MONOGRAPHIAE BOTANICAE
Vol. 84, 1998

LUDWIK LIPNICKI

KSZTAŁTOWANIE SIĘ FLOR POROSTÓW NA PODŁOŻACH O CECHACH PIONIERSKICH (GŁAZY NARZUTOWE, KORA OSIKI I SŁOMIANE STRZECHY)

FORMATION OF LICHEN FLORA ON PIONEER SUBSTRATES (ERRATIC BLOCKS, THE ASPEN BARK AND STRAW THATCHES)

Łódź

SPIS TREŚCI

I. Uwagi wstępne 119
I.1. Przedmiot i cel badań 119
I.2. Przemiany flor porostów 120
II. Krótki przegląd terenów badań i stosowanych metod 122
III. Warunki i przebieg kształtowania się flor porostów na podłożach pionierskich 124
IV. Rodzaj substratu a budowa plechy osiedlających się na nim porostów 128
V. Cechy porostów pionierskich 131
VI. Wykazy i charakterystyka gatunków porostów 135
VI.1. Porosty pionierskie i ich cechy 135
VI.1.1. Porosty zasiedlające podłoże abiotyczne: głazy 135
VI.1.2. Porosty zasiedlające żywe podłoże biotyczne: kora osiki 136
VI.1.3. Porosty zasiedlające martwe podłoże biotyczne: słomiane strzechy 137
VI.2. Ważniejsze trwałe gatunki porostów występujące po gatunkach pionierskich – porosty postpionierskie 138
VI.2.1. Porosty zasiedlające podłoże abiotyczne: głazy 138
VI.2.2. Porosty zasiedlające żywe podłoże biotyczne: kora osiki 138
VI.2.3. Porosty zasiedlające martwe podłoże biotyczne: słomiane strzechy 140
VII. Zestawienie wyników i dyskusja 141
VIII. Podsumowanie 145
IX. Literatura 147
X. Formation of lichen flora on pioneer substrates (erratic blocks, the aspen bark and straw thatches) – Summary 148

ABSTRACT

Ludwik LIPNICKI. *Formation of lichen flora on pioneer substrates (erratic blocks, the aspen bark and straw thatches)*. Monogr. Bot., Vol. 84, 115–150, 1998.

The thesis is based on the research results of the lichen flora formation on the substrates: the surface of erratic blocks, aspen barks and straw thatches. Subjection of the species composition to the changes of conditions of the closest environment (mainly the substrate) was analysed. The relationships between the kind of substrate and its permanence, and some features (e.g. morphological features) of pioneering lichens were examined; the intensification of those features and degrees of species pioneering were also distinguished.

Key words: lichen flora formation; pioneer lichens species; kinds of propagula; kinds of thalli; pioneering features; pioneering degree; pioneer substrates; erratic blocks; aspen bark; straw thatches; the Polish Lowland.

I. UWAGI WSTĘPNE

I.1. Przedmiot i cel badań

Podstawowym celem badań prowadzonych w latach 1980–1996 było poznanie zasad kształtowania się flor porostów zasiedlających podłoża abiotyczne: głazy narzutowe i biotyczne: korę osiki i słomiane strzechy.

Szczegółowe wyniki badań zostały zestawione w następujących pracach zamieszczonych w niniejszym tomie: *Kształtowanie się flory porostów na głazach narzutowych* (LIPNICKI 1998a), *Kształtowanie się flory porostów na korze osiki w zapustach jałowcowo-osikowych na nieużytkach porolnych podlegających sukcesji wtórnej* (LIPNICKI 1998b) oraz *Kształtowanie się flory porostów na słomianych strzechach* (LIPNICKI 1998c).

Mimo zróżnicowania substratów, np. pod względem właściwości fizycznochemicznych, struktury powierzchni, ekspozycji, zmiany zacienienia, odporności na działanie czynników mikroklimatycznych lub na osiedlające się na nich porosty, ich wspólnymi cechami są:

- pionierskie warunki zasiedlania: wszystkie rodzaje powierzchni należą do świeżo powstałych lub odsłoniętych i dotychczas wolnych od porostów i innych organizmów;
- silne nachylenie powierzchni: od 45° (większość strzech) do 90° (większość pni drzew i ścian głazów);
- całkowite nasłonecznienie powierzchni (pni osik – w początkowym okresie zasiedlania, pozostałych – stałe).

Jednym z podstawowych rozwiązywanych problemów jest znalezienie wspólnych cech lub istotnych podobieństw występujących podczas kolonizowania przez porosty substratów znacznie różniących się między sobą.

Porównywano te same substraty o różnym stopniu zasiedlenia przez porosty. Dokonano analizy stałych i zmieniających się właściwości podłoża; była to jedna z podstaw określania wymagań porostów biorących udział w zasiedlaniu. Analiza ta umożliwiła między innymi znalezienie cech właściwych porostom pionierskim, zarówno odpowiadających wymaganiom stawianym przez poszczególne substraty, jak i cech wspólnych wszystkim porostom wkraczającym na podłoża w warunkach pionierskich. Wyznaczono także stopnie pionierskości najważniejszych gatunków. Na podstawie zachowania się porostów w warunkach pionierskich zweryfikowano zakres cech (wymagań) ekologicznych gatunków pionierskich i niektórych postpionierskich.

Stosowano bezpośrednie metody obserwacji oraz datowania procesu kolonizacji na podłożach o różnym znanym terminie ich odsłonięcia. Szczegółowe wyniki wraz

z informacjami bibliograficznymi, opisem terenów badań, stosowanych metod, nazewnictwa i innymi podano w pracach dotyczących kształtowania się flor porostów na poszczególnych podłożach biotycznych i abiotycznych (LIPNICKI 1998 a, b, c).

Wyrażam szczególną wdzięczność prof. dr. hab. Januszowi B. FALIŃSKIEMU (UW, Białowieża) za ocenę rękopisu pracy, cenne sugestie, rady i wskazówki, które umożliwiły mi zrozumienie wielu kwestii oraz właściwą interpretację wyników. Dziękuję Żonie ZOSI za cierpliwość, wyrozumiałość i wiarę.

I.2. Przemiany flor porostów

Opanowywanie nowych siedlisk przez porosty odbywa się z reguły wolniej, niż przez rośliny naczyniowe. Powolne tempo przemian w połączeniu z długowiecznością plech porostów stwarza większe możliwości badawcze, pozwala bowiem zauważać i śledzić kolejne, postępujące w czasie zmiany 'osobnicze' i 'populacyjne' bez obawy o przeoczenie najistotniejszych zjawisk. Może ono jednak być poważnym utrudnieniem, gdyż należy prowadzić obserwacje przez kilkanaście, kilkadziesiąt, a nawet kilkaset lat, co utrudnia bądź wręcz wyklucza stosowanie jednolitych metod bezpośredniego pomiaru i zmusza do stosowania pośrednich metod porównawczych (datowań na podstawie wiarygodnych danych historycznych). Biorąc pod uwagę słabe zdolności konkurencyjne porostów, głównie wobec roślin naczyniowych, w praktyce wytypowanie właściwego obiektu przyrodniczego i poddanie go ciągłej, długotrwałej obserwacji staje się zadaniem prawie niewykonalnym. Były to – i nadal są – zasadnicze przeszkody w podejmowaniu na szerszą skalę, przynajmniej taką jak w odniesieniu do roślin naczyniowych, badań nad przemianami ugrupowań porostów, w tym też i tworzonych przez nie zbiorowisk zależnych. Nie zostały także stworzone zadowalające teoretyczne podstawy syndynamiki wielu grup siedliskowych porostów. Badania nad szybkością wzrostu niektórych gatunków porostów prowadził między innymi RYDZAK (1956).

Badania i interpretacje procesów ekologicznych zachodzących w biocenozach lądowych oparte są zwykle na analizie zmian zachowania roślin wyższych. Inne grupy organizmów uwzględniane są fragmentarycznie albo rozpatrywane niezależnie od głównego elementu fitocenoz. Dotyczy to także porostów wchodzących zarówno w skład zbiorowisk lądowych, jak i tworzących zbiorowiska samodzielne lub związane. Wielu autorów, nie tylko lichenologów, już wcześniej zwracało uwagę na wynikającą stąd lukę w pełniejszym poznaniu funkcjonowania ekosystemów, np. STUGREN (1976).

W badaniu przemian ugrupowań porostów jako samodzielnych zbiorowisk lub jako integralnej części wielu ekosystemów lądowych, mogą być adaptowane i stosowane modele, uogólnienia i definicje zestawione między innymi przez FALIŃSKIEGO (1991), choć dotyczą one przede wszystkim zbiorowisk roślin naczyniowych. Spośród trzech podstawowych grup procesów składających się na dynamikę roślinności,

odniesienie do ugrupowań porostów mogą mieć dwie: (1) procesy wyraźnie kierunkowe zachodzące w całym zbiorowisku — sukcesja z regresją; (2) procesy zachodzące tylko we fragmencie zbiorowiska, z powtarzalnymi zjawiskami, ale o nieokreślonym rytmie — degeneracja i regeneracja. W warunkach klimatycznych strefy umiarkowanej porosty nie ulegają wyraźnej rytmice sezonowej, traktowanej jako trzecia grupa procesów. Badając przemiany ugrupowań porostów, częściej mamy do czynienia z procesami wyraźnie kierunkowymi. Z kolei wzorcem dynamicznym typowym dla większości zbiorowisk roślin naczyniowych są powtarzające się procesy zaburzeń i regeneracji (por. SZWAGRZYK 1995 i cyt. tam literatura).

Istotą sukcesji jest inicjacja i rozwój zbiorowiska prowadzące do powstania trwałego układu końcowego. Porosty są powszechnie uważane za organizmy pionierskie, otwierające serie sukcesyjne głównie na podłożu skalnym lub piaszczystym i zbyt ubogim w składniki umożliwiające osiedlanie się mszaków i roślin naczyniowych (CZARNOWSKI 1978 i inni). Spostrzeżenie to należy rozszerzyć także na podłoża sztucznie wprowadzane, zarówno abiotyczne (asfalt, beton), jak i biotyczne (strzechy, skóra itd.). Według FALIŃSKIEGO (1998) *grupa gatunków pionierskich* [...] *jako łącząca gatunki odpowiedzialne za inicjację i przebieg* [...] *sukcesji* [...], *zasiedlające miejsca o szczególnie niekorzystnych warunkach bytowania,jest stosunkowo nieliczna* (por. także PAWŁOWSKI, ZARZYCKI 1972). Stwierdzenie to dotyczy również porostów. Miarą natężenia tych procesów określającą także dynamikę ugrupowań porostów są między innymi zmiany różnorodności gatunkowej lub zmiany pokrycia. Pod tym kątem mogą być rozpatrywane pojedyncze osobniki, populacje albo grupy gatunków o wspólnych cechach, np. o tym samym typie budowy plechy lub podobnych wymaganiach siedliskowych, bądź też całe ugrupowania porostów.

Jednak interpretacja wielu innych zagadnień, szczególnie dotyczących porostów niżowych, np. tolerancji warunków siedliskowych i ich zmian, szeroko pojętej pionierskości, jest utrudniona ze względu na niedostatek badań porównawczych i konieczność prowadzenia długotrwałych obserwacji na stałych powierzchniach. Dotyczy to zwłaszcza kolonizowania przez porosty trudniejszych do opanowania substratów: powierzchni usytuowanych pionowo lub silnie nachylonych i niekorzystnie eksponowanych. Takimi są między innymi ściany głazów narzutowych, pnie drzew oraz specyficzne biotyczne podłoża utworzone przez człowieka, np. słomiane strzechy. Przebieg procesu zasiedlania tych podłoży przez porosty nie był dotychczas badany. Ponadto, w odróżnieniu od większości pionierskich podłoży poziomych lub tylko nieznacznie nachylonych, podłoża spionizowane lub silnie nachylone kolonizowane są przez porosty dłużej, a zjawisko — przynajmniej w stadium inicjalnym (trwającym do kilkudziesięciu lat) — nie ma charakteru powszechnego. Gatunki pionierskie zajmują niewielkie powierzchnie, a tempo rozrastania się ich plech jest powolne. Nie występuje też czynnik konkurencji o powierzchnię substratu. Osiedlanie się kolejnych gatunków pionierskich następuje głównie w wyniku korzystnych dla nich zmian cech fizycznych, np. uszkodzenia, zwietrzenia itp., nie zajętych dotychczas fragmentów substratu.

Wyniki badań tempa przyrostu plech jako miary rozwoju osobniczego wybranych gatunków porostów nadrzewnych i naziemnych zawierają klasyczne – a w swoim czasie nowatorskie – prace RYDZAKA (1956, 1961, 1966) oraz RYDZAKA i ŻABIŃSKIEJ (1972). Zagadnieniami tymi zajmowali się także, stosując nieco odmienne metody, BESCHEL (1961), jeden z twórców lichenometrii oraz HALE (1959). Dane dotyczące tempa przyrostu plech, w tym też i możliwości datowania na tej podstawie czasu eksponowania substratu, zawierają także prace WEBERA i ANDREWSA (1973), FEDOROVA (1977) i FABISZEWSKIEGO (1985).

