

VILNIAUS UNIVERSITETAS  
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

MINDAUGAS RASIMAVIČIUS

*EQUISETUM VARIEGATUM* SCHLEICH. EX WEBER ET MOHR  
LIETUVOJE: PAPLITIMAS IR POPULIACIJŲ STRUKTŪRA

Daktaro disertacija

Biomedicinos mokslai, botanika (04B)

Vilnius, 2015

Disertacija rengta 2009-2014 metais Vilniaus universitete

Mokslinis vadovas – prof. habil. dr. Jonas Remigijus Naujalis (Vilniaus universitetas, biomedicininios mokslai, botanika – 04 B)

## TURINYS

ĮVADAS.....	5
1. <i>E. VARIEGATUM</i> GEOGRAFINIS PAPLITIMAS, BIOLOGIJOS YPATUMAI IR GAMTOSAUGINIS STATUSAS (LITERATŪROS APŽVALGA) .....	11
1.1. <i>E. variegatum</i> geografinis paplitimas.....	11
1.2. <i>E. variegatum</i> sisteminė padėtis.....	14
1.3. <i>E. variegatum</i> sporofito morfologija ir anatomija.....	22
1.4. <i>E. variegatum</i> ir kitų asiūklių rūšių gametofitai.....	27
1.5. <i>E. variegatum</i> ekologija ir paplitimas bendrijose.....	29
1.6. <i>E. variegatum</i> gamtosauginis statusas.....	33
2. TYRIMŲ OBJEKTAS, ORGANIZACIJA IR METODIKA.....	39
2.1. Tyrimų objektas.....	39
2.2. <i>E. variegatum</i> tyrimų vietos.....	40
2.3. <i>E. variegatum</i> tyrimų organizacija.....	45
2.4. <i>E. variegatum</i> herbaro pavyzdžių analizės metodai.....	46
2.5. <i>E. variegatum</i> paplitimo, dažnumo ir ekologijos technogeninės kilmės buveinėje tyrimo metodai.....	47
2.6. <i>E. variegatum</i> populiacijų struktūros tyrimai.....	51
3. <i>EQUISETUM VARIEGATUM</i> PAPLITIMAS LIETUVOJE.....	56
3.1. Lietuvos herbariumuose esančių <i>E. variegatum</i> pavyzdžių analizė.....	56
3.2. <i>E. variegatum</i> natūralios kilmės augavietės.....	60
3.3. <i>E. variegatum</i> antropogeninės kilmės augavietės.....	63
3.4. <i>E. variegatum</i> radaviečių Lietuvoje kartografavimas.....	65
3.5. REZULTATŲ APIBENDRINIMAS.....	69
4. <i>EQUISETUM VARIEGATUM</i> PAPLITIMO IR EKOLOGIJOS ANALIZĖ BERŽUPIO SMĖLIO IR ŽVYRO KARJERE.....	70
4.1. Bendrieji duomenys apie Beržupio karjero florą.....	70
4.2. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai, ekogrupės ir <i>E. variegatum</i> dažnumas.....	73
4.3. Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai, ekogrupės ir <i>E. variegatum</i> dažnumas.....	78
4.4. Beržupio karjero dugno induočių augalų floristiniai kompleksai, ekogrupės ir <i>E. variegatum</i> dažnumas.....	82

4.5. Beržupio karjero vakarinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai ir ekogrupės.....	87
4.6. Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai ir ekogrupės.....	90
4.7. REZULTATŲ APIBENDRINIMAS.....	99
5. <i>EQUISETUM VARIEGATUM</i> POPULIACIJŲ STRUKTŪRA.....	103
5.1. <i>E. variegatum</i> populiacijos sandaros elementai.....	103
5.2. <i>E. variegatum</i> klonai.....	105
5.3. <i>E. variegatum</i> parcialinio kero ir sąžalyno formavimasis.....	106
5.4. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės.....	108
5.5. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektrai.....	114
5.6. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų struktūra.....	126
5.6.1. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų ūglių gausa.....	126
5.6.2. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų sudėtis pagal ūglių tipus.....	131
5.6.3. <i>E. variegatum</i> ūglių aukštis parcialiniuose keruose.....	143
5.6.4. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų randai ir pumpurai.....	146
5.7. <i>E. variegatum</i> parcialinių kerų tankis.....	149
5.8. Požeminė <i>E. variegatum</i> klonų struktūra.....	153
5.9. REZULTATŲ APIBENDRINIMAS.....	156
IŠVADOS.....	162
LITERATŪRA.....	165
PRIEDAI .....	176

## ĮVADAS

Šio darbo pagrindinis tyrimų objektas yra *Equisetum variegatum* Schleich. ex Weber et Mohr (*Equisetophyta* Boivin, *Equisetopsida* C. Agardh, *Equisetaceae* Michx. Ex DC) – daugiametis, klonus formuojantis asiūklis, kurio visžaliai antžeminiai ūgliai užauga iki 50 cm aukščio, o šakniastiebiai driekiasi 10-25 cm gylyje. Botaniniu geografiniu aspektu *E. variegatum* yra arktinio cirkumpoliarinio paplitimo asiūklis, priklausantis arktinių-alpinių rūšių grupei (REBRISTAJA, 1977; CVELEV, 2000; KUVAEV, 2006; AIKEN et al., 2007; JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2014). Įvairiuose Azijos, Europos ir Šiaurės Amerikos regionuose *E. variegatum* dažniausiai tarpsta paupiuose, iš kalnų ištekančių upelių pakrantėse, šlapiose pievose, šarmingose žemapelkėse, aukštikalnių nuobirnyuose ir tarpkopiuose. Visame pasaulyje *E. variegatum* gerokai dažnesnis kalnuose nei lygumose (GUINOCHET et al., 1973; BERG et al., 1990; ØLLGAARD, TIND, 1993; GLISSON, 2003). Lietuvoje didesnė dalis *E. variegatum* tarpsmo vietų yra antropogeninės kilmės – smėlio ar žvyro karjerai, pagelžkelės, melioracijos grioviai, pakelės ir kitos panašaus pobūdžio augavietės. Natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės mūsų krašte yra kalkingose žemapelkėse, šlapiose šaltiniuose pievose, ežerų pakrantėse, pajūrio kopose ir pušnyuose (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2012). Vidurio Europos geografinėse platumose *E. variegatum* gali būti Viurmo apledėjimo laikų reliktas (DOSTÁL, 1984). Kai kurie botanikai (PARFENOV et al., 1987) tvirtina, kad per Lietuvą ir Baltarusiją driekiasi *E. variegatum* arealo pietinė riba.

Dabarties mokslininkai (PRYER et al., 2004; BRUNE et al., 2008) mano, kad šeimai *Equisetaceae*, kurios atstovas ir yra *E. variegatum*, priklauso vos 15 vienos genties *Equisetum* L. asiūklių rūšių. Tiesa, daugelis *Equisetum* genties rūšių yra polimorfinės, todėl įvairiose šalyse asiūklių rūšių aprašyta kur kas daugiau (TRYON, TRYON, 1982). Tarp asiūklių gausu hibridų (HAUKE, 1963; LUBIENSKI, 2010), kurie dažnokai irgi būdavo aprašomi kaip naujos rūšys. Pagal kilmę asiūkliai yra evoliuciškai archajiniai sporiniai induočiai augalai, kurių sporofitų ašinės struktūros visada nariuotos, sudarytos iš bamblių ir tarpbamblių, o sporangės prisitvirtina prie sporangioforų, kurie ūglių viršūnėse

sudaro sporines varputes. Dabarties tik žolinių asiūklių pirmtakai, priklausę įvairioms gyvenimo formoms, vyravo Žemės sausumos gamtinėse sistemose paleozojaus ir mezozojaus eroze. Iš kažkada labai gausios ir taksonomiškai įvairios augalų grupės iki šių dienų išlikę vienintelės *Equisetum* genties asiūkliai divergavo ankstyvojo kainozojaus eroje maždaug prieš 38 mln. metų (PRYER, 2004). Filogenetinės analizės rodo, kad *Equisetum* genties asiūkliai atsirado iš *Equisetites* grupės terciare, o patys *Equisetites* grupės augalai tarpo Žemėje jau permo periode (DES MARAIS et al., 2003). *Equisetites* fosilijos morfologiškai nepaprastai panašios į šiuolaikinius asiūklus, todėl yra manančių, kad *Equisetum* genties asiūkliai gali būti patys archajiškiausi dabarties induočiai augalai (pagal ARNOLD'as, 1947: cit. iš GUILLON, 2004). Jau vien dėl šios priežasties įvairiapusiški asiūklių tyrimai yra nepaprastai aktualūs.

Tirdami asiūklus botanikai paprastai didžiausią dėmesį skiria šių augalų anatomijos, sistematikos, geografinio paplitimo (MILDE, 1865; HOLDEN, 1915; HAUKE 1961, 1962 a, b, c; MEUSEL et al., 1971; FILIN, 1981; FOMIČEV, 2001; SPATZ, EMANNS, 2004; GUILLON, 2004, 2007; BENNERT et al., 2005; HUSBY, 2013) ir biosilicifikacijos (CURRIE, PERRY, 2007, 2009; BRUNE, HAAS, 2011; LAW, EXLEY 2011) problemoms spręsti. Kur kas mažiau sukaupta ekologinių ir demografinių duomenų apie šiuos augalus ir jų populiacijas (BORG, 1971; BOGAČEV, 1977; RUTZ, FARRAR, 1984; BOGAČEV, FILIN, 1990; FILIN, 1990; NAUJALIS, 1995; HUSBY, 2013). Tikriausiai taip yra todėl, kad daugelyje šalių tiesiog nėra susiformavusios asiūklių populiacijų ekologinių ir demografinių tyrimų tradicijų. Asiūkliai beveik neturi taikomosios reikšmės, o duomenys apie jų nuodingumą gyvūnams yra ganėtinai prieštaringi (BORG, 1971; PETROV et al., 2007). Kita aktuali mokslinė problema: netgi tų negausių asiūklių ekologijos tyrimo metu paprastai tyrimo objektu tampa *E. arvense* L., *E. fluviatile* L. ar *E. hyemale* L. (BOGAČEV, 1977; RUTZ, FARRAR, 1984; MARSHALL, 1986; MARSH, et al., 2000), o kitos rūšys lieka netyrinėtos. *E. variegatum* kaip tik ir yra labai retai augalų ekologijos tyrėjų dėmesio sulaukianti asiūklių rūšis (NAUJALIS, 1995; CZYLOK, 1997; CZYLOK, RAHMONOV, 1998). Mūsų *E. variegatum* pasirinkimą pagrindiniu mokslinių tyrimų objektu nulėmė šios aplinkybės: 1)

šios rūšies geografinio paplitimo ir ekologijos neištirtumas; 2) priešaringi duomenys apie šių augalų dažnumą Lietuvoje; 3) biologinių ir demografinių duomenų stoka apie šio asiūklio prisitaikymus tarpti antropogeninės ir natūralios kilmės buveinėse.

Iki šiol Lietuvoje jokie specialūs *E. variegatum* populiacijų ekologijos tyrimai atliekami nebuvo.

**DARBO TIKSLAS** – ištirti *Equisetum variegatum* paplitimą ir populiacijų struktūrą Lietuvoje.

**DARBO UŽDAVINIAI:**

- 1) atlikti *E. variegatum* paplitimo ir augaviečių įvairovės Lietuvoje analizę;
- 2) įvertinti *E. variegatum* paplitimo pobūdį ir ekologinio plastiškumo ypatumus technogeninės kilmės buveinėje;
- 3) ištirti *E. variegatum* populiacijų struktūrą savaiminės ir antropogeninės kilmės augavietėse;
- 4) įvertinti *E. variegatum* parcialinių kerų struktūrinių požymių rodiklius tirtose populiacijose;
- 5) nustatyti pagrindines *E. variegatum* populiacijų degradavimo priežastis.

**DARBO MOKSLINIS NAUJUMAS.** Specialūs *E. variegatum* paplitimo, populiacijų struktūros ir ekologijos tyrimai Lietuvoje atlikti pirmą kartą. Nustatyta, kad didesnė dalis *E. variegatum* augaviečių Lietuvoje yra antropogeninės kilmės. Įrodyta, kad *E. variegatum* ekologinio plastiškumo įvertinimui gali būti sėkmingai naudojamas netiesioginės fitoindikacijos metodas. Nustatyta, kad pagrindinė tiriamojo asiūklio parcialinių kerų degradacijos priežastis yra augaviečių užėlimas krūmais ir dėl to susiformuojanti užpavėsinta aplinka. Tokios aplinkos sąlygomis *E. variegatum* populiacijose sumažėja sporifikuojančių ūglių ir padaugėja senatvinių parcialinių kerų. Panašaus pobūdžio procesai vyksta ir vandens aplinkoje tarpstančiose *E. variegatum* populiacijose. Nustatyta, kad dauguma *E. variegatum* populiacijų Lietuvoje yra stabilios, kadangi jų brandos amžiaus spektrai yra pilnanariai, kairiapusiai ir vienaviršūniai simetriški.

**DARBO TEORINĖ IR PRAKTINĖ REIKŠMĖ.** Darbe pateikti nauji moksliniai duomenys apie *E. variegatum* parcialinių kerų morfologinę sandarą ir jų biologinio amžiaus grupes gali būti panaudoti mokomuosiuose leidiniuose aukštųjų mokyklų studentams. Tyrimų rezultatai papildė žinias apie *E. variegatum*, vieno rečiausių asiūklių Lietuvoje, paplitimą, populiacijų struktūrą ir demografinę padėtį bei ekologinį plastiškumą temperatinių juostos lygumose esančiame mūsų krašte. Tokie duomenys gali būti labai naudingi rengiant botaninius mokslinius leidinius – floras ir vadovus augalams pažinti. Sukaupiti duomenys apie *E. variegatum* požemines struktūras gerokai praplečia mūsų žinias apie šios rūšies asiūklių biologiją. Pirmą kartą *E. variegatum* populiacijų struktūrai tirti panaudoti parcialinių kerų brandos amžiaus spektrai leidžia objektyviai įvertinti klonus sudarančių augalų populiacijų būklę. Viena pagrindinių apyretėms ar retoms rūšims mūsų krašte priskiriamo *E. variegatum* populiacijų degradavimo priežastis savaiminės kilmės augavietėse yra jų užžėlimas krūmais. Gauti tyrimų rezultatai parodė, kad svarbiausia *E. variegatum* ženklais radaviečių daugėjimo Lietuvoje priežastis yra šio asiūklio geba ilgam įsikurti, o laikui bėgant netgi tapti lokaliu dominantu tam tikrose antropogeninės kilmės augavietėse.

#### **GINAMI TEIGINIAI:**

1. Pagrindinė *E. variegatum* radaviečių ženklais pagausėjimo Lietuvoje per pastaruosius kelis dešimtmečius priežastis yra tirtojo asiūklio geba ilgam įsikurti antropogeninės kilmės augavietėse, ypač apleistuose smėlio ar žvyro karjeruose.

2. *E. variegatum* difuzinių klonų sandaros pagrindiniai elementai yra vegetatyvinės kilmės įvairaus biologinio amžiaus parcialiniai kerai. Dažniausiai *E. variegatum* populiacijose Lietuvoje vyrauja jaunatviniai ir brandūs parcialiniai kerai. Tai reiškia, kad dauguma *E. variegatum* populiacijų mūsų krašte yra stabilios būklės.

3. *E. variegatum* populiacijų degradavimo pagrindinė priežastis yra jų augaviečių užaugimas krūmais ir ilgalaikis apsėmimas vandeniu. Objektyviausi



degraduojančių *E. variegatum* populiacijų požymiai yra sporifikuojančių ūglių mažėjimas ir senatvinių parcialinių kerų gausėjimas.

**DARBO APROBACIJA.** Darbo rezultatai pristatyti šešiuose Lietuvos ir tarptautiniuose renginiuose: 1) pranešimas „Vascular plants species rate in the slopes of deserted sand and gravel quarry of Beržupis“ tarptautinėje konferencijoje „Research and conservation of biological diversity in Baltic region“ (Daugavpils, Latvia, 2009); 2) pranešimas „Natūralių augalų bendrijų antropogeninė transformacija Pietų Lietuvos pušynuose“ respublikinėje konferencijoje „Bioateitis, gamtos ir gyvybės mokslų perspektyvos“. (Vilnius, Lietuva, 2010); 3) pranešimas „Horsetail (*HIPPOCHAETE VARIEGATA*) in Lithuania: characteristics of distribution and the population structure in sand quarries“ tarptautinėje konferencijoje „Prospects of Development and Problems of Contemporary Botany“ (Novosibirsk, Rusija, 2010); 4) pranešimas „The rate of vascular plant species in the abandoned sand and gravel quarry of Beržupis“ tarptautinėje konferencijoje „XXIII Conference-Expedition of the Baltic Botanists“ (Haapsalu, Estonia, 2010); 5) pranešimas „Augalų rūšinės sudėties pokyčiai apleistuose smėlio karjeruose“ respublikinėje konferencijoje „Žmogaus ir gamtos santykis amžių sandūroje: iššūkiai, problemos ir jų sprendimo būdai“ (Vilnius, Lietuva, 2012); 6) pranešimas „Margojo asiūklio (*E. variegatum* Schleich. ex Weber et Mohr) paplitimo ir populiacijų struktūros tyrimai Lietuvoje“ botanikos seminare (Vilnius, Lietuva, 2015).

**PUBLIKACIJOS DARBO TEMA.** Darbo rezultatai paskelbti dviejuose straipsniuose žurnaluose, įrašytuose į Mokslinės informacijos instituto (ISI) sąrašą ir trijuose pranešimų mokslinių konferencijų tezėse.

**DARBO APIMTIS IR STRUKTŪRA.** Disertacijos apimtis 181 puslapiai. Disertaciją sudaro Įvadas, Literatūros apžvalga, Tyrimų objektas, organizacija ir metodika, tyrimų rezultatai (trijuose skyriuose), Išvados, darbe naudotos literatūros sąrašas (200 šaltinių), autoriaus publikacijų disertacijos tema ir kitų publikacijų sąrašai. Disertacija iliustruota 63 paveikslais ir 20 lentelių.

**PADĖKOS.** Nuoširdžiai dėkoju mokslinio darbo vadovui gerb. prof. habil. dr. Jonui Remigijui Naujaliui už visokeriopą pagalbą, vertingus patarimus ir kantrybę rengiant šį darbą. Esu dėkingas visai Botanikos ir genetikos katedros bendruomenei už nuolatinę paramą ir moralinį palaikymą. Dėkoju dr. Jūratei Tupčiauskaitei už patarimus ir pagalbą ruošiant šį rankraštį.

Už pagalbą vykdant lauko tyrimus ir suteiktą naudingą informaciją dėkoju Kurtuvėnų regioninio parko darbuotojams ypač direktoriui Rimvydui Tamulaičiui ir vyr. ekologei Irmai Jazdauskaitei. Taip pat dėkoju Veisiejų regioninio parko vyr. ekologei Irmai Maciulevičienei už visokeriopą pagalbą vykdant lauko tyrimus regioninio parko teritorijoje.

Dėkoju dr. Sigitai Jurkonienei ir dr. Editai Meškauskaitei už disertacijos rankraščio recenzijas ir vertingas pastabas.

Dėkoju Tėvams ir Draugams už rūpestį, kantrybę, padrąsinantį žodį ir begalinį palaikymą disertacijos rengimo metu. Dėkoju Žanai Kapustinai už *E. variegatum* parcialinių kerų piešinius. Taip pat dėkoju dr. Pauliui Rudzkiui už pagalbą atliekant statistinius skaičiavimus. Už pagalbą verčiant tekstą į anglų kalbą dėkoju Mildai Butkutei ir Indrei Grigaitytei.

# **1. *EQUISETUM VARIEGATUM* GEOGRAFINIS PAPLITIMAS, BIOLOGIJOS YPATUMAI IR GANTOSAUGINIS STATUSAS (LITERATŪROS APŽVALGA)**

Šioje apžvalgoje pateikiami daugiausia literatūros duomenys apie *E. variegatum* geografinį paplitimą ir tirtojo asiūklio biologijos ypatumus. Pradžioje pateikiama *E. variegatum* geografinio paplitimo pasaulyje ir Lietuvoje apžvalga. Vėliau pristatoma tirtojo asiūklio aukštinės padėties kalnuose analizė. Po to analizuojama *E. variegatum* sisteminė padėtis. Skyriaus antroje dalyje analizuojami *E. variegatum* sporofitų ir gametofitų morfologijos bei anatomijos ypatumai. Skyriaus pabaigoje nagrinėjamos *E. variegatum* bendrosios ekologinės savybės ir gantosauginis statusas įvairiose pasaulio šalyse.

## **1.1. *E. variegatum* geografinis paplitimas**

Šiuo metu tarp pteridologų nėra vieningos nuomonės apie *E. variegatum* paplitimo pobūdį pasaulyje. XX-to amžiaus pirmosios pusės tyrėjai nurodydavo, kad *E. variegatum* yra cirkumpoliarinio paplitimo Šiaurės pusrutuliui būdingas asiūklis (SCHAFFNER, 1930). Vėliau sudarytoje *E. variegatum* arealo diagnozėje (MEUSEL et al., 1965) nurodoma, kad tai cirkumpoliarinio paplitimo, bet daugiau arktinio prieraišumo asiūklis, taip pat pasitaikantis submeridianinėse ir temperatinėse srityse. Ir tik dar vėliau buvo paskelbti tikslesni ir detalesni duomenys apie šio asiūklio arealą (DOSTÁL, 1984), kurie rodo, kad *E. variegatum* paplitęs arktinėje ir borealinėje zonose bei temperatinės ir submeridionalinės zonų subalpinėse juostose, kur yra euriokeaninio paplitimo asiūklis. Naujausioje šiaurės šalių floroje (JONSELL, 2000) pateikiama dar daugiau duomenų apie *E. variegatum* arealo pobūdį. Skandinavijos floristai teigia, kad *E. variegatum* arktinėje tundroje auga nuo šiaurinės iki vidurinės zonų, taip pat paplitęs borealinės zonos šiaurinės dalies alpinėje juostoje. Tuo tarpu nemoralinėje zonoje *E. variegatum* reta arba netgi atsitiktinai pasitaikanti rūšis. Vieni naujausių Europos mokslininkų duomenys (ROTHMALER et al., 2005) rodo, kad *E. variegatum* yra cirkumpoliarinio paplitimo rūšis, pasitaikanti

nuo arktinės iki submeridianinės zonos montaninės pakopos, neprieraiši okeaninėms ar kontinentinėms sritims.

Vienas sudėtingiausių klausimų apsunkinančių *E. variegatum* geografinio paplitimo analizę yra šio asiūklio aukštinė padėtis kalnuose. Paprastai botaninėje geografijoje yra išskiriamos dvi pagrindinės aukštinės pakopos: alpinė (aukštikalninė) ir montaninė (kalninė) (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005). *E. variegatum* arealo charakteristikos rodo, kad šis asiūklis borealinės ir submeridianinės zonų kalnuose tarpsta ir alpinėje, ir montaninėje pakopose. Dažnokai botanikai, analizuodami *E. variegatum* paplitimą, tiesiog nurodo cirkumpoliarinio ar cirkumborealinio šio asiūklio paplitimo pobūdį, teigdami, kad tai arktinė-alpinė rūšis (CVELEV, 2000; KUVAEV, 2006; AIKEN et al., 2007). Norvegijos botanikai (ELVEN, 2005) nurodo, kad *E. variegatum* yra cirkumborealinio paplitimo asiūklis, paplitęs borealinės zonos šiaurinės dalies montaninėje-alpinėje pakopose nuo pietinės iki šiaurinės Arkties dalių. Arktikos florai skirtuose floristiniuose darbuose (REBRISTAJA, 1977) nurodoma, kad *E. variegatum* yra cirkumpoliarinio paplitimo asiūklis, priskiriamas hipoarktiniam floros elementui. Atrodo, kad Arktyje *E. variegatum* yra plačiai paplitęs asiūklis, ypač prierašus kalnuotoms vietovėms (TOLMAČEV, 1995).

Tokiu būdu, apibendrinami įvairių kraštų floristų ir augalų geografijos tyrėjų duomenis galime teigti, kad *E. variegatum* yra holarktinės floros karalystės rūšis. Tai arktinis, cirkumpoliarinio paplitimo, tarpstantis nuo šaltosios (arktinės) iki apyšilčių (submeridianinių) sričių asiūklis. Okeaniškumo ar kontinentalumo atžvilgiais *E. variegatum* nėra akivaizdžiai prierašus. *E. variegatum* dažnesnis šaltose ir vėsiose vidutinio klimato zonų lygumose. Auga apyvėsio ir šilto klimato kalnų montaninėje ir alpinėje juostose.

*E. variegatum* arealo svarbiausi ribiniai taškai yra Šiaurės Europoje, Didžiojoje Britanijoje, pietinėse Alpėse ir pietiniuose Karpatuose, izoliuotuose Pirėnų regionuose, Kaukaze, Sibire, Altajuje, Mongolijoje, Japonijoje bei Šiaurės Amerikoje nuo Grenlandijos iki Kolorado valstijos JAV (HEJNY, SLAVIK, 1997). JAV Kolorado kalnuose *E. variegatum* pasitaiko iki 3000 m

aukščio virš jūros lygio (MEUSEL et al., 1971). *E. variegatum* paplitimo pasaulyje žemėlapis pateiktas 1.1 pav.



1.1 pav. *E. variegatum* ir šios rūšies varieteto *jesupi* bei porūšio *alaskanum* arealai (pagal HULTEN, FRIES, 1986)

Eurazijoje *E. variegatum* paplitęs nuo arktinių sričių iki Pirėnų pusiasalio, nuo pietinių Alpių ir Rumunijos iki Šiaurės Mongolijos, nuo vakarų Sibiro iki Kurilų salų bei Aliaskos Šiaurės Amerikoje (DOSTÁL, 1984). Grenlandijoje auga iki 83°6' šiaurės platumos. Eurazijos floroje *E. variegatum* priskiriamas arktomontaniniam floros elementui (KUVAEV, 2006). Subarktiniuose Eurazijos kalnuose *E. variegatum* aptinkamas iki 400-900 metrų virš jūros lygio (Chibinų, Uralo, Vakarų Kamčiatkos kalnų masyvuose), aukščiausiai kalnuose rastas Šiaurės Norvegijoje, čia aptinkamas nuo 1320 (KUVAEV, 2006) iki 1500 metrų (ØLLGAARD, TIND, 1993) aukščio virš jūros lygio. Subarktiniuose Eurazijos kalnuose *E. variegatum* natūraliai tarpsta tundrose, taip pat miškatundrėse ir miškuose (KUVAEV, 2006). Kalnuotose Kinijos ir Norvegijos vietovėse *E. variegatum* auga iki 1400 m, Alpėse iki 2500 m aukščio (MEUSEL et al., 1971).

„Europos floroje“ (TUTIN et al., 1964) nurodoma, kad *E. variegatum* arealas apima šiaurinius, vakarinius regionus ir centrinę žemyno dalį bei tęsiasi iki Pietų Rumunijos ir Vidurio Ukrainos. Gausiausiai *E. variegatum* auga Europos šiauriniuose regionuose iki Špicbergeno ir įvairių kalnų masyvu aukštikalnėse. Vidurio Europos kalnuose *E. variegatum* pasitaiko iki 2570 m virš jūros lygio (DOSTÁL, 1984).

Rytų Pabaltijo šalyse *E. variegatum* netolygiai paplitęs visoje teritorijoje, bet daugiausiai pasitaiko vakarinėje regiono dalyje: Estijoje ir Latvijoje nedažnas, o Lietuvoje retas asiūklis (EGLĪTE et al., 1993). Manoma, kad per Lietuvos ir Baltarusijos teritorijas driekiasi *E. variegatum* arealo pietinė riba (PARFENOV et al., 1987). Lietuvoje *E. variegatum* priskiriamas cirkumpoliarinių boreotemperatinių indiferentinių rūšių grupei (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 1977).

## **1.2. *E. variegatum* sisteminė padėtis**

1753 m. Carl Nilsson Linnæus visus aprašytus asiūklus priskyrė vienai *Equisetum* L. genčiai (cit. pagal FOMIČEV, 2001). XIX a. antroje pusėje MILDE (1865) *Equisetum* L. gentį suskaidė į dvi atskiras – *Equisetum* L. ir *Hippochaete* Milde, gentis. Pastarosios ribose buvo išskirtos *E. pleiosticha* Milde, *E. ambigua* Milde ir *E. monosticha* Milde taksonominės grupės. *E. variegatum* buvo priskirtas *E. monosticha* taksonominės grupės *E. trachyodonta* Milde pogrupiui (MILDE, 1865). XIX amžiaus pabaigoje *Equisetum* ir *Hippochaete* gentims buvo suteikti pogenčio rangai (*Equisetum* Proper. ir *Hippochaete* Milde) (BAKER et al., 1887). Išskiriant pogenčius pagrindinis dėmesys buvo kreipiamas į asiūklių strobilų ir žiotelinio aparato požymius. XX amžiaus pradžioje C. Boerne'is ir C. Farwell'as nepriklausomai vienas nuo kito reorganizavo pogenčių *Hippochaete* į aukštesnį genties rangą. C. Farwell'as *Equisetum* gentį suskirstė į dvi sekcijas: *Ambigua* ir *Euhippochaete*, kuriai priskyrė ir *E. variegatum* (cit. pagal HAUKE, 1961). XX amžiaus pirmoje pusėje W. Rothmaler'is *Hippochaete* genties ribose išskyrė *Unvaginata* (Pfitzer) Rothm. ir *Stichopora* (A. Br.) Rothm. sekcijas, o

pastarosios ribose išskyrė *Hyemalia* (A. Br.) Rothm. ir *Homocormia* (Pfitzer) Rothm. posekcijas, pastarajai priskirdamas *E. variegatum* (HAUKE, 1961).

XX amžiaus pirmoje pusėje vėl buvo atlikta radikali *Equisetum* genties augalų taksonominė revizija (SCHAFFNER, 1925 a, b, 1930). Schaffner'is nepripažino *Hippochaete* genties kaip taksonominio vieneto savarankiškumo, bet šiai genčiai priskiriamas rūšis išskirstė į *E. primitiva*, *E. hiberna*, *E. ambigua* ir *E. pusilla* grupes, *E. variegatum* priskirdamas *E. pusilla* arba *E. hiberna* grupėms. R. L. Hauke XX amžiaus antroje pusėje *Equisetum* genties ribose išskyrė *Equisetum* ir *Hippochaete* pogenčius, savo ruožtu pastarosios ribose išskirdamas *Incunabula*, *Ambigua* ir *Hippochaete* sekcijas. *Hippochaete* sekcijos ribose jis išskyrė *Perennantia* ir *Homocormia* posekcijas, pastarajai priskirdamas ir *E. variegatum* (HAUKE, 1961). XXI amžiaus pradžios botanikai dalinai pripažįsta *Equisetum* genties paskutines taksonomines revizijas, bet šiuolaikiniais molekulinėmis tyrimų duomenimis bando įrodyti būtinybę *Equisetum* genties ribose išskirti *Equisetum* ir *Hippochaete* pogenčius, tuo faktiškai paneigdami *Equisetum* genties monofiliškumą (DES MARAIS et al., 2003; GUILLON, 2004, 2007).

Didesnė dalis XX-to amžiaus botanikų (GROSSEIM 1949; SAVULESCU et al., 1952; EGLITE et al., 1993; MINJAEV, 1955; BOBROV et al., 1974) pripažino tik vieną *Equisetum* gentį *Equisetaceae* šeimos ribose. Kiti botanikai (MEUSEL et al., 1971; FOMICĖV, 2001) *Equisetum* genties ribose išskiria *Equisetum* ir *Hippochaete* pogenčius. Pastaruoju metu vis dažniau siūloma *Equisetaceae* šeimos ribose išskirti dvi savarankiškas *Hippochaete* ir *Equisetum* gentis (CHRTEK et al., 1997). Svarbiausi *Equisetum* ir *Hippochaete* pogenčiams priklausančių asiūklių atskyrimo į savarankiškas gentis rodikliai yra žiotelių padėtis epidermyje ir antžeminių struktūrų šakotumas (DES MARAIS et al., 2003). *Equisetum* pogenčiui priklausančių asiūklių ūgliai vienamečiai, jų sporinės varputės bukos, o žiotelės išsidėsčiusios epidermio paviršiuje. Tuo tarpu *Hippochaete* pogenčio asiūklių ūgliai daugiamečiai, nevisada šakoti, jų sporinės varputės smailios, o žiotelės panirusios epidermyje (JONSELL, 2000). *Hippochaete* pogenčiui priskiriami 7, o *Equisetum* – 8 rūšių asiūkliai (HAUKE,

1961, 1978). Visos *Equisetaceae* šeimos asiūklių rūšys turi vienodą haploidinį 108 chromosomų skaičių (LÖVE et al., 1977).

Lietuvoje REGELIS (1935) klasės *Equisetinae* ribose aprašė dvi *Sphenophyllales* ir *Equisetales* eiles. Savo ruožtu *Equisetales* eilės ribose jis pripažino dvi – *Equisetaceae* ir *Calamariaceae*, šeimas. K. Regelis visus mūsų krašto asiūklius priskyrė vienai *Equisetaceae* šeimai. Lietuvoje *E. variegatum* visuomet buvo priskiriamas *Hippochaete* grupei, nepriklausomai nuo *Equisetum* ir *Hippochaete* grupėms suteikiamo taksonominio rango. Pavyzdžiui, Lietuvos TSR floroje *E. variegatum* priskirtas *Hippochaete* sekcijos *Equiseta monosticha* posekcijai (MINKEVIČIUS, 1959). Rusijos botanikas N. Cvelev'as šeimos *Equisetaceae* ribose išskiria dvi visiškai savarankiškas gentis *Equisetum* ir *Hippochaete* Milde, o *E. variegatum* siūlo vadinti *Hippochaete variegata* (Schleich. ex Web. et Mohr) Bruhin vardu (CVELEV, 2000). Tokia pati šiuo klausimu yra ir kai kurių Čekijos mokslininkų (CHRTEK et al., 1997) nuomonė. Tarptautinėje duomenų bazėje (ITIS) ir Šiaurės Amerikos floroje nurodoma viena *Equisetum* L. gentis, o *E. variegatum* rūšies taksonominės kategorijos apimtyje išskiriami du asiūklių porūšiai: ssp. *alaskanum* (A.A. Eaton) Hultén ir ssp. *variegatum* Schleich. ex F. Weber & D. Mohr. Pirmojo porūšio asiūkliams būdingi lenkti, susisukę lapamakščių dantukai su vos įžiūrimu plėviniu apkraščiu arba visiškai juodi. Šio porūšio asiūkliai paplitę tik Šiaurės Amerikoje. Tuo tarpu antrojo porūšio asiūkliams būdingi tiesūs, statūs lapamakščių dantukai su aiškiu plėviniu apkraščiu. Šio porūšio asiūkliai tarpsta Šiaurės Amerikoje ir Eurazijoje (HAUKE, 2014; ZHANG, TURLAND, 2013).

*Equisetum* genties atstovų skaičių pasaulio floroje pteridologai nurodo itin skirtingą, rūšių skaičius gentyje svyruoja nuo 20–25 (MILDE, 1865; FILIN, 1981) iki 32 (NAUJALIS, 1995). XX amžiaus antroje pusėje R. L. HAUKE (1961, 1962 a, b, c, 1978), remdamasis lauko ir eksperimentinių tyrimų medžiaga, išnaginėjęs gametofitų ir sporofitų morfologiją bei anatomiją ir atlikęs požymių statistinę analizę, įvertinęs galimą hibridizaciją ir morfologinį variavimą, tokiu būdu sukurdamas modernesnę asiūklių taksonomiją, išskyrė 15 asiūklių rūšių. Ši asiūklių taksonominė revizija ir jos pagrindu išskirtas rūšių skaičius



pripažįstamas daugelio XXI amžiaus pteridologų (MEHLTRETER et al., 2010). Ši asiūklių rūšių skaičių pasaulyje patvirtina ir molekulinis (chloroplastų genu) tyrimų duomenys (DES MARAIS et al., 2003; GUILLON, 2004, 2007).

Apskritai, asiūklių sistematines analizes apsunkina didelė šių augalų tarpusavio hibridizacija ir nuolatinis jų nevaisingų hibridų bei streso pasėkoje atsirandančių mutantų susidarymas (DES MARAIS et al., 2003). Neišimtis ir *E. variegatum*, kuriam būdingas didelis polimorfiškumas, todėl XX amžiaus pradžioje buvo išskirta 13 šios rūšies asiūklio formų (HEGI, 1906) ir du varietetai (STARCS, 1929), nors pastaruoju metu išskiriami tik du porūšiai (1.1 lent.).

1.1 lentelė. XX ir XXI amžių pirmose pusėse išskirti *E. variegatum* porūšiai, varietetai ir formos

Porūšiai	Šaltinis
<b><i>alaskanum</i></b> (A.A. Eaton) Hultén ( <i>E. variegatum</i> var. <i>alaskanum</i> A.A. Eaton); <b><i>variegatum</i></b> Schleich. ex F. Weber et D. Mohr ( <i>E. variegatum</i> var. <i>variegatum</i> Schleich. ex F. Weber et D. Mohr, <i>Hippochaete variegata</i> (Schleich. ex F. Weber et D. Mohr) Bruhin, <i>E. variegatum</i> var. <i>anceps</i> Milde)	1
Varietetai	2
<b><i>arenarium</i></b> Milde; <b><i>caespitosum</i></b> Döll.	
Formos	3
<b><i>affine</i></b> Milde; <b><i>alpestre</i></b> Milde; <b><i>anceps</i></b> Milde; <b><i>arenarium</i></b> Milde; <b><i>caespitosum</i></b> Doell.; <b><i>concolor</i></b> Milde; <b><i>elatum</i></b> Rabenhorst.; <b><i>haufleri</i></b> Milde; <b><i>meridionale</i></b> Milde; <b><i>polystachyum</i></b> Milde; <b><i>pseudo-elongatum</i></b> Milde; <b><i>virgatum</i></b> Doell.; <b><i>Wilsoni</i></b> Milde	

1 – HAUKE, 2014; 2 – STARCS, 1929; 3 – HEGI, 1906.

Taip pat tam tikrą įtaką traktuojant taksonus gali turėti autorių nuomonių išsiskyrimas rūšies koncepcijos atžvilgiu. Mes savo darbe botanines rūšis suvokiame biologinio ir ekologinio taksono koncepcijos apimtyje (RAKAUSKAS, 2001).

*E. variegatum* nomenklatūros duomenų istorinė analizė rodo, kad šios asiūklio rūšies pavadinimas kito begalę kartų. XIX amžiaus pirmoje pusėje

publikuotame, Vokietijoje tarpstantiems asiūkliams skirtame moksliniame veikale nurodyti 6 *E. variegatum* sinonimai: *E. multiforme*  $\alpha$ . B.  $\delta$ ., *E. reptans*  $\beta$ ., *E. reptans*, *E. tenue* Hoppe., *E. Bauhini* Gmelin, *Equisetum caule sulcato subnudo*, *vaginis aristatis*, *Equisetum nudum minus variegatum basiliense* (MEYER, 1837). XIX amžiaus antroje pusėje publikuotame, Prancūzijoje tarpstantiems asiūkliams skirtame moksliniame veikale nurodoma dar daugiau *E. variegatum* sinonimų: *Equisetum nudum variegatum Basileense*, *E. nudum*, *minus*, *variegatum*, *E. caule simplicissimo*, *vaginis profunde sectis*, *E. hyemale* L., *E. caule*, *sulcato*, *subnudo*, *vaginis aristatis*, *E. variegatum* Schleich, *E. variegatum* Web. u. Mohr, *E. variegatum* Willd., *E. reptans*  $\beta$  *variegatum* Wahlbg, *E. variegatum* DC., *E. mtillifome*  $\alpha$  *variegatum* et  $\delta$  *tenue* Vaucher, *E. multiforme*  $\alpha$  *variegatum* Duby., *E. ramosum* Vas  $\beta$  Lois. Desl., *E. variegatum* Mut., *E. hyemale*  $\gamma$  *variegatum* Newm., *E. variegatum* J. B. Brichan, *E. variegatum* Koch, *E. variegatum* Newm., *E. variegatum* Gr. et God., *E. variegatum* Döll, *E. hyemale* vas e *variegatum* Kirschl., *E. variegatum* Bernoul., *E. variegatum* Milde (DUVAL-JOUVE, 1863). XIX amžiaus antroje pusėje išleistoje vienoje pirmųjų asiūkliams skirtų monografijų vėlgi nurodomi šie tiek kitokie *E. variegatum* sinonimai: *E. variegatum*, *E. arenarium*, *E. reptans*, *E. multiforme*  $\alpha$  *variegatum*, *E. ramosum*  $\beta$  Loisleur, *E. hiemale*  $\gamma$  *variegatum*, *E. Bauhini* Gmelin, *E. basiliense*, *E. asperrium*, *E. hiemale*  $\varepsilon$  *variegatum*, *E. Wilsoni*, *E. hiemale*  $\delta$  *variegatum*, *E. serotinum*, *E. campanulatum*, *E. tenue*, *E. involucreatum*, *E. Rionii*, *E. latidens* (MILDE, 1865).

Vieningos nuomonės dėl *E. variegatum* pavadinimo tarp botanikų nėra ir dabartiniu metu. Kol kas dauguma botanikų kaip pagrindinį pavadinimą nurodo būtent *E. variegatum*, tačiau kai kurie mokslininkai šį pavadinimą pateikia jau kaip sinonimą, o prioritetą teikia *Hippochaete variegata* vardui (CVELEV, 2000, CVELEV, GELTMAN, 2012). Vienas seniausių istorinių šios asiūklio rūšies pavadinimų, matyt, yra 1623 m. pavartotas *Equisetum nudum variegatum Basileense*, kurį kaip sinonimą *E. variegatum* Schleicher., nurodo G. F. W. MEYER (1837). Lietuvoje kol kas šios rūšies asiūklio mokslinio pavadinimo

problema detaliau nenagrinėta, todėl mes savo darbe prioritetą teikiame tradiciniam šios rūšies asiūklio *E. variegatum* vardui.

Pirmosios rašytinės žinios apie *E. variegatum* pirminį taksoną vardu *Equisetum nudum variegatum Basileense* žinomos iš XVII amžiaus (DUVAL-JOUVE, 1863). Nors paprastai nurodoma, kad *E. variegatum* tipas aprašytas iš Šveicarijos teritorijos „in paludibus prope Baadam“ (IL'IN, 1934; BOBROV, 1974; SKURATOVIČ et al., 2009), tačiau tiek minėtuose, tiek daugelyje kitų mokslinių leidinių (MINKEVIČIUS, 1959; MALMGREN, 1982; MASCHER, 1990; CVELEV, GELTMAN 2012 ir kt.) nenurodomi nei konkretaus pirmojo kolektoriaus duomenys, nei tikslūs rūšies aprašymo metai. Floristai (IL'IN, 1934; BOBROV, 1974; SKURATOVIČ, 2009) pirmuoju *E. variegatum* rūšies aprašymo šaltiniu nurodo FR.WEBER, D. M. H. MOHR (1807) leidinį „*Handbuch der Einleitung in das Studium der kryptogamischen Gewächse*“. Šiame leidinyje prie rūšies aprašo yra įrašas – „*In paludosis, per. Baadam*“ su nuoroda į 1800 m. leidinį Gmel. – *Diar. Bot. Schrad.* 1800 (WEBER, MOHR, 1807). Šiame 1807 m. darbe *E. variegatum* pristatoma kaip nauja asiūklių rūšis Vokietijai, tačiau ne kaip apskritai naujas taksonas.

Tarp šiuo metu pasaulyje pripažįstamų 15 asiūklių rūšių identifikuota net 18 hibridinės kilmės taksonų (BRUNE et al., 2008), nors kai kurie autoriai tokių taksonų nurodo tik 9 (DINES, BONNER 2002). Hibridizacija ypač būdinga *Hippochaete* pogentės asiūkliams (BENNERT et al., 2005). Dar XX amžiaus antroje pusėje R. L. HAUKE (1962 c) *Hippochaete* pogentėje identifikavo 7 hibridinės kilmės taksonus (*E. ×schaffneri* [*E. giganteum* × *E. myriochaetum*], *E. hyemale* × *E. myriochaetum*, *E. ×moorei* Newm. [*E. hyemale* var. *hyemale* × *E. ramosissimum* subsp. *ramosissimum*], *E. ×ferrissii* Clute [*E. hyemale* var. *affine* × *E. laevigatum*], *E. ×trachyodon* A. [*E. hyemale* × *E. variegatum*], *E. ×nelsonii* (A. A. Eat.) Schaffn. [*E. laevigatum* × *E. variegatum*], *E. ramosissimum* × *variegatum*). Tarp jų, kaip matyti iš pateiktų duomenų, dažnai viena iš tėvinių rūšių yra *E. variegatum*. Hibridinės kilmės taksonai tipiniu atveju produkuoja negyvybingas ir elaterų neturinčias sporas. Daugeliu atvejų hibridinės kilmės asiūkliai nuo tėvinių rūšių atskiriami pagal silicio gūbrelių morfologiją ir jų

lokalizaciją (JEPSON et al., 2013). Pastaruoju metu nustatyta (BRUNE et al., 2008), kad *Hippochaete* pogentėje yra galimas atgalinis kryžminimasis tarp hibridų ir jų tėvinių rūšių. Taip pat nustatyta, kad *Hippochaete* pogentės hibridinės kilmės asiūkliai produkuoja nedidelį kiekį pilnai gyvybingų sporų, iš kurių gali išaugti normalūs gametofitai. Triploidiniai asiūklių hibridai susidaro susiliejus haploidinei gametai su diploidine gameta diploidiniame gametofite. Tokios grįžtamosios hibridizacijos metu atsiradę asiūkliai būna labiau panašesni į vieną iš tėvinių rūšių nei į diploidinį hibridą. Šiuo metu *Hippochaete* pogentėje identifikuoti 7 triploidiniai asiūklių hibridai (BRUNE et al., 2008). Visi hibridiniai taksonai, kurių susiformavime dalyvauja *E. variegatum*, nurodyti 1.2 lent.

1.2 lentelė. *E. variegatum* diploidiniai ir triploidiniai hibridai ir jų tėvinės rūšys

Tėvinės rūšys			Hibrido vardas	
Diploidai	<i>E. variegatum</i>	<i>E. hyemale</i>		<i>E. ×trachyodon</i> (A. Braun) W.D.J. Koch <sup>1</sup>
	<i>E. variegatum</i>	<i>E. ramosissimum</i>		<i>E. ×meridionale</i> (Milde) Chiov.
Triploidai	<i>E. hyemale</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. hyemale</i>	<i>E. ×alsaticum</i> (H. P. & Geissert) G. Philippi <sup>2</sup>
	<i>E. hyemale</i>	<i>E. ramosissimum</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. ×geissertii</i> Lubienski & Bennert <sup>3</sup>
	<i>E. variegatum</i>	<i>E. hyemale</i>	<i>E. ramosissimum</i>	Nenurodytas
	<i>E. variegatum</i>	<i>E. ramosissimum</i>	<i>E. hyemale</i>	Nenurodytas
	<i>E. hyemale</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. hyemale</i>	<i>E. ×alsaticum</i> (H. P. Fuchs & Geissert) G. Philippi <sup>4</sup>
	<i>E. hyemale</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. variegatum</i>	Nenurodytas
	<i>E. ramosissimum</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. variegatum</i>	Nenurodytas
	<i>E. ramosissimum</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. ramosissimum</i>	Nenurodytas
	<i>E. hyemale</i>	<i>E. ramosissimum</i>	<i>E. variegatum</i>	<i>E. ×geissertii</i> Lubienski & Bennert <sup>5</sup>

1 – JEPSON et al., 2013; 2 – LUBIENSKI, 2010; 3 – BENNERT et al., 2005; 4 – BRUNE et al., 2008; 5 – LUBIENSKI et al., 2011.

Prancūzijoje, kur yra pietinė *E. variegatum* arealo riba panaudojant izofermentų elektroforezės, PCR-RFLP ir chloroplastų DNR tyrimų metu gautus duomenis, buvo nustatyta šios rūšies asiūklių genetinė įvairovė Paryžiaus regione ir patvirtintas šiems augalams būdingas diploidinis 216 chromosomų skaičius (OBERMAYER et al., 2002). Nustatyta, kad *E. variegatum* genetinė įvairovė, lyginant su kitomis asiūklių rūšimis, pakankamai žemo lygmens. Prancūzijoje tarpstančiose *E. variegatum* populiacijose genetinio polimorfizmo vidurkis P siekia 0,128, tuo tarpu *E. hyemale* šis rodiklis yra 0,292, taip pat nustatytas didelis heterozigotų skaičius visuose tirtos populiacijos lokusuose (OBERMAYER et al., 2002). Tokius rodiklius gali nulemti didelis šių augalų vegetatyvinio dauginimosi efektyvumas (MACHON et al., 2001).

### **1.3. *E. variegatum* sporofito morfologija ir anatomija**

*Equisetum variegatum* yra daugiametis, šakniastiebinis, žolinis, visžalis asiūklis. Lietuvoje įprastomis aplinkos sąlygomis sausumoje *E. variegatum* ūgliai užauga iki 30 cm aukščio (MINKEVIČIUS, 1959; SNARSKIS, 1968; LEKAVIČIUS, 1989). Mūsų duomenimis, vandens telkinių pakraščiuose augančių *E. variegatum* ūgliai Lietuvoje pasiekia 44 cm aukštį. Šiaurės Amerikoje tarpstančių *E. variegatum* ūglių aukštis svyruoja nuo 6 iki 55 cm (HAUKE, 2014). Tuo tarpu Britų salyne *E. variegatum* ūglių aukštis svyruoja nuo 4 iki 12 cm (HOOKER et al., 1930).

*E. variegatum* šakniastiebiai nariuoti, ilgi, ploni, tamsiai rudi ar juodi, blizgantys (DOSTÁL, 1984), dažniausiai 2-3 mm skersmens (MINJAEV, 1955). Tačiau Kanados archipelage augančių *E. variegatum* šakniastiebiai gerokai plonesni – 0,5-1,5 mm skersmens (AIKEN et al., 2011). *E. variegatum* šakniastiebiai dažniausiai su 6-8-iomis išilginėmis vagelėmis. Centrinis kanalas užima apie 1/3 šakniastiebio skersmens, o valemuliariniai ir karinaliniai kanalai palyginti platūs (VAGA et al., 1953). Šakniastiebio epidermyje nėra žiotelių, chlrenchimos ir mechaninio audinio. Po epidermiu iš storasienių ląstelių formuojasi silicifikuotas, turintis riebalinių medžiagų, audinys. Taip pat šiose

parenchiminėse ląstelėse gausu krakmolo grūdelių (KORČAGINA, 2001). Tipišku atveju, kaip ir kitiems asiūkliams, *E. variegatum* būdingos pridėtinės geotropinio ir ageotropinio tipo monopodiškai šakotos šaknys (KORČAGINA, 2001).

*E. variegatum* antžeminiai ūgliai nešakoti, sudaro kuokštus, kurie gali būti vadinami parcialiniais kerais (CHRTEK et al., 1997). Parcialinius kerus sudaro izomorfiniai, šiurkštūs, fertilūs ir sterilūs ūgliai (IWATSUKI et al., 1995). *E. variegatum* ūgliai dažniausiai statūs, kylantys, retai gulsti. Lietuvoje tarpstančių šios rūšies asiūklių ūglių skersmuo iki 3 mm (SNARSKIS, 1954; MINKEVIČIUS, 1959). Literatūros šaltiniuose nurodomos ganėtinai įvairios *E. variegatum* ūglių skersmens ribos. Štai, pavyzdžiui, Sajanų kalnuose *E. variegatum* ūglių skersmuo tesiekia 0,5-1 mm (MALYŠEV, 1965), tuo tarpu Šiaurės Amerikoje ūglių skersmuo svyruoja nuo 1 iki 6 mm (HAUKE, 2014), Altajaus kalnuose nuo 1 iki 2 mm (SHMAKOV, 2005), Vidurio Europoje nuo 2 iki 3 mm (DOSTAL, 1984), Sibire nuo 1 iki 1,5 mm (POPOV, SHICHIN, 1957).

*E. variegatum* ūglių tarpambliai 1-3 (6) cm ilgio (VAGA, 1953; MINKEVIČIUS, 1959; JONSELL, 2000) su 4-12 išilginių briaunelių, kurių plotis dukart mažesnis už vagelių plotį (MINKEVIČIUS, 1959). Kiekvieno ūglio vagelės viršuje dar yra karinalinė vagelė (DOSTÁL, 1984).

*E. variegatum* ūglių epidermio ląstelių sienelės vingiuotos, o išorinė ląstelės sienelė stipriai sustorėjusi. Šių ląstelių paviršiuje susiformuoja tvirtas, homogeninis, skaidrus smulkiais gūbreliais nusėtas silicio sluoksnis. Tarp celiuliozės gijų susitelkę silicio kristalai suformuoja gūbrelius, kurie išlenda į epidermio paviršių. Taip susiformuoja savitas silicio sluoksnis, kurį savo ruožtu iš viršaus pridengia kutikulės ir vaško sluoksnis (KORČAGINA, 2001). Tokio tipo silicifikuotas epidermis ūgliuose atlieka atraminę-mechaninę ir apsauginę funkcijas. Po epidermiu formuojasi pirminė žievė, kurią sudaro 1) ties briaunelėmis besitelkęs mechaninis audinys, kurio ląstelės siauros, pailgos su silicifikuotomis sienelėmis; 2) ties vagelėmis susitelkęs asimiliacinis, arba fotosintetinis audinys; 3) parenchiminis audinys, kuriame ties vagelėmis susiformuoja vlekuliariniai kanalai – ūglio raidos pradžioje vlekuliariniuose kanaluose telkiasi vanduo, vėliau oras.

*E. variegatum* vandens apytakos sistema sudaryta iš nesišakojančių karinalinių kanalų, išsidėsčiusių tarpubambliuose ties briaunelėmis ir besitęsiančių per visą tarpubamblio ilgį. Ties ūglio bambliu karinaliniai kanalai dalijasi į tris dalis. Vidurinė karinalinio kanalo dalis driekiasi į lapą, o šoninės dalys ūglio bamblyje susijungia su kaimyninės briaunelės indo dalimi. Visų asiūklių karinaliniai kanalai mažesni už valekuliarinius (DOSTÁL, 1984).

*E. variegatum* kaip ir kitų asiūklių indų kūlelį sudaro karinalinis kanalas, arčiau ūglio centro lokalizuota protoksilema ir aukščiau jos besivystanti floema. Metaksilema formuojasi trijose vietose: floemos šonuose, tarp floemos ir tarp protoksilemos. Protoksilemai sunykus, jos vietoje formuojasi karinaliniai kanalai. Karinalinė protoksilema susideda iš žieduotųjų tracheidžių, kurių ilgis sutampa su tarpubamblio ilgiu. Metaksilemą sudaro laiptuotos tracheidės, o ksilemą – įvairaus tipo tracheidės (KORČAGINA, 2001).

*E. variegatum* ūglių parenchimos audinį sudaro 2-6 ląstelių sluoksniai. Parenchimos sluoksnio storis priklauso nuo augavietės pobūdžio (MILDE, 1865). Centrinis kanalas ūglio vidurinėje dalyje susiformuoja sunykus centrinei parenchimai. Jame ūglio raidos pradžioje kaupiasi vanduo, vėliau oras (KORČAGINA, 2001). Centrinis kanalas paprastai sudaro 1/4-1/5 nuo bendro stiebo skersmens (EGLITE, ŠULCS, 2000), nors kartais užima net apie 1/3 stiebo skersmens (MOSSBERG, STENBERG, 2010).

Asiūklių ūgliuose centrinė parenchima išlieka tik bambliuose, taip susidaro ypatinga diafragma tarp gretimų tarpubamblių centrinių kanalų. Diafragmoje yra keletas ertmių, per kurias vyksta apytaka tarp gretimų tarpubamblių apytakos sistemų. *E. variegatum* periciklą ir endodermį sudaro vienas ląstelių sluoksnis. *E. variegatum* atskiras valekuliarinis kanalas visada mažesnis už centrinį kanalą. Valekuliarinių kanalų skaičius atskiruose ūgliuose svyruoja nuo 5 iki 10 (KORČAGINA, 2001).

Vienas labiausiai varijuojančių *E. variegatum* morfologinių požymių yra ūglių briaunelių skaičius. Daugumoje Europos dalių, Skandinavijoje ir Šiaurės Amerikoje *E. variegatum* ūglių briaunelių skaičius svyruoja nuo (3) 4 iki 12 (14) (SYREJŠČIKOVSHIKOV, 1906; COSTE, FLAHAULT 1906; HOOKER et al., 1930;

OSTENFELD, GRÖNTVED, 1934; VAGA 1953; POJARKOVA, 1954; MINJAEV, 1955; TUTIN et al., 1964; TOMIN, 1967; ØLLGAARD, TIND, 1993; JONSELL, 2000; CVELEV, 2000; HAUKE, 2014). Tačiau šalto klimato regionuose *E. variegatum* ūglių briaunelių skaičiaus kitimo amplitudė mažesnė. Štai, pavyzdžiui, Norvegijoje *E. variegatum* ūglių briaunelių skaičius svyruoja nuo 6 iki 8 (MOSSBERG, STENBERG, 2010), arktiniame Kanados archipelage nuo 3 iki 8 (12) (AIKEN et al., 2007), Sibire nuo 4 iki 6 (POPOV, 1957).

Ant abiejų *E. variegatum* ūglių briaunelių pusių taisyklingai, dvejomis eilėmis išsidėsto SiO<sub>2</sub> gūbreliai, kurie stiebams suteikia šiurkštumo (DOSTÁL, 1984; JONSELL, 2000). *E. variegatum* ūglių vagelės dukart platesnės už briauneles.

Asiūklių ūglių vagelių epidermis plonesnis nei briaunelėse, mažiau silicifikuotas (DOSTAL, 1984). Chlorenchimoje besitelkiančios žiotelės vagelėse išsidėsto dvejomis eilėmis. Žiotelės būna giliai panirusios į piltuvo formos epidermio kameras. Vieną žiotelę nuo kitos skiria nuo 4 iki 10 epidermio ląstelių (DOSTÁL, 1984). Vienoje kameroje gali būti nuo vienos iki kelių žiotelių. Kameras paprastai iš viršaus dengia silicifikuota kutikulės plėvelė su angelėmis. Žiotelės sudaro apačioje esančios dvi varstomosios ląstelės, kurias iš viršaus visiškai uždengia dvi pagalbinės ląstelės. Asiūklių žiotelės veikia rakto-spynos principu. Varstomųjų ląstelių išorinė dalis esanti žiotelės angos pusėje yra šukiškai sustorėjusi, išilgai jos tęsiasi vagelės ir grioveliai. Žiotelės ląstelėms susiveriant, vagelės įsiterpia į priešpriešinės ląstelės grioveliu (KORČAGINA, 2001).

Iš asiūklių tarpusavyje suaugusių mikrofilinių lapelių susidaro ūglių lapamakštės, kurios apsaugo bambliuose esančias interkaliarines meristemas. Lapamakštės dažniausiai yra varpo, cilindro, rečiau piltuvėlio formų. Lapamakščių viršutinės dalys paprastai yra platėjančios ir šiek tiek atsiknojusios nuo stiebų, jų karinalinės vagelės yra gilesnės, o komisūrinės vagelės seklesnės (DOSTÁL, 1984). *E. variegatum* lapamakštės paprastai yra žalios spalvos, jų viršutiniai kraštai juodi, kartais šios rūšies asiūklių lapamakštės būna ištiesai juodos spalvos (MINKEVIČIUS, 1959). *E. variegatum* juodos lapamakštės



paprastai būna su žaliomis juostelėmis (HEJNY, SLAVIK, 1997). Kiekvienas mikrofilinis lapelis turi po vieną apytakos indą su negausiomis tracheidėmis ir labai negausiu floemos sluoksniu. Lapamakštėse beveik nevyksta fotosintezė, jos neturi žiotelių, tačiau jų epidermyje ties apytakos indais yra lokalizuotos nuolat atviros hidatodės (KORČAGINA, 2001).

*E. variegatum* lapamakščių dantukų skaičius svyruoja nuo (3) 4 iki 12 (14) (ØLLGAARD, TIND, 1993). Lapamakščių dantukai statūs, nenukrintantys, laisvi (DOSTÁL, 1984), be asimiliacinio (chlorenchiminio) audinio (KORČAGINA, 2001). Didžiausias *E. variegatum* lapamakščių dantukų skaičius (nuo 15 iki 20) būdingas Karelijoje tarpstantiems šios rūšies asiūkliams (RAMENSKAJA, 1960). *E. variegatum* lapamakščių dantukai tipišku atveju lancetiški ar yliški, su aiškia karinaline vagele, 1-3 mm ilgio ir 0,5-1,5 mm pločio (AIKEN et al., 2007). *E. variegatum* lapamakščių dantukams būdingos juodos ar tamsiai rudos vidurio linijos ir platūs balti, matiniai ar skaidrūs odiški apkraščiai. *E. variegatum* lapamakščių dantukams būdingi greitai nukrentantys akuotiški smailiai, kurie greitai nukrinta (DOSTÁL, 1984). Lapo makšties dantukų išsilaikymą L. R. HAUKE (1963) traktavo kaip evoliuciškai primityvų požymį, tačiau kiti botanikai mano, kad tai plaziomorfinis rodiklis (DES MARAIS et al., 2003).

Ūglių viršūnėje susidarantis *E. variegatum* strobilas (sporinė varputė) kūgio ar kiaušinio formos, su nusmailėjusia apie 2 mm ilgio viršūnele (JONSELL, 2000). Strobilas dažniausiai juodos, tamsiai žalios ar gelsvos spalvų, 5-7 (JONSELL, 2000; DOSTÁL 1984) ar 6-8 mm ilgio ir iki 3 mm pločio (SKURATOVIČ, 2009). Strobilo kotelis bespalvis, iki 4 mm ilgio (JONSELL, 2000). Aukščiausiai esanti išsiplėtusi ūglio lapamakštė dalinai apgaubia visą strobilą, o sporifikacijos metu pridengia tik kotelį.

