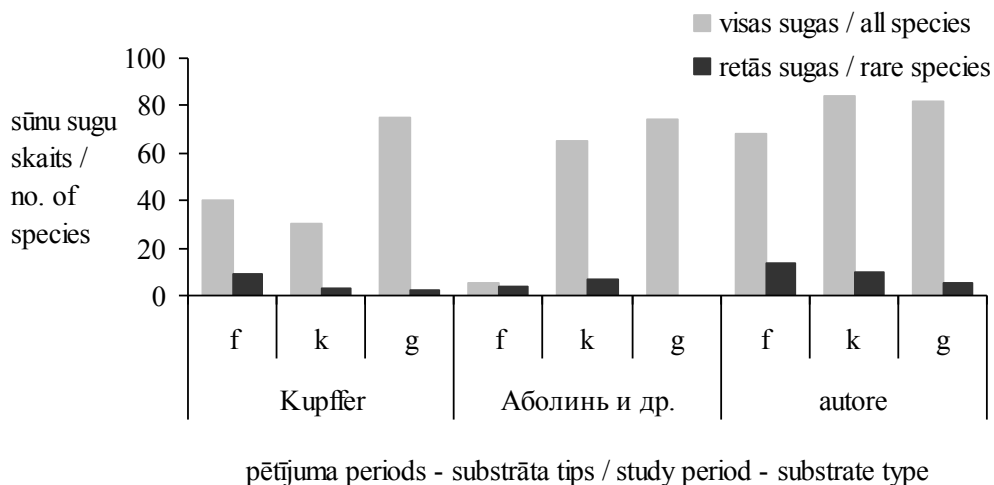
*Apzīmējumi. Substrāta tips: visi—sastopama uz visiem substrātiem; f+k—sastopama tikai uz dzīviem kokiem un uz kralālām; f+g—sastopama tikai uz dzīviem kokiem un uz augsnes; k+g—sastopama tikai uz kralālām un uz augsnes; f—tikai epifītisks; k—tikai epiksīls; g—tikai epigeisks.*

*Notes. Substrate type: visi—found on all substrates; f+k—found on living trees and on logs only; f+g—found on living trees and on soil only; k+g—found on logs and on soil only; f—epiphytic only; k—epixylic only; g—epigeous only.*

Autores pētījumā lielākā daļa sugu (43 %) konstatētas uz visiem trim substrātiem vai uz kādiem diviem no substrātu tipiem (26 % sugu). Savukārt abos senākajos pētījumos attiecīgie rādītāji ir zemāki (Kupferam 5 % un 21 % sugu, Āboliņai 0 % un 23 %) (3.30.att.). Pretēja situācija konstatēta substrāta speciālistu sugu sadalījumā – Kupfera pētījumā 70 % sugu, Āboliņas pētījumā 76 %, bet autores pētījumā tikai 27 % no visām sugām noteiktas uz kāda viena substrāta tipa.

Katrā no izpētes periodiem sugu bagātība uz dažādiem substrātiem atšķiras (3.31.att.). Kupfera pētījumā lielākais sugu skaits noteikts uz augsnes (75 sugas), Āboliņa gandrīz vienādu sugu skaitu konstatējusi uz kralālām un uz augsnes (attiecīgi 65 un 74 sugas). Šīs disertācijas ietvaros ievākto sugu skaits ir līdzīgs uz visiem pētītajiem substrātiem. Atšķiras reto un aizsargājamo sūnu sugu sastopamība pa izpētes periodiem. Kupfera un šī darba

ietvaros visvairāk reto sugu konstatētas uz dzīvu koku mizas (attiecīgi 9 un 14 sugas), bet Āboliņas pētījumā – uz kritālām (7 sugas).



**3.31. attēls. Kopējais un reto, aizsargājamo un DMB indikatorsugu skaits trīs pētījuma periodos uz dažādiem substrātiem.**

**Figure 3.31. Number of total and rare, protected and WKH indicatorspecies in three study periods on different substrate types.**

*Apzīmējumi. Pētījuma periods: Kupffer—1909-1931; Аболинь и др.—1973-1979; autore—2008-2010. Substrāta tips: f—epifītisks; k—epiksīls; g—epigeisks.*

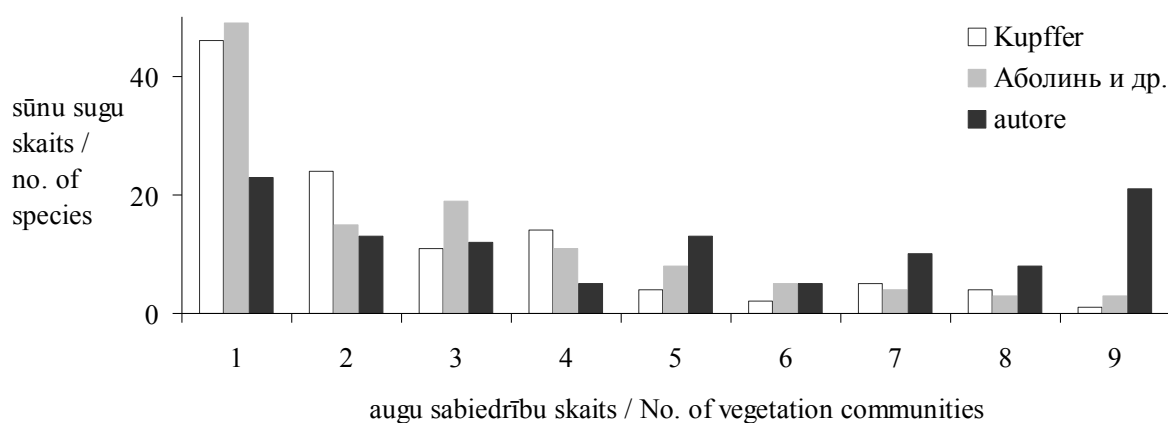
*Notes. Study period: Kupffer—1909-1931; Аболинь и др.—1973-1979; autore—2008-2010. Substrate type: f—epiphytic; k—epixylic; g—epigeous.*

### 3.4.2. Sūnu sugu sastāva izmaiņas pētītajās augu sabiedrībās

Dažādos izpētes periodos 29 sūnu sugas konstatētas visās deviņās augu sabiedrībās, piemēram, *Dicranum montanum*, *Herzogiella seligeri* un *Plagiomnium cuspidatum*, un 14 sugas astoņās augu sabiedrībās, piemēram, *Cephalozia bicuspidata*, *Metzgeria furcata* un *Ptilium crista-castrensis*. No visām sugām 28 sastopamas tikai kādā vienā augu sabiedrībā, piemēram, *Fissidens taxifolius*, *Orthotrichum affine* un *Sphagnum magellanicum*, un 21 suga tikai kādās divās augu sabiedrībās, piemēram, *Anomodon attenuatus*, *Neckera complanata* un *Thuidium tamariscinum*.

Analizējot atsevišķi katru izpētes periodu (3.32.att.), abos senākajos pētījumos lielākā daļa sugu noteiktas vienā augu sabiedrībā (Kupferam 41 %, Āboliņai 42 % sugu), un visās augu sabiedrībās atrasts neliels sugu skaits (Kupferam 1 %, Āboliņai 3 % sugu). Šī darba ietvaros sugu sastopamība ir izlīdzināta, un gandrīz vienāds sugu skaits konstatēts tikai vienā vai visās pētītajās augu sabiedrībās (attiecīgi 21 % un 19 % sugu).





3.32. attēls. Sūnu sugu izplatība pa augu sabiedrībām dažādos pētījuma periodos.

Figure 3.32. Bryophyte species distribution in vegetation communities in different study periods.

Vidējais sugu skaits augu sabiedrībā Kupfera un Āboliņas pētījumos ir līdzīgs (attiecīgi 32,33 un 36,56 sugas), bet autore noteikusi divkārt lielāku vidējo sugu skaitu augu sabiedrībā (61,44 sugas). Pēc sugu skaita bagātākie meža tipi Kupfera pētījumā ir egļu-melnalkšņu un platlapju-melnalkšņu mežā (attiecīgi 51 un 49 sugas), Āboliņas darbā bērzu-egļu un egļu-melnalkšņu mežā (attiecīgi 64 un 50 sugas), bet šīs disertācijas ietvaros bērzu un ozolu-liepu meža tipi mežā (attiecīgi 74 un 63 sugas) (3.5.tab.).

Lielākais reto un aizsargājamo sūnu sugu skaits visos pētījuma periodos noteikts ozolu-liepu augu sabiedrībā (Kupferam 6 sugas, Āboliņai 5, autorei 13 sugas) (3.5.tab.). Kupfera un Āboliņas pētījumā vairākās augu sabiedrībās nav atrasta neviena suga ar aizsardzības statusu (attiecīgi divās un četrās augu sabiedrībās). Šīs disertācijas ietvaros retās un aizsargājamās sūnu sugas konstatētas visās augu sabiedrībās, katrā vidēji 6,8 sugas. Senākajos pētījumos vidējais reto sugu skaits augu sabiedrībā ir zemāks (Kupferam 1,9 sugas, Āboliņai 1,6 sugas).

3.5. tabula. Kopējā sūnu sugu bagātība un sugu skaits, kas konstatētas tikai kādā no pētījuma periodiem dažādās augu sabiedrībās. Reto, aizsargājamo un DMB indikatorsugu skaits norādīts iekavās.

Table 3.5. Distribution of total species richness and number of bryophyte species found exclusively in one study period in relation to studied vegetation communities. In brackets number of rare, protected and WKH indicatorspecies.

Pētījuma periods / Study period	Augu sabiedrība / Vegetation community										Kopā / In total
	B	BE	EM	MA	OL	OP	OZ	PE	PM		
Kupffer	kopā	16	36 (1)	51 (2)	21 (1)	30 (6)	30	28 (2)	30 (1)	49 (4)	111 (13)
	tikai	-	1	2	5 (1)	2 (1)	1	4 (1)	2 (1)	3	12 (2)
Аболинь и др.	kopā	20	64 (3)	50	38	24 (5)	34	24 (1)	43 (2)	32 (3)	117 (11)
	tikai	1	5	2	6	-	-	2	1	1	13
autore	kopā	74 (8)	56 (3)	60 (6)	58 (5)	63 (13)	45 (4)	52 (6)	62 (9)	53 (7)	110 (17)
	tikai	6 (1)	5 (1)	3 (1)	5	7 (2)	5 (1)	4	5 (2)	1	16 (4)
Kopā / In total	83 (8)	93 (5)	93 (6)	85 (6)	78 (15)	62 (4)	69 (8)	87 (11)	88 (9)	156 (19)	

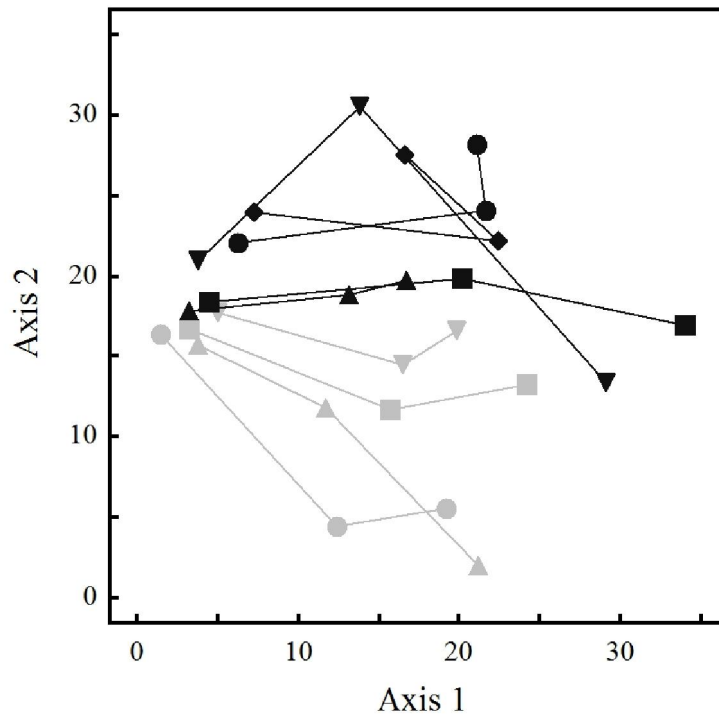
3.5. tabulā redzams to sugu skaits, kas konstatētas tikai kādā vienā pētījuma periodā. Analizējot šīs sugas detalizēti (23.pielik.), secināts, ka tās visvairāk sastopamas melnalkšņu augu sabiedrībā (15 sugas) un gandrīz visas ir obligāti saistītas ar substrātu, galvenokārt ar augsni (22 sugas). Kupfera pētījumā visvairāk šo sugu sastopamas melnalkšņu un ozolu mežā. Tās sugas, ko Kupfers konstatējis melnalkšņu augu sabiedrībā, citās nav sastopamas, savukārt sugas no ozolu meža atrastas arī citur, un divas no tām (*Thuidium assimile*, *T. recognitum*) ir substrāta ģenerālistes.

Tikai Āboliņas pētījumā konstatētās sugas visvairāk sastopamas melnalkšņu un bērzu-egļu augu sabiedrībā. Visas sugas, izņemot *Lophocolea minor* un *Polytrichastrum longisetum*, cieši saistītas ar kādu vienu augu sabiedrību. Visas sugas, izņemot divas epiksīlās sugas *Homomallium incurvatum* un *Plagiothecium nemorale*, atrastas uz augsnes.

Vairāk nekā puse no tikai šīs disertācijas ietvaros atrastajām sugām ir substrāta ģenerālistes un sastopamas vairākās augu sabiedrībās. Visvairāk šo sugu konstatētas ozolu-liepu un bērzu mežā. Atšķirībā no abiem senākajiem pētījumiem, autore konstatējusi Moricsalai jaunas sugas katrā augu sabiedrībā, un tikai vienā sabiedrībā, platlapju-melnalkšņu mežā, to ir mazāk par trim.

Pēc DCA ordinācijas rezultātiem (3.33.att.) secināts, ka augu sabiedrību ietvaros pēc sugu sastāva savstarpēji līdzīgāki ir Kupfera un Āboliņas pētījumu dati. Attālums starp šo pētnieku parauglaukumiem gandrīz visām augu sabiedrībām ir mazāks nekā starp Āboliņas un autores parauglaukumiem, izņemot melnalkšņu un ozolu mežu. Analizējot sūnu sugu sastāvu starp trim pētījuma periodiem katras augu sabiedrības ietvaros, atšķirīgākie ir melnalkšņu un bērzu meži (attiecīgi 1 % un 4 % no visām sugām ir kopīgas visos pētījumos), bet līdzīgākie ir egļu-melnalkšņu, bērzu-egļu un ozolu-priežu meži (attiecīgi 25 %, 24 % un 21 % sugu kopīgas visos pētījumos).

Pēc parauglaukumu izvietojuma ordinācijas plaknē (3.33.att.) var spriest par augu sabiedrību savstarpējo līdzību pēc sūnu sugu sastāva katra pētījuma perioda ietvaros. Kupfera un Āboliņas parauglaukumi izvietoti salīdzinoši izkliedēti gar ordinācijas asīm, norādot uz atšķirīgu sugu sastāvu katrā no augu sabiedrībām. Autores parauglaukumi koncentrēti vienā klasterī ordinācijas plaknes kreisajā pusē, kas liecina par homogēnāku sugu sastāvu visās augu sabiedrībās. Šādus secinājumus apstiprina arī MRPP analīzes rezultāti ( $A=0,09$ ,  $p<0,0001$ ) kur savstarpējā līdzība starp augu sabiedrībām Kupfera pētījumā ir 6,2, Āboliņas pētījumā 6,4, bet starp šīs disertācijas ietvaros pētītajām augu sabiedrībām līdzība ir daudz lielāka 8,7.



3.33. attēls. DCA parauglaukumu ordinācija pēc augu sabiedrības. n=27. Eigenvērtība Axis1=0,255; Axis2=0,194.

Figure 3.33. DCA ordination of 27 sample plots showing vegetation communities. Eigenvalue for Axis1=0,255 and for Axis2=0,194.

Apzīmējumi. Sukcesijas vektors: sākumpunkts—Kupffer 1931; viduspunkts—Аболень и др. 1979; beigu punkts—autore. Augu sabiedrība: ■—bērzu; ◆—bērzu-egļu; ●—egļu-melnalkšņu; ▼—melnalkšņu; ▲—platlapju-melnalkšņu; ▲—ozolu; ●—ozolu-liepu; ■—ozolu-priežu; ▼—platlapju-egļu.

Notes. Successional vectors: starting point—Kupffer 1931; midpoint—Аболень и др. 1979; endpoint—author. Vegetation community: ■—birch; ◆—birch-spruce; ●—spruce-black alder; ▼—black alder; ▲—nemoral-black alder; ▲—oak; ●—oak-lime; ■—oak-pine; ▼—nemoral-spruce.

Secināts, ka DCA ordinācijas pirmā ass skaidro meža ainavas sukcesiju Moricsalā. Ordinācijas plaknes labajā pusē atrodas mozaikveidā izvietotas meža teritorijas, kas mijas ar atklātiem, senāk regulāri ganītiem un pļautiem nogabaliem. Kreisajā pusē koncentrēti parauglaukumi ar salīdzinoši viendabīgu un stabilu mikroklimatu. Ordinācijas otrā ass izskaidro mitruma gradientu – augu sabiedrības ar sausākiem augšanas apstākļiem (3.33.att., *pelēkie simboli*) izvietotas ordinācijas plaknes apakšdaļā, bet mitrākās augu sabiedrības (3.33.att., *melnie simboli*) atrodas augšdaļā.

### 3.4.3. Sūnu dzīves formu bagātības izmaiņas

Trīs pētījuma periodos Moricsalā konstatētās sugas pārstāv 12 sūnu dzīves formas (3.6.tab., 22.pielik.), visas atrastas katrā no pētījumiem. Sugām bagātākās formas ir *augsta*

velēna, gluds klājiens un raupjš klājiens (attiecīgi 29, 25 un 20 sugas). Vismazāk pārstāvēti ir liels cinis, kokveida forma un lapaņveida klājiens (attiecīgi divas, trīs un trīs sugas).

**3.6. tabula. Sūnu sugu skaits pa dzīves formām trīs pētījuma periodos uz dažādiem substrātiem.**

**Table 3.6. Distribution of bryophyte life-forms in study periods on different substrates.**

Dzīves forma / Life-form	Epifīti / Epiphytic			Epiksīli / Epixylic			Epigeīdi / Epigeous			Kopā / In total		
	K	A	S	K	A	S	K	A	S	K	A	S
Te	6	-	11	1	10	15	18	20	20	21	23	21
Ms	11	-	14	10	17	17	6	5	11	20	19	19
Mr	5	-	16	10	12	16	7	11	14	12	16	18
W	4	-	5	1	7	7	14	12	8	16	14	9
t	2	-	5	3	4	5	11	7	7	12	8	10
Mt	0	-	6	4	9	11	5	2	8	6	10	12
Td	0	-	0	0	0	5	7	12	5	7	12	6
cu	7	-	2	0	2	3	1	1	0	7	5	3
Ta	4	-	5	0	2	2	0	0	2	4	4	5
D	1	-	2	0	2	1	3	1	3	3	3	3
CU	0	-	1	0	0	1	2	1	2	2	1	2
Th	0	-	1	1	0	1	1	2	2	1	2	2
Kopā	40	-	68	30	65	84	75	74	82	111	117	110

Arzīmējumi. Pētījuma periods: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—autore.

Notes. Study period: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—author.

Lielākā epifītisko dzīves formu bagātība līdzīgi kā kopējais epifītisko sūnu sugu skaits ir noteikts šīs disertācijas ietvaros (3.6.tab.), kurā pārstāvētas visas formas, izņemot *sfagnus*. Abos senākajos pētījumos epifītisko dzīves formu skaits ir astoņas Kupferam un trīs Āboliņai. Analizējot sugu skaitu katras dzīves formas ietvaros, konstatēts, ka sukcesijas gaitā gandrīz visu dzīves formu bagātība palielinājusies. Lielākās sūnu sugu skaita izmaiņas konstatētas raupjam klājenam, pavedienveida klājenam, augstai velēnai un mazam cinim (vienīgā forma, kuras bagātība laika gaitā samazinājusies).

Lielākā epiksīlo dzīves formu bagātība noteikta šīs disertācijas ietvaros (12 formas), bet Kupfera un Āboliņas pētījuma atsevišķas formas iztrūkst. Visām formām sugu skaits uz kritālām sukcesijas gaitā palielinājies vai mainījies nedaudz. Lielākais sugu pieaugums konstatēts augstai velēnai, gludam un pavedienveida klājenam un *sfagniem*.

Visos pētījuma periodos noteiktas 11 epigeiskās dzīves formas. Sugu skaits dzīves formas ietvaros sukcesijas gaitā ir gan palielinājies (it īpaši *gludam* un *raupjam klājenam*), gan samazinājies (*pavedieniem* un *zamai velēnai*). Atsevišķu dzīves formu bagātība uz

augšnes laika gaitā izteikti variē. Salīdzinot ar Kupfera un autores datiem, Āboliņas pētījumā konstatēts straujš sugu skaita kritums (*pavedienveida klājiens*) vai pieaugums (*sfagni*).

**3.7. tabula. Sūnu dzīves formu bagātība pētītajās augu sabiedrībās dažādos izpētes periodos uz trim substrātiem.**

**Table 3.7. Bryophyte life-form richness in studied vegetation communities in different study periods on three substrate types.**

Augu sabiedrība / Vegetation community	Epifīti / Epiphytic			Epiksīli / Epixylic			Epigeīdi / Epigeous		
	K	A	S	K	A	S	K	A	S
B	-	-	9	-	5	10	6	5	9
BE	1	-	8	5	7	8	7	10	8
EM	-	-	9	5	8	8	9	6	9
MA	-	-	9	1	6	7	8	9	7
OL	2	-	8	4	6	8	6	4	7
OP	-	-	7	4	7	7	7	7	7
OZ	6	-	8	4	9	8	2	1	8
PE	1	-	7	5	8	6	7	5	8
PM	4	-	7	5	6	9	10	3	9

*Apzīmējumi. Pētījuma periods: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—autore.*

*Notes. Study period: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—author.*

Analizēta dzīves formu bagātība katrā pētījuma periodā dažādās augu sabiedrībās (3.7.tab.). Epifītiskās dzīves formas visvairāk pārstāvētas šīs disertācijas ietvaros, kur katrā augu sabiedrībā ir vismaz septiņas formas. Abos senākajos pētījumos vairākās augu sabiedrībās epifītiskās dzīves formas nav noteiktas.

Epiksīlās dzīves formas visvairāk noteiktas šīs disertācijas ietvaros, katrā augu sabiedrībā vidēji 7,9 formas. Mazākā dzīves formu bagātība konstatēta Kupfera pētījumā, vidēji katrā augu sabiedrībā 3,7 formas. Āboliņas pētījumā konstatēta vidēji liela dzīves formu bagātība, vidēji katrā augu sabiedrībā 6,9 formas. Sukcesijas gaitā gandrīz visos meža tipos kopējā dzīves formu bagātība ir palielinājusies, īpaši bērzu un melnalkšņu mežā. Ozolu un platlapju-egļu mežā formu bagātība ir samazinājusies pēc vidējā pētījuma perioda.

Visaugstākā epigeisko dzīves formu bagātība konstatēta šīs disertācijas ietvaros (vidēji augu sabiedrībā 8 formas), kam seko Kupfera pētījums (vidēji 6,9 formas), bet vismazāk dzīves formu sastopamas Āboliņas pētījumā (vidēji 5,6 formas). Sukcesijas gaitā dzīves formu bagātība augu sabiedrības ietvaros variē vai mainās nedaudz. Lielākās dzīves formu skaita izmaiņas konstatētas ozolu un platlapju-melnalkšņu mežā.

### 3.4.4. Sūnu dzīves stratēģiju bagātības izmaiņas

Trīs pētījumos konstatētās sūnas pārstāv astoņas dzīves stratēģijas (3.8.tab., 22.pielik.). No visām sugām 20 nav noteikta stratēģija, jo literatūrā neatradās atbilstoša informācija. Visos pētījuma periodos ir līdzīgs šādu sugu skaits, tādēļ tas neietekmē kopējo datu analīzi. Ar visvairāk sugām pārstāvētā stratēģija ir *daudzgadīgi konkurenti* (33 sugas), bet vismazāk – *bēgļi* (viena suga, *Funaria hygrometrica*). *F. hygrometrica* šīs darba ietvaros konstatēta kultūrainavā, bet apmežotajā salas teritorijā nav atrasta un tādēļ šajā datu analīzē nav iekļauta.

#### 3.8. tabula. Sūnu dzīves stratēģiju sastopamība pētījuma periodos uz dažādiem substrātiem.

**Table 3.8. Distribution of bryophyte life-strategies according to study period and substrate type.**

Stratēģija / Life-strategy	Epifīti / Epiphytic			Epiksīli / Epixylic			Epigeīdi / Epigeous			Kopā / In total		
	K	A	S	K	A	S	K	A	S	K	A	S
pc	3	-	13	4	17	18	22	21	23	26	28	24
l	8	-	10	0	9	14	10	15	10	18	23	16
c	8	-	6	4	6	12	11	11	11	17	15	17
p	10	-	15	4	11	15	8	11	13	16	18	20
cp	3	-	7	6	8	11	7	5	9	9	10	12
ps	4	-	20	9	8	19	5	3	10	11	10	10
s	3	-	2	1	2	3	2	1	1	3	3	3
fu	0	-	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Kopā / In total	39	-	73	28	61	92	66	68	77	101	108	102

*Apzīmējumi. Pētījuma periods: K—Kupffer; A—Аболить и др.; S—autore.*

*Notes. Study period: K—Kupffer; A—Аболить и др.; S—author.*

Uz dzīviem kokiem Kupfera un autores pētījumā noteiktas visas stratēģijas, izņemot *bēgļus*. Sukcesijas gaitā vairākām stratēģijām, it īpaši *daudzgadīgiem konkurentiem* un *daudzgadīgiem strestolerantiem palicējiem*, pieaudzis sugu skaits. Pārējām stratēģijām epifītisko sugu skaits mainījies nedaudz. Ar epiksīlajām sūnām pārstāvētas visas stratēģijas, izņemot *bēgļus* un Kupfera pētījumā arī *daudzgadīgas ceļotājsugas*. Sukcesijas gaitā visu stratēģiju bagātība ir pieaugusi, izņemot *īslaicīgas ceļotājsugas* un *pionierus*, kas ir vienlīdzīgi pārstāvētas visos pētījuma periodos. Epigeisko sūnu stratēģiju skaits ir lielākais starp visiem substrātiem. Abos senākajos pētījumos uz augsnes noteiktas visas astoņas stratēģijas. Sugu skaits katras stratēģijas ietvaros sukcesijas gaitā mainījies nedaudz, lielākās skaita izmaiņas konstatētas *daudzgadīgiem strestolerantiem palicējiem*.

Analizēta sūnu stratēģiju bagātība dažādās augu sabiedrībās katra pētījuma perioda ietvaros (3.9.tab.). Epifītisko sūnu stratēģijas visvairāk pārstāvētas šīs disertācijas ietvaros (vidēji katrā augu sabiedrībā 6,3 stratēģijas). Kupfera pētījumā sūnas konstatētas piecās augu

sabiedrībās, no kurām stratēģijām bagātākie ir ozolu un platlapju-melnalkšņu meži (attiecīgi sešas un piecas stratēģijas; vidēji katrā augu sabiedrībā noteiktas 1,7 stratēģijas).

**3.9. tabula. Sūnu dzīves stratēģiju bagātība pētītajās augu sabiedrībās dažādos izpētes periodos uz trim substrātiem.**

**Table 3.9. Bryophyte life-strategy richness in studied vegetation communities in different study periods on three substrate types.**

Augu sabiedrība / Vegetation community	Epifīti / Epiphytic			Epiksīli / Epixylic			Epigeīdi / Epigeous		
	K	A	S	K	A	S	K	A	S
B	-	-	7	-	5	7	4	3	7
BE	1	-	7	6	7	7	6	6	7
EM	-	-	6	6	7	7	8	5	6
MA	-	-	7	2	6	7	5	6	6
OL	2	-	7	5	6	7	7	6	6
OP	-	-	6	6	7	7	7	6	6
OZ	6	-	5	4	6	7	2	2	5
PE	1	-	6	6	6	7	7	4	7
PM	5	-	6	6	5	7	7	3	7

*Arzīmējumi. Pētījuma periods: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—autore.*

*Notes. Study period: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—author.*

Epiksīlās sūnas visos pētījuma periodos konstatētas visās augu sabiedrībās, izņemot bērzu mežu Kupfera pētījumā, kurā salīdzinoši nabadzīgs stratēģiju skaits noteikts arī melnalkšņu un ozolu mežā. Lielākā sūnu stratēģiju bagātība noteikta autores darbā, kur visās augu sabiedrībās noteiktas septiņas stratēģijas. Augsta stratēģiju bagātība konstatēta arī Āboliņas pētījumā (vidēji katrā augu sabiedrībā 6,1 stratēģijas).

Augsnes sūnu stratēģiju bagātība ir līdzīgi augsta visos pētījuma periodos. Kupfera pētījumā egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā noteiktas visas astoņas sūnu stratēģijas, bet ozolu mežā tikai divas (*daudzgadīgi palicēji* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji*). Āboliņas pētījumā atsevišķās augu sabiedrībās (ozolu, bērzu, platlapju-melnalkšņu) stratēģiju bagātība ir zema, noteiktas divas vai trīs stratēģijas, taču vairākās augu sabiedrībās sastopamas sešas stratēģijas. Šīs disertācija ietvaros visās augu sabiedrībās noteiktas vairāk par piecām stratēģijām, un vidējais stratēģiju skaits augu sabiedrībā ir augstākais starp pētījuma periodiem (Kupfers noteicis vidēji 5,9 stratēģijas, Āboliņa vidēji 4,6, autore vidēji 6,3 stratēģijas augu sabiedrībā).

Salīdzinot sūnu stratēģiju bagātību starp trim pētījuma periodiem četrās augu sabiedrībās – divām, kas pēc sugu sastāva ir līdzīgākās starp trim pētījumiem (egļu-melnalkšņu un bērzu-egļu mežs), un divām, kas pēc sugu sastāva atšķiras visvairāk (bērzu un

melnalkšņu mežs), konstatēts, ka augu sabiedrībās, kurās visos trīs pētījuma periodos bijis mežs (egļu-melnalkšņu un bērzu-egļu), sugu skaits vairāku sūnu stratēģiju ietvaros starp pētījumiem būtiski neatšķiras (3.10.tab.). Izņemot sūnas ar *kolonizētāja* un *daudzgadīga konkurenta* stratēģiju, kas biežāk konstatētas Āboliņas pētījumā bērzu-egļu augu sabiedrībā, un salīdzinoši mazākais *daudzgadīgu palicēju* skaits Kupfera pētījumā.