Dotychczas prowadzone badania udziału porostów w sukcesji wniosły wiele informacji o ekologii i biologii tej grupy organizmów. Sukcesja wtórna z dużym udziałem porostów, zachodząca na ubogich glebach leśnych była już tematem prac badawczych (por. FAŁTYNOWICZ 1980, 1986). Najpełniejszej analizy udziału porostów naziemnych w procesie spontanicznego kształtowania się zbiorowiska leśnego na nieużytkach porolnych dokonał CIEŚLIŃSKI (1993). Także wielokrotnie badany i analizowany był proces zajmowania przez porosty pniaków po ściętych sosnach (por. FAŁTYNOWICZ 1986; DANIELS 1993; DANIELS, BIERMANN, BREDER 1993). Z kolei warunki i przebieg kształtowania się górskich zbiorowisk porostów naskalnych opisał WIRTH (1972).

II. KRÓTKI PRZEGLĄD TERENÓW BADAŃ I STOSOWANYCH METOD

Podstawowe badania prowadzono w obiektach położonych w niżowej części Polski, wewnątrz lub na obrzeżach rozległych kompleksów leśnych. W porównaniach wykorzystano także wyniki niektórych badań i dorywczych obserwacji własnych prowadzonych poza podstawowymi obiektami, głównie na Pomorzu Zachodnim oraz poza granicami Polski: w północnej Brandenburgii, na Półwyspie Jutlandzkim i na Wyspach Owczych (por. LIPNICKI 1988a – Ryc. 1; LIPNICKI 1988b – Ryc. 1; LIPNICKI 1988c – Ryc. 1).

Kształtowanie się flory porostów na powierzchniach głazów narzutowych, odsłanianych (wydobywanych ponad powierzchnię gleby) w ciągu ostatnich dwudziestu-trzydziestu lat, zbadano w archeologiczno-przyrodniczym Rezerwacie Kręgi Kamienne w Borach Tucholskich. Wyniki innych dotychczasowych badań porostów osiadłych na niżowych głazach narzutowych zawierają wykazy stwierdzonych gatunków lub tabele fitosocjologiczne zbiorowisk naskalnych. Badania sukcesji prowadzone były w niewielkim zakresie, głównie w terenach górskich.

Kształtowanie się flory porostów i jej przemiany na korze osiki w zapustach jałowcowo-osikowych badano w Rezerwacie Jelonka na obrzeżach Puszczy Białowieskiej. W obiekcie tym wcześniej zostały dokładnie rozpoznane przemiany zbiorowisk roślin naczyniowych oraz mszaków i porostów naziemnych na gruntach porolnych podlegających sukcesji wtórnej (FALIŃSKI, CIEŚLIŃSKI, CZYŻEWSKA 1993).

Proces zasiedlania słomianych strzech oraz kształtowanie się i przemiany flory porostów zrekonstruowano przez datowanie różnowiekowych strzech w śródleśnych wsiach położonych w rozległych niżowych kompleksach leśnych. Procesy te (przynajmniej w odniesieniu do porostów) nie tylko nie były dotychczas rozpoznane, ale również informacje o porostach osiadłych na strzechach należą do bardzo rzadkich w wykazach florystycznych i z reguły mają charakter przypadkowy. Tylko RUSIŃSKA i BALCERKIEWICZ (1978) szczegółowo zbadali ugrupowania mszaków na strzechach.

Stosowano metody umożliwiające całkowitą ocenę przemian składu flory porostów. Były to proste metody terenowe, możliwe do powtórzenia podczas prowadzenia kolejnych badań w tych samych lub bardzo podobnych obiektach. Polegały one przede wszystkim na oszacowaniu pokrycia w kolejnych klasach wiekowych przez poszczególne gatunki porostów:

– 1–10 dm^2 'świeżo' odsłoniętych powierzchni ścian głazów narzutowych;

– powierzchni trzech odcinków pnia osiki z rozwiniętą florą porostów – trzy pasy owysokości 40 cm na całym obwodzie pnia;

– 1 m^2 brzeżnej części słomianej strzechy.

Wielkość badanych i porównywanych powierzchni uzależniona była przede wszystkim od charakteru obiektu oraz – szczególnie w badaniach słomianych strzech – od warunków i technicznych możliwości przeprowadzenia obserwacji.

Ze względu na specyficzne cechy porostów w badaniu ich przemian nie jest możliwe, przynajmniej na podłożach pionierskich, stosowanie innych, właściwych na przykład dla roślin naczyniowych metod badawczych: pomiaru rozwoju osobniczego, przyrostu biomasy itp. Główną przeszkodą jest tutaj wykształcanie plechy proszkowatej albo skorupiastej – w tym też wewnętrznej, silnie związanej z podłożem bez możliwości wyodrębnienia pojedynczych osobników.

W opisach oraz w graficznym przedstawianiu wyników zachowano, traktowany początkowo jako umowny, podział na klasy wiekowe (I, II, III itd.). Dobrze ilustruje on kierunki i przebieg zmian, niezależnie od wyodrębnionych na ich podstawie stadiów i faz procesu zasiedlania, szczególnie przez porosty słomianych strzech i głazów narzutowych.

Stopnie pionierskości (°P) poszczególnych gatunków odpowiadają wartościom średniego natężenia właściwości (P), obliczano wg wzoru:

$$P = \frac{\Sigma i}{n},$$

gdzie P – średnie natężenie właściwości (cech); Σi – suma natężeń właściwości; n – liczba właściwości. Wartość natężenia cechy: 0–3 (Tab. 1). Wyznaczony stopień pionierskości jest obniżony o jeden, jeżeli jedna z właściwości ma wartość '0' (nie występuje).

Cechy poszczególnych gatunków podano głównie za WIRTHEM (1972, 1995) z uzupełnieniami i zmianami dokonanymi na podstawie przeprowadzonych badań.

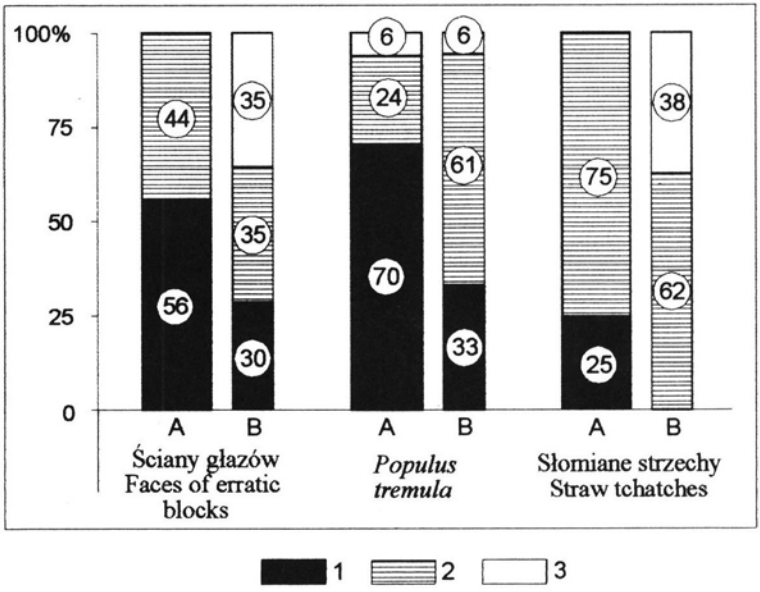
Tabela 1 — Table 1

Stopnie pionierskości i odpowiadające im średnie natężenie właściwości
Indexes of pioneery and corespond average intensity of properties

°P Stopień pionierskości Degree of pioneering	P Średnie natężenie właściwości Average intensity of properties
I	2,5 – 3
II	2,0 – 2,4
III	1,5 – 1,9
IV	1,0 – 1,4
V	0,5 – 0,9

III. WARUNKI I PRZEBIEG KSZTAŁTOWANIA SIĘ FLOR POROSTÓW NA PODŁOŻACH PIONIERSKICH

Zarówno na podłoże biotyczne, jak i abiotyczne, świeżo odsłonięte lub świeżo powstałe, jak i eksponowane od dłuższego czasu, stale nanoszone są propagule porostów. Wśród porostów pionierskich znajdują się przede wszystkim rozprzestrzeniające się przez zarodniki i soredia, w mniejszym stopniu przez izydia i fragmenty plech (Ryc. 1). Porosty są w większości organizmami polichorycznymi,



Ryc. 1. Procentowy udział porostów o różnych typach propagul wśród porostów pionierskich (A) i postpionierskich (B) w zależności od typu substratu

1 — zarodniki; 2 — soredia; 3 — izydia lub fragmenty plechy

Fig. 1. The percentage of species with various types of propagula, among pioneering (A) and postpioneering (B) lichens according to the type of substrate

1 — spores; 2 — soredia; 3 — isidia or fragments of thalli

wykorzystującymi różne sposoby rozprzestrzeniania się. Ze względu na mikroskopijne rozmiary propagul, największe znaczenie w ich przedostawaniu się na nowo udostępnione powierzchnie ma anemochoria oraz ornitochoria (Ryc. 2; Tab. 2). Oprócz ornitochorii w transporcie propagul porostów na kolonizowane powierzchnie istotne znaczenie mogą mieć również inne formy epichorii (zoochorii). Dotyczy to w szczególności substratów znajdujących się w środowisku leśnym, gdzie w przy-

Grupa cech Group of features	Typ substratu Type of substratum / Cecha Feature	Głazy narzutowe Erratic blocks	Biotyczne Biotic	
			Populus tremula Kora – Bark	Słomiane strzechy Straw thatches
Według rozprzestrzeniania się i budowy plechy According to propagation and thallus structure	Obfitość produkcji propagul Abudance of diaspore production	●●●	●●●	●●●
	Anemochoria Anemochory	●●●	●●●	●●●
	Plecha proszkowato-ziarenkowata Pulvery-granular thallus	●●○	● ●	●
	Plecha łuseczkowata, listkowata lub krzaczkowata Squamulose, foliose or fruticose thallus		●	●●○
	Plecha wewnętrzna Inside thallus of substratum		●●○	
Według wymagań ekologicznych According to ecological requirements	Ubikwistyczność Ubiquity	○	●	●●●
	Eurytopowość Eurytopy	● ●	●●●	●●●
	Światłolubność Photophily	●●●	●●○	●●●
	Kwasolubność Acidophily	●●●	● ●	●●○
	Nitrofilność Nitrophily	● ○	●	● ○

Ryc. 2. Właściwości pionierskich gatunków porostów i nasilenie cech w zależności od typu substratu
Fig. 2. Properties of pioneering lichens and intensification of the features according to the type of substrate

ziemnych warstwach jest ograniczony ruch powietrza. Jest tam możliwe przenoszenie propagul przylepiających się do wilgotnej sierści zwierząt leśnych.

Nowe podłoże może być kolonizowane również w wyniku rozrastania się i fragmentacji plech porostów rosnących na innym podłożu w bezpośrednim sąsiedztwie. Ten sposób opanowywania świeżo udostępnionej powierzchni ma miejsce, co prawda rzadko, także w zasiedlaniu przez porosty naziemne głazów narzutowych i nasady pni drzew.

Tabela 2 — Table 2

Właściwości porostów pionierskich
Properties of pioneer lichens

<table>
<tr><td>Ściany głazów narzutowych
Erratic blocks</td><td>*Populus tremula*</td><td>Słomiane strzechy
Straw thatches</td></tr>
<tr><td>a</td><td>b</td><td>c</td></tr>
<tr><td colspan="3">1. Obfita produkcja propagul, głównie zarodników i sorediów
Abundant production of propagula, mainly spores and soredia
2. Anemochoria — Anemochory
3. Światłolubność — Photophily
4. Kwasolubność (na korze osik w miejscach otwartych — neutrofilność lub bazyfilność)
Acidophily (on the aspen bark in open sites — neutrophily or bazophily)
5. Nitrofilność — Nitrophily</td></tr>
<tr><td rowspan="2">6a. Plecha anidiomorficzna: proszkowata lub ziarenkowato-gruzełkowata
Thallus anidiomorphic: pulvery or granular-tubercular</td><td colspan="2">6b, c. Eurytopowość — Eurytopy</td></tr>
<tr><td>7b. Plecha wewnętrzna (endofloedyczna)
Inner thallus (endofloedic)</td><td>7c. Ubikwistyczność
Ubiquity</td></tr>
</table>

Pnie osik, ściany głazów narzutowych oraz powierzchnie słomianych strzech stawiają zasiedlającym je porostom większe wymagania niż powierzchnie poziome. Przedostające się na nie propagule mają mniejsze możliwości przytwierdzania się do podłoża, są one narażone na ciągłe spłukiwanie przez wodę opadową i przenoszenie na niższe części substratu albo na całkowite zmycie (por. LIPNICKI 1988a — Ryc. 6; LIPNICKI 1988c — Ryc. 12).