Asiūklių sporangioforai strobiluose išsidėsto menturiškai. Atskirą sporangioforą sudaro trumpas kotelis ir šešiakampis diskas, prie kurio tvirtinasi cilindriškos sporangės. Jų sienelės daugiasluoksnės. Bręstant sporoms vidinė sporangės sienelės dalis, vadinama tapetumu, kaip ir kiti ląstelių sluoksniai sugleivėja. Dėl to sporoms subrendus sporangė lieka sudaryta tik iš vieno išorinio spirališkai ir žiediškai sustorėjusio ląstelių sluoksnio. Šie sustorėjimai

nulemia išilginį sporangės plyšimą. Sporos susiformuoja periplazmodyje iš sporocitinių ląstelių po jų redukcinio persidalijimo (KORČAGINA, 2001). Asiūklių sporos sudarytos iš egzinos ir intinos, iš išorės jas dengia iš periplazmodžio susiformavęs perino sluoksnis. Vėliau iš perino sluoksnio susidaro prie sporos viename taške prisitvirtinusios dvi (persilenkusios pusiau) juostiškos elateros. Elaterų viršūnės elipsiškai praplatėjusios (KORČAGINA, 2001). Esant drėgnam orui higroskopinės elateros apsideja sporą, o esant sausam išsiveja – dėl to padidėja anemochorinių sporų sklaidos efektyvumas. *E. variegatum* sporangėse dažnokai susidaro dviejų tipų sporos: šviesiai žalsvos, didesnės ir balsvos, smulkesnės (DUCKET, 1970). Didesnės sporos paprastai gyvybingos, o smulkesnės negyvybingos. Pastarųjų citoplazmoje chloroplastai susitelkia į lokalias grupes, tokiu būdu suteikdami sporai lopytos struktūros išvaizdą. Kiekvienas strobilas pasižymi skirtingomis gyvybingų ir negyvybingų sporų proporcijomis. Lygumose augančių *E. variegatum* gyvybingos sporos sudaro apie 60 %, jų dydis svyruoja nuo 48,1 iki 76,8 μm, tuo tarpu kalnuose augančių šios rūšies asiūkliai sporų gyvybingumas siekia vos 10 %, pačių sporų dydis svyruoja nuo 34,7 iki 61,6 μm (DUCKET, 1970). Pirėnų pusiasalyje *E. variegatum* sporų dydis svyruoja nuo 37 iki 50 μm (CASTROVIEJO et al., 1986). *E. variegatum* būdingas ilgas sporų brendimo laikotarpis – Vidurio Europoje paprastai šio asiūkliai sporų branda tęsiasi nuo 4 iki 8 mėnesių (DOSTÁL 1984).

Europos šalių florose (PĒTERSONE, 1953; DOSTAL, 1984; JONSELL, 2000) nurodoma, kad *E. variegatum* sporifikacija paprastai prasideda kovo–balandžio mėnesiais ir trunka iki rugpjūčio–rugsėjo mėnesių. Vėliausiai (liepos mėn.) *E. variegatum* sporifikacija prasideda Rusijoje, Baltarusijoje ir Britų salyne (HOOKER et al., 1930; CVELEV, 2000; SKURATOVIČ, 2009). Estijos floristai (VAGA, 1953) nurodo, kad pirmųjų metų *E. variegatum* ūgliai sporifikuoja liepos – rugpjūčio mėnesiais, o antrųjų metų ūgliai gegužę – birželį. Skandinavijos šalių botanikai taip pat teigia, kad dažniausiai *E. variegatum* sporų dispersija vyksta balandžio–rugsėjo mėnesiais, vėliau susiformavusios sporinės varputės sporifikuoja jau tik kitų metų pavasarį (ØLLGAARD, TIND, 1993). Lietuvoje *E. variegatum* sporifikuoja nuo balandžio iki rugsėjo

(SNARSKIS, 1954). Mūsų duomenimis, su sporinėmis varputėmis šio asiūklio ūgliai aptinkami nuo ankstyvo pavasario (kovas) iki vėlyvo rudens (lapkritis). Taigi, *E. variegatum* būdinga išėstas laike sporų susidarymas ir tokia pati jų dispersija.

#### **1.4. *E. variegatum* ir kitų asiūklių rūšių gametofitai**

Tinkamose aplinkos sąlygose asiūklių sporos dygsta iš karto, be jokio ramybės periodo. Iš susidariusių asiūklių sporų išauga lytinę kartą atstovaujantys trumpaamžiai autotrofiniai gniužuliški gametofitai. Lietuvoje asiūklių gametofitai iki šiol nėra aptikti ir tirti. Pasaulyje apie gamtines asiūklių gametofitų populiacijas sukaupta labai mažai žinių (NAUJALIS, 1995). Apie gamtines asiūklių gametofitų populiacijas XX amžiuje daugiausiai Didžiojoje Britanijoje ir Rusijoje duomenų yra pateikę E. R. WALKER (1921), J. DUCKETT, F. L. S. (1973, 1979), V. BOGAČEV (1977), J. DUCKETT et al., (1980), D. E. SOLTIS et al., (1988), V. FILIN (1990), V. BOGAČEV, V. FILIN (1990). Apie asiūklių gametofitų auginimą *in vitro* kultūroje ir jų morfogenezę, aplinkos sąlygų įtaką gametofitams yra rašę J. G. DUCKETT, F. L. S., (1977, 1979), J. M. GUILLON, CH. RAQUIN (2002), J. M. GUILLON, D. FIEVET (2003).

Apskritai, asiūklių gametofitus gamtoje yra radę Vaucher'is 1826 m., Bischoff'as 1829 m. ir Milde 1852 m. (WALKER, 1921). Atlikti tyrimai parodė, kad *E. variegatum* gametofitai tarpstantys Šiaurės Amerikoje ir Europoje, morfologiškai tarpusavyje nesiskiria (DUCKETT, 1979). Visų *Hippochaete* pogentei priskiriamų asiūklių gametofitų formavimosi procesai yra identiški, tapati ir pačių gametofitų sandara. Subrendę asiūklių gametofitai vienalyčiai, tačiau pasitaiko ir dvilyčių (NAUJALIS, 1995). Gametofitų lytį pradinėse jų raidos stadijose daugiausiai lemia aplinkos veiksniai (NAUJALIS, 1995). Auginant gametofitus *in vitro* sąlygomis nustatyta, kad jų lytiškumui įtakos turi šviesos sudėtis ir intensyvumas, terpės rūgštingumas bei sacharozės ar gliukozės koncentracijos joje (GUILLON, RAQUIN, 2002; GUILLON, FIEVET, 2003). Apskritai, evoliucinė teorija nurodo, kad atvejai kai organizmo lytį nulemia aplinkos sąlygos, yra evoliuciškai stabili strategija (CHARNOV, BULL, 1977;

BULL, 1981). Tik esant tinkamoms aplinkos sąlygoms ant gametofitų susiformuoja archegonės, o iš apvaisintos kiaušialąstės išauga naujas augalas. Tokiu būdu augalai plinta tik jiems tinkamose augavietėse. Dėl intensyvios proliferacijos asiūklių gametofitų lamelės stipriai šakojasi, to pasėkoje gali susiformuoti antrinės ar net tretinės kilmės gametofitai (DUCKETT, F. L. S., 1979). Tokių procesų rezultatas – gametofitų klonų atsiradimas. Tokie klonai gamtoje stabilizuoja gametofitų populiacijas ir užtikrina reprodukcinį procesų efektyvumą sporinių induočių tarpe (NAUJALIS, 1995).

Praėjus 15-20 dienų po sporų sudygimo prasideda asiūklių gametofitų morfologinė diferenciacija, bazalinėje dalyje susidaro pagalvėlė su parietaline meristema. Ši meristema produkuoja aukštyn augančias fotosintetinančias lameles, o dorsalinėje pusėje išauga vienalaščiai rizoidai (DUCKETT, F. L. S., 1979). Būtent šiuo laikotarpiu, auginant asiūklių gametofitus *in vitro* sąlygomis, išryškėja įvairių asiūklių rūšių gametofitų morfologiniai skirtumai. *E. variegatum* gametofitams būdingas labai mažas rizoidų kiekis. Tipišku atveju *E. variegatum* apie 50 % gametofitų pirmasis rizoidas būna ilgesnis už lamelę (DUCKETT, F. L. S., 1979). *E. variegatum* gametofitų lamelių apikalinės ląstelės palaiptai tampa kampuotos – šis požymis taip pat naudojamas asiūklių gametofitų rūšinei identifikacijai (DUCKETT, F. L. S., 1979). Ant *E. variegatum* gametofitų susiformavusios lamelės nuo kitų asiūklių rūšių lamelių išsiskiria savo grakštumu (DUCKETT, F. L. S., 1979).

Asiūklių anteridžiai atsiranda iš paviršinių gametofitų ląstelių. Vidinės anteridžio ląstelės gali produkuoti nuo 256 iki 1024 spermatidžių (DUCKETT, F. L. S., 1979). Pradžioje *E. variegatum* anteridžiai paprastai būna šviesiai žali, vėliau anteridžiai tampa rusvai gelsvais (DUCKETT, F. L. S., 1979). Archegonės paprastai susiformuoja lamelių pamatinėse dalyse. Archegonėse paprastai galima išskirti kaklelio ir pilvelio sritis, nuo kitų darinių lengvai atskiriamas pagal tamsiai rudą pilvelio dalį (DUCKETT et al., 1980).

*In vitro* sąlygomis asiūklių gametofitų dydis paprastai svyruoja nuo 0,5 iki 2 mm pločio ir iki 4 mm aukščio (DUCKETT et al., 1980). Apvaisinimas

spermatozoidais vyksta vandens aplinkoje. Pirmieji jauni asiūklių sporofitai pasirodo po 40-60-ies dienų nuo sporų dispersijos (NAUJALIS, 1995).

### **1.5. *E. variegatum* ekologija ir paplitimas bendrijose**

Asiūkliai iš kitų augalų išsiskiria ypač dideliu silicio (Si) kiekiu, susikaupiančiu įvairiose jų struktūrose. Santykinė vidutinė silicio koncentracija tarp septynių taksonominių augalų grupių turi tokią didėjimo tendenciją: *Polypodiophyta* < *Gymnospermae* < *Angiospermae* < *Musci* < *Lycopodiophyta* < *Equisetophyta* < *Marchantiopsida* (HODSON et al., 2005).

Asiūkliuose silicio sankaupos yra būdingos visoms augalų struktūroms: šaknims ir ūgliams, lapamakštėms ir sporoms; taip pat silicifikuotos šių augalų ląstelių sienelės, ląstelių plokštelės, dezmodezmos, žiotelių varstomosios ląstelės (LAW, EXLEY, 2011). *E. variegatum* ūglių paviršių padengia ištisinis silicio dioksido sluoksnis, virš kurio susiformuoja kutikulė (KORČAGINA, 2001). Lietuvoje nėra iki šiol atlikta specialių silicio kaupimosi asiūkliuose tyrimų. Taigi, ir nėra žinoma kokius silicio kiekius sukaupia Lietuvoje augantys asiūkliai.

Tarp pteridologų nėra vieningos nuomonės apie *E. variegatum* gyvenimo formą. Vieni teigia, kad *E. variegatum* yra chamefitas (ELLENBERG, 1974; DOSTÁL, 1984), kiti nurodo, kad *E. variegatum* yra hemikriptofitas (JONSELL, 2000). Mes, remdamiesi C. Raunkiero sudarytu augalų gyvenimo formų klasifikacija ir prisilaikydami H. Elenbergo detalesnio požiūrio į šių augalų gyvenimo formų klasifikacines grupes (NATKEVIČIATĖ-IVANAUSKIENĖ, 1983), manome, kad *E. variegatum* yra šakniastiebinis geofitas, kadangi šio asiūklio pagrindiniai atsinaujinimo pumpurai susiformuoja ant šakniastiebių, kurie driekiasi dirvožemyje 15-25 (10) cm gylyje.

Tipišku atveju *E. variegatum* yra atvirų, saulėtų vietų asiūklis, heliofitas (CIGANOV, 1976; ELLENBERG, 1974), tarpsta ne tik visai nederlingų, bet ir pakankamai derlingų dirvožemių sąlygomis (CIGANOV, 1976). Dažniausiai *E. variegatum* tarpsmo vietų dirvožemiai yra šarminiai su nedideliu azoto kiekiu (ELLENBERG, 1974).

*E. variegatum* pagal gyvenimo būdą yra pionierinis, atviroms vietoms prieraišus asiūklis. Natūralios kilmės *E. variegatum* tipiškos augavietės yra kalkingos žemapelkės, kur paprastai šis asiūklis auga kartu su *Carex microglochin* Wahlenb., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Parnassia palustris* L., *Pinguicula vulgaris* L. (MEUSEL et al., 1971). *E. variegatum* augaviečių dirvožemiai aliuviniai, šlapi, kalkingi, humusingi, pelkėti, smėlingi arba molingi. Tinkamose tarpsmū sąlygose *E. variegatum* dažniausiai sudaro didelius sąžalynus. Įvairiuose Europos regionuose *E. variegatum* dažniausiai tarpsta paupiuose, iš kalnų ištekančių upelių pakrantėse, šlapiose pievose, šarmingose žemapelkėse ir durpynuose, drėgnuose tarpkopiuose, aukštikalnių nuobirynuose. Apskritai, *E. variegatum* kur kas dažnesnis kalnuose ar kalnuotose vietovėse nei lygumose (GUINOCHET et al., 1973; BERG et al., 1990; ØLLGAARD, TIND, 1993). *E. variegatum* retesnis augavietėse su epigėjinių samanų danga (TOLMAČEV et al., 1995). Tai bazifilinis (turtingų bazėmis dirvožemių) augalas (BERG et al., 1990). Kiti autoriai (ØLLGAARD, TIND, 1993) patikslina, kad tai kalcifilinis augalas, pabrėždami *E. variegatum* jautrumą antropogeniniam poveikiui. Ypač gausiai *E. variegatum* tarpsta apleistuose smėlio ir žvyro karjeruose.

Lietuvoje *E. variegatum* dažniausiai auga smėlingų ir žvyringų, drėgnų, kartais pelkėtų dirvožemių sąlygomis paprastai ežerų ar upių pakrantėse, pajūryje ant naujai sunešto smėlio, kur, įsigalint kitiems augalams, palaipsniui išnyksta (MINKEVIČIUS, 1959).

Lietuvoje apie 70 % žinomų *E. variegatum* augaviečių yra antropogeninės kilmės (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2012). Dažniausiai tokios kilmės *E. variegatum* tarpsmo vietos susidaro smėlio-žvyro karjeruose, pagelžkelėse, dykvietėse, kapinėse, daubose, melioracijos grioviuose, tvenkinių pakraščiuose ir pakelėse. Natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės yra šlapiose šaltiniuotose pievose, ežerų pakrantėse, kalkingose žemapelkėse, pajūrio kopose ir pušynuose (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2012).

*E. variegatum* yra mikorizę formuojantis asiūklis. Kanadoje atliktų tyrimų metu ant *E. variegatum* šaknų paviršiaus buvo identifikuota grybo hifų mantija

bei Hartigo tinklas (HODSON et al., 2009). Tačiau kol kas mikorizės reikšmė *E. variegatum* ir kitų asiūklių funkcionavimui, mūsų žiniomis, nėra detaliau ištirta.

Tipišku atveju *E. variegatum* yra sausumos asiūklis, tarpstantis drėgnose, šlapiose augavietėse, tačiau niekada neaugantis įmirkusių dirvožemių sąlygomis (ELLENBERG, 1974; CIGANOV, 1976). Iš kitos pusės, šios rūšies asiūkliai gali augti ir vandenyje, *E. variegatum* var. *Wilsoni* buvo rastas vandenyje (HOOKER et al., 1861). Lietuvoje *E. variegatum* tarpamas negiliuose vandens telkiniuose nustatytas mūsų tirtame Giraitės smėlio karjere Varėnos rajone.

Pagal EUNIS bendrijų klasifikavimo sistemą *E. variegatum* yra viena būdingųjų kalnų grandinių ir upelių pakrančių bendrijų su turtinga arktine-montanine flora rūšių. Tokių vietų bendrijose *E. variegatum* tarpsta kartu su *Carex microglochin* Lightfoot, *C. vaginata* Tausch, *C. davalliana* Sm., *C. bicolor* Allioni, *C. maritima* Gunnerus, *C. atrofusca* Schkuhr, *C. dioica* L., *C. capillaris* L., *C. panicea* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *Juncus arcticus* Willdenow, *Typha minima* Funck ex Hoppe, *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Eleocharis quinqueflora* (Hartmann) O. Schwarz, *Trichophorum cespitosum* (L.) C. Hartm., *Primula farinosa* L., *Drepanocladus cossonii* (Schimp.) Loeske, *Campylium stellatum* (Hedw.) J. Lange et C. O. E. Jens. ir kt. Tai gana retos pionierinės bendrijos susidarančios atviro smėlio ar žvyro, kartais durpingų, kalkingų periodiškai užliejamų vandens substratų sąlygomis. Dažniausiai tokios bendrijos susiformuoja iš šaltinių ar ledyno tirpsmo vandens susidarančių upelių pakrantėse. Bendrijos su *E. variegatum* paplitusios arkties prieigose. Šioms bendrijoms ypač būdingi boreoarktiniai, glacialiniai reliktai (DAVIES et al., 2004). Buvusios Sovietų Sąjungos teritorijoje plytinčiose tundrose ir miškatundrėse *E. variegatum* yra vienas augalinės dangos dominantų (BYKOV, 1960). Tundrose *E. variegatum* priskiriamas žemažolių augalų ardo dominantams-konektoriams. Tokie augalai vegetatyvinio dauginimosi ir plėtros dėka geba suformuoti tankius sąžalynus. Pagal tundrų hidrologinį režimą *E. variegatum* yra higromezofitas, kadangi auga nuolatinio drėgmės pertekliaus sąlygomis.

Vokietijos fitosociologai (POTT, 1995) išskiria bendriją *Equiseto variegati-Typhetum minima* Br.-Bl. In Volk 1940, priklausančią *Caricion atrofusco-saxatilis* Nordhagen 1934 sąjungai. Tai bendrijos įsikuriančios smėlingų, durpingų, kalkingų, nuolat užtvindomų vandens substratų sąlygomis. Dažniausiai tokios bendrijos susidaro potvynių vandens eroduojamose vietose, Alpių kalnų upelių pakrantėse ir Reino upės žiočių prieigose. Bendrijos su *E. variegatum* Vokietijoje yra retos (POTT, 1995).

Didžiosios Britanijos fitosociologai išskiria keletą bendrijų, kuriose *E. variegatum* yra viena būdingiausių augalų rūšių. *Salix repens-Campylium stellatum* bendrijoje *E. variegatum* projekcinis padengimas siekia nuo 61 iki 100 %. Šio tipo bendrijose *E. variegatum* tarpsta kartu su *Agrostis stolonifera* L., *Carex flacca* Schreb., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Hydrocotyle vulgaris* L., *Mentha aquatica* L., *Salix repens* L., *Calliergon cuspidatum* (Hedw.) Kindb., *Campylium stellatum* ir kt. Tokios bendrijos su *E. variegatum* pasitaiko pajūrio kopose (RODWELL et al., 2000). Taip pat pajūrio kopose susidarančiose *Salix repens-Calliergon cuspidatum* ir *Salix repens-Holcus lanatus* bendrijose yra išskirtos specifinės *E. variegatum* ir *Prunella vulgaris-Equisetum variegatum* mikrogrupės. Kitose pajūrio bendrijose, pavyzdžiui, *Sagina nodosa-Bryum pseudotriquetrum* ir *Potentilla anserina-Carex nigra*, *E. variegatum* yra reta arba atsitiktinė rūšis (RODWELL, 2000). Pelkėms būdingose *Carex dioica-Pinguicula vulgaris* ir *Pinguiculo-Caricetum dioicae* Jones 1973 emend. bendrijose *E. variegatum* – retas asiūklis (RODWELL, 1998).

Lietuvoje *E. variegatum* ypač būdingas šarmingoms žemapelkėms, kur tarpsta kartu su *Caricion davallianae* KLIKA 1934 sąjungai priskiriamomis rūšimis (MATULEVIČIŪTĖ ir kt., 2012). Mūsų krašte išskirta bendrija su *E. variegatum* priklauso sąjungos *Caricion davallianae* Klika 1934 klasei *Scheucherio-Caricetea nigrae* (Nordhagen 1936) R. Tx. 1937 (BALEVIČIENĖ ir kt., 2000). Šiuo metu tokios bendrijos, vykstant intensyviems sukcesijų ir antropogenizacijos procesams, yra nykstančios arba daugelyje vietų netgi jau išnykusios.



Šiaurės Vakarų Jakutijoje, kurioje yra Azijos šalčio poliūs – žemiausia užfiksuota temperatūra yra – 69,8° C, o maksimali siekia + 30°C ar dar daugiau, vasaros laikotarpis trunka vos 50-70 dienų (PETROV et al., 2007 ), buvo atlikti *E. variegatum* besikaupiančių karotinoidų koncentracijų chloroplastuose pokyčių tyrimai. Jakutijoje *E. variegatum* itin vertinamas kaip maistinis augalas (PETROV et al., 2007). Nustatyta, kad viena iš *E. variegatum* adaptacijų šalčiui yra geltonųjų pigmentų koncentracijų pokyčiai, kurie pasireiškia liuteino ir zeoksantino koncentracijų didėjimu ir jų tarpusavio kiekio santykio pasikeitimu. Artėjant šalčių periodui, *E. variegatum* padidėjusi ksantofilų koncentracija koreliuoja su sumažėjusia temperatūra šaknų zonoje bei šaltomis naktimis (PETROV et al., 2007 ).

#### 1.6. *E. variegatum* gamtosauginis statusas

Kanadoje ir JAV *E. variegatum* suteiktas G5 apsaugos statusas, kuris reiškia, kad Šiaurės Amerikos žemyne šios rūšies asiūkliams išnykimas negresia (ANONIMOUS 2). Nors daugelyje šių žemynų vietų, ypač savo arealo pakraščiuose, *E. variegatum* yra ganėtinai retas asiūklis. Tuo tarpu Europoje *E. variegatum* populiacijos traktuojamos kaip pakankamai stabilios, nors apskritai šiame žemyne *E. variegatum* populiacijų bendrasis skaičius turi tendenciją mažėti (KHELA, 2012). Todėl atskirose Europos vietose *E. variegatum* gamtosauginis statusas yra labai skirtingas. Tarptautinė aplinkos ir gamtos išteklių išsaugojimo sąjunga (IUCIN) *E. variegatum* Europoje priskiria žemiausią gamtosauginį statusą turinčių rūšių kategorijai (LC); kartu nurodoma, kad *E. variegatum* gamtosauginis statusas atskiruose regionuose gali būti skirtingas. Čekijoje, Vokietijoje, Danijoje ir Vengrijoje *E. variegatum* gamtosauginis statusas svyruoja nuo kritiškai nykstančių iki galinčių išnykti rūšių kategorijos (KHELA, 2012). Šiaurės Vakarų Rusijoje *E. variegatum* rekomenduojama suteikti specialų gamtosauginį statusą (CVELEV, 2000). Europinėje Vidurio Rusijos dalyje *E. variegatum* yra reto pasitaikomo asiūklis (MAJOROV, 2006). Visoje Latvijos teritorijoje *E. variegatum* yra retas

asiūklis (PĒTERSONE, 1953). Baltarusijos Vitebsko srityje *E. variegatum* dažnas, bet kitose šios šalies vietose retas asiūklis (SKURATOVIČ, 2009).

Klasikiniame leidinyje, skirtame Rytų Europos florai – „*Flora Rossica*“ (LEDEBOUR, 1853) kuriame rūšių radavietės nurodomos remiantis herbariumo pavyzdžiais ir literatūros šaltiniais, prie augalų radaviečių tam tikrais atvejais nurodoma ir Lietuva. Šiame darbe rašoma, kad *E. variegatum* tarpsta nuo Livonijos iki Dorpato, t.y. dabartinės Estijos teritorijos. Pirmosios rašytinės žinios apie *E. variegatum* tarpumą Lietuvos teritorijoje yra iš XIX a. pabaigos (LEHMANN, 1895). Lietuvoje *E. variegatum* paprastai priskiriamas retiems augalams (SNARSKIS, 1954, 1968; MINKEVIČIUS, 1959; LEKAVIČIUS, 1989; EGLĪTE et al., 1993) (1.3 lent.). Visose natūraliose augavietėse bendrijas su *E. variegatum* siūloma saugoti, suteikiant joms 1-os kategorijos gamtosauginį statusą (BALEVIČIENĖ, 2000). Savaiminės kilmės augavietėse Lietuvoje *E. variegatum* yra traktuojama kaip tipiška Europos bendrijos svarbos buveinės Šarmingos žemapelkės rūšis (MATULEVIČIŪTĖ ir kt., 2012). Praeito amžiaus aštuntajame dešimtmetyje *E. variegatum* buvo įtrauktas į Retų ir globojamų augalų rūšių sąrašo I grupę, kuriai priklausė labai retos mūsų krašto augalų rūšys (JANKEVIČIENĖ, 1978).

*E. variegatum* gamtosauginis statusas ir paplitimo pobūdis Europoje gali būti siejamas su šios rūšies asiūklio reliktiškumu (DOSTAL, 1984). Tačiau dėl *E. variegatum* reliktiškumo Lietuvoje nėra vieningos nuomonės. Svarbiausiuose Lietuvos florai skirtuose darbuose (SNARSKIS, 1954, 1968; MINKEVIČIUS, 1959; LEKAVIČIUS, 1989) *E. variegatum* galimas reliktiškumas apskritai nėra analizuojamas. Pirmą kartą apie *E. variegatum*, kaip galimai reliktinę rūšį Lietuvoje, paskelbta praeito amžiaus 9-tajame dešimtmetyje (PARFENOV et al., 1987). M. NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ (1983) teigė, kad augalų augavietės esančios ištisinio arealo ribose nėra reliktinės, tačiau augavietės, išsidėsčiusios už savo natūralaus ištisinio arealo ribos ir formuojančios liktinius arealus, galima vadinti reliktinėmis. Todėl Lietuvoje, kaip ir daugelyje kitų Vidurio Europos vietų, *E. variegatum* turėtų būti pripažįstamas reliktine rūšimi. Paskutiniojo Viurmo ledynmečio laikotarpiu Nemuno stadijos apledėjimo metu nuo Suomijos

ir Švedijos pusės pajudėję ledynai (ČESNULEVIČIUS, 2010) *E. variegatum* arealą nuo kalnų ir tundrų juostų galėjo gerokai pastūmėti Vidurio Europos link. Todėl galima manyti, kad *E. variegatum* į Lietuvą pateko iš Skandinavijos kalnų. Seniausios mūsų krašte *E. variegatum* augavietės galėjo susidaryti paskutiniojo ledynmečio metu likusioje neapledėjusioje Lietuvos dalyje. Šioje Lietuvos dalyje asiūklių sporų aptikta iš senojo driaso laikotarpio (KABAILIENĖ, 2006). Tirpstant ledynui, *E. variegatum* plito Lietuvos teritorijoje šiam asiūkliui tinkamose augavietėse. Tuo pačiu metu *E. variegatum* sugrįžo į tundrų juostą kalnuose. Tai gali būti vienas iš rūšių arealų išsiplėtimo atvejų (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ, 1983). Būtent todėl Europoje kai kurie mokslininkai (DOSTAL, 1984) *E. variegatum* pripažįsta relikutine paskutiniojo Viurmo ledynmečio laikotarpio rūšimi.

Palinologinės analizės rodo, kad apskritai *Equisetum* genties atstovai Lietuvos teritorijoje tarpsta nuo pleistoceno laikotarpio (KABAILIENĖ, 2006). Tiesa, kol kas nėra pavykę pagal išlikusius požymius *Equisetum* genties augalų sporų apibūdinti iki rūšies rango. Lyginant *E. variegatum* ekologines ypatybes, tipišku šio asiūklio augaviečių savybes su vėlyvojo ledynmečio pradžioje (prieš 11900-14000 metų) vyravusiomis gamtinės aplinkos sąlygomis, kuomet *Equisetum* genties augalai pradėjo plisti Lietuvos teritorijoje, galima rasti nemažai sąlyčio taškų. *E. variegatum* yra viena iš trijų *Equisetum* genties rūšių, kurios priskiriamos arktinės floros augalams (MEUSEL et al., 1965). *E. variegatum* prierašus teritorijoms su santykinai ilgai išliekančia sniego danga (MEUSEL et al., 1971). Todėl visiškai tikėtina, kad būtent vėlyvojo ledynmečio laikotarpiu *E. variegatum* pradėjo plisti po Lietuvos teritoriją.

Drėgnos upių bei upelių pakrantės su nesusivėrusia augaline danga yra tinkamiausios sąlygos *E. variegatum* augti. *E. variegatum* galėjo plisti į slėnius ar paežeres iš ledynų ištekantių upelių pakrantėmis – toks plitimo kelias užfiksuotas Centriniam Sibire esančiuose Putorano kalnuose. Šiaurės Norvegijos kalnuose *E. variegatum* auga šalia fiordų plytinčių ežerų pakrančių šaltose ir drėgnose vietose, kurioms būdingos staigios temperatūros inversijos (KUVAEV, 2006).

1.3 lentelė. Įvairių autorių duomenys apie *E. variegatum* augavietes ir paplitimą Lietuvoje

Eil. Nr.	Informacijos šaltinis	Augavietė	Paplitimas
1.	J. Kuprevičius (1934)	Smiltingose vietose	Retas
2.	P. Snarskis, (1954)	Drėgnose, smėlėtose vietose	Retas
3.	A. Minkevičius, (1959)	Smėlinguose, žvyringuose, drėgnuose, kartais pelkėtuose dirvožemiuose, paprastai upių, ežerų krantuose, pajūryje, ant naujai sunėšto smėlio (kur įsigalėjus kitai augalijai išnyksta)	Retas
4.	P. Snarskis, (1968)	Smėlėtose ir žvyringose drėgnose vietose	Retas
5.	R. Jankevičienė, (1978)	—	Labai retas
6.	Parfenov, et al., (1987)	Drėgnose dirvose, upių, ežerų pakrantėse	Retas
7.	A. Lekavičius, (1989)	Kalkingose pelkėse, paupių, paežerių smėlynuose, nuimtų velėnų dirvose, žvyro karjeruose	Gana retas
8.	Z. Eglīte et al., (1993)	Užpelkėjusiuose miškuose ir pievose, miško aikštelėse ir miškapiėvėse, užliejamose ir pajūrio pievose, žemapelkėse, šaltiniuose ir tarpinio tipo pelkėse, krūmynuose, pamiškėse, kadagynuose, ruderaliniuose biotopuose, ant geležinkelio pylimų, karjeruose, baltosiose ir pilkosiose kopose	Retas
9.	J. Balevičienė ir kt. (2000)	Mažų, kalkingų ežerų pakraščių kalkingose žemapelkėse, ant smėlio	Riboto paplitimo
10.	K. V. Vilkonis, (2001)	Kalkinguose dirvožemiuose, išeksploduotų žvyro bei smėlio karjerų įdubimuose, drėgnesnėse vietose	Gana retas

Klimato pašiltėjimų laikotarpiais tokios rūšys kaip *E. variegatum* galėjo tarpti lokaliuose, paprastai tarpusavyje izoliuotose, šios rūšies asiūklių ekologinius poreikius geriausiai atitinkančiose augavietėse. Europos klimato šiltėjimo laikotarpiais *E. variegatum* išliko drėgnose šaltiniuose pievose, kalkingose žemapelkėse, paežerėse, upelių pakrantėse su nuolat judančiu vandeniu podirvio sluoksnyje ar augavietėse su nuolat pustomu smėliu ir nesusivėrusia augaline danga. Taip palaipsniui daugelyje Europos vietų *E. variegatum* tapo ne tik riboto, bet ir izoliuoto paplitimo asiūkliu. Remiantis *E. variegatum* ekologine konstitucija ir paleobotaninių tyrimų duomenimis galima teigti, kad kai kurios šios rūšies asiūklio populiacijos Lietuvos teritorijoje galimai tarpsta dar nuo pleistoceno periodo.

Galimą *E. variegatum* reliktiškumą netiesiogiai patvirtina ir botaniniai geografiniai duomenys apie Lietuvos augmeniją. Mūsų krašto floros chorologinė analizė rodo, kad Lietuvoje vyrauja temperatinė flora, o pagal augalijos ypatumus Lietuva priklauso Vidurio Europos plačialapių vasaržalių miškų zonai (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ, 2005). Pasaulyje *E. variegatum* yra dažniausiai traktuojamas kaip cirkumpoliarinio paplitimo arktinis-alpinis asiūklis (MEUSEL et al., 1965; CVELEV, 2000; KUVAEV, 2006; AIKEN, 2007). Būtent todėl didesnėje Europos nemoralinės zonos vietų *E. variegatum* yra retas asiūklis (JONSELL, 2000).

## 2. TYRIMŲ OBJEKTAS, ORGANIZACIJA, IR METODIKA

Šio skyriaus pradžioje pateikiamas trumpas pagrindinio tiriamojo objekto *E. variegatum* sisteminis, geografinis ir ekologinis aprašas. Toliau pateikiami įvairiapusiški duomenys apie *E. variegatum* tyrimų Lietuvoje vietas. Vėliau trumpai pristatoma atliktų *E. variegatum* tyrimų Lietuvoje organizacija. Skyriaus pabaigoje aprašyti *E. variegatum* tyrimams atlikti naudoti tyrimų ir surinktos medžiagos analizės metodai.

### 2.1. Tyrimų objektas

*Equisetum variegatum* Schleicher Cat. Pl. Helv. (1807) 27; *Equisetum hiemale*  $\beta$  *variegatum* Newman Phytol. I (1842) 337; Ledeb. Fl. Ross. IV (1853) 490; Aschers.-Graebn. Synops. I (1913) 218; Kuprevičius (1934); Боборв Фл. СССР I (1934) 111; Regelis Lietuvos fl. Šalt. III (1935) 118; Федченко во БССР I (1949) 44; Vaga in Eesti Fl. I (1953) 64; Pētersone in Latv. Fl. I (1953) 42; Snarskis Vadovas (1954) 68; Minkevičius Liet. Fl. I (1959); Lekavičius Vadovas (1989); Gudžinskas Liet. ind. aug. (1999) – Margasis asiūklis.



2.1 pav. *E. variegatum* Giritės karjere

*Equisetum variegatum* Schleicher ex Weber et Mohr (2.1 pav.) – viena iš 15 *Equisetaceae* Michaux ex DC šeimai priskiriamų asiūklių rūšių. Pastaruoju

metu rūšies rango ribose išskiriami du porūšiai: *E. variegatum* subsp. *alaskanum* (A. A. Eaton) Hultén ir *E. variegatum* subsp. *variegatum* Schleicher ex Weber et Mohr (ZHANG, TURLAND, 2013). *E. variegatum* subsp. *variegatum* paplitęs Eurazijoje, o *E. variegatum* subsp. *alaskanum* – tik Šiaurės Amerikoje. Taigi Lietuvoje taip pat auga *E. variegatum* subsp. *variegatum*, tačiau mes savo darbe prisilaikome tradicinės nuomonės ir šį porūšį traktuojame plačiąja prasme tiesiog kaip savarankišką rūšį *E. variegatum*. Tai arktinis, cirkumpoliarinio paplitimo asiūklis. Naujausiais duomenimis, *E. variegatum* – tipiškas alpinės juostos kalnuose augalas (JIMÉNEZ-ALFARO et al., 2014). *E. variegatum* – vienas rečiausių asiūklių Lietuvoje. Tačiau antropogenizuotose teritorijose, pavyzdžiui, karjeruose *E. variegatum* gali būti labai dažna rūšis, turinti itin plačią ekologinę amplitudę, tarpstanti nuo atvirų smėlių iki seklių vandens telkinių. *E. variegatum* Lietuvoje yra tipiška kalkingų žemapelkių rūšis (MATULEVIČIŪTĖ ir kt., 2012), mūsų krašte tarpstanti dar nuo Viurmo apledėjimo laikų (DOSTAL, 1984). *E. variegatum* – ekologiškai praktiškai netirta sporinių induočių rūšis Lietuvoje. Detali *E. variegatum* literatūrinė geografinio paplitimo, morfologijos ir ekologijos apžvalga pateikta 1-ame disertacijos skyriuje.

## 2.2. *E. variegatum* tyrimų vietos

*E. variegatum* populiacijų tyrimai atlikti Kelmės, Lazdijų, Trakų ir Varėnos rajonuose (2.4 pav.). Santykiniai tirtų *E. variegatum* populiacijų vardai – Beržupis, Giraitė, Kazališkės, Snaigynas ir Vilkokšnis, sudaryti pagal artimiausius gyvenamųjų vietovių ar vandens telkinių pavadinimus.

**Beržupio smėlio ir žvyro karjeras.** Toliau tekste – Beržupis. Karjeras yra Varėnos rajone. Geografinės karjero centrinės dalies koordinatės: 538643 šiaurės platumos ir 6010987 rytų ilgumos (LKS). Karjeras pavadintas Merkio kairiojo intako Beržupio vardu. Karjero teritorija yra 537 bei 536 miško kvartaluose ir priklauso Varėnos miškų urėdijos Perlojos girininkijai (ANONIMOUS 3). Beržupio smėlio karjeras yra Lietuvos pietryčių smėlingosios lygumos žemyninių kopų masyve (BASALYKAS, 1958). Pagal fizinį geografinį rajonavimą (BASALYKAS, 1965) tirta teritorija priklauso paskutinio apledėjimo

pakraštinių zandrinių lygumų srities Pietryčių lygumos Varėnos–Perlojos mikrorajonui. Pačio smėlio telkinio paviršius geomorfologiškai yra banguota lyguma, kurios absoliutiniai aukščiai kinta nuo 118,5 iki 130,68 m. Gruntinis vanduo telkiasi 5,6-13,3 m gylyje (PIEPUOLIENĖ, BENUŠEVIČIENĖ, 1979). Karjeras eksploatuoti pradėtas 1960 m. Karjero plotas yra apie 3,5 ha. Telkinys užkonservuotas nuo 1977.01.01 metų, per eksploatacijos laiką iškasta 1038 tūkst. kūb. m. smėlio (ANONIMOUS 4). Po karjero uždarymo dalis teritorijos buvo užsodinta pušimis ir beržais, likusi karjero dalis palikta savaiminiam užaugimui. Smėlio telkinį sudaro holoceno amžiaus baltijos horizonto fliuvioglacialinės nuogulos. Kartais virš fliuvioglacialinių nuogulų paplitęs eolinis smėlis. Vyrauja įvairiagrūdis smėlis, kartais su smulkaus žvirgždo priemaiša (PIEPUOLIENĖ, BENUŠEVIČIENĖ, 1979). Vidutinis SiO<sub>2</sub> kiekis smėlyje – 87,39 %. Smėlis oligomiktinis, kvarcas vidutiniškai sudaro 78,42 %, lauko špatai – 10,76 %, karbonatai – 4,67 %. Šiek tiek smėlyje yra granito, smiltainio, žėručio, glaukonito, titnago ir kai kurių kitų smulkiųjų mineralų (GUDJURGIS, 1960).

Pagal botaninį geografinį Lietuvos suskirstymą (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005) tyrimų vieta priskiriama Vidurio Europos regiono Centro Europos provincijos Dainavos-Polesės poprovincijo Dainavos lygumos rajonui. Klimaksinės bendrijos yra termofilinių pušynų tipo (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005). Beržupio karjere *E. variegatum* identifikuotas pietinės ir rytinės ekspozicijos šlaituose bei karjero dugne (2.2 pav).



2.2 pav. *E. variegatum* Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite



Beržupio karjere *E. variegatum* populiacijos sudėtis ir gausumas tirti pietinės ekspozicijos šlaite, kuris pagal vizualinius požymius buvo suskirstytas į viršutinę, vidurinę ir apatinę zonas. Atsižvelgdami į karjero šlaito zonų orografinės padėties, o tuo pačiu ir ekologinių sąlygų skirtumus išskyrėme šlaito viršutinės, vidurinės ir apatinės zonos augavietes.

Viršutinėje šlaito dalyje esančioje *E. variegatum* augavietėje yra nuolatinis drėgmės stygius. Čia didžiausias visame šlaite insoliacijos laipsnis. Šlaito apatinėje dalyje esanti *E. variegatum* augavietė pasižymi mažiausiu insoliacijos laipsniu dėl šioje dalyje ir karjero dugne augančių medžių lajų formuojamo šešėlio. Čia didesnis drėgmės kiekis, lyginant su viršutine šlaito dalimi. Vidurinėje šlaito dalyje esanti *E. variegatum* augavietė ekologinių sąlygų atžvilgiu užima tarpinę padėtį tarp šlaito viršutinės ir apatinės dalies augaviečių. Šlaite kartu su *E. variegatum* auga *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Artemisia campestris* L., *Astragalus arenarius* L.

Karjero dugnas – rekultivacijos metu karjero dugnas buvo išvagotas, todėl dabar tarpuvagėse kaupiasi perteklinis drėgmės kiekis, o vagų keteros yra sausesnės. Šiuo metu dugne susiformavusi žolių ir samanų ištisinė danga. Būtent dugne *E. variegatum* formuoja ištisinius sąžalynus ir velėnos tipo darinius. Karjero dugne *E. variegatum* auga kartu su *Salix myrsinifolia* Salisb., *Pinus sylvestris* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Orthilia secunda* (L.) House.

**Giraitės karjeras Nr. I.** Toliau tekste – Giraitė. Giraitės karjeras yra Varėnos rajone. Nuo Matuizų kaimo geležinkelio stoties karjeras nutolęs 0,7 km. Karjero plotas 38 ha (ŠLEKTIČ, 1981). Karjero centrinės dalies geografinės koordinatės 545692 šiaurės platumos ir 6015304 rytų ilgumos. Iki šiol eksploatuojamas karjeras priklauso UAB „Matuizų plytinė“.

Karjero teritorija geografiškai priklauso Pietų Lietuvos smėlingajai lygumai (GARMUS, 1958). Pagal fizinį geografinį rajonavimą Giraitės karjero teritorija priklauso paskutinio apledėjimo pakraštinių zandrinių lygumų srities Pietryčių lygumos Valkininkų mikrorajonui (BASALYKAS, 1965). Smėlio telkinio paviršius kinta nuo banguoto iki silpnai kalvoto, o absoliutūs telkinio aukščiai dažniausiai svyruoja nuo 1 iki 2 m, vietomis iki 5 m. Karjeras pradėtas

eksploatuoti 1971 m. Smėlio kasybos darbai vyksta karjero vakarinėje dalyje. Kita karjero dalis nukasus smėlį palikta natūraliam apaugimui. Karjero dugne yra keletas melioracijos griovių, taip pat negilių, seklių 10-50 cm gylio vandens telkinių, susidariusių reljefo pažemėjimuose iš susikaupusių gruntinių vandenų.

Karjero viršutinį uolienų sluoksnį sudaro kvartero, neopleistoceno, holoceno fluviogalcialinės ir glacialinės kilmės nuogulos. Mineralinės analizės duomenys rodo, kad smėlėtame dirvožemyje vidutinis kvarco kiekis – 78,56 %, lauko špatai vidutiniškai sudaro 8,2 %, karbonatai – 5,62 % , žėrutis – 0,01 % (ŠLEKTIČ, 1981). Smėlėtame dirvožemyje aptikti  $\text{SiO}_2$ ,  $\text{TiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ,  $\text{FeO}$ ,  $\text{CaO}$ ,  $\text{MgO}$ ,  $\text{Na}_2\text{O}$ ,  $\text{K}_2\text{O}$  mineraliniai junginiai.

Pagal botaninį geografinį Lietuvos suskirstymą (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005) tyrimų vieta priskiriama Vidurio Europos regiono Centro Europos provincijos Dainavos-Polesės poprovincijo Dainavos lygumos rajonui. Giraitės karjere *E. variegatum* identifikuotas karjero dugne susidariusiuose sausuose jaunuose pušynuose, taip pat *E. variegatum* formuoja tankius sąžalynus vandens telkinių pakrantėse ir pačiuose vandenyse. Giraitės karjere išskyrėme atvirų smėlių, jauno pušyno ir seklių vandens telkinių augavietes su *E. variegatum*.

Atviri smėliai – augalinė danga nesusivėrusi, gausu atviro pustomo smėlio plotelių. Kartu su *E. variegatum* tokiose vietose paprastai tarpsta *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Corispermum* L. sp., *Artemisia campestris*. Tokiose buveinėse didžiausias insoliacijos laipsnis ir pasireiškia substrato drėgmės stygius.

Jaunas pušynas – (toliau tekste pušynas) išeksploatuoti karjero plotai paliekami savaiminiam apaugimui. Būtent tokiuose plotuose tarp jaunų 5-12 metų pušų ir buvo atliekami *E. variegatum* populiacijos struktūros tyrimai. Čia kartu su *E. variegatum* paprastai augo *Corispermum* sp., *Medicago lupulina* L., *Calamagrostis epigejos*.

Seklūs vandens telkiniai – karjero dugne yra susiformavę keletas seklių vandens telkinių, kurių pakrantėse gausu *E. variegatum* (2.3 pav.) Vandens telkiniuose *E. variegatum* augo iki 30 cm gylio. Kartu su tiriamosios rūšies

augalais tarpsta *Chara vulgaris* Linnaeus, *Potamogeton natans* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.

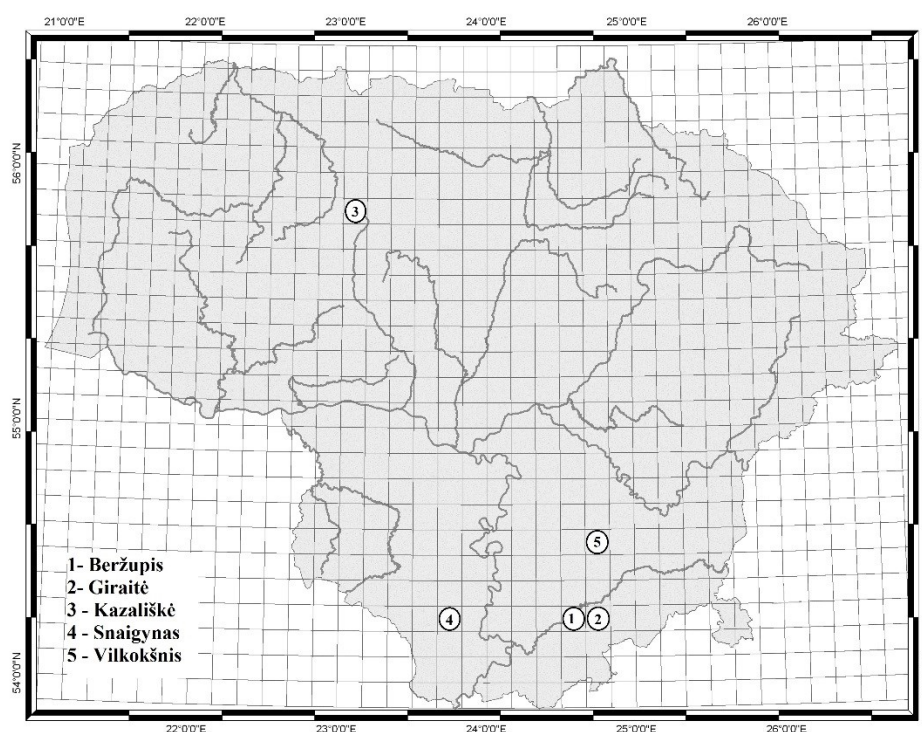


2.3 pav. *E. variegatum* Giraitės karjere seklių vandenų augavietėje

**Kazališkės.** Toliau tekste – Kazališkės. Tyrimų vieta yra Kelmės rajone, Kazališkės kaimo apylinkėse. Geografinės Kazališkių koordinatės 439624 šiaurės platumos ir 6183112 rytų ilgumos (LKS). Pagal fizinį geografinį rajonavimą (BASALYKAS, 1965) tirta teritorija priskiriama Kuršo–Žemaičių aukštumų srities Rytų žemaičių plynaukštės rajono Kurtuvėnų mikrorajonui, kuriam būdingas moreninis kalvotasis masyvas žymia dalimi užpildytas smėliais. Pagal botaninį geografinį Lietuvos suskirstymą (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005) tyrimų vieta priklauso Vidurio Europos regiono Centro Europos provincijos Baltijos poprovincijo šiauryčių sektoriaus rytino posektorio šiaurinės juostos Vidurio Lietuvos lygumos rajonui. Kazališkės pasižymi kalkingais dirvožemiais. Tyrimų vietoje *E. variegatum* tarpsta anksčiau nuolat šienautoje ir ganytoje šlapioje, šaltiniuotoje pievoje kartu su *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Geum rivale* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. ir kitais induočiais augalais.

**Snaigyno ežero šiaurinė apyežerė.** Toliau tekste – Snaigynas. Tirtoji teritorija yra Lazdijų rajone Veisiejų miestelio apylinkėse. Geografinės koordinatės 482152 šiaurės platumos ir 5996234 rytų ilgumos (LKS). Pagal

Lietuvos fizinį geografinį rajonavimą (BASALYKAS, 1965) tyrimo vieta priklauso paskutinio apledėjimo pakraštinių moreninių aukštumų srities Pietų Lietuvos aukštumos Veisiejų–Avižonių mikrorajonui. Veisiejų apylinkėms būdingos pakraštinių ledyno darinių grandinės ir riedulingos, galinės suklotinės morenos su smulkiai ir lėkštai kalvotais, daubotais, priesmėlingais ir gargždingais vietovaizdžiais (BASALYKAS, 1965). Pagal botaninį geografinį Lietuvos suskirstymą (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005) tyrimo vieta priskiriama Vidurio Europos regiono Centro Europos provincijos Dainavos-Polesės poprovincijo Sūduvos aukštumos rajonui.



2.4 pav. *E. variegatum* populiacijų tyrimų vietos

Tyrimų vietoje *E. variegatum* tarpsta nedideliame užpelkėjusiame, gausiai apaugusiame nedideliais (2-3 m aukščio) *Frangula alnus* Mill. ir *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. medeliais Snaigyno ežero apyežerės plote. Ištinisio sąžalyno nesudaro, būdingos tik pavienės *E. variegatum* parcialinių kerų santalkos. *E. variegatum* projekcinis padengimas vietomis siekia 30 %. Kartu tarpsta *E. palustre* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Geum rivale* ir kiti induočiai augalai.

**Vilkokšnio ežero pietinė apyežerė.** Toliau tekste – Vilkokšnis. Tyrimų vieta yra Trakų rajone Antakalnio kaimo apylinkėse, Aukštadvario regioninio parko Vilkokšnio kraštovaizdžio draustinyje. Geografinės Vilkokšnio koordinatės 545689 šiaurės platumos ir 6040839 rytų ilgumos (LKS). Pagal fizinį geografinį Lietuvos rajonavimą (BASALYKAS, 1965) tyrimų vieta priklauso paskutinio apledėjimo pakraštinių moreninių aukštumų srities Pietų Lietuvos aukštumos Panosiškių–Druckūnų mikrorajonui. Apyežerei būdingi moreniniai ruožai užpilti fliuvioglacialinėmis nuosėdomis. Pagal botaninį geografinį Lietuvos suskirstymą (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005) tyrimų vieta priklauso Vidurio Europos regiono Centro Europos provincijos Baltijos poprovincijos šiaurvyčių sektoriaus rytinio posektorio Dzūkų aukštumos rajonui. Vilkokšnio apyežerės žemapelkėje *E. variegatum* auga gausiai, daugelyje vietų sudaro ištisinius sąžalynus. Kartu su *E. variegatum* tarpsta *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Parnassia palustris* L. ir kiti induočiai augalai.

### **2.3. *E. variegatum* tyrimų organizacija**

Svarbiausi atliktų mokslinių tyrimų ir surinktos medžiagos analizės etapai: 1) mokslinės literatūros apie tiriamąjį objektą studijos; 2) ekspediciniai lauko tyrimai; 3) kameralinė *E. variegatum* parcialinių kerų analizė; 4) duomenų statistinė analizė.

*E. variegatum* paplitimo Lietuvoje tyrimai atlikti analizuojant mūsų krašto herbariumuose esančius tiriamosios rūšies augalų herbariumo pavyzdžius. Papildomai, kaip galimos *E. variegatum* augavietės, detalai išžvalgyti Varėnos, Šalčininkų, Biržų ir dalinai Vilniaus, Trakų bei Rokiškio rajonuose esantys naudingųjų iškasenų karjerai.

*E. variegatum* populiacijų struktūros lauko tyrimai atlikti Varėnos (antropogeninės kilmės augavietės), Lazdijų, Kelmės ir Trakų (natūralios kilmės augavietės) rajonuose.

Disertacijai parengti panaudoti 10041 *E. variegatum* parcialinių kerų analizės duomenys.

#### 2.4. *E. variegatum* herbaro pavyzdžių analizės metodai

*E. variegatum* augaviečių įvairovė ir šio asiūklio paplitimo dėsningumai Lietuvos teritorijoje nustatyti atlikus asmeninių tyrimų metu sukauptų ir Lietuvos herbariumuose (2.1 lent.) saugomų tiriamosios asiūklio rūšies herbaro pavyzdžių etikečių duomenų sisteminę analizę. Taip pat buvo išnagrinėti literatūroje pateikiami duomenys apie *E. variegatum* paplitimą ir šio asiūklio augaviečių ekologines sąlygas. Duomenų analizei panaudota 87 *E. variegatum* herbaro pavyzdžio etikečių informacija ir asmeninių tyrimų metu sukaupti duomenys apie tyrimo objektą. Pagrindiniai atliktos analizės rodikliai: 1) herbariuminio pavyzdžio surinkimo metai; 2) *E. variegatum* radaviečių pasitaikomumas administraciniuose Lietuvos rajonuose; 3) *E. variegatum* augaviečių suskirstymas pagal kilmę į natūralias, pusiau natūralias ir antropogenines; 4) *E. variegatum* pasitaikomumas minėto tipo augavietėse.

2.1 lentelė. *E. variegatum* herbariuminių pavyzdžių skaičius Lietuvos herbariumuose

Herbariumas	Herbariumo indeksas	<i>E. variegatum</i> herbaro pavyzdžių skaičius
Gamtos tyrimų centro Botanikos instituto	BILAS	39
Vilniaus universiteto	WI	36
Šiaulių universiteto	HUS	6
Sūduvos floros	HSUD	6
<b>Viso</b>	<b>4</b>	<b>87</b>

Detalizuojant *E. variegatum* paplitimą natūraliose, antropogeninėse ir pusiau natūraliose augavietėse informacija buvo naudojama tik iš skirtingų 62 radaviečių (t.y. į analizę nebuvo įtraukta informacija iš herbaro pavyzdžių etikečių, kurie surinkti tose pačiose radavietėse) surinktų tiriamosios rūšies

herbariuminių pavyzdžių. Taip pat į šią analizę neįtraukti 4 herbariuminiai pavyzdžiai, kurių etiketėse nebuvo konkrečių duomenų apie surinktų asiūklių augavietes.

Natūralios kilmės augavietė (pievos, miškai, pelkės) – žmogaus veiklos neveikiamas arba labai seniai performuotas pirminis kraštovaizdis su ganėtinai stabilia floros rūšine sudėtimi. Tokiose augavietėse nepasireiškia ilgalaikis žmogaus poveikis.

Pusiau natūralios kilmės augavietė (mieste esančio ežero pakrantės) – žmogaus veiklos performuotas pirminis kraštovaizdis, kuriame pasireiškia vienokio ar kitokio tipo žmogaus veiklos poveikis gamtinei aplinkai.

Antropogeninės kilmės augavietė (karjerai, pagelžkelės, pakelės) – žmogaus sukurtas kraštovaizdis, kuriame nuolat vyksta ūkinė veikla ir pasireiškia tiesioginis žmogaus poveikis gamtinei aplinkai. Tokiose augavietėse yra ryškūs kasmetiniai kiekybiniai ir kokybiniai gamtinės aplinkos pokyčiai.

*E. variegatum* paplitimas Lietuvos žemėlapiuose pavaizduotas taškiniu metodu. Kartografuojant *E. variegatum* radavietes buvo naudojama kvadratų tinklelio sistema sukurta Gamtos tyrimų centro Botanikos institute. Botaninių kvadratų tinklelio geografinių koordinatų gardelės kraštinės sudaro 00° 06' šiaurės platumos ir 00°10' rytų ilgumos, kartografavimo žingsnis apie 10 km (RAŠOMAVIČIUS, 2007). Tokiu būdu Lietuvos teritorija suskirstyta į kvadratus, kurių plotas svyruoja nuo 116,5 iki 123,2 km<sup>2</sup> (GUDŽINSKAS, 1993). Sudarytame žemėlapyje skirtingo tipo *E. variegatum* augavietės pažymėtos nevienodais ženklais. Jei viename kvadrato buvo nustatytos kelios vieno tipo augavietės, žemėlapyje jos parodytos vienu tašku. Duomenų analizės metu nepasitaikė nė vienos radavietės su probleminiu priskyrimu konkrečiam kvadratui, todėl visi kartografavimo duomenys yra pirmo laipsnio tikslumo.

## **2.5. *E. variegatum* paplitimo, dažnumo ir ekologijos technogeninės kilmės buveinėje tyrimo metodai**

Specialūs *E. variegatum* paplitimo, dažnumo ir ekologijos tyrimai buvo atlikti Beržupio karjere.

### **Induočių augalų rūšinės sudėties ir dažnumo nustatymas**

Bendro pobūdžio botaninė ir ekologinė informacija apie Beržupio karjero florą buvo sukaupta **maršrutinio apžvalginio tyrimo** metu. Specialių floristinių tyrimų metu Beržupio karjero teritorija buvo suskirstyta į dvi pagrindines struktūrines dalis: šlaitus ir dugną. Beržupio karjero induočių augalų rūšių sudėtis ir dažnumas buvo nustatomas **maršrutiniu taškiniu metodu** (KORČAGIN, 1960). Kiekvieno karjero šlaito pietinės, rytinės, vakarinės ir šiaurinės ekspozicijų ribose maršrutų kryptys buvo dvejopos: (1) nuo šlaito viršaus žemyn iki karjero dugno ir (2) nuo karjero dugno iki šlaito viršaus. Rūšių apskaitos plotas – vizualiai nustatomas 1 kvadratinis metras. Karjerui būdingi viršutiniai ir apatiniai ekotonai nebuvo įtraukti į maršrutus. Atstumas tarp apskaitos taškų viename maršrute 10 m, atstumai tarp maršrutų – 20 m. Tuo pačiu būdu induočių augalų rūšių dažnumas buvo nustatomas ir karjero dugne. Tačiau dėl didelio šios karjero dalies aplinkos heterogeniškumo ir norint tiksliau įvertinti tirtų augalų rūšių dažnumą atstumas tarp taškų buvo 5 m, o atstumas tarp maršrutų 10 m.

Beržupio karjero šlaitų induočių augalų rūšių dažnumas buvo suregistruotas 311 apskaitos taškų, iš kurių pietiniam šlaitui teko 73 apskaitos taškai, rytiniam 101, šiauriniam 77, vakariniam 60. Karjero dugne induočių augalų rūšių dažnumas įvertintas 1097 apskaitos taškuose. Tokiu būdu visame karjere induočių augalų rūšių dažnumas įvertintas 1408 taškuose.

### **Induočių augalų rūšių pasitaikomumo rodiklio apskaičiavimas ir dažnumo kreivės sudarymas**

Induočių augalų rūšių pasitaikomumas karjere apskaičiuotas remiantis C. Raunkiær pasiūlytu rodikliu (BYKOV, 1957):

$$R(\%) = \frac{a}{b} \times 100,$$

kur a – aprašomųjų laukelių, kuriuose užfiksuota tiriama rūšis, skaičius; b – bendras analizuojamųjų laukelių skaičius; R (%) – pasitaikomumo rodiklis išreikštas procentais.



Mūsų analizėse pasitaikomumą suprantame kaip tikimybę induočių augalų rūši identifikuoti tam tikrame tiriamosios bendrijos plote. Identifikacinis dydis išreiškiamas pasitaikomumo rodikliu R. Šis rodiklis parodo induočių augalų dažnumą (pasitaikomumą) tirtoje teritorijoje. R=100 % ir šiam dydžiui artimos reikšmės parodo, kad tiriamosios rūšies augalai bendrijoje paplitę tolygiai, identifikuoti visuose ar daugelyje tiriamuosiuose laukeliuose. R=44 % ir šiam dydžiui artimos reikšmės parodo, kad augalai bendrijoje paplitę daugiau mažiau tolygiai, tačiau nutolę vienas nuo kito ir todėl neidentifikuoti visuose tiriamuosiuose laukeliuose. R=4 % ir panašaus dydžio reikšmės parodo, kad augalai tiriamojoje teritorijoje reti. Savo darbe vyraujančiomis induočių augalų rūšimis laikėme tas, kurių pasitaikomumo rodiklis didesnis nei 10 %.

Pasitaikomumo rodikliai apskaičiuoti kiekvienai identifikuotai induočių augalų rūšiai atskirai. Gautos reikšmės sugrupuotos į 10 dažnumo klasių kas 10 vienetų, t. y., nuo 1 iki 10, nuo 11 iki 20 ir t. t. Absisių ašyje pažymėjus dažnumo klasę, o ordinačių ašyje atitinkamai klasei priskiriamų augalų rūšių procentinę išraišką nuo bendro rūšių skaičiaus, buvo sudarytos induočių augalų rūšių dažnumo kreivės. Pagal gautas kreives buvo analizuojami dažno ir reto pasitaikomumo augalų santykiai tiriamojoje teritorijoje.

**Floristinio panašumo nustatymas.** Floristinio panašumo nustatymui naudojome P. Jaccard pasiūlytą rodiklį (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ, 1983), pagal kurį nustatomas procentais išreiškiamas augalų rūšių sudėties tam tikroje teritorijoje floristinis panašumas arba floristinio bendrumo koeficientas (BK):

$$BK = \frac{c}{a + b - c} \times 100 \%,$$

kur a – vieno objekto augalų rūšių skaičius, b – kito objekto augalų rūšių skaičius, c – bendras abiem objektams augalų rūšių skaičius.

