

Dr. FRAN KUŠAN, Zagreb :

Razvoj i sastav lišajske vegetacije u vezi sa karakterom anorganske podloge

Malo je biljnih organizama, koji bi u svojoj građi, u razvoju i sastavu svojih zadruga, u svome rasprostranjenju pokazivali toliku ovisnost o podlozi kao lišaji, za koje nam se općenito čini, da ih ima svagdje i da rastu na svakoj podlozi bez razlike. Izbor podloge kao i povezanost s njom idu među osobita svojstva svakog lišaja. To vrijedi i za one lišaje, koji u stalnim i u vrlo značajnim kombinacijama naročito građenih oblika pokrivaju koru i drvo raznoga drveća. Napose to vrijedi za one vrste, koje rastu na anorganskim podlogama. Na takove ćemo se ovdje i ograničiti.

Kod govora o podlozi ne smijemo zanemariti i ostale faktore, o kojima ovisi razvoj i raspored lišajske vegetacije, makar ih ovaj puta i pustili iz vida. Pored geografskog momenta ti bi faktori bili: svjetlo, zrak, vlaga u zraku, temperatura i utjecaj čovječje kulture (V a r g a, 1906). Svi će ti faktori znatno izmijeniti sastav lišajske vegetacije jednog te istog supstrata.

U početku se podlozi lišaja nije pripisivalo veće značenje. Tako na pr. N y l a n d e r iz činjenice, da lišaji imaju sposobnost naseljavanja najrazličitijih podloga, koje su često tako tvrde, da lišaj iz njih ne može ništa izvući, ali koje mogu biti i vrlo mekane i nježne (na pr. listovi mahova), izvodi zaključak, da je supstrat jedva od kakove važnosti za lišaje. Po njemu bi čitava lišajska površina bila organ za primanje vode i hrane. Time je N y l a n d e r (Flora, 1874, p. 56) došao do onoga mišljenja, kojega je ispoljio godinu dana ranije G e r a r d (»lišaji primaju hranu samo iz atmosfere vlage«). Drugi su istraživači kasnije pobijali ovo mišljenje (na pr. E g e l i n g, 1881) i tvrdili da lišaji primaju hranu najprije iz praha u pukotinama na steljci, a kasnije izravno i iz supstrata. Time je pridana veća važnost podlozi i u vezi sa hranidbom lišaja.

I B r i s s o n d e L e n h a r r é e (1880) je mišljenja, da lišaji ne crpe hranu iz tla. Pa i ako ističe važnost podloge, ipak drži, da ljubav lišaja prema izvjesnom kamenju nije uslovljena kemijskom prirodom podloge nego većom ili manjom njegovom tvrdoćom. Tako je na pr. po njemu za vrstu *Lecanora teicholyta* jako tvrda i jako mekana stijena nepogodna podloga. Normalni razvoj pokazuje ova vrsta na srednje tvrdom kamenu. Prema tome on i dijeli lišaje na: 1. koji lagano rastu; 2. koji brzo rastu i 3. koji u tome pogledu stoje u sredini.

No i bez obzira na ishranu lišaja i bez obzira na ostale uzroke njihove povezanosti s podlogom nepobitna je činjenica, da se sastav flore i vegetacije lišaja bitno mijenja od jedne anorganske podloge do druge. Tako ćemo zapažiti veliku razliku u izgledu lišajske vegetacije, ako predemo iz područja vapnenaca u područje silikata: dok se predstavnici lišajske vegetacije na vapnencima odlikuju jednolikošću boja i slabije razvijenom i u podlogu obično utisnutom steljkom, dotle su oni na silikatima kud i kamo bogatiji, upravo bujni. Kod prve vegetacije prevladavaju koraši, bez naročitih organa za pričvršćivanje, drugu skupinu čine pretežno lisnati lišaji i grmaši, s posebnim organima glji-

vine prirode (najčešće rizoidne tvorevine). To dokazuje da su najizrazitije vrste, koje dolaze na jednoj vrsti kamenja, upravo svojstvene za taj supstrat. Pored takovih lišaja, koji su strogo vezani za izvjesnu podlogu, ima ih, koji stanuju i na jednoj i na drugoj podlozi. Uz to postoje i lišaji, koji rastu na silikatu, izbjegavaju vapnenac, a dolaze i na kori (na pr. mnoge vrste roda *Parmelia*). Ima i lišaja, koji su posve indiferentni prema podlozi.