**3.10. tabula. Sūnu sugu skaits pa dzīves stratēģijām četrās augu sabiedrībās dažādos izpētes periodos.**

**Table 3.10. Number of bryophyte species within life-strategies in four vegetation communities in different study periods.**

Stratēģija / Life-strategy	Augu sabiedrība / Vegetation community											
	EM			BE			B			MA		
	K	A	S	K	A	S	K	A	S	K	A	S
c	4	4	6	1	8	3	3	1	8	3	5	4
cp	8	8	10	8	7	11	1	5	10	2	3	8
fu	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-
s	1	1	2	1	1	3	-	1	3	1	-	2
l	9	9	11	10	14	9	-	-	9	-	7	8
p	6	7	8	2	6	8	-	3	11	-	4	8
pc	15	15	14	8	17	14	11	7	20	7	9	16
ps	4	4	8	5	7	7	-	2	9	2	4	8

*Apzīmējumi. Pētījuma periods: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—autore.*

*Notes. Study period: K—Kupffer; A—Аболень и др.; S—author.*

Senāk plautajās augu sabiedrībās (bērzu un melnalkšņu mežos) kopējais sūnu sugu skaits visu stratēģiju ietvaros Kupfera laikā ir zemāks nekā autores pētījumā (3.10.tab.). Atsevišķām stratēģijām vismazākais sugu skaits noteikts Āboliņas pētījumā (*kolonizētājiem* un *daudzgadīgiem konkurentiem*). Abu senāko pētījumu ietvaros nav novērota izteikta vienkāršāko stratēģiju dominance.



## 4. DISKUSIJA

### 4.1. BRIOFĪTU BAGĀTĪBA MORICSAĻĀ ATKARĪBĀ NO PĒTĪTO SUBSTRĀTU PARAMETRIEM UN AUGŠANAS APSTĀKĻIEM

#### *Epifītiskie briofīti Moricsalā*

Epifītisko sūnu sugu daudzveidībā liela nozīme ir heterogēnam koku sugu sastāvam mežaudzē. Noteiktām koku sugām raksturīgas līdzīgas mizas īpašības (piemēram, mizas reakcija, mizas rievu dziļums, ūdens uzsūkšanas spēja), tādēļ tās nodrošina specifisku sūnu sugu klātbūtni, kas nav pielāgojušās augšanai uz citām, atšķirīgākām, koku sugām (Fritz et al. 2009b). Arī Moricsalā ievāktie dati norāda, ka koku sugas un to grupas savstarpēji būtiski atšķiras pēc kopējā un reto, aizsargājamo un DMB indikatorsugu skaita un sugu sastāva. Moricsalā pēc mizas reakcijas izšķirtas trīs koku sugu grupas – bāziskās koku sugas (osis, apse, kļava), vidēji skābās sugas (ozols, āra bērzs, melnalksnis, liepa) un skābās sugas (priede, egļe). Šīs koku sugas ir līdzīgas grupu ietvaros arī pēc epifītisko sūnu sugu sastāva (izņemot āra bērzu un melnalksni, kas ir līdzīgāki priedei, nevis ozolam un liepai). Koku sugas no pirmajām divām grupām nodrošina lielu kopējo un reto un aizsargājamo epifītisko sūnu sugu bagātību Moricsalā, turklāt katra – ar atšķirīgu sūnu sugu sastāvu. Savukārt uz koku sugām ar skābāko mizas reakciju (abas skujkoku sugas) noteikts zemākais epifītisko sūnu sugu skaits (3.1.1., 3.1.4.nod.). Līdzīgus rezultātus ieguvuši arī citi autori (Mills & Macdonald 2005), akcentējot lapu koku nozīmi mežaudzē.

Īpaši jāuzsver oša klātbūtne mežaudzē, jo uz pētītajiem kokiem konstatēts lielākais sūnu sugu skaits attiecīgajā parauglaukumā (ozolu-liepu, platlapju-melnalkšņu un melnalkšņu augu sabiedrībās), salīdzinot ar pārējām koku sugām. Uz oša noteikts salīdzinoši lielākais vidējais sūnu sugu skaits uz koka. Iespējams, osis boreo-nemorālajos mežos pilda līdzīgu funkciju epifītu daudzveidības nodrošināšanā kā apse boreālajos mežos (Hedenås et al. 2003, Madžule et al. 2011). Arī dabas liegumā Cieceres ezera sala uz oša konstatēts lielākais vidējais sūnu sugu skaits uz koka, salīdzinot ar četrām pārējām pētītajām koku sugām (Strazdiņa 2010).

Atsevišķos pētījumos uzsvērtā liela koka apkārtmēra nozīme bagātīgas epifītiskās sūnu sugu daudzveidības nodrošināšanā, jo uz koka ar lielu virsmas laukumu sūnām un to diasporām pieejams vairāk brīvas vietas augšanai nekā uz maziem kokiem (Boudreault et al. 2008). Lai arī šī darba rezultāti uzrāda būtisku pozitīvu korelāciju starp visu koku stumbra apkārtmēru un kopējo sūnu sugu skaitu uz koka (3.1.2.nod.), šī korelācija ir ļoti zema.

Pēc sūnu vienlaidus seguma augstuma mērījumiem uz koka dažādās debespusēs secināts, ka Moricsalā tas būtiski neatšķiras (3.1.3.nod.). Šādi rezultāti ir pretrunā ar bieži popularizēto uzskatu, ka sūnas uz koka stumbra galvenokārt atrodamas ziemeļu pusē. Tas

pamatojams ar netraucētu un biezu mežaudzi, kurā epifītiskās sūnas parasti sastopamas uz koka stumbra visās debespusēs (Coote et al. 2007). Tā kā parauglaukumi arī tajās augu sabiedrībās, kas atrodas tuvu Moricsalas piekrastei, ierīkoti pēc iespējas tālāk no salas perifērijas, lielākā daļa pētīto koku raksturojami kā meža vidienē augoši, nevis atstatus vai atklāti. Iespējams, ja pētījumā iekļautu krastmalā augošos kokus, novērotu ciešāku saistību ar debespusi. Taču arī šajā gadījumā noteicošais faktors nebūtu relatīvā debespuse, bet gan gaismas intensitāte un vēja virziens, kas ietekmē sūnu attīstību (Glime & Hong 2002).

Sūnu seguma augstums uz stumbra uzrāda būtisku pozitīvu saistību ar kopējo sūnu sugu skaitu uz koka. Mežos mērenajā klimata zonā epifītiskās sūnas galvenokārt sastopamas uz stumbra līdz 2 m augstumam, galvenokārt pie koka pamatnes. Tur ir sūnām piemērotāki fotosintezēšanas apstākļi (zema gaismas intensitāte, augsts gaisa mitrums) un lielāka varbūtība sekmīgi konkurēt ar citām sugām (Fritz 2009). Kad visa virsma pie koka pamatnes ir aizņemta, tolerantākas sūnu sugas kolonizē stumbru arvien augstāk. Tas izskaidro, kādēļ uz kokiem ar augstu sūnu segumu sastop vairāk sugu, jo katra ieņem savu nišu atkarībā no koka vertikālā gradienta. Turklāt lielāks sugu skaits uz stumbra varētu nodrošināt aizsardzību pret izžūšanu un uzturēt mitrāku mikroklimatu. Samazinoties sūnu seguma augstumam, samazinātos arī kopējais sūnu sugu skaits uz stumbra (Löbel & Rydin 2009).

#### *Sūnas uz kritālām Moricsalā*

Līdzīgi kā citos plaša apjoma pētījumos boreālajos un boreo-nemorālajos mežos arī Moricsalā lielākā kopējā, tai skaitā reto un aizsargājamo sūnu sugu bagātība noteikta uz atmirušās koksnes, salīdzinot ar pārējiem substrātiem. Tas saistāms ar atmirušās koksnes īpašībām – tā ilgāk saglabā ūdeni nekā dzīvu koku stumbrs (Mills & Macdonald 2004) un nav pārklāta ar tik blīvu lapu un nobiru slāni kā augsne (Humphrey et al. 2002). Uz dažāda vecuma kritālām ar atšķirīgu sadalīšanās pakāpi var novērot sugu sabiedrību sukcesiju no tipiskām epifītiskām sugām uz epiksīlām un vēlāk uz tipiskām epigeiskām sūnu sugām, kā rezultātā pieaug kopējais sugu skaits uz atmirušās koksnes teritorijā (Harmon et al. 1986, Ódor & van Hees 2004, Botting & De Long 2009). Tādēļ sūnu sugu sastāvs bieži ir līdzīgs uz kritālām un uz dzīvu koku mizas (Mills & Macdonald 2005) un uz kritālām un augsnes (Lee & Sturgess 2001). Moricsalā uz kritālām konstatētās sūnu sugu sabiedrības satur proporcionāli līdzīgu tipisko epiksīlo sūnu (15 %), kritalu un epifītisko sūnu (11 %) un kritalu un epigeisko sūnu (18 %) sugu skaitu (56 % sugu noteiktas uz visiem substrātiem). Uz pārējiem substrātiem raksturīga atsevišķas grupas dominance.

Kā bija paredzams, Moricsalā kopējais sugu skaits uz atmirušās koksnes pozitīvi saistīts ar kritalu garumu un diametru (3.2.2.nod.). Tas pamatojams ar lielu kritalu lēnāku sadalīšanās

ātrumu (Harmon et al. 1986, Humphrey et al. 2002). Lielām kritalām pozitīvs aspekts ir arī nišu heterogenitāte (Crites & Dale 1998) un lielāks virsmas laukums, kas tādejādi palielina apdzīvojamo platību (Ódor et al. 2006).

Moricsalā konstatēta negatīva saistība starp kopējo sūnu sugu skaitu uz kritalām un mizas reakciju (3.2.1.nod.). To var skaidrot ar faktoru mijiedarbību. Lai arī pētītajām kritalām netika noteikta ne koka suga, ne sadalīšanās pakāpe, iespējams, bāziskāko lapu koku sugu kritalas ir ar mazāku diametru, bet vidēji skābo un skābāko koku sugas – ar lielāku diametru (it īpaši priede un ozols). Ņemot vērā, ka skuju koku kritalas sadalās lēnāk (Harmon et al. 1986) nekā platlapju kokiem, tās nodrošina ilgāk pieejamu substrātu sūnām, tādejādi veicinot lielāku kopējo sugu bagātību.

#### *Moricsalas augsnes sūnas*

Salīdzinot ar dzīvu koku mizu un kritalām, meža augu sabiedrībās Moricsalā uz augsnes konstatēts lielākais skaits substrāta speciālistu sugu (17 % no visām uz augsnes konstatētajām sugām). Uz dzīvu koku stumbru pamatnes un uz kritalām vēlākās sadalīšanās pakāpēs bieži raksturīgas tipiskas augsnes sūnas. Savukārt uz augsnes tipiski epifīti vai epiksīli nespēj attīstīties substrātam specifisku īpašību dēļ, piemēram, pastāvīgu traucējumu, blīva nobiru slāņa (Márialigeti et al. 2009) un lielākas gaismas intensitātes dēļ (Tinya et al. 2009).

Kopējo sūnu sugu bagātību uz augsnes izskaidro pētītajam mikroparauglaukumam tuvāk augošā koka suga. Skuju koki un sīklapainās koku sugas kā āra bērzs un melnalksnis rada pozitīvu ietekmi, bet platlapju koku sugu, piemēram, liepas, kļavas un lazdas klātbūtne izraisa epigeisko sūnu sugu skaita samazināšanos. Tas pamatojams ar lapu koku radīto lielo lapu nobiru slāni, pastiprinātu noēnojumu un samazinātu nokrišņu daudzumu – visi šie faktori negatīvi ietekmē augsnes sūnu attīstību (Richards 1954, Márialigeti et al. 2009). Šie secinājumi izskaidro, kādēļ pētījumā uz cita ezera salas (Strazdiņa 2010) vismazākā sūnu sugu bagātība noteikta uz augsnes. Epigeiskās sūnas Ozolu salā sastopamas tikai vietās, kur konstatēti traucējumi pēc koka izgāšanās, kas ir saskaņā ar citu autoru pētījumu secinājumiem (Peterson & Pickett 1995, Jonsson & Esseen 1998, Mills & Macdonald 2004).

Uz augsnes konstatēts otrs lielākais kopējais sūnu sugu skaits, taču reto un aizsargājamo sugu skaits uz augsnes ir vismazākais starp trim substrātu tipiem. Turklāt, visas retās un aizsargājamās epigeiskās sūnu sugas konstatētas gan uz dzīvu koku mizas, gan uz kritalām.

Novērota tendence, ka lielāka augsnes sūnu sugu bagātība Moricsalā sastopama uz skābākas augsnes (3.3.1.tab.). Tas ir pretrunā ar vairumu citu pētījumu rezultātiem, ko var skaidrot ar atšķirīgiem pētītajiem mežu tipiem. Piemēram, Vellak et al. (2003) pētījums veikts egļu mežā, kurā raksturīga skābāka augsne nekā boreo-nemorālā mežā, kā rezultātā nelielu

bāziskākas augsnes laukumu klātbūtne nodrošina jaunu nišu homogēnajā ainavā un veicina sugu bagātību. Moricsalā augsnes reakcija ir variabla atkarībā no augu sabiedrības un reljefa īpatnībām (Grošinskis 1932, Аболинь и др. 1979). Iespējams, noteicošais faktors ir nevis relatīvā augsnes reakcija, bet vaskulāro augu radītā konkurence ar sūnām – vietās, kur augsne ir skābāka, vaskulārie augi sastopami mazāk.

#### *Sūnu sugu bagātība pētītajās augu sabiedrībās*

Uz visiem substrātiem sastopamo sūnu sugu daudzveidība izteikti atšķiras atkarībā no augšanas apstākļiem, ko nosaka augu sabiedrība, kurā parauglaukumi ierīkoti. Bagātīgākās sūnu sugu sabiedrības uz visiem substrātiem Moricsalā konstatētas parauglaukumos bērzu, egļu-melnalkšņu un melnalkšņu augu sabiedrībās (klasificēti kā meži uz mitrām augsnēm (Laiviņa & Laiviņš 1980)), bet nabadzīgākās – apšu, ozolu un ozolu-priežu augu sabiedrībās (meži uz sausām augsnēm) (3.1.5., 3.2.3., 3.3.3.tab.). Sūnu preference mitrākam mikroklimatam pierādīta vairākos pētījumos, piemēram, Perhans et al. (2007), Økland et al. (2008). Ūdens ir izšķirošais faktors sūnu vairošanās procesā (vīrišķās dzimumšūnas pie sievišķajiem dzinumiem nokļūst tikai ūdens vidē (Schofield 1985)), kā arī sūnu, it īpaši aknu sūnu augšanā.

Pozitīvs apstāklis, kas sekmē briofītu sugu bagātību, ir arī dažādu mikronišu heterogenitāte, kas īpaši raksturīga mitrākās augu sabiedrībās. Minētajās trīs augu sabiedrībās ar lielāko sūnu sugu skaitu parauglaukumos raksturīgs neregulārs mikroreljefs ar ciņiem un padziļinājumiem, atklātas augsnes laukumi, daudzveidīgs koku sugu sastāvs, kas iekļauj gan lapu, gan skuju kokus, un dažādi atmirušās koksnes veidi (kritālas, celmi, sausokņi).

Mežaudzes homogenitāte izskaidro apšu augu sabiedrības nabadzīgo briofītu sugu skaitu. Moricsalā apses izklīdēti sastopamas visās augu sabiedrībās, bet neliela izdeguma vietā izveidojusies monodominanta apšu audze, kā arī atsevišķas mistrotas apšu-liepu audzes salas piekrastē (Kupffer 1931). Kā minēts iepriekš, boreālajos mežos lielākā epifītisko sūnu sugu bagātība sastopama uz apses (Hedenås et al. 2003). Arī Moricsalā uz apsēm, kas aug mistrotā ozolu-priežu mežā, konstatēts lielākais sugu skaits, salīdzinot ar pārējiem kokiem. Monodominantajās apšu audzēs vidējais sūnu sugu skaits uz koka ir salīdzinoši augsts, taču kopējā briofītu sugu bagātība šajā augu sabiedrībā ir neliela, jo uz visām apsēm sastopamas līdzīgas sugu sabiedrības. Šie rezultāti apstiprina iepriekš apgalvoto par heterogēnas mežaudzes nozīmi kopējās briofītu sugu bagātības uzturēšanā.

Retās, aizsargājamās un DMB indikatorsugas sastopamas uz visiem substrātiem, it īpaši uz dzīvjiem kokiem un ozolu-liepu augu sabiedrībā. To var pamatot ar šī meža ilglaicību jeb kontinuitāti, kas ir viens no izšķirošajiem nosacījumiem reto sugu sastopamībai mežaudzē

(Fritz & Brunet 2010). Jau pirms 100 gadiem Kupfers (1931) uzsvēra šīs augu sabiedrības izcilās īpašības, akcentējot koku sugām bagātu koku stāvu.

Ozolu salā lielākais sūnu sugu skaits noteikts sausā mežā ar ozolu un liepu (Strazdiņa 2010). Šajā mežā raksturīgi koki ar lielāko diametru, kas norāda uz meža kontinuitāti. Arī šie rezultāti norāda uz piemērota substrāta nozīmi sūnu bagātībā, ja mikroklimate nav tik labvēlīgs sūnu attīstībā (Fritz & Brunet 2010).

#### 4.2. SŪNU FUNKCIONĀLO GRUPU SASTOPAMĪBA MORICHSALĀ UZ DAŽĀDIEM SUBSTRĀTIEM PĒTĪTAJĀS AUGU SABIEDRĪBĀS

##### *Sūnu dzīves formas Morichsalā*

Morichsalā uz trim pētītajiem substrātiem kopā pārstāvētas divpadsmit sūnu dzīves formu sistēmā iekļautās grupas, izņemot *vēdekļveida formu*, kas galvenokārt sastopama mitros, noēnotos biotopos uz dzīvu koku mizas (Mägdefrau 1969, Kürschner 2004), un *nokarenu formu*, kas visbiežāk raksturīga tropiskos un subtropiskos lietus mežos (Bates 1998). Sugām bagātākās dzīves formas Morichsalas augu sabiedrībās līdzīgi kā Glime & Hong (2002), González-Mancebo & Losada-Lima (2003) un Benavides et al. (2004) pētījumos ir *gluds klājiens*, *raupjš klājiens* un *augsta velēna* (3.1.8., 3.2.6., 3.3.6.nod.). Visas minētās dzīves formas norāda uz vidēji mitriem augšanas apstākļiem (Gimingham & Birse 1957). Lapu sūnām ar *raupja klājiena* dzīves formu raksturīga izvērsta stumbra un zaru morfoloģija, bet aknu sūnas ar *gluda klājiena* dzīves formu parasti cieši pieguļ substrātam, lai izvairītos no izžūšanas (Bates 1998, Song et al. 2011). Visā Morichsalas teritorijā klājiena dzīves formu bagātīgi pārstāv lapu sūnas no *Amblystegium*, *Brachythecium* un *Plagiothecium* ģints, kā arī biežāk sastopamā suga uz salas *Hypnum cupressiforme*. Uz vairākām kritālām dominējošās sugu sabiedrības veido aknu sūnas ar *gluda klājiena* formu, bet uz dzīvu koku mizas šo dzīves formu pārstāv *Neckera* un *Homalia* ģints sūnas.

Sūnas ar *augstas velēnas* formu piemērotas nepastāvīgi mitrām vietām, jo blīvā dzinumū izvietojuma dēļ spēj velēnā ilgstoši uzkrāt kapilāro ūdeni (Mägdefrau 1969). *Dicranum*, *Fissidens*, *Polytrichum* ģints un *Mniaceae* dzimtas sugas Morichsalā galvenokārt pārstāv sūnas ar *augstas velēnas* formu. Tās bagātīgi sastopamas uz visiem substrātiem visās augu sabiedrībās, sugu skaita maksimumu sasniedzot uz augsnes un egļu-melnalkšņu un melnalkšņu mežos.

Lielākā daļa Morichsalā konstatēto sūnu ar *pavediena* dzīves formu ir substrāta ģenerālisti – sastopamas uz visiem pētītajiem substrātiem. Sūnas ar *pavediena* formu veido dominējošo sūnu stāvu sausos priežu mežos (Seim et al. 1955), arī Morichsalā tādas sūnas kā

*Pleurozium schreberi* un *Thuidium delicatulum* bieži sastopamas sausajās augu sabiedrībās, it īpaši platlapju-egļu mežā. Tomēr biežāk sūnas ar *pavediena* formu sastopamas mitrākos meža tipos (González-Mancebo & Losada-Lima 2003, Benavides et al. 2004), jo šīs dzīves formas tipiskā morfoloģiskā pazīme – izvērsti zari – norāda, ka sūnām nepieciešami pastāvīgi mitri apstākļi, kur tās var sekmīgi attīstīties (Bates 1998). Tas izskaidro *Calliergon cordifolium* un *Calliergonella cuspidata* dominēšanu Moricsalā augu sabiedrībās uz mitrām augsnēm (bērzu, bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu mežos).

Sūnas ar *pavedienveida klājiena* formu visbiežāk sastopamas noēnotās un pastāvīgi mitrās vietās (Birse 1958b), un galvenokārt tā raksturīga aknu sūnām. Kā prognozēts, lielākā *pavedienveida klājiena* bagātība Moricsalā ir uz kritālām (Kushnevskaya 2007) – puse no visām konstatētajām aknu sūnām uz atmirušās koksnes pārstāv šo dzīves formu. Atsevišķas sugas ir substrāta ģenerālisti, piemēram, *Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus pallescens* un *Lophocolea heterophylla*. Kopējais sugu skaits sūnām ar *pavedienveida klājiena* formu uz visiem substrātiem ir lielāks, ja substrātam ir zemāka reakcija. Sūnu sporu dīgšanai nepieciešami bāziski apstākļi, tomēr uz substrātiem ar augstu ūdensnoturību kā kritālas vēlākās sadalīšanās pakāpēs, piemērota ir arī skābāka vide (Wiklund & Rydin 2004).

*Zemas velēnas* dzīves formai raksturīgs kompakts dzinumumu sakopojums, kā rezultātā šīs formas pārstāvji bieži sastopami atklātās, sausās vietās (Gimingham & Birse 1957), bieži uz vertikālām virsmām, piemēram, akmeņiem (Vieira et al. 2012). Sūnas ar *zemas velēnas* formu pielāgojušās mikronišām, piemēram, šaurām rievām koku mizā, kurās citas dzīves formas nespēj attīstīties (Lang & Murphy 2012). Moricsalā *zemas velēnas* dzīves formu pārstāv gan substrāta ģenerālisti kā *Aulacomnium androgynum*, *Dicranum montanum* un *Tetraphis pellucida*, gan substrātam specifiskas sugas. Uz visiem substrātiem šīs dzīves formas sugu bagātība uzrāda pozitīvu saistību ar skābāku substrāta reakciju.

Vairākas sūnu dzīves formas ir substrātam specifiskas. Tipiska epifītiskā forma ir *vijums*, ko Moricsalā pārstāv *Anomodon* un *Antitrichia* ģints sugas. Sūnas ar *vijuma* formu parasti sastopamas uz kokiem un krūmiem mitros un noēnotos mežos (Mägdefrau 1969, Holz et al. 2002, Kürschner 2004). Divas tipiskas epigeiskas dzīves formas ir *sfagni* un *kokveida forma*. *Sfagni* ir dominējošā veģetācija sūnu purvos, kuros raksturīga izteikti skāba ūdens un augsnes (kūdras) reakcija. Tas pamato *sfagnu* sastopamību Moricsalā mitrākajās augu sabiedrībās (bērzu-egļu, egļu-melnalkšņu) parauglaukumos ar zemāko augsnes pH vērtību.

*Kokveida forma* mērenā klimata zonā ir sugām maz pārstāvēta (Birse 1957). Tai raksturīga konkurenta morfoloģija – stiprs stateniski augošs stumbrs ar ložņājošu stumbra pamatni, kas veicina šīs formas izplatību augšanai piemērotos apstākļos. Visbiežāk sūnas ar *kokveida formu* sastopamas mitros, noēnotos mežos uz augsnes, kur nav uzkrājies blīvs koku

lapu nobiru slānis (Bates 1998). Tas izskaidro, kādēļ Moricsalā šīs dzīves formas pārstāvji visbiežāk konstatēti bērzu un melnalkšņu augu sabiedrībā, kur ir pastāvīgi mitra, staigana augsne un neveidojas tik blīvs nobiru slānis kā augu sabiedrībās ar platlapju koku sugām.

Sugām nabadzīgākās formas uz visiem substrātiem Moricsalā ir *liels* un *mazs cinis* un *lapoņveida klājiens*. Sūnas ar *ciņa* dzīves formu raksturīgas sausos un atklātos biotopos (Gimingham & Birse 1957), jo stateniskais stumbru un zaru novietojums pasargā no gaismas staru iekļūšanas dziļi cinī (Bates 1998). Tādēļ sūnas ar *ciņa* formu bieži sastopamas uz īslaicīgi pieejamiem atklātiem substrātiem (Fritz et al. 2009a). Mežā šāda niša ir reti sastopama, kas izskaidro *ciņu* nelielo sastopamību Moricsalā. Dažas sūnu sugas ar *maza ciņa* dzīves formu, visas tipiski epifīti, atrodamas arī uz dzīviem kokiem ar mazu apkārtmēru, kā arī uz kritālām, kas, visticamāk, ir jaunas un pirmajā sadalīšanās pakāpē. Uz šiem substrātiem, ja tie atrodas atklātā saulē un vējā, *maza ciņa* forma konkurē ar morfoloģiski sarežģītākām un lielākām formām, bet parasti sastopamas lapotnē uz zariem (Holz et al. 2002).

*Lapoņveida klājiens* ir specifiska dzīves forma, kas raksturīga tikai komplicētajām lapoņveida aknu sūnām. Tās ir relatīvi neizturīgas pret izžūšanu (Bates 1998) un atkarīgas no ļoti mitriem augšanas apstākļiem (Gimingham & Birse 1957), tādēļ parasti atrodamas pastāvīgi noēnotās, mitrās vietās (Vieira et al. 2012). Arī Moricsalā sūnas ar *lapoņveida klājiena* formu, divas *Pellia* ģints sugas, konstatētas mežos uz mitrām augsnēm (egļu-melnalkšņu, bērzu-egļu, melnalkšņu augu sabiedrībās).

Apkopojot iegūtos rezultātus par sūnu dzīves formu sastopamību Moricsalā, var secināt, ka tās norāda uz augu sabiedrību ekoloģiju un substrātu īpašībām, kā tas pierādīts arī citos līdzīgos pētījumos. Dzīves formas ar kompaktu un blīvu morfoloģiju (*ciņi*, *velēnas*) galvenokārt sastopamas sausākās augu sabiedrībās, bet pārējās formas ar sarežģītāku un izvērstāku morfoloģiju dominē mitrākās augu sabiedrībās. Katrs no pētītajiem substrātu tipiem nodrošina augšanas nišas gandrīz visām konstatētajām dzīves formām. Uz dzīviem kokiem biežāk raksturīgas kompaktas dzīves formas, kā arī tipiskās epifītiskās formas kā *vijums*. Uz atmirušās koksnes sūnas pārstāv plašāko dzīves formu amplitūdu, ko izskaidro šī substrāta īpašības (ilglaicība, ūdens uzturēšana). Lielākā nozīme epigeisko sūnu dzīves formu bagātības uzturēšanā ir mitrajām augu sabiedrībām.

#### *Sūnu dzīves stratēģijas Moricsalā*

Kopā Moricsalā konstatētās sūnu sugas pārstāv astoņas dzīves stratēģijas. Vienīgā suga ar *bēgļa* stratēģiju, *Funaria hygrometrica*, konstatēta tikai salas apsaimniekotajā teritorijā. Moricsalā līdzīgi kā citos pētījumos (Austrheim et al. 2005, Hipol et al. 2007, Vieira et al. 2012) dominējošās ir dažādas ilgmūžīgās stratēģijas – *daudzgadīgi palicēji* ar apakštipiem –

*daudzgadīgiem konkurentiem un daudzgadīgiem strestolerantiem palicējiem* (3.1.9., 3.2.7., 3.3.7.nod.).

Sugām bagātākā stratēģija Moricsalā ir *daudzgadīgi konkurenti*. Uz visiem pētītajiem substrātiem sūnas ar šo stratēģiju galvenokārt pārstāv *Plagiomnium* un *Dicranum* ģints sugas. Tās uzrāda būtisku saistību ar mitrām augu sabiedrībām un tajās esošajām koku sugām – egli un bērzu – kā galveno substrātu. Šīs stratēģijas sugas bieži sastopamas netraucētās mežaudzēs ar stabilu mikroklimatu un augstu gruntsūdens līmeni, piemēram, nogāžu mežos (Darell & Cronberg 2011, Vieira et al. 2012).

Lielāko sugu skaitu sūnām ar *daudzgadīga strestoleranta palicēja* stratēģiju Moricsalā veido *Plagiothecium* ģints. Līdzīgi kā *daudzgadīgi konkurenti*, arī *strestolerantu palicēju* sugu bagātība būtiski pieaug uz skābākiem substrātiem. Šīs stratēģijas pārstāvji dominē alpīnajās teritorijās, kur rodas traucējumi, piemēram, periodisks sals vai ganīšana (Austrheim et al. 2005).

*Daudzgadīga palicēja* stratēģiju Moricsalā pārstāv *Anomodon*, *Eurhynchium* un *Thuidium* ģints sugas, un jo īpaši bagātīgi *Brachythecium* ģints sugas (tādēļ šo stratēģiju dēvē arī par *Brachythecium rutabulum* grupu (During 1979)). Moricsalā šīs sugas saistītas ar bāziskākiem kokiem un kriticalām un sausākām augu sabiedrībām nekā iepriekš aprakstītās grupas. Attiecībā uz koku mizas reakciju līdzīgus rezultātus ieguvuši Löbel & Rydin (2009). Pretēji rezultāti iegūti citos pētījumos. Zviedrijas melnalkšņu staignajos *daudzgadīgi palicēji* biežāk sastopami uz koku sugām ar skābāku mizas reakciju (Darell & Cronberg 2011). Savukārt tropiskos kalnu mežos (Hipol et al. 2007) sūnas ar šo stratēģiju dominē mitros mežos, un sausos priežu mežos sastopamas ļoti niecīgā skaitā. Skaidrojums šādām pretrunām varētu būt neviennozīmīgā dzīves formu klasificēšana katrā no pētījumiem. *Daudzgadīgi palicēji* dominē epifītiskajās sūnu sabiedrībās tropiskajos mežos (Frey et al. 1995), bet mērenā klimata zonā tās galvenokārt sastopamas uz augsnes purvos un mežos (During 1979). Kopumā vērtējot, Moricsala ir piemērota *daudzgadīgu palicēju* stratēģijas un tās abu apakštīpu augšanai pētītajās augu sabiedrībās salīdzinoši ilgās biotopu stabilitātes un nemainīgā mikroklimata dēļ (Kürschner 2004, Hipol et al. 2007).

Sūnu ar *daudzgadīgas ceļotājsugas* stratēģiju sastopamība un to saistība ar ekoloģiskajiem faktoriem Moricsalā atšķiras starp pētītajiem substrātiem. Uz augsnes un uz kriticalām šo stratēģiju bagātīgi pārstāv *Sphagnum* ģints sugas, kas dominē mitrās augu sabiedrībās un saistītas ar egles klātbūtni. Savukārt epifītiskās sūnas ar *daudzgadīgas ceļotājsugas* stratēģiju (no tām vairākas aknu sūnas) biežāk sastopamas sausākās augu sabiedrībās un saistītas ar platlapju koku sugām, kas norāda uz šīs stratēģijas toleranci pret sūnu augšanai mazāk piemērotiem augšanas apstākļiem. Līdzīgus secinājumus izvirzījuši



During (1979), Löbel & Rydin (2009) un Darell & Cronberg (2011). Savukārt pēc Frey et al. (1995) un Kürschner (2004) pētījumu rezultātiem secināts, ka epifītiskās *daudzgadīgas ceļotājsugas* dominē mitros, nemainīgos un konstantos ekoloģiskos apstākļos.