### **Induočių augalų ekograpių išskyrimas ir aplinkos sąlygų diagnostika**

**Induočių augalų ekograpių išskyrimas.** Išskiriant Beržupio karjere induočių augalų rūšių ekogrupes ir diagnozuojant ekologines sąlygas taikėme netiesioginį fitoindikacinio aplinkos įvertinimo metodą. Tam panaudojome H. ELLENBERG'Ų ir C. LEUSCHNER'IO (2010) sudarytą augalų rūšių ekologinę

skalę. Tokiu būdu buvo nustatyti visų Beržupio karjere identifikuotų induočių augalų rūšių ekologiniai rodikliai pagal tokius aplinkos veiksnius kaip apšvietimas, šiluma, dirvožemio drėgnumas ir dirvožemio pH reakcija. Induočių augalų rūšių ekogrupės išskirtos pagal kiekvienos augalo rūšies poreikį aplinkos sąlygų veiksniams juos graduojant. Induočių augalų rūšių grupė su priskirtais analogiškais konkrečios aplinkos veiksnio rodikliais ir vadinama ekogrupe. Kiekvieno aplinkos veiksnio skalės gradavimo interpretacija lietuvių kalba pateikiama remiantis A. ULEVIČIAUS ir TUPČIAUSKAITĖS (2013) leidinyje suformuluotomis sąvokomis. Analizuojant *E. variegatum* paplitimo ir ekologijos ypatumus Beržupio karjere, kiekvienai tirtai karjero daliai buvo sudaryti induočių augalų rūšių ekograpių spektrai, iliustruojantys tiriamojo asiūklio ekologines pozicijas pagal analizuotus aplinkos veiksnius. Kai kurios induočių augalų rūšys identifikuotos Beržupio karjere mūsų aukščiau nurodytame leidinyje neaprašytos. Todėl, sudarant karjero morfologinių dalių induočių augalų ekograpių spektrus, kiekvienos ekogrupės dalyvavimo dydis perskaičiuotas į procentinę išraišką nuo skaičiaus induočių augalų rūšių, kurių ekologiniai rodikliai nurodyti minėtame leidinyje. Pietinės ekspozicijos šlaite identifikuota 81 induočių augalų rūšis, o ekograpių dalyvavimo procentinė išraiška skaičiuota nuo 75 induočių augalų rūšių skaičiaus. Rytinės ekspozicijos šlaite identifikuotos 63 induočių augalų rūšys, o ekograpių dalyvavimo procentinė išraiška skaičiuota nuo 62 induočių augalų rūšių skaičiaus. Karjero dugne identifikuota 107 induočių augalų rūšys, o ekograpių dalyvavimo procentinė išraiška skaičiuota nuo 98 induočių augalų rūšių skaičiaus.

***Aplinkos ekologinių sąlygų diagnostika.*** Beržupio karjero šlaituose ir dugne susiformavusių aplinkos sąlygų diagnostikai pagal anksčiau išvardintus veiksnius panaudojome ekologinių duomenų interpretavimo regresinės analizės modelį (BUZUK, SOZINOV, 2009). Modelis sukurtas naudojant MS Excel 2007 ir STATISTICA 6.0 programas. Šis modelis pagrįstas bendrijos sudėtyje esančios kiekvienos induočio augalo rūšies ekologinio diapazono konkrečiam aplinkos veiksniumi tolerantiškumo gradavimu. Nustatant viršutinę ir apatinę ekologinio diapazono ribas buvo naudojamos induočių augalų ekologinės skalės (CIGANOV,

1983). Šiuo atveju panaudotas regresinės analizės modelis leidžia lengviau interpretuoti ir vizualizuoti (grafiškai pateikti duomenys leidžia interpretuoti tolerantškumo amplitudę konkrečiam aplinkos faktoriui pagal vidutines reikšmes) ekologinius duomenis. Ordinačių ir abscisių ašyse atidedami konkretaus aplinkos veiksnio viršutinio ir apatinio diapazono rodikliai. Regresinės analizės pagalba sudarytos tiesės susikerta ordinačių ašyje, sankirtos taškas lygus laisvajam regresijos lygties nariui ir apibūdina konkretaus aplinkos veiksnio vidutinę rodiklio reikšmę. D. N. CIGANOV'Ų (1983) sukurtos ekologinės skalės priskiriamos diapazoninių skalių tipui. Manome, kad tokio tipo skalės ypač tinka nustatant tiriamosios buveinės aplinkos sąlygas.

## **2.6. *E. variegatum* populiacijų struktūros tyrimai**

***E. variegatum* klonų antžeminių struktūrų lauko tyrimų metodai.** *E. variegatum* populiacijų struktūros tyrimai vykdyti 1 m<sup>2</sup> dydžio tiriamuosiuose laukeliuose. Visi minėtų laukelių ribose augantys *E. variegatum* parcialiniai kerai buvo iškasami ir herbarizuojami. Tokiu būdu Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite *E. variegatum* parcialiniai kerai paimti iš 15 tiriamųjų laukelių, po 5 laukelius iš kiekvienos augavietės. Iš šlaito viršutinės dalies augavietės buvo surinkti 311, iš vidurinės – 1746, o iš apatinės – 531 *E. variegatum* parcialinių kerų pavyzdžiai. Viso Beržupio karjere analizei paimti 2588 *E. variegatum* parcialiniai kerai.

Giraitės karjere *E. variegatum* populiacijų struktūros tyrimai vykdyti 15 tiriamųjų laukelių sausumoje. 10 sausumoje (po 5 tiriamuosius laukelius atvirų smėlių ir pušyno augavietėse) bei 5 tiriamieji laukeliai seklių vandens telkinių augavietėje. Tyrimų metu Giraitės karjere sausumoje buvo paimti 2255 *E. variegatum* parcialinių kerų pavyzdžiai. Seklių vandens telkinių augavietėje tyrimų metu laukeliuose iš 15-20 cm gylio surinkta 154 *E. variegatum* parcialiniai kerai. Iš viso Giraitės karjere analizei paimti 2409 *E. variegatum* parcialiniai kerai.

Natūralios kilmės augavietėse (Snaigynas, Vilkokšnis, Kazališkė) *E. variegatum* populiacijų struktūros tyrimai vykdyti 15 tiriamųjų laukelių, po 5

laukelius kiekvienoje populiacijoje. Tyrimų metu iš Snaigyno populiacijos surinkta 514, iš Vilkokšnio 2157, iš Kazališkės 2356 parcialiniai *E. variegatum* kerai.

Tokiu būdu, per tyrimo laikotarpį buvo surinkti 10024 *E. variegatum* parcialinių kerų pavyzdžiai, kurie kamerališkai tvarkyti ir analizuoti Vilniaus universiteto Gamtos mokslų fakulteto Botanikos ir genetikos katedroje. Dalis *E. variegatum* pavyzdžių atiduoti saugoti į Vilniaus universiteto herbariumą (WI).

**Laboratorinė lauko tyrimų metu surinktos medžiagos analizė.** Surinktos medžiagos analizės metu didžiausias dėmesys buvo skiriamas *E. variegatum* parcialinių kerų struktūrinei sandarai. *E. variegatum* parcialinių kerų analizės metu buvo vertinami šie rodikliai: bendras ūglių skaičius parcialiniame kere, vidutinis ūglių aukštis, ūglių tipai, randai ir pumpurai. Stiebų matavimai atlikti liniuote, kurios paklaida 1 mm.

Analizės metu išskirti trijų tipų *E. variegatum* ūgliai: 1) sterilūs, 2) fertilūs ir 3) neaiškaus statuso. Sterilūs ūgliai – be sporinių varpučių, jų viršūnė smailaus kūgio, kurį suformuoja sutankėję makščių danteliai, formos. Fertilūs ūgliai – su sporinėmis varputėmis. Neaiškaus statuso ūgliai – netekę dalies savo metamerų, jų fertumas arba sterilumas neaiškus dėl nnykusių ūglių viršūnėlių. Išsami ūglių charakteristika pateikta 5.4 skyrelyje.

*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių analizės metu neaiškaus statuso ūglių grupėje papildomai išskirti senatvinio tipo ūgliai. Taip pat į šią analizę papildomai buvo įtraukti parcialinių kerų pamatinėse dalyse esantys pumpurai ir randai.

***E. variegatum* klonų požeminių struktūrų lauko tyrimų metodai.** Požeminių *E. variegatum* struktūrų tyrimai atlikti Giraitės populiacijos, atvirų smėlių augavietėje. Šių tyrimų metu 5-iuose 1 m<sup>2</sup> dydžio tiriamųjų laukelių ribose buvo atkasti *E. variegatum* klonų fragmentai.

Kamerališkai analizuojant surinktą medžiagą buvo vertinama plagiotropinio ir ortotropinio šakniastiebių tarpubamblių ilgis bei šakniastiebių šakojimosi intensyvumas (vertinant tarpubamblių skaičių). Taip pat papildomai

įvertinti – ūglių tarpbamblių ilgis, pumpurai ir aktyvūs šakniastiebiai. Šakniastiebių matavimai atlikti liniuote, kurios paklaida 1 mm.

**Statistinė duomenų analizė.** *E. variegatum* populiacijos struktūros tyrimo duomenų statistinė analizė atlikta naudojant STATISTICA for Windows ir SPSS statistics 17.0 programas. Dėl didelės duomenų imties padarėme prielaidą, kad duomenys atitinka normalųjį skirstinį (ČEKANAVIČIUS, MURASKAS, 2008, 2009; WILLIAMS, MONGE, 2006). Statistinei analizei naudoti duomenys, kurių  $p > 0,005$ . Vertindami įvairių tipų ūglių, randų ir pumpurų gausumą (pagal procentinę dalį nuo bendro ūglių skaičiaus parcialiniame kere) išskyrėme 4-ias jų gausumo kategorijas: 1) 1-40 % – negausūs, 2) 41-60 % – vidutiniškai gausūs, 3) 61-99 % – gausūs, 4) 100 % - parcialinis keras sudarytas tik iš tam tikro tipo ūglių. Populiacijos, kuriose buvo išskirtos tam tikros augavietės (Beržupio ir Giraitės), parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių procentinė sudėtis skaičiuota nuo bendro augavietės parcialinių kerų skaičiaus, populiacijoje – nuo bendro populiacijos parcialinių kerų skaičiaus.

Įvairūs statistiniai rodikliai (standartinis nuokrypis, moda, minimalios ir maksimalios reikšmės, koreliacijos koeficientai) apskaičiuoti naudojant STATISTICA for Windows programą. Taip pat naudojant šią programą sudarytos *E. variegatum* parcialinių kerų raidos tirtose populiacijose ir jų ribose išskirtose augavietėse kladogramas. Sudarant kladogramas buvo naudotas tradicinis, standartizuotas Euklido atstumas. Vidutinis *E. variegatum* ūglių aukštis parcialiniame kere buvo nustatomas kero ūglių aukščių sumą dalijant iš bendro ūglių skaičiaus parcialiniame kere. Populiacijų palyginimui pagal vieną pasirinktą požymį panaudota vienfaktorinė dispersinė analizė ANOVA.

Koreliacijos koeficiento ( $r$ ) stiprumą interpretavome pagal J. P. Gilfordo pasiūlytus kriterijus (WILLIAMS, MONGE, 2006).

Ranginiams duomenims analizuoti, naudojant SPSS statistics 17.0 programą, buvo pritaikytas Kruskalo-Voliso ranginis kriterijus (ČEKANAVIČIUS, MURASKAS 2008).

Tiesinė regresinė analizė buvo panaudota *E. variegatum* fertilių ir sterilių ūglių skaičiaus ir bendro ūglių skaičiaus parcialiniame kere priklausomybės nuo augavietės tipo, ūglių aukščio ir parcialinių kerų tankio įvertinimui.

*E. variegatum* ūglių skaičiaus parcialiniame kere priklausomybės nuo kitų požymių analizės metu nepriklausomais kintamaisiais (regresoriais) laikyti vidutinis ūglių aukštis, parcialinių kerų tankis ir augavietės pobūdis. Ūglių skaičiaus parcialiniame kere tiesinės regresijos lygtis: ūglių skaičius parcialiniame kere =  $3,205 + 0,0492 \text{ aukštis} - 0,0010321 \text{ tankis} + 1,3404 \text{ Giraitė} - 0,5192 \text{ Snaigynas} - 0,206 \text{ Kazališkė}$ . Visų kintamųjų reikšmingumas  $p < 0,00$ .

Nustatant fertilių ūglių santykio su ūglių skaičiumi (proc.) parcialiniame kere priklausomybę nuo kitų požymių nepriklausomais kintamaisiais (regresoriais) buvo laikomi vidutinis ūglių aukštis, parcialinių kerų tankis, randų skaičius parcialiniame kere, ūglių skaičius parcialiniame kere ir augavietė. Fertilių ūglių procentinės dalies parcialiniame kere tiesinės regresijos lygtis: fertilių ūglių skaičius parcialiniame kere =  $11,308 + 1,327 \text{ aukštis} - 0,00484 \text{ tankis} + 13,49 \text{ Giraitė} - 32,204 \text{ Snaigynas} + 2,548 \text{ Kazališkė} - 0,633 \text{ ūglių skaičius parcialiniame kere} - 0,04 \text{ randų skaičius parcialiniame kere}$ . Kazališkės populiacijoje fiktyvaus kintamojo reikšmingumas  $p < 0,01$ , kitų kintamųjų reikšmingumas  $p < 0,00$ .

Nustatant sterilių ūglių santykio su ūglių skaičiumi (proc.) parcialiniame kere priklausomybę nuo kitų požymių nepriklausomais kintamaisiais (regresoriais) buvo laikomi vidutinis ūglių aukštis, parcialinių kerų tankis, randų ir ūglių skaičius parcialiniame kere ir augavietė. Sterilių ūglių procentinės dalies parcialiniame kere tiesinės regresijos lygtis: sterilių ūglių skaičius parcialiniame kere =  $23,06 + 0,00725 \text{ tankis} + 16,939 \text{ Giraitė} - 23,376 \text{ Snaigynas} + 5,833 \text{ Kazališkė} - -0,0254 \text{ randų skaičius parcialiniame kere}$ . Randų skaičiaus kintamojo reikšmingumas  $p < 0,014$ , kitų kintamųjų reikšmingumas  $p < 0,00$ .

### ***E. variegatum* populiacijų tankio vertinimas**

*E. variegatum* populiacijos tankumas įvertintas panaudojus populiacijų struktūros analizės duomenis. Beržupio ir Giraitės populiacijose tankis vertintas

1m<sup>2</sup> dydžio tiriamuosiuose laukeliuose. Kazališkės, Snaigyno ir Vilkokšnio populiacijose tankis vertintas 25x25 cm dydžio tiriamuosiuose laukeliuose. Analizės metu šių populiacijų tankio duomenys perskaičiuoti į 1m<sup>2</sup>.

*E. variegatum* populiacijų tankiui analizuoti naudojome du pagrindinius rodiklius: 1) vidutinis ir 2) ekologinis (maksimalus) tankis. *E. variegatum* populiacijų tankis nustatytas naudojant du statistinius vienetus: 1) parcialiniai kerai ir 2) ūgliai. *E. variegatum* populiacijos parcialinių kerų tankis 1m<sup>2</sup> vertintas naudojant keturias teorines lyginamąsias kategorijas: a) labai didelis tankis – daugiau nei 4000 parcialinių kerų, b) didelis – nuo 2001 iki 4000, c) vidutinis – nuo 1001 iki 2000, d) mažas – nuo 501 iki 1000, e) labai mažas – nuo 1 iki 500 parcialinių kerų.

Iliustracijos padarytos naudojant CorelDRAW X5 programą.

### 3. *EQUISETUM VARIEGATUM* PAPLITIMAS LIETUVOJE

Šiame skyriuje pateikiama *E. variegatum* paplitimo Lietuvoje analizė. Ji atlikta Lietuvos herbariumų pavyzdžių *E. variegatum* etikečių informacijos analizės pagrindu. Pradžioje pristatomas *E. variegatum* surinktų herbarų gausumas Lietuvos administraciniuose vienetuose. Analizuojama tiriamojo asiūklio pavyzdžių rinkimo dinamika ir galimos to priežastys. Vėliau pateikiama augaviečių analizė skirstant jas į natūralios, antropogeninės ir pusiau natūralios kilmės. Pabaigoje pristatomas mūsų sudarytas *E. variegatum* paplitimo Lietuvoje žemėlapis.

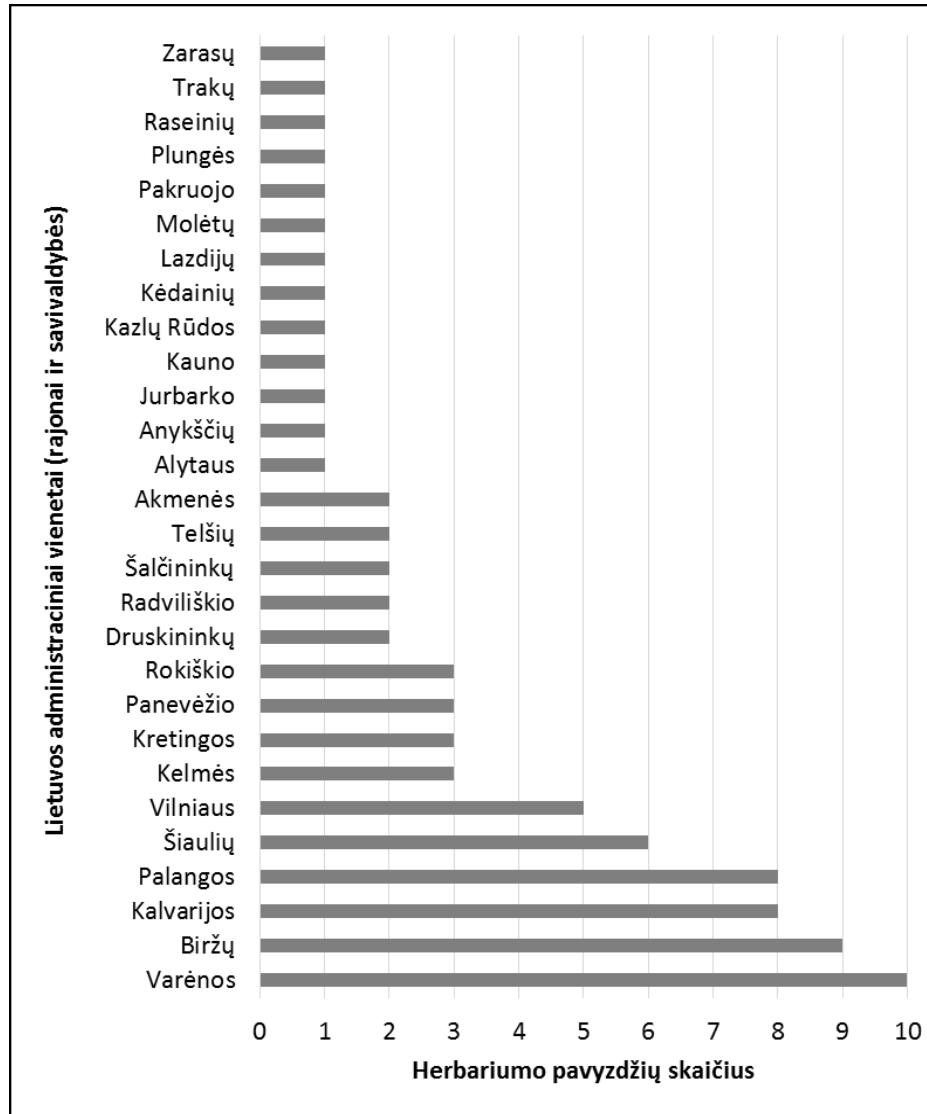
#### 3.1. Lietuvos herbariumuose esančių *E. variegatum* pavyzdžių analizė

Herbaro pavyzdys – svarbiausias botaninis dokumentas, liudijantis apie rūšies egzistavimą tam tikroje teritorijoje. Lietuvos herbariumuose yra 87 *E. variegatum* pavyzdžiai (2.1 lent.) iš 66 skirtingų radaviečių, priklausančių 29 administraciniams Lietuvos vienetams (3.1 pav.). Tokiu būdu *E. variegatum* žinomas iš 45 % Lietuvos administracinių vienetų teritorijų. XX amžiaus šeštojo dešimtmečio pradžioje *E. variegatum* buvo žinomas tik iš 6 Lietuvos administracinių vienetų teritorijų (SNARSKIS, 1954). Vadinasi, *E. variegatum* radaviečių per pastaruosius 58-erius metus padaugėjo beveik dešimteriopai.

Daugiausia *E. variegatum* pavyzdžių yra BILAS ir WI herbariumuose (2.1 lent.). Daugiausiai šio asiūklio pavyzdžių surinkta Varėnos, Biržų, Šiaulių ir Vilniaus rajonuose bei Marijampolės ir Palangos savivaldybėse. Apskritai, Lietuvos herbariumuose esančių *E. variegatum* pavyzdžių pagrindiniai rinkėjai yra M. Rasimavičius, Z. Gudžinskas, A. Lekavičius ir V. Rašomavičius (3.2 pav.). *E. variegatum* pavyzdžių analizė pagal jų rinkimo metus parodė, kad per dešimtmetį surenkami vos 2-6 šios rūšies herbaro pavyzdžiai (3.3 pav.). Šie duomenys netiesiogiai rodo, kad *E. variegatum* ištis nėra dažnas asiūklis Lietuvoje. Seniausi *E. variegatum* herbaro pavyzdžiai surinkti K. Jablonskio 1927 ir 1929 metais Kauno rajone ir Jurbarko apylinkėse. Nors jų etiketėse nenurodytos tikslios *E. variegatum* augavietės, bet tai seniausi išlikę



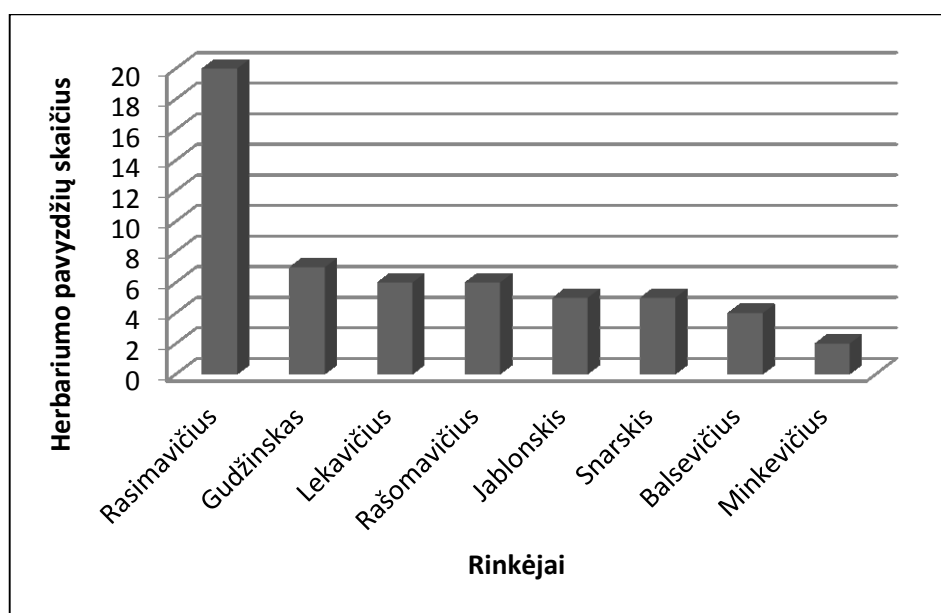
dokumentai, liudijantys apie šios asiūklio rūšies egzistavimą dabartinėje Lietuvos teritorijoje. Šie herbaro pavyzdžiai saugomi WI herbariume.



3.1 pav. *E. variegatum* herbaro pavyzdžių gausumas administraciniuose Lietuvos vienetuose

*E. variegatum* herbaro pavyzdžių rinkimas ženkliai suintensyvėjo 1990-1999 metų laikotarpyje (3.3 pav.). Pagrindiniai šio laikotarpio *E. variegatum* herbaro pavyzdžių kolektoriai – Gamtos tyrimų centro Botanikos instituto floristai Z. Gudžinskas ir V. Rašomavičius. Dauguma šiame laikotarpyje *E. variegatum* herbaro pavyzdžių (82 %) surinkta iš antropogeninės kilmės augaviečių, kuriose buvo atliekami intensyvūs svetimžemių augalų įvairovės

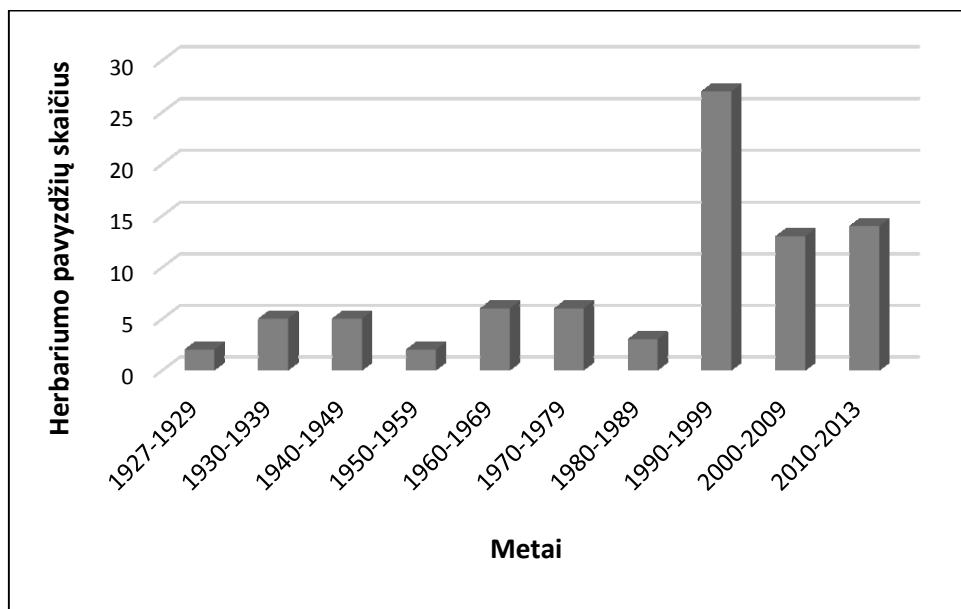
tyrimai. 2000-2009 metų laikotarpyje iš antropogeninės kilmės augaviečių surinkta 67 % *E. variegatum* herbaro pavyzdžių. Iš natūralios kilmės augaviečių šiuo laikotarpiu nesurinkta nei vieno *E. variegatum* herbaro pavyzdžio. Per pastaruosius trejus metus 85 % *E. variegatum* herbaro pavyzdžių vėlgi surinkti iš antropogeninės kilmės augaviečių. Gana ženklus tiriamojo asiūklio herbaro pavyzdžių gausėjimas XXI-ame amžiuje, lyginant su ankstesniais laikotarpiais, yra šios daktaro disertacijos autoriaus pastaraisiais metais vykdomų specialių *E. variegatum* ekologijos tyrimų pasekmė (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2011) (3.2 pav.).



3.2 pav. Pagrindiniai *E. variegatum* herbaro pavyzdžių rinkėjai

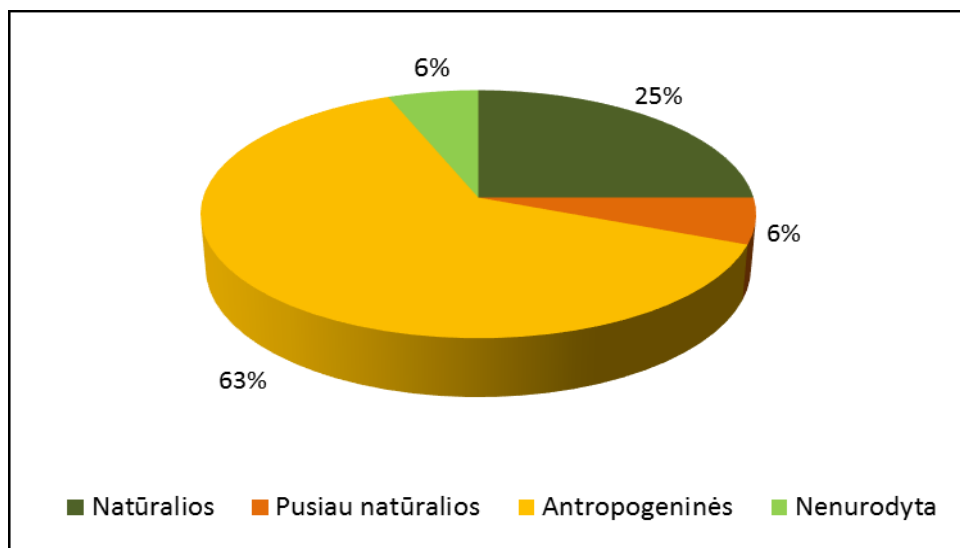
Tokiu būdu *E. variegatum* herbaro pavyzdžių etikečių duomenų analizė parodė, kad 63 % tiriamojo asiūklio augaviečių Lietuvoje yra antropogeninės, 25 % natūralios, o 6 % pusiau natūralios kilmės (3.4 pav.). Dalyje *E. variegatum* herbaro pavyzdžių etikečių augaviečių pobūdis nėra nurodytas. Tokį *E. variegatum* prierašumą augavietėms galima paaikškinti tuo, kad Lietuvoje apskritai trūksta tinkamų *E. variegatum* augaviečių, kadangi žemapelkiniai durpynai, kurių pakraščiuose dažniausiai ir susidaro *E. variegatum* populiacijos, užima tik apie 7,7 % bendrojo šalies ploto (POVILAITIS ir kt., 2011). Iš kitos pusės, naujos *E. variegatum* populiacijos kur kas lengviau susiformuoti gali

antropogenizuotos negu natūralios aplinkos sąlygomis, kadangi sudyti asiūklių sporoms reikalingos laisvos ekologinės nišos ir pakankamai drėgnas dirvožemis. Būtent karjerų dugne natūraliai susiformavusių ar dirbtinai sukurtų vandens telkinių pakrantėse susidaro palankiausios sąlygos naujų *E. variegatum* populiacijų atsiradimui.

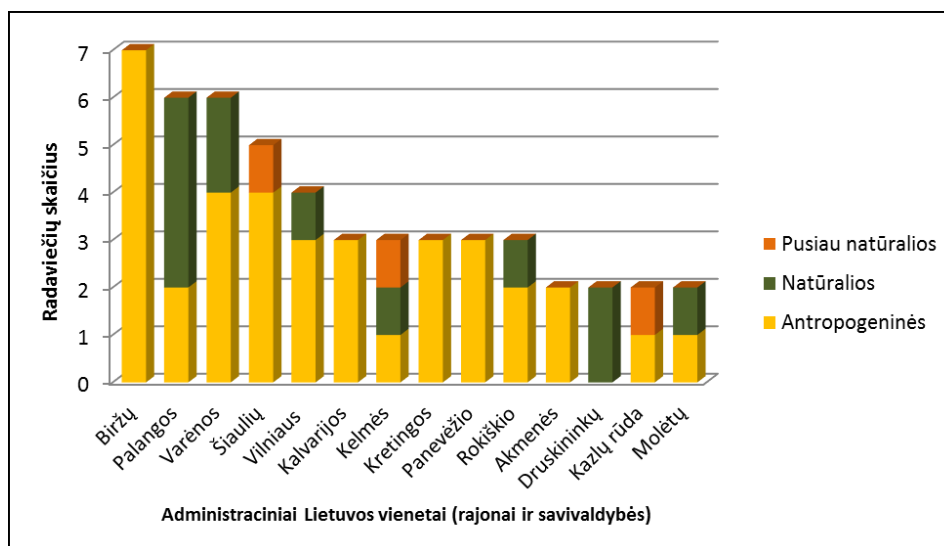


3.3 pav. *E. variegatum* herbaro pavyzdžių rinkimo Lietuvoje intensyvumas XX ir XXI amžiuose

Daugiausia įvairių tipų *E. variegatum* augaviečių užfiksuota Biržų, Varėnos, Šiaulių rajonuose ir Palangos savivaldybėje (3.5 pav.). Biržų, Kretingos, Panevėžio rajonuose ir Marijampolės savivaldybėje visos žinomos *E. variegatum* augavietės yra antropogeninės kilmės. Tuo tarpu Druskininkų savivaldybėje visos *E. variegatum* augavietės natūralios kilmės. Paleobotaniniai duomenys rodo, kad šioje Lietuvos teritorijos dalyje *E. variegatum* galėjo atsirasti ankščiau nei kitose Lietuvos vietose, kadangi Pietryčių Lietuvoje asiūklių sporų aptikta dar iš senojo driasos chronozonos laikotarpio (KABAILIENĖ, 2006).



3.4 pav. Pagrindinių *E. variegatum* augaviečių tipai pagal jų kilmę

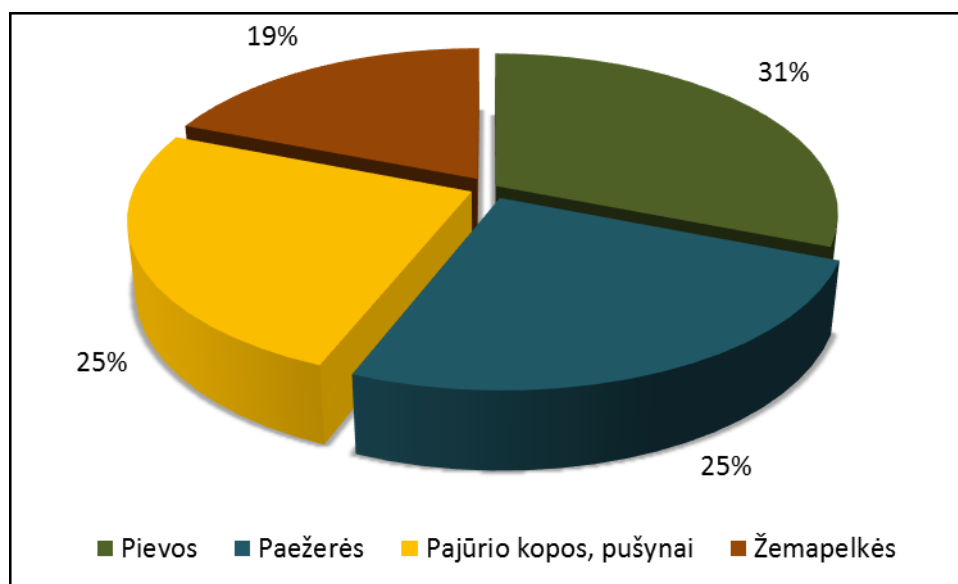


3.5 pav. *E. variegatum* radaviečių skaičiais gausiausi Lietuvos administraciniai vienetai ir skirtingų augaviečių tipų pasiskirstymas juose

### 3.2. *E. variegatum* natūralios kilmės augavietės Lietuvoje

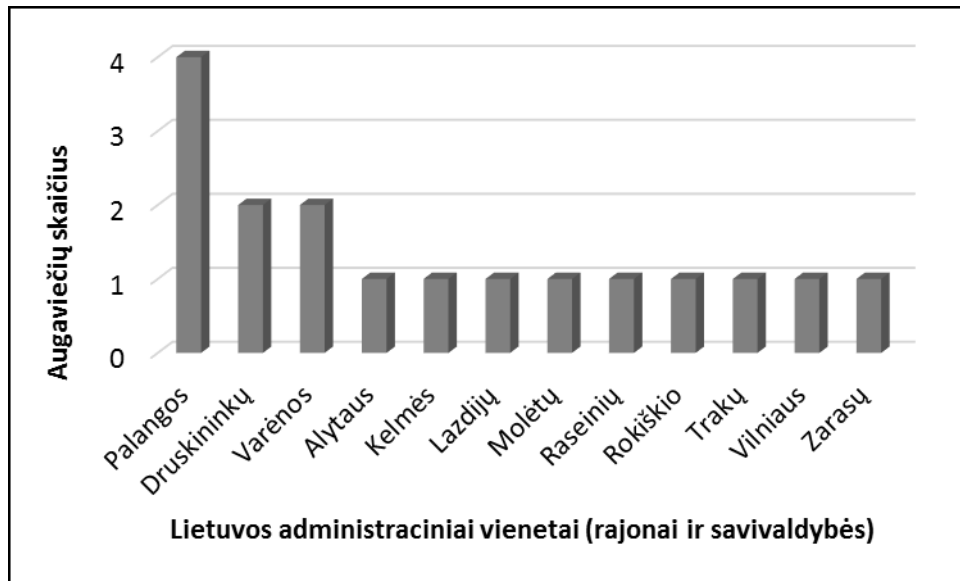
Visose natūralios kilmės augavietėse Lietuvoje *E. variegatum* sudaro lokalias grupuotes. Pagrindinės *E. variegatum* natūralios kilmės augavietės Lietuvoje yra pievos, paežerės, žemapelkės ir pajūrio kopos bei pušynai. Darbe paežerę suprantame kaip neapsemtą ežero dubens dalies tam tikro pločio juostą (VALIUŠKEVIČIUS, 2007). Dažniausiai *E. variegatum* tarpsta drėgnose šaltiniuotose pievose, šio tipo augavietės sudaro 31 % nuo bendro natūralios

kilmės augaviečių skaičiaus (3.6 pav.). Taip pat *E. variegatum* aptinkamas paežerėse ir pajūryje. Kalkingose žemapelkėse, kurios yra tipiškos šios rūšies atstovų augavietės Europos lygumose (MEUSEL et al., 1971), *E. variegatum* Lietuvoje pasitaiko ganėtinai retai (3.6 pav.). Apskritai *E. variegatum* yra bazifilinis arba arktyje beveik indiferentinis substrato požiūriu asiūklis, kurio kalcifiliškumas išryškėja tik pavienėse arealo dalyse (JONSEL, 2000).



3.6 pav. Pagrindiniai *E. variegatum* natūralios kilmės augaviečių tipai Lietuvoje ir jų procentinis pasiskirstymas

Daugiausia *E. variegatum* natūralios kilmės augaviečių užfiksuota Vakarų (Palanga) ir Pietryčių (Varėna, Druskininkai) Lietuvoje (3.7 pav.). Kituose Lietuvos administraciniuose vienetuose žinoma vos po vieną natūralios kilmės *E. variegatum* augavietę (3.7 pav.). Vakarų Lietuvoje esančios *E. variegatum* augavietės yra labiausiai veikiamos jūrinio, o rytinėje ir pietrytinėje dalyse kontinentalaus klimato. Tai patvirtina teiginį, kad *E. variegatum* apskritai nėra būdingas aiškus geografinis prierašumas nei okeaninio, nei kontinentinio klimato regionams (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 1977; ROTHMALER et al., 2005). Kur kas svarbiau, kad abiejų regionų *E. variegatum* augaviečių dirvožemių dangoje vyrauja eoliniai ir fluvioglacialiniai smėliai (JUODIS, 2001).



3.7 pav. Natūralios kilmės *E. variegatum* augaviečių gausumas Lietuvos administraciniuose vienetuose

Visos Palangos apylinkėse esančios natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės yra pajūrio baltosiose kopose arba pušyne. Tokio tipo augavietės dėl pustomo smėlio ir nesusivėrusios augalinės dangos yra ypač tinkamos pionieriškumu pasižyminčiam *E. variegatum* įsikurti. Panašiomis aplinkos sąlygomis šios rūšies asiūkliai auga ir smėlio karjeruose (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2010). Pagal Lietuvos fizinį geografinį rajonavimą Palangos apylinkėse esančios *E. variegatum* augavietės priklauso Baltijos duburio sričiai (BASALYKAS, 1965). Šioje srityje vyrauja jūrinės ir senos bei naujos eolinės kilmės dirvodarinės uolienos. Palangos apylinkių kauburiuotosios smėlingosios lygumos jūriniai smėliai karbonatingesni už eolinius ir todėl jų augavietės yra derlingesnės. Tokio tipo augavietės *E. variegatum* yra tinkamos įsikurti dėl sumažėjusios augalų konkurencijos ir dėl dirvožemių karbonatingumo. Būtent dėl šių priežastinių veiksnių apie 25 % *E. variegatum* natūralios kilmės augaviečių Lietuvoje yra pajūryje.

Druskininkų savivaldybėje ir Varėnos rajone esančios *E. variegatum* natūralios kilmės augavietės yra paežerėse, pievose ir žemapelkėse. Pagal Lietuvos fizinį geografinį rajonavimą šiuose administraciniuose vienetuose esančios natūralios kilmės augavietės priskiriamos paskutinio apledėjimo zandrinių lygumų srities Pietryčių lygumai (BASALYKAS, 1965). Šioje

teritorijoje, prasidėjus paskutiniam apledėjimui, tarpledynmečio slėniuose gausiai klostėsi sąnašos apklojusios pelkines-ežerines tarpledynmečio upių nuogulas. Atsiradusiose senslėnio pelkėse formavosi tipinės *E. variegatum* augavietės.

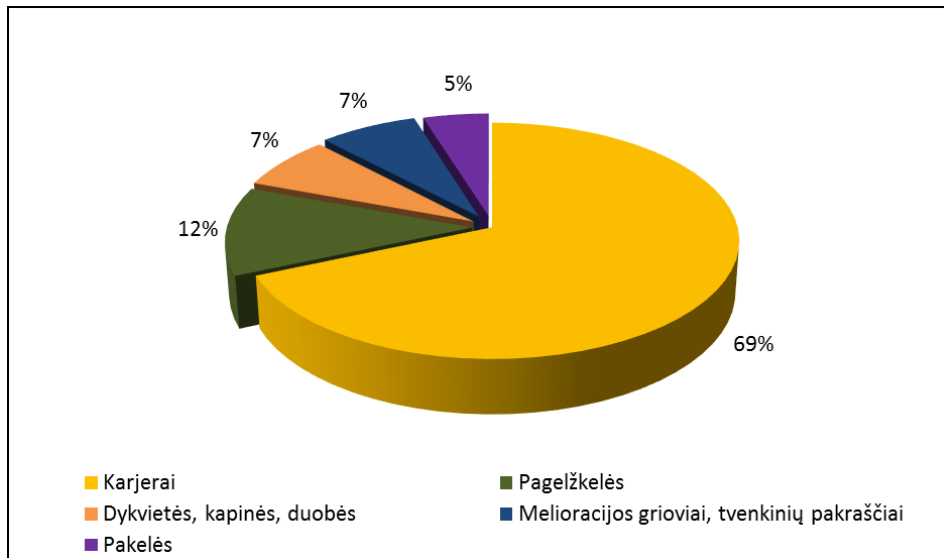
### **3.3. *E. variegatum* antropogeninės kilmės augavietės Lietuvoje**

*E. variegatum* prisitaikymas augti antropogeninės kilmės augavietėse yra nulemtas itin šiam asiūkliui būdingų pionierinių savybių. *E. variegatum* pionieriškumą nurodo ir kiti tyrėjai (GLISSON, 2003). *E. variegatum* pionieriškumą daugiausiai lemia 1) ilgas sporifikacijos laikotarpis (Lietuvoje sporifikacija paprastai trunka nuo birželio iki spalio mėnesio), užtikrinantis sporų patekimą į tinkamas joms sudygti vietas per visą vegetacijos sezoną ir 2) intensyvūs vegetatyvinės plėtros procesai (smėlėtų dirvožemių sąlygomis per vieną vegetacijos sezoną šakniastiebiai išauga iki 240 cm ilgio), užtikrinantys greitus naujų teritorijų užėmimo procesus. Tokios gyvenimo strategijos augalai gali lengvai keisti biotopus. Būtent dėl savo pionieriškumo *E. variegatum* daugeliu atvejų tarpsta įvairiose antropogenuotose vietose, kur yra susilpnėjusi augalų tarpusavio konkurencija.

*E. variegatum* paplitimo antropogeninės kilmės augavietėse analizė parodė, kad šis asiūklis auga karjeruose, pagelžkelėse, dykvietėse, kapinėse, melioracijos griovių ir tvenkinių pakraščiuose, pakelėse. Antropogenuotose vietose, nesant stiprios kitų augalų konkurencijos, *E. variegatum* netgi gali tapti dominantu ir augti itin vešliai suformuodamas velėnos tipo darinius (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2011). Bet paprastai palaiptui, vykstant savaiminiams bendrijų pokyčiams, *E. variegatum* praranda dominanto savybes.

Būdingiausios *E. variegatum* antropogeninės kilmės augavietės Lietuvoje yra smėlio karjerai (3.8 pav.). Šio tipo *E. variegatum* augaviečių ateityje turėtų daugėti, kadangi nuo 2001 m. Lietuvoje stebimas smėlio ir žvyro gavybos augimas (BUKANTIS ir kt., 2008). Įvairiose Lietuvos vietose per pastaruosius metus buvo specialiai ištirti 37 smėlio-žvyro karjerai, 21-ame iš jų buvo paplitęs *E. variegatum* (Priedas 1). Visiems karjerams, kuriuose augo *E. variegatum*,

buvo būdingi įvairaus dydžio ir gylio vandens telkiniai ar bent pažemėjimai su nuolat drėgnu dirvožemiu. Karjeruose, kuriuose nebuvo vandens telkinių, *E. variegatum* neaptiktas. Būtent drėgnose karjerų dugnų vietose *E. variegatum* suformuoja velėnos tipo sąžalynus (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2011).

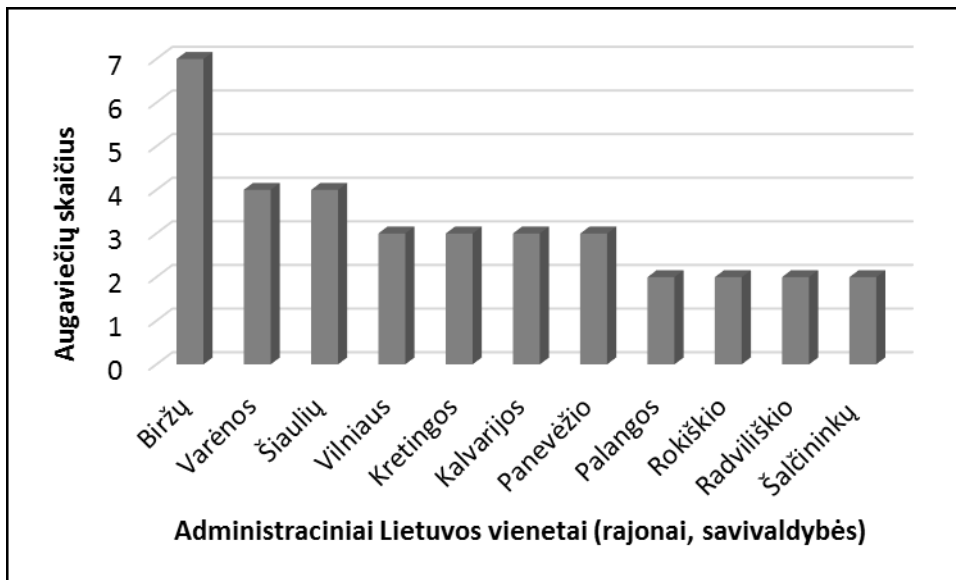


3.8 pav. Pagrindinės *E. variegatum* antropogeninės kilmės augaviečių tipai Lietuvoje ir jų procentinis pasiskirstymas

Daugiausiai *E. variegatum* antropogeninės kilmės augaviečių žinoma Biržų rajone (3.9 pav.). Šiame rajone apskritai visos *E. variegatum* augavietės yra karjeruose. Pagal Lietuvos fizinį geografinį rajonavimą Biržų rajonas priskiriamas Pabaltijo žemumos srities rajono Mūšos-Nemunėlio lygumai, kur vyrauja karbonatingieji glėjiškieji rudžemiai arba šių dirvožemių kombinacijos su karbonatingaisiais glėjiškaisiais išplautžemiais (JUODIS, 2001). Tačiau Biržų rajone beveik nėra ežerų, o dauguma buvusių žemapelkių virtusios pievomis ar ganyklomis (BASALYKAS, 1965). Tokio tipo augavietėse *E. variegatum* galėjo tarpti anksčiau, tačiau dėl intensyvaus gamtinės aplinkos naudojimo tikriausiai išnyko. Esant tokioms sąlygoms *E. variegatum* išlieka tik antropogeninės kilmės augavietėse, visų pirma, karjeruose. *E. variegatum* prisitaikymą įsikurti karjeruose lemia keturi pagrindiniai veiksniai: 1) geros galimybės sporoms sudygti atvirų substratų sąlygomis; 2) mikroaugaviečių įvairovė izoliuotos aplinkos sąlygomis; 3) intensyvios augalų tarpusavio konkurencijos nebuvimas; 4) dirvožemių karbonatingumas. Apskritai *E. variegatum* paplitimą įvairaus



pobūdžio antropogeninės kilmės augavietėse labiausiai įtakoja 1) dirvožemių tinkamumas ir 2) substratų neužimtumas kitais augalais. Esant tokioms sąlygoms *E. variegatum* gali augti izoliuoto tipo buveinėse, nors pačios rūšies ekologija dėl to iš esmės nepakinta.



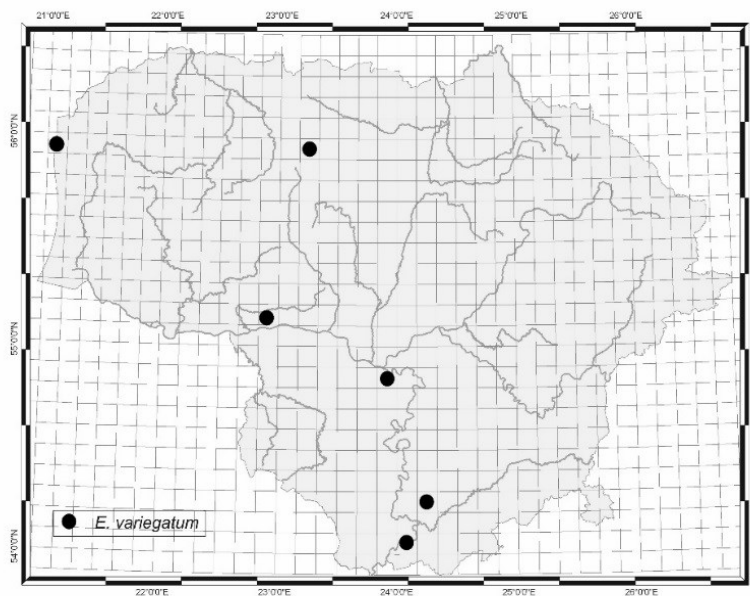
3.9 pav. Antropogeninės kilmės *E. variegatum* augaviečių skaičius Lietuvos administraciniuose vienetuose

Pusiau natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės nustatytos Kelmės ir Šiaulių rajonuose. Kelmės raj. Mančių kaimo apylinkėse esanti *E. variegatum* augavietė yra šienaujamos ir nuolat ganomos pievos pakraštyje. Šiaulių raj. Talšos ežero pakrantėje esanti *E. variegatum* augavietė nuolat patiria antropogeninį rekreacinį poveikį. Dėl mažo tokio tipo *E. variegatum* augaviečių skaičiaus jos detaliau šiame darbe nėra analizuojamos.

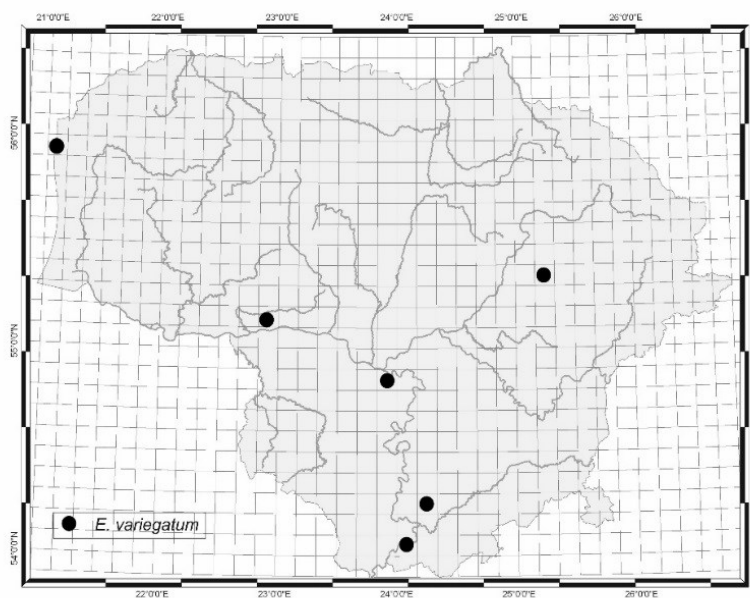
### 3.4. *E. variegatum* radaviečių Lietuvoje kartografavimas

Pirmąjį *E. variegatum* paplitimo Lietuvos teritorijoje žemėlapi (3.10 pav.) sudarė P. Snarskis (SNARSKIS, 1954). Po kelių metų A. Minkevičius paskelbė naują *E. variegatum* paplitimo žemėlapi (MINKEVIČIUS, 1959) (3.11 pav.). Abiejuose žemėlapiuose pažymėta po 6 *E. variegatum* radavietes. A. Minkevičiaus sudarytame žemėlapyje pateikta nauja *E. variegatum* radavietė

Molėtų apylinkėse, bet nenurodyta P. Snarskio žemėlapyje esanti asiūklio augavietė prie Šiaulių. Abiejuose žemėlapiuose *E. variegatum* augavietės nėra suskirstytos į natūralias ir antropogenines.



3.10 pav. P. SNARSKIO (1954) sudaryto *E. variegatum* paplitimo Lietuvoje duomenys mūsų susieti su kvadratų tinkleliu



3.11 pav. A. MINKEVIČIAUS (1959) sudaryto *E. variegatum* paplitimo Lietuvoje duomenys mūsų susieti su kvadratų tinkleliu

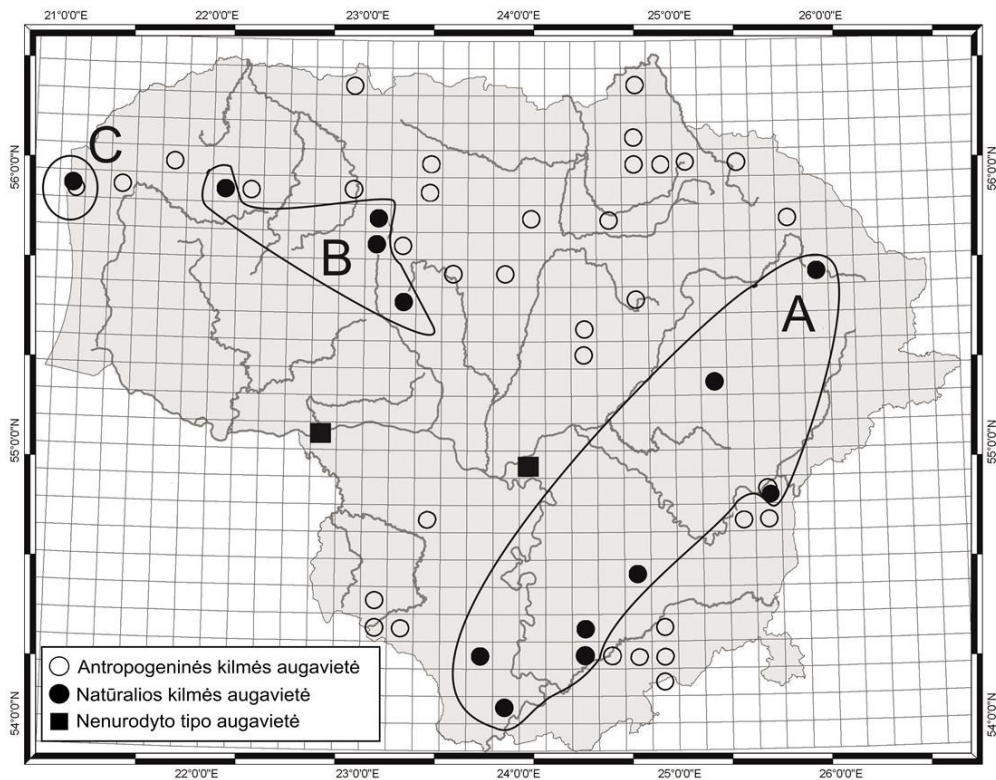
Kai kurie floristai (PARFENOV et al., 1987) mano, kad per Lietuvos teritoriją eina *E. variegatum* arealo pietinė riba. Tačiau šiai nuomonei pagrįsti trūksta svarių argumentų ir detalesnių paaiškinimų. Nuoroda apie pietinės *E. variegatum* arealo ribos egzistavimą Lietuvos teritorijoje abejotina, kadangi nemažai *E. variegatum* radaviečių užfiksuota įpiečiau esančioje Lenkijos respublikoje (ZAJĄC, ZAJĄC, 2001).

Herbariumuose esančios medžiagos ir asmeninių tyrimų metu sukauptų duomenų pagrindu sudarytas naujas *E. variegatum* paplitimo Lietuvoje žemėlapis (3.12 pav.). Šiame žemėlapyje išskirtos natūralios, antropogeninės ir pusiau natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės. Sudarytame žemėlapyje galima išskirti tris *E. variegatum* natūralios kilmės augaviečių koncentracijos zonas: A) Pietryčių Lietuvos; B) Vakarų Lietuvos; C) Pajūrio. Visose išskirtose zonose vyrauja eolinės, fliuvioglacialinės kilmės smėliai. Išskirtose Pietryčių ir Vakarų Lietuvos natūralių *E. variegatum* augaviečių koncentracijų zonose telkiasi dauguma šarmingų žemapelkių (3.13 pav.). *E. variegatum* šio tipo žemapelkėse – viena iš tipinių augalų rūšių. Žemapelkių paplitimo Lietuvoje žemėlapis sudarytas remiantis EB svarbos natūralių buveinių inventorizacijos metu gautais tyrimų rezultatais.

A) Pietryčių Lietuvos zona. Paskutiniojo apledėjimo pakraštinių moreninių aukštumų ir zandrinių lygumų sritis. Ši zona pagal susiformavusias aplinkos sąlygas yra tinkamiausia *E. variegatum* augti. Zonos reljefas daubotas ir duburiuotas su daugybe ežerėlių ir nedidelių pelkių. Būtent šioje zonoje dažniausiai pasitaikančios natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės yra paežerės, pievos ir žemapelkės. Paskutiniojo apledėjimo zandrinių lygumų sritis pasižymi smėlingais dirvožemiais ir didokais terminiais kontrastais (BASALYKAS, 1965). Zonai būdingas kontinentalesnių bruožų klimatas lyginant su Baltijos duburio ar Kuršo-Žemaičių sritimi. Žiemos šaltesnės, ilgesnės, sniegingesnės (GALVONAITĖ, 2007). Eurazijos floroje *E. variegatum* priskiriamas arktomontaniniam floros elementui. Šiaurės Norvegijos kalnuose *E. variegatum* tarpsta fiordų ežerų pakrantėse, vietovėse su staigiomis temperatūrinėmis inversijomis (KUVAEV, 2006). Taip pat *E. variegatum* yra

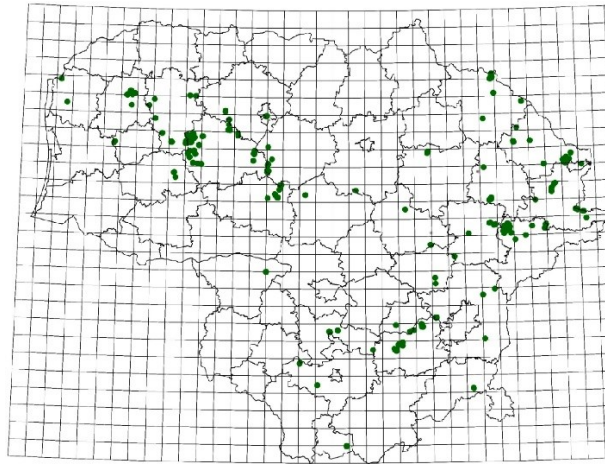
prieraišus sritims su ilgai išliekančia sniego danga (MEUSEL et al., 1971). Visi šie faktai patvirtina, kad šioje zonoje susiformavo labiausiai *E. variegatum* ekologinę konstituciją atitinkančios aplinkos sąlygos.

B) Vakarų Lietuvos zona. Ši zona priskiriama Kuršo-Žemaičių sričiai, kuriai būdingas vėsiausias ir trumpiausias augalų vegetacijos periodas Lietuvoje, mažesnis dirvožemio drėgmės išgaravimas (BASALYKAS, 1965). Šioje zonoje *E. variegatum* tarpsta paežerėse, šaltiniuotose pievose ir pelkėse. Čia *E. variegatum* išplitimą ir išsilaikymą bendrijose lemia pakankamai drėgnas dirvožemis ir vėsiausias mūsų krašte augalų vegetacijos periodas.



3.12 pav. *E. variegatum* paplitimas Lietuvoje. Žemėlapis sukurtas herbariumų pavyzdžių analizės duomenimis, išskiriant natūralias, pusiau natūralias ir antropogeninės kilmės *E. variegatum* augavietes. A – Pietryčių Lietuvos; B – Vakarų Lietuvos; C – Pajūrio *E. variegatum* natūralios kilmės augaviečių koncentracijų zonos

C) Pajūrio zona. Ši zona priskiriama Baltijos jūros duburio sričiai, kurioje vyrauja eolinės kilmės smėliai. Zonai būdingos švelniausios Lietuvoje žiemos ir vėsiausias vasaros su ryškiais jūrinio klimato bruožais (GALVONAITĖ, 2007).



3.13 pav. Šarmingų žemapelkių paplitimas Lietuvoje

Natūralios kilmės *E. variegatum* augaviečių neaptikta Vidurio Lietuvos žemumoje. Nors būtent šioje Lietuvos dalyje vyrauja *E. variegatum* ypač tinkami karbonatingi dirvožemiai (JUODIS, 2001). Vidurio Europoje *E. variegatum* kaip tik prierašus silpnai baziniams dirvožemiams (ELLENBERG, 1974). Galima manyti, kad dėl intensyvios ūkinės veiklos Vidurio Lietuvoje nemaža dalis, o gal ir dauguma *E. variegatum* augaviečių jau išnykusios.

### 3.5. REZULTATŲ APIBENDRINIMAS

Herbariumuose esančios ir asmeninių tyrimų medžiagos analizė rodo, kad per pastaruosius penkiasdešimt aštuonerius metus paprastai retoms augalų rūšims priskiriamo asiūklio *E. variegatum* radaviečių Lietuvoje padaugėjo apie 10 kartų. Pagrindinė šio reiškinio priežastis yra pionierinėmis savybėmis pasižyminčio *E. variegatum* prisitaikymas įsikurti ir pakankamai ilgai išlikti antropogeninės kilmės augavietėse.

Lietuvoje apie 70 % *E. variegatum* augaviečių būtent ir yra antropogeninės kilmės. Dažniausios *E. variegatum* antropogeninės kilmės augavietės yra smėlio ar žvyro karjerai (68 %) ir pagelžkelės (12 %).

Lietuvoje apie 30% *E. variegatum* augaviečių yra natūralios arba pusiau natūralios kilmės. Dažniausios natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės yra drėgnos, šaltiniuotos pievos (31 %), paežerės (25 %) ir pajūrio kopos bei pušynai (25 %).

Lietuvos floristai *E. variegatum* paprastai priskiria retiems ar apyreičiams augalams. Natūralios kilmės bendrijas su *E. variegatum* šarmingose žemapelkėse rekomenduojama saugoti. Tačiau tiksliai įvardinti *E. variegatum* paplitimo pobūdį ir gamtosauginį statusą Lietuvoje yra ganėtinai sudėtinga, kadangi nėra sukurta vieninga tokių rūšių teritorinio pasitaikomumo vertinimo metodika. Analizuojant *E. variegatum* teritorinį paplitimą, būtinai reikėtų atskirai nurodyti šios rūšies asiūklio dažnumą natūraliose ir antropogeninėse augavietėse. Taigi, *E. variegatum* Lietuvoje natūraliose augavietėse yra retas ar labai retas, o antropogeninės kilmės augavietėse vidutinio dažnumo ar apyretis asiūklis.

