

# Sukcesja mszaków i porostów na pniakach po trzebieży w zbiorowisku boru świeżego, na przykładzie lasów gospodarczych w Nadleśnictwie Drewnica

Piotr Zaniewski, Wojciech Ciurzycki

**Abstrakt.** Martwe drewno jest najważniejszym siedliskiem występowania wielu gatunków mszaków i porostów. Współcześnie postulowane jest pozostawianie pewnych ilości drewna w lasach gospodarczych do naturalnego rozkładu. Powstawanie drewna w postaci pniaków jest nieodłącznym elementem cyklu produkcyjnego. Pniaki pozostawione po zrębach są siedliskiem występowania wielu gatunków organizmów. Niewiele natomiast wiadomo o znaczeniu dla tych organizmów pniaków powstałych podczas zabiegów trzebieży. W pracy przedstawiono wyniki badań nad dynamiką zbiorowisk mszysto-porostowych, kształtujących się na pniakach o różnym wieku, powstałych wskutek przeprowadzenia zabiegu trzebieży późnej. Badania prowadzono w Nadleśnictwie Drewnica, w drzewostanach sosnowych na siedlisku boru świeżego. Pniaki kolonizowane są najpierw przez porosty, następnie przez mchy, kończąc na gatunkach typowych dla runa leśnego. Długość funkcjonowania pniaków w powyższych warunkach wynosi około 12 lat i jest dłuższa od średniego okresu pomiędzy czyszczeniami (10 lat). Można przyjąć, że co najmniej od połowy cyklu produkcyjnego istnieje ciągłość dostaw martwego drewna zapewniająca trwanie przynajmniej części gatunków związanych z tym mikrosiedliskiem.

**Słowa kluczowe:** martwe drewno, *Pinus sylvestris*, bór świeży, Polska, sukcesja pierwotna.

**Abstract.** The bryophyte and lichen succession on stumps of the thinning origin within mesic pine forest community on the example of managed forests of the Drewnica State Forest District. Dead wood is the most important habitat for many bryophyte and lichen species. In recent times it is postulated to leave some amount of dead wood within managed forests for natural decomposition. The formation of dead wood in the form of stumps is being an integral part of the production cycle. Stumps of the clearcut origin constitute a habitat for many cryptogam species. However only little is known about the importance of stumps created during thinning treatment for them. The study presents results of the research on the dynamics of bryophyte-lichen communities, developing on the stumps of various age, which originated as a result of thinning procedure. The study was conducted at the Drewnica State Forest District, within mesic scots pine forest. The stumps are initially colonised by lichens, followed by mosses, ending with typical species of the forest floor. The longevity of the stumps is of about 12 years and is longer than the average period between thinnings (10 years). It can be assumed that at least since from the half of the forest production cycle, there is a continuity of deadwood supply providing microhabitats for at least some of cryptogam species connected with it.

**Key words:** dead wood, *Pinus sylvestris*, mesic pine forest, Poland, primary succession.

## Wstęp

Martwe drewno jest najważniejszym siedliskiem występowania wielu gatunków mszaków (Chlebicki i in. 1996, Söderström 1988a, Anderson i Hytteborn 1991) oraz porostów (Chlebicki i in. 1996, Löhmus i Löhmus 2001, Spribille i in. 2008). Z tego powodu coraz większą wagę przywiązuje się do pozostawiania pewnych ilości martwego drewna w lasach gospodarczych. Obecność martwego drewna jest nie tylko cechą drzewostanów naturalnych, od zawsze towarzyszyło również gospodarce leśnej. Znaczne jego ilości pozostawiane są jako pniaki na zrębach oraz po zabiegach czyszczeń i trzebieży.

Badaniom sukcesji mszaków i porostów na drewnie poświęcono do tej pory wiele uwagi. Rozpatrywano zmiany zachodzące wraz ze wzrostem stopnia rozkładu podłoża (Söderström 1988b, Rambo i Muir 1998, Nascimbene i in. 2008). Badaniom podlegały również zmiany składu gatunkowego w stosunku do wieku podłoża (Fałtynowicz 1986, Daniels 1993, Caruso i Rudolphi 2009). Dotyczyły one przebiegu sukcesji w warunkach zrębu, tj. całkowitego usunięcia z powierzchni stanowiska warstwy drzew i związanego z tym pełnego prześwietlenia dna lasu. Niemal brak natomiast danych o bogactwie gatunkowym oraz przebiegu sukcesji mchów i porostów na pniakach w warunkach stałej obecności warstwy drzew, czyli np. po zabiegu trzebieży.