Moricsalā bagātīgi pārstāvēta *kolonizētāju* stratēģija, it īpaši uz augsnes un uz atmirušās koksnes. Puse no konstatētajām *kolonizētāju* sugām ir aknu sūnas. Šī stratēģija Moricsalā uzrāda būtisku saistību ar skābāku substrātu (atbilst Darell & Cronberg (2011) pētījuma rezultātiem). *Kolonizētāju* sastopamību teritorijā nodrošina traucējumi (Vieira et al. 2012), jo šīs sugas parasti dominē biotopos, kas pieejami neilgu laiku (During 1979). Visbiežāk *kolonizētāji* sastopami uz augsnes (Kürschner 2004). Šīs stratēģijas pārstāvjiem, salīdzinot ar citām stratēģijām, raksturīgs lielāks augšanas ātrums, lai optimāli kolonizētu pieejamo nišu (Löbel & Rydin 2009). Visi minētie nosacījumi pamato *kolonizētāju* sastopamību Moricsalā.

Uz salas bagātīgi pārstāvēts arī otrs *kolonizētāju* stratēģijas apakštips, *pionieri*. Šīs stratēģijas sugas uzrāda būtisku saistību ar kritālām un dzīviem kokiem mitrajās augu sabiedrībās. To var skaidrot ar lielāku atmirušās koksnes rašanās dinamiku un jaunu koku biežāku sastopamību šādos mežos, jo sūnas ar *pioniera* stratēģiju parasti dominē agrās sukcesijas mežos (Kürschner 2004). Salīdzinot ar *kolonizētājiem*, *pionieriem* raksturīgs lēnāks augšanas ātrums (During 1979).

Sūnas ar *īslaicīgas ceļotājsugas* stratēģiju Moricsalā pārstāvētas tikai ar trim sugām. Šīs stratēģijas sugas parasti sastopamas nišās, kas ir stabilas dažus gadus, līdz traucējumu rezultātā substrāta īpašības mainās un sūnu populācija izzūd (Vieira et al. 2012). Meža augu sabiedrībās šādas nišas sastop reti, kas izskaidro šīs stratēģijas mazo pārstāvētību Moricsalā.

Kopumā vērtējot sūnu dzīves stratēģiju sastopamību pētītajās augu sabiedrībās uz trim substrātu tipiem, jāsecina, ka tā atbilst prognozēm. Moricsalas meža augu sabiedrībās salīdzinoši stabils mikroklimats veicina daudzgadīgu stratēģiju dominanci. Tajos mežos, kuros biežāk nekā citos rodas jauni substrāti dabisko traucējumu rezultātā, kopējā stratēģiju bagātība palielinās, pateicoties īslaicīgu stratēģiju ienākšanai sūnu sabiedrībās.

#### **4.3. SŪNU SUGU SASTĀVA IZMAIŅAS DABISKĀS MEŽA SUKCESIJAS GAITĀ MORICHALAS DABAS REZERVĀTĀ**

Sūnu sukcesijas pētījumi veikti salīdzinoši nedaudz. Parasti tie ir īstermiņa, eksperimentāla rakstura un ar mākslīgu traucējumu ietekmes novērtēšanu. Piemēram, sūnu kolonizēšanās mākslīgi radītos atsegtas augsnes laukumos pāris gadus pēc eksperimenta (Frego 1996, Jonsson & Esseen 1998), sfāgnu atjaunošanās mežā astoņus gadus pēc izmēģinājumu kailcirtes (Asada et al. 2004), epifītisko sūnu atjaunošanās desmit gadus pēc

komerciālas sūnu iegūšanas (Peck 2006). Dabiskas sfagnu sukcesijas pētījumu veikuši Kanādas pētnieki boreāļajos mežos, salīdzinot nesen un pirms vairāk nekā 300 gadiem degušu mežu briofītu sugu sastāvu (Fenton & Bergeron 2006). Sukcesijas pētījumu veikšanu apgrūtina vairāki faktori. Visbiežāk trūkst informācija par veģetāciju, kas pētāmajai teritorijai bijusi raksturīga senāk. Ja šādi dati ir pieejami, ne vienmēr ir iespējams pētījumu restaurēt biotopu maiņas dēļ (iespējams, teritorija ir degradēta vai apsaimniekota) vai nepietiekama kartogrāfiskā materiāla dēļ (nevar atšifrēt ierīkoto parauglaukumu atrašanās vietu). Tādēļ Moricsala ir unikāla teritorija pasaules mērogā, pateicoties apkopotiem senākiem pētījumiem.

#### *Sūnu sugu bagātības un sastāva izmaiņas Moricsalā*

Kopējais Moricsalā konstatētais sūnu sugu skaits, 156 sugas, meža augu sabiedrībās trīs pētījumu periodos (Kupffer 1931, Аболинь и др. 1979, autores dati) viennozīmīgi norāda uz šīs teritorijas lielo vērtību briofloras bagātības kontekstā. Lai arī 28 sūnu sugas no Moricsalas apmežotās teritorijas ir izzudušas, kopējā sugu bagātība uz salas ir saglabājusies ļoti augsta. Stabilāks mikroklimats, daudzveidīgāka substrātu sastopamība un heterogēnāks mežaudzes sastāvs veicinājis vismaz 16 jaunu sūnu sugu parādīšanos Moricsalā (3.4.2.nod.). Iekļaujot arī I. Rērihas briofītu pētījumu rezultātus (Strazdiņa et al. 2013), kopējais jaunu sūnu sugu skaits Moricsalas mežu augu sabiedrībās sasniedz 26 sugas.

Kritiski vērtējot, novērotās sūnu sugu sastāva un sugu bagātības izmaiņas Moricsalā var interpretēt kā atšķirīgu pielietoto metožu sekas katrā no pētījuma periodiem. Tomēr, tā kā katrs pētījums veikts vairāku gadu garumā (Kupfera no 1909. līdz 1931. gadam, Āboliņas no 1973. līdz 1979. gadam, šīs disertācijas ietvaros no 2008. līdz 2010. gadam), autore uzskata, ka brioflora Moricsalā izpētīta pietiekami, ir uzskaitīta lielākā daļa bieži sastopamo sūnu sugu un visus trīs pētījumus var savstarpēji pretstatīt. Iespējams arī atšķirīgu nosaukumu lietojums vienas sugas raksturošanai dažādos laika posmos, tomēr lielākajai daļai pārstāvju no Kupfera un Āboliņas pētījumu sugu sarakstiem atrasti sinonīmu skaidrojumi pēc Grolle & Long (2000) un Hill et al. (2006).

Analizējot tās sugas, kas konstatētas tikai Kupfera pētījumā (un uzskatāmas par izzudušām no Moricsalas teritorijas), secināts, ka lielākā daļa no tām bijušas sastopamas piekrastē pašreizējā dominējošajā melnalkšņu augu sabiedrībā (23.pielik.), kas ir salīdzinoši viena no mainīgākajām augu sabiedrībām Moricsalā pēdējo 100 gadu laikā. Kupfera pētījumu laikā tajā sastopama krūmu un nepastāvīga krasta veģetācija (Kupffer 1931). Grošinskis (1932) atzīmē Usmas ezera ūdens līmeņa svārstību un ilgstošas sniega segas lielo ietekmi uz melnalkšņu mežiem. Melnalkšņu audzes 70-ajos gados ir cietušas vētrās (Reihmanis 2009), tādēļ Аболинь и др. (1979) to raksturo kā augu sabiedrību ar vidēji ātru veģetācijas izmaiņu

dinamiku. Pašlaik šajā augu sabiedrībā raksturīgs izteikti ciņains mikroreljefs. Pēc statusa tas pielīdzināts aizsargājamam biotopam *Primārie meži upju meandru lokos*, norādot uz tā izcelsmi un traucējumiem (atrodas uz akumulētām ezera sanesām, regulāra minerālaugsnes atsegšana ūdens līmeņa svārstību un ledus darbības rezultātā) (Reihmanis 2009). Iespējams, sūnu sugas, ko konstatējis Kupfers, ieviesušās šajā augu sabiedrībā, bet mazāk izturīgās pret pastāvīgiem traucējumiem, piemēram, pioniersuga *Pohlia wahlenbergii* ar laiku iznīkušas. Nekur citur uz salas nav raksturīgi tik mitri augšanas apstākļi kā melnalkšņu mežā, kas varētu būt svarīgs nosacījums atsevišķu sūnu augšanai, piemēram, higrofilajām sugām *Preissia quadrata* un *Scorpidium cossonii* (Аболинь 1968), tomēr, iespējams, traucējumu dinamikas ietekmē tās no salas izzudušas pavisam. Savukārt *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, kas ir ksero-mezofīts (Аболинь 1968), no melnalkšņu augu sabiedrības varētu izzust mainīgā ūdens līmeņa dēļ un kokaudzēs biežības un apēnojuma palielināšanās rezultātā (Brūmelis et al. 2011).

Pretēji prognozētajam, tieša Moricsalas apsaimniekošanas pārtraukšanas pozitīva ietekme uz sūnu sugu sastopamību ir niecīga. Tikai viena suga, *Syntrichia ruralis*, izzudusi no pašreizējās ozolu-priežu augu sabiedrības, kas kādreiz bijusi sausa pļava ar krūmiem. Šī suga parasti sastopama atklātās, sausās vietās, bieži antropogēnajā ainavā (Аболинь 1968), un pļavas pakāpeniska aizaugšana veicinājusi tās izzušanu. Atbilstoša forofīta trūkums varētu izskaidrot, kādēļ platlapju-melnalkšņu augu sabiedrībā vairs nav sastopama *Orthotrichum gymnostomum*. Šī sūnu suga parasti atrodama uz apses (Аболинь 1968), bet pašlaik šajā augu sabiedrībā apses nav sastopamas. Kupfers gan nav norādījis, uz kādas koku sugas noteikta *O.gymnostomum*. Pārējās sugas, ko konstatējis tikai Kupfers, noteiktas vairākās augu sabiedrībās un viennozīmīgu skaidrojumu to izzušanai nevar dot.

Melnalkšņu augu sabiedrībā konstatēts liels sugu skaits, kas sastopamas uz salas tikai Āboliņas pētījumu laikā. Hipotētisks skaidrojums, kādēļ šīs sugas uz salas vairs nav sastopamas, varētu būt saistīts ar piemērota substrāta trūkumu. Sugas, ko konstatējusi tikai Āboliņa, piemēram, *Drepanocladus polygamus* un *Sphagnum contortum*, ir higrofilas un atkarīgas no pastāvīgi mitriem augšanas apstākļiem (Аболинь 1968). Neilgi pēc Āboliņas pētījumu veikšanas, no 1978. līdz 1981. gadam, Usmas ezerā bija raksturīgs ļoti augsts ūdens līmenis, applūdinot un iznīcinot lielāko daļu Moricsalas piekrastes veģetācijas (Reihmanis 2009). Pašlaik šie meži ir atjaunojušies, taču vēl nav piemēroti sūnu sugu pastāvēšanai.

Kopējā sugu bagātība trīs pētījumos ir līdzīga (attiecīgi 111, 117 un 110 sūnu sugas). Taču analizējot atsevišķi pētītās augu sabiedrības, katrā no tām kopējā briofītu sugu bagātība 100 gadu laikā ir palielinājusies, vairākās pat dubultojušies. Šādi rezultāti norāda, ka sugu daudzveidība augu sabiedrības ietvaros ir palielinājusies, bet atšķirības starp augu

sabiedrībām pēc sūnu sugu sastāva šajā laika posmā ir samazinājušās. Tas skaidrojams ar apsaimniekošanas radīto efektu uz veģetāciju. Ganīšana un pļaušana Moricsalā veikta dažādās vietās, nevis koncentrēta kādā konkrētā teritorijā (Kupffer 1931, Grošinksis 1932, Лаивиня 1987), rezultātā katrā augu sabiedrībā veidojies atšķirīgs briofītu sugu sastāvs. Laika gaitā pļavām apmežojoties (Grošinksis 1932, Laiviņa & Laiviņš 1980) un kokaudzes biežībai iepriekšējās ganībās kļūstot lielākai (Brūmelis et al. 2011), briofītu sugu sastāvs starp augu sabiedrībām kļuvis līdzīgāks. Noēnojums sukcesijas gaitā palielinājies visās augu sabiedrībās, kā rezultātā mikroklimats kļuvis stabilāks un piemērotāks sūnu attīstībai, kas izskaidro sugu bagātības palielināšanos pētītajos mežos.

Līdzīgs pamatojums izskaidro sūnu sugu substrāta preferences izmaiņas. Jaunākā mežā, kur piemērota substrāta, it īpaši atmirusī koksne dažādās sadalīšanās pakāpēs un koki ar lielu apkārtmēru, ir mazāk, sūnas uzrāda tipiskas saistības ar substrātu (Kupfera un Āboliņas pētījumos). Laika gaitā, mežā stabilizējoties mikroklimatam, uzlabojoties pieejamo substrātu kvalitātei un kvantitātei, palielinoties starpsugu konkurencei, teritorijā dominē substrāta ģenerālisti (autores pētījumā). Pašlaik augsnes sūnas bieži sastopamas uz vecākām kritālām un uz lielu koku pamatnes. Teritorijā arvien vairāk epifītu atrodami arī uz kritālām, jo vecā mežaudzē ir vairāk kritušu koku.

Arī reto, aizsargājamo un DMB indikatorsugu lielāku sastopamību šīs disertācijas ietvaros nekā senākajos pētījumos izskaidro meža kontinuitāte, piemērota substrāta pieejamība un mikroklimata stabilizēšanās. Reto un aizsargājamo sūnu skaits 100 gadu laikā mainījies par sešām sugām, divām sugām izzūdot no salas, bet četrām nākot klāt. Sugas, kas no salas izzudušas, epigeisko sūnu *Preissia quadrata* un epiksīlu *Hypnum imponens*, Kupfers konstatējis attiecīgi egļu-melnalkšņu augu sabiedrībā un vairākās augu sabiedrībās ar sausiem apstākļiem (ozolu, ozolu-liepu, platlapju-egļu mežos). Zināms, ka retās un aizsargājamās sūnu sugas ir daudz jutīgākas pret vides izmaiņām nekā bieži sastopamās sugas, un liela daļa no šīm sugām saistītas ar konkrētu substrāta tipu (Vellak et al. 2007). Iespējams, minētās sugas no salas izzudušas, samazinoties apgaismojumam pētītajās augu sabiedrībās.

Moricsalā no jauna konstatētās retās sugas – epiksīlās sūnas *Barbilophozia attenuata*, *Jungermannia leiantha* un *Jamesoniella autumnalis* (pēdējā arī Āboliņas pētījumā) – galvenokārt sastopamas uz lielām egļu un melnalkšņu kritālām (Āboliņa & Bамbe 2005), kas senāk uz salas bija ļoti maz izplatītas. Epifīti *Dicranum viride*, *Zygodon baumgartneri* un *Anomodon attenuatus* (pēdējā arī Āboliņas pētījumā) uz salas konstatēti, kad meži kļuvuši blīvāki un platlapju koku sugu mizas struktūra piemērotāka šo sūnu attīstībai (Vellak & Paal 1999, Snäll et al. 2004).

Lielākā reto un aizsargājamo sūnu sugu bagātība noteikta ozolu-liepu un platlapju-egļu augu sabiedrībā. Tām raksturīgs īpaši daudzveidīgs koku stāvs (Laiviņa & Laiviņš 1980), un jau pirms 100 gadiem izcēlās ar augstu botānisko vērtību, it sevišķi ozolu-liepu mežā (Kupffer 1931). Zemākais aizsargājamo sugu skaits noteikts ozolu-priežu augu sabiedrībā, kas uztur arī zemāko kopējo sugu skaitu. Lai arī šajā augu sabiedrībā raksturīgi koki un kritālas ar lielu apkārtmēru, daļa no šo mežu teritorijas kādreiz apsaimniekotas kā pļavas vai parkveida pļavas (Kupffer 1931), un pašlaik tā ir sausākā no visām pētītajām sabiedrībām Moricsalā (Laiviņa & Laiviņš 1980). Otrs zemākais aizsargājamo sūnu sugu skaits noteikts bērzu-egļu augu sabiedrībā, kurā savukārt konstatēts lielākais kopējais sugu skaits pateicoties mitrajiem augšanas apstākļiem un mikronišu daudzveidībai. Šie rezultāti norāda uz meža mikroklimata un meža kontinuitātes nozīmi bagāta sūnu sugu sastāva uzturēšanā.

#### *Sūnu dzīves formu sastopamības izmaiņas Moricsalā*

Atklātā meža ainava, nestabilie mikroklimatiskie apstākļi, koku neesamība vairākās augu sabiedrībās (Bates 1998) izskaidro vairāku sūnu dzīves formu, piemēram, *pavedienveida klājiena* un *raupja klājiena* trūkumu vai mazo pārstāvētību un saulmīlīgo formu kā *mazs cinis* bagātību uz dzīvu koku mizas Moricsalā pirms 100 gadiem (3.4.3.nod.). Sugu skaits sūnām ar *maza ciņa* dzīves formu samazinājies nepietiekamas gaismas daudzuma dēļ, mežam kļūstot blīvākam, vai pēc zaudēšanas konkurences cīņā ar lielākām un mitrummīlošākām sūnām.

Sugu bagātības palielināšanos laika gaitā uz dzīviem kokiem un arī uz kritālām galvenokārt nodrošina sūnas ar *augstas velēnas*, *gluda*, *raupja* un *pavedienveida klājiena* dzīves formu. *Klājiena* formai raksturīgs plašs ložņājošs dzinums, kas aug cieši pie substrāta (Gimingham & Birse 1957), un parasti sastopams noēnotos un mitros mežos, bet var izdzīvot arī sausākās augu sabiedrībās augstās sausumizturības dēļ (Proctor et al. 2007). Līdzīgos apstākļos sastopamas arī sūnas ar *pavedienu* dzīves formu (Bates 1998), kas pamato tikai vienas *pavedienu* sugas, *Sciuro-hypnum reflexum*, sastopamību uz atmirušās koksnes Kupfera pētījumā, salīdzinot ar septiņām citām sugām Āboliņas un autores datos.

Lielākā dzīves formu bagātība visos trīs pētījuma periodos noteikta uz augsnes. Atšķirībā no pārējiem substrātiem, vairākām dzīves formām, it īpaši sūnām ar *pavediena*, *zemas velēnas* vai *maza ciņa* formu, uz augsnes novērota sugu skaita samazināšanās 100 gadu laikā. Tas skaidrots ar apsaimniekošanas pārtraukšanu pēc rezervāta dibināšanas. Zināms, ka blīvs vaskulāro augu stāvs nomāc augsnes sūnu augšanu, jo rada pārāk lielu apēnojumu un biezu nobiru slāni (Rambo & Muir 1998, Márialigeti et al. 2009, Stehn et al. 2010). Tādēļ ganīšana un pļaušana Moricsalā senāk veicinājusi lielāku epigeisko sūnu bagātību nekā

pašlaik. Iespējams, ganīšanas rezultātā pēc nomīdīšanas radušās arī papildus nišas un atklāti augsnes laukumi, kas ir pozitīvs aspekts sūnām ar kompaktu dzīves formu.

Starp pētītajām augu sabiedrībām pēc epigeisko sūnu dzīves formu bagātības atšķiras ozolu mežs, kurā Kupfers konstatējis tikai divas dzīves formas – *gludu klājienu* un *kokveida formu*. Arī Āboliņas pētījumā šī augu sabiedrība uztur vismazāko dzīves formu skaitu – tikai *raupju klājienu*. Pretēji šiem rezultātiem, autores pētījumā ozolu mežā konstatētas gandrīz visas sastopamās dzīves formas. Tas skaidrots ar ganīšanu kā negatīvu faktoru uz sūnu sastopamību (atbilst Austrheim et al. 2005 rezultātiem). Laika gaitā ozolu mežam aizaugot un vecākiem kokiem izgāžoties, radušās papildus nišas (piemēram, padziļināts atklātas augsnes laukums saknes vietā, paaugstinājums uz koka saknes, pastāvīgi noēnota augsne pie kritalas) kas sekmējis brioītu sugu bagātību.

Otrs izņēmums ir sūnas ar *pavedienveida klājienu* dzīves formu, kas autores pētījumā konstatētas divreiz vairāk nekā Kupferam. Lielākā daļa sūnu ar šo dzīves formu ir aknu sūnas, kas ir īpaši jutīgas pret nestabilu mikroklimatu. Tādēļ, kā prognozēts, to bagātība palielinājusies, koku stāvam kļūstot blīvākam.

#### *Sūnu dzīves stratēģiju sukcesija Moricsalā*

Sūnu dzīves stratēģiju bagātība 100 gadu laikā Moricsalā mainījusies nedaudz. Kā prognozēts, laika gaitā palielinājies sugu skaits sūnām ar ilgmūžīgām stratēģijām (*daudzgadīgs palicējs, daudzgadīgs konkurents, daudzgadīgs strestolerants palicējs*), it īpaši uz dzīviem kokiem un atmirušās koksnes (3.4.4.nod.). Tas skaidrots ar atbilstošu substrātu trūkumu Kupfera pētījumu laikā.

Salīdzinot sūnu sugu skaitu katras stratēģijas ietvaros divās augu sabiedrībās, kas pēc sugu sastāva ir līdzīgākās, un divās atšķirīgākajās starp trim pētījuma periodiem, konstatēta atbilstība vairākām savstarpēji pretrunīgām sukcesijas teorijām. Abās augu sabiedrībās, kurās visos trīs pētījuma periodos bijis mežs (egļu-melnalkšņu un bērzu-egļu), vairāk nekā 20 % no sūnu sugām konstatējuši visi pētnieki. Arī sugu skaits katras stratēģijas ietvaros nav būtiski mainījies pēdējo 100 gadu laikā, kas varētu norādīt uz sukcesijas klimaksa jeb gala stadiju (Clements 1936, Connell & Slatyer 1977) šo sūnu sabiedrībās (analogi, piemēram, platlapju koku mežu klimaksam). Otrajā augu sabiedrību grupā ietilpst bērzu un melnalkšņu meži, kuros neilgi pirms Kupfera pētījumiem intensīvi pļāva vai veģetācija salas piekrastē vēl nebija nostabilizējusies (Kupffer 1931). Salīdzinot sugu sastāvu šajās abās augu sabiedrībās, mazāk par 3 % ir tādu sugu, kas konstatētas visos trīs pētījumu periodos. Arī šie rezultāti atbilst holistiskajai sukcesijas teorijai (Clements 1936) un sekmējošās sukcesijas (Connell & Slatyer 1977) jeb pakāpeniskas veģetācijas nomaiņas (Egler 1954) modelim – sākotnējā veģetācija

radījusi piemērotus apstākļus sekundārās stadijas sugām, bet pati ar laiku iznīkusi. Tomēr nav novērotas, pirmkārt, būtiskas atšķirības starp vienkāršākām un sarežģītākām stratēģijām pēc sugu bagātības (piemēram, salīdzinot *kolonizētāju* un *daudzgadīgu strestolerantu palicēju* vai *pionieru* un *daudzgadīgu palicēju* bagātību) un, otrkārt, vienkāršāku stratēģiju dominance senākajos pētījumos un sarežģītāku stratēģiju pārsvars pašlaik, kā to paredz Odum (1969) vai Horn (1974) ekoloģiskās sukcesijas teorijas un Egler (1954) sākotnējās veģetācijas sastāva sukcesijas modelis. Pēc abu šo teoriju atbilstības, pašlaik Moricsalā būtu proporcionāli daudz mazāka vienkāršāku stratēģiju (*pioniери, kolonizētāji*) sugu sastopamība nekā abos senākajos pētījumos.

Tādēļ secināts, ka Moricsalā sūnu sukcesijas saskan ar Gleason (1926) redukcionāro teoriju par individuālistisku augu sabiedrības attīstības koncepciju. Gan augu sabiedrībās, kur veikta pļaušana vai ganīšana, gan ilgstoši neskartajos mežos sūnu sugas ieviesušās neatkarīgi no to stratēģijas vai dzīves formas tad, kad radušies attīstībai piemēroti apstākļi, un izzudušas, kad augšana vairs nav bijusi iespējama. Tas, ka pašlaik Moricsalā ir lielāka sūnu sugu bagātība katrā augu sabiedrībā nekā agrāk, varētu norādīt uz optimālu mikroklimatu un atbilstošu substrātu pieejamību sūnu izplatībai. Laika gaitā palielinoties noēnojumam un stabilizējoties mikroklimatam, sūnu diasporas izplatījušās arvien lielākā platībā salas teritorijā, tādejādi veicinot sūnu sugu daudzveidības palielināšanos.

#### *Paredzamais briofītu sugu sastāvs ilgstoši aizsargātās meža augu sabiedrībās*

Moricsala izmantota kā modeļ-teritorija, lai prognozētu briofītu sugu sastāvu un bagātību vairāk nekā 100 gadus neskartā meža augu sabiedrībā. Pēc iegūtajiem rezultātiem secināts, ka šādā teritorijā liela daļa koku sugu sasniegtu dabisko miršanas vecumu un biežāk nekā pirms tam mežaudzē būtu sastopami vēja izgāzti vai paškrituši koki. Tas veicinātu epiksīlo un epigeisko briofītu sugu bagātības palielināšanos jauna un piemērota substrāta pieejamības dēļ – kritālas dažādās sadalīšanās pakāpēs, izgāztas koku saknes un radušies augsnes traucējumi, neliels un temporāli īslaicīgs atvērums koku stāvā. Tā kā teritorija būtu raksturīga ar vēl izteiktāku koku stāva bagātību un heterogenitāti, blīvāku paaugas un pameža stāvu un izrietoši pastāvīgāku mikroklimatu, paredzams, ka pieaugtu arī epifītisko briofītu sugu daudzveidība. Prognozēts, ka šādā teritorijā reto un aizsargājamo sūnu sugu sastopamība sasniegtu vēl lielāku bagātību meža kontinuitātes dēļ. Teritorijā vispārēji uzlabojoties sūnu augšanas apstākļiem, strauji palielinātos sugu sastopamība. Iespējams, ka liela daļa sūnu sugu būtu sastopamas plašākā teritorijas daļā, un samazinātos tādu sugu skaits, kurām konstatētas tikai dažas atradnes.

Sūnu sugu sastāvā, palielinoties meža kontinuitātei, substrātu kvalitātei un kvantitātei, būtu sastopamas teritorijā līdz šim nebijušas sugas, jo to augšanai līdz šim nebūtu bijuši piemēroti apstākļi. Taču nepārtraukti nelieli traucējumi veicinātu arī esošās brioformas elementu sastopamību, jo to diasporas arvien nonāktu dīgšanai optimālos apstākļos. Tādēļ prognozēts, ka teritorijā vairāk būtu no jauna klāt nākošo, nevis izzūdošu sūnu sugu.

Attiecībā uz sūnu dzīves formu proporcionālo sastopamību būtu novērojama līdzīga situācija, kāda Moricsalā raksturīga pašlaik, tikai pieaugtu sūnu sugu skaits katras dzīves formas ietvaros. Teritorijā saglabājoties regulārai traucējumu dinamikai, dominētu tipiskas noēnojumu un pastāvīgu mitrumu mīlošas sugas. Izteikti saulmīlīgās dzīves formas izklidēti būtu sastopamas uz nelielajiem traucējumiem – uz augsnes un koku saknēm, kā arī pēc laika uz nokritušajiem kokiem pēc mizas un tipisko epifītisko sūnu atdalīšanās. Mitrummīlošo sūnu dzīves formu bagātība palielinātos uz koku stumbriem, pieaugot kokaudzes biezībai. Kā arī, ja teritorijā būtu raksturīga atbilstoša veģetācija, vietām noritētu nelieli pārpurvošanās procesi, kas nodrošinātu mitrummīlošu epigeisko sūnu dzīves formu sastopamību.

Prognozēts, ka teritorijā būtu novērojams līdzīgs sūnu stratēģiju sastāvs kā pašlaik Moricsalā. Vēl izteiktāk dominētu ilgmūžīgās stratēģijas, jo palielinātos meža kontinuitāte. Taču nepārtraukti nelieli traucējumi nodrošinātu arī īslaicīgo stratēģiju sastopamību uz atbilstošiem substrātiem.

Augu sabiedrībās uz sausām un vidēji mitrām augsnēm brioformu sugu bagātība pieaugtu mazāk un izmaiņas sūnu sugu un funkcionālo grupu sastāvā nebūtu tik izteiktas kā augu sabiedrībās uz mitrām augsnēm. Tā kā katrā no tām raksturīgs atšķirīgs sūnu sugu sastāvs, kopējo teritorijas brioformas bagātību veicinātu abu tipu augu sabiedrību – gan sauso, gan mitro – sastopamība.



## SECINĀJUMI

1. Epifītisko sūnu sugu bagātību Moricsalā kokaudzes līmenī palielina heterogēns koku stāvs, koki ar bāzisku un vidēji bāzisku mizas reakciju un oša klātbūtne. Koka līmenī lielu sūnu sugu skaitu nodrošina augsts sūnu vienlaidus segums uz stumbra.

2. Lielākā kopējā, tai skaitā reto un aizsargājamo sugu bagātība Moricsalā konstatēta uz atmirušās koksnes. Epiksīlo briofītu sugu bagātību pozitīvi ietekmē kritālas garums un diametrs, un skāba mizas un koksnes reakcija.

3. Epigeisko sūnu sugu bagātība būtiski saistīta ar kokaudzes sastāvu – skuju koki un sīklapainās koku sugas ir labvēlīgākas nekā platlapju koku sugas. Sūnu sugu skaita bagātību veicina skāba augsnes reakcija.

4. Sūnu sugām bagātākās ir mitrās bērzu, egļu-melnalkšņu un melnalkšņu augu sabiedrības, kas raksturīgas ar mikronišu heterogenitāti. Mazākā sūnu sugu bagātība noteikta sausajās apšu, ozolu un ozolu-liepu augu sabiedrībās. Reto, aizsargājamo un DMB indikatorsugu sastopamību nodrošina ozolu-liepu augu sabiedrība, kas izceļas ar kontinuitāti un koku sugām bagātu koku stāvu.

5. Moricsalā dominē vidēji mitru augu sabiedrību sūnu dzīves formas – *gluds* un *raupjš klājiens* un *augsta velēna*. Sugām nabadzīgākās dzīves formas ir *liels* un *mazs cinis*, kas raksturīgas sausos un atklātos biotopos, un *laponveida klājiens*, kas atkarīgs no ļoti mitriem augšanas apstākļiem.

6. Moricsalā dominē ilgmūžīgās sūnu dzīves stratēģijas – *daudzgadīgi palicēji*, *daudzgadīgi konkurenti* un *daudzgadīgi strestoleranti palicēji*, kas raksturīgi stabilās mežaudzēs ar nemainīgu mikroklimatu. Augu sabiedrībās ar regulāriem dabiskajiem traucējumiem kopējā sūnu stratēģiju bagātība palielinās, pateicoties īslaicīgu stratēģiju ienākšanai sūnu sabiedrībās.

7. Pēdējo 100 gadu laikā kopējā sūnu sugu bagātība Moricsalā nav būtiski mainījusies. Kopējais sūnu sugu skaits augu sabiedrībās ir palielinājies, bet atšķirības starp augu sabiedrībām pēc sūnu sugu sastāva samazinājušās. Kopējā aizsargājamo sugu bagātība laika gaitā pieaugusi, ko izskaidro meža kontinuitāte, stabilāks mikroklimats un pieejamo substrātu kvalitāte un kvantitāte.

8. Palielinoties noēnojumam, Moricsalā 100 gadu laikā samazinājusies saulmīlīgo dzīves formu bagātība, bet pieaugusi ēnmīlīgo dzīves formu pārstāvētība. Saglabājoties regulārai traucējumu dinamikai, sūnu stratēģiju daudzums nav būtiski mainījies.