#### **4. *EQUISETUM VARIEGATUM* PAPLITIMO IR EKOLOGIJOS ANALIZĖ BERŽUPIO SMĖLIO IR ŽVYRO KARJERE**

Šiame skyriuje pateikiama *E. variegatum* paplitimo ir ekologijos apleistame Beržupio karjere analizė. Pradžioje pristatomi bendro pobūdžio duomenys apie Beržupio karjero florą. Vėliau pateikiama *E. variegatum* ir kitų induočių augalų rūšių paplitimo įvairiose karjero dalyse lyginamoji analizė. *E. variegatum* ekologijos analizė atlikta analizuojant ekograpių sudėtis ir rūšių dažnumo vertes apleisto karjero pietinės, rytinės, vakarinės ir šiaurinės ekspozicijų šlaituose bei karjero dugne. Augalų poreikis ekologiniams veiksniams nustatytas pagal H. ELLENBERG, C. LEUSCHNER (2010) ekologines skales. Tekste visų vertintų ekologinių veiksnių rodiklių nuorodos paimtos būtent iš šio darbo.

##### **4.1. Bendrieji duomenys apie Beržupio karjero florą**

*E. variegatum* atsiradimas Beržupio karjere yra nulemtas kelis dešimtmečius trukusio smėlio ir žvyro kasimo buvusios žemyninių kopų gamtinės sistemos vietoje. Beržupio karjere po naudingųjų iškasenų išgavimo atviruoju būdu susidarė antropogeniškai transformuota teritorija, į kurią pradėjo savaime skverbtis vietiniai ir svetimžemiai visų pirma pionierinėmis savybėmis pasižymintys augalai, tarp jų ir *E. variegatum*. Dalis uždaryto karjero teritorijos buvo užsodinta pušimis ir beržais. Tokiu būdu, dabartinis Beržupio karjero augalinis rūbas yra nekontroliuojamos savaiminės augalų rūšių migracijos ir dalinės rekultivacijos rezultatas. *E. variegatum* paplitimo Beržupio karjere analizė leidžia išsiaiškinti šios rūšies asiūklio ekologines savybes mūsų krašte.

Praėjus beveik 40-čiai metų po naudingųjų iškasenų eksploatacijos pabaigos Beržupio karjero teritorijoje susiformavo specifiška, netipiška Pietų Lietuvos pušynams gamtinė sistema, kurios floros pobūdį labiausiai lemia buvęs substratų atvirumas ir dabartinių augaviečių ekologinis heterogeniškumas (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2012). Būtent todėl buvusio karjero teritorijoje įsitvirtino daugeliu atvejų visiškai svetimoms sausų mėlyninių ar kerpšilinių

pušynų bendrijoms induočių augalų rūšys, viena tokių – *E. variegatum*. Šios rūšies asiūkliai auga karjero pietinės ir rytinės ekspozicijos šlaituose bei karjero dugne. Maršrutiniu apžvalginiu ir maršrutiniu taškiniu metodais Beržupio karjero teritorijoje iš viso identifikuoti 198 augalų taksonai, iš kurių 187 rūšys, 6 hibridai, 3 varietetai ir dvi formos. Tarp jų 14 induočių augalų rūšių svetimžemės. Karjere diagnozuotos 5 Lietuvos raudonosios knygos induočių augalų rūšys.

Beržupio karjero šlaituose identifikuota 114, o dugne 107 induočių augalų rūšys. Karjere induočių augalų rūšių gausumu išsiskyrė pietinės ekspozicijos šlaitas, kuriame identifikuota 81 induočių augalų rūšis. Tuo tarpu šiaurinės ekspozicijos šlaite augo tik 35-ių induočių augalų rūšių atstovai. Surinktų augalų herbaro pavyzdžiai saugomi Vilniaus universiteto herbariume. Tarp rytinės ir vakarinės ekspozicijos šlaituose tarpstančių induočių augalų rūšių skaičiaus ir dažnumo esminių skirtumų nenustatyta: rytinės ekspozicijos šlaite diagnozuotos 63 induočių augalų rūšys, o vakarinės – 51 augalų rūšis. Florų rūšių sudėtys panašiausios tarp rytinės ir vakarinės bei rytinės ir šiaurinės ekspozicijos šlaitų, kur BK reikšmės yra 54 ir 53 % atitinkamai (4.1 lent.). Tuo tarpu floros rūšių sudėtys labiausiai skiriasi tarp karjero dugno ir šiaurinės ekspozicijos bei tarp pietinės ir šiaurinės ekspozicijos šlaitų: BK reikšmės yra 22 ir 32 % atitinkamai. Visų karjero šlaitų ir dugno floros BK siekia 37 %, tai rodo, kad šių karjero dalių floros rūšių sudėtys ganėtinai skirtingos.

4.1 lentelė. Beržupio karjero morfologinių dalių floros rūšinės sudėties bendrumo koeficientas (BK) (Žakaro koeficientas, %)

<b>BK</b>	<b>P</b>	<b>R</b>	<b>V</b>	<b>Š</b>	<b>D</b>
<b>P</b>	100	52	45	32	37
<b>R</b>	52	100	54	53	36
<b>V</b>	45	54	100	43	30
<b>Š</b>	32	53	43	100	22
<b>D</b>	37	36	30	22	100

BK – bendrumo koeficientas; P, R, V, Š – šlaitų ekspozicija pagal pasaulio kryptis; D – karjero dugnas



Koreliacinės analizės duomenys parodė egzistuojančius labai stiprius koreliacinius ryšius tarp vertinimo taškų ir identifikuotų induočių augalų rūšių skaičių įvairios ekspozicijos šlaituose. Silpniausias ( $r=0,6$ ) koreliacinis ryšys tarp vertinimo taškų ir identifikuotų induočių augalų rūšių skaičių nustatytas šiaurinės ekspozicijos šlaite. Todėl šioje teritorijoje vertinimo taškų skaičius turėjo mažiausią įtaką identifikuotų augalų rūšių skaičiui šiame šlaite. Koreliacinės analizės duomenys neparodė aiškios nepriklausomybės tarp vertinimo taškų ir induočių augalų rūšių skaičių Beržupio karjero šlaituose. Tyrimo metu karjero dugne vertinimo taškų skaičius praktiškai neturėjo įtakos ( $r=0,3$ ) identifikuotų induočių augalų rūšių skaičiui. Karjero dugne *E. variegatum* – antra pagal dažnumą induočių augalų rūšis: pasitaikomumo rodiklis labai aukštas – 45 %. Vyraujančių induočių augalų rūšių komplekso kiekybiniai ir dažnumo skirtumai bei floros rūšių sudėties BK rodikliai rodo, kad induočių augalų rūšių sudėtis, pasiskirstymas ir dažnumas Beržupio karjere labiausiai priklauso nuo reljefo formų įvairovės. *E. variegatum* identifikuotas pietinės ir rytinės ekspozicijos šlaituose bei karjero dugne. Pietinės ir rytinės ekspozicijos šlaitų induočių augalų rūšių sudėtys ganėtinai panašios (BK – 52 %), skiriasi tik pačių rūšių pasitaikomumo rodikliai. Šiaurinės ir vakarinės ekspozicijos šlaituose *E. variegatum* apskritai neauga. Tarp pietinės-rytinės ekspozicijos šlaitų ir dugno (būtent šiose karjero dalyse ir tarpsta *E. variegatum*) floros rūšių sudėčių BK reikšmės yra 37 ir 36 % atitinkamai.

Rekultivacijos metu karjero dugnas buvo išvagotas, todėl susidariusiose tarpvagėse kaupiasi perteklinė dirvožemio drėgmė, o vagų keterų substratai greičiau išsausėja. Karjero dugną dengia ištisinė žolių ir samanų danga. Tačiau apskritai karjero dugnas yra itin heterogeniška ekologiniu atžvilgiu teritorija. Karjero dugno ekologinį heterogeniškumą lemia dėl reljefo formos pokyčių susidariusios trijų tipų specifinės mikroaugavietės: 1) sausi paaukštėjimai su *Pinus sylvestris*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. ir *Hylocomnium splendens* (Hedw.) Schimp.; 2) drėgni pažemėjimai su *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. ir *Salix L.* genties krūmais; 3) atviri vandens telkiniai su *Elodea canadensis* Michx. ir *Potamogeton natans*. Būtent dėl karjero dugne

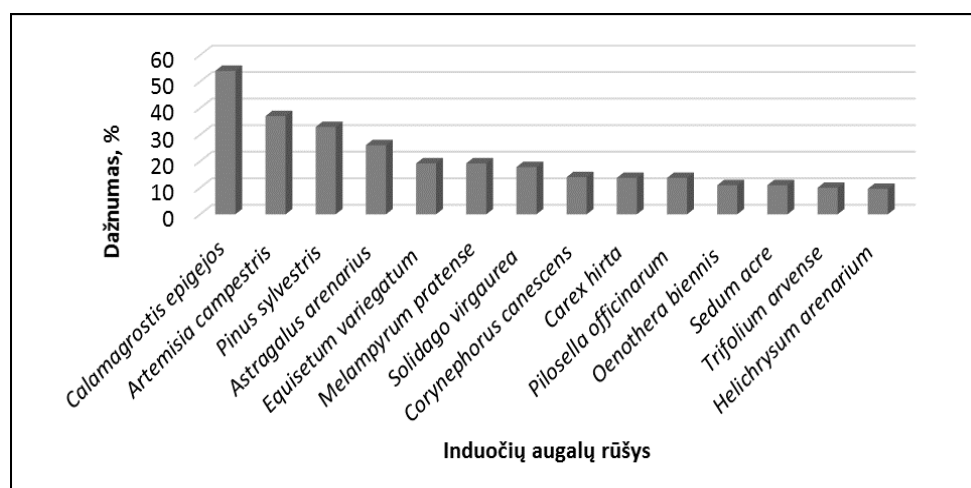
susiformavusių savitų hidrologinių sąlygų čia kartu, dažnai visai greta vieni kitų auga labai skirtingoms ekologinėms grupėms priklausančios induočių augalų rūšys: nuo pievoms būdingų *Phleum pratense* L. ir *Anthoxanthum odoratum* L. iki aukštapelkėms charakteringų *Drosera rotundifolia* L. Dėl vietomis karjero dugne ilgesniam laikui užsistovinčio vandens daug kur gausu *Carex* genties viksvų, o vietomis didelius plotus užima *Phragmites australis* sąžalynai. Kai kur karjero dugne yra prasidėję pelkėjimo procesai, kuriuos skatina *Sphagnum palustre* L., *S. magellanicum* Brid., *S. squarrosum* Crome ir *S. girgensohnii* Russow tarpasmas. Būtent dėl karjero dugne susidariusių hidrologinių sąlygų įvairovės augalų rūšių pasiskirstymas įvairiose vietose yra labai netolygus. Pavyzdžiui, aukštesnėse, sausesnėse dugno vietose *Calamagrostis epigejos* dažnumas gali siekti 60 %, kai tuo tarpu visame karjero dugne šios rūšies dažnumas neviršija 27 % (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS 2011). Karjero dugne *E. variegatum* dažnokai auga ištisiniais sąžalynais, o vietomis sudaro netgi velėnos tipo darinius. Karjero dugne dažniausi *E. variegatum* palydovai yra *Salix myrsinifolia*, *Pinus sylvestris*, *Pyrola rotundifolia* ir *Orthilia secunda*.

J. BALEVIČIENĖ (1991) yra nurodžiusi, kad *E. variegatum* – miškų bendrijoms būdinga induočių augalų rūšis. Tačiau vėliau minėtoji mokslininkė su bendrautoriais aprašė žemapelkėms būdingą bendriją su *E. variegatum* rūšimi (BALEVIČIENĖ ir kt., 2000). Pastaruoju metu D. MATULEVIČIŪTĖ ir kt. (2012) nurodo, kad *E. variegatum* – būdinga šarmingų žemapelkių rūšis Lietuvoje. Pagrindinės *E. variegatum* natūralios kilmės augavietės Lietuvoje yra pievos, paežerės, žemapelkės ir pajūrio kopos bei pušynai (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2012).

#### **4.2. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai, ekogrupės ir *E. variegatum* dažnumas**

Karjero pietinės ekspozicijos šlaite identifikuota 81 induočių augalų rūšis. Šios induočių augalų rūšys būdingos miškų, pievų, smėlynų ir pelkių bendrijoms. Pietinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse iš medžių vyravo *Pinus sylvestris* (neužsodinta), tarp žolių – *Calamagrostis epigejos*,

*Artemisia campestris* ir *Astragalus arenarius* (4.1 pav.). Beveik visos šio šlaito induočių augalų rūšys (išskyrus *E. variegatum*) būdingos psamofitinių žolynų formacijai, daugelis jų priskiriamos smėlynų ir žvyrynų pionieriniams žolynams (*Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1995) (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ, 2005). Kai kurios induočių augalų rūšys (*Pimpinella saxifraga* L., *Lapsana communis* L., *Silene pratensis* (Rafn.) Godr., *Sedum acre* L. ir kt.) apskritai karjere tarpo tik pietinės ekspozicijos šlaite. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaito vyraujančių induočių augalų rūšių floristinis kompleksas ekologiškai yra ganėtinai heterogeniškas, kadangi kartu tarpsta visiškai sausiems (*Sedum acre*) ir drėgniems, tipišku atveju niekad neperdžiūstantiems dirvožemiams būdingos induočių augalų rūšys (*E. variegatum*) (ELLENBERG, 1974).

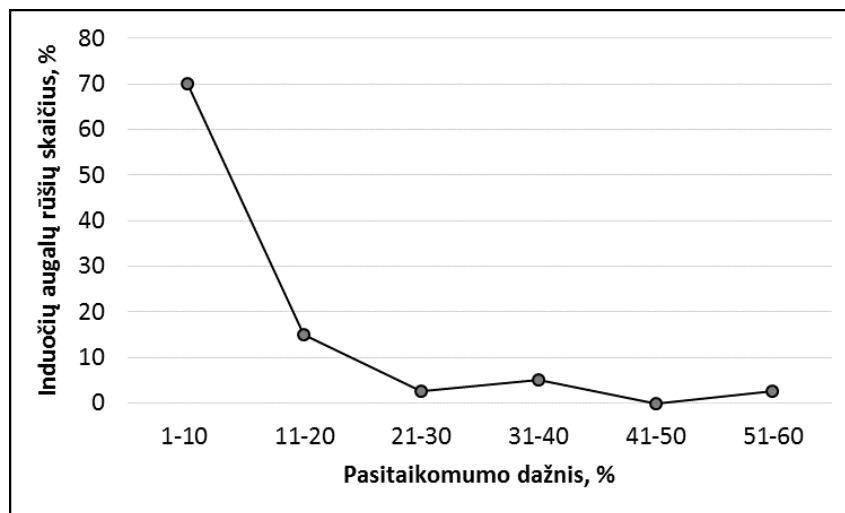


4.1 pav. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite vyraujančių induočių augalų rūšių (dažnumas didesnis nei 10 %) floristinio komplekso sudėtis ir rūšių dažnumas

Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite tarpstančių induočių augalų rūšių dažnumo kreivė rodo, kad šlaite labai daug žemą pasitaikomumo rodiklį (1-10 %) turinčių rūšių (4.2 pav.). Net apie pusė induočių augalų rūšių šiame pietinės ekspozicijos šlaite, nustatant jų dažnumą maršrutiniu-taškiniu metodu, nebuvo identifikuotos. Tokios induočių augalų rūšys yra itin retos karjero pietinės ekspozicijos šlaite. Pietinės ekspozicijos šlaite *E. variegatum*

pasitaikomumo rodiklis siekia 19 % – tai vidutinio dažnumo rūšiai šios ekspozicijos šlaite būdingas lygmuo (4.1 pav.).

Dažniausiai pietinės ekspozicijos šlaite pasitaikė *Calamagrostis epigejos*, kurio pasitaikomumo rodiklis siekė 54 % (4.1 pav.). Tai būdinga miškų, pievų, smėlynų bendrijų induočių augalų rūšis, paprastai tarpstanti dalinio šešėlio ar pilno apšvietimo sąlygomis. Paprastai prieraši šiek tiek drėgniems, nuo silpnai rūgščių iki silpnai šarminių dirvožemių (ELLENBERG, 1974; HILL et al., 1999). *Calamagrostis epigejos* yra tipiška psamofitinių žolynų bendrijų rūšis, priskiriama kirtaviečių ir krūmynų augalijos klasei *Rubo-Sambucetea* (Doing 1961) Pass. 1963 (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005). Karjero pietinės ekspozicijos šlaite *Artemisia campestris*, *Pinus sylvestris*, *Astragalus arenarius* taip pat yra vienos dažniausių induočių augalų rūšių, kurių pasitaikomumo rodikliai siekia 37, 33 ir 26 % atitinkamai. Tai miškų, pievų, smėlynų ir pelkių bendrijoms būdingos induočių augalų rūšys. Pagal poreikį šviesai tai saulėtų ar pusiau saulėtų augaviečių augalai, paprastai tarpstantys nuo labai rūgščių iki rūgščių ir nuo vidutiniškai rūgščių iki silpnai rūgščių ar net šarminių, drėgnų ar sausų dirvožemių sąlygomis (ELLENBERG, 1974; HILL et al., 1999). Išvardintų ekologinių veiksnių atžvilgiu ši grupė yra ganėtinai heterogeniška.



4.2 pav. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaito induočių augalų rūšių dažnumo kreivė

Pietinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį šviesai aiškiai išsiskiria dvi ekogrupės. Pirmąją – gausiausią (31 %), sudaro augalai tarpstantys atviro tipo, šviesiose buveinėse (rodiklis 7) (4.11 pav.) Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Calamagrostis epigejos*, *Astragalus arenarius*, *Pilosella officinarum* F. W. Schultz et Sch. Bip. ir kt. Taip pat viena gausiausių (27 %), yra vidutinio apšviestumo sąlygomis (rodiklis 8) tarpstančių induočių augalų ekogrupė, kuriai priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Corynephorus canescens*, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Anthyllis vulneraria* L. ir kt. *E. variegatum* pagal poreikį šviesai priskiriamas šviesiniams augalams, kurių buveinių apšviestumas tipišku atveju ne mažesnis kaip 40 %. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite susiformavusios žolių ardo apšviestumo sąlygos yra beveik idealios *E. variegatum* tarpti. Šiek tiek mažiau (15 %) pietinės ekspozicijos šlaite sudaro ekogrupė, kuriai priskiriami induočiai augalai būdingi buveinėms, kurios pagal apšviestumą užima tarpinę padėtį tarp vidutinio ūksmingumo ir vidutinio šviesumo (rodiklis 6). Savo ruožtu vidutinio ūksmingumo (rodiklis 5) sąlygoms prieraišūs induočiai augalai šiame šlaite sudaro 12 %. Šiai ekogrupei priklauso *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Vaccinium myrtillus* L., *Equisetum hyemale* ir kt. Tyrimo pietinės ekspozicijos šlaite metu neidentifikuota induočių augalų, prieraišių nuo labai ūksmingų iki ūksmingų buveinių.

Tokį induočių augalų rūšių pasiskirstymą pagal poreikį apšvietimui galima paaiškinti tuo, kad šlaito apatinėje dalyje dėl gausiai medžiais ir krūmais apaugusio karjero dugno susiformavo šešėlis. Todėl čia ir auga induočiai augalai prisitaikę tarpti ūksmingomis ar vidutinio ūksmingumo sąlygomis. Šlaito vidurinėje ir viršutinėje dalyse dažnokai pasitaiko atvirų, nuolat saulės apšviestų vietų. Vietomis susiliejusios pušų lajos nesuformuoja šešėlio. Todėl čia daugiausiai pasitaiko šviesių ar vidutiniškai šviesių buveinių sąlygomis tarpstančių induočių augalų (*Antennaria dioica*, *Astragalus arenarius*, *Corynephorus canescens* ir kt.).

Pietinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį šilumai daugiausiai (44 %) tarpo indiferentinių šiam aplinkos veiksniai induočių augalų

(4.11 pav.). Indiferentinei ekogrupei priklauso tokios induočių augalų rūšys kaip *Euphrasia stricta* D. Wolff ex J. F. Lehm., *Solidago virgaurea* L., *Juniperus communis* L. ir kt. Antrąją pagal gausumą (37 %) ekogrupę sudaro induočių augalų rūšys tarpstančios tarp vidutinio šilumo ir šiltų buveinių (rodiklis 6). Šiai ekogrupei priklauso *Artemisia campestris*, *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Conyza canadensis* (L.) Cronquist ir kt. Tyrimų metu neidentifikuota induočių augalų būdingų labai šaltoms ir labai šiltoms buveinėms. H. ELLENBERG, C. LEUSCHNER (2010) nurodo, kad *E. variegatum* prierašus šaltoms buveinėms, kurios dažniausiai susidaro alpinės juostos apatinėje dalyje. Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite *E. variegatum* dažnesnis šlaito apatinėje dalyje, tačiau taip pat tarpsta ir vidurinėje bei netgi viršutinėse dalyse, kuriose auga kartu su vidutinio šilumo ir šiltoms buveinėms būdingais induočiais augalais. *Equisetum variegatum* – vienintelė rūšis pietinės ekspozicijos šlaite priklausanti šaltų buveinių (rodiklis 3) induočiams augalams. Akivaizdu, kad *E. variegatum* Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite tarpsta šiam asiūkliui nepalankiomis aplinkos šilumos režimo sąlygomis.

Pietinės ekspozicijos šlaite šviesai indiferentinių induočių augalų identifikuota tik viena rūšis (1 %), o indiferentiniai šilumos atžvilgiu induočiai augalai sudaro net 44 %. Taigi, galima teigti, kad induočių augalų rūšių pasiskirstymui (tame tarpe ir *E. variegatum*) Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite reikšmingesnis yra šviesos, o ne šilumos veiksnys.

Pietinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio drėgmei gausiausią ekogrupę (33 %) sudaro induočiai augalai tarpstantys nuo sausų iki vidutinio drėgnumo dirvožemių (rodiklis 4) (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso *Euphrasia stricta*, *Hypericum perforatum* L., *Lotus corniculatus* L. ir kt. Antrąją pagal gausumą ekogrupę (16 %) sudaro induočiai augalai tarpstantys vidutinio drėgnumo dirvožemiuose (rodiklis 5). Šiai ekogrupei priklausančios augalai, tokie kaip *Artemisia campestris*, *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Oenothera biennis* L. ir kt., yra tipiški kserofitai (sklerofitai) (ELLENBERG, 1974). Kiek mažiau gausios ekogrupės, kurioms priskiriami induočiai augalai tarpstantys tarp labai sausų (12 %) ir sausų (11 %),

rodiklis 2) bei sausų (rodiklis 3) dirvožemių sąlygomis. Taip pat 12 % šio šlaito induočių augalų rūšių yra apskritai indiferentiškos dirvožemio drėgmei. Tyrimo metu nebuvo identifikuota induočių augalų prieraišių labai sausiems dirvožemiams. *E. variegatum* pagal H. ELLENBERG C. LEUSCHNER (2010) prieraišus šlapiems dirvožemiams (rodiklis 9). Šiai ekogrupei priskiriamos induočių augalų rūšys sudaro vos 4 % nuo bendro induočių augalų rūšių skaičiaus pietinės ekspozicijos šlaite. Akivaizdu, kad pietinės ekspozicijos šlaite *E. variegatum* tarpsta šiam asiūkliui nebūdingos dirvožemio drėgmės tolerantiškumo ribose.

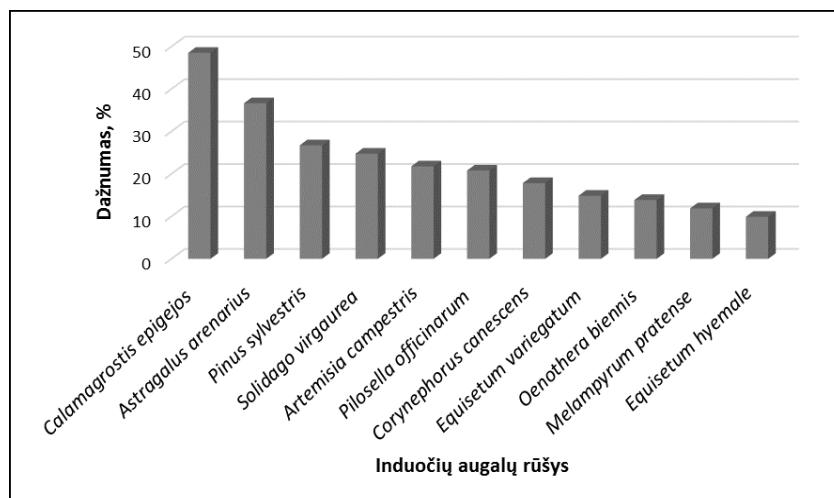
Pietinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio pH išsiskiria trys ekogrupės. Gausiausią rūšimis ekogrupę (39 %) sudaro indiferentiniai dirvožemio pH reikšmei induočiai augalai (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso *Sedum acre*, *Pimpinella saxifraga*, *Knautia arvensis* (L.) Coult. ir kt. Antroje vietoje pagal gausumą (13 %) yra ekogrupė, kuriai priklausančios induočiai augalai tarpsta artimos neutraliai pH reikšmei (rodiklis 7) dirvožemių sąlygomis. Tai *Melilotus albus* Medik., *Linaria vulgaris* Mill., *Verbascum thapsus* L. ir kt. Taip pat viena gausiausių ekogrūpių (11 %), kuriai priskiriami induočiai augalai tarpsta vidutinio rūgštumo dirvožemių sąlygomis (rodiklis 5). Šiai grupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Thymus serpyllum* L., *Vicia cassubica* L. ir kt. Tyrimo metu neidentifikuota induočių augalų prieraišių labai rūgšties ir šarminiams dirvožemiams. Tipišku atveju *E. variegatum* yra prieraišus artimai neutraliems ir šarminiams dirvožemiams (rodiklis 8). Induočiai augalai, kurių poreikis dirvožemio pH reikšmei sutampa su *E. variegatum*, sudaro 8 % nuo bendro induočių augalų rūšių skaičiaus pietinės ekspozicijos šlaite. Šiai ekogrupei taip pat priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *Medicago lupulina*, *Salix purpurea* L. ir kt.

Atlikta analizė rodo, kad karjero pietinės ekspozicijos šlaite dirvožemio pH reikšmei indiferentinių induočių augalų rūšių yra gerokai daugiau nei indiferentinių dirvožemio drėgmei. Taigi, Beržupio karjero pietinės ekspozicijos

šlaite dirvožemio drėgmės kiekio koncentracija turi didesnę įtaką induočių augalų pasiskirstymui (tame tarpe ir *E. variegatum*) nei dirvožemio pH reikšmė.

#### 4.3. Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai, ekogrupės ir *E. variegatum* dažnumas

Karjero rytinės ekspozicijos šlaite identifikuotos 63 induočių augalų rūšys. Nustatant jų dažnumą maršrutiniu-taškiniu metodu 23 % šlaite tarpstančių induočių augalų rūšių nebuvo identifikuotos. Tokios induočių augalų rūšys yra itin retos rytinės ekspozicijos šlaite. Šio šlaito floristiniame komplekse iš medžių vyraavo sodinta *Pinus sylvestris* (27 %). Tarp žolių dominavo *Calamagrostis epigejos* (49 %), *Astragalus arenarius* (37 %), *Solidago virgaurea* (25 %) ir kt. (4.3 pav.). Beveik visos induočių augalų rūšys (išskyrus *E. variegatum* ir *Melampyrum pratense* L.) būdingos psamofitinių žolynų formacijai, daugelis jų priskiriamos smėlynų ir žvyrynų pionieriniams žolynams iš klasės *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1995 (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005). Tai būdingos miškų, smėlynų, pievų bendrijų induočių augalų rūšys. Pagal poreikį apšvietimui šie augalai tarpsta nuo pilno apšvietimo iki dalinio šešėlio sąlygomis (ELLENBERG, 1974). Pagal poreikį dirvožemio drėgmei šie augalai tarpsta nuo sausų iki drėgnokų dirvožemių sąlygomis arba yra indiferentiniai šio faktorius atžvilgiu.

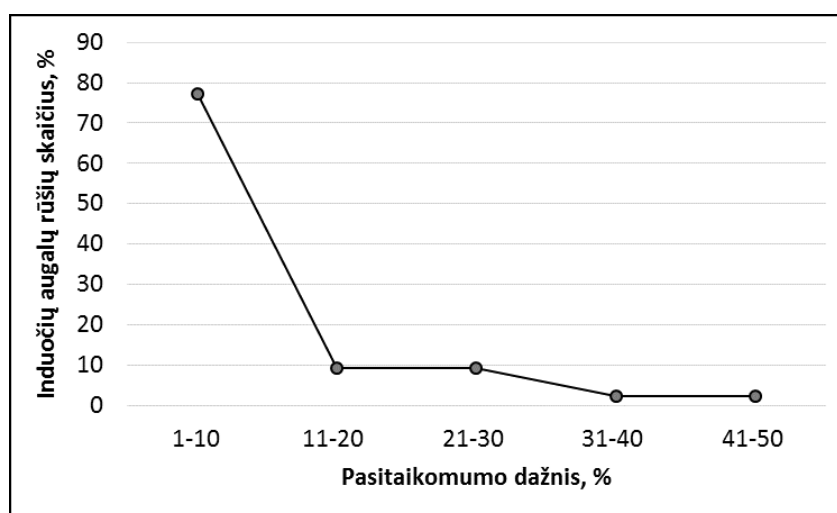


4.3 pav. Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaite vyraujančių induočių augalų rūšių (dažnumas didesnis nei 10 %) floristinio komplekso sudėtis ir rūšių dažnumas



Pagal poreikį dirvožemio pH beveik visos šio šlaito induočių augalų rūšys yra indiferentinės, išskyrus *Artemisia campestris*, kuris dažniausiai yra prieraišus silpnai rūgštiesiems dirvožemiams (ELLENBERG, 1974). Didžiojoje Britanijoje minėtieji augalai tarpsta nuo labai rūgščių iki silpnai rūgščių ar bazinių dirvožemių sąlygomis (HILL et al., 1999). Kai kurios induočių augalų rūšys, tokios kaip *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Jasione montana* L., *Mycelis muralis* (L.) Dumort. ir kt., apskritai būdingos tik karjero rytinės ekspozicijos šlaitui. Rečiausios šlaito rūšys – *Holcus lanatus* L., *Acinos arvensis*, *Helianthemum nummularium* ir kt.

Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaite tarpstančių induočių augalų rūšių dažnumo kreivė rodo, kad daugiausiai (77 %) yra žemą pasitaikomumo rodiklį (1-10 %) turinčių rūšių (4.4 pav.). Rytinės ekspozicijos šlaite 23 % induočių augalų rūšių, tiriant jų dažnumą maršrutiniu-taškiniu metodu, nebuvo identifikuotos. Tokios induočių augalų rūšys yra itin retos šiame šlaite.



4.4 pav. Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaito induočių augalų rūšių dažnumo kreivė

Pagal poreikį šviesai rytinės ekspozicijos šlaite vyrauja (36 %) induočiai augalai tarpstantys vidutinio apšviestumo sąlygomis (rodiklis 7). Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Helianthemum nummularium*, *Holcus lanatus*, *Carex hirta* L. ir kt. Pagal poreikį šviesai antra pagal gausumą (28 %) yra ekogrupė, kuriai priskiriami vienu didžiausių poreikiu šviesai

pasižymintys augalai (rodiklis 8) – heliofitai (*E. variegatum*, *Rumex acetosella* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub ir kt.). Tarp šiai ekogrupei priskiriamų induočių augalų rūšių dažniausiai pasitaiko *Corynephorus canescens* ir *E. variegatum*, jų dažniai 18 ir 15 % atitinkamai. Dažnumo nustatymo metu neidentifikuoti induočiai augalai būdingi labai ūksmingoms ir ūksmingoms buveinėms. Pačią negausiausią ekogrupę (2 %) sudaro indiferentinės šviesai induočių augalų rūšys, šiuo atveju *Melampyrum pratense*. Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaite susiformavusios apšviestumo sąlygos žolių arde yra vienos palankiausių *E. variegatum* tarpti.

Rytinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį šilumai išsiskiria dvi vyraujančios ekogrupės. Gausiausia (44 %) – indiferentinių šilumos atžvilgiu induočių augalų ekogrupė (26 pav.), kuriai priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Orthilia secunda*, *Trifolium repens* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. ir kt. Antrąjį pagal gausumą (33 %) ekogrupei priklauso induočiai augalai tarpstantys nuo vidutinio šilumo iki šiltų buveinių sąlygomis (rodiklis 6). Šiai ekogrupei priskiriama *Jasione montana*, *Trifolium arvense* L., *Potentilla argentea* L. ir kt. Mažiausiai identifikuota induočių augalų tarpstančių šiltose ir tarpinę padėtį užimančių tarp šiltų ir labai šiltų buveinių (5 ir 2 % atitinkamai) (rodikliai 7 ir 8). Tyrimo metu nebuvo identifikuota induočių augalų būdingų labai šaltoms buveinėms bei tarpstančių tarp labai šaltų ir šaltų, tarp šaltų ir vidutinio šilumo ir labai šiltose buveinėse. *E. variegatum* būdingas šaltoms buveinėms (rodiklis 3). Rytinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse vienintelis *E. variegatum* priskirimas šiai ekogrupei. Akivaizdu, kad *E. variegatum* Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaite šiluminio režimo atžvilgiu tarpsta ne savo ekologinio optimumo sąlygomis.

Iš abiejų (šviesos ir šilumos) analizuotų klimato veiksnių būtent buveinės apšvietimo režimas sąlygoja induočių augalų rūšių (tame tarpe ir *E. variegatum*) pasiskirstymą rytinės ekspozicijos šlaite Beržupio karjere.

Rytinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio drėgmei gausiausią (28 %) ekogrupę sudaro induočiai augalai tarpstantys tarp sausų ir vidutinio drėgnumo dirvožemių (rodiklis 4) (4.11 pav.).

Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Conyza canadensis*, *Lotus corniculatus*, *Vaccinium vitis-idaea* ir kt. Antrąją pagal gausumą ekogrupę (19 %) sudaro induočiai augalai tarpstantys vidutinio drėgnumo dirvožemių sąlygomis (rodiklis 5). Šiai ekogrupei priklauso *Mycelis muralis*, *Verbascum nigrum* L., *Pyrola minor* L. ir kt. Negausiausios induočių augalų rūšimis (po 2 %) yra ekogrupės, kurioms priskiriami induočiai augalai prieraišūs drėgniems ir labai šlapiems dirvožemiams (rodikliai 7 ir 10 atitinkamai). Tyrimo metu nebuvo identifikuota induočių augalų tarpstančių labai sausuose ir tarpinę padėtį tarp drėgnų ir šlapių užimančiuose dirvožemiuose. Literatūroje nurodoma, kad *E. variegatum* yra šlapių dirvožemių augalas (ELLENBERG, LAUSCHNER, 2010). Rytinės ekspozicijos šlaite Beržupio karjere susiformavusios dirvožemio drėgmės sąlygos nėra itin tinkamos *E. variegatum* tarpti. Tai galimai vienas iš ribojančių *E. variegatum* paplitimą Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaite ekologinių veiksnių.

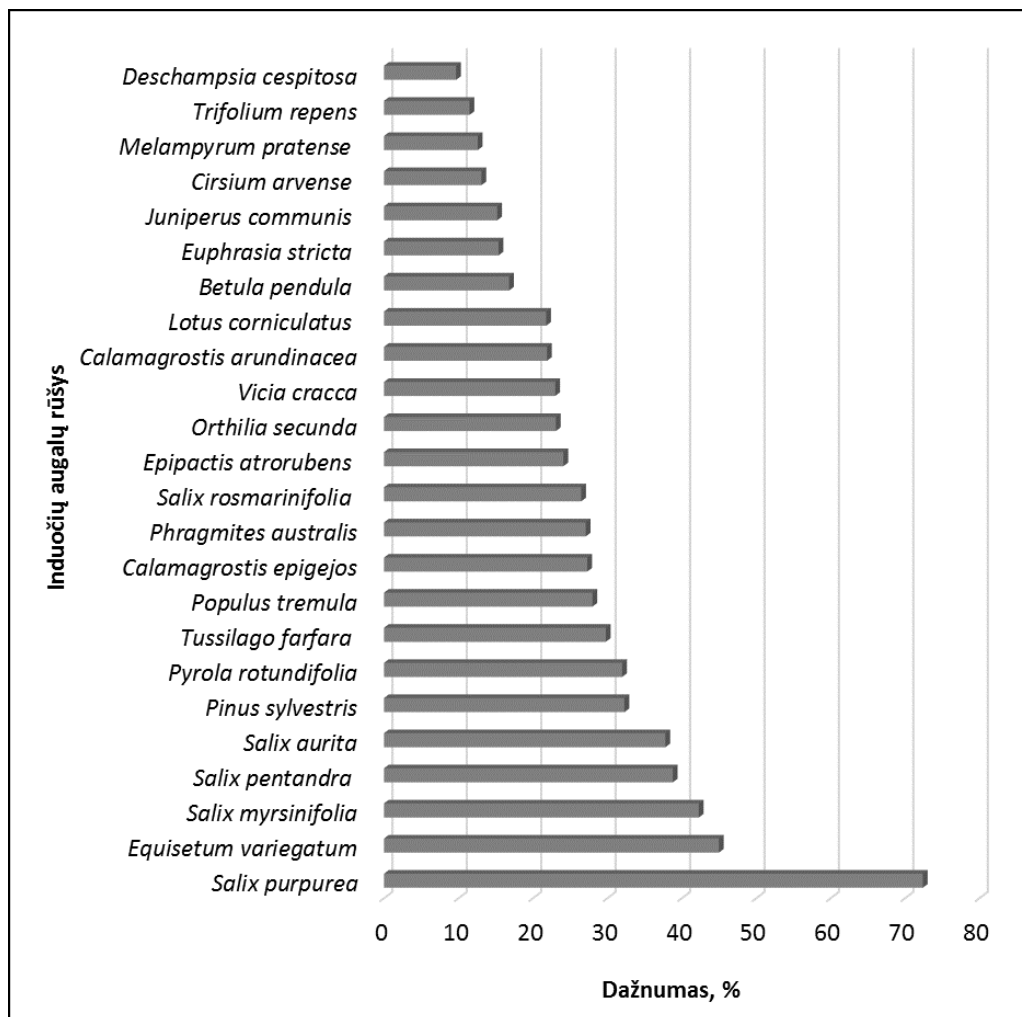
Rytinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio pH reikšmei gausiausią ekogrupę (34 %) sudaro indiferentinės šiam aplinkos veiksniai induočių augalų rūšys (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Holcus lanatus*, *Rumex acetosa* L. ir kt. Taip pat vieną gausiausių ekogrubių (16 %) sudaro induočiai augalai tarpstantys artimai neutraliuose dirvožemiuose (rodiklis 7). Šiai ekogrupei priklauso tokios induočių augalų rūšys kaip *Anthyllis vulneraria*, *E. hyemale*, *Lotus corniculatus* ir kt. Mažiausiai pasitaikė induočių augalų tarpstančių dirvožemiuose užimančiuose tarpinę padėtį tarp rūgščių ir vidutinio rūgštingumo (rodiklis 4). Tyrimo metu neidentifikuota induočių augalų būdingų labai rūgšties ir šarminiams dirvožemiams.

Literatūroje nurodoma, kad *E. variegatum* tarpsta tarp artimos neutraliai ir šarminės dirvožemio pH reikšmės sąlygomis (ELLENBERG, LAUSCHNER, 2010). Beržupio karjero rytinės ekspozicijos šlaite tik *Medicago lupulina* poreikis dirvožemio pH reikšmei sutamp su *E. variegatum*. Iš šiai ekogrupei priskiriamų induočių augalų rūšių *E. variegatum* – dažniausias. Beržupio karjero rytinės

ekspozicijos šlaite dirvožemio drėgmės veiksnys labiau įtakoja induočių augalų rūšių pasiskirstymą (tame tarpe ir *E. variegatum*) nei dirvožemio pH reikšmė.

#### 4.4. Beržupio karjero dugno induočių augalų floristiniai kompleksai, ekogrupės ir *E. variegatum* dažnumas

Karjero dugne vyrauja *Salix purpurea*, *S. myrsinifolia*, *S. pentandra* L., *S. aurita* L. ir kt. Visi šie gluosniai šviesiniai, atsparūs šalčiams, drėgnų, durpingų arba smėlingų dirvožemių augalai (NAVASAITIS ir kt., 2003). Beveik visi minėtieji gluosniai (išskyrus *S. purpurea*) būdingi labiausiai mūsų krašte paplitusioms pelkinių gluosnynų *Salicetum pentandro-cinerea* (Almquist 1929) Passarge 1961 asociacijos bendrijoms (NAVASAITIS ir kt., 2003).



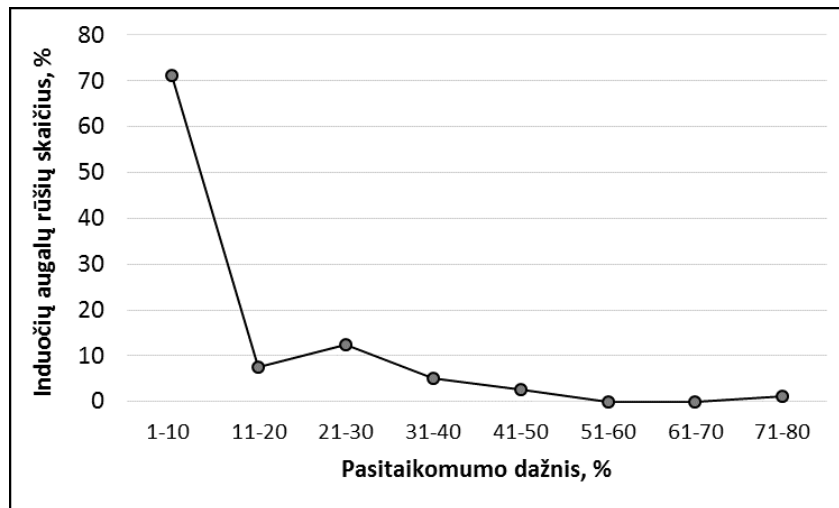
4.5 pav. Beržupio karjero dugne vyraujančių induočių augalų rūšių (dažnumas didesnis nei 10 %) floristinio komplekso sudėtis ir rūšių dažnumas

Beržupio karjero dugne identifikuotos 107 induočių augalų rūšys būdingos miškų, pievų, smėlynų, pelkių ir vandens telkinių buveinėms. Nustatant rūšių dažnumą maršrutiniu-taškiniu metodu 25 % induočių augalų rūšių nebuvo identifikuotos. Tokios induočių augalų rūšys yra itin retos karjero dugne. Karjero dugno floristiniame komplekse iš sumedėjusių augalų vyravo gluosniai

Karjero dugne tarp žolių vyravo *E. variegatum*, *Pyrola rotundifolia*, *Tussilago farfara* L., *Calamagrostis epigejos* ir kt. (4.5 pav.). Dėl susiformavusios augaviečių įvairovės karjero dugno induočių augalų rūšių floristinis kompleksas ganėtinai heterogeniškas. Lietuvoje *E. variegatum* būdingos natūralios kilmės augavietės yra šaltiniuotos pievos, pajūrio kopos ir pušynai (RASIMAVIČIUS, NAUJALIS, 2012). Tuo tarpu *Pyrola rotundifolia* yra pavėsingų apydrėgnių spygliuočių, lapuočių ar mišrių miškų augalas (PURVINAS, 1976). *Tussilago farfara* – šlapių dirvožemių augalas, tarpstantis upių ir upelių pakrantėse ar bergždynuose (LAZDAUSKAITĖ, 1980). *Calamagrostis epigejos* paprastai tarpsta upių salpų smėlynuose, pievose, kirtavietėse ir krūmynuose (NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ 1963; NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ ir kt., 2005). Visų minėtųjų induočių augalų rūšių, tarpstančių kartu su *E. variegatum*, augavietės, fitocenotinis prieraišumas ir ekologinės amplitudės ribos yra labia skirtingos. Tačiau dauguma jų yra drėgnų dirvožemių augalai, todėl Beržupio karjero dugne gali tarpti greta. Kai kurios induočių augalų rūšys, tokios kaip *Geum rivale*, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Valeriana officinalis* L. ir kt., auga tik karjero dugne.

Beržupio karjero dugne tarpstančių induočių augalų rūšių dažnumo kreivė rodo, kad daugiausiai (77 %) yra rūšių turinčių labai žemą pasitaikomumo rodiklį (nuo 1 iki 10 %) (4.6 pav.). Tai tokios induočių augalų rūšys kaip *Potentilla argentea*, *Geranium sylvaticum* L., *Parnassia palustris* ir kt. Dažniausias karjero dugne yra *Salix purpurea*, šio gluosnio pasitaikomumo rodiklis siekia 72 %. Tai ganėtinai tolygiai visame karjero dugne paplitęs induotis augalas, kuris paprastai tarpsta priesmėlio dirvožemiuose upių, ežerų, vandens kanalų krantuose, kur sudaro *Salicetea purpurea* Moor 1958 klasės karklynus (NAVASAITIS ir kt., 2003). *E. variegatum* karjero dugne yra antra

pagal dažnumą induočių augalų rūšis, kurios pasitaikomumo rodiklis siekia 45 %. Dažnokai *E. variegatum* karjero dugne suformuoja ištisus sąžalynus ar velėnos formos darinius, kurie kartais užima ganėtinai didelius plotus.



4.6 pav. Beržupio karjero dugno induočių augalų rūšių dažnumo kreivė

Pagal poreikį šviesai Beržupio karjero dugno floristiniame komplekse aiškiai išsiskiria (40 %) induočiai augalai būdingi vidutiniškai apšviestoms buveinėms (rodiklis 7) (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso tokios induočių augalų rūšys kaip *Prunella vulgaris* L., *Phleum pratense*, *Eupatorium cannabinum* ir kt. Taip pat vieną gausiausių ekogrupių sudaro induočiai augalai būdingi šviesioms buveinėms (rodiklis 8). Tai *Festuca pratensis* Huds., *Briza media* L., *Parnassia palustris* ir kt. Nedaug (7 %) karjero dugne induočių augalų prierašių labai šviesioms augavietėms (rodiklis 9): tai tokie induočiai augalai kaip *Carex rostrata* Stokes, *Melilotus albus*, *Oenothera biennis* ir kt. Mažiausiai (2 %) karjero dugne identifikuota indiferentinių šiam aplinkos veiksniai induočių augalų rūšių. Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Antoxanthum odoratum* ir *Melampyrum pratense*. Tyrimo metu nebuvo identifikuoti induočiai augalai tarpstantys nuo labai ūksmingų iki ūksmingų buveinių sąlygomis. Net 23-ų procentų induočių augalų ekologinė amplitudė pagal poreikį šviesai sutampa su tiriamojo *E. variegatum* asiūklio ekologinės

amplitudės ribomis. Todėl galime teigti, kad karjero dugne susiformavusios apšviestumo sąlygos yra ganėtinai palankios *E. variegatum* tarpti.

Karjero dugno floristiniame komplekse pagal poreikį šilumai vyrauja (48 %) indiferentiniai augalai (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *E. arvense*, *Picris hieracioides* L. ir kt. Taip pat viena gausiausių (17 %) karjero dugne ekogrupė, kuriai priskiriami vidutinio šilumo buveinėse (rodiklis 5) tarpstantys induočiai augalai. Šiai ekogrupei priklauso *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Dactylorhiza incarnata*, *Vicia cracca* L. ir kt. Pačios negausiausios karjero dugne (po 2 %) yra ekogrupės, kurioms priklauso induočiai augalai būdingi šiltoms (rodiklis 7) ir šaltoms buveinėms (rodiklis 3). Tyrimo metu neidentifikuoti induočiai augalai būdingi labai šaltoms ir tarpinę padėtį tarp labai šaltų ir šaltų užimančioms buveinėms. Taip pat nebuvo identifikuota induočių augalų būdingų labai šiltoms ir tarpinę padėtį tarp šiltų ir labai šiltų užimančioms buveinėms. Induočiai augalai, kurių poreikis šilumos režimui sutampa su *E. variegatum* ekologinės amplitudės ribomis, sudaro vos 2 % nuo bendro karjero dugno floristinio komplekso induočių augalų rūšių skaičiaus. Todėl galima teigti, kad karjero dugne susiformavusios šilumos režimo sąlygos nėra itin palankios *E. variegatum* tarpti.

Karjero dugne šviesai indiferentinių induočių augalų identifikuota tik 2 %, o indiferentiniai šilumai induočiai augalai sudaro net 48 %. Taigi galima teigti, kad induočių augalų rūšių sudėčiai ir pasiskirstymui Beržupio karjero dugne reikšmingesnis yra šviesos, o ne šilumos veiksnys.

Karjero dugno floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio drėgmei vyrauja (19 %) induočiai augalai tarpstantys tarp sausų ir vidutiniškai drėgnų dirvožemių sąlygomis (rodiklis 4) (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso *Lotus corniculatus*, *Euphrasia stricta*, *Pyrola media* Sw. ir kt. Taip pat viena gausiausių (15 %) ekogrupių, kuriai priskiriami induočiai augalai būdingi vidutiniškai drėgniems dirvožemiams (rodiklis 5). Taip pat 15 % karjero dugne sudaro indiferentiniai pagal poreikį dirvožemio drėgmei induočiai augalai. Tyrimo metu neidentifikuotos induočių augalų rūšys prierašios labai sausiems dirvožemiams.

Induočiai augalai, kurių poreikis dirvožemio drėgmei sutampa su *E. variegatum*, sudaro 7 % nuo bendro karjero dugno floristinio komplekso induočių augalų rūšių skaičiaus. Karjero dugne susiformavusios dirvožemio drėgmės sąlygos nėra itin palankios *E. variegatum* tarpti, tačiau jos yra gerokai palankesnės nei pietinės ar rytinės ekspozicijos šlaituose.

Pagal poreikį dirvožemio pH reikšmei karjero dugne vyravo (35 %) indiferentiniai induočiai augalai (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priskiriamos tokios augalų rūšys kaip *Geum rivale*, *Holcus lanatus*, *Potentilla anserina* L. ir kt. Taip pat viena gausiausių (15 %) ekogrupių, kuriai priskiriami induočiai augalai tarpstantys artimos neutraliai pH reikšmei dirvožemiuose (rodiklis 7). Po 10 % karjero dugne sudarė ekogrupės, kurioms priskiriami induočiai augalai būdingi rūgštiesiems, vidutinio rūgštingumo ir tarp artimų neutraliems ir šarminiams dirvožemiams, pastarajai priskiriamas ir *E. variegatum*. Tyrimo metu neidentifikuota šarminiams dirvožemiams būdingų induočių augalų.

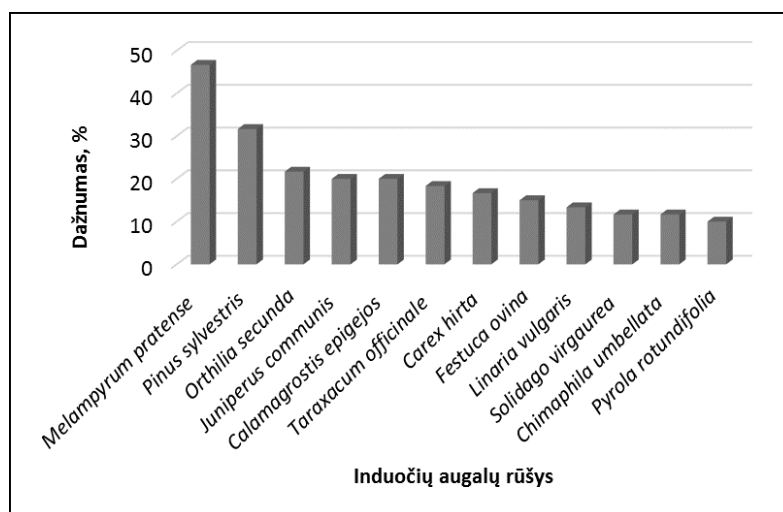
Dirvožemio drėgmės atžvilgiu indiferentinių induočių augalų rūšių karjero dugne identifikuota 15 %, o indiferentinių dirvožemio pH reikšmei – 35 %. Taigi, induočių augalų rūšių pasiskirstymui (tame tarpe ir *E. variegatum*) karjero dugne dirvožemio drėgmė yra svarbesnis aplinkos veiksnys nei dirvožemio pH reikšmė.

#### **4.5. Beržupio karjero vakarinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai ir ekogrupės**

Karjero vakarinės ekspozicijos šlaite identifikuota 51 induočių augalų rūšis. Tiriant jų dažnumą maršrutiniu-taškiniu metodu tik 2 % induočių augalų rūšių nebuvo identifikuotos. Tokios rūšys (*Arenaria serpyllifolia* L.) yra itin retos vakarinės ekspozicijos šlaite. Vakarinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse iš medžių vyravo užsodinta *Pinus sylvestris*, tarp žolių - *Melampyrum pratense*, *Orthilia secunda*, *Calamagrostis epigejos* ir kt. (4.7 pav.). Tokios induočių augalų rūšys kaip *Astragalus glycyphyllos* L., *Senecio jacobaea* L. ir kt. apskritai būdingos tik vakarinės ekspozicijos šlaitui.



Beržupio karjero vakarinės ekspozicijos šlaite tarpstančių induočių augalų rūšių dažnumo kreivė rodo, kad daugumai induočių augalų rūšių (80 %) nustatytas žemas pasitaikomumo rodiklis (1-10 %) (4.8 pav.). Dažniausiai pasitaikančių *Melampyrum pratense*, *Orthilia secunda* ir *Calamagrostis epigejos* pasitaikomumo rodikliai siekia 47, 22 ir 20 %, atitinkamai. Tai būdingos miškų buveinių, o *Calamagrostis epigejos* dar ir pievų bei smėlynų bendrijoms charakteringa induočių augalų rūšis. *E. variegatum* vakarinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuotas.

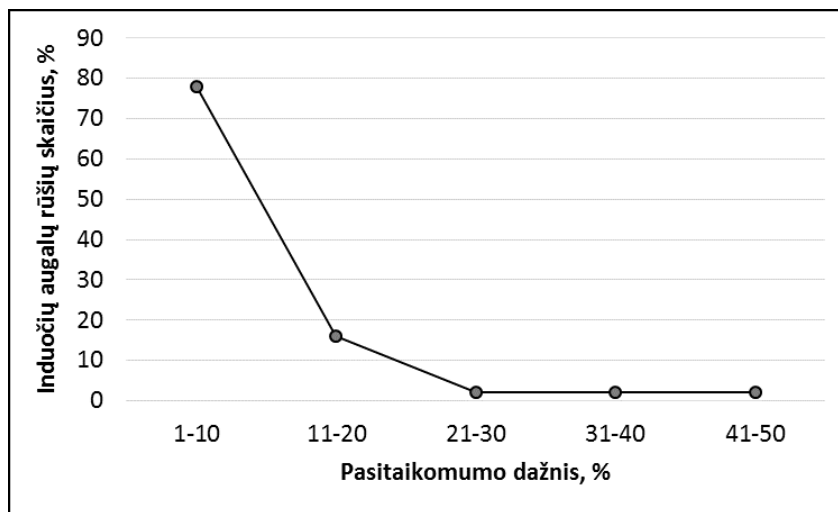


4.7 pav. Beržupio karjero vakarinės ekspozicijos šlaite vyraujančių induočių augalų rūšių (dažnumas didesnis nei 10 %) floristinio komplekso sudėtis ir rūšių dažnumas

Vakarinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį apšviestumui aiškiai išsiskiria dvi induočių augalų ekogrupės. Pirmąją – gausiausią (33 %), sudaro induočiai augalai tarpstantys vidutinio apšviestumo buveinėse (rodiklis 7) (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Calamagrostis epigejos*, *Carex hirta*, *Knautia arvensis* ir kt. Antra pagal gausumą (27 %) yra šviesių buveinių sąlygomis sąlygomis (rodiklis 8) tarpstančių induočių augalų ekogrupė, kuriai priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Linaria vulgaris*, *Juniperus communis*, *Leontodon hispidus* L. ir kt. Vakarinės ekspozicijos šlaite indiferentinės apšviestumui induočių augalų rūšys sudaro vos 2 %. Šios ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota ūksmingoms ir labai ūksmingoms buveinėms būdingų induočių augalų rūšių. Vakarinės

ekspozicijos šlaite susiformavusios apšviestumo sąlygos apskritai yra palankios *E. variegatum* tarpti.

Vakarinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį šilumai taip pat aiškiai išsiskiria dvi induočių augalų ekogrupės (4.11 pav.). Gausiausiaji (43 %) yra indiferentinių šilumai induočių augalų ekogrupė, kuriai priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Melampyrum pratense*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rumex acetosa* ir kt. Antroje vietoje pagal gausumą (33 %) yra ekogrupė, kuriai priskiriami induočiai augalai būdingi buveinėms su tarpiniu šiluminiu režimu tarp vidutinio šilumo ir šiltų sąlygų (rodiklis 6). Šiai ekogrupėi priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Chimaphila umbellata* (L.) W. P. C. Barton, *Astragalus glycyphyllos*, *Hypericum perforatum* ir kt. Vakarinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota induočių augalų rūšių prierašių šaltoms, labai šaltoms ir labai šiltoms buveinėms. Vakarinės ekspozicijos šlaite neidentifikuota nė viena induočių augalų rūšis, kurios ekologinis optimumas sutaptų su *E. variegatum*.



4.8 pav. Beržupio karjero vakarinės ekspozicijos šlaito induočių augalų rūšių dažnumo kreivė

Dėl didelio santykio skirtumo tarp indiferentinių apšviestumui ir šilumai induočių augalų rūšių skaičiaus galima teigti, kad vakarinės ekspozicijos šlaite induočių augalų rūšių pasiskirstymui reikšmingesnis yra šviesos, o ne šilumos veiksnys.

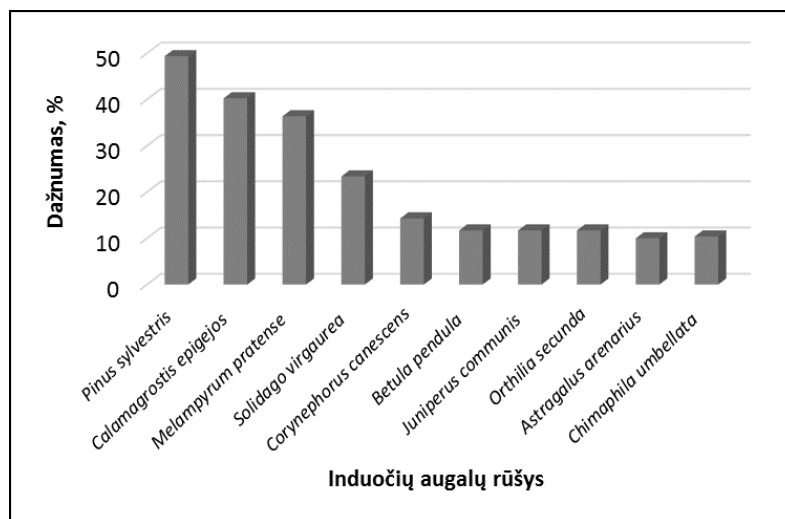
Vakarinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio drėgmei aiškiai išsiskiria dvi gausiausios induočių augalų grupės. Gausiausiaji (33 %) yra indiferentinių dirvožemio drėgmei induočių augalų ekogrupė (4.11 pav.), kuriai priklauso tokios induočių augalų rūšys kaip *Equisetum arvense*, *Betula pendula* Roth, *Solidago virgaurea* ir kt. Antrąją pagal gausumą (22 %) ekogrupę sudaro induočiai augalai būdingi drėgniems dirvožemiams (rodiklis 7). Šiai ekogrupei priskiriami tokie induočiai augalai kaip *Linaria vulgaris*, *Lotus corniculatus*, *Phragmites australis* ir kt. Vakarinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota šlapiems, labai šlapiems ir labai sausiems dirvožemiams būdingų induočių augalų rūšių. Šios ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota nė viena induočių augalų rūšis, kurios ekologinis optimumas sutaptų su *E. variegatum*.

Vakarinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio pH reikšmei gausiausios trys induočių augalų ekogrupės (4.11 pav.). Gausiausiąją (18 %) sudaro indiferentiniai dirvožemio pH reikšmei induočiai augalai. Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Equisetum arvense*, *Rumex acetosa*, *Cirsium arvense* ir kt. Antroje vietoje pagal gausumą (po 16 %) yra dvi ekogrupės, kurioms priskiriami induočiai augalai prieraišūs vidutiniškai rūgštiesiems ir esantiems tarp rūgščių ir vidutiniškai rūgščių dirvožemių (rodikliai 5 ir 4 atitinkamai). Šioms ekogrupėms priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Solidago virgaurea*, *Leontodon autumnalis* L., *Hieracium umbellatum* L. ir kt. Vakarinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota induočių augalų prieraišių labai rūgštiesiems ir tarp artimos neutraliai ir šarminei pH reikšmei (šiai ekogrupei priskiriamas ir *E. variegatum*) dirvožemiams.

Atlikta analizė rodo, kad vakarinės ekspozicijos šlaite indiferentinių dirvožemio drėgmei induočių augalų rūšių yra beveik du kartus daugiau nei indiferentinių dirvožemio pH reikšmei. Taigi, Beržupio karjero vakarinės ekspozicijos šlaite dirvožemio drėgmės koncentracija induočių augalų rūšių pasiskirstymui turi didesnę reikšmę nei dirvožemio pH reikšmė.

#### 4.6. Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaito induočių augalų floristiniai kompleksai ir ekogrupės

Karjero šiaurinės ekspozicijos šlaite identifikuota 35-ios induočių augalų rūšys. Tiriant jų dažnumą maršrutiniu-taškiniu metodu šiaurinės ekspozicijos šlaite 23 % induočių augalų rūšių nebuvo identifikuotos. Tokios induočių augalų rūšys (*Malus domestica* Borkh., *Populus gileadensis* Rouleau, *Holcus lanatus* ir kt.) šiaurinės ekspozicijos šlaite yra itin retos. Šio šlaito floristiniame komplekse iš medžių vyravo užsodinta *Pinus sylvestris* – 49 %. Tarp žolių vyravo *Calamagrostis epigejos*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea* ir kt. (4.9 pav.). Tokios induočių augalų rūšys kaip *Urtica dioica* L., *Populus gileadensis* ir *Malus domestica* apskritai būdingos tik šiaurinės ekspozicijos šlaitui.