Na przebadanych powierzchniach biotycznych i abiotycznych osiedlają się wyłącznie gatunki obecne w bezpośrednim otoczeniu. I tak:

— porosty osiedlające się na świeżo odsłoniętych powierzchniach głazów narzutowych występują na innych, dłużej eksponowanych częściach tych samych głazów oraz na innych głazach w rezerwacie;

— porosty epifityczne osiedlające się na korze osik występują także na korze innych drzew (przydrożnych i leśnych) w otoczeniu i wewnątrz rezerwatu;

— na strzechach osiedlają się porosty naziemne, nadrzewne i typowe dla murszejącego drewna; propagule porostów naziemnych pochodzą z muraw oraz ze zbiorowisk borowych odległych od zabudowań od kilkudziesięciu do kilkuset

metrów; spośród stwierdzonych na strzechach porostów epifitycznych wszystkie występują na korze drzew przydrożnych i leśnych w sąsiedztwie budynków.

Kolejność osiedlania się poszczególnych gatunków pionierskich i powiększanie zajętych przez nie powierzchni są zależne przede wszystkim od tempa zmian cech substratu. Przy powolnych zmianach, np. powierzchni skalnej, różnice w tempie osiedlania się i rozwoju poszczególnych taksonów wynikają z indywidualnych cech gatunkowych (rodzaj propagul, plechy itd.).

Położenie świeżo udostępnionej porostom powierzchni wśród innych, dłużej eksponowanych i już wcześniej zasiedlonych, nie ma wpływu na wcześniejsze osiąganie sukcesu kolonizacyjnego. Może, co najwyżej następować zwiększenie różnorodności gatunkowej. Ma to miejsce na świeżych 'łatach' słomy wśród 'starej' części strzechy oraz na świeżo odsłoniętych fragmentach ściany głazu wśród dłużej eksponowanych innych jego części. Nanoszenie propagul na te powierzchnie odbywa się także głównie przez anemochorię. Ze względu na usytuowanie powierzchni (pionowe lub silnie nachylone) porosty w tych procesach wykorzystują także spływającą wodę opadową (ombrochoria) oraz — w pewnym stopniu — siły grawitacyjne (barochoria).

Zasiedlaniu porostów na świeżo udostępnionym substracie mogą towarzyszyć wzajemne oddziaływania porost—substrat. Relacje te ulegają ciągłym zmianom i modyfikacjom w czasie trwania procesu kolonizacyjnego. Powodowane obecnością porostów przemiany powierzchni substratu są bardzo trudne do jednoznacznego oddzielenia od przemian wywołanych innymi czynnikami. Charakter oddziaływania oraz tempo ich zmian zależą przede wszystkim od rodzaju substratu. Podłoże skalne ulega zmianom najwolniej (w ciągu kilkadziesięciu, a nawet kilkuset lat), zarówno pod wpływem czynników biotycznych, jak i abiotycznych. Stąd też sprawia ono największe trudności osiedlającym się na nim porostom i opanowywanie jego powierzchni przez kolejne gatunki trwa najdłużej. Potrzebny jest upływ długiego czasu, aby dokonało się skuteczne zasiedlenie przez większą liczbę gatunków.

Powierzchnia kory najmłodszych osik jest na całej wysokości pnia cienka i w niewielkim stopniu skorkowaciała. Sprzyja to osiedlaniu się porostów o plechach endofloedycznych, których strzępki stosunkowo łatwo przerastają cienką tkankę okrywającą. Zjawisko to obrazuje między innymi wczesne osiedlanie się *Caloplaca holocarpa* na młodych pędach osik oraz na bliznach liściowych. Porowata powierzchnia grubej i spękanej kory, np. w najniższych partiach starszych drzew, sprzyja osiedlaniu się porostów skorupiastych o plechach zewnętrznych oraz porostów listkowatych przytwierdzających się chwytnikami lub zmarszczkami dolnej strony plechy. Zmiany struktury powierzchni kory, do pewnego stopnia przyspieszane oddziaływaniem osiadłego na niej porostu, choć następują powoli, stają się korzystne do osiedlania się kolejnych gatunków.

Podłożem zasiedlanym przez porosty, a podlegającym szybkim i wyraźnym zmianom są słomiane strzechy. Zmiany następują przede wszystkim na skutek nietrwałości substratu, nierównomiernego przebiegu procesu butwienia różnych części słomy, nachylenia i silnego zróżnicowania powierzchni. Ponadto słomiana

strzecha łatwiej niż inne podłoże chłonie i magazynuje wodę opadową oraz zatrzymuje pyły i szczątki organiczne, w tym też fragmenty martwych plech itp. Na zmiany te, przynajmniej w początkowym okresie porosty nie mają większego wpływu.

W pierwszych fazach zasiedlania wszystkich rodzajów badanych powierzchni protegowane są gatunki światłolubne (Ryc. 2; Tab. 2). Zasiedlaniu sprzyja w dużym stopniu poikilohydryczność, cecha typowa między innymi dla porostów.

Plechy porostów tworzą początkowo rozproszone niewielkie skupienia. Postępujące zmiany warunków ekologicznych umożliwiają kolonizację podłoża przez następne taksony o swoistych wymaganiach ekologicznych, wzrasta ich różnorodność gatunkowa oraz ogólne pokrycie.

Zmiana składu gatunkowego porostów kolonizujących ścianki głazów narzutowych w stabilnych warunkach wilgotności i nasłonecznienia następuje głównie przez powolne osiedlanie się kolejnych gatunków, w większości także fotofilnych. Na podłożu biotycznym, ze względu na stosunkowo szybko zachodzące zmiany właściwości fizycznych bezpośredniego otoczenia (w tym podłoża), zmiany składu gatunkowego są wyraźniejsze i następują szybciej. W wypadku strzech zróżnicowanie przestrzenne wynika z bogactwa mikrosiedlisk przy jednakowym oddziaływaniu na całą powierzchnię podstawowych czynników zewnętrznych, głównie oświetlenia i wilgotności. Z kolei na korze osik, szczególnie w fazie ich kwitnienia, przy bardzo zbliżonym na całej badanej wysokości charakterze substratu – kory – (poza zdecydowanie najniższymi i szczytowymi partiami pni), w zależności od wysokości na pniu zmienne jest oświetlenie i ruch powietrza. Ma to istotny wpływ na wyraźne i wczesne przestrzenne różnicowanie się grup porostów światłolubnych i wilgociolubnych.

IV. RODZAJ SUBSTRATU A BUDOWA PLECHY OSIEDLAJĄCYCH SIĘ NA NIM POROSTÓW

Typ budowy plechy porostu ma istotne znaczenie w zasiedlaniu substratów pionowych lub silnie nachylonych i o różnej strukturze powierzchni. Wynika to ze specyficznego przystosowania propagul zarówno do transportu jak i do osiedlania się na właściwym substracie.

Porosty inicjujące zasiedlanie w warunkach pionierskich charakteryzują się plechą proszkowatą, ziarenkowatą lub areolkowatą, łatwo rozpadającą się na soredia, gruzełki lub areolki (Ryc. 2, 3; por. też LIPNICKI 1988a – Ryc. 2, 8; LIPNICKI 1988b – Ryc. 5, 6; LIPNICKI 1988c – Ryc. 3, 7, 10). Pionierskie gatunki o plechach listkowatych również rozprzestrzeniają się przede wszystkim przez łatwe w transporcie bardzo drobne propagule, głównie soredia i zarodniki.

Podłoże abiotyczne. Kolonizację głazów inicjują porosty o anidiomorficznych plechach proszkowatych w postaci masy sorediów – *Lepraria neglecta*. Pojedyncze

soredia lub ich skupienia łatwo i licznie zatrzymują się na najdrobniejszych nierównościach ściany głazu. Część z nich zostaje zmyta wodą opadową, inne zatrzymują się w szczelinach i rysach na powierzchni głazu, wzdłuż których opanowują sąsiednie fragmenty substratu (por. LIPNICKI 1998a – Ryc. 6). Drobne nierówności podłoża stanowią mikroskopijne 'półki', od których rozpoczyna się osiedlanie porostów. Szczeliny i rysy skalne są zasiedlane również przez porosty o plechach w postaci drobnych areolek – *Acarospora fuscata*, choć następuje to później niż osiedlanie się porostów proszkowatych (por. LIPNICKI 1988a – Ryc. 5, 7 i 8). Początkowo na skale zwietrzałej tylko w nieznacznym stopniu rozrastają się one również liniowo, wzdłuż rys i szczelin. Plechę ziarenkowato-areolkowatą tworzy *Lecidea fuscoatra*.

Inne gatunki, lokalnie wzbogacające florę porostów, posiadają plechy proszkowate – *Lepraria incana* i *Lecanactis latebrarum*, brodawkowato-areolkowate – *Diploschistes scruposus* lub wyraźnie spękane na areolki – *Aspicilia laevata*. Porosty naskalne z kolejnej grupy pod względem czasu osiedlania się, *Rhizocarpon* sp. div. i *Porpidia* sp. div., wytwarzają plechy areolkowate albo mniej lub bardziej jednorodnie skorupiaste. Początkowo mają one postać pojedynczych i bardzo drobnych rozetek (o średnicy kilku milimetrów) i rozwijają się na powierzchniach chropowatych i bardziej zwietrzałych. W miejscach takich łatwiej zatrzymują się resztki proszkowatych plech wcześniej osiadłych porostów oraz pyły nanoszone przez wiatr.

Postępujący – w nieznacznym stopniu również w wyniku oddziaływania porostu – proces wietrzenia powierzchni skalnej umożliwia rozwój porostów o plechach endolitycznych. Jednak ich osiedlanie się na skałach krzemianowych jest zdecydowanie wolniejsze niż na skałach wapiennych (por. NOWAK, TOBOLEWSKI 1975).

Osiedlanie się porostu, rozrost jego plechy i rozprzestrzenianie się na inne części substratu oraz oddziaływanie na powierzchnię skalną mogą być ograniczone lub utrudnione przez obecność innych porostów. Dotyczy to zarówno porostów o plechach skorupiastych jak i listkowatych, choć ze względu na niewielkie powierzchnie zajmowane przez porosty pionierskie, zjawisko to ma ograniczone znaczenie. Jednak w niektórych przypadkach wcześniejsza obecność porostu skorupiastego może nawet ułatwiać osiedlanie się porostów listkowatych. Porosty listkowate, wkraczające po upływie około trzydziestu lat od odsłonięcia powierzchni głazu, przytwierdzające się do podłoża chwytnikami, rozpoczynają osiedlanie głównie od górnych, w miarę płaskich ścian głazów. Ich młode plechy niekiedy rozwijają się na powierzchni porostów skorupiastych, np. *Xanthoparmelia conspersa* na powierzchni plechy *Lecidea fuscoatra* i niektórych innych porostów (obserwacje własne).

Typowo epilityczne porosty krzaczkowate, np. *Stereocaulon evolutum*, oraz listkowato-krzaczkowate, np. *Umbilicaria polyphylla*, są obecne na głazach w rezerwacie, ale wyłącznie na silniej zwietrzałych powierzchniach głazów, eksponowanych prawdopodobnie od wielu stuleci.

Lokalnie kontynuację zasiedlania czasami utrudnia efekt „wycieraczki samochodowej" (za FALIŃSKIM 1998). Świeżo naniesione propagule lub już rozwijające się

plechy, szczególnie proszkowate, mogą być usuwane przez wysokie źdźbła traw lub gałązki kilkuletnich brzóz poruszane silnym wiatrem.

Podłoże biotyczne. Na cienkiej, tylko nieznacznie skorkowaciałej tkance pokrywającej najwyższe fragmenty pni i gałązie młodych osik znajdują korzystne warunki do osiedlania się światłolubne porosty wytwarzające zarodniki (por. Ryc. 1). Kiełkujące z askospor strzępki łatwo przerastają tkankę okrywającą drzewa i inicjują przytwierdzanie się porostu do podłoża. Porostami o takich cechach są między innymi *Lecanora umbrina, L. hageni, L. carpinea* i *Caloplaca holocarpa.* Wykształcają one plechę skorupiastą, gładką lub ziarenkowatą, bardzo cienką, zewnętrzną lub wewnętrzną. Tworzenie licznych owocników jest także stałą cechą porostów listkowatych, np. *Physcia stellaris* oraz *Xanthoria polycarpa* (por. LIPNICKI 1998b – Ryc. 4, 10). Wymienione epifityczne porosty skorupiaste i listkowate najwcześniej pojawiają się na osikach w zaroślach jałowcowo-osikowych.