## AIZSTĀVĀMĀS TĒZES

1. Brioḑīti ir piemēroti meža teritorijas heterogenitātes indikatori, jo norāda uz daudzveidīgu mikronišu sastopamību, dabisku traucējumu intensitāti un meža kontinuitāti.
2. Sūnu klasificēšanu funkcionālajās grupās pēc dzīves formas un stratēģijas var izmantot teritorijas ekoloģisko faktoru raksturošanā un sūnu sukcesijas pētīšanā.
3. Ilgstoši netraucētā teritorijā pēc apsaimniekošanas režīma pārtraukšanas kopējā brioḑītu sugu bagātība būtiski nemainās, taču pieaug reto un aizsargājamo sūnu sugu skaits, kopējā sūnu sugu sastopamība un to funkcionālo grupu bagātība.

## PATEICĪBAS

Beigās atrodu par jo patīkamu pienākumu izteikt pateicību vairākiem cilvēkiem, kuru atbalsts pēdējo gadu laikā daudzējādā ziņā atvieglināja šīs disertācijas tapšanu.

Pateicos darba vadītājam profesoram Guntim Brūmelim par atbalstu un pacietību disertācijas pēdējo negludumu noslīpēšanā, kā arī par vērtīgiem padomiem, kuri veicināja šī darba rašanos.

Docentam Didzim Elfertam par piemērotu datu statistiskās analīzes metožu ieteikšanu un konsultācijām.

Docentei Brigitai Laimei par konstruktīviem ieteikumiem un iedrošināšanu.

Zanei Striķei par nenogurstošu palīdzību šī darba sūnu materiāla ievākšanā Moricsalā.

Laumai Strazdiņai būšu mūžam kvēli pateicīga par neizvērtējamu atbalstu un uzmundrinājumu grūtākajos studiju brīžos.

Lindai Gerrai Inohosai par biedriskumu garajās sūnu paraugu noteikšanas stundās laboratorijā un iedvesmojošu brioloģisko diskusiju raisīšanu.

Liela daļa no šī darba nebūtu iespējama bez vairāku cilvēku pretimnākšanas un padomiem. Cieņpilni pateicos Antonam Pujātam un LU Akadēmiskā departamenta kolektīvam, Austrai Āboliņai, Dacei Sāmītei, Guntim Taboram, Ilzei Rērihai, kolēģēm no LU Attīstības un plānošanas departamenta, Lūcijai Lapiņai, Mārim Laiviņam un Vijai Znotiņai.

Izsaku visdziļāko pateicību par draudzību, uzmundrinājumu un nezinātnisko interešu apvēršņa paplašināšanu Agitai, Annai, Dārtai, Gunai, Ilutai, Kristapam, Ligitai, Robertam, Zigmāram un Žanam Polam.

Visbeidzot, šī darba rakstīšanas process nebūtu paveicams bez manas ģimenes morālā atbalsta. Pateicos, ka vienmēr piedevāt manu aizņemtbu un nozagtos kopābūšanas brīžus, un izrādījāt neviltotu interesi par manu zinātnisko darbību.

L.

## LITERATŪRAS SARAKSTS

Apinis A. 1939. Data on the ecology of bryophytes III. The significance of hydrogen concentration on germination of spores and development of some mosses. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* 1(11/12): 1-21.

Apinis A., Diogucs A. M. 1933. Data on the ecology of bryophytes I. Acidity of the substrata of Hepaticae. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* 1(8): 1-19.

Apinis A., Lācis L. 1934/35. Data on the ecology of bryophytes II. Acidity of the substrata of Musci. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* 1(9/10): 1-100.

Asada T., Warner B. G., Banner A. 2004. *Sphagnum* invasion after clear-cutting and excavator mounding in a hypermaritime forest of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1730-1746.

Atherton I., Bosanquet S., Lawley M. 2010. Mosses and Liverworts of Britain and Ireland – a field guide. British Bryological Society. United Kingdom, Latimer Trend & Co. Ltd, Plymouth. 848 pp.

Auniņš A. ed. 2010. Eiropas Savienības aizsargājamie biotopi Latvijā. Noteikšanas rokasgrāmata. Rīga, Latvijas Dabas fonds. 312-3. lpp.

Austrheim G., Hassel K., Mysterud A. 2005. The role of life history traits for bryophyte community patterns in two contrasting alpine regions. *The Bryologist* 108(2): 259-271.

Āboliņa A. 1994. Latvijas retās un aizsargājamās sūnas. Rīga, LU Ekoloģiskā centra apgāds 'Vide'.

Āboliņa A., Bambi B. 2006. Latvijas egļu mežu briofloras raksturojums. *LLU Raksti* 14(309): 15-29.

Baldwin L. K., Petersen C. L., Bradfield G. E., Jones W. M., Black S. T., Karakatsoulis J. 2012. Bryophyte response to forest canopy treatments within the riparian zone of high-elevation small streams. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 141-156.

Bardat J., Aubert M. 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139: 47-66.

Bates J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82: 223-237.

Bates J. W. 2000. Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. In: Shaw A. J., Goffinet B. (eds) 2000. *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 248-311 pp.

- Benavides J. C., Duque M. A. J., Duivenvoorden J. F., Cleef A. M. 2006. Species richness and distribution of understory bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. *Journal of Bryology* 28: 182-189.
- Benavides J. C., Idarraga A., Alvarez E. 2004. Bryophyte diversity patterns in flooded and tierra firme forests in the Araracuara Region, Colombian Amazonia. *Tropical Bryology* 25: 117-126.
- Bernstein M. 1928. Versuche über die Lebensdauer der Moosporen. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* 1(3): 33-38.
- Birse E. M. 1957. Ecological studies on growth-form in bryophytes: II. Experimental studies on growth-form in mosses. *Journal of Ecology* 45(3): 721-733.
- Birse E. M. 1958a. Ecological studies on growth-form in bryophytes: III. The relationship between the growth-form of mosses and ground-water supply. *Journal of Ecology* 46(1): 9-27.
- Birse E. M. 1958b. Ecological studies on growth-form in bryophytes: IV. Growth-form distribution in a deciduous wood. *Journal of Ecology* 46(1): 29-42.
- Botting R. S., DeLong C. 2009. Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management* 258: S85-S94.
- Botting R. S., Fredeen A. L. 2006. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 84: 120-132.
- Boudreault C., Coxson D., Vincent E., Bergeron Y., Marsh J. 2008. Variation in epiphytic lichen and bryophyte composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northeastern British Columbia, Canada. *Ecoscience* 15(1): 101-112.
- Brūmelis G., Dauškane I., Ikauniece S., Javoiša B., Kalviškis K., Madžule L., Matisons R., Strazdiņa I., Tabors G., Vimba E. 2011. Dynamics of natural hemiboreal woodland in the Moricsala Reserve, Latvia: the studies of K. R. Kupffer revisited. *Scandinavian Journal of Forest Research* 26(10): 54-64.
- Campbell E. O. 1970 Problems in the origin and classification of bryophytes with particular reference to liverworts. *New Zealand Journal of Botany* 9: 678-688.
- Clements F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology* 24(1): 252-284.

Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111(982): 1119-1144.

Coote L., Smith G. F., Kelly D. L., O'Donoghue A., Dowding P., Iremonger S., Mitchell F. J. 2007. Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. *Biodiversity and Conservation* 16: 4009-4024.

Crandall-Stotler B. J., Bartholomew-Began S. E. 2007. Morphology of mosses (Phylum Bryophyta). In: Flora of North America Editorial Committee. *Flora of North America North of Mexico*, Vol. 27. New York & Oxford. pp. 3-13.

Crawford M., Jesson L. K., Garnock-Jones P. J. 2009. Correlated evolution of sexual system and life-history traits in mosses. *Evolution* 63(5): 1129-1142.

Crawley M. J. (ed.) 1997. *Plant Ecology*. 2nd edit. Blackwell Publishing. 717 pp.

Crites S., Dale M. R. T. 1998. Diversity and abundances of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 76: 641-651.

Darell P., Cronberg N. 2011. Bryophytes in black alder swamps in south Sweden: habitat classification, environmental factors and life-strategies. *Lindbergia* 34: 9-29.

During H. J. 1979. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.

During H. J. 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. In: Bates J. W., Farmer A. M. (eds) 1992. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford. 1-30 pp.

During H. J. 2001. Diaspore banks. *The Bryologist* 104(1): 92-97.

During H. J., van Tooren B. F. 1987. Recent developments in bryophyte population ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 2(4): 89-93.

Düll R. 1991. Indicator values of mosses and liverworts. In: Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. *Indicator values of plants in Central Europe*. Göttingen, Erich Goltze. 175-214 pp.

Dynesius M., Hylander K. 2007. Resilience of bryophyte communities to clear-cutting of boreal stream-side forests. *Biological Conservation* 135: 423-434.

Eckstein J. 2006. Die Moosdiasporenbanken einiger Teiche im Ostthüringer Buntsandsteingebiet. *Herzogia* 19: 341-351.

Egler F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Plant Ecology* 4(6): 412-417.

Fenton N. J., Bergeron Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science* 17: 65-76.

Fenton N. J., Frego K. A. 2005. Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation* 122: 417-430.

Fischer J. B. 1791. Versuch einer Naturgeschichte von Livland. Bey Friedrich Nicolovius, Königsberg. S 826.

Frahm J.-P. 1996. Diversity, life strategies, origins and distribution of tropical inselberg bryophytes. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 67(1): 73-86.

Frahm J.-P. 2008. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity and Conservation* 17: 277-284.

Frego K. A. 1996. Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany* 74: 1937-1942.

Frey W., Kürschner H. 2011. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora* 206: 173-184.

Frey W., Kürschner H., Seifert U. H. 1995. Life strategies of epiphytic bryophytes from tropical lowland and montane forests, ericeous woodlands and the *Dendrosenecio* subpáramo of the eastern Congo basin and the adjacent mountains (Pac National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). *Tropical Bryology* 11: 129-149.

Friedel A., Oheimb G. V., Dengler J., Härdtle W. 2006. Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens – a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. *Feddes Repertorium* 117 (1-2): 172-185.

Frisvoll A. A., Prestø T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20: 3-18.

Fritz K. M., Glime J. M., Hribljan J., Greenwood J. L. 2009a. Can bryophytes be used to characterize hydrologic permanence in forested headwater streams? *Ecological Indicators* 9: 681-692.

Fritz Ö. 2009. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation* 18: 289-304.

Fritz Ö., Brunet J. 2010. Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests – effects of forest history and habitat quality. *Ecological Bulletins* 53: 95-107.

Fritz Ö., Heilmann-Clausen J. 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation* 143: 1008-1016.

Fritz Ö., Brunet J., Caldiz M. 2009b. Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *The Bryologist* 112(3): 488-505.

Fritz Ö., Gustafsson L., Larsson K. 2008. Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141: 655-668.

Gimingham C. H. 1951. The use of life form and growth form in the analysis of community structure as illustrated by a comparison of two dune communities. *Journal of Ecology* 39(2): 396-406.

Gimingham C. H., Birse E. M. 1957. Ecological studies on growth-form in bryophytes: I. Correlations between growth-form and habitat. *Journal of Ecology* 45(2): 533-545.

Girgensohn G. K. 1860. *Naturgeschichte der Laub- und Lebermoose Liv-, Ehst- und Kurlands*. Druck von Heinrich Laakmann, Dorpat. S. 488.

Gleason H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26.

Glime J. M. 2007. *Bryophyte Ecology*. Volume 1. *Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. accessed on 27.02.2012. at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.

Glime J. M., Hong W. S. 2002. Bole epiphytes on three conifer species from Queen Charlotte Islands, Canada. *The Bryologist* 105(3): 451-464.

González-Mancebo J. M., Losada-Lima A. 2003. Host specificity of epiphytic bryophyte communities of a laurel forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). *The Bryologist* 106(3): 383-394.

Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of the three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111(982): 1169-1194.

Grime J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd edit. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.

Grime J. P., Rincon E. R., Wickerson B. E. 1990. Bryophytes and plant strategy theory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104: 175-186.

Grolle R., Long D. G. 2000. *Bryological Monograph*. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 22: 103–140.

Grošinškis V. 1932. *Moricālas meža tipi*. Diplomdarbs, Jelgava, Latvijas Lauksaimniecības Universitāte. 266 lpp.

Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.

Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack Jr. K.,



Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.

Hedderson T. A., Longton R. E. 2008. Local adaptation in moss life histories: population-level variation and a reciprocal transplant experiment. *Journal of Bryology* 30: 1-11.

Hedenäs H., Bolyukh V. O., Jonsson B. G. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science* 14: 233-242.

Heilmann-Clausen J., Aude E., Christensen M. 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* 14: 2061-2078.

Heinken T., Lees R., Raudnitschka D., Runge S. 2001. Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology* 23: 293-300.

Heylen O., Hermy M. 2008. Age structure and ecological characteristics of some epiphytic liverworts (*Frullania dilatata*, *Metzgeria furcata* and *Radula complanata*). *The Bryologist* 111(1): 84-97.

Hill M. O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M. A., Brugués M., Cano M. j., Enroth J., Flatberg K. I., Frahm J.-P., Gallego M. T., Garilleti R., Guerra J., Hedenäs L., Holyoak D. T., Hyvönen J., Ignatov M. S., Lara F., Mazimpaka V., Muñoz J. & Söderström L. 2006. *Bryological Monograph. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia.* *Journal of Bryology* 28: 198–267.

Hipol R. M., Tolentino D. B., Fernando E. S., Cadiz N. M. 2007. Life strategies of mosses in Mt. Pulag, Benguet Province, Philippines. *Philippine Journal of Science* 136(1): 11-18.

Holz I., Gradstein S. R. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178: 89-109.

Holz I., Gradstein S. R., Heinrichs J., Kappelle M. 2002. Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *The Bryologist* 105(3): 334-348.

Horn H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25-37.

Humphrey J. W., Davey S., Peace A. J., Ferris R., Harding K. 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107: 165-180.

Hutsemekers V., Dopagne C., Vanderpoorten A. 2008. How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distribution* 14: 483-492.

Ingerpuu N., Vellak K. 1998. Eesti sammalde määraja. EPMÜ Zooloogia ja Botaanika Instituudis, Tartu. 239 pp.

Jenkins M. A., Webster C. R., Parker G. R., Spetich M. A. 2004. Coarse woody debris in managed Central Hardwood forests of Indiana, USA. *Forest Science* 50(6): 781-792.

Jonsson B. G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819-826.

Jonsson B. G., Esseen P.-A. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78: 924-936.

Jonsson B. G., Esseen P.-A. 1998. Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits. *Ecography* 21: 518-526.

Jukoniene I. 2003. Lietuvos kiminai ir žaliosios samanos. Mosses of Lithuania. Botanikos instituto leidykla, Vilnius, 402 pp.

Kürschner H. 2004. Life strategies and adaptation in bryophytes from the Near and Middle East. *Turkish Journal of Botany* 28: 73-84.

Kupffer K. R. 1931. Die Naturschonstätte Moritzholm. Eine geobotanische Studie. Arb. D. Naturforsch-Vereins zu Riga, Neue Folge, H. 19. S. 139.

Kushnevskaia H., Mirin D., Shorohova E. 2007. Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests. *Forest Ecology and Management* 250: 25-33.

La Farge-England C. 1996. Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarp redefined. *The Bryologist* 99(2): 170-186.

Laiviņa S., Laiviņš M. 1980. Moricsalas Rezervāts. Rīga, Zinātne. 71 pp.

Laiviņš M. 1976. Cieceres ezera salas veģetācija. *Jaunākais Mežsaimniecībā* 19: 34-41.

Lang P., Murphy K. J. 2012. Environmental drivers, life strategies and bioindicator capacity of bryophyte communities in high-latitude headwater streams. *Hydrobiologia* 679: 1-17.

Lee P., Sturgess K. 2001. The effects of logs, stumps, and root throws on understory communities within 28-year-old aspen-dominated boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 79: 905-916.

Lindo Z., Gonzalez A. 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems* 13: 612-627.

Löbel S., Rydin H. 2009. Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia* 161: 569-579.

Lõhmus A., Lõhmus P. 2010. Epiphyte communities on the trunks of retention trees stabilise in 5 years after timber harvesting, but remain threatened due to tree loss. *Biological Conservation* 143: 891-898.

LR likums "Par īpaši aizsargājamām dabas teritorijām". *Latvijas Vēstnesis*, 5, 25.03.1993.

LR MK noteikumi Nr. 212 "Noteikumi par dabas liegumiem". *Latvijas Vēstnesis*, 200/207 (1660/1667), 22.06.1999.

LR MK noteikumi Nr. 396 „Par īpaši aizsargājamo sugu un ierobežoti izmantojamo īpaši aizsargājamo sugu sarakstu”. *Latvijas Vēstnesis*, 413/417 (2324/2328), 17.11.200. (ar grozījumiem LR MK noteikumos Nr. 627. *Latvijas Vēstnesis*, 120 (3068), 30.07.2004.).

LR MK noteikumi Nr. 45. „Mikroliegumu izveidošanas, aizsardzības un apsaimniekošanas noteikumi”. *Latvijas Vēstnesis*, 19 (2406), 02.02.2001. (ar grozījumiem LR MK noteikumos Nr. 378. *Latvijas Vēstnesis*, 88 (3246), 03.06.2005.).

Madžule L., Brūmelis G. 2008. Ecology of epixylic bryophytes in Eurosiberian alder swamps of Latvia. *Acta Universitatis Latviensis, Biology* 745: 103–114.

Madžule L., Brūmelis G., Tērauds A., Zariņš J. 2012. Time needed to achieve sufficient richness of structural elements and bryophytes in deciduous forest stands. *Environmental and Experimental Biology* 10: 57-66.

Madžule L., Brūmelis G., Tjarve D. 2011. Structures determining bryophyte species richness in a managed forest landscape in boreo-nemoral Europe. *Biodiversity and Conservation* 21(2): 437-450.

Malta N. 1926. Die Kryptogamenflora der Sandsteinfelsen in Lettland. *Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis* 1(1): 13-32.

Mägdefrau K. 1969. Die Lebensformen der Laubmoose. *Vegetatio* 16: 285-297.

Mägdefrau K. 1982. Life-forms of bryophytes. In: Smith A. J. E. (ed.) 1982. *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London. 45-58 pp.

Mandl N., Lehnert M., Kessler M., Gradstein S. R. 2010. A comparison of alpha and beta diversity patterns of ferns, bryophytes and macrolichens in tropical montane forests of southern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 19: 2359-2369.

Márialigeti S., Németh B., Tinya F., Ódor P. 2009. The effect of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18: 2223-2241.

McAlister S. 1997. Cryptogam communities on fallen logs in the Duke Forest, North Carolina. *Journal of Vegetation Science* 8: 115-124.

McCune B., Grace J. B. 2002. Analysis of Ecological Communities. With a contribution from Dean L. Urban. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, USA. 304 pp.

Meusel H. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. Nova Acta Leopoldina 12(3): 124-277.

Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. Biodiversity and Conservation. DOI 10.1007/s10531-012-0361-8.

Mills S. E., Macdonald S. E. 2004. Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. Journal of Vegetation Science 15: 189-198.

Mills S. E., Macdonald S. E. 2005. Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the western Canadian boreal forest. The Bryologist 108(1): 86-100.

Moricsalas dabas rezervāta likums 2000. Latvijas Vēstnesis, 121/122 (2032/2033), 05.04.2000.

Odum E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science, New Series 164(3877): 262-270.

Ódor P., Heilman-Clausen J., Christensen M., Aude E., van Dort K. W., Piltaver A., Siller I., Veerkamp M. T., Walley R., Standovár T., van Hees A. F. M., Kosec J., Matočec N., Kraigher H., Grebenc T. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. Biological Conservation 131: 58-71.

Ódor P., van Hees A. F. M. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. Journal of Bryology 26: 79-95.

Oishi Y. 2009. A survey method for evaluating drought-sensitive bryophytes in fragmented forests: A bryophyte life-form based approach. Biological Conservation 142: 2854-2861.

Økland R. H., Rydgren K., Økland T. 2008. Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: The role of surface microtopography. Journal of Vegetation Science 19(1): 67-74.

Pakalne M., Znotiņa V. 1992. Veģetācijas klasifikācija: Brauna – Blankē metode: Metodiska izstrādne. Rīga, Latvijas Universitāte. 32 lpp.

Patiño J., González-Mancebo J. M., Fernández-Palacios J. M. 2009. Epiphytic bryophytes in Canarian subtropical montane cloud forests: the importance of the time since disturbance and host identity. Canadian Journal of Forest Research 39: 48-63.

Peck J. E. 2006. Regrowth of understory epiphytic bryophytes 10 years after simulated commercial moss harvest. Canadian Journal of Forest Research 36: 1749-1757.

- Pedersen B., Hanslin H. M., Bakken S. 2001. Testing for positive density-dependent performance in four bryophyte species. *Ecology* 82(1): 70-88.
- Perhans K., Gustafsson L., Jonsson F., Nordin U., Weibull H. 2007. Bryophytes and lichens in different types of forest set-asides in boreal Sweden. *Forest Ecology and Management* 242: 374-390.
- Peterson C. J., Pickett S. T. A. 1995. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology* 76(3): 763-774.
- Porley R., Hodgetts N. 2005. *Mosses & Liverworts*. Collins, London. 495 pp.
- Proctor M. C. F., Oliver M. J., Wood A. J., Alpert P., Stark L. R., Cleavitt N. L., Mishler B. D. 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110(4): 595-621.
- Programme Centre EDC 1989. *Field and Laboratory Manual*. Finland. 199 pp.
- Pyari H. G., Uniyal P. L. 2006. Studies on the growth forms of bryophytes in relation to habitat conditions. In: Mukerji K. G., Manoharachary C. (eds.) 2006. *Current Concepts in Botany*. International Publishing House, New Delhi. 121-135.
- Pyle C., Brown M. M. 2002. The effects of microsite (logs versus ground surface) on the presence of forest floor biota in a second-growth hardwood forest. In: W. F. Laudenslayer Jr., P. J. Shea, B. E. Valentine, C. P. Weatherspoon, and T. E. Lisle, (tech. cords.). *Proceedings of the symposium on the ecology and management of dead wood in western forests*. November 2-4 1999, Reno, Nevada. General Technical Report PSW-GTR-181, pp. 393-403.
- Rambo T. R., Muir P. S. 1998. Forest floor bryophytes of *Peudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory. *The Bryologist* 101(1): 116-130.
- Reihamnis J. 2009. *Moricsalas dabas rezervāta dabas aizsardzības plāns*. Latvijas Dabas fonds, Jaunmārupe. 90 lpp.
- Renzaglia K. S., Schuette S., Duff R. J., Ligrone R., Shaw A. J., Mishler B. D., Duckett J. G. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist* 110(2): 179-213.
- Renzaglia K. S., Vaughn K. C. 2000. Anatomy, development and classification of hornworts. In: Shaw A. J., Goffinet B. (eds) 2000. *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 1-20 pp.
- Reski R. 1998. Development, genetics and molecular biology of mosses. *Botanica Acta* 111: 1-15.

- Richards P. W. 1954. Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to Moraballi creek, British Guiana. *Vegetatio* 5-6: 319-328
- Rieley J. O., Richards P. W., Bebbington A. D. L. 1979. The ecological role of bryophytes in a North Wales woodland. *Journal of Ecology* 67: 497-527.
- Rydgren K., Hestmark G. 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany* 75: 121-128.
- Schmalholz M., Hylander K., Frego K. 2011. Bryophyte species richness and composition in young forests regenerated after clear-cut logging versus after wildfire and spruce budworm outbreak. *Biodiversity and Conservation* 20: 2575-2596.
- Schofield W. B. 1985. *Introduction to bryology*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey. 431 pp.
- Seim A. L., Buell M. F., Evan R. I. 1955. Bryophyte growth forms and cover in a Jack Pine stand, Itasca Park, Minnesota. *The Bryologist* 58: 326-329.
- Shaw J., Renzaglia K. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany* 91(10): 1557-1581.
- Smith A. J. E. 1990. *The Liverworts of Britain & Ireland*. Cambridge University Press, Great Britain. 362 pp.
- Smith A. J. E. 2004. *The Moss Flora of Britain & Ireland*. Second Edition. Cambridge University Press, Great Britain. 1012 pp.
- Smith W. G. 1913. Raunkiær's „life-forms” and statistical methods. *Journal of Ecology* 1(1): 16-26.
- Snäll T., Hagström A., Rudolphi J., Rydin H. 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27: 757-766.
- Söderström L. 1988a. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8(1): 89-97.
- Söderström L. 1988b. 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.
- Song L., Liu W., Ma W., Tan Z. 2011. Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Markg. in the Ailao Mountains, SW China. *Ecological Research* 26: 351-363.

- Sporn S. G., Bos M. M., Kessler M., Gradstein S. R. 2010. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodiversity and Conservation* 19: 745-760.
- Startsev N., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science* 19: 253-260.
- Stehn E. S., Webster C. R., Glime J. M., Jenkins M. A. 2010. Elevation gradients of bryophyte diversity, life forms, and community assemblages in the southern Appalachian Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 2164-2174.
- Strazdiņa L. 2010. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. *Environmental and Experimental Biology* 8: 49-58.
- Strazdiņa L., Brūmelis G., Rēriha I. 2013. Life-form adaptations and substrate availability explain a 100-year post-grazing succession of bryophyte species in the Moricsala Strict Nature Reserve, Latvia. *Journal of Bryology* 35(1): 33-46.
- Strazdiņa L., Madžule L., Brūmelis G. 2011. A contribution to the bryoflora of Moricsala Island Nature Reserve, Latvia. *Folia Cryptogamica Estonica*, Fasc. 48: 107-117.
- Sundberg S., Rydin H. 2000. Experimental evidence for a persistent spore bank in *Sphagnum*. *New Phytologist* 148: 105-113.
- Tansley A. G. 1920. The classification and the concept of development. *The Journal of Ecology* 8(2): 118-149.
- Timonen J., Gustafsson L., Kotiaho J. S., Mönkkönen M. 2011. Hotspots in cold climate: Conservation value of woodland key habitats in boreal forests. *Biological Conservation* 144: 2061-2067.
- Tinya F., Márialigeti S., Király I., Németh B., Ódor P. 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204: 59-81.
- Trepl L., Voigt A. 2011. The classical holism-reductionism debate in ecology. Chapter 5. In: Schwarz A., Jax K. (eds) 2011. *Ecology revisited: Reflecting on concepts, advancing science*. Springer Science + Business Media B.V. 45-83 pp.
- Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.
- Valsts meža dienests. 2011. <http://www.vmd.gov.lv/>
- Vanderpoorten A., Engels P. 2002. The effects of environmental variation on bryophytes at a regional scale. *Ecography* 25: 513-522.

Vellak K., Ingerpuu N. 2005. Management effects on bryophytes in Estonian forests. *Biodiversity and Conservation* 14: 3255-3263.

Vellak K., Paal J. 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1595-1620.

Vellak K., Paal J., Liira J. 2003. Diversity and distribution pattern of bryophytes and vascular plants in a boreal spruce forest. *Silva Fennica* 37(1): 3-13.

Vellak K., Vellak A., Ingerpuu N. 2007. Reasons for moss rarity: Study in three neighbouring countries. *Biological Conservation* 135: 360–8.

Vieira C., Séneca A., Sérgio C., Ferreira M. T. 2012. Bryophyte taxonomic and functional groups as indicators of fine scale ecological gradients un mountain streams. *Ecological Indicators* 18: 98-107.

Wang Y., Zhu Y., Wang Y. 2012. Differences in spatial genetic structure and diversity in two mosses with different dispersal strategies in a fragmented landscape. *Journal of Bryology* 34(1): 9-16.

Wiklund K., Rydin H. 2004. Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. *Functional Ecology* 18: 907-913.

Zelčs V. 1998. Ugāles līdzenums. *Latvijas Daba. Enciklopēdija*. Rīga, Preses nams. 5: 250–252.

Zotz G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science* 18: 123-130.

Zuur A. F., Ieno E. N., Smith G. M. 2007. Introduction to mixed modelling. Chapter 8. In: Gail M., Krickeberg K., Samet J., Tsiatis A., Wong W. (eds) 2007. *Statistics for Biology and Health. Analysing Ecological Data*. Springer Science + Business Media, LLC, United States of America. 125-142 pp.

Аболинь А. 1968. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига, Зинатне. 329 стр.

Аболинь А., Гемсте И., Лайвиня С., Лайвиньш М. 1979. Почвы и растительность природного резервата Морицсала. Рига, Зинатне. 154 стр.

Игнатов М. Г., Игнатова Е. А. 2003. Флора мхов средней части Европейской России *Sphagnaceae – Hedwigiaceae*. Scientific Press КМК, Москва, Том 1., 608 стр.

Игнатов М. Г., Игнатова Е. А. 2004. Флора мхов средней части Европейской России *Fontinalaceae – Amblystegiaceae*. Scientific Press КМК, Москва Том 2., 960 стр.

Лаивиньш М. 1983. Природный резерват Морицсала. Рига, Авотс. 95 стр.

Лаивиня С. 1987. Остров Морицсала. Рига, Зинатне. 192 стр.



## **PIELIKUMI**

Terminu ekvivalenti no angļu un vācu valodas latviešu valodā sūnu augšanas formām, dzīves formām un dzīves stratēģijām (Meusel 1935, Gimingham & Birse 1957, Mägdefrau 1969, During 1979, 1992, Bates 1998, Kürschner 2004).

## Appendix 1-1.

Terminology of bryophyte growth-form, life-form and life-strategy terms in English, German and Latvian language (by Meusel 1935, Gimingham & Birse 1957, Mägdefrau 1969, During 1979, 1992, Bates 1998, Kürschner 2004).

Latviešu valodā / In Latvian	Angļu valodā / In English	Vācu valodā / In German
augšanas forma	growth-form	Wuchsform
augsta velēna		Hochrasen
īsa velēna		Kurzrasen
kokveida sūna		Bäumchenmoose
kokveida velēna		Bäumchenrasen
ķemmveida sūna	comb moss	Kamm-Moose
laponis		Thallus
ložņājošs augs	creeping-moss	Kriechsproß-Moose
ložņājošs polsteris		Kriechpolster
ortotropiska jeb stateniski augoša lapu sūna	orthotropic	Orthotrope Laubmoose
pavedienu sūna	thread moss	Faden-Moose
plagiotropiska jeb līmeniski augoša lapu sūna	plagiotropic	Plagiotrope Laubmoose
protonematiska sūna	protonema moss	Protonema-Moose
rizoīdu pavedienu sūna		Rhizoidstrangmoose
rizoīdu sūna		Rhizoidmoose
stateniska zarveida sūna		Aufrecht Astmoose
sūna ar pamatnes dzinumiem		Typ der basitonen Innovation
sūnu polsteris		Moospolster
velēnu sūna	turf moss	Rasen-Moose
dzīves forma	life-form	Lebensform
augsta velēna	tall turf	Hochrasen
cinis	cushion	Polster
gluds klājiens	smooth mat	
klājiens	mat	Decke
kokveida forma	dendroid	Bäumchen
laponveida klājiens	thalloid-mat	
liels cinis	large cushion	
mazs cinis	small cushion	
nokarena forma	pendant	Gehänge

Latviešu valodā / In Latvian	Angļu valodā / In English	Vācu valodā / In German
pavedieni	weft	Filz
pavedienvieda klājiens	thread-like mat	
raupjš klājiens	rough mat	
sfāgni	sphagnoid	
skraja velēna	open turf	
velēna	turf	Rasen-Moose
vēdekļveida forma	fan	Wedel
viengadīga forma	annual	Einjährige
vijums	tail	Schweife
zema velēna	short turf	Kurzrasen
dzīves stratēģija	life-history strategy	Lebensstrategie
bēglis	fugitive	Kurzlebige
daudzgadīga ceļotājsuga	long-lived shuttle	Ausdauernde Pendler
daudzgadīgs konkurents	competitive perennial	
daudzgadīgs palicējs	perennial stayer	Ausdauernde
daudzgadīgs strestolerants palicējs	stress-tolerant perennial	
dominējoša sūna	dominant	
efemers kolonizētājs	ephemeral colonist	
ģeofīts	geophyte	Geophyt
īslaicīga ceļotājsuga	short lived shuttle	Wenigjährige Pendler
īsts kolonizētājs	colonist sensu stricto	
kolonizētājs	colonist	Besiedler
pionieris	pioneer	
viengadīga ceļotājsuga	annual shuttle	Einjährige Pendler

2-1. pielikums

Sūnu augšanas formas un to raksturojums pēc Meusel (1935) un Mägdefrau (1969).