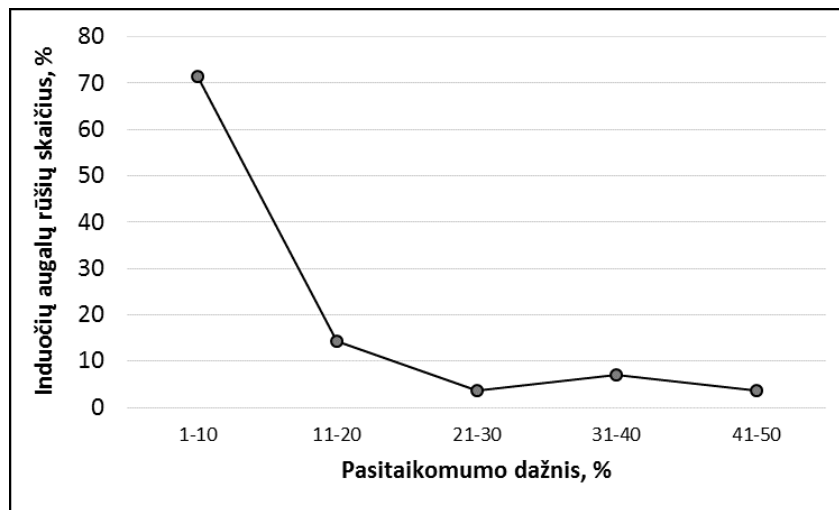


4.9 pav. Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaite vyraujančių induočių augalų rūšių (dažnumas didesnis nei 10 %) floristinio komplekso sudėtis ir rūšių dažnumas

Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaite tarpstančių induočių augalų rūšių dažnumo kreivė rodo, kad daugumai (79 %) induočių augalų rūšių nustatytas žemas pasitaikomumo rodiklis (1-10 %) (4.10 pav.). Dažniausių rūšių *Calamagrostis epigejos*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea* pasitaikomumo rodikliai siekia 40, 36 ir 23 %, atitinkamai. Tai miškų, pievų ir smėlynų buveinėms būdingos induočių augalų rūšys. *E. variegatum* šiaurinės ekspozicijos šlaite apskritai nebuvo identifikuotas.

Šiaurinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį šviesai gausumu (44 %) akivaizdžiai išsiskiria vidutinio šviesumo buveinėms (rodiklis 7) (4.11 pav.) prierašios induočių augalų rūšys. Šiai ekogrupei priskiriamos tokios induočių augalų rūšys kaip *Betula pendula*, *Verbascum nigrum*, *Thymus serpyllum* ir kt. Šiaurinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota induočių augalų rūšių prierašių ūksmingoms ir labai ūksmingoms buveinėms. Šiaurinės ekspozicijos šlaite 17 % induočių augalų rūšių ekologinis optimumas pagal šviesos veiksnį sutampa su *E. variegatum*.

Šiaurinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį šilumai gausiausia (56 %) ekogrupė, kuriai priskiriamos indiferentinės šilumai induočių augalų rūšys (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priklauso *Convallaria majalis* L., *Rubus idaeus* L., *Pyrola media* ir kt. Šiltoms (rodiklis 7) ir tarp šiltų ir labai šiltų buveinėms (rodiklis 8) būdingos induočių augalų rūšys sudarė vos po 3 %. Šios ekspozicijos šlaite neidentifikuota induočių augalų rūšių būdingų šaltoms, labai šaltoms ir labai šiltoms buveinėms. Šios ekspozicijos šlaite nebuvo užfiksuota nė vienos induočių augalų rūšies, kurios ekologinis optimumas pagal poreikį šilumai sutaptų su *E. variegatum*.



4.10 pav. Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaito induočių augalų rūšių dažnumo kreivė

Atlikta analizė rodo, kad šiaurinės ekspozicijos šlaite indiferentinių šilumai induočių augalų rūšių yra daugiau nei indiferentinių apšvietimui. Taigi,

Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaite apšvietimo faktorius induočių augalų rūšių pasiskirstymui turi didesnę reikšmę nei šilumos veiksnys.

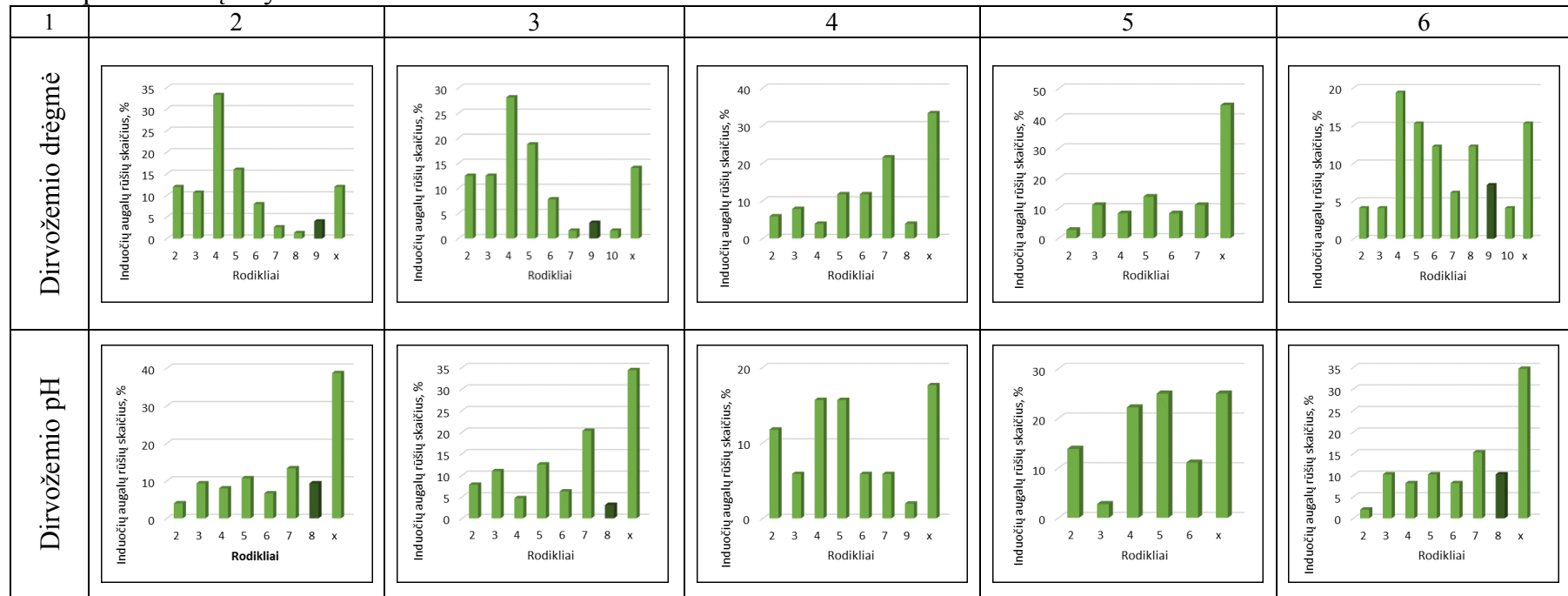
Šiaurinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio drėgmei vyrauja (44 %) indiferentinės induočių augalų rūšys (4.11 pav.). Šiai ekogrupei priskiriama *Pilosella officinarum*, *Carex hirta*, *Cirsium arvense* ir kt. Taip pat viena gausesnių (14 %) yra ekogrupė, kuriai priskiriamos vidutinio drėgnumo (rodiklis 5) dirvožemiams būdingos induočių augalų rūšys. Šiai ekogrupei priskiriamos *Pyrola rotundifolia*, *Artemisia campestris*, *Thymus serpyllum* ir kt. Šios ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota induočių augalų rūšių būdingų labai sausiems, labai šlapiems ir tarpiniams tarp drėgnų ir šlapių dirvožemiams. Šiaurinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota induočių augalų rūšių, kurių ekologinis optimumas pagal poreikį dirvožemio drėgmei sutaptų su *E. variegatum*.

Šiaurinės ekspozicijos šlaito floristiniame komplekse pagal poreikį dirvožemio pH reikšmei išsiskyrė trys ekogrupės. Dvi gausiausios buvo ekogrupės (po 25 %), kurioms priskiriami induočiai augalai būdingi vidutinio rūgštumo (rodiklis 5) dirvožemiams ir indiferentiniai šiam aplinkos veiksmui (4.11 pav.). Šioms ekogrupėms priskiriamos *Solidago virgaurea*, *Melampyrum pratense*, *Populus tremula* L. ir kt. Taip pat viena gausiausių ekogrupių (22 %), kuriai priskiriamos induočių augalų rūšys tarpstančios tarp rūgštaus ir vidutinio rūgštumo dirvožemiuose (rodiklis 4). Šiai ekogrupei priskiriama *Juniperus communis*, *Chimaphila umbellata*, *Hypericum perforatum* ir kt. Šiaurinės ekspozicijos šlaite nebuvo identifikuota induočių augalų rūšių augalų, kurių ekologinis optimumas pagal poreikį dirvožemio pH reikšmei sutaptų su *E. variegatum*.

Atlikta analizė rodo, kad šiaurinės ekspozicijos šlaite indiferentinių dirvožemio drėgmei induočių augalų rūšių yra daugiau (44 %) nei indiferentinių dirvožemio pH reikšmei (25 %). Taigi, Beržupio karjero šiaurinės ekspozicijos šlaite dirvožemio pH faktorius induočių augalų rūšių pasiskirstymui turi didesnę reikšmę nei dirvožemio drėgmė.

AF	Pietinės ekspozicijos šlaitas	Rytinės ekspozicijos šlaitas	Vakarinės ekspozicijos šlaitas	Šiaurinės ekspozicijos šlaitas	Dugnas
1	2	3	4	5	6
Šviesa	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>
	Temperatūra	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>	<p>Induočių augalų rūšių skaičius, %</p> <p>Rodikliai</p>

#### 4.11 paveikslo tęsinys



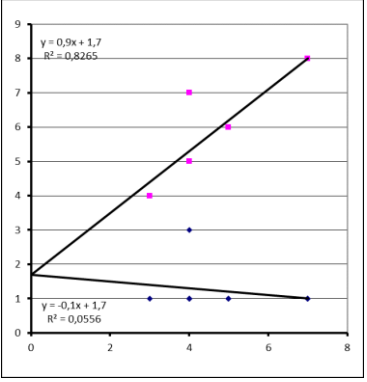
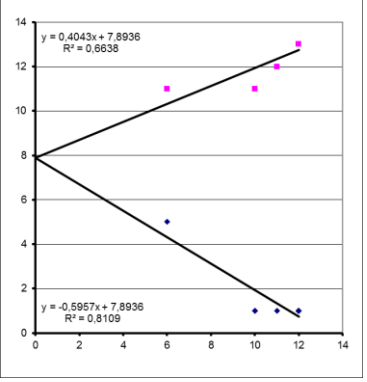
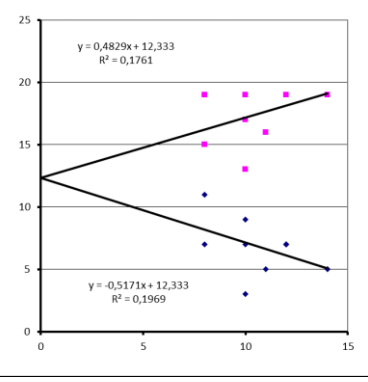
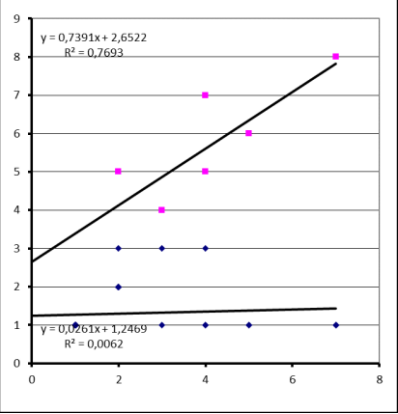
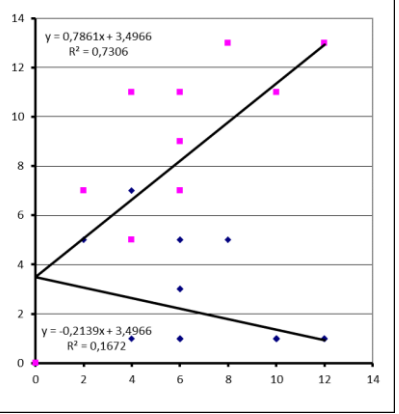
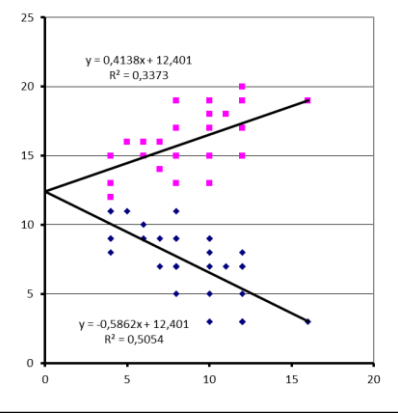
4.11 pav. Induočių augalų rūšių pasiskirstymas pagal poreikį aplinkos faktoriams. Tamsesne spalva pažymėta ekogrūpė kuriai priklauso *E. variegatum*. AF – aplinkos faktorius.

Šviesos rodikliai: 3 – ūksmingų; 4 – tarp 3 ir 5; 5 – vidutinio ūksmingumo; 6 – tarp 5 ir 7; 7 – vidutinio šviesumo; 8 – šviesių; 9 – labai šviesių buveinių augalai. Temperatūros rodikliai: 3 – šaltų buveinių augalai; 4 – tarp 3 ir 5; 5 – vidutinio šilumo; 6 – tarp 5 ir 7; 7 – šiltų; 8 – tarp 7 ir 9; 9 – labai šiltų buveinių augalai. Dirvožemio drėgmės rodikliai: 1 – labai sauso; 2 – tarp 1 ir 3; 3 – sauso; 4 – tarp 3 ir 5; 5 – vidutinio drėgnumo; 6 – tarp 5 ir 7; 7 – drėgno; 8 – tarp 7 ir 9; 9 – šlapio; 10 – labai šlapių, permainingo vandens lygio buveinių augalai. Dirvožemio pH rodikliai: 1 – labai rūgščios; 2 – tarp 1 ir 3; 3 – rūgščios; 4 – tarp 3 ir 5; 5 – vidutinio rūgštumo; 6 – tarp 5 ir 7; 7 – artimos neutraliai; 8 – tarp 7 ir 9; 9 – šarminės reakcijos dirvožemio augalai.

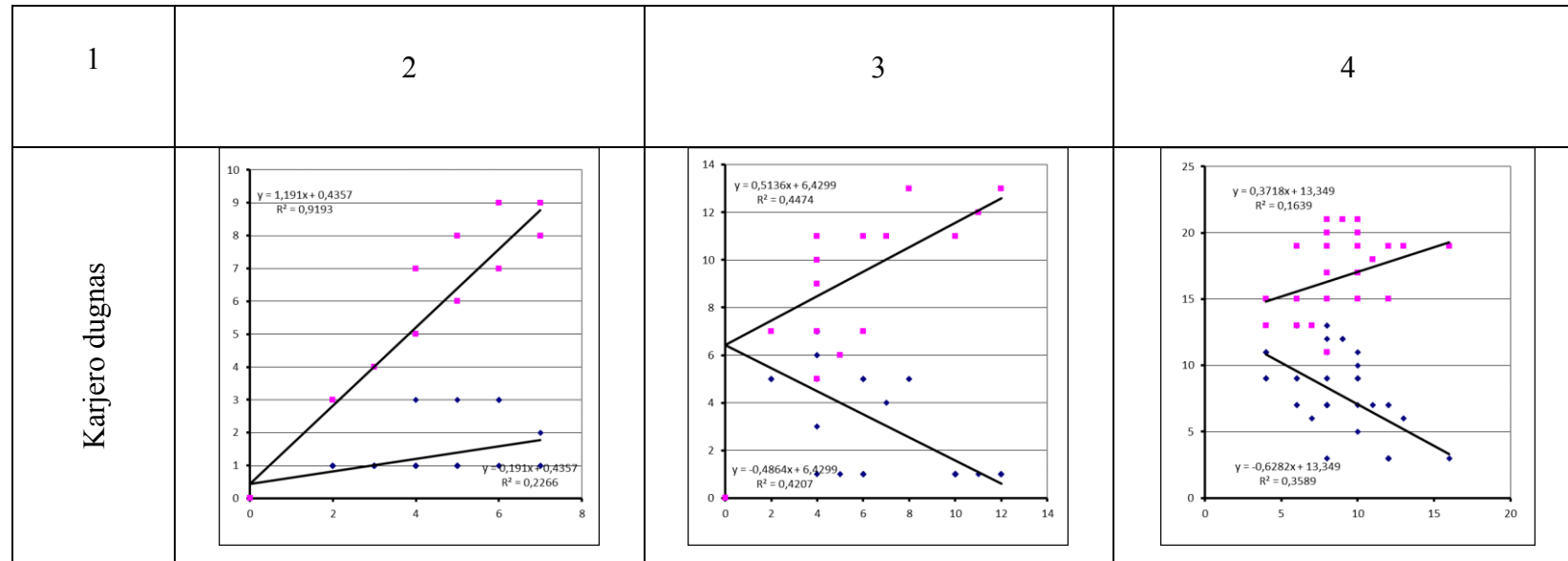


Karjero struktūrinė dalis	Apšvietimas	Dirvožemio reakingumas	Dirvožemio drėgnumas
1	2	3	4
Pietinės ekspozicijos šlaitas			
Rytinės ekspozicijos šlaitas			

4.12 paveikslo tęsinys

1	2	3	4
Vakarinės ekspozicijos šlaitas			
Šaurinės ekspozicijos šlaitas			

#### 4.12 paveikslo tęsinys



4.12 pav. Apibendrintos ekologinės sąlygos Beržupio karjero pietinės, rytinės, vakarinės ir šiaurinės ekspozicijos šlaituose bei karjero dugne. Absisių ir ordinačių ašyse – augalų ekologinės amplitudės maksimalios ir minimalios reikšmės.

#### 4.7. REZULTATŲ APIBENDRINIMAS

*E. variegatum* Beržupio karjere tarpsta kartu su miškų ir pievų buveinėms būdingais induočiais augalais. Savo natūralaus arealo ribose *E. variegatum* dažniausiai tarpsta aukštikalnių nuobirynuose, iš kalnų ištekančių upelių pakrantėse, paupiuose, šlapiose pievose, šarmingose žemapelkėse (GUINOCHE et al., 1973; BERG et al., 1990; ØLLGAARD, TIND, 1993).

Pagal poreikį šviesai *E. variegatum* – heliofitas, dažniausiai tarpstantis šviesiose, kartais vidutinio šviesumo augavietėse (ELLENBERG, 1974; ELLENBERG, LEUSCHNER, 2010; CIGANOV, 1983; LANDOLT, 1977; DIDUKH, 2011). Kai kurie autoriai nurodo, kad *E. variegatum* atvirų, šviesių buveinių indikatorinė rūšis (LANDOLT, 1977). Visame karjere vyrauja induočių augalų rūšys, būdingos vidutinio šviesumo ir šviesioms buveinėms. Taigi, susidariusios apšvietimo sąlygos atitinka literatūroje nurodomas *E. variegatum* ekologinės amplitudės ribas pagal poreikį šviesai. Panaudojus Baltarusijos mokslininkų sukurtą algoritmą, skirtą apibendrintai įvertinti buveinių ekologines sąlygas, paaiškėjo, kad apšviestumo sąlygos karjero šlaituose ir dugne praktiškai nesiskiria (4.12 pav.). Karjero šlaituose ateityje turėtų daugėti induočių augalų, pakenčiančių paunksmę, o karjero dugne – toleruojančių dalinį ir visišką pavėsį. Susiformavusios apšviestumo sąlygos visame Beržupio karjere atitinka *E. variegatum* ekologinio šviesos optimumo ribas. Todėl galime teikti, kad šis aplinkos veiksnys neapriboja tiriamojo asiūklio paplitimo Beržupio karjere.

Pagal poreikį šilumai *E. variegatum* yra šaltų buveinių induotis augalas, paplitęs nuo arktinių iki viduržemio pajūrio zonų (CIGANOV, 1983; ELLENBERG, LEUSCHNER, 2010). Kai kurie autoriai *E. variegatum* priskiria hiperkriofitams (galintiems tarpti aplinkoje temperatūra nukrenta iki  $-34^{\circ}\text{C}$ ), bet dauguma – hemikriofitams (tarpsta buveinėse, kur šilumos režimas kinta nuo  $-6$  iki  $-2^{\circ}\text{C}$ ) (DIDUKH, 2011). Šilumos režimo sąlygos Beržupio karjere neatitinka literatūroje nurodomų *E. variegatum* ekologinės amplitudės ribų. Visame Beržupio karjere vyrauja induočiai augalai, būdingi šiltoms ir vidutinio šilumo buveinėms. *E. variegatum* – vienintelis karjero šlaituose tarpstantis induotis augalas prieraišus

šaltoms buveinėms. Vienintelės *Picea abies* – diagnozuotos karjero dugne, ekologinio optimumo ribos pagal poreikį šilumai sutampa su *E. variegatum*, tačiau jos dažnumo koeficientas karjere siekia vos 4 %, kai tuo tarpu asiūklio – 45 %. Atlikta analizė rodo, kad šviesos veiksnys induočių augalų rūšių pasiskirstymui Beržupio karjere turi didesnę reikšmę nei šiluma.

Pagal poreikį dirvožemio drėgmei *E. variegatum* priskiriamas šlapių dirvožemių augalams (LANDOLT, 1977; ELLENBERG, LEUSCHNER 2010). *E. variegatum* ekologinės amplitudės vienas iš minimumo taškų yra tarp submezofitų ir mezofitų, kitas – sutampa su perhigrofitų ekogrupe (DIDUKH, 2011). Dar, literatūroje nurodoma, kad vienas iš *E. variegatum* ekologinio „minimumo“ taškų yra sausi, ganėtinai retai drėkinami (dirvožemis sudrėkinamas nuo 7,5 iki 10 cm gylio) ir vidutiniškai drėkinami (dirvožemis sudrėkinamas nuo 10 iki 15 cm gylio) dirvožemiai, kitas – kai dirvožemiai sudrėksta maksimaliai iki 33 cm gylio (DIDUKH, 2011). Pietinės ir rytinės ekspozicijos šlaituose induočiai augalai, kurių ekologinis optimumas pagal poreikį dirvožemio drėgmei sutampa su tiriamosios rūšies ekologiniu optimumu, sudarė nuo 4 iki 3 %. Karjero dugne šis rodiklis padidėjo iki 7 %, o *E. variegatum* pasitaikomumo rodiklis pasiekė 45 %, t.y. daugiau nei du kartus didesnis lyginant su karjero šlaitais. Įdomus faktas, kad šiaurinės ir vakarinės ekspozicijos šlaituose, kuriuose apskritai nebuvo identifikuotas *E. variegatum*, vyrauja induočiai augalai, prieraišūs vidutiniškai drėgniems ir drėgniems dirvožemiams (4.11 pav.). Tokį tiriamojo asiūklio pasiskirstymą greičiausiai lemia konkurencija su kitais augalais ir kokie nors kiti aplinkos veiksniai. Tačiau manome, kad dirvožemio drėgnumas – vienas iš svarbiausių aplinkos veiksnių, nulėmusių tokį žymų tiriamojo asiūklio pasitaikomumo rodiklio skirtumą. Juolab, kad karjero šlaituose vyrauja sausieji miškai ir pievos būdingas, vegetacijos sezono metu beveik nekintantis hidrologinis dirvožemio režimas. Tuo tarpu karjero dugne hidrologinis režimas svyruoja nuo sausoms pievoms ir miškams būdingo iki šlapioms pievoms bei šlapiems miškams būdingo dirvožemio drėgnumo (4.12 pav.). Karjero dugno dirvožemiai yra pastoviai arba pakankamai pastoviai drėgni (4.12 pav.). Po gausesnių kritulių perteklinis

drėgmės kiekis karjero dugne susikaupia vagose, o jų keterose dirvožemiai išlieka sauseni. Be to papildomas drėgmės kiekis į karjero dugną lietuvi lyjant ir sniegui tirpstant patenka nuo karjero šlaitų. Apie karjero dugne susiformavusias nevienodas dirvožemio drėgnumo sąlygas patvirtina ir indiferentinių rūšių gausa šio aplinkos veiksnio atžvilgiu. Kiekvieno aplinkos veiksnio reikšmė, priartėjusi prie augalo ekologinės amplitudės minimalios reikšmės, įtakoja konkrečios augalo rūšies paplitimą (TETERJUK, 2000). Būtent karjero dugno vagose vyraujantys drėgni dirvožemiai ir nulemia ištisinių *E. variegatum* sąžalynų susiformavimą.

Pagal poreikį dirvožemio pH *E. variegatum* tarpsta tarp artimų neutraliems ir šarminiams dirvožemiams (LANDOLT, 1977; ELLENBERG, LEUSCHNER, 2010) ar nuo silpnai rūgščių iki šarminių dirvožemių sąlygomis (CIGANOV, 1983). Induočiai augalai, kurių poreikis dirvožemio pH reikšmei sutampa su tiriamojo asiūklio poreikiu, pietinės ekspozicijos šlaite sudaro 9 %, rytinės 3 %, karjero dugne – 10 %. Kuo aukštesnis *E. variegatum* dažnumo rodiklis, tuo didesnės dalies induočių augalų ekologinis optimumas dirvožemio pH reikšmės atžvilgiu sutampa su tiriamojo asiūklio ekologiniu optimumu. Karjero pietinės ir rytinės ekspozicijos šlaitams būdingi silpnai rūgštūs, neutralūs dirvožemiai (4.12 pav.). Šiuo atveju vyraujantis dirvožemio rūgštingumo rodiklis yra artimas *E. variegatum* ekologinės amplitudės „minimumui“. Šiaurinės ir vakarinės ekspozicijos šlaituose, kuriuose nebuvo identifikuotas tiriamasis asiūklis, vyrauja vidutiniškai rūgštiesiems dirvožemiams prieraišūs induočiai augalai (4.11 pav.). Algoritmo duomenys rodo, kad šiaurinės ekspozicijos šlaite dirvožemio pH kinta nuo silpnai rūgštaus iki rūgštaus (4.12 pav.). Tuo tarpu karjero dugne vyrauja rūgštūs ir silpnai rūgštūs dirvožemiai. Ukrainos mokslininkai (DIDUKH, 2011) nurodo, kad *E. variegatum* gali tarpti kaip subacidofilas (dirvožemio pH 5,5-6,5), tačiau jo negalima vadinti bazofilu, kadangi netarpsta dirvožemiuose, kurių pH viršija 7,7. Tačiau CIGANOV (1983) nurodo, kad *E. variegatum* tarpsta esant 7,2-8 dirvožemio pH. Taigi, remiantis šiais dviem autoriais, tampa akivaizdu, kad *E. variegatum* paplitimą Beržupio karjere riboja dirvožemio rūgštingumas, kadangi tai yra vienas iš ekologinės amplitudės minimumo taškų.

Vakarinės ir šiaurinės ekspozicijos šlaituose nebuvo identifikuota induočių augalų, kurių ekologinės ribos šilumos, dirvožemio drėgmės ir pH reikšmės atžvilgiu sutaptų su *E. variegatum*. Karjero dugne nustatytas aukščiausias *E. variegatum* dažnumo rodiklis – 45 %, būtent čia ir yra daugiausia induočių augalų rūšių, kurių ekologinės amplitudės ribos pagal poreikį dirvožemio drėgmei ir pH reikšmei (atitinkamai 7 ir 10 %) sutampa su *E. variegatum*. Todėl manome, kad *E. variegatum* paplitimą Beržupio karjere sąlygoja dirvožemio drėgnumas ir rūgštingumas. *E. variegatum* Beržupio karjero pietinės ekspozicijos šlaite tarpsta kartu su tipiniais kserofitais. Todėl galime teigti, kad tiriamojo asiūklio ekologinės ribos karjere dirvožemio drėgmės atžvilgiu yra išsiplėtusios.

## 5. *EQUISETUM VARIEGATUM* POPULIACIJŲ STRUKTŪRA

Šiame skyriuje pateikiami duomenys apie *E. variegatum* populiacijų struktūrą. Pradžioje išdėstomi teoriniai populiacijos struktūros elemento ir statistinio vieneto išskyrimo aspektai. Naudojant literatūros ir tyrimų metu sukauptus duomenis analizuojami *E. variegatum* klonų, parcialinio kero ir sąžalyno formavimosi procesai. Vėliau pateikiamos mūsų išskirtos *E. variegatum* parcialinio kero biologinio amžiaus grupės. Populiacijų struktūros analizės pagrindas – *E. variegatum* parcialinių kerų įvairovė pagal ūglių tipus, jų skaičių ir aukštį. Taip pat *E. variegatum* populiacijų struktūrai analizuoti naudoti parcialinių kerų ir ūglių tankio duomenys.

### 5.1. *E. variegatum* populiacijų sandaros elementai

*E. variegatum* yra klonus sudarantis asiūklis. Augalų geba suformuoti klonus, t.y. vegetatyviškai produkuoti savarankiškus palikuonis, laikomas itin svarbia adaptacija tarpstant rūšiai nevisai palankiomis aplinkos sąlygomis (KLIMEŠOVÁ et al., 2011). Augalų grupavimas pagal lengviau ar sunkiau tarpusavyje atskiriamas augimo formas, pagal skirtingus ekobiomorfologinius kriterijus yra sena botanikų tradicija (SEREBRJAKOV, 1962, 1964). Viena problemų su kuria susiduria augalų populiacijų struktūrą analizuojantys tyrėjai – elementariojo populiacijos sandaros vieneto išskyrimas ir kloninio augimo formos nustatymas. Todėl visai neseniai buvo sukurta vieninga Centro Europos augalų kloninio augimo formų nustatymo sistema, kuri šiuo metu vis dažniau taikoma praktikoje (KLIMEŠOVÁ, KLIMEŠ, 2008; KLIMEŠOVÁ et al., 2011; KLIMEŠOVÁ et al., 2012). Mes savo darbe elementariuoju populiacijos sandaros vienetu pasirinkome parcialinį kerą. Šiuo atveju parcialinis keras – vieningas augalo poveikio aplinkai centras, kurio ribos aplinkai sutampa su elementariu fitogeniniu lauku. Parcialinius kerus taip pat galima įvardinti kaip augalo įsitvirtinimo substrate centrus. Tinkamai pasirinktas elementarusis populiacijos sandaros vienetas suteikia galimybę analizuoti ne tik augalų morfogenezės, bet ir jų populiacijų dinamikos procesus. Vakarų Europos botanikai augalų



parcialinius kerus paprastai vadina rametais. Tiriant rametų morfogenezę galima nustatyti santykinę geneto amžių bei atrasti sąsajas tarp rametų ir klonų raidos eigos (FALINSKA, 1998).

Augalų populiacijų sandaros elementų pobūdis labai priklauso nuo konkretaus augalo gyvenimo formos (NAUJALIS, 1992). Kaip jau rašėme 1 skyriuje, vieningos nuomonės tarp botanikų apie *E. variegatum* gyvenimo formą nėra. Mes manome, kad *E. variegatum* yra ilgašakniastiebinis geofitas, kadangi šio asiūklio atsinaujinimo pumpurai susiformuoja ant šakniastiebių, kurie driekiasi dirvožemyje (10) 15-25 cm gylyje. Augalo gyvenimo formos tikslus įvardijimas yra labai svarbus, kadangi būtent ši savybė nulemia ne tik augalų populiacijų struktūros ir dinamikos pobūdį, bet ir apsprendžia jų ekologinių adaptacijų specifiką (ZAUGOL'NOVA, 1991). *E. variegatum* gyvenimo formos tikslesnį nustatymą apsunkina šiam asiūkliui būdingas aiškus policentriškumas. Policentriniams augalams būdinga keletas aiškiai susiformavusių ūglių mikrogrupių (šiuo atveju tai parcialiniai kerai arba jų santalkos). *E. variegatum* parcialiniai kerai tarpusavyje susijungę komunikaciniais saitais – šakniastiebiais. Aiškus *E. variegatum* policentriškumas išryškėja parcialinių kerų fitogeninių laukų ribų nesusiliejamumo atvejais. Iš kitos pusės, *E. variegatum*, kaip ir daugumai tokio tipo gyvenimo formos augalų, būdinga dalinė ar pilna specializuota morfologinė dezintegracija. Tai irgi apsunkina *E. variegatum* gyvenimo formos apibūdinimą. Morfologinė dezintegracija yra procesas, kurio metu augalo individo ribose susiformuoja aiškūs struktūriniai elementai, gebantys savarankiškai egzistuoti ir vystytis (SMIRNOVA, 1976). *E. variegatum* santalkose sudėtinių dalių autonomiškumas vyrauja prieš morfologinį vientisumą su būdinga aiškiai išreikšta morfologine dezintegracija. Aiškūs policentrinio augalo pavieniai centrai ir yra parcialiniai kerai. Jie yra ir elementarieji *E. variegatum* populiacijos struktūros elementai, tuo pačiu jie yra ir statistiniai vienetai. Pagrindiniai *E. variegatum* parcialinio kero sandaros elementai yra sterilūs ūgliai, fertilūs ūgliai, neaiškaus biologinio statuso ūgliai, senatviniai ūgliai, pumpurai, ortotropiniai šakniastiebiai ir šaknys. Svarbią

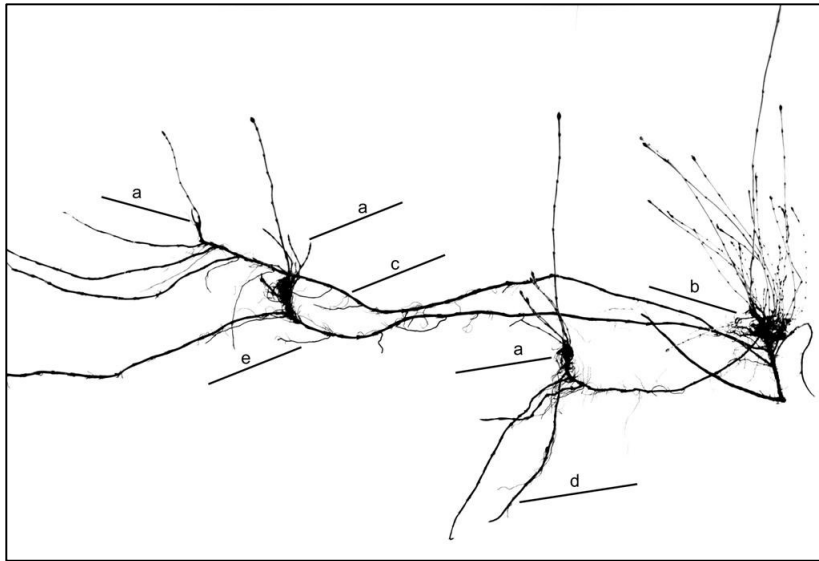
diagnostinę reikšmę analizuojant parcialinių kerų sandarą turi buvusių ūglių vietoje atsiradę randai.

## **5.2. *E. variegatum* klonai**

*E. variegatum* klonų erdvinė struktūra yra difuzinio tipo. Kloną sudaro genetasis su visų kartų rametais. Dėl nuolatinio naujų parcialinių kerų susidarymo nustatyti tiksliai *E. variegatum* klonų ribas praktiškai neįmanoma. *E. variegatum* klonų ribų nustatymą ypač apsunkina partikuliacijos procesai. Savo darbe partikuliacijos reiškinį traktuojame plačiąja prasme. Partikuliacija (DAGYS, 1965) – augalo vegetatyvinio kūno dalijimasis į atskiras, gyvybingas dalis (partikulas) procesas. Tai ypatinga augalų vegetatyvinės plėtros forma. Šio proceso metu vyksta šakniastiebių dalijimasis ir naujų klonų formavimasis (VASIL'EV et al., 1988). Ilgašakniastiebių augalų vegetatyviniui skilimui apibūdinti siūloma netgi vartoti specialų parceliacijos terminą (ŽMYLEV, 2002). Partikuliacijos (parceliacijos) proceso metu individas kaip fiziškai vieninga struktūra ne žūsta, o dalijasi į keletą savarankiškų individų, *E. variegatum* atveju klonų. Tokiu būdu vienas individas gali egzistuoti šimtmečius. Kloninis augalų augimas apskritai yra dažnas reiškinys, kuriam būdinga santykinai savarankiškų rametų gausa. Būtent vykstant rametų plėtrai genetasis plečia savo ribas (HARPER, 2010). Klonai fiziologiškai yra atskiri dariniai galintys egzistuoti nepriklausomai vienas nuo kito (COOK, 1984). Kloninių augalų genotipe tipiniu atveju pasireiškia labai didelis įvairių požymių plastiškumas, o fenotipinių požymių ekspresiją įtakoja aplinkos sąlygos (KROON, 1990).

Pagal Rytų Europos mokslininkų sukurtą kloninių augalų formų sistemą (SMIRNOVA, KAGARLICKAJA, 1972) *E. variegatum* augalų formuojami klonai turėtų būti priskiriami penktam klonų raidos tipui: tokiems augalų klonams būdinga difuzinė struktūra ir spartus (gilus) nuolatinis atsinaujinimas. Pagal naujesnę standartizuotą sistemą, skirtą nustatyti augalo kloninio augimo formą (KLIMEŠOVÁ et al., 2011), *E. variegatum* turėtų priklausyti *Biebersteinia odorata* tipui. Pagrindiniai *E. variegatum* klonų sandaros elementai yra

parcialiniai kerai, šakniastiebiai ir šaknys (5.1 pav.). *E. variegatum* klonai tyrimo vietose dažnai yra sąžalynų pavidalo.



5.1 pav. Difuzinio *E. variegatum* klonų fragmentas (a – parcialinis kerai; b – parcialinių kerų santalka; c – ankstesnių metų šakniastiebis; d – pirmų metų šakniastiebis; e – šaknys)

### 5.3. *E. variegatum* parcialinio kero ir sąžalyno formavimasis

Parcialiniai kerai yra pagrindiniai *E. variegatum* klonų sandaros elementai. Tyrimų eigoje buvo nustatytos svarbiausios *E. variegatum* parcialinio kero ir sąžalyno formavimosi fazės (5.2 pav.), kurių pagrindu atlikta šio asiūklio populiacijų struktūros analizė.

#### Ūglio formavimosi fazė (5.2 pav. A)

*E. variegatum* parcialinio kero formavimasis prasideda nuo pirminio ūglio atsiradimo iš gametofito archegonės pilvelyje esančios apvaisintos kiaušialąstės. Pradžioje iš zigotos atsiranda gemalinė dvipolė ašis. Apatiniame ašies gale susiformuoja pirminė šaknelė, o viršutiniame – daug gemalinių lapelių menturių (FILIN, 1990). Pačio pirminio ūglio atsiradimą nulemia apikalinės meristemos apsaugotos pirmine lapamakšte funkcionavimas. Iš zigotos pirminis *E. variegatum* ūglys su pirmine lapamakšte susidaro maždaug per dvi savaites (KORČAGINA, 2001). Mūsų tyrimų metu *E. variegatum* pirminiai iš zigotos išaugę ūgliai nebuvo rasti.

### **Ūglio augimo ir brendimo fazė (5.2 pav. B).**

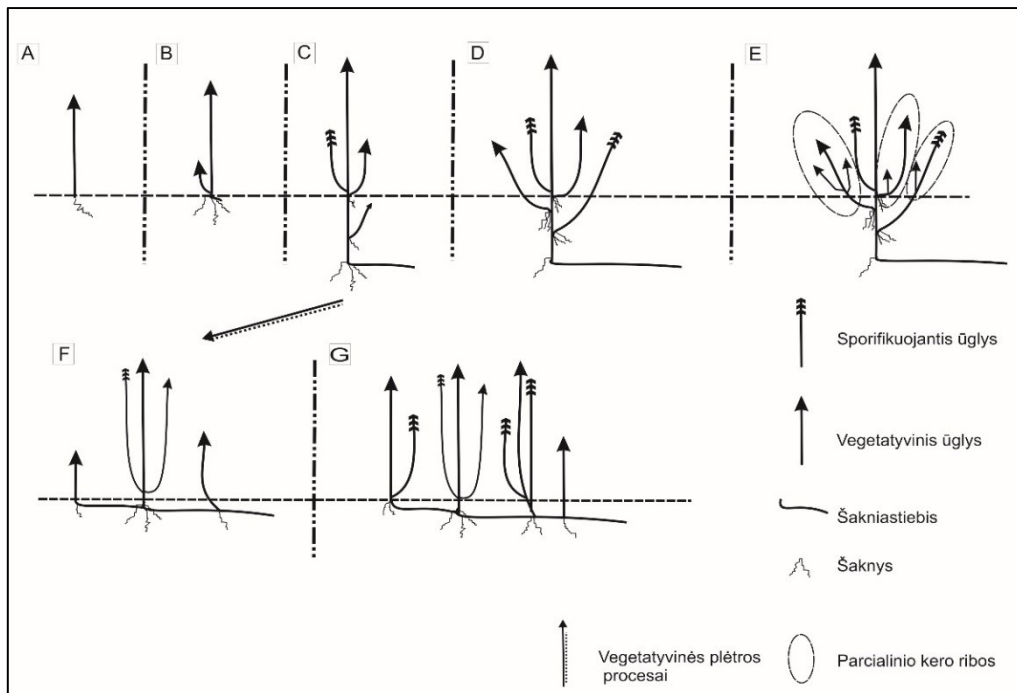
Šios *E. variegatum* ūglio raidos fazės pradžia – pirminės lapamakštės atsiradimas, pabaiga – viršutinių metamerų netektis. Pirminio ūglio paskirtį ir funkcijas nulemia aplinkos pobūdis: iš aerosferoje esančio ūglio formuojasi parcialinis antžeminis kerai, o iš pedosferoje esančio ūglio atsiranda šakniastiebis su antrinės kilmės šaknimis. *E. variegatum* šakniastiebiai epigeogeniniai (VASIL'EV et al., 1988).

**Pirminio parcialinio kero formavimosi fazė (5.2 pav. C, D).** Ši fazė trunka nuo antros eilės ūglio išaugimo iki vegetatyvinio pumpuro susiformavimo ant antros eilės ūglio. Iš prie pirminio ūglio pamate esančio vegetatyvinio pumpuro išauga antros eilės ūglys. Taip pradeda formotis parcialinis kerai. Kiekvienas naujai susiformavęs ūglys turi savas šaknis, tačiau asiūkliams būdingų kanalų sistema bendra. Pirminiam parcialiniam kerui priklauso visi nuo ortotropinės orientacijos šakniastiebio atsišakojantys ūgliai (tačiau dar nešakoti). *E. variegatum* parcialinį kerą sudaro monomorfiniai ūgliai, t. y. tas pats ūglys atlieka ir sporifikacijos, ir fotosintezės funkcijas. Parcialiniai kerai, arba rametai, yra svarbiausios antžeminės *E. variegatum* klonų struktūros, kurioms būdingas santykinis biologinis savarankiškumas.

**Antrinių parcialinių kerų bei jų sąžalynų formavimosi fazė (5.2 pav. E).** Antrinių parcialinių kerų susidarymas susijęs su požeminių šakniastiebių augimo orientacijos pokyčiais. Nuo plagiotropinės orientacijos šakniastiebio atsišakoja simpodiška šakoti ortotropinės orientacijos šakniastiebiai su žymiai trumpesniais tarpubambliais. Būtent iš ortotropinių šakniastiebių dirvos paviršiuje išauga fotosintetinantys antžeminiai ūgliai. Vėliau tokių antžeminių ūglių pamatinėse dalyse atsiranda pumpurai, iš kurių išauga nauji ūgliai, taip susidaro antriniai parcialiniai kerai. Dėl ortotropinių šakniastiebių intensyvaus šakojimosi dirvožemio paviršiuje naujų antžeminių ūglių, o vėliau ir parcialinių kerų formavimasis gali vykti labai intensyviai. Dėl to šalia vieno parcialinių kerų pradeda atsirasti nauji parcialiniai kerai. Taip susiformuoja tankus požeminių šakniastiebių tinklas ir antžeminių parcialinių kerų santalkos (5.2 E, G pav.). Dėl intensyvaus šakniastiebių šakojimosi ir jų erdvinio persidengimo aerosferoje

gali susiformuoti tankūs, dažnokai monodominantiniai *E. variegatum* parcialinių kerų sąžalynai, panašūs į velėnos tipo darinius.

Įvykus parcialiacijai arba mechaniškai (graužikams ar stambiems kanopiniams) nutraukus šakniastiebius, parcialiniai kerai ar jų sąžalynai geba egzistuoti savarankiškai ir tokiu būdu susiformuoja klonai (5.2 F pav). Taigi, iš vieno geneto palaiapsniui gali susiformuoti daugybė *E. variegatum* klonų.



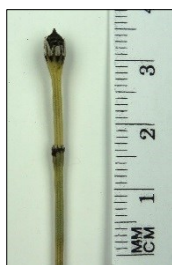
5.2 pav. *E. variegatum* parcialinio kero ir sąžalyno formavimosi schema. A – ūglio formavimosi fazė; B – brendimo fazė; C, D – pirminio parcialinio kero formavimosi fazė; E – antrinių parcialinių kerų ir sąžalyno formavimosi fazė; F, G – klonų susidarymas

#### 5.4. *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės

*E. variegatum* parcialiniams kerams būdinga raida nuo pirminio parcialinio kero ūglio atsiradimo iki viso parcialinio kero sunykimo. Absoliuti dauguma *E. variegatum* parcialinių kerų yra antriniai, t.y. vegetatyvinės kilmės. Tačiau jų visų raida yra ganėtinai analogiška. Apskritai, kalbėti apie parcialinio kero raidą ganėtinai sudėtinga, kadangi nėra atlikta jokių konkrečių tyrimų skirtų šių augalų parcialinių kerų analizei. Tik užsimenama, kad *E. variegatum* parcialinių

kerų biologinio amžiaus grupių įvairovė turėtų būti analogiška su *E. hyemale* (NAUJALIS, 1995). Mūsų išskirtos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinės brandos amžiaus grupės buvo nustatomos pagal antžeminius ir požeminius parcialinių kerų požymius. Pagrindiniai parcialinio kero antžeminės dalies požymiai – ūglio biologinės funkcijos tipas ir ūglių skaičius. Remiantis biologine ūglių funkcija išskyrėme šiuos *E. variegatum* ūglių tipus:

- 1) fertilūs – su sporinėmis varputėmis ūgliai (5.3 pav.);
- 2) sterilūs – be sporinių varpučių ūgliai, kurių viršūnė yra smailaus kūgio, apgaubto sutankėjusių makščių dantelių, pavidalo (5.4 pav.);



5.3 pav.  
Fertilus *E. variegatum*  
ūglis



5.4 pav. Sterilus  
*E. variegatum*  
ūglis



5.5 pav. Neaiškaus  
biologinio statuso  
*E. variegatum* ūglis



5.6 pav. Senatvinio  
tipo *E. variegatum*  
ūgliai

3) neaiškaus biologinio statuso – pagal išlikusius požymius neįmanoma nustatyti tokių ūglių fertilumo arba sterilumo (5.5 pav.). Pirmieji pradeda nykti jauniausieji ūglio viršūniniai tarpubambliai ir bambliai. Senesni ūgliai yra netekę daugiau metamerų (tarpubamblių su bambliais). Tokie ūgliai yra praradę savo svarbiausius diagnostinius požymius, pagal kuriuos būtų galima juos priskirti fertilių ar sterilių ūglių tipui. Šiam tipui faktiškai priskiriami ir senatviniai ūgliai;

4) senatvinio tipo – ūgliai su išlikusiais apatiniais 2 ar 3 tarpubambliais (5.6 pav.).

*E. variegatum* parcialinių kerų požeminės sferos biologinio brandos amžiaus pagrindiniai diagnostiniai požymiai yra randai ir pumpurai.

Randai – visiškai sunykus antžemeinei ūglio daliai parcialiniame kere lieka randai – buvusių ūglių pėdsakai. Daugeliu atvejų tai pirmoji lapamakštė, susiformavusi pradėjus šakotis ūgliui, kartais lieka keletas pirmųjų tarpubamblių (5.7 pav.). Tai viena iš papildomų morfologinių parcialinio kero struktūrų leidžiančių spręsti apie parcialinio kero biologinę brandą.

Pumpurai – miegantys požeminiai ūglių atsinaujinimo pumpurai (5.8 pav.); pumpurų į šią analizę neįtraukėme, nes kol kas nėra išaiškintos visos jų biologinės funkcijos.



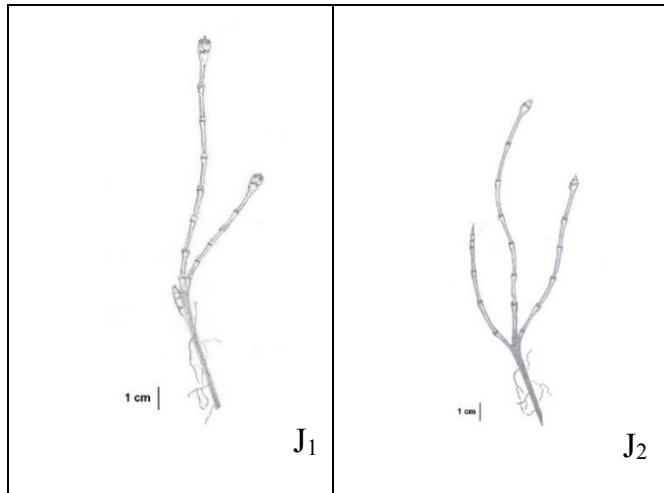
5.7 pav. *E. variegatum* ūglių likučiai, randai



5.8 pav. Pumpuras ant *E. variegatum* šakniastiebio

Formuojantis parcialiniam kerui, kinta jį sudarančių ūglių tipų proporcijos, atsiranda randų. Pagal tai galima spręsti apie parcialinio kero išsivystymo lygį ir tolimesnę jo formavimosi eigą. Mūsų išskirtos *E. variegatum* parcialinio kero biologinio amžiaus grupės pagrįstos skirtingo tipo ūglių vyravimu parcialiniame kere ir randų proporcine dalimi nuo ūglių skaičiaus parcialiniame kere. Tuo remdamiesi išskyrėme keturias *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus (brandos) grupes:

**J – jaunatvinė parcialinių kerų biologinio amžiaus grupė.** Šiai grupei priskiriami neturintys randų parcialiniai kerai. Pusę arba daugiau ( $\geq 50\%$ ) parcialinio kero sudaro fertilūs ir (arba) sterilūs ūgliai (5.9 pav.). Išskiriami du šios grupės tarpsniai:

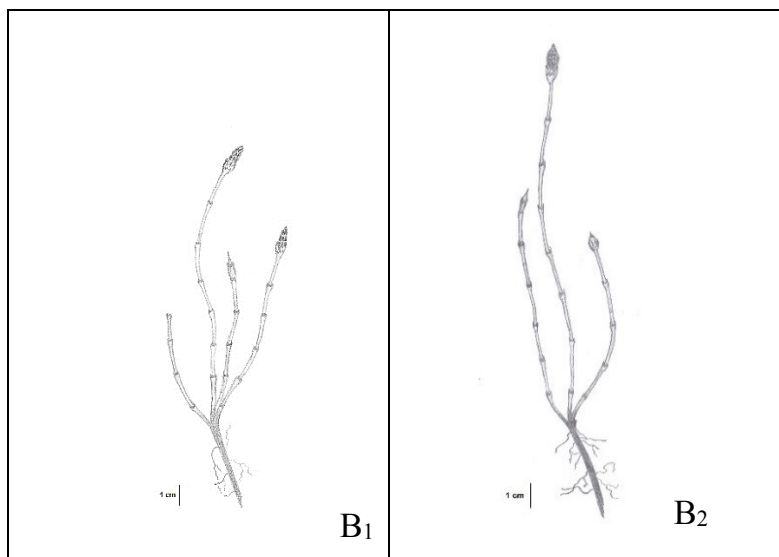


5.9 pav. *E. variegatum* jaunatvinio biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų  $J_1$  ir  $J_2$  tarpsnių pavyzdžiai

$J_1$  – parcialinį kerą sudaro tik fertilūs ir sterilūs ūgliai. Kartais parcialiniai kerai sudaryti tik iš fertilių arba tik iš sterilių ūglių. Randų nėra.

$J_2$  – daugiau nei pusę visų parcialinio kero ūglių sudaro fertilūs ir sterilūs ūgliai. Likusią dalį sudaro kitų tipų ūgliai. Randų nėra.

**B – brandžių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupė.** Šiai biologinio amžiaus grupei priskiriamų *E. variegatum* parcialinius kerus sudaro įvairių tipų ūgliai įvairiomis proporcijomis. Tačiau senatvinio tipo ūgliai sudaro ne daugiau kaip pusę nuo visų parcialinio kero ūglių skaičiaus. Pasireiškia morfologinės degradacijos požymiai, atsiranda randai (5.10 ir 5.11 pav). Išskiriami penki šios grupės tarpsniai:



5.10 pav. *E. variegatum* brandaus biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų  $B_1$  ir  $B_2$ , tarpsnių pavyzdžiai

$B_1$  – parcialinį kerą sudaro įvairių tipų ūgliai, jų proporcijos skirtingos. Randų nėra.

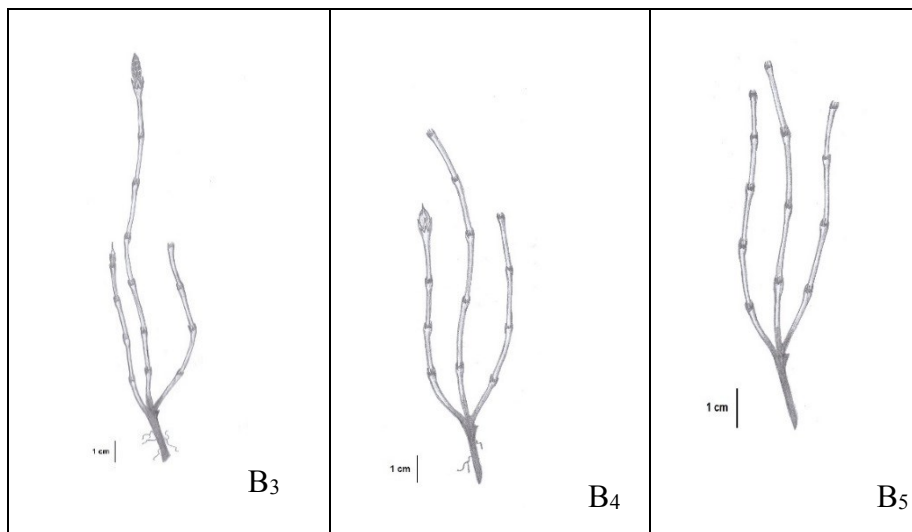
$B_2$  – parcialinį kerą sudaro tik fertilūs ir (arba) sterilūs ūgliai. Yra randų.



$B_3$  – sterilių, fertilių, neaiškaus biologinio statuso ūglių proporcijos įvairios. Senatvinio tipo ūgliai niekada nesudaro daugiau nei pusės parcialinio kero ūglių. Yra randų.

$B_4$  – daugiau nei pusę parcialinio kero ūglių sudaro neaiškaus biologinio statuso ūgliai. Likusią parcialinio kero dalį sudaro kitų tipų ūgliai. Yra randų.

$B_5$  – parcialinį kerą sudaro tik neaiškaus biologinio statuso ūgliai. Yra randų.



5.11 pav. *E. variegatum* brandaus biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų  $B_3, B_4$  ir  $B_5$  tarpinių pavyzdžiai



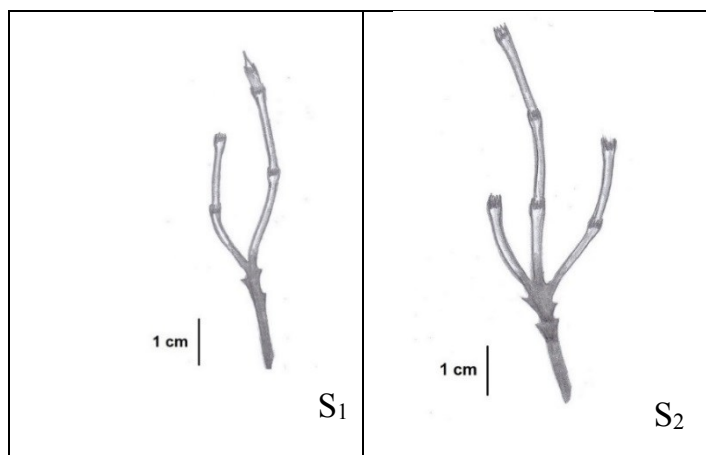
5.12 pav. *E. variegatum* prosenatvinio biologinio amžiaus grupės parcialinio kero pavyzdys

**N – prosenatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupė.** Parcialinį kerą sudaro įvairių tipų ūgliai, kurių proporcijos skirtingos. Randų skaičius lygus arba viršija ūglių skaičių parcialiniame kere. Aiškiai pastebimi įsivyravjančios morfologinės degradacijos požymiai. Tai tarpinė biologinio amžiaus grupė tarp brandžių ir senatvinių parcialinių kerų (5.12 pav).

**S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupė.** Šiai grupei priskiriami parcialiniai *E. variegatum* kerai, kuriuose daugiau nei pusė ūglių yra senatvinio tipo. Yra randų (5.13 pav.). Vyrauja morfologinės degradacijos procesai. Išskiriami du šios grupės tarpsniai:

$S_1$  – daugiau nei pusę parcialinio kero sudaro senatvinio tipo ūgliai. Yra randų.

$S_2$  – parcialinį kerą sudaro tik senatvinio tipo ūgliai. Yra randų.



5.13 pav. *E. variegatum* senatvinio biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų  $S_1$  ir  $S_2$  tarpsnių pavyzdžiai

Parcialinio kero biologinė raida yra nuolatinis dinaminis procesas. Todėl manome, kad parcialinio kero biologinį amžių geriausiai atspindi jį sudarančių skirtingo tipo ūglių proporcijos ir randai – anksčiau egzistavusių ūglių žymos. *E. variegatum* parcialinio kero biologinio amžiaus grupes ir jų tarpsnius galima nustatyti iš šios lentelės.

- |  |                      |
|--|----------------------|
| 1. Parcialinis keras be randų .....  | 2                    |
| – Parcialinis keras su randais .....   | 4                    |
| 2. Parcialinis keras sudarytas tik iš fertilių ir (arba) sterilių ūglių .....            | <b>J<sub>1</sub></b> |
| – Parcialinis keras sudarytas iš įvairių tipų ūglių .....                                | 3                    |
| 3. Fertilūs ir (arba) sterilūs ūgliai sudaro iki pusės visų parcialinio kero ūglių ..... | <b>J<sub>2</sub></b> |

- Parcialinis keras sudarytas iš skirtingų tipų ūglių įvairiomis proporcijomis ..... **B<sub>1</sub>**
- 4. Randų skaičius neviršija ūglių skaičiaus parcialiniame kere ..... 5
- Randų skaičius viršija arba yra lygus ūglių skaičiui parcialiniame kere ..... **N**
- 5. Parcialinis keras sudarytas tik iš fertilių ir (arba) sterilių ar neaiškaus biologinio statuso ūglių ..... 7
- Parcialinis keras sudarytas iš kitų tipų ūglių ..... 6
- 6. Daugiau kaip pusę parcialinio kero sudaro senatvinio tipo ūgliai ..... **9**
- Senatviniai ūgliai sudaro iki pusės visų parcialinio kero ūglių skaičiaus ..... **B<sub>3</sub>**
- 7. Parcialinis keras sudarytas tik iš fertilių ir (arba) sterilių ūglių ..... **B<sub>2</sub>**
- Daugiau kaip pusę parcialinio kero sudaro neaiškaus biologinio statuso ūgliai ..... 8
- 8. Parcialinis keras sudarytas tik iš neaiškaus biologinio statuso ūglių ..... **B<sub>5</sub>**
- Daugiau kaip pusę arba bent pusę parcialinio kero sudaro neaiškaus biologinio statuso ūgliai ..... **B<sub>4</sub>**
- 9. Parcialinis keras sudarytas tik iš senatvinio tipo ūglių ..... **S<sub>2</sub>**
- Senatvinio tipo ūgliai parcialiniame kere sudaro daugiau nei pusę parcialinio kero ūglių ..... **S<sub>1</sub>**

**5.5. *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektrai**

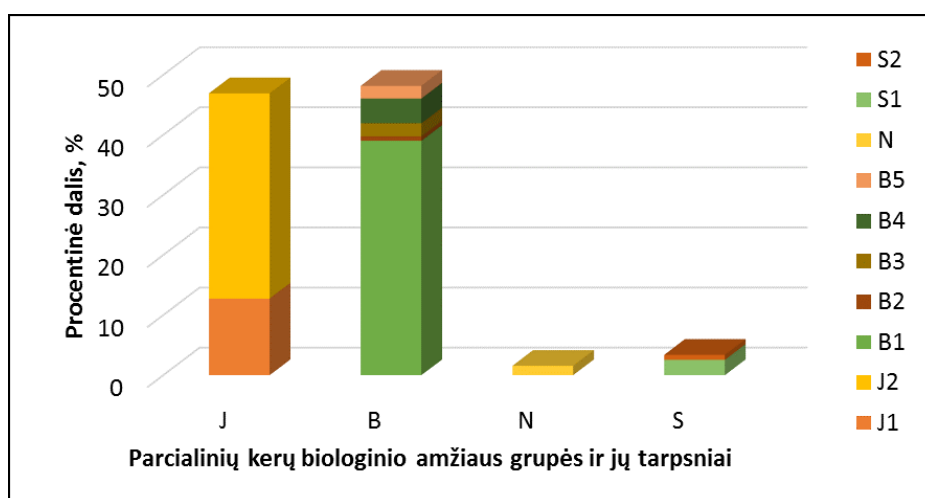
*E. variegatum* kiekvieną parcialinį kerą pagal jų morfologinę sandarą galima priskirti konkrečiai biologinio amžiaus grupei – jaunatvinei, brandžiai, prosenatvinei ar senatvinei, ir jų atitinkamiems tarpsniams. Tokio skirstymo pagrindas – populiacijose nuolat vykstantys parcialinių kerų atsinaujinimo ir

degradacijos procesai. Konkrečios populiacijos to paties biologinio amžiaus tarpsnio parcialiniai kerai sudaro vieną biologinio amžiaus grupę. Skirtingų parcialinių kerų grupių santykis sudaro populiacijos biologinio amžiaus spektrą, parodantį *E. variegatum* populiacijos struktūros ypatumus. Visi tirtų *E. variegatum* populiacijų parcialinių kerų biologinio amžiaus spektrai kairiapusiai arba vienaviršūniai simetriški. Kairiapusiai *E. variegatum* spektrai susidaro vykstant nuolatiniais naujų parcialinių kerų formavimosi procesams. Šiuo atveju populiacijoje pasireiškia difuziniams klonams būdingas gilus vegetatyvinis atsinaujinimas ir jaunatvinių parcialinių kerų kaupimasis. Būtent dėl intensyvaus naujų parcialinių kerų formavimosi absoliutaus maksimumo taškas spektruose susidaro jaunatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupėje. Vienaviršūniai simetriški spektrai susidaro, kai absoliutaus maksimumo taškas spektre susidaro brandžių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupėje. Šio tipo spektrai rodo, kad *E. variegatum* populiacijose naujų parcialinių kerų formavimosi procesai gerokai susilpnėję.