Porowata i spękana kora początkowo okrywa tylko najniższe, zacienione partie pni. Rozmnóżki wegetatywne oraz zarodniki porostów mogą łatwo zatrzymywać się w spękaniach kory i rozwijać plechę w korzystnych dla siebie warunkach wilgotnościowych. Te cechy i uwarunkowania są czynnikiem wiążącym (*coupling factors* wg GATESA 1968 – cyt. za: COLLIER, COX, JOHNSON, MILLER 1978), w znacznym stopniu warunkującym osiedlanie się leśnych gatunków higro- i mezofilnych (por. LIPNICKI 1998b – Ryc. 3, 4, 10, 12).

Zestaw porostów osiedlających się na słomianych strzechach jest bogatszy pod względem różnorodności gatunkowej od stadium inicjalnego na głazach i korze osik (por. LIPNICKI 1998a – Ryc. 2, 5 oraz Tab. 1–6; LIPNICKI 1998b – Ryc. 4; LIPNICKI 1998c – Ryc. 6, 7, 8 oraz Tab. 1–7). Wynika to z nagromadzenia na niewielkich powierzchniach mikrosiedlisk odpowiednich dla różnych grup porostów. Czynnikami sprzyjającymi są:

– początkowo gładka powierzchnia źdźbeł słomy, nawiązująca do powierzchni młodych pędów drzew;

– struktura powierzchni słomy (chropowatości, nierówności, zagłębienia, szczeliny itp.) nawiązująca – w dalekiej analogii – do porowatej powierzchni głazu i silnie popękanej kory;

– nachylenie strzechy pod kątem 45°, wyjątkowo pod innym, oraz szybkie tempo wzbogacenia powierzchni strzechy w związki humusowe, upodobniające warunki do panujących na powierzchni gleby;

– stabilne warunki świetlne, ruch powietrza itp.

– wzrastający stopień wilgotności podłoża i jego zdolności do zatrzymywania wody w miarę postępującego procesu rozkładu słomy.

Te uwarunkowania sprzyjają bardzo wczesnej obecności na strzechach *Placynthiella icmalea* i *Trapeliopsis granulosa* – porostów o ziarenkowatych plechach i wytwarzających zarodniki oraz *Cladonia* sp. div. z wcześnie rozwijającymi się trwałymi łuskami plechy pierwotnej i masowo produkujących soredia. Umożliwiają one również uczestniczenie w zasiedlaniu strzechy porostów o plechach listkowatych i krzaczkowatych. Skład gatunkowy, w zależności od postępujących zmian w podłożu, wzbogaca się stosunkowo szybko (por. LIPNICKI 1998c – Ryc. 3, 10, 11).

V. CECHY POROSTÓW PIONIERSKICH

Boczne ściany głazów narzutowych, pnie osik oraz słomiane strzechy, jako pionierskie, ale różniące się między sobą podłoża stawiają zdecydowanie różne wymagania osiedlającym się na nich porostom. Takie cechy jak: struktura powierzchni podłoża, jego twardość, podatność na zmiany pod wpływem czynników zewnętrznych, zawartość wody itp., preferują wśród zasiedlających je porostów gatunki o skrajnych możliwościach przystosowawczych. W konsekwencji skład gatunkowy kształtującej się flory porostów jest odmienny na każdym z podłoży. Jednak mimo to, porosty pionierskie posiadają zespół wspólnych cech. Umożliwiają one tej grupie organizmów realizację charakterystycznych strategii życiowych. Na podstawie właściwości biologicznych i ekologicznych gatunków pionierskich podanych przez FALIŃSKIEGO (1997), wyodrębniono szczególne właściwości porostów pionierskich:

– osiedlanie się oraz wypełnianie swoich funkcji życiowych w najbardziej skrajnych warunkach;

– wyprzedzanie innych gatunków w kolonizowaniu nowych powierzchni;

– decydowanie o przebiegu inicjalnych faz sukcesji pierwotnej lub wtórnej.

Spełnienie tych zadań jest możliwe dzięki wykształceniu się u porostów pionierskich swoistych właściwości biologicznych i ekologicznych, występujących w dużym natężeniu zarówno u poszczególnych gatunków, jak i w niektórych grupach porostów korzystających z tych samych siedlisk.

Wzorując się na sposobach wyróżniania cech pionierskiego drzewa podanych przez IVERSENA (1973 cyt. i uzupełnienie za FALIŃSKIM 1997, 1998; por. także FALIŃSKA 1996) określono właściwości porostów pionierskich (Tab 1; Ryc. 2). Niezależnie od rodzaju zasiedlanego substratu (abiotycznego i biotycznego) porosty pionierskie charakteryzują się zestawem właściwości wspólnych dla wszystkich podłoży oraz swoistych dla każdego z nich (ściana głazu, kora osiki, strzecha). Posiadanie właściwości pionierskich (por. Tab. 2, Ryc. 1) umożliwia skuteczne kolonizowanie różnorodnych, nowo udostępnionych, pionierskich podłoży, zarówno naturalnych, jak i stworzonych lub przetworzonych przez człowieka.

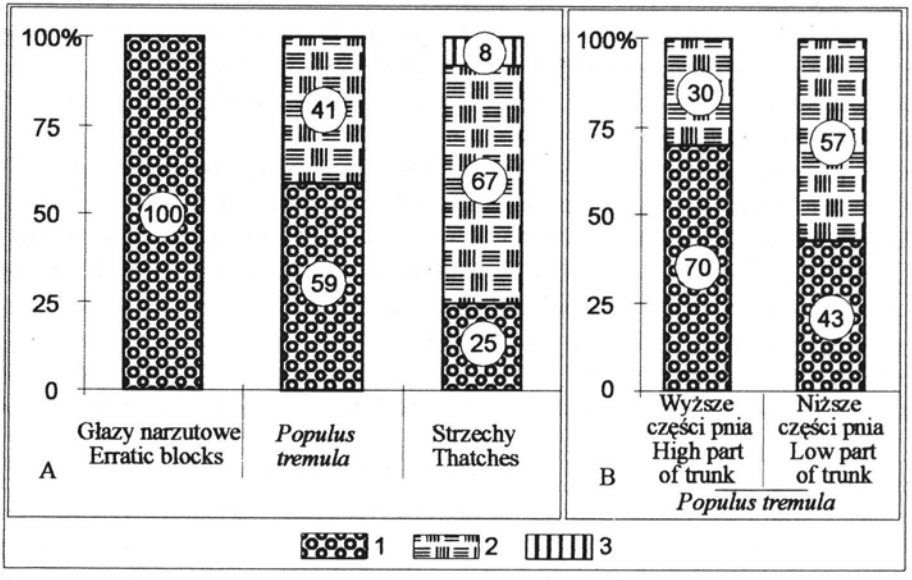
Na wszystkich badanych podłożach w warunkach pionierskich osiedlają się porosty, których propagule są masowo nanoszone (głównie przez wiatr) przeważnie z niewielkich odległości. Są to gatunki kwaso- i światłolubne. W wypadku epifitów acydofilność najwyraźniej przejawiają leśne porosty higro- i mezofilne; częstszą cechą porostów miejsc otwartych jest neutrofilność lub bazyfilność.

Eurytopowość jest właściwością stałą i występującą w dużym natężeniu u porostów pionierskich na obu badanych podłożach biotycznych; u porostów kolonizujących powierzchnie głazów właściwość ta występuje w średnim natężeniu, jedynie *Lepraria incana* jest porostem wyraźnie eurytopowym.

Ubikwistyczność jest stałą właściwością porostów kolonizujących słomiane strzechy; w odniesieniu do osik dotyczy przede wszystkim pionierskich porostów leśnych rozpoczynających kolonizację powierzchni pni bezpośrednio nad ziemią w warunkach większego zacienienia.

Nitrofilność jest cechą większości pionierskich porostów zasiedlających wszystkie badane podłoża. Jednak skala natężenia tej właściwości u poszczególnych gatunków w obrębie grup siedliskowych jest bardzo szeroka, od anitrofilności do silnej nitrofilności.

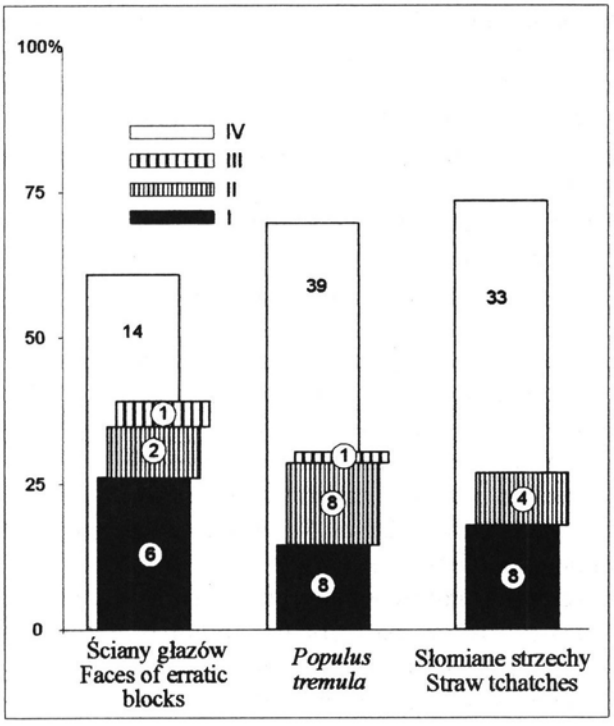
Istnieje związek między strukturą powierzchni podłoża (w tym też jego twardością) a typem budowy plechy kolonizujących je porostów pionierskich (por. Ryc. 3). Powierzchnie w miarę gładkie i twarde są zasiedlane przez porosty o plechach skorupiastych (proszkowate, gruzełkowate itp.). Z kolei substrat składający się z elementów rozdrobnionych, niezbyt twardy lub miękki, łatwo rozkładający się, porowaty itp., zasiedlany przez porosty o plechach skorupiastych, listkowatych (wliczając w to grupę *Cladonia* sp. div. z trwałymi łuskami plechy pierwotnej) i nawet krzaczkowatych.



Ryc. 3. Procentowy udział porostów o różnych typach budowy plechy wśród porostów pionierskich A – na wszystkich badanych substratach; B – wyłącznie na korze osik; 1 – porosty skorupiaste; 2 – porosty listkowate; 3 – porosty krzaczkowate

Fig. 3. The percentage of species having various types of thallus structure, among pioneering lichens A – on the all substrates investigated; B – only on the *Populus tremula* bark; 1 – crustose lichens; 2 – foliose lichens; 3 – fruticose lichens

Pod względem budowy plechy najbardziej zróżnicowane są pionierskie porosty osiedlające się na podłożach biotycznych (por. rozdz. IV). Przy czym: kolonizowaniu młodej tkanki okrywającej osik sprzyja zdolność do tworzenia przez porosty plechy wewnętrznej, np. *Caloplaca holocarpa* i inne, lub plechy listkowatej, ale z licznymi chwytnikami, łatwo penetrującymi podłoże, np. *Physcia stellaris*. W pionierskim zasiedlaniu strzech znaczącą rolę odgrywają porosty o plechach łuseczkowatych (łuski plechy pierwotnej *Cladonia* sp. div.) oraz skorupiastych. Jedynie pionierskie porosty epilityczne tworzą plechy w miarę jednorodne, najczęściej proszkowate lub ziarenkowate.



Ryc. 4. Liczby gatunków porostów kolonizujących pionierskie powierzchnie
I, II, III – porosty o I., II. i III. stopniu pionierskości; IV – pozostałe porosty uczestniczące w pierwszych fazach zasiedlania

Fig. 4. The number of lichen species which colonize the pioneering surfaces
I, II, III – lichens which have I, II and III pioneering degree; IV – the remaining lichens which participate in the first phases of population

Podłoże skalne jest najtrudniejsze do zasiedlenia i w jego opanowywaniu w warunkach pionierskich uczestniczy najmniejsza liczba gatunków. Jednak aż 39 proc. spośród nich posiada zestaw właściwości wyróżniających gatunki pionierskie (Ryc. 4). Właściwości kory osik jako podłoża dla osiedlających się na niej porostów pionierskich zmieniają się i różnicują zdecydowanie szybciej, niż powierzchnie głazów. Zmianom ulega nie tylko struktura powierzchni, ale także rola czynników zewnętrznych, głównie światła. Kora jest substratem stosunkowo szybko kolonizowanym przez porosty; 31 proc. spośród nich posiada zestaw właściwości charakterystycznych gatunkom pionierskim. Sąsiadujące ze sobą, nawet bardzo niewielkie fragmenty strzech mogą stwarzać różnorodne warunki dla osiedlających się na nich porostów. Stąd też, na tle całkowitej liczby gatunków uczestniczących w pionierskim zasiedlaniu najmniej (27 proc.) jest gatunków pionierskich.