Cykl produkcyjny w drzewostanach sosnowych trwa około 100–120 lat (Święcicki 2012). Pniaki pozostawiane po uprzednim zrębie zapewniają obecność martwego drewna na początku cyklu. Ich trwałość jest ograniczona. Na siedlisku boru suchego, gdzie rozkład pniaków zachodzi stosunkowo wolno, wynosi około 30 lat (Fałtynowicz 1986). Na siedlisku boru świeżego jest ona najprawdopodobniej zbliżona lub nieco krótsza. Całkowity rozkład pniaków pozostałych po zrębie nie oznacza zaniku mikrosiedlisk związanych z martwym drewnem w obrębie danego wydzielenia. W trakcie trwania cyklu produkcyjnego pniaki powstają wielokrotnie, podczas zabiegów czyszczeń wczesnych i późnych oraz trzebieży wczesnych i późnych. Pozostawiane podczas tych zabiegów pniaki charakteryzują się kolejno coraz większymi rozmiarami. Wiadomo, że pniaki pozostawiane po trzebieżach stanowią ważne podłoże dla mchów (Rudolphi i in 2011). Niemal brak jest danych na temat bogactwa gatunkowego zasiedlających je mchów, wątrobowców i porostów oraz przebiegu sukcesji w ich obrębie. Trzebieże wykonywane są zazwyczaj w drzewostanach powyżej 40 roku. Systematyczne odnawianie zasobów pniaków wraz z wykonywaniem kolejnych cięć pielęgnacyjnych stwarza potencjalną możliwość trwania mikrosiedliska martwego drewna w obrębie całego cyklu produkcyjnego nawet w obrębie danego pododdziału, co potencjalnie może mieć duże znaczenie dla zasiedlających je mszaków i porostów.

Do badań sukcesji stosunkowo często wykorzystywana jest metoda chronosekwencji. Polega ona na zastąpieniu obserwacji na stałych powierzchniach badaniami obiektów reprezentujących analizowane stadia zmian (Foster i Tilman 2000). Jej główną zaletą jest oszczędność czasu wynikająca z możliwości rezygnacji z wieloletnich obserwacji. Główną wadą tej metody jest ryzyko dodatkowego uchwycenia przypadkowego gradientu środowiskowego. Metoda ta jednak z powodzeniem jest stosowana do badań nad sukcesją mchów i porostów na pniakach pozostawionych po zrębach zupełnych (Fałtynowicz 1986, Caruso i Rudolphi 2009). Zastosowanie chronosekwencji do badania zmian sukcesyjnych zachodzących na pniakach po trzebieży późnej jest potencjalnie utrudnione z powodu powtarzania zabiegu zwykle co około 10 lat. Z naszych wstępnych obserwacji w drzewostanach sosnowych na siedlisku boru świeżego wynika jednak, że jest to okres mniej więcej odpowiadający długości trwania omawianego mikrosiedliska i pozwala na uchwycenie w przybliżeniu całości procesu.

## Cel

Celem pracy jest określenie przebiegu sukcesji mchów, wątrobowców i porostów na pniakach powstałych w warunkach leśnych, w wyniku zabiegu trzebieży późnej, a także określenie znaczenia tego mikrosiedliska dla tych grup organizmów.

## Metodyka

### Teren badań

Terenem badawczym był kompleks leśny Horowa Góra zlokalizowany na terenie Nadleśnictwa Drewnica, położonego w środkowej Polsce, na północny wschód od Warszawy. Badania prowadzono na siedlisku boru świeżego, w zbiorowisku *Peucedano-Pinetum*. Do badań wybrano drzewostany sosnowe w wieku około 55–65 lat. Za stanowisko przyjęto pododdział leśny, czyli obiekt leśny charakteryzujący się jednorodnym wiekiem drzewostanu oraz sposobem użytkowania, będąc pewną homogeniczną całością w krajobrazie leśnym. Dane o terminie wykonania ostatnich trzebieży uzyskano dzięki uprzejmości zarządcy terenu – Nadleśnictwa Drewnica.

