

JAN KORNAŚ

ZBIOROWISKA ROŚLIN ZARODNIKOWYCH I ICH KLASYFIKACJA ¹

Klasyfikacja zespołów, tak jak i wielu innych obiektów, oprócz znaczenia praktycznego, jakie może mieć np. dla gospodarki rolnej, jest ważna jeszcze i dlatego, że stanowi wyraz ogółu naszych wiadomości o zespołach oraz metodę ich poznawania.

(Sukaczew, 1926)

I. Wstęp

Gdy w latach dziesiątych i dwudziestych naszego stulecia powstawała nowoczesna socjologia roślin, głównym przedmiotem jej zainteresowań stały się zbiorowiska utworzone przez rośliny wyższe. Na nich to wypracowywano i doskonalono metodykę badawczą, na nich urabiano główne pojęcia fitosocjologiczne, terminologię i podstawy klasyfikacji. Ale już wówczas znaczna większość autorów podkreślała konieczność uwzględniania także i roślin zarodnikowych przy badaniu wszelkich zbiorowisk oraz realizowała ten postulat we własnych pracach. Toteż w najwcześniejszych nawet publikacjach przedstawiciele rozmaitych kierunków fitosocjologicznych znajdujemy na listach florystycznych zbiorowisk leśnych, łąkowych, wysokogórskich i i. obok roślin wyższych także niższe (zwłaszcza mszaki i porosty). W tym samym kierunku poszły również pierwsze prace polskie w omawianej dziedzinie (por. np. Szafer, Kulczyński, Pawłowski 1923).

Równocześnie jednak już w latach dwudziestych nową gałęzią botaniki zaczęli interesować się badacze roślin zarodnikowych, którzy przystąpili do wyróżniania i opisywania zbiorowisk złożonych z samych tylko mszaków (Allorge), porostów (Frey, Motyka, Hillitzer) i glonów (Schorler, Denis, Messikomer). Tak więc rozpoczyna się budowanie podstaw systemu zbiorowisk roślinnych równocześnie z dwóch stron: od strony zbiorowisk roślin wyższych, którymi zajmuje się większość badaczy, i od strony zbiorowisk roślin zarodnikowych, nad którymi pracują briologowie, lichnologowie i algologowie. W systematyce fitosocjologicznej zaznacza się niebezpieczna dwutorowość.

Tego rodzaju stan rzeczy doprowadzić musiał w końcu do niepożądanych wyników. Z jednej strony bowiem badano i opisywano płaty roślinności wyższej łącznie z towarzyszącymi jej kryptogamami, gdy tymczasem z drugiej strony przedmiotem badań stały się same tylko skupienia roślin niższych

¹ Referat wygłoszony na posiedzeniu Oddziału Krakowskiego Polskiego Towarzystwa Botanicznego w dniu 10. III. 1955.

w obrębie takich płatów, niezależnie od całości, w której skład wchodziły. W tym samym zbiorowisku roślinnym (np. leśnym) zaczęto wyróżniać równocześnie „makroasocjacje“ (np. cały drzewostan wraz z podszyciem, runem, naziemną warstwą mszaków i porostów itd.) i „mikroasocjacje“ (np. skupienia epifitycznych mszaków i porostów na pniach drzew, skupienia mszaków i grzybów na butwiejących kłodach itd.). W rezultacie w układzie systematycznym zespołów znalazły się jednostki, które są ze sobą zupełnie nieporównywalne, lub nawet — co gorsza — stanowią elementy składowe tej samej biocenozy (np. las i jego epifity).

Niektórzy autorzy posunęli się jeszcze dalej, uwzględniając w swych badaniach tylko pewne grupy roślin zarodnikowych i wyodrębniając je w sposób zupełnie dowolny z całości biocenozy. Zaczęto np. mówić o „zespołach“ wątrobowców dna lasu lub o „zespołach“ grzybów, rozkładających drewno i ściółkę leśną. Było to oczywiście podyktowane względami natury praktycznej: przed badaczem, usiłującym poznać pełną listę florystyczną jakiegokolwiek fitocenozy piętrzą się ogromne trudności, które zwłaszcza w odniesieniu do roślin niższych są często nie do przewyciężenia. A cóż dopiero mówić o zrozumieniu roli poszczególnych gatunków w płacie i wzajemnych związków między nimi! Jednakże dzielenie naturalnej całości, jaką jest płat roślinności, na elementy składowe i rozpatrywanie ich w oderwaniu od tej całości nie może nas zbliżyć do zrozumienia życia zespołów, którego poznanie jest przecież naczelnym zadaniem fitosocjologii.