Appendix 2-1.

**Bryophyte growth-forms and their characteristics given by Meusel (1935) and Mägdefrau (1969).**

Augšanas forma / Growth-form	Īpašības / Characteristics	Piemēri / Examples
A. ortotropiskas jeb stateniski augošas lapu sūnas	Stumbrs stateniski augošs; tikai dažreiz līmenisks. Gametofīts pastāvīgs, fertīlie dzinumi atjaunojas ar sāndzinumiem. Sporofīts viengadīgs	<i>Polytrichales, Pottiales, Bryales, Dicranales, Funariales</i>
a) protonematiskas sūnas	Jaunie dzinumi ilgstoši aug uz mātesauga. Vairāku citu augšanas formu sākumstadija	<i>Buxbaumia, Diphyscium</i>
b) rizoīdu sūnas	Uz mātesauga attīstās reti viēnsūnas dzinumi, kas drīz atmirst un to vietā attīstās plaša rizoīdu tūba ar jauniem dzinumiem	<i>Phascum, Physcomitrium, Funaria, Pleuridium</i>
c) rizoīdu pavedienu sūnas (3.pielik.)	Rizoīdi savijušies dažus cm garā apakšzemes pavedienā, uz kura attīstās dzinumi	<i>Polytrichum, Pogonatum, Bryum</i>
d) sūnas ar pamatnes dzinumiem (3.pielik.)	Jaunie dzinumi attīstās pie mātesauga pamatnes tuvu substrātam, nomāc to, līdz mātesaugs pakāpeniski atmirst	<i>Mnium, Rhodobryum, Atrichum, Fissidens, Polytrichum</i>
d1) lieli, vairākus cm gari dzinumi		<i>Mnium, Atrichum, Polytrichum</i>
d2) īsi dzinumi		<i>Fissidens</i>
d3) pie pamatnes dominējošs dzinums, kas sākotnēji veido sterilus dzinumus un tikai vēlāk – gametangijus		<i>Mnium, Fissidens</i>
d4) pie pamatnes jaunais dzinums sadalās divās daļās – līmeniskā un stateniskā		<i>Mnium, Rhodobryum</i>
e) velēnu sūnas (3.pielik.)	Jaunie dzinumi attīstās mātesauga stumbra galotnē	

2-2. pielikums

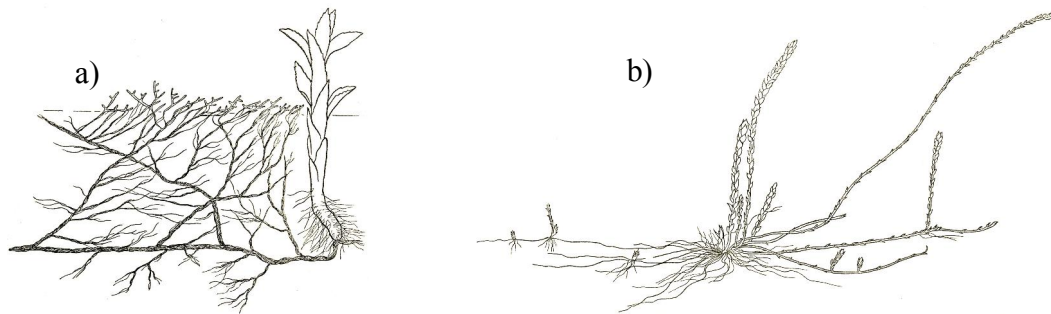
Appendix 2-2.

Augšanas forma / Growth-form	Īpašības / Characteristics	Piemēri / Examples
e1) Īsas velēnas	Pārejas forma no individuāliem augiem (protonematiskas un rizoīdu sūnas) uz velēnu, vairāku augu sistēmu. Uz stumbra daudz zaru, tomēr velēna irdena un nav cieši sasaistīta ar rizoīdiem. Pastāv 4-6 gadus	<i>Dicranella, Barbula, Didymodon, Weisia, Trichostomum, Seligeria</i>
e2) augstas velēnas	Jauni dzinumi veidojas neierobežoti ilgi, velēna blīva, cieši sasaistīta ar rizoīdiem. Stumbrs zarojas maz vai nezarojas vispār, attīstot paralēlu stumbru struktūru. Pastāv ilgāku laiku nekā īsās velēnas	<i>Dicranum, Philonotis, Bartramia, Aulacomnium, Bryum, Encalypta, Barbula</i>
e3) sūnu polsteris	Stumbra galotnei zarojoties, strauji palielinās jaunu dzinumu skaits un veidojas radiāla velēna	<i>Grimmia, Schistidium, Andreaea, Leucobryum, Dicranoweisia</i>
e4) ložņājošs polsteris	Pārejas forma no ortotropiskām uz plagiotropiskām sūnām. Velēnas vidū stateniski augi, bet sānos – līmeniski	<i>Racomitrium</i>
B. plagiotropiskas jeb līmeniski augošas lapu sūnas (3.pielik.)	Stumbrs līmeniski augošs, dzinumi un zari diferencējušies. Gametangiji uz perihēcijiem	<i>Isobryales, Hookeriales, Hypnales</i>
f) pavedienu sūnas	Augi maz diferencēti, visi dzinumi vienādi attīstīti un maz zaroti. Sānarus uzskata kā jaunus dzinumus. Aug kā atsevišķi pavedieni, parasti uz augsnes	<i>Eurhynchium, Amblystegium, Leskea</i>
g) kokveida velēna	Galvenais stumbrs lokveida, tā piepaceltajā galā statenisku jaunu dzinumu un sānaru rozete, augam kokveida izskats. Galvenais stumbrs pēc dzinumu izveidošanas atkal noliecas un turpina augt. Raksturīgs gan monopodiāls, gan simpodiāls zarojums	<i>Eurhynchium, Isotheceium, Thamnum, Brachythecium, Plagiotheceium</i>
h) kokveida sūnas	Dzinums sākotnēji aug līmeniski, vēlāk – stateniski. Auga galā saslietu zaru grupa. Raksturīgs simpodiāls zarojums. Dzinumi uz gulošās daļas atstatus, reizēm veidojas viens atsevišķs dzinums	<i>Plagiomnium undulatum, Polytrichum, Climacium, Thamnum</i>
i) ložņājošs augs	Galvenais stumbrs vājš, ložņājošs, stolonveida. Sānzari stateniski, labi attīstīti. Raksturīgs gan monopodiāls, gan simpodiāls zarojums. Galvenokārt epifīti	<i>Leucodon, Leskea, Homalothecium, Neckera</i>

2-3. pielikums

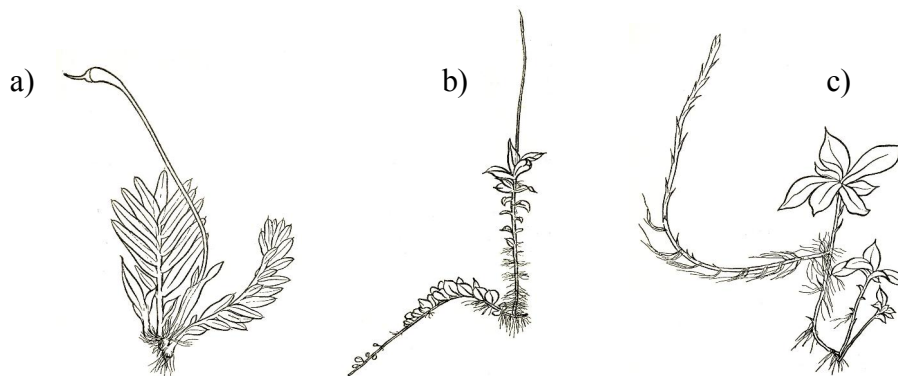
Appendix 2-3.

Augšanas forma / Growth-form	Īpašības / Characteristics	Piemēri / Examples
i1) simetrisks stumbra zarojums	Ložņājošais dzinums radiāls	<i>Leucodon, Anomodon</i>
i1' monopodiāla augšana		
i1'' simpodiāla augšana		
i2) asimetriskais stumbra zarojums	Ložņājošais stumbrs dorsiventrāls. Augi vēdekļveidīgi.	<i>Neckera, Homalia</i>
k) ķemmveida sūnas	Galvenais stumbrs dorsiventrāls, stolonveidīgs, tā pamatne bagātīgi klāta ar rizoīdiem. Sānzari cieši savijušies, veido plašu vairākslāņu klājienu, parasti uz augsnes	
k1) augi sākotnēji līmeniski, ar rizoīdiem	Augi līmeniski, pēc bagātīgas velēnas izveidošanās - stateniski	<i>Eurhynchium, Ctenidium, Homalothecium</i>
k2) augi uzreiz stateniski, bez rizoīdiem		
k2' monopodiāla augšana		
k2'' simpodiāla augšana		<i>Scleropodium, Thuidium abietinum, Ptilium Thuidium, Hylocomium</i>
k3) augi gandrīz ortotropiski		<i>Cratoneuron, Drepanocladus</i>
m) stateniskas zarveida sūnas	Galvenais stumbrs ortotropisks, sānzari vāji attīstīti un īsi	<i>Rhytidiadelphus, Sphagnum, Calliergon</i>
m1) bagātīgs sānzaru skaits		<i>Sphagnum</i>
m1' monopodiāla augšana		
m1'' simpodiāla augšana		
m2) dzinumiem reti sānzari		<i>Calliergon trifarium</i>
C. laponis	Aknu sūnas bez diferencēta stumbra un lapām	<i>Marchantiales</i>



**Rizoīdu pavedienu sūnas / Rhizoidstrangmoose (only German terms are known).**

*Apzīmējumi (Notes).* a—Pogonatum aloides; b—Bryum argenteum.



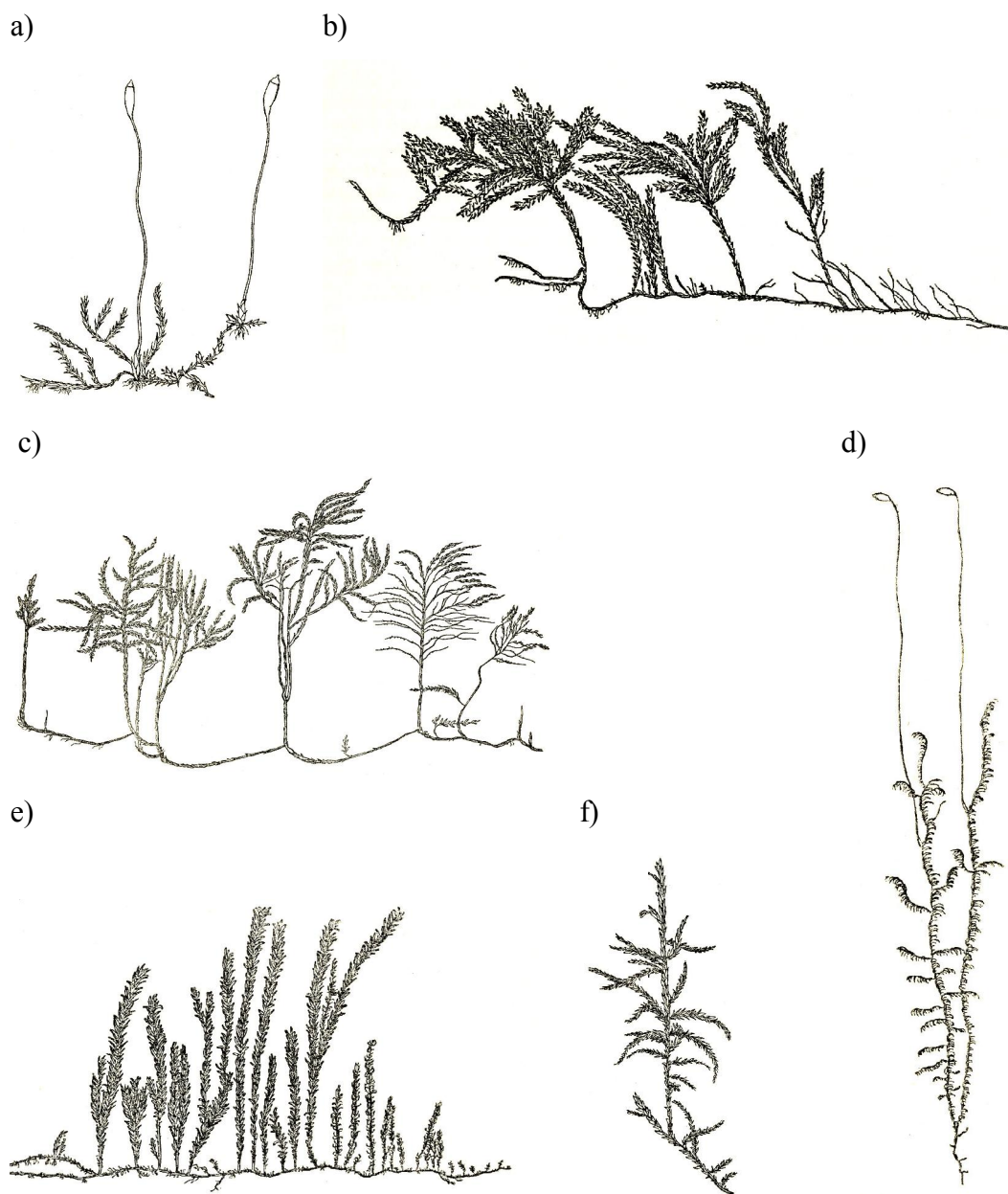
**Sūnas ar pamatnes dzinumiem / Mosses with basal innovations.**

*Apzīmējumi (Notes).* a—Fissidens taxifolius pamatnes dzinumi nomāc mātes augu / Fissidens taxifolius basal innovation overwhelms the mother shoot; b—no plagiotropa Plagiomnium cuspidatum dzinuma attīstās ortotropisks fertils gametangijs / orthotropic fertil gametangia develops from plagiotropic shoot of Plagiomnium cuspidatum; c—Rhodobryum roseum pamatnes dzinumiem raksturīga ortotropiska un plagiotropiska augšana. / basal innovations with both orthotropic and plagiotropic growth of Rhodobryum roseum.



**Sūnas ar galotnes dzinumiem / Turf mosses.**

*Apzīmējumi (Notes).* a—Schistidium apocarpum radiāla velēnas struktūra / radial turf structure of Schistidium apocarpum; b—Racomitrium fasciculare ortotropiski dzinumi velēnas vidū un plagiotropi dzinumi velēnas sānos / orthotropic shoots in the middle of turf, and plagiotropic shoots on the sides of turf of Racomitrium fasciculare.



**Plagiotropiskas sūnu augšanas formas / Mosses with plagiotropic growth-form.**

*Apzīmējumi (Notes).* a—*pavedienu sūna* *Amblystegium subtile* / *thread moss* *Amblystegium subtile*; b—*kokveida velēna* *Isothecium alopecuroides* / *dendroid turf of* *Isothecium alopecuroides*; c—*kokveida sūna* *Climacium dendroides* / *dendroid moss* *Climacium dendroides*; d—*ķemmveida sūna* *Drepanocladus aduncus* / *comb moss* *Drepanocladus aduncus*; e—*ložņājošs augs* *Anomodon viticulosus* / *creeping-moss* *Anomodon viticulosus*; f—*stāteniska zarveida sūna* *Calliergon cordifolium* / *Aufrecht Astmoose* (only German terms are known) *Calliergon cordifolium*.



4-1. pielikums

Sūnu dzīves formas un to ekoloģija pēc Richards (1954), Gimingham & Birse (1957), Mägdefrau (1969) un Bates (1998).

Appendix 4-1.

Bryophyte life-forms and their ecology by Richards (1954), Gimingham & Birse (1957), Mägdefrau (1969) and Bates (1998).

Dzīves forma / Life-form	Īpašības / Characteristics	Ekoloģija / Ecology	Piemēri / Examples
a) cinis	Aug starveidīgi no viena punkta, kolonija blīva, kupolveida. Cinim pakāpeniski palielinās gan augstums, gan rādiuss. Zarošanās stumbra galotnē	Kailas klintis, koku stumbri	
a1) liels cinis	Ciņa diametrs lielāks par 5 cm, var sasniegt 1 m. Zari pieņem to pašu augšanas virzienu kā galvenais stumbrs. Augi gan akrokarpī, gan pleirokarpī		<i>Leucobryum, Bryum, Orthotrichum, Brachythecium</i>
a2) mazs cinis	Ciņa diametrs mazāks par 5 cm. Augi akrokarpī		<i>Grimmia, Ulota, Andrea</i>
b) velēna	Stateniski augoši paralēli augi. Zarošanās vāji izteikta		
b1) augsta velēna ar stateniskiem zariem	Augi vairāk kā 2 cm gari. Stumbrs vienkāršs vai zarots. Atjaunojas ar sānzariem	Mitras un slapjas vietas, zemie purvi, augsne egļu mežos	<i>Dicranum majus, Polytrichum, Syntrichia, Plagiochila, Bazzania, Rhytidiadelphus, Calliergonella</i>
b1' blīva rizoīdu tūba uz stumbra			<i>Aulacomnium palustre</i>
b2) augsta velēna ar dažādos virzienos augošiem zariem un sfāgni	Augi vairāk kā 2 cm gari. Sānzari īsi, izvietoti neregulāri vai mieturos		<i>Campylium, Sphagnum</i>
b3) zema velēna	Augi īsāki par 2 cm, vienkārši vai zaroti	Līdzenas vietas, klintis	<i>Bryum argenteum, Ceratodon, Didymodon, Barbula, Fossombronia</i>

Dzīves forma / Life-form	Īpašības / Characteristics	Ekoloģija / Ecology	Piemēri / Examples
b4) skraja velēna	Augi īsi, aug atstatus cits no cita. Iekļauj sūnas ar pastāvīgu protonēmu un rizoīdu pavedieniem		<i>Diphyscum foliosum, Polytrichum aloides</i>
c) kokveida forma	Dzinumiem simpodiāla augšana, sākotnēji stolonveidīgi, vēlāk aug stateniski. Stateniskā auga daļa pie pamatnes nezarojas, klāta ar zvīņainām lapām. Normālas lapas un bagātīgs zarojums dzinuma galotnē veido rozeti	Mitras, noēnotas vietas uz augsnes	<i>Climacium dendroides, Plagiomnium undulatum, Thamnobryum alopecurum</i>
d) klājiens	Blīvs, savīts klājiens, līmeniski pārklājies pār substrātu. Dzinumi klāti ar rizoīdiem. Daudz īsu sānzaru, kas aug stateniski vai līmeniski		
d1) raupjš klājiens	Galvenie dzinumi pieguļ substrātam, veido daudz īsus, stateniski augošus sānzarus. Zari izvietoti cieši blakus cits citam. Viegli noņemt no substrātam.	Noliekti koku zari lapotnē, zaru žākles, kur uzkrājas lietus ūdens, kritālas. Ēnmīļi.	<i>Brachythecium albicans, Eurhynchium, Homalothecium</i>
d2) gluds klājiens	Zari savijušies un atrodas vienā līmenī ar galveno dzinumu. Lapu sūnas, diferencētas aknu sūnas		<i>Frullania tamarisci, Hypnum cupressiforme, Radula, Lejeunea, Lophozia</i>
d3) pavedienveida klājiens	Augi smalki, ložņājoši, neregulāri un reti zaroti, dažkārt veido skraju klājienu.	Reti izkaisīti starp citiem augiem	<i>Eurhynchium, Hypnum, Lophocolea, Cephaloziella</i>
d4) laponveida klājiens	Klājiens, ko veido aknu sūnas ar laponveida laponi		<i>Conocephalum, Pellia, Marchantia</i>
e) pavedieni	Brīvi savijušies izklaidus dzinumi un zari		
e1) pavedieni	Dzinumi gari un pamatīgi, rizoīdi reti. Sānzari arkveida vai kāpelējoši. Pleiokarpās lapu sūnas un diferencētas aknu sūnas		<i>Hylocomium, Pleurozium, Ptilium, Rhytidiadelphus, Bazzania, Trichocolea, Lepidozia</i>

4-3. pielikums

Appendix 4-3.

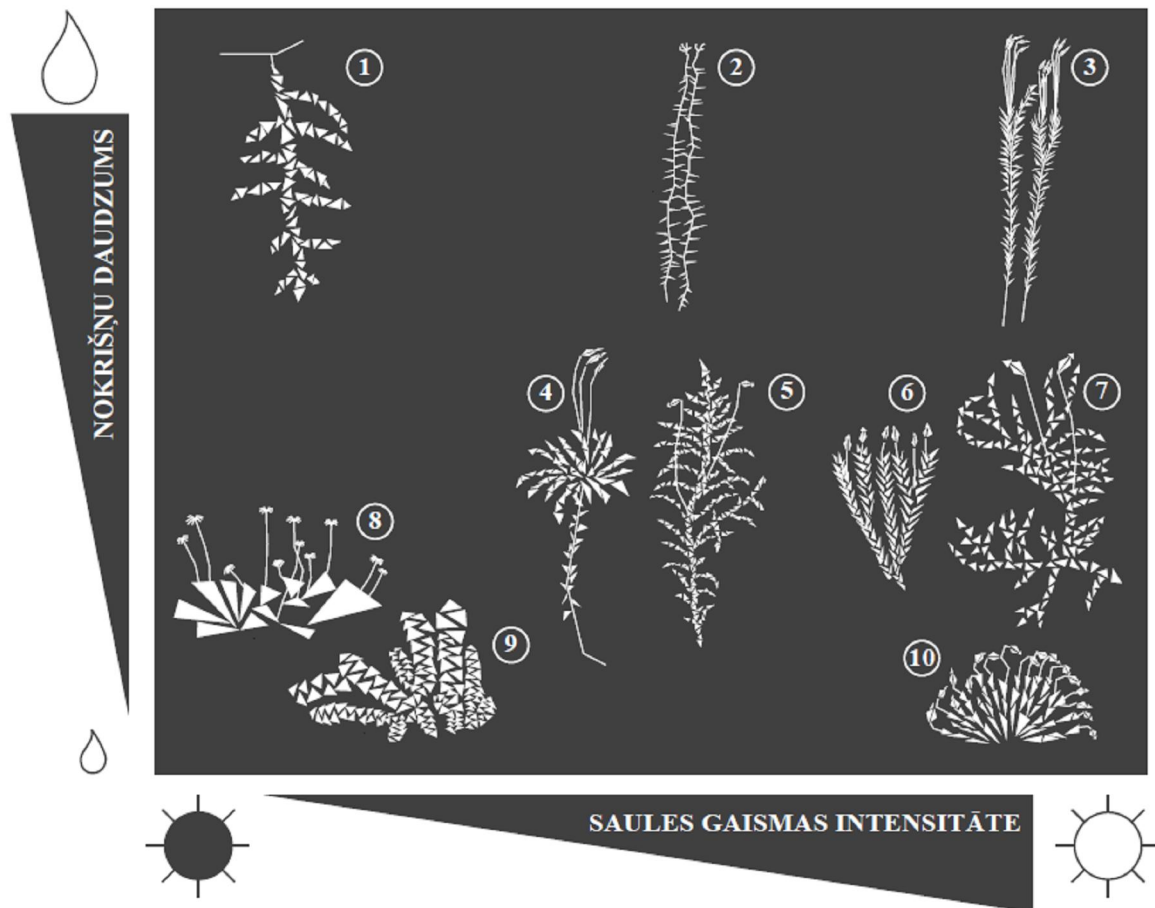
Dzīves forma / Life-form	Īpašības / Characteristics	Ekoloģija / Ecology	Piemēri / Examples
e1' stumbrs klāts ar blīvu rizoīdu tūbu			<i>Thuidium tamariscinum</i>
f) vēdekļveida forma	Dzinumi aug atstatus no vertikāla substrāta (koka stumbrs, akmens). Zarojums horizontālā plaknē, veidojot plakānu fotosintētisku virsmu. Lapas novietotas divās pretējās rindās	Ēnmīļi	<i>Neckera, Thamnobryum, Plagiochila</i>
g) nokarena forma	Galvenais dzinums nokarājas no piestiprināšanās vietas. Zari īsi, horizontālā plaknē	Mitri un noēnoti meži, tropiskie lietus meži. Epifīti.	<i>Meteorium, Macrolejeunea</i>
h) vijums	Dzinumi aug atstatus no substrāta (koka stumbra, atseguma), dzinumi nezarojas, lapas uz stumbra spirāliski	Ēnmīļi	<i>Leucodon, Anomodon</i>
i) viengadīga forma	Gametofīta attīstība izbeidzas pēc gametangiju izaugšanas un atmirst pēc sporofīta nobriešanas, neizveidojot jaunus dzinumus	Augsnes lauksaimniecības zemēs, priežu mežos	<i>Buxbaumia, Diphyscium, Phascum, Ephemerum, Aloina, Sphaerocarpus</i>

5. pielikums

Sūnu dzīves formu izvietojums gar mitruma un gaismas intensitātes gradientu uz cieta substrāta  
(pēc Bates (1998) un Kürschner (2004)). Zīmējumu autore Lauma Strazdiņa.

Appendix 5.

Relationships between bryophyte life-forms, moisture availability and irradiance on hard substrate (by  
Bates (1998) and Kürschner (2004)). Drawings by Lauma Strazdiņa.



Apzīmējumi. Dzīves forma: 1—vēdekļveida forma; 2—nokarena forma; 3—augsta velēna; 4—kokveida forma; 5—pavedieni; 6—liels cinis; 7—raupjš klājiens; 8—lappanveida klājiens; 9—gluds klājiens; 10—mazs cinis.

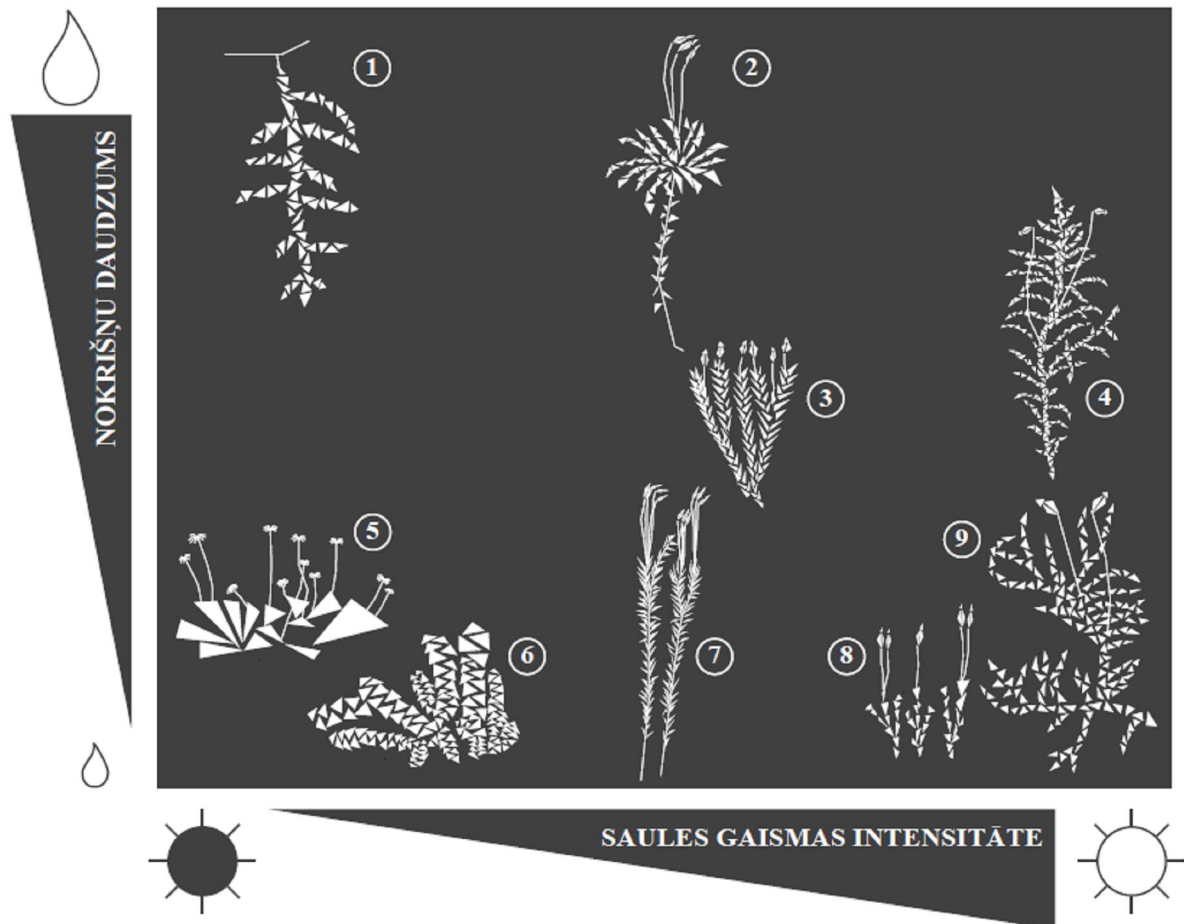
Notes. Life-form: 1—fan; 2—pendants; 3—tall turf; 4—dendroid; 5—weft; 6—large cushion; 7—rough mat; 8—thalloid mat; 9—smooth mat; 10—small cushion.

6. pielikums

Sūnu dzīves formu izvietojums gar mitruma un gaismas intensitātes gradientu uz augsnes (pēc Bates (1998) un Kürschner (2004)). Zīmējumu autore Lauma Strazdiņa.

Appendix 6.

Relationships between bryophyte life-forms, moisture availability and irradiance on soil (by Bates (1998) and Kürschner (2004)). Drawings by Lauma Strazdiņa.



Apzīmējumi. Dzīves forma: 1—vēdekļveida forma; 2—kokveida forma; 3—liels cinis; 4—pavedieni; 5—lapoņveida klājiens; 6—gluds klājiens; 7—augsta velēna; 8—zema velēna; 9—raupjš klājiens.

Notes. Life-form: 1—fan; 2—dendroid; 3—large cushion; 4—weft; 5—thalloid mat; 6—smooth mat; 7—tall turf; 8—short turf; 9—rough mat.

## 7-1. pielikums

Sūnu dzīves stratēģijas (pēc During (1979, 1992), Kürschner (2004), Eckstein (2006), Darell &amp; Cronberg (2011)).

## Appendix 7-1.

Bryophyte life-strategies by During (1979, 1992), Kürschner (2004), Eckstein (2006), Darell &amp; Cronberg (2011).