Właściwości pionierskie, zarówno wspólne dla porostów zasiedlających różne podłoża, jak i swoiste dla poszczególnych substratów, występują w różnym natężeniu. Obliczając średnie natężenie właściwości pionierskich (P) wyznaczono stopnie

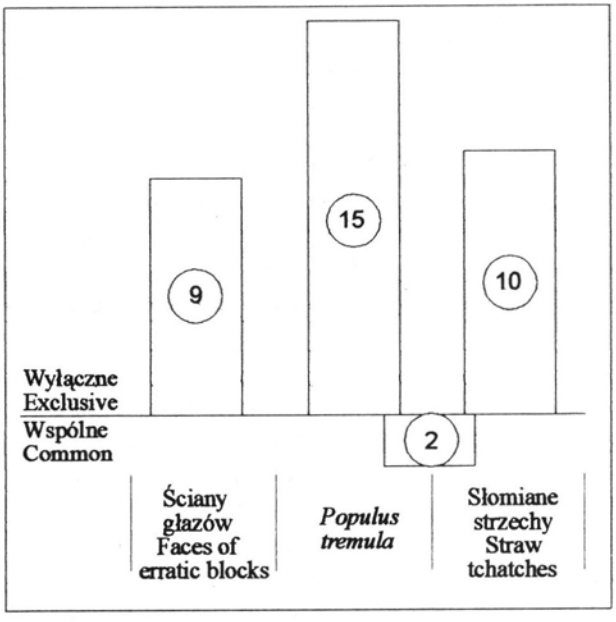
pionierskości (°P) poszczególnych taksonów w odniesieniu do określonego substratu (Tab. 1). Obok natężenia, w określaniu stopnia pionierskości brano także pod uwagę liczbę występujących cech; podobnie jak w określaniu stopnia pionierskości gatunków drzew przez FALIŃSKIEGO (1997 i cyt. tam literatura).

Na rycinie 4 na tle skali procentowej przedstawiono liczby gatunków porostów w poszczególnych stopniach pionierskości. Spośród dziewięciu gatunków pionierskich zasiedlających ściany głazów, tylko jeden – *Aspicilia laevata* – posiada III stopień pionierskości, na co wpływa przede wszystkim niezbyt liczna obecność, niska fotofilność i nitrofilność. Pozostałe gatunki występują w I (6) i II (2) stopniu pionierskości.

Na korze osiki osiedla się 17 gatunków pionierskich, spośród których po osiem posiada I i II stopień pionierskości, a *Melanelia fuligonosa* – III stopień. U porostu tego, poza eurytopowością, pozostałe właściwości wyróżniające epifityczne gatunki pionierskie występują w średnim lub słabym natężeniu.

Wszystkie pionierskie porosty zasiedlające słomiane strzechy posiadają I (8 gatunków) i II (4) stopień pionierskości. Są to porosty eurytopowe oraz permanentnie lub okazjonalnie ubikwistyczne.

Pod względem zestawu i natężenia charakterystycznych właściwości (por. Ryc. 2) podobieństwa między porostami pionierskimi podłoży biotycznych są większe, niż między każdą z tych grup z osobna a pionierskimi porostami podłoża abiotycznego. Wśród porostów pionierskich nie ma gatunków wspólnych dla wszystkich trzech rodzajów podłoży ani wspólnych dla podłoża abiotycznego i któregokolwiek z podłoży biotycznych.



Ryc. 5. Liczby gatunków porostów pionierskich: wyłącznych i wspólnych
Fig. 5. The numbers of pioneer lichen species: exclusive and common

Wspólnymi gatunkami pionierskimi strzech i kory osik są *Hypogymnia physodes* i *Parmelia sulcata* (Ryc. 5). *Hypogymnia physodes* posiada I. stopień pionierskości na strzechach i II. stopień – na korze osiki (głównie ze względu na inny niż preferowany dla tego podłoża typ budowy plechy). *Parmelia sulcata* na obu biotycznych podłożach występuje w II stopniu pionierskości.

VI. WYKAZY I CHARAKTERYSTYKA GATUNKÓW POROSTÓW

VI.1. Porosty pionierskie i ich cechy

Cechy ekologiczne określano głównie na podstawie charakterystyki dokonanej przez KLEMENTA (1955), BARKMANA (1958) i WIRTHA (1987, 1995), ze zmianami na podstawie badań własnych. Po nazwie gatunkowej, w nawiasie podawano stopień pionierskości (I, II itd.).

VI.1.1. Porosty zasiedlające podłoże abiotyczne: **głazy**

Acarospora fuscata (Schrad.) Th. Fr. (I) – eurytopowy, acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, anitrofilny → nitrofilny;

Lepraria neglecta (Nyl.) Lettau (I) – acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Lecidea fuscoatra (L.) Ach. (II) – acydofilny, fotofilny, kserofilny, umiarkowanie nitrofilny;

Lepraria incana (L.) Ach. (I) – ubikwistyczny – epifityczny, eurytopowy, umiarkowanie → skrajnie acydofilny, fotoobojętny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Porpidia tuberculosa (Sm. in Sm. & Sowerby) Hertel & Knoph in Hertel (I) – subneutrofilny → acydofilny;

Rhizocarpon geographicum (L.) DC. (I) – umiarkowanie → silnie acydofilny, ombrofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Porpidia soredizodes (Lamy ex Nyl.) J. R. Laundon (II) – umiarkowanie acydofilny → subneutrofilny, skiofilny → umiarkowanie fotofilny, higrofilny;

Rhizocarpon obscuratum (Ach.) A. Massal. (II) – subneutrofilny → acydofilny, umiarkowanie fotofilny;

Aspicilia laevata (Ach.) Arnold (III) – acydofilny, skiofilny → umiarkowanie fotofilny; rzadki.

VI.1.2. Porosty zasiedlające żywe podłoże biotyczne: **kora osiki**

miejsc otwartych:

Lecanora umbrina (Ach.) A. Massal. (I) – eurytopowy, subneutrofilny → bazyfilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, kserofilny → mezofilny, umiarkowanie → silnie nitrofilny;

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda (I) – eurytopowy, umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, anitrofilny → silnie nitrofilny;

Lecanora hageni (Ach.) Ach. (I) – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, subneurofilny → bazyfilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, skrajnie kserofilny → mezofilny, umiarkowanie → silnie nitrofilny;

Physcia stellaris (L.) Nyl. (I) – umiarkowanie → silnie fotofilny, umiarkowanie acydofilny → subneutrofilny;

Lecanora saligna (Schrad.) Zahlbr. (I) – umiarkowanie acydofilny, fotofilny, kserofilny → mezofilny;

Lecanora conizaeoides Nyl. ex Cromb. (I) – eurytopowy, skrajnie kserofilny → umiarkowanie higrofilny, umiarkowanie ombrofilny → anombrofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Caloplaca holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade (II) – bazyfilny → subneutrofilny, umiarkowanie ombrofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Lecanora carpinea (L.) Vain. (II) – eurytopowy, fotoobojętny, umiarkowanie kserofilny → higrofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Xanthoria polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber (II) – subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny, fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Xanthoria parietna (L.) Th. Fr. (II) – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, subneutrofilny → umiarkowanie bazyfilny, fotofilny, anitrofilny → nitrofilny.

leśne:

Lecanora varia (Hoffm.) Ach. (I) – umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny, kserofilny → mezofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Lecanora symmicta (Ach.) Ach. (I) – eurytopowy, subneutrofilny → silnie acydofilny, słabo higrofilny → umiarkowanie kserofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Physcia tenella (Scop.) DC. in Lam. & DC. (I) – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, umiarkowanie → silnie fotofilny;

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. (II) – ubikwistyczny – epifityczny, eurytopowy, umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie fotofilny, mezofilny → higrofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;

Parmelia sulcata Taylor (II) – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, słabo → umiarkowanie fotofilny, subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny;
Lecanora chlarotera Nyl. (II) – subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny, słabo → umiarkowanie fotofilny;
Melanelia fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. in Egan (III) – eurytopowy, umiarkowanie fotofilny, słabo → umiarkowanie acydofilny.

VI.1.3. Porosty zasiedlające martwe podłoże biotyczne: **słomiane strzechy**

Cladonia macilenta Hoffm. (I) – ubikwistyczny – epigeiczny, eurytopowy, skrajnie → umiarkowanie acydofilny;
Cladonia fimbriata (L.) Fr. (I) – epigeiczny – ubikwistyczny, eurytopowy, subneutrofilny → acydofilny;
Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins & P. James (I) – epigeiczny – epiksyliczny, eurytopowy, umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie skiofilny → skrajnie fotofilny, słabo nitrofilny;
Placynthiella uliginosa (Schrad.) Coppins & P. James (I) – epigeiczny – epiksyliczny, umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, anitrofilny;
Trapeliopsis granulosa (Hoffm.) Lumbsch (I) – epigeiczny – epiksyliczny, umiarkowanie → silnie fotofilny, umiarkowanie higrofilny → kserofilny, anitrofilny;
Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng. (I) – epigeiczny – ubikwistyczny, eurytopowy;
Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf (I) – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny, umiarkowanie → skrajnie higrofilny, anitrofilny → nitrofilny;
Hypogymnia physodes (L.) Nyl. (I) – ubikwistyczny – epifityczny, silnie eurytopowy, umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie fotofilny, mezofilny → higrofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny;
Hypogymnia tubulosa (Schaer.) Hav. (II) – epifityczny – ubikwistyczny, umiarkowanie neutrofilny → umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny;
Parmelia sulcata Taylor (II) – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny, słabo → umiarkowanie fotofilny;
Cladonia pyxidata (L.) Hoffm. (II) – ubikwistyczny – epigeiczny, eurytopowy, bazyfilny → umiarkowanie acydofilny;
Cladonia pocillum (Ach.) Grognot (II) – epibriofityczny – epigeiczny, fotofilny → kserofilny.

VI.2. Ważniejsze trwałe gatunki porostów występujące po gatunkach pionierskich – porosty postpionierskie

VI.2.1. Porosty zasiedlające podłoże abiotyczne: **głazy**

Diploschistes scruposus (Schreb.) Norman – acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, anitrofilny → nitrofilny;
Hypogymnia physodes (L.) Nyl. – ubikwistyczny – epifityczny, eurytopowy; tylko na bocznych ścianach w miejscach zacienionych;
Imshaugia aleurites (Ach.) S. L. F. Meyer – epifityczny, umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie fotofilny (na głazach jako skiofilny), mezofilny → umiarkowanie kserofilny, anitrofilny; rzadki;
Lecanactis latebrarum (Ach.) Arnold – skiofilny → umiarkowanie fotofilny;
Lecanora polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. – acydofilny, fotoobojętny; nie występuje w pierwszych fazach zasiedlania;
Lecanora rupicola (L.) Zahlbr. – subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny, fotofilny, umiarkowanie skiofilny;
Melanelia sorediata (Ach.) Goward & Ahti – acydofilny, ombrofilny;
Neofuscelia loxodes (Nyl.) Essl. – acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; nie występuje w stadium inicjalnym;
Parmelia saxatilis (L.) Ach. – epifityczny – epilityczny, acydofilny, skiofilny → umiarkowanie fotofilny, umiarkowanie → silnie ombrofilny, anitrofilny → nitrofilny;
Porpidia crustulata (Ach.) Hertel & Knoph in Hertel – umiarkowanie acydofilny, skiofilny → fotofilny, umiarkowanie higrofilny;
Psilolechia lucida (Ach.) M. Choisy – umiarkowanie acydofilny, anitrofilny, skiofilny → umiarkowanie fotofilny, anombrofilny;
Rimularia furvella (Nyl. ex Mudd) Hertel & Rambold – acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; przeważnie na plechach innych porostów skorupiastych;
Trapelia obtegens (Th. Fr.) Hertel – słabo acydofilny, umiarkowanie skiofilny;
Xanthoparmelia conspersa (Ach.) Hale – subneutrofilny → acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, umiarkowanie nitrofilny; na górnych powierzchniach od początku stadium otymalnego.