Wydaje się więc, że zagadnienie wyróżniania i klasyfikacji zbiorowisk roślin niższych w pełni dojrzało do dyskusji. Jest to tym bardziej aktualne, że w ostatnich latach obserwujemy u nas wyraźne ożywienie na polu badań fizjograficznych nad kryptogamami. Celem niniejszego artykułu, który nie rości sobie bynajmniej pretensji do wyczerpania tego rozległego i trudnego tematu, jest zwrócenie uwagi na bardziej interesujące wyniki dotychczasowych prac nad zbiorowiskami roślin zarodnikowych oraz naszkicowanie, w oparciu o zaczerpnięte z nich przykłady, pewnych kwestii spornych o ogólniejszym znaczeniu. Ograniczono się przy tym wyłącznie do zbiorowisk lądowych. Na pierwszy plan wysunięto zagadnienia systematyczne, rozpatrywane tutaj zgodnie z koncepcjami i terminologią fitosocjologicznej szkoły szwajcarsko-francuskiej, która, jak to podkreśla Sławiński (1950), zdołała wypracować najbardziej logiczną i przejrzystą klasyfikację zbiorowisk roślinnych.

2. Stosunek zbiorowisk roślin niższych do zbiorowisk roślin wyższych

Badania socjologiczne nad roślinami zarodnikowymi są o wiele trudniejsze i uciążliwsze, niż badania nad roślinami kwiatowymi. Już samo wyszukiwanie, rozpoznawanie i zbieranie drobnych, niekiedy bardzo trudnych do

zidentyfikowania kryptogamów nastęrcza wiele kłopotów. Znacznie ważniejszą wszakże i bardziej zasadniczą trudnością jest konieczność każdorazowego określania, jaki jest stosunek pomiędzy badanym skupieniem roślin niższych a roślinnością wyższą, występującą w jego otoczeniu. Wydaje się, że główną przyczyną rozbieżności poglądów w dziedzinie socjologii kryptogamów i panującego tu do dziś pomieszania pojęć jest fakt, iż wielu badaczy przecho-
dziło nad tym pytaniem do porządku dziennego lub rozwiązywało je w sposób bardzo powierzchowny i najzupełniej dowolny, przyznając rangę samodzielnych zespołów wszystkim obserwowanym w przyrodzie dobrze zindywidualizowanym florystycznie skupieniom roślin zarodnikowych i badając je w konsekwencji tego w oderwaniu od otaczającej roślinności.

Tymczasem wydaje się, że sprawa nie przedstawia się bynajmniej prosto; zachodzić tu mogą następujące ewentualności (por. Ochsner 1954):

A) Rośliny niższe wchodzą wprost w skład roślinności wyższej, nie tworząc w jej obrębie wyraźnych własnych skupień (np. mszaki w wyleżysku tatrzańskim *Salicetum herbaceae* — por. Pawłowski, Sokołowski, Wallisch 1928); w płatach takich panować mogą bądź to rośliny wyższe (np. we wspomnianym *Salicetum herbaceae*), bądź rośliny niższe (np. w zespole źródeł wysokogórskich w Tatrach granitowych — *Cratoneureto-Cardaminetum Opizii* — por. Pawłowski, Sokołowski, Wallisch l. c.)¹.

B) Rośliny zarodnikowe tworzą własne ugrupowania, przestrzenie i ekologicznie oddzielone od roślinności wyższej. Ich wzajemny stosunek może być wówczas trojaki:

a) Skupienia kryptogamów są, obok skupień roślin wyższych, istotnym i stałym elementem składowym fitocenozy, związanym ściśle z całością i odgrywającym ważną rolę w jej budowie i życiu — w takim przypadku najlepiej jest mówić o synuzjach roślin zarodnikowych w zespole (por. Gams 1918, Sukaczew 1926, 1938, 1950, Braun-Blanquet 1951). Synuzje mogą być umieszczone jedne ponad drugimi jako tzw. warstwy roślinności albo też mogą występować obok siebie, przeplatając się wzajemnie.

b) Skupienia roślin zarodnikowych występują w obrębie wysoko uorganizowanych zbiorowisk roślin wyższych na pewnych szczególnych „mikrosiedliskach“ (np. w lesie na pniach drzew, butwiejących kłodach, odsłonięciach gleby mineralnej, kamieniach itp), tworząc ugrupowania do pewnego stopnia odrębne, nie należące wprost do

¹ Podkreślić należy, że nawet i w tym przypadku mamy do czynienia z pewnego rodzaju oddzieleniem roślin niższych od wyższych, które ma charakter przede wszystkim ekologiczny (zasadniczo odmienny sposób pobierania wody i soli mineralnych przez rośliny kwiatowe i mszaki), ale do pewnego stopnia także i przestrzenny (części podziemne — Szweykowski in litt.). Wydaje się jednak, że nie byłoby celowe używanie tutaj terminu „synuzje”, który winien być zarezerwowany tylko dla dobrze zarysowanych elementów przestrzennej struktury fitocenozy.