### Badania terenowe

Badania prowadzono metodą transektu przebiegającego pomiędzy dwoma najbardziej odległymi krańcami pododdziału. Począwszy od 20 metra transektu do badań wybierano najbliższy pniak w promieniu do 5 m od punktu na transekcie, następnie przemieszczano się o 10 m i wybierano następną pniak i tak kolejno aż do uzyskania 11 pniaków. Wykonywano pomiary obwodu górnego, dolnego oraz wysokości pniaka, a także pomiary miąższości poziomu organicznego O (z wyjątkiem podpoziomu surowinowego O1, mierzonego odrębnie) w 3 punktach zlokalizowanych w odległości 20 cm od krawędzi pniaka, w trzech kierunkach świata (co 120°). Określono również spadek i ekspozycję terenu w miejscu lokalizacji pniaka. Rejestrowano również obecność ewentualnych widocznych infekcji grzybowych pniaków poprzez określenie powierzchni zajętej przez infekujący pniak grzyb. Stopień rozkładu pniaka przyjęto według skali zamieszczonej w tab. 1.

Pokrycie poszczególnych gatunków określano w cm<sup>2</sup>, z wykorzystaniem przygotowanych do tego celu wzorców powierzchni oraz linijki. Pokrycie procentowe na pniakach uzyskano przez podzielenie pokryć poszczególnych gatunków przez obliczoną powierzchnię danego pniaka (rozumianą jako łączna powierzchnia cięcia oraz ścianek). Do obliczenia powierzchni pniaków przyjęto wzory na powierzchnię boczną stożka ściętego oraz powierzchnię koła. Do obliczenia objętości pniaków przyjęto wzór na objętość stożka ściętego, pomijając podziemną część pniaka.

## Analiza statystyczna

Wykonano analizę ordynacji bezpośredniej CCA, istotność dziewięciu analizowanych zmiennych sprawdzono testem Monte Carlo (499 powtórzeń). Krzywe odpowiedzi wybranych gatunków wykonano metodą GAM (rozkład Poisson'a przy dwóch stopniach swobody),

istotność uzyskanych odpowiedzi sprawdzono z wykorzystaniem kryterium informacyjnego Akaike. Analizy wykonano w oprogramowaniu Canoco (Ter Braak i Šmilauer 2002).

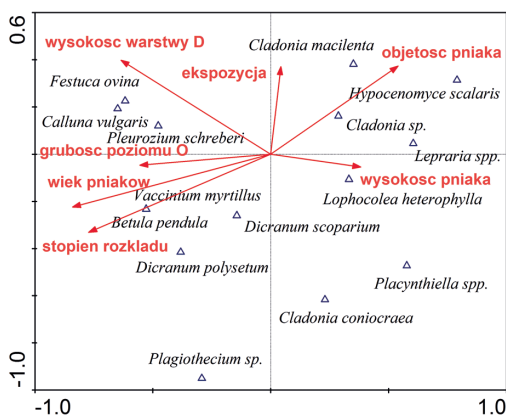
## Wyniki

Na 88 przebadanych pniakach w wieku od 1 do 9 lat zanotowano obecność 11 gatunków porostów, 11 gatunków mchów oraz 2 gatunków wątrobowców. Wyniki analizy CCA przedstawiono na ryc. 1 oraz w tab. 2.

**Tab. 1.** Przyjęta metoda określania stopnia rozkładu pniaków

*Table 1. The method adopted for determination of degree of stump decomposition*

Stopień rozkładu	Opis wyglądu i właściwości pniaka
1	drewno pniaka bez śladów rozkładu, oryginalnego koloru, normalnej twardości
2	drewno pniaka słabo rozłożone i jedynie w niewielkim procencie, na wierzchu wyraźnie pociemniałe, trudności we wbiciu dłuta, pniak pęka na duże kawałki przy mocnym uderzeniu dłuta młotkiem
3	znaczna część drewna uległa rozkładowi, znaczne ubytki kory, drewno ma miękką strukturę i łatwo łamie się podczas wbijania dłuta, rdzeń pozostaje wciąż stosunkowo twardy
4	zauważalne ubytki drewna, większość drewna pniaka uległa rozkładowi, załamuje się pod naciskiem palca, rdzeń pniaka pozostaje półtwardy, jednak rozpada się pod uderzeniem dłuta
5	duże ubytki drewna, całość drewna posiada miękką strukturę, załamuje się pod naciskiem palca