Stratēģija / Life-strategy	Īpašības / Characteristics					Dzīves forma / Life-form	Piemēri / Examples
	Dzīves ilgums / Lifespan	Dzimumiskā vairošanās / Sexual reproduction	Veģetatīvā vairošanās / Vegetative propagation	Substrāts / Substrate	Dzīves forma / Life-form		
a) bēgļi	Īss, efemeri	Veido daudz sporu, sporas mazas (< 20 μm), ilgdzīvojošas	Nav raksturīga	Nepastāvīgs, neparedzams, sausa augsne	Skraja velēna	<i>Funaria hygrometrica</i>	
b) kolonizētāji	Vidēji īss, 1 līdz 3 gadi	Tikai 2. vai 3. gadā, sporas mazas (< 20 μm), ilgdzīvojošas	Veģetatīvās diasporas lielas, daudzveidīgas (apakšzemes gumi, vairķermeņi, lapas, lapu gali), sastopamas dzīves 1. gadā	Neparedzams, pastāv dažus gadus, augsne, koka miza	Zema velēna, skraja velēna, lapaņveida klājiens		
b1) efemerie kolonizētāji	Ļoti īss	Reti, sporas daudz un mazas	Uz rizoīdiem veido apakšzemes gumus, kas saglabājas augsnē	Radies pēc traucējuma		<i>Bryum erythrocarpum</i>	
b2) īstie kolonizētāji	Īss	Veido daudz sporu	Veido daudz veģetatīvo diasporu	Atklāts, radies pēc traucējuma, potenciāli produktīvs		<i>Bryum argenteum</i> , <i>Ceratodon</i> , <i>Aulacomnium</i>	
b3) pionieri	Vidēji ilgs		Dominē	Cītiem augiem nepiemēroti augšanas apstākļi		<i>Oxyrrhynchium</i> , <i>Tetraphis</i> , <i>Lepidozia</i>	
c) viengadīgas ceļotājsugas	Īss, efemeri, viengadīgi	Veido daudz sporu, sporas lielas (25-200 μm), dzīvo dažus gadus, ilgi saglabājas augsnē sporu bankā	Nav raksturīga	Paredzams, pastāv 1-2 gadus, ciklisks, augsne ar regulāriem traucējumiem	Skraja velēna, lapaņveida klājiens, zema velēna	<i>Physcomitrium</i> , <i>Ephemerum</i> , <i>Riccia</i> , <i>Splachnum</i>	
d) īslaicīgas ceļotājsugas	Daži gadi	Sporofīti bieži, sporas lielas (25-100 μm), dzīvo dažus gadus	Nav raksturīga	Paredzams, pastāv 3 vai vairākus gadus, ciklisks, augsne, dzīvnieku kauli	Zema velēna, lapaņveida klājiens	<i>Bryum</i> , <i>Pottia</i> , <i>Tetraplodon</i>	

**7-2. pielikums**

**Appendix 7-2.**

Stratēģija / Life-strategy	Īpašības / Characteristics			Substrāts / Substrate	Dzīves forma / Life-form	Piemēri / Examples
	Dzīves ilgums / Lifespan	Dzimumiskā vairošanās / Sexual reproduction	Veģetatīvā vairošanās / Vegetative propagation			
e) daudzgadīgas ceļotājsugas	Ilg, daudzgadīgs	Sporofīti reti, attīstās vēlu, 5. dzīves gadā, sporas lielas (25-200 μm), dzīves ilgums īss	Veģetatīvās diasporas lielas, bieži sastopamas	Pastāvīgs, nemainīgs, koka miza, akmens	Cinis, raupjš klājiens, gluds klājiens,	<i>Leucodon</i> , <i>Antitrichia</i> , <i>Orthotrichum</i> , <i>Ulot</i>
f) daudzgadīgi palicēji	Ilg, daudzgadīgs	Sporofīti reti, sporas mazas (< 20 μm), dzīves ilgums dažāds	Reti sastopama	Pastāvīgs, nemainīgs, purvs, augsne	Pavedieni, kokveida forma, klājiens	
f1)daudzgadīgi konkurenti						<i>Calliergon</i> , <i>Plagiomnium</i> , <i>Plagiothecium</i> , <i>Pleurozium</i>
f2)daudzgadīgi strestoleranti palicēji						<i>Isothecium</i> , <i>Homalia</i> , <i>Herzogiella</i>
g) dominējošās sūnas	Ilg	Veido lielas, ilgdzīvojošas sporas	Nav raksturīga	Pastāvīgs		<i>Sphagnum</i>
h) ģeofīti				Augsne		

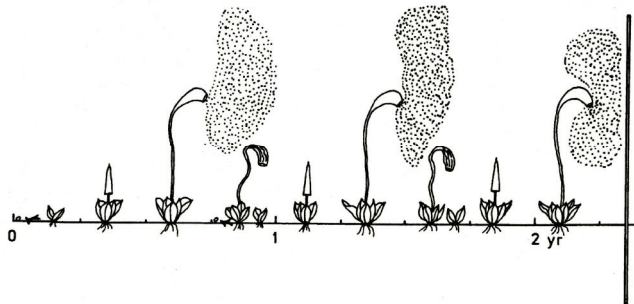
8. pielikums

Sūnu dzīves stratēģijas (During 1979).

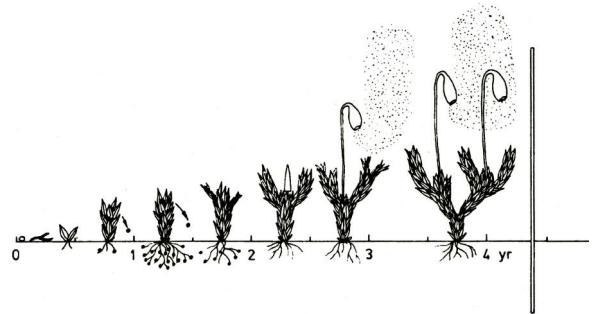
Appendix 8.

Bryophyte life-strategies by During (1979).

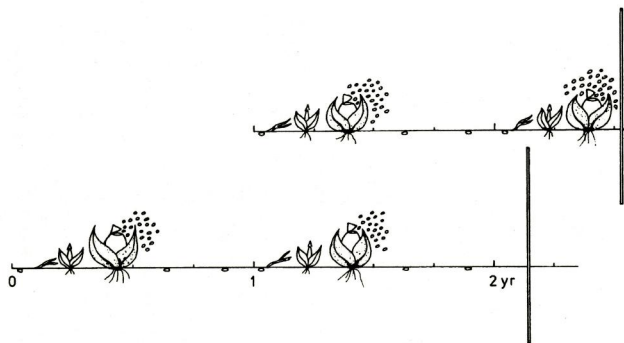
a)



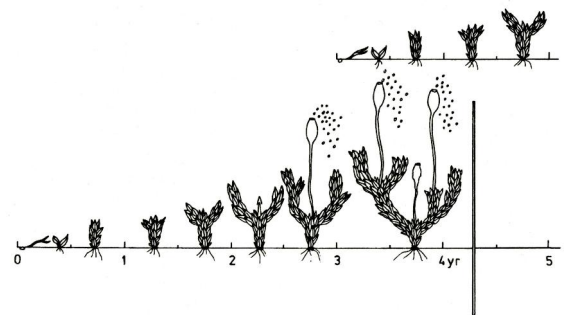
b)



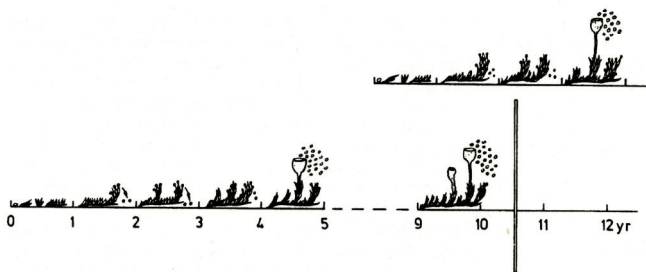
c)



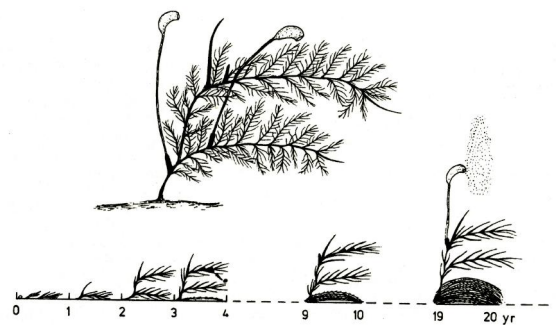
d)



e)



f)



Apzīmējumi. a—bēgļi; b—kolonizētāji; c—viengadīgas ceļotājsugas; d—īslaicīgas ceļotājsugas; e—daudzgadīgas ceļotājsugas; f—daudzgadīgi palicēji. Vertikālā līnija norāda laika periodu, kad biotops vairs nav pieejams. Dzimumsporu un veģetatīvo diasporu lielums atbilst stratēģijas īpašībām.

Notes. a—fugitives; b—colonists; c—annual shuttle; d—short lived shuttle; e—long-lived shuttle; f—perennial stayer. Vertical line shows the end of the period when the habitat is no more suitable for the species. Size of spores and asexual diaspores conforms to characteristics of each strategy.



9. pielikums

Augu sabiedrības Moricsalā 20. gs. sākumā (Kupffer 1931). Numerācijas atšifrējums dots 2.1. tabulā.

Appendix 9.

Vegetation communities on Moricsala Island at the beginning of 20<sup>th</sup> century (by Kupffer 1931). See the meaning of numbers in Table 2.1.



10. pielikums

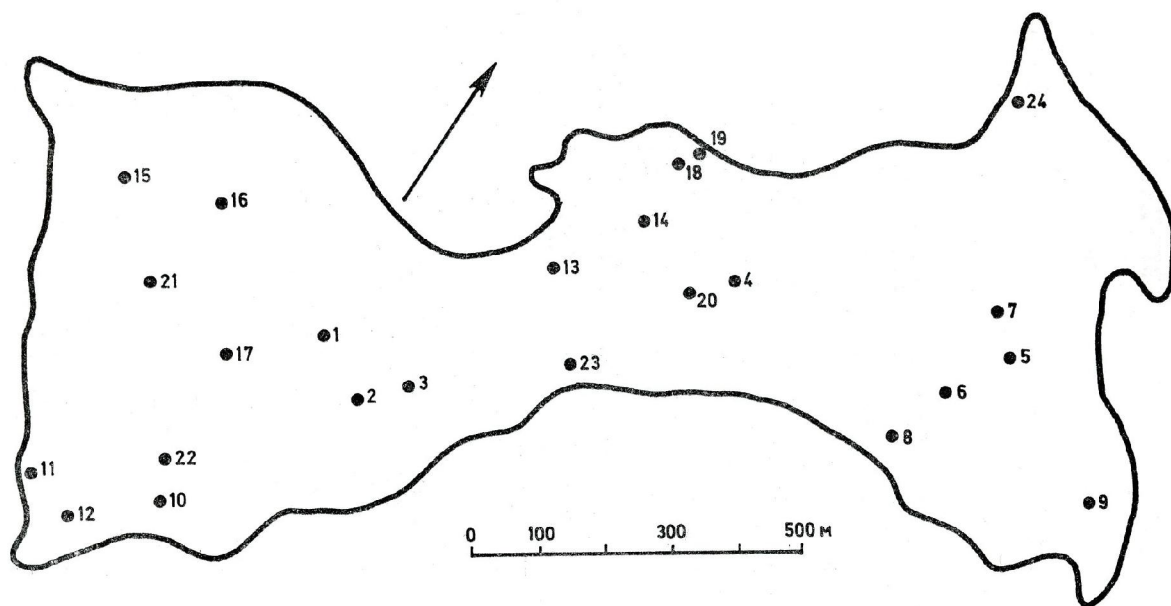
Augu sabiedrības 20. gs. 70-ajos gados (Laiviņa & Laiviņš 1980). Numerācijas atšifrējums dots 2.1. tabulā.

Appendix 10.

Vegetation communities on Moricsala Island in the 1970s of 20<sup>th</sup> century (by Laiviņa & Laiviņš 1980). See the meaning of numbers in Table 2.1.



11. pielikums  
 Parauglaukumu izvietojums Аболинь и др. (1979) pētījumā.  
 Appendix 11.  
 Sampling sites in study made by Аболинь и др. (1979).



*Apzīmējumi. Parauglaukumu piederība augu sabiedrībām: 1-4, 6—ozolu-liepu; 5, 7—ozolu; 8—platlapju-egļu; 9, 10, 14, 20, 23, 24—ozolu-priežu; 11, 19—melnkāšņu; 12, 13—graudzāļu; 15—platlapju-melnkāšņu; 16, 22—bērzu-egļu; 17, 21—egļu-melnkāšņu; 18—bērzu.*

*Notes. Sampling site classification according to vegetation communities: 1-4, 6—oak-lime; 5, 7—oak; 8—nemoral-spruce; 9, 10, 14, 20, 23, 24—oak-pine; 11, 19—black alder; 12, 13—grass vegetation; 15—nemoral-black alder; 16, 22—birch-spruce; 17, 21—spruce-black alder; 18—birch.*

## 12-1. pielikums

Morisālā ierīkoto parauglaukumu koku stāva un lakstaugu stāva sugu sastāvs, atrašanās Latvijas Koordinātu Sistēmā (LKS92) un mikroparauglaukumu skaits.

## Appendix 12-1.

Composition of tree layer and herb layer species in studied sampling sites in Moricsala Island, location of sampling sites in Latvian coordinate system (LKS92) and number of micro sample plots.

Apzīmējumi. Augu sabiedrība: A—apšu; B—bērzu; BE—bērzu-egļu; EM—egļu-melnalkšņu; MA—melnalkšņu; OL—ozolu-liepu; OP—ozolu-priežu; OZ—ozolu; PE—platlapju-egļu; PM—platlapju-melnalkšņu. Substrāta tips: f—epifītisks; k—epiksīls; g—epigeisks. \*—sugām, kas atrastas vairāk nekā vienā parauglaukumā, norādīts pirmais burts no ģints nosaukuma un sugas epitets. Koka suga / Tree species: *Acer plat*—*Acer platanoides*, *Alnu glut*—*Alnus glutinosa*, *Alnu inca*—*Alnus incana*, *Corylus avellana*—*Cory avel*, *Frax exce*—*Fraxinus excelsior*, *Padu aviū*—*Padus avium*, *Pice abie*—*Picea abies*, *Pinu sylv*—*Pinus sylvestris*, *Popu trem*—*Populus tremula*, *Quer robu*—*Quercus robu*, *Sorb aucu*—*Sorbus aucuparia*, *Tili cord*—*Tilia cordata*.

Notes. Vegetation community: A—aspens; B—birch; BE—birch-spruce; EM—spruce-black alder; MA—black alder; OL—oak-lime; OP—oak-pine; OZ—oak; PE—nemoral-spruce; PM—nemoral-black alder. Substrate type: f—epiphytic; k—epixylic; g—epigeous. \*—for species that are found more than in one sampling site, the first letter from genus and full species epithet is given.

Nr. / No.	Datums / Date	Koku stāvs / Tree layer	Pauga, pamežs / Understorey	Lakstaugu stāvs / Herb layer	X	Y	f	k	g
A1	13.09.2008	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Popu trem</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asperula odorata</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Majanthemum bifolium</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Polygonatum officinale</i> , <i>Stellaria holostea</i>	387230	340326	5	5	5
A2	13.09.2008	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Popu trem</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>A. podagraria</i> *, <i>A. odorata</i> , <i>C. majalis</i> , <i>H. nobilis</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>M. nemorosum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>P. officinale</i> , <i>S. holostea</i>	387355	340076	5	5	5
A3	29.08.2009	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Popu trem</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Padu aviū</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>A. odorata</i> , <i>C. majalis</i> , <i>H. nobilis</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>M. nemorosum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>P. officinale</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>S. holostea</i>	388241	340625	5	5	5
A4	29.08.2009	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Popu trem</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Sorb aucu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>A. odorata</i> , <i>C. majalis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>H. nobilis</i> , <i>M. nemorosum</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>P. officinale</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>S. holostea</i>	388420	340635	5	5	5

## 12-2. pielikums

## Appendix 12-2.

Nr. / No.	Datums / Date	Koku stāvs / Tree layer	Paauga, pamežs / Undergrowth	Lakstaugu stāvs / Herb layer	X	Y	f	k	g
B1	17.08.2009	<i>Alnu glut, Betula sp., Quer robu</i>	<i>Acer plat, Cory avel</i>	<i>Equisetum silvaticum, M. nemorosum, Orchis sp., O. acetosella, P. quadrifolia, Peucedanum palustre, Viola sp.</i>	387394	340020	5	5	5
B2	26.07.2009	<i>Alnu glut, Betula sp., Quer robu</i>	<i>Alnu glut, Betula sp., Quer robu, Sorb aucu</i>	<i>Agrostis tenuis, Carex nigra, Lysimachia vulgaris, papardes, Phragmites australis</i>	388416	341122	5	5	5
B3	28.08.2009	<i>Alnu glut, Betula sp., Quer robu</i>	<i>Alnu glut, Betula sp., Padu aviu, Salix sp.</i>	<i>Comarum palustre, Filipendula ulmaria, graudzāles, Iris pseudacorus, Juncus sp., Lycopus europaeus, L. vulgaris, M. bifolium, O. acetosella, papardes, P. palustre, Potentilla reptans, R. idaeus, Viola sp.</i>	387927	340555	5	5	5
B4	29.08.2009	<i>Alnu glut, Betula sp., Quer robu</i>	<i>Acer plat, Alnu glut, Cory avel, Quer robu, Salix sp., Tili cord</i>	<i>Artemisia campestris, Calamagrostis canescens, Equisetum silvaticum, Galium sp., Iris pseudacorus, Lysimachia vulgaris, Mentha arvensis, Oxalis acetosella, papardes, Peucedanum palustre</i>	388246	340593	5	5	5
B5	01.09.2010	<i>Alnu glut, Betula sp.</i>	<i>Padu aviu</i>	<i>Deschampsia caespitosa, I. pseudacorus, L. vulgaris, O. acetosella, papardes, R. idaeus, Urtica dioica</i>	388664	340590	5	5	5
B6	02.09.2010	<i>Alnu glut, Betula sp.</i>	<i>Cory avel</i>	<i>F. ulmaria, I. pseudacorus, papardes, P. reptans, R. idaeus, Veronica sp.</i>	388120	340831	5	5	6
B7	02.09.2010	<i>Alnu glut, Betula sp.</i>	<i>Frangula alnus</i>	<i>L.vulgaris, O. acetosella, papardes, R. idaeus, Vaccinium myrtillus</i>	387985	340676	5	5	6
BE1	14.09.2008	<i>Betula sp., Pice abie</i>	<i>Cory avel, Pice abie</i>	<i>M. bifolium, O. acetosella, V. myrtillus</i>	387410	340520	5	5	5
BE2	28.08.2009	<i>Acer plat, Betula sp., Pice abie, Quer robu</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Pice abie, Sorb aucu</i>	<i>A. odorata, Anemone nemorosa, C. majalis, M. bifolium, M. nemorosum, O. acetosella, papardes, P. officinale, Polypodium vulgare, R. idaeus, Trientalis europaea, V. myrtillus</i>	387844	340479	5	5	5
BE3	17.08.2009	<i>Betula spp., Pice abie, Pinu sylv</i>	<i>Pice abie, Quer robu, Sorb aucu</i>	<i>M. bifolium, O. acetosella, papardes, T. europaea, V. myrtillus</i>	387481	340112	5	5	5

## 12-3. pielikums

## Appendix 12-3.

Nr. / No.	Datums / Date	Koku stāvs / Tree layer	Paauga, pamežs / Undergrowth	Lakstaugu stāvs / Herb layer	X	Y	f	k	g
BE4	27.08.2009	<i>Alnu glut, Betula sp., Pice abie, Quer robu</i>	<i>Alnu glut, Cory avel, Salix sp., Sorb aucu</i>	<i>Carex spp., I. pseudacorus, L. europaeus, L. vulgaris, papardes, P. palustre, V. myrtillus</i>	387573	340206	5	5	5
EM1	16.08.2009	<i>Alnu glut, Pice abie</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Pice abie, Quer robu, Sorb aucu</i>	<i>A. nemorosa, M. bifolium, O. acetosella, papardes, R. idaeus</i>	387330	340343	5	5	5
EM2	19.08.2009	<i>Alnu glut, Pice abie</i>	<i>Cory avel, Pice abie, Sorb aucu</i>	<i>Carex spp., Lamium maculatum, O. acetosella, papardes</i>	387491	340130	5	5	5
EM3	27.08.2009	<i>Alnu glut, Cory avel, Pice abie, Quer robu</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Sorb aucu</i>	<i>Carex spp., I. pseudacorus, L. maculatum, Lycopodium annotinum, O. acetosella, papardes, Paris quadrifolia, R. idaeus, T. europaea, V. myrtillus</i>	387515	340239	5	5	5
MA1	17.08.2009	<i>Alnu glut, Betula sp., Quer robu</i>	<i>Salix sp.</i>	<i>Eupatorium cannabinum, Galium spp., L. europaeus, L. vulgaris, Mentha aquatica, papardes, Phragmites australis, Ribes nigrum</i>	387195	340288	5	5	5
MA2	19.08.2009	<i>Alnu glut</i>	<i>Frax exce, Tili cord</i>	<i>Carex spp., E. silvaticum, Galium uliginosum, I. pseudacorus, L. europaeus, L. vulgaris, papardes, P. palustre, Ribes alpinum, R. idaeus, Viola sp.</i>	387529	340530	5	5	5
MA3	28.08.2009	<i>Alnu glut, Betula sp.</i>	<i>Alnu glut, Quer robu</i>	<i>Carex spp., E. silvaticum, Galium spp., I. pseudacorus, L. maculatum, L. europaeus, papardes, P. palustre, R. nigrum, U. dioica</i>	387888	340335	5	5	5
MA4	20.08.2010	<i>Alnu glut, Betula spp., Pinu sylv, Quer robu</i>	<i>Alnu inca, Cory avel, Padu aviū, Sorb aucu</i>	<i>G. uliginosum, graudzāles, O. acetosella, papardes, Ranunculus sp., R. idaeus, Scutellaria galericulata, S. holostea, U. dioica</i>	388718	340555	5	5	5
MA5	02.09.2010	<i>Alnu glut, Betula sp., Frax exce, Quer robu</i>		<i>I. pseudacorus, L. vulgaris, L. europaeus, papardes</i>	387682	340580	5	5	5
OL1	16.08.2009	<i>Acer plat, Betula sp., Frax exce, Pinu sylv, Quer robu, Tili cord</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Pice abie, Sorb aucu, Tili cord</i>	<i>A. odorata, L. maculatum, M. bifolium, M. nemorosum, O. acetosella, papardes</i>	387175	340455	6	5	5

## 12-4. pielikums

## Appendix 12-4.

Nr. / No.	Datums / Date	Koku stāvs / Tree layer	Paauga, pamežs / Undergrowth	Lakstaugu stāvs / Herb layer	X	Y	f	k	g
OL2	18.08.2009	<i>Acer plat, Pice abie, Quer robu, Tili cord</i>	<i>Cory avel, Quer robu, Tili cord</i>	<i>A. nemorosa, C. majalis, E. silvaticum, Galium spp., L. maculatum, O. acetosella, R. idaeus</i>	387531	340173	6	5	5
OL3	19.08.2009	<i>Acer plat, Quer robu, Tili cord</i>	<i>Alnu glut, Cory avel, Sorb aucu, Tili cord, Quer robu</i>	<i>A. podagraria, A. odorata, papardes, Carex silvatica, E. silvaticum, L. maculatum, M. bifolium, M. nemorosum, O. acetosella, P. quadrifolia, P. officinale, R. idaeus</i>	387675	340493	5	5	5
OL4	28.08.2009	<i>Quer robu, Tili cord</i>	<i>Acer plat, Padu aviu, Quer robu, Tili cord</i>	<i>A. podagraria, A. odorata, C. majalis, G. luteum, H. nobilis, L. maculatum, M. bifolium, M. nemorosum, O. acetosella, papardes, P. officinale, R. idaeus, R. saxatilis, U. dioica</i>	387791	340332	6	5	5
OL5	28.08.2009	<i>Acer plat, Betula sp., Pice abie, Quer robu, Tili cord</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Pice abie, Quer robu, Tili cord</i>	<i>A. nemorosa, A. odorata, C. canescens, C. majalis, E. silvaticum, H. nobilis, L. vernus, M. bifolium, O. acetosella, papardes, P. officinale, R. idaeus, T. europaea, V. myrtillus</i>	387903	340490	5	5	5
OL6	20.08.2010	<i>Quer robu, Tili cord</i>	<i>Cory avel, Pice abie</i>	<i>C. majalis, Galium spp., H. nobilis, Impatiens noli-tangere, L. maculatum, M. bifolium, O. acetosella, papardes, P. officinale, R. idaeus, S. holostea</i>	388252	340757	5	5	5
OL7	03.09.2010	<i>Acer plat, Pice abie, Quer robu, Tili cord</i>	<i>Cory avel, Sorb aucu</i>	<i>A. odorata, C. majalis, E. silvaticum, G. luteum, M. bifolium, O. acetosella, papardes, S. holostea, V. myrtillus</i>	387490	340378	5	5	5
OP1	13.09.2008	<i>Acer plat, Pinu sylv, Quer robu</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Sorb aucu</i>	<i>C. majalis, M. nemorosum, O. acetosella</i>	387516	340033	5	5	3
OP2	29.08.2009	<i>Acer plat, Pinu sylv, Popu trem, Quer robu</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Sorb aucu, Tili cord, Quer robu</i>	<i>C. canescens, C. majalis, Galium spp., H. nobilis, M. bifolium, M. nemorosum, O. acetosella, papardes, R. idaeus, T. europaea</i>	388085	340618	5	5	5
OP3	29.08.2009	<i>Acer plat, Pice abie, Pinu sylv, Quer robu, Tili cord</i>	<i>Acer plat, Cory avel, Sorb aucu</i>	<i>C. canescens, C. majalis, Galium spp., M. bifolium, O. acetosella, papardes, T. europaea</i>	388075	340684	5	5	5

## 12-5. pielikums

## Appendix 12-5.

Nr. / No.	Datums / Date	Koku stāvs / Tree layer	Paauga, pamežs / Undergrowth	Lakstaugu stāvs / Herb layer	X	Y	f	k	g
OP4	26.07.2009	<i>Betula sp.</i> , <i>Pinu sylv</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>C. majalis</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>V. myrtillus</i>	388453	341178	5	5	5
OP5	26.07.2009	<i>Pinu sylv</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>C. majalis</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i> , <i>T. europaea</i> , <i>V. myrtillus</i>	388237	340930	5	5	6
OP6	01.09.2010	<i>Pinu sylv</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Betula sp.</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Popu trem</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>A. odorata</i> , <i>C. silvatica</i> , <i>C. majalis</i> , <i>H. nobilis</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>M. pratense</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>S. holostea</i> , <i>T. europaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Veronica chamaedrys</i>	388816	340649	5	5	6
OZ1	18.08.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Frax exce</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>A. odorata</i> , <i>C. silvatica</i> , <i>C. majalis</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>P. aquilinum</i> , <i>R. idaeus</i>	388469	341040	5	5	5
OZ2	18.08.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Padu aviu</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>C. silvatica</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i> , <i>P. quadrifolia</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>U. dioica</i>	388405	340951	5	5	5
OZ3	20.08.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Quer robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Padu aviu</i> , <i>Pice abie</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>C. majalis</i> , <i>I. noli-tangere</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>O. acetosella</i>	388540	340721	5	5	5
OZ4	01.09.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Padu aviu</i> , <i>Pice abie</i>	<i>C. silvatica</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>P. aquilinum</i> , <i>R. idaeus</i>	388768	340700	5	5	5
OZ5	02.09.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Quer robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Padu aviu</i> , <i>Pice abie</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>P. quadrifolia</i> , <i>U. dioica</i>	388648	340778	5	5	5
PE1	12.09.2008	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Quer robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Tili cord</i>	<i>A. odorata</i> , <i>C. majalis</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i>	387391	340422	5	5	5
PE2	12.09.2008	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Quer robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Tili cord</i>	<i>A. odorata</i> , <i>C. majalis</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i>	387271	340251	5	5	5



## 12-6. pielikums

## Appendix 12-6.

Nr. / No.	Datums / Date	Koku stāvs / Tree layer	Paauga, pamežs / Undergrowth	Lakstaugu stāvs / Herb layer	X	Y	f	k	g
PE3	27.07.2009	<i>Betula spp.</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>A. odorata</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>M. nemorosum</i> , <i>papardes</i> , <i>T. europaea</i> , <i>V. myrtillus</i>	387497	340642	5	5	5
PE4	19.08.2009	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Quer</i> <i>robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Tili cord</i>	<i>A. nemorosa</i> , <i>C. majalis</i> , <i>Hypopitys monotropa</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i> , <i>P. quadrifolia</i>	387559	340453	5	5	5
PE5	27.08.2009	<i>Acer plat</i> , <i>Cory avel</i> , <i>Pice</i> <i>abie</i> , <i>Quer robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Sorb aucu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>A. odorata</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i> , <i>T. europaea</i> , <i>V. myrtillus</i>	387636	340268	5	5	5
PE6	29.08.2009	<i>Acer plat</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Quer</i> <i>robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Tili cord</i> , <i>Quer robu</i>	<i>C. majalis</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>M. bifolium</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i>	388355	340722	5	5	5
PM1	11.09.2008	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Quer</i> <i>robu</i>	<i>Cory avel</i>	<i>A. odorata</i> , <i>E. silvaticum</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>U. dioica</i>	387255	340440	5	5	5
PM2	14.09.2008	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Quer</i> <i>robu</i>	<i>Cory avel</i>	<i>A. odorata</i> , <i>E. silvaticum</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>R.s idaeus</i> , <i>U. dioica</i>	387425	340616	5	5	6
PM3	28.08.2009	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Frax</i> <i>exce</i> , <i>Quer robu</i>	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Tili cord</i>	<i>A. podagraria</i> , <i>A. europaeum</i> , <i>A. odorata</i> , <i>E. silvaticum</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>P. quadrifolia</i> , <i>papardes</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>U. dioica</i>	387878	340371	5	5	5
PM4	19.08.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Quer</i> <i>robu</i> , <i>Tili cord</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Sorb aucu</i>	<i>C. majalis</i> , <i>E. silvaticum</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>O. acetosella</i> , <i>papardes</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>S. holostea</i>	387665	340465	5	5	5
PM5	02.09.2010	<i>Acer plat</i> , <i>Alnu glut</i> , <i>Quer</i> <i>robu</i>	<i>Cory avel</i> , <i>Padu aviu</i> , <i>Pice abie</i> , <i>Ribe nigr</i>	<i>A. odorata</i> , <i>E. silvaticum</i> , <i>L. maculatum</i> , <i>papardes</i> , <i>P. australis</i> , <i>R. idaeus</i> , <i>U. dioica</i>	388723	340807	5	5	5

Moricsalā konstatēto epifītisko sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, aizsardzības statuss, dzīves forma un stratēģija.