VI.2.2. Porosty zasiedlające żywe podłoże biotyczne: **kora osiki**

Buellia griseovirens (Turner & Borrer ex Sm.) Almb. – subneutrofilny, umiarkowanie fotofilny, skiofilny, silnie higrofilny, anitrofilny; w najniższych (4 proc. drzew) i środkowych partiach pni (1 proc. drzew);
Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. – ubikwistyczny – epigeiczny, umiarkowanie → skrajnie acydofilny; u nasady pni (7 proc. drzew);
Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng. – epigeiczny – silnie ubikwistyczny, eurytopowy; u nasady pni (13 proc. drzew);

Cladonia fimbriata (L.) Fr. – epigeiczny – ubikwistyczny, eurytopowy, subneutrofilny → acydofilny; u nasady pni (20 proc. drzew);

Evernia prunastri (L.) Ach. – umiarkowanie → silnie acydofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny, umiarkowanie fotofilny → kserofilny; w najniższych (14 proc. drzew) i w środkowych partiach pni (2 proc. drzew);

Hypogymnia tubulosa (Schaer.) Hav. – epifityczny – ubikwistyczny, umiarkowanie neutrofilny → umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny; w najniższych partiach pni (16 proc. drzew) i w środkowych (8 proc. drzew);

Lecanora argentata (Ach.) Malme – umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie fotofilny, anitrofilny → słabo nitrofilny; w środkowych partiach pni (8 proc. drzew) i w najniższych (5 proc. drzew);

Lecanora pulicaris (Pers.) Ach. – umiarkowanie → silnie acydofilny, higrofilny → mezofilny, fotoobojętny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny; pospolity;

Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy – subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny, ombrofilny, higrofilny → mezofilny, umiarkowanie fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny; w środkowych (4 proc. drzew) i w najniższych (1 proc. drzew) partiach pni;

Lecidella euphorea (Flörke) Hertel in Hawskw., P. James & Coppins – subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, umiarkowanie kserofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny; rozpowszechniony w środkowych i najwyższych partiach pni, częsty w najniższych partiach;

Melanelia exasperatula (Nyl.) Essl. – subneutrofilny – umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; w środkowych (5 proc. drzew) i najniższych (4 proc. drzew) partiach pni;

Micarea prasina Fr. – umiarkowanie ombrofilny, umiarkowanie fotofilny → silnie skiofilny; w najniższych i środkowych partiach pni (po 5 proc. drzew) oraz w najwyższych (1 proc.);

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl. – umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → silnie higrofilny, umiarkowanie skiofilny → umiarkowanie fotofilny, anitrofilny; częsty w najniższych partiach pni (11 proc. drzew);

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier – umiarkowanie acydofilny – umiarkowanie bazyfilny, umiarkowanie → silnie nitrofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; w środkowych (6 proc. drzew) i najwyższych partiach pni (2 proc. drzew);

Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf – epifityczny – ubikwistyczny, eurytopowy, umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny, umiarkowanie → skrajnie higrofilny, anitrofilny → nitrofilny; w najniższych (12 proc. drzew) i środkowych (5 proc. drzew) partiach pni;

Rinodina pyrina (Ach.) Arnold – umiarkowanie acydofilny → subneutrofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; w najwyższych (8 proc. drzew) i w środkowych (4 proc. drzew) partiach pni;

Usnea hirta (L.) Wigg. em. Motyka – umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → silnie higrofilny, słabo → silnie fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny; w środkowych (4 proc. drzew) i najniższych (2 proc. drzew) partiach pni;

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai – umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → silnie higrofilny, umiarkowanie skiofilny → umiarkowanie fotofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny; w najniższych partiach pni (11 proc. drzew).

VI.2.3. Porosty zasiedlające martwe podłoże biotyczne: **słomiane strzechy**

Cetraria aculeata (Schreb.) Fr. – epigeiczny; silnie acydofilny → subneutrofilny, umiarkowanie kserofilny, fotofilny; częsty na najstarszych strzechach;

Cladina arbuscula (Wallr.) Hale & W. L. Culb. – epigeiczny; acydofilny → subneutrofilny, słabo → silnie fotofilny; częsty na strzechach 30–39-letnich;

Cladina mitis (Sandst.) Hustich – epigeiczny; acydofilny → subneutrofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; umiarkowanie kserofilny; na strzechach ponad 10-letnich;

Cladonia cervicornis (Ach.) Flot. ssp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti – epigeiczny; umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; rzadki na strzechach ponad 30-letnich;

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. – ubikwistyczny–epigeiczny; umiar-kowanie → skrajnie acydofilny; na strzechach ponad 20-letnich;

Cladonia cornuta (L.) Hoffm. – epigeiczny–ubikwistyczny; umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie fotofilny; na strzechach ponad 10-letnich;

Cladonia floerkeana (Fr.) Flörke – epigeiczny; umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny, umiarkowanie kserofilny; rzadko;

Cladonia furcata (Huds.) Schrad. – epigeiczny; słabo → silnie fotofilny; na strzechach ponad 30-letnich;

Cladonia glauca Flörke – epigeiczny; subneutrofilny → umiarkowanie acydofilny; rzadko na strzechach ponad 10-letnich;

Cladonia gracilis (L.) Willd. – epigeiczny; skrajnie → umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; na strzechach ponad 20-letnich, najliczniej – na najstarszych;

Cladonia grayi G. Merr. ex Sandst. – epigeiczny–epiksyliczny; umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; na strzechach ponad 10-letnich;

Cladonia phyllophora Hoffm. – epigeiczny; umiarkowanie acydofilny, umiarkowanie fotofilny; na strzechach ponad 10-letnich;

Cladonia squamosa Hoffm. – epigeiczny–ubikwistyczny; umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie higrofilny, umiarkowanie fotofilny; na strzechach 10–39-letnich, najczęściej na 10–29-letnich;

Cladonia subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg. – epigeiczny; umiarkowanie → silnie acydofilny, umiarkowanie → silnie fotofilny; na strzechach 10-letnich i starszych;

Evernia prunastri (L.) Ach. – epifityczny; eurytopowy; umiarkowanie → silnie acydofilny, anitrofilny → umiarkowanie nitrofilny, umiarkowanie fotofilny → kserofilny; na strzechach ponad 30-letnich, najliczniej na najstarszych;

Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb. – epifityczny – ubikwistyczny; eurytopowy; umiarkowanie → skrajnie acydofilny, umiarkowanie → skrajnie fotofilny, umiarkowanie → skrajnie higrofilny, anitrofilny → nitrofilny; na strzechach ponad 10-letnich.

VII. ZESTAWIENIE WYNIKÓW I DYSKUSJA

1. Niezależnie od rodzaju podłoża w pionierskim zasiedlaniu przez porosty największe znaczenie ma anemochoria oraz ornitochoria; zwracali na to uwagę między innymi BARKMAN (1958), KORNAŚ (1972), GOLUBKOVA (1977), ALSTRUP V. i ALSTRUP K. (1989), FAŁTYNOWICZ (1991) i inni. Zjawisko to odpowiada opisywanemu przez SALISBURY'EGO (1942 cyt. za: COLLIER i in. 1978) opanowywaniu otwartego środowiska przez większą liczbę gatunków roślin lekkonasiennych. Według MARGALEFA (1968 – cyt. za: COLLIER i in. 1978) typowym dla pionierskich gatunków jest pochodzenie propagul z bezpośredniego otoczenia, szczególnie jeśli są one produkowane masowo. Porosty potwierdzają tę prawidłowość. Na przykład: na świeżo odsłoniętą powierzchnię głazu w Rezerwacie Kręgi Kamienne propagule są nanoszone z innej, wcześniej odsłoniętej i zasiedlonej przez porosty ściany tego samego głazu albo z głazu znajdującego się w tym samym lub w sąsiednim kręgu; na korę osik w Rezerwacie Jelonka – z kory starszych drzew rosnących na terenie rezerwatu lub na jego obrzeżach; na słomiane strzechy – propagule porostów z naziemnych z muraw i że zbiorowisk borowych otaczających budynek, a porostów nadrzewnych – z kory drzew przydrożnych i leśnych. Zasiedlanie tych substratów odpowiada zajmowaniu nowych, nagich terenów, na których według PAWŁOWSKIEGO i ZARZYCKIEGO 1972) w pierwszej kolejności usadawiają się rośliny rosnące w najbliższym sąsiedztwie.

2. Porosty mogą zasiedlać świeżo udostępnione powierzchnie również w wyniku rozrastania się i fragmentacji plech osiadłych w bezpośrednim sąsiedztwie, nawet na innych podłożach. Na przykład, na murszejących pniakach sosnowych jako jeden z pierwszych pojawia się *Cladonia digitata* (LIPNICKI mat. nie publ.; por. też FAŁTYNOWICZ 1991) porost pospolicie występujący u nasady pni drzew na humusie wzbogaconym resztkami opadłej kory. Często w wyniku rozrastania się plech pierwotnych opanowuje nowe podłoże od miejsca bezpośredniego kontaktu z glebą, na której licznie występuje. Niektóre porosty o podobnych właściwościach (*Cladonia* sp. div.) zasiedlają tą drogą przyziemne fragmenty pni osik oraz głazów.

3. Zasiedlanie 'łat' świeżej słomy na starej i obficie pokrytej porostami strzesze przypomina w pewnym stopniu zjawisko regeneracji (por. FALIŃSKI 1986; FALIŃSKA 1996). Pojawienie się na nich porostów ma częściowo charakter rekolonizacji. Jednak w odróżnieniu od roślin naczyniowych, np. jałowców (FALIŃSKI 1997), nie następuje przyspieszenie dojrzewania populacji, przyjmując za miarę tego procesu większe pokrycie i wyższy współczynnik frekwencji. Przyczyna tych różnic

leży w usuwaniu starych fragmentów strzech wraz z całym, korzystnie do tego momentu zmodyfikowanym podłożem, zmineralizowaną słomą.

4. W zasiedlaniu pionierskich podłoży dużą rolę obok fotofilności i innych cech odgrywa poikilohydryczność porostów (PODBIELKOWSKI, PODBIELKOWSKA 1992). Zmienne uwodnienie plech porostów typowo lądowych nie jest równoznaczne z posiadaniem przez nie przystosowań do hydrochorii. Woda może co najwyżej zmywać i przenosić na niewielkie odległości propagule z wyższych części głazu, strzechy lub pnia drzewa – ombrochoria w połączeniu z barochorią.

5. Poglądu o pionierskich właściwościach porostów jako całej grupy nie zmienia fakt pojawienia się pierwszych spośród nich na nowo powstałej wyspie Surtsey koło Islandii dopiero w kilka lat po rozpoczęciu kolonizacji przez rośliny naczyniowe i mchy, których diaspory docierały głównie drogą wodną (*Surtsey Research Progress Report 1965-1982* i in. – cyt. za: KORNAŚ, MEDWECKA-KORNAŚ 1986). Potwierdza to jedynie przewagę anemochorii i jej wysoką skuteczność w rozprzestrzenianiu się porostów, ale na tereny niezbyt oddalone od siebie i nie oddzielone barierami trudnymi do sforsowania, np. wodą.

6. W transporcie porostów z większych odległości, np. nanoszenie propagul (głównie fragmentów plech) na strzechy, w tym też gatunków bardzo rzadko występujących w bezpośrednim sąsiedztwie budynków krytych strzechami, np. *Cladonia pocillum*, istotne znaczenie może mieć ornitochoria. Rolę tego mechanizmu rozprzestrzeniania się niektórych porostów, np. bardzo rzadkiego na niżu, górskiego gatunku *Cetraria nivalis*, podkreślał FAŁTYNOWICZ (1992).

7. Dla wielu organizmów trudnymi do sforsowania barierami siedliskowymi są właściwości podłoża. Skutkiem tego jest między innymi mała różnorodność gatunkowa porostów w pierwszych fazach sukcesji. Uwidacznia się to szczególnie wyraźnie podczas kolonizowania przez porosty powierzchni głazów narzutowych, które skutecznie zostają zasiedlone bogatym zestawem taksonów dopiero po upływie kilkudziesięciu lat. Znajduje tu potwierdzenie hipoteza czasu ekologicznego tłumacząca – według PIANKI (1966, 1967 – cyt. za: COLLIER i in. 1978) – mechanizmy i czynniki decydujące o różnorodności gatunków w biocenozie. Z kolei pojawianie się (we wczesnym i w mniejszym stopniu – w późniejszym okresie kolonizacji) dość licznej i zróżnicowanej pod względem wymagań ekologicznych grupy porostów jest potwierdzeniem między innymi większego zróżnicowania warunków ekologicznych – hipoteza zróżnicowania przestrzennego. Przykładem tego są strzechy z rozpoczętym procesem butwienia słomy oraz kora osik w fazie kwitnienia drzew.

8. Rodzaj propagul, sposób i możliwości ich osiedlenia się na substracie, a następnie rozwoju plechy, ma istotnie znaczenie w opanowywaniu siedlisk specyficznych. Przykładem jest osiedlanie się na młodej korze osik porostów skorupiastych rozprzestrzeniających się przez askospory wraz z namnożonymi glonami. Według BYSTRKA (1997) jest to powszechne zjawisko u porostów stale tworzących owocniki. Kiełkujące strzępki łatwo przerastają tkankę okrywającą i rozwijają plechę endofloetyczną (por. też GOLUBKOVA 1977). Podobny mechanizm biologiczny umożliwia osiedlanie się na podłożu zarodników lub innych propagul

porostów listkowatych, kiełkujących w strzępki pełniące później funkcje chwytników. Zjawisko takie jest typowe między innymi dla plech *Physcia stellaris*, kolonizujących korę osik oraz dla niektórych gatunków z rodzaju *Umbilicaria*, zasiedlających skały krzemianowe (obserwacje własne z rejonów górskich i subarktycznych).