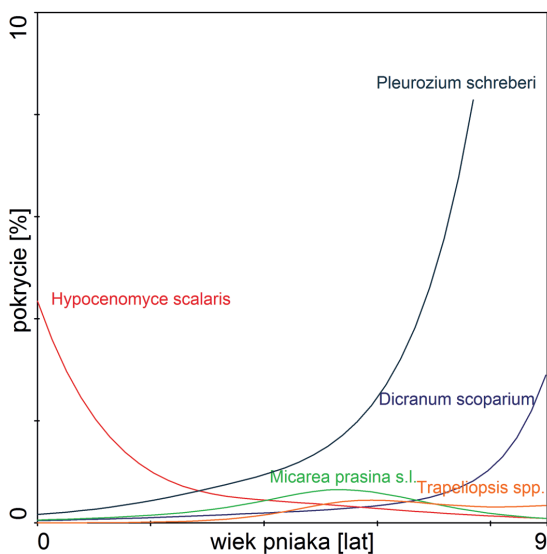
**Ryc. 1.** Różnicowanie się składu gatunkowego analizowanych grup organizmów na powierzchni pniaków (CCA)

*Fig. 1. Differentiation of the species composition of the analyzed groups of organisms on the stumps*

**Tab. 2.** Istotność analizowanych zmiennych dla różnicowania się składu gatunkowego pniaków (wytuszczono zmienne istotne statystycznie:  $p < 0,05$ )

Table 2. The significance of analyzed variables for differentiation of species composition of stumps (significant variables  $p < 0,05$  are bolded)

No.	Nazwa zmiennej	Jedn.	Średnia	SD	Wskaźnik inflacji	Lambda A	p	F
1	wiek pniaka	rok	6,18	2,98	7,1698	0,49	<b>0,002</b>	7,28
2	wysokość warstwy D	mm	36,76	21,35	2,4475	0,20	<b>0,002</b>	3,08
3	grubość warstwy O	mm	37,60	11,12	1,5126	0,15	<b>0,004</b>	2,32
4	objętość pniaka	dm <sup>3</sup>	1,74	1,58	2,9174	0,13	<b>0,028</b>	2,12
5	wysokość pniaka	cm	5,95	2,44	2,7943	0,13	<b>0,042</b>	2,09
6	stopień rozkładu	-	2,41	1,16	7,1704	0,12	<b>0,026</b>	2,00
7	ekspozycja	°	-0,03	1,96	1,0800	0,11	<b>0,034</b>	1,70
8	widoczne infekcje grzybowe	%	1,73	6,04	1,1359	0,04	0,718	0,70
9	grubość podziemu surowinowego	mm	3,57	6,65	2,2673	0,10	0,094	1,60



**Ryc. 2.** Odpowiedzi wybranych gatunków mchów i porostów względem zmiennej wieku pniaka ( $p < 0,05$ )  
 Fig. 2. Responses of selected moss and lichen species in relation to stump age ( $p < 0,05$ )

Najważniejszą zmienną wpływającą na różnicowanie się składu gatunkowego badanych grup organizmów jest wiek pniaka (ryc. 1, tab. 2). Interesującym wynikiem jest również stwierdzenie wysokiego wpływu zmiennej wysokości warstwy D (w tym przypadku wysokości warstwy mchów) oraz stopnia rozkładu pniaka na uzyskany model. Analizowane zmienne nie są ze sobą skorelowane ( $IF < 20$ ). Wraz ze wzrostem wieku i stopnia rozkładu pniaka oraz wysokości warstwy mszystej wzrasta pokrycie pniaków przez mchy ogólnoborowe natomiast pokrycie przez porosty spada. Zależność tę przeanalizowano dokładniej dla wybranych gatunków w odniesieniu do zmiennej wieku pniaka. Wyniki przedstawiono na rycinie 2.