H. A. Weddell (1873) tumači pojavu ovisnosti lišajskih vrsta o izvjesnoj podlozi 1. trajanjem rasta lišaja i 2. s kemijskim osebinama supstrata. Činjenica, da lišaji na jednoj strani vole vapnenac, dok na drugoj pokazuju ravnodušnost prema silikatnoj i organskoj podlozi, dovodi Weddella (1875) do mišljenja, da postoje t. zv. neutralni supstrati. On pripisuje produktima, koji nastaju raspadanjem vapnenaca (po današnjem shvaćanju jonima kalcija) izravni utjecaj na rasprostranjenje bilja. Ovo je djelovanje ovisno u prvome redu o množini topivog vapna. Zbog toga je i Weddellu svaka podloga bez vapna ujedno i neutralna. To mišljenje dijeli i Contejean (1881) pa smatra kremičnu kiselinu kao posve indiferentno sredstvo, koje se može uvijek zamijeniti bilo s kojom drugom indiferentnom supstancom. I po njemu svi lišaji ili vole ili izbjegavaju vapno.

U našem izrazito vapnenačkom području upravo je optimalno razvijena kalcifilna lišajska vegetacija, koja se odlikuje velikom jednolikošću svojih sastavnih dijelova. Prekrivajući nepregledne površine vapnenih i dolomitnih stijena najizrazitiji se kalcifilni lišaji ne odvajaju skoro ništa od svoje podloge, koja je obično bijele ili sive boje. Na oko su skoro nevidljivi, jer im je steljka, obično svjetlo obojena, manje više posve urasla u stijenu. Endolitske, semiendolitske i epilitske su to lišajske vrste, koje među prvima naseljuju svaku голу vapnenu stijenu, postajući tako pravim pionirima svakog života na anorganskoj podlozi. Odatle i njihova velika važnost za vegetaciju našega krša. Samo mjesta, kojima su prošli ovakovi lišaji, mogu uspješno služiti rastu ostaloga bilja. Steljka im često prodire i preko 10 mm u stanac kamen, pa time izravno utiče na razaranje supstrata, koji onda jače podleže utjecaju atmosferilija. Naročitu moć otapanja i prodiranja u stijenu posjeduju donji dijelovi steljke (gljivine hife) i okruglasta crna plodišta, koja samo neznatno proviruju iz podloge i tako odaju prisustvo lišaja. Na koji način prodire lišaj u stijenu, da li se kod toga izlučuju neke naročite kiseline, koje su inače rasprostranjene u lišajima, nije dokazano. Ustanovljeno je, da kod ovakovih lišaja, koje je Weddell nazvao kalcivornima, nastaju na hifama vrlo značajne i okruglaste nabrekline — »sferoidne stanice«, koje su postale predmetom najrevnijeg istraživanja, ali i predmetom najoprečnijih tumačenja. Jedni ih dovode u vezu sa otapanjem podloge (većina istraživača), drugi im opet (Zukal) pripisuju ulogu spremanja rezervnih tvari. Kasnije su ovakove nabrekline nađene i kod silikatnih lišaja, što je znatno utjecalo na njihovo tumačenje. Jedno je za danas nepobitno (dokazao je 1890 Bachmann, vrlo zaslužni istraživač odnošaja lišaja prema podlozi), a to je, da lišaj uistinu ima sposobnost prodiranja u vapnenu podlogu i da prema tome otpada mišljenje, da je vapneni sloj uz lišaj i poviše njega produkt izlučivanja (Zukal).

Među tim lišajima na vapnenačkoj podlozi najbrojniji su oni iz porodice *Verrucariaceae*, čiji pretstavnici imaju dosta slabo razvijenu steljku s brojnim kuglastim i zatvorenim plodištima (peritecijima). To su u prvome redu vrste

roda *Verrucaria*, koje u nekoliko stotina svojta dolaze na vapnenoj (ali neki — posve drugi — i na silikatnoj) podlozi. Kod nas su najčešće *Verrucaria calcisceda*, *V. parmigera*, *V. sphinctrina* i *V. Steineri*. Uz njih su još vrlo brojne vrste rodova *Staurothele*, *Polyblastia*, *Thelidium* i dr. Ovi oblici skoro uopće ne dolaze na drugim podlogama. No ima i među kalcifilnim lišajima i takovih, čija je steljka jače razvijena i ne zadire suviše u podlogu. Ovamo idu *Lecanora calcarea*, *L. contorta*, *L. farinosa*, *L. radiosa* te mnoge vrste roda *Caloplaca*. Epilitski su to i razvijeniji lišaji, isto tako strogo vezani na podlogu sa vapnom. Od reda su koraši.