9. Porosty pionierskie i postpionierskie osiedlają się na podłożu jeszcze nie dostępnym dla roślin naczyniowych (czasami także i dla mchów), jeszcze niedostatecznie dla potrzeb tych roślin rozdrobnionym (powierzchnia głazów) lub zmineralizowanym (słomiana strzecha). Jest to możliwe dzięki posiadaniu przez porosty zestawu cech (właściwości) umożliwiających osiągnięcie sukcesu kolonizacyjnego.

10. Do rozpowszechnionych poglądów należy przypisywanie porostom znaczącej roli w takiej przemianie substratu, by stał się on dostępny dla innych organizmów, głównie dla roślin naczyniowych. Przemiany właściwości podłoża są jedną z przyczyn wymiany osiadłych na nim gatunków. FALIŃSKI (1997) wśród cech właściwych gatunkom pionierskim wymienia między innymi zdolność do przekształcania skrajnych warunków na warunki optymalne dla pojedynczych organizmów, populacji, a w końcu całych biocenoz. Według WIRTHA (1972) charakter oddziaływania porostów i tempo zmian przez nie wywoływanych zależą przede wszystkim od rodzaju substratu. W przeprowadzonej w rozdziale V charakterystyce porostów pionierskich świadomie nie przypisano tej właściwości przewodniej roli, choć sprzyja ona wzrostowi zmienności gatunkowej. Jest ona bowiem z jednej strony typową dla większości porostów, nie tylko pionierskich, z drugiej — ewentualne przekształcenia przez porosty warunków siedliskowych mogą być zauważalne nie wcześniej niż w późniejszych stadiach i fazach sukcesji. Przy tym nie ma możliwości jednoznacznego oddzielenia przemian podłoża wywołanych oddziaływaniem porostów od zmian wywołanych innymi przyczynami. Dotyczy to, dla przykładu, oddziaływania czynników atmosferycznych (erozja powierzchni skalnej), naturalnego 'starzenia się' kory drzew, rozkładu słomy wywołanego mikroorganizmami itp. Zarówno kora badanych osik, większość strzech, jak i powierzchnie głazów narzutowych, nawet pod koniec ostatnich faz ich zasiedlania, nie są całkowicie (na 100 proc. powierzchni) pokryte plechami porostów. Zatem nowo osiedlające się porosty nie wymagają zwolnienia powierzchni dotychczas zajętej przez inne ani też tych wcześniejszych nie rugują. Pod względem fizycznym fragmenty powierzchni głazów odsłoniętych od około trzydziestu lat i jeszcze nie zasiedlonych przez porosty pionierskie, nie różnią się od fragmentów powierzchni, na których już zdążyły rozwinąć się plechy. Zarówno na jednych, jak i na drugich osiedlają się pierwsze porosty listkowate wyznaczające początek optymalnego stadium zasiedlania, czyli ich pojawienie się nie jest bezpośrednio uzależnione od wcześniejszego 'przygotowania' podłoża przez porosty skorupiaste. Stąd też rola porostów w przekształcaniu podłoża podczas pionierskiego zasiedlania może być przeceniana. W okresie późniejszym, przy znacznym bądź nawet całkowitym pokryciu powierzchni substratu plechami, efekty relacji porost—substrat są wyraźniejsze. Jednym z czynników jest okresowy, np. podczas zimy, wzrost uwodnienia plech zewnętrznych i wewnętrznych.

11. Podczas zasiedlanie powierzchni dotychczas całkowicie wolnych od porostów, ogólna liczba gatunków uczestniczących w tym procesie, a wśród nich typowo pionierskich, zależy od rodzaju zasiedlanego substratu. Podłoże abiotyczne w pionierskich warunkach jest zasiedlane przez mniejszą liczbę gatunków, ale bardziej wyspecjalizowanych; stosunkowo najwięcej spośród nich posiada cały zestaw cech porostów pionierskich. Podłoże biotyczne kolonizowane jest przez większą liczbę gatunków porostów, ale mniej wśród nich jest gatunków ściśle pionierskich. Opisywane przez HUTCHINSONA (1959 – cyt. za: COLLIER i in. 1978) oraz MACARTHURA (1960) konsekwencje niestabilności układów tworzonych przez organizmy inicjujące sukcesję mają ograniczone odniesienie do porostów, szczególnie do związanych z substratem ulegającym powolnym zmianom, np. osiedlających się na głazach narzutowych. Cechą układów tworzonych w warunkach pionierskich jest ich wzbogacanie przez kolejne gatunki. Porosty pionierskie pozostają jako stałe i często jako gatunki charakterystyczne tworzących się w późniejszych fazach samodzielnych ugrupowań lub zespołów związanych. Ustępowanie gatunków pionierskich jest zjawiskiem rzadkim, o ile nie ulegną radykalnej zmianie warunki zewnętrzne, np. różnicowanie zacienienia pni osik. Porosty zasiedlające podłoża o cechach pionierskich mają od początku, podobnie jak rośliny rosnące na piargach, lotnych piaskach i innych siedliskach skrajnych pod względem ekologicznym, określony charakter ekologiczny (por. PAWŁOWSKI, ZARZYCKI 1972). Większość z nich stanowi wstępną fazę rozwojową określonych zespołów (por. LIPNICKI 1998a – Ryc. 9).

12. Często stosowane określenie porostów jako organizmów o 'szerokiej amplitudzie ekologicznej' nie zawsze w pełni oddaje ich preferencje ekologiczne i prowadzić może do mylnych uogólnień; zwracał na to uwagę między innymi FAŁTYNOWICZ (1991). Dotyczy to zwłaszcza porostów ubikwistycznych.

Dokonane przez FALIŃSKĄ (1996) zestawienie cech ekologicznych grup gatunków roślin znajduje zastosowanie również w charakterystyce porostów. Jednak w większej skali niż u roślin naczyniowych, wśród porostów wyodrębniają się siedliskowe grupy gatunków. Wynika to ze zdolności zasiedlania przez porosty substratów krańcowo różniących się między sobą pod względem fizycznym. Substraty w całej gamie zmienności: gleba, kora drzew, powierzchnie skalne, martwe drewno itd., choć sąsiadują bezpośrednio ze sobą są podłożem zdecydowanie dla innych gatunków porostów. Dlatego też w charakterystyce cech porostów rodzaj preferowanego substratu jest wyraźnie podkreślany i uwzględniany, niezależnie od określania amplitudy ekologicznej. Dotyczy to w szczególności porostów pionierskich zasiedlających heterogenne podłoże biotyczne, np. słomiane strzechy, drewno itp. Tylko nieliczne gatunki porostów można określić jako w pełni 'ubikwistyczne'. Zdecydowana większość taksonów, wobec których to miano jest stosowane, osiedla się na różnych substratach, ale wyraźnie preferuje jeden typ podłoża. Określeniem właściwym dla nich jest na przykład: epifityczny – – ubikwistyczny (w sensie: osiedlający się głównie na korze drzew, ale występujący także, choć rzadziej, na glebie, drewnie lub innym podłożu), epigeiczny – ubikwistyczny itp. Są wśród nich gatunki zarówno o wąskim, jak i o szerokim zakresie

tolerancji innych czynników ekologicznych. Na przykład: porost ubikwistyczny może być silnie higrofilny albo: porost występujący wyłącznie na glebie – eurytopowy. Zależności te uwzględniono w charakterystyce gatunków pionierskich i postpionierskich (Rozdz. VII).

VIII. PODSUMOWANIE

- Praca została oparta na danych opublikowanych (LIPNICKI 1998a, b, c), zawierających wyniki badań procesów zasiedlania przez porosty świeżo udostępnionych, pionowych lub mocno nachylonych podłoży abiotycznych i biotycznych: głazów narzutowych, kory osiki i słomianych strzech.
- Mimo istnienia dużych różnic w charakterze podłoża, wymagających od porostów bardzo zróżnicowanych przystosowań, zarówno same porosty pionierskie, jak i procesy w których uczestniczą posiadają wiele cech wspólnych. Cechy te umożliwiają formułowanie uogólnień i wyjaśnianie przebiegu pierwszych faz zasiedlania podłoży pionierskich, pierwszych faz sukcesji.
- Największe znaczenie w rozprzestrzenianiu się porostów i zasiedlaniu przez nie pionierskich podłoży ma anemochoria oraz ornitochoria.
- Propagule porostów kolonizujących podłoża pionierskie pochodzą z najbliższego otoczenia.
- Kolejność osiedlania się poszczególnych gatunków pionierskich i powiększanie zajętych przez nie powierzchni jest zależne od tempa zmian cech substratu oraz warunków zewnętrznych; wynika także z indywidualnych cech gatunkowych.
- Konkurencja międzygatunkowa jako czynnik regulujący ilościowość porostów może nabierać znaczenia dopiero na etapie tworzenia się zespołów epilitycznych, głównie z udziałem wielkoplechowych porostów listkowatych.
- Najwolniej przemianom ulega skład gatunkowy porostów epilitycznych; tempo zmian właściwości powierzchni głazów jest najwolniejsze, a warunki – ekologiczne ustabilizowane.
- Zmiany składu gatunkowego porostów na korze osik powodowane są przede wszystkim wzrostem zacienienia pni i wilgotności powietrza. Zjawiska te wynikają z rozrastania się i zagęszczenia koron drzew.
- Powierzchnia strzechy stanowi mozaikę fragmentów słomy znajdujących się w tym samym czasie w różnych fazach mineralizacji; jest to zjawisko korzystne dla równoczesnego osiedlania się porostów o zróżnicowanych wymaganiach ekologicznych.
- Porosty pionierskie, niezależnie od rodzaju kolonizowanego podłoża, posiadają cechy umożliwiające realizację ich szczególnych strategii życiowych, tzn.
  - osiedlania się oraz wypełniania swoich funkcji życiowych w warunkach najbardziej skrajnych;
  - wyprzedzania innych gatunków w kolonizowaniu nowych powierzchni;
  - decydowania o przebiegu inicjalnych faz sukcesji pierwotnej lub wtórnej.

- Realizację wymienionych strategii życiowych umożliwia posiadanie przez porosty pionierskie wspólnych właściwości (Ryc. 2; Tab. 2). Są to:
  - obfita produkcja propagul, głównie sorediów i zarodników (Ryc. 1);
  - przenoszenie propagul przez wiatr (anemochoria);
  - światłolubność (fotofilność);
  - kwasolubność (acydofilność); na korze osik w miejscach otwartych – neutrofilność lub bazyfilność;
  - azotolubność (nitrofilność).
- Dodatkową właściwością porostów pionierskich jest:
  - zasiedlających ściany głazów narzutowych: wykształcanie plechy proszkowatej lub ziarenkowato-gruzełkowatej;
  - na podłożach biotycznych: eurytopowość;
  - na korze osik: wytwarzanie plechy wewnętrznej;
  - na strzechach: ubikwistyczność.
- Istnieje zależność między strukturą powierzchni podłoża a typem plech wytwarzanych przez pionierskie gatunki porostów (Ryc. 3):
  - powierzchnie twarde i w miarę gładkie (ściany głazów) kolonizują porosty o plechach skorupiastych;
  - gładkie powierzchnie młodszych pędów osiki: porosty skorupiaste (70 proc. gatunków) i listkowate (30 proc.);
  - starsze, przyziemne części pni osik: porosty listkowate (57 proc.) i skorupiaste (43 proc.);
  - słomiane strzechy: porosty listkowate (67 proc.), skorupiaste (25 proc.) i krzaczkowate (8 proc. gatunków).
- Gatunki porostów posiadające zestawy cech właściwych gatunkom pionierskim, mogą różnić się między sobą natężeniem występowania poszczególnych właściwości – posiadają różne stopnie pionierskości.
- Podczas trwania pierwszych faz zasiedlania procentowy udział gatunków porostów pionierskich wśród ogółu porostów zależy od tempa zmian podłoża i jego zróżnicowania przestrzennego (Ryc. 4).
- Wśród dwudziestu trzech gatunków biorących udział w zasiedlaniu powierzchni głazów jest dziewięć (39 proc.) taksonów pionierskich: 6 gatunków – I. stopień pionierskości, 2 – II. stopień, 1 – III. stopień.
- Wśród pięćdziesięciu sześciu gatunków zasiedlających korę osik jest siedemnaście (30 proc.) pionierskich: I. i II. stopień pionierskości – po osiem gatunków, III. stopień – 1.
- Spośród pięćdziesięciu pięciu gatunków zasiedlających słomiane strzechy – jest dwanaście (22 proc.) pionierskich: I. stopień pionierskości – osiem gatunków, II. stopień – 4.
- Gatunkami pionierskimi, występującymi zarówno na słomianych strzechach jak i na korze osik są tylko *Hypogymnia physodes* i *Parmelia sulcata* (Ryc. 5).

X. LITERATURA

ALSTRUP, V., ALSTRUP, K. 1989. Epiphytic lichens. In: HØJGAARD, A., JÓHANSEN, J., ØDUM, S. A century of tree-planting in the Faroe Islands. Føroya Fródskaparfelag, Tórshavn: 157–164.

BARKMAN, J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum and Comp. Assen: 1–628.