Wraz z wiekiem zachodzą zauważalne zmiany w pokryciu poszczególnych gatunków (ryc. 2). Odnotowano spadek pokrycia *Hypocenomyce scalaris* – gatunku zasiedlającego pierwotnie pnie żywych sosen. Wraz z upływem czasu pojawiają się gatunki porostów z rodzaju *Placynthiella* i *Trapeliopsis* – stosunkowo silnie związane z martwym drewnem. Optimum ich występowania przypada na pniaki około 5–7-letnie. Równolegle wzrasta udział mchów ogólnoborowych, jak *Dicranum scoparium* oraz *Pleurozium schreberi*, które od około 7 roku zaczynają dominować na powierzchni pniaka.

## Dyskusja

Wraz ze wzrostem wielkości pniaków zwiększa się bogactwo gatunkowe zasiedlających je mchów, wątrobowców i porostów (Caruso i Rudolphi 2009). Na stosunkowo niewielką liczbę zanotowanych gatunków z pewnością ma wpływ fakt, że zabieg trzebieży wykonywany jest na drzewach w średnich klasach wieku, a pozostawione pniaki są stosunkowo niewielkich rozmiarów. Pomimo tego faktu, liczba gatunków mchów i wątrobowców zarejestrowanych na badanych obiektach jest nieco wyższa (11 gatunków) niż w przypadku o wiele większych pniaków pozostawionych na zrębach w Borach Tucholskich (9 gatunków), czyli w warunkach usunięcia drzewostanu (Fałtynowicz 1986). Względnie stałe warunki mikroklimatyczne wynikające z obecności drzewostanu pozytywnie wpływają na bogactwo gatunkowe mchów i wątrobowców (Rudolphi i in. 2011). Natomiast liczba odnotowanych gatunków porostów jest znacznie mniejsza niż w przypadku pniaków zlokalizowanych na zrębach zupełnych (por. Fałtynowicz 1986, Caruso i Rudolphi 2009). Ma to najprawdopodobniej związek nie tylko z mniejszym rozmiarem pniaków, ale również z niewielkim nasłonecznieniem dna lasu. Ilustruje to sporadyczne rejestrowanie pospolitego, światłolubnego gatunku *Hypogymnia physodes* na pniakach terenu badawczego. Gatunek ten często notowany był na pniakach powstałych w warunkach zrębu zupełnego (Fałtynowicz 1986, Caruso i Rudolphi 2009) i mógłby często zasiedlać pniaki, ponieważ powszechnie występuje na pniach sosen na stanowiskach terenu badawczego (obserwacje własne).

Zmienną w najwyższym stopniu wyjaśniającą różnicowanie się składu gatunkowego pniaków jest ich wiek. Duży wpływ tego czynnika potwierdzają również dane literaturowe (np. Fałtynowicz 1986, Caruso i Rudolphi 2009). Zaobserwowana pozytywna zależność pomiędzy grubością warstwy mszystej a zwiększonym pokryciem pniaków przez mchy może być wyjaśniona poprzez poprawę warunków wilgotnościowych. Będący stałym składnikiem runa terenu badawczego mech *Pleurozium schreberi* jest ważnym rezerwuarem wody w lasach iglastych (Price i in. 1997). Wysoka wilgotność środowiska ułatwia jego kolonizację przez mchy oraz zwiększa ich bogactwo gatunkowe (Rixen i Mulder 2005, Benavides i in. 2006). Związana z bliskim sąsiedztwem gleby wyższa wilgotność kory wpływa ponadto na zmianę jej pH, co