**Beržupio populiacija.** Šioje populiacijoje *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras pilnanaris (5.14 pav.). Spektro pilnanariškumas reiškia, kad *E. variegatum* populiaciją sudaro visoms biologinio amžiaus grupėms priklausantys parcialiniai kerai. Beržupio populiacijos spektrui būdingas pilnas dviejų populiacijos raidos bangų susiliejinimo reiškinys, kurio priežastys gali būti dvejopos: 1) parcialinių kerų formavimosi procesų suaktyvėjimas arba 2) brandžių parcialinių kerų vystymosi sulėtėjimas. Mes manome, kad Beržupio populiacijoje pasireiškia brandžių *E. variegatum* parcialinių kerų vystymosi procesų sulėtėjimas, kadangi tarp jaunatvinių parcialinių kerų daugiausiai nustatyta  $J_2$  tarpsnio parcialinių kerų. Tai gali būti susiję su *E. variegatum* sąžalynų formavimosi periodiškumo procesais ir tirtojo asiūklio populiacijos struktūros elementų horizontaliu išsidėstymu.

Beržupio *E. variegatum* populiacijoje vyrauja brandūs parcialiniai kerai, sudarantys 47 % nuo visų parcialinių kerų skaičiaus. Didžiausia dalis (39 %) spektre tenka  $B_1$  tarpsnio parcialiniams kerams. Jaunatvinio biologinio amžiaus

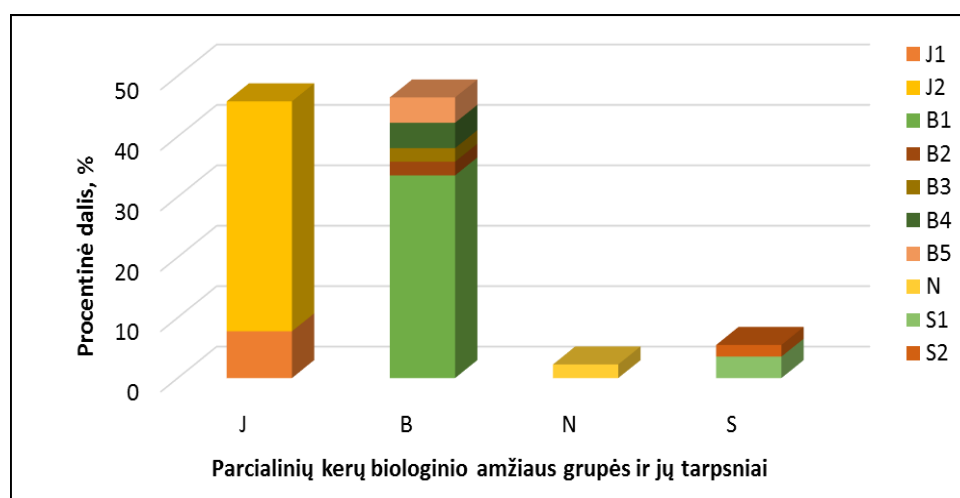
parcialiniai kerai spektre sudaro 47 %, tarp jų vyrauja J<sub>2</sub> tarpsniui (34 %) priklausantys parcialiniai kerai. Tai rodo, kad dauguma jaunatvinių parcialinių kerų sėkmingai vystosi ir palaipsniui pasiekia brandžių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupei būdingą lygį. Mažiausią grupę (2 %) sudaro prosenatviniai parcialiniai kerai. Atskirose Beržupio populiacijos augavietėse *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus spektrai yra panašaus pobūdžio, bet nėra identiški.



5.14 pav. Beržupio populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpinių spektras. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpiniai

*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras Beržupio populiacijos **viršutinės šlaito dalies augavietėje** – pilnanaris (5.15 pav.). Kaip ir visai populiacijai, taip ir šiai augavietei būdingas tarpinio tipo tarp kairiapusio ir vienaviršūnio simetriško spektras. Šiam spektrui taip pat būdingas pilnas dviejų populiacijos raidos bangų susiliejinimo reiškinys, kadangi vyrauja jaunatviniai ir brandūs parcialiniai kerai, sudarantys atitinkamai po 46 % nuo bendro augavietės parcialinių kerų skaičiaus. Tačiau naujų parcialinių kerų formavimosi procesai yra sulėtėję, nes J<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai sudaro vos 8 % nuo bendro augavietės parcialinių kerų skaičiaus. Tai žemiausias rodiklis visoje *E. variegatum* Beržupio populiacijoje. Brandžių parcialinių kerų

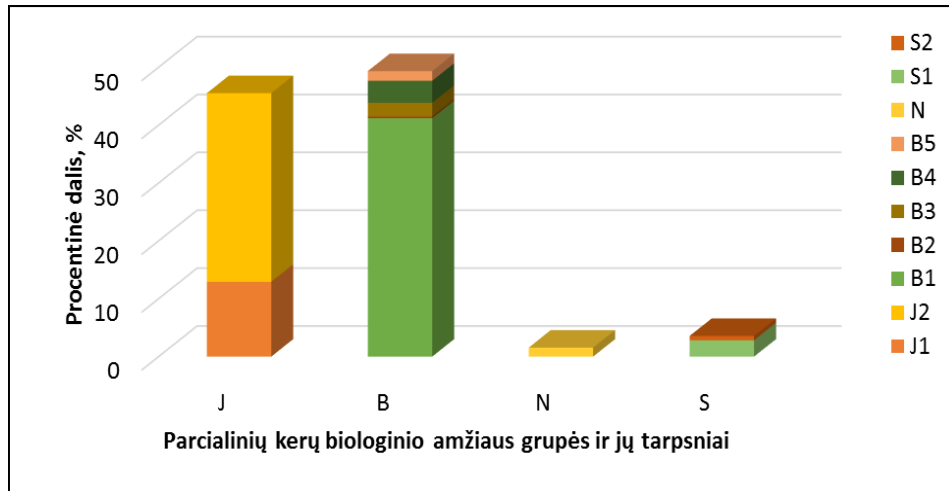
grupėje didžiausią dalį sudaro B<sub>1</sub> tarpsniui priklausantys parcialiniai kerai (5.15 pav.). Šiam tarpsniui priklauso ką tik brandžią biologinio amžiaus grupę pasiekę parcialiniai kerai. Senatviniai parcialiniai kerai šioje populiacijoje sudaro 6 %. Tai didžiausias šios parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės rodiklis visoje Beržupio populiacijoje. Manome, kad nuolatinis dirvožemio drėgmės stygius lemia greitesnę *E. variegatum* kerų nykimą. Mažiausiai šioje augavietėje (2 %) nustatyta prosenatvinių parcialinių kerų.



5.15 pav. Beržupio populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras viršutinės šlaito dalies augavietėje. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai

*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras Beržupio populiacijos **vidurinės šlaito dalies augavietėje** irgi pilnanaris (5.16 pav.). Šios populiacijos dalies spektrui taip pat būdinga tarpinė padėtis tarp kairiapusio ir simetriško vienaviršūnio. Kaip ir anksčiau aprašytam spektrui, taip ir šiam būdingas dalinis dviejų populiacijos raidos bangų susiliejimo reiškiny. Šioje augavietėje vyrauja (49 %) brandūs *E. variegatum* parcialiniai kerai. Tarp jų B<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai sudaro 41 % nuo viso augavietės parcialinių kerų skaičiaus. Šiek tiek mažiau – 46 %, sudaro jaunatviniai parcialiniai kerai. Tai rodo, kad naujų parcialinių kerų formavimasis šioje augavietėje vyksta intensyviau nei viršutinėje šlaito dalyje. Parcialinių kerų biologinio senėjimo procesai šioje augavietėje vyksta lėčiau nei viršutinėje šlaito

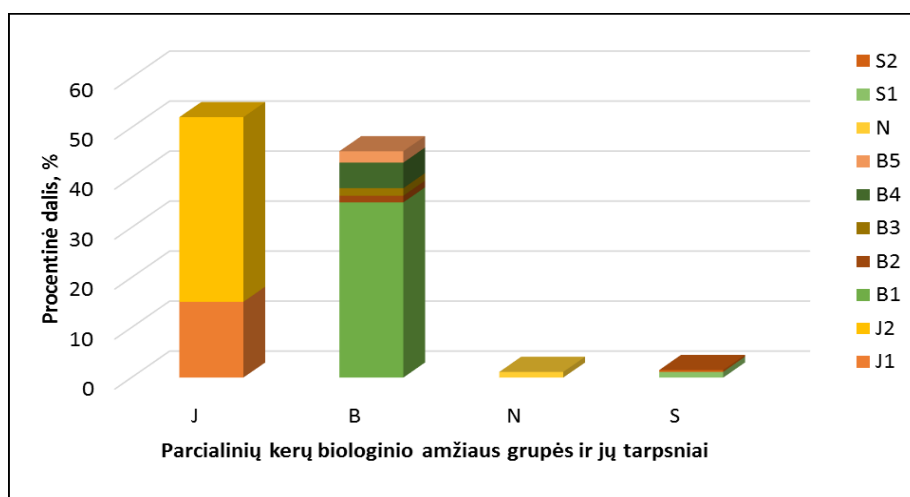
dalyje, kur senatvinių parcialinių kerų yra dviem procentais daugiau (4 %) nei vidurinės šlaito dalies augavietėje.



5.16 pav. Beržupio populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpnių spektras vidurinės šlaito dalies augavietėje. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpniai

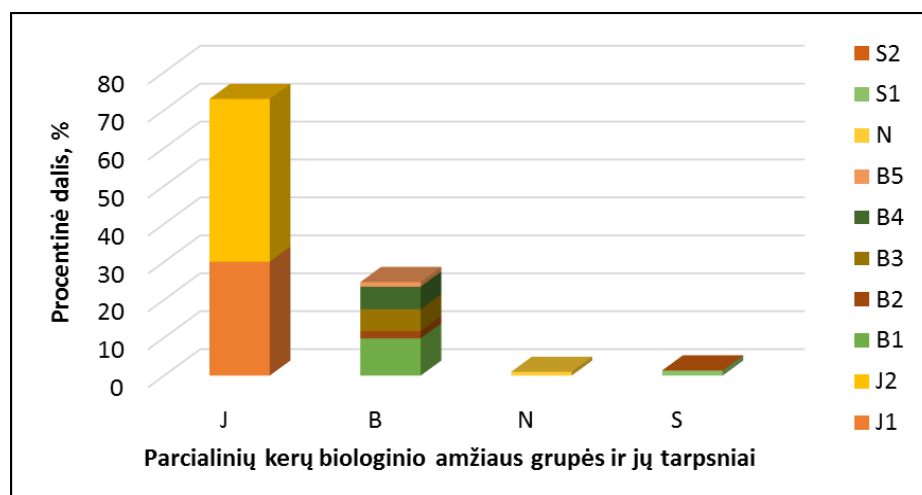
*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras Beržupio populiacijos **apatinės šlaito dalies augavietėje** irgi pilnanaris, kairiapusis (5.17 pav.). Šioje populiacijos dalyje vyrauja (52 %) jaunatviniai parcialiniai kerai, iš kurių daugiausia (37 %) priklauso J<sub>2</sub> tarpnio parcialiniams kerams. Tai rodo, kad dauguma jaunatvinių parcialinių kerų greitai turėtų pasiekti raidos lygį būdingą brandžiai biologinio amžiaus grupei.

Šioje augavietėje intensyviau nei kur nors kitur vyksta naujų parcialinių kerų formavimosi procesai: J<sub>1</sub> tarpniui priskiriami parcialiniai kerai sudaro 15 %. Prosenatvinių ir senatvinių parcialinių kerų dalys (po 1%) mažiausios visoje populiacijoje. Tai rodo, kad šioje augavietėje parcialinių kerų biologinio senėjimo procesai vyksta lėčiau nei kitose šios populiacijos dalyse. Tai galimai lemia didesnis dirvožemio drėgmės kiekis ir aukštesnis užpavėsinimo lygis nei kitose šios populiacijos augavietėse.



5.17 pav. Beržupio populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras apatinės šlaito dalies augavietėje. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai

**Giraitės populiacija.** Šioje populiacijoje *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras pilnanaris, kairiapusis (5.18 pav.). Populiacijos sudėtyje vyrauja (73 %) jaunatviniai parcialiniai kerai. Tai rodo, kad šioje populiacijoje itin intensyviai vyksta vegetatyvinės plėtros ir naujų parcialinių kerų formavimosi procesai: net 30 % nuo visų tirtų populiacijos parcialinių kerų sudaro jaunatvinės grupės J<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai.

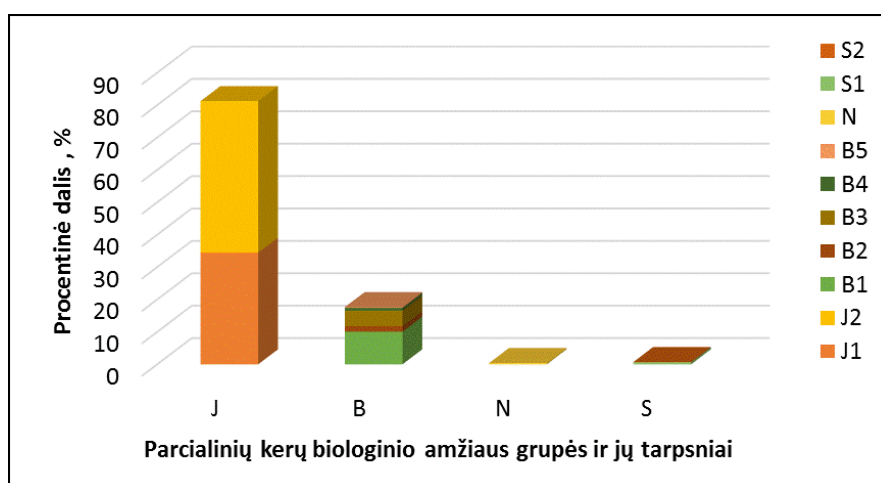


5.18 pav. Giraitės populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai



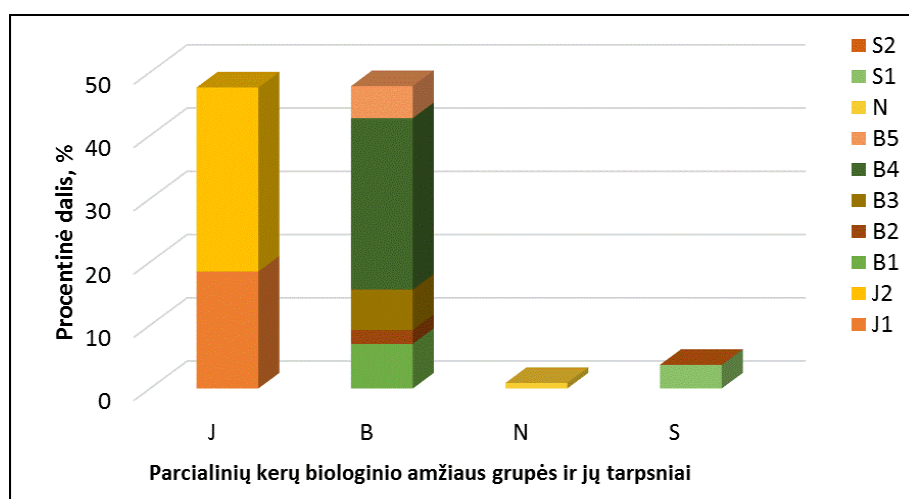
Giraitės populiacijoje antra vieta pagal gausumą (25 %) tenka brandžios biologinio amžiaus grupės parcialiniams kerams. Šioje grupėje vyrauja B<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai. Tiek prosenatviniai, tiek senatviniai parcialiniai kerai Giraitės populiacijoje sudaro po 1 % nuo visų tirtų populiacijoje parcialinių kerų. Senatvinės grupės S<sub>2</sub> tarpsnio parcialiniai kerai populiacijoje nesudaro nė vieno procento. Šie duomenys rodo, kad Giraitės populiacija turėtų būti traktuojama kaip santykinai jauna. Atskirose Giraitės populiacijos dalyse parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektrai yra ganėtinai skirtingi.

*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras Giraitės populiacijos **atvirų smėlių augavietėje** nepilnanaris, kairiapusis (5.19 pav.). Šiai populiacijos daliai visai nebūdingi prosenatviniai parcialiniai kerai. Augavietėje vyrauja (81 %) jaunatviniai parcialiniai kerai, iš kurių net 34 % visų parcialinių kerų priklauso J<sub>1</sub> tarpsniui. Tai rodo, kad naujų parcialinių kerų formavimasis ir vegetatyvinės plėtros procesai šioje augavietėje vyksta labai intensyviai. Brandūs parcialiniai kerai spektre sudaro 18 % nuo viso tirtų augavietės parcialinių kerų skaičiaus. 10 % nuo bendro augavietės parcialinių kerų skaičiaus sudaro B<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai. Prosenatvinių parcialinių kerų apskritai nėra, o senatviniai parcialiniai kerai augavietėje sudaro 1 %.



5.19 pav. Giraitės populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras atvirų smėlių augavietėje. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai

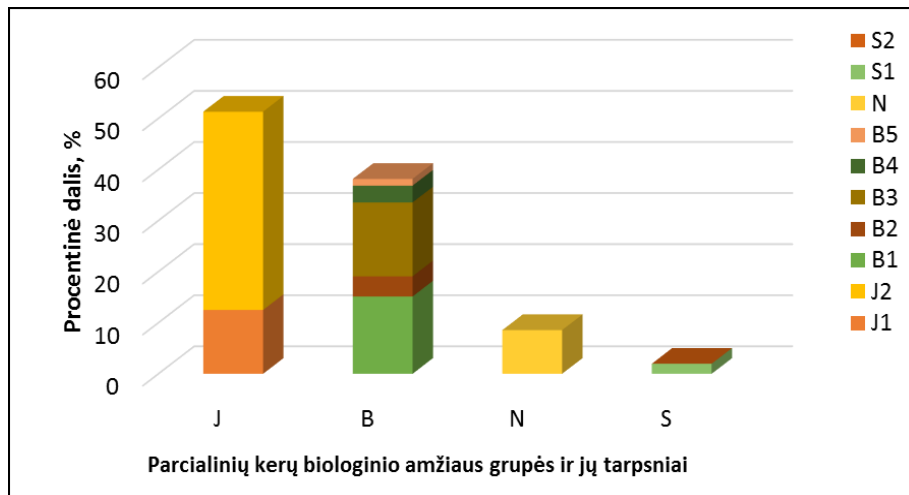
*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras Giraitės populiacijos **pušyno augavietėje** pilnanaris (5.20 pav.). Šiam spektrui būdingas pilnas dviejų populiacijos raidos bangų susiliejinimo reiškinys. Šiuo atveju maksimumo taškai susidaro dvejose, skirtingose parcialinių kerų biologinio amžiaus grupėse. Šioje populiacijos dalyje vyrauja jaunatviniai (48 %) ir brandūs (48 %) parcialiniai *E. variegatum* kerai. Toks parcialinių kerų santykis rodo, kad šioje populiacijos dalyje naujų parcialinių kerų formavimasis vyksta gerokai lėčiau nei atvirų smėlių augavietėje. Galima manyti, kad šioje augavietėje *E. variegatum* atsirado anksčiau nei atvirų smėlių augavietėje, kadangi tarp brandžių parcialinių kerų vyrauja B<sub>4</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai. Senatviniai parcialiniai kerai šioje populiacijos dalyje sudaro 4 %, tačiau tarp jų nėra S<sub>2</sub> tarpsnio parcialinių kerų.



5.20 pav. Giraitės populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras pušyno augavietėje. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai

*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras Giraitės populiacijos **seklių vandenu augavietėje** pilnanaris, kairiapusis (5.21 pav.). Šioje populiacijos dalyje vyravo (51 %) jaunatviniai *E. variegatum* parcialiniai kerai. Tačiau šioje augavietėje naujų parcialinių kerų formavimosi procesai nėra intensyvūs, kadangi J<sub>1</sub> tarpsnio parcialiniai kerai sudarė vos 13 % nuo viso šios populiacijos dalies parcialinių kerų skaičiaus. Tai žemiausias šio

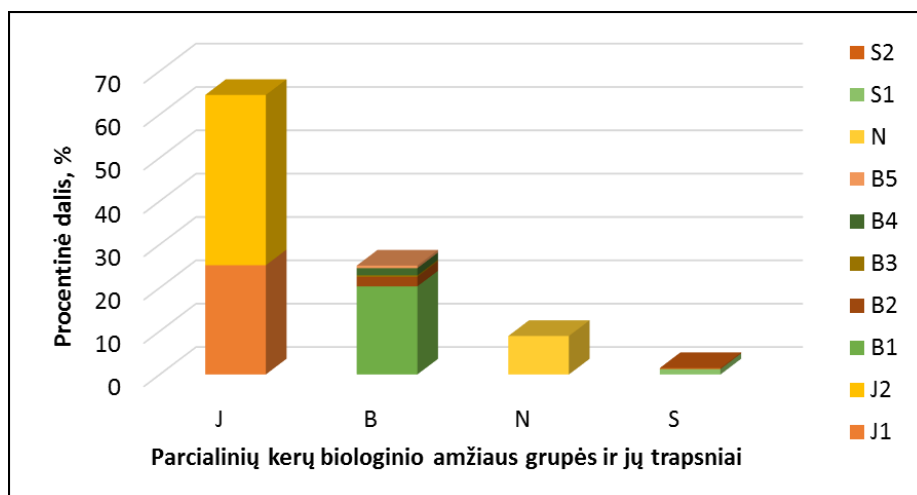
tipo rodiklis visoje Giraitės populiacijoje. Brandžioje parcialinių kerų biologinio amžiaus grupėje B<sub>1</sub> ir B<sub>3</sub> tarpsnio parcialiniai kerai sudarė atitinkamai 15 ir 14 %. Tai rodo, kad didesnioji dalis šiai grupei priskiriamų parcialinių kerų yra pasiekę aukščiausią brandos laipsnį. Prosenatviniai parcialiniai kerai šioje populiacijos dalyje sudarė 9 %. Mažiausiai (2 %) šioje populiacijos dalyje buvo senatvinių parcialinių kerų, tarp kurių visai nebuvo S<sub>2</sub> tarpsnio parcialinių kerų.



5.21 pav. Giraitės populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras seklių vandenų augavietėje. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai

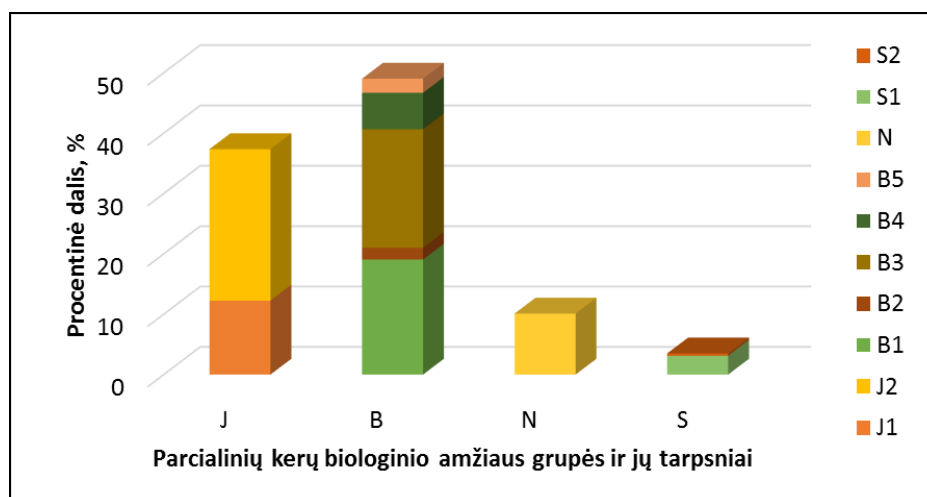
**Kazališkės populiacija.** *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras pilnanaris, kairiapusis (5.22 pav.). Šioje populiacijoje vyrauja (65 %) jaunatviniai parcialiniai kerai. J<sub>1</sub> tarpsnio parcialiniai kerai sudaro 25 % nuo visų tirtų populiacijos parcialinių kerų skaičiaus. Tai vienas aukščiausių šio tipo rodiklių tarp visų tirtų populiacijų.

Brandūs parcialiniai kerai sudaro 25 %, tarp kurių vyrauja B<sub>1</sub> tarpsnio parcialiniai kerai. Prosenatviniai parcialiniai kerai sudaro 9 %, tai vienas aukštesnių šios biologinio amžiaus grupės rodiklių tarp tirtų populiacijų. Mažiausiai (1 %) populiacijoje buvo senatvinių parcialinių kerų, S<sub>2</sub> tarpsnio parcialiniai kerai nesudaro nė vieno procento.



5.22 pav. Kazališkės populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpinių spektras. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpiniai

**Snaigyno populiacija.** *E. variegatum* parcialinių biologinio amžiaus grupių spektras pilnanaris, vienaviršūnis simetriškas (5.23 pav.). Tai rodo, kad populiacijoje naujų parcialinių kerų formavimosi procesai yra sulėtėję.

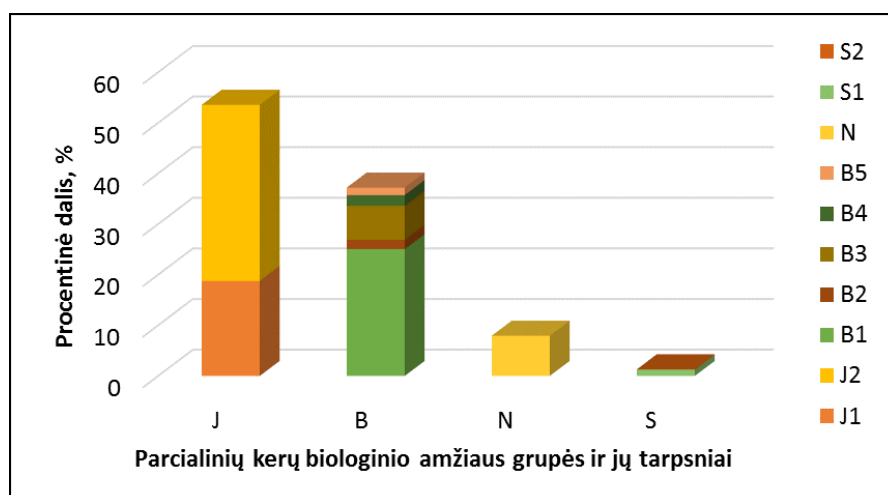


5.23 pav. Snaigyno populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpinių spektras. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės. J<sub>1</sub>–B<sub>5</sub> – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpiniai

Populiacijoje vyrauja (50 %) brandūs parcialiniai kerai, tarp jų dominuoja B<sub>3</sub> ir B<sub>1</sub> tarpinių parcialiniai kerai, kurie sudaro atitinkamai 20 ir 19 % nuo bendro populiacijos parcialinių kerų skaičiaus. Tai rodo, kad dauguma

parcialinių kerų yra pasiekę aukščiausią savo biologinės raidos lygmenį. Jaunatviniai parcialiniai kerai populiacijoje sudaro 37 %. Tarp jaunatvinių parcialinių kerų mažiausiai (12 %)  $J_1$  tarpsnio parcialinių kerų. Tai rodo, kad naujų parcialinių kerų formavimosi procesai yra vieni lėčiausių tarp visų tirtų populiacijų. Prosenatviniai parcialiniai kerai sudaro 10 %, tai pats didžiausias šios biologinio amžiaus grupės rodiklis tarp visų tirtų populiacijų. Mažiausiai (3 %) populiacijoje buvo senatvinių parcialinių kerų. Kaip ir daugelyje kitų tirtų populiacijų  $S_2$  tarpsnio parcialiniai kerai nesudaro nė vieno procento.

**Vilkokšnio populiacija.** *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektras pilnanaris, kairiapusis (5.24 pav.). Populiacijoje vyrauja (54 %) jaunatviniai parcialiniai kerai. Naujų parcialinių kerų formavimosi procesai lėtesni nei Kazališkės ar Giraitės populiacijose, kadangi  $J_1$  tarpsnio parcialiniai kerai sudaro 19 % nuo visų tirtų populiacijos parcialinių kerų skaičiaus. Antroje vietoje pagal gausumą (37 %) brandūs parcialiniai kerai, tarp jų daugiausiai (25 %) buvo  $B_1$  tarpsnio parcialinių kerų. Prosenatviniai parcialiniai kerai sudaro 8 %, tai vienas didesnių šios biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų gausos rodiklių tarp visų tirtų populiacijų. Populiacijoje mažiausiai (1 %) buvo senatvinių parcialinių kerų, o  $S_2$  tarpsnio parcialiniai kerai nesudarė nė vieno procento.



5.24 pav. Vilkokšnio populiacijos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių ir jų tarpsnių spektras. J – jaunatvinių; B – brandžių; N – prosenatvinių; S – senatvinių parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės.  $J_1$ – $B_5$  – atitinkamų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpsniai

*E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektrų tirtose populiacijose lyginamoji analizė. Palyginamieji duomenys apie *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių sudėtis pateikti 5.1 lent. Kiekvienai tirtai populiacijai būdingos savitos parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių sudėtys. Kruskalo-Voliso kriterijaus panaudojimas gautų duomenų analizei parodė, kad išskirtų *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpiniai tarpusavyje statistiškai patikimai skiriasi ( $p < 0,04$ ).

*E. variegatum* jaunatviniai parcialiniai kerai vyrauja Giraitės ir Kazališkės populiacijose, kur jie sudaro atitinkamai 73 ir 65 % (5.1 lent.) nuo bendro parcialinių kerų skaičiaus. Giraitės populiacijos atvirų smėlių augavietėje jaunatviniai parcialiniai kerai sudaro net 81 %. Giraitės populiacijoje daugiausiai  $J_1$  tarpsnio jaunatvinių parcialinių *E. variegatum* kerų nustatyta atvirų smėlių ir pušyno augavietėse, rangų vidurkiai atitinkamai 6 ir 5 (5.2 lent.).

5.1 lentelė. *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių santykis (%) tirtose populiacijose

Populiacija	Biologinio amžiaus grupė			
	J	B	N	S
Beržupis	47	47	2	4
Giraitė	73	25	1	1
Kazališkė	65	25	9	1
Snaigynas	37	50	10	3
Vilkokšnis	54	37	8	1

J – jaunatviniai parcialiniai kerai; B – brandūs parcialiniai kerai; N – prosenatviniai parcialiniai kerai; S – senatviniai parcialiniai kerai

Seklių vandenų augavietėje *E. variegatum*  $J_1$  tarpsnio parcialinių kerų rangų vidurkis vienas mažesnis – 2,5. Tai rodo, kad vanduo, kaip aplinką formuojantis veiksnys, neigiamai veikia naujų *E. variegatum* parcialinių kerų susidarymą Giraitės populiacijoje. Dauguma šios populiacijos jaunatvinių kerų

buvo J<sub>2</sub> tarpsnio. Didelį jaunatvinių parcialinių kerų skaičių Kazališkės populiacijoje galėjo įtakoti anksčiau vykdytas šienavimas ir ekstensyvus pievos ganymas. Ši ūkinė veikla nutraukta prieš 2-3 metus iki vykdytų tyrimų pradžios. Mažiausiai (37 %) jaunatvinių parcialinių kerų buvo Snaigyno populiacijoje. Šiuo metu ši populiacija stipriai fragmentuota ir vietomis yra degraduojančio pobūdžio. Augavietės užaugimas krūmais, kurių lajų suglaustumas siekia 55-60 %, yra pagrindinė *E. variegatum* populiacijos degradacijos priežastis.

5.2 lentelė. *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių tarpinių Beržupio ir Giraitės populiacijose rangų vidurkiai pagal augavietes

Pop.	Aug.	T	RV	Aug.	T	RV	Aug.	T	RV
Beržupis	Viršutinė šlaito dalis	J <sub>1</sub>	1	Vidurinė šlaito dalis	J <sub>1</sub>	2,5	Apatinė šlaito dalis	J <sub>1</sub>	4
		J <sub>2</sub>	4		J <sub>2</sub>	2		J <sub>2</sub>	3
		B <sub>1</sub>	4		B <sub>1</sub>	6		B <sub>1</sub>	5
		B <sub>2</sub>	4		B <sub>2</sub>	2		B <sub>2</sub>	2
		B <sub>3</sub>	2		B <sub>3</sub>	2		B <sub>3</sub>	2
		B <sub>4</sub>	3,5		B <sub>4</sub>	3,5		B <sub>4</sub>	5
		B <sub>5</sub>	5		B <sub>5</sub>	3,5		B <sub>5</sub>	3,5
		N	4,5		N	4,5		N	2,5
		S <sub>1</sub>	5,5		S <sub>1</sub>	4		S <sub>1</sub>	1,5
		S <sub>2</sub>	6		S <sub>2</sub>	2,5		S <sub>2</sub>	2,5
Giraitė	Atviri smėliai	J <sub>1</sub>	6	Pušynas	J <sub>1</sub>	5	Seklūs vandenys	J <sub>1</sub>	2,5
		J <sub>2</sub>	6		J <sub>2</sub>	1		J <sub>2</sub>	5
		B <sub>1</sub>	2		B <sub>1</sub>	1		B <sub>1</sub>	3
		B <sub>2</sub>	4		B <sub>2</sub>	4		B <sub>2</sub>	6
		B <sub>3</sub>	4		B <sub>3</sub>	5		B <sub>3</sub>	6
		B <sub>4</sub>	1		B <sub>4</sub>	6		B <sub>4</sub>	2
		B <sub>5</sub>	1		B <sub>5</sub>	6		B <sub>5</sub>	2
		N	1		N	2,5		N	6
		S <sub>1</sub>	1,5		S <sub>1</sub>	5,5		S <sub>1</sub>	3
		S <sub>2</sub>	2,5		S <sub>2</sub>	2,5		S <sub>2</sub>	2,5

Aug. – augavietė; T – tarpsnis; RV – rangų vidurkis; Pop. - populiacija

Brandūs *E. variegatum* parcialiniai kerai vyrauja Snaigyno (50 %) ir Beržupio (47 %) populiacijose (5.1 lent.). Brandaus biologinio amžiaus parcialinių *E. variegatum* kerų grupėje B<sub>1</sub> tarpsnio parcialinių kerų daugiausiai buvo Beržupio populiacijos vidurinės ir apatinės šlaito dalių augavietėse, rangų vidurkiai atitinkamai 6 ir 5 (5.2 lent.). B<sub>5</sub> tarpsnio parcialinių kerų daugiausiai buvo Giraitės populiacijos pušyno augavietėje (rangų vidurkis 6) ir Beržupio populiacijos viršutinės šlaito dalies augavietėje, rangų vidurkis 5. Ypatinga situacija nustatyta Giraitės populiacijos pušyno augavietėje, kurioje vyravo J<sub>1</sub> ir B<sub>5</sub> tarpsnių parcialiniai kerai. Šį faktą galima paaiškinti tuo, kad sporifikacijos metu, esant palankiam dirvožemio hidrologiniam režimui, galbūt susiformuoja tinkamos augavietės sąlygos iš *E. variegatum* gametofitų išsivystyti naujiems sporofitams. Todėl į statistinius skaičiavimus galėjo pakliūti ir naujai atsiradę lytinės kilmės individai. Snaigyno populiacijoje tarp brandžių parcialinių kerų didžiausią dalį sudarė B<sub>3</sub> (20 %) ir B<sub>1</sub> (19 %) tarpsnių parcialiniai kerai. B<sub>1</sub> tarpsniui priskiriamų parcialinių kerų gausumą galima paaiškinti tuo, kad šioje fragmentuotoje populiacijoje dauguma *E. variegatum* parcialinių kerų tarpsta šalia bebrų ir kitų gyvūnų pramintų takų. Tokiose specifinėse mikroaugavietėse vyksta labai aktyvus naujų parcialinių kerų formavimasis, o nedideli zoogeninės kilmės bendrijų pažeidimai inicijuoja tokius procesus. Mažiausiai brandžių parcialinių kerų buvo (po 25 %) Giraitės ir Kazališkės populiacijose. Abiejose populiacijose tarp brandžių parcialinių kerų vyravo B<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai *E. variegatum* kerai. Giraitės populiacijoje B<sub>1</sub> tarpsniui priskiriami parcialiniai kerai didžiausią dalį sudarė seklių vandenų (15 %) ir atvirų smėlių (10 %) augavietėse.

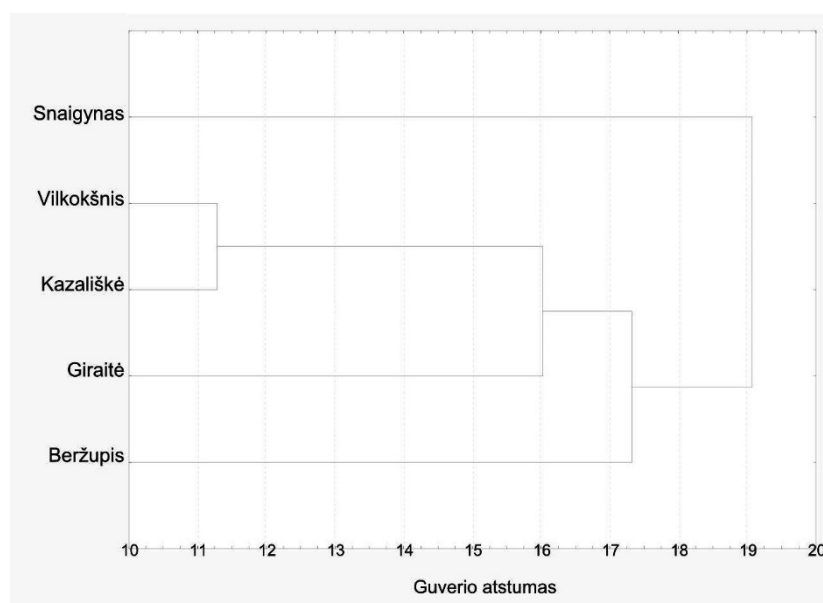
Daugiausiai prosenatvinių *E. variegatum* parcialinių kerų buvo Snaigyno (10 %) ir Kazališkės (9 %) populiacijose (5.1 lent.). Manome, kad augavietės apaugimas krūmais ir dėl to atsirandantis nuolatinis apatinių ardų užpavėsinimas gali pagreitinti *E. variegatum* parcialinių kerų, o tuo pačiu ir pačios populiacijos degradavimo procesus. Kazališkės populiacijoje tokį santykinai didelį prosenatvinių parcialinių kerų skaičių greičiausiai nulėmė anksčiau vykdyti pievos šienavimai ir gyvulių ganymas. Mažiausiai prosenatvinių parcialinių kerų



(1 %) buvo Giraitės populiacijoje. Šioje populiacijoje daugiausiai tokių parcialinių kerų buvo seklių vandenų augavietėje – 9 % nuo bendro parcialinių kerų skaičiaus augavietėje. Vandens aplinka, matyt, pagreitina *E. variegatum* parcialinių kerų nykimo procesus.

Daugiausiai senatvinių *E. variegatum* parcialinių kerų buvo Beržupio (4 %) ir Snaigyno (3 %) populiacijose (5.1 lent.). Senatvinės biologinio amžiaus grupės S<sub>1</sub> tarpsnio *E. variegatum* parcialinių kerų daugiausiai buvo Beržupio populiacijos viršutinės šlaito dalies augavietėje, rangų vidurkis 5,5 (5.2 lent.). S<sub>2</sub> tarpsnio parcialinių kerų daugiausiai nustatyta Beržupio populiacijos viršutinės ir vidurinės šlaito dalių augavietėse, rangų vidurkiaai atitinkamai 6 ir 5. Nepalankus dirvožemio hidrologinis režimas šlaito viršutinės ir vidurinės dalies augavietėse galėjo nulemti senatvinių parcialinių kerų vyravimą šiose augavietėse.

Senatvinių *E. variegatum* parcialinių kerų santykinė gausa, pirma, gali teikti duomenų apie pačios populiacijos kalendorinį amžių, taip pat, antra, gali teikti vertingų duomenų apie neigiamą aplinkos veiksnių įtaką populiacijos struktūrai ir pačių parcialinių kerų funkcionavimui. Nėra abejonių, kad Beržupio populiacijos kalendorinis amžius didesnis už Giraitės populiacijos.



5.25 pav. *E. variegatum* populiacijų struktūros panašumo pagal parcialinių kerų biologinio amžiaus grupes ir jų tarpsnius dendrograma

Dendrogramoje, sudarytoje pagal išskirtas *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupes ir jų tarpusnius (5.25 pav.), pateikti duomenys rodo, kad tarpusavyje panašiausios pagal šį rodiklį yra Vilkokšnio ir Kazališkės populiacijos. Šių populiacijų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių procentinė sudėtis yra beveik identiška. Labiausiai iš visų tirtų *E. variegatum* populiacijų pagal parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių struktūrą išsiskiria Snaigyno populiacija (5.25 pav.). Joje mažiausiai iš visų tirtų populiacijų buvo nustatyta jaunatvinių parcialinių kerų, bet daugiau nei kitur buvo brandžių, prosenatvinių ir senatvinių parcialinių kerų.

## **5.6. *E. variegatum* parcialinių kerų struktūra**

Šiame poskyryje pateikiami duomenys apie *E. variegatum* parcialinių kerų struktūrą. Pradžioje nagrinėjami bendrieji *E. variegatum* ūglių gausos parcialiniuose keruose ypatumai. Vėliau analizuojama parcialinių kerų struktūra pagal ūglių tipus. Pateikiama ūglių aukščio, randų ir pumpurų skaičiaus analizė parcialiniuose keruose. Pabaigoje pateikiama nagrinėtų duomenų apibendrinamoji analizė.

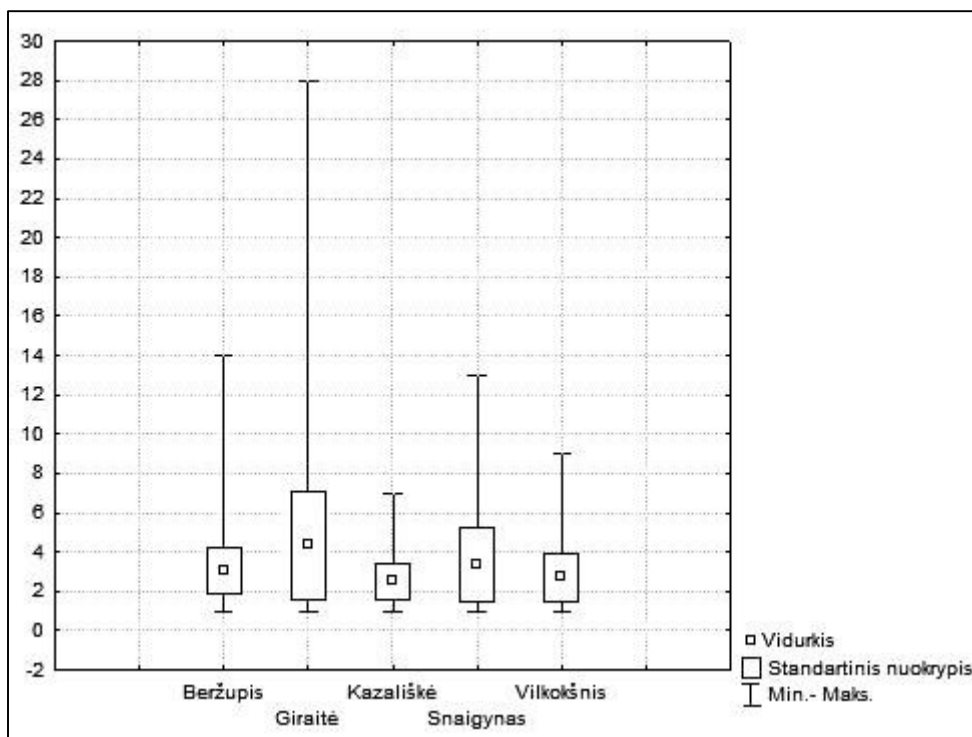
### **5.6.1. *E. variegatum* parcialinių kerų ūglių gausa**

*E. variegatum* parcialinių kerų sudėties tyrimai parodė, kad tirtojo asiūklio parcialinius kerus sudaro nuo 2 iki 28 ūglių. Daugumą (89 %) parcialinių kerų sudaro nuo 2 iki 5 ūglių. Dažniausiai (40 %) parcialiniai kerai sudaryti iš 2 ūglių. Šiek tiek mažiau (31 %) pasitaiko parcialinių kerų sudarytų iš trijų ūglių. Vidutinis ūglių skaičius parcialiniame kere – 3, Std=1,75. Ūglių kiekis parcialiniame kere yra dinaminis ir ganėtinai nepastovus rodiklis. *E. variegatum* ūglių gausos parcialiniuose keruose analizės metu nustatėme ūglių kiekio skirtumus tarp tirtų augaviečių populiacijų viduje bei tarp skirtingų populiacijų.

Stambiausi *E. variegatum* parcialiniai kerai buvo diagnozuoti Giraitės populiacijoje. Tai vienintelė populiacija, kurioje dauguma (78,1 %) tirtų parcialinių kerų sudaryti iš 2-5 ūglių. Kitose tirtose populiacijose vyrauja

parcialiniai kerai sudaryti iš 2-4 ūglių: Beržupio populiacijoje tokie parcialiniai kerai sudaro 88,8 %, Kazališkės – 88 %, Snaigyno – 69,6 % ir Vilkokšnio – 92 %.

Giraitės populiacijoje didesnė dalis (28,5 %) parcialinių kerų sudaryti iš 3 ūglių. Tačiau šios populiacijos parcialinių kerų sudėtis pagal ūglių skaičių yra pati nepastoviausia (5.26 pav.). Šio rodiklio nepastovumo priežastis – populiacijos sudėtyje esantys nepaprastai dideli parcialiniai kerai. Visose kitose tirtose populiacijose dauguma parcialinių kerų sudaryti iš dviejų ūglių.



5.26 pav. *E. variegatum* parcialinių kerų ūglių skaičiaus variavimas tirtose populiacijose. Ordinačių ašyje – ūglių skaičius parcialiniame kere

*E. variegatum* parcialiniai kerai sudaryti iš 2-4 ūglių vyrauja Beržupio populiacijos vidurinės (89,9 %) ir apatinės (94,3 %) šlaito dalių augavietėse. Abiejose augavietėse daugiausiai parcialinių kerų sudarytų iš 2 ūglių (5.3 lent.). Apatinės šlaito dalies augavietėje *E. variegatum* parcialinių kerų sudėtis pagal ūglių skaičių artimiausia vidutiniam ūglių skaičiui parcialiniame kere, Std=1,01.

5.3 lentelė. *E. variegatum* ūglių gausos parcialiniuose keruose Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse aprašomosios statistikos duomenys

Pop.	Augavietė	MažŪS	DidŪS	VidŪS	Std	VyrŪS
Beržupis	Viršutinė šlaito dalis	2	9	3,8	1,4	3
	Vidurinė šlaito dalis	1	12	2,9	1,1	2
	Apatinė šlaito dalis	1	14	2,8	1,0	2
Giraitė	Atviri smėliai	1	28	4,5	2,9	3
	Pušynas	1	10	3,7	1,4	3
	Seklūs vandenys	1	21	4,4	3,3	3

MažŪS – mažiausias ūglių skaičius parcialiniame kere; DidŪS – didžiausias ūglių skaičius parcialiniame kere; VidŪS – vidutinis ūglių skaičius parcialiniame kere; Std – standartinis nuokrypis; VyrŪS – vyraujantis ūglių skaičius parcialiniame kere; Pop. - populiacija

*E. variegatum* parcialiniai kerai sudaryti iš 2-5 ūglių vyrauja Beržupio populiacijos viršutinės šlaito dalies ir Giraitės populiacijos atvirų smėlių, pušyno ir seklių vandenų augavietėse. Parcialinių kerų, sudarytų iš 2-5 ūglių, mažiausiai nustatyta atvirų smėlių (75,3 %) ir seklių vandenų (75,9%) augavietėse. Giraitės populiacijoje tarpo apskritai stambiausi pagal ūglių skaičių parcialiniai kerai iš visų tirtų populiacijų. Atvirų smėlių ir seklių vandenų augavietėse kai kurie parcialiniai kerai buvo sudaryti iš 28 ir 20 ūglių. Toks didelis ūglių skaičius viename parcialiniame kere – išimtis, veikiausiai nulemta buveinių atvirumo ir biologiškai reikšmingesnės konkurencijos su kitais augalais nebuvimo. Tokiomis ypatingomis aplinkos sąlygomis *E. variegatum* parcialinių kerų santalkų formavimasis gali vykti itin sparčiai. Reikšmingas skirtumas tarp didžiausio ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir dažniausiai pasitaikančios ūglių skaičiaus parcialiniame kere reikšmės rodo sparčiai vykstančius buveinės teritorijos įsisavinimo procesus, kurie dažnokai pasibaigia velėnos tipo darinių susidarymu. Kaip jau nurodėme, stambiausi *E. variegatum* parcialiniai kerai pagal ūglių skaičių nustatyti Giraitės populiacijos atvirų smėlių ir seklių vandenų augavietėse. *E. variegatum* Giraitės populiacija turėtų būti pati jauniausia iš visų tirtų, kadangi atvirų smėlių ir seklių vandenų augavietės atsirado tik 2002-aisiais metais. Būtent tokiomis sąlygomis intensyviausiai vyksta *E. variegatum*

vegetatyvinės plėtros procesai. Stambūs parcialiniai kerai ir jų sąžalynai leidžia *E. variegatum* ne tik greitai užimti naujas buveines, bet ir jose išsilaikyti ilgą laiką. Tokiu būdu Giraitės populiacijoje eksplerentinės *E. variegatum* savybės laikui bėgant persidengia su violentinėmis. Būtent tokia *E. variegatum* elgsena yra rūšies išlikimo antropogenuotos aplinkos sąlygomis pagrindas.

Parcialinių *E. variegatum* kerų su 2-5 ūgliais daugiausiai nustatyta Giraitės populiacijos pušyno (89,9 %) ir Beržupio populiacijos viršutinės šlaito dalies (87,5 %) augavietėse. Būtent šių augaviečių parcialiniai kerai pagal ūglių skaičiaus rodiklius tarpusavyje panašiausi (5.3 lent.). Didžiausias ūglių skaičius parcialiniame kere nustatytas Beržupio karjero viršutinės šlaito dalies (9) ir Giraitės populiacijos pušyno augavietėse (10). Šios augavietės apaugusios jaunomis *Pinus sylvestris*.

Visose tirtose *E. variegatum* populiacijose vidutinis ūglių skaičius parcialiniuose keruose svyravo nuo 2,52 (Kazališkė) iki 4,4 (Giraitė). Mažiausiai nuo vidurkio nutolusios ūglių skaičiaus reikšmės parcialiniuose keruose nustatytos Kazališkės populiacijoje (Std=0,93). Tai susiję su mažiausiu maksimaliu ūglių skaičiumi parcialiniuose keruose (būtent šioje populiacijoje nustatytas didžiausias ūglių skaičius parcialiniame kere – 7). Didžiausias vidutinis ūglių skaičius parcialiniame kere nustatytas Giraitės populiacijoje (5.26 pav.). Šioje populiacijoje nustatytas ir didžiausias šio rodiklio standartinis nuokrypis, tai reiškia, kad šioje populiacijoje ūglių skaičius parcialiniame kere yra itin nepastovus, kintantis rodiklis.

*E. variegatum* būdingos eksplerentinės savybės išryškėja tose buveinėse, kuriose nepasireiškia tiesioginė konkurencija su kitais augalais. *E. variegatum* eksplerentiškumo išraiška – intensyvūs vegetatyvinės plėtros procesai. Būtent todėl pradinėse buveinių įsisavinimo stadijose parcialiniai *E. variegatum* kerai turi didesnę ūglių skaičių. Norėdami patvirtinti šią prielaidą specialiai išanalizavome *E. variegatum* parcialinių kerų grupę, sudarytą iš santykinai didelio 7-11 ūglių skaičiaus. Daugiausiai tokių parcialinių kerų nustatyta Giraitės – 18,6 %, ir Snaigyno – 12,3 %, populiacijose. Giraitės populiacijoje daugiausiai tokių kerų nustatyta atvirų smėlių augavietėje – 21,1 %. Kaip

nurodėme anksčiau, būtent ši augavietė atsiradusi vėliau negu kitos. Seklių vandenų augavietėje tokie parcialiniai kerai sudaro – 16,1 %, o pušyno – 9,8 %. Manome, kad vandens aplinka nėra stambesnių *E. variegatum* parcialinių kerų susidarymą ribojantis veiksnys.

Snaigyno *E. variegatum* populiacijoje nustatytą didoką santykinai stambių parcialinių kerų skaičių biologiškai interpretuoti sudėtingiau. Pati augavietė apauginėja *Alnus glutinosa* ir *Frangula alnus*. Parcialinių kerų su gana dideliu ūglių kiekiu susidarymą galėjo nulemti augavietėje esantys gausūs pastovaus naudojimo bebrų takai. Būtent tokių takų prieigose natūraliai susiformuoja santykinai laisvos, atviros ar pusiau atviros ekologinės nišos. Tokias specifines zoogeninės kilmės ekologines nišas *E. variegatum* užima labai greitai ir taip užsitikrina išlikimą buveinėje, kurioje apskritai formuojasi nelabai palankios tiriamojo asiūklio tarpumui sąlygos.

Nors Beržupio populiacijoje santykinai stambūs *E. variegatum* parcialiniai kerai sudaro tik 3,6 %, tačiau viršutinės šlaito dalies augavietėje tokių parcialinių kerų kur kas daugiau – 12,6 %, nei kitose šlaito dalyse. *E. variegatum* klonas į šlaito viršų pradėjo plisti iš karjero dugno. Todėl santykinai jauniausia klono dalis turėtų būti viršutinėje šlaito dalyje. Klono pakraščiuose pasireiškia naujų teritorijų įsisavinimo procesai, taigi čia itin aktyviai vyksta vegetatyvinė plėtra, kurios išraiška yra naujų parcialinių kerų formavimasis. Tuo tarpu vidurinės šlaito dalies augavietėje stambūs parcialiniai kerai sudarė tik 2,7 % nuo bendro augavietės parcialinių kerų skaičiaus, apatinėje šlaito dalyje tokių parcialinių kerų buvo dar mažiau, vos 1,1 %.

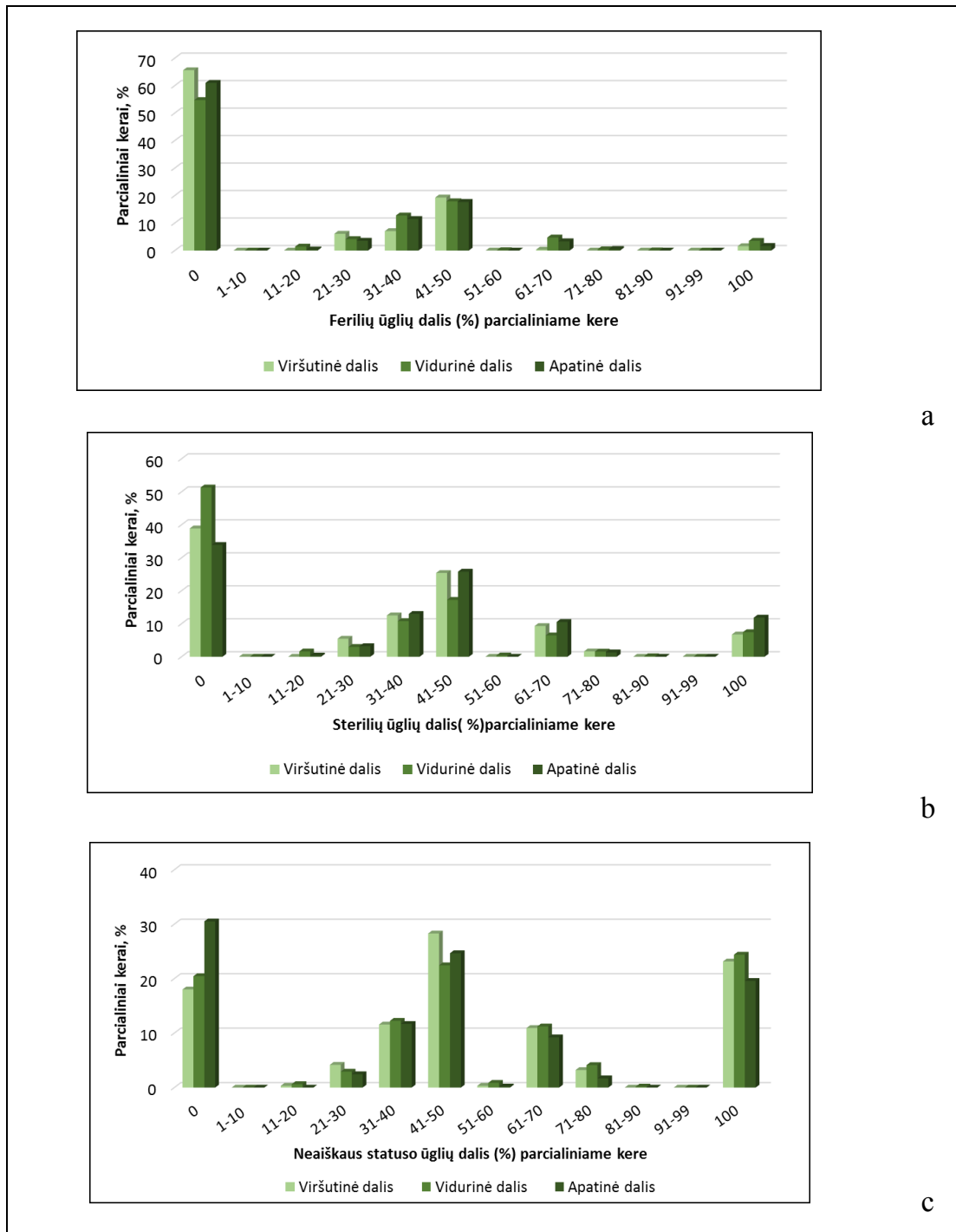
Tokiu būdu, atlikti tyrimai parodė, kad ūglių gausa *E. variegatum* parcialiniame kere labiausiai priklauso nuo 1) bendrijos pobūdžio, 2) klono biologinio amžiaus, 3) buveinės pažaidų, 4) pačio parcialinio kero raidos stadijos.

### 5.6.2. *E. variegatum* parcialinių kerų sudėtis pagal ūglių tipus

*E. variegatum* parcialinius kerus sudaro trijų tipų (fertilūs, sterilūs ir neaiškaus biologinio statuso) ūgliai. Daugumą parcialinių kerų sudaro visų išvardintų tipų ūgliai, tačiau kartais *E. variegatum* parcialinį kerą sudaro tik vieno kokio nors tipo ūgliai. Tačiau labiausiai tarpusavyje *E. variegatum* parcialiniai kerai skiriasi įvairių tipų ūglių proporcijomis. Tyrimų metu nustatėme, kad parcialinį kerą sudarančių ūglių tipų proporcijos skiriasi vienos populiacijos ribose priklausomai nuo augavietės tipo, taip pat nustatyti reikšmingi šio rodiklio skirtumai tarp atskirų populiacijų.

Parcialiniuose *E. variegatum* keruose fertilių, sterilių ir neaiškaus biologinio statuso ūglių santykis tirtų populiacijų augavietėse yra skirtingas (5.27, 5.29 pav.). Daugiausiai fertilių ūglių turinčių parcialinių kerų nustatyta Giraitės populiacijos pušyno (77 %) ir atvirų smėlių (70 %) augavietėse. Šie duomenys rodo, kad pušyno augavietės aplinkos sąlygos yra ypač tinkamos *E. variegatum* tarpti. Džiausia fertilių ūglių dalis (36 %), iš visų tirtų augaviečių, nustatyta pušyno augavietėje. Manome, kad šiuo atveju sporifikacijos intensyvumą lemia reikšmingos biologinės konkurencijos nebuvimas (šioje augavietėje vidutinis projekcinis žolių padengimas siekia 8 %, o samanų ir kerpių vos 1 %). Atvirų smėlių augavietėje vidutinis žolių projekcinis padengimas siekia 22 %, o samanų ir kerpių toks pats rodiklis nesudaro nė vieno procento.

Beržupio populiacijoje *E. variegatum* parcialinių kerų su fertiliais ūgliais daugiausiai nustatyta vidurinės šlaito dalies augavietėje – 45 %. Šiai augavietei būdingas mažiausias vidutinis žolių projekcinis padengimas – 16 %, tačiau čia nustatytas didžiausias samanų ir kerpių vidutinis projekcinis padengimas – 36 %. Daugiausiai, vien tik iš fertilių ūglių sudarytų parcialinių kerų, nustatyta Giraitės populiacijos pušyno (7 %) ir atvirų smėlių (6 %) augavietėse (5.29 pav.).



5.27 pav. *E. variegatum* parcialinių kerų sudėtis pagal ūglių tipus Beržupio populiacijos augavietėse

Mažiausiai parcialinių kerų su fertileis ūgliais nustatyta Giraitės populiacijos seklių vandenu (4 %) ir Beržupio karjero viršutinės šlaito dalies (34 %) augavietėse. Seklių vandenu augavietėje vandens aplinka sukelia augalams stresinę įtampą, o atsakas į stresą – fertilių ūglių deficitas. Seklių vandenu



augavietėje fertilūs ūgliai *E. variegatum* parcialiniuose keruose buvo labai negausūs arba vidutiniškai gausūs.