BESCHEL, R. E. 1961. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry). Geol. Arctic 2: 1044–1062.

BYSTREK, J. 1997. Podstawy lichenologii. UMCS, Lublin: 1–312.

CIEŚLIŃSKI, S. 1993. IV.3. Lichenes. In: FALIŃSKI, J. B., CIEŚLIŃSKI, S., CZYŻEWSKA, K., Dynamic-floristic atlas of Jelonka Reserve and adjacent areas. Distribution of vascular plant species, bryophytes and lichens on the abandoned farmlands during secondary succession. Phytocoenosis 5 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot. 3: 23–28, 46–48.

COLLIER, B. D., COX, G. W., JOHNSON, A. W., MILLER, P. C. 1978. Ekologia dynamiczna. PWRiL, Warszawa: 1–544.

CZARNOWSKI, M. S. 1978. Zarys ekologii roślin lądowych. PWN, Warszawa: 1–458.

DANIELS, F. J. A. 1993. Succession in lichen vegetation on Scotch pine stumps. Phytocoenologia 23: 619–623.

DANIELS, F. J. A., BIERMANN, R., BREDER, CH. 1993.Über Kryptogamen-Synusien in Vegetationskomplexen binnenländischer Heidelandschaften. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 5: 199–219.

FABISZEWSKI, J. 1985. Porosty. W: JAHN, A., (red.), Karkonosze polskie. Zakł. Narod. im. Ossolińskich, Wrocław-Warszawa-Kraków-Gdańsk-Łódź: 247–256.

FALIŃSKA, K. 1996. Ekologia roślin. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa: 1–453.

FALIŃSKI, J. B. 1986. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. Cz. 1, 2. Wiad. Bot. 30, 1: 12–50; 30, 2: 115–126.

FALIŃSKI, J. B. 1991. Procesy ekologiczne w zbiorowiskach leśnych. Phytocoenosis 3 (N.S.), Seminarium Geobot.1: 17–41.

FALIŃSKI, J. B. 1997. Pionierskie gatunki drzewiaste i ich rola w regeneracji i sukcesji wtórnej. W: FAŁTYNOWICZ, W., LATAŁOWA, M., SZMEJA, J., (red.), Dynamika i ochrona roślinności Pomorza. Materiały z Sympozjum, Gdańsk, 28–30 września 1995 r. Bogucki Wyd. Nauk., Gdańsk-Poznań: 33–54.

FALIŃSKI, J. B. 1998. Dioeciosus woody pioneer species (Juniperus communis, Populus tremula, Salix sp. div.) in the secondary succession and regeneration. Projekt Return of Forest 2. Long-term studies: 1970–1997. Phytocoenosis 10 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot. 8: 1–159.

FALIŃSKI, J. B., CIEŚLIŃSKI, S., CZYEWSKA, K. 1993. Dynamic-floristic atlas of Jelonka Reserve and adjacent areas. Distribution of vascular plant species, bryophytes and lichens on the abandoned farmlands during secondary succession. Phytocoenosis 5 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot. 3: 1–139,

FAŁTYNOWICZ, W. 1980. Zmiany we florze porostów naziemnych w zależności od wieku nasadzeń sosnowych na siedlisku *Cladonio-Pinetum*. Zesz. Nauk. Wydz. Biol. i Nauk o Ziemi UG, Biol. 2: 81–90.

FAŁTYNOWICZ, W. 1986. The dynamics and role of lichens in a managed *Cladonia*-Scotch pine forest (*Cladonio-Pinetum*). Monogr. Bot. 69: 1–96.

FAŁTYNOWICZ, W. 1991. Porosty Pomorza Zachodniego. Studium ekologiczno-geograficzne. Wyd. Uniw. Gdańskiego, Gdańsk: 1–187.

FAŁTYNOWICZ, W. 1992. The lichens of Western Pomerania (NW Poland) an ecogeographical study. Pol. Bot. Studies 4: 1–182.

FEDOROV, A. A. (ed.). 1977. Žizn' rastenij v šesti tomach. 3. Vodorosli, lišajniki. Prosveščenie, Moskva: 379–380.

GOLUBKOVA, N. S. 1977. Otnošenie lišajnikov k substratu i drugim faktoram vnešnej sredy. In: FEDOROV, A. A., (ed.), Žizn' rastenij v šesti tomach. 3. Vodorosli, lišajniki. Prosveščenie, Moskva: 426–431.

HALE, M. E. 1959. Studies on lichen growth rate and succession. Bull. of the Torrey Botanical Club 86, 2: 126–129.
KLEMENT, O. 1955. Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repert. Spec. Nov. Reg. Veget. 135: 1–194.
KORNAŚ, J. 1972. Zbiorowiska roślin zarodnikowych. W: SZAFER, W., ZARZYCKI, K., (red.), Szata roślinna Polski. T. 1. PWN, Warszawa: 465–481.
KORNAŚ, J., MEDWECKA-KORNAŚ, A. 1986. Geografia roślin. PWN, Warszawa: 1–528.
LIPNICKI, L. 1998a. Kształtowanie się flory porostów na głazach narzutowych. Monogr. Bot. 84: 5–38.
LIPNICKI, L. 1998b. Kształtowanie się flory porostów na korze osiki w zapustach jałowcowo-osikowych na nieużytkach porolnych podlegających sukcesji wtórnej. Monogr. Bot. 84: 39–72.
LIPNICKI, L. 1998c. Kształtowanie się flory porostów na słomianych strzechach budynków. Monogr. Bot. 84: 73–113.
MACARTHUR, R. 1960. On the relative abundance of species. Amer. Nat. 94: 25–36.
NOWAK, J., TOBOLEWSKI, Z. 1975. Porosty polskie. PWN, Warszawa: 1–1177.
PAWŁOWSKI, B., ZARZYCKI, K. 1972. Dynamika zbiorowisk roślinnych. W: SZAFER, W., ZARZYCKI, K., (red.), Szata roślinna Polski. T. 1. PWN, Warszawa: 481–501.
PODBIELKOWSKI, Z., PODBIELKOWSKA, M. 1992. Przystosowania roślin do środowiska. WSiP, Warszawa: 1–584.
RUSIŃSKA, A., BALCERKIEWICZ, S. 1978. Moss communities on the roofs buildings. Abstracta Botanica V. Budapest, Suppl. 3: 51–60.
RYDZAK, J. 1956. A method of studying growth in lichens. Ann. UMCS. Sec. C 10, 4: 87–91.
RYDZAK, J. 1961. Investigations on the Growth Rate of Lichens. Ann. UMCS. Sec. C 16, 1: 1–15.
RYDZAK, J. 1966. Badania nad szybkością wzrostu porostów. Cz. II. Ann. UMCS. Sec. C 21, 13: 167–182.
RYDZAK, J., ŻABIŃSKA, B. 1972. Badania nad szybkością wzrostu porostów. Cz. III. Ann. UMCS. Sec. C 27, 14: 151–158.
STUGREN, B. 1976. Zasady ekologii ogólnej. PWN., Warszawa: 1–210.
SZWAGRZYK, J. 1995. Teoria sukcesji ekologicznej na tle współczesnych badań; przykłady z lasów Ameryki Północnej. Wiad. Bot. 39,1–2: 71–80.
WEBER, P. J., ANDREWS, J. T. (eds.). 1973. Lichenometry: delicated to the memory of the late Roland E. Beschel. Arctic Alpine Res. 5: 291–424.
WIRTH, V. 1972. Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. Dissertationes Botanicae 17. J. Cramer Verlag, Leuterhausen: 1–306.
WIRTH, V. 1987. Die Flechten Baden-Württembergs. Verbreitungsatlas. Ulmer Verlag, Stuttgart: 1–528.
WIRTH, V. 1995. Die Flechten Baden-Württembergs. Bd. 1, 2. Ulmer Verlag, Stuttgart: 1–1006.

FORMATION OF LICHEN FLORA ON PIONEER SUBSTRATES (ERRATIC BLOCKS, THE ASPEN BARK AND STRAW THATCHES) – SUMMARY

Introduction

Processes taking part in plant associations are mainly described on the basis of research into the changes in vascular plants. Only in few works (e.g. FALIŃSKI, CIEŚLIŃSKI and CZYŻEWSKA 1993) are lichens – as an integral part of a studied community – the subject of analysis to the same extent as the other components are. A fundamental process where lichen play a significant role is succession. The aim of research carried out between 1980 and 1996 was to study lichen dynamics in successional processes where lichens are one of the basic if not leading group of organisms. These processes have not be studied yet, especially in lowlands. The thesis

is based on the research results, which were published in the earlier dissertations by LIPNICKI (1998a, b, c – the present volume). They concern lichen population on the newly exposed, vertical or sloping abiotic or biotic substrates: erratic blocks, the aspen bark and straw thatches.

All the sites where the research was carried out are situated in the Polish Lowland, in the vicinity or inside vast forest complexes.

The coverage by particular species of lichens in subsequent age classes in the studied sites was assessed:

– on the faces of freshly uncovered erratic blocks;
– in three height parts of *Populus tremula*;
– on the rim area of a straw thatched roof.

Considerable differences in the substrate require diverse adaptation of lichens. However, pioneering lichens as well as the processes in which lichens participate have many features in common. These features enable to formulate generalisations and to explain the first phases of populating the pioneer substrates – the first phases of succession.

Results

1. Lichen propagula, which colonise pioneer substrate, come from the closest environment.

2. Anemochory and ornitochory are the most significant phenomena in the lichen expansion and population of pioneer substrates.

3. The sequence of population of pioneering species and increase in surface coverage depend on the pace of changes of the substrate features and the outside conditions. It also results from specific features of given species.

4. The competition among the species – as a control factor of the quantity of lichens – become significant only just at the formation stage of lichen associations, e.g. on the rocky surfaces, which are colonized by foliose lichens with big thallus.

5. The species composition of epilithic lichens undergoes the slowest transformation. The pace of changes of the boulders surface characteristics is the slowest, and the ecological conditions are stable.

6. Changes of the species composition of lichens populating the aspen trunk are caused – first of all – by the increase of shade and air humidity; these are the consequences of the growth of trunks.

7. The straw thatch makes up a 'mosaic' of fragments which belong to various phases of mineralization process at the same time. This phenomenon is beneficial for simultaneous population by lichens with diverse ecological requirements.

8. Pioneering lichens, regardless of the type of the colonized substratum, are characterized with features which enable to perform their particular life strategies, i.e.:

a) populating and fulfilling their vital functions in the most extreme conditions;

b) outpacing other species in the colonization of new surfaces;

c) deciding on the course of initial phases of primary or secondary succession.

9. Fulfilment of life strategies is enabled by common features which characterize pioneering lichens (Fig. 2; Tab. 2). These are the following:

a) abundant production of propagula, mainly spores and soredia (Fig. 1);

b) anemochory;

c) photophily;

d) acidophily (on the aspen bark – the open areas – neutrophily or basophily);

e) nitrophily.

10. There are also additional characteristics of pioneering lichens:

a) lichens which populate the surface of erratic blocks formation of leprose or granular thallus;

b) lichens inhabiting biotic substrates (generally) – eurytopy;

c) lichens inhabiting the aspen bark – formation of internal thallus;

d) lichens inhabiting thatches – ubiquity.

11. There is a relationship between the surface structure of the substrate and the type of thallus produced by pioneering species of lichens (Fig. 3):

a) hard and smooth surfaces of the boulders are colonized by lichens with crustose thallus;

b) smooth surfaces – young aspen shoots – crustose lichens (70% species) and foliose lichens (30%);

c) old and cracked parts of aspen – trunk foliose lichens (57%) and crustose lichens (43%);

d) straw thatches – foliose lichens (67%), crustose lichens (25%) and fruticose lichens (8%).

12. Pioneering species may differ from each other in the intensity of individual features – they are characterized with different pioneering degrees (Tab. 1).

13. In the early phases of succession, participation of pioneering lichens depends on pace of changes of the substrate and its diversity (Fig. 4).

14. There are 9 (39%) pioneering taxa among 23 species, which participate in population of erratic blocks: I pioneering degree – 6 species; II degree – 2 species, III degree – 1 species.

15. There are 17 (30%) pioneering taxa among 56 species, which participate in the population of the aspen bark: I pioneering degree – 6 species; II degree – 6 species; III degree – 1 species.

16. There are 12 (22%) pioneering taxa among 55 species, which participate in the population of straw thatches: I pioneering degree – 8 species; II degree – 4 species.

17. *Hypogymnia physodes* and *Parmelia sulcata* are the only pioneering species which occur both on straw thatches and on the aspen bark (Fig. 5).

Dr Ludwik Lipnicki
Pracownia Biologii i Ochrony Przyrody
Akademia Wychowania Fizycznego
im. E. Piaseckiego w Poznaniu
Instytut Wychowania Fizycznego
ul. Estkowskiego 13
PL-66-400 Gorzów Wielkopolski