oddziałuje również na kształtowanie się u podstawy pni specyficznych zbiorowisk porostów (Hyvärinen i in. 1992). Podobne znaczenie dla rozwoju mchów i wątrobowców ma wysoka grubość poziomu organicznego O. Poziom ten ma wysoką zdolność do gromadzenia wody i, podobnie jak warstwa mszysła, zwiększa wilgotność pniaków. Kolejnymi zmiennymi mającymi wpływ na różnicowanie się składu gatunkowego mszaków i porostów są objętość i wysokość pniaka. Pniaki wyższe oraz większe częściej zasiedlane są przez porosty, natomiast pniaki niższe oraz mniejsze zdominowane są częściej przez mchy. Zbieżne tendencje stwierdzone zostały w lasach iglastych południowej Szwecji (Caruso i Rudolphi 2009). Istotną zmienną objaśniającą okazał się również stopień rozkładu pniaków. Zmienna ta często jest stosowana w literaturze jako dobrze różnicująca zbiorowiska mszysto-porostowe kształtujące się na martwym drewnie (Söderström 1988b, Rambo i Muir 1998, Nascimbene i in. 2008). W przypadku pniaków pozostawionych po zabiegu trzebieży ilość zmienności wyjaśnionej z jej udziałem okazała się znacznie mniejsza niż w przypadku zmiennej wieku pniaków. Może to mieć związek z szybkim przebiegiem sukcesji i wczesnym zajmowaniem pniaków przez mchy naziemne, jeszcze przed nastąpieniem całkowitego rozkładu pniaków.

Zaobserwowany kierunek sukcesji, polegający na stopniowym ustępowaniu gatunków pierwotnie zasiedlających pnie sosnowe pojawianiu się gatunków związanych z martwym drewnem a następnie wypieraniu ich przez gatunki runa leśnego, jest zbieżny z danymi literaturowymi (np. Fałtynowicz 1986, Caruso i Rudolphi 2009). Wysoki udział porostów w początkowych fazach sukcesji, stopniowo wypieranych w dalszych fazach przez mchy, jest zjawiskiem występującym również na pniakach na obszarach zrębów zupełnych (Fałtynowicz 1986, Caruso i Rudolphi 2009), ale również na innych siedliskach jak odsłonięta gleba (Faliński i in. 1993).

Z przeprowadzonych badań wynika, że sukcesja na pniakach w zbiorowisku boru świeżego w warunkach stałej obecności drzewostanu jest procesem stosunkowo krótkotrwałym. Sukcesja na zrębach w borach chrobotkowych Borów Tucholskich trwa około 21–30 lat (Fałtynowicz 1986), natomiast na zrębach w borach mieszanych południowej Szwecji około 18 lat (Caruso i Rudolphi 2009). Przebieg sukcesji aż do zaniku mikrosiedliska na terenie badawczym trwa według naszych szacunków około 10–12 lat. Wskazuje na to np. całkowite zarośnięcie przez *Pleurozium schreberi* kilku pniaków 9-letnich. Zjawisko to zachodzi pomimo jedynie częściowego rozkładu pniaka (głównie 3 i 4 stopień rozkładu). Szybkie zasiedlenie przez mchy naziemne zostało również odnotowane na niewielkich rozmiarów kłodach w północnej Szwecji (Söderström 1988) i jest prawdopodobnie prawidłowością w stosunku do niewielkich obiektów.

Z przeprowadzonych badań wynika, że pniaki pozostawione po zabiegu trzebieży są siedliskiem dla mchów, wątrobowców oraz porostów. Zabiegi trzebieży późnej w drzewostanach sosnowych na siedlisku boru świeżego wykonywane są regularnie w odstępach co około 10 lat. Czas funkcjonowania pniaków jako siedliska dogodnego do kolonizacji na terenie badawczym określono na około 12 lat. Wynika z tego, że co najmniej od połowy cyklu produkcyjnego w borach świeżych dostarczana jest regularnie pewna ilość martwego drewna w postaci pniaków, która może zostać skolonizowana przez omawiane grupy organizmów. Ponieważ czas funkcjonowania pniaków jest nieco dłuższy niż okres pomiędzy kolejnymi zabiegami trzebieży, pniaki świeże występują razem z pniakami starymi w obrębie tego samego pododdziału leśnego. Ułatwia to z pewnością proces kolonizacji nowo powstałych nisz przez mchy, wątrobowce i porosty.

## Podsumowanie

Pniaki pozostawione po zabiegu trzebieży charakteryzują się stosunkowo niskim bogactwem gatunkowym porostów, a nieco wyższym mchów i wątrobowców w porównaniu z danymi literaturowymi na temat bogactwa gatunkowego pniaków powstałych podczas zrębu zupełnego.

Przebieg sukcesji na pniakach powstałych w warunkach trzebieży późnej jest zbliżony z generalnymi wzorcami. Kolonizują je kolejno porosty, mchy oraz gatunki runa leśnego. Proces ten zachodzi szybciej niż w przypadku pniaków pozostawionych na zrębie zupełnym.