5.4 lentelė. *E. variegatum* fertilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose koreliacija su jų vidutiniu aukščiu ir parcialinių kerų tankiu

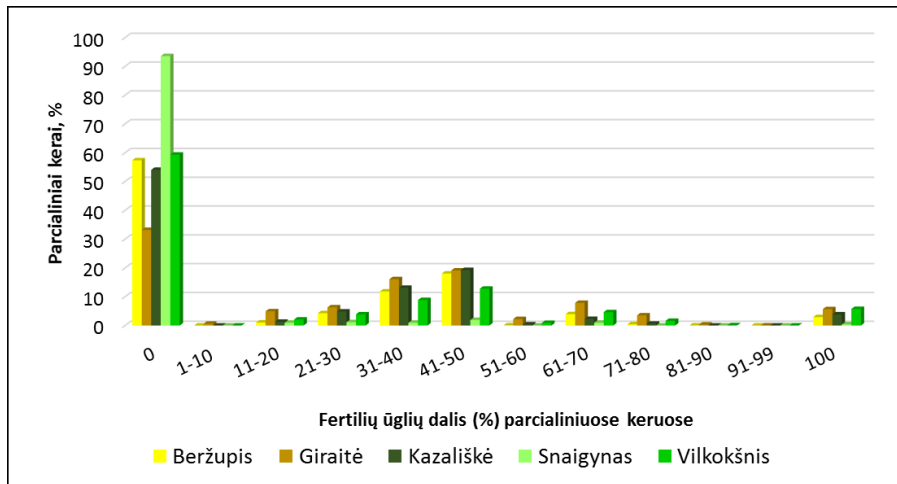
Augavietė Požymis	Viršutinė šlaito dalis	Vidurinė šlaito dalis	Apatinė šlaito dalis	Atviri smėliai	Pušynas	Seklūs vandenys
Vidutinis ūglių aukštis	0,476	0,406	0,319	0,198	0,347	—
Parcialinių kerų tankis	—	—	—	-0,08	0,288	—

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

Kaip minėjome, *E. variegatum* parcialinių kerų su fertileis ūgliais daugiausiai nustatyta Giraitės (67 %) ir Kazališkės (46 %) populiacijose (5.28 pav.). Didelis parcialinių kerų su fertileis ūgliais skaičius pušyno ir atvirų smėlių augavietėse (detali analizė pateikta anksčiau) kompensavo praktiškai šių kerų nebuvimą seklių vandenų augavietėje ir tokiu būdu parcialinių kerų su fertileis ūgliais skaičius visoje populiacijoje išliko ganėtinai didelis. Mažiausiai parcialinių kerų (6 %) su fertileis ūgliais nustatyta Snaigyno populiacijoje. Tokį žemą parcialinių kerų su fertileis ūgliais rodiklį nulėmė augavietės užaugimas *Alnus glutinosa* ir *Frangula alnus* ir šio proceso pasėkoje susidaręs reikšmingas augavietės užpavėsinimas. *E. variegatum* augimas vandenyje seklių vandenų augavietėje Giraitės populiacijoje ir pavėsingoje aplinkoje Snaigyno populiacijoje nėra trumpalaikis. Todėl tiek seklių vandenų augavietėje, tiek Snaigyno populiacijoje apskritai nenustatyti vien tik iš fertilių ūglių sudaryti parcialiniai kerai (5.28, 5.29a pav.). Tik iš fertilių ūglių sudarytų parcialinių kerų daugiausiai (po 6 %) nustatyta Giraitės ir Vilkokšnio populiacijose (5.28 pav.).

Sporifikacijos intensyvumą *E. variegatum* populiacijose geriausiai parodo fertilių ūglių skaičius ar jų procentinė išraiška nuo bendro tirtų ūglių skaičiaus. Intensyviausiai sporifikacijos procesai vyko Giraitės ir Kazališkės populiacijose, kur fertilūs ūgliai sudarė 29 ir 22 % nuo bendro ūglių skaičiaus. Silpniausiai

sporifikacija vyko Snaigyno (3 % nuo bendro ūglių skaičiaus) ir Beržupio (18 % nuo bendro ūglių skaičiaus) populiacijose.



5.28 pav. *E. variegatum* fertilių ūglių procentinė dalis tirtų populiacijų parcialiniuose keruose

Fertilūs ūgliai *E. variegatum* parcialiniuose keruose gali sudaryti nuo 0 iki 100 %. Dažniausiai fertiliūs ūgliai parcialiniuose keruose sudaro 50, 33 ir 25 % nuo visų parcialinio kero ūglių skaičiaus (5.28 pav.). Daugiausiai parcialinių kerų, kuriuose fertiliūs ūgliai sudarė 50% nuo visų parcialinio kero ūglių, nustatyta Kazališkės populiacijoje – 19,3 %, šiek tiek mažiau tokių ūglių buvo Giraitės populiacijoje – 18,2 %. Daugiausiai parcialinių kerų, kuriuose fertiliūs ūgliai sudarė 33 ir 25 %, nustatyta Beržupio populiacijoje – atitinkamai 15,1 ir 7,4 %.

*E. variegatum* fertilių ūglių gausos parcialiniuose keruose priklausomybės nuo ūglių aukščio ir parcialinių kerų tankio įvertinimui naudotas Pirsono koreliacijos koeficientas (5.4 ir 5.5 lent.). Bendrieji koreliacijos visiems populiacijų duomenims koeficientai, neišskiriant atskirų populiacijų, rodo, kad egzistuoja ryšys tarp fertilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose ir parcialinių kerų tankio, t.y. didėjant parcialinių kerų tankiui fertilių ūglių mažėja; tai patvirtina labai silpna neigiama koreliacija tarp analizuotų rodiklių ( $r=-0,109$ ,  $p<0,05$ ). Tačiau atskirų populiacijų koreliacijos koeficientai tarp minėtų rodiklių svyravo nuo labai silpnai teigiamų iki vidutiniškai neigiamų (5.5 lent.). Vidutinė

neigiama koreliacija tarp šių požymių ( $r=-0,417$ ,  $p<0,05$ ) nustatyta Vilkokšnio populiacijoje. Tuo tarpu Beržupio populiacijoje nagrinėjamas ryšys buvo labai silpnas teigiamas ( $r=0,112$ ,  $p<0,05$ ). Tai greičiausiai susiję su nustatytu mažiausiu tarp visų populiacijų vidutiniu parcialinių kerų tankiu. Giraitės populiacijoje nagrinėjamo tipo ryšys labai silpnas teigiamas ( $r=0,085$ ,  $p<0,05$ ). Koreliaciniai ryšiai tarp nagrinėjamų požymių ganėtinai stipriai varijavo ir tarp skirtingų augaviečių Giraitės populiacijoje (5.4 lent.). Statistiškai patikimą koreliaciją tarp fertilių ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir jų tankio pavyko nustatyti atvirų smėlių ir pušyno augavietėse. Silpnai teigiama koreliacija ( $r=0,288$ ,  $p<0,05$ ) (5.4 lent.) tarp minėtųjų požymių nustatyta pušyno augavietėje. Atvirų smėlių augavietėje tarp fertilių ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir jų tankio nustatyta labai silpna neigiama koreliacija ( $r=-0,08$ ,  $p<0,05$ ). Tai reiškia, kad didėjant *E. variegatum* parcialinių kerų tankiui, tirtose asiūklio populiacijose, mažėja fertilių ūglių skaičius. Didžiausias kiekis parcialinių kerų su fertiliais ūgliais buvo nustatytas atvirų smėlių augavietėje.

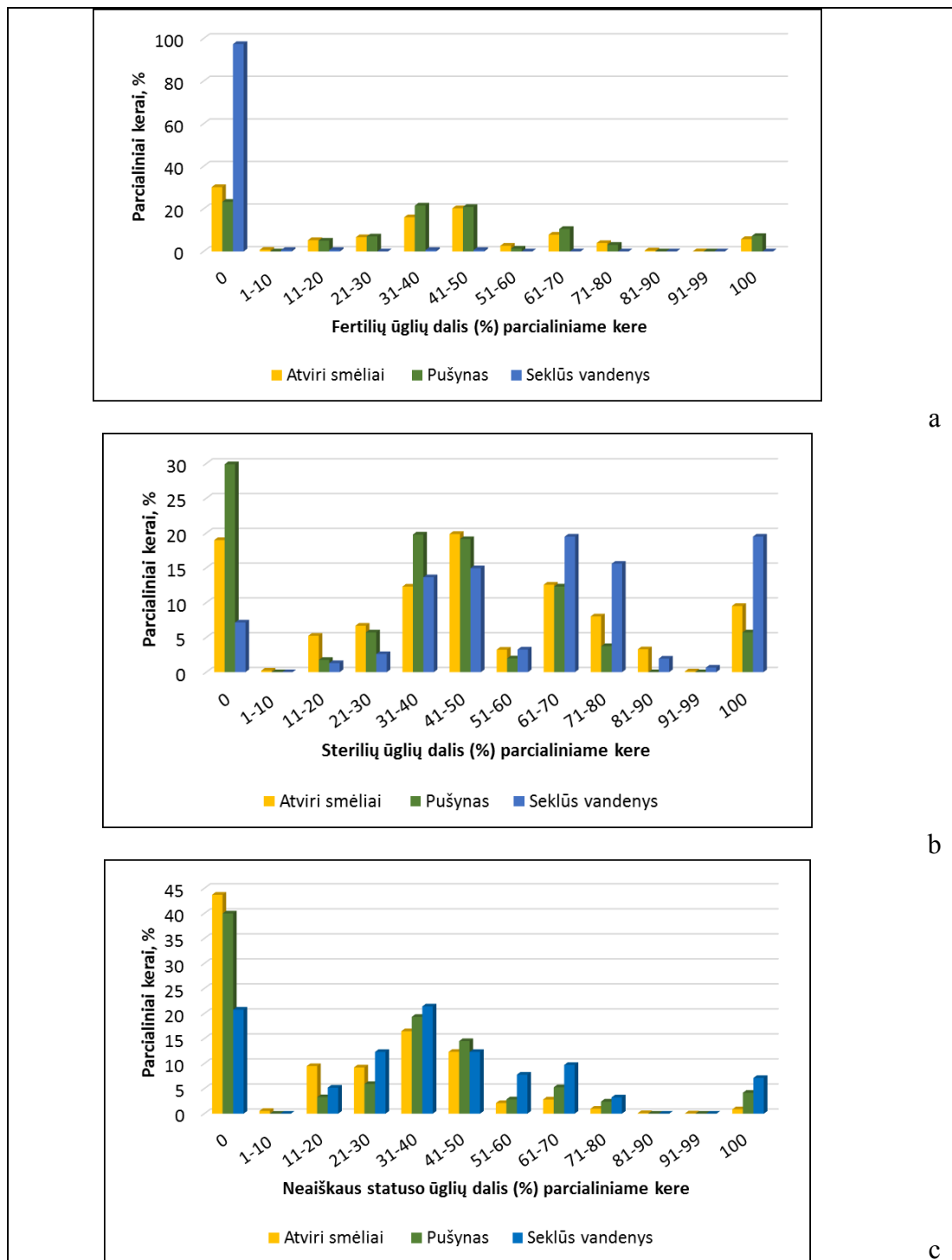
Koreliacija tarp *E. variegatum* fertilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose ir jų aukščio svyravo nuo labai silpnai teigiamos (Giraitė  $r=0,042$ ,  $p<0,05$ ) iki vidutiniškai teigiamos (Vilkokšnis  $r=0,376$ ,  $p<0,05$ ) (5.5 lent.). Beržupio populiacijos augavietėse ši koreliacija buvo tokio paties pobūdžio (5.4 lent.). Tačiau Giraitės populiacijos augavietėse analizuojama koreliacija svyravo nuo labai silpnai teigiamos ( $r=0,198$ ,  $p<0,05$ ) atvirų smėlių augavietėje iki vidutiniškai stipriai teigiamos ( $r=0,347$ ,  $p<0,05$ ) pušyno augavietėje.

5.5 lentelė. *E. variegatum* fertilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose koreliacija su vidutiniu ūglių aukščiu ir parcialinių kerų tankiu

Populiacija Požymis	Beržupis	Giraitė	Kazališkė	Snaigynas	Vilkokšnis
Vidutinis ūglių aukštis	0,338	0,042	0,309	0,113	0,376
Parcialinių kerų tankis	0,112	0,085	- 0,224	—	- 0,417

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

*E. variegatum* sterilių ūglių biologinė funkcija – fotosintezės vykdymas ir energetinių išteklių gausumo užtikrinimas. Sterilių ūglių skaičius parcialiniuose keruose itin varijavo tiek vienos populiacijos ribose, tiek ir tarp atskirų populiacijų.



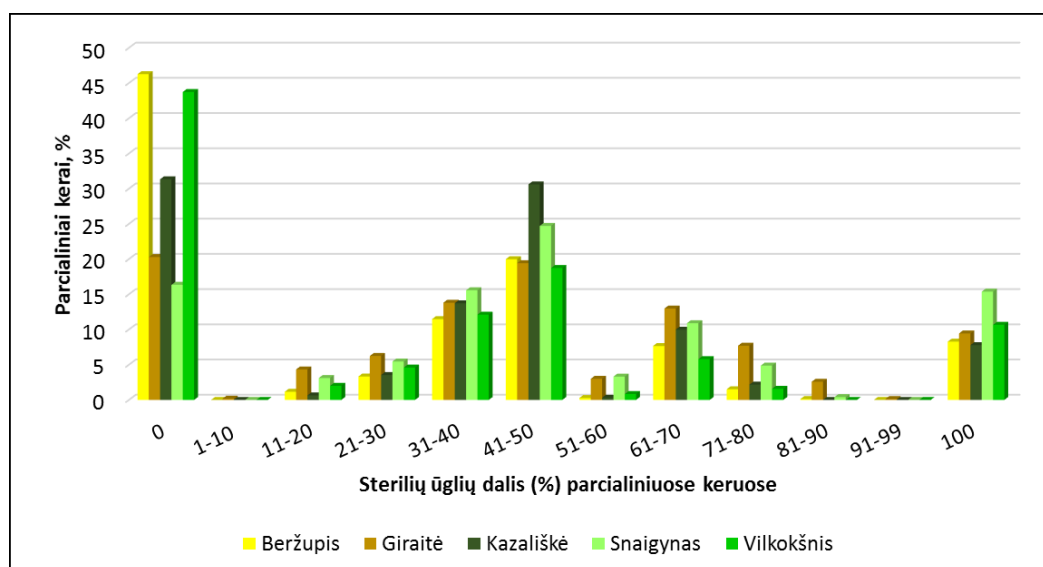
5.29 pav. *E. variegatum* parcialinių kerų sudėtis pagal ūglių tipus Giraitės populiacijoje

Daugiausiai *E. variegatum* parcialinių kerų su steriliais ūgliais tarp tirtų Beržupio ir Giraitės populiacijų augaviečių nustatyta Giraitės populiacijos seklių vandenų (93 %) ir atvirų smėlių (81 %) augavietėse. Šį faktą patvirtina ir sterilių ūglių gausa, kuri minėtose augavietėse buvo didžiausia, atitinkamai 60 ir 47 % nuo visų augavietės ūglių skaičiaus. Taip pat seklių vandenų augavietėje buvo nustatytas ir didžiausias skaičius vien tik iš sterilių ūglių sudarytų parcialinių kerų (19 %). Apskritai, daugumoje parcialinių kerų sterilūs ūgliai šioje augavietėje buvo labai gausūs. Nėra abejonių, kad vandens aplinka nulemia sterilių ūglių gausą parcialiniuose keruose. Atvirų smėlių augavietėje parcialiniai kerai, kuriuose sterilūs ūgliai buvo negausūs, sudarė 24 %, vidutiniškai gausūs 23 % ir labai gausūs 24 %. Esant nepalankioms aplinkos sąlygoms didėja sterilių ūglių skaičius parcialiniuose keruose, todėl sumažėja augalo energijos kiekis skiriamas fertilių ūglių formavimui. Mažiausiai parcialinių kerų su steriliais ūgliais nustatyta Beržupio populiacijos šlaito vidurinės (49 %) ir viršutinės dalies (61 %) augavietėse.

Parcialinių *E. variegatum* kerų su steriliais ūgliais (iš visų tirtų populiacijų) daugiausiai nustatyta Snaigyno populiacijoje – 84 % (5.30 pav.). Tokį didelį parcialinių kerų su steriliais ūgliais skaičių lemia augavietės specifinės sąlygos. Kaip minėjome anksčiau, augavietė intensyviai apauginėja *Alnus glutinosa* ir *Frangula alnus*. Todėl visi *E. variegatum* parcialiniai kerai auga užpavėsintoje aplinkoje. Tokiomis sąlygomis augalai daugiau energetinių išteklių skiria konkurentabilumo didinimui. Mažiausiai (53 %) parcialinių kerų su steriliais ūgliais nustatyta Beržupio populiacijoje (5.30 pav.). Tik iš sterilių ūglių sudarytų parcialinių kerų daugiausiai (15 %) nustatyta Snaigyno populiacijoje. Parcialinių kerų su vidutiniškai gausiais steriliais ūgliais daugiausiai (31 %) nustatyta Kazališkės populiacijoje.

Sterilūs ūgliai *E. variegatum* parcialiniuose keruose gali sudaryti nuo 0 iki 100 %. Dažniausiai sterilūs ūgliai parcialiniuose keruose sudaro 33, 50 ar 67 % nuo bendro parcialinio kero ūglių skaičiaus (5.30 pav.). Parcialinių kerų, kurių sudėtyje yra 67 % sterilių ūglių, daugiausiai nustatyta Giraitės populiacijoje – 12,7 %, šiek tiek mažiau jų diagnozuota Kazališkės (10 %) ir Snaigyno (10,7 %)

populiacijose. Mažiausiai tokių parcialinių kerų nustatyta Beržupio (5,7 %) ir Vilkokšnio (5,8 %) populiacijose. Parcialinių kerų, kuriuose sterilūs ūgliai sudaro 50 %, daugiausiai nustatyta Kazališkės – 30,6 %, ir Snaigyno (24,1 %) populiacijose. Parcialinių kerų gausa, kuriuose sterilūs ūgliai sudaro 33 %, svyravo nuo 10,7 % Giraitės iki 13,1 % Beržupio populiacijose.



5.30 pav. *E. variegatum* sterilių ūglių procentinė dalis tirtų populiacijų parcialiniuose keruose

Bendros koreliacijos rodikliai visų populiacijų duomenims rodo labai silpnai neigiamą koreliaciją ( $r=-0,152$ ,  $p<0,05$ ) tarp sterilių ūglių skaičiaus *E. variegatum* parcialiniame kere ir jų tankio. Tai reiškia, kad didėjant parcialinių kerų tankiui sterilių ūglių skaičius parcialiniame kere mažėja. Kuo parcialinis keras biologškai brandesnis, tuo jame daugiau neaiškios biologinės funkcijos ir senatvinio tipo ūglių. Tačiau tam tikrose populiacijose (Kazališkė ir Vilkokšnis) ši koreliacija svyravo nuo labai silpnos iki silpnos (5.6 lent.). Silpnai neigiamos koreliacijos tarp sterilių ūglių skaičiaus ir parcialinių kerų tankio nustatytos Giraitės populiacijos atvirų smėlių ( $r=-0,209$ ,  $p<0,05$ ) ir pušyno ( $r=-0,247$ ,  $p<0,05$ ) augavietėse (5.7 lent.).

5.6 lentelė. *E. variegatum* sterilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose koreliacija su vidutiniu ūglių aukščiu ir parcialinių kerų tankiu tirtose populiacijose

Populiacija	Beržupis	Giraitė	Kazališkė	Snaigynas	Vilkokšnis
Požymis					
Vidutinis ūglių aukštis	0,065	0,207	0,089	0,206	-0,108
Parcialinių kerų tankis	-0,088	-0,122	0,068	—	0,202

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

Bendros koreliacijos rodikliai visų populiacijų duomenims rodo silpnai teigiamą koreliaciją ( $r=0,384$ ,  $p<0,05$ ) tarp *E. variegatum* sterilių ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir jų vidutinio aukščio. Tačiau ši koreliacija itin variavo populiacijų viduje ir tarp atskirų populiacijų. Nustatyta labai silpnai teigiama ( $r=0,111$ ,  $p<0,05$ ) koreliacija tarp sterilių ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir jų aukščio Giraitės populiacijos atvirų smėlių augavietėje. Snaigyno populiacijoje nustatytas koreliacinis ryšys tarp sterilių ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir jų aukščio buvo statistiškai nepatikimas. Stipriausias teigiamas ryšys ( $r=0,202$ ,  $p<0,05$ ) tarp nagrinėtų požymių nustatytas Vilkokšnio populiacijoje, taip pat labai silpna teigiama koreliacija tarp nagrinėtų požymių nustatyta ir Kazališkės populiacijoje ( $r=0,068$ ,  $p<0,05$ ). Beržupio ir Giraitės populiacijose nustatyta labai silpna neigiama koreliacija tarp nagrinėtų požymių. Galima spėti, kad šiose populiacijose sterilių ūglių kiekį parcialiniuose keruose įtakoja kiti mūsų neįvertinti veiksniai, kurie gali būti ne tik egzogeniniai, bet ir endogeniniai.

Neaiškaus biologinio statuso ūgliai *E. variegatum* parcialiniame kere – vienas pagrindinių požymių, galinčių diagnozuoti parcialinio kero biologinį amžių. Kuo šio tipo ūglių daugiau parcialiniame kere, tuo parcialinis keras biologiškai senesnis. Nedidelis šių ūglių kiekis parcialiniame kere gali reikšti užsitęsusių ūglių ontogenezę arba populiacijos jaunumą. Parcialinių kerų su neaiškios biologinės funkcijos ūgliais daugiausiai (82 %) nustatyta Snaigyno populiacijoje (5.31 pav.). Mūsų nuomone, ši *E. variegatum* populiacija netolimoje ateityje gali pradėti degraduoti. Parcialinių kerų, kurie sudaryti tik iš

nagrinėjamo tipo ūglių, daugiausiai nustatyta Beržupio populiacijoje (23 %). Manome, kad nuolatinis dirvožemio drėgmės stygius ir didesnis samanų bei kerpių projekcinis padengimas, lyginant su Giraitės populiacija, apsprendžia neaiškios biologinės funkcijos ūglių gausą šioje populiacijoje.

5.7 lentelė. *E. variegatum* sterilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose koreliacija su jų vidutiniu aukščiu ir parcialinių kerų tankiu Beržupio ir Giraitės populiacijose

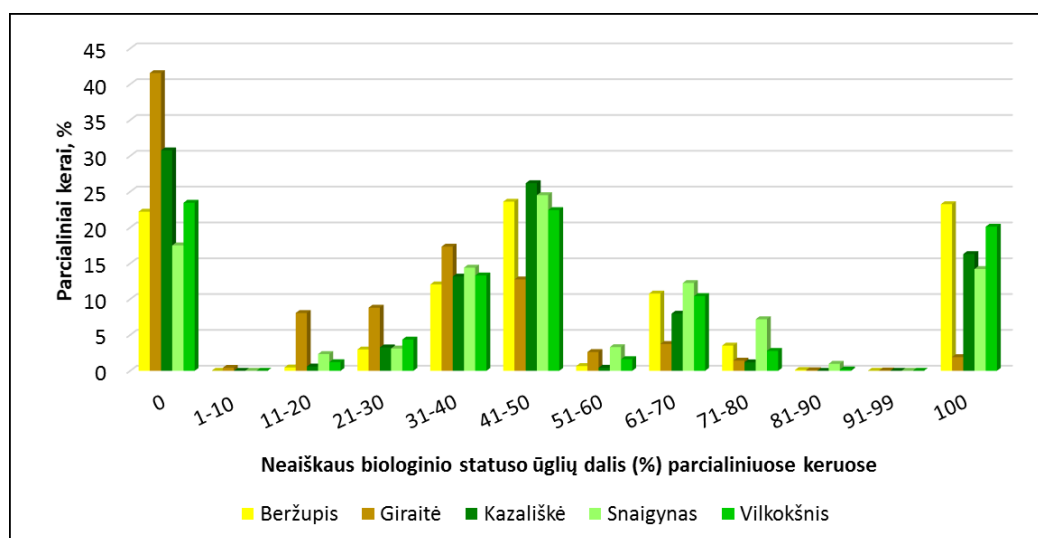
Augavietė Požymis	Viršutinė šlaito dalis	Vidurinė šlaito dalis	Apatinė šlaito dalis	Atviri smėliai	Pušynas	Seklūs vandenys
Vidutinis ūglių aukštis	—	0,05	—	0,111	—	0,384
Parcialinių kerų tankis	—	—	—	-0,209	-0,247	—

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

Atlikta lyginamoji Beržupio ir Giraitės populiacijų analizė rodo, kad daugiausiai *E. variegatum* neaiškios biologinės funkcijos ūglių nustatyta Beržupio populiacijos viršutinės (51,1 %), vidurinės (51,4 %) ir apatinės (46,6 %) šlaito dalių augavietėse (5.27c pav.). Giraitės populiacijos atvirų smėlių augavietėje tokių ūglių buvo mažiausia (23 %). Neaiškios biologinės kilmės ūglių gausa – vienas svarbesnių parcialinių kerų biologinio amžiaus rodiklių, taip pat jų gausa parodo ir pačios populiacijos būklę bei santykinį amžių. Šių ūglių kiekio kitimas Beržupio populiacijos augavietėse atspindi aplinkos sąlygų įtaką pačių ūglių ontogenezei. Neabejojame, kad *E. variegatum* Beržupio karjere į šlaitą pradėjo plisti iš karjero dugno. Apatinės šlaito dalies augavietėje neaiškios biologinės funkcijos ūglių nustatyta mažiausiai. Todėl gali būti, kad didesnis dirvožemio drėgmės kiekis ir susiformavęs užpavėsinimas lemia ilgesnę ūglių ontogenezę. Vidurinėje ir viršutinėje šio šlaito dalių augavietėse nagrinėjamo tipo ūglių gerokai daugiau. Parcialiniai kerai su šio tipo ūgliais viršutinės šlaito dalies augavietėje sudarė 82 %, o vidurinės šlaito dalies augavietėje 80 %. Parcialiniai kerai su nagrinėjamo tipo ūgliais Giraitės populiacijos atvirų smėlių augavietėje sudarė 56 %, o pušyno augavietėje 60 %.



Šie duomenys rodo, kad Giraitės populiacija yra gerokai jaunesnė nei Beržupio populiacija. Tai patvirtina ir faktas, kad daugiausiai parcialinių kerų, sudarytų tik iš neaiškios biologinės funkcijos ūglių, nustatyta Beržupio populiacijos vidurinės (24 %), viršutinės (23 %) ir apatinės (20 %) šlaito dalių augavietėse (5.27c pav.). Tokie parcialiniai kerai Giraitės populiacijos atvirų smėlių augavietėje sudarė vos 1 % (5.29c pav.). Giraitės populiacijos seklių vandenu augavietėje parcialinių kerų su neaiškios biologinės funkcijos ūgliais nustatyta daugiausiai – 79 %. Asiūklių gametofitų atsiradimui iš sporų ir naujų sporofitų susidarymui reikalinga drėgna aplinka (NAUJALIS, 1995), todėl manome, kad būtent šioje augavietėje *E. variegatum* galėjo atsirasti pirmiausiai ir vėliau iš jos plito į kitas tinkamas buveines Giraitės karjere. Gali būti, kad vandens aplinka įtakoja greitesnę ūglių ontogenezę. Deja, bet literatūrinių duomenų susijusių su panašaus pobūdžio situacijų analize mums nėra žinoma.



5.31 pav. *E. variegatum* neaiškaus biologinio statuso ūglių procentinė dalis tirtų populiacijų parcialiniuose keruose

Neaiškios biologinės funkcijos ūgliai parcialiniuose *E. variegatum* keruose gali sudaryti nuo 0 iki 100 %. Neaiškaus biologinio statuso ūgliai parcialiniuose *E. variegatum* keruose dažniausiai sudaro 33, 50 ir 67 % (5.31 pav.). Parcialinių kerų, kuriuose neaiškaus biologinio statuso ūgliai sudaro 33 %, daugiausiai nustatyta Giraitės (16,3 %) populiacijoje. Beržupio ir Kazališkės populiacijose

tokie parcialiniai kerai sudarė atitinkamai 12,8 ir 12,4 %. Apskritai, daugiausiai nustatyta parcialinių kerų, kuriuose neaiškaus biologinio statuso ūgliai sudarė 50 %: tokių parcialinių kerų daugiausiai nustatyta Kazališkės (26,1 %) ir Snaigyno (23,9 %) populiacijose. Parcialinių kerų, kuriuose neaiškaus biologinio statuso ūgliai sudarė 67 %, daugiausiai nustatyta Beržupio (14,9 %), Snaigyno (10,9 %) ir Vilkokšnio (10,4 %) populiacijose. Galima teigti, kad šios populiacijos, lyginant su Giraitės ar Kazališkės populiacijomis, kuriose šie parcialiniai kerai sudaro 5,4 ir 8 %, yra santykinai senesnės.

Silpnai teigiama koreliacija ( $r=0,294$ ,  $p<0,05$ ) tarp neaiškos biologinės funkcijos ūglių skaičiaus ir *E. variegatum* parcialinių kerų tankio buvo nustatyta Giraitės populiacijos pušyno augavietėje (5.8 lent.). Silpnai neigiama koreliacija ( $r=-0,245$ ,  $p<0,05$ ) tarp nagrinėjamų požymių nustatyta Giraitės populiacijos seklių vandenų augavietėje. Atvirų smėlių (Giraitė) ir vidurinės šlaito dalies (Beržupis) augavietėse tarp šio tipo ūglių ir parcialinių kerų tankio nustatyta labai silpna teigiama koreliacija: atitinkamai  $r=0,068$  ir  $r=0,082$ , abiem atvejais  $p<0,05$ .

Tik Kazališkės ir Vilkokšnio populiacijose pavyko nustatyti labai silpnai neigiamą koreliaciją tarp neaiškos biologinės funkcijos ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir parcialinių kerų tankio (atitinkamai  $r=-0,046$  ir  $r=-0,106$ ,  $p<0,05$ ). Kitose populiacijose koreliacijos tarp nagrinėjamų požymių buvo statistiškai nepatikimos.

5.8 lentelė. *E. variegatum* neaiškos biologinės funkcijos ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose koreliacija su parcialinių kerų tankiu

Augavietė Požymis	Viršutinė šlaito dalis	Vidurinė šlaito dalis	Apatinė šlaito dalis	Atviri smėliai	Pušynas	Seklūs vandenys
Parcialinių kerų tankis	—	0,082	—	0,068	0,295	- 0,245

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

*E. variegatum* parcialinių kerų įvairovę pagal ūglių tipus lemia augaviečių aplinkos sąlygos. Reikšmingos biologinės konkurencijos nebuvimas įtakoja didesnę fertilių ūglių gausą parcialiniuose keruose. Samanų ir kerpių projekcinio

padengimo didėjimas įtakoja sterilių ūglių gausos didėjimą parcialiniuose keruose. Vandens aplinka įtakoja fertilių ūglių mažėjimą ir sterilių ūglių įsivyravimą parcialiniuose keruose. Pagal neaiškios biologinės funkcijos ūglių gausą galime spręsti apie populiacijos ir parcialinių kerų santykinį amžių bei aplinkos sąlygų įtaką ūglių ontogenezei.

Apibendrinant galime teigti, kad sporifikacijos intensyvumą (fertilių ūglių gausa) lemia 1) buveinių atvirumas ir 2) parcialinių kerų tankis. Augavietėms užaugant krūmais ar jas užliejus vandeniu, *E. variegatum* fertiliūs ūgliai praktiškai nesusidaro. Sterilių ūglių gausą augavietėse daugiausiai lemia 1) augavietės užpavėsinimas ir 2) biologinės konkurencijos tarp augalų didėjimas.

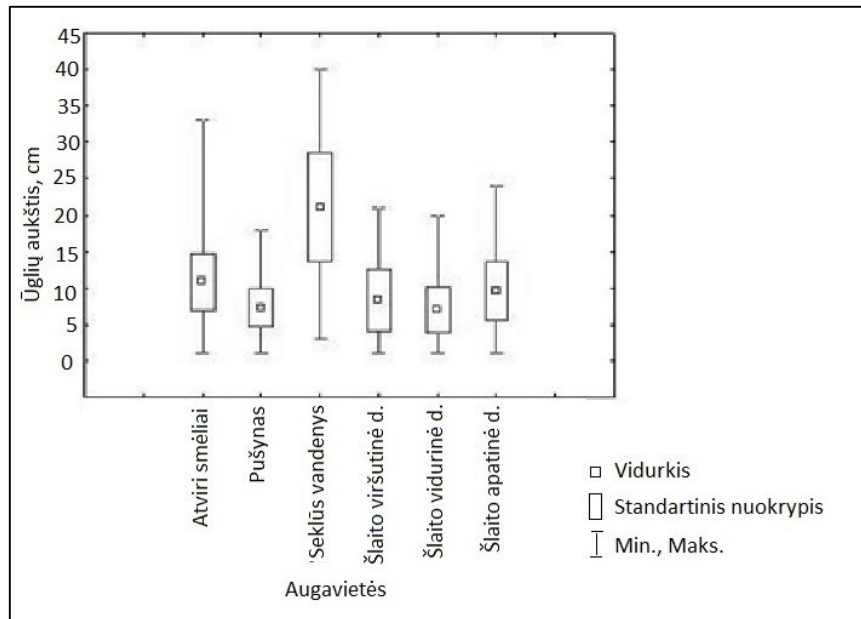
### **5.6.3. *E. variegatum* ūglių aukštis parcialiniuose keruose**

*E. variegatum* ūglių aukštis parcialiniuose keruose labai priklauso nuo augavietės tipo. *E. variegatum* ūglių aukščio parcialiniuose keruose analizės metu nustatėme šio rodiklio varijavimus tiek tarp skirtingo tipo augaviečių populiacijos viduje, tiek ir tarp skirtingų populiacijų.

*E. variegatum* ūglių aukštis parcialiniuose keruose svyravo nuo 1 iki 44 cm aukščio. Dažniausiai pasitaikanti ūglių aukščio reikšmė – 10 cm. Tačiau ūglių aukščio rodikliai varijavo tiek populiacijos viduje, tiek ir tarp atskirų populiacijų.

Tirtose Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse aukščiausi *E. variegatum* ūgliai nustatyti seklių vandenų augavietėje. Šioje augavietėje vidutinis ūglių aukštis buvo 21 cm: tai didžiausias vidutinio ūglių aukščio rodiklis tarp visų tirtų populiacijų (5.32 pav.). Tačiau didžiausia standartinio nuokrypio reikšmė (Std=7,43) rodo, kad ūglių aukščio rodiklis šioje augavietėje – pats nepastoviausias. Tokį didelį standartinį nuokrypį lemia būtent šioje augavietėje nustatyti apskritai vieni aukščiausių (iki 40 cm ilgio) *E. variegatum* ūglių. Tiesa, parcialiniai kerai, kuriuose ūgliai siekė 40 cm, tesudarė 1 %. Seklių vandenų augavietėje vyravo (30 %) 21-25 cm aukščio ūgliai. Dažniausiai pasitaikanti ūglių aukščio reikšmė – 22 cm, artima vidutiniam ūglių aukščiui.

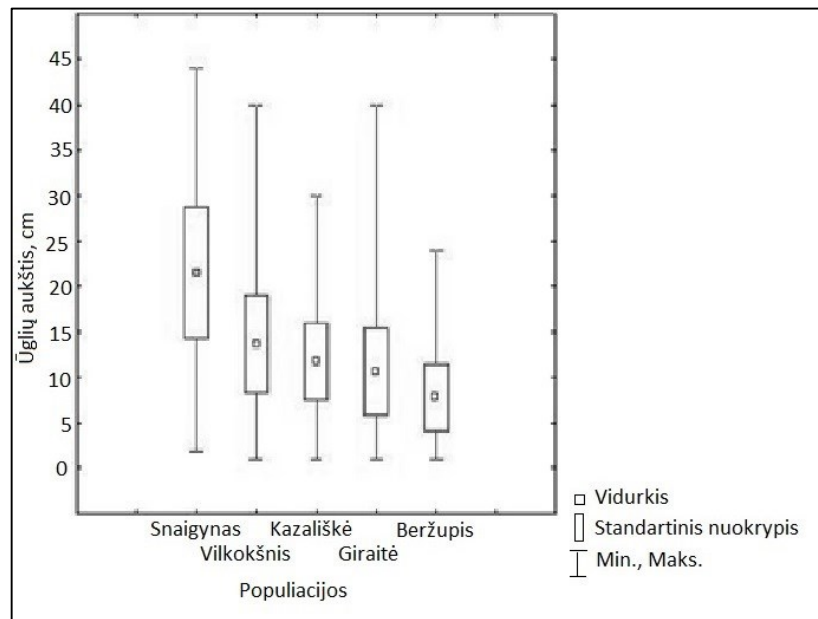
Tokį *E. variegatum* ūglių aukštį galėjo nulėmti vandens masės storis, kadangi *E. variegatum* augo 20-25 cm vandens gylyje. Mažiausias vidutinis ūglių aukštis nustatytas Beržupio populiacijos vidurinės šlaito dalies augavietėje (7,10 cm) ir Giraitės populiacijos pušyno augavietėje (7,33 cm). Pastarojoje augavietėje nustatytas mažiausias ūglių aukščio variavimas apie vidurkį (Std=2,52).



5.32 pav. *E. variegatum* ūglių aukščio variavimas Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse

Snaigyno populiacijoje vidutinis *E. variegatum* ūglių aukštis buvo 21,5 cm, Std=7,18 – pats didžiausias iš visų tirtų populiacijų (5.33 pav.). Tai nulėmė išskirtinai didelės vidutinio ūglių aukščio reikšmės. Šioje populiacijoje nustatyti ilgiausi 44 cm aukščio *E. variegatum* ūgliai. Tokias dideles vidutinio ūglių aukščio reikšmes nulėmė augavietės užpavėsinimas. Taip pat vieni didesnių vidutinio ūglių aukščio rodikliai nustatyti Vilkokšnio populiacijoje – 13,7 cm. Tam įtakos galėjo turėti žemapelkės paviršiaus kupstuotumas. Šioje populiacijoje ūglių aukštis svyravo nuo 1 iki 40 cm. Pačios mažiausios ūglių aukščio reikšmės nustatytos Beržupio populiacijoje, kur vidutinis ūglių aukštis siekė 7,8 cm, o apskaičiuotas Std=3,61 – pats mažiausias iš visų tirtų populiacijų.

Beržupio populiacijoje ūglių aukščio reikšmės buvo pačios mažiausios, ūglių aukštis svyravo nuo 1 iki 24 cm.



5.33 pav. *E. variegatum* ūglių aukščio variavimas tirtose populiacijose

Koreliacinės analizės duomenys parodė, kad egzistuoja ryšys tarp *E. variegatum* ūglių skaičiaus parcialiniame kere ir jų aukščio. Tarp vidutinio ūglių aukščio ir ūglių skaičiaus parcialiniame kere nustatyta labai silpna teigiama koreliacija ( $r=0,077$ ,  $p<0,05$ ). Stipriausia silpnai teigiama koreliacija tarp nagrinėjamų požymių nustatyta Beržupio populiacijos viršutinės šlaito dalies augavietėje ( $r=0,309$ ,  $p<0,05$ ) (5.9 lent.). Silpniausia koreliacija tarp nagrinėjamų požymių nustatyta Giraitės populiacijos atvirų smėlių ( $r=0,129$ ,  $p<0,05$ ) ir pušyno ( $r=0,152$ ,  $p<0,05$ ) augavietėse bei Beržupio populiacijos apatinės šlaito dalies augavietėje ( $r=0,160$ ,  $p<0,05$ ). Tik dviejose augavietėse (Beržupio populiacijos vidurinės šlaito dalies ir Giraitės populiacijos pušyno) buvo nustatyta statistiškai patikima, bet labai silpna ( $r=0,126$ ,  $p<0,05$ ) ir silpna ( $r=0,314$ ,  $p<0,05$ ) koreliacijos tarp ūglių aukščio ir parcialinių kerų tankio. Šiuo metu dar trūksta duomenų objektyviam šių koreliacijų įvertinimui. Nors Beržupio populiacijoje būtent vidurinės šlaito dalies augavietėje ir buvo nustatyti didžiausi vidutinis ir ekologinis *E. variegatum* parcialinių kerų tankiai.

5.9 lentelė. *E. variegatum* ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose koreliacija su jų vidutiniu aukščiu ir parcialinių kerų tankiu Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse

Požymis \ Augavietė	Viršutinė šlaito dalis	Vidurinė šlaito dalis	Apatinė šlaito dalis	Atviri smėliai	Pušynas	Seklūs vandenys
Vidutinis ūglių aukštis	0,310	0,202	0,160	0,130	0,153	0,225
Parcialinių kerų tankis	—	-0,010	—	-0,153	0,232	-0,229

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

Duomenų analizės metu buvo nustatyta bendra labai silpna neigiama koreliacija tarp vidutinio *E. variegatum* ūglių aukščio ir parcialinių kerų tankio ( $r=-0,146$ ,  $p<0,05$ ). Tačiau koreliacijos varijavo tarp atskirų populiacijų. Stipriausia vidutinė neigiama koreliacija ( $r=-0,462$ ,  $p<0,05$ ) nustatyta tarp vidutinio ūglių aukščio ir parcialinių kerų tankio Vilkokšnio populiacijoje (5.10 lent.). Gautas labai silpnas teigiamas koreliacijas tarp nagrinėjamų požymių Snaigyno ir Kazališkės populiacijose galime laikyti atsitiktinėmis reikšmėmis. Sunku kol kas paaiškinti Kazališkės populiacijoje gautą koreliacijos reikšmę ( $r=0,125$ ,  $p<0,05$ ). Taip pat visose populiacijose, išskyrus Snaigyno ir Kazališkės, tarp vidutinio ūglių aukščio ir ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose nustatyta labai silpna teigiama koreliacija (5.10 lent.).

Koreliacinė analizė parodė, kad egzistuoja ryšys tarp vidutinio *E. variegatum* ūglių aukščio ir parcialinio kerų tankio, t.y. didėjant parcialinių kerų tankiui, vidutinis ūglių aukštis mažėja. Daugėjant ūglių skaičiui parcialiniame kere, didėja ir vidutinis ūglių aukštis. Visose populiacijose, išskyrus Snaigyno, koreliacija tarp vidutinio ūglių aukščio ir fertilių ūglių skaičiaus buvo stipresnė nei tarp vidutinio ūglių aukščio ir sterilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose (5.10 lent.). *E. variegatum* fertilūs ūgliai parcialiniuose keruose yra aukštesni už sterilius ūglius.

5.10 lentelė. *E. variegatum* vidutinio ūglių aukščio parcialiniuose keruose koreliacija su jų skaičiumi parcialiniame kere ir jų tankiu

Požymis \ Populiacija	Populiacija				
	Beržupis	Giraitė	Kazališkė	Snaigynas	Vilkokšnis
Ūglių skaičius parcialiniame kere	0,193	0,152	—	—	0,163
Parcialinių kerų tankis	-0,128	-0,107	0,125	0,144	-0,462

Visos pateiktos koreliacijos (Pirsono koeficientai) statistiškai reikšmingos; — statistiškai nereikšminga koreliacija

#### 5.6.4. *E. variegatum* parcialinių kerų randai ir pumpurai

Randų skaičius yra vienas pagrindinių požymių, leidžiančių spręsti apie *E. variegatum* parcialinio kero biologinį amžių.

Daugiausiai randų turinčių *E. variegatum* parcialinių kerų nustatyta Snaigyno populiacijoje – 43,6 %. Tokia šio požymio reikšmė byloja apie prasidėjusius populiacijos degradavimo procesus. Giraitės ir Beržupio populiacijose *E. variegatum* parcialiniai kerai su randais sudarė atitinkamai 12,3 ir 14,2 %. Tokios šio požymio reikšmės gali būti traktuojamos kaip šių populiacijų santykinį jaunumą patvirtinantys rodikliai.

Giraitės populiacijos seklių vandenų augavietėje 95,7 % *E. variegatum* parcialinių kerų turėjo randų, šiek tiek mažiau jų (84,7 %) buvo nustatyta pušyno augavietėje. Beržupio karjero populiacijos viršutinės šlaito dalies augavietėje nustatytas didžiausias (90,7 %) visoje populiacijoje parcialinių kerų su randais skaičius. Šiek tiek mažiau jų diagnozuota (82,5 %) apatinės šlaito dalies augavietėje. Tokius šio požymio rodiklius galėjo nulemti nepalankios *E. variegatum* augimo sąlygos.

Dažniausiai *E. variegatum* parcialiniuose keruose randai sudaro 25, 33 arba 50 %. Daugiausiai parcialinių kerų turinčių 25, 33 ir 50 % randų, nustatyta Vilkokšnio populiacijoje – 3,5 % (5.11 lent.). Mažiausiai parcialinių kerų, kuriuose randai ūglių atžvilgiu sudaro 25 ir 33 %, nustatyta Kazališkės

populiacijoje – 0,5 ir 1,6 %. Parcialinių kerų, kuriuose randai sudaro 50 %, mažiausiai nustatyta Giraitės populiacijoje – 2,3 %. Tik Kazališkės populiacijoje nustatytas laipsniškas parcialinių kerų su randais skaičiaus didėjimas. Iš to galime spręsti apie tolygų populiacijos senėjimą. Snaigyno ir Vilkokšnio populiacijose daugiausiai nustatyta parcialinių kerų, kuriuose randai sudaro 50 % nuo bendro ūglių skaičiaus. Giraitės ir Beržupio populiacijose daugiausiai nustatyta parcialinių kerų, kuriuose randai sudaro 33 % nuo ūglių skaičiaus. Parcialiniai kerai, kuriuose randai sudaro 50 % arba jų skaičius lygus ūglių skaičiui, sudaro gerokai mažesnę procentinę dalį. Tokios šio požymio reikšmės rodo, kad Giraitės ir Beržupio populiacijos, lyginant su kitomis tirtomis populiacijomis, yra gerokai jaunesnės. Apie populiacijos santykinę amžių žinių teikia ir parcialiniai kerai, kuriuose randų skaičius viršija ūglių skaičių. Tokių parcialinių kerų mažiausiai nustatyta Beržupio (0,1%) ir Giraitės (0,5 %) populiacijose. Tokio tipo parcialinių kerų daugiausiai (2,8 %) nustatyta Vilkokšnio populiacijoje.

5.11 lentelė. Dažniausiai pasitaikančios randų procentinės dalys *E. variegatum* parcialiniuose keruose (procentai paskaičiuoti nuo parcialinio kero ūglių skaičiaus)

Populiacija	Dalis, %						
	0	25	33	50	100	100 >	
Beržupis	5,8	1,8	4,3	4,6	1,00	0,1	
Giraitė	7,7	1,5	2,7	2,3	0,5	0,5	
Kazališkė	4,0	0,5	1,6	4,8	6,9	1,6	
Snaigynas	6,4	1,3	4,1	6,7	4,6	1,7	
Vilkokšnis	8,6	3,5	7,2	9,9	6,8	2,8	

Pumpurai yra svarbi *E. variegatum* parcialinio kero struktūrinė dalis: iš pumpurų gausos galima spręsti apie parcialinio kero potencialias galimybes išauginti naujus ūglius. Mes savo darbe darėme prielaidą, kad ant šakniastiebių susiformavę pumpurai yra potencialūs naujų ūglių formavimosi pradmenys. Daugiausiai parcialinių kerų su pumpurais nustatyta Beržupio (14,4 %) ir



Snaigyno (13,2 %) populiacijose, mažiausiai (3 %) – Kazališkės populiacijoje. Šiuo metu trūksta mokslinių duomenų apie pumpurų kiekio priklausomybę nuo aplinkos sąlygų ar populiacijos būklės. Pumpurų ir ūglių gausos proporcijos parcialiniuose keruose gali būti labai įvairios. Tačiau dažniausiai pumpurai sudaro 25, 33, 50 % nuo bendro ūglių skaičiaus parcialiniame kere. Snaigyno ir Giraitės populiacijoje nustatyta 2,3 % parcialinių kerų, kuriuose pumpurų skaičius buvo lygus ūglių skaičiui (5.12 lent.). Kitose tirtose populiacijose tokių parcialinių kerų nustatyta gerokai mažiau.

*E. variegatum* pumpurų skaičius parcialiniuose keruose stipriai varijuoja tarp augaviečių. Giraitės karjero populiacijos atvirų smėlių augavietėje nustatytas didžiausias (74,7 %) parcialinių kerų su pumpurais skaičius, tačiau seklių vandenių augavietėje tokie parcialiniai kerai sudarė vos 6,4 %. Akivaizdu, kad vandens aplinka, kaip stresinis faktorius, neigiamai įtakoja ne tik *E. variegatum* sporifikacijos intensyvumą, bet taip pat neigiamai veikia ir pumpurų susidarymo parcialiniuose keruose procesus.

5.12 lentelė. Dažniausiai pasitaikančios pumpurų procentinės dalys *E. variegatum* parcialiniuose keruose (procentai paskaičiuoti nuo parcialinio kero ūglių skaičiaus)

Populiacija \ Dalis, %	0	25	33	50
Beržupis	85,6	2,3	4,0	5,1
Giraitė	88,5	1,3	2,7	2,3
Kazališkė	97,0	0	0,7	1,1
Snaigynas	90,8	0,2	0,3	2,3
Vilkokšnis	86,8	0,6	2,5	3,4

### 5.7. *E. variegatum* parcialinių kerų tankis

*E. variegatum* parcialinių kerų tankio analizė parodė žymų šio rodiklio variavimą tiek vienos populiacijos ribose, tiek ir tarp skirtingų populiacijų. Atskirose populiacijose *E. variegatum* ekologinis tankis labai skirtingas (5.13

lent.). Didžiausias ekologinis tankis nustatytas Kazališkės populiacijoje – 14208 parcialiniai kerai 1m<sup>2</sup>. Tokį didelį parcialinių kerų skaičių nulėmė augavietės pobūdis. Šioje šaltiniuotoje pievoje *E. variegatum* tarpsta kartu su *Eriophorum latifolium*, *Parnasia palustris*, *Epipactis palustris* ir kt. Be to, šioje augavietėje visiškai nebuvo krūmų. Gal būt, tokiam parcialinių kerų tankio rodikliui galėjo turėti reikšmės anksčiau vykdytas pievos šienavimas ir ekstensyvus ganymas.

Dideliu parcialinių kerų skaičiumi išsiskyrė visos natūralių augaviečių populiacijos (Kazališkės, Vilkokšnio, Snaigyno). Iš visų šių populiacijų mažiausias *E. variegatum* ekologinis tankis nustatytas Snaigyno populiacijoje – 3232 parcialiniai kerai 1m<sup>2</sup> (5.13 lent.) Tai nėra keista, nes kaip minėjome anksčiau, vietomis ši populiacija yra degraduojančio pobūdžio. Giraitės ir Beržupio populiacijose nustatyti kur kas žemesni *E. variegatum* ekologinio tankio rodikliai, atitinkamai 620 ir 826 parcialiniai kerai 1m<sup>2</sup>. Ekologinio tankio duomenys atspindi populiacijos amžių, raidos tarpsnį ir ekologinių sąlygų įtaką. Giraitės ir Beržupio populiacijos pagal kalendorinį amžių turėtų būti jaunesnės nei kitos tirtos populiacijos, todėl nenuostabu, kad ekologinis tankis jose pačio žemiausio lygmens. Nustatėme ganėtinai didelius ekologinio tankio rodiklio svyravimus skirtingose Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse.

5.13 lentelė. *E. variegatum* populiacijų parcialinių kerų tankio charakteristikos (parcialinių kerų skaičius 1m<sup>2</sup>)

Populiacija	Minimalus parcialinių kerų skaičius	Ekologinis tankis	Vidutinis tankis	Standartinis nuokrypis
Beržupis	15	826	177	223,62
Giraitė	56	620	235	166,42
Kazališkė*	4960	14208	7283	3907,19
Snaigynas*	976	3232	1644	950,11
Viklokšnis*	4896	10896	6902	2361,82

\* - tyrimai atlikti 25x25 cm pločio tiriamuosiuose laukeliuose, pateikti duomenys perskaičiuoti į 1m<sup>2</sup>

*E. variegatum* parcialinių kerų susidarymą įvairiose buveinėse lemia daugelis išorinių ir vidinių populiacijos atžvilgiu veiksnių. Parcialinių kerų gausa labiausiai priklauso nuo požeminių struktūrų išsivystymo ir būklės. *E. variegatum* parcialinių kerų ekologinis tankis Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse svyravo nuo 112 iki 826 parcialinių kerų 1m<sup>2</sup>. Didžiausias *E. variegatum* parcialinių kerų ekologinis tankis nustatytas Beržupio populiacijos vidurinės šlaito dalies augavietėje – 826 parcialiniai kerai viename m<sup>2</sup>; viršutinės šlaito dalies augavietėje šio rodiklio dydis buvo 112 parcialinių kerų viename m<sup>2</sup>. Mūsų tyrimų atveju vienas pagrindinių ekologinių veiksnių lėmusių tokius ekologinio tankio skirtumus augavietėse – dirvožemio drėgmė. Viršutinės šlaito dalies augavietė pasižymėjo didžiausiu insoliacijos laipsniu ir mažiausiu dirvožemio drėgmės kiekiu. Čia kartu su *E. variegatum* tarpsta *Calamagrostis epigejos*, *Artemisia campestris*, *Festuca ovina*, *Thymus serpyllum* ir *Corynephorus canescens*. Taip pat galima manyti, kad dėl partikuliacijos procesų nutrūkus komunikaciniams ryšiams su karjero dugne tarpstančiais individais, viršutinės šlaito dalies augavietėje esanti populiacijos dalis gali egzistuoti kaip savarankiškas klonas. Apatinės šlaito dalies augavietėje didesnių parcialinių kerų ekologinį tankį neabejotinai nulėmė palankus tirtajam asiūkliui dirvožemio drėgmės režimas. Karjero dugne yra keletas nedidelių vandens telkinių, be to, karjero dugnas išvagotas mechaniškai, o vagose po lietaus susikaupia vanduo. Todėl manome, kad *E. variegatum* po karjero teritoriją pradėjo plisti iš karjero dugno.

Seklių vandenų augavietėje *E. variegatum* tiek vidutinio, tiek ekologinio tankio rodikliai – vieni didesnių (5.14 lent.). Giraitės populiacijoje būtent seklių vandenų augavietėje nustatyti didžiausi parcialinių kerų ekologinio ir vidutinio tankio rodikliai, atitinkamai 620 ir 265,3 parcialiniai kerai 1 m<sup>2</sup>. Šioje augavietėje ant tiriamosios rūšies augalų ūglių aptiktos gausios *Scytonema sp.* Agardh (1824) (KÓMAREK, 2013) genties melsvabakterių kolonijos. Apie šių melsvabakterių poveikį tiriamosios rūšies augalams kol kas trūksta duomenų. Taip pat kol kas dar negalime objektyviai įvertinti pastovios vandens aplinkos

ar laikino užliejimo vandeniu įtakos parcialinių kerų tankiui, kituose kraštuose taip pat nėra atlikta ekologinių tyrimų šiuo klausimu.

Pastoviausias *E. variegatum* parcialinių kerų skaičius 1m<sup>2</sup> nustatytas Beržupio populiacijos viršutinės šlaito dalies ir Giraitės populiacijos pušyno augavietėse, standartiniai šio rodiklio nuokrypiai 44,7 ir 61,65 (5.14 lent.). Didžiausi parcialinių kerų skaičiaus svyravimai 1m<sup>2</sup> nustatyti vidurinės šlaito dalies ir seklių vandenų augavietėse, šie rodikliai sutapo su didžiausiu vidutiniu parcialinių kerų tankiu, standartinis nuokrypis atitinkamai 316,61 ir 308,81.

5.14 lentelė *E. variegatum* tankio Beržupio ir Giraitės populiacijų augavietėse skaitinės charakteristikos ( parcialinių kerų skaičius m<sup>2</sup>)

Populiacija	Augavietė	VT	MPKS	ET	Stds
Beržupis	Viršutinė šlaito dalis	62,20	15	112	44,70
	Vidurinė šlaito dalis	361,80	63	826	321,06
	Apatinė šlaito dalis	106,2	19	178	67,18
Giraitė	Atviri smėliai	256,71	66	461	133,62
	Pušynas	151,67	98	219	61,65
	Seklūs vandenys	265,33	56	620	308,81

VT – vidutinis tankis; MPKS – minimalus parcialinių kerų skaičius; EK – ekologinis tankis; Std – standartinis nuokrypis.

Mūsų tyrimų metu nustatyti vidutinio tankio duomenys stipriai skiriasi nuo 1992 m. tame pačiame Beržupio karjere atliktais *E. variegatum* parcialinių kerų tankio tyrimo duomenimis (NAUJALIS, 1995). Prieš 20 metų karjero šlaituose 1m<sup>2</sup> vidutiniškai augo 17 *E. variegatum* parcialinių kerų. Mūsų tyrimų metu vidutiniškai 1m<sup>2</sup> jau augo 177 parcialiniai *E. variegatum* kerai.

Analizuodami *E. variegatum* tankį, kaip statistinį vienetą naudojome parcialinį kerą. Kiti tyrėjai kaip statistinį vienetą naudoja ūglius, nes, norint įvertinti parcialinių kerų tankį, juos reikia iškasti. Tačiau apskritai literatūriniai duomenys apie *E. variegatum* tankio rodiklius itin skurdūs. Vienintelėje mums žinomoje publikacijoje, skirtoje bendrijų struktūros tyrimams, kurie atlikti 1982 m. Jungtinėje Karalystėje Newborough Warren apylinkėse esančiame viename didžiausių kopų masyvų, nustatyta, kad vidutinis *E. variegatum* ūglių tankis 25 cm<sup>2</sup> – 10,9 ūglių (GIBSON, GREIG-SMITH, 1986). Minėtus tankio rodiklius

perskaičiavus į 1m<sup>2</sup> paaiškėja, kad tokiaime plote vidutiniškai turėtų būti 4360 ūglių. Mūsų gauti rezultatai rodo, kad *E. variegatum* ūglių tankis Kazališkės ir Vilkokšnio populiacijose daugiau nei keturis kartus didesnis (5.15 lent.). Tai netiesiogiai įrodo, kad smėlynų tipo augavietės nėra itin palankios *E. variegatum*. Bent jau tankio rodikliai rodo, kad kur kas palankesnės aplinkos sąlygos *E. variegatum* tarpti yra žemapelkėse ir šaltiniuose pievose.

5.15 lentelė. *E. variegatum* populiacijų ūglių gausos charakteristikos (ūglių skaičius m<sup>2</sup>)

Populiacija	Minimalus ūglių skaičius	Ekologinis tankis	Vidutinis tankis
Beržupis	39	2296	472
Giraitė	230	2236	856
Kazališkė*	13984	33504	19015
Snaigynas*	3008	10816	5558
Vilkokšnis*	15072	25120	18714

\* - tyrimai atlikti 25x25 cm pločio tiriamuosiuose laukeliuose, pateikti duomenys perskaičiuoti į 1m<sup>2</sup>

Tokiu būdu, *E. variegatum* parcialinių kerų vidutinio ir ekologinio tankio rodiklius lemia 1) šio asiūklio ekologinės savybės; 2) dirvožemio hidrologinis režimas; 3) bendrijų atvirumas; 4) galimi partikuliacijos procesai.

### 5.8. Požeminė *E. variegatum* klono struktūra

Svarbiausia *E. variegatum* požeminių struktūrų dalis – monopodiškai besišakojantys šakniastiebiai. Pagal augimo kryptis ir funkcijas skiriami dviejų tipų šakniastiebiai: 1 – neriboto augimo plagiotropiniai, šie šakniastiebiai driekiasi horizontaliai ir buveinėse įsisavina naujas teritorijas; 2 – riboto augimo ortotropiniai, šie šakniastiebiai atsišakoja nuo plagiotropinių, auga vertikalčiai ir dirvos paviršiuje iš jų susidaro parcialiniai kerai. Tirtose augavietėse *E. variegatum* šakniastiebiai dirvožemyje pasiskirsto 5-15 cm gylyje.

Visi *E. variegatum* šakniastiebiai bambliuoti, su lapamakštėmis, neinkrustuoti SiO<sub>2</sub> kristalais. Seni šakniastiebiai juodi, lygūs (jų briaunelės ir vagelės neišryškėjusios arba labai negilios). Tuo tarpu jauni pirmų metų

šakniastiebiai yra gerokai šviesesni, jų spalvinė gama kinta nuo tamsiai rudų iki šviesiai kreminių atspalvių. Šių šakniastiebių vagelės negilios. Vegetacijos sezono metu intensyviai šakojasi tik spėriai augantys plagiotropiniai šakniastiebiai. Plagiotropinių šakniastiebių šakojimosi pobūdis įvairuoja. Požeminių *E. variegatum* struktūrų analizė parodė, kad plagiotropiniai šakniastiebiai vidutiniškai šakojasi kas 2 tarpubamblius, tačiau gali šakotis ir kas 1 ar net kas 23 tarpubamblius (5.16 lent.). Vidutinis šakniastiebių šakojimosi rodiklis yra 2 tarpubambliai. Tačiau šio vidurkio Std pats didžiausias iš visų tirtų požeminių *E. variegatum* struktūrų rodiklių – 2,52. Tai rodo, kad plagiotropinio šakniastiebio šakojimosi intensyvumas nėra pastovus dydis (5.33 pav.). Manome, kad šakniastiebių šakojimosi pobūdis priklauso ir nuo augavietės ekologinių sąlygų bei konkurencijos su kitais augalais. Giraitės populiacijoje buvo atkastos ir išanalizuotos itin gausiai besišakojančių plagiotropinių šakniastiebių zonos. Manome, kad šakniastiebių šakojimosi intensyvumas yra nulemtas šio asiūklio gyvenimo strategijos. Tik greitas naujų teritorijų įsisavinimas ir tankių į velėną panašių struktūrų suformavimas gali užtikrinti *E. variegatum* išlikimą naujai užimtoje teritorijoje.



5.33 pav. Aktyviai besišakojanti *E. variegatum* plagiotropinio šakniastiebio zona

Plagiotropiniai *E. variegatum* šakniastiebiai paprastai stambesni už ortotropinius (šis požymis darbe detaliau neanalizuotas). Jų tarpubamblių ilgis

svyravo nuo 0,5 iki 3 cm (5.16 lent.). Vidutinis tarpubamblių ilgis 1,3 cm. Vyrauja plagiotropiniai šakniastiebiai, kurių tarpubamblių ilgis 1 cm.

Ortotropinių *E. variegatum* šakniastiebių tarpubambliai gerokai trumpesni. Jų ilgis svyravo nuo 0,2 iki 1,2 cm (16 lent.). Vyrauja ortotropiniai šakniastiebiai, kurių tarpubambliai 0,5 cm ilgio, o vidutinis tokių šakniastiebių ilgis 0,43 cm. Šio rodiklio standartinis nuokrypis mažiausias iš visų analizuotų *E. variegatum* požeminių struktūrų rodiklių. Tai rodo, kad daugumos tarpubamblių ilgiai yra artimi šio rodiklio aritmetiniam vidurkiui.

*E. variegatum* parcialinių kerų ūgliai pagal kilmę yra plagiotropinių šakniastiebių antžeminės dalys su iš esmės pakitusia funkcija. Ortotropinių šakniastiebių tarpubambliai neinkrustuoti SiO<sub>2</sub> kristalais, pastarieji būdingi tik ūgliams. Ūglių tarpubambliai gerokai ilgesni už ortotropinio šakniastiebio tarpubamblius, vidutinis jų ilgis siekia 1,53 cm. Ilgiausi ūglių tarpubambliai siekė 3 cm.

