

KERPIŲ
EKOLOGIJOS
p a g r i n d a i
Paskaitų konspektas





VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS MOKSLŲ FAKULTETAS
BOTANIKOS IR GENETIKOS KATEDRA

Ingrida
PRIGODINA
LUKOŠIENĖ

KERPIŲ
EKOLOGIJOS
p a g r i n d a i
Paskaitų konspektas



Vilniaus universiteto leidykla

2012

Recenzavo:

dr. REDA IRŠĖNAITĖ
(Gamtos tyrimų centro
Botanikos institutas)

dr. EDITA MEŠKAUSKAITĖ
(Vilniaus universitetas)

ISBN 978-609-459-054-2

© Ingrida Prigodina Lukošienė, 2012
© Vilniaus universitetas, 2012



TURINYS

ĮŽANGINIS ŽODIS 7

1. **KERPIŲ BIOLOGINĖ ĮVAIROVĖ 8**
 - 1.1. Kerpių augimo ir gyvenimo formos 8
 - 1.2. Su kerpėmis susiję nelichenizuoti grybai 24
 - 1.3. Kerpių įvairovė ir lichenologinių tyrimų kryptys Lietuvoje 27
2. **KERPIŲ EKOLOGINIS VAIDMUO 30**
 - 2.1. Kerpių paplitimas ir prisitaikymas prie įvairių augimo sąlygų 30
 - 2.2. Kerpių ekologinis vaidmuo įvairiose ekosistemose 31
3. **KERPIŲ SOCIOLOGINIAI TYRIMAI 40**
 - 3.1. Kriptogamų sąvoka 40
 - 3.2. Upsalos (Švedija) fitocenologinės mokyklos nuostatos 40
 - 3.3. Ciuricho-Monpeljė fitocenologinės mokyklos nuostatos 41
 - 3.4. Kerpių ir kitų kriptogamų bendrijų aprašymo metodika 42
4. **EKOLOGINĖS KERPIŲ GRUPĖS, JŲ EKOLOGINĖS SAVYBĖS, BIOTOPAI IR BENDRIJOS 45**
 - 4.1. Epifitinės kerpės ir pagrindiniai ekologiniai rodikliai, lemiantys jų išsidėstymą 45
 - 4.2. Pagrindiniai epifitinių kerpių biotopai 48
 - 4.3. Epifilinės kerpės 50
 - 4.4. Epiksilinės kerpės 50
 - 4.5. Epifitinių ir epiksilinių kerpių bendrijos 50
 - 4.6. Epigėjinės kerpės ir pagrindiniai ekologiniai rodikliai, lemiantys jų išsidėstymą 56
 - 4.7. Epigėjinių kerpių biotopai 58
 - 4.8. Epigėjinių kerpių bendrijos 58
 - 4.9. Epilitinės kerpės ir pagrindiniai ekologiniai rodikliai, lemiantys jų išsidėstymą 58
 - 4.10. Epilitinių kerpių bendrijos ir biotopai 59
 - 4.11. Antropogeninio substrato kerpės 62

5.	KERPIŲ DAUGINIMASIS IR GEOGRAFIJA	65
5.1.	Kerpių dauginimosi dariniai	65
5.2.	Kerpių arealai	67
5.3.	Kerpių paplitimo tipai	68
5.4.	Kerpių paplitimas Lietuvoje	71
6.	KERPIŲ NYKIMO PRIEŽASTYS IR APSAUGA	72
6.1.	Lietuvos raudonosios knygos kerpės	72
6.2.	Kerpių nykimo priežastys	74
6.3.	Kerpių apsauga	76
6.4.	Retos kerpių bendrijos	76
	LITERATŪRA	78

IŽANGINIS ŽODIS

Kerpės arba lichenizuoti grybai yra savita dviejų skirtingų organizmų sąjunga, kuriai būdinga augimo ir gyvenimo formų bei ekologinių grupių įvairovė. Tai organizmai, plačiai paplitę visame pasaulyje ir atliekantys svarbų vaidmenį įvairiose ekosistemose.

Vilniaus universiteto Botanikos ir genetikos katedroje jau dešimtmetį botanikos studijų krypties magistrantams skaitomas grybų ekologijos kursas, kurio dalis yra skirta lichenizuotų grybų (kerpių) ekologijai. Šio kurso tikslai yra: 1) išmokyti studentus suprasti, taikyti ir vertinti grybų bei kerpių ekologijos sąvokas, principus ir teorijas; 2) išmokyti studentus savarankiškai tyrinėti ir analizuoti su grybų bei kerpių ekologija susijusias problemas. Šiuo dėstomu dalyku ugdomi tokie studentų gebėjimai: 1) argumentuotai paaiškinti ir palyginti grybų ir kerpių ekologines savybes; 2) remiantis įgytomis žiniomis formuoti ir spręsti aplinkotyriminę bei aplinkotvarkinę problematiką; 3) mokėti pritaikyti žinias savarankiškame mokslo tiriamajame darbe.

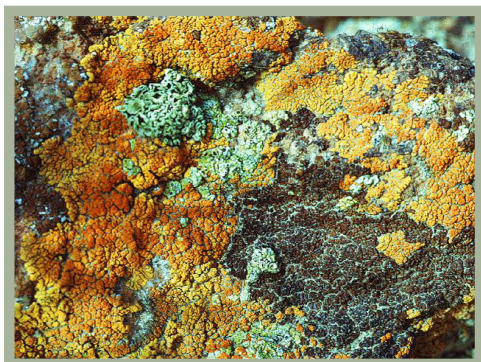
Paskaitų konspekte „Kerpių ekologijos pagrindai“ pateiktos svarbiausios grybų ekologijos paskaitų ir seminarų metu aptariamoms temos. Jis gali būti skirtas ne tik botanikos magistrantams, bet ir bakalaurantams biologams, ekologams ir visiems, kurie domisi kerpėmis.

Nuoširdžiai dėkoju paskaitų konspekto recenzentėms dr. Redai Iršėnaitei (Gamtos tyrimų centro Botanikos institutas) ir dr. Editai Meškauskaitei (Vilniaus universiteto Botanikos ir genetikos katedra) už kritines pastabas ir vertingus pasiūlymus.

1. KERPIŲ BIOLOGINĖ ĮVAIROVĖ

1.1. KERPIŲ AUGIMO IR GYVENIMO FORMOS

Kerpės (arba lichenizuoti grybai) yra miniatiūrinė dviejų komponentų (fotobionto ir mikobionto) sąjunga. Tai yra specializuota, bet ne sisteminė grybų grupė, kuriai būdinga didelė augimo, gyvenimo formų ir spalvų įvairovė, plačios ekologinė ir geografinė amplitudės. Kerpių aptinkama visuose žemynuose, įvairiausiuose biotopuose, visose klimato zonose. Šiuo metu pasaulyje priskaičiuojama apie 23 000 kerpių rūšių (W. PURVIS (2000) nurodo, kad kerpių skaičius pasaulyje gali varijuoti nuo 13 500 iki 30 000). Vidurio Europoje žinoma apie 2 000, o Lietuvoje – apie 600 kerpių rūšių.



1 pav. Žiauberiškųjų kerpių bendrija ant uolų (pagal <http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/uno/graphics/unoo1pob/vrl/images/o844.gif>)

mą susidaro skirtingos kilmės morfologiniai tipai – „gyvenimo formos“. „Gyvenimo forma“ – tai ne išorės, o gyvenimo būdo, kurį lemia įvairūs aplinkos veiksniai, aprašymas. Pasak O. KLEMENT (1955), gyvenimo forma – tai harmoningas kerpių augimo ir jų aplinkos padarinys. Literatūroje yra aprašomos 3 pagrindinės kerpių augimo ir apie 20 kerpių gyvenimo formų.

Pirmąją kerpių augimo formų grupę sudaro **žiauberiškosios** kerpės. Tai mikroskopinės kerpės, kurios auga horizontaliai substrato paviršiumi ir taip stipriai prie jo prisitvirtinusios, kad jų neįmanoma nuimti, nesuardant gniužulo (1 pav.).

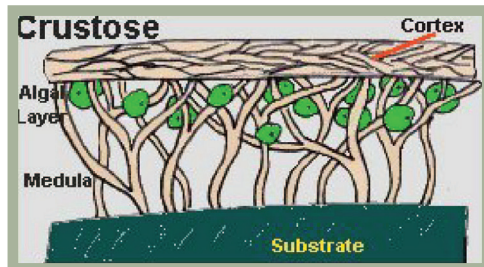
Kerpių ekologinėje literatūroje galime rasti terminus „kerpių augimo forma“ (angl. *growth form*, vok. *Wuchsform*) ir „kerpių gyvenimo forma“ (angl. *life form*, vok. *Lebensform*). Keletas autorių (OCHSNER, 1927; MATTICK, 1937) tapatina abi šias sąvokas, teigdami, kad jos yra jau tiek tarpusavyje susipynusios ir susimaišiusios, kad vertėtų jas laikyti viena, tačiau kiti tyrinėtojai mano, kad tai yra skirtingos sąvokos. „Augimo forma“ – tai trumpas kerpės gniužulo arba išorinio pavidalo aprašymas. Esant įvairioms ekologinėms sąlygoms, pagal kiekvienai kerpių rūšiai būdingą augimo formą

Žiauberiškųjų kerpių gniužulas yra plonos žievelės pavidalo, nedidelis, nuo kelių milimetrų iki kelių centimetrų skersmens. Dažnai yra sunku nustatyti gniužulo dydį, nes tos pačios rūšies gniužulai, esantys netoli vienas kito, suauga į vientisą masę. Žiauberiškosios kerpės neturi apatinio žievinio sluoksnio (2 pav.).

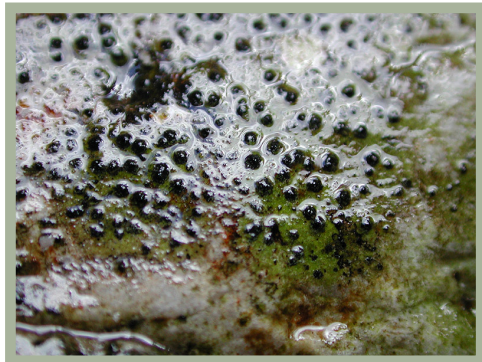
Žiauberiškosios kerpės tvirtinasi prie dirvožemio, uolų ar medžių žievės šerdinio sluoksnio hifais ir tas sąlytis su substratu yra toks stiprus, kad faktiškai kerpės net neatskiriamos nuo substrato. Šiai santykinai primityvios sandaros kerpių grupei būdinga apie 10 gyvenimo formų, kurias galima suskirstyti į **endosubstratines** ir **egzosubstratines**.

Endosubstratinių žiauberiškųjų kerpių grupei priklauso kerpės, neturinčios aiškiai matomo gniužulo, egzistuojančios tik panirusių į substratą vaisiakūnių pavidalu. Endosubstratinės kerpės gali būti **endolitinės** (jų gniužulas vystosi uolingame substrate) (3 pav.) ir **endofleoidinės** (gniužulas paniręs į medžių ar krūmų žievę) (4 pav.).

Endofleoidinių kerpių gniužulai palapsniui skverbiasi į gilesnius medžio žievės sluoksnius. Pirmieji prasiskverbia mikobionto hifai, deformuodami substratą. Kiek vėliau tarpus tarp hifų, besiskverbiančių į medžio peridermą, užpildo dumblių ląstelės. Vėliau prasideda greitas gniužulo augimas į plotį ir vaisiakūnių formavimas. Endofleoidinių kerpių aptinkama dažniausiai ant lygiažievių medžių pavė-



2 pav. Žiauberiškųjų kerpių gniužulo sandara (angl. *cortex* – žievinis sluoksnis, *algae layer* – dumblių sluoksnis, *medula* – šerdinis sluoksnis) (pagal <http://www.earthlife.net/lichens/images/crustose.jpg>)

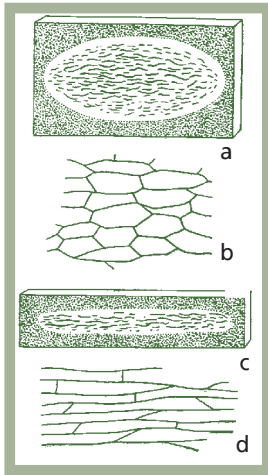


3 pav. Endolitinė kerpių rūšis – *Verrucaria hydrela*

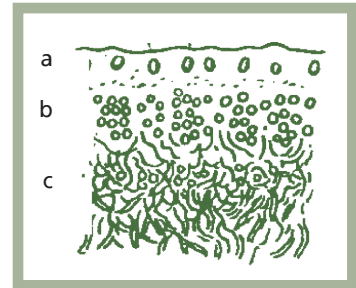


4 pav. Endofleoidinė kerpė – *Arthonia radiata*

singose vietose ir daugiausia žemumų miškuose. Tokia gyvenimo forma būdinga artonijos (*Arthonia*) ir brėžio (*Graphis*) genčių kerpėms, turinčioms ovalo formos dėmių gniužulus. Jeigu medžio žievės, ant kurios auga kerpės, ląstelės yra izodiametrinės (parenchiminės), *Graphis* gniužulas įgaus beveik taisyklingą apskritą formą, o jeigu medžio žievės ląstelės yra horizontaliai pailgos (prozenchiminės), tai ir tos pačios rūšies kerpių gniužulas bus horizontaliai ištemptas (5 pav.).



5 pav. *Graphis scripta* gniužulo formos ant skirtingų forofitų (a – gniužulas ant kaštono žievės, b – kaštono peridermos ląstelės, c – gniužulas ant trešnės žievės, d – trešnės peridermos ląstelės) (pagal OCHSNER, 1974)



6 pav. *Verrucaria* sp. endolitinis gniužulas (a – nekralinis sluoksnis, b – dumblių sluoksnis, c – šerdinis sluoksnis) (pagal OCHSNER, 1974)

Šis reiškinys aiškinamas tuo, kad kuo labiau yra ištemptos ląstelės, tuo grybo hifai, esantys kerpėse, mažiau pasipriešina išilginių ląstelių sienelėms.

Endolitinių kerpių aptinkama ant akmeningų, uolėtų substratų. Tokių kerpių hifai gali prasiskverbti 10–20 cm į akmenį. Akmeningo substrato paviršiuje (6 pav.) formuojasi nekralinis sluoksnis, kurį sudaro žuvusių dumblių apvaskalėliai. Po šiuo sluoksniu yra purus gyvų dumblių sluoksnis, žemiau – smarkiai ištemptas šerdinis sluoksnis.

Endolitinių kerpių hifai dėl savo cheminių savybių sugeba tirpdyti akmeningą substratą. Todėl, pavyzdžiui, granitas, skverbiantis į jį grybo hifams, lengvai tampa smulkiagrūde molio mase. Hifų skverbimasis į uolingą substratą yra netolygus – augdami gilyn jie apeina kietas, sunkiai įrančias daleles, tačiau gana greitai skverbiasi pro purias, lengvai įrančias.

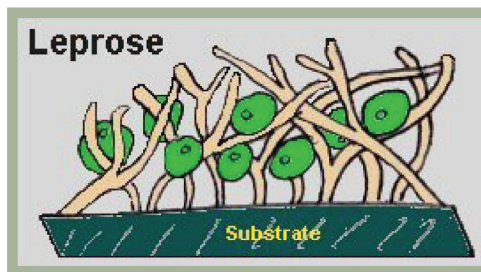
Endosubstratinės kerpės sudaro nedidelę žiauberiškųjų kerpių grupę. Kur kas didesnė yra **egzosubstratinių žiauberiškųjų** kerpių įvairovė. Šių kerpių gniužulas susidaro substrato paviršiuje arba jos turi į substratą panirusį gniužulą su į viršų iškilusiais vaisiakūniais. Egzosubstratinėms kerpėms būdinga gana didelė gyvenimo formų įvairovė.

Miltiškosios žiauberiškosios kerpės (7 pav.) yra primityviausio gniužulo pavidalo. Dygstanti grybo spora formuoja vieną ar kelis augimo vamzdelius, kurie, skverbdamiesi pro tinkamas fotobionto ląsteles, sudaro pradžioje trumpas, vėliau išsikerojusias ataugas, kurios pagriebia ir apgaubia dumblių ląsteles. Ląstelės atsiskiria viena nuo kitos, dalijasi, naujos ląstelės apsipina naujomis hifų ataugomis ir taip susidaro purus gniužulas.



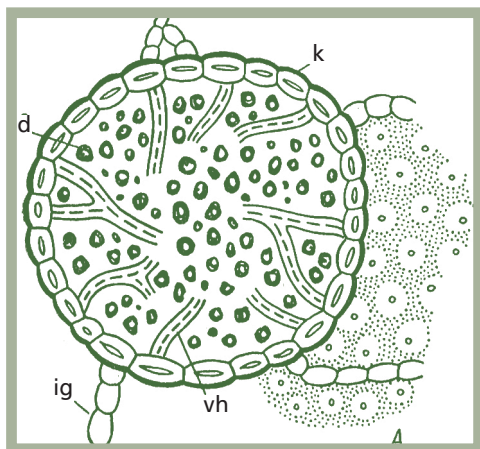
7 pav. Miltiškoji kerpė – *Lepraria incana*

Jeigu dumbliai ir grybų hifai stipriai vieni prie kitų prigludę, be jokių tarpų, tada formuojasi grūdiškas gniužulas. Jeigu dumbliai ir grybai išsidėsto puriai, su tarpais, tada susidaro miltiškas gniužulas (8 pav.). Miltiškosios kerpės paplitusios visame pasaulyje, ant įvairiausių substratų, dažniausiai pavėsingose vietose.



8 pav. Miltiško kerpės gniužulo sandara (pagal <http://www.google.lt/imgres?q=leprose+lichens>)

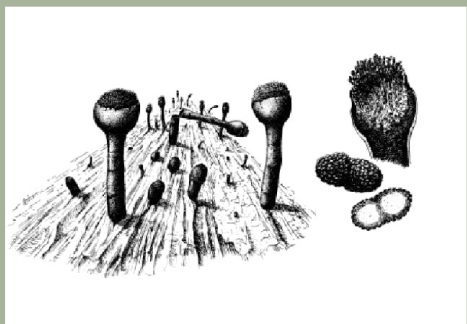
Miltiški gniužulai būdingi *Lepraria* genties rūšims. Panašios sandaros yra iš pažiūros miltiški gniužulai, kuriuos sudaro smulkūs grūdeliai – **goniocistos**. Toks gniužulas būdingas trupiniuotės (*Micarea*) genties kerpėms (9 pav.).



9 pav. Gonicistinio gniužulo sandara (k – kapsulė, d – dumbliai, vh – vidiniai hifai, ig – išoriniai hifai) (pagal OCHSNER, 1974)

Gonicistos progresyvesnės už miltiškąsias kerpes, nes jų gniužulą dengia iš grybo hifų sudarytas žievinis sluoksnis.

Smeigtuko formos žiauberiškosios kerpės. Šių kerpių gniužulai yra miltiški ar grūdiški, iškilę virš substrato arba panirę į jį, tačiau, kitaip nei miltiškosios gyvenimo formos kerpių, ant tokių gniužulų susidaro kotuoti smeigtuko ar adatos formos vaisiakūniai (10 pav.).



10 pav. Smeigtuko formos kerpių gniužulai (pagal <http://gis.nacse.org/lichenair/>)



11 pav. Vientiso egzozustratinio gniužulo sandara (pagal NASH, 2004)

Kotelius sudaro tamsūs susipynę hifai, o jų galvutės yra macedžių tipo apotecis (subrendus sporoms macedžių tipo apotecių aukšliai suyra ir lieka tik aukšlių liekanų bei sporų masė – macedis). Dažniausiai smeigtuko formos kerpių aptinkama žievės tarpuose, plyšiuose, t. y. vietose, kuriose vaisiakūniai yra gerai apsaugoti nuo kritulių. Krituliai gali pažeisti dar nesubrendusius trapius vaisiakūnius. Tokius gniužulus turi taurenės (*Calicium*), žiovenės (*Chaenotheca*) ir brylytės (*Sclerophora*) genčių kerpės.

Kitų egzozustratinių kerpių gniužulai yra sudėtingesnės sandaros, juose dumblių ląstelės ir grybų hifai sudaro atskirus sluoksnius.

Vientisas arba spindulinis egzozustratinis gniužulas (*continuous thallus*) atpažįstamas pagal aiškiai iškilusią periferinę dalį, kurią sudaro spinduliškai išsidėsčiusios plokščios ar kiek išgaubtos tvirtai prigludusios aureolės (11 pav.). Tokiems gniužulams nebūdingi jokie įtrūkiai, plyšiai arba jie vos matomi, nežymūs. Kaip pavyzdį galime paminėti senuose miškuose ant lygios lapuočių žievės augančią blizgančiąją raupuotę – *Pyrenula nitida*, kurios gniužulas lygus, aliejingai blizgantis.

Plyšiškas gniužulas (*rimose thallus*) yra netvarkingai sutrūkęs ar suskeldėjęs (12 pav.). Tokio gniužulo siauri ir negilūs įtrūkiai išsidėsto įvairiomis kryptimis. Toks gniužulo tipas būdingas ant senų ažuolų augančiai Lietuvoje labai retai rūšiai – raukšlėtajai kermei (*Cliostomum corrugatum*).



12 pav. Plyšiško egzosubstratinio gniužulo sandara (pagal NASH, 2004)



13 pav. Aureolinio egzosubstratinio gniužulo sandara (pagal NASH, 2004)

Aureoliniam gniužului (*areolate thallus*) būdingos savarankiškos, viena nuo kitos izoliuotos aureolės, kurios suteikia gniužului mozaikiškumo vaizdą (13 pav.). Toks gniužulas būdingas tik ant akmeningų substratų augančioms kerpėms. Kaip pavyzdį galima paminėti ant silikatinių akmenų aptinkamą pilkąją aspiciliją – *Aspicilia cinerea*, kuri turi gana storą ryškiai aureolizuotą gniužulą.

Pūslelišką gniužulą (*bullate thallus*) sudaro tarsi išsipūtusios, apvalinos aureolės (14 pav.). Toks gniužulas būdingas Lietuvoje ant silikatinių riedulių aptinkamam geografiniam rizokarpui (*Rhizocarpon geographicum*), turinčiam citrinškai geltoną ar žalsvą gniužulą su apskritomis, plokščiomis, kiek išgaubtomis aureolėmis.



14 pav. Pūsleliško egzosubstratinio gniužulo sandara (pagal NASH, 2004)



15 pav. Žvyniško gniužulo sandara (pagal NASH, 2004)

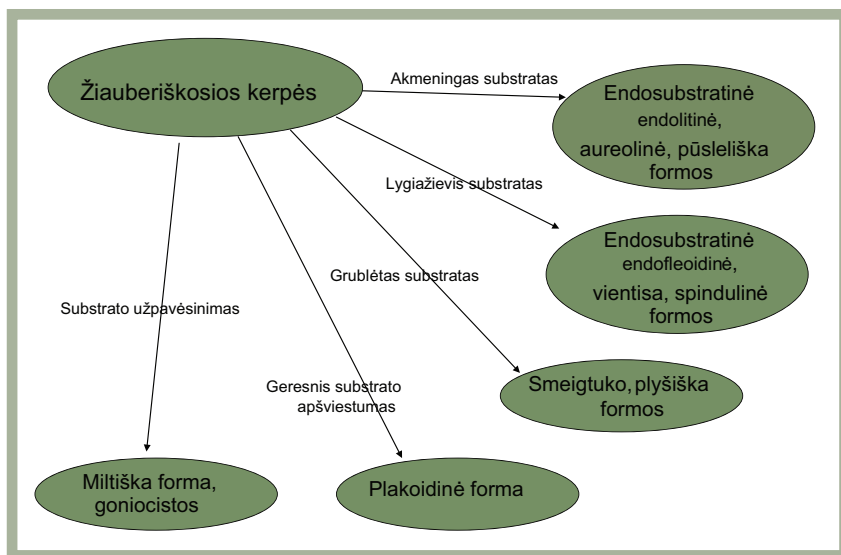
Gamtoje pasitaiko nemažai pereinamųjų formų, pavyzdžiui, plyšiškai aureolinis arba pūsleliškai aureolinis gniužulai.

Žvyniškos arba **plakoidinės žiauberiškosios** kerpės. Šios gyvenimo formos kerpės yra tarpinė forma tarp žiauberiškųjų ir lapiškųjų kerpių. Jų gniužulas yra arba žvynelių pavidalo, arba žiauberiškas viduje, o pakraščiuose su ryškiais lakšteliais, smarkiai prigludęs prie substrato (15 pav.). Žvyniškas gniužulas būdingas Lietuvoje dažnai laiptuotajai žvynytei (*Hypocenomyce scalaris*), turinčiai išgaubtus 0,5–2 mm žvynelius. Plakoidinio gniužulo pavyzdys galėtų būti mūrinė grūdkerpė (*Caloplaca saxicola*), aptinkama ant betono, mūro ar šiferio.

Žiauberiškųjų kerpių gniužulai gali būti neapibrėžtos formos, t. y. kerpių gniužulas neturi aiškaus kontūro ar aiškiai apibrėžto krašto ir dažniausiai yra

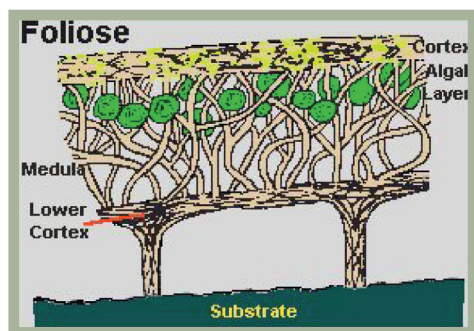
išsisklaidęs. Šios kerpės maždaug vienodai skersai struktūruotos, jų vaisiakūniai tolygiai pasiskirsto po visą gniužulo paviršių. Kitokios yra apibrėžtos sandaros žiauberiškosios kerpės, turinčios aiškiai apibrėžtą gniužulo kraštą. Gniužulas gali būti netaisyklingos formos (*irregular*) arba rutuliškas (*orbicular*) su apskritais kontūrais. Apibrėžtųjų kerpių gniužuluose aiškiai išsiskiria sterilioji ir fertilioji dalys.

Skirtingas žiauberišųjų kerpių gyvenimo formas vykstant evoliucijai nulėmė įvairios ekologinės sąlygos ar veiksniai (16 pav.).



16 pav. Žiauberišųjų kerpių tarpusavio saitai

Pavėsingose vietose, kur mažas kamienų apšviestumas, formavosi paprasčiausios sandaros miltiškos ar grūdžiškos gyvenimo formų kerpės. Ant brandžių medžių kamienų, kurių žievė giliai supleišėjusi, išaugo nuo kritulių besislepiančios smeigtuko pavidalo kerpės. Ant lygiažievių medžių kamienų žievės išsivystė endofleoidinės ir spindulinį gniužulą turinčios kerpės. Akmeningas, uolėtas substratas turėjo įtakos aureolinių ar pūsleliškų kerpių atsiradimui.



17 pav. Lapiškųjų kerpių gniužulo sandara (angl. *cortex* – žievinis sluoksnis, *algal layer* – dumblių sluoksnis, *medula* – šerdinis sluoksnis, *lower cortex* – apatinis sluoksnis) (pagal <http://www.earthlife.net/lichens/images/crustose.jpg>)

Antrąją kerpių augimo formą sudaro **lapiškosios** kerpės, augančios horizontaliai substrato paviršiui, o jų gniužulas sudarytas dažniausiai iš dorsoventralinės sandaros lakštų, kurių skersiniame pjūvyje matyti atskiri fotobionto ir mikrobionto sluoksniai (17 pav.).

Kitaip nei žiauberiškųjų kerpių, lapiškųjų kerpių lakštai gali būti pakilę virš substrato, todėl pastarosios kerpės nuo jo lengvai nuimamos, ypač sudrėkintos. Lapiškosios kerpės skiriasi tarpusavyje gniužulo dydžiu ir forma. Prie substrato lapiškosios kerpės tvirtinasi specialiomis apatinio žievinio sluoksnio išaugomis rizinomis ar rizoidiniais hifais arba gomfu. Pagal prisitvirtinimo prie substrato būdą ir gniužulo formą yra skiriamos dvi lapiškųjų kerpių grupės: **lakštuotosios** ir **umbilikatinės**.

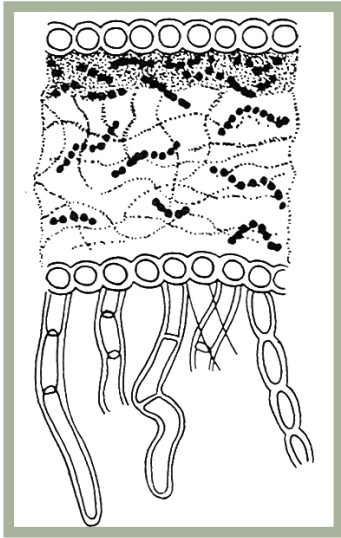
Lakštuotosios kerpės dažniausiai turi skrotelės formos gniužulą, kuris prie substrato tvirtinasi rizinomis ar rizoidiniais hifais. Ši grupė pasižymi didele formų ir dydžių įvairove, joje yra skiriamos penkių gyvenimo formų kerpės, kurių pavadinimai nurodomi pagal dominuojančias gentis.