Czas funkcjonowania pniaka jako siedliska dla mchów, wątrobowców i porostów wynosi około 12 lat. Średni okres pomiędzy kolejnymi trzebieżami wynosi około 10 lat. Wynika z tego, że co najmniej od połowy cyklu produkcyjnego dostarczana jest w borach świeżych pewna ilość pniaków, która może zapewniać ciągłość trwania mikrosiedlisk związanych z martwym drewnem aż do końca cyklu produkcyjnego.

## Podziękowania

Autorzy pragną serdecznie podziękować gospodarzowi terenu – Nadleśnictwu Drewnica za zgodę na przeprowadzenie badań oraz udostępnienie potrzebnej do ich wykonania dokumentacji.

## Literatura

- Anderson L.I., Hytteborn H. 1991. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest. *Holarct. Ecol.* 14: 121–130.
- Benavides J.C., Duque M.A.J., Duivenvoorden J.F., Cleef A.M. 2006. Species richness and distribution of understorey bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. *J. Bryol.* 28: 182–189.
- Caruso A., Rudolphi J. 2009. Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. *Bryologist* 112 (3): 520–531.
- Chlebicki A., Żarnowiec J., Cieśliński S., Klama H., Bujakiewicz A., Załuski T. 1996. Epixylites, lignicolous fungi and their links with different kinds of wood. *Phytocenosis* 8 *Archivum Geobotanicum* 6: 75–109.
- Daniels F.J.A. 1993. Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps. *Phytocoenologia* 23: 619–623.
- Faliński J.B., Cieśliński S., Czyżewska K. 1993. Dynamic-Floristic Atlas of Jelonka Reserve and adjacent areas. *Phytocenosis* 5, *Supplementum Cartographiae Geobotanicae* 3: 1–139.
- Fałtynowicz W. 1986. The dynamics and role of lichens in a manager Scots pine forest (Cladonio-Pinetum). *Monogr. Bot.* 69: 1–96.
- Foster B.L., Tilman D. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecol.* 146: 1–10.
- Hyvärinen M., Halonen P., Kauppi M. 1992. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forest of Finland. *Lichenologist* 24 (2): 165–180.
- Lõhmus P., Lõhmus A. 2001. Snags and their lichen flora in old Estonian peatland forests. *Ann. Bot. Fenn.* 38: 265–280.



- Nascimbene J., Marini L., Canigila G. 2008. Lichen diversity on stumps in relation to wood decay in subalpine forests of Northern Italy. *Biodivers. Conserv* 17: 2661–2670.
- Price A.G., Dunham K., Carleton T., Band L. 1997. Variability of water fluxes through the black spruce (*Picea mariana*) canopy and feather moss (*Pleurozium schreberi*) carpet in the boreal forest of Northern Manitoba. *J. Hydrol.* 196: 310–323.
- Rambo T.R., Muir P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *Bryologist* 101: 366–376.
- Rixen C., Mulder C.P.H. 2005. Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities. *Oecologia* 2005: 287–299.
- Rudolphi J., Caruso A., Cräutlein M., Laaka-Lindberg S., Ryömä R., Berglund H. 2011. Relative importance of thinned and clear-cut stands for bryophyte diversity on stumps. *For. Ecol. Manage.* 261: 1911–1918.
- Söderström L. 1988a. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. *Biol. Conserv.* 45: 169–178.
- Söderström L. 1988b. Sequence of bryophyte and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nord. J. Bot.* 8: 89–97.
- Spribile T., Thor G., Bunnell F.L., Goward T., Björk C.R. 2008. Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. *Ecography* 31: 741–750.
- Święcicki Z. (red.) 2012. Instrukcja urządzania lasu. Część I Instrukcja sporządzania planu urządzania lasu dla nadleśnictwa. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Dyrekcja Generalna Lasów Państwowych.
- Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination. Version 4.5. Ithaca, New York: Microcomputer Power.

**Piotr Zaniewski, Wojciech Ciurzycki,**  
Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej,  
Wydział Leśny, SGGW w Warszawie  
piotr.zaniewski@wl.sggw.pl  
wojciech.ciurzycki@wl.sggw.pl