Njihova se grupacija konačno završava u najviše rasprostranjenoj kalcifilnoj lišajskoj zadruzi, u *Physcietum caesia*, koju neki autori (prvi Motyka, koji je i postavio prvi ovu asocijaciju) smatraju nitrofilnom zadrugom, budući da se razvija na tjemnim plohama vapnenih stijena, gdje se navodno odlažu veće ili manje količine ptičjih izmetina. Nama se međutim prije čini, da se ovdje radi o skupini lišaja, koja naseljuje već preradenu podlogu, što je prevučena slojem organskih tvari. Tom prevlakom organskih tvari smanjen je i utjecaj kalcijevih jona, što nastaju izravno na vapnenoj stijeni. Pored toga u ovoj zadruzi dolaze i neke vrste, koje su uslijed razvijenog sloga lišaja pod sobom potpuno neovisne o podlozi. One su već manje više indiferentne prema supstratu, na kome dolaze, vapno je pod njima izolirano, steljka im je jače razvijena, lisnatog su ili grmastog oblika.

S ovim oblicima prelazimo zapravo u drugu skupinu lišaja, koji nastavaju »neutralnu« podlogu. Ti se lišaji ne vezuju samo na silikatne stijene, oni dolaze i na tlu ili još češće na kori i drvetu. Kod ovih vrsta, čija je steljka uvijek jače razvijena, prodire u podlogu samo rizoidni dio, dok se ostali dio steljke razvija epilitski. Prodiranje u podlogu biva kemijskim i fizikalnim putem i u znatnoj je ovisnosti o karakteru podloge. Neki ističu pri tome više kemijska, a neki opet fizikalna svojstva podloge. Vrijedno je istaknuti, da je kod ovih lišaja na neutralnoj podlozi jače razvijena gonidijska zona, manje dio sa gljivinim hifama, koje su opet bile jače razvijene kod kalcifilnih vrsta.

Proučavanje je odnošaja između steljke ovih lišaja i silikatne stijene zbog netopivosti, veće tvrdoće i neprozirnosti supstrata jako teško. I ovdje su nam najvažniji radovi B a c h m a n n a, koji je u tu svrhu proučavao rast lišaja na raznim silikatnim stijenama i kojemu je uspjelo da dokaže, kako i ovi lišaji svojim najdonjim dijelom steljke prodiru u tvrdi podlogu. No B a c h m a n n se je pri tome uvjerio, da taj rast zavisi vrlo mnogo o petrografskim svojstvima stijene. Kod prodiranja se vrši kemijsko i mehaničko razaranje stijene, tako da u stvari nema čestice u bilo kojoj silikatnoj stijeni, koja bi odoljela nasrtaju lišaja. Različite vrste lišaja vladaju se i ovdje različito, a kod istih opet odlučan je karakter stijene. Odatle i raznolikost u naseljavanju različitih silikatnih stijena, od kojih svaka skoro imade neku naročitu skupinu lišaja, koji su u svome rasprostranjenju i naseljavanju na nju vezani.

Ima i ovdje čitava skupina lišaja, koji bez obzira na karakter silikatne stijene napadaju svaku голу površinu. To su pioniri svake vegetacije na silikatnim stijenama. Od njih su najčešći: *Rhizocarpon geographicum*, *Rh. concentricum*, *Rh. viridiatrum*, *Buellia spuria* i drugi. Naročito je značajna vrsta *Rhizocarpon geographicum*, jer naseljuje i najmanju silikatnu površinu, makar se i nalazila u prostranom vapnenačkom području. (Tako na pr. kremene kvрге na vapnenim stijenama u sjeverozapadnim crnogorskim planinama!)

U slijedu naseljavanja na ove pionire dolaze još neki koraši (*Lecanora cinerea*, *L. alpina*, *L. badia*, *Lecidea pantherina*, *L. athroocarpa* i dr.), a onda čitav niz lisnatih lišaja (*Parmelia conspersa*, *P. saxatilis*, *P. proluxa*, *P. stygia*), koji s podlogom imaju vrlo malo veze pa mogu da rastu i na kori ili na drvetu. Razumljivo je, da će i ovdje kod naseljavanja i izgrađivanja lišajskih zadruga odlučivati pored geografskog momenta još i mnogi drugi faktori, koje treba uvijek uzimati u obzir. Tako su granitne i gnajnsne stijene najviših planinskih područja obrasle gustim pokrovom lišajskih vrsta, čija je crna stieljka lisnatog ili grmastog oblika. Ovi lišaji ne dolaze nigdje izvan ovih područja niti na kakvoj drugoj podlozi. Naročito su u ovim biljnim zadrugama značajne vrste roda *Umbilicaria* pa onda neke visokoplaninske vrste rodova *Parmelia*, *Alectoria*, *Ramalina* i dr.

Iz svega ovoga mogli bismo izvesti zaključak, da se i lišaji, slično ostalom bilju, naseljuju na podlogama, u kojima dolaze do izražaja različite koncentracije jona. I kod lišaja su izvjesne skupine u svome rasprostranjenju manje više strogo vezane na podlogu određenog kemijskog sastava. Pored toga i više nego kod ostalog bilja ovdje je povezanost lišajskih oblika s podlogom i fizikalne, mehaničke prirode. U naseljavanju lišaja zbog toga je odlučna i tvrdoća podloge (fizikalna svojstva kamena), jer je lišaj u svome rastu više nego i jedna druga biljka vezan za supstrat velikim dijelom svoje površine.