Paprastčiausia gniužulo sandara būdinga **Collema tipo** arba gleiviškosioms lakštuotosioms kerpėms. Prie šios gyvenimo formos priskiriamos kerpės, turinčios homeomerinės sandaros drebutinį, gleivišką gniužulą, kuris nuo drėgmės išbrinksta ir įgauna gleivių ar želės pavidalą (18 pav.).



18 pav. Gleiviškosios lakštuotosios kerpės – *Leptogium* (kairėje) ir *Collema* (dešinėje)

Sausros metu šių kerpių gniužulai yra susitraukę, tamsios spalvos, žvyniškos ar lakštiškos formos. Brinkdamas gleiviškųjų kerpių gniužulas gali padidėti 20–30 kartų. Šių kerpių fotobiontas yra melsvabakterės, kurių ląstelėms būdingi gleivingi dariniai. Anksčiau buvo manoma, kad *Collema* tipo gyvenimo formos kerpės gleiviškos tik dėl melsvabakterių veiklos, tačiau vėliau įrodyta, kad gleives produkuoja ir hifai. Nustatyta, kad *Nostoc* melsvabakterių išskiriama želatina ir hifų želatina skiriasi chemiškai bei struktūriškai. Formuojantis kerpių su melsvabakterėmis gniužului, fotobionto morfogeninė įtaka pasireiškia labiau, nei kerpių, į kurių sudėtį įeina žaliadumbliai. Gleiviakerpėse esančių melsvabakterių sienelės



19 pav. *Leptogium saturninum* gniužulo skersinis pjūvis (pagal OCHSNER, 1974)

turi labai storą apvaskalą, kuris jungia kelias ląsteles į vieną visumą, arba tos ląstelės yra susitelkusios į kolonijas. Tokios ląstelių ypatybės sudaro hifams sunkumą jas išskirti, taip pat manoma, kad gleiviškųjų kerpių mikobiontas yra mažiau aktyvus, nei kitų kerpių (pvz., *Peltigera* ir *Nephroma* rūšyse grybo hifai lengvai atskiria *Nostoc* kolonijas ir melsvabakterių ląsteles perneša į fotobiontinį sluoksnį). Gleiviškųjų kerpių skersiniame pjūvyje (19 pav.) matyti homeomerinis vaizdas.

Homeomeriniame gniužule netvarkingai išsidėsčiusios „sutrumpėjusios“ *Nostoc trichomos* ir joms statmenai einantys grybo hifai. Dėl melsvabakterių dominavimo gleiviškiosiose kerpėse pastarosios labiau primena nelichenizuotos formos dumblių, pažeistą grybo hifų. *Collema* tipo arba gleiviškosios gyvenimo formos kerpės auga ant žemės ir uolų, paplitusios Šiaurės bei Pietų pusrutuliuose. Gleiviškoji gyvenimo forma būdinga gleiviakerpės

(*Collema*) ir gleivyčio (*Leptogium*) genčių rūšims. Lietuvoje priskaičiuojama apie aštuonias gleiviškųjų kerpių rūšis.

Kitos **lakštuotosios** kerpės turi heteromerinę (sluoksniuotą) gniužulą, kuris prie substrato tvirtinasi rizinomis. Tokios kerpės skiriasi tik lakštų forma.

Parmelia tipo lapiškosios lakštuotosios kerpės yra gausiausia rūšių gyvenimo forma, kuriai priklauso apie 1 000 rūšių. Šios gyvenimo formos kerpės turi skrotelės formos gniužulą, kurio kraštai plėtėja, ir yra gana laisvai prisitvirtinusios prie substrato rizinomis. *Parmelia* tipo kerpės paplitusios visame pasaulyje, jų aptinkama ant akmenų, medienos, medžių ir žemės, o šių kerpių makroskopiniai gniužulai rodo jų prieraišumą šviesioms augavietėms. Tokio tipo gyvenimo forma



20 pav. *Parmelia* tipo kerpės – *Parmelia* (dešinėje) ir *Xanthoparmelia* (kairėje)

būdinga kežo (*Parmelia*), auksakežio (*Xanthoparmelia*), geltonkerpės (*Xanthoria*), plynkežio (*Hypogymnia*) ir kitų genčių kerpėms (20 pav.).

Physcia tipo lapiškosios lakštuotosios kerpės turi siaurus gniužulo lakštus ir yra tvirtai prisitvirtinusios prie substrato (21 pav.). *Physcia* tipo kerpės labiau paplitusios borealinėje ir temperatinėje srityse, neauga kalnuose. Dažniausiai aptinkamos ant lapuočių medžių, rečiau ant betono, uolų, mėgsta eutrofiktuotas augavietes. Prie šio tipo priskiriamos žiauberės (*Physcia*), žiauberūnės (*Physconia*), žiauberuotės (*Phaeophyscia*) genčių rūšys.

Anaptychia tipo lapiškosios lakštuotosios kerpės yra silpnai prisitvirtinusios prie substrato, jų gniužulų kraštai yra krūmiškai pakilę, gniužulo skiautės plokščios, siauros (22 pav.). Šios kerpės labiau paplitusios Šiaurės pusrutulyje ir yra prierašios šviesioms, vidutiniškai eutrofiktuotoms augavietėms ant medžių kamienų, rečiau ant kalkingų akmenų. Ši gyvenimo forma būdinga blakstienės (*Anaptychia*) genties kerpėms.

Peltigera tipo lapiškosios lakštuotosios kerpės turi didelius, makroskopinius netaisyklingus gniužulus (23 pav.), šių kerpių lakštai dažnai čerpiškai susikloja. Šios gyvenimo formos kerpės platužė (*Lobaria*) ir nefroma (*Nephroma*) labiau paplitusios Šiaurės pusrutulyje, senuose švariuose miškuose ir kalnuose, o meškapėdės (*Peltigera*) genties rūšys paplitusios visame pasaulyje ant žemės ir medienos, dažnesnės arktinėse tundrose. *Peltigera* gyvenimo formos kerpės yra prierašios tinkamo drėgmės režimo ir švarių vietų augavietėms.



21 pav. *Physcia* tipo kerpės – *Physcia* (viršuje) ir *Physconia* (apačioje)



22 pav. *Anaptychia ciliaris*



23 pav. *Peltigera* tipo kerpės – *Lobaria* (kairėje) ir *Peltigera* (dešinėje)

Umbilikatinės lapiškosios kerpės turi apskritos, disko formos gniužulą, sudarytą arba iš vieno nešakoto lakšto, arba iš kelių nesmarkiai šakotų lakštų, kurie prie substrato tvirtinasi vienu centriniu gomfu, kurį sudaro tankiai sulipę lygiagrečius hifai (24 pav.). Toks gniužulo tipas būdingas ant akmenų ir uolų augančioms pūsliakerpės (*Lasallia*) ir saitakerpės (*Umbilicaria*) genčių kerpėms.

Įdomi lapiškųjų kerpių ekologinė grupė yra „valkataujančios“ (*vagrant*) kerpės *Xanthomaculina convoluta* (25 pav.) ir *Chondropsis semiviridis*, kurių aptinkama dykumose ir pusdykumėse. Šioms kerpėms būdingas higroskopinis judėjimas. Sausos būsenos gniužulas yra susisukęs, atsukęs į šviesą apatinį žievinį sluoksnį. Kai gniužulas gauna nors truputį vandens (pvz., ryto rasos), išsisuka, nukreipdamas į šviesą viršutinį žievinį sluoksnį. Abiejose minėtose kerpėse fotosintezė vyksta tik tada, kai atsivertęs viršutinis žievinis sluoksnis.

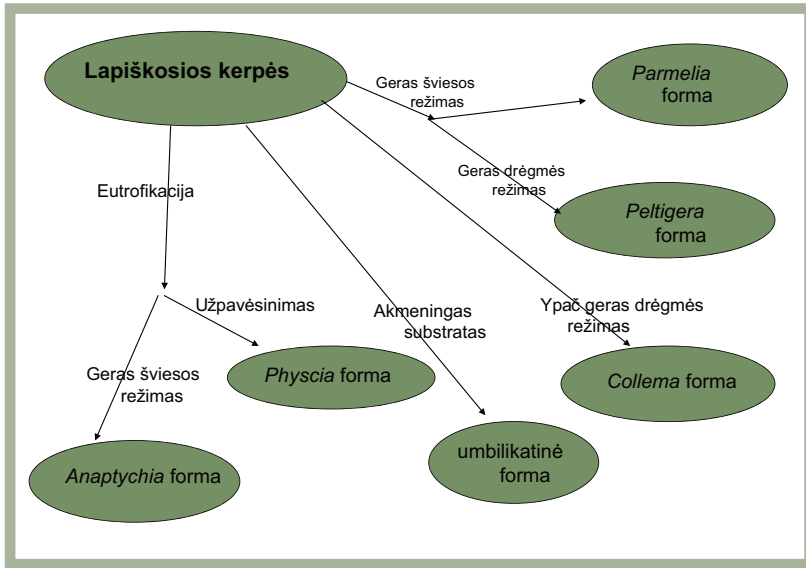


24 pav. Umbilikatinio gniužulo vaizdas (pagal NASH, 2004)



25 pav. *Xanthomaculina convoluta* Namibijos dykumoje (pagal <http://images.google.lt/imgres?imgurl=http://dbiodbs.univ.trieste.it/sli/lim/meso403c.jpg&imgrefurl=http://dbiodbs.univ.trieste.it>)

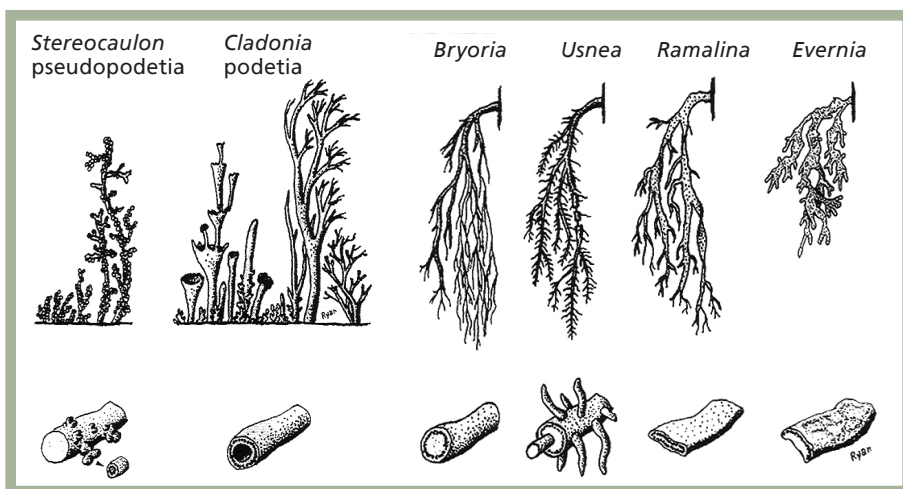
Lapiškųjų kerpių skirtingas gyvenimo formas galėjo lemti įvairūs ekologiniai veiksniai: drėgmės režimas, didelis šviesos poreikis, eutrofikacijos lygis, substratas (26 pav.). Geros apšviestumo sąlygos lėmė *Parmelia* ir *Peltigera* gyvenimo formų vystymąsi. Šios gyvenimo formos pasižymi makroskopiniais gniužulais, kurie geba absorbuoti didelį šviesos kiekį. *Peltigera* gyvenimo formos kerpės prierašios dar



26 pav. Lapiškųjų kerpių tarpusavio saitai

ir didelės miško drėgmės režimui, todėl jų gniužulai stambesni už *Parmelia* gyvenimo formos. Eutrofikuoiose vietose vystėsi *Anaptychia* ir *Physcia* gyvenimo formų kerpės, todėl jų gniužulų lakštai yra gerokai siauresni ir mažesni.

Trečiąją augimo formą sudaro **krūmiškosios** kerpės. Jos auga vertikaliai substrato paviršiui. Krūmiškosios kerpės gali būti ortotropinės (antžeminės rūšys) ir nukarusios. Pastarosios auga ant medžių kamienų ir, veikiamos Žemės traukos, paprastai nulinksta žemyn (27 pav.). Krūmiškosios kerpės gali būti dorsoventra-



27 pav. Krūmiškųjų kerpių gniužulų tipai (pagal NASH, 2004)



28 pav. *Cetraria islandica*

linės arba spindulinės sandaros. Pagal gniužulo sandarą ir augimo pobūdį skiriamos penkios krūmiškųjų kerpių gyvenimo formos.

Cetraria tipo krūmiškųjų kerpių gyvenimo forma užima tarpinę padėtį tarp lapiškųjų ir krūmiškųjų kerpių (kai kurie autoriai *Cetraria* tipo kerpės net priskiria prie lapiškųjų kerpių). Šios gyvenimo formos kerpės turi krūmiškai lapišką dorsoventralinės sandaros gniužulą, kurio lakštai yra pakylantys,

dažnai latakiukais susisukę, rečiau plokšti. *Cetraria* tipo kerpės paplitusios visame pasaulyje ant įvairių substratų šviesiose augavietėse, dažnai sudaro išsitiesius tankius plotelius. Klasikinis šios gyvenimo formos pavyzdys yra islandinė kerpena (*Cetraria islandica*) (28 pav.).

Cladonia tipo krūmiškosios kerpės gniužulas būdingas šiurės (*Cladonia*) genties rūšims (29 pav.), kurios dar dažnai vadinamos elnio samanomis arba fėjų taurėmis. Tai dimorfinės kerpės, sudarytos iš pirminio ir antrinio gniužulo. Pirminis gniužulas yra žvynelių, lakštelių pavidalo, o antrinis, spindulinis, vadinamas podeciū, yra šakotas, taurelių, lazdelių pavidalo ortotropiškas pirmajam. Šiurė (*Cladonia*) yra daugiausia rūšių turinti gentis, morfologiškai labai įvairi, daugiausia šios



29 pav. *Cladonia* tipo krūmiškosios kerpės

genties rūšių aptinkama Šiaurės pusrutulio borealinėje zonoje. Šiurės gentyje vyrauja epigėjinės kerpės, tačiau nemažai yra epifitinių bei epiksilinių rūšių. Šiam tipui priklauso ir šiurkštos (*Stereocaulon*) genties rūšys, kurių antrinis gniužulas yra pseudopodecis, išsivystęs iš gniužulo užuomazgų, o ne iš vaisiakūnio užuomazgų (kaip šiurės podecis).

Ramalina tipo gniužulas (30 pav.) būdingas ramalinos (*Ramalina*) ir briedragės (*Evernia*) genčių rūšims. Tai nukarusiųjų krūmiškųjų kerpių gyvenimo for-

ma. Šių kerpių gniužulai yra stambūs, dorsoventralinės sandaros kaspino formos nuo siaurai iki plačiai lakštiškų, nukarę dorsoventrališkai substratui. Dauguma šių kerpių aptinkamos ant medžių kamienų, jos paplitusios visame pasaulyje, gal kiek gausiau Šiaurės pusrutulyje.

Usnea tipo kerpės taip pat yra nukarusiųjų krūmiškųjų kerpių gyvenimo forma. Nuo *Ramalina* tipo kerpių jos skiriasi tuo, kad gniužulo lakštai yra ne plokšč-



30 pav. *Ramalina* tipo gniužulai

ti ir platus, o siauri ir apvalių šakelių pavidalo (spindulinės sandaros) (31 pav.). *Usnea* tipo kerpių gausiausiai aptinkama ant medžių kamienų, jos yra paplitusios visame pasaulyje (daugiau Šiaurės pusrutulyje) ir beveik išimtinai tik švariose, neutrofikuotose augavietėse. Šio tipo kerpės būdingos kedenės (*Usnea*) ir laumagaurės (*Bryoria*) genčių rūšims.

Korališkosios kerpės yra makroskopinės, panašios į krūmus ir koralus, nors primityvios sandaros, nes formuoja macedžių tipo apotecius. Daugelis rūšių aptinkamos Pietų pusrutulyje ir tik keletas Europoje. Korališkosios kerpės auga ant uolų, akmenų, rečiau ant medžių, dažniausiai vėsiose, drėgnose vietose. Tokia



31 pav. *Usnea* tipo kerpės

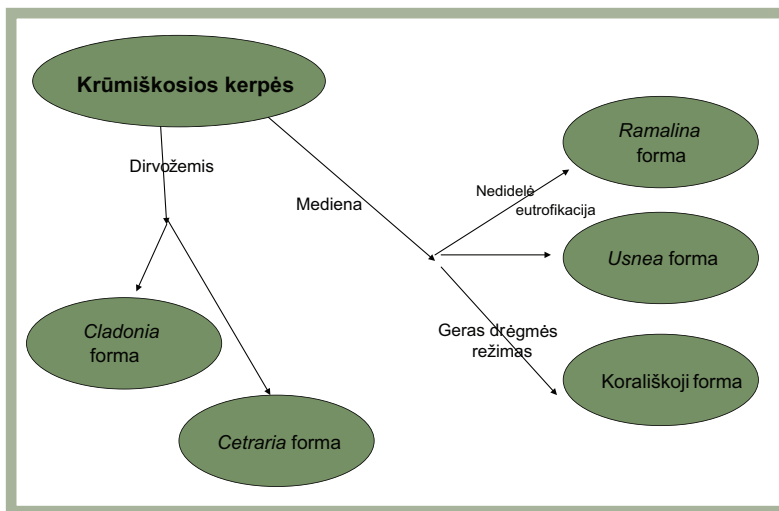


32 pav. *Sphaerophorus globosus* – korališkoji rūšis Skandinavijos arktinėje alpinėje zonoje (pagal http://www.arcticatlas.org/photos/pltspecies/spp_details.php?queryID=SPGL60)

gyvenimo forma būdinga *Sphaerophorus* genčiai (32 pav.).

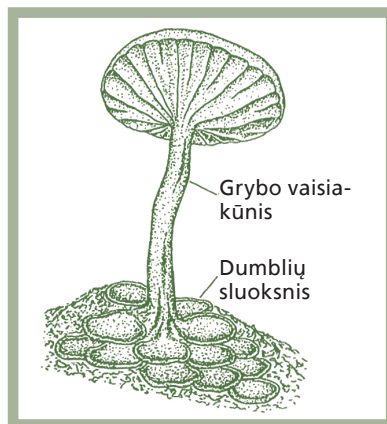
Skirtingos **krūmiškųjų** kerpių gyvenimo formos galėjo atsirasti dėl įvairių ekologinių veiksnių (33 pav.). Ant sauso dirvožemio vystėsi ortotropinės *Cladonia* gyvenimo formos kerpės. Ant medienos susidarė *Usnea* ir *Ramalina* gyvenimo formos, kurios į atskiras grupes išsiskyrė dėl prieraišumo skirtingam eutrofikacijos lygiui. Na, o kur buvo daug drėgmės, ant gyvos ir negyvos medienos vystėsi korališkosios ir grybo formos kerpių rūšys.

Visos išvardytas gyvenimo ir augimo formas turinčios kerpės priskiriamos prie aukšliagybūnų (*Ascomycota*) skyriaus, tačiau gamtoje yra 5 % kerpių rūšių, kurios priklauso papėdgrybūnų (*Basidiomycota*) skyriui. Tai lichenizuoti papėdgrybūnai. Šių kerpių sudaromi vaisiakūniai labiau primenu grybus. W. PURVIS (2000) išskiria tris lichenizuotų papėdgrybūnų gyvenimo formas.



33 pav. Krūmiškųjų kerpių tarpusavio saitai

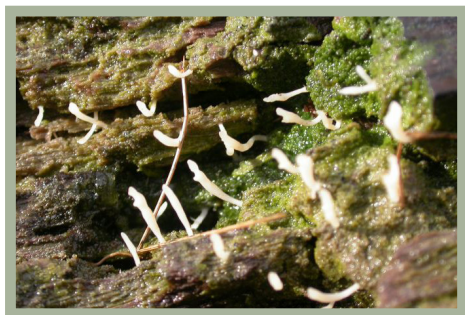
Grybo formos lichenizuoti papėd-grybūnai sudaro vaisiakūnius, panašius į kai kuriuos kepurėtuosius grybus, tačiau skiriasi nuo jų tuo, kad formuojasi iš dumblių kilimėlio, atrodančio kaip granulės ar smulkūs žvyneliai (34 pav.). Tokia gyvenimo forma būdinga genčiai *Omphalina*. Šių kerpių aptinkama visame pasaulyje (taip pat ir Lietuvoje), dažniausiai jos auga drėgnose vietose: ant žemės ar pūvančios medienos, tarp kiminių arba kitų kerpių.



34 pav. *Omphalina hudsoniana* – lichenizuotas papėd-grybūnas (pagal TÜRK & WITTMANN, 1986)

Kuokos formos lichenizuoti papėd-grybūnai formuoja rusvas, oranžines arba baltas „kuokas“ iš dumblių kilimėlio pagrindo (35 pav.). Šios formos kerpių aptinkama kalnuotose vietose Šiaurės ir Pietų pusrutuliuose. Kuokos formos gyvenimo forma būdinga *Multi-clavula vernalis*.

Šviestuvo formos lichenizuotų papėd-grybūnų vaisiakūniai panašūs į kempininių grybų vaisiakūnius (36 pav.). Tipiškas atstovas yra *Dictyonema glabratum*, plačiai paplitęs paatogrąžio priekalnių miškuose.

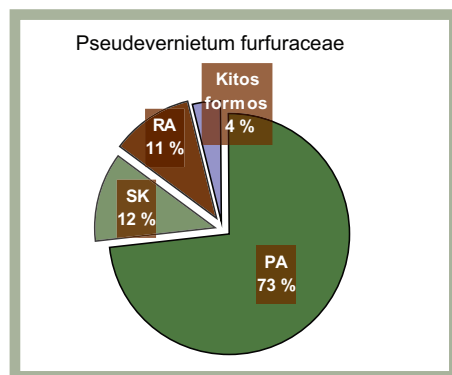
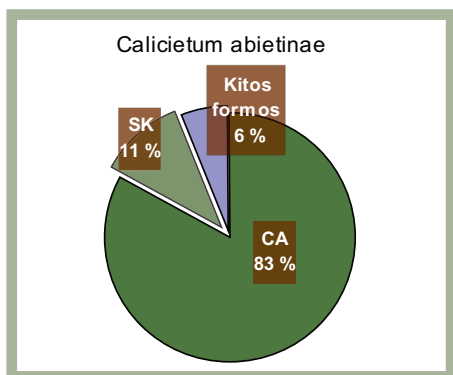


35 pav. *Multi-clavula vernalis* (pagal <http://www.britishlichens.co.uk/speciesgallery.html>)



36 pav. *Dictyonema glabratum* (<http://www.flickr.com/photos/benetd/3384170503/>)

Tiriant epifitų bendrijas ant paprastojo ąžuolo (*Quercus robur* L.) Lietuvos ąžuolynuose buvo aptikta, kad panašios gyvenimo formos kerpės sudaro bendrijų būdingų rūšių blokus (37 pav.). Pavyzdžiui, *Calicium abietinae* asociacijos bendrijas sudaro 83 % smeigtuko formos rūšių (CA) ir 11 % tos pačios augimo formos miltiškių kerpių (SK). Tik 6 % visų kerpių priklausė kitoms gyvenimo formoms.



37 pav. Kerpių gyvenimo formų pasiskirstymas *Calicetum abietinae* ir *Pseudevernetum furfuraceae* bendrijose ant paprastojo ąžuolo kamienų Lietuvos ąžuolynuose

Lapiškas *Pseudevernetum furfuraceae* asociacijos bendrijas daugiausia formuoja *Parmelia* gyvenimo formos kerpės (73 %, PA), miltiškosios (12 %, SK) ir *Ramalina* tipo (11 %, RA).

1.2. SU KERPĖMIS SUSIJĘ NELICHENIZUOTI GRYBAI

Kalbant apie kerpių biologinę įvairovę svarbu paminėti ir atskirą grupę – su kerpėmis susijusius grybus. Jau keletą dešimtmečių pateikiant įvairių šalių kerpių rūšių sąrašus, šie organizmai yra nurodomi kartu su kerpių rūšimis. Su kerpėmis susiję grybai skirstomi į ant kerpių augančius grybus – lichenofilinius (*lichenicolous fungus*) ir nelichenizuotus saprotrofinius grybus (*non lichenized fungus*).

Lichenofiliniai grybai (*lichenicolous fungus*) – tai svarbi organizmų ekologinė grupė, kuri kartu su kerpėmis formuoja obligatinę asociaciją. Šie grybai yra labai specializuoti ir vystosi ant kerpių, sudarydami su jomis trinarę, o kartais net keturnarę asociaciją. Jie yra labai smulkūs ir retai pastebimi ne lichenologų. Ilgą laiką lichenologai mažai domėjosi šiais grybais dėl žinių stokos, o profesionalūs mikologai beveik netyrė tokių specializuotų substratų. Dėl to ant kerpių augantys grybai visai neseniai dar buvo menkai žinomi (LAWREY & DIEDERICH, 2003). Pirmasis aprašytas ir nupieštas tokių grybų pavyzdys yra heterobazidiomicetas *Biatoropsis usnearum*, formuojantis didelius gūlus (kerpių cecidijas) ant *Usnea* genties gniužulų (38 pav.).

DILLENIUS (1742) aprašė dvi *Usnea barbata* grupes, iš kurių viena ant gniužulo turėjo daug „orbiculos“. 1795 metais Acharius aprašė *Usnea* rūšis, infekuotas *B. usnearum*, o 1810 metais buvo publikuotos puikios šio grybo iliustracijos. Dabar žinoma apie 1 500 ant kerpių augančių grybų rūšių. Manoma, kad pasaulyje galėtų



38 pav. Pirmasis aprašytas lichenofilinis grybas *Biatoropsis usnearum* ant *Usnea* sp. gniužulo

būti apie 3 000 lichenofilinių grybų rūšių. Daugiau kaip 95 % šių grybų priklauso aukšliagrybūnų skyriui (*Ascomycota*) ir daugelis jų šeimininko atžvilgiu yra labai specifiški. Lichenofiliniai grybai formuoja obligatinę asociaciją su kerpėmis kaip saprotrofai, kolonizuojantys žuvusį kerpės gniužulą, arba kaip parazitai, gaunantys maisto medžiagų iš gyvų kerpės gniužulų (HAWKSWORTH, 1988). Pasak LAWREY & DIEDERICH (2003), lichenofilinio grybo ir kerpės sąveika gali būti įvairiapusė.

1. **Saprotrofinė sąveika.** Moksliniai tyrimai (PETRINI et al., 1990) rodo, kad kerpės gniužulas „priglaudžia“ įvairią mikrobiotą, tačiau dauguma šių grybelių yra augalų ir dirvos saprotrofai, kurie niekada neformuoja stabilių asociacijų su kerpėmis. Tokie saprotrofai gali augti ant pažeisto kerpės gniužulo ir toliau jį ardyti, nes geba gaminti ląstelių sienelės ardančius polisacharidus. Tačiau saprotrofinių grybų sąveika su kerpėmis yra santykinai laisva ir efemeriška.

2. **Biotrofinė nekrotrofinė sąveika.** Šiuo atveju grybai traktuojami kaip parazitai, kurie gauna bent dalį fiksuotos anglies iš kerpių mikobionto arba fotobionto, net jei ši sąveika nedaro jokios žalos kerpėms. Nekrotrofiniams parazitams būdingas aukštas patogeniškumo lygis, jie yra akivaizdžiai destruktivūs ir žudo šeimininkus dėl savo didelio aktyvumo. Šie parazitai pasižymi nepaprastu specifiskumu šeimininkų atžvilgiu ir išvysto ant jų savitus užkratus.

3. **Gėlus formuojančių lichenofilinių grybų ir kerpių sąveika.** Šią sąveiką sudaro cecidogeniniai grybai. Gėlai (kerpių cecidijos) yra morfologiškai atskiros struktūros, kurių spalva kartais skiriasi nuo kerpės gniužulo spalvos. Gėlus gali sukelti įvairūs organizmai: grybai, erkės ar nematodai. Obligatiniai lichenofi-

liniai grybai dažnai formuoja gālus ar mikocecidijas ant kerpių. J. GRUBE (2001) teigia, kad yra apie 80 gālus sukeliančių grybų rūšių. Anatominių gālių tyrimų nėra gausu, tačiau žinoma, kad gālai formuojasi įvairiais būdais. Kerpių gālus sudaro kerpės „audinys“ (miko- ir fotobiontai) bei parazito grybiena. D. L. HAWKS-WORTH (1982) sudarė lichenofilinių grybų klasifikaciją pagal jų patogeniškumo laipsnį (1 lentelė).

1 lentelė. Lichenofilinių grybų klasifikacija pagal patogeniškumo laipsnį (remiantis HAWKS-WORTH, 1982)

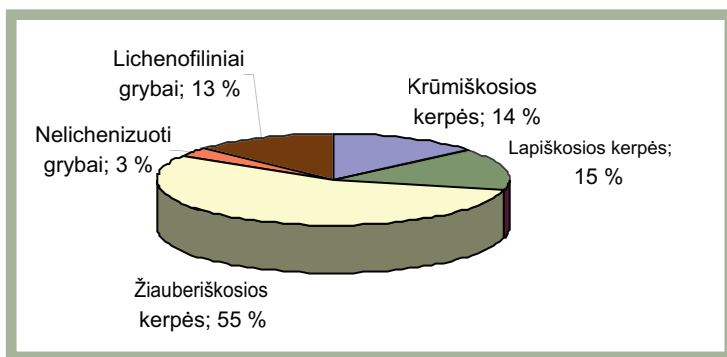
Patogeniškumas	Šeimininko specifiškumas	Ekologinė amplitudė	Gniužulo pakitimai	Pavyzdžiai
Patogenai	plačiai paplitęs	plati	akivaizdūs, aiškūs pakitimai	<i>Athelia arachnoidea</i>
Gniužulo spalvos keitimas	labai ribotas	siaura	nekrotinės dėmės	<i>Lichenocodium echinosporum</i>
Galų formavimas	labai ribotas	siaura	išsigimusios gniužulo išaugos	<i>Bachmanniopsis uncialicola</i>
Komensalai	labai ribotas	siaura	maži pakitimai arba jų visai nėra	<i>Endococcus</i> spp.

Nelichenizuotų grybų (*non lichenized fungus*) sandara yra panaši į kerpių, tačiau jie neturi gniužulo. Kartais šie grybai būna fakultatyviai lichenizuoti, nes tarp hifų pasitaiko dumblių ląstelių (pvz., genties *Melaspilea* – melaspilija). Nelichenizuoti grybai gali augti kaip medienos saprotrofai, bet dažnai parazituoja ant epifitinių dumblių ar kerpių. Pavyzdžiui, ilgą laiką *Caliciales* eilės kerpės buvo laikomos monofiletine grupe, kuriai būdingas macedis ir kotuoti apoteciai (TIBELL, 1999). Tačiau prieš tris dešimtmečius buvo išsiaiškinta, kad dalis *Caliciales* eilės kerpių yra nelichenizuoti grybai, netgi buvo aptikta genčių, kurių visos rūšys yra nelichenizuoti grybai (pvz., genties *Chaenothecopsis* – žiovenėlė). Atlikus šios eilės kerpių morfologinius, ultrastruktūrinius ir cheminius tyrimus, nustatyta, kad macedžio evoliucija, sporų dispersija ir buvimas vienodose ekologinėse nišose yra konvergentiškas lichenizuotų ir nelichenizuotų grybų požymis (konvergencija – panašių požymių būdingumas skirtingos kilmės organizmams, kaip prisitaikymo prie panašių aplinkos sąlygų pasekmė). Tolesni anamorfų tyrimai parodė filogenetinius *Caliciales* atstovų skirtumus tarp lichenizuotų ir nelichenizuotų *Caliciales* grybų.

1.3. KERPIŲ ĮVAIROVĖ IR LICHENOLOGINIŲ TYRIMŲ KRYPTYS LIETUVOJE

Šiuo metu Lietuvos kerpių ir su jomis susijusių grybų sąvade priskaičiuojama 719 rūšių (39 pav.).

Didžiausią (daugiau nei 50 %) Lietuvos lichenobiotos dalį sudaro mikroskopinės žiauberiškosios kerpės ir tik 30 % visų sąvado rūšių yra makroskopinės kerpės. Pastarąjį dešimtmetį rūšių skaičius sąvade smarkiai padidėjo dėl dr. J. Motiejūnaitės lichenofilinių ir nelichenizuotų grybų intensyvių tyrimų.



39 pav. Kerpių ir su jomis susijusių grybų sąvado rūšių procentinis pasiskirstymas

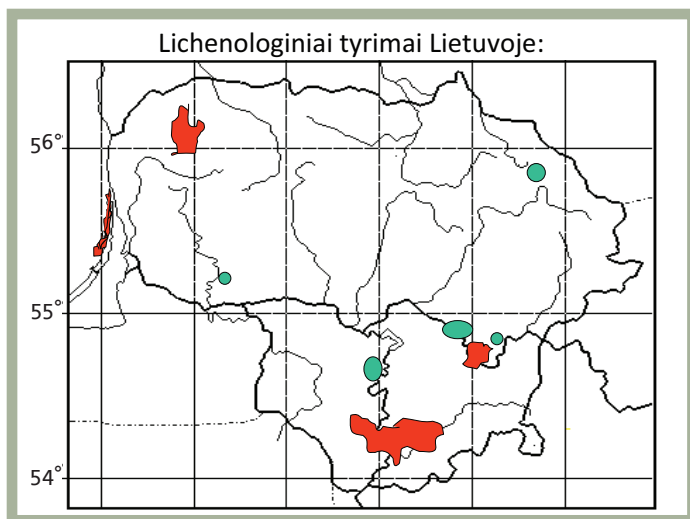
Dabar Lietuvoje lichenologinius tyrimus atlieka dvi mokslininkės: Jurga Motiejūnaitė (Gamtos tyrimų centro Botanikos institutas) ir Ingrida Prigodina Lukošienė (Vilniaus universitetas).

Lietuvoje lichenologiniai tyrimai vykdomi remiantis teritoriniu, buveinių ir substrato principais.

1. Teritoriniai tyrimai. Lietuvoje nemažai informacijos sukaupta apie įvairių saugomų teritorijų lichenobiotą (40 pav.). Geriausiai ištirta Kuršių nerijos, Dzūkijos ir Žemaitijos nacionalinių parkų, Trakų istorinio nacionalinio parko, Viešvilės rezervato, Sartų, Nemuno kilpų, Asvejos, Biržų, Verkių ir Pavilnio regioninių parkų lichenobiota.

2. Kerpių substratų ir buveinių tyrimai. J. Motiejūnaitė surinko informaciją apie vandens kerpes, taip pat uosio lichenobiotą. I. Prigodina Lukošienė apibendrino duomenis apie ažuolo lichenobiotą, su studentais tiria antropogeninio substrato kerpes.

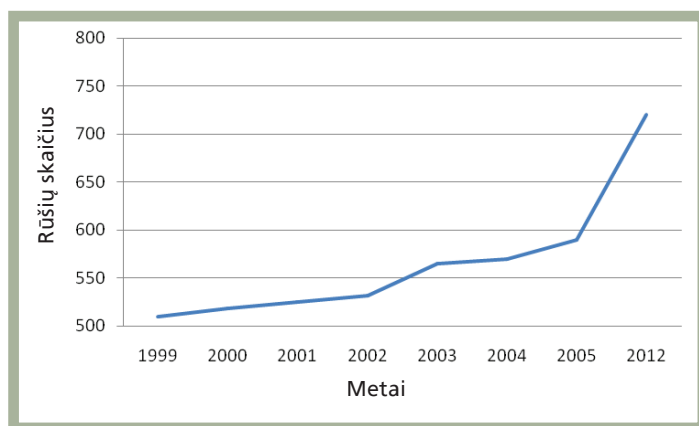
3. Su kerpėmis susijusių grybų tyrimai. Šiuos tyrimus atlieka dr. J. Motiejūnaitė.



40 pav. Geriausiai lichenologiškai ištirtos Lietuvos teritorijos (raudonai pažymėti nacionaliniai, žaliai – regioniniai parkai)

Kerpių rūšių skaičiaus Lietuvoje pokyčiai per paskutinius 12 metų pavaizduoti 41 pav.

Naujų rūšių atsiradimą kerpių sąvade daugiausia lėmė naujų vietovių lichenobiotos tyrimai, taip pat ypatingų augaviečių (senų brandžių miškų) ir specifinių substratų (antropogeninio) lichenobiotos ištirtumas. Didelę reikšmę turėjo kertinių miško buveinių inventorizacija, kurios metu aptiktos 29 kerpių ir ant jų augančių grybų rūšys 2003 metais ir 22 rūšys 2005 metais. Taip pat buvo naudingi 2003



41 pav. Kerpių ir su jomis susijusių grybų skaičiaus pokytis Lietuvoje

ir 2012 metais Lietuvoje vykę tarptautiniai lichenologų ir mikologų simpoziumai ir 2007 metais vykęs Šiaurės šalių lichenologų draugijos darbinis seminaras, kurių metu identifikuota daug naujų kerpių rūšių.

Herbariumai. Kerpės Lietuvoje saugomos dviejuose herbariumuose. Didžiausia Lietuvos kerpių kolekcija saugoma Gamtos tyrimų centro Botanikos instituto herbariume (BILAS), kur yra apie 7 500 kerpių pavyzdžių. Kiek mažiau, 7 000 kerpių pavyzdžių, yra saugoma Vilniaus universiteto herbariume (WI).

2. KERPIŲ EKOLOGINIS VAIDMUO

2.1. KERPIŲ PAPLITIMAS IR PRISITAIKYMAS PRIE ĮVAIRIŲ AUGIMO SĄLYGŲ

Kerpės paplitusios visame pasaulyje: nuo atogrąžų drėgnųjų miškų iki arktinės tundros. Šiaurėje kerpės dengia 8 % Žemės paviršiaus. Natūraliomis gamtinėmis sąlygomis kerpės yra vienos iš pačių ištvermingiausių organizmų Žemėje, jos siekia atšiauriausius Žemės plotus, aptinkamos dykumose ir pakyla aukštai į kalnus (8 000 m). Daugelyje kraštovaizdžių kerpės yra dominuojantys komponentai, padengiantys uolienų paviršių, medžių kamienus ar vainikų šakas, taip pat yra žmogaus sukurtų struktūrų (kaip antai guma, stiklas, plastikas, betonas, geležis) kolonizantai, suteikiantys substratams savitą mozaikišką spalvų, formų ir tekstūros įvairovę.

Kerpių „silpnoji vieta“ yra labai lėtas jų augimas, dėl kurio jos neišlaiko konkurencijos su greitai augančiais atogrąžų augalais. Dėl to kerpių gausiausia ten, kur augalams sąlygos nėra palankios, pavyzdžiui, jos vyrauja arktinėje tundroje, padengdamos ten tūkstančius kvadratinių kilometrų. Apie kerpių gausumą tam tikroje teritorijoje galima spręsti pagal jų rūšių koeficientą (TÜRK & WITTMANN, 1986), kuris apskaičiuojamas kerpių rūšių skaičių padalijus iš augalų rūšių skaičiaus. Vokietijoje šis koeficientas yra lygus 0,55, Švedijoje – 0,95, Grenlandijoje – 2,2, o Antarktyje netgi 100. Taigi kuo labiau į šiaurę, tuo kerpių rūšių koeficientas didėja. Visai kitaip yra atogrąžų regionuose: ten dominuoja augalai, tad kerpių koeficientas yra lygus 0,1.

Šiauriniai regionai, pavyzdžiui, tundra, augalams yra nepalankūs dėl kelių priežasčių: 1) tundros dirvožemiai dėl menko garinimo žemos temperatūros sąlygomis ir ištisus metus negiliai slūgsančio įšalo yra drėgni, vietomis pelkėti, juose mažai suskaidytų organinių medžiagų, o daugelis šiaurinių kerpių yra prieraišios didelei drėgmei ir nereiklios dirvožemiui; 2) trumpas šiltas laikotarpis ir žema vasaros temperatūra; 3) amžinas įšalas vasarą nutirpsta vos 10 cm; 4) stiprūs vėjai tiesiogiai žaloja augalus, veikia jų transpiraciją. Tokiomis sąlygomis išaugę medžiai skursta, jų sėklos nesubręsta, sunkiai dygsta, daigai dažnai žūva. Tačiau tokios sąlygos yra visiškai priimtinos kerpėms, kurios pasižymi atsparumu ekstremalioms sąlygoms. Didelis kerpių ištvermingumas šalčiui pasireiškia įvairiomis jų gniužulo sandaros savybėmis. Antarktidos ir kalnų regionų kerpės laboratoriniuose bandymuose liko fiziologiškai aktyvios –196 °C temperatūroje. Kerpės pakenčia ne tik

žemą, bet ir aukštą temperatūrą. Sausos būklės jos išlieka gyvybingos 70 °C temperatūroje, tačiau drėgnos būklės kerpės yra jautresnės karščiui, tad ištveria tik 30–40 °C. Skirtingai nuo kitų fotosintezę vykdančių organizmų, kerpės sugeba atkurti fotosintezę ir kvėpavimą ilgai laikius gniužulus labai šaltai ar labai karštai. Kerpių gebėjimas išgyventi ir iškęsti nepalankias daugeliui augalų sąlygas yra paremtas jų poikilohidrinio gyvenimo būdu – sausros metu kerpės pereina į anabiozės būklę ir išdžiūsta, bet nežūva, nes yra atsparios dehidratacijai. Manoma, kad kerpių dumbliuose yra lamelinių struktūrų, kurios tarsi „konservuoja“ fotosintetinį aparatą ekstremaliomis sąlygomis ir taip išsaugo jų gyvybingumą. Panašus atsparumas, tačiau kiek didesnis, būdingas tik bakterijoms. Šalčiai kerpėms nekelia jokių problemų. Daugelis tirtų arktinių ir alpių kerpių rūšių drėgnos ar sausos būklės išlieka gyvybingos ir ištveria net azoto skystėjimo temperatūrą. Ultravioletinė spinduliuotė ar intensyvi šviesa taip pat turi mažai įtakos kerpių gyvybingumui, keletas tirtų šiaurinių rūšių ištverė net dvi savaites kosmose. Optimali kerpių fotosintezei reikalinga temperatūra mažėja didėjant geografinei platumai.

2.2. KERPIŲ EKOLOGINIS VAIDMUO ĮVAIRIOSE EKOSISTEMOSE

Kerpės atlieka svarbų vaidmenį gamtoje, ypač tose ekosistemose, kuriose sudaro didžiąją biomasės dalį. Apskaičiuota, kad kalnuotoje tundroje kerpių biomasė sudaro 38,65 centnerių/ha, lygumų tundroje – 19,08 centnerių/ha, o plačialapių medžių miške – 1,8 centnerių/ha. Tačiau pastaruoju metu manoma, kad šie skaičiai mažėja, nes šiaurės kerpių bendrijos pamažu degraduoja dėl atšiauraus klimato ir besaikio gyvulių ganymo.

1. Kerpės tradiciškai vadinamos pionieriniais organizmais, kurie pirmieji įsisavina kitiems netinkamus substratus. Šis teiginys nėra visai korektiškas, nes ant akmenų ar dirvožemio, dažnai ir ant medžių žievės pirmiausia įsikuria laisvai gyvenantys aerofiliniai dumbliai, įvairios bakterijos ir tik vėliau, jei tinka aplinkos sąlygos – kerpės. Tačiau kerpės priklauso pirmųjų dirvožemio formuotojų vaidmuo. Kerpių dominavimas ant įvairaus substrato varijuoja nuo 5 iki 20, kartais 40 metų. Pirmieji „gyventojai“ yra žiauberiškosios kerpės, vėliau įsikuria lapiškosios ir krūmiškosios. Dirvos apaugimas kerpėmis vyksta palaipsniui, vieną kitą kei-



42 pav. *Placynthiella uliginosa* gniužulas

čiančiomis stadijomis. Šis rūšių pasikeitimas vyksta dėl dirvožemio fizinių ir cheminių savybių kaitos, kurią lemia kerpės esančių hifų veikla, gniužulų tarpusavio ryšiai, jų žūtis, pakitusios aplinkos sąlygos ir pan. Ten, kur auga kerpės, kaupiasi humusas, dirva paruošiama augalams vystytis ir augti. Pavyzdžiui, tipiškas pavyzdys yra pelkinė placintėlė (*Placynthiella uliginosa*) (42 pav.) – dažna pajūrio ir smiltynų kerpė, taip pat aptinkama pušynuose tarp kitų kerpių arba ant atviros žemės (pvz., kurmrausių, takelių, išvažinėtų keliukų). Šių kerpių gniužulai sutvirtina smėlį, kartais padengia didelius smėlynų plotus kieta plutele ir stabdo jų išpustymą.

2. Kerpės, padengdamos dirvą, neleidžia jai išdžiūti. Kerpių gebėjimas pasisavinti tirpstantį sniegą, trumpalaikį lietų, rasą ar rūką yra labai reikšmingas drėgmės išsaugojimui vietose, kur nėra daug lietaus, pavyzdžiui, dykumose. Kerpės geba absorbuoti iš drėgno oro pakankamą vandens kiekį, kad taptų fiziologiškai aktyvios. Gniužulas sugeria vandens garus tol, kol susidaro pusiausvyra tarp gniužulo drėgnumo ir sąlyginio atmosferos drėgnumo. Vieno eksperimento metu O. B. Bliumas skirtingų rūšių kerpių įdėjo į kamerą, kurioje oro drėgnumas buvo net 100 %. Daugelis kerpių vandens garus absorbavo net po 22 dienų, tik šis procesas vyko labai lėtai. Aplinkoje, prisotintoje vandens garų, kerpės sugeria tik 40–60 % drėgmės, kurią galėtų sugerti būdamos panirusios į vandenį. Mažesnę sugertą drėgmės kiekį lemia tai, kad sugeriant garus vandens lašukai gniužulo viduje ir jo paviršiuje nesusiformuoja. Vokiečių mokslininkas O. Lange nustatė, kad dykumų kerpė *Ramalina maciformis* rytinėmis valandomis padidėdavo 31 %, palyginti su sausa mase. Iš oro pasisavintos drėgmės užtekėdavo, kad organizme tris valandas po saulės patekėjimo, kol temperatūra nesiekdavo 20 °C, vyktų fotosintezė. Šios kerpės sugeba absorbuoti vandenį iš oro, kurio drėgnumas yra didesnis nei 80 %, ir tokiomis sąlygomis vykdyti fotosintezę. Vandens garinimas iš gniužulo yra lėtesnis nei pasisavinimas ir trunka kelias valandas. Tačiau ne visos rūšys sugeba absorbuoti vandens garus, pavyzdžiui, *Collema genties* atstovai dėl homeomerinės gniužulo sandaros geba pasisavinti tik skysto pavidalo drėgmę. Greitai vandenį sugeriančios kerpės taip pat greitai jo ir netenka sausros metu. Didžioji dalis vandens išgaruoja iš prisotinto gniužulo pirmomis sausros valandomis, o kita dalis išgarinama lėčiau. Greitas vandens netekimas – taip pat prisitaikymas prie nepalankių sąlygų. Neturėdamos galimybės aktyviai funkcionuoti nepalankiomis sąlygomis, kerpės „protingai“ atiduoda vandenį ir pereina į anabiozės būklę. Jei taip neatsitiktų, aukštoje temperatūroje sutriktų vandens prisotinto kerpės gniužulo kvėpavimo procesas, o pašalus drėgmė gniužule virstų ledu ir suplėšytų ląstelių sienelės, be to, fermentai, „dirbantys“ gyvame kerpės gniužule, iš karto žūtų ekstremaliomis sąlygomis. Kerpių sugebėjimas greitai sugerti ir išgarinti vandenį padėjo joms gyvuoti tūkstančius metų, užimti naujas ekstremalias ekologines nišas, tačiau urbanizacijos laikais atsikuko bumerangu prieš jas pačias, nes kartu su vandeniu į gniužulus pradėjo patekti teršalai.

3. Maisto medžiagų neturtingose dirvose ir miškų ekosistemose kerpės akumuliuoja azotą ir fosforą ir perduoda miško medžiams, kuriems šių elementų reikia augimui ir vystymuisi. 90 % kerpės gniužulo sudaro mikobiontas, o grybai, kaip žinoma, yra turtingi baltymų, todėl buvo tikėtasi, kad kerpių gniužuluose gausu azoto junginių. Tačiau moksliniai tyrimai įrodė, kad šių organizmų kūnas sudarytas daugiausia iš angliavandenių, o azoto junginių yra labai mažai, iki 0,5 % sausos gniužulo masės. Išimtį sudaro kerpės, į kurių sudėtį įeina melsvabakterės, gebančios pasisavinti atmosferos azotą. Tokiose kerpėse azotas sudaro 3–4 % sauso gniužulo masės. Azoto fiksacija, kaip ir fotosintezė bei kvėpavimas, kerpėse priklauso nuo aplinkos sąlygų. Ypač greitai atmosferos azotą pasisavina kerpės su melsvabakterėmis – *Collema*, *Leptogium*, *Peltigera*, *Lobaria*. Šios kerpės dažnai apsigyvena ant substratų, neturtingų azoto junginių. Didžioji dalis melsvabakterių fiksuoto azoto patenka į mikobiontus (fotobiontas jo sunaudoja labai mažai), o jie šį azotą perduoda augalams. Ypač daug azotą fiksuojančių kerpių rūšių yra šiauriniuose miškuose. Azoto sąnaudos šiaurės regione varijuoja nuo 1 iki 40 kg azoto/ha per metus. Naujojoje Zelandijoje (GALLOWAY, www.frst.govt.nz) aptikta, kad kerpės, turinčios gebėjimą fiksuoti azotą, auga greičiau (per metus priauga po 2–4 cm) ir yra naudingos kaip „biologinės dirvožemio trąšos“.

4. Kerpės yra svarbus energijos šaltinis daugeliui gyvūnų, ypač šiaurės regionuose, kur skurdi augalija. Tokiose vietose žiemą kerpės sudaro 90 % viso elnių maisto raciono. Šiuo atveju dažniausiai kalbama apie šiuurės (*Cladonia*) genties kerpės, kurias elniai ir briedžiai žiemą kanopomis lengvai iškrapšto iš po sniego. Šiaurės Amerikoje kerpėmis minta paukščiai *Canachites canadensis* ir *Meleagris gallopavo*. Daugelio drugelių lervoms kerpės taip pat yra pagrindinis maistas, pavyzdžiui, *Eilema* genties vikšrai minta išimtinai tik kerpėmis. Daugelio bestuburių, kaip antai sraigės, vabzdžiai ir erkės, raciono įvairaus dydžio dalį sudaro kerpės.

5. Įvairūs gyvūnai kerpės naudoja kaip statybinę medžiagą. Paukščiai naudoja krūmiškąsias ir lapiškąsias kerpės lizdams sukurti, pavyzdžiui, Madagaskaro saloje paukščio *Ploceus olivaceps* lizdai yra tik iš *Usnea* genties kerpių, o Europoje *Carduelis spinus* suka lizdą daugiausia iš *Bryoria* genties atstovų. Paukštis *Pluvialis dominica* savo lizdai naudoja *Thamnolia vermicularis*, taip pat įvairių *Cladonia* ir *Cetraria* genčių kerpių gniužulus. Voverė *Glaucomyces sabrinus* iš barzdotosios kerpės *Bryoria fremontii* ne tik suka lizdą, bet ir vartoja ją maistui.

Ant kerpių gniužulų buvo užregistruota 300–400 rūšių bestuburių gyvūnų, kurie vienaip ar kitaip yra su jomis susiję. Vieni jų yra laikini atėjūnai iš kitų biotopų, sakysime, viršutinių dirvožemio sluoksnių, medžio kamieno ir šakų, naudojantys kerpės tik kaip laikiną prieglobstį, pavyzdžiui, erkės ir vabzdžiai gyvena tarp kerpių gniužulų. Tačiau nemažai bestuburių su kerpėmis yra susiję kur kas glaudžiau. Vieni minta kerpių gniužulais, kiti naudoja jas kaip kamufliuotą. Paminėtina drugio *Mycobates parmeliae* lerva, kuri, švytinti oranžine spalva, yra prisitaikiusi

gyventi tarp oranžinės spalvos geltonkerpių gniužulų. Daugelio naktinių drugelių vikšrai maskuojasi tarp kerpių gniužulų, o kiti pamėgdžioja kerpėmis apaugusias šakas (mimikrija).

6. Temperatiniuose ir arktiniuose regionuose kerpės gausiai padengia uolų paviršius ir sukelia jų dūlėjimą. Uolėtose vietose dažnai sunku rasti vienišą, kerpėmis neapaugusį akmenį ar uolą. Tokie kerpėmis apaugę akmenys ir uolos dar vadinami gyvaisiais akmenimis (*living rock*). Geologai nėra patenkinti kerpių kolonizacija ant uolų ir akmenų, nes dėl jų prarandama vertinga geologinė informacija. Tačiau daugelis mokslininkų pripažįsta, kad kerpės suteikia svarbios informacijos kartografijos, žemės stebėjimo iš palydovų srityse, nes ant įvairių akmenų tipų kerpių bendrijos atrodo skirtingai. Epilitinės kerpės dalyvauja biocheminio dūlėjimo ir dirvodaros procesuose, tačiau jų įtaka nėra visai aiški, todėl klausimas, ar kerpėmis apaugusios uolienos dūlėja greičiau nei uolienos be kerpių, lieka atviras. Kerpės ardo uolienas tiek fiziškai, tiek chemiškai. Fizinė erozija vyksta mechaniškai dėl hifų ir rizinų nesudėtingo „įaugimo“ į uolą, dėl to pradama ardyti uoliena. Tai labai didelė užduotis tokiems smulkiems organizmams, kurie geba ne tik ardyti uolą, bet ir stumti asfaltą ar betoną. Grybų hifai gali įgauti didelį turgoro slėgį, nors patys yra kelių mikronų skersmens. Endolitinių kerpių hifai, kurie skverbiasi į substratą, yra ploni (storis dažniausiai 1–3 mikrometrai), švelnūs, sudaryti iš pailgų ląstelių. Dažniausiai jie auga ne tiesiai, o išsilenkia galuose į kabliuko pavidalo darinius, sugebančius sugriebti substratą. Kartais tokių hifų galuose yra šepetėliai – ilgos, plonai užaštrintos galuose ląstelės su plaukeliais. Skverbdamiesi uoliena, hifai apeina sunkius, blogai įrančius mineralus ir greitai išplinta puriuose, lengvai įrančiuose plotuose. Pavyzdžiui, kerpių hifai greitai ištirpdo sluoksnuotus žėručio kristalus. Juose hifai greitai „išsikeroja“, taip atskirdami žėručio plokšteles vieną nuo kitos. Palaiapsniui augdami hifai tarp plokštelių sudaro grybinę plektenchimą, į kurią patenka ir dumblių ląstelių. Jos dauginasi, apauga hifais ir vis labiau plečia žėručio plokšteles.

Kerpių cheminis poveikis uolienoms yra trejopas:

1. Pagrindinis uolienu biocheminio dūlėjimo agentas yra **oksalo rūgštis**, kurią išskiria kerpių mikobiontas, taip pat laisvai gyvenantys mikroskopiniai grybai. Ši rūgštis gali reaguoti su metalais ir sudaryti metalo oksalatus. Kalcio oksalatas gausiai susidaro ant kerpių ar kerpėse, augančiose ant kalkingų uolų, turtingų kalcio karbonato (klintys, kalkakmenis). Pavyzdžiui, kerpė *Dirina massiliensis* f. *sorediata* deformuoja gniužulą iki 1 cm plonumo ir atrodo skersiniame pjūvyje kaip kreida, nes gniužuluose yra labai didelė kalcio oksalato koncentracija. Kartais būna sunku nustatyti ribas tarp kerpės ir aplinkinių mineralų.
2. Išorinė hifų dalis, kontaktuodama su mineralų dalelėmis, pasidengia **polisacharidais**, kurie gali absorbuoti vandenį ir dalyvauti ardant minera-

lus, ekstrahuodami tam tikrus metalo jonus iš mineralinių paviršių.

3. Kai kurios kerpių medžiagos, kaip antai **diapsidai**, nėra tirpios vandenyje. Laboratorinių eksperimentų metu buvo nustatyta, kaip iš mineralų formuojasi metalų kompleksai, tačiau nėra žinoma, ar dažnai šis reiškinys pasitaiko gamtoje.

Manoma, kad kerpės kartais gali apsaugoti uolienu paviršių nuo kitų erozijos veiksnių (šalčio, vėjo abrozijos ir rūgščių, susidariusių nuo atmosferos teršalų, tirpdymo).

Kerpės apauga senovinius paminklus, statulas ar statybinius akmenis, bet retai kada sukelia didesnių pažeidimų. Pripažįstama, kad kerpės suteikia seniems statiniams senovės dvasią, tačiau paminklai, pastatai dėl kerpių gausos gali greičiau dūlėti.

7. **Lichenoidikacija.** Vienas iš specifinių užterštos aplinkos stebėsenos metodų yra bioindikacija, t. y. aplinkos užterštumo lygio nustatymas pasitelkus gyvus organizmus. Gyvieji indikatoriai neturi būti ypač jautrūs ar per daug atsparūs užterštumui. Būtina, kad jie būtų ilgaamžiai, plačiai paplitę visame pasaulyje. Šiuos reikalavimus visiškai atitinka kerpės. Aplinkos užterštumo vertinimas naudojant kerpes vadinamas lichenoidikacija. Nors kerpės turi ypatingą gebėjimą iškęsti labai nepalankias daugeliui augalų gyvenimo sąlygas, vienam rodikliui jos yra neatsparios – tai antropogeninis veiksnys. Ypač pražūtingos kerpėms yra pramoninės atliekos. Dėl labai didelio jautrumo oro užterštumui kerpės yra vieni iš svarbiausių oro kokybės bioindikatorių. Kerpės neigiamai veikia fluoridai, sunkieji metalai, rūgštieji lietūs, kai kurie organiniai junginiai bei azoto junginių perteklius. Kerpių jautrumą lemia sandaros ypatumai, nes sezoniškai nunykstančių ar numetamų dalių jos neturi, todėl negali pašalinti organizme susikaupusių toksiškų medžiagų.

Estų lichenologas H. Trassas lichenoidikacijos metodus suskirstė į tris grupes. Pirmos grupės metodai leidžia tirti kerpių struktūros ir gyvybinių funkcijų pokyčius, kurie susidaro dėl užterštos atmosferos. Antros grupės metodais yra analizuojama skirtingo užterštumo lygmens regionų kerpių rūšių sudėtis. Trečios grupės metodai taikomi aprašant kerpių bendrijas užterštuose regionuose ir sudarant specialius žemėlapius. Taikant pirmos grupės metodus, galima išsirinkti parodomąją rūšį, kurios atstovus greitai ir pastebimai paveikia oro sudėties pakitimai. Tokios rūšies pavyzdys galėtų būti putlusis plynkežis – *Hypogymnia physodes*. Šiaurinėje Suomijos dalyje tirdami plieną lydančių gamyklų išmetamų teršalų plitimą atmosferoje, mokslininkai skirtingu atstumu nuo gamyklų paėmė putliojo plynkežio gniužulų. Buvo aptikta, kad kuo arčiau gamyklų augo gniužulai, tuo labiau kiti šie rodikliai: ląstelių skysčių rūgštingumas, elektros laidumas, chlorofilo, sieros ir geležies kiekis gniužuluose, įvairaus laipsnio fotobionto pažeidimai. Dumblio ląstelės stebėtos fluorescenciniu mikroskopu. Sveikos ląstelės mėlynoje ar ultravioletinėje šviesoje švyti raudonai, o irdamos įgauna rudą, paskui oranžinę ir galiausiai baltą spalvą.

Siekiant nustatyti, kaip greitai keičiasi kerpės užterštose vietose, taikomas transplantacijos metodas, t. y. gniužulų perkėlimas iš švarių į užterštas zonas. Pirmą kartą kerpių transplantaciją 1892 metais panaudojo vokiečių mokslininkas F. Arnoldas – kelių epigėjinių rūšių kerpių iš kaimo vietovių perkėlė į Miuncheną. Labai greitai visi trasplantantai žuvo. 1959 metais iš Chibinų kalnų (Rusija) į Tartu universiteto botanikos sodą (Estija) buvo atvežtos penkios arkoalpinės kerpės. Jau pirmą mėnesį po transplantacijos buvo pastebėti pirmieji gniužulų pakitimai: gniužulai išbluko, nustojo augti, apoteciai neteko gražios išvaizdos, o po metų visos kerpės žuvo. Transplantacija gali būti atliekama keliais būdais. Epigėjinės kerpės yra perkeliamos kartu su dirvožemiu, iškasami 20 × 20 ar 50 × 50 cm ploteliai. Krūmiškųjų kerpių atstovus galima perkelti specialiuose plastikiniuose indeliuose. Epifitinės kerpės perkeliamos kartu su šakelėmis ar žieve, ant kurios jos augo, ir tokios šakelės ar žievė prikalamos prie tos pačios rūšies medžių, ant kurių augo. Po kelių savaičių ar mėnesių transplantuotos kerpės tiriamos ir registruojami gniužulų pakitimai. Transplantacija suteikia duomenų apie individualų rūšių atsparumą.

Pagal atsparumą oro užterštumui kerpės yra skirstomos taip: 1) labai jautrios, neatsparios, kurios žūva esant pirmiesiems oro užterštumo požymiams. Prie tokių rūšių būtų galima priskirti švarių, neeutrofikuočių, natūralių miškų indikatorines rūšis: plačiąją platužę (*Lobaria pulmonaria*) ir žalsvąją kežytę (*Cetrelia olivetorum*); 2) vidutiniškai jautrios rūšys, kurios gali pakeisti žuvusias jautrias rūšis, pavyzdžiui, sieninė geltonkerpė (*Xanthoria parietina*); 3) ištvermingos rūšys, tolerantiškos oro užterštumui, kaip antai žiauberės (*Physcia*) genties kerpės.

Kerpių jautrumas oro užterštumui yra susijęs su jų gniužulų sandaros ypatumais. Nustatyta, kad gausiai sudrėkintas gniužulas labiau kenčia nuo taršos nei mažai sudrėkintas. Svarbūs yra gniužulo viršutinio žievinio sluoksnio tankis, ląstelių pralaidumas, specifinių medžiagų, neutralizuojančių rūgštines terpes, buvimas. Kartais kerpėms išgyventi užterštose teritorijose padeda atsitiktinės aplinkybės: kerpės ilgiau išgyvena tose vietose, kuriose gausu maisto medžiagų, pavyzdžiui, ant namų stogų, kur daug paukščių išmatų, arba ant pūvančių senų medžių šakų. Taip pat svarbus veiksnys yra vėjo kryptis, kuri lemia kerpėms pavojingos taršos ir dulkių plitimą.

Lichenologiniai užterštų teritorijų žemėlapiai padeda stebėti pokyčius, kurie vyksta 20–50 metų. Norint sudaryti tokius žemėlapius, būtina nuodugnai iš-tirti regiono lichenobiota. Pavyzdžiui, sudarant kokio nors parko epifitinių kerpių paplitimo žemėlapi, kerpės aprašomos tiriamuose laukeliuose, pasirinktuose ant kas trečio ar penkto medžio iš abiejų parko alėjos pusių. Tiriamieji laukeliai yra 10 × 10 cm dydžio, laukelis papildomai padalijamas į 1 cm² dydžio plotelius. Šiuose tyrimo ploteliuose registruojamos visos rūšys, nurodomas rūšies projekcinis padengimas, įvertinamas kiekvienos rūšies atstovų gyvybingumas: ar kerpės su vaisiakūniais, sveiki ar ėrantys jų gniužulai. Ant kiekvieno tiriamo medžio aprašomi

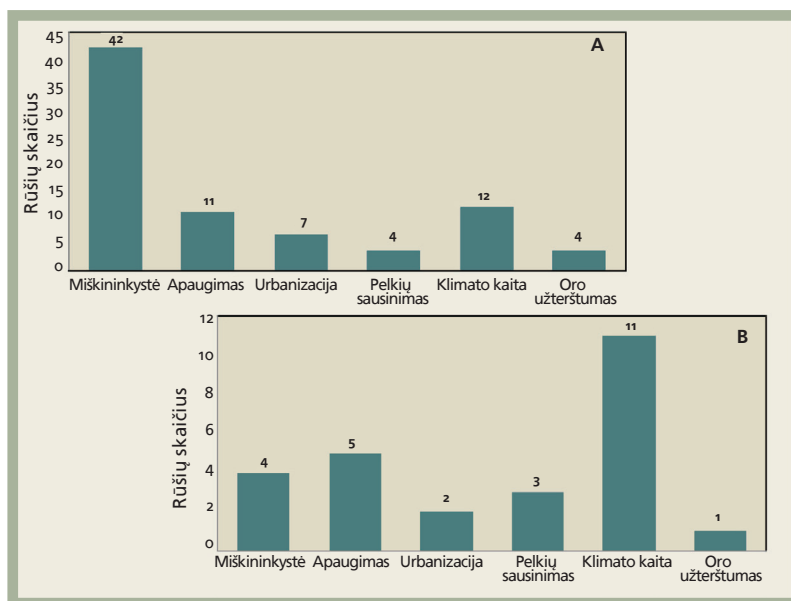
mažiausiai keturi ploteliai: du pamatinėje kamieno dalyje ir du – 1–1,5 m aukštyje. Vieni žemėlapiai suteikia informacijos apie kokios nors rūšies buvimą teritorijoje, kituose galima rasti žinių apie tos rūšies gausumą neeutrofikuoiose vietose, o trečiuose nurodomas tirtos teritorijos kerpių rūšių kiekis. Lichenoidikacija yra vienas svarbiausių ekologinės stebėsenos metodų, tačiau jis ne visada gali būti taikomas. Svarbiausia riboto naudojimo priežastis – kerpės kaip ir daugelis kitų gyvų organizmų reaguoja į įvairius aplinkos pokyčius, todėl gamtoje dažnai sunku nustatyti konkrečią kerpių pažeidimų priežastį. Pavyzdžiui, temperatūros įtaka ar drėgmė gali stipriau paveikti nei oro tarša, ypač jei kenksmingų medžiagų koncentracija yra nedidelė.

8. Lichenometrija. Kerpėms, kitaip nei augalų karalystės atstovams, būdingas lėtas gniužulo augimas ir ilgaamžiškumas. Žiauberiškosios kerpės vidutinio klimato zonoje per metus priauga 1–2 mm, o Arkties rajonuose ir kalnų regionuose – dešimtąsias ar šimtąsias milimetro dalis. Krūmiškosios ir lapiškosios kerpės auga kiek greičiau, jų prieaugis yra 1–3 mm per metus. Pagrindinis veiksnys, reguliuojantis kerpių augimą, yra drėgmė. Lėtas kerpių augimas aiškinamas greitu gniužulo išdžiūvimu, taip pat kiekvieno simbioonto genetiniu prisitaikymu. Kiek didesnis kerpių gniužulo prieaugis būna ankstyvose augimo stadijose, vėliau augimas sulėtėja, kai kurių lapiškųjų ir krūmiškųjų kerpių gniužulas centre suyra, o augimas vyksta tik gniužulo kraštuose. Lėtas augimas lemia kerpių ilgaamžiškumą – jų amžius skaičiuojamas ne dešimtimis, o šimtais ir net tūkstančiais metų, pavyzdžiui, *Rhizocarpon* gali augti 4000 metų, *Aspicilia* – 1000, *Umbilicaria* – 200 metų. Remdamasis kerpių ilgaamžiškumu 1957 metais Kanados botanikas K. Bešelis sukūrė lichenometrijos metodą. Taikant šį metodą, pagal metinį kerpių prieaugį ir esamo gniužulo dydį galima sužinoti substrato amžių. Lichenometrijos būdu buvo nustatytas Velykų salos statulų amžius. Vokiečių lichenologas O. Folmannas 1962 metais palygino 1914 ir 1961 metais darytas statulų fotonuotraukas, kuriose buvo matyti tų pačių rūšių kerpės. Palyginus plotus, apaugusius kerpėmis, buvo apskaičiuotas metinis jų prieaugis ir kartu pačių statulų amžius (1962 metais statuloms buvo 430 metų). Lichenometrija yra naudojama archeologijoje, paleontologijoje ir geomorfologijoje. Dažniausiai lichenometrijoje naudojamos *Rhizocarpon geographicum* arba *Xanthoria genties* kerpės. Šiuo metodu galima nustatyti uolienų, senų pastatų ar skulptūrų amžių, gauti informacijos apie ledynines nuosėdas tundroje, ežero lygio pokyčius, akmenų griūtis, stačių šlaitų ar skardžių stabilizavimą, taip pat apie dangų patvarumą. Taikant šį metodą gali atsirasti įvairių paklaidų dėl: 1) neteisingo rūšių identifikavimo; 2) neaiškumo, ar tiriamas substratas iš karto buvo kerpių kolonizuotas; 3) nevienodo gniužulo augimo greičio skirtinguose regionuose ar augimo greičio pokyčių laikui bėgant; 4) nevienodo kerpių augimo greičio ant skirtingos tekstūros ir kompozicijos substratų; 5) klimato.

9. Kerpės ir klimato kaita. Kerpių dominavimas vaidina globaliai svarbų vaidmenį pasaulio ekologijoje, nes kerpės veikia kaip talpyklos. Anglies dioksidas neišskiriamas į aplinką, o yra sunaudojamas kerpių dumblių fotosintezės metu. Sukauptas anglies dioksidas neprisideda prie globalaus atšilimo, kurį lemia atmosferoje gausėjantys anglies junginiai, veikiantys kaip šiltnamio plėvelė – saulės spinduliai nueina iki žemės, bet negrįžta atgal ir oro temperatūra kyla.

Paskutiniu metu kerpės dažnai traktuojamos kaip klimato kaitos rodikliai. Nyderlanduose buvo atlikta ilgalaikė epifitinių ir epigėjinių kerpių stebėseną, kuri truko 22 metus (VAN HERK, APTROOT, 2002). Tyrimų metu nustatyta, kad kerpių įvairovės kaita Nyderlanduose labai susijusi su klimato pasikeitimu. Per 20 metų tyrimo vietoje klimatas atšilo 0,5 °C, o metinis kritulių kiekis padidėjo nuo 700 mm iki 800 mm. Didžiausi Nyderlandų lichenobiotos pokyčiai buvo arktinių, alpinių ir boreotemperatinių rūšių sumažėjimas arba visiškas išnykimas (per 22 metus išnyko 50 % tokių rūšių) ir gerokas (pa)atogrąžio rūšių pagausėjimas.

Išanalizavus Lietuvos raudonosios knygos kerpių rūšių nykimo priežastis, nustatyta, kad šie organizmai daugiausia nyksta dėl ydingos miškininkystės ar substrato apaugimo krūmais ir medžiais (43 pav., A), tačiau šiaurinio paplitimo rūšių (arktinių ar arktinių borealinių) nykimas siejamas su klimato kaita (43 pav., B).



43 pav. Visų Lietuvos raudonosios knygos kerpių (A) ir šiaurinio paplitimo rūšių, įrašytų į Lietuvos raudonąją knygą (B), nykimo priežastys (pagal MOTIEJŪNAITĖ & PRIGODINA LUKOŠIENĖ, 2007)

Tokios prielaidos daromos dėl nesuprantamo kai kurių arktinių ir borealinių rūšių išnykimo, pavyzdžiui, karpuotoji meškapėdė (*Peltigera aphthosa*) ir gyslotoji meškapėdė (*Peltigera venosa*) praeitame šimtmetyje dar augo Lietuvos spygliuočių miškuose, tačiau šiuo metu joms būdinguose biotopuose neaptinkamos. Tikrosios tokių kerpių nykimo priežastys yra nežinomos ir daroma hipotetinio pobūdžio prielaida, kad jos galėjo išnykti dėl klimato šiltėjimo.

Atskiru lichenoidikacijos atveju galima laikyti kerpės – požeminių smūgių indikatorės. Italijos mokslininkai nustatė, kad kai kurios *Cladonia* genties kerpės, reaguodamos į mechaninius smūgius, pakeičia savo gniužulų spalvą.

Neigiamas kerpių poveikis

Kadangi kerpės geba akumuliuoti įvairius teršalus, kaip antai toksinius metalus ar radionuklidus, jose susikaupę teršalai gali būti transportuoti per mitybos grandinę kitiems organizmams ir netgi žmogui.

Nėra visiškai aišku, kokią reikšmę medžiui turi ant jo augančios epifitinės kerpės. Manoma, kad dalis šių epifitų gali imti maisto medžiagas iš medžių audinių, tačiau ši prielaida nėra patvirtinta eksperimentais. Gali būti, kad, esant stori epifitinių kerpių ir samanų dangai, kaupiasi drėgmė ir susidaro geresnės sąlygos puvinius sukeliantiems grybams vystytis, tačiau ši hipotezė kol kas nėra įrodyta. Kai kurie mokslininkai teigia, kad kerpėse esančios medžiagos, kaip antai usninė ar vulpininė rūgštys, slopina medienos puvinius sukeliančių grybų augimą.

Kerpių išskiriamos medžiagos (antriniai metabolitai) gali stabdyti žiedinių augalų sėklų dygimą ir nelichenizuotų grybų vystymąsi. Kai kurių rūšių kerpės gali apaugti ir sunaikinti šalia esančias samanas.

3. KERPIŲ SOCIOLOGINIAI TYRIMAI

3.1. KRIPTOGAMŲ SĄVOKA

Kriptogamais vadinami žiedų neturintys organizmai, kurių dauginimosi organai yra sunkiai įžiūrimi. Prie tokių organizmų priklauso grybai, kerpės, samanės ir dumbliai. Šis ganėtinai senas terminas botanikų ilgą laiką buvo užmirštas ir tik prieš dešimtmetį aprašinėjant kerpių bendrijas vėl buvo atgaivintas. Jis tarsi pakaitė ilgą laiką vartotą terminą „žemesnieji augalai“. Nei grybai, nei dalis dumblių (melsvabakterės) nėra laikytini augalais, taigi terminas „žemesnieji augalai“ yra pasenęs ir nevertinamas, o tokių heterogeniškų ir net skirtingoms karalystėms priklausančių organizmų grupę puikiai apima žodis „kriptogamai“.

Pasaulyje jau keletą dešimtmečių yra populiarūs kriptogamų (kerpių, samanų ir dumblių) bendrijų tyrimai, o Lietuvoje tokio pobūdžio tyrimai pradėti tik prieš dešimtmetį. Intensyvūs sociologiniai kriptogamų tyrimai prasidėjo XX amžiaus trečiame ir ketvirtame dešimtmetyje, kai beveik vienu metu įvairiose Europos vietose buvo pradėtos analizuoti kerpių santalkos. Kriptogamų santalkų tyrimai lėmė naujos botanikos šakos – kriptogamų sociologijos – atsiradimą. Tolesni įvykiai parodė, kad tokiuose darbuose beveik visada pagrindinis tyrimo objektas būna būtent kerpės. Nuo pat tokių tyrimų pradžios tarp tyrinėtojų atsirado ganėtinai ryškių nesutarimų dėl kriptogamų sociologinių tyrimų pobūdžio ir tokių organizmų vietos gamtinėse sistemose. Faktiškai kerpių, samanų ir dumblių epifitines santalkas mokslininkai skirtingai traktuoja iki šiol.

3.2. UPSALOS (ŠVEDIJA) FITOCENOLOGINĖS MOKYKLOS NUOSTATOS

Upsalos (Švedija) fitocenologinės mokyklos atstovų ir šalininkų nuomone, epifitines kriptogamų santalkas tikslinga traktuoti ne kaip savarankiškas, autonomiškas bendrijas, o tik kaip fitocenozęs vidinės struktūros darinius, kuriuos geriausia vadinti sinuzijomis. Estas lichenologas H. Trassas nuolat savo straipsniuose svarstė kerpių vietos ir reikšmės augalų bendrijose problemas. Jo nuomone, kerpių sinuzijos augalų bendrijose nėra autonomiškos struktūros, todėl jų klasifikacijai negali būti taikomi tie patys principai bei sintaksonominiai vienetai kaip fitocenozėms.

H. Trassas teigia, kad kerpių sinuzijų struktūrinis autonomiškumas fitocenozėse nėra įvardytas. Pasak mokslininko, pagrindinis kerpių santalkų „nesavarankiškumo“ įrodymas yra jų tiesioginė priklausomybė nuo fitocenotinių sąlygų, kurias sukuria augalai fitocenozėse. Kartu H. Trassas tvirtina, kad, be jokių abejonių, kerpių sinuzijos nelygiavertės augalų sinuzijoms (pvz., efemerų ir efemeroidų) ir yra ypatingas sinuzijų tipas. Jis vienu metu net pritarė japonų ekologų T. Hosakawos ir M. Omuros siūlymui epifitų santalkas vadinti „aerosinuzijomis“. H. Trassas epifitinių kerpių sudaromas santalkas lygino su augalų bendrijomis ir pateikė nemažai jų nestabilumo bei nesavarankiškumo įrodymų: 1) kerpių, ypač epifitinių, sinuzijos, palyginti su stuomeninių augalų bendrijomis, yra trumpaamžės; 2) kerpėms būdingas lėtas augimas, todėl jos tiesiog negali suformuoti stabilių santalkų, analogiškų klimaksinėms bendrijoms; 3) kerpių santalkos pernelyg atviros, palyginti su atitinkamomis augalų struktūromis; 4) vieno tipo kerpių santalkas sudaro vidutiniškai 5–10 rūšių, o augalų bendrijose rūšių paprastai priskaičiuojama dešimtys; 5) augalų cenozėse vyrauja biokonkurencija, o kerpių sinuzijose – ekokonkurencija; 6) kerpių ekoamplitudės gerokai siauresnės nei stuomeninių augalų; 7) kerpių santalkoms būdingas nuolatinis ryškus sukcesiškumas dėl greitos forofito žievės grublėtumo pobūdžio kaitos.

3.3. CIURICHO–MONPELJĖ FITOCENOLOGINĖS MOKYKLOS NUOSTATOS

Daugelyje Vakarų Europos šalių jau penkis dešimtmečius kriptogamų atžvilgiu laikomasi Ciuricho–Monpeljė (Prancūzijos–Šveicarijos) fitocenologinės mokyklos nuomonės, kad skirtingų ekologinių grupių kriptogamai analogiškai stuomeniniams augalams gamtoje sudaro nuolat pasikartojančius tam tikrus rūšių derinius – mikroceozes, kurios pasižymi būdingų rūšių deriniais ir minimaliais areaiais. Būtent tokie požymiai yra būdingi tipiškoms bendrijoms, todėl mikroceozės pagal floristinius ir fizionominius požymius gali būti skirstomos į tokius pat skirtingo rango sintaksonominius vienetus (klases, eiles, sąjungas, asociacijas), kaip ir struktūriškai sudėtingesnės augalų fitocenozės. Vadinasi, kartu yra pripažįstamas mikroceozių autonomiškumas. Pirmieji kriptogamų santalkų tyrimai mūsų krašte pagal Ciuricho–Monpeljė fitocenologinės mokyklos principus buvo pradėti Vilniaus universiteto Botanikos ir genetikos katedroje.

3.4. KERPIŲ IR KITŲ KRIPTOGAMŲ BENDRIJŲ APRAŠYMO METODIKA

Pagrindinis mikroceozijų klasifikavimo sintaksonominis vienetas klasifikuojant mikroceozes yra asociacijos, kurioms priklauso analogiškos rūšinės sudėties ekologiskai artimose augavietėse susiformavusios bendrijos. Šio rango sintaksonus apibūdina charakteringosios ir diferencinės rūšys. Charakteringieji taksonai yra gausūs ir pastovūs tik vieno tipo bendrijose arba pasitaiko skirtingose bendrijose, bet optimalų išsivystymo lygį pasiekia tik kurioje nors vienoje jų. Diferencinės rūšys gali priklausyti skirtingų tipų bendrijoms. Aukščiausias sintaksonominis vienetas yra klasė, apimanti panašios ekologijos ir fizionomijos bendrijas. Klasė subordinauja eiles, sąjungas ir pagrindinius klasifikacinius vienetus – asociacijas.

Kriptogamų sociologijos klasiku laikomo J. Barkman (1958) nuomone, išskiriant bendrijas pagal Ciuricho–Monpeljė fitocenologinės mokyklos principus, svarbiausia remtis keliais kriterijais, kaip antai dominavimas, ištikimybė, pastovumas ir rūšių kombinacijos.

Kriptogamų bendrijų tyrimų rezultatai yra reikšmingi tokių nedidelių organizmų, kaip kerpės, samanės ir dumbliai, pasiskirstymo ant įvairių substratų išaiškinimui; pagrindinių ekologinių veiksnių, lemiančių kriptogamų išsidėstymą, nustatymui; geresniam krašto biologinės įvairovės pažinimui; detalesniam miško, kaip ypatingos gamtinės sistemos, struktūros ir funkcionavimo ypatumų įvertinimui.

Kriptogamų sociologiniai tyrimai atliekami laikantis J. Brauno-Blanquet mokyklos floristinės sociologinės fitocenozijų klasifikavimo sistemos nuostatų ir principų, kurie XX amžiaus šeštame dešimtmetyje buvo adaptuoti epifitų tyrimams.

Kriptogamų bendrijų, kaip ir augalų bendrijų, klasifikacija prasideda nuo **1) analitinio-aprašomojo etapo – aprašomi reprezentaciniai bendrijų laukeliai**. Įvairių ekologinių grupių kerpių, dumblių ir samanų bendrijų tyrimai atliekami 4 dm² dydžio ploteliuose. Kriptogamų santalkų aprašymo metu kiekvienas plotelis, siekiant tiksliau įvertinti, pridengiamas specialia permatoma, sugraduota į 4 cm² (20 x 20) laukelius, plėvele. Rūšių dalyvavimas laukelių ribose vertinamas vizualiai pagal V. Wirtho modifikuotą J. Brauno-Blanquet skalę, atsižvelgiant į individų gausumą ir jų visumos padengiamą plotą (projekcinį padengimą): r – 1–2 smulkūs individai; + – iki 5 individų, jie padengia iki 1 % laukelio; 1 – 1–20 individų, jie padengia iki 5 % laukelio; 2 m – daugiau nei 20 individų, jie padengia iki 1 % laukelio; 2 a – individų skaičius bet koks, padengta 5–12,5 % laukelio; 2 b – individų skaičius bet koks, padengta 12,6–25 % laukelio; 3 – individų skaičius bet koks, padengta 26–50 % laukelio; 4 – individų skaičius bet koks, padengta 51–75 % laukelio; 5 – individų skaičius bet koks, padengta 76–100 % laukelio.

Lauko tyrimų metu svarbu atsižvelgti į visus ekologinius veiksnius, galinčius nulemti bendrijų išsidėstymą. Tyrimų metu nustatoma, kokį plotą užima bendri-

jos (dm²); įvertinamas bendriųjų prierašumas tam tikrai ekspozicijai, tiriamo substrato apimtis (m), tyrimo laukelio pavėsinimas, fiksuojama tiriamo laukelio vieta ir apsuptis. Epifitų tyrimuose yra svarbu nurodyti medžio amžių, žievės grublėtumą (cm) ir medžio pasvirimo kampą; epiksilams reikia nustatyti medienos irimo stadiją, o tiriant antropogeninio substrato kriptogamų bendrijas, svarbu nurodyti substrato prigimtį ir drėgnumą. Kalbant apie epifitų bendrijas, analitiniame etape būtina pažymėti, kokiame medžio aukštyje buvo aprašyta bendrija, kokį plotą užima konkrečios fizionomijos bendrija.

2) Sintetinis etapas – aprašymų grupių išskyrimas santraukinėse lentelėse. Pirminė kriptogamų bendriųjų klasifikacija gali būti atlikta *Microsoft Excel* programa, grupuojant artimus pagal rūšių sudėtį aprašymus. Sociologiniams aprašams klasifikuoti naudojamos statistinės analizės programos, kurios grupuoja sociologinius aprašymus klasterinės analizės ir principinės komponentų analizės metodais. J. Brauno-Blanquet skalė statistiniam duomenų apdorojimui netinka, nes aprašymo metu yra naudojami ženklai „r“ ir „+“. Dėl to J. Brauno-Blanquet skalė transformuota į modifikuotą E. Van der Maarelis skalę: r – 1; + – 2; 1 – 3; 2m – 4; 2a – 5; 2b – 6; 3 – 7; 4 – 8; 5 – 9.