## Appendix 13-1.

**Epiphytic bryophyte species recorded on Moricsala Island. Species abbreviations, protection status, life-form and life-strategy are shown.**

*Apzīmējumi. Statuss: S—Latvijas Sarkanās grāmatas suga (Āboliņa 1994); A—īpaši aizsargājamā suga (LR MK noteikumi Nr. 396); M—mikrolieguma suga (LR MK noteikumi Nr. 45); D—dabisko meža biotopu indikatorsuga (Auniņš 2010). Dzīves forma: cu—mazs cinis; CU—liels cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavedienveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Stratēģija: c—kolonizētājs; cp—pionieri; l—daudzgadīga ceļotājsuga; p—daudzgadīgs palicējs; pc—daudzgadīgs konkurents; ps—daudzgadīgs strestolerants palicējs; s—īslaicīga ceļotājsuga.*

*Notes. Protection status: S—red-listed species (Āboliņa 1994); A—rare and protected species in Latvia (Regulations of the Cabinet of Ministers 2000); M—microreserve species in Latvia (Regulations of the Cabinet of Ministers 2001); D—woodland key habitat species (Auniņš 2010). Life-form: cu—small cushion; CU—large cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Life-strategy: c—colonist; cp—pioneer; l—long-lived shuttle; p—perennial stayer; pc—competitive perennial; ps—stress-tolerant perennial; s—short lived shuttle.*

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma/ Life- form	Stratēģija/ Life- strategy
aknu sūnas / liverworts						
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Cephbicu	cebi		4	Mt	cp
<i>Chiloscyphus pallescens</i>	Chilpall	chpa		4	Mt	pc
<i>Frullania dilatata</i>	Fruldila	frdi		36	Ms	l
<i>Jamesoniella autumnalis</i>	Jameautu	jaau	D	4	Mt	c
<i>Lepidozia reptans</i>	Lepirept	lere		3	Mt	cp
<i>Lophocolea bidentata</i>	Lophbide	lobi		2	Mt	pc
<i>Lophocolea heterophylla</i>	Lophhete	lohe		22	Mt	cp
<i>Metzgeria furcata</i>	Metzfurc	mefu	S,D	63	Ms	l
<i>Pellia endiviifolia</i>	Pellendi	peen		1	Th	c
<i>Plagiochila asplenioides</i>	Plagaspl	plas		2	Te	p
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	Ptilpulc	ptpu		6	Ms	s
<i>Radula complanata</i>	Raducomp	raco		67	Ms	l
lapu sūnas / mosses						
<i>Amblystegium serpens</i>	Amblerp	amse		46	Mr	p
<i>Anomodon attenuatus</i>	Anomatte	anat	D	1	Ta	p
<i>Anomodon longifolius</i>	Anomlongi	anlo	D	2	Ta	p
<i>Anomodon viticulosus</i>	Anomviti	anvi	D	5	Ta	p
<i>Antitrichia curtispindula</i>	Anticurt	ancu	A,M,S,D	2	Ta	l
<i>Aulaacomnium androgynum</i>	Aulaandr	auan		5	t	c

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma/ Life- form	Stratēģija/ Life- strategy
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	Bracvelu	brve		9	Mr	p
<i>Brachythecium campestre</i>	Braccamp	brca		5	Mr	p
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Bracruta	brru		58	Mr	cp
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Bracsale	brsa		22	Mr	p
<i>Bryum moravicum</i>	Bryumora	brmo		2	CU	
<i>Calliergon cordifolium</i>	Callcord	caco		1	W	pc
<i>Calliergonella cuspidata</i>	Callcusp	cacu		6	W	pc
<i>Climacium dendroides</i>	Climdend	clde		6	D	pc
<i>Dicranum montanum</i>	Dicrmont	dimo		66	t	pc
<i>Dicranum scoparium</i>	Dicrsco	disc		26	Te	cp
<i>Dicranum viride</i>	Dicrviri	divi	A,S	1	t	
<i>Eurhynchium angustirete</i>	Eurhangu	euan		1	Mr	p
<i>Eurhynchium striatum</i>	Eurhstri	eust		3	Mr	p
<i>Fissidens taxifolius</i>	Fisstaxi	fita		1	Te	c
<i>Herzogiella seligeri</i>	Herzseli	hese		17	Mr	ps
<i>Homalia trichomanoides</i>	Homatric	hotr	D	40	Ms	ps
<i>Homalothecium sericeum</i>	Homaseri	hose		25	Ms	p
<i>Hygroamblystegium varium</i>	Hygrvari	hyva		19	Mr	p
<i>Hylocomium splendens</i>	Hylosple	hysp		2	W	pc
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Hypncupr	hycu		239	Ms	ps
<i>Isothecium alopecuroides</i>	Isotalop	isal	D	3	D	ps
<i>Leptodictyum riparium</i>	Leptripa	leri		3	Mr	
<i>Leskea polycarpa</i>	Leskpoly	lepo		1	Mr	p
<i>Leucodon sciuroides</i>	Leucsciu	lesc		32	Ta	l
<i>Mnium hornum</i>	Mniuhorn	mnho		8	Te	l
<i>Mnium stellare</i>	Mniustel	mnst		1	Te	
<i>Neckera complanata</i>	Neckcomp	neco	A,S,D	1	Ms	p
<i>Neckera pennata</i>	Neckpenn	nepe	S,D	7	Ms	l
<i>Orthotrichum speciosum</i>	Orthspec	orsp		11	cu	s
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	Oxyrhian	oxhi		21	Ms	cp
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i>	Oxyrspec	oxsp		2	Ms	
<i>Plagiomnium affine</i>	Plagaffi	plaf		19	Te	pc
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	Plagcusp	plcu		38	Te	pc
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	Plagelli	plel		4	Te	pc
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	Plagcavi	plca		22	Mr	ps
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	Plagdent	plde		28	Ms	ps

## 13-3. pielikums

## Appendix 13-3.

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma/ Life- form	Stratēģija/ Life- strategy
<i>Plagiothecium laetum</i>	Plaglaet	plle		23	Ms	ps
<i>Plagiothecium latebricola</i>	Plaglate	plla	A,M,S,D	4	Ms	ps
<i>Platygyrium repens</i>	Platrepe	plre		27	Mr	ps
<i>Pleurozium schreberi</i>	Pleuschr	plsc		4	W	pc
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	Pseucinc	psci		1	Te	l
<i>Pylaisia polyantha</i>	Pylapoly	pypo		5	Mr	p
<i>Rhizomnium punctatum</i>	Rhizpunc	rhpu		2	Te	l
<i>Rhodobryum roseum</i>	Rhodrose	rhro		1	Te	c
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Rhyttriq	rhtr		2	W	pc
<i>Sanionia uncinata</i>	Saniunci	saun		4	Mr	ps
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	Sciuoedi	scoe		8	Mr	pc
<i>Tetraphis pellucida</i>	Tetrpell	tepe		9	t	cp
<i>Ulota crispa</i>	Ulotcris	ulcr	D	18	cu	l
<i>Zygodon baumgartneri</i>	Zygobaum	zyba	A,S	1	t	c

Modeļu AIC vērtība kopējam dzīves formu skaitam un katras dzīves formas skaitam uz pētītajiem kokiem pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.

## Appendix 14-1.

AIC for models calculated for total number of life-forms and each life-form on studied trees using GLMM analysis. In bold characters are models with lowest or second lowest AIC if they don't differ after ANOVA analysis.

Apzīmējumi. Dzīves forma: CU—liels cinis; cu—mazs cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavedienveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Faktors: D—koka stumbra diametrs; S—vidējais sūnu vienlaidus seguma augstums; pH—koka mizas pH; K—koka suga; A—augu sabiedrība.

Notes. Life-form: CU—large cushion; cu—small cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Factor: D—tree stem diameter; S—mean height of continuous bryophyte cover; pH—tree bark pH; K—tree species; A—vegetation community.

Modelis / Model	Dzīves formas / Life- forms											
	CU	cu	D	Mr	Ms	Mt	t	Ta	Te	Th	W	
D	141,3	<b>17,6</b>	121,6	64,4	304	190,9	156,1	215,5	163,1	237,9	14,5	91,6
S	115,7	19,9	114,4	63,4	260	137,3	133,2	180,5	121,3	<b>192,8</b>	14,5	<b>76,9</b>
pH	141,8	21,3	127,6	66	306,3	161,2	152,3	200,7	101,5	242,5	<b>14,3</b>	91,7
D+S	117,7	17,6	105,9	63,7	260,7	138,4	135,1	182,2	120	194,3	16	78,1
pH+D	142,8	17,5	118,9	66,4	303,2	157,4	146,8	202,2	98,3	238,1	15,5	93,3
pH+S	117,7	22	112,2	65,4	261,8	124,5	<b>128,7</b>	172,8	<b>80,1</b>	194,8	15,2	78,9
pH+S+D	119,7	18,5	106	65,7	262,3	126,5	129	174,6	81,5	196,2	17,1	80
K	138,2	39	121,9	73,2	289	143,7	153,2	193,2	113,9	235,6	32,4	95,4
K+D	138,9	37,7	110,7	74,8	285,7	144,5	151	195,2	112,4	236,6	34,3	97,3
K+pH	140,2	40,3	123,8	74,2	288	144	151,4	193,9	104,6	234,4	33,7	95,6
K+S	118,3	38,1	108,1	73,6	251	<b>116,8</b>	140,8	174,6	87,4	196,5	33,8	87,7
K+D+S	120,1	38,2	<b>103,8</b>	75,2	248	118,5	142,1	176,5	89	198,4	35,5	88,2
K+pH+D	140,9	30	112,7	75,9	284,2	144,7	148,7	195,8	102,8	234,8	35,3	97,4
K+pH+S	119,9	39,4	110	74,7	247	118,8	136,7	175,5	85,5	194,8	35,6	88,5
K+pH+S+D	121,7	32	105,7	76,5	244,5	120,5	137,9	177,2	87	196,7	36,6	88,8
A	133,3	33,9	135,3	<b>63,3</b>	269,4	171,2	149,4	202,5	150	240,8	28	86,9
A+D	133,3	29,2	121,3	65,2	268,4	173,2	150,9	202,2	152	236,1	30	87,6
A+pH	134,2	34,3	133,6	65,1	270,6	155,3	142,9	193,7	99,5	240,6	29,9	88,3
A+S	<b>112,9</b>	32,2	121,9	64,5	232,5	132,6	137,2	178,1	119,1	194,9	29,4	79,3
A+D+S	114,4	29,9	109,9	66	233,6	132,1	139,2	178	118,8	195	31,4	79,2
A+pH+D	133,8	26	122,1	66,9	269,1	156,9	143	194,7	98,7	234,9	31,9	88,7
A+pH+S	114,7	33,5	121,9	66,3	234,5	128,9	130,3	<b>171,1</b>	78,6	195,2	31,4	80,6

Modelis / Model	Dzīves formas / Life- forms	CU	cu	D	Mr	Ms	Mt	t	Ta	Te	Th	W
	A+pH+S+D	116,1	28	111,7	67,8	235,6	129,9	131,8	172,6	80,4	194,3	33,4
A+K	138	51,3	127,5	77	260,1	154,8	149,6	201,1	112,4	235,9	48,2	102,6
A+K+D	139,1	48,8	118,7	78,4	256,8	156,1	148,7	203,1	107,9	236,9	49,5	104,5
A+K+pH	140	52,5	129,1	78,8	259,4	155	146,7	200,8	105,3	236,3	49,3	101,7
A+K+S	123,3	52,1	117,6	78,8	229,6	130,8	142,5	182	88,6	202,8	49,6	95,6
A+K+D+S	124,9	48	112,9	79,9	227,2	132,2	143,8	183,8	89,9	204,4	51	96,6
A+K+pH+D	141,1	48	120,1	80,3	255,6	156,5	145,7	202,6	102,7	237,1	48	103,6
A+K+S+pH	125	53,9	118,2	80,6	227	132,7	138,7	181,1	87,1	202,4	51,3	94,3
A+K+pH+S+D	126,6	50	113,7	81,8	<b>225</b>	134,2	139,5	182,7	88,3	203,7	50	94,9

Modeļu AIC vērtība kopējam sūnu sugu skaitam, kopējam stratēģiju skaitam un katras stratēģijas skaitam uz pētītajiem kokiem pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.

## Appendix 15-1.

AIC for models calculated for total number of bryophyte species, total number of life-strategies and each life-strategy on studied trees using GLMM analysis. In bold characters are models with lowest or second lowest AIC if they don't differ after ANOVA analysis.

Apzīmējumi. Stratēģija: *c*—kolonizētājs; *cp*—pionieri; *l*—daudzgadīga ceļotājsuga; *p*—daudzgadīgs palicējs; *pc*—daudzgadīgs konkurents; *ps*—daudzgadīgs stresstolerants palicējs; *s*—īslaicīga ceļotājsuga. Faktors: *D*—koka stumbra diametrs; *S*—vidējais sūnu vienlaidus seguma augstums; *pH*—koka mizas pH; *K*—koka suga; *A*—augu sabiedrība.

Notes. Life-strategy: *c*—colonist; *cp*—pioneer; *l*—long-lived shuttle; *p*—perennial stayer; *pc*—competitive perennial; *ps*—stress-tolerant perennial; *s*—short lived shuttle. Factor: *D*—tree stem diameter; *S*—mean height of continuous bryophyte cover; *pH*—tree bark pH; *K*—tree species; *A*—vegetation community.

Modelis / Model	Sūnu sugas /	Stratēģijas /							
	Bryophyte species	Life-strategies	c	cp	l	p	pc	ps	s
D	315,4	141,5	72,1	259,3	421,2	259	261,1	114,1	91,4
S	252,9	<b>113,4</b>	<b>62,8</b>	224,7	353,6	216,5	225,1	102,4	<b>89,3</b>
pH	289,8	136,9	73,2	262,2	288,7	242,2	258,1	104,7	94,2
D+S	254,7	115,3	64,7	226,2	327,8	218,4	225,5	103,9	89,4
pH+D	286	135,7	73,9	261,3	289,5	237,6	259,4	106,4	92,6
pH+S	243,6	113,3	64,7	225,8	244,8	208,2	222,7	<b>89,8</b>	89,8
pH+S+D	245,3	115,3	66,7	227,6	241,2	208,3	224,2	91,7	90,5
K	272,6	137,6	85,1	271,3	275,5	240,9	249,4	122	102,2
K+D	272	138,3	84,2	269,5	276,8	236,8	251,4	122,9	100,6
K+pH	273,1	139,5	86,3	272,7	260,9	241,5	251,4	119,1	104,1
K+S	230,2	116,8	78,1	232,5	228,6	210,7	<b>216,9</b>	111,4	96,1
K+D+S	231,9	118,7	79,9	234,5	226,3	210	218,5	113,1	98,7
K+pH+D	272,7	140,1	86	271	261,4	237,6	253,4	120,3	102,5
K+pH+S	232,1	118,6	79,9	232,1	220,9	212,6	218,9	105,8	97,9
K+pH+S+D	233,8	120,6	81,8	234,1	219,2	211,9	220,5	107,8	98,8
A	307,2	139,3	80,6	264,5	406,3	246,6	255,9	117,3	96,8
A+D	306,9	140,4	82,5	259,3	398	247,3	253,2	117,3	94,9
A+pH	284,6	136,9	82,4	266,5	292,9	228,7	256,2	113,3	98,3
A+S	247,5	116,3	73,4	<b>223,8</b>	342,6	212,6	221,4	109,1	91,3
A+D+S	249,3	118,2	75,2	224,2	316	214,6	219	110,3	90,8
A+pH+D	281,7	137,3	84,3	261,1	291,1	227,5	254,2	114,1	96,8
A+pH+S	240,8	116,6	75,1	225	251,9	<b>201,8</b>	221,9	99,6	93,3
A+pH+S+D	242,7	118,6	77	225,8	245,2	203,1	220,4	101,6	92,6
A+K	262,6	141,7	96	268,3	274,6	234,7	250,7	132,5	110

Modelis / Model	Sūnu sugas /	Stratēģijas /							
	Bryophyte species	Life- strategies	c	cp	l	p	pc	ps	s
A+K+D	261,4	142,8	96,4	264,9	276,5	233	252,6	133,7	109,5
A+K+pH	263,7	143,5	98	269	264,7	232,9	252,5	130,8	111,6
A+K+S	<b>226,1</b>	124,3	87,9	231,6	224,1	207,6	222,4	124,1	104,8
A+K+D+S	227,6	126,3	89,8	232,8	223,8	208,3	223,9	126	105,8
A+K+pH+D	262,8	144,6	98,3	265,6	266	231,8	254,5	132	110,9
A+K+S+pH	227,6	126,2	89,8	229,3	219,4	208,1	224,3	119,3	104,8
A+K+pH+S+D	229,2	128,2	91,7	230,8	<b>218,8</b>	208,6	225,8	121,2	105,5



**Moricālā konstatēto epiksīlo sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, aizsardzības statuss, dzīves forma un stratēģija.**

**Appendix 16-1.**

**Epixylic bryophyte species recorded on Moricsala Island. Species abbreviations, protection status, life-forms and life-strategies are shown.**

*Apzīmējumi. Statuss: S—Latvijas Sarkanās grāmatas suga (Āboliņa 1994); A—īpaši aizsargājamā suga (LR MK noteikumi Nr. 396); M—mikrolieguma suga (LR MK noteikumi Nr. 45); D—dabisko meža biotopu indikatorsuga (Auniņš 2010). Dzīves forma: cu—mazs cinis; CU—liels cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavedienveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Td—sfagni; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Stratēģija: c—kolonizētājs; cp—pionieri; l—daudzgadīga ceļotājsuga; p—daudzgadīgs palicējs; pc—daudzgadīgs konkurents; ps—daudzgadīgs strestolerants palicējs; s—īsilaicīga ceļotājsuga.*

*Notes. Protection status: S—red-listed species (Āboliņa 1994); A—rare and protected species in Latvia (Regulations of the Cabinet of Ministers 2000); M—microreserve species in Latvia (Regulations of the Cabinet of Ministers 2001); D—woodland key habitat species (Auniņš 2010). Life-form: cu—small cushion; CU—large cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Td—sphagnoid; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Life-strategy: c—colonist; cp—pioneer; l—long-lived shuttle; p—perennial stayer; pc—competitive perennial; ps—stress-tolerant perennial; s—short lived shuttle.*

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma / Life- form	Stratēģija/ Life- strategy
aknu sūnas / liverworts						
<i>Barbilophozia attenuata</i>	Barbatte	baat	A,S	8	Mt	cp
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	Bleptric	bltr		3	Mt	c
<i>Calypogeia azurea</i>	Calyazur	caaz		4	Ms	c
<i>Calypogeia neesiana</i>	Calynees	cane		1	Ms	c
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Cephbicu	cebi		19	Mt	cp
<i>Chiloscyphus pallescens</i>	Chilpall	chpa		19	Mt	pc
<i>Frullania dilatata</i>	Fruldila	frdi		3	Ms	l
<i>Jamesoniella autumnalis</i>	Jameautu	jaau	D	13	Mt	c
<i>Jungermannia leiantha</i>	Jungleia	jule	A,M	5	Mt	c
<i>Lepidozia reptans</i>	Lepirept	lere		22	Mt	cp
<i>Lophocolea bidentata</i>	Lophbide	lobi		12	Mt	pc
<i>Lophocolea heterophylla</i>	Lophhete	lohe		91	Mt	cp
<i>Metzgeria furcata</i>	Metzfurc	mefu	S, D	4	Ms	l
<i>Nowellia curvifolia</i>	Nowecurv	nocu		52	Mt	c
<i>Pellia endiviifolia</i>	Pellendi	peen		1	Th	c
<i>Plagiochila asplenioides</i>	Plagaspl	plas		3	Te	p
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	Ptilpulg	ptpu		27	Ms	s
<i>Radula complanata</i>	Raducomp	raco		11	Ms	l

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma / Life- form	Stratēģija/ Life- strategy
<i>Riccardia latifrons</i>	Ricclati	rila		9	Ms	cp
<i>Riccardia palmata</i>	Riccpalm	ripa	A,S	7	Ms	cp
<i>Riccia sp.</i>	Riccia	ricc		1	Ms	
lapu sūnas / mosses						
<i>Amblystegium serpens</i>	Amblserp	amse		27	Mr	p
<i>Antitrichia curtipendula</i>	Anticurt	ancu	A,M,S,D	5	Ta	l
<i>Atrichum undulatum</i>	Atriundu	atun		4	Te	s
<i>Aulacomnium androgynum</i>	Aulaandr	auan		7	t	c
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	Bracvelu	brve		9	Mr	p
<i>Brachythecium albicans</i>	Bracalbi	bral		14	Mr	p
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Bracruta	brru		83	Mr	cp
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Bracsale	brsa		35	Mr	p
<i>Bryum moravicum</i>	Bryumora	brmo		3	CU	
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	Bryupseu	brps		1	Te	pc
<i>Calliergon cordifolium</i>	Callcord	caco		3	W	pc
<i>Calliergonella cuspidata</i>	Callcusp	cacu		34	W	pc
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	Cirrpili	cipi		1	Mt	pc
<i>Climacium dendroides</i>	Climdend	clde		13	D	pc
<i>Dicranella cerviculata</i>	Dircerv	dice		1	t	c
<i>Dicranum flagellare</i>	Dicrflag	difl		16	Te	pc
<i>Dicranum montanum</i>	Diermont	dimo		92	t	pc
<i>Dicranum polysetum</i>	Dicrpoly	dipo		1	Te	pc
<i>Dicranum scoparium</i>	Dierscop	disc		129	Te	cp
<i>Eurhynchium angustirete</i>	Eurhangu	euan		5	Mr	p
<i>Eurhynchium striatum</i>	Eurhstri	eust		8	Mr	p
<i>Fissidens adianthoides</i>	Fissadia	fiad		1	Te	c
<i>Herzogiella seligeri</i>	Herzseli	hese		82	Mr	ps
<i>Homalia trichomanoides</i>	Homatric	hotr	D	1	Ms	ps
<i>Homalothecium sericeum</i>	Homaseri	hose		5	Ms	p
<i>Hygroamblystegium varium</i>	Hygrvari	hyva		5	Mr	p
<i>Hylocomium splendens</i>	Hylosple	hysp		40	W	pc
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Hypncupr	hycu		231	Ms	ps
<i>Hypnum pallescens</i>	Hypnpall	hypa		1	Mr	p
<i>Leskea polycarpa</i>	Leskpoly	lepo		1	Mr	p
<i>Leucodon sciuroides</i>	Leucsciu	lesc		7	Ta	l
<i>Mnium hornum</i>	Mniuhorn	mnho		10	Te	l

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma / Life- form	Stratēģija/ Life- strategy
<i>Neckera complanata</i>	Neckcomp	neco	A,S,D	1	Ms	p
<i>Orthotrichum affine</i>	Orthaffi	oraf		1	cu	c
<i>Orthotrichum speciosum</i>	Orthspec	orsp		3	cu	s
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	Oxyrhian	oxhi		22	Ms	cp
<i>Plagiomnium affine</i>	Plagaffi	plaf		22	Te	pc
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	Plagcusp	plcu		65	Te	pc
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	Plagelli	plel		5	Te	pc
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	Plagcavi	plca		10	Mr	ps
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	Plagdent	plde		31	Ms	ps
<i>Plagiothecium laetum</i>	Plaglaet	plle		5	Ms	ps
<i>Plagiothecium latebricola</i>	Plaglate	plla	A,M,S,D	1	Ms	ps
<i>Platygyrium repens</i>	Platrepe	plre		39	Mr	ps
<i>Pleurozium schreberi</i>	Pleuschr	plsc		45	W	pc
<i>Pohlia nutans</i>	Pohlnota	ponu		4	t	cp
<i>Polytrichum commune</i>	Polycomm	poco		29	Te	pc
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	Pseucinc	psci		6	Te	l
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	Ptilcris	ptcr		8	W	p
<i>Pylaisia polyantha</i>	Pylapoly	pypo		4	Mr	p
<i>Rhizomnium punctatum</i>	Rhizpunc	rhpu		7	Te	l
<i>Rhodobryum roseum</i>	Rhodrose	rhro		1	Te	c
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Rhyttriq	rhtr		10	W	pc
<i>Sanionia uncinata</i>	Saniunci	saun		13	Mr	ps
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	Sciuoedi	scoe		18	Mr	pc
<i>Sphagnum capillifolium</i>	Sphacapi	spca		1	Td	l
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	Sphagirg	spgi		1	Td	l
<i>Sphagnum palustre</i>	Sphapalu	sppa		6	Td	l
<i>Sphagnum russowii</i>	Spharuss	spru		2	Td	l
<i>Sphagnum squarrosum</i>	Sphasqua	spsq		3	Td	l
<i>Tetraphis pellucida</i>	Tetrpell	tepe		35	t	cp
<i>Thuidium delicatulum</i>	Thuideli	thde		1	W	p
<i>Ulota crispa</i>	Uloteris	ulcr	D	4	cu	l

Modeļu AIC vērtība kopējam dzīves formu skaitam un katras dzīves formas skaitam uz pētītajām kritālām pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.

## Appendix 17.

AIC for models calculated for total number of life-forms and each life-form on studied logs using GLMM analysis. In bold characters are models with lowest or second lowest AIC if they don't differ after ANOVA analysis.

Apzīmējumi. Dzīves forma: CU—liels cinis; cu—mazs cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavedienveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Td—sfāgni; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Faktors: G—kritālas garums; D—kritālas diametrs; pH—kritālas pH; A—augu sabiedrība.

Notes. Life-form: CU—large cushion; cu—small cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Td—sphagnoid; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Factor: G—log length; D—log diameter; pH—log pH; A—vegetation community.

Modelis / Model	Dzīves formas / Life- forms	CU	cu	D	Mr	Ms	Mt	t	Ta	Td	Te	Th	W
G	139,6	31,2	60,4	<b>67,5</b>	288,4	<b>142,3</b>	379,3	250,2	72,4	49	251,8	14,8	300,1
D	140,5	29,2	<b>58,6</b>	68,1	287,7	142,5	376,6	254,8	77,2	48,9	259,2	<b>11</b>	303,8
pH	138	28,7	61,6	67,8	286,7	144,9	358	228,8	75,5	<b>47,2</b>	256,5	14,8	302,6
G+D	140,1	30,4	60,3	69,5	288,1	143,4	378,5	249,8	73,9	50,9	253,7	8	302,1
G+pH	135,3	30,7	61,4	68,6	284,6	144,3	359,3	<b>219,4</b>	<b>71,4</b>	49,2	250,9	16,8	300,3
D+pH	136,5	<b>27,4</b>	59,5	69,4	283,7	144,5	358,4	226,6	76,1	49,1	258,1	13	304,1
G+D+pH	136,2	28,4	61,3	70,5	283,9	145,4	360,2	221	72,9	51,1	252,6	10	302,3
A	144,8	38,9	68,1	72,6	287,2	155,1	375,7	262,2	76,8	53,2	260,3	29,1	301,2
A+G	138	40,8	66,6	71,6	282,6	155,3	376	251,6	73,5	55	248,4	31	<b>295,2</b>
A+D	136,8	39,3	64	72,3	281,7	154,8	369,7	255	255	55,2	259,6	25,7	300,8
A+pH	140,2	36,3	68,6	73,9	285,5	157,1	350	233,5	75,2	52,1	257,8	31	301,9
A+G+D	135,1	40,8	65,7	73,2	280,8	156,1	371,6	249,9	75,5	56,9	250,3	26	296,9
A+G+pH	132,9	38,3	66,4	72,7	281	157,3	350	222	70,5	53,1	<b>244,9</b>	32,9	296
A+D+pH	132,4	37,7	62,7	73,4	<b>280,1</b>	156,8	<b>345,7</b>	228,4	76,3	53,4	257,1	26	301,3
A+G+D+pH	<b>130,4</b>	39	64,2	74,3	279,2	158,1	347,5	222	72,5	54,9	246,8	28	297,6

## 18. pielikums

Modeļu AIC vērtība kopējam sūnu sugu skaitam, kopējam stratēģiju skaitam un katras stratēģijas skaitam uz pētītajām kritālām pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.

### Appendix 18.

AIC for models calculated for total number of bryophyte species, total number of life-strategies and each life-strategy on studied logs using GLMM analysis. In bold characters are models with lowest or second lowest AIC if they don't differ after ANOVA analysis.

Apzīmējumi. Stratēģija: *c*—kolonizētājs; *cp*—pionieri; *l*—daudzgadīga ceļotājsuga; *p*—daudzgadīgs palicējs; *pc*—daudzgadīgs konkurents; *ps*—daudzgadīgs stresstolerants palicējs; *s*—īslaicīga ceļotājsuga. Faktors: *G*—kritālas garums; *D*—kritālas diametrs; *pH*—kritālas mizas pH; *A*—augu sabiedrība.

Notes. Life-strategy: *c*—colonist; *cp*—pioneer; *l*—long-lived shuttle; *p*—perennial stayer; *pc*—competitive perennial; *ps*—stress-tolerant perennial; *s*—short lived shuttle. Factor: *G*—log length; *D*—log diameter; *pH*—log pH; *A*—vegetation community.