Uzevši sve to u obzir mogli bismo lišaje u vezi sa podlogom podijeliti u dvije skupine: *kalcifilne* i *kalcifobne* lišaje, jer je kod njihovog naseljavanja nesumljivo odlučno prisustvo kalcija. Ne bismo se mogli složiti sa nazivom neutrofilni lišaji, pod kojim imenom uzimaju neki istraživači čitavu ovu kalcifobnu skupinu. Smatramo naprotiv ispravnijim podjelu ovih kalcifobnih u silicifilne i neutralne. Prvi su vezani strogo na anorgansku podlogu bez kalcija, drugi dolaze istina i na njoj, ali i na kori drveća. I unutar kalcifilnih lišaja možemo razlikovati neke manje skupine, koje su sad jače sad slabije ograničene na vapnene stijene.

Novija će istraživanja svih svojstava podloge (u prvom redu faktora pH) dati i ovdje pregledniju sliku rasporeda lišajske vegetacije prema karakteru podloge.

Važnija literatura:

- B a c h m a n n E.: Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. — Berichte d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. VIII, 1890.
- Der Thallus der Kalkflechten. — Wiss. Beilage zu d. Programm d. städt. Realschule zu Plauen, 1892.
- Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat. — Berichte d. Deut. Bot. Gesell. Bd. XXII, 1904.
- Zur Frage des Vorkommens von ölführenden Sphaeroidzellen bei Flechten. — Berichte d. Deut. Bot. Gesell. Bd. XXII, 1904.
- Die Rhizoidenzone granitbewohnender Flechten. — Jahrb. wissenschaft. Bot., Bd. 44, 1907.
- B r i s s o n d e L e n h a r r é e: Observations lichenologiques. Le substratum et les caractères spécifiques. — Extrait des Préliminaires des Lichens de Chateau-Thierry, 1880.

- Kušan F.: Flora i vegetacija lišaja sjeverozapadnih crnogorskih planina. — Prirodoslovna istraživanja Jugosl. Akad. Zagreb, sv. 18, 1953.
- Pregled lišajske vegetacije na vapnencima u Srednjoj Dalmaciji. — Acta Bot. inst. bot. univ. Zagreb, 1955.
- Lihenološka istraživanja Vardarske banovine. — Prirodosl. istraživanja Jugosl. Akad., sv. 20, 1956.
- Motyka J.: Die Pflanzenassotiationen des Tatragebirges, VI. Teil. Studien über epilithischen Flechtengesellschaften. — Bulletin de l'Académie Polon., 1926.
- Tobler F.: Biologie der Flechten, Berlin 1925.
- Weddell H. A.: Sur le rôle du substratum dans la distribution des Lichens saxicoles. — Comptes rendus des séances de l'Académie d. Sc., T. 76, 1875.
- Remarques complémentaires sur le rôle du substratum dans la distribution des Lichens saxicoles. — Ibidem, I. 80, 1875.
- Les substratum neutres. — Ibidem, I. 81, 1875.
- Zukal H.: Über das Vorkommen von Reservestoffbehältern bei Kalkflechten. — Bot. Zeit., 1886, No 45.

ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem die Abhängigkeit der Flechten von ihrer Unterlage, welche im Thallusbau, in der Entwicklung und in der Zusammensetzung der Flechtenvegetation zum Ausdrucke kommt, besonders hervorgehoben wurde, bespricht der Verfasser mit einigen Worten die wichtigsten Meinungen einzelner Forscher. Obwohl die Flechten in ihrer Ernährung fast unabhängig von der Unterlage zu sein scheinen, wechselt doch die Zusammensetzung und das Aussehen der Flechtenvegetation von einer Unterlage zur andern wesentlich ab. Man kann die Flechten in Bezug auf den Charakter der anorganischen Unterlage in mehr oder weniger streng umgrenzte Gruppen einteilen. Das haben auch einige Lichenologen schon durchgeführt. Der Verfasser fand als zutreffend jene Einteilung, welche die Anwesenheit von Ca als massgebend annimmt. Es gibt demnach calciphile und calciphobe Flechten, welche letztere wieder in siliciphile und neutrophile geteilt werden können.

Der Verfasser beschäftigt sich besonders eingehend mit der Flechtenvegetation auf Kalkfelsen, die durch eine Reihe von Flechtenformen gekennzeichnet ist. Solche Flechtenvegetation ist im Gebiete, wo der Verfasser seine lichenologischen Untersuchungen durchgeführt hat, die verbreitetste. Die Flechtenvegetation auf der kalkfreien Unterlage wird nur nebstbei erwähnt.