zbiorowiska roślin wyższych, lecz równocześnie pozostające pod bezpośrednim jego wpływem i w najściślejszej od niego zależności (edaficznej, klimatycznej itd.) Takie ugrupowania roślin zarodnikowych najlepiej jest określać nazwą zbiorowisk związanych (*abhängige Gesellschaften* — por. Braun-Blanquet 1951) i traktować jako kategorię pośrednią pomiędzy synuzjami a samodzielnyimi zespołami. Przykładem mogą tu być zbiorowiska epifitów nadrzewnych w naszych lasach.

c) Skupienia roślin zarodnikowych występują zupełnie niezależnie od roślinności wyższej, tworząc samodzielne zespoły (np. epilityczne zespoły porostów na skałach tatrzańskich) lub krótkotrwałe stadia sukcesyjne o nieustabilizowanym składzie florystycznym.

3. Synuzje roślin niższych w zespołach roślin wyższych

Najlepiej poznane są niewątpliwie naziemne synuzje mszaków i porostów, występujące w zespołach leśnych, naskalnych, murawowych i in. Badanie ich składu florystycznego nie napotyka większych trudności — wystarczają tutaj te same metody zdjęć fitosocjologicznych, jakie stosujemy do roślinności wyższej. W zbiorowiskach leśnych synuzje naziemne tworzą najniższą warstwę bądź to wykształconą bardzo wyraźnie, jak to jest np. w na-



Ryc. 1. Płat zespołu szczotliczy siwej (*Corynephorum canescentis*) w okolicy Rabsztyna w Jurze Krakowsko-wieluńskiej. Na pierwszym planie widoczne dwie synuzje: skupienia kęp szczotliczy i skupienia mszaków i porostów w lukach murawy.

szych borach szpilkowych z rzędu *Vaccinio-Piceetalia* (w zespole *Pineto-Vaccinietum myrtilli* — por. Medwecka-Kornaś 1952, Matuszkiewicz 1952 lub w zespole *Piceetum tatricum* — por. Medwecka-Kornaś 1955), bądź też słabo rozwiniętą, jak to obserwujemy z reguły w lasach liściastych z rzędu *Fagetalia* (por. Medwecka-Kornaś 1952, Matuszkiewicz 1952). W pierwszym przypadku naziemna pokrywa mchów odgrywa wybitną rolę



Ryc. 2. Synuzja kserotermicznych mszaków w lukach murawy *Koelerieto-Festucetum sulcatae* na zboczu wapiennym na Bielanych koło Krakowa. Panują wątrobowce plechowate: *Grimaldia fragrans*, *Riccia ciliata* i *R. sorocarpa*.

Fot. A. i J. Kornasiowie

w życiu fitocenozy, wpływając na stosunki wodne i powietrzne w glebie, przebieg procesów glebotwórczych, odnawianie się drzew i roślin runa itd., w drugim rola jej jest oczywiście nikła.

W zbiorowiskach muraw piaszkowych (ryc. 1), stepowych, naskalnych i wysokogórskich obserwujemy często, jak pomiędzy kępami traw i innych trwałych roślin kwiatowych pojawiają się na nagiej glebie skupienia mszaków i porostów. Tak jest np. w naskalnej facji kserotermicznego zespołu *Koelerieto-Festucetum sulcatae*, występującej w przełomie Wisły przez południowy kraniec Jury Krakowsko—Wieluńskiej: w lukach murawy rozwijają się tu zwarte darnie ciepłolubnych wątrobowców plechowatych (*Grimaldia fragrans*, *Fimbraria saccata*, *Riccia ciliata*, *R. sorocarpa* — ryc. 2) i mchów (por. Kornaś 1952). Wzajemny związek pomiędzy obiema synuzjami zespołu wyraża się w tym, że występują one z reguły razem; w toku sukcesji, w miarę po-

większania się zwarcia murawy, światłożadne mszaki powoli zanikają, ustępując miejsca roślinom kwiatowym.

Zróżnicowaniu płatów roślinności na synuzje tak w kierunku pionowym, jak i poziomym odpowiada zróżnicowanie siedliska na odrębne nisze ekologiczne, odznaczające się swoistymi właściwościami mikroklimatycznymi, glebowymi itd. Różnice klimatyczne pomiędzy poszczególnymi warstwami roślinności w lesie są już od dawna powszechnie znane. Podobne zmiany w temperaturze powietrza, jego wilgotności itd. