

DAUGAVPILS UNIVERSITY
INSTITUTE OF LIFE SCIENCES AND TECHNOLOGY
DEPARTMENT OF BIOSYSTEMATICS

ROLANDS MOISEJEVS

**Lichens and allied fungi in Latvia,
with emphasis
on dead wood-dwelling species in post-harvest dry pine forests**

Thesis summary
for Obtaining the Doctoral Degree (Ph.D.) in Biology
(branch: Botany)

Supervisor:
Dr. biol., Senior Researcher Jurga Motiejūnaitė
Co-supervisor:
PhD, Senior Researcher Piret Lõhmus

DAUGAVPILS, 2022

Department of Biosystematics, Institute of Life Sciences and technology, University of Daugavpils, Latvia.

Type of work: doctoral thesis (a set of publications) in biology, the branch of botany.

The thesis was performed at University of Daugavpils in 2015 – 2020 and was supported by the European Social Fund within the project No.2013/0016/1DP/1.1.1.2.0/APIA/VIAA/055, and the FLPP project “Bryophyte and lichen successional and spatial patterns in deciduous forests” (Nr. lzp-2020/1-0314).

Darba forma/Type of work: Promocijas darbs (zinātnisko publikāciju kopa) Bioloģijas nozarē, Botānikas apakšnozarē.

Promocijas darba zinātniskais vadītājs/Supervisor and Co-supervisor:

Supervisor: Dr. Jurga Motiejūnaitė (Nature Research Centre, Lithuania)

Co-supervisor: PhD Piret Lõhmus (University of Tartu, Estonia)

Darba recenzenti/Opponents:

prof., *Dr.biol.*, Guntis Brūmelis (Latvijas Universitāte);

sekcijas vadītājs, *Dr.biol.*, Volker Otte (Senckenberga Dabas vēstures muzejs, Vācija);

prof., *Dr.biol.*, Arvīds Barševskis (Daugavpils Universitāte).

Promocijas padomes priekšsēdētājs/The head of the Promotion Council: Dr.biol., prof., akad. Arvīds Barševskis

Darba aizstāvēšana notiks: Daugavpils Universitātes Bioloģijas zinātņu nozares promocijas padomes atklātā sēdē 2022. gada 22. novembrī, plkst. 11:00, tiešsaistē ZOOM platformā.

Ar promocijas darbu un tā kopsavilkumu var iepazīties Daugavpils Universitātes bibliotēkā, Parādes ielā 1, Daugavpilī (Latvija) un Daugavpils Universitātes internet mājas lapā www.du.lv.

Atsauksmes sūtīt: Promocijas padomes sekretārei, Parādes iela 1A, Daugavpils, Latvija, LV-5401; mob. +371 260 02 593, e-pasts: jana.paidere@du.lv

Padomes sekretāre: Dr.biol. Jana Paidere, Daugavpils Universitātes pētniece.

LIST OF ORIGINAL PAPERS

This thesis is based on the following papers, which are referred to in the text by their Roman numerals. Original papers are reproduced with permissions from the publishers.

- I. **Moisejevs R.**, Motiejūnaitē J., Lõhmus P. 2019. Lichen assemblages on Scots pine stumps and fine woody debris in hemiboreal post-harvest sites: the impact of site age and green tree retention. *Nova Hedwigia* 109: 247–266. DOI: 10.1127/nova_hedwigia/2019/0533
- II. Motiejūnaitē J., Chesnokov S.V., Czarnota P., Gagarina L.V., Frolov I., Himelbrant D., Konoreva L.A., Kubiak D., Kukwa M., **Moisejevs R.**, Stepanchikova I., Suija A., Tagirdzhanova G., Thell A., Tsurykau A. 2016. Ninety-one species of lichens and allied fungi new for Latvia with a list of additional records from Kurzeme. *Herzogia* 29, 143–163.
- III. **Moisejevs R.** 2017. New lichens and allied fungi for Latvia. *Folia Cryptogamica Estonica* 54: 9–12.
- IV. **Mosejevs R.** & Degtjarenko P. 2017. Four species of saxicolous lichens new for Latvia. *Botanica Lithuanica* 23(1): 68-70.
- V. **Moisejevs R.**, Degtjarenko P., Motiejūnaitē J., Piterāns A. and Stepanova D. 2019. New lichens and lichenicolous fungi of Latvia, including the first comprehensive list of lichenicolous fungi. *Lindbergia* 42: linbg.01119.
- VI. Degtjarenko, P. & **Moisejevs, R.** 2020. Revision of the genus *Cetrelia* (Lichenized Ascomycota) in Latvia. *Botanica*. 26 (1): 88-94.
- VII. **Moisejevs, R.** 2015. Some new to Latvia lichens and allied fungi. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis* 15 (2): 285 – 292.

The author's contribution (%) to the papers:

	I	II	III	IV	V	VI	VII
Original idea	50	10	100	75	75	75	100
Study design	30	-	-	-	-	-	-
Data collection	100	10	90	80	20	30	90
Data analysis	50	10	100	75	75	40	100
Manuscript preparation	50	10	100	75	75	30	100

The order of the authors' names doesn't reflect their involvement in the paper except papers IV and VI.

CONTENTS

1. INTRODUCTION	5
1.1. Actuality, novelty and aims of the study	5
2. MATERIALS AND METHODS	7
2.1. Background study of lichen diversity	7
2.2. Lichen assemblages on dead wood in dry boreal post-harvest stands	8
2.2.1. Assessment of functional traits	9
2.3. Statistical data analysis	9
3. RESULTS	10
3.1. Background study of lichen diversity	10
3.2. The revision of genus <i>Cetrelia</i> in Latvia	10
3.3. Lichen richness on dead wood in post-harvest sites	11
3.4. Lichen assemblage composition on stumps and FWD in post-harvest sites	12
3.5. Distribution of lichen functional traits in post-harvest sites	13
4. DISCUSSION	14
4.1. Contributions to the knowledge on lichen and allied fungi biota of Latvia	14
4.2. Lichens in post-harvest sites	16
4.2.1. Lichen assemblages on stumps and importance of stumps as lichens habitat	17
4.2.2. Lichen functional traits on stumps	19
4.2.3. Fine woody debris	22
4.2.4. Forest management and lichens	23
SUMMARY AND CONCLUSIONS	25
ACKNOWLEDGEMENTS	27
REFERENCES	28

1. INTRODUCTION

Forests of Northern Europe have drastically changed in the past century due to intensive forest management (Esseen et al., 1997; Siitonen, 2001). Young and mid-age forest stands have become more frequent in modern forest landscapes of Northern Europe (UNECE & FAO 2011, Vilén et al. 2012). Such forests differ from natural or old-growth forest ecosystems by having reduced quantity and variability of microhabitats (e.g. snags, logs, old trees etc.) (e.g. Lõhmus & Kraut 2010), and by disturbed microclimatic conditions.

To reduce negative impacts of logging on biodiversity loss and to ensure sustainable forest management policies, and comply with forest certification standard criteria like FSC (Forest Stewardship Council) and PEFC (Programme for the Endorsement of Forest Certification), different management practices have been applied. Retention of live trees (i.e. green tree retention) and dead wood structures in cut sites is one of the most frequently applied practices in northern Europe (Gustafsson et al. 2010, 2012).

It can be expected that dead wood legacies may provide species rich epixylic lichen assemblages during the first post-harvest decade both in boreal and hemiboreal regions of North-Europe (Caruso & Rudolphi 2009, Runnel et al. 2013). However, the difference in wood dwelling lichen assemblages and/or species composition between stands in boreal and hemiboreal regions may differ (e.g., for burned forests see Lõhmus et al. 2018).

Forest logging is one the biggest threats for biodiversity. The biota of lichens and allied fungi of Latvia is one of the least studied among Northern European Countries, at the same time the pressure of forest management activities, such as logging, on wood dwelling lichen species has never been studied in Latvia. Therefore, neither true biodiversity of wood-inhabiting lichens is known, nor there is any data on what forest management measures in production forests would be best to maintain the diversity of lichen biota in Latvia.

1.1. Actuality, novelty and aims of the study

Compared to the neighboring countries (see 1.1 in thesis), the diversity of lichens and allied fungi in Latvia is understudied. Therefore, the **first aim** was to increase the general knowledge about the assemblages of lichens and allied fungi in Latvia (**II–VII**), especially the knowledge on wood-inhabiting species (**I–III**, pro parte).

The **second aim** was to revise genus *Cetrelia* in Latvia, based on thin layer chromatography (TLC) method, because it includes species having similar morphology, but form chemotypically diverse complex (**VI**). The genus has high conservation importance in Latvia and Northern Europe, as all *Cetrelia* species are known to be rare and threatened in all Northern European countries where the species are found.

The **third aim** of the study was to explore the effects of sustainable activities in forest management system (i.e. green tree retention) on lichen species assemblages and species richness in various habitat types (**I**). More specifically, the aim was to describe lichen assemblages on pine dead wood structures (stumps, fine woody debris (FWD), snags and logs) in post-harvest 4–6 and 9–11 yr. old dry boreal pine stands in Latvia (**I**) and to find, a) what type of substrata and stand-scale characters are related to the lichen species richness and composition on pine dead wood legacies (**I**), and b) whether the functional traits of lichens and allied fungi on stumps in post-harvest 4–6 and 9–11 yr. old dry boreal pine stands differ (**in current thesis**).

Statements to be defended:

- Lichen diversity of Latvia requires modern treatment and data supplementation;
- Green tree retention level and age since cut in cut-over sites have impact on stump-dwelling and fine woody debris inhabiting lichen species richness;
- Particular lichen functional trait composition on stumps is changing along the time during the first decade after forest harvest.

Tasks of the study:

- Targeted lichen species diversity research in pre-selected areas to reveal existing lichen data deficiency;
- The revision of the lichen genus *Cetrelia* in Latvia;
- The lichen data collection in post-harvest 4–6 and 9–11 yr. old dry boreal pine stands in Latvia;
- The description of lichen assemblages on pine dead wood structures (stumps, FWD, snags and logs) in post-harvest 4–6 and 9–11 yr. old dry boreal pine stands in Latvia;
- The determination of the collected specimens using adequate lichenological methods applied for species determination.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Background study of lichen diversity

In order to establish general knowledge level of the diversity of lichen and allied fungi diversity and to check the frequency of forest species, several types of habitats (forests, rocks and outcrops, wooded meadows, tree alleys and parks, mires, etc.) were studied in preselected sites (see Fig. 1, and Fig. 2 in thesis). In every studied habitat lichens and allied fungi were recorded on all substrata up to 2 meters above the ground. All noteworthy (e.g. Red-listed, protected, rare, and previously unknown from Latvia) lichen species were recorded. For species which cannot be determined in field, herbaria material was also collected. All lichen records collected by non-professional lichenologists were verified by author of thesis via visiting locations, and/or identification of collected herbaria material. All noteworthy lichen records are stored in The Nature Data Management System called “OZOLS”, maintained by Nature Conservation Agency (under Ministry of Environmental Protection and Regional Development of the Republic of Latvia).

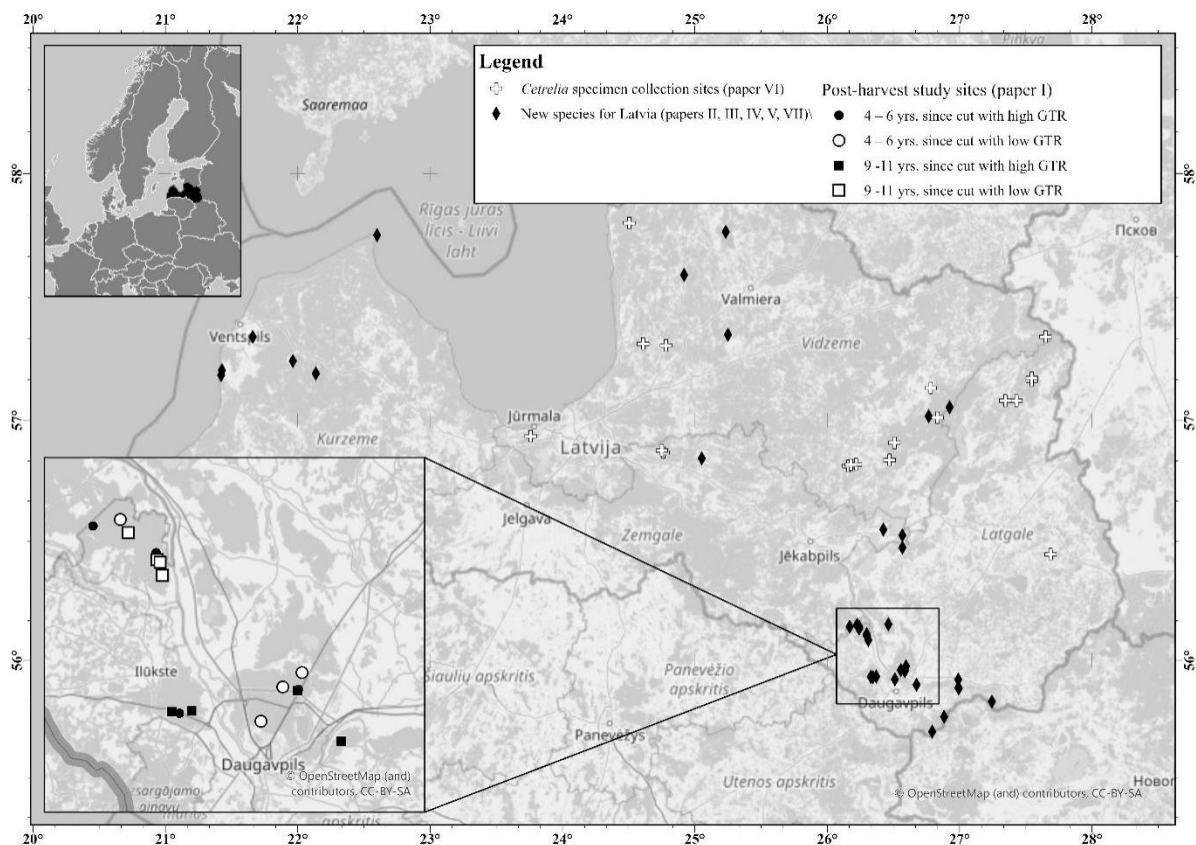


Figure 1. Visited sites where new species for Latvia were recorded (Papers II, III, IV, V and VII), and *Cetrelia* specimen collection sites (from Paper VI). The zoomed map presents study sites of the study I.

Spot-test reactions of thalli were checked with sodium hypochlorite solution (commercial bleach) (C) and/or 10% KOH solution (K) in field. At the laboratory, lichens were identified following standard lichenological methods. For the specimens, requiring secondary metabolite examination thin layer chromatography (TLC) was employed (Orange et al. 2001). The collected specimens are stored in the lichenological herbarium of the University of Daugavpils (DAU).

The revision of genus *Cetrelia* in Latvia was based on herbarium material collected in territory of Latvia from 1957 to 2018 and stored in the lichenological herbarium of Daugavpils University (DAU) and the University of Latvia (RIG). All specimens were examined by TLC. Localities of the specimens were transcribed from the labels and distribution maps of *Cetrelia* species were created using ESRI ArcGIS pro 2.3. (ESRI 2011).

2.2. Lichen assemblages on dead wood in dry boreal post-harvest stands

The study of lichen assemblages (I) in dry boreal post-harvest sites was performed in the SE part of Latvia, in the hemiboreal forest zone (according to Ahti et al. 1968). The study sites were selected from *Vacciniosa* type (Bušs 1976). The study sites were selected in 2.5–9 ha size retention-cut stands situated outside of protected areas (Fig. 2, zoomed map).

Among the study sites, four treatment types were designated, based on combinations of time since harvest (4–6 and 9–11 years) and green tree retention level (“high”, 14–20 trees per ha or 30–40 m³/ha, and “low”, ≤6 trees per ha or ≤12 m³/ha). Each of the four treatment combinations (hereafter as “treatment type”) was represented by four sites, 16 sites in total. All sites were standardized to 2.5 ha in size, with 30 m wide buffer zones on each side. In all stands pine saplings have been planted, and all stands were state-owned. Total lichen sampling from woody structures per site were performed from two FWD plots (2 × 8 m) and 4–6 stumps selected along sampling transects and from 1–2 logs and 1–2 snags selected arbitrary over the whole study site. Lichen identification was performed employing same methods as described in the subchapter 2.1

2.2.1. Assessment of functional traits

For each lichen and allied fungi species found on the stumps (Paper I), ten functional trait types among morphological, anatomical, chemical and reproduction traits were assessed. The information related to these traits was obtained from key-books, taxonomic literature and literature about lichen compounds (Smith et al. 2009; Wirth et al. 2013; Tibell 1999; Thell & Moberg 2011; Jørgensen et al. 2007; Ahti et al. 2013; Nguyen et al. 2013).

2.3. Statistical data analysis

In the Paper (I) the number of sampled logs and snags among the sites was insufficient for statistical analysis, but the difference of functional area of stumps and volume of coarse woody debris (CWD) and FWD across four treatment combinations were tested with a one-way Welch ANOVA with Games-Howell post hoc analysis (before the analysis two outliers were removed to achieve normal distributions for each treatment). Homogeneity of variances was violated, as assessed by Levene's Test of Homogeneity of Variance ($p < 0.001$). General linear models (GLMs) were used to study the effects of post-harvestage and green tree retention level on total and mean lichen species richness on stumps and on FWD per site.

The fixed factors were age of cut sites (4–6 and 9–11 yr. since cut) and green tree retention (GTR) level (≤ 6 trees/ha as “low” and ≥ 14 trees/ha as “high”). Two un-correlated variables were also included per each model: for models (1) and (2) variables average stump functional area and average stump diameter per site, and for model (3) variables volume of FWD and CWD. GLMs were run initially including all factors and interaction between site age and GTR level. Non-significant factors were removed from the model manually one by one, commencing with the least significant factor. Difference of lichen assemblage composition among treatment types (depending on site age and GTR level) were studied for 1) stumps (full unit), 2) stumps vertical and horizontal surfaces separated, and 3) FWD. A multi-response permutation procedure (MRPP) was used to test if Sørensen (Bray-Curtis) dissimilarities among predefined groups exceed those resulting from random assignment of sample units to those classes, and it has the advantage of not requiring distributional assumptions that are seldom met with ecological assemblage data. To correct the p-values for multiple comparisons, a Bonferroni correction was applied.

For functional traits the assumption of data distribution was assessed by the Shapiro-Wilk test and inspection of the normal Q-Q plots. The assumption of homogeneity of

variance was tested by the Levene's test. The two-way ANOVA or aligned ranks transformation ANOVA (depending on inspection of assumption) was conducted to determine whether there is an interaction effect between two independent trait variables (age since cut and trait type) on a continuous dependent variable (species number). Descriptive statistics presented as mean \pm standard deviation if data met the assumptions of normal distribution and equality of variance, whereas the median is presented if those assumptions were violated.

3. RESULTS

3.1. Background study of lichen diversity

Altogether 69 new lichen and 47 allied fungi species were registered and reported as new for Latvia during the 6-year period (2015 – 2020) of lichen diversity studies presented in the thesis (I-VII);). Of these ca. 20% of species were found and/or identified by author of thesis.

Ninety of 116 newly recorded species were found in forest habitats, 14 species in parks/wooded meadows and roadside alleys, eight on rocks and outcrops and four species in disturbed/ruderal habitats (mainly on soil). Most of newly reported taxa were epiphytic and epixylic lichens, but the number of lichenicolous fungi (37 species) was notable too.

According to The Nature Data Management System "OZOLS", 1842 records of 41 noteworthy lichen species were collected in 6-year period (2015-2020), and 754 records of 37 noteworthy lichen species were verified by author of the thesis (Anonymous 2021). About 2000 herbarium units which represent 227 species of lichens and allied fungi are collected and positioned in lichenological herbarium of Daugavpils University (DAU).

3.2. The revision of genus *Cetrelia* in Latvia

In total, 98 specimens (collected between 1957 and 2018) were examined from RIG and DAU herbarium collections. Of these 19 specimens were found by author of thesis. From the examined specimens *Cetrelia cetrarioides* and *C. olivetorum* accounted for 43% and 42% while *Cetrelia monachorum* appears to be the rarest – with 15% of the examined specimens. In this study, *Cetrelia monachorum* was reported for the first time for Latvia. The studied specimens of genus *Cetrelia* mostly were found on *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, *Quercus robur* and less frequently (7% of specimens) on *A. incana*, *Betula pendula*, *Corylus avelana*, *Padus avium* and *Picea abies* (VI).

3.3. Lichen richness on dead wood in post-harvest sites

Fifty-four species of lichens and allied fungi were recorded in young regenerated *Vacciniosa* forest type from all sampled substrata types (FWD, snags, stumps, logs) from 16 study sites (detailed list see in Appendix 1 Paper I). Three species were recorded for the first time in the country, namely, *Calicium trabinellum*, *Pycnora sorophora* and *Scoliciosporum sarothamni* (I, III). Stumps (n = 64) were inhabited by 48 species. FWD (n = 32 subplots) was inhabited by 43 species. On snags (n = 9) 27 species were recorded, and on logs (n = 24) 44 species. One Red-listed lichen in Latvia – *Cladonia parasitica* – was found in seven sites (all 9–11 yr. post-harvest), growing on horizontal surfaces of stumps and logs (I). Stump characteristics varied only slightly among cut site treatments; also volumes of FWD and CWD were relatively low and similar among site treatments ($p = 0.454$ and $p = 0.876$, respectively; Appendix 2 in Paper I).

Based on the final GLM model, the total and mean species richness on stumps depended on cut site age (higher richness in 9–11 yr. sites) and on GTR level (higher richness in sites with “high” GTR level; Table 2 in Paper (I), Fig. 2 A). The interaction between age and GTR level, as well as stump-scale variables (average stump functional area and diameter per site) were non-significant. Any of tested variables had no significant impact on FWD total species richness (Results in Paper (I); Fig. 2 B).

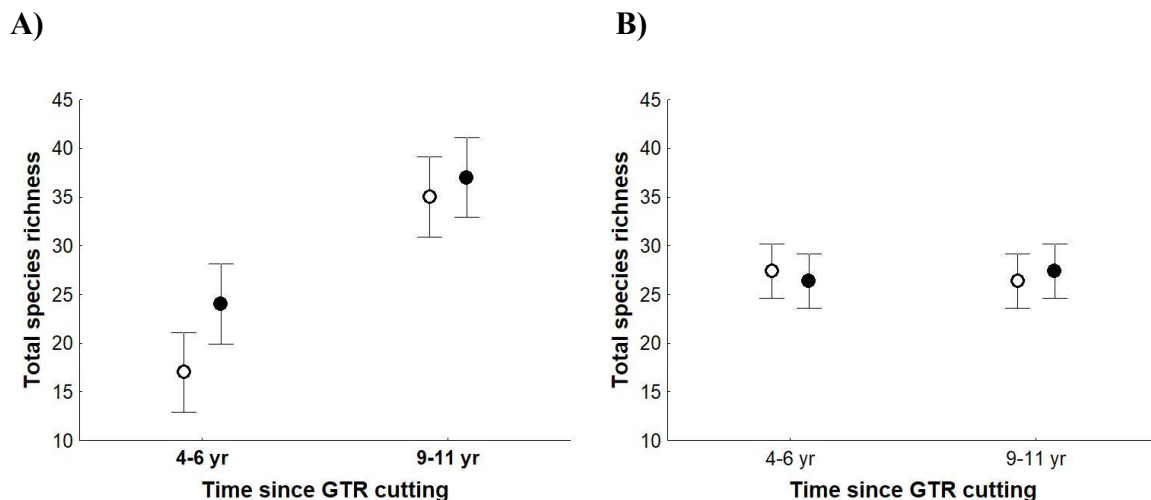


Figure 2. Total species richness on pine stumps(A) and fine woody debris (B) on 4–6 and 9–11 yr. post-harvest sites with low (≤ 6 trees/ha; open symbol) and high (≥ 14 trees/ha; filled symbol) green tree retention (GTR) level. For each treatment of post-harvest sites 16 stumps and eight 2x8m subplots for fine woody debris were surveyed.

3.4. Lichen assemblage composition on stumps and FWD in post-harvest sites

Lichen assemblages on stumps differed between age groups of cuts within the same GTR level (MRPP test; $A = 0.2$ and 0.4 , $p = 0.006$ for both) and between high and low GTR level sites of the same age ($A = 0.2$, $p = 0.007$ for both). Such groupings were slightly visible in the NMS ordination (Fig. 3 A). Among tested environmental variables average functional area of the stump correlated with the second ordination axis ($r^2 = 0.24$). Lichen assemblages on FWD differed between age groups of cuts within the same GTR level ($A=0.1$, $p=0.01$ for both cases), but high and low level GTR sites had similar assemblages within the same cut age (for 4–6 yr. cut sites $A=0.05$, $p=0.06$ and for 9–11 yr. sites $A=0.04$, $p=0.10$). This pattern is visible also on NMS graph (Fig. 3 B) and none of the tested environmental variables (volume of FWD and CWD) correlated with ordination axes ($r^2 < 0.2$).

Similar assemblage patterns (age difference and dependence on GTR level) emerged also if stump vertical and horizontal surfaces were analyzed separately ($A=0.1–0.2$, $p=0.02–0.01$). In addition, vertical and horizontal surfaces differed from each other within the age \times GTR level treatment (MRPP test $A=0.2–0.5$, $p=0.01$; Fig. 3 B). Focus on horizontal stump surface only (as the case of post-harvest colonization) showed clear difference of assemblages between 4–6 yr. and 9–11 yr. cut sites both on wood and on cut bark around the stump ($A=0.5$, $p<0.001$). Focus on assemblages on wood only revealed the difference between horizontal and vertical surfaces of stumps both on 4–6 yr. ($A=0.4$, $p<0.001$) and 9–11 yr. ($A=0.3$, $p<0.001$) cut sites.

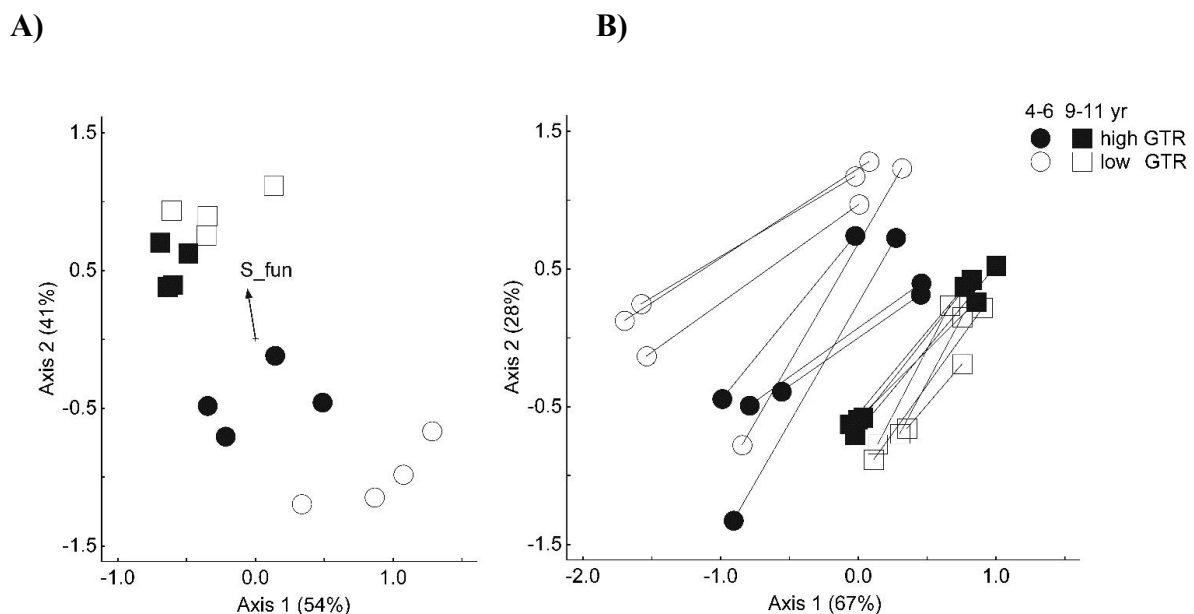


Figure 3. Total composition of lichen species assemblages on pine stumps (n = 4 stumps per site) on young and old (4-6 and 9-11 years, respectively) post-harvest sites with high (14-25 trees/ha) and low (≤ 6 trees/ha) green tree retention (GTR) level (A). Vector on the graph indicates that functional area of stumps (i.e. stump area not covered by bryophytes, S_fun) is related to the second ordination axis. Graph (B) illustrates lichen assemblages separately on vertical and horizontal surfaces of pine stumps (joint symbols on the left and right, respectively).

3.5. Distribution of lichen functional traits in post-harvest sites

Among lichenized species the dataset for functional trait analysis included only chlorolichens (i.e. no species with cyanobacteria or trentepohlioid algae) and dominated species with thallus that had grey or green to greenish grey colour; most of lichenized species contained also acetone soluble lichen secondary compounds. Prevailing reproduction types within the dataset of stump inhabiting species was vegetative. Among sexually dispersing species spore traits did not vary: most had one-celled spores and species with hyaline spores dominated over species with coloured spores, species with smooth surface and medium sized spores were more common (10-20 μ).

Based on results of Two-way ANOVA, the distribution of trait characteristics within trait types “Thallus type”, “Thallus colour” and “UV substances” differed between young (4–6 yr.) and old (9-11 yr.) post-harvest sites (($F_{(2,42)} = 9.921$, $p < 0.001$, $F_{(3,56)} = 11.338$, $p < 0.001$ and $F_{(1,28)} = 26.468$, $p < 0.001$ respectively)). Based on Tuckey’s HSD Post Hoc test, old sites presented higher mean richness of species with crustose and fruticose thallus ($p < 0,001$; Fig. 4 A), species having greenish to greenish grey and yellowish green thallus colour ($p < 0,01$; Fig. 4 B) and species with UV-protective substances ($p < 0.001$; (Fig. 8 B in thesis).

A)

B)

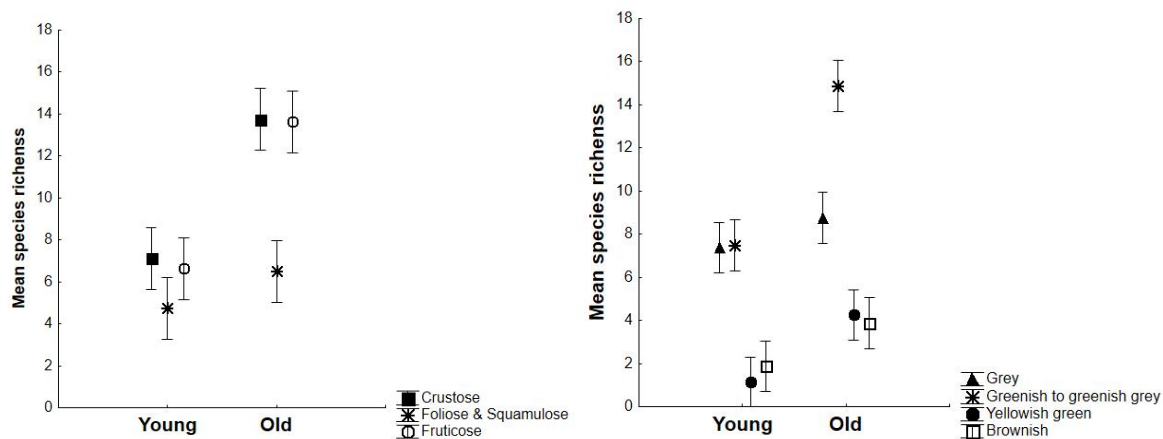


Figure 4. Mean species richness (with standard error) of different thallus type (A) and thallus colour (B) traits on stumps in 4–6 and 9–11 yr. post-harvest sites. Sample sizes see Table 3 in thesis.

4. DISCUSSION

4.1. Contributions to the knowledge on lichen and allied fungi biota of Latvia

The total number of lichen and allied fungi species known in territory of Latvia increased by 116 taxa in 6-year period of the author's (co-)studies (I-VII). At present, the total biota of lichens and allied fungi counts ca. 700 species in Latvia. Most of newly recorded species are epiphytic and epixylic lichens – species associated mainly with old-growth forest habitats. Current contributions also indicate the lack of research for certain species groups in Latvia – e.g. wood dwelling lichens, lichenicolous fungi, saprobic calicioid species, saxicolous lichens etc. (Papers II-V and VII). Out of newly recorded species, several species of lichens are potentially rare and perhaps threatened. Such species like *Chaenotheca laevigata*, *Cetrelia monachorum*, *Microcalicium ahlneri*, *Parmelia submontana*, are associated with old-growth forests, which are declining in all Baltic countries. *Dermatocarpon miniatum* and *Pilophorus cereolus* grow in unpolluted streams and on undisturbed boulders and sandstones, an infrequent habitat type in the eastern Baltic region. All above mentioned species are rare in Estonia and Lithuania, and considered as threatened (Lõhmus et al. 2019; J. Motiejūnaitė pers. comments). On the other hand, some of newly recorded lichen allied fungus species like *Leptorhaphis epidermidis*, *Ochrolechia microstictoides*, *Pycnora sorophora*, *Clypeococcum hypocenomycis* and *Sarea difformis* are probably overlooked in Latvia.

Most of newly recorded species were collected and/or identified by visiting lichenologists (co-authors of Papers II and V), which is expectable, and demonstrates the

importance of foreign specialist involvement with specific knowledge on particular lichen groups. For example, the lichenological meetings with field visits, carried out in Baltic countries in previous years, bring together professionals and amateurs, and it notably raise the knowledge about biodiversity of the region (Motiejūnaitė & Piterāns 1998; Motiejūnaitė et al., 2006; Motiejūnaitė et al. 2012; Paper II; Suija et al. 2020; etc.).

The general knowledge on several Red-listed, protected, and rare lichen species distribution in the territory of Latvia was noticeably increased. For example, records of red-listed, protected and rare lichens “OZOLS” increased from 1052 records in 2015 to over 4000 in 2020. The knowledge on distribution in territory of Latvia was essentially increased for individual species: e.g., from only few localities in 2015, to over 20 for *Mycoblastus sanguinarius*; from less than 20 localities to over 60 localities for *Thelotrema lepadinum*. However, some rare lichen species like *Bactrospora dryina*, *Chaenotheca cinerea*, *Parmeliella thriptophylla*, *Protopannaria pezizoides* remain to be known from very few localities.

Relative dearth in general knowledge of lichen diversity in Latvia can be explained by lack of systematical studies of lichen and allied fungi and low number of specialists who can deal with lichen species identification in the country. The absence of systematical revisions of lichen collections brings additional lag in knowledge of Latvian lichen biota. Previously, species identification in Latvian by TLC methods was used only in few studies. In most cases, except for the study performed by Mežaka et al. 2012, TLC methods were applied only for miscellaneous collections (e.g., Czarnota & Kukwa 2010). Various lichen genera and groups, in which species determination without TLC methods is problematic, or even impossible, were never revised based on TLC in Latvia (e.g. *Lepraria*, *Ochrolechia*, *Xanthoparmelia*, various species of genus *Cladonia*, sterile crustose lichens, etc.).

The revision of genus *Cetrelia* (VI) was the first targeted revision using TLC methods in Latvia. Until then, only two species, *Cetrelia olivetorum* and *C. cetrarioides*, were known in Latvia (Āboliņa et al., 2015), while the revision of herbarium material added the third species – *C. monachorum*. In most countries of Northern Europe all species of genus *Cetrelia* are threatened and red-listed (VI). So far, only *C. olivetorum* and *C. cetrarioides* are strictly protected by Latvian legislation. The results of Paper (VI) show that *C. monachorum* is as rare as *C. cetrarioides* s.str. and *C. olivetorum* s.str. During the upcoming assessment of red-listed species using IUCN criteria, it is suggested to perform the assessment for each

species separately. However, it is suggested to include *C. olivetorum* s.lat. as one conservation unit for legislative lists. Such approach will help to simplify the bureaucratic process of protecting *Cetrelia* species. At the same time, all species of genus *Cetrelia* should be added to monitoring programmes of rare species separately, as it can improve the understanding of the actual situation with each species.

Despite the extensive contribution brought to the general knowledge of lichens and allied fungi during last years, the total number of known lichens and allied fungi species still remains the lowest comparing to the other Baltic States (Motiejūnaitė 2017, Randlane et al. 2019). Current situation indicates the need to include lichens in the monitoring systems of the general species diversity in forest ecosystems. Also, systematical revisions of lichen herbaria material should be performed using up-to-date literature and methods. Such great amount of works implies the co-operations with specialists from other countries who are familiar with particular groups of lichens and allied fungi.

4.2. Lichens in post-harvest sites

Various stand- and substrate scale factors, such as volume of dead wood, the level of green tree retention and substrate diversity have an impact on wood-dwelling lichen assemblages, species richness and composition in cut-over sites (e.g. Blasy & Ellis 2014, Ranius et al. 2014, Hämäläinen et al. 2015, Hiron et al. 2017). However, there is a dearth of studies devoted to exploration of forest management activities that shape the richness of wood-dwelling lichens and their assemblages on different substrates in dry boreal post-harvest sites of hemiboreal region.

Altogether 54 species of lichens and non-lichenized fungi were found in dry boreal cut-over sites (**I**) up to 11 yrs. after cutting. The absolute majority of the species found in studied sites are common lichens of coniferous forests in hemiboreal region. Similar prevalence of forest generalist species on dead wood structures was also observed in studies performed in other countries and regions by Daniēls (1983), Fałtynowicz (1986), Spribille et al. (2008), Hämäläinen et al. (2015), Hiron et al. (2017). Moreover, about two-third of the recorded species in study (**I**) are the lichens that may also be found on other substrates and habitats. Five species were found to inhabit exclusively wood on studied dead-wood structures (e.g. *Calicium glaucellum*, *C. trabinellum*, *Cladonia parasitica*, *Cladonia stellaris* and *Mycocalicium subtile*). Of these, *C. stellaris* is known as a common epigeic species infrequently occurring also on well decayed wood and bark (Motiejūnaitė 2020). Meanwhile

above mentioned calicioid species are known to be obligate epixyles in (Lõhmus & Lõhmus 2011; Appendix 1. in Spribille et al. 2008) and are more associated with late successional forest ecosystems, and *C. trabinellum* is considered as indicator species of lichen biocenters in neighboring Lithuania (Motiejūnaitė et al. 2004). *Cladonia parasitica* is Red-listed species in Latvia (similar as in neighboring Estonia and Lithuania) and is commonly associated with lying dead wood in natural and near natural pine forest stands. In this study, *C. parasitica* was found on horizontal cut surface of stumps, exclusively in older (9-11 year post-harvest) sites.

4.2.1. Lichen assemblages on stumps and importance of stumps as lichens habitat

Stumps are known to be lichen-rich dead wood structures, hosting up to a half of dead wood lichen biota, in natural and managed boreal forest ecosystems (Fałtynowicz 1986; Spribille et al. 2008; Hämäläinen et al. 2015; Svenson et al. 2016; Hiron et al. 2017; Ranius et al. 2019). However, in all above mentioned studies different sampling methods were used, which makes it difficult to compare lichen species richness on stumps among the studies. Fałtynowicz (1986), author reports 39 species of lichens recorded on stumps, in Poland, Hämäläinen et al. (2015) – 95 species on pine stumps in Finland, Hiron et al. (2017) found 32 lichen species on pine, spruce and birch stumps in boreal forests of Sweden, Blassy and Ellis (2014) reported 46 species of lichens on pine stumps in north-east Scotland. The study by Spribille et al. (2008) focused on the obligate lignicolous lichen species in a large-scale geographic area and reported 53 obligate lignicolous lichens from stumps. In case of Latvia (study I) 48 stump-dwelling lichen species were found. However, despite the difference in sampling and geographical location of study sites, in all above mentioned studies, and in Latvia, authors conclude that stumps are among most lichen species rich structures in boreal forests, both, young and old, ranging total species richness on pine stumps at least between 39-48 species.

The results of study (I), similar to the studies performed by Hämäläinen et al. (2015), Ranius et al. (2019) in Fennoscandia, and Fałtynowicz (1986) in Poland, showed that pine stumps are lichen species rich substrate even in early-successional stages. Fałtynowicz (1986) found that the vast majority of lichen species on early successional stumps (e.g. 1-5 year after felling) are epiphytes growing on remaining pine bark, which was not yet detached from wood. In addition, Fałtynowicz (1986) also suggested that colonization of cut surface of stumps by lichens is intensive 6-10 years after the logging, and the peak of lichen diversity

falls on 11-16 yr. old stumps. Also, the studies by Fałtynowicz (1986) and Humprey et al. (2002) in European temperate forests and Kruys et al. (1999) and Caruso & Rudolphi (2009) showed that lichen diversity on conifer dead wood tends to peak at intermediate and late decay classes. The findings of study (I) supports the conclusions of above mentioned studies, showing that species richness of horizontal surface (cut surface) is almost two times higher in 9-11 years old post-harvest sites than in 4-6 years old sites. Also in study (I) it was demonstrated that early-successional (4-6 yr. old) stumps can host up to 18 species of lichens and allied fungi, and most of these are epiphytic species found on the remaining bark. In next five years of succession (9-11 yr. old stumps) species richness can almost double comparing to 4-6 yr. old stumps, and most of species are wood-dwelling, as the bark has already detached, and the variability of decay classes per stump is high. This indicates relatively rapid colonization speed of lichens on the particular substrate within the decade and makes stumps valuable component for lichen diversity conservation in early-successional post-harvest sites.

The results of study (I) for the first time demonstrated clear difference of lichen assemblages on vertical and horizontal surfaces of stumps, showing evidence of separate vertical and horizontal assemblages. So far only one study has explored impact of post-harvest age and green tree retention practice on wood-dwelling lichen assemblages in dry boreal pine cut-over sites (Hämäläinen et al. 2015). Comparing the study performed by Hämäläinen et al. (2015), in study (I) lower number of stump-dwelling species was recorded, which can be explained by different geographical and climatic conditions, as well as lichen species diversity and composition differences in boreal and hemiboreal vegetation zones. Recently such regional differences in lichen assemblages on different wood legacies were demonstrated by Lõhmus et al. (2018), in post-fire sites.

As it was expected, assemblages on younger (4-6 yr. old) and older (9-11 yr. old) stumps significantly differ; this can be explained by predominance of bark-dwelling species on young stumps, and colonization of obligate and facultative epixylic species on older stumps caused by exposure of wood substrate on stumps, similar as it was noticed by Fałtynowicz (1986). Such ability for rapid changes in lichen assemblages could be explained by evolutionary adaptation of wood-dwelling species to natural disturbances (e.g. windbreaks) which could be similar to logging process, e.g. evolutionary species pool concept suggests that most species are adapted to the naturally most abundant habitats (Taylor et al. 1990). However, the recent study of Ranius et al. (2019) showed that the evolutionary species pool concept did not explain patterns of species' occurrences (including lichens) on different wood

substrates in Sweden. However, more empirical studies are needed for each habitat to understand how natural disturbances should be emulated to promote biodiversity in post-harvest sites.

The results of study (I) showed that the cover of bryophytes on stumps increases along the time, shaping the assemblages of lichens. Such pattern potentially can lead to the reduction of available dead wood area on stumps in second decade cut-over sites. This problem potentially could be solved by increasing mean height of stumps, to reduce the speed of bryophyte colonization and increase the available area of dead wood (functional area, not covered by bryophytes) on stumps, in logging sites, similar improvements in boreal forest management were also proposed by Blasy & Ellis (2014).

Stump harvesting, commonly practiced in Fennoscandia (Sweden and Finland), is shown to have a negative impact on wood-dwelling lichen diversity in cut-over sites (Hämäläinen et al. 2015; Persson & Egnell 2018). So far, in Latvia, stump harvesting is not much practiced, and the effects of stump extraction in cut over-sites are still being under study (Lazdiņš et al. 2009; Lībiete et al. 2019). Even more, as study (I) indicated that where there is notable low number and volume of logs and snags in the study sites, stumps may appear to be the main source of dead-wood for lichens during first post-logging decades in cut-over sites of Latvia. For further studies, it is suggested to focus on dead wood-dwelling lichens assemblages in 30-40 yr old post-harvest sites, as the first forest management activities, such as thinning, are usually performed in this period. At about the same time, dead-wood structures (including stumps) saved during the harvest, most probably are totally decorticated or overgrown by bryophytes/vascular plants. In such case, mid-aged sites can have even lower amount of available dead wood substrates for lichens, than first two decade regenerated sites.

4.2.2. Lichen functional traits on stumps

Studies that explore functional diversity (e.g. variability of microclimatic conditions in forest structure, species functional trait variability etc.) in young/managed forests are rather recent. Bäcklund (2016) in Sweden, Benítez et al. (2018) in tropical montane forests in southern Ecuador, and Malíček et al. (2019) in Czech Republic showed that analysis of lichen functional traits can contribute to the deeper understanding of the mechanistic processes that control species distribution in managed forest ecosystems. However, the studies that explore the changes in the composition of lichen functional trait groups in regenerated dry boreal

forests still lack. In study performed by Bäcklund (2016), non-native phorophytes were also in focus, which makes result comparison problematic. According to Friedl and Büdel (2008) chlorolichens are the most common among lichens. The results of study (I) also showed, that vast majority of the recorded stump-dwelling lichens were chlorolichens or non-lichenized fungi. The predominance of chlorolichens in young cut-over sites is supported by findings of Stofer et al. (2006) in main biogeographic regions of Europe (including boreal Finland) who showed that the proportion of chlorolichens increases with intensification of land use. However, mature and old-growth forests should be analyzed to get deeper understanding about the effect of logging activities on lichen photobiont composition changes in stands.

Stump dataset of the study (I) contained more species with vegetative and mixed reproduction strategy, than species with predominant sexual reproduction. Higher proportions of asexual species in managed rather than in primary forests was previously demonstrated in China and Czech Republic (Li et al. 2013; Malíček et al. 2019). At the same time, the results of other studies performed by Stofer et al. (2006) and Lundström et al. (2013) show an opposite pattern. Bässler et al. (2016) found that asexual reproductive mode facilitate establishment under low temperature conditions. All mentioned studies were performed in different forest ecosystem types, outside hemiboreal region. Such differences could be explained by different study designs and study objects (e.g. stand scale and structure scale variables).

Most lichen ascospores are small, approximately 1–30 μm , which could be related to the substrate colonization strategy and dispersal over great distances (Hansson et al. 1992). Large ascospores, similar to vegetative propagules are supposed to disperse over a shorter distance, which makes large ascospores important for population turnover at a site-level dispersion, rather than to dispersal of the species over a longer distance (Hansson et al. 1992). The ascospore anatomical and physical characteristics like spore size, colour and cell number etc. - the traits, which can affect the dispersion ability of forest-dwelling lichens, especially in such extreme conditions like post-harvest sites. Based on dataset of study (I) species which inhabit stumps (both young and old ones) in most cases produce small or medium size, hyaline, one celled spores without ornamentation. Species with large spores are extremely uncommon on studied stumps. Which doesn't fit with findings done by Hansson et al. (1992). But similar pattern - prevalence of one-celled medium size spore species on dead wood substrates – was found by Pentecost (1981) in Britain, indicating the ecological importance of above mentioned spore traits, for the colonization of short-living substrates (e.g. dead wood).

Only several species found in post-harvest sites (both young and old) in study (I), (calicioids and species from genus *Physcia*) have dark spores, and none of the species have combinations like multi-septate dark spores, but older (9-11 yr.) stumps can host more species with unique spore and fruit body traits (mostly calicioids), such as stalked apothecia containing dark ornamented spores. Surprisingly, but several reproduction traits were not represented among studied species at all (e.g. perithecia or pycnidia). Also, species with multi-septate (>two-celled) spores were not found. The prevalence of small hyaline spores, probably may explain the prevalence of common species in dataset, species which are tended to disperse in large distances. However, most of stump-dwelling lichens colonized stump bark before the harvest, which makes interpretation of spore trait results difficult.

The colour of the upper surface of lichen thallus is mostly determined by the type of lichen secondary compound and photobiont type and/or by pigments (like melanin) of fungal cell walls of cortical hyphae. (Butler & Day 1998; Elix & Stocker-Wörgötter 2008; Brodo et al. 2001). At the same time, many lichen secondary compounds and pigments can function as UV-filters (Nguyen et al. 2013). The studies done by Kershaw (1975) indicate that thallus colour appears to modify the temperature of the thallus. Moreover, it was found that light thallus forms are more represented in habitats with high light intensity in lower forest layers (Robinson et al. 1989), while in forest canopy lichen assemblages, dark thallus forms (like *Bryoria*), which contain melanin, can be more common than usnic acid containing species – e.g. *Usnea* and *Alectoria* (Färber et al. 2014). The results about stump-dwelling lichens show that almost $\frac{3}{4}$ of recorded species in the studied cut-over sites contain UV-protective substances. Natural dry boreal forests are known to be one of the most sun exposed forest type in hemiboreal region. However, the light intensity in young regenerated forest sites, especially in the first decade, is supposed to be even higher than in mid-aged or old forest ecosystems, except the cases when natural disturbances such as windbreaks and/or forest fire has affected the ecosystem. Robinson et al. (1989) suggested that the increasing proportion of light-coloured lichens along a light intensity gradient is an expected pattern. The stump dataset analysis of study (I), supports the hypothesis, that the light-coloured lichen thalli traits are more common in well-lit conditions, than dark ones. Moreover, it is obvious that most of bark dwelling species found on stumps in study (I) are the species which survived after the unnatural disturbance (forest harvest). Such finding allows to suggest that presence or absence of the UV-protective substances, and colour of thalli (which in many cases are defined by lichen substances), are expected to be one of the key traits associated with the

survival/extinction of species populations under disturbance conditions, at least in a short-term perspective.

We found that on 9-11 yr. old stumps the proportion of crustose and fruticose thalli (the latter mainly represented by species of genus *Cladonia*), was higher than of species with foliose and squamulose thalli, and it doubled on older stumps compared to the younger (4-6 yr old stumps) ones. Similar prevalence of crustose and/or *Cladonia*-type lichens on conifer dead wood in boreal sites are reported by Faltynovicz (1986), Caruso et al. (2010), Hämäläinen et al. (2015; 2021). Caruso et al. (2010), showed also the rapid increase in occupancy of spruce stump by crustose species during the first decade. Moreover, stumps in older successional stage were also in focus in studies performed by Faltynovicz (1986) and Caruso et al. (2010), and the replacement of crustose species by species with other thallus traits was observed in both cases. Also, in both of above mentioned cases, authors conclude, that in the end of the second decade after harvest, most of stump wood surface is covered by bryophytes, and is not functioning as valuable substrate for lichens.

4.2.3. Fine woody debris

Harvesting of stump and fine woody debris for biofuel production is well practiced in Fennoscandia. In Baltic countries the harvest of FWD is much more common than stump extraction. Moreover, Baltic States are among largest wood pellet producers in Europe, and FWD is used as raw material for wood pellets. The potential impact of FWD (including slash) harvest on lichen richness have been assessed to be modest in mid-boreal spruce (Caruso et al. (2008), Svensson et al. (2013) and pine dominating sites (Hämäläinen et al. (2015). Hämäläinen et al. (2015) found 69 lichen species on FWD in post-harvest pine sites, while in study (I) 43 species (approx. 90% of species found on stumps); in both studies most of recorded lichens were common epiphytes of hemiboreal and boreal forests. Similar to stumps, lichen assemblages on FWD changed and became more distinct in time. This result cannot be considered obvious, as according to Caruso et al. (2008) and Hämäläinen et al. (2015) downed FWD is a less specific lichen habitat and hosts mainly generalist species that are tolerant to environmental change and (or) have good establishment abilities. In case of study (I) five species showed affinity for FWD, of these *Platismatia glauca* and *Bryoria fuscescens* which commonly are associated with lichen communities on tree trunks and twigs in boreal forests, and *Sarea resiniae* which is usually found on resin of *Picea abies*. However, FWD fraction consist of both pre- and post-harvest legacies and thus transition from corticolous to

lignicolous communities can take place already on early post-harvest sites. Hiron et al. (2017) estimated the impact at the landscape scale and found that beetles and fungi were more affected by stump extraction, while lichen abundance was more affected by slash extraction. Thus, the large scale study focused on FWD extraction effect on lichen diversity in a landscape-scale, are needed in Latvia as well as in other Baltic countries.

4.2.4. Forest management and lichens

Even though sample size for stumps in our study was considerably lower, the similar results as in Hämäläinen et al. (2015) were obtained, i.e. higher retention level favours higher species richness on cut stumps. That can be explained by an additional pool of epiphytic lichens dwelling on retention trees (Hämäläinen et al. (2015). Altogether the result of study **I** implies that after the first decade following the harvest, the impact of green tree retention level on lichen species diversity on woody substrata has decreased. However, taking into account the sample size of study (**I**), the large-scale study is necessary to test this hypothesis.

The results of the study **I** showed that dead wood structures in young cut-over sites can host notable lichen and allied fungi species richness during the first decade after the logging. However, the deficiency of dead wood legacies (logs and snags) in studied post-harvest sites was observed. Though snags were considerably lower in numbers, the species richness recorded on them was high and total frequency of some species was even higher than on stumps (e.g. for calicioids). This indicates the importance of snags as valuable habitat for epixylic lichens on harvested sites (see also Runnel et al. 2013, Santaniello et al. 2017), as stumps probably cannot replace spectrum of habitats provided by snags (for example: kelo wood, dry wood above 2m from ground, etc.) (Hämäläinen et al. 2021). The scarcity of logs and particularly of snags in post-harvest pine forest sites can be explained by local traditions of wood use as a source of firewood for house heating and illegal collection of firewood in recently cut sites (such local tradition of “cleaning” of cutovers have been reported also in Estonia, see Lõhmus et al. 2013). Also, disregard of local laws by logging companies is possible along with inadequate inspections by responsible environmental institutions.

Given the small sample size of tested treatment groups in the current study, general management recommendations cannot be reliably proposed and the landscape-scale impact of FWD and stump harvest on lichen biodiversity should be studied in future. Still, our study indicates clearly that harvest of pine stumps can increase negative effect to the lichen richness, as stump “life-time” is much longer than of FWD and pine stumps can be inhabited by

species of conservation concern, like *Cladonia parasitica*. According to results of study (I), the level of green tree retention supposed to have an effect on lichen species richness on stumps. However, in this study the sample size was relatively low, thus the effect of green tree retention level on dead wood dwelling organisms should be studied more detailed, in sites with group and dispersed green tree retention.

To follow sustainable forestry certification standards (FSC, PEFC etc.) forest management companies allowed to retain “high stumps” (live trees cut at height 2–4 m from the ground). Such structures have relatively high value for saproxylic beetles (Abrahamsson & Lindbladh 2006). In studies done by Hämäläinen et al. 2021, authors demonstrate that creation of 3-5 m high “stumps” in cut-over sites has limited value for lichen diversity in c.a. first 20 years. However, authors also mention, that long-term effect of such structure creation should be studied yet. Thus, the true long-term value of high stumps for lichens in post-harvest sites should be explored more detailed, making accents on experimental studies with stump height, both in harvested sites, and in mid-aged production forests as well. The measures proposed by Blasy & Ellis (2014) – the retention effect of stumps with different height on lichens is still not studied. Therefore, the retention of stumps with height about 1 – 1.5 m along with “normal height” stumps can be studied, as an alternative to “high stumps”. Such activities could be combined with group green tree retention, which would reduce the mechanistic problems related with further forest management activities (e.g. planning the technological corridors for forest technique, preparing soil for planting of saplings etc.). The effect of dead wood preservation on lichen diversity during mid-aged boreal forest management should be studied more detailed, as well.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

- The findings of this thesis showed that the general knowledge on biota of lichens and allied fungi in Latvia was limited, as extensive contributions done during the last years brought knowledge on 116 taxa, new for Latvian biota. In addition, the revision of genus *Cetrelia* showed the importance of regular revisions of lichen herbaria material using adequate methods of species determination. New records of previously unknown species of lichens and allied fungi in Latvia are expected in near future, as the total number of species in the country still remains the lowest among neighbouring as well as Northern European countries, and large number of lichen groups still need to be revised. Thus, the integration of lichens as organism group in Latvian biodiversity monitoring programs/systems is critically important, as various of newly recorded species are rare and threatened in other Baltic countries or/and in Northern Europe. This brings additional doubts about real knowledge of actual state of lichen biodiversity and possible threats in Latvia.
- In our study it was found that first decade post-harvest forest lichen biota can be relatively diverse, even under the condition that the performed study focused only on dead wood of only one tree species (Scots pine) in particular conditions (*Vacciniosa* type forests) and the number of sampled sites was not high. The higher level (30-40 m³/ha) of green tree retention as a conservation measure in post-cut sites showed the positive effect on stump-dwelling lichen species richness in first years after disturbance (i.e. logging). Still, the overall low amount of natural dead-wood structures (e.g. logs and snags) observed in most harvested study sites, may reduce the positive impact of green tree retention. In addition, low amount of FWD, and at the same time relatively high lichen species diversity show that the effect of FWD harvesting should be estimated more precisely in following studies. Stumps were among the most lichen species rich substrate in our study. It was found that lichen species richness on stumps can almost double in ca 5-year period. Stump dwelling lichen assemblages were distinct among young (4-5 yrs) and old (9-11 yrs) stumps, and also distinct between same age sites with different level of green tree retention. This allows to suggest that level of green tree retention can affect the formation of lichen assemblages in post-harvest sites.

- It was found that lichen assemblages on young stumps formed by lichens with different thallus types, change along the time becoming more represented by crustose and fruticose species on old stumps. Also, both young and old stump lichen assemblages are represented by species which spread by vegetative propagules, or both vegetative propagules and ascospores. Among lichenized species the dataset included only chlorolichens. Moreover, at least $\frac{3}{4}$ of recorded stump-dwelling species in the studied cut-over sites contain acetone-soluble UV-protective substances, and most of the recorded species have light thallus colour, which can be explained as the selection of particular traits by rapidly changing environmental conditions in post-cut forests. The long-term studies are purposed for the estimation of a real effect of forest management on lichen diversity.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank Jurga Motiejūnaitė for supervising, sharing knowledge, inspiring, and giving advice. Thank you for your continuous support, and huge patience. Most probably I wouldn't finish my thesis without you. Thank you from my whole heart!

I am grateful to my second PhD supervisor Piret Lõhmus. Thank you, Piret Lõhmus, for your patience, your teaching methods, and for cheerful and productive discussions during my studies. Thank you very much!

Pēteris Evarts-Bunders is thanked for support during my bachelor's and master's studies, and for kindling my interest in lichens at the beginning of my studies.

My colleagues and friends - Polina Degtjarenko, Uldis Valainis, Māris Nitcis, Maksims Balalaikins, Kristīna Aksjuta, Dace Stepanova, Aivars Dunskis, Dana Krasnopoļska, Inita Svilāne, Gunta Evarte-Bundere, Edgars Kucins, Anna Mežaka, and other colleagues from Department of biosystematics (Daugavpils University, Latvia) are thanked for any kind of technical and material support that I needed during these years, field trips and retreats with you were always amazing. All other colleagues from Daugavpils University are thanked for your support and help.

I am sincerely appreciative of all my colleagues from other universities and institutions for sharing their experiences: Particularly, Alfons Piterāns (University of Latvia, Latvia), Martin Kukwa (University of Gdańsk, Poland), Ave Suija (University of Tartu, Estonia) Andrei Tsurykau (Francisk Skorina Gomel State University, Belarus), Dmitrijs Himelbrant, Irina Stepanchikova and Ekaterina Kuznetsova (St Petersburg University, Russia), and members of “Jakala club” (unofficial international organization).

Finally, all my family and relatives – I dreamed of writing my acknowledgments to you in my thesis since I started all this. I thank you for your support, patience, understanding, and wise advices. Words cannot express my gratitude to my daughter Maija! Thank you...It wouldn't be possible without you!

REFERENCES

1. Āboliņa, A., Piterāns, A. and Bambe, B. (2015). *Lichens and bryophytes in Latvia. Checklist*. Latvijas Valsts mežzinātnes institūts 'Silava'. DU AA Saule, in Latvian. Pp. 213.
2. Abrahamsson, M. & Lindbladh, M. (2006). A comparison of saproxylic beetle occurrence between man-made high- and low-stumps of spruce. *Forest Ecology and Management*, 226, 230–237.
3. Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici*, 5, 169–211.
4. Ahti, T., Stenroos, S., & Moberg, R. (Ed.) (2013). *Nordic Lichen Flora Vol. 5. Cladoniaceae*. Museum of Evolution, Uppsala University. Pp. 117.
5. Bäcklund, S. (2016). *The Introduction of Pinus contorta in Sweden: Implications for forest diversity*. (Doctoral Thesis). Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala. Pp. 59.
6. Bässler, C., Halbwachs, H., Karasch, P., et al. (2016). Mean reproductive traits of fungal assemblages are correlated with resource availability. *Ecology and Evolution*, 6 (2), 582–592.
7. Benítez, A., Aragónb, G., González, Y., Prietob M. (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86, 18–26.
8. Blasy, V. & Ellis, C.J. (2014). Life on deadwood: cut stumps as a model system for the succession and management of lichen diversity. *Lichenologist*, 46, 455–469.
9. Brodo, I. M., Sharnoff, S. D. and Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. New Haven: Yale University Press. Pp. 795.
10. Bušs, K. (1976). *Forest classification in the Latvian SSR. (Latvijas PSR meža tipoloģijas pamati)*. Riga, Silava. Pp. 24.
11. Butler, M. J. and Day, A.W. (1998). Fungal melanins: a review. *Canadian Journal of Microbiology*, 44, 1115–1136.
12. Caruso, A & Rudolphi, J. (2009). Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. *The Bryologist*, 112 (3), 520–531.
13. Caruso, A., Thor, G., & Snäll, T. (2010). Colonization-extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape. *Oikos*, 119 (12), 1947–1953. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18713.x

14. Caruso, A., Rudolphi, J., and Thor, G. (2008). Lichen species diversity and substrate amounts in young planted boreal forests: a comparison between slash and stumps of *Picea abies*. *Biological Conservation*, *141*, 47–55.
15. Czarnota, P. and Kukwa, M. (2010). New and noteworthy lichenized and lichenicolous fungi from Latvia. *Botanica Lithuanica*, *16*, 21–27.
16. Daniëls, F.J.A. (1983). Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands. *Phytocoenologia*, *11*, 431–444.
17. Elix, J., & Stocker-Wörgötter, E. (2008). *Biochemistry and secondary metabolites*. In: *Lichen Biology*. Nash, T. III (Ed.). Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 104–133. doi:10.1017/CBO9780511790478.008
18. Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. (1997). Boreal forests. *Ecological Bulletins*, *46*, 16–47.
19. Fałtynowicz, W. (1986). The Dynamics and Role of Lichens in a Managed Cladonia-scotch pine forest (Cladonio-Pinetum). *Monographiae Botanicae*, *69*, 1–96.
20. Färber, L., Solhaug, K. A., Esseen, P.-A., Bilger, W., & Gauslaa, Y. (2014). Sunscreening fungal pigments influence the vertical gradient of pendulous lichens in boreal forest canopies. *Ecology*, *95* (6), 1464–1471. doi:10.1890/13-2319.1
21. Friedl, T, Büdel, B. (2008). *Photobionts*. In: *Lichen biology*. Nash, T. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 9–26.
22. Gustafsson, L., Kouki, J., Sverdrup-Thygeson, A. (2010). Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *25*, 295–308.
23. Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Löhmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., Franklin, J.F. (2012). Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *Bioscience*, *62*, 633–645.
24. Hansson, L., Söderström, L. & Solbreck, C. (1992). *The ecology of dispersal in relation to conservation*. In: *The ecological principles of nature conservation*. Hansson L (Ed.). Elsevier Applied Science, London. pp 162–200.
25. Hämäläinen, A., Kouki, A., and Löhmus, P. (2015). Potential biodiversity impacts of forest biofuel harvest: lichen assemblages on stumps and slash of Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*, *45*, 1239–1247.

26. Hämäläinen, A., Ranius, T., Strengbom, J. (2021). Increasing the amount of dead wood by creation of high stumps has limited value for lichen diversity. *Journal of Environmental Management* 280: 111646.
27. Hauck, M., Bruyn, U.D., Leuschner, C. (2013). Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years. *Biological Conservation*, 157, 136–145.
28. Hiron, M., Jonsell, M., Kubart, A., Thor, G., Schroeder, M., Dahlberg, A., Johansson, V., Ranius, T. (2017). Consequences of bioenergy wood extraction for landscape-level availability of habitat for dead wood-dependent organisms. *Journal of Environmental Management*, 198 (33), 33–42.
29. Humphrey, J. W., S. Davey, A. J. Peace, R. Ferris & K. Harding. (2002). Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, 107, 165–180.
30. Jørgensen, P. M., Tønsberg, T., & Vitikainen, O (ed.). (2007). *Nordic Lichen Flora Vol. 3. Cyanolichens*. Uddevalla: The Nordic Lichen Society, Museum of Evolution, Uppsala University, Sweden. Pp. 219.
31. Kershaw, K. A. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Canadian Journal of Botany*, 53: 660–667.
32. Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B. G., Lämås, T., & Ståhl, G. (1999). Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 (2), 178–186. doi:10.1139/x98-191
33. Lazdiņš, A., Von Hofsten, H., Lazdiņa, D., Lazdāns, V. (2009). *Productivity and costs of stump harvesting for bioenergy production in Latvian conditions*. In: *Research for Rural Development*. Latvia University of Agriculture, Jelgava, Latvia. pp. 155–162.
34. Li, S., W.-Y. Liu, D.-W. Li. (2013). Bole epiphytic lichens as potential indicators of environmental change in subtropical forest ecosystems in southwest China. *Ecological Indicators*, 29, 93–104.
35. Lībiete, Z., Bārdule, A., Kļaviņš, I., Kalvīte, Z., Lazdiņš, A. (2019). Medium-term impact of stump harvesting on general soil parameters in HYLOCOMIOSA site type. *Forestry and wood processing*. DOI: 10.22616/rrd.25.2019.009
36. Lõhmus, A., Kraut, A. (2010). Stand structure of hemiboreal old-growth forests: characteristic features, variation among site types, and a comparison with FSC-certified mature stands in Estonia. *Forest Ecology and Management*, 260 (1), 155–165.

37. Lõhmus, A., Kraut, A. & Rosenvald, R. (2013). Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: site type variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. *European Journal of Forest Research*, 132, 335–349.
38. Lõhmus, P., Lõhmus, A., & Hämäläinen, A. (2018). Rapid legacy-dependent succession of lichen assemblages after forest fires: Insights from two boreal regions. *Journal of Vegetation Science*, 29 (2), 200–212.
39. Lõhmus, A., Lõhmus, P. (2011). Old-forest species: the importance of specific substrata vs. stand continuity in the case of calicioid fungi. *Silva Fennica*, 45 (5), 1015–1039.
40. Lõhmus, P., Marmor, L., Jüriado, I., Suija, A., Oja, E., Degtjarenko, P., Randle, T. (2019). Red List of Estonian lichens: revision in 2019. *Folia Cryptogamica Estonica*, 56, 63–76.
41. Lundström, J., Jonsson, F., Perhans, K., Gustafsson, L. (2013). Lichen species richness on retained aspens increases with time since clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 293, 49–56.
42. Malíček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., & Hofmeister, J. (2019). Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 28, 3497–3528. doi:10.1007/s10531-019-01834-4
43. Mežaka, A. Brūmelis, G., Piterāns, A., Printzen, C. (2012). Distribution of *Lepraria* in Latvia in relation to tree substratum and deciduous forest type. *Annales Botanici Fennici*, 49, 162–170.
44. Motiejūnaitė J., Berglund T., Czarnota P., Himelbrant D., Högnabba F., Konoreva L. A., Korchikov E. S., Kubiak D., Kukwa M., Kuznetsova E., Leppik E., Lõhmus P., Prigodina Lukošienė I., Pykälä J., Stončius D., Stepanchikova I., Suija A., Thell A., Tsurykau A., Westberg M. (2012). Lichens, lichenicolous and allied fungi found in Asveja Regional Park (Lithuania). *Botanica Lithuanica*, 18 (2), 85–100.
45. Motiejūnaitė, J. (2017). Supplemented checklist of lichens and allied fungi of Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 23, 89–106.
46. Motiejūnaitė, J. and Piterāns, A. (1998). Materials on lichens and allied fungi of Ķemeri National Park (Latvia). – *Botanica Lithuanica*, 4, 187–196.
47. Motiejūnaitė, J., Suija, A., Lõhmus, P., Kuznetsova, E., Tõrra, T., Prigodina-Lukošienė, I. & Piterans, A. (2006). New or noteworthy lichens, lichenicolous and allied fungi found during the 16th Symposium of Mycologists and Lichenologists in Latvia. *Botanica Lithuanica*, 12 (2), 113–119.

48. Nguyen, K. H., Chollet-Krugler, M., Gouault, N., and Tomasi, S. (2013). UV-protectant metabolites from lichens and their symbiotic partners. *Natural Product Reports*, 30, 1490–508.
49. Orange, A., James, P.W., White, F.J. (2001). *Microchemical methods for the identification of lichens*. London, British Lichen Society. Pp. 101.
50. Pentecost, A. (1981). Some Observations on the Size and Shape of Lichen Ascospores in Relation to Ecology and Taxonomy. *New Phytologist*, 89 (4), 667–678.
51. Persson, T., & Egnell, G. (2018). Stump harvesting for bioenergy: A review of climatic and environmental impacts in northern Europe and America. Wiley Interdisciplinary Reviews: *Energy and Environment*, e307. doi:10.1002/wene.307
52. Randlane, T., Saag, A. & Suija, A. (2019). *Lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia*. Ver. December 31, 2019 – <http://esamba.bo.bg.ut.ee/checklist/est/home.php>
53. Ranius, T., Caruso, A., Jonsell, M., Juutinen, A., Thor, G., Rudolphi, J. (2014). Dead wood creation to compensate for habitat loss from intensive forestry. *Biological Conservation*, 169, 277–284.
54. Ranius, T., Hämäläinen, A., Sjögren, J., Hiron, M., Jonason, D., Kubart, A., Schroeder, M., Dahlberg, A., Thor, G., Jonsell, M. (2019). The evolutionary species pool concept does not explain occurrence patterns of dead-wood-dependent organisms: implications for logging residue extraction. *Oecologia*, 191, 241–252. doi:10.1007/s00442-019-04473-2
55. Robinson, A.L., Vitt, D.H. Timoney, K.P. (1989). Patterns of community structure and morphology of bryophytes and lichens relative to edaphic gradients in the subarctic forest-tundra of northwestern Canada. *The Bryologist*, 92 (4), 495–512.
56. Runnel, K. Rosenvald, R., Lõhmus, A. (2013). The dying legacy of green-tree retention: Different habitat values for polypores and wood-inhabiting lichens. *Biological Conservation*, 159 (159), 187–196.
57. Santaniello, F., Djupström, L.B., Ranius, T., Weslien, J., Rudolphi, J., Thor, G. (2017). Large proportion of wood dependent lichens in boreal pine forest are confined to old hard wood. *Biodiversity and Conservation*, 26 (6), 1295–1310. 10.1007/s10531-017-1301-4.
58. Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49, 11–41.
59. Smith, C. W., Aptroot, A., Coppins, B. J. et al. (eds). (2009). *The Lichens of Great Britain and Ireland*. British Lichen Society. Pp. 1046.

60. Spribille, T., Thor, G., Bunnell, F.L., Goward, T., Bjork, C.R. (2008). Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. *Ecography*, 31, 741e750.
61. Stofer, S., Bergamini, A., Aragón, G. et al. (2006). Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. *Lichenologist*, 38, 331–353.
62. Suija, A., Jürjado, I., Lõhmus, P., Moisejevs, R., Motiejūnaitė J., Tsurykau, A., & Kukwa, M. (2020). Where the interesting species grow – remarkable records of lichens and lichenicolous fungi found during a Nordic Lichen Society meeting in Estonia. *Folia Cryptogamica Estonica*, 57, 73–84
63. Svensson, M., Dahlberg, A., Ranius, T., Thor, G. (2013). Occurrence Patterns of Lichens on Stumps in Young Managed Forests. *PLoS ONE*, 8 (4), e62825.
64. Svensson, M., Johansson, V., Dahlberg, A., Frisch, A., Thor, G., Ranius, T. (2016). The relative importance of stand and dead wood types for wood-dependent lichens in managed boreal forests. *Fungal Ecology*, 20, 166–174.
65. Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C. (1990). On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 58, 239–250.
66. Tibell, L. (1999). Calicioid lichens and fungi. *Nordic Lichen Flora*, 1, 3–71.
67. Thell, A. & Moberg, R (ed.). (2011). *Nordic Lichen Flora Volume 4: Parmeliaceae*. Uppsala. The Nordic Lichen Society, Museum of Evolution, Uppsala University. Pp.184.
68. UNECE and FAO. (2011). *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Forest Europe, Liaison Unit, Oslo. Pp. 337.
69. Vilén, T., Gunia, K., Verkerk, P.J., Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Lindner, M. & Bellassen, V. (2012). Reconstructed forest age structure in Europe 1950–2010. *Forest Ecology and Management*, 286, 203–218.
70. Wirth, V., Hauck, M. & Schultz, M. (2013). *Die Flechten Deutschlands, 2 volumes*. E. Ulmer, Stuttgart. Pp. 1244.

DAUGAVPILS UNIVERSITĀTE
DZĪVĪBAS ZINĀTŅU UN TEHNOLOĢIJU INSTITŪTS
BIOSISTEMĀTIKAS DEPARTAMENTS

ROLANDS MOISEJEVS

**Latvijas ķērpju un tiem radniecīgu sēņu biotas izpēte, ar epiksīlo ķērpju
piemēru sausu priežu mežu jaunaudzēs**

Promocijas darba kopsavilkums
zinātniskā doktora grāda (Ph.D.) bioloģijā iegūšanai
(botānikas apakšnozarē)

Promocijas darba zinātniskais vadītājs:
Dr. biol., vadošā pētniece Jurga Motiejūnaitē
Promocijas darba zinātniskais konsultants:
PhD, vadošā pētniece Piret Lõhmus

DAUGAVPILS, 2022

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS

Promocijas darbs ir balstīts uz publikācijām, kuras disertācijas tekstā ir norādītas ar romiešu cipariem. Oriģinālie raksti ir publicēti ar izdevēju atļaujām.

- I. **Moisejevs R.**, Motiejūnaitē J., Lōhmus P. 2019. Lichen assemblages on Scots pine stumps and fine woody debris in hemiboreal post-harvest sites: the impact of site age and green tree retention. *Nova Hedwigia* 109: 247–266. DOI: 10.1127/nova_hedwigia/2019/0533
- II. Motiejūnaitē J., Chesnokov S.V., Czarnota P., Gagarina L.V., Frolov I., Himelbrant D., Konoreva L.A., Kubiak D., Kukwa M., **Moisejevs R.**, Stepanchikova I., Suija A., Tagirdzhanova G., Thell A., Tsurykau A. 2016. Ninety-one species of lichens and allied fungi new for Latvia with a list of additional records from Kurzeme. *Herzogia* 29, 143–163.
- III. **Moisejevs R.** 2017. New lichens and allied fungi for Latvia. *Folia Cryptogamica Estonica* 54: 9–12.
- IV. **Mosejevs R.** & Degtjarenko P. 2017. Four species of saxicolous lichens new for Latvia. *Botanica Lithuanica* 23(1): 68-70.
- V. **Moisejevs R.**, Degtjarenko P., Motiejūnaitē J., Piterāns A. and Stepanova D. 2019. New lichens and lichenicolous fungi of Latvia, including the first comprehensive list of lichenicolous fungi. *Lindbergia* 42: linbg.01119.
- VI. Degtjarenko, P. & **Moisejevs, R.** 2020. Revision of the genus *Cetrelia* (Lichenized Ascomycota) in Latvia. *Botanica*. 26 (1): 88-94.
- VII. **Moisejevs, R.** 2015. Some new to Latvia lichens and allied fungi. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis* 15 (2): 285 – 292.

Autora ieguldījums (%) pētījumos:

	I	II	III	IV	V	VI	VII
Pētījuma ideja	50	10	100	75	75	75	100
Pētījuma dizains	30	-	-	-	-	50	-
Datu ievākšana	100	10	90	80	20	30	90
Datu analīze	50	10	100	75	75	40	100
Manuskripta sagatavošana	50	10	100	75	75	30	100

Autora pieminēšanas kārtība publikācijā nenorāda viņa ieguldījumu pētījuma veikšanā izņemot IV un VI publikācijas.

SATURS

1. IEVADS	1
1.1. Pētījuma aktualitāte, novitāte un mērķi.....	1
2. MATERIĀLI UN METODEDES	3
2.1. Ķērpju fona daudzveidības izpēte.....	3
2.2. Ķērpju kopas uz atmirušās koksnes sausās boreālās jaunaudzēs.....	5
2.2.1. Funkcionālo pazīmju izvērtēšana.....	5
2.3. Statistiskā datu analīze.....	5
3. REZULTĀTI	6
3.1. Ķērpju fona daudzveidības pētījumi.....	6
3.2. Latvijā sastopamu <i>Cetrelia</i> ģints sugu revīzija.....	7
3.3. Ķērpju daudzveidība uz atmirušās koksnes priežu jaunaudzēs.....	7
3.4. Ķērpju sugu kopas uz celmiem un sīkās koksnes priežu jaunaudzēs.....	8
3.3.2. Ķērpju funkcionālo īpašību izplatība vietās pēc mežizstrādes.....	10
4. DISKUSIJA	11
4.1. Ķērpju un tiem radniecīgo sēņu biota Latvijā.....	11
4.2. Ķērpji priežu jaunaudzēs.....	13
4.2.1. Ķērpju kopas uz celmiem, un celmu kā ķērpju dzīvotnes nozīme.....	13
4.2.2. Ķērpju funkcionālās pazīmes uz celmiem.....	16
4.2.3. Ķērpji uz sīkās koksnes struktūrām(FWD).....	19
4.2.4. Meža apsaimniekošana un ķērpji.....	19
SECINĀJUMI UN KOPSAVILKUMS	22
PATEICĪBAS	24
LITERATŪRAS SARAKSTS	25

1. IEVADS

Ziemeļeiropas meži pagājušajā gadsimtā ir krasi mainījušies intensīvas mežu apsaimniekošanas dēļ (Esseen et al., 1997; Siitonen, 2001). Jaunas un vidēja vecuma mežaudzes ir kļuvušas biežākas mūsdienu Ziemeļeiropas mežu ainavās (UNECE & FAO 2011, Vilén et al. 2012). Šādi meži atšķiras no dabiskām vai vecu mežu ekosistēmām ar samazinātu mikrobiotopu daudzveidību (piemēram, kritalas, sausokņi, veci koki utt.) un mikrobiotopu kvalitāti (piem., Löhmus & Kraut 2010, 2. tabula).

Lai mazinātu mežizstrādes negatīvo ietekmi uz bioloģiskās daudzveidības samazināšanos un nodrošinātu ilgtspējīgu meža apsaimniekošanas politiku, un ievērotu meža sertifikācijas standartu kritērijus un prasības, piemēram, FSC (Mežu uzraudzības padome) un PEFC (Meža sertifikācijas sistēmu novērtēšanas programma), tiek piemērotas dažādas apsaimniekošanas prakses - dzīvu koku saglabāšana (t.i., ekoloģisko koku saglabāšana) un atmirušās koksnes struktūru saglabāšana cirmās ir viena no visbiežāk pielietotajām praksēm Ziemeļeiropā (Gustafsson et al. 2010, 2012).

Sagaidāms, ka atmirušās koksnes saglabāšana var nodrošināt sugām bagātas epiksilo ķērpju sabiedrības pirmajā desmitgadē pēc mežizstrādes gan boreālajos, gan hemiboreālajos Ziemeļeiropas reģionos (Caruso & Rudolphi 2009, Runnel et al. 2013). Tajā pašā laikā, epiksilo ķērpju sugas un/vai sugu kopas boreālā un hemiboreālā reģionu mežaudzēs var atšķirties (Löhmus et al. 2018).

Mežizstrāde ir viens no lielākajiem draudiem bioloģiskajai daudzveidībai. Latvijas ķērpju un tiem radniecīgo sēņu (lichens and allied fungi) biota ir viena no vismazāk pētītajām Ziemeļeiropas valstīs, savukārt meža apsaimniekošanas, piemēram, mežizstrādes spiediens uz epiksilajām ķērpju sugām Latvijā nekad netika pētīts. Līdz ar to nav zināma ne patiesā epiksilo ķērpju bioloģiskā daudzveidība, ne arī dati par to, kādi meža apsaimniekošanas pasākumi saimnieciskajos mežos būtu visoptimālākie, lai saglabātu ķērpju biotas daudzveidību Latvijā.

1.1. Pētījuma aktualitāte, novitāte un mērķi

Salīdzinot ar kaimiņvalstīm (sk. sadaļu 1.1. promocijas darbā), ķērpju un tiem radniecīgo sēņu daudzveidība Latvijā ir maz pētīta. Šī iemesla dēļ pirmais mērķis bija palielināt vispārīgās zināšanas par ķērpju un tiem radniecīgo sēņu biotu Latvijā (II–VII), it īpaši par epiksilajām ķērpju sugām (I–III).

Otrs mērķis bija veikt *Cetrelia* ģints revīziju Latvijā, pamatojoties uz TLC (plānslāņu hromatogrāfijas) metodi, jo ģintī ietilpst sugas ar līdzīgu morfoloģiju, kas veido ķīmiski daudzveidīgu kompleksu (VI). *Cetrelia* ģintī ietilpstošām sugām ir liela dabas aizsardzības nozīme Latvijā un Ziemeļeiropā, jo visas *Cetrelia* ģints sugas ir zināmas kā retas un apdraudētas visās Ziemeļeiropas valstīs, kur šīs sugas ir sastopamas.

Trešais pētījuma mērķis bija izpētīt meža apsaimniekošanas darbības (t.i., ekoloģisko koku saglabāšana) ietekmi uz ķērpju sugu kopu un sugu daudzveidību dažādos jaunaudzū biotopos (I). Konkrētāk, mērķis bija aprakstīt ķērpju sugu kopu uz priedes (*Pinus sylvestris* L.) atmirušās koksnes struktūrām (celmiem, sīkās koksnes, sausokņiem un kritālām) 4 -6 un 9 - 11 gadus vecās, sauso boreālo priežu audzes Latvijā (I) un noskaidrot, a) kāda veida substrāta un audzes mēroga parametri ir saistīti ar ķērpju sugu daudzveidību un sugu kopu uz saglabātajām priežu atmirušās koksnes struktūrām (I), un b) vai ķērpju funkcionālās pazīmes uz celmiem 4 - 6 un 9 - 11 gadus vecās priežu jaunaudzēs atšķiras (**promocijas darbā**).

Aizstāvēšanai izvirītās tēzes:

- Latvijas ķērpju biotas apzināšanai nepieciešams veikt mūsdienīgu analīzi un datu papildināšanu;
- Ekoloģisko koku saglabāšanās līmenis un vecums kopš mežizstrādes ietekmē ķērpju sugu daudzveidību uz celmiem un sīkās koksnes;
- Ķērpju funkcionālo pazīmju kopas uz celmiem mainās pirmajā desmitgadē pēc mežizstrādes.

Darba uzdevumi:

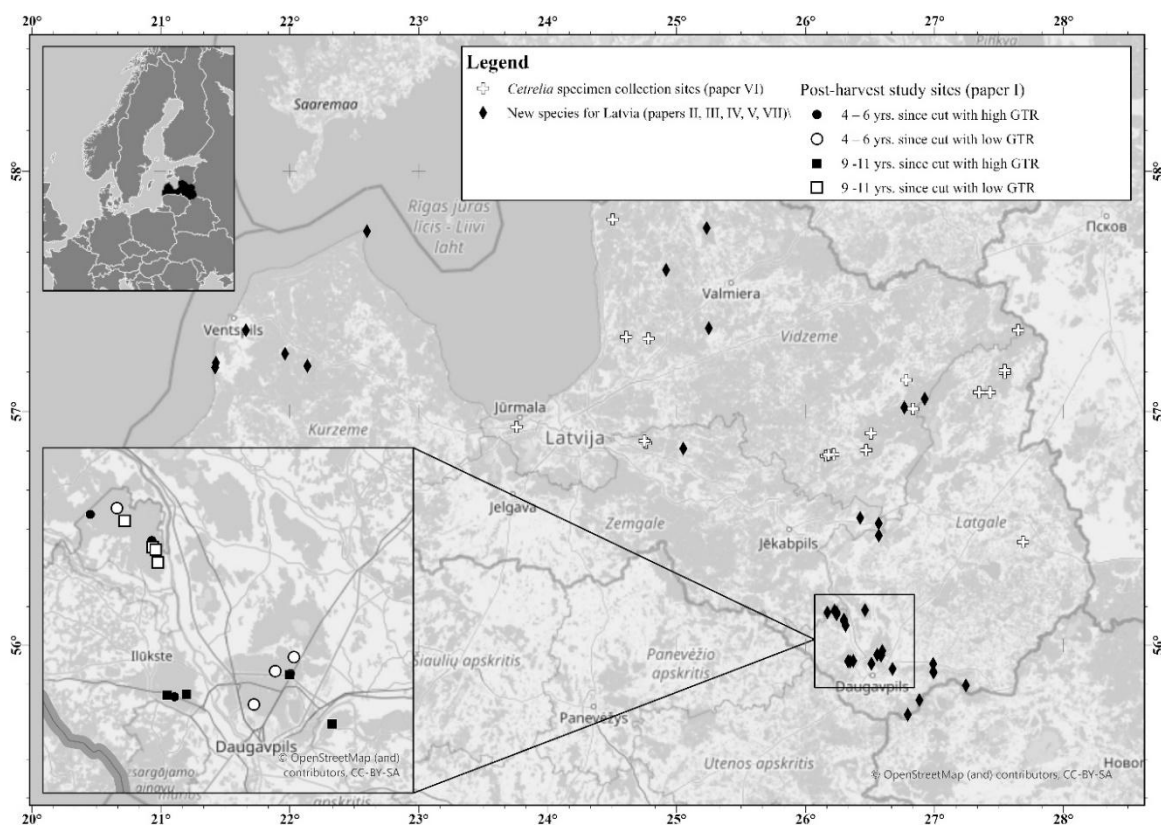
- Mērķtiecīga ķērpju sugu daudzveidības izpēte iepriekš atlasītajās teritorijās, lai apzinātu ķērpju datu trūkumu par ķērpju biotu;
- Veikt *Cetrelia* ģints ķērpju ģints revīziju Latvijā;
- Datu ievākšana par ķērpjiem pēc mežizstrādes 4–6 un 9–11 g. vecās sausās boreālās priežu audzēs Latvijā;
- Ķērpju kopu apraksts uz priedes atmirušās koksnes struktūrām (celmiem, sīkās koksnes struktūrām (turpmāk tekstā FWD), sausokņi un kritālas) pēc mežizstrādes 4–6 un 9–11 g. vecās sausās boreālās priežu audzēs Latvijā;

- Ievākto īpatņu noteikšana, izmantojot adekvātas lihenoloģiskās metodes, ko izmanto sugu noteikšanai.

2. MATERIĀLI UN METODES

2.1. Ķērpju fona daudzveidības izpēte

Lai pilnveidotu vispārēju zināšanu līmeni par ķērpju un tiem radniecīgo sēņu daudzveidību un pārbaudītu meža sugu sastopamības biežumu, tika apsekoti vairāki biotopu veidi (meži, ieži un atsegumi, parkveida pļavas, koku alejas un parki, purvi u.c.) iepriekš izvēlētās vietās (sk. 1. att., un 2. att. promocijas darbā). Katrā pētītajā biotopā ķērpji un tiem radniecīgās sēnes tika reģistrētas uz visiem substrātiem līdz 2 metriem virs zemes. Tika reģistrētas visas ievērojamās (piemēram, Latvijas Sarkanajā grāmatā iekļautās, aizsargājamās, retās un Latvijā līdz šim nezināmās) ķērpju sugas. Sugām, kuras nav iespējams noteikt lauka apstākļos, tika savākts arī herbārijas materiāls. Visus ķērpju datus, ko savākuši neprofesionāli lihenologi, darba autors pārbaudīja, apmeklējot vietas un/vai identificējot savāktos ķērpju herbārijus. Visi nozīmīgie ķērpju atradņu dati tiek glabāti Dabas datu pārvaldības sistēmā “OZOLS”, ko uztur Dabas aizsardzības pārvalde (LR Vides aizsardzības un reģionālās attīstības ministrijas padotībā).



1. attēls. Apsekotās vietas, kurās reģistrētas jaunas sugas Latvijai (II, III, IV, V un VII publikācija), un *Cetrelia* paraugu savākšanas vietas (VI). Pietuvinātajā kartē ir parādītas I pētījuma izpētes vietas.

Lapuņu punkt-testa reakcijas tika pārbaudītas ar nātrija hipohlorīta šķīdumu (komerciālais balinātājs) (C) un/vai 10% KOH šķīdumu (K) lauka apstākļos. Laboratorijā ķērpji tika identificēti pēc standarta lihenoloģiskām metodēm. Paraugiem, kuriem nepieciešama sekundāro metabolītu pārbaude, tika izmantota plānslāņa hromatogrāfija (TLC) (Orange et al. 2001). Ievāktie eksemplāri tiek glabāti Daugavpils Universitātes (DAU) lihenoloģiskajā herbārijā.

Latvijā sastopamo *Cetrelia* ģints sugu revīzija tika veikta, pamatojoties uz herbārija materiālu, kas ievākts Latvijas teritorijā laika posmā no 1957. līdz 2018. gadam un tiek glabāts Daugavpils Universitātes (DAU) un Latvijas Universitātes (RIG) lihenoloģiskajos herbārijos. Visi paraugi tika pārbaudīti ar TLC metodi. Eksemplāru atradnes vietas tika pārrakstītas no herbārija etiķetēm, un *Cetrelia* ģints sugu izplatības kartes tika izveidotas, izmantojot ESRI ArcGIS pro 2.3. (ESRI 2011).

2.2. Ķērpju kopas uz atmirušās koksnes sausās boreālās jaunaudzēs

Ķērpju sugu kopu un sugu daudzveidības izpēte sausieņu tipa boreālās jaunaudzēs veikta Latvijas DA daļā (I), hemiboreālā meža zonā (pēc Ahti et al. 1968). Pētījuma vietas izvēlētas no *Vacciniosa* (Mētrāju) tipa audzēm (Bušs 1976). Izpētes vietas izvēlētas 2,5 - 9 ha lielās, ar stādīšanu atjaunotās, priežu audzēs, kas atrodas ārpus aizsargājamām teritorijām (1. att., pietuvināta karte).

Pētījuma vietas tika sadalītas četrās izpētes grupās (turpmāk kā “izpētes grupas”), pamatojoties uz laiku kopš galvenās cirtes veikšanas (4 - 6 un 9 -11 gadi pēc mežizstrādes) un ekoloģisko koku saglabāšanas (GTR) līmeni (“augsts”, 14 - 20 koki uz ha, jeb 30 - 40 m³/ha), un “zems”, ≤ 6 koki uz ha vai ≤ 12 m³/ha). Katra no izpētes grupām tika pārstāvēta četrās vietās, kopā pētījumā tika apskatītas 16 mežaudzes. Visas izpētes vietas tika standartizētas līdz 2,5 ha lieliem parauglaukumiem, ar 30 m platām buferzonām katrā pusē (minimālais attālums līdz tuvākajai audzei). Visas pētītās audzes iepriekš ir atjaunotas ar stādīšanas metodi, un visas pētītās audzes ir valsts īpašumā. Kopumā, informācija par ķērpju sastopamību uz koksnes struktūrām katrā vietā tika ievākta no diviem sīkās koksnes (turpmāk tekstā kā “FWD”) parauglaukumiem (2 × 8 m), 4 celmiem, kas atlasīti gar paraugu ņemšanas transektām, no 1–2 kritālām, kuras šķērso transekti un 1–2 sausokņiem, kas tika atlasīti parauglaukmā. Ķērpju identificēšana veikta, izmantojot tās pašas metodes, kas aprakstītas 2.1. apakšnodaļā.

2.2.1. Funkcionālo pazīmju izvērtēšana

Katrai uz celmiem atrastajai ķērpju sugai (I publikācija) tika izvērtēti desmit funkcionālo īpašību veidi starp morfoloģiskajām, anatomiskajām, ķīmiskajām un reproduktīvajām pazīmēm (pilns saraksts pieejams promocijas darbā). Informācija par šīm pazīmēm tika iegūta no sugu noteicējiem, taksonomijas literatūras un literatūras par ķērpju sekundārajiem metabolītiem (Smith et al. 2009; Wirth et al. 2013; Tibell 1999; Thell & Moberg 2011; Jørgensen et al. 2007; Ahti et al. 2013; Nguyen et al. 2013).

2.3. Statistiskā datu analīze

Darbā (I) atlasīto kritalu un sausokņu skaits pētījuma vietās nebija pietiekams statistiskai analīzei, bet atšķirības starp celmu funkcionālo laukumu un raupjās koksnes struktūras (CWD) un sīkās koksnes struktūras (FWD) apjomu četrās apstrādes kombinācijās tika pārbaudīta ar vienvirziena Welch ANOVA ar Games-Howell post-hoc analīzi (pirms

analīzes tika izslēgtas divas datu vērtības, lai panāktu normālu datu sadalījumu katrai analīzei). Tika panākts dispersiju viendabīgums, ko parādīja Levēna dispersijas homogenitātes tests ($p < 0,001$). Vispārējie lineārie modeļi (GLM) tika izmantoti, lai pētītu jaunaudžu vecuma un ekoloģisko koku saglabāšanas līmeņa ietekmi uz kopējo un vidējo ķērpju sugu daudzveidību uz celmiem un uz FWD katrā izpētes vietā.

Starp fiksētiem faktoriem bija jaunaudžu vecums (4–6 un 9–11 gadi kopš ciršanas) un ekoloģisko koku saglabāšanas (GTR) līmenis (tekstā ≤ 6 koki/ha, kā “zems” un ≥ 14 koki/ha, kā “augsts”). Katram modelim tika iekļauti arī divi savstarpēji nekorelējoši mainīgie: (1) un (2) vidējais (izpētes vietā) celma funkcionālais laukums un vidējais celma diametrs un (3) modeļa mainīgie FWD un CWD apjomi. Sākotnēji tika veidoti GLM, iekļaujot visus faktoros un to mijiedarbību starp jaunaudžu vecumu un GTR līmeni. Nenožīmīgie faktori tika izņemti no modeļa manuāli pa vienam, sākot ar vismazāk nozīmīgu faktoru. Ķērpju sugu kopu atšķirības starp izpētes grupām (atkarībā no vietas vecuma un GTR līmeņa) tika pētītas uz 1) celmiem (kopā uz visa celma), 2) atsevišķi celmu vertikālajām un horizontālajām virsmām un 3) FWD. Vairāku atbilžu permutācijas procedūra (MRPP) tika izmantota, lai pārbaudītu, vai atšķiras iepriekš definētās grupas. Lai labotu p-vērtības vairākiem salīdzinājumiem, tika piemērota Bonferroni korekcija.

Ķērpju funkcionālo pazīmju datu sadalījums tika novērtēts ar Shapiro-Wilk testu un parasto Q-Q diagrammu izveidi un pārbaudi. Pieņēmums par dispersijas viendabīgumu tika pārbaudīts ar Levēna testu. Tika veikta divvirzienu ANOVA vai saskaņoto rangu transformācijas ANOVA (atkarībā no pieņēmuma pārbaudes), lai noteiktu, vai pastāv mijiedarbības efekts starp divām neatkarīgu pazīmju mainīgajām (vecums kopš mežizstrādes un funkcionālās pazīmes veids) uz nepārtrauktu atkarīgo mainīgo (sugu skaits). Aprakstošajā statistikā tiek uzrādīta vidējā vērtība un \pm standarta novirze, ja dati atbilst normālam sadalījumam.

3. REZULTĀTI

3.1. Ķērpju fona daudzveidības pētījumi

Kopumā promocijas darbā (I-VII) tiek atspoguļoti veiktie ķērpju daudzveidības pētījumi 6 gadu periodā (2015. – 2020.). Pētījumu gaitā reģistrētas 69 Latvijai jaunas ķērpju un 47 ķērpjiem radniecīgo sēņu sugas. No tām apmēram 20% sugu atrada un/vai identificēja promocijas darba autors (**promocijas darba 1. pielikums**).

90 no 116 no jauna reģistrētās sugas tika konstatētas meža biotopos, 14 sugas parkos/parkveida pļavās un alejās, astoņas uz iežiem (akmeņiem) un atsegumiem, un četras sugas traucētos/ruderālos biotopos (galvenokārt uz augsnes). Lielākā daļa no Latvijai jauniem taksoniem bija epifītiskie un epiksilie ķērpji, bet ievērojams bija arī lihenofilo sēņu skaits (37 sugas).

Pēc Dabas datu pārvaldības sistēmas "OZOLS" datiem, 6 gadu periodā (2015. – 2020.g.) tika veikti 1842 ieraksti par 41 dabas aizsardības kontekstā nozīmīgām ķērpju sugām, bet promocijas darba autors pārbaudīja 754 ierakstus par 37 dabas aizsardības kontekstā nozīmīgām ķērpju sugām (Anonymous 2021). Daugavpils Universitātes (DAU) lihenoloģiskajā herbārijā ievietoti apēram 2000 herbārija vienību, kas pārstāv 227 ķērpju un tiem radniecīgo sēņu sugas.

3.2. Latvijā sastopamu *Cetrelia* ģints sugu revīzija

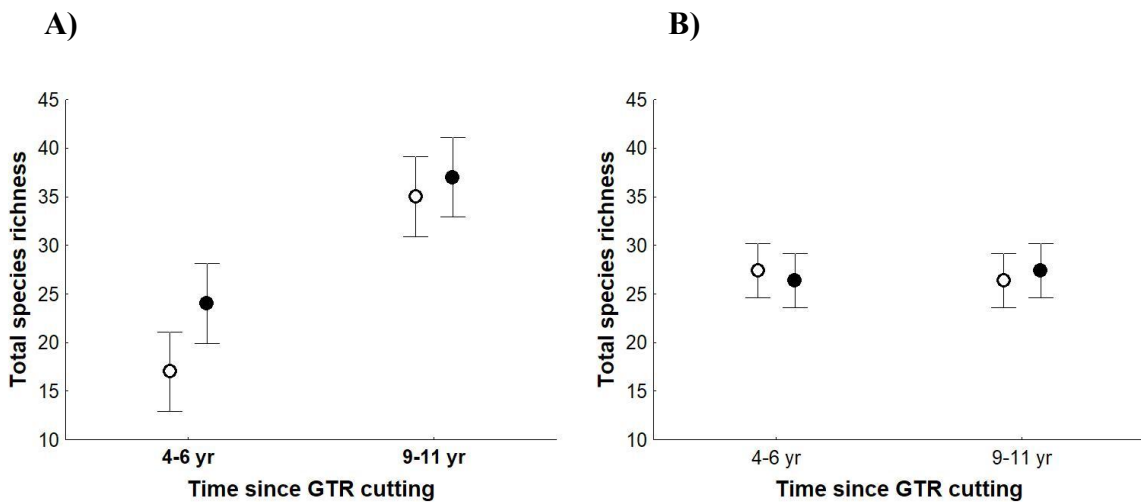
Kopumā no RIG un DAU herbārija kolekcijām tika pētīti *Cetrelia* ģintij piederoši 98 paraugi (ievākti laika posmā no 1957. līdz 2018. gadam). No tiem 19 eksemplārus ievāca promocijas darba autors. No pētāmajiem īpatņiem *Cetrelia cetrarioides* un *C. olivetorum* veidoja 43% un 42%, savukārt *Cetrelia monachorum* konstatēta retāk – ap 15% no izmeklētajiem īpatņiem. Šajā pētījumā pirmo reizi tika ziņots par *Cetrelia monachorum* Latvijā. Pētītie *Cetrelia* ģints īpatņi galvenokārt tika atrasti uz *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, *Quercus robur* un retāk (7% īpatņu) uz *A. incana*, *Betula pendula*, *Corylus avellana*, *Padus avium* un *Picea abies* (VI).

3.3. Ķērpju daudzveidība uz atmirušās koksnes priežu jaunaudzēs

54 ķērpju un tiem radniecīgo sēņu sugas tika uzskaitītas mētrāju tipa jaunaudzēs uz visiem pētāmajiem mirušās koksnes veidiem (FWD, celmi, kritālas un sausokņi) 16 izpētes vietās (detalizētu izpētes vietu sarakstu skatīt 1. pielikumā I publikācijā). Trīs sugas Latvijā reģistrētas pirmo reizi, proti, *Calicium trabinellum*, *Pycnora sorophora* un *Scoliciosporum sarothamni* (I, III). Celmus (n = 64) apdzīvoja 48 sugas, FWD (n = 32 parauglaukumi) apdzīvoja 43 sugas, uz sausokņiem (n = 9) reģistrētas 27 sugas, bet uz kritālām (n = 24) - 44 sugas. Viena no īpaši aizsargājamām ķērpju sugām – *Cladonia parasitica* – konstatēta septiņās vietās (visas 9–11 gadus vecās jaunaudzēs), augot uz horizontālām celmu un kritālu virsmām (I). Celmu raksturlielumi pētījuma vietās atšķīrās tikai nedaudz; arī FWD un CWD

apjomi bija salīdzinoši zemi un līdzīgi visās izpētes grupās (attiecīgi $p = 0,454$ un $p = 0,876$; **I** publikācijas 2. pielikums).

Pamatojoties uz fināla GLM modeli, kopējā un vidējā ķērpju sugu daudzveidība uz celmiem bija atkarīga no jaunaudzē vecuma (augstāka daudzveidība 9–11 gadus vecās jaunaudzēs) un no GTR līmeņa (augstāka daudzveidība vietās ar “augstu” GTR līmeni; 2. tabula. (**I**) publikācija, 2.A attēls). Mijiedarbība starp vecumu un GTR līmeni, kā arī celmu paparametru mainīgajiem lielumiem (vidējā celma funkcionālā platība un vidējais celmu diametrs katrā izpētes vietā) nebija nozīmīga. Nevienam no pārbaudītajiem mainīgajiem nebija būtiskas ietekmes uz FWD kopējo sugu daudzveidību (Rezultātu sadaļa (**I**) publikācijā, 2.B attēls).



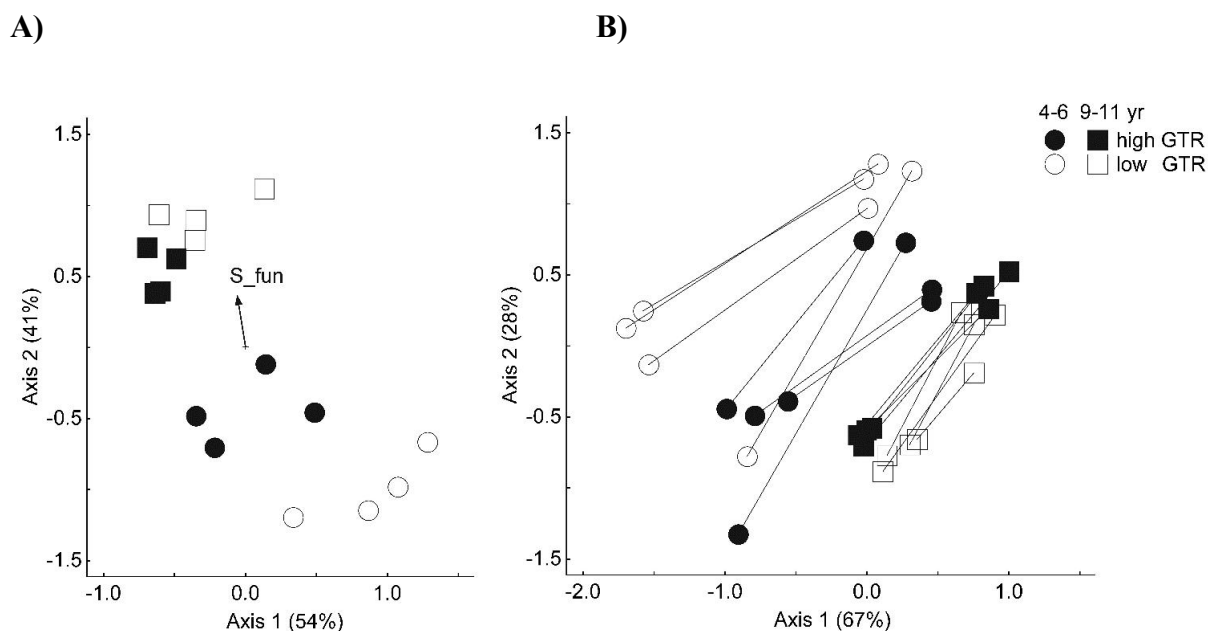
2. attēls. Kopējā sugu daudzveidība uz priežu celmiem (A) un uz sīkās koksnes (B) 4–6 un 9–11 gadus vecās jaunaudzēs ar zemu (≤ 6 koki/ha; neiekrāsots simbols) un augstu (≥ 14 koki/ha; melns simbols) ekoloģisko koku saglabāšanas (GTR) līmeni. Katrā pētāmajā jaunaudzē grupā tika aprakstīti 16 celmi un astoņi 2x8m paraugaukumi, kuros tika pētītas sugas uz sīkās koksnes (FWD).

3.4. Ķērpju sugu kopas uz celmiem un sīkās koksnes priežu jaunaudzēs

Ķērpju kopas uz celmiem atšķīrās starp izcirtumu vecuma grupām ar vienu un to pašu GTR līmeni (MRPP tests; $A = 0,2$ un $0,4$, $p = 0,006$ abām grupām) un starp viena vecuma augsta un zema GTR līmeņa audzēm ($A = 0,2$, $p = 0,007$ abām grupām). Šādas grupas ir vērojamas NMS ordinācijā (3.A attēls). No pārbaudītajiem vides mainīgajiem, celma vidējais funkcionālais laukums korelēja ar otro ordinācijas asi ($r^2 = 0,24$). Ķērpju kopas uz FWD atšķīrās dažādās jaunaudzē vecuma grupās ar vienu un to pašu GTR līmeni ($A = 0, 1$, $p = 0$,

01 abos gadījumos), bet augsta un zema GTR līmeņa vietās bija līdzīgas ķērpju sugu kopas ($A=0,05$, $p=0,06$, 4–6 g. vecās audzēs un 9–11 g. vecās audzēs $A=0,04$, $p=0,10$). Šis modelis ir redzams arī NMS ordinācijā (3.B attēls), un neviens no pārbaudītajiem vides mainīgajiem (FWD un CWD apjoms) nekorelēja ar ordinācijas asīm ($r^2 < 0,2$).

Līdzīgi kopu modeļi (vecuma atšķirība un atkarība no GTR līmeņa) parādījās arī tad, ja celmu vertikālās un horizontālās virsmas tika analizētas atsevišķi ($A=0,1-0,2$, $p=0,02-0,01$). Turklāt vertikālās un horizontālās virsmas atšķīrās viena no otras vecuma \times GTR līmeņa apstrādes ietvaros (MRPP tests $A=0,2-0,5$, $p=0,01$; 3.B attēls). Koncentrēšanās tikai uz horizontālo celmu virsmu (kā kolonizācijas vietas gadījumu pēc mežizstrādes) parādīja skaidru kopu atšķirību starp 4–6 g. un 9-11 g. cirsmu vietām gan uz koksnes, gan uz mizas (horizontālās virsmas) ap celmiem ($A=0,5$, $p < 0,001$).



3. attēls. Ķērpju sugu kopas uz priežu celmiem (viens punkts reprezentē vienu audzi, jeb 4 celmus) jaunās un vecās (attiecīgi 4-6 un 9-11 gadi pēc mežizstrādes) jaunaudzēs ar augstu (14-25 koki/ha) un zemu (≤ 6 koki/ha) ekoloģisko koku saglabāšanas (GTR) līmeni (A). Grafika vektors norāda, ka celmu funkcionālā platība (t.i., celmu laukums, ko nesedz briofīti – S_fun) ir saistīta ar otro ordinācijas asi. Grafiks (B) ilustrē ķērpju sugu kopas atsevišķi uz priežu celmu vertikālajām un horizontālajām virsmām (līnijas savieno vienas audzes sugu kopas uz celmu horizontālām un vertikālajām virsmām).

3.3.2. Ķērpju funkcionālo īpašību izplatība vietās pēc mežizstrādes

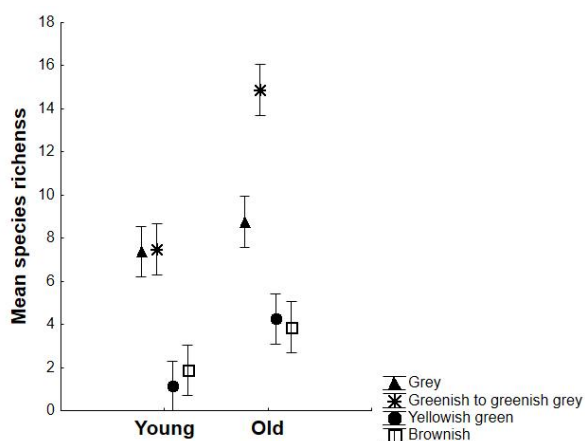
No lihenizētajām sugām funkcionālo īpašību analīzes datu kopa ietvēra tikai ķērpju ar zaļālgū fotobiontu (t.i., nevienas sugas ar zilaļģēm vai trentephliodajām aļģēm) un dominējošās sugas ar lapoņiem, kurām bija pelēka vai zaļgani pelēka krāsa; lielākā daļa lihenizēto sugu saturēja arī acetonā šķīstošos ķērpju sekundāros savienojumus. Celmu apdzīvojošo sugu datu kopā dominējošie vairošanās veidi bija veģetatīvi. Sugas, kuras izplatās dzimumvairošanās veidā, sporu pazīmes nebija atšķirīgas: lielākajai daļai bija viensūnas sporas un sugas ar hialīna sporām dominēja pār sugām ar krāsainām sporām, biežāk sastopamas sugas ar gludu virsmu un vidēja izmēra sporām (10-20 μ).

Pamatojoties uz divvirzienu ANOVA rezultātiem, sadalījums pazīmju tipi “lapoņa tips”, “lapoņa krāsa” un “UV vielas” atšķīrās starp jaunām (4–6 g.) un vecām (9–11 g.) jaunaudzēm ((F (2,42) = 9,921, p < 0,001, F (3,56) = 11,338, p < 0,001 un F (1,28) = 26,468, p < 0,001 attiecīgi)). Pamatojoties uz Tuckey's HSD Post Hoc testu, veci celmi uzrādīja lielāku vidējo sugu daudzveidību ar krevu un krūmu lapoņiem (p<0,001; 4. A attēls), sugām ar zaļgani līdz zaļgani pelēku un dzeltenīgi zaļu lapoņa krāsu (p<0,01; 4.B attēli) un sugas ar UV aizsargvielām (p < 0,001; 8.B attēls Promocijas darbā).

A)



B)



4. attēls. Dažādu lapoņu veidi (A) un lapoņu krāsas (B) pazīmju vidējā sugu bagātība (ar standartklūdu) uz celmiem 4–6 un 9–11 gados. vietas pēc mežizstrādes. Paraugkopas skat. promocijas darba 3. tabulā.

4. DISKUSIJA

4.1. Ķērpju un tiem radniecīgo sēņu biota Latvijā

Kopējais Latvijas teritorijā zināmo ķērpju un tiem radniecīgo sēņu sugu skaits autora (kop)pētījumu 6 gadu periodā (I-VII) palielinājās par 116 taksoniem. Latvijā šobrīd kopējā ķērpju un tiem radniecīgo sēņu biotā ir apmēram 700 sugas. Lielākā daļa no Latvijai jaunām konstatētajām sugām ir epifītiskie un epiksīlie ķērpji – sugas, kas galvenokārt saistītas ar veciem meža biotopiem. Līdzšinējie pētījumi liecina arī par atsevišķu sugu grupu pētījumu trūkumu Latvijā – piem. epiksīlās ķērpju sugas, uz ķērpjiem parazitējošās sēņu sugas, saprobās kalccioīdu sugas, epilītiskie ķērpji u.c. (II-V un VII publikācija). No nesen reģistrētajām sugām vairākas ķērpju sugas ir potenciāli retas un, iespējams, apdraudētas. Tādas sugas kā *Chaenotheca laevigata*, *Cetrelia monachorum*, *Microcalicium ahlneri*, *Parmelia submontana* ir saistītas ar veciem mežiem, kuru platības visās Baltijas valstīs samazinās. *Dermatocarpon miniatum* un *Pilophorus cereolus* aug uz neskartiem laukakmeņiem un smilšakmens atsegumiem, kas ir reti biotopi Baltijas reģionā. Visas augstāk minētās sugas Igaunijā un Lietuvā ir retas un tiek uzskatītas par apdraudētām (Löhmus et al. 2019; J. Motiejūnaitē pers. komentāri). No otras puses, dažām no reģistrētajām ķērpju un tiem radniecīgām sēņu sugām, piemēram, *Leptorhaphis epidermidis*, *Ochrolechia microstictoides*, *Pycnora sorophora*, *Clypeococcum hypocenomycis* un *Sarea difformis*, Latvijā, iespējams, iepriekš netika pievērsta uzmanība.

Lielāko daļu no reģistrētajām sugām ievāca un/vai identificēja vieslihenologi (II un V darba līdzautori), kas ir sagaidāms, un tas parāda, cik svarīga ir ārvalstu speciālistu iesaiste ar specifiskām zināšanām par konkrētām ķērpju grupām. Piemēram, iepriekšējos gados Baltijas valstīs notikušas lihenoloģiskās tikšanās ar lauku izbraukumiem (ekspedīcijām) pulcē profesionāļus un amatierus, un tas būtiski paaugstina zināšanas par reģiona bioloģisko daudzveidību (Motiejūnaitē & Piterāns 1998; Motiejūnaitē et al., 2006; Motiejūnaitē et al. 2012; II; Suija et al. 2020; uc).

Manāmi palielinājās vispārējās zināšanas par vairāku aizsargājamo un reto ķērpju sugu izplatību Latvijas teritorijā. Piemēram, aizsargājamo un reto ķērpju novērojumu skaits dabas datu pārvaldības sistēmā “OZOLS” pieauga no 1052 ierakstiem 2015. gadā līdz vairāk nekā 4000 ierakstiem 2020. gadā. Zināšanas par ķērpju izplatību Latvijas teritorijā būtiski tika papildinātas atsevišķām sugām: piemēram, no dažām *Mycoblastus sanguinarius* atradnēm 2015. gadā, līdz vairāk nekā 20; *Thelotrema lepadinum* no mazāk nekā 20 atradnēm

līdz vairāk nekā 60 atradnēm 2020. gadā. Tomēr dažas retas ķērpju sugas, piemēram, *Bactrospora dryina*, *Chaenotheca cinerea*, *Parmeliella thriptophylla*, *Protopannaria pezizoides*, joprojām ir zināmas tikai no dažām atradnēm.

Salīdzinoši liels vispārējo zināšanu trūkums par ķērpju daudzveidību Latvijā skaidrojams ar sistemātisku ķērpju un tiem radniecīgo sēņu pētījumu trūkumu un mazo speciālistu skaitu, kas varētu nodarboties ar ķērpju sugu noteikšanu valstī. Ķērpju kolekciju sistemātisku revīziju trūkums rada papildu zināšanu trūkumu par Latvijas ķērpju biotu. Iepriekš sugu identifikācija Latvijā ar TLC metodēm tika izmantota tikai dažos pētījumos. Vairumā gadījumu, izņemot Mežaka u.c. 2012, TLC metodes tika izmantotas tikai atsevišķu ķērpju sugu noteikšanai (piemēram, Czarnota & Kukwa 2010). Dažādas ķērpju ģintis un grupas, kurās sugu noteikšana bez TLC metodēm ir problemātiska vai pat neiespējama, Latvijā pēc TLC netika pārskatītas (piemēram, *Lepraria*, *Ochrolechia*, *Xanthoparmelia*, daudzas *Cladonia* ģints sugas, sterili ķērpji ar krevu laponi u.c.).

Cetrelia (VI) ģints revīzija bija pirmā mērķrevīzija, kurā tika izmantotas TLC metodes Latvijā. Līdz šim Latvijā bija zināmas tikai divas *Cetrelia* ģints sugas - *Cetrelia olivetorum* un *C. cetrarioides* (Āboliņa et al., 2015), savukārt herbārija materiāla revīzijas laikā tika konstatēta trešā suga – *C. monachorum*. Lielākajā daļā Ziemeļeiropas valstu visas *Cetrelia* ģints sugas ir apdraudētas un iekļautas aizsargājamo sugu sarakstos (VI). Līdz šim ar Latvijas likumdošanu stingri aizsargā tikai *C. olivetorum* un *C. Cetrarioides* ir iekļauta Latvijas Sarkanajā grāmatā. Pētījuma (VI) rezultāti liecina, ka *C. monachorum* ir tikpat reta kā *C. cetrarioides* s.str. un *C. olivetorum* s.str. Gaidāmajā aizsargājamo sugu sarakstu aktualizācijā, kurā sugas tiks novērtētas pēc IUCN kritērijiem, izvērtējumu ieteicams veikt katrai sugai atsevišķi. Tiek ierosināts iekļaut *C. olivetorum* s.lat. kā vienu saglabāšanas vienību īpaši aizsargājamo sugu sarakstā. Šāda pieeja palīdzēs vienkāršot *Cetrelia* sugu aizsardzības birokrātisko procesu. Vienlaikus visas *Cetrelia* ģints sugas reto sugu monitoringa programmās būtu jāpievieno atsevišķi, jo tas var uzlabot izpratni par faktisko situāciju ar katru sugu.

Neraugoties uz pēdējo gadu sniegumu vispārējās izzināšanā par ķērpjiem un tiem radniecīgām sēnēm, kopējais zināmo ķērpju un tiem radniecīgo sēņu sugu skaits joprojām ir zemākais salīdzinājumā ar pārējām Baltijas valstīm (Motiejūnaitē 2017, Randlane et al. 2019). Pašreizējā situācija liecina par nepieciešamību ķērpjus iekļaut meža ekosistēmu vispārējās sugu daudzveidības monitoringa sistēmās. Tāpat jāveic sistemātiskas ķērpju herbāriju

materiāla revīzijas, izmantojot jaunāko literatūru un adekvātas izpētes metodes. Tik liels darbu apjoms paredz sadarbību ar citu valstu speciālistiem, kuri pārzina konkrētas ķērpju un tiem radniecīgo sēņu grupas.

4.2. Ķērpji priežu jaunaudzēs

Dažādi mežaudzes un substrāta mēroga faktori, piemēram, atmirušās koksnes apjoms, ekoloģisko koku saglabāšanas līmenis un substrātu daudzveidība, ietekmē epiksīlo ķērpju sugu kopas, sugu daudzveidību jaunaudzēs (piemēram, Blasy & Ellis 2014, Ranius et al. 2014, Hämäläinen et al. 2015, Hiron et al. 2017). Neskatoties uz to, ir maz pētījumu, kas ir veltīti meža apsaimniekošanas darbību izpētei, kas veido epiksīlo ķērpju, sugu kopas, un sugu daudzveidību uz dažādiem substrātiem sausās boreālās jaunaudzēs hemiboreālā reģionā.

Sausieņu tipa boreālās jaunaudzēs (I) kopā konstatētas 54 ķērpju un nelihenizētu sēņu sugas. Vairums no pētītajās vietās konstatēto sugu ir hemiboreālajā reģionā skujkoku mežu fona ķērpju sugas. Līdzīga meža fona sugu sastopamība uz atmirušās koksnes struktūrām tika novērota arī pētījumos, ko citās valstīs un reģionos veica Daniēls (1983), Fałtynowicz (1986), Spribille et al. (2008), Hämäläinen et al. (2015), Hiron et al. (2017). Turklāt apmēram divas trešdaļas no reģistrētajām sugām pētījumā (I) ir ķērpji, kas var būt sastopami arī uz citiem substrātiem un var apdzīvot citu biotopu veidus. Tika secināts, ka piecas no konstatētajām sugām apdzīvo tikai atmirušo koksni (piemēram, *Calicium glaucellum*, *C. trabinellum*, *Cladonia parasitica*, *Cladonia stellaris* un *Mycocalicium subtile*). No tām *C. stellaris* ir pazīstama, kā izplatīta epigeiska suga, kas reti sastopama arī uz sapuvušas koksnes un mizas (Motiejūnaitė 2020). Tajā pašā laikā, ir zināms, ka iepriekš minētās kalicioīdu sugas ir obligāti epiksīlās ķērpju sugas (Löhmus & Löhmus 2011; (1. pielikums) Spribille et al. 2008) un ir vairāk saistītas ar vēlinām sukcesijas mežu ekosistēmām, un *C. trabinellum* tiek uzskatīta par ķērpju biocentru indikatorsugu Lietuvā (Motiejūnaitė et al. 2004). *Cladonia parasitica* ir Latvijā aizsargājama suga (līdzīgi kā Igaunijā un Lietuvā), un to parasti asociē ar horizontāli izvietotu atmirušo koksni (kritalas, celmu horizontālā virsma utt.) dabiskās priežu mežaudzēs. Pētījumā (I) *C. parasitica* tika konstatēta uz horizontālas celmu virsmas, tikai vecās (9-11 gadi pēc mežizstrādes) audzēs.

4.2.1. Ķērpju kopas uz celmiem, un celmu kā ķērpju dzīvotnes nozīme

Ir zināms, ka celmi ir ķērpjiem bagātas atmirušās koksnes struktūras, uz kurām ir atrodams līdz pusei no kopējās atmirušās koksnes ķērpju biotas, dabiskās un saimnieciskajās

boreālo mežu ekosistēmās (Fałtynowicz 1986; Spribille et al. 2008; Hämäläinen et al. 2015; Svenson et al. 2016; Hiron et al. 2017; Ranius et al. 2019). Tomēr visos augstākminētajos pētījumos, tika izmantotas dažādas datu ievākšanas metodes, kas apgrūtina ķērpju sugu daudzveidības salīdzināšanu uz celmiem starp pētījumiem. Fałtynowicz (1986) ziņo par 39 ķērpju sugām, kas reģistrētas uz celmiem Polijā, Hämäläinen et al. (2015) – 95 sugas uz priežu celmiem Somijā, Hiron et al. (2017) konstatēja 32 ķērpju sugas uz priežu, egļu un bērzu celmiem Zviedrijas boreālajos mežos, Blassy un Ellis (2014) ziņoja par 46 ķērpju sugām uz priežu celmiem Skotijas ziemeļaustrumos. Pētījumā, ko veica Spribille et al. (2008) autori fokusējas uz obligāti epiksīlajām ķērpju sugām plašā ģeogrāfiskā apgabalā un ziņoja par 53 obligāti epiksīlajām ķērpju sugām uz celmiem. Latvijas gadījumā (I pētījums) tika konstatētas 48 uz priežu celmiem sastopamas ķērpju sugas. Tomēr, neskatoties uz datu ievākšanas metožu atšķirībām un izpētes vietu ģeogrāfiskā izvietojuma atšķirībām, visos iepriekšminētajos pētījumos un Latvijā autori secina, ka celmi ir viena no ķērpju sugām bagātākajām atmirušās koksnes struktūrām boreālajos mežos gan jaunos, gan vecos mežos.

Pētījuma (I) rezultāti līdzīgi kā Hämäläinen et al. (2015), Ranius et al. (2019) Fennoskandijā un Fałtynowicz (1986) Polijā parādīja, ka priežu celmi ir ķērpju sugām bagāts substrāts pat agrīnā sukcesijas stadijā. Fałtynowicz (1986) konstatēja, ka lielākā daļa ķērpju sugu uz agrīnās sukcesijas stadijās (1–5 gadu pēc nociršanas) celmiem ir epifīti, kas aug uz atlikušās priedes mizas, kas vēl nav atdalījusies no koksnes. Fałtynowicz (1986) pieņēma, ka ķērpju kolonizācija celmu griezuma (horizontālajā) virsmā notiek intensīvi 6-10 gadus pēc mežizstrādes un ķērpju daudzveidības maksimums uz celmiem ir 11-16 gadi pēc mežizstrādes. Fałtynowicz (1986), Humprey et al. (2002), Kruys et al. (1999) un Caruso & Rudolphi (2009) parādīja, ka ķērpju sugu daudzveidība uz skujkoku atmirušās koksnes mēdz sasniegt maksimumu vidējās un vēlinās sadalīšanās stadijās. Pētījuma (I) rezultāti apstiprina iepriekš minēto pētījumu secinājumus, parādot, ka uz celmu horizontālās virsmas (griezuma vieta) sugu bagātība 9-11 gadus vecās jaunaudzēs ir gandrīz divas reizes augstāka nekā 4-6 gadus vecās audzēs. Pētījumā (I) tika pierādīts, ka 4-6 gadus vecus celmus var apdzīvot līdz pat 18 ķērpju sugas, un lielākā daļa no tām ir epifītiskās sugas, kas sastopamas uz atlikušās mizas. Piecos gados (9-11 gadus veci celmi) sugu daudzveidība uz celmiem var gandrīz dubultoties, un salīdzinot ar 4-6 gadus veciem celmiem, lielākā daļa sugu ir sastopamas uz mirušās koksnes, jo miza jau ir atdalījusies, un sadalīšanās stadiju daudzveidība uz viena celma ir augsta. Šie rezultāti liecina par salīdzinoši strauju ķērpju kolonizācijas ātrumu.

Pirmās desmitgades laikā celmi kalpo kā vērtīga struktūra ķērpju daudzveidības saglabāšanai jaunaudzēs.

Pētījuma (I) rezultāti pirmo reizi parādīja ķērpju sugu kopu atšķirību uz vertikālām un horizontālām celmu virsmām. Līdz šim tikai vienā pētījumā tika pētīta jaunaudzju un ekoloģisko koku saglabāšanas prakses ietekme epiksīlo ķērpju kopas sausos boreālos mežos (Hämäläinen et al. 2015). Salīdzinot ar Hämäläinen et al. (2015), pētījumā (I) konstatēts mazāks sugu skaits uz celmiem, kas skaidrojams ar ģeogrāfisko un klimatisko apstākļu atšķirībām, kā arī ķērpju sugu daudzveidības un kopu atšķirībām boreālās un hemiborālās veģetācijas zonās. Nesen šādas reģionālās atšķirības ķērpju kopās uz dažādām koksnes struktūrām parādīja Löhmus et al. (2018), pēcugunsgrēka vietās.

Kā bija sagaidāms, sugu kopas uz jauniem (4-6 g. veciem) un veciem (9-11 g. veciem) celmiem būtiski atšķiras. Šo parādību var izskaidrot ar to, ka liels epifītisku sugu īpatsvars uz jauniem celmiem un veciem celmiem tiek kolonizēts ar obligātām un fakultatīvām epiksilām sugām, līdzīgi kā to novēroja Fałtynowicz (1986). Ķērpju sugu kopu samērā straujas izmaiņas varētu būt izskaidrojamas ar epiksīlo sugu evolucionāro pielāgošanos strauji kolonizēt dabisko traucējumu vietas (piem., vējgāzes), kas varētu būt līdzīgas mežizstrādes procesam. Piemēram, evolucionārā sugu kopu koncepcija liecina (species pool concept), ka lielākā daļa sugu ir dabiski pielāgotas biežāk sastopamiem biotopiem (Taylor et al. 1990). Tomēr nesensais pētījums, ko veica Ranius et al. (2019) parādīja, ka evolucionārā sugu kopu koncepcija neizskaidro sugu (tostarp ķērpju) sastopamības modeļus uz dažādiem koksnes substrātiem Zviedrijā. Neskatoties uz to, katra biotopa izpētei ir nepieciešams vairāk empīrisku pētījumu, lai saprastu, kā būtu jāatdarina dabiskie traucējumi, lai veicinātu bioloģiskās daudzveidības uzturēšanu saimnieciskajos mežos.

Pētījuma (I) rezultāti parādīja, ka briofītu segums uz celmiem laika gaitā palielinās, ietekmējot ķērpju kopu formēšanos. Šāds modelis potenciāli var izraisīt pieejamās atmirušās koksnes laukuma samazināšanos uz celmiem otrās desmitgades cirmsas/ vai izcirtuma vietās. Šo problēmu potenciāli varētu atrisināt, palielinot celmu vidējo augstumu, samazinot briofītu kolonizācijas ātrumu un palielinot pieejamo atmirušās koksnes platību (funkcionālo platību, ko nesedz briofīti) uz celmiem, mežizstrādes vietās. Līdzīgus uzlabojumus boreālo mežu apsaimniekošanā ierosināja arī Blasy & Ellis (2014).

Ir pierādīts, ka celmu novākšana (izraušana), ko parasti praktizē Fennoskandijā (Zviedrijā un Somijā), negatīvi ietekmē koksne mītošo ķērpju daudzveidību cirmās

(Hämäläinen et al. 2015; Persson & Egnell 2018). Pagaidām Latvijā celmu novākšana netiek īpaši praktizēta, un celmu ieguves ietekme uz biodaudzveidību joprojām tiek pētīta (Lazdiņš et al. 2009; Lībiete et al. 2019). Pētījums (I) norādīja, ka izpētes vietās, ir ievērojami mazs kritalu un sausokņu skaits un apjoms, celmi var būt nozīmīgākais atmirušās koksnes substrāts ķērpjiem pirmajās desmitgadēs pēc mežizstrādes Latvijā. Turpmākiem pētījumiem ieteicams pievērsties epiksilo ķērpju kopu izpētei 30-40 gadus vecās audzēs, jo šajā periodā parasti tiek veiktas pirmās meža apsaimniekošanas darbības, piemēram, retināšana. Apmēram tajā pašā laikā kādreiz saglabātās atmirušās koksnes struktūras (ieskaitot celmus), visticamāk, ir pilnībā sadalījušās vai aizaugušas ar briofītiem/vaskulārajiem augiem. Šādā gadījumā vidēja vecuma audzēm var būt pat mazāks pieejamo atmirušo koksnes substrātu daudzums ķērpjiem nekā ir jaunaudzēs pirmajās divās dekādēs.

4.2.2. Ķērpju funkcionālās pazīmes uz celmiem

Pētījumi, kuros tiek pētīta ķērpju funkcionālā daudzveidība jaunos/apsaimniekotajos mežos (piem., mikroklimatisko apstākļu mainīgums meža struktūrā, sugu funkcionālo iezīmju mainīgums utt.), parādījās salīdzinoši nesen. Bäcklund (2016) Zviedrijā, Benítez et al. (2018) tropu kalnu mežos Ekvadoras dienvidos, un Malíček et al. (2019) Čehijas Republikā parādīja, ka ķērpju funkcionālo īpašību analīze var veicināt dziļāku izpratni par procesiem, kas kontrolē sugu izplatību apsaimniekotajās meža ekosistēmās. Tomēr joprojām trūkst pētījumu, kuros tiek analizētas ķērpju funkcionālo pazīmju grupu izmaiņas sausos boreālos mežos. Bäcklund (2016) veiktajā pētījumā autori pamatā pievērs uzmanību svešzemju forofītiem, kas padara rezultātu salīdzināšanu ar (I) pētījumu par problemātisku. Saskaņā ar Friedl un Büdel (2008) zaļāļģes saturošie ķērpji ir visizplatītākie. Pētījuma (I) rezultāti arī parādīja, ka lielākā daļa reģistrēto celmos mītošo ķērpju bija zaļāļģes saturošie ķērpji vai nelihenizētas sēnes. Zaļāļģes saturošu pārsvaru jaunaudzēs apstiprina Stofer et al. (2006) pētījums, kas tika veikts galvenajos Eiropas biogeogrāfiskajos reģionos (ieskaitot boreālo Somiju), un parādīja, ka zaļāļģes saturošu ķērpju īpatsvars palielinās līdz ar zemes izmantošanas intensitāti. Neskatoties uz to, ir jāveic pētījumus pāraugušos un dabiskos mežos, lai iegūtu dziļāku izpratni par mežizstrādes darbību ietekmi uz ķērpju fotobiontu sastāva izmaiņām audzēs.

Pētījuma (I) celmu datu kopā ir vairāk ķērpju sugu ar veģetatīvās un jauktās vairošanās stratēģiju, nekā sugu kurām ir tipiska dzimumvairošanās. Lielāks sugu īpatsvars ar bezdzimumvairošanos apsaimniekotajos mežos, nevis pirmatnējos mežos iepriekš tika novērots Ķīnā un Čehijā (Li et al. 2013; Malíček et al. 2019). Tajā pašā laikā citu pētījumu

rezultāti, ko veica Stofer et al. (2006) un Lundström et al. (2013) parāda pilnīgi pretēju modeli. Bässler et al. (2016) atklāja, ka bezdzimumvairošanās reproduktīvo režīmu veicina zemas temperatūras. Visi minētie pētījumi tika veikti dažādos meža ekosistēmu tipos ārpus hemiboreālā reģiona. Šādas atšķirības varētu izskaidrot ar dažādu pētījumu metodoloģiju un izpētes objektiem.

Lielākā daļa ķērpju askosporu ir mazas, aptuveni 1–30 μm, kas varētu būt saistītas ar substrāta kolonizācijas stratēģiju un izplatīšanos lielos attālumos (Hansson et al. 1992). Paredzams, ka lielām askusporām, līdzīgi veģetatīvo propagulu izplatīšanās modeļiem, pamatā izplatās īsākā attālumā, kas padara lielas askusporas drīzāk piemērotas populāciju izplatīgai vietas/dzīvotnes līmenī, nevis sugas izplatībai lielākā attālumā (Hansson et al. 1992). Askusporas anatomiskās un fiziskās īpašības, piemēram, sporu lielums, krāsa un šūnu skaits utt., - ir pazīmes, kas var ietekmēt mežā mītošo ķērpju izplatīšanās spējas, īpaši tādos ekstremālos apstākļos kā cirsmas un jaunaudzes. Pamatojoties uz pētījuma (I) datu kopu, sugas, kas apdzīvo celmus (gan jaunus, gan vecus), vairumā gadījumu veido nelielas vai vidēja izmēra, hialīnas, viensūnu sporas bez ornamentācijas. Sugas ar lielām sporām uz pētītajiem celmiem ir ārkārtīgi reti sastopamas, kas neatbilst Hansson et al. (1992) modelim. Tajā pašā laikā, Pentecost (1981) pētījumā, ko veica Lielbritānijā, secināja, ka sugas, kas veido viensūnu vidēja izmēra sporas ir visbiežāk sastopamas uz atmirušām koksnes substrātiem. Pentecost (1981) norādīja uz iepriekš minēto sporu iezīmju ekoloģisko nozīmi īslaicīgu substrātu (piemēram, atmirušās koksnes) kolonizācijā. Tikai atsevišķām sugām, kas tika atrastas pētījumu (I) vietās (gan jaunās, gan vecās) ir tumšas sporas (kalicioīdiem un *Physcia* ģints sugām), un nevienai no konstatētajām sugām nav tādu kombināciju kā daudzšūnu tumšās sporas. Uz veciem (9–11 g.) celmiem var konstatēt vairāk sugu ar unikālām sporu un apotēciju iezīmēm (galvenokārt kalicioīdiem), piemēram, stāvoši apotēciji ar kājiņu, kuros attīstās tumšas ornamentētas sporas. Vairākas vairošanās pazīmes pētītajās sugās vispār nebija pārstāvētas (piemēram, peritēciji vai piknīdijas). Tāpat netika atrastas sugas ar daudzšūnu (>divšūnu) sporām. Mazo bezkrāsaino sporu sastopamību, iespējams, var izskaidrot ar to ka, sugām ar šāda veida sporām ir tendence izplatīties lielos attālumos. Neskatoties uz to, lielākā daļa uz celmiem sastopamu ķērpju sugas apdzīvo celmu mizu, kas apgrūtina sporu pazīmju analīzi un rezultātu interpretāciju.

Ķērpju lapoņu augšējās virsmas krāsu galvenokārt nosaka ķērpju sekundāro metabolītu veids un fotobionta veids un/vai kortikālo hifu šūnu pigmenti (piemēram, melanīns). (Butler & Day 1998; Elix & Stocker-Wörgötter 2008; Brodo et al. 2001). Tajā

pašā laikā daudzi ķērpju sekundārie metabolīti un pigmenti var darboties kā UV filtri (Nguyen et al. 2013). Kershaw (1975) veiktie pētījumi liecina, ka lapoņa krāsa, maina lapoņa iekšējo un lapoņa virsmas temperatūru. Turklāt tika konstatēts, ka gaišās lapoņa formas ir vairāk pārstāvētas meža biotopos ar augstu gaismas intensitāti (Robinson et al. 1989), savukārt meža lapotnes ķērpju kopās var biežāk konstatēt melanīnu saturošās tumšās lapoņu formas (piemēram, *Bryoria*), vai usnīnskābi saturošās sugas, piemēram, *Usnea* un *Alectoria* ģinšu sugas (Färber et al. 2014). Pētījuma (I) rezultāti liecina, ka gandrīz $\frac{3}{4}$ no reģistrētajām sugām uz celmiem pētītajās jaunaudzēs satur vielas, kas var kalpot kā UV filtri. Ir zināms, ka dabiskie sausie boreālie meži ir viens no visvairāk saulei pakļautajiem meža veidiem hemiboreālajā reģionā. Tomēr, gaismas intensitāte jaunos atjaunotajos mežos, it īpaši pirmajā dekādē, ir pat augstāka nekā vidēja vecuma audzēs vai vecās meža ekosistēmās. Robinsons et al. (1989) ierosināja, ka gaišās krāsas ķērpju lapoņu īpatsvara pieaugums gaismas intensitātes gradientā ir paredzams modelis. Pētījuma (I) celmu datu kopas analīze apstiprina hipotēzi, ka gaišās krāsas ķērpji ir biežāk sastopami labi apgaismotos, nevis tumšos apstākļos. Papildus tam, ir acīmredzams, ka lielākā daļa no epifītiskām sugām, kas konstatētas uz celmiem pētījumā (I), ir tās sugas, kuras izdzīvoja pēc traucējuma (meža izciršanas). Šāds rezultāts ļauj pieļaut, ka pret UV starojumu aizsargājošo vielu klātbūtne vai to neesamība, un lapoņu krāsa (ko daudzos gadījumos nosaka ķērpju vielas) darbojas kā vienas no galvenajām iezīmēm, kas ir saistīta ar sugu populāciju izdzīvošanas/izmiršanas dinamiku traucējumu apstākļos, vismaz īstermiņa perspektīvā.

Tika konstatēts, ka uz 9-11 g. veciem celmiem krevu ķērpju un krūmu ķērpju īpatsvars (pēdējo grupu galvenokārt pārstāv *Cladonia* ģints sugas) bija augstāks nekā sugām ar lapveida un zvīņveida laponi, un to proporcija dubultoījās uz veciem celmiem, salīdzinot ar jauniem celmiem. Fałtynowicz (1986), Caruso et al. (2010), Hämäläinen et al. (2015; 2021) Caruso et al. (2010), pētījumu rezultāti uzrādīja līdzīgu *Cladonia* tipa lapoņu īpatsvara strauju pieaugumu uz celmiem pirmajā desmitgadē. Turklāt Fałtynowicz (1986) un Caruso et al. (2010) veiktajos pētījumos uzsvars bija arī celmiem vecākās sukcesijas stadijās, un abos gadījumos tika novērota krevu ķērpju sugu aizstāšana ar sugām, kurām ir citu lapoņu veidi. Abos iepriekš minētajos darbos autori secina, ka otrās dekādes beigās pēc mežizstrādes lielāko daļu celmu virsmas klāj briofīti un tā nefunkcionē kā ķērpjiem piemērots substrāts.

4.2.3. Ķērpji uz sīkās koksnes struktūrām(FWD)

Fennoskandijā bieži tiek praktizēta celmu un sīkās koksnes (FWD) ieguve biodegvielas ražošanai. Baltijas valstīs FWD ieguve ir daudz izplatītāka nekā celmu ieguve. Turklāt Baltijas valstīs ir starp lielākajiem kokskaidu granulu ražotājiem Eiropā, un FWD tiek izmantota kā kokskaidu granulu izejviela. FWD (tostarp tehnoloģiskā koksnes) ieguves iespējamā ietekme uz ķērpju daudzveidību ir novērtēta kā mērena vidusboreālajā reģionā audzēs, kur dominē eglē (Caruso et al. (2008), Svensson et al. (2013), kā arī priežu dominējošās audzēs (Hämäläinen et al. (2015). Hämäläinen et al. (2015) konstatēja 69 ķērpju sugas uz FWD priežu jaunaudzēs, savukārt (I) pētījumā tika konstatētas 43 sugas (apmēram 90% sugu, kas tikas pētāmajās audzēs konstatētas uz celmiem). Abos pieminētajos pētījumos lielākā daļa reģistrēto ķērpju ir bieži sastopamās hemiboreālo un boreālo mežu epifīti. Līdzīgi kā uz celmiem, laika gaitā ķērpju kopas uz FWD arī mainījās. Šo rezultātu nevar uzskatīt par acīmredzamu, kā norāda Caruso et al. (2008) un Hämäläinen et al. (2015) guloša sīkā koksne ir mazāk specifisks, un sugām bagāts ķērpju mikrobiotops, un uz tās galvenokārt atrodamas fona sugas, kas ir izturīgas pret vides izmaiņām un/vai kurām ir labas pielāgošanās spējas. Pētījuma (I) gadījumā piecas sugas uzrādīja afinitāti pret FWD, no kurām *Platismatia glauca* un *Bryoria fuscescens* parasti ir saistīti ar ķērpju kopām, kas sastopamas uz koku stumbriem un zariem boreālos mežos, un *Sarea resiniae*, kas parasti sastopama uz *Picea abies* sveķiem. Hiron et al. (2017) pētījumā autori novērtēja sīkās koksnes un celmu ieguves ietekmi ainavas mērogā un atklāja, ka vaboles un sēnes vairāk ietekmēja celmu ieguve, bet ķērpju daudzveidību vairāk ietekmēja sīkās koksnes (tai skaitā tehnoloģiskās koksnes) ieguve. Ņemot vērā empīrisko datu trūkumu par sīkas koksnes (tai skaitā tehnoloģisko koksni) Latvijā, kā arī citās Baltijas valstīs ir nepieciešams veikt liela mēroga pētījums par FWD ieguves ietekmi uz ķērpju daudzveidību ainavas mērogā.

4.2.4. Meža apsaimniekošana un ķērpji

Lai gan (I) pētījumā celmu paraugkopas lielums bija samērā neliels, tika iegūti līdzīgi rezultāti kā Hämäläinen et al. (2015), t.i., augstāks ekoloģisko koku atstāšanas līmenis veicina lielāku sugu daudzveidību uz celmiem jaunaudzēs. Šī parādība tiek izskaidrojama ar to, ka epifītiskās ķērpju sugas, kas apdzīvo ekoloģiskos kokus veicina straujāku atmirušans koksnes struktūru kolonizāciju (Hämäläinen et al. (2015). Kopumā (I) pētījuma rezultāts liecina, ka pirmās desmitgades laikā jaunaudzēs ekoloģisko koku atstāšanas līmeņa ietekme uz atmirušās koksnes substrātiem mītošu ķērpju sugu daudzveidību ir samazinājusies, taču,

ņemot vērā pētījuma (I) paraugkopas lielumu, šīs hipotēzes pārbaudei ir nepieciešams lielāka mēroga pētījums.

Pētījuma (I) rezultāti parādīja, ka atmirušās koksnes struktūras jaunaudzēs var apdzīvot ievērojams ķērpju un tiem radniecīgo sēņu sugu skaits pirmajā desmitgadē pēc mežizstrādes. Tajā pašā laikā tika novērots mirušās koksnes struktūru (kritalu un sausokņu) trūkums pētītajās jaunaudzēs, salīdzinot ar to skaitu, ko definē likumdošana. Lai gan sausokņu skaits bija ievērojami mazs, uz tiem ir konstatētā sugu daudzveidība bija augsta un atsevišķu sugu sastopamības biežums bija pat lielāks nekā uz celmiem (piemēram, kalicioīdi). Tas norāda uz sausokņiem, kā vērtīga biotopa nozīmi epiksīlajiem ķērpjiem jaunaudzēs (sk. arī Runnel et al. 2013, Santaniello et al. 2017), jo celmi, iespējams, nevar aizstāt to biotopu spektru, ko nodrošina stāvoša atmirusī koksne (piemēram: kelo koksne, sausa koksne virs 2m no zemes utt.) (Hämäläinen et al. 2021). Kritalu un jo īpaši sausokņu trūkums pētāmajos jaunaudžu priežu mežos ir izskaidrojams ar vietējām tradīcijām un likumdošanas pārkāpumiem – atmirušās koksnes izmantošanu malkā, māju apkurei un nelikumīgu malkas ieguvi jaunaudzēs (par šādām vietējām "tradīcijām" un likumdošanas pārkāpumiem tiek ziņots arī Igaunijā, sk. Lõhmus et al. 2013). Tiek pieļauta arī iespējamā vietējo (Latvijas) likumu neievērošana no mežizstrādes uzņēmumu puses, un/vai atbildīgo vides institūciju nepietiekamām pārbaudēm.

Ņemot vērā nelielo pētījuma (I) paraugkopu, vispārīgus apsaimniekošanas ieteikumus nevar droši ierosināt. Neskatoties uz to, tiek rekomendēts nākotnē veikt pētījumus par FWD un celmu ieguves ietekmi uz ķērpju bioloģisko daudzveidību ainavas mērogā. Veiktais pētījums (I) norāda, ka priežu celmu ieguve var palielināt negatīvo ietekmi uz ķērpju daudzveidību, jo celmu "pastāvēšanas laiks" ir daudz ilgāks nekā FWD, un priežu celmus var apdzīvot arī retas un aizsargājamās sugas, piemēram, *Cladonia parasitica*. Saskaņā ar pētījuma (I) rezultātiem ekoloģisko koku saglabāšanās līmenis ietekmē ķērpju sugu bagātību uz celmiem. Tajā pašā laikā ir jāņem vērā to, ka pētījumā paraugkopas lielums bija salīdzinoši mazs, tāpēc ekoloģisko koku saglabāšanas līmeņa ietekme uz epiksīlām sugām ir jāpēta detalizētāk, tai skaitā audzēs ar grupu un izklidētu ekoloģisko koku saglabāšanu.

Lai ievērotu ilgtspējīgas mežsaimniecības sertifikācijas standartus (FSC, PEFC), meža apsaimniekošanas uzņēmumiem tiek atļauts saglabāt "augstos celmus" (dzīvus kokus, kas nozāģēti 2–4 m augstumā no zemes), lai veicinātu atmirušās koksnes apjomus cirmās. Ir zināms, ka šādām struktūrām ir salīdzinoši augsta vērtība saproksilo vaboļu daudzveidības

uzturēšanai (Abrahamsson & Lindbladh 2006). Pētījumos, ko veica Hämäläinen et al. (2021), autori pierāda, ka 3-5 m augstu “celmu” veidošanai nociršanas vietās ir mērena vērtība ķērpju daudzveidībai pirmajos 20 gados pēc mežizstrādes. Autori norāda, ka šādu izveidotu struktūru ilgtermiņa ietekmi uz ķērpjiem vēl ir jāpēta. Līdz ar to būtu sīkāk jāizpēta augsto celmu patiesā ilgtermiņa nozīme ķērpju daudzveidības uztrurēšanai jaunaudzēs, akcentējot eksperimentālos pētījumus ar celmu augstumu gan jaunaudzēs, gan arī vidēja vecuma saimnieciskajos mežos. Blasy & Ellis (2014) piedāvātie pasākumi – dažāda augstuma celmu atstāšanas ietekme uz ķērpjiem joprojām nav pētīta. Līdz ar to kā alternatīvu “augstiem celmiem” var veidot ap 1 – 1,5 m augstu celmu saglabāšanu kopā ar “normāla augstuma” celmiem. Šādas aktivitātes varētu apvienot arī ar ekoloģisko koku grupu saglabāšanu, kas, iespējams, mazinātu problēmas, kas saistītas ar turpmākajām meža apsaimniekošanas darbībām (piem., meža tehnikas tehnoloģisko koridoru plānošana un veidošana, augsnes sagatavošana stādu stādīšanai u.c.). Detalizētāk jāpēta arī atmirušās koksnes saglabāšanās ietekme uz ķērpju daudzveidību vidēja vecuma boreālās audzēs, laikā periodā kad šādās audzēs tiek plānota mežu apsaimniekošana, piemēram audzes retināšana.

SECINĀJUMI UN KOPSAVILKUMS

- Promocijas darba rezultāti parādīja, ka vispārējās zināšanas par ķērpju un tiem radniecīgo sēņu biotu Latvijā bija ierobežotas, jo pēdējos gados veiktie pētījumi papildināja zināšanas par 116 taksoniem, kas līdz šim Latvijas teritorijā nebija zināmi. Turklāt *Cetrelia* ģints revīzija parādīja, cik svarīgas ir regulāras ķērpju herbārijas materiālu revīzijas, izmantojot piemērotas sugu noteikšanas metodes. Tuvākajā laikā ir sagaidāma Latvijā līdz šim nezināmu ķērpju un tiem radniecīgo sēņu sugu reģistrēšana, jo kopējais zināmo sugu skaits valstī, joprojām ir zemākais starp kaimiņvalstīm, kā arī Ziemeļeiropas valstīm, un lielam ķērpju grupu skaitam vēl nepieciešams veikt revīzijas. Šo iemeslu dēļ, ķērpju kā organismu grupas integrācija Latvijas bioloģiskās daudzveidības monitoringa programmās/sistēmās ir ļoti svarīga, jo daudzas no jaunām reģistrētām sugām ir retas un apdraudētas citās Baltijas valstīs un Ziemeļeiropā. Pieminētie fakti rada papildu šaubas par reālām zināšanām par ķērpju bioloģiskās daudzveidības faktisko stāvokli, un tās iespējamiem apdraudējumiem Latvijā.
- Pētījumā tika konstatēts, ka pirmajā desmitgadē pēc mežizstrādes ķērpju biota var būt salīdzinoši daudzveidīga pat pie nosacījuma, ka veiktajā pētījumā ir apskatīta tikai vienas koku sugas (parastās priedes) mirusī koksne noteiktos apstākļos (mētrāju meži), un paraugkopa bija samērā neliela. Augstāks ekoloģisko koku saglabāšanas līmenis (30-40 m³/ha) kā ķērpju daudzveidības saglabāšanas pasākums jaunaudzēs uzrādīja pozitīvu ietekmi uz ķērpju sugu daudzveidību uz celmiem pirmajos gados pēc traucējuma (mežizstrādes). Kopējais zemais dabisko atmirušo koksnes struktūru (piemēram, kritalu un sausokņu) daudzums, kas novērots lielākajā daļā izpētes vietu, var samazināt ekoloģisko koku saglabāšanas pozitīvo ietekmi. Turklāt zemais FWD daudzums un tajā pašā laikā salīdzinoši lielā ķērpju sugu daudzveidība uz sīkas koksnes struktūrām liecina, ka FWD ieguves ietekme turpmākajos pētījumos ir jāizvērtē detalizētāk. Mūsu pētījumā celmi bija viens no ķērpju sugām bagātākajiem substrātiem. Konstatēts, ka ķērpju sugu daudzveidība uz celmiem var gandrīz dubultoties aptuveni 5 gadu laikā. Celmu ķērpju kopas bija atšķirīgas starp jauniem (4-5 g.) un veciem (9-11 g.) celmiem, kā arī atšķīrās starp viena vecuma vietām ar

atšķirīgu ekoloģisko koku saglabāšanas līmeni. Tas ļauj domāt, ka ekoloģisko koku saglabāšanās līmenis var ietekmēt ķērpju kopu veidošanos jaunaudzēs.

- Pētījumā tika konstatēts, ka ķērpju kopas uz jauniem celmiem, ko veido ķērpji ar dažāda veida lapoņiem, laika gaitā mainās, uz veciem celmiem arvien vairāk pārstāvo sugas ar krevu un krūmu lapoņiem. Tāpat gan jaunus, gan vecos celmu ķērpju kopas pārstāv sugas, kas izplatās ar veģetatīvās vairošanās, vai gan veģetatīvās vairošanās, gan askosporu palīdzību. No lihenizētajām sugām datu kopā bija tikai zaļalģes saturošie ķērpji. Turklāt vismaz $\frac{3}{4}$ no uz celmiem reģistrētajām sugām pētītajās jaunaudzēs satur acetonā šķīstošas UV aizsargājošas vielas, un lielākajai daļai reģistrēto sugu ir gaiša lapoņa krāsa, kas skaidrojams ar noteiktu pazīmju atlasīti ļoti mainīgos vides apstākļos jaunaudzēs. Ilgtermiņa pētījumi ir rekomendēti, kuru mērķis ir izvērtēt meža apsaimniekošanas reālo ietekmi uz ķērpju daudzveidību.

PATEICĪBAS

Vēlos pateikties Jurgai Motiejūnaitei par uzraudzību, dalīšanos zināšanās, iedvesmošanu un padomu sniegšanu. Paldies par jūsu pastāvīgo atbalstu un milzīgo pacietību. Visticamāk, es nepabeigtu savu diplomdarbu bez jums. Paldies no visas sirds!

Esmu pateicīgs savai otrajai doktorantūras vadītājai Piretai Lōhmusai. Paldies, Piret Lōhmus, par jūsu pacietību, mācīšanas metodēm un par jautrajām un produktīvajām diskusijām studiju laikā. Liels paldies!

Pēterim Evartam-Bunderam pateicos par atbalstu bakalaura un maģistrantūras studiju laikā, kā arī par intereses veicināšanu par ķērpjiem pirmsākumos. Paldies!

Maniem kolēģiem un draugiem - Poļinai Degtjarenko, Dacei Stepanovai, Uldim Valainim, Mārim Nitcim, Maksimam Balalaikinam, Kristīnai Aksjutai, Aivaram Dunskim, Danai Krasnopoļskai, Initai Svilānei, Guntai Evartei-Bunderei, Edgaram Kucinam, Annai Mežakai un citiem kolēģiem no Biosistēmas departamenta (Daugavpils Universitāte, Latvija) esmu pateicīgs par jebkāda veida tehnisko un materiālo atbalstu, kas man bija vajadzīgs šajos gados, braucieni dabā un atpūta kopā ar jums vienmēr bija neaizmirstamas. Visiem pārējiem kolēģiem no Daugavpils Universitātes izsaku pateicību par atbalstu un palīdzību.

Es pateicos visiem saviem kolēģiem no citām universitātēm un iestādēm: jo īpaši Alfons Piterāns (Latvijas Universitāte, Latvija), Martin Kukwa (Gdaņskas Universitāte, Polija), Ave Suija (Tartu Universitāte, Igaunija) Andrei Tsurykau (Francisk Skorina Gomel State University, Baltkrievija), Dmitrijs Himelbrants, Irina Stepančikova un Jekaterina Kuzņecova (Sanktpēterburgas Universitāte, Krievija) un “Jakala club” (neoficiāla starptautiska organizācija), par pieredzi un zināšanām ar kurām jūs dalījāties.

Visbeidzot, visa mana ģimene, radnieki un man tuvie cilvēki – es sapņoju pateikties jums savā darbā, kopš tā brīža, kad es to visu uzsāku. Vārdos nevar izteikt pateicību manai meitai

Maijai! Paldies... Bez tevis to nebūtu iespējams paveikt!

LITERATŪRAS SARAKSTS

1. Āboliņa, A., Piterāns, A. and Bambe, B. (2015). *Lichens and bryophytes in Latvia. Checklist*. Latvijas Valsts mežzinātnes institūts 'Silava'. DU AA Saule, in Latvian. Pp. 213.
2. Abrahamsson, M. & Lindbladh, M. (2006). A comparison of saproxylic beetle occurrence between man-made high- and low-stumps of spruce. *Forest Ecology and Management*, 226, 230–237.
3. Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici*, 5, 169–211.
4. Ahti, T., Stenroos, S., & Moberg, R. (Ed.) (2013). *Nordic Lichen Flora Vol. 5. Cladoniaceae*. Museum of Evolution, Uppsala University. Pp. 117.
5. Bäcklund, S. (2016). *The Introduction of Pinus contorta in Sweden: Implications for forest diversity*. (Doctoral Thesis). Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala. Pp. 59.
6. Bässler, C., Halbwegs, H., Karasch, P., et al. (2016). Mean reproductive traits of fungal assemblages are correlated with resource availability. *Ecology and Evolution*, 6 (2), 582–592.
7. Benítez, A., Aragón, G., González, Y., Prieto, M. (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86, 18–26.
8. Blasy, V. & Ellis, C.J. (2014). Life on deadwood: cut stumps as a model system for the succession and management of lichen diversity. *Lichenologist*, 46, 455–469.
9. Brodo, I. M., Sharnoff, S. D. and Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. New Haven: Yale University Press. Pp. 795.
10. Bušs, K. (1976). *Forest classification in the Latvian SSR. (Latvijas PSR meža tipoloģijas pamati)*. Riga, Silava. Pp. 24.
11. Butler, M. J. and Day, A.W. (1998). Fungal melanins: a review. *Canadian Journal of Microbiology*, 44, 1115–1136.
12. Caruso, A & Rudolphi, J. (2009). Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. *The Bryologist*, 112 (3), 520–531.
13. Caruso, A., Thor, G., & Snäll, T. (2010). Colonization-extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape. *Oikos*, 119 (12), 1947–1953. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18713.x

14. Caruso, A., Rudolphi, J., and Thor, G. (2008). Lichen species diversity and substrate amounts in young planted boreal forests: a comparison between slash and stumps of *Picea abies*. *Biological Conservation*, *141*, 47–55.
15. Czarnota, P. and Kukwa, M. (2010). New and noteworthy lichenized and lichenicolous fungi from Latvia. *Botanica Lithuanica*, *16*, 21–27.
16. Daniëls, F.J.A. (1983). Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands. *Phytocoenologia*, *11*, 431–444.
17. Elix, J., & Stocker-Wörgötter, E. (2008). *Biochemistry and secondary metabolites*. In: *Lichen Biology*. Nash, T. III (Ed.). Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 104–133. doi:10.1017/CBO9780511790478.008
18. ESRI. (2011). *ArcGIS Desktop, Release 10*. Redlands.
19. Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. (1997). Boreal forests. *Ecological Bulletins*, *46*, 16–47.
20. Fałtynowicz, W. (1986). The Dynamics and Role of Lichens in a Managed Cladonia-scotch pine forest (Cladonio-Pinetum). *Monographiae Botanicae*, *69*, 1–96.
21. Färber, L., Solhaug, K. A., Esseen, P.-A., Bilger, W., & Gauslaa, Y. (2014). Sunscreening fungal pigments influence the vertical gradient of pendulous lichens in boreal forest canopies. *Ecology*, *95* (6), 1464–1471. doi:10.1890/13-2319.1
22. Friedl, T, Büdel, B. (2008). *Photobionts*. In: *Lichen biology*. Nash, T. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 9–26.
23. Gustafsson, L., Kouki, J., Sverdrup-Thygeson, A. (2010). Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *25*, 295–308.
24. Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Löhmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., Franklin, J.F. (2012). Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective. *Bioscience*, *62*, 633–645.
25. Hansson, L., Söderström, L. & Solbreck, C. (1992). *The ecology of dispersal in relation to conservation*. In: *The ecological principles of nature conservation*. Hansson L (Ed.). Elsevier Applied Science, London. pp 162–200.
26. Hämäläinen, A., Kouki, A., and Löhmus, P. (2015). Potential biodiversity impacts of forest biofuel harvest: lichen assemblages on stumps and slash of Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research*, *45*, 1239–1247.

27. Hämäläinen, A., Ranius, T., Strengbom, J. (2021). Increasing the amount of dead wood by creation of high stumps has limited value for lichen diversity. *Journal of Environmental Management* 280: 111646.
28. Hiron, M., Jonsell, M., Kubart, A., Thor, G., Schroeder, M., Dahlberg, A., Johansson, V., Ranius, T. (2017). Consequences of bioenergy wood extraction for landscape-level availability of habitat for dead wood-dependent organisms. *Journal of Environmental Management*, 198 (33), 33–42.
29. Humphrey, J. W., S. Davey, A. J. Peace, R. Ferris & K. Harding. (2002). Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, 107, 165–180.
30. Jørgensen, P. M., Tønsberg, T., & Vitikainen, O (ed.). (2007). *Nordic Lichen Flora Vol. 3. Cyanolichens*. Uddevalla: The Nordic Lichen Society, Museum of Evolution, Uppsala University, Sweden. Pp. 219.
31. Kershaw, K. A. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Canadian Journal of Botany*, 53: 660–667.
32. Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B. G., Lämås, T., & Ståhl, G. (1999). Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 (2), 178–186. doi:10.1139/x98-191
33. Lazdiņš, A., Von Hofsten, H., Lazdiņa, D., Lazdāns, V. (2009). *Productivity and costs of stump harvesting for bioenergy production in Latvian conditions*. In: *Research for Rural Development*. Latvia University of Agriculture, Jelgava, Latvia. pp. 155–162.
34. Li, S., W.-Y. Liu, D.-W. Li. (2013). Bole epiphytic lichens as potential indicators of environmental change in subtropical forest ecosystems in southwest China. *Ecological Indicators*, 29, 93–104.
35. Lībiete, Z., Bārdule, A., Kļaviņš, I., Kalvīte, Z., Lazdiņš, A. (2019). Medium-term impact of stump harvesting on general soil parameters in HYLOCOMIOSA site type. *Forestry and wood processing*. DOI: 10.22616/rrd.25.2019.009
36. Lõhmus, A., Kraut, A. (2010). Stand structure of hemiboreal old-growth forests: characteristic features, variation among site types, and a comparison with FSC-certified mature stands in Estonia. *Forest Ecology and Management*, 260 (1), 155–165.
37. Lõhmus, A., Kraut, A. & Rosenvald, R. (2013). Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: site type variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. *European Journal of Forest Research*, 132, 335–349.

38. Lõhmus, P., Lõhmus, A., & Hämäläinen, A. (2018). Rapid legacy-dependent succession of lichen assemblages after forest fires: Insights from two boreal regions. *Journal of Vegetation Science*, 29 (2), 200–212.
39. Lõhmus, A., Lõhmus, P. (2011). Old-forest species: the importance of specific substrata vs. stand continuity in the case of calicioid fungi. *Silva Fennica*, 45 (5), 1015–1039.
40. Lõhmus, P., Marmor, L., Jüriado, I., Suija, A., Oja, E., Degtjarenko, P., Randle, T. (2019). Red List of Estonian lichens: revision in 2019. *Folia Cryptogamica Estonica*, 56, 63–76.
41. Lundström, J., Jonsson, F., Perhans, K., Gustafsson, L. (2013). Lichen species richness on retained aspens increases with time since clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 293, 49–56.
42. Malíček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., & Hofmeister, J. (2019). Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 28, 3497–3528. doi:10.1007/s10531-019-01834-4
43. Mežaka, A. Brūmelis, G., Piterāns, A., Printzen, C. (2012). Distribution of *Lepraria* in Latvia in relation to tree substratum and deciduous forest type. *Annales Botanici Fennici*, 49, 162–170.
44. Motiejūnaitė J., Berglund T., Czarnota P., Himmelbrant D., Högnabba F., Konoreva L. A., Korchikov E. S., Kubiak D., Kukwa M., Kuznetsova E., Leppik E., Lõhmus P., Prigodina Lukošienė I., Pykälä J., Stončius D., Stepanchikova I., Suija A., Thell A., Tsurukau A., Westberg M. (2012). Lichens, lichenicolous and allied fungi found in Asveja Regional Park (Lithuania). *Botanica Lithuanica*, 18 (2), 85–100.
45. Motiejūnaitė, J. (2017). Supplemented checklist of lichens and allied fungi of Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 23, 89–106.
46. Motiejūnaitė, J. and Piterāns, A. (1998). Materials on lichens and allied fungi of Ķemeri National Park (Latvia). – *Botanica Lithuanica*, 4, 187–196.
47. Motiejūnaitė, J., Suija, A., Lõhmus, P., Kuznetsova, E., Tõrra, T., Prigodina-Lukošienė, I. & Piterans, A. (2006). New or noteworthy lichens, lichenicolous and allied fungi found during the 16th Symposium of Mycologists and Lichenologists in Latvia. *Botanica Lithuanica*, 12 (2), 113–119.

48. Nguyen, K. H., Chollet-Krugler, M., Gouault, N., and Tomasi, S. (2013). UV-protectant metabolites from lichens and their symbiotic partners. *Natural Product Reports*, 30, 1490–508.
49. Orange, A., James, P.W., White, F.J. (2001). *Microchemical methods for the identification of lichens*. London, British Lichen Society. Pp. 101.
50. Pentecost, A. (1981). Some Observations on the Size and Shape of Lichen Ascospores in Relation to Ecology and Taxonomy. *New Phytologist*, 89 (4), 667–678.
51. Persson, T., & Egnell, G. (2018). Stump harvesting for bioenergy: A review of climatic and environmental impacts in northern Europe and America. Wiley Interdisciplinary Reviews: *Energy and Environment*, e307. doi:10.1002/wene.307
52. Randlane, T., Saag, A. & Suija, A. (2019). *Lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia*. Ver. December 31, 2019 – <http://esamba.bo.bg.ut.ee/checklist/est/home.php>
53. Ranius, T., Caruso, A., Jonsell, M., Juutinen, A., Thor, G., Rudolphi, J. (2014). Dead wood creation to compensate for habitat loss from intensive forestry. *Biological Conservation*, 169, 277–284.
54. Ranius, T., Hämäläinen, A., Sjögren, J., Hiron, M., Jonason, D., Kubart, A., Schroeder, M., Dahlberg, A., Thor, G., Jonsell, M. (2019). The evolutionary species pool concept does not explain occurrence patterns of dead-wood-dependent organisms: implications for logging residue extraction. *Oecologia*, 191, 241–252. doi:10.1007/s00442-019-04473-2
55. Robinson, A.L., Vitt, D.H. Timoney, K.P. (1989). Patterns of community structure and morphology of bryophytes and lichens relative to edaphic gradients in the subarctic forest-tundra of northwestern Canada. *The Bryologist*, 92 (4), 495–512.
56. Runnel, K. Rosenvald, R., Lõhmus, A. (2013). The dying legacy of green-tree retention: Different habitat values for polypores and wood-inhabiting lichens. *Biological Conservation*, 159 (159), 187–196.
57. Santaniello, F., Djupström, L.B., Ranius, T., Weslien, J., Rudolphi, J., Thor, G. (2017). Large proportion of wood dependent lichens in boreal pine forest are confined to old hard wood. *Biodiversity and Conservation*, 26 (6), 1295–1310. 10.1007/s10531-017-1301-4.
58. Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49, 11–41.
59. Smith, C. W., Aptroot, A., Coppins, B. J. et al. (eds). (2009). *The Lichens of Great Britain and Ireland*. British Lichen Society. Pp. 1046.

60. Spribille, T., Thor, G., Bunnell, F.L., Goward, T., Bjork, C.R. (2008). Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. *Ecography*, 31, 741–750.
61. Stofer, S., Bergamini, A., Aragón, G. et al. (2006). Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. *Lichenologist*, 38, 331–353.
62. Suija, A., Jüriado, I., Lõhmus, P., Moisejevs, R., Motiejūnaitė J., Tsurykau, A., & Kukwa, M. (2020). Where the interesting species grow – remarkable records of lichens and lichenicolous fungi found during a Nordic Lichen Society meeting in Estonia. *Folia Cryptogamica Estonica*, 57, 73–84
63. Svensson, M., Dahlberg, A., Ranius, T., Thor, G. (2013). Occurrence Patterns of Lichens on Stumps in Young Managed Forests. *PLoS ONE*, 8 (4), e62825.
64. Svensson, M., Johansson, V., Dahlberg, A., Frisch, A., Thor, G., Ranius, T. (2016). The relative importance of stand and dead wood types for wood-dependent lichens in managed boreal forests. *Fungal Ecology*, 20, 166–174.
65. Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C. (1990). On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 58, 239–250.
66. Tibell, L. (1999). Calicioid lichens and fungi. *Nordic Lichen Flora*, 1, 3–71.
67. Thell, A. & Moberg, R. (ed.). (2011). *Nordic Lichen Flora Volume 4: Parmeliaceae*. Uppsala. The Nordic Lichen Society, Museum of Evolution, Uppsala University. Pp.184.
68. UNECE and FAO. (2011). *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Forest Europe, Liaison Unit, Oslo. Pp. 337.
69. Vilén, T., Gunia, K., Verkerk, P.J., Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Lindner, M. & Bellassen, V. (2012). Reconstructed forest age structure in Europe 1950–2010. *Forest Ecology and Management*, 286, 203–218.
70. Wirth, V., Hauck, M. & Schultz, M. (2013). *Die Flechten Deutschlands*, 2 volumes. E. Ulmer, Stuttgart. Pp. 1244.