Modelis / Model	Sugu skaits / Bryophyte species	Stratēģijas / Life- strategies							
			c	cp	l	p	pc	ps	s
G	371,1	127,5	238,4	285,2	237,9	253,5	317,5	135,1	142
D	375,9	125,1	234,5	285,2	240,3	253,6	325,3	134,6	141,9
pH	384,1	126,2	214,5	288,1	238,6	<b>248</b>	328	<b>130,4</b>	127,7
G+D	367,5	126	236,5	285	239,8	255,4	319,1	135,9	143,9
G+pH	368,4	124,6	216,1	285,6	238,1	249,6	319,1	130,6	129,6
D+pH	374,1	<b>122,6</b>	214,6	285,8	240,5	249,5	326,9	130,4	129,7
G+D+pH	365,7	123,6	216,6	285,6	240	251,3	320,8	131,7	131,6
A	388,3	139,1	247	278,7	236,2	255,6	329,4	148	142,2
A+G	366,1	135,4	247,3	272,9	<b>234,6</b>	256,2	<b>313,8</b>	146,9	144,2
A+D	370	130,8	239,9	270,6	237,9	256,6	324,2	145,9	143,5
A+pH	384,3	135,8	218,2	278,7	236,1	253,1	330,7	144,4	<b>125,6</b>
A+G+D	358,5	131,2	241,8	<b>269,5</b>	236,6	257,8	314,1	146,8	145,5
A+G+pH	361,5	131,9	217,6	272,8	234,3	253,9	314,9	143,1	127,2
A+D+pH	366,7	127,6	<b>212,3</b>	270,9	237,7	254,3	325,6	142,5	126,9
A+G+D+pH	<b>354,7</b>	127,9	214	269,7	236,3	255,6	315,3	143,2	128,8

**Moricsalā konstatēto epigeisko sūnu sugu saraksts, to abreviatūras, aizsardzības statuss, dzīves forma un stratēģija.**

**Appendix 19-1.**

**Epigeous bryophyte species recorded on Moricsala Island. Species abbreviations, protection status, life-form and life-strategy are shown.**

*Apzīmējumi. Statuss: S—Latvijas Sarkanās grāmatas suga (Āboliņa 1994); A—īpaši aizsargājamā suga (LR MK noteikumi Nr. 396); M—mikrolieguma suga (LR MK noteikumi Nr. 45); D—dabisko meža biotopu indikatorsuga (Auniņš 2010). Dzīves forma: cu—mazs cinis; CU—liels cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavedienveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Td—sfagni; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Stratēģija: c—kolonizētājs; cp—pionieri; l—daudzgadīga ceļotājsuga; p—daudzgadīgs palicējs; pc—daudzgadīgs konkurents; ps—daudzgadīgs strestolerants palicējs; s—īsilaicīga ceļotājsuga.*

*Notes. Protection status: S—red-listed species (Āboliņa 1994); A—rare and protected species in Latvia (Regulations of the Cabinet of Ministers 2000); M—microreserve species in Latvia (Regulations of the Cabinet of Ministers 2001); D—woodland key habitat species (Auniņš 2010). Life-form: cu—small cushion; CU—large cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Td—sphagnoid; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Life-strategy: c—colonist; cp—pioneer; l—long-lived shuttle; p—perennial stayer; pc—competitive perennial; ps—stress-tolerant perennial; s—short lived shuttle.*

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma / Life- form	Stratēģija / Life- strategy
<b>aknu sūnas / liverworts</b>						
<i>Calypogeia azurea</i>	Calyazur	caaz		8	Ms	c
<i>Calypogeia neesiana</i>	Calynees	cane		1	Ms	c
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Cephbicu	cebi		2	Mt	cp
<i>Chiloscyphus pallescens</i>	Chilpall	chpa		5	Mt	pc
<i>Cladopodiella fluitans</i>	Cladflui	clfl		1	Mt	
<i>Jamesoniella autumnalis</i>	Jameautu	jaau	D	1	Mt	c
<i>Lepidozia reptans</i>	Lepirept	lere		11	Mt	cp
<i>Lophocolea bidentata</i>	Lophbide	lobi		3	Mt	pc
<i>Lophocolea heterophylla</i>	Lophhete	lohe		18	Mt	cp
<i>Nowellia curvifolia</i>	Nowecurv	novu		1	Mt	c
<i>Pellia endiviifolia</i>	Pellendi	peen		1	Th	c
<i>Pellia neesiana</i>	Pellnees	pene		1	Th	c
<i>Plagiochila asplenioides</i>	Plagaspl	plas		4	Te	p
<i>Radula complanata</i>	Raducomp	raco		1	Ms	l
<b>lapu sūnas / mosses</b>						
<i>Amblystegium serpens</i>	Amblserp	amse		39	Mr	p
<i>Anomodon longifolius</i>	Anomlongi	anlo	D	1	Ta	p
<i>Atrichum undulatum</i>	Atriundu	atun		17	Te	s

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma / Life- form	Stratēģija / Life- strategy
<i>Aulacomnium androgynum</i>	Aulaandr	auan		6	t	c
<i>Aulacomnium palustre</i>	Aulapalu	aupa		4	Te	pc
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	Bracvelu	brve		20	Mr	p
<i>Brachythecium albicans</i>	Bracalbi	bral		11	Mr	p
<i>Brachythecium campestre</i>	Braccamp	brca		4	Mr	p
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Bracruta	brru		88	Mr	cp
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Bracsale	brsa		17	Mr	p
<i>Bryum capillare</i>	Bryucapi	brcp		3	CU	c
<i>Bryum moravicum</i>	Bryumora	brmo		9	CU	
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	Bryupseu	brps		5	Te	pc
<i>Bryum rubens</i>	Bryurube	brrb		1	t	
<i>Calliergon cordifolium</i>	Callcord	caco		14	W	pc
<i>Calliergonella cuspidata</i>	Callcusp	cacu		38	W	pc
<i>Campylium stellatum</i>	Campstel	cast		1	Te	pc
<i>Climacium dendroides</i>	Climdend	clde		21	D	pc
<i>Dicranella heteromalla</i>	Dicrhete	dihe		4	t	c
<i>Dicranum flagellare</i>	Dicrflag	difl		2	Te	pc
<i>Dicranum fuscescens</i>	Dicrfusc	difu		1	Te	pc
<i>Dicranum majus</i>	Dicrmaju	dima		1	Te	pc
<i>Dicranum montanum</i>	Dicrmont	dimo		5	t	pc
<i>Dicranum polysetum</i>	Dicrpoly	dipo		1	Te	pc
<i>Dicranum scoparium</i>	Dicrscop	disc		38	Te	cp
<i>Eurhynchium angustirete</i>	Eurhangu	euan		2	Mr	p
<i>Eurhynchium striatum</i>	Eurhstri	eust		5	Mr	p
<i>Fissidens taxifolius</i>	Fisstaxi	fita		1	Te	c
<i>Herzogiella seligeri</i>	Herzseli	hese		20	Mr	ps
<i>Homalia trichomanoides</i>	Homatric	hotr	D	2	Ms	ps
<i>Homalothecium sericeum</i>	Homaseri	hose		4	Ms	p
<i>Hygroamblystegium varium</i>	Hygrvari	hyva		14	Mr	p
<i>Hylocomium splendens</i>	Hylosple	hysp		6	W	pc
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Hypncupr	hycu		99	Ms	ps
<i>Isothecium alopecuroides</i>	Isotalop	isal	D	1	D	ps
<i>Leucodon sciuroides</i>	Leucsciu	lesc		2	Ta	l
<i>Mnium hornum</i>	Mniuhorn	mnho		12	Te	l
<i>Mnium stellare</i>	Mniustel	mnst		1	Te	

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Statuss / Protection status	Atradņu skaits / Number of finds	Dzīves forma / Life- form	Stratēģija / Life- strategy
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	Oxyrhian	oxhi		40	Ms	cp
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i>	Oxyspec	oxsp		5	Ms	
<i>Plagiomnium affine</i>	Plagaffi	plaf		43	Te	pc
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	Plagcusp	plcu		46	Te	pc
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	Plagelli	plel		10	Te	pc
<i>Plagiomnium undulatum</i>	Plagundu	plun		9	D	pc
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	Plagcavi	plca		24	Mr	ps
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	Plagdent	plde		26	Ms	ps
<i>Plagiothecium laetum</i>	Plaglaet	plle		15	Ms	ps
<i>Plagiothecium latebricola</i>	Plaglate	plla	A,M,S,D	2	Ms	ps
<i>Platygyrium repens</i>	Platrepe	plre		7	Mr	ps
<i>Pleurozium schreberi</i>	Pleuschr	plsc		17	W	pc
<i>Pohlia cruda</i>	Pohlcrud	pocr		2	t	cp
<i>Pohlia nutans</i>	Pohlnota	ponu		5	t	cp
<i>Polytrichum commune</i>	Polycomm	poco		42	Te	pc
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	Pseucinc	psci		3	Te	l
<i>Rhizomnium punctatum</i>	Rhizpunc	rhpu		7	Te	l
<i>Rhodobryum roseum</i>	Rhodrose	rhro		4	Te	c
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	Rhytsqua	rhsq		20	W	pc
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Rhyttriq	rhtr		5	W	pc
<i>Sanionia uncinata</i>	Saniunci	saun		7	Mr	ps
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	Sciuoedi	scoe		9	Mr	pc
<i>Sphagnum fallax</i>	Sphafall	spfa		1	Td	l
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	Sphagirg	spgi		4	Td	l
<i>Sphagnum palustre</i>	Sphapalu	sppa		16	Td	l
<i>Sphagnum russowii</i>	Spharuss	spru		6	Td	l
<i>Sphagnum squarrosus</i>	Sphasqua	spsq		4	Td	l
<i>Tetraphis pellucida</i>	Tetrpell	tepe		18	t	cp
<i>Thuidium delicatulum</i>	Thuideli	thde		2	W	p
<i>Thuidium tamariscinum</i>	Thuitama	thta		1	W	p



Modeļu AIC vērtība kopējam dzīves formu skaitam un katras dzīves formas skaitam pētītajos augsnes mikroparauglukumos pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.

## Appendix 20.

AIC for models calculated for total number of life-forms and each life-form in studied soil microplots using GLMM analysis. In bold characters are models with lowest or second lowest AIC if they don't differ after ANOVA analysis.

Apzīmējumi. Dzīves forma: CU—liels cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavedienveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Td—sfagni; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Faktors: D—attālums līdz tuvāk augošajam kokam; pH—vidējais augsnes pH parauglukumā; K—mikroparauglukumam tuvāk augošā koka suga; A—augu sabiedrība.

Notes. Life-form: CU—large cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Td—sphagnoid; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Factor: D—distance to nearest tree; pH—mean soil pH in sampling site; K—nearest growing tree species; A—vegetation community.

Modelis / Model	Dzīves formas / Life- forms											
	CU	D	Mr	Ms	Mt	t	Ta	Td	Te	Th	W	
D	527	<b>74,7</b>	90,4	<b>221,5</b>	244,6	163,3	158,4	22,1	84,6	279,7	<b>23,2</b>	188,7
pH	525,1	75,6	<b>89,7</b>	221,6	<b>244,3</b>	<b>158,9</b>	147	<b>22,1</b>	73,9	<b>279,4</b>	23,2	188
D+pH	525,3	76,7	91,4	223,4	246,3	160,5	148,9	22,9	75,5	281,1	25,2	190
K	<b>507,3</b>	91	104,5	234,1	247,3	168,7	148,5	44,8	101,3	291,4	46,1	<b>165,4</b>
K+D	508,4	91,8	106,3	235,8	248,4	170,3	150,5	46,8	102,5	292,8	47,8	167,4
K+pH	508,3	92,8	104,5	236,1	249,2	169,4	<b>145,8</b>	45,4	89,8	293,4	48,1	167,3
K+D+pH	509,5	93,6	106,3	237,8	250,2	171,1	147,8	46,7	91,2	294,8	49,8	169,3
A	531,3	85	93,4	228,5	248,9	165,1	156,8	34,5	81,4	282,6	33,9	171,6
A+D	531,9	86,8	95,4	230,4	250,4	166,6	158,5	35,5	83,1	284,5	35,3	173,4
A+pH	532,6	86,9	94,9	229,7	250,9	164,2	151,5	34,8	<b>70,1</b>	284,5	34,9	173,4
A+D+pH	533,1	88,7	96,9	231,6	252,3	165,7	153,4	36,2	72	286,4	36,4	175,2
A+K	516,4	103,6	112,4	245,3	260,4	175,1	155,2	57,3	101,5	294,6	60,6	172,7
A+K+D	517,8	104,7	114,4	246,9	260,6	177	157,2	58,5	103,1	296,3	62	174,6
A+K+pH	518,3	105,6	113,3	246,4	262,4	175,5	154,2	53,4	92,4	295,9	62	174,6
A+K+D+pH	519,6	106,7	115,3	247,9	262,6	177,5	156,2	-	94,2	297,6	63,2	176,5

Modeļu AIC vērtība kopējam sūnu sugu skaitam, kopējam stratēģiju skaitam un katras stratēģijas skaitam pētītajos augsnes mikroparauglāukumos pēc GLMM analīzes. Modelis ar zemāko vai otru zemāko AIC vērtību, ja modeļi pēc ANOVA analīzes būtiski neatšķiras, atzīmēts ar trekninātiem burtiem.

## Appendix 21.

AIC for models calculated for total number of bryophyte species, total number of life-strategies and each life-strategy in studied soil microplots using GLMM analysis. In bold characters are models with lowest or second lowest AIC if they don't differ after ANOVA analysis.

Apzīmējumi. Stratēģija: c—kolonizētājs; cp—pionieri; l—daudzgadīga ceļotājsuga; p—daudzgadīgs palicējs; pc—daudzgadīgs konkurents; ps—daudzgadīgs stresstolerants palicējs; s—īslaicīga ceļotājsuga. Faktors: D—attālums līdz tuvāk augošajam kokam; pH—vidējais augsnes pH parauglāukumā; K—mikroparauglāukumam tuvāk augošā koka suga; A—augu sabiedrība.

Notes. Life strategy: c—colonist; cp—pioneer; l—long-lived shuttle; p—perennial stayer; pc—competitive perennial; ps—stress-tolerant perennial; s—short lived shuttle. Factor: D—distance to nearest tree; pH—mean soil pH in sampling site; K—nearest growing tree species; A—vegetation community.

Modelis / Model	Sugu skaits / Bryophyte species	Stratēģijas / Life- strategies							
			c	cp	l	p	pc	ps	s
D	307,7	509	136,4	<b>273</b>	162,6	218	294,2	255,8	94,5
pH	304,2	506,9	<b>131,4</b>	273,3	159,4	<b>218,7</b>	294,5	<b>250,5</b>	94,9
D+pH	305,5	508,3	132,2	275	160,6	219,8	296,1	251,9	96,4
K	<b>302,5</b>	<b>491,3</b>	152,9	274,6	168,4	234,2	<b>285,9</b>	261,8	96,9
K+D	304	493,2	154,3	276,5	168,7	235,7	287,6	263,8	98,7
K+pH	303,4	493	150,7	276,5	167,7	235,2	286,9	258	98,5
K+D+pH	304,9	494,8	151,8	278,5	168	236,7	288,6	260	100,4
A	310,5	507,5	141,2	273	<b>141,9</b>	232,2	290,9	260,5	<b>94,1</b>
A+D	312	509	141,1	274,7	143,1	233,7	292,1	262,5	96,1
A+pH	311,5	509,2	141	275	142,9	234,2	292,6	258,1	96,1
A+D+pH	313	510,8	141,2	276,7	144	235,6	293,8	260	98
A+K	313,3	499,7	163,1	285,8	159	248,3	296,3	269,6	101,8
A+K+D	315	501,5	163,6	287,8	160	249,9	297,4	271,2	103,8
A+K+pH	315,1	501,6	163,5	287,7	159,8	250,1	296,7	268,3	103,6
A+K+D+pH	316,8	503,5	164,1	289,7	160,7	251,6	298	270	105,6

**Dažādos pētījuma periodos Moricsalā konstatēto sūnu sugu saraksts, to abreviācijas, dzīves forma un stratēģija.**

**Appendix 22-1.**

**Bryophyte species recorded on Moricsala Island in different study periods. Species abbreviations, life-forms and life-strategies are shown.**

*Apzīmējumi. Substrāts: f—epifītisks; k—epiksīls; g—epigeisks. Dzīves forma: cu—mazs cinis; CU—liels cinis; D—kokveida forma; Mr—raupjš klājiens; Ms—gluds klājiens; Mt—pavediņveida klājiens; t—zema velēna; Ta—vijums; Td—sfagni; Te—augsta velēna; Th—lapoņveida klājiens; W—pavedieni. Stratēģija: c—kolonizētājs; cp—pionieri; fu—bēglis; l—daudzgadīga ceļotājsuga; p—daudzgadīgs palicējs; pc—daudzgadīgs konkurents; ps—daudzgadīgs strestolerants palicējs; s—īslaicīga ceļotājsuga. \*—sugas ar aizsardzības statusu (Āboliņa 1994, LR MK noteikumi Nr. 396, LR MK noteikumi Nr. 45, Auniņš 2010). x—suga ir sastopama.*

*Notes. Substrate type: f—epiphytic; k—epixylic; g—epigeous. Life-form: cu—small cushion; CU—large cushion; D—dendroid; Mr—rough mat; Ms—smooth mat; Mt—thread-like mat; t—short turf; Ta—tail; Td—sphagnoid; Te—tall turf; Th—thalloid-mat; W—weft. Life-strategy: c—colonist; cp—pioneer; fu—fugitive; l—long-lived shuttle; p—perennial stayer; pc—competitive perennial; ps—stress-tolerant perennial; s—short lived shuttle.*

*\*—species of conservation concern (Āboliņa 1994, Regulations of the Cabinet of Ministers 2000, Regulations of the Cabinet of Ministers 2001, Auniņš 2010). x—species is found.*

Taksons / Taxon	Abrevia-	Abrevia-	Dzīves	Stratē-	Kupffer			Аболинь			autore		
	tūra I /	tūra II /	forma /	ģija /	1931			и др. 1979					
	Abbrevia-	Abbrevia-	Life-	Strate-	f	k	g	f	k	g	f	k	g
	tion I	tion II	form	gy									
aknu sūnas / liverworts													
<i>Barbilophozia attenuata*</i>	Barbatte	baat	Mt	cp									x
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	Bleptric	bltr	Mt	c			x	x					x
<i>Calypogeia azurea</i>	Calytric	caaz	Ms	c			x					x	x
<i>Calypogeia neesiana</i>	Calynees	cane	Ms	c	x			x	x			x	x
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Cephbicu	cebi	Mt	cp				x		x	x	x	x
<i>Chiloscyphus pallescens</i>	Chilpall	chpa	Mt	pc				x		x	x	x	x
<i>Cladopodiella fluitans</i>	Cladflui	clfl	Mt										x
<i>Frullania dilatata</i>	Fruhdila	frdi	Ms	l	x			x		x	x		
<i>Jamesoniella autumnalis*</i>	Jameautu	jaau	Mt	c				x		x	x	x	x
<i>Jungermannia atrovirens</i>	Junglanc	juat	Mt	c		x	x	x					
<i>Jungermannia leiantha*</i>	Jungleia	jule	Mt	c									x
<i>Lepidozia reptans</i>	Lepirept	lere	Mt	cp		x	x	x		x	x	x	x
<i>Lophocolea bidentata</i>	Lophbide	lobi	Mt	pc							x	x	x
<i>Lophocolea heterophylla</i>	Lophhete	lohe	Mt	cp		x	x	x		x	x	x	x
<i>Lophocolea minor</i>	Lophmino	lomi	Mt	cp						x			
<i>Marchantia polymorpha</i>	Marcpoly	mapo	Th	c		x	x			x			
<i>Metzgeria furcata*</i>	Metzfurc	mefu	Ms	l	x			x		x	x		
<i>Nowellia curvifolia</i>	Nowecurv	novu	Mt	c		x		x				x	x
<i>Pellia endiviifolia</i>	Pellendi	peen	Th	c						x	x	x	x

## 22-2. pielikums

## Appendix 22-2.

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Dzīves forma / Life- form	Stratē- ģija / Strate- gy	Kupffer 1931			Аболинь и др. 1979			autore		
					f	k	g	f	k	g	f	k	g
<i>Pellia neesiana</i>	Pellnees	pene	Th	c									x
<i>Plagiochila asplenoides</i>	Plagaspl	plas	Te	p			x	x	x	x	x	x	x
<i>Preissia quadrata*</i>	Preiquad	prqu	Mt				x						
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	Ptilpulc	ptpu	Ms	s	x	x	x	x		x	x		
<i>Radula complanata</i>	Raducomp	raco	Ms	l	x			x		x	x	x	x
<i>Riccardia latifrons</i>	Ricclati	rila	Ms	cp		x		x				x	
<i>Riccardia palmata*</i>	Ricc palm	ripa	Ms	cp		x						x	
<i>Riccia sp.</i>	Riccia	ricc	Ms									x	
lapu sūnas / mosses													
<i>Amblystegium serpens</i>	Amblserp	amse	Mr	p		x		x	x	x	x	x	x
<i>Amblystegium subtile</i>	Amblsubt	amsu	Ms	p		x							
<i>Anomodon attenuatus*</i>	Anomatte	anat	Ta	p				x			x		
<i>Anomodon longifolius*</i>	Anomlong	anlo	Ta	p	x						x		x
<i>Anomodon viticulosus*</i>	Anomviti	anvi	Ta	p	x			x			x		
<i>Antitrichia curtipendula*</i>	Anticurt	ancu	Ta	l	x			x			x	x	
<i>Atrichum undulatum</i>	Atriundu	atun	Te	s	x		x			x		x	x
<i>Aulacomnium androgynm</i>	Aulaandr	auan	t	c		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Aulacomnium palustre</i>	Aulapalu	aupa	Te	pc			x			x			x
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	Bracvelu	brve	Mr	p			x	x	x	x	x	x	x
<i>Brachythecium albicans</i>	Bracalbi	bral	Mr	p						x		x	x
<i>Brachythecium campestre</i>	Braccamp	brca	Mr	p							x		x
<i>Brachythecium mildeanum</i>	Bracmild	brmi	Mr	p						x			
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Bracruta	brru	Mr	cp	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Bracsale	brsa	Mr	p	x	x		x			x	x	x
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>	Bryorecu	brre	Te				x						
<i>Bryum caespiticium</i>	Bryucaes	brce	cu	c	x		x			x			
<i>Bryum capillare</i>	Bryucapi	brcp	CU	c			x			x			x
<i>Bryum moravicum</i>	Bryumora	brmo	CU				x				x	x	x
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	Bryupseu	brps	Te	pc			x					x	x
<i>Bryum rubens</i>	Bryurube	brrb	t										x
<i>Calliergon cordifolium</i>	Callcord	caco	W	pc			x	x	x	x	x	x	x
<i>Calliergonella cuspidata</i>	Callcusp	cacu	W	pc			x	x			x	x	x
<i>Calliergonella lindbergii</i>	Calllind	cali	W	pc			x			x			
<i>Campylium stellatum</i>	Campstel	cast	Te	pc			x						x
<i>Campylophyllum sommerfeltii</i>	Campsomm	caso	Te							x			
<i>Ceratodon purpureus</i>	Cerapurp	cepu	t	c	x		x			x			

## 22-3. pielikums

## Appendix 22-3.

Taksons / Taxon	Abrevia-	Abrevia-	Dzīves	Stratē-	Kupffer			Аболинъ			autore
	tūra I /	tūra II /	forma /	ģija /	1931			и др. 1979			
	Abbrevia-	Abbrevia-	Life-	Strate-	f	k	g	f	k	g	
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	Cirrpili	cipi	Mt	pc				x	x		x
<i>Climacium dendroides</i>	Climdend	clde	D	pc			x	x	x	x	x
<i>Dicranella cerviculata</i>	Dircerv	dice	t	c			x		x		x
<i>Dicranella heteromalla</i>	Dicrhete	dihe	t	c			x				x
<i>Dicranum bonjeanii</i>	Dicrbonj	dibo	t	pc			x		x		
<i>Dicranum flagellare</i>	Dicflag	difl	Te	pc		x		x			x
<i>Dicranum fuscescens</i>	Dicrfusc	difu	Te	pc							x
<i>Dicranum majus</i>	Dicrmaju	dima	Te	pc			x	x	x		x
<i>Dicranum montanum</i>	Dicrmont	dimo	t	pc		x		x		x	x
<i>Dicranum polysetum</i>	Dicrpoly	dipo	Te	pc			x		x		x
<i>Dicranum scoparium</i>	Dicrscop	disc	Te	cp	x		x	x		x	x
<i>Dicranum viride*</i>	Dicrviri	divi	t								x
<i>Drepanocladus aduncus</i>	Drepadun	drad	W				x	x	x		
<i>Drepanocladus polygamus</i>	Dreppoly	drpo	W						x		
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	Eurhpulc	eupu	Mr	p					x		
<i>Eurhynchium angustirete</i>	Eurhangu	euan	Mr	p				x	x	x	x
<i>Eurhynchium striatum</i>	Eurhstri	eust	Mr	p	x	x	x	x	x	x	x
<i>Fissidens adianthoides</i>	Fissadia	fiad	Te	c					x		x
<i>Fissidens taxifolius</i>	Fisstaxi	fita	Te	c						x	x
<i>Funaria hygrometrica</i>	Funahygr	fugy	t	fu			x		x		
<i>Herzogiella seligeri</i>	Herzseli	hese	Mr	ps	x	x	x	x		x	x
<i>Heterophyllum haldanianum</i>	Hetehald	heha	Ms		x		x	x			
<i>Homalia trichomanoides*</i>	Homatric	hotr	Ms	ps	x			x		x	x
<i>Homalothecium sericeum</i>	Homaseri	hose	Ms	p	x		x	x		x	x
<i>Homomallium incurvatum</i>	Homoincu	hoin	Ms					x			
<i>Hygroamblystegium varium</i>	Hygrvari	hyva	Mr	p					x	x	x
<i>Hylocomium splendens</i>	Hylosple	hysp	W	pc			x	x	x	x	x
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Hypncupr	hycu	Ms	ps	x	x	x	x		x	x
<i>Hypnum imponens*</i>	Hypnimpo	hyim	Ms			x					
<i>Hypnum pallescens</i>	Hypnpall	hypo	Mr	p				x			x
<i>Isothecium alopecuroides*</i>	Isotalop	isal	D	ps	x		x	x		x	x
<i>Leptobryum pyriforme</i>	Leptpyri	lepy	Te	c	x				x		
<i>Leptodictyum riparium</i>	Leptripa	leri	Mr			x	x	x	x	x	
<i>Leskea polycarpa</i>	Leskpoly	lepo	Mr	p						x	x
<i>Leucodon sciuroides</i>	Leucsciu	lesc	Ta	l	x			x		x	x
<i>Mnium hornum</i>	Mniuhorn	mnho	Te	l			x	x	x	x	x

## 22-4. pielikums

## Appendix 22-4.

Taksons / Taxon	Abrevia- tūra I / Abbrevia- tion I	Abrevia- tūra II / Abbrevia- tion II	Dzīves forma / Life- form	Stratē- ģija / Strate- gy	Kupffer 1931			Аболинь и др. 1979			autore		
					f	k	g	f	k	g	f	k	g
<i>Mnium stellare</i>	Mniustell	mnst	Te								x		x
<i>Neckera complanata*</i>	Neckcomp	neco	Ms	p	x			x			x	x	
<i>Neckera pennata*</i>	Neckpenn	nepe	Ms	l	x			x			x		
<i>Orthotrichum affine</i>	Orthaffi	oraf	cu	c	x							x	
<i>Orthotrichum gymnostomum</i>	Orthgymn	orgy	cu	c	x								
<i>Orthotrichum patens</i>	Orthpate	orpa	cu	c	x			x					
<i>Orthotrichum speciosum</i>	Orthspec	orsp	cu	s	x			x			x	x	
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	Oxyrhian	oxhi	Ms	cp						x	x	x	x
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i>	Oxyrspec	oxsp	Ms								x		x
<i>Plagiomnium affine</i>	Plagaffi	plaf	Te	pc	x			x	x	x	x	x	x
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	Plagcusp	plcu	Te	pc	x		x	x	x	x	x	x	x
<i>Plagiomnium elatum</i>	Plagelat	plet	Te	pc			x			x			
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	Plagelli	plel	Te	pc				x	x	x	x	x	x
<i>Plagiomnium medium</i>	Plagmedi	plme	Te	pc			x			x			
<i>Plagiomnium undulatum</i>	Plagundu	plun	D	pc			x			x			x
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	Plagnegl	plca	Mr	ps		x					x	x	x
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	Plagdent	plde	Ms	ps		x	x			x	x	x	x
<i>Plagiothecium laetum</i>	Plaglaet	plle	Ms	ps		x			x	x	x	x	x
<i>Plagiothecium latebricola*</i>	Plaglate	plla	Ms	ps		x			x		x	x	x
<i>Plagiothecium nemorale</i>	Plagnemo	plne	Ms	ps					x				
<i>Plagiothecium succulentum</i>	Plagsucc	plsu	Ms	ps		x			x	x			
<i>Platygyrium repens</i>	Platrepe	plre	Mr	ps		x					x	x	x
<i>Pleurozium schreberi</i>	Pleuschr	plsc	W	pc			x		x	x	x	x	x
<i>Pohlia cruda</i>	Pohlcrud	pocr	t	cp									x
<i>Pohlia nutans</i>	Pohnuta	ponu	t	cp	x		x		x	x		x	x
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	Pohlwahl	powa	t	cp			x						
<i>Polytrichastrum formosum</i>	Polyform	pofu	Te	pc			x			x			
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	Polylong	polo	Te	pc						x			
<i>Polytrichum commune</i>	Polycommu	poco	Te	pc			x			x		x	x
<i>Polytrichum juniperinum</i>	Polyjuni	poju	Te	pc			x			x			
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	Pseucinc	psci	Te	l						x	x	x	x
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	Pseupuru	pspu	W				x			x			
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	Ptilcris	ptcr	W	p			x					x	
<i>Pylaisia polyantha</i>	Pylapoly	pypo	Mr	p	x				x		x	x	
<i>Rhizomnium punctatum</i>	Rhizpunc	rhpu	Te	l			x		x	x	x	x	x
<i>Rhodobryum roseum</i>	Rhodrose	rhro	Te	c	x		x			x	x	x	x



Saraksts ar sugām, kas konstatētas Moricsalā tikai kādā vienā pētījuma periodā, un to sastopamība pētītajās augu sabiedrībās uz dažādiem substrātiem.

## Appendix 23-1.

List of species that were found on Moricsala Island only during one of study periods, and species distribution in studied vegetation communities on different substrates.

Apzīmējumi. Augu sabiedrība: B—bērzu; BE—bērzu-egļu; EM—egļu-melnalkšņu; MA—melnalkšņu; OL—ozolu-liepu; OP—ozolu-priežu; OZ—ozolu; PE—platlapju-egļu; PM—platlapju-melnalkšņu. Substrate type: f—epifītisks; k—epiksīls; g—epigeisks.

Notes. Vegetation community: B—birch; BE—birch-spruce; EM—spruce-black alder; MA—black alder; OL—oak-lime; OP—oak-pine; OZ—oak; PE—nemoral-spruce; PM—nemoral-black alder. Substrate type: f—epiphytic; k—epixylic; g—epigeous.

Taksons / Taxon	Sastopamība / Distribution
<b>Kupffer (1931)</b>	
<i>Amblystegium subtile</i>	OL <sub>k</sub> ; OZ <sub>k</sub> ; PE <sub>k</sub>
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Hypnum imponens</i>	OL <sub>k</sub> ; OZ <sub>k</sub> ; PE <sub>k</sub>
<i>Orthotrichum gymnostomum</i>	PM <sub>f</sub>
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Preissia quadrata</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Scorpidium cossonii</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Sphagnum centrale</i>	BE <sub>g</sub> ; EM <sub>g</sub>
<i>Syntrichia ruralis</i>	OP <sub>g</sub>
<i>Thuidium assimile</i>	OZ <sub>f</sub> ; PM <sub>g</sub>
<i>Thuidium recognitum</i>	EM <sub>g</sub> ; OZ <sub>f</sub> ; PM <sub>g</sub>
<i>Tortula subulata</i>	MA <sub>g</sub>
<b>Аболинь и др. (1979)</b>	
<i>Brachythecium mildeanum</i>	B <sub>g</sub>
<i>Calliergonella lindbergii</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Campylophyllum sommerfeltii</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Drepanocladus polygamus</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Homomallium incurvatum</i>	OZ <sub>k</sub>
<i>Lophocolea minor</i>	BE <sub>g</sub> ; EM <sub>g</sub>
<i>Plagiothecium nemorale</i>	PM <sub>k</sub>
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	BE <sub>g</sub> ; EM <sub>g</sub> ; MA <sub>g</sub> ; PE <sub>g</sub>
<i>Sphagnum contortum</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	BE <sub>g</sub>
<i>Sphagnum magellanicum</i>	BE <sub>g</sub>
<i>Sphagnum teres</i>	BE <sub>g</sub>



Taksons / Taxon	Sastopamība / Distribution
<b>autore</b>	
<i>Barbilophozia attenuata</i>	BE <sub>k</sub> ; EM <sub>k</sub>
<i>Brachythecium campestre</i>	B <sub>f</sub> ; BE <sub>g</sub> ; OL <sub>g</sub> ; OP <sub>g</sub> ; OZ <sub>f</sub> ; PE <sub>f</sub>
<i>Bryum rubens</i>	OZ <sub>g</sub>
<i>Cladopodiella fluitans</i>	PE <sub>g</sub>
<i>Dicranum fuscescens</i>	OL <sub>g</sub>
<i>Dicranum viride</i>	PE <sub>f</sub>
<i>Fissidens taxifolius</i>	MA <sub>f, g</sub>
<i>Jungermannia leiantha</i>	B <sub>k</sub> ; OL <sub>k</sub> ; PE <sub>k</sub>
<i>Leskea polycarpa</i>	B <sub>k</sub> ; OP <sub>f</sub>
<i>Lophocolea bidentata</i>	B <sub>f, k</sub> ; BE <sub>k</sub> ; EM <sub>g, k</sub> ; MA <sub>k</sub> ; OL <sub>k</sub> ; OP <sub>f, g, k</sub> ; OZ <sub>g, k</sub> ; PE <sub>k</sub>
<i>Mnium stellare</i>	OL <sub>f</sub> ; PM <sub>g</sub>
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i>	B <sub>f</sub> ; MA <sub>f, g</sub> ; OZ <sub>g</sub> ; PM <sub>g</sub>
<i>Pellia neesiana</i>	MA <sub>g</sub>
<i>Pohlia cruda</i>	B <sub>g</sub> ; BE <sub>g</sub>
<i>Riccia sp.</i>	MA <sub>k</sub>
<i>Zygodon baumgartneri</i>	OL <sub>f</sub>