3) Sintaksonominis etapas – išskirtų aprašymų grupių rango ir vietos sistemoje nustatymas bei sintaksonominis apibendrinimas. Klasifikuojant kriptogamų bendrijas, pagrindinis klasifikacijos hierarchinės sistemos vie-

Asociacijos <i>Chaenothecetum furfuraceae</i> Kalb 1969 bendriųjų struktūra								
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Rūšių gyvenimo forma	Miškas	Dukštų ažuolynas						
	Aprašymai	1	2	3	4	5	6	7
	Tyrimų barelių numeris	DU-3	DU-11	DU-11	DU-11	DU-11	DU-11	DU-11
	Medžio kamieno ekspozicija	P	V	P	P	P	P-R	R
	Medžio žievės grublėtumas	5	2,3	2	2,4	3,3	3	2,2
	Medžio kamieno apimtis, m	4,4	2,5	2,9	3,4	3,6	2,9	2,6
	Užimamas plotas, dm ²	18	10	14	27	30	63	30
	Rūšių padengimas, %	75	90	95	97	100	100	90
	Rūšių skaičius	4	5	4	5	6	5	4
	Ch., Ass. <i>Chaenothecetum furfuraceae</i>							
CA	<i>Chaenotheca furfuracea</i>	4	4	4	4	4	4	4
Ch., O. <i>Chysostrichetalia candellaris</i>, Cl. <i>Chysostrichetea candellaris</i>								
CA	<i>Chaenotheca trichialis</i>	2a	2b	2b	2b	2b	2b	2b
SK	<i>Chysostrichetea candellaris</i>	-	1	-	2a	1	-	2a
SK	<i>Lepraria incana</i>	2a	2b	2b	2m	2b	2b	2b
Kitos rūšys								
SK	<i>Lecanora expallens</i>	1	2m	-	-	1	2m	-
SK	<i>Phlyctis argena</i>	-	-	2b	2m	2a	2m	-
BIOLOGINIS SPEKTRAS		CA-50 % SK-50 %	CA-40 % SK-60 %	CA-50 % SK-50 %	CA-40 % SK-60 %	CA-33 % SK-67 %	CA-40 % SK-60 %	CA-50 % SK-50 %
FIZIONOMINIS SPEKTRAS		CA-80 % SK-20 %	CA-72 % SK-28 %	CA-63 % SK-37 %	CA-72 % SK-28 %	CA-65 % SK-35 %	CA-75 % SK-25 %	CA-74 % SK-26 %

44 pav. Sinoptinės lentelės pavyzdys (pagal PRIGODINA LUKOŠIENĖ, 2004)

netas yra asociacija, jungianti panašios sudėties ekologiškai artimose augavietėse susiformavusias kriptogamų bendrijas. Klasifikacijos metu asociacijos jungiamos į sąjungas, sąjungos – į eiles, kurios sujungiamos į klases. Visi minėtų rangų sintaksonai apibūdinami pagal charakteringąsias rūšis, o asociacijai išskirti greta charakteringųjų rūšių naudojamos diferencinių rūšių grupės. Vienos sąjungos asociacijos skiriasi viena nuo kitos vyraujančiomis rūšimis ir jų dalyvavimu bendrijose.

Kiekvienai išskirtai asociacijai sudaromos sinoptinės lentelės, kuriose atsispindi bendrijų sintaksonominė ir ekologinė struktūra (44 pav.).

Sinoptinė lentelė yra tarsi asociacijos dokumentas, kuriame pateikta informacija apie bendrijų ekologiją ir rūšių dalyvavimą. Siekiant geriau įvertinti ekologinę bendrijų struktūrą, sudaromi jų biologiniai ir fizionominiai spektrai. Biologinis spektras rodo atskirų gyvenimo formų rūšių gausumą bendrijose pagal procentinį pasiskirstymą, fizionominis spektras – kiekvienos gyvenimo formos rūšių dalyvavimo dydį bendrijose pagal projekcinį padengimą.

Pagrindinis kriptogamų sociologijos tyrimų objektas jau kelis dešimtmečius yra kerpės, nes jos yra pastovios, lėtai auga, dažniausiai lengvai pastebimos ir identifikuojamos. Lietuvoje kriptogamų sociologijos tyrimai taip pat pradėti nagrinėjant kerpių bendrijas, juolab kad kerpės Lietuvoje iki šiol buvo tirtos tik floristiškai. Mūsų krašte epifitinės kerpių bendrijos pradėtos tirti ant labai svarbios Lietuvai ekonominiu ir ekologiniu požiūriu medžio rūšies – paprastojo ąžuolo (*Quercus robur* L.). Tyrimų metu ant ąžuolų kamienų buvo diagnozuotos 7 epifitų klasių bendrijos, kurios priskirtos 7 eilėms, 10 sąjungų ir 19 asociacijų.

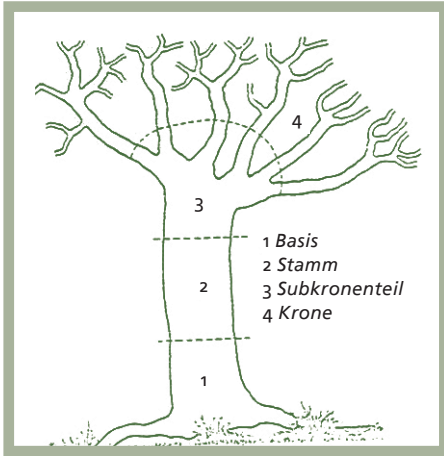
4. EKOLOGINĖS KERPIŲ GRUPĖS, JŲ EKOLOGINĖS SAVYBĖS, BIOTOPAI IR BENDRIJOS

Pagal prieraišumą substratui kerpės skirstomos į keturias grupes: epifitai, epilitai, epigeidai, epiksilai. Antropogeninio substrato (žmogaus veiklos padarinių) kerpės gali būti tiek epifitinės, tiek epiksilinės, bet jų gali būti aptinkama ir ant specifinio substrato – stiklo, gumos ar metalo.

4.1. EPIFITINĖS KERPĖS IR PAGRINDINIAI EKOLOGINIAI RODIKLIAI, LEMIANTYS JŲ IŠSIDĖSTYMĄ

Pati gausiausia ekologinė kerpių grupė tiek Lietuvoje, tiek visame pasaulyje yra epifitai. Tai ant gyvo augalo aptinkamų kerpių grupė. Dažniausias epifitų substratas yra medis (forofitas), ant kurio kerpės apsigyvena nuo kamieno pamatinės dalies iki vainiko šakelių. Kitaip nei parazitiniai ir saprotrofiniai lichenizuoti grybai, kerpės nėra prieraišios kurios nors rūšies medžiams, nors Lietuvoje kai kurių kerpių aptinkama tik ant vienos rūšies ar genties medžių, pavyzdžiui, alksninė hopotrachina (*Hypotrachyna revoluta*) konstatuota tik ant alksnių kamienų, nors gretimose valstybėse šios rūšies substrato amplitudė kur kas platesnė.

Kerpių rūšių įvairovė ant vieno medžio dalių skiriasi, nes nevienodos tų dalių ekologinės savybės. Pasak O. KLEMENT (1955), medį galima suskirstyti į keturias dalis (45 pav.). Pirma – kamieno pamatinė dalis – tęsiasi nuo šakninės dalies iki maždaug 30 cm aukščio. Dažniausiai ji yra pavėsingiausia ir drėgniausia. Paprastai šioje dalyje auga samanės – dar vienas papildomas drėgmės kaupiklis, tad kamieno pamatinėje dalyje kartu su samanomis pasitaiko dirvožemio kerpių: meškapėdžių (*Peltigera*) ar šiurių (*Cladonia*). Antra – kamieninė dalis, kuri prasižada 30 cm aukštyje ir lapuočių medžių tęsiasi iki vainiko šakojimosi pradžios, o spygliuočių medžių tai yra kamienas. Tai ekologiškai labiausiai varijuojanti dalis. Trečia – priešvainikinė dalis arba vainiko šakojimosi pagrindas. Ji yra daugiau ar mažiau užpavėsinta ir drėgna, dažnai nitrofilinė. Ketvirta – vainikinė dalis, ją sudaro šakos ir šakelės. Ši dalis yra pavėsinga ir vėjuota, todėl kserofitiška. Visžaliai medžiai dar turi lapų zoną, kurioje aptinkama ant lapų augančių kerpių. Mūsų šalyje tokia zona būdinga spygliuočiams medžiams, ant kurių spyglių galima rasti kerpių.



45 pav. Medžio kamieno ir vainiko suskirstymas pagal O. KLEMENT (1955) (vok. – *Basis* – kamieno pamatinė dalis, *Stamm* – kamienas, *Subkronenteil* – priešvainikinė dalis, *Krone* – vainikas)

Kerpių augimą ant medžių kamienų lemia įvairūs ekologiniai veiksniai. Labai svarbūs yra medžio lokalizacijos vieta (miško pakraštys, miško tankmė, pavienis medis laukuose ir kt.), aplinkinės augalijos įtaka, medžio žievės tekstūra ir pH, konkurencija su samanomis, šviesos lygis, medžio kamieno ekspozicija, užterštumo lygis. Medžio gyvenimo metu keičiasi jo žievės tekstūra ir pH, gebėjimas kaupti vandenį, užterštumo ir šviesos lygis, kartu vyksta kerpių sukcesijos – kaitos, kurių metu vienas kerpių bendrijas keičia kitos bendrijos.

Žievės tekstūra. Tos pačios rūšies medžio jauni ir brandūs individai skiriasi kerpių įvairove dėl skirtingos žievės tekstūros. Senesniems medžiams dėl žievės

grublėtumo būdinga didesnė mikrobuveinių įvairovė, todėl jie gausiau apaugę kerpėmis. Labai nedaug rūšių aptinkama ant jaunų beržų tošies. Tokia tošis per greitai atsilupa ir kerpės nespėja įsikurti, tačiau beržams senstant, žievė darosi grublėta, atsiranda didelių plyšių, kuriuose gali apsigyventi kerpės. Ant lygiažievių medžių (pvz., buko) ar jaunų ąžuolų, liepų kamienų dažnos yra endosubstratinės ir egzosubstratinės kerpių rūšys. Ant brandžių medžių kamienų susidaro dideli žievės plyšiai, kuriuose įsikuria lygiažieviams medžiams visai nebūdingos kerpės. Žievės plyšiuose apsigyvena anambrofilinės (apsaugotos nuo kritulių) rūšys. Prie tokių rūšių priskiriamos smeigtuko gyvenimo formos kerpių rūšys. Anambrofilinių rūšių priešingybė yra ombrofilinės kerpės, kurios yra vidutiniškai arba ypač gerai pasiekiamos kritulių. Šiai grupei priklauso lapiškosios ir krūmiškosios makroskopinės kerpių rūšys.

Kitas svarbus veiksnys epifitams yra medžio žievės cheminės savybės. Kartais šalia augantys vienos rūšies medžiai pasižymi skirtinga kerpių įvairove. Toks neįprastas reiškinys siejamas su medžio žievės rūgštingumu, kuris gali kisti dėl to, kad, pavyzdžiui, medis auga intensyviai važinėjamo kelio pakrastyje. Taigi svarbus kerpių pasiskirstymo veiksnys yra žievės rūgštingumas (pH). Pagal jį skiriamos kelios ekologinės kerpių grupės. Makroacidofilai – kerpės prieraišios substratui, kurio pH 3,4–4,0. Toks žievės rūgštingumas būdingas eglei (*Picea*), beržui (*Betula*). Ant šių medžių aptinkama mažiausia kerpių rūšių įvairovė. Ganėtinai acidofilai – kerpės prieraišios substratui, kurio pH 4,1–4,8. Toks žievės rūgštingumas būdingas ąžuolui (*Quercus*), alksniui (*Alnus*). Tik ant ąžuolų aptinkamos *Bactros-*

pora dryina, *Arthonia byssacea*. Vidutiniai acidofilai – kerpės prieraišios substratui, kurio pH 4,9–5,6. Toks žievės rūgštingumas būdingas liepai (*Tilia*). Prie vidutinių acidofilų priskiriamos *Pertusaria pertusa*, *Acrocordia gemmata* ir kitos kerpių rūšys. Subneutrofilai – kerpės, prieraišios substratui, kurio pH 5,7–6,9. Toks žievės rūgštingumas būdingas drebuliui (*Populus*). Prie subneutrofilų priskiriama *Lecanora allophana*. Neutrofilai – kerpės, prieraišios substratui, kurio pH 7,0. Tokią žievę turi paprastasis uosis (*Fraxinus exelsior*). Neutrofilams priklauso *Anaptychia ciliaris* ir *Phycia genties* rūšys. Bazifilai – kerpės, prieraišios substratui, kurio pH 7,1–8,5. Tokią žievę gali turėti medžiai, augantys labai eutrofikuotose vietose (šalikelėse, miestuose, šalia pramoninių rajonų), nes jų žievė pakinta ir smarkiai pašarmėja. Tipiški bazifilai yra *Xanthoria parietina* ir *Xanthoria polycarpa*. Niekada neutrofilinės kerpės nerasia ant beržo ar eglės kamieno ir atvirkščiai – natūraliomis sąlygomis acidofilinės rūšys neauga ant šarminio substrato.

Kartais ant medžių kamienų pastebimas keistas reiškinys – medžio kamienas būna apaugęs kerpėmis, kurios paprastai auga ant kalkingų uolienu. Šis reiškinys vadinamas šarminiu dulkių efektu – dėl oro kokybės pokyčių, rūgščiųjų lietu ar aplinkinio ūkininkavimo keičiasi medžio rūgštingumas ir forofitas tampa nauja buveinė rūšims, kurios net nėra buvusios epifitai.

Medžio žievės rūgštingumą ar šarmingumą galima nustatyti gabalėlį žievės parą palaikius distiliuotame vandenyje, o paskui lakmuso popieriumi nustačius to vandens rūgštingumą.

Vienas iš svarbiausių kerpių išsidėstymo ant medžių kamienų veiksnių yra šviesa. Pagal šviesos poreikį kerpės skirstomos į ekstrasciofilus, sciofilus ir fotofilus. Ekstrasciofilai – tai ypač pavėsingose vietose augančios kerpių rūšys. Tokios vietos yra tamsūs eglėnai, kuriuose ant eglė kamienų galima aptikti ekstrasciofilą *Lecanactis abietina*. Ryškūs sciofilai yra ganėtinai pavėsingas vietas toleruojančios kerpių rūšys. Tokios vietos – tai tankūs lapuočių miškai, kuriuose yra keli medžių ardai ir gerai išsivystęs krūmų ardas. Pavėsinguose miškuose labai dažnos miltiškosios kerpių rūšys. Vidutiniai fotofilai – vidutiniškai šviesiose vietose augančios kerpės. Tokios vietos yra plotai ant medžių kamienų, šiek tiek užpavėsinti kitų medžių ar šalia esančių pastatų. Prie šios grupės kerpių priskiriamas vagotasis kežas – *Parmelia sulcata*, kuris toleruoja nedidelį užpavėsinimą. Ganėtinų fotofilų galima aptikti šviesiose vietose, jų gniužulai dažniausiai yra makroskopiniai. Šiai grupei priklauso didžioji dalis krūmiškųjų kerpių rūšių. Ekstrafotofilai – tai ypač šviesias (be jokio pavėsio) vietas toleruojančios kerpių rūšys. Tipiškas ekstrafotofilas yra kalninis kežas (*Parmelia submontana*), turintis lapiškai krūmišką gniužulą. Neutrofotofilai – indiferentiškos šviesai kerpių rūšys. Prie jų priskiriamos *Lecanora carpinea*, *Pertusaria albescens*. Medžių kamienus užpavėsina šalia esantys augalai arba pastatai. Pavyzdžiui, Dūkštų ažuolyne trakas labai vešlus, jo procentinis padengimas yra 60–80 %, *Corylus avellana* krūmai išaugę 7–8 m aukščio, todėl medžių

kamienai miške yra labai užpavėsinti. Medžių lichenobiota skiriasi ir ant skirtingos ekspozicijos kamienų – ant pietinės ekspozicijos kamienų daugiau fotofilinių rūšių. Medžiai, augantys miško pakraščiuose, šalia takelių, kirtaviečių ar pievų, yra atviresni saulės šviesai nei augantys miško tankmėje.

Kerpių įvairovei svarbus veiksnys yra **miško drėgmės režimas**. Gausesnė ir vešlesnė kerpių rūšių sudėtis gali būti ant medžių, augančių šalia įvairių vandens telkinių: ežerų, upelių, upių, tvenkinių ar pelkių. Miško drėgmė gali padidėti dėl didelio medžių ir krūmų tankumo. Pagal oro drėgnumo poreikį skiriamos kelios ekologinės grupės. Ekstrahigrofilai – ypač gerą drėgmės režimą toleruojančios kerpės. Tokios kerpės auga tik senuose, brandžiuose miškuose, kuriuose nevyksta jokie miško valymo darbai, yra daug virtuolių, pūvančios medienos, todėl palaikomas labai geras miško drėgmės režimas. Ekstrahigrofilams priklauso *Peltigera* gyvenimo formos rūšys, turinčios vienus didžiausių gniužulus. Higrofilams reikia gero drėgmės režimo. Tokios kerpės ypač gerai tarpsta ant medžių, augančių šalia įvairių vandens telkinių, kamienų. Šiai grupei priklauso daugelis *Parmelia* gyvenimo formos rūšių. Mezofilai toleruoja vidutinį drėgmės režimą. Mezofilai yra *Candelariella* ir *Ramalina* genčių kerpės. Kserofilai toleruoja ganėtinai nepalankų drėgmės režimą, kuris gali būti ant medžių, augančių atvirose vietose, nes jų kamienai saulės ir vėjo yra greitai išdžiovinami. Kserofilams priklauso *Physcia* gyvenimo formos kerpių rūšys.

Medžio augimo vieta ir pasvirimo kampas. Šie veiksniai taip pat yra labai svarbūs, nes nuo jų priklauso kamieno apšvietimas ir drėgnumas.

4.2. PAGRINDINIAI EPIFITINIŲ KERPIŲ BIOTOPAI

Epifitinių kerpių dažniausiai galima aptikti ant medžių kamienų ir šakų lapuočių miškuose ir eglynuose, kuriuose dėl konkurencijos su augalais jų nėra antžeminėje dalyje. Kiek mažiau epifitinių kerpių yra drėgnuose atogrąžų miškuose, o keletas rūšių aptinkama dykumose ant įvairių augalų ar krūmokšnių.

Didžiausia rūšine įvairove pasižymi seni lapuočiai medžiai. Apskaičiuota, kad vidutiniškai ant seno lapuočio medžio galima rasti apie 30 kerpių rūšių, tačiau jei medis auga vandenyninėje miškingoje vietoje, pavyzdžiui, vakarinėje Škotijos dalyje, šis skaičius gali padidėti iki 100 rūšių. Daugelis senų girių kerpių turi labai ribotas galimybes plisti, todėl auga tik miško ribose. Kuo senesnė giria, tuo joje didesnė kerpių įvairovė.

Šiaurės miškai taip pat yra puikus biotopas epifitinėms kerpėms. Juose, kaip ir lapuočių miškuose, ryškėja panaši tendencija: kuo senesnis medis, tuo didesnė kerpių įvairovė ant jo. Šiaurės Amerikos, Azijos ir Europos borealiniuose miškuose aptinkama ilgiausia epifitinė kerpė *Usnea longissima*, kurios gniužulas gali siekti

3 m ilgį. Šiai rūšiai būdingas cirkumborealiniis paplitimas spygliuočių miškuose, bet Europoje ji aptinkama tiktai Norvegijoje. *Usnea longissima* paprastai auga senuose miškuose, bet gali kolonizuoti ir jaunus medžius.

Drėgnuosiuose atogrąžų miškuose aptinkama apie 200 makrokerpių rūšių, mažiausiai yra mikroskopinių žiauberiškujų kerpių. Palyginti su augalais, kerpių drėgnuose miškuose aptinkama santykiu 5:1, taigi kerpių penkis kartus mažiau dėl didelės konkurencijos. Naujosios Zelandijos, Tasmanijos ir Pietų Amerikos drėgnųjų atogrąžų miškų kerpių rūšinė įvairovė gana panaši. Gausiausiai kerpės auga atvirose vietose, kur yra daug šviesos. Tamsesnėse tokių miškų vietose apsigyvena kerpės, kurių sudėtyje yra melsvabakterių, fiksuojančių atmosferos azotą. Azotą fiksuojančių kerpių atogrąžų miškuose gausu, o akumuliuodamos azotą jos nemažai prisideda prie bendros miškų biomasės. Tyrimai Naujojoje Zelandijoje parodė, kad dėl azotą fiksuojančių kerpių veiklos atogrąžų miškuose viename hektare gali būti nuo 1 iki 10 kg azoto, o, pavyzdžiui, iš kritulių azoto gaunama tik 1–2 kg hektarui. Drėgnuose atogrąžų miškuose kerpėms būdinga labai greita apykaita ir jos ypač greitai auga, tačiau prisigėrę drėgmės dideli gniužulai labai dažnai neišlaiko savo svorio, todėl nukrinta ant žemės ir supūva. Lauko tyrimai parodė, kad dažna Čilės ir Tasmanijos atogrąžų miškų rūšis *Pseudocyphellaria glabra* supūna per 4–5 mėnesius, o kai kurios makrokerpės, pavyzdžiui, genties *Sticta* rūšys, ir dar greičiau. Kai kurios atogrąžų miškų kerpės turi pūvančios žuvies kvapą, kurį lemia didelis aminorūgščių (pvz., trimetilamono) kiekis.

Epifitinių kerpių aptinkama ir dykumose. Pagal kritulių kiekį sausiausia pasaulio vieta yra Atakamos dykuma, kuri driekiasi Peru ir šiaurinės Čilės pakrante. Šioje vietoje Humbolto srovė susitinka su vandenyno vandenimis ir susidaro švelnus klimatas. Esant tokiam klimatui, ant kaktusų apsigyvena barzdotosios krūmiškosios kerpės, kurios absorbuoja drėgmę iš rūko ir taip padeda kaktusams gauti vandens.

Dažniausi Lietuvoje epifitai: putlusis plynkežis (*Hypogymnia physodes*), vagotasis kežas (*Parmelia sulcata*), sodinė briedragė (*Evernia prunastri*), sėleninė briedragė (*Pseudevernia furfuracea*), šiurkščioji kedenė (*Usnea hirta*), miltuotoji ramalina (*Ramalina farinacea*).

Epifitinės kerpės, padengdamos medžių kamienų paviršių, apsaugo juos nuo kaitros, taip pat nuo šilumos praradimo, tačiau dideli, gausūs kerpių gniužulai padidina medžių žievės drėgnumą, taip padėdami įsikurti medieną ardantiems grybams.

4.3. EPIFILINĖS KERPĖS

Drėgniems atogrąžų miškams būdinga didesnė augalų įvairovė, todėl kerpių juose galima aptikti vietose, kur mažesnė konkurencija, pavyzdžiui, ant lapų. Prie epifitinių kerpių grupės priskiriamos ir epifilinės, t. y. ant gyvų lapų augančios kerpės. Ypač daug šios grupės kerpių yra ten, kur aplinka jau ilgą laiką yra stabili ir nesikeičia. Kosta Rikos atogrąžų miškuose ant lapų aptinkama 300 kerpių rūšių. Ant tirtų *Ocotea atirrensis* medžių buvo rasta po 50–80 epifilinių kerpių rūšių. Vidutinio klimato kraštuose tokių kerpių nėra gausu. W. PURVIS (2000) teigia, kad Didžiojoje Britanijoje gausiausiai epifilinių rūšių buvo aptikta ant *Buxus sempervirens* ir tas skaičius varijavo nuo 2 iki 3 rūšių. Epifilinėms kerpėms atogrąžų miškuose taip pat būdingas greitas augimas, tad jos subrandina dauginimosi darinius per 6–12 mėnesių. Atogrąžų miškuose kerpės augalus naudoja tik kaip substratą prisitvirtinimui, bet manoma, kad po lapo kutikule augančios kerpės gali imti maisto medžiagas iš lapo. Kalninėse atogrąžų miškų vietose, kur yra daug debesų, kerpių yra gausiau, ten jų aptinkama ant kiekvienos šakos ir šakelės kartu su samanomis, orchidėjomis ir kitais epifitais. Papua Gvinėjos atogrąžų miškuose ant vieno *Eleocarpus* genties medžio augo 173 kerpių rūšys ir tai didžiausias registruotas epifitinių kerpių ant vieno medžio (įskaitant ir lapus) skaičius. Lietuvoje epifilinių kerpių buvo aptikta tik ant bruknių lapelių ir eglės spyglių (*Fellhanera subtilis* ir *F. boutellei*).

4.4. EPIKSILINĖS KERPĖS

Epiksilinės kerpės auga ant bežievės, negyvos, kartais ir gyvos medienos. Miškuose ant pūvančių kelmų ir rąstų vyrauja šiurės (*Cladonia*), ant vertikalių negyvų bežievių medžių ir gyvų medžių drevėse aptinkama smeigtuko formos *Caliciliales* eilės rūšių. Šių epiksilinių kerpių substratai labai skiriasi savo rūšine sudėtimi nuo medinių tvorų ar nedažytų medinių pastatų sienų lichenobiotos. Epiksilinėms kerpėms svarbūs ekologiniai rodikliai yra substrato lokalizacija (miškas, miško tankmė ar atviras laukas), aplinkinės augalijos įtaka, medienos irimo stadija, užterštumo lygis ir drėgmės režimas.

4.5. EPIFITINIŲ IR EPIKSILINIŲ KERPIŲ BENDRIJOS

Anglų kalba spausdinamoje literatūroje epifitinės ir epiksilinės bendrijos vadinamos vienu žodžiu – *corticolous communities*, jos nagrinėjamos ir aprašomos kartu. Taip pat ir vokiečių literatūroje – V. Wirthas, pateikdamas kerpių bendrijų sintaksonomiją, neišskiria epiksilinių bendrijų, tačiau aprašo medienos kerpių bendrijų

grupe, kurioje yra abiejų šių ekologinių grupių kerpių bendrijos. Pagrindinė priežastis yra ta, kad ant nuvirtusio medžio kurį laiką dar galima matyti grynai epifitinių bendrijų, o pasikeičia jos tik vėliau, ir tai priklauso nuo ekologinių sąlygų. Tokiais atvejais labai sunku nustatyti ribą tarp epifitų ir epiksilų. Prie medienos kerpių grupės taip pat galima priskirti medinių tvorų ir medinių statinių kerpių bendrijas. Lichenosociologinėje literatūroje yra skiriamos septynios kerpių bendrijų klasės.

Hypogymnietea physodis klasė apima lapiškąsias ir krūmiškąsias kerpių bendrijas, kuriose vyrauja *Parmelia*, *Ramalina*, *Cetraria* bei *Usnea* gyvenimo formų kerpių rūšys (46 pav.).

Labai išpūdingos šios klasės bendrijos, sudarytos iš kabančiųjų, nuo kamienų nusvirusių *Usnea* ir *Bryoria* genčių kerpių. Tokių bendrijų gausiausia borealinėje spygliuočių zonoje, kur eglės, pušies ir beržo žievės rūgštingumas palankus *Hypogymnion* sąjungos bendrijoms. Tokias kerpėmis gausiai apaugusias šakeles Šiaurėje eskimai

ir lapiai naudoja kaip pašarą šiaurės elniams žiemą, kai žemė yra išalusi. **Prieraišumas.** J. J. BARKMAN (1958) ir P. W. JAMES ir bendraautorai (1977) savo darbuose pabrėžia *Hypogymnion physodis* sąjungos bendrijų išsikūrimą ant acidofilinių substratų. Bendrijos dažniausiai susiformuoja ant medžių kamienų, taip pat jų pasitaiko ant akmenų. Šios sąjungos bendrijos yra prieraišios gerai apšviestoms, drėgnoms augavietėms. Oro užterštumas žalingas makroskopinėms bendrijų rūšims, jų gniužulai tokiomis sąlygomis pradeda irti, bendrijos palaipsniui sunyksta arba degraduoja, prarasdamos rūšis (JAMES et al., 1977). **Augavietės.** Daugelis autorių nurodo šios sąjungos bendrijų vyravimą ant lapuočių medžių kamienų, todėl sąjungai būdinga didelė asociacijų, subasociacijų ir variantų įvairovė. **Lietuvoje** daug *Hypogymnion* sąjungos bendrijų buvo aptikta ant paprastojo ažuolo kamieno (žievės pH – 4,5) šviesiose, neužpavėsintose augavietėse ar miško pakraščiuose. Mūsų krašte šiose bendrijose mažai nukarusių rūšių, o daugiau lapiškųjų, priglususių prie substrato.

Cetrarion sąjungos bendrijos nuo *Hypogymnion* sąjungos bendrijų skiriasi tuo, kad jose nėra krūmiškųjų kerpių rūšių, tačiau dominuoja geltonai žalsvos spalvos lapiškosios *Vulpicida* (47 pav.), *Cetraria* ir *Parmeliopsis* genčių kerpės.

J. J. BARKMAN (1958) šios sąjungos bendrijas vadina chionofilinėmis, t. y. ilgai ištvėriantčiomis sniego dangą, todėl jos dažnai auga pamatinėse medžių kamienų



46 pav. *Hypogymnion* sąjungos kerpių bendrija



47 pav. *Vulpicida pinastri* – būdinga *Cetrarion* sąjungos rūšis

Parmelion perlatae bendrijos, kuriose gausu *Parmelia* ir *Pertusaria* genčių rūšių. Lietuvoje šių bendrijų pasitaiko ant šarmino substrato – *Alnus* ir *Fraxinus* medžių kamienų. *Parmelion* sąjungos bendrijos prieraišios neeutrofikuotiems lygiažieviams ar mažai grublėta žieve medžių kamienams.