5.16 lentelė. Požeminių ir antžeminių *E. variegatum* struktūrų skaitinės išraiškos (cm)

Požeminės ir antžeminės struktūros	Vidurkis	Dažniausiai pasitaikanti reikšmė	Minimali reikšmė	Maksimali reikšmė	Standartinis nuokrypis
PL	1,3	1	0,5	3	0,52
OR	0,4	0,5	0,2	1,2	0,15
SS*	2	1	1	23	2,5
ŪT	1,5	1,5	0,8	15	0,56

PL – plagiotropinio šakniastiebio tarpubambliai; OR – ortotropinio šakniastiebio tarpubambliai; ŪT – ūglių tarpubambliai; SS\* - plagiotropinio šakniastiebio šakojimosi intensyvumas (atstumas nurodo tarpubamblių skaičių)

Analizės metu nepavyko nustatyti statistiškai patikimos koreliacijos tarp tirtųjų požeminių *E. variegatum* struktūrų požymių. Koreliacinių ryšių analizė parodė, kad egzistuoja labai silpnas statistiškai patikimas neigiamas ryšys ( $r=-0,1$ ) tarp plagiotropinių ir ortotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgių. Taip pat labai silpnas statistiškai patikimas neigiamas ryšys ( $r=-0,2$ ) egzistuoja tarp plagiotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgių ir jo šakojimosi intensyvumo. Iš aktyviai besišakojančių plagiotropinių šakniastiebių išaugę ortotropiniai

šakniastiebiai ir dirvožemio paviršiuje susiformavusių ūglių tarpubambliai yra trumpesni už plagiotropinio šakniastiebio tarpubamblius.

#### 5.9. REZULTATŲ APIBENDRINIMAS

Tyrimo metu išskirtos *E. variegatum* parcialinių kerų biologinio amžiaus grupės puikiai tinka *E. variegatum* populiacijų struktūros analizei ir tirtąjo asiūklio būklės vertinimui. Taip pat pagal parcialinius kerus galima įvertinti santykinę populiacijos amžių. Atskirų *E. variegatum* populiacijų parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektrų lyginamoji analizė suteikia galimybę įvertinti aplinkos veiksnių įtaką populiacijų struktūrai ir jų gyvybingumui. Pavyzdžiui, Snaigyno populiacijoje pasireiškia degradavimo požymiai, nes joje užfiksuota mažiausiai jaunatvinės biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų. Senatviniai kerai šioje populiacijoje gausnesni nei kitose tirtose populiacijose. Pati Snaigyno populiacijos augavietė gausiai apaugusi *Frangula alnus* ir *Alnus glutinosa*. Beržupio populiacijoje nustatytas didžiausias (4 %) senatvinės biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų skaičius. Tai rodo, kad drėgmės trūkumas gali pagreitinti *E. variegatum* ūglių nykimą, o susiformavusios aplinkos sąlygos nėra itin tinkamos tirtajam asiūkliui tarpti. Giraitės populiacijoje nustatytas didžiausias (73 %) jaunatvinės biologinio amžiaus grupės parcialinių kerų gausa. Todėl iš visų tirtų populiacijų ši turėtų būti pati jauniausia. Seklių vandenių augavietėje nustatytas vienas didžiausių (51 %) Giraitės populiacijoje jaunatvinių parcialinių kerų skaičius. Gali būti, kad vandens aplinkos sukeliama stresinė įtampa skatina aktyvesnę naujų parcialinių kerų formavimąsi. Pagal parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių procentinę pasiskirstymą tarpusavyje panašiausios Vilkokšnio ir Kazališkės populiacijos. Labiausiai iš tirtų populiacijų pagal parcialinių kerų rodiklius išsiskiria Snaigyno *E. variegatum* populiacija. Šioje populiacijoje nustatyta mažiausiai (37 %) jaunatvinių, daugiausiai (50 %) brandžių ir prosenatvinių (10 %) parcialinių kerų, taip pat šioje populiacijoje buvo vienas didžiausių (3 %) senatvinių parcialinių kerų rodiklių tarp visų tirtų populiacijų.



*E. variegatum* visas tirtas populiacijas sudaro įvairaus biologinio amžiaus parcialiniai kerai, todėl jos yra normalaus tipo. Visose populiacijose vyrauja jaunatviniai (sudarantys nuo 37 iki 73 %) ir brandūs (sudarantys nuo 25 iki 50 %) parcialiniai kerai. Prosenatviniai parcialiniai kerai populiacijose sudaro nuo 1 iki 10 %, o senatviniai tik nuo 1 iki 4 %. Mūsų tirtoms *E. variegatum* populiacijoms būdingi pilnanariai kairiapusiai arba pilnanariai vienaviršūniai simetriški parcialinių kerų biologinio brandos amžiaus spektrai. Beržupio populiacijos spektrui būdingas pilno dviejų populiacijos raidos bangų susiliejinimo reiškinys. Pagrindinė šio reiškinio priežastis – brandžių *E. variegatum* parcialinių kerų kaupimasis populiacijoje. Tai gali būti susiję su *E. variegatum* sąžalynų formavimosi procesais. Būtent *E. variegatum* nuolat intensyviai produkuojami nauji parcialiniai kerai užtikrina tiriamojo asiūklio populiacijų stabilumą. Kaip tik dėl to *E. variegatum* būdingas žemas eliminacijos lygmuo, kadangi parcialiniai kerai tarpusavyje susiję šakniastiebiais, kuriais cirkuliuoja vanduo su jame esančiomis maistmedžiagėmis (IKEGAMI et al., 2012).

*E. variegatum* parcialinių kerų struktūra priklauso nuo konkrečių aplinkos sąlygų. Kazališkės ir Vilkokšnio populiacijose fertilių ūglių procentinė dalis parcialiniuose keruose tarpusavyje statistiškai nesiskyrė,  $p > 0,005$ . Kaip parodė atlikta analizė Giraitės populiacijos seklių vandenių augavietėje vos 4 %, o Snaigyno populiacijoje vos 6 % parcialinių kerų turėjo fertilių ūglių. Tai rodo, kad vandens aplinkoje augantys *E. variegatum* beveik nesporifikuoja. Taip pat *E. variegatum* sporifikacija praktiškai nevyksta pernelyg užpavėsintose buveinėse dėl jų apaugimo krūmais. Didžiausia *E. variegatum* fertilių ūglių gausa susidaro atvirose tirtų bendrijų vietose. Tokia savybė būdinga ir visžaliam asiūkliui *E. hyemale* (NAUJALIS, 1995). Intensyviai klonus formuojančio *Asarum europaeum* subsp. *europaeum* L. tyrimo metu nustatyta, kad šio žiedinio augalo generatyvinio dauginimosi intensyvumas taip pat tiesiogiai priklauso nuo augavietės atvirumo (PFEIFFER, 2007). Tačiau apskritai *E. variegatum*, kaip ir kitiems sporiniams induočiams, būdingi sporifikacijos procesai neužtikrina populiacijų išlikimo ir stabilumo, be to fertilių ūglių formavimas reikalauja

didelių energetinių pačio augalo išteklių (NAUJALIS, 1995; PANČENKO, 2006; IKEGAMI et al., 2012). Tyrimais nustatyta, kad kitos irgi pionierinės rūšies – *Tussilago farfara* L., išlikimas buveinėse daugiausiai priklauso nuo vegetatyvinio dauginimosi intensyvumo (PFEIFFER et al., 2008). Taip pat nustatyta, kad didėjant *E. variegatum* parcialinių kerų skaičiui mažėja fertilių ūglių gausa parcialiniame kere. Ekologinių modelių analizė parodė, kad kloninių augalų generatyvinio dauginimosi intensyvumas (mūsų atveju fertilių ūglių gausa) ima slopti augalams pasiekus tam tikrą lokalaus tankio slenkstį (IKEGAMI et al., 2012).

*E. variegatum* sterilių ūglių procentinės dalies parcialiniuose keruose lyginamoji analizė parodė, kad pagal šį rodiklį tarpusavyje panašiausios Giraitės ir Snaigyno populiacijos, kadangi jose sterilių ūglių procentinės dalies parcialiniuose keruose aritmetiniai vidurkiai tarpusavyje statistiškai reikšmingai nesiskyrė,  $p=0,934$ . Visose likusiose populiacijose minėtieji aritmetiniai vidurkiai tarpusavyje statistiškai reikšmingai skyrėsi,  $p<0,005$ . Daugiausiai (84 %) sterilių ūglių parcialiniuose keruose nustatyta Snaigyno populiacijoje. Dažniausiai tirtose populiacijose sterilūs ūgliai sudarė 33, 50 ir 67 % nuo bendro parcialinio kero ūglių skaičiaus.

Biologiškai neaiškios funkcijos *E. variegatum* ūglių procentinės dalies aritmetiniai vidurkiai statistiškai reikšmingai nesiskyrė tarp Snaigyno ir Vilkokšnio populiacijų ( $p<0,837$ ). Visose likusiose populiacijose minėtieji vidurkiai tarpusavyje statistiškai reikšmingai skyrėsi ( $p<0,005$ ). Neaiškios biologinės funkcijos ūglių gausa – vienas pagrindinių požymių nusakančių parcialinio kero biologinį amžių. Snaigyno populiacijoje nustatyta daugiausiai (82 %) parcialinių kerų su šio tipo ūgliais. Beržupio populiacijoje buvo daugiau (23 %) nei kur nors kitur parcialinių kerų sudarytų vien tik iš neaiškios biologinės funkcijos ūglių.

Pagal randų procentinę dalį *E. variegatum* parcialiniuose keruose išsiskyrė Kazališkės ir Vilkokšnio bei Beržupio ir Giraitės populiacijos. Randų procentinės dalies parcialiniuose keruose aritmetinis vidurkis tarp šių populiacijų statistiškai reikšmingai nesiskyrė ( $p>0,768$ ). Visose likusiose

populiacijose šio rodiklio aritmetiniai vidurkiai tarpusavyje statistiškai reikšmingai skyrėsi ( $p < 0,005$ ). Pagal randų skaičių parcialiniuose keruose galima spręsti apie parcialinio kero biologinę brandą. Giraitės ir Beržupio populiacijose nustatyta mažiausiai parcialinių kerų, kuriuose randų skaičius viršija ūglių gausą atitinkamai 0,5 ir 0,1 %. Šio tipo parcialinių kerų daugiausiai (2,8 %) nustatyta Vilkokšnio populiacijoje. Tai rodo, kad Beržupio ir Giraitės populiacijos gerokai jaunesnės už kitas tirtas populiacijas. Randai parcialiniuose keruose dažniausiai sudaro 25, 33 ir 50 % nuo ūglių skaičiaus parcialiniame kere.

Pagal pumpurų procentinę dalį *E. variegatum* parcialiniuose keruose išsiskyrė Kazališkės populiacija ( $p < 0,005$ ). Šioje populiacijoje pumpurų procentinės dalies parcialiniuose keruose aritmetinis vidurkis mažiausias – 1,79. Pumpurai parcialiniuose keruose dažniausiai sudarė 25, 33 ir 50 %.

Tirtose populiacijose *E. variegatum* ūglių aukštis svyravo nuo 1 iki 44 cm. Dažniausiai pasitaikanti tirtojo asiūklio ūglių aukščio reikšmė – 10 cm. Giraitės populiacijos seklių vandenų augavietėje *E. variegatum* ūglių aukštis priklauso nuo vandens masės storio. Aukščiausi (44 cm) *E. variegatum* ūgliai sausumoje nustatyti Snaigyno populiacijoje, tai gali lemti augavietės užpavėsinimas. Koreliacinė analizė parodė, kad didėjant parcialinių kerų tankiui, mažėja *E. variegatum* ūglių aukštis. Apskritai, Lietuvoje *E. variegatum* ūglių aukštis nesiskiria nuo šio rodiklio kitose šalyse (JONSELL, 2000; CVELEV, 2000; PARFENOV, 2009).

Gautos *E. variegatum* ūglių gausos parcialiniuose keruose regresijos lygties determinacijos koeficientas  $R^2 = 0,16$  ( $p < 0,00$ ) rodo, kad lygtis yra statistiškai reikšminga ir ja galima paaiškinti apie 16 proc. ūglių skaičiaus parcialiniame kere variacijos. Stjudento t kriterijaus reikšmė rodo, kad pagal ūglių gausą labiausiai iš visų tirtųjų išsiskyrė Giraitės populiacija ( $t = 31,187$ ): šioje populiacijoje vidutinis ūglių skaičius parcialiniuose keruose buvo didesnis nei kitose populiacijose. Taigi, akivaizdu, kad stipresnės biologinės konkurencijos su kitais augalais nebuvimas įtakoja didesnės *E. variegatum* ūglių gausos parcialiniuose keruose susidarymą. Maždaug du kartus mažesnę įtaką

ūglių gausumui parcialiniuose keruose turi pačių parcialinių kerų tankis ( $t=-14,91$ ) ir vidutinis ūglių aukštis ( $t=13,952$ ). Neigiama parcialinių kerų tankio studento  $t$  kriterijaus reikšmė parodo, kad tankis neigiamai veikia bendrą ūglių skaičių, tuo tarpu vidutinis ūglių aukštis atvirkščiai – turi teigiamą poveikį ūglių skaičiui parcialiniame kere. Tačiau toks pastarojo rodiklio interpretavimas būtų biologiškai klaidingas. Šiuo atveju parcialiniai kerai su gausesniais ūgliais pasižymi didesniu pačių ūglių aukščiu. Silpniausią įtaką ūglių gausai parcialiniuose keruose turi Snaigyno populiacijoje susiformavusios ekologinės sąlygos ( $t=-5151$ ), tačiau užpavėsinimas yra neigiamas ūglių gausos parcialiniuose keruose atžvilgiu veiksnys. Beržupio ir Kazališkės populiacijų fiktyvūs kintamieji buvo statistiškai nereikšmingi.

*E. variegatum* fertilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose regresijos lygties determinacijos koeficientas  $R^2=0,123$  ( $p<0,00$ ) rodo, kad lygtis yra statistiškai reikšminga ir ja galima paaiškinti apie 12,3 proc. fertilių ūglių variacijos. Pagal studento  $t$  kriterijaus reikšmę galima spręsti, kad didžiausią teigiamą įtaką fertilių ūglių gausai parcialiniame kere turi jų ūglių vidutinis aukštis ( $t=23,99$ ). Tačiau tai būtų klaidingas duomenų interpretavimas. Tiesiog fertiliūs ūgliai yra šiek tiek aukštesni už sterilius. Didelę įtaką fertilių ūglių gausai parcialiniuose keruose turi Giraitės ir Snaigyno populiacijų fiktyvūs kintamieji (atitinkamai  $t=19,35$  ir  $t=-20,28$ ). Tai rodo, kad Giraitės populiacijoje *E. variegatum* sporifikacija vyko intensyviau nei kitose tyrimų vietose, tuo tarpu Snaigyno populiacijoje tirtojo asiūklio sporifikacija praktiškai nevyko. Tam greičiausiai įtaką darė susiformavusios aplinkos sąlygos: Giraitės karjero buveinė atviro tipo, o Snaigyne *E. variegatum* auga užpavėsintos aplinkos sąlygomis. Beržupio populiacijos fiktyvus kintamasis buvo statistiškai nereikšmingas. Parcialinių kerų tankis, parcialinio kero ūglių ir randų skaičius turi nežymų, tačiau neigiamą poveikį fertilių ūglių gausai parcialiniame kere.

*E. variegatum* sterilių ūglių gausos parcialiniuose keruose regresijos lygties determinacijos koeficientas  $R^2=0,053$  ( $p<0,00$ ) rodo, kad gauta lygtis yra statistiškai reikšminga, tačiau ja galima paaiškinti tik apie 5,3 proc. sterilių ūglių santykinio skaičiaus variacijos. Pagal studento  $t$  kriterijaus reikšmę galima

spřesti, kad didžiausią teigiamą įtaką sterilių ūglių gausai parcialiniame kere turi Giraitės ir Snaigyno augaviečių fiktyvūs kintamieji (atitinkamai  $t=21,116$  ir  $t=14,436$ ), kitų kintamųjų įtaka yra santykinai daug mažesnė. Giraitės populiacijos seklių vandenų augavietėje beveik visi ūgliai buvo sterilūs, todėl būtent šios augavietės rodikliai darė įtaką visos populiacijos duomenis apie sterilių ūglių gausą parcialiniuose keruose. Regresinės analizės duomenys patvirtino, kad intensyvus ir pastovus augavietės užpavėsinimas lemia didesnio sterilių ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose susidarymą. Tarp visų kintamųjų tik randų skaičius turi labai nedidelį, tačiau neigiamą poveikį sterilių ūglių santykinai gausai, kitų kintamųjų įtaka sterilių ūglių skaičiui parcialiniame kere yra teigiama.

Palyginę tarpusavyje *E. variegatum* fertilių ir sterilių ūglių santykinės gausos regresijos lygtis nustatėme, kad analizuoti veiksniai turi ženkliai mažesnį poveikį sterilių ūglių skaičiaus variacijai nei fertilių, be to šioje lygtyje ūglių skaičiaus parcialiniuose keruose ir vidutinio ūglių aukščio kintamieji buvo statistiškai nereikšmingi.

Natūralios kilmės augavietėse *E. variegatum* parcialinių kerų ekologinis tankis buvo didesnis nei antropogeninėse buveinėse. Didžiosios Britanijos kopose atliktų *E. variegatum* tankio tyrimų duomenų (GIBSON, GREIG-SMITH, 1986) palyginamoji analizė su mūsų tyrimų metu gautais tirtojo asiūklio tankio duomenimis parodė, kad *E. variegatum* tankį lemia dirvožemio hidrologinės savybės ir bendrijų atvirumas bei galimi šakniastiebių partikuliacijos procesai.

Visos požeminės *E. variegatum* struktūros išsidėsčiusios 5-15 cm gylyje. Atlikus analizę paaiškėjo, kad ortotropinių šakniastiebių tarpubambliai trumpesni (jų ilgis svyruoja nuo 0,2 iki 1,2 cm) nei plagiotropinių. Tuo tarpu plagiotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgis svyruoja nuo 0,5 iki 3 cm ilgio. Plagiotropinių šakniastiebių šakojimosi intensyvumas svyruoja nuo 1 iki 23 tarpubamblių. Vidutiniškai minėtieji šakniastiebiai šakojasi kas 2 tarpubamblius. Koreliacinės analizės duomenų analizė rodo, kad egzistuoja statistiškai patikimas, bet labai silpnas neigiamas ryšys ( $r=-0,1$ ) tarp plagiotropinių ir ortotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgių.

## IŠVADOS

1. Per pastaruosius kelis dešimtmečius anksčiau retoms augalų rūšims priskiriamo asiūklio *E. variegatum* radaviečių Lietuvoje padaugėjo apie 10 kartų. Pagrindinė šio reiškinių priežastis yra pionierinėmis savybėmis pasižyminčio *E. variegatum* prisitaikymas įsikurti ir pakankamai ilgai išlikti antropogeninėse augavietėse.

2. Lietuvoje apie 70 % *E. variegatum* augaviečių yra antropogeninės, o apie 30 % natūralios arba pusiau natūralios kilmės. Dažniausios *E. variegatum* antropogeninės kilmės augavietės yra smėlio ar žvyro karjerai (68 %) ir pagelžkelės (12 %). Dažniausios natūralios kilmės *E. variegatum* augavietės yra drėgnos, šaltiniuotos pievos (31 %), paežerės (25 %) ir pajūrio kopos bei pušynai (25 %).

3. Geomorfologiškai labai sudėtingame Beržupio karjere *E. variegatum* tarpsta karjero dugne (pasitaikomumo rodiklis 45 %), pietinės (pasitaikomumo rodiklis 19 %) ir rytinės (pasitaikomumo rodiklis 15 %) ekspozicijų šlaituose. Toks paplitimo pobūdis rodo, kad *E. variegatum* yra kur kas ekologiškai plastiškesnis asiūklis nei iki šiol manyta.

4. *E. variegatum* populiacijų pagrindiniai sandaros elementai yra įvairioms biologinio amžiaus grupėms ir jų tarpiniams priklausantys parcialiniai kerai, kuriuos sudaro sterilūs, fertilūs, neiškaus biologinio statuso ir senatviniai ūgliai. Visos tirtos *E. variegatum* populiacijos yra stabilios, kadangi joms būdingi pilnanariai kairiapusiai arba vienaviršūniai simetriški parcialinių kerų biologinio amžiaus grupių spektrai.

5. *E. variegatum* Beržupio populiacijoje nustatytas pilnas dviejų populiacijos raidos bangų susiliejimo reiškinys, kurio metu dėl naujų parcialinių kerų formavimosi procesų sulėtėjimo populiacijoje pradeda kauptis brandūs parcialiniai kerai. Šio retai augalų tarpe pasitaikančio reiškinio priežastys ateityje turėtų būti specialiai analizuojamos.

6. *E. variegatum* parcialinių kerų dydis priklauso nuo pačio parcialinio kero raidos stadijos ir konkrečios aplinkos sąlygų. Visose tirtose *E. variegatum* populiacijose vyravo iš 2-5 įvairių tipų ūglių sudaryti parcialiniai kerai.

Stambiausi *E. variegatum* parcialiniai kerai, sudaryti iš daugiau nei 20-ies ūglių, būdingi atviroms sausumos ir vandens buveinėms.

7. Tirtose *E. variegatum* populiacijose fertilūs ūgliai nuo bendro ūglių skaičiaus sudaro nuo 2,4 % užpavėsintose augavietėse iki 27,9 % atvirose augavietėse. Vandenyje ir užpavėsintoje aplinkoje augantys *E. variegatum* praktiškai nesporifikuoja. Nustatyta silpnai neigiama koreliacija tarp fertilių ūglių gausos ir parcialinių kerų tankio (koreliacijos koeficientai tarp šių rodiklių svyravo nuo -0,417 iki -0,224,  $p < 0,05$ ).

8. Vidutinis *E. variegatum* ūglių aukštis natūralios kilmės augavietėse svyravo nuo 11,8 iki 21,5 cm. Tas pats ūglių aukščio rodiklis antropogeninės kilmės augavietėse svyravo nuo 7,8 iki 10,6 cm. Užpavėsintose augavietėse ir vandenyje augančių *E. variegatum* ūglių aukštis dažnokai viršija 40 cm. Nustatyta silpnai neigiama koreliacija tarp *E. variegatum* ūglių vidutinio aukščio ir parcialinių kerų tankio (koreliacijos koeficientai tarp šių rodiklių svyravo nuo -0,107 iki -0,462,  $p < 0,05$ ).

9. *E. variegatum* parcialinių kerų ekologinis tankis natūralios kilmės augavietėse svyravo nuo 3232 iki 14208 vienetų  $1\text{m}^2$ . Tas rodiklis antropogeninės kilmės augavietėse svyravo nuo 620 iki 826 vienetų  $1\text{m}^2$ . Prie jokių parcialinių kerų tankio rodiklių ženklus senatvinių parcialinių kerų pagausėjimas nebuvo nustatytas. Todėl galima manyti, kad tirtose populiacijose optimalus *E. variegatum* ekologinis tankis dar nėra pasiektas.

10. Nustatyta, kad *E. variegatum* šakniastiebiai išsidėsto 5-15 cm gylyje. Ortotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgis svyruoja nuo 0,2 iki 1,2 cm, tuo tarpu plagiotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgis svyruoja nuo 0,5 iki 3 cm. Tarp plagiotropinių ir ortotropinių šakniastiebių tarpubamblių ilgių egzistuoja statistiškai patikimas, bet labai silpnas neigiamas ryšys  $r = -0,1$  ( $p < 0,05$ ).

11. *E. variegatum* populiacijų dalinio degradavimo pagrindinė priežastis – fitogeninis aplinkos užpavėsinimas. Tokiomis aplinkos sąlygomis *E. variegatum* populiacijoje itin sumažėja fertilių ūglių ir padaugėja senatvinių parcialinių kerų. Fitogeniškai užpavėsintoje augavietėje (Snaigyno populiacija) daugiausiai iš visų tirtų populiacijų nustatyta prosenatvinių (10 %) ir senatvinių (3 %)

parcialinių kerų. Tirtose *E. variegatum* populacijose parcialinių kerų eliminacijos faktų nebuvo nustatyta.



## LITERATŪRA

- AIKEN S. G., DALLVITZ M. J., CONSAUL L. L., MCJANNET C. L., BOLES R. L., ARGUS G. W., GILLET J. M., SCOTT P. J., ELVEN R., LEBLANC M. C., GILLESPIE L. J., BRYSTING A. K., SOLSTAD H., HARRIS J. G. 2007: Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, illustrations, identification and information retrieval. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa. <http://nature.ca/aaflora/data>
- ANONIMOUS 1 – <http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt> (Žiūrėta 2013 11 18)
- ANONIMOUS 2. NATURESERVE. 2001. An online encyclopedia of life [web application]. Version 1.4 . Arlington, Virginia, USA: Association for Biodiversity Information. Available: <http://www.natureserve.org/>. (Accessed by Bruce Glisson: August 17, 2001 ).
- ANONIMOUS 3. 2001: VĮ VALSTYBINIS MIŠKOTVARKOS INSTITUTAS., Varėnos miškų urėdijos Perlojos girininkijos taksoraštis. – Vilnius.
- ANONIMOUS 4. 2005: Naudingųjų iškasenų išteklių balansas, žvyro ir smėlio telkinių ištekliai. – Vilnius.
- ASCHERSON P., GRAEBNER P., 1913: Synopsis der mitteleuropäischen Flora, 2. – Leipzig.
- BAKER J. G., F. R. S., F. L. S., 1887: Handbook of the fern-Allies: a Synopsis of the genera and Species of the Natural Orders: *Equisetaceae*, *Lycopodiaceae*, *Selaginaceae*, *Rhizocarpeae*. – London.
- BALEVIČIENĖ J., 1991: Sintaksonomo-fitogeografičeskaja struktura rastitel'nosti Litvy. – Vilnius.
- BALEVIČIENĖ J., BALEVIČIUS A., GRIGAITĖ O., PATALAUSKAITĖ D., RAŠOMAVIČIUS V., SINKEVIČIENĖ Z., STANKEVIČIŪTĖ J., 2000: Lietuvos raudonoji knyga. Augalų bendrijos. – Vilnius.
- BASALYKAS A., 1958: Lietuvos paviršiaus reljefas. – Kn.: BASALYKAS A. (red.), Lietuvos TSR fizinė geografija, 1: 101–166. – Vilnius.
- BASALYKAS A., 1965: Lietuvos TSR fizinė geografija, 2. – Vilnius.
- BENNERT W., LUBIENSKI M., KÖRNER S., STEINBERG M., 2005: Triploidy in *Equisetum* subgenus *Hippochaete* (*Equisetaceae*, *Pteridophyta*). – *Annals of Botany*, 95: 807–815.
- BERG R. G., FÆGRI K., GJÆREVOLL O., 1990: Maps of Distribution of Norwegian Vascular Plants, 2. – Trondheim.
- BYKOV B. A., 1957: Geobotanika. – Alma-Ata.
- BYKOV B. A., 1960: Dominanty rastitel'nogo pokrova Sovetskogo Sojuza. – Alma-Ata.
- BOBROV A. E., 1974: *Equisetophyta*. – In: FEDOROV A. A. (red.), Flora evropejskoj časti SSSR, 1: 62–67. – Leningrad.
- BOGAČEV V., 1977: Khvošč prirečnij (*Equisetum fluviatile* L.) na vodokhraniliščakh verkhnej i srednej Volgi (Avtoreferat diseracii na soiskanie učenoj stepeni kandidata biologičeskikh nauk). – Jaroslavl'.

- BOGAČEV V., FILIN V., 1990: Khvošč prirečnij. – In: PAVLOV V. N., RABOTNOV T. A., TIKHOMIROV V. N., (eds.), Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti, **8**: 42–62. – Moskva.
- BORG P. J. V., 1971: Ecology of *Equisetum palustre* in Finland, with special reference to its role as a noxious weed. – *Annales Botanici Fennici*, **8** (2): 93–141.
- BRUNE T., HAAS K., 2011: *Equisetum* species show uniform epicuticular wax structures but diverse composition patterns. – <http://aobplants.oxfordjournals.org/>
- BRUNE T., THIV M., HAAS K., 2008: *Equisetum* (*Equisetaceae*) species or hybrids? ISSR fingerprinting profiles help improve diagnoses based on morphology and anatomy. – *Plant Systematics and Evolution* **274**: 67–81.
- BUKANTIS A., GEDŽIŪNAS P., GIEDRAITIENĖ J., IGNATAVIČIUS G., JONYNAS J., KAVALIAUSKAS P., LAZAUSKIENĖ J., REIPŠLEGER R., SAKALAIUSKIENĖ G., SINKEVIČIUS S., ŠULJIENĖ G., ŽILINSKAS G., VALIUŠKEVIČIUS G., 2008: Lietuvos gamtinė aplinka: būklė, procesai ir raida. – Vilnius.
- BULL J. J., 1981: Evolution of environmental sex determination from genotypic sex determination. – *Heredity*, **47**: 173–184.
- BUZUK G. N., SOZINOV O. V., 2009: Regression analysis in fitoindication (on an instance of ecological scales of D. N. Tsyganov). – *Botanika (issledovanija)*, **27**: 356–362.
- CASTROVIEJO S., LAÍNIZ M., LÓPEZ GONZÁLEZ G., MONTSERRAT P., MUÑOZ GARMENDIA F., PAIVA J., VILLAR L., 1986: Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. *Lycopodiaceae-Papaveraceae*, **1**. – Madrid.
- CHARNOV E. L., BULL J.J., 1977: When is sex environmentally determined? – *Nature*, **266**: 828–830.
- CHRTEK J., TOMOŠOVIĆ P., KOVANDA M., 1997: Květana České Republiky, **1**. – Praha.
- CIGANOV D. N., 1976: Ekomorfy flory khvoino-širokolistvennykh lesov. – Moskva.
- CIGANOV D. N., 1983: Fitoindikacija ekologičeskikh režimov v podzone khvoinoširokolistvennykh lesov. – Moskva.
- COOK R. E., 1984: Clonal plant populations. – *American Scientist*, **71** (3): 244–253.
- COSTE H. L., FLAHAULT CH., 1906: Flore descriptive et illustree France de la Corse et des contrees limitrophes, **3**. – Paris.
- CURRIE H. A., PERRY C. C., 2007: Silica in Plants: Biological, Biochemical and Chemical Studies. – *Annals of Botany*, **100**: 1383–1389.
- CVELEV N. N., 2000: Opredelitel' sosudistykh rastenij Severo-Zapadnoj Rossii (Leningradskaja, Pskovskaja i Novgorodskaja oblasti). – Sankt-Peterburg.
- CVELEV N. N., GELTMAN D. V. (eds.), 2012: Konspekt flory Vostočnoj Evropy, **1**. – Sankt-Peterburg–Moskva.
- CZYŁOK A., 1997: Pionierskie zbiorowiska ze skrzypem pestrzym *Equisetum variegatum* Schleich. w wyrobiskach po eksploatacji piasku. – In: WIKAS (ed.), Roślinność obszarów piaszczystych: 61–67. – Katowice.
- CZYŁOK A., RAHMONOV O., 1998: The initial stages of succession with variegated horsetail *Equisetum variegatum* Schleich. on wet sands of surface excavations. –

- In: SZABÓ J., WACH J. (eds.), Antropogenic aspects of geographical environment transformations: 81–87. – Debrecen–Sosnowiec.
- ČEKANA VIČIUS V., MURAS KAS G., 2008: Statistika ir jos taikymai, **2**. – Vilnius.
- ČEKANA VIČIUS V., MURAS KAS G., 2009: Statistika ir jos taikymai, **1**. – Vilnius.
- ČESNULEVIČIUS A., 2010: Geomorfologija. – Vilnius.
- DAGYS J. (vyr. red.), LEKAVIČIUS A., MALIŠAUSKIENĖ V. (red.), 1965: Botanikos terminų žodynas. – Vilnius.
- DAVIES E. C., MOSS D., HILL M. O., 2004: EUNIS habitat classification revised 2004. – Helsinki.
- DES MARAIS D. L., SMITH A. R., BRITTON D. M., PRYER M. K., 2003: Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (*rbcL* and *trnL-F*). – International Journal of Plant Sciences, **164**: 737–751.
- DIDUKH YA. P., 2011: The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. – Kyiv.
- DINES T. D., BONNER I. R., 2002: A new hybrid horsetail, *Equisetum arvense* × *E. telmateia* (*E.* × *robertsii*) in Britain. – Watsonia, **24**: 145–157.
- DOSTÁL J., 1984: *Sphenopsida*. – In: HEGI G., KRAMER K. U., REICHSTEIN T., CHRISTOPHER R., FRASER-JENKINS B. SC., 1984: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, **1(1)**: 54–79. – Berlin–Hamburg.
- DUCKETT J. G., 1970: Spore size in the genus *Equisetum*. – New Phytologist, **69(2)**: 333–346.
- DUCKETT J. G., F. L. S., 1973: Comparative morphology of the gametophytes of the genus *Equisetum*, subgenus *Equisetum*. – Botanical Journal of the Linnean Society, **66**: 1–22.
- DUCKETT J. G., F. L. S., 1979: Comparative morphology of the gametophytes of *Equisetum* subgenus *Hippochaete* and the sexual behavior of *E. ramosissimum* subsp. *debile*, (Roxb.) Hauke, *E. hyemale* var. *affine* (Engelm.) A. A., and *E. laevigatum* A. Br. – Botanical Journal of the Linnean Society, **79**: 179–203.
- DUCKETT J. G., F. L. S., DUCKETT A. R., 1980: Reproductive biology and population dynamics of wild gametophytes of *Equisetum*. – Botanical Journal of the Linnean Society, **80**: 1–40.
- DUCKETT J. G., F.L.S., 1977: Towards an understanding of sex determination in *Equisetum*: an analysis of regeneration in gametophytes of the subgenus *Equisetum*. – Botanical Journal of the Linnean Society, **74**: 215–242.
- DUVAL-JOUE J., 1863: Histoire naturelle des *Equisetum* de France. – Paris.
- EGLĪTE Z., KUUSK V., BANDŽIULIENĖ R., 1993: *Pteridophyta*. – In: LAASIMER L., KUUSK V., TABAKA L., LEKAVIČIUS A. (eds.), Flora of the Baltic countries, **1**: 130–154. – Tartu.
- EGLĪTE Z., ŠULCS V., 2000: Vascular flora of Latvia. *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*. – Riga.
- ELLENBERG H., 1974: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Scripta Geobotanica, **9**. – Göttingen.

- ELLENBERG H., LEUSCHNER C., 2010: Zeigerwerte der Pflanzen Mitteleuropas. – Stuttgart.
- [http://www.utbshop.de/downloads/dl/file/id/27/zusatzkapitel\\_zeigerwerte\\_der\\_pflanzen\\_mittleuropas.pdf](http://www.utbshop.de/downloads/dl/file/id/27/zusatzkapitel_zeigerwerte_der_pflanzen_mittleuropas.pdf)
- ELVEN R., 2005: Norsk flora. – Oslo.
- FALINSKA K. (ed.), 1998: Plant population biology and vegetation processes. – Kraków.
- FILIN V. F., 1981: O trakhealnykh elementakh khvoshcha. – Biuletën' Moskovskogo obščestva ispitatelej prirody, otdel biologii., **86(4)**: 75-85.
- FILIN V., 1990: Khvošč zimujuščij. – In: PAVLOV V. N., RABOTNOV T. A., TIKHOMIROV V. N. (eds.), Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti, **8**: 21–41. – Moskva.
- FOMIČEV I. V., 2001: Obzor vidov roda *Equisetum* (*Equisetaceae*) Kavkaza. – Botaničeskij žurnal, **86(3)**: 104–108.
- GALVONAITĖ A., MISIŪNIENĖ M., VALIUKAS D., BUITKUVIENĖ M. S., 2007: Lietuvos klimatas. – Kaunas.
- GARMUS P., 1958: Lietuvos dirvožemiai. – Kn.: BASALYKAS A. (red.), Lietuvos TSR fizinė geografija, **1**: 294–336. – Vilnius.
- GIBSON D. J., GREIG-SMITH P., 1986: Community pattern analysis: A method for quantifying community mosaic structure. – *Vegetatio*, **66**: 41–47.
- GLISSON B., T., 2003: Conservation assessment of the Variegated Scouring Rush in the Black Hills National forest, South Dakota and Wyoming. – Custer.
- GROSGEIM A. A., 1949: Opredelitel' rastenij Kavkaza. – Moskva.
- GUDJURGIS L., 1960: Lietuvos TSR Varėnos rajono “Beržupio” smėlio telkinio paieškos ir žvalgyba. Varėnos paieškų-žvalgybos partijos ataskaita už 1959 m. (rankraštis) – Vilnius.
- GUDŽINSKAS Z., 1993: Genus *Ambrosia* L. (*Asteraceae*) in Lithuania. – *Thaiszia*, **3**: 89–96.
- GUDŽINSKAS Z., 1999: Lietuvos induočiai augalai. – Vilnius.
- GUILLON J. M., 2004: Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast rps4 gene and adjacent noncoding sequences. – *Systematic Botany*, **29 (2)**: 251–259.
- GUILLON J. M., 2007: Molecular phylogeny of horsetails (*Equisetum*) including chloroplast *atpB* sequences. – *Journal of Plant Research*, **120**: 569–574.
- GUILLON J. M., RAQUIN CH., 2002: Environmental sex determination in the genus *Equisetum*: sugars induce male sex expression in cultured gametophytes. – *International Journal of Plant Sciences*, **163(5)**: 825–830.
- GUILLON J.M., FIEVET D., 2003: Environmental sex determination in response to light and biased sex ratios in *Equisetum* gametophytes. – *Journal of Ecology*, **91**: 49–57.
- GUINOCHET M., VILMORIN R., MANGENOT G., 1973: Flore de France, **1**. – Paris.
- HARPER J. L., 2010: Population Biology of Plants. – Bangor.
- HAUKE R. L., 1961: A resume of the taxonomic reorganization of *Equisetum*, subgenus *Hippochaete*, I. – *American Fern Journal*, **51 (3)**: 131–137.

- HAUKE R. L., 1962a: A resume of the taxonomic reorganization of *Equisetum*, subgenus *Hippochaete*, II. – American Fern Journal, **52 (1)**: 29–35.
- HAUKE R. L., 1962b: A resume of the taxonomic reorganization of *Equisetum*, subgenus *Hippochaete*, III. – American Fern Journal, **52 (2)**: 57–63.
- HAUKE R. L., 1962c: A resume of the taxonomic reorganization of *Equisetum*, subgenus *Hippochaete*, IV. – American Fern Journal, **52 (3)**: 123–130.
- HAUKE R. L., 1963: A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. – Nova Hedwigia, **8**:1–163.
- HAUKE R. L., 1978: A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum*. – Nova Hedwigia, **30**: 385–455.
- HAUKE R. L., 2014: *Equisetaceae* Michaux ex De Candolle. – In: Editorial Committee, eds., Flora of North America, **2**. – www. eFloras.org.
- HEGI G., 1906: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – München.
- HEJNÝ S., SLAVIK B. (red.), 1997: Květena České Republiky **1**. – Praha.
- HILL M. O., MOUNTFORD J. O., ROY D. B., BUNCE R. G. H., 1999: Ellenberg's indicator values for British Plants. ECOFACT 2a Technical Annex. – Huntingdon.
- HODSON E., SHAHID F., BASINGER J., KAMINSKYJ S., 2009: Fungal endorhizal associates of *Equisetum* species from Western and Arctic Canada. – Mycological Progress, **8**: 19–27.
- HODSON M. J., WHITE P. J., MEAD A., BROADLEY M. R., 2005: Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants. – Annals of Botany, **96**: 1027–1046.
- HOLDEN R., 1915: The anatomy of hybrid *Equisetum*. – American Journal of Botany, **2(5)**: 225–237.
- HOOKE J. D., K. C. S. I., C. B., 1930: The student's Flora of the British islands. – London.
- HOOKE W. J., H. K., L. C. D., A. R. F., S. L., 1861: The British ferns; or coloured figures and descriptions with the needful analyses of the fructification and venation of the ferns of Great Britain and Ireland, systematically arranged. – London.
- HULTEN E., FRIES M., 1986: Atlas of North European vascular plants, **1**. – Königstein.
- HUSBY C., 2013: Biology and functional ecology of *Equisetum* with emphasis on the giant horsetails. – The Botanical Review, **79 (2)**: 147–177.
- IKEGAMI M., WHIGHAM D. F., WERGER M. J. A., 2012: Effects of local density of clonal plants on their sexual and vegetative propagation strategies in a lattice structure model. – Ecological modelling, **234**: 51–59.
- IL'IN M. M., 1934: *Equisetales*. – In: KOMAROV V. L. (red.), Flora SSSR, **1**: 100–112. – Leningrad.
- IWTSUKI K., YAMAZAKI T., BOUFFORD D. E., OHBA H., 1995: Flora of Japan, *Pteridophyta* and *Gymnospermae*, **1**. – Kodansha.
- JANKEVIČIENĖ R., 1978: Retieji globotini augalai. – Vilnius.
- JEPSON P., LUBIENSKI M., LLEWELLYN P., VIANE R., 2013: Hybrids within *Equisetum* subgenus *Hippochaete* in England and Wales. – New Journal of Botany, **3(1)**: 47-58.

- JIMÉNEZ-ALFARO B., HÁJEK M., EJRNAES R., RODWELL J., PAWLIKOWSKI P., WEEDA E. J., LAITINEN J., MOEN A., BERGAMINI A., AUNINA L., SEKULOVÁ L., TAHVANAINEN T., GILLET F., JANDT U., DÍTĚ D., HÁJKOVÁ P., CORRIOL G., KONDELIN H., DÍAZ T.E., 2014: Biogeographic patterns of base-rich fen vegetation across Europe. – *Applied Vegetation Science*, **17**: 367–380.
- JONSELL B. (ed.), 2000: *Flora Nordica*, **1**. – Stockholm.
- JUODIS J., 2001: Dirvožemių rajonai. – Kn: VASILIAUSKIENĖ V. (red.), *Lietuvos dirvožemiai*: 699–707. – Vilnius.
- KABAILIENĖ M., 2006: Gamtinės aplinkos raida Lietuvoje per 14000 metų. – Vilnius.
- KHELA, S., 2012: *Equisetum variegatum*. – In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. – [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Downloaded on 16 November 2012.
- KLIMEŠOVÁ J., DOLEŽAL J., DVORSKÝ, DE BELLO F., KLIMEŠ L., 2011: Clonal growth forms in Eastern Ladakh, Western Himalayas: clasification and habitat preferences. – *Folia Geobotanica*, **46(2-3)**: 191–217.
- KLIMEŠOVÁ J., DOLEŽAL J., PRACH K., KOŠNAR J., 2012: Clonal growth forms in Arctic plants and their habitat preferences: a study from Petuniabukta, Spitsbergen. – *Polish Polar Research*, **33(4)**: 421–442.
- KLIMEŠOVÁ J., KLIMEŠ L., 2008: Clonal growth diversity and bud banks in the Czech flora: an evaluation using the CLO-PLA3 database. – *Preslia*, **80**: 225–275.
- KOMÁREK J., 2013: Süßwasserflora von Mitteleuropa 3(3). – Berlin.
- KORČAGIN A. A., 1960: Opredelenie vozrasta i dlitel'nosti žizni kustarnikov. – In: LAVRENKO E. M., KORČAGIN A. A. (eds.), *Polevaja geobotanika*, **3**: 241 – 248. – Moskva–Leningrad.
- KORČAGINA I. A., 2001: Sistematika vysškh sporovykh rastenij s osnovami paleobotaniki. – Sankt-Peterburg.
- KROON H., GROENENDAEL J., 1990: *Clonal growth in plants: regulation and function*. – Netherlands.
- KUPREVIČIUS J. (red.), 1934: *Vadovas Lietuvos augalams pažinti*. – Kaunas.
- KUVAEV V. B., 2006: *Flora subarktičeskikh gor Evrazii i vysotnoe raspredeleni ee vidov*. – Moskva
- LANDOLT E., 1977: *Ökologische Zeigerwerte zur schweizer Flora*. – Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen Techn. Hochschule in Zürich., **64**:1-208.
- LAW C., EXLEY CH., 2011: New insight into silica deposition in horsetail (*Equisetum arvense*). – *BMC Plant Biology*, **11**: 112. **Puslapius pasiziuret**
- LAZDAUSKAITĖ Ž., 1980: *Tussilago* L. – Kn: NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M., JANKEVIČIENĖ R., LEKAVIČIUS A. (red.), *Lietuvos TSR flora*, **6**: 128–130. – Vilnius.
- LEDEBOUR C. F., 1853: *Flora Rossica sive Enumeratio plantarum in totius imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum*. – Stuttgartiae.
- LEHMANN E., 1895: *Flora von Polnisch-Livland mit besonderer Berücksichtigung der Florengebiete Nordwestrusslands, des Ostbalticums, der Gouvernements Pskow*

- und St. Petersburg sowie der Verbreitung der Pflanzen durch Eisenbahnen. – Jurjew (Dorpat).
- LEKAVIČIUS A., 1989: Vadovas augalams pažinti. – Vilnius.
- LÖVE Á., LÖVE D., SERMOLLI P. R., E. G., 1977. Cytotaxonomical atlas of the *Pteridophyta*. – Vaduz.
- LUBIENSKI M., 2010: Die Schachtelhalme (*Equisetaceae*, *Pteridophyta*) der Flora Deutschlands – ein aktualisierter Bestimmungsschlüssel. – Veröff. Bochumer Bot. Ver., **2(6)**:82-100.
- LUBIENSKI M., JÄGER W., BENNERT H. W., 2011: *Equisetum* ×*ascendens* Lubienski & Bennert (Subg. *Hippochaete*, *Equisetaceae*), eine neue Schachtelhalmsippe für die Flora Nordrhein-Westfalens. – Bochumer Bot. Ver., **3(1)**: 1-14.
- MACHON N., GUILLON J. M., DOBIGNY G., LE CADRE S., MORET J., 2001: Genetic variation in the horsetail *Equisetum variegatum* Schleich., an endangered species in the Parisian region. – Biodiversity and Conservation, **10**: 1543–1554.
- MAJOROV S. R., 2006: *Equisetaceae* L. C. Richard ex DC. – In: MAEVSKIJ P. F., Flora srednej polosy evropejskoj časti Rossii: 42–46. – Moskva.
- MALYŠEV L. I., 1965: Vysokogornaja flora Vostočnogo Sajana. – Moskva–Leningrad.
- MARSH A. S., ARNONE J. A., BORMANES B. T., GORDON G. C., 2000: The role of *Equisetum* in nutrient cycling in an Alaskan Shrub wetland. – Journal of Ecology, **88**:999–1011.
- MARSHALL G., 1986: Growth and development of field horsetail *Equisetum arvense*. – Weed Science, **34(2)**: 271–275.
- MASCHER J. W., 1990: Ångermanlands flora – Lund.
- MATULEVIČIŪTĖ D., SINKEVIČIENĖ Z., JUKONIENĖ I., 2012: Pelkių buveinės: 7110, 7120, 7140, 7150, 7160, 7210, 7220, 7230. – Kn.: RAŠOMAVIČIUS V. (red.), EB svarbos natūralių buveinių inventorizavimo vadovas. Buveinių aprašai, būdingos ir tipinės rūšys, jų atpažinimas: IV-1–79. – Vilnius.
- MEHLTRETER K., WALKER L. R., SHARPE J. M., 2010: Fern Ecology. – Cambridge.
- MEYER D., 1837: Flora des Königreichs Hannover. – Göttingen.
- MEUSEL H., JÄGER E., WEINERT E., 1965: **Vergleichende Chorologie** der zentraleuropäischen Flora. – Jena.
- MEUSEL W., LAROCHE J., HEMMERLING J., 1971: Die Schachtelhalme Europas. – Wittenberg Lutherstadt.
- MILDE J., 1865: Monographia Equisetorum. – Dresden.
- MINJAEV N. A., 1955: *Equisetaceae*. – In: ŠIŠKIN B. K. (red.), Flora Leningradskoj oblasti, **1**. – Leningrad.
- MINKEVIČIUS A., 1959: *Equisetaceae* L. C. Rich. – Kn.: NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M. (red.), Lietuvos TSR flora, **1**: 52–69. – Vilnius.
- MOSSBERG B., STENBERG L., 2010: Den nya nordiska floran. – Stockholm.
- NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M., 1983: Botaninė geografija ir fitocenologijos pagrindai. – Vilnius.

- NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M., NAUJALIS J. R., TUPČIAUSKAITĖ J., RUKŠENIENĖ J., MEŠKAUSKAITĖ E., 2005: Lietuvos augalinio rūbo struktūra: profesorės Marijos Natkevičaitės-Ivanauskienės požiūris. – Vilnius.
- NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M., STRAZDAITĖ-BALEVIČIENĖ J., BANDŽIULIENĖ R., 1977: Lietuvos induočių augalų floros chorologinė analizė. – Lietuvos TSR aukštųjų mokyklų mokslo darbai. Biologija, **16 (1)**: 87–105.
- NATKEVIČIATĖ-IVANAUSKIENĖ M., 1963: *Gramineae* Juss. – Kn: NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M. (red.), Lietuvos TSR flora, **2**: 114–299. – Vilnius.
- NAUJALIS J., 1992: Augalų populiacinė ekologija. – Vilnius.
- NAUJALIS J., 1995: Sporiniai induočiai kaip augalų bendrijų komponentai. – Vilnius.
- NAVASAITIS M., OZOLINČIUS R., SMALIUKAS D., BALEVIČIENĖ J., 2003: Lietuvos dendroflora. – Kaunas.
- OBERMAYER R., LEITCH I. J., HANSON L., BENNETT M. D., 2002: Nuclear DNA C-values in 30 species double the familial representation in Pteridophytes. – *Annals of Botany*, **90**: 209–217.
- ØLLGAARD B., TIND K., 1993: Scandinavian ferns. – Copenhagen.
- OSTENFELD C. H., GRÖNTVED JOHS. 1934: The flora of Iceland and the Færoes. – Copenhagen.
- PANČENKO S. M., 2006: Osobennosti vegetativnogo razmnoženija klonov *Huperzia selago* (*Huperziaceae*) na vostokeye Polessoj nizmennosti. – *Botaničeskij žurnal*, **91(5)**: 716–728.
- PARFENOV V. I., LEKAVIČIUS A. A., KOZLOVSKAJA H. V., VYNAEV G. V., JANKEVIČIENĖ R. L., BALEVIČIENĖ J. J., LAZDAUSKAITĖ Ž. P., LAPELĖ M., V. 1987: Redkie i išchezajuščie vidy rastenij Belorusii i Litvy. – Minsk.
- PĒTERSONE A., 1953: *Equisetinae*. – In: GALENIEKS P. (red.), V., Latvijas PSR flora, **1**: 32–44. – Riga.
- PETROV K. A., ČEPALOV V. A., SOFRONOVA V. E., PERK A. A., ISAEV A. P., SEDALISČEV V. T., 2007: Karotinoidy i kormovaja cennost' *Equisetum variegatum* (khvošča pestrogo), proizrastajuščego na poljuse kholoda. – *Vestnik Severo-Vostočnogo federal'nogo universiteta im. M. K. Ammosova*, **4(4)**: 5–10.
- PFEIFFER T., 2007: Vegetative multiplication and patch colonisation of *Asarum europaeum* L. subsp. *europaeum* (*Aristolochiaceae*) inferred by a combined morphological and molecular study. – *Flora*, **202**: 89–97.
- PFEIFFER T., GÜNZEL C., WOLFGANG F., 2008: Clonal reproduction, vegetative multiplication and habitat colonisation in *Tussilago farfara* (*Asteraceae*): A combined morpho-ecological and molecular study. – *Flora*, **203**: 281–291.
- PIEPUOLIENĖ V., BENIUŠEVIČIENĖ E., 1979: Lietuvos TSR mineralinių žaliavų apžvalga, **1** (rankraštis). – Vilnius.
- POJARKOVA A. I., 1954: *Equisetinae*. – In: MAEVSKIJ P. F., Flora srednej polosy evropejskoj časti SSSR: 45–48. – Moskva–Leningrad. Vietoj apacios
- POPOV M. G., 1957: Flora srednej Sibiri, **1**. – Moskva–Leningrad.
- POTT R., 1995: Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. – Stuttgart.



- POVILAITIS P., TAMINSKAS J., GULBINAS Z., LINKEVIČIENĖ R., PILECKAS M., 2011: Lietuvos šlapynės ir jų gamtosauginė reikšmė. – Vilnius.
- PRYER M. K., SCHUETTPPELZ E., WOLF P. G., SCHNEIDER H., SMITH A. R., CRANFILL R., 2004: Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early Leptosporangiate divergences. – *American Journal of Botany*, **91(10)**: 1582–1598.
- PURVINAS E., *Ericales* eilė (išskyrus *Oxycoccus* gentį). – Kn: NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ M. (red.), Lietuvos TSR flora, **5**: 98–133. – Vilnius.
- RAKAUSKAS R., 2001: Rūšies sąvoka biologijoje. – Vilnius.
- RAMENSKAJA M. L., 1960: Opređelitel' vysšikh rastenij Karelii. – Petrozavodsk.
- RASIMAVIČIUS M., NAUJALIS J. R., 2011: Frequency of vascular plant species in the abandoned sand and gravel quarry of Beržupis. – *Botanica Lithuanica*, **17 (2-3)**: 117–125.
- RASIMAVIČIUS M., NAUJALIS J. R., 2012: *Equisetum variegatum* Schleich. ex Weber et Mohr in Lithuania: habitat diversity, distribution patterns and environmental status based on herbarium collection. – *Ekologija*, **58(4)**: 413–425.
- RASIMAVIČIUS M., NAUJALIS J., 2010: Horsetail (*Hippochaete variegata*) in Lithuania: characteristics of distribution and the population structure in sand quarries. – In: Perspectives of development and problems of contemporary botany. Materials of scientific and practical conference, **2 (4)**: 51–52. – Novosibirsk.
- RAŠOMAVIČIUS V. (red.), 2007: Lietuvos raudonoji knyga. – Kaunas.
- REBRISTAJA O. V., 1977: Flora vostoka bol' šezemel'skoj tundry. – Leningrad.
- REGELIS K., 1935: Augalų sistematika. – Kaunas.
- RODWELL J. S. (ed.), 1998: British plant communities. Mires and heaths, **2**. – Cambridge.
- RODWELL J. S. (ed.), 2000: British plant communities. Maritime communities and vegetation of open habitats, **5**. – Cambridge.
- ROTHMALER W., JÄGER, E. J., WERNER K., 2005: Exkursionsflora von Deutschland. – München.
- RUTZ L. M., FARRAR D. R., 1984: The habitat characteristics and abundance of *Equisetum ferrissi* and its parent species, *Equisetum hyemale* and *Equisetum laevigatum*, in Iowa. – *American Fern Journal*, **74(3)**: 65–76.
- SAVULESCU T., 1952: Flora Reipublicae popularis Romanicae. – Odesa.
- SCHAFFNER J. H., 1925a: Main lines of evolution in *Equisetum*, 1. – *American Fern Journal* **15 (1)**: 8–12.
- SCHAFFNER J. H., 1925b: Main lines of evolution in *Equisetum*, 2. – *American Fern Journal* **15 (2)**: 35–39.
- SCHAFFNER J. H., 1930: Geographic distribution of the species of *Equisetum* in relation to their phylogeny. – *American Fern Journal* **20 (3)**: 89–106.
- SEREBRĖJAKOV I. G., 1962: Ekologičeskaja morfologija rastenij. – Moskva.
- SEREBRĖJAKOV I. G., 1964: Žiznennye formy vysšikh rastenij i ikh izučenie. – In: LAVRENKO E. M., KORČAGINA A. A. (eds.), Polevaja geobotanika, **3**: 146–209. – Moskva–Leningrad.
- SYREJŠČIKOV' D. P., 1906: Illjustrirovannaja flora Moskovskoj gubernii, **1**. – Moskva.

- SKURATOVIČ A. N., 2009: *Equisetophyta*. – In: PARFENOV B. I. (ed.), Flora Belarusi, **1**: 50–59. – Minsk.
- SMIRNOVA O. V., 1976: Ob'em sčetoj edinicy pri izučenii cenopopuljácii rastenij različnykh biomorf. – In: Uranov A. A., Serebrjakova T. I. (red.), Cenopopuljácii rastenij: 72–81. – Moskva.
- SMIRNOVA O. V., KAGARLICKAJA T. N., 1972: O dvukh tipakh žiznennogo cikla *Viola mirabilis* L. – Botaničeskij žurnal, **57 (5)**: 481–493.
- SNARSKIS P., 1954: Vadovas Lietuvos TSR augalams pažinti. – Vilnius.
- SNARSKIS P., 1968: Vadovas Lietuvos augalams pažinti. – Vilnius.
- SOLTIS D. E., SOLTIS P. S., NOVES R. D., 1988: An electrophoretic investigation of intragametophytic selfing in *Equisetum arvense*. – American Journal of Botany, **75 (2)**: 231–237.
- SPATZ H-CH., EMANNS A., 2004: The mechanical role of the endodermis in *Equisetum* plant stems. – American Journal of Botany, **91 (11)**: 1936–1938.
- STARCS K., 1929: Einiges über die Verbreitung und Formenkreise der Pteridophyten in Lettland. – Acta horto botanici universitatis Latviensis, **4**: 77–88.
- ŠLEKTIČ I., 1981: Otčet o poiskovo-ocennočnykh rabotakh v okrestnostjakh Matuiskogo zavoda stroitel'nykh materialov i detalnoj razvedke II-go učastka mestoroždenija stroitel'nogo peska Giraitė Varenškogo rajona Litovskoj SSR, **1**. (rukopis'). – Vilnius.
- TOLMAČEV A. I. (red.), PACKER J. G. (red.), GRIFFITHS G. C. D. (red.), REBRISTAJA O. V., SKVORCOV A. K., CVELEV N. N., JURCEV B. A., 1995: Flora of the Russian arctic, **1**. – Louiseville-Quebec.
- TOMIN M. P., 1967: *Equisetaceae*. – In: ŠIŠKIN B. K., TOMIN M. P., GONČARIK M. N. (red.), Opredelitel' rastenij Belorussii, 24–26. – Minsk.
- TRYON R. M., TRYON A. F., 1982: Ferns and allied plants: with special reference to Tropical America. – New York.
- TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGESS N. A., VALENTINE D. H., SALTERS S. M., WEBB D. A., 1964: Flora Europaea. – Cambridg.
- ULEVIČIUS A., TUPČIAUSKAITĖ J., 2013: Ekosistemų praktikumas, Buveinės ir būdingosios jų rūšys. – Vilnius. – <http://www.eac.gf.vu.lt/?p=54>
- VAGA A., 1953: *Pteridophyta*. – In: VAGA A., EICHWALD K. (eds.), Eesti NSV flora, **1**: 17–112. – Tallinn.
- VALIUŠKEVIČIUS G., 2007: Mažieji Lietuvos ežerai: ištekliai, genezė, hidrologija. – Vilnius.
- VASIL'EV A. E., VORONIN N. S., ELENEVSKIJ A. G., SEREBRJKOVA T. I., ŠORINA N. I., 1988: Botanika: morfologija i anatomija rastenij. – Moskva.
- VILKONIS K. K., 2001: Lietuvos žaliasis rūbas. – Kaunas.
- WALKER E. R., 1921: The gametophytes of *Equisetum laevigatum*. – Botanical Gazette, **71 (5)**: 378–391.
- WEBER FR., MOHR D. M. H., 1807: Handbuch der Einleitung in das Studium der kryptogamischen Gewächse. – Kiel.
- WILLIAMS E., MONGE P., 2006: Statistika. Kaip suprasti kiekybinius tyrimus. – Vilnius.

- ZAJĄC A., ZAJĄC M. (eds.), 2001: Distribution Atlas of Vascular Plants in Poland. – Krakow.
- ZHANG L. B., TURLAND N. J., 2013: *Equisetaceae*. – In: WU Z. Y., RAVEN P. H., HONG D. Y. (eds.), Flora of China, **2-3**: 67–72. – Beijing.
- ŽMYLEV P. J., ALEKSEEV J. E., KARPUKHINA E. A., BALANDIN S. A., 2002: Biomorfologija rastenij. – Moskva.

# PRIEDAI

1 priedo lentelė. Bendro pobūdžio duomenys apie *E. variegatum* tarpsmą smėlio ir žvyro karjeruose (doktoranto karjerai tikrinti nuo 2008 iki 2013)

Rajonas ar savivaldybė	Artimiausia gyvenvietė	<i>E. variegatum</i> gausumas	Radavietės pobūdis
Anykščiai	Troškūnai	Vidutiniškai gausiai	P
Biržai	Griaužiai	Gausiai	N
	Kadarai	Gausiai	N
	Kvedariškis	Gausiai	N
	Latveliai	Gausiai	N
	Paąžuolė	Gausiai	N
	Skratiškiai	Negausiai	P
Kalvarija	Veliškėnai	Gausiai	N
	Juodeliai	Gausiai	P
	Sangrūda	Nėra	Nėra
	Skaisčiai	Vidutiniškai gausiai	N
	Trakėnai	Vidutiniškai gausiai	N
	Rudamina	Nėra	Nėra
Lazdijai	Rudamina	Nėra	Nėra
Rokiškis	Prūseliai	Vidutiniškai gausiai	N
Šalčininkai	Anciuškos	Nėra	Nėra
	Anskonys	Nėra	Nėra
	Buivydai	Nėra	Nėra
	Mantviliškės	Nėra	Nėra
	Miletiškės	Gausiai	N
	Naujadvaris	Nėra	Nėra
	Pabarė	Nėra	Nėra
	Pajuodupis I	Nėra	Nėra
	Pajuodupis II	Nėra	Nėra
	Vaišėtai	Negausiai	N
	Verseka I	Nėra	Nėra
	Vėžionys	Nėra	Nėra
Trakai	Katišiai	Gausiai	N
	Senieji Trakai	Nėra	Nėra
Varėna	Beržupis	Gausiai	P
	Giraitė I	Gausiai	N
	Giraitė II	Gausiai	N
	Kamorūnai	Negausiai	N
	Krukliai	Nėra	Nėra
	Krūminiai	Nėra	Nėra
	Kuršiai	Vidutiniškai gausiai	N
Vilnius	Milvyda	Nėra	Nėra
	Nemėžis	Negausiai	N
<b>VISO</b>	<b>37</b>		

P – pakartotinai patvirtinta radavietė; N – nauja radavietė