Klimaksiniuose senuose, brandžiuose, natūraliuose miškuose, kuriems būdinga gausi drėgmė, aptinkama *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* klasės samanų ir makroskopinių kerpių ekstrahigrofilinių bendrijų. Šioje klasėje yra tik viena *Lobarion* sąjunga, kuriai priklauso epibriofitinės bendrijos. Šias bendrijas formuoja didelius gniūžulus turinčios *Peltigera* tipo gyvenimo formos kerpės: *Lobarion*, *Peltigera*, *Nephroma* ir *Sticta* genčių rūšys. Pasak J. J. BARKMAN (1958), *Lobarion* sąjungos bendrijoms Europoje būdingas pertrauktinis arktinis-alpinis arealas, turintis plėtos centrus hiperatlantinėje ir Vakarų Karpatų kalnų srityse. **Prieraišumas.** Šios sąjungos bendrijų aptikta daugiausia regionuose, kuriuose daug kritulių. *Lobarion* bendrijų poreikį substrato rūgštingumui sunku nustatyti, nes makroskopinės *Peltigera* ir *Lobarion* genties kerpės auga ne tiesiogiai ant medžio žievės, o ant samanų kilimo, kuris yra ekologiškai specifinis tarpinis sluoksnis tarp kerpių gniūžulo ir medžio žievės (BERGER & TÜRK, 1995). Didelį substrato drėgnumą palaiko bendrijose gausiai augančios samanos. **Augavietės.** Dažniausiai *Lobarion* sąjungos bendrijos konstatuotos ant senų *Acer*, *Fagus* ir *Quercus* genčių medžių kamienų. Pasak J. J. JAMES ir bendraautorių (1977), Didžiojoje Britanijoje šios bendrijos yra dažnos ant netoli vandens telkinių augančių medžių kamienų. *Lobarion* sąjungos bendrijoms būdingas toksifobiškumas ir nitrofobiškumas (BARKMAN, 1958), todėl dažniausiai jos susiformuoja brandžiuose, natūraliuose miškuose ir yra visame pasaulyje retos bei saugotinos. **Lietuvoje** šios sąjungos bendrijos buvo aprašytos tik ant brandžių paprastojo ąžuolo kamienų, tačiau jos taip pat auga ir ant senų uosių kamienų.

dalyse, žiemą padengtose sniegu. **Prieraišumas.** *Cetrarion* sąjungos bendrijos prieraišios mažo rūgštingumo (apie 3,4–4) substratui, gero apšviestumo sąlygoms. **Augavietės.** *Cetrarion* sąjungos bendrijų aptinkama ant rūgščią žievę turinčių forofitų (pušų kamienų, eglės šakelių), rečiau ant beržų kamienų. **Lietuvoje** šios sąjungos bendrijų gausu Pietų ir Vakarų dalies pušynuose.

Temperatiniuose Vakarų Europos miškuose ant lapuočių medžių, kurių žievės rūgštingumas didesnis nei 5, daugiausia paplitusios sąjungos *Parmelion perlatae* bendrijos, kuriose gausu *Parmelia* ir *Pertusaria* genčių rūšių. Lietuvoje šių bendrijų pasitaiko ant šarmino substrato – *Alnus* ir *Fraxinus* medžių kamienų. *Parmelion* sąjungos bendrijos prieraišios neeutrofikuotiems lygiažieviams ar mažai grublėta žieve medžių kamienams.

Kita epibriofitinė klasė yra *Cladonia-Lepidozietea*. Prie šios klasės priskiriamos hidrofilinės samanų ir krūmiškųjų *Cladonia* tipo gyvenimo formos kerpių bendrijos (48 pav.).

Klasėje vyrauja tik vienos sąjungos *Cladonion* bendrijos. J. J. BARKMAN (1958) teigimu, tai visoje Europoje plačiai paplitusios bendrijos, konstatuotos ne tik atlantinėse ir žemyninėse srityse, bet ir kalnuotose vietovėse bei lygumose. **Augavietės.**

Dažniausiai šios sąjungos bendrijos susiformuoja ant trūnijančių medžių kamienų, kelmų, išvartų ir medžių pamatinėse dalyse. **Prieraišumas.** Daugelio tyrinėtojų nuomone, palyginti su kitomis epifitų bendrijomis, šios sąjungos bendrijos turi plačiausią ekologinę amplitudę, nes susidaro ne tik švariose, bet ir eutrofikuoiose vietose, pavėsinguose miškuose, ant medžių kamienų atvirų dalių. Sąjungos *Cladonion* bendrijų ekologinė amplitudė pagal poreikį oro drėgnumui varijuoja nuo ekstrahigrofilinio iki mezofilinio, o šviesos atžvilgiu šiai sąjungai priklauso fotoindiferentiškos epifitų rūšys. **Lietuvoje** sąjungos *Cladonion* bendrijos konstatuotos apatinėje prieškamieninėje dalyje ar ant palinkusių medžių kamienų, taip pat jos vyrauja pušynuose ant kelmų, išvartų, pūvančios medienos.

Ant lygiažievių medžių (*Tilia*, *Sorbus*, *Coryllus*) kamienų įsikuria klasės *Arthonia-Lecidelletea* kerpių bendrijos. Prie šios klasės priskiriamos pionierinės egzosubstratinės, endosubstratinės ir miltiškosios gyvenimo formų žiauberiškųjų kerpių bendrijos, priklausančios trimis sąjungoms: *Graphidion*, *Bacidion* ir *Lecanorion* (49 pav.).

KLASĖ ARTHONIA-LECIDELLETEA

Sąjungai *Graphidion* priskiriamos daugiausia pionierinės kerpių bendrijos, susiformuojančios ant jaunų medžių kamienų ar brandžių medžių šakų ir šakelių. Šios sąjungos bendrijas sudaro miltiškosios ir pusiau uždarus vaisiakūnius turinčios žiauberiškiosios kerpės. Dažniausiai šios sąjungos bendrijos yra sukcesinių stadijų (JAMES et al., 1977). **Prieraišumas.** J. J. BARKMAN (1958) sąjungą *Graphidion* apibūdina kaip nitro- ir toksifobinę, aerohidrofilinę bei anambrofilinę. **Augavietės Lietuvoje ir pasaulyje.** Šios sąjungos bendrijos paplitusios ant jaunų medžių (ąžuolų, liepų) kamienų, taip pat jų gausu ant lazdynų kamienų.



48 pav. *Cladonia-Lepidozietea* klasės bendrija

Klasė *Arthonia-Lecidelletea*

Graphidion

- **multiškosios ir endosubstratinės gyvenimo formos kerpės**
- **nitro- ir toksifobinės bendrijos**
- **aerohidrofilinės**

Bacidion

- **egzosubstratinės gyvenimo formos kerpės**
- **nitro- ir toksitolerantinės bendrijos**
- **neutrofilinės substrato pH atžvilgiu**

Lecanorion

- **multiškosios ir egzosubstratinės gyvenimo formos kerpės**
- **sciofilikišiausia klasės sąjunga**

49 pav. *Arthonia-Lecidelletea* klasės sąjungų ypatybės

Sąjungai *Bacidion* priskiriamos egzosubstratinių žiauberiškųjų kerpių bendrijos. **Prieraišumas.** Kitaip nei *Graphidion* sąjungos, aptariamų sąjungos bendrijos yra tolerantiškos oro užterštumui (JAMES et al., 1977). Paprastai *Bacidion* sąjungos bendrijos yra indiferentiškos šviesai. **Augavietės Lietuvoje ir pasaulyje.** Dažniausiai bendrijos susiformuoja ant medžių, turinčių grublėtą šarmingą žievę (*Ulmus, Tilia, Salix, Populus*), rečiau ant *Quercus* kamienų (BARKMAN, 1958).

Sąjungai *Lecanorion subfuscae* priskiriamos egzosubstratinės ir multiškosios gyvenimo formų žiauberiškųjų kerpių bendrijos. Dažniausiai tai pionierinės bendrijos, susiformuojančios ant jaunų, lygią žievę turinčių medžių kamienų, medžių šakų ir netgi šakelių (JAMES et al., 1977). Lyginant su labai panašios sudėties sąjungos *Graphidion* bendrijomis galima konstatuoti, kad sąjungos *Lecanorion subfuscae* bendrijos yra gerokai nitrotolerantiškesnės, o šviesos atžvilgiu labiau sciofilinės (BARKMAN, 1958). Ant jaunų paprastojo ažuolo kamienų nustatytos visų trijų sąjungų bendrijos ir visos, manoma, yra sukcesinės stadijos.

Ant brandžių, grublėtą žievę turinčių medžių kamienų aptinkama klasės ***Chryso-trichetea candelaris*** bendrijų. Ši klasė turi dvi sąjungas: *Calicion* ir *Leprarion*. *Calicion* sąjungos bendrijose dominuoja smeigtuko ir multiškųjų gyvenimo formų žiauberiškosios kerpės. **Augavietės.** P. W. JAMES ir bendraautorai (1977) rašo, kad bendrijos susiformuoja ant brandžių lapuočių medžių kamienų nuo lietaus santykinai gerai apsaugotose vietose, dažniausiai grublėtos žievės plyšiuose. **Prieraišumas.** J. FABISZEWSKI (1968) šios sąjungos bendrijas vadina ypač ombrofobinėmis, tačiau anambrofilinių rūšių gausa visiškai jų hidrofobiškumo nepatvirtina. Atvirkščiai, labai svarbus ekologinis veiksnys *Calicion* sąjungos bendrijoms egzistuoti yra aukštas miško drėgmės režimo lygis (BARKMAN, 1958), todėl bendrijos tarpsta pavėsingose vietose, tačiau tik būdamos apsaugotos nuo tiesioginio lietaus poveikio. Daugelis autorių pabrėžia sciofilinių rūšių vyravimą šios sąjungos

bendrijose. J. BARKMAN (1958) *Calicion* sąjungos bendrijas priskiria prie acidofilinių, teigdamas, kad jos būdingos rūgščią žievę turinčių medžių kamienams. **Lietuvoje** daug šios sąjungos bendrijų aptikta ant senų ąžuolų. Paminėtina, kad sąjungos *Calicion* bendrijos taip pat labai dažnos ant bežievių stuobrių, rąstų ar išvartų.

Leprarion sąjungos bendrijose vyrauja miltiškosios gyvenimo formos kerpių bendrijos, kurios paprastai išikuria ant brandžių, senų lapuočių medžių kamienų, ypač pamatinėse, labiausiai užpavėsintose ir drėgniausiose jų dalyse. **Prieraišumas.** Pasak P. JAMES ir bendraautorių (1977), šios sąjungos bendrijų aptikta pačiomis nepalankiausiomis daugeliui kerpių augti sąlygomis. J. J. BARKMAN (1958) *Leprarion* sąjungos bendrijas vadina fotofobinėmis ir aerohidrofilinėmis, nors jos paplitusios ne tik žievės plyšiuose kaip *Calicion* sąjungos bendrijos, bet ir žievės paviršiuje. Lietuvos ąžuolynuose ant paprastojo ąžuolo kamieno *Leprarion* sąjungos bendrijos yra pačios dažniausios, nes ąžuolynai gana tankūs, tamsūs, taigi ir ąžuolų kamienai labai užpavėsinti.

Užterštose augavietėse aptinkamos klasės **Lecanoretea** ir klasės **Physcietea** bendrijos. Šių klasių bendrijų palyginimas pateiktas 50 pav.

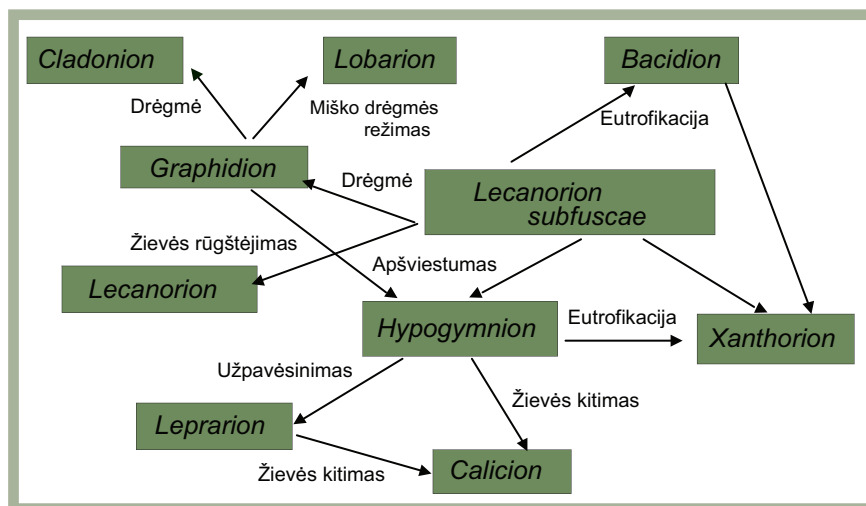
Kl. <i>Lecanoretea</i>	Kl. <i>Physcietea</i>
Saj. <i>Lecanorion variae</i>	Saj. <i>Xanthorion</i>
<ul style="list-style-type: none"> vyrauja žiauberiškosios kerpės; nitrofilinės ir nitrotolerantinės bendrijos; prieraišios neutrofiliniam ir bazifilniam substratui; pagal oro drėgnumą – mezofilinės ir kserofilinės bendrijos; šios bendrijos dažniausiai susiformuoja miško pakraščiuose, miestų alėjose, soduose ant vaismedžių, taip pat ant vienišų medžių kamienų laukuose 	<ul style="list-style-type: none"> vyrauja lapiškosios kerpės;

50 pav. Klasių *Lecanoretea* ir *Physcietea* ypatybės

Pagrindinis abiejų klasių bendrijų skirtumas yra jas sudarančių kerpių gyvenimo formų vyravimas. Prie **Lecanoretea** klasės priskiriamos egzosubstratinės ir plakoidinės gyvenimo formų žiauberiškujų kerpių bendrijos, prie **Physcietea** klasės – įvairių morfologinių grupių, bet labiau lapiškųjų kerpių bendrijos. **Prieraišumas.** Abiejų klasių bendrijos yra nitrotolerantinės, prieraišios neutrofiliniams ir bazifiliniams substratams. Pagal prieraišumą apšviestumui bendrijose vyrauja ganėtinai fotofilinės, o pagal poreikį oro drėgmei – mezofilinės ir kserofilinės kerpių rūšys (JAMES et al., 1977). Viena iš labiausiai paplitusių visame pasaulyje yra

Xanthorion sąjunga. J. J. BARKMAN (1958) teigia, kad šios sąjungos bendrijos dažniausiai įsikuria ant turinčių grublėtą žievę stipriai eutrofikuoatų medžių kamienų. **Augavietės:** pasak O. KLEMENT (1955), *Xanthorion* sąjungos bendrijos dažniausiai susiformuoja ant miško pakraščiuose augančių medžių kamienų, miestų alėjose, soduose ant vaismedžių, taip pat ant vienišų medžių kamienų laukuose. Lietuvoje šios sąjungos bendrijos nustatytos Ginučių ažuolyne ant ažuolų atvirose miškapievėse, Dūkštų ažuolyne miško pakraštyje prie intensyviai važinėjamo kelio, taip pat ant Kreiviškių pusiasalyje (Žemaitijos nacionaliniame parke) miško aikštelėje, nedidelės kalvelės viršūnėje augančio ažuolo žievės. Visų medžių kamienai yra atviri, nuolat džiovinami saulės ir vėjo.

Pagrindiniai epifitinių ir epiksilinių bendrijų pasiskirstymą lemiantys ekologiniai veiksniai parodyti 51 pav.



51 pav. Pagrindiniai epifitų bendrijų tarpusavio saitai ant paprastojo ažuolo (*Q. robur*) kamienų Lietuvos ažuolyuose (pagal PRIGODINA LUKOŠIENĖ, 2004)

4.6. EPIGĖJINĖS KERPĖS IR PAGRINDINIAI EKOLOGINIAI RODIKLIAI, LEMIANTYS JŲ IŠSIDĖSTYMĄ

Antra pagal gausumą ekologinė grupė yra epigėjinės kerpės. Šios grupės kerpės vyrauja biotopuose, kur skurdus, smėlingas dirvožemis: pušynuose (kerpšiliuose), jaunuose beržynuose, pajūrio kopose ir žemyninėse sauspievėse. Epigėjinių kerpių visiškai nėra arba jos labai negausios lapuočių miškuose ir pievose, kur yra vešli žolinė danga, todėl kerpės tokiose vietose nesugeba konkuruoti su augalais dėl šviesos. Dažniausiai epigėjinės kerpės yra makroskopinės – krūmiškosios (*Cladonia*,



52 pav. Epigėjinių kerpių bendrija Pietryčių Lietuvos kerpšilyje

Cetraria gentys) ir lapiškiosios (*Peltigera*), gerokai mažiau žiauberiškujų (*Trapeliopsis*). Mūsų krašte gausiausiai epigėjinių kerpių yra Pietryčių Lietuvoje (52 pav.), kur gausu kerpšilių, dirvožemiai smėlingi. Pušynuose ant dirvožemio gausiausiai paplitusios šiurės – miškinė (*Cladonia arbuscula*), elninė (*C. rangiferina*), žvaigždžiškoji (*C. stellaris*), lieknoji (*C. gracilis*) ir islandinė kerpena (*Cetraria islandica*).

Kuršių nerijos dirvožemio kerpių bendrijose taip pat vyrauja minėtų genčių kerpės, bet pajūrio kopose jos yra kseromorfines, mažesnės, prisitaikiusios augti nepalankiomis sąlygomis, t. y. pučiant stipriems vėjams, dirvožemyje trūkstant drėgmės ir esant intensyviai Saulės spinduliuotei. Atvirose, gerai saulės apšviestose vietose dažnai aptinkama dygliuotoji kerpena (*Cetraria aculeata*) ir meškapėdės (*Peltigera*) genties rūšys.

Epigėjinėms kerpėms svarbūs ekologiniai veiksniai yra dirvožemio tipas (smėlis, juodžemis, molis), dirvožemio struktūra, jo cheminės savybės, taip pat šalia augančios augalijos įtaka, apšviestumo ir užterštumo lygis, drėgmės režimas.

4.7. EPIGĖJINIŲ KERPIŲ BIOTOPAI

Epigėjinių kerpių gausu arktinėje tundroje, kalnų zonose, Antarktyje ir netgi dykumose. Epigėjinių kerpių dykumose galima aptikti tose vietose, kur dykuma ribojasi su jūros pakrante. Pietvakarių Afrikoje esanti Namibijos dykuma laikoma sausiausia pasaulio vieta, tačiau ir joje auga kerpės. 1 000 km ilgio pakrantės juosta yra „maitinama“ rūku 285 dienas per metus. Net jei nėra rūko, oro drėgnumas yra 100 % visą dieną, nes šalti, maistingi antarktiniai vandenys maišosi su priekrante tekančia Bengelos srove. Visa tai sudaro puikias sąlygas Namibijos dykumos pakrantėje apsigyventi krūmelio pavidalo *Teloschistes* genties rūšims, kurios išauga iki 10 cm aukščio. Šioje vietoje kerpių gyvybę palaiko rūkas, kuriame gausu iš ruonių ekskrementų išsiskiriančio azoto.

Prie epigėjinių kerpių iš dalies galima priskirti ir **epibriofitines** – ant samanų augančias kerpes. Prie šios grupės priskirtinos tik tos kerpės, kurios auga ant epigėjinių samanų (augančios ant epifitinių samanų kerpės priklauso epifitams). Tipiškas epibriofitas yra *Bacidia bagliettoana*.

4.8. EPIGĖJINIŲ KERPIŲ BENDRIJOS

Skiriamos dvi epigėjinių bendrijų klasės. Klasei ***Psoretea decipientis*** priklauso kalkingo ir sauso dirvožemio kerpių bendrijos. Jos dažniausiai paplitusios ant pakelės šlaitų, pamiškėse, šviesiuose miškuose ir kitose atvirose vietose.

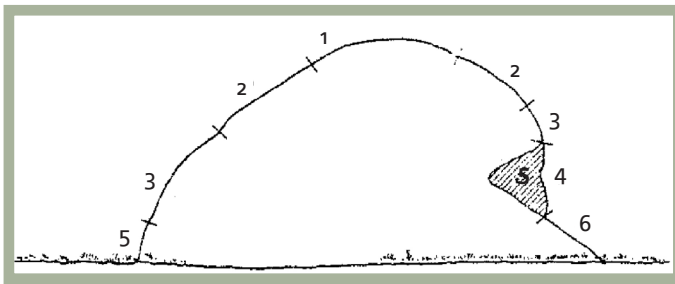
Klasei ***Ceratodonto-Polytichetea piliferi*** priskiriamos sausų dirvų kerpių bendrijos. Viena iš labiausiai paplitusių yra ***Cladonion arbusculae*** sąjunga, kurios bendrijos nustatomos pušynuose, eglynšiliuose, beržynuose, aukštapelkėse. Šiai sąjungai priskiriamos Lietuvos pušynuose ir kerpšiliuose gausios kerpių bendrijos, kurias sudaro *Cladonia* ir *Cetraria* genčių rūšys.

4.9. EPILITINĖS KERPĖS IR PAGRINDINIAI EKOLOGINIAI RODIKLIAI, LEMIANTYS JŲ IŠSIDĖSTYMĄ

Ant akmenų, uolų augančios kerpės vadinamos epilitinėmis. Lietuvoje beveik nėra natūralių kalkinių uolių, kurios būtų tinkamos kerpėms augti, todėl beveik visos kalcifilinės epilitinės kerpės aptinkamos ant antropogeninių substratų: betono, mūrinių sienų, šiferio ir pan. Dažniausiai tai *Caloplaca* genties rūšys. Natūralią epilitinę lichenobiotą Lietuvoje sudaro beveik vien tik acidofilinės – ant silikatinų uolių augančios rūšys. Jų ypač gausu galinių morenų riedulynuose (Skuodo r.). Tokiuose riedulynuose auga retos Lietuvoje saitakerpės (*Umbilicaria*) ir rizokarpo

(*Rhizocarpon*) genčių kerpės. Prie epilitinių priskiriamos ir kerpės, augančios ant vandens skalaujamo ar panirusių akmenų, kurių pasitaiko tik neužterštuose, skaidriuose upeliuose ir ežeruose. Tai daugiausia karpūnės (*Verrucaria*) genties kerpės.

Epilitų išikūrimą lemia įvairūs ekologiniai veiksniai. O. KLEMENT (1955) skiria penkis akmens dalis, kurių ekologinės sąlygos yra skirtingos (53 pav.): 1 – zenitinė dalis, šviesiausia ir dėl tiesioginių kritulių drėgniausia; 2 – palinkusi dalis, kurios palinkimo kampas yra 5–75°, šiai vietai būdinga, kad ilgiau nenutipsta sniegas, geros apšvietimo sąlygos; 3 – priekinė dalis, jos palinkimo kampas – 75–90°, tai daugiau ar mažiau sausa dalis; 4 – nusvirusi dalis, kurios palinkimo kampas daugiau nei 90°. Ši vieta gana sausa, jos apšviestumas nedidelis; 5 – grotas, gana tamsi ir drėgna akmens vieta, kuri yra skurdžiausia kerpių rūšių; 6 – pamatinė dalis, ji ilgiausiai apklota sniegu, užpavėsinta šalia augančios augalijos.



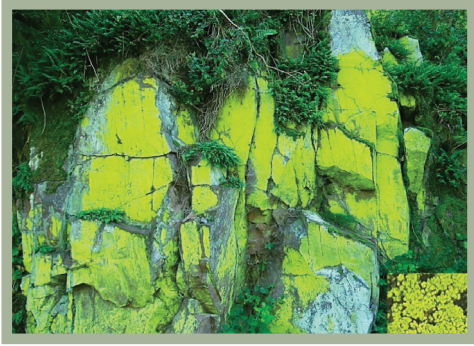
53 pav. Akmens dalys pagal O. KLEMENT (1955). Paaiškinimai tekste

Kerpių išsidėstymui taip pat yra svarbios akmens savybės: fizikiniai rodikliai, drėgnumas, faktūra, apšviestumo lygis, vandens ar vėjo srovės greitis, vandens cheminės savybės (jei akmuo yra vandenyje).

4.10. EPILITINIŲ KERPIŲ BENDRIJOS IR BIOTOPAI

Epilitinės kerpių bendrijos skirstomos į tris grupes: 1) sausumos, 2) jūros ir pajūrio bei 3) gėlųjų vandenų.

Sausumos epilitinės bendrijos priklauso trims klasėms. Klasei *Chrysotrichetea chlorinae* priskiriamos bendrijos, kurias galima aptikti nuo lietaus apsaugotose vietose ant silikatinių uolų. Jų aptinkama giliuose uolų įdubimuose, kur niekada nepatenka tiesioginių kritulių, tačiau tokioms kerpėms reikia gana didelio oro drėgnumo, todėl šios klasės bendrijos dažniausiai paplitusios šalia upelių ar krioklių (54 pav.). *Chrysotrichetea chlorinae* klasės bendrijos gausiai aptinkamos aukštųjų regionuose, Lietuvoje jų nėra.



54 pav. Klasės *Chrysotrichetea chlorinae* bendrijos vaizdas

Chrysotrichetea chlorinae sąjungos bendrijų pasitaiko ant didelių silikatinių akmenų atvirose vietose ar miškuose. *Rhizocarpion alpicolae* sąjungos bendrijų aptinkama tik ant šoninių akmens dalių ir tikrai kalnų regionuose. Kalnuose taip pat dažnos *Umbilicaria* sąjungos bendrijos, kurios įsikuria akmenų paviršiuje, yra šviesamėgės ir higrofilinės, optimalios sąlygos joms yra greta vandens telkinių. Šios sąjungos bendrijas sudaro didelius gniužulus turinčios lapiškosios kerpės. Nors Lietuva yra žemumų kraštas, Kretingos ir Skuodo rajonuose yra silikatinių riedulynų, kuriuose auga minėtos sąjungos bendrijų būdingos *Umbilicaria* ir *Lasallia* genčių rūšys (55 pav.).



55 pav. Silikatinių riedulynų rūšis – *Umbilicaria deusta*

Kalnų regionuose paplitusios nitrofilinės *Ramalinion capitatae* sąjungos bendrijos, kurios įsikuria šviesiose, atvirose, įvairaus drėgnumo vietose. Dažniausiai jų pasitaiko aukštumose, paukščių tupiamose, t. y. maisto medžiagų turtingose, vietose. Lietuvoje šios sąjungos bendrijų nebuvo aptikta.

Klasei *Dermatocarpetea miniati* priklauso kalkingų silikatinių akmenų kerpių bendrijos, kurių arealą riboja alpinė zona (WIRTH, 1995), todėl šių bendrijų dažniausiai aptinkama kalnų regionuose, ant rūgštinio (pH 5,7–7,0) substrato, ksero- ir mezomorfinėse augavietėse.

Jūros ir pajūrio epilitinės kerpių bendrijos paplitusios uolėtų jūrų pakrantėse, kur ant silikatinių uolų formuoja savitas juostas (linijas), susijusias su vandens lygio svyravimu (56 pav.).

Klasei *Rhizocarpetea geographici* priklauso aplyjamos silikatinių uolienu kerpių bendrijos. Jos paplitusios daugelyje Europos zonų, tačiau retos žemumose, kuriose yra natūralių uolų. Ši klasė yra gausiausia sąjungų ir asociacijų. Sąjungos *Parmelion conspersae* bendrijos yra dažniausiai pionierinės, jas sudaro daugiausia žiauberiškosios ir keletas lapiškųjų kerpių. Šios sąjungos bendrijos šviesamėgės, dažnai įsikuria vėjuotose vietose akmenų paviršiuje. Lietuvoje *Parmelion* sąjungos bendrijų pasitaiko ant didelių silikatinių akmenų atvirose vietose ar miškuose. *Rhizocarpion alpicolae* sąjungos bendrijų aptinkama tik ant šoninių akmens dalių ir tikrai kalnų regionuose. Kalnuose taip pat dažnos *Umbilicaria* sąjungos bendrijos, kurios įsikuria akmenų paviršiuje, yra šviesamėgės ir higrofilinės, optimalios sąlygos joms yra greta vandens telkinių. Šios sąjungos bendrijas sudaro didelius gniužulus turinčios lapiškosios kerpės. Nors Lietuva yra žemumų kraštas, Kretingos ir Skuodo rajonuose yra silikatinių riedulynų, kuriuose auga minėtos sąjungos bendrijų būdingos *Umbilicaria* ir *Lasallia* genčių rūšys (55 pav.).

Kalnų regionuose paplitusios nitrofilinės *Ramalinion capitatae* sąjungos bendrijos, kurios įsikuria šviesiose, atvirose, įvairaus drėgnumo vietose. Dažniausiai jų pasitaiko aukštumose, paukščių tupiamose, t. y. maisto medžiagų turtingose, vietose. Lietuvoje šios sąjungos bendrijų nebuvo aptikta.

Klasei *Dermatocarpetea miniati* priklauso kalkingų silikatinių

akmenų kerpių bendrijos, kurių arealą riboja alpinė zona (WIRTH, 1995), todėl šių bendrijų dažniausiai aptinkama kalnų regionuose, ant rūgštinio (pH 5,7–7,0) substrato, ksero- ir mezomorfinėse augavietėse.

Jūros ir pajūrio epilitinės kerpių bendrijos paplitusios uolėtų jūrų pakrantėse, kur ant silikatinių uolų formuoja savitas juostas (linijas), susijusias su vandens lygio svyravimu (56 pav.).



56 pav. Silikatinų uolų pajūrys – tipiškas epilitinių kerpių biotopas

Apatinė juosta yra litoralinė (juodos spalvos). Šioje zonoje aptinkama asociacijos *Verrucarietum maura* bendrijų, kuriose dominuoja jūrinė rūšis *Verrucaria maura*. Tai drėgniausia uolų zona, kurios 40–50 % yra užtvindyta. Antroji – sublitoralinė – zona yra oranžinės spalvos. Šios zonos apatinė dalis yra mezofilinė, joje vyrauja *Caloplaca* genties rūšys, dažnai oranžinės spalvos *Caloplaca marina*. Virš *Caloplaca* juostos yra submezofilinė zona (šiek tiek sausesnė), kurioje kartu su *Caloplaca* genties kerpėmis auga taip pat oranžinės spalvos *Xanthoria parietina*. Tai mišri žiauberiškųjų ir lapiškųjų kerpių zona. Aukščiausiai esanti zona yra kserofilinė, pilkos spalvos, joje dominuoja asociacijos *Ramalinetum scopularis* bendrijos. Trečiojoje jūrinių bendrijų zonoje gausu sausumos kerpių rūšių. Žemesnėse vietose auga druską toleruojančios halofilinės rūšys, o virš jų paplitusios halofobinės rūšys, kurios yra apsaugotos nuo jūros purslų.

Jūrinės zonos bendrijos geriausiai išsivysčiusios ant stipriai acidofilinių uolų, bet ne ant kalkakmenio, kreidos ar trapios uolos. Atvirose vietose, kur smarkus bangavimas ir daug purslų, zonų aukštis yra kur kas didesnis nei apsaugotuose krantuose. Iki šiol nėra tiksliai aišku, kokie veiksniai lemia uolų zonavimą, tačiau spėjama, kad tai, jog uolas drėkina vanduo, yra svarbesnis rodiklis nei jūros druskingumas. Naftos išsiliejimas jūroje gali sukelti kerpių spalvų kaitą, bet manoma, kad nafta yra mažiau toksiška kerpėms nei naftos valymo medžiagos, kurios kerpės padaro rudas ir gali atskirti nuo uolos. Išnaikinus uolų epilitus, dažniausių rūšių kolonizaciją vėl galima išvysti po 5–10 metų.

Ant maisto medžiagų neturtingų kalkinių uolų, šiaurės ir rytų ekspozicijose, užpavėsintose vietose įsikuria *Protoblastenietea immersae* kerpių bendrijos, o ant maisto medžiagų turtingų uolų šviesiose vietose auga klasės *Verrucarietea nigrescentis* bendrijos. Kadangi Lietuvoje epilitų tyrimai nėra gausūs, nėra aišku, kurių klasių bendrijos auga mūsų krašte.

Gėlujų vandenų kerpių bendrijos. Klasės *Aspiciletea lacustris* bendrijų aptinkama ant akmenų, esančių gėluosiuose vandenyse, oligotrofiniuose ir maisto medžiagų turtinguose upeliuose, ežerų pakraščiuose, tvenkiniuose (57 pav.).



57 pav. Klasės *Aspiciletea lacustris* bendrijų biotopas

Tokioms kerpėms būdingas amfibinis gyvenimo būdas, didesnę metų dalį jos yra po vandeniu, tačiau gali ištvirti ir laikiną vandens telkinių nusausėjimą. Lietuvoje šios klasės bendrijos dažnos ant akmenų tekančiuose upeliuose, paprastai bendrijas apibūdina *Verrucaria* genties kerpės.

4.11. ANTROPOGENINIO SUBSTRATO KERPĖS

Dauguma kerpių nėra griežtai prierašios tam tikram substratui: epigėjinių kerpių galima aptikti ant pūvančios medienos ir augalų liekanų, epifitinių kerpių gali „pasitaikyti“ ant smėlingo dirvožemio, akmenų ar antropogeninės (žmogaus veiklos) kilmės substratų.

Daugiausia antropogeninių kerpių yra urbanizuotose vietose, vadinamosiose „kerpių salose“, kur kerpių aptinkama ant plytų, betono, sienų, stogų, senos odos, guminių padangų, geležies gaminių, plastmasių, audinių ar net rūdijančių automobilių. Ypač didelė kerpių įvairovė būna ant pastatų nedideliuose miestuose, atokiose kaimo vietovėse, apleistose vietose. Šios ekologinės grupės kerpės dažnai yra specifinės substratui ir tarp jų pasitaiko daug naujų ar retų rūšių. O. Gilbertas, tirdamas urbanistinių vietų kerpes Didžiojoje Britanijoje, teigė, kad 20 % jo nusta-

tytų rūšių buvo naujos ar retos. Apie 20 kerpių rūšių buvo rasta ant XV–XVI amžiaus bažnyčių stiklų vidinės pusės, kur kaupiasi vandens kondensatas. Įdomu, kad kai kurių spalvų (pvz., auksiškai geltonos) stiklas kerpių yra mažiau mėgstamas. Manoma, kad tokios spalvos stiklai nėra tinkami kerpėms dėl druskų.

Gera oazė antropogeninio substrato kerpėms vystytis yra bažnyčių kiemai, kapinės. Pavyzdžiui, tokiuose senuose kiemuose buvo rasta apie 600 rūšių, t. y. 1/3 visų Didžiosios Britanijos rūšių.

Įdomu, kad metalą mėgstančios kerpės gali augti ant jo ir po juo, pavyzdžiui, *Lecanora vinetorum* Austrijoje auga ant vynuogynų metalinių pertvarų.

Nėra griežtos ribos tarp natūralių ir antropogeninių substratų kerpių. 1994 metais K. Faltynowiczius pasiūlė suskirstyti sinantropines kerpes į tris grupes:

1. *Apolichenes* (apofitai) – giminingos rūšys, kilusios iš natūralių bendrijų ar laikinai esančios ant antropogeninių substratų. *Eu-apolichenes* (euapofitai) – nuolat auga ant antropogeninių substratų ir neaptiktos ant kitų, pavyzdžiui, auksiškoji geltūnė (*Candelariella aurella*) Lietuvoje paplitusi ant betono, šiferio, mūro. *Mezo-apolichenes* (mezoapofitai) – nuolat auga ant antropogeninių substratų, bet taip pat dažnai aptinkamos ir natūraliose augavietėse, sakysime, kriaušinė grūdkerpė (*Caloplaca holocarpa*) paplitusi ant lapuočių medžių kamienų, taip pat ant betono ir mūrų. *Ephemeroapolichenes* (efemeroapofitai) – atsitiktinai, laikinai (efemeriškai) pasitaiko ant antropogeninių substratų, pavyzdžiui, elninė šiurė (*Cladonia rangiferina*) natūraliai auga ant žemės pušynuose, bet gali pasitaikyti ir ant antropogeninio substrato. 2. *Anthropolichenes* (antropofitai) – svetimos kilmės rūšys. *Eu-anthropolichenes* (euanthropofitai) – nuolat auga ant antropogeninio substrato, sakysime, kalkiamėgė aspicilija (*Aspicilia calcarea*) paplitusi tik ant kalkingų akmenų ir betono. *Ephemeroanthropolichenes* (efemeroantropofitai) – kartais pasitaiko ant antropogeninio substrato. 3. *Lichenes anthropogena* (antropogentai) – rūšys (ar kito taksonominio rango kerpės), atsiradusios dėl žmogaus veiklos įtakos. V. FALTYNOWICZ (1994) nurodo kaip galimą šios grupės atstovą sieninę aspiciliją (*Aspicilia moenium*), augančią ant mūrinių sienų.

Kerpių pasiskirstymas ant įvairaus pobūdžio substratų gali būti nulemtas geografinės vietos, todėl skiriamos žemyninės ir vandenyninės rūšys. Lietuvoje geografinius vietovių ypatumus visų pirma lemia vidutinio metinio kritulių kiekio skirtumai. Pasak A. BUKANČIO (1994), Vakarų Lietuvoje metinis kritulių kiekis yra nuo 700 iki 850 mm per metus, o Rytų Lietuvoje – tik 600 mm. Geografinio pobūdžio rūšių sudėties ir paplitimo mūsų krašto sąlygose skirtumai gerai išryškėja asociacijos *Pertusarietum hemisphaericae* bendrijose. Vakarų Lietuvoje tipiško šios asociacijos varianto bendrijos diagnozuojamos pagal subokeanines *Pertusaria hemisphaerica*, *P. pertusa*, *P. coccodes* rūšis, kurios visiškai nebūdingos Rytų Lietuvos miškams, o minėtos asociacijos bendrijas Rytų Lietuvoje apibūdina žemyninė kerpių rūšis *Pertusaria flavida*.

Visų išvardytų ekologinių grupių kerpėms labai svarbus veiksnys yra eutrofikacijos lygis, pagal kurį yra skiriamos keturios kerpių grupės. Anitrofilams būdingas žemas aprūpinimo mineralinės mitybos elementais lygis, jie auga toli nuo pramoninių rajonų, natūraliuose, neeutrofikuočiuose miškuose. Tipiškas pavyzdys – plačioji platužė (*Lobaria pulmonaria*) ir daugelis makroskopinių kerpių rūšių. Vidutiniai nitrofilai – tai rūšys, kurioms būdingas vidutinis aprūpinimo mineraliniais mitybos elementais lygis, jos pakenčia nedidelę eutrofikaciją. Ganėtinai nitrofilai ir makronitrofilai toleruoja substratus, gerai ir ypač gerai aprūpinamus mineraliniais mitybos elementais. Tokios kerpės auga miestuose, pramoniniuose rajonuose, intensyviai važinėjamų kelių šalikelėse.

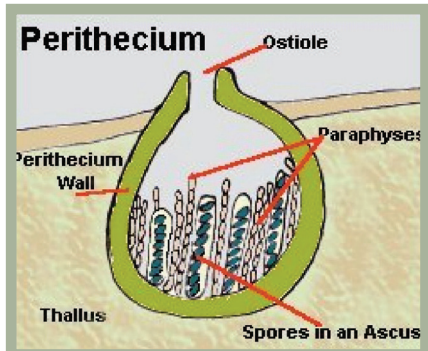
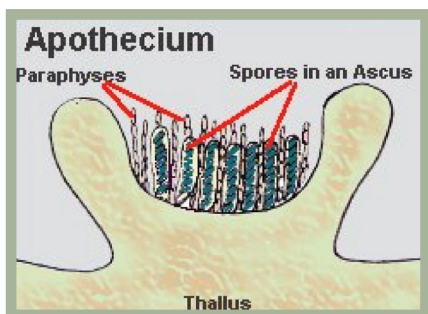
5. KERPIŲ DAUGINIMASIS IR GEOGRAFIJA

5.1. KERPIŲ DAUGINIMOSI DARINIAI

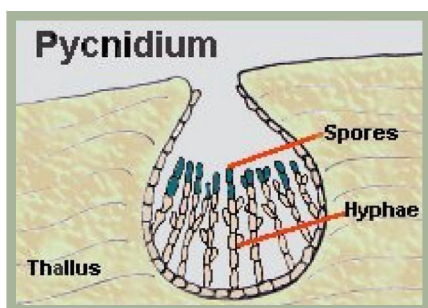
Atsakyti į klausimą, „kaip ir kada atsirado kerpės“, yra sunku. Manoma, kad šie simbiotiniai organizmai Žemėje gyveno ne mažiau kaip prieš 200 milijonų metų. Tik aišku, kad jie Žemėje atsirado vėliau, nei laisvai gyvenantys grybai ir dumbliai. Kas lėmė dumblių ir grybų santykių harmoningumą? Organizmai, sugebantys sintetinti organines medžiagas iš anglies dioksido ir vandens (autotrofai), visada turėjo didesnę pranašumą prieš organizmus, neturinčius tokios galimybės (heterotrofus). Bechlorofiliniai organizmai, kaip antai grybai, gali maitintis tik tuo, ką jiems fotosintezės metu „paruošė“ autotrofai, ir mineralinėmis medžiagomis. Grybai arba parazituoja ant gyvų žaliųjų augalų ir minta jų medžiagomis, arba naudoja jų gyvybinės veiklos produktus ir žuvusias dalis (saprotrofai). Galima įsivaizduoti, kad kerpės kilo iš atsitiktinių grybo hifų ir dumblių, kurie vėliau vis labiau vienas prie kito prisitaikė, sąjungų. Manoma, kad pradžioje grybas parazitavo dumblių ląsteles, kol jas sunaikindavo, tačiau dėl to galiausiai žūdavo ir pats. Išliko tik tos asociacijos, kuriose parazituojantis grybas sugebėjo taip pakeisti dumblio ląstelės fiziologiją, kad galiausiai dumblis pradėjo atiduoti grybui dalį susintetintų organinių medžiagų. Iš atsitiktinio sugyvenimo susidarė privalomi, glaudūs ryšiai, kai grybas ir dumblis sugebėjo gyventi tik kartu, o gyvenimas atskirai tapo pražūtingas. Naujoms teritorijoms užimti, plisti ir išgyventi grybo ir dumblio sudaromas simbiotinis organizmas suformavo įvairius darinius.

Kerpės gali dauginis lytiškai, nelytiškai ir vegetatyviškai. Lytiškai ir nelytiškai kerpės dauginasi sporomis, kurios formuojasi vaisiakūniuose. Lytiniame kerpių dauginimesi dalyvauja tiktai mikobiontas. Jei kerpę sudaro aukšliagrybūnų skyriaus atstovas, lytiškai jos dauginasi aukšliasporėmis, kurios formuojasi aukšliuose, jei papėdgrybūnų skyriaus atstovas – papėdsporėmis, kurios susidaro ant papėdžių.

Kerpių mikobionto sporos, patekusios į palankias sąlygas, sudygsta, nauji hifai suranda atitinkamų dumblių ląsteles, jas apjuosia ir suformuoja naują kerpių gniužulą. Kerpės sudaro tiek atviro tipo (dažniausiai disko formos) vaisiakūnius – apotecius, tiek dažniausiai į substratą panirusius pusiau uždaro tipo peritecius (58 pav.).



58 pav. Apotecio ir peritocio išilginiai pjūviai (angl. *apothecium* – apotecis, *perithecium* – periteticis, *paraphyses* – parafizės, *spores in an Ascus* – sporos aukšliuose, *thallus* – gniužulas, *ostiole* – angelė, *perithecium wall* – peritocio sienelė) (pagal <http://lichens.altervista.org/reproduction.htm>)



59 pav. Piknidės su konidijomis vaizdas (angl. *pycnidium* – piknidė, *spores* – sporos, *thallus* – gniužulas, *hyphae* – hifai) (pagal <http://lichens.altervista.org/reproduction.htm>)

Apie 8 000 aukšliagybūnų sporas produkuoja ne aukšliuose, o ant specialių hifinių filamentų (gijų). Šios nelytinio dauginimosi struktūros vadinamos konidijomis, sporos – konidiosporomis (konidijomis), o dauginimasis yra nelytinis. Konidijomų gali būti įvairių formų, tačiau dažniausiai konidijos formuojasi dariniuose, vadinamuose piknidėmis (59 pav.).

Kerpių lytinio ir nelytinio dauginimosi sporos būna labai įvairių dydžių, formų ir spalvų, vientisos ar suskirstytos septomis. Sporų dydžiai varijuoja nuo mažiau nei 1 μm iki 100 μm, taigi kerpių sporos yra mikroskopinės, lengvos ir lengvai vėjo išnešiojamos.

Apsiriboti tik sporų dauginimusi kerpei buvo rizikinga, nes grybas naujoje užimtoje teritorijoje turi rasti jam reikalingą dumblių, tik tuomet susiformuoja kerpės gniužulas. Dauguma kerpių padidino išplitimo galimybes – įgijo vegetatyvinių dauginimosi darinių. Kerpės išaugina dauginimosi struktūras, turinčias tiek grybo hifų, tiek dumblių ląstelių.

Vegetatyviškai kerpės dauginasi izidėmis, soredėmis ir gniužulo dalimis. Paprasčiausios vegetatyvinės propagulės – tai gniužulo fragmentai, kurie yra plokšti ir sausos būsenos lengvai lūžta, vėjo, vandens ar gyvūnų išnešiojami, įsitvirtina naujame substrate ir sudaro naują gniužulą. Taip gali daugintis ne visos kerpės rūšys, toks dauginimasis būdingas kai kurioms krūmiškosioms kerpėms, pavyzdžiui, šiurėms (*Cladonia*), ramalinoms (*Ramalina*) ar laumagaurėms (*Bryoria*). Soredės – vegetatyvinės propagulės, sudarytos iš fotobionto ląstelių, apipintų grybo hifais. Šios dalelės susiformuoja dumblių sluoksnyje ir į paviršių pa-

tenka suirus viršutiniam žieviniam sluoksniui, todėl dažniausiai jas galima matyti gniužulo žievės plyšiuose, įtrūkimuose ar vietose, kur žievinio sluoksnio visai nėra. Soredės gali padengti gniužulą ištisiniais plotais arba suformuoti kompaktiškas sankaupas, vadinamas soraliais. Izidės – cilindriškos, apvalios ar šakotos gniužulo išaugos, kurios susidaro gniužulo paviršiuje ir yra padengtos žieviniu sluoksniu. Izidės lengvai lūžta ir yra išnešiojamos vėjo, vandens ir gyvūnų. Izidėmis dauginasi 20–30 % lapiškųjų ir krūmiškųjų kerpių rūšių.

Vokietijoje atlikti tyrimai parodė, kad 73 % kerpių dauginasi beveik išimtinai vegetatyviškai ir tik 27 % – generatyviškai, taigi, dominuoja vegetatyvinis dauginimasis.

5.2. KERPIŲ AREALAI

Kerpės yra labai įvairiai paplitusios visame pasaulyje. Jų paplitimo plotai, t. y. arealai, yra skirtingo dydžio, konfiguracijos, formos, taip pat skiriasi rūšių tankumu, kilme, vystymosi laipsniu ir kryptingumu (progresyvus ar regresyvus). Visi išvardyti rodikliai yra svarbūs rūšies požymiai. Rūšys arealo ribose gali būti išsidėsčiusios kompaktiškai arba pasklidusios po visą arealą, kartais paplitimo areale gali būti kelios kompaktinės vietos – tada kalbama atitinkamai apie unicentrinius, bicentrinius ir policentrinius arealus.

Arealo didėjimas gali būti nulemtas kelių veiksnių: kerpių sugebėjimo ištvirti nepalankias sąlygas ir greitai toli pernešti savo dauginimosi darinius – sporas, soredes, izides, gniužulo dalis ar kitas diasporas, todėl vienos rūšys turi labai plačius arealus, kitos – labai siaurus. Vienas iš arealo sėkmingiausio padidėjimo pavyzdžių gali būti nitrofilinė rūšis *Xanthoria parietina*, kuri per 200 metų dėl žmogaus veiklos padidino savo arealą Suomijoje ir gerokai pasislinko į šiaurę.

Svarbi kliūtis arealo plėtrai yra rūšies migracijos kelyje esančios kalnų grandinės, jūros, biotiniai ar antropogeniniai barjerai. Taip pat gali būti istorinių barjerų, kurie šiuo metu jau gali nebeegzistuoti, tačiau dėl jų rūšies arealo plėtra sustojo, pavyzdžiui, dėl silpnų rūšies konkurencinių savybių (kai vėlesni invaziantai apsigyveno teritorijoje ir sustabdė tolesnę tam tikros rūšies plitimą).

Kerpių arealai gali būti įvairios formos, jų ribos dažniausiai neapibrėžtos, netaisyklingos ir beformės (toks yra *Physcia adsensens* arealas). Kartais arealai turi linijinę ribą – tarsi atkartotų upės ar jūros krantą. Linijinė arealo riba būdinga kalnuotų vietų rūšims, pavyzdžiui, *Hypogymnia bitteri*. Tokias linijines arealo ribas turi vandenyno rūšys, dažnai susiformavusios Skandinavijos pakrantėje.

Kai kurių kerpių rūšinis arealo apgyvendinimas yra netolygus, su pertrūkais, ir tai susiję su gyvenimo sąlygų netinkamumu, sakysime, epifitams – ištisinių miškų nebuvimas. Islandijoje medžių nebuvimas smarkiai riboja žiauberiškųjų rū-

šių proporcijas, palyginti su temperatiniais regionais. Epigėjinių rūšių arealas gali būti netolygus dėl didelių plotų naudojimo kultūrinėms reikmėms ar dirvožemio fizinio ir cheminio netinkamumo, pavyzdžiui, *Peltigera venosa* ir *Peltigera leucophlebia* prierašios drėgnam dirvožemiui arktinėje alpinėje zonoje, ir tai pagrindinis rodiklis, stabdantis jų plitimą į pietus.

Arealai gali ne tik didėti, bet ir mažėti, nors tai yra palyginti retas reiškinys. Arealo sumažėjimą rodo disjunkcinis arealas – neištisinis, o fragmentuotas. Galima manyti, kad toks arealas kažkada buvo bendras, didelis, bet dėl kokių nors priežasčių suskilo. Bėgant laikui disjunkciniai arealai gali tapti reliktiniai. Daugiausia reliktinių arealų aptinkama atogrąžų ir paatogrąžio miškuose. Skiriami geomorfologiniai, farmaciniai, ekologiniai ir klimatiniai reliktiniai arealai. Kerpėms būdingas klimatinis reliktinis arealas, kai jų aptinkama regionuose, kurių klimato sąlygos išliko panašios į anksčiau buvusias. Pavyzdys galėtų būti Pietų Krymo reliktiniai kalnų miškai, kuriuose auga *Tornabea scutellifera* – pajūrio rūšis, paplitusi atlantinėje Europoje, Viduržemio regione, Kanarų salose ant uolų ar negyvos medienos šakelių. Glacialiniai (ledyniniai) reliktai – tai ledyno slinkimo „stebėtojai“ Šiaurės Vakarų Baltijos regione, pavyzdžiui, arktinės rūšys *Flavocetraria cucullata* ir *Nephroma arcticum*. Lietuvoje jų nėra, tačiau Estijoje išliko po vieną minėtų rūšių augavietę.

5.3. KERPIŲ PAPLITIMO TIPAI

Kerpės labai įvairiai paplitusios pasaulyje, joms būdingi skirtingi paplitimo tipai, todėl tiriant arealus tie tipai grupuojami. Pagrindinis požymis yra arealų išsidėstymas pagal augalų klimatinės zonos arba botanines geografines zonas. Amerikietis T. Nashas išskyrė 16 kerpių paplitimo tipų:

Kosmopolitiniai taksonai – plačiai paplitusios rūšys, kurių aptinkama tiek sausumoje, tiek vandenynų salose. Ypač plačiai paplitę genties *Cladonia* bei *Physciaceae* ir *Parmeliaceae* šeimų atstovai (gentys *Flavoparmelia*, *Hypotrachyna*, *Melanelia*, *Parmelia*, *Platismatia*). Kosmopolitinėms kerpių rūšims būdingos plačios ekologinės amplitudės ir didelės diasporų sklaidymo galimybės.

Endeminiai taksonai – rūšys, kurių paplitimo arealas labai ribotas. Endeminių rūšių kur kas gausiau kalnų regionuose nei lygumose, taip pat salose, seniai atsiskyrusiose nuo žemyno ir nuo jo nutolusiose, pavyzdžiui, Havajuose yra 82 % endeminių augalų ir 38 % endeminių kerpių rūšių. Pagrindiniai izoliuojantys veiksniai yra kalnai, dykumos ir vandenynai. Endeminė gentis yra Australijoje aptinkama *Myelorrhiza*.

Australijos taksonai – Pietų pusrutulyje: Pietų Amerikoje, Australijoje ir Naujojoje Zelandijoje paplitę taksonai. Prie paleoaustralinių kerpių priskiria-

mos primityviosios Gondvanos grupės, kurios prastai prisitaikiusios plisti dideliais atstumais. Jų dažnai aptinkama vėsioje aplinkoje, *Nothofagus* tipo miškuose, krūmokšniuose ir žolėse, dažnai jos yra fertingos, nesudaro vegetatyvinių diasporų. Tokios kerpės, pavyzdžiui, *Degelia gayana*, lengvai kolonizavo vėsius augavietes pasikeitus klimatui. Neoaustralinės kerpės išplito skilus Gondvanai maždaug po oligoceno eros. Šios kerpės dažnai suformuoja dideliais atstumais plintančias vegetatyvias diasporas, kurias išnešioja paukščiai, vandenyno tėkmė ir vakarų vėjai. Prie neoaustralinių kerpių priskiriamas Australijos ir Naujosios Zelandijos endemas *Pseudocypbellaria glabra*.

Bipoliariniai taksonai yra paplitę tiek Šiaurės, tiek Pietų pusrutuliuose, ypač gausiai aukštumose, jų nėra arba beveik nėra atogrąžose. Kone visos bipolarinės kerpės išsikuria panašiose alpinėse ar tundrų augavietėse, taip pat žolinėse pelkėtose vietose, retai pasitaiko miškuose. Bipoliarinių kerpių dažnai aptinkama preglacialinėje aplinkoje, ypač subarktinėse salose. Kalnų regionams, kuriuose aptinkama bipolarinių kerpių, būdingos ilgai nesikeičiančios, stabilios sąlygos. Tokių kerpių arealams būdinga ilgalaikė izoliacija, išskirtinės augavietės, kuriose yra didelė ekologinių sąlygų įvairovė. Skiriamos penkios sritys: 1) Pietų Amerikos ir Šiaurės pusrutulio; 2) Pietų Amerikos, Australijos ir Azijos ir Pietų pusrutulio; 3) Naujosios Zelandijos ir Pietų pusrutulio; 4) Australijos ir Šiaurės pusrutulio; 5) cirkumborealinė-cirkumantarktinė.

Paleotropiniams taksonams priklauso Senojo Pasaulio atogrąžų ir paaatogrąžio sričių kerpės, dauguma jų gyvena Afrikoje, Arabijos pusiasalyje, Indijos subkontinente, Malaizijos archipelage ir Ramiojo vandenyno salose. Prie šios grupės priskiriama *Lobaria retigera*, auganti drėgnose vietose ant uolų ar pamatinėse medžio dalyse, taip pat ant samanų.

Prie neotropinių taksonų priskiriamos Naujojo Pasaulio atogrąžų ir paaatogrąžio sričių Pietų Amerikos dalies, taip pat Meksikos ir Karibų salų kerpės. Dauguma rūšių paplitusios tik šiose srityse, tarp jų daug endemų, pavyzdžiui, iš 35 žinomų *Oregon* genties rūšių 30 yra neotropinės.

Pantropiniai taksonai – šiltosios (temperatinės) zonos kerpės, aptinkamos atogrąžų regionuose. Pantropinis paplitimas būdingas *Pseudocypbellaria clathrata*. Prie šios grupės priskiriama daugelis atogrąžų kerpių.

Australijos ir Azijos taksonai paplitę Australijoje ir Naujojoje Zelandijoje. Daugelis Naujosios Zelandijos rūšių aptinkama ir Australijoje. Daugelis rūšių, paplitusių pietryčių Australijoje ir Tasmanijoje, rodo esant uždara floristinį ir biogeografinį santykį. Pietryčių Australijos, Tasmanijos ir Naujosios Zelandijos klimatas yra labai panašus: jūrinis, drėgnas ir šiltas, debesuotas su dažnais krituliais. Toks paplitimas būdingas *Fuscoderma* genties kerpėms.

Vakarų Ramiojo vandenyno taksonai – tai daugiausia Pietryčių Azijos kerpių atstovai. Jų aptinkama Šiaurės Japonijoje, Vakarų Indijoje, Šiaurės Rytų

Australijoje ir Naujojoje Zelandijoje. Panašus paplitimas būdingas paleotropiniams taksonams, bet jų paplitimui būdinga tai, kad jie orientuoti į Rytus, į Ramųjį vandenyną, dažnai iki Galapagų salų, pavyzdžiui, *Thysanathecium* genties kerpės.

Circum Ramiojo vandenyno taksonai paplitę aplink Ramųjį vandenyną, ypač apie jo pakrantes, sakysime, *Leoiderma* genties kerpės.

Atlanto taksonai – kerpės, aptinkamos Atlanto vandenyno salose nuo Farerų iki Makronezijos. Kai kurios šios grupės rūšys paplitusios vandenynų augavietėse Didžiosios Britanijos salose ir Skandinavijoje – epilitinė kerpė *Degelia atlantica* paplitusi Atlanto regione, bet pasitaiko ir Norvegijos vakarinėse pakrantėse.

Šiaurės Vakarų Amerikos ir Vakarų Europos taksonų paplitimas apribotas arba kalnais, arba labai drėgno klimato augavietėmis vakarinėje Amerikos dalyje arba Vakarų Europoje, pavyzdžiui, epifitinė kerpė *Cavernularia hultenii* paplitusi Škotijoje, Skandinavijoje ir Šiaurės Amerikoje.

Viduržemio taksonai. Įvairūs pasaulio regionai, kurių klimatas – Viduržemio jūros, dažnai turi fizionomiškai panašią lichenobiotą, kuri prisitaikusi prie gaisrų. Buvo aptikta panašumų tarp Pietų Kalifornijos ir Viduržemio jūros regionų: paplitusios tos pačios gentys, panašus kerpių išsidėstymas ant ažuolų ir žemės. Prie šios grupės priskiriama epilitinė rūšis *Thelomma californicum*, aptinkama Kalifornijoje ir Ispanijoje.

Amerikos ir Azijos taksonai. Šiaurės Amerikos ir Rytų Azijos disjunkcija yra labai sena, būdingesnė augalams ir samanoms, tačiau šiame areale auga ir keletas kerpių, sakysime, *Rinodina milliaria* (*Amandinea milliaria*), paplitusi Japonijoje ir Šiaurės Amerikoje.

Pietų Amerikos ir Afrikos taksonams būdinga disjunkcija tarp Pietų Amerikos ir Afrikos, pavyzdžiui, *Coelopogon epiphorellus*.

Borealiniai arktiniai / alpiniai taksonai yra paplitę Šiaurės pusrutulio netropiniame holarktiniame regione (Šiaurės Amerikoje (išskyrus Meksiką), Europoje, Azijoje (išskyrus Arabijos pusiasalį), Indijos subkontinente ir Himalajų srityse. Kerpių aptinkama miškuose, stepėse ir tundroje. Prie šios grupės priskiriama Lietuvoje aptinkamų taksonų.

Vietose, kur kerpių populiacijos yra izoliuotos geografiškai ar ekologiškai, atsiranda rūšies diferenciacija į porūšius. Antai *Cetraria islandica* turi keturis porūšius: subsp. *islandica* (cirkumpoliarinė Šiaurės pusrutulyje), subs. *crispiformis* (paplitimas panašus į subsp. *islandica*, tačiau jos nėra Šiaurės Azijoje), subsp. *orientalis* (Rytų Azija), subsp. *antarctica* (Pietų Amerika, Australija ir Azija).

Kai kurios kerpių gentys pasižymi labai didele rūšine įvairove vienuose pasaulio regionuose ir turi tik kelis atstovus kituose. Tai gali būti susiję su istoriniais veiksniais. Didžiausia rūšių įvairovė būdinga Pietų pusrutulio gentims, pavyzdžiui, *Pseudocyphellaria* 200 rūšių aptinkama Australijoje bei Pietų Amerikoje ir tik 5 – Europoje.

Žmogus taip pat daro nemažą įtaką kerpių plitimui. Pagrindiniai veiksniai – oro teršimas ir brandžių miškų kirtimas. Tačiau kai kurioms rūšims oro teršimas yra naudingas, sakysime, *Parmeliopsis ambigua* plinta mažėjant medžių žievės rūgštingumui, kurį lemia rūgštieji lietūs. Tačiau jautrios brandžių miškų kirtimui ir oro taršai kerpės (pvz., *Lobaria*) nyksta. Trašos, kurių sudėtyje yra fosforo ar azoto, skatina specifinių rūšių plitimą (pvz., *Xanthoria parietina*). Mašinų išmetamas į aplinką švinas turėjo įtakos *Stereocaulon piliatum* išplitimui, nes ji auga ant šio metalo turtingų uolų. *Xanthoria elegans*, seniau buvusi aukštumų paukščių perėjimo vietų kerpė, dabar plačiai paplitusi žemumose, daugiausia ant asbestcemenčio.

5.4. KERPIŲ PAPLITIMAS LIETUVOJE

Kerpių (ypač lapiškųjų ir krūmiškųjų) arealai yra žinomi geriau, negu bet kurios kitos grybų grupės, tačiau vis dėlto daugelio jų paplitimas dar nėra visiškai aiškus, ypač neseniai aprašytų ar taksonomiškai problemiškų rūšių. Dauguma Lietuvoje augančių kerpių yra plačiai paplitusios rūšys, aptinkamos įvairiuose žemynuose abiejuose Žemės pusrutuliuose arba bent jau cirkumpoliariškai. Europinių, euroazijinių ar euroamerikinių lapiškųjų ir krūmiškųjų kerpių yra palyginti nedaug. Dauguma kerpių yra pliurizoninės rūšys, aptinkamos bent keliose gamtinėse zonose. Prie tokių rūšių priklauso dažnos kerpės, retų šioje grupėje kur kas mažiau negu dažnų. Siauro zoninio paplitimo rūšys beveik visos yra retos. Beveik visas kerpės, kurių arealas apima tik temperatinę zoną, galima priskirti prie retų (*Menegazzia terebrata*). Daugiausia rūšių, kurių paplitimas yra šiaurinis (arktinis borealinis ar borealinis) arba pietinis (temperatinis-mediteraninis) Lietuvoje yra retos, o kai kurios iš jų (arktinės borealinės) aptinkamos tik specifinėse augavietėse, antai *Umbilicaria polyphylla* žinoma galinių morenų riedulynuose. Dauguma kerpių rūšių yra indiferentiškos okeaniškumui, tačiau kai kurias galima priskirti prie subkontinentinių ar subokeaninių (pagal MOTIEJŪNAITĖ, 2002).

6. Kerpių nykimo priežastys ir apsauga

6.1. LIETUVOS RAUDONOSIOS KNYGOS KERPĖS

1984 metų Lietuvos raudonosios knygos (LRK) leidime nebuvo nė vienos saugomos kerpių rūšies. 1992 metais į knygą įrašyta 13 saugomų kerpių rūšių, o 2007 metais pateiktos jau 63 saugomos kerpių rūšys. Pagrindinės priežastys, lėmusios kerpių rūšių pagausėjimą paskutiniame Lietuvos raudonosios knygos leidime: 1) intensyvūs kerpių tyrimai Lietuvoje prasidėjo tik nuo 1989 metų; 2) surinkti išsamesni duomenys apie kerpių paplitimą mūsų krašte; 3) Lietuvoje vykdyti įvairūs Europos gamtosauginiai projektai paskatino atkreipti dėmesį į mažiau tirtus smulkius organizmus, kaip antai kerpės, samanės ir grybai.

Lietuvos raudonojoje knygoje kerpės priskiriamos keturioms retumo kategorijoms.



60 pav. *Solorina spongiosa* gniužulas

0 (Ex) kategorijai priklauso išnykusios arba galbūt išnykusios rūšys. Dabar šiai kategorijai priskiriama 12 kerpių rūšių, tarp kurių yra įvairių ekologinių grupių atstovų. Daugelis O (Ex) kategorijos rūšių Lietuvoje yra už arealo ribų, jų augavietės mūsų krašte yra tarsi atsiskyrusios arealo salelės. Apie tokių rūšių buvimą dažniausiai žinoma tik iš istorinių tyrimų šaltinių ir herbariumų pavyzdžių.

Viena iš O kategorijos kerpių yra akytoji solorina (*Solorina spongiosa*) (60 pav.).

Tai epigėjinė kerpė, auganti tundroje, alpinėje bei subalpinėje kalnų juostose ant molingo ir kalkingo dirvožemių, tarp samanų arba atvirose vietose. Lietuvoje buvo aptikta tik 1932 metais Trakų rajone, Akmenos ežero pakrantėje. Mūsų krašte šioms kerpėms nepakanka tinkamų augaviečių, be to, temperatinės zonos lygumų dirvožemiuose jos sunkiai konkuruoja su samanomis ir induočiais augalais.

1 (E) kategorijai priklauso nykstančios rūšys, kurios yra ties išnykimo riba ir kurias galima išsaugoti tik naudojant specialias apsaugos priemones. Šiai kategorijai priskiriama 30 kerpių rūšių, 73 % jų yra epifitinės, augančios ant senų me-

džių kamienų. I kategorijos epifitas yra skėtrioji briedragė (*Evernia divaricata*) (61 pav.), paplitusi spygliuočių miškų zonoje šiaurės ir kalnų regionuose. Skėtrioji briedragė auga ant senų lapuočių ir spygliuočių medžių kamienų. Šiuo metu žinoma tik viena šios rūšies populiacija Pietų Lietuvoje.



61 pav. *Evernia divaricata* gniužulas

Daugelio I kategorijai priskirtų rūšių paplitimas yra borealinis, piečiau jų aptinkama kalnuose. Lietuvoje šios rūšys yra už arealo ribų. Mūsų krašte šios rūšys žinomos ne tik iš istorinių šaltinių – dabar aptiktos 1–2 tokių rūšių augavietės. Daugelis jų įrašytos į gretimų šalių raudonuosius sąrašus. Didžiausią grėsmę tokių epifitinių rūšių išlikimui kelia miškų kirtimas, sausinimas, džiūstančių ir nudžiūvusių medžių šalinimas, senų miškų plotų išsklaidymas, klimato kaita.

2 (V) kategorijai priklauso pažeidžiamos rūšys, kurių populiacijų skaičius ir individų gausumas populiacijose sparčiai mažėja. Šiai kategorijai priskiriama 15 kerpių rūšių, dauguma jų yra epifitai, tačiau yra ir 4 epilitinės rūšys. 2 kategorijos epilitinių kerpių rūšių aptikta Šauklių (Skuodo rajonas) riedulyne. Didžiausią grėsmę joms kelia riedulių apaugimas krūmais, nustojus gyvulius. Pavyzdžiui, gūbriuotoji pūšliakerpė (*Lassalia pustulata*) paplitusi nuo borealinės zonos pietinės dalies iki paatogrąžio zonos. Jos biotopas yra silikatiniai riedulynai.

2 kategorijai taip pat priklauso senų miškų indikatorinės rūšys plačioji platužė (*Lobaria pulmonaria*) ir skylėtoji menegazija (*Menegazzia terebrata*), augančios senuose drėgnuose miškuose ant senų medžių kamienų. Prieš dešimtmetį buvo žinoma tik 18 plačiosios platužės radaviečių, o po svarbiausių miško buveinių inventorizacijos užregistruota 120 radaviečių. Nors radaviečių skaičius didelis, šios rūšies populiacijos labai jautrios ekologinių sąlygų pokyčiams ir gali greitai sunykti, todėl plačioji platužė priskirta 2 retumo kategorijai. Pagrindinė 2 kategorijos kerpių retumo priežastis – nedidelis biotopų skaičius ir spartus jų mažėjimas Lietuvoje.



62 pav. *Cladonia foliacea* gniužulas

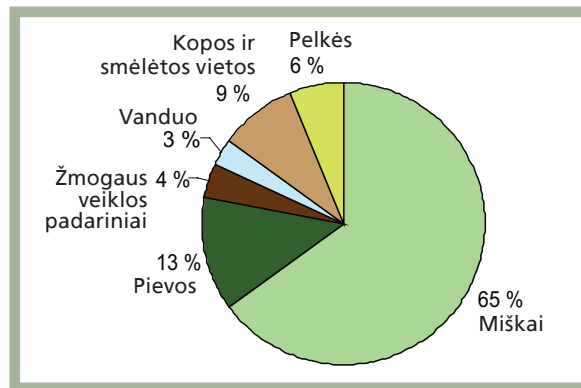
3 (R) kategorijai priklauso retos rūšys, kurių populiacijų yra mažai dėl jų biologinių savybių. Šiai kategorijai priskiriamos šešios kerpių rūšys

(trys iš jų yra epifitinės, dvi – epigėjinės ir viena – epiksilinė). Pavyzdys galėtų būti epigėjinė kerpė lakštuotoji šiurė (*Cladonia foliacea*) (62 pav.), auganti ant smėlio pajūrio kopose, rečiau smėlio sąnašynuose palei didžiąsias upes. Šios rūšies specifumas yra smėlėtas substratas ir jautrumas antropogeniniam poveikiui.

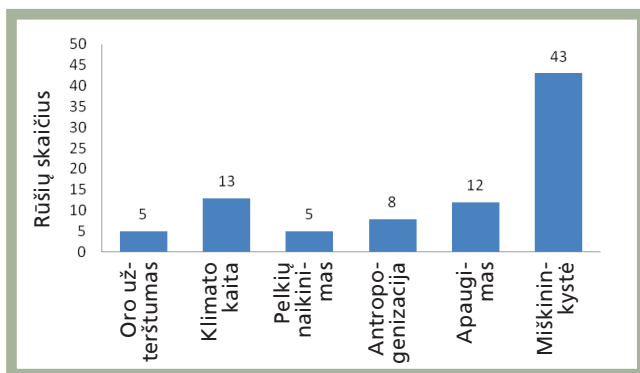
Iš 63 Lietuvos raudonojoje knygoje aprašytų rūšių šešiolikai (t. y. 25 % visų LRK rūšių) būdingas šiaurinis paplitimas, t. y. jos paplitusios arktinėje ir borealinėje zonose.

6.2. KERPIŲ NYKIMO PRIEŽASTYS

Lietuvos raudonosios knygos kerpių aptinkama įvairiose augavietėse (63 pav.). Dauguma šių kerpių auga miškuose ir tai sudaro 65 % visų LRK kerpių rūšių augaviečių. Toks didelis skaičius gali būti nulemtas intensyvių kerpių tyrimų įvairaus tipo miškuose. Mažiausiai LRK rūšių aptikta ant antropogeninio substrato, kuris Lietuvoje menkai tirtas. Jei išskirtume šiaurinio paplitimo LRK kerpių rūšis, tai šių rūšių visai nėra vandeninėse augavietėse ir žmogaus veiklos sukurtose augavietėse (ant tradicinių medienos dirbinių ar senuose parkuose).



63 pav. LRK kerpių rūšių augavietės (pagal MOTIEJŪNAITĖ & PRIGODINA LUKOŠIENĖ, 2008)



64 pav. Žinomos ir numanomos pagrindinės LRK kerpių rūšių nykimo priežastys (pagal MOTIEJŪNAITĖ & PRIGODINA LUKOŠIENE, 2008)

Pagrindinės Lietuvos raudonosios knygos kerpių nykimo priežastys apibendrintos 64 pav. Didžiausią žalą kerpėms daro netinkama miškininkystė. Lietuvoje miškai užima 30 % teritorijos, tačiau brandūs sudaro tik 9 % jų. Dažnai kertami brandūs miškai, kuriuose yra didžiausia bioįvairovė, nors tai yra nacionalinis ar regioninis parkas. Manoma, kad 67 % visų LRK rūšių nyksta dėl netinkamos miškininkystės. Kai kurios retos ir saugotinos kerpių rūšys prisitaikysios augti miškuose, kuriuose medžiai pasiskirstę ardaus ir yra specifinis kerpėms tinkamas mikroklimatas. Miškų retinimas, senų miškų plotų išskaidymas, miškų kirtimas, džiūstančių ir nudžiūvusių medžių šalinimas mažina oro drėgmę miškuose, todėl kerpės pradeda nykti dėl drėgmės stokos.

Antras svarbus kerpių nykimo veiksnys yra klimato kaita. Ypač ji svarbi arktinėms ir borealinėms rūšims, prisitaikiusioms augti atšiauraus klimato sąlygomis. Šis veiksnys, be abejo, yra hipotetinis, tačiau sunku kitaip paaiškinti *Peltigera aphthosa* ir *P. venosa* išnykimo Lietuvoje priežastis.

Akmenų apauginimas krūmais ir stambiais žoliniais augalais, nustojus ganyti gyvulius, yra neigiamas veiksnys epilitinėms kerpėms. Daugelis šių rūšių yra šviesamėgės, todėl augaviečių užpavėsinimas joms yra pavojingas.

Kerpių augavietės, populiacijos taip pat nyksta dėl antropogenizacijos ir urbanizacijos. Plečiantis miestams, užimamos naujos teritorijos, užstatomos vietovės, kuriuose auga retos kerpių rūšys, todėl daugelis kerpių savo populiacijų negali atkurti. Didelę žalą kerpių augavietėms daro smėlynų užsodinimas miškais, medinių tvorų dažymas. Kerpės yra ilgaamžiai organizmai, aktyvūs ištisus metus. Kitaip nei augalai, kerpės neturi kasmet žūvančių ar numetamų dalių, todėl tokiu būdu negali pašalinti organizme susikaupusių toksinių medžiagų. Kadangi kerpės neturi nei apsauginės kutikulės, nei žiotelių, į jas lengvai patenka dujos ir aerozoliai. Netgi kerpių išdžiūvimas, padedantis kerpei išgyventi sausros laikotarpiu, gali

būti pražūtingas, nes kenksmingų medžiagų tirpalai džiūdami pasiekia toksiškas koncentracijas.

6.3. KERPIŲ APSAUGA

Kerpių apsauga galima tik saugant augavietes, todėl labai svarbu nustatyti, kuriose iš jų turtingiausia ir vertingiausia lichenobiota. Daugiausia kerpių auga senuose plačialapių ir plačialapių kartu su eglėmis medžių miškuose, senuose šlapiuose juodalksnynuose, senuose parkuose, pajūrio kopose, galinių morenų riedulynuose.

Dažniausiai taikomos kerpių apsaugos priemonės:

1) nešalinti sausuolių ir nesusinti šlapių miškų; 2) šviesinimas aplink pavienius medžius (aplink pavienius didelius medžius, pavyzdžiui, medžius milžinus, iškertami mažesni medžiai ir krūmai); 3) eglių kirtimas (priemonė taikoma tada, kai biologinės vertybės priklauso nuo kitų rūšių medžių, o eglių gausa jas veikia neigiamai); 4) traką kirsti reikia teritorijoje, kurioje anksčiau augę pavieniai stambūs medžiai apžėlė krūmais; 5) apsaugos zonos nustatymas, pavyzdžiui, jeigu grėsmė kyla dėl galimų plynų kirtimų kaimynystėje.

6.4. RETOS KERPIŲ BENDRIJOS

Pagal sozologinį indeksą, kuris naudotas tiriant Lietuvos augalų bendrijų retumą (BALEVIČIENĖ ir kt., 2000), buvo įvertintos paprastojo ąžuolo epifitų bendrijos. Ant paprastojo ąžuolo kamienų konstatuotos keturių retų asociacijų bendrijos, kurios priskirtos dviem retumo kategorijoms.

II retumo kategorijai priskiriamos labai retos Lietuvoje bendrijos, kurios užima mažus plotus ir yra būdingos tik kokiam nors fiziniam geografiniam Lietuvos rajonui. Tokioms bendrijoms yra iškilusi reali grėsmė išnykti dėl ūkinės ir rekreacinės veiklos. Šiai retumo kategorijai priklauso trijų epifitų asociacijų bendrijos.

Asociacijos *Arthonietum pruinatae* Almb. 1948 bendrijos paplitusios Vakarų Europos atlantinėje dalyje. Lietuva yra šios asociacijos arealo rytiniame pakraštyje. Šiose bendrijose auga dvi LRK kerpių rūšys – *Bactrospora dryina* ir *Arthonia vinosa*, taip pat brandžių miškų indikatorinės rūšys *Arthonia arthonioides*, *A. byssacea* ir *Opegrapha sorediifera*. Asociacijos *Arthonietum pruinatae* bendrijos prierašios brandžių ąžuolų kamienams. Dabar Lietuvoje žinomos dvi šios asociacijos bendrijos radavietės Dūkštų ir Gustonių ąžuolynuose.

Asociacijos *Pertusarietum hemisphaericae* Almb. 1948 ex Klem bendrijos paplitusios Vakarų Europos atlantinėje dalyje. Lietuva yra šios asociacijos area-

lo rytiniame pakraštyje. Šiose bendrijose auga trys LRK kerpių rūšys: *Pertusaria flavida*, *P. hemisphaerica* ir *P. pertusa*. Asociacijos *Arthonietum pruinatae* bendrijos prierašios santykinai didelio kritulių kiekio augavietėms. Dabar Lietuvoje žinoma šios bendrijos radavietė Juodkrantės (Griekynės) ąžuolyne.

Asociacijos *Chaenothecopsidetum rubescentis* ass. nov. bendrijose auga visoje Europoje labai reta kerpė *Chaenothecopsis rubescens* ir LRK rūšis *Ramalina baltica*. Pagrindinis *Chaenothecopsis rubescens* rūšies ir bendrijų su šia rūšimi arealas yra Centrinės Europos žemyninėje dalyje, o Lietuva yra arealo rytiniame pakraštyje. Dabar žinoma viena šios bendrijos radavietė Ažuolijos miške.

III retumo kategorijai priskiriamos retos Lietuvoje bendrijos, kurioms kyla didelė grėsmė dėl ūkinės ir rekreacinės veiklos. Šiai retumo kategorijai priskirtos vienos asociacijos bendrijos.

Asociacijos *Lobarietum pulmonariae* Hil. 1925 bendrijos paplitusios visoje Europoje ir beveik visur yra saugomos. Šios asociacijos bendrijose auga dvi LRK kerpių rūšys *Lobaria pulmonaria* ir *Peltigera horizontalis*, taip pat senų miškų indikatorinės rūšys *Bacidina brandii*, *Anomodon attenuatus*, *A. longifolius* ir *Neckera pennata*. Asociacijos *Lobarietum pulmonariae* bendrijos yra prierašios brandiems miškams. Dabar šios bendrijos konstatuotos Ažuolijos, Varnikų ir Dūkštų ąžuolynuose.

Paminėtos retos rūšys ir retos epifitų bendrijos buvo aptiktos įvairaus gamtosauginio statuso saugomose teritorijose, kurios skirtos biologinei įvairovei išsaugoti. Tačiau kartais ir saugomose teritorijose (nacionaliniuose ar regioniniuose parkuose) kertami brandūs miškai, pasižymintys didžiausia retų ir saugomų kerpių įvairove, vykdoma ūkinė veikla ir neribojama lankytojų veikla, žalinga daugeliui retų rūšių ir buveinių.

Retų rūšių ir tokių rūšių bendrijų apsaugos strategijos pagrindas yra pačių buveinių kaip specifinių gamtinių sistemų išsaugojimas ir tolesni bioįvairovės tyrimai.

LITERATŪRA

PAGRINDINĖ REKOMENDUOJAMA LITERATŪRA

- APTROOT A., SEAWARD M., SPARRIUS L., 2009: Biodiversity and Ecology of Lichens. – J. Cramer Verlag.
- HERTEL H., 2004: Contributions to Lichenology. – Stuttgart.
- HAWKSWORTH D. L., HILL D. J., 1984: The Lichen-Forming Fungi. – Glasgow.
- MOTIEJŪNAITĖ J., 2002: Lapiškosios ir krūmiškosios kerpės (Lietuvos grybai XIII). – Vilnius.
- NASH T. H., RYAN B. D., GRIES C., 2004: Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. – Lichens Unlimited Arizona State University.
- NASH T. H., 2008: Lichen biology. – Cambridge University Press.
- PURVIS W., 2000: Lichens. – London.

PAPILDOMA REKOMENDUOJAMA LITERATŪRA

- PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., NAUJALIS J., 2001: Methods used to study epiphytic lichen communities in oakwoods of Lithuania. – *Biologija*, **2**: 102–104.
- PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., 2001: *Lobarion* Community in Varnikai oak-wood (SE Lithuania). – In: Proceedings of the First Russian Lichenological Field Meeting: 306–309. – Apatity.
- PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., NAUJALIS J. R., 2006: Principal interrelationships among the epiphytic communities on common oak (*Quercus robur* L.) trunks in Lithuania. – *Ekologija*, **2**: 21–25.
- PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., 2006: Kriptogamų sociologiniai tyrimai. – In: Mokslas gamtos mokslų fakultete. Ketvirtosios mokslinės konferencijos, vykusios 2006 m. lapkričio 23–24 d., pranešimai. – Vilnius.
- PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., NAUJALIS J. R., 2007: Structure of epiphytic lichen communities on common oak (*Quercus robur* L.) in Lithuania. – *Botanica Lithuanica*, **13 (3)**: 159–170.
- MOTIEJŪNAITĖ J., PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., 2008: “Northern” lichen species in Lithuanian Red Data Book – In: Proceedings of the international field meeting “Lichens of boreal forests” and the Fourth Russian Lichenological Field Meeting, 136–141.
- PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., NAUJALIS J. R., 2009: Rare lichen associations on common oak (*Quercus robur*) in Lithuania. – *Biologia*, **64/1**: 48–52.

KERPIŲ EKOLOGIJOS PASKAITŲ KONSPEKTE CITUOJAMA LITERATŪRA

- BALEVIČIENĖ J., BALEVIČIUS A., GRIGAITĖ O., PATALAUSKAITĖ D., RAŠOMAVIČIUS V., SINKEVIČIENĖ Z., STANKEVIČIŪTĖ J., 2000: Lietuvos raudonoji knyga. Augalų bendrijos: 13–15. – Vilnius.
- BARKMAN J. J., 1958: Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. – Assen.
- BERGER F., TÜRK R.: 1995: Die Flechtenflora im unteren Rannatal (Mühlviertel, Oberösterreich, Österreich). – Beitr. Naturk. Oberösterreichs, **3**: 147–216.
- FABISZEWSKI J., 1968: Porosty Snieznika Klodzkiego i gor Bielskich. – Monographiae botanicae, **27**: 3–111.
- FALTYNOWICZ V., 1994: Propocycja klasyfikacji porostow synantropijnych. Wprowadzenie do dyskusji. – Porosty apofityczne jako wynich antropopresji, 21–30. – Bolestraszyce.
- HAWKSWORTH D. L. 1982: Secondary fungi in lichen symbioses: parasites, saprophytes and parasymbionts. – Journal of the Hattori Botanical Laboratory, **52**: 357–366.
- VAN HERK C. M., APTROOT A., DOBBEN H. F., 2002: Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. – Lichenologist, **34** (2): 141–154.
- JAMES P. W., HAWKSWORTH D. L., ROSE F., 1977: Lichen Communities in the British Isles: A Preliminary Conspectus. – In: SEAWARD M. R. D. (ed.), Lichen ecology, **10**: 295–413.
- KLEMENT O., 1955: Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. – In: ROHTMALER W., SCAMONI A. (eds.), Beiträge zur Vegetationskunde, **1**: 5–194. – Berlin.
- LAWREY J. D., DIEDERICH P., 2003: Lichenicolous Fungi: Interactions, Evolution, and Biodiversity. – Bryologist, **106** (1): 80–120.
- MATTICK F., 1937: Flechtenvegetation und Flechtenflora des Gebietes der Freien Stadt Danzing. – Bericht. Westpr. Bot. – Zool. Ver., **59**: 1–54.
- MOTIEJŪNAITĖ J., 2002: Lapiškiosios ir krūmiškiosios kerpės (Lietuvos grybai XIII). – Vilnius.
- MOTIEJŪNAITĖ J., PRIGODINA LUKOŠIENĖ I., 2008: “Northern” lichen species in Lithuanian Red Data Book. – In: Proceedings of the international field meeting “Lichens of boreal forests” and the Fourth Russian Lichenological Field Meeting, 136–141.
- NASH T. H., RYAN B. D., GRIES C., 2004: Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. – Lichens Unlimited Arizona State University.
- OCHSNER F., 1927: Studien über die Epiphyten-Vegetation der Schweiz. – Jahrb. St. Gallischen Naturw. Gesellsch., **63**: 1–106.
- OCHSNER F., 1974: Morfologija, sistematika i geografičeskoje rasprostraneniye. Opredelitel lišainikov SSSR. T. 2. – Leningrad.
- PURVIS W., 2000: Lichens. – London.
- TIBELL L., 1999: Calicioid lichens and fungi. – Nordic Lichen Flora, **1**: 20–94.
- TÜRK R., WITTMANN H., 1986: Die bunte Welt der Flechten – eine Einführung. – Biologiezentrum Linz/Austria, 5–25.
- WIRTH V., 1995: Die Flechten Baden Württenbergs. T. 1–2. Stuttgart.

Ingrida
PRIGODINA
LUKOŠIENĖ

KERPIŲ
EKOLOGIJOS
p a g r i n d a i
Paskaitų konspektas

Viršelio dailininkė *Audronė Uzielaitė*
Kalbos redaktorė *Gražina Indrišiūnienė*
Maketuotoja *Nijolė Bukantienė*

Išleido Vilniaus universitetas
Universiteto g. 3, LT-01513 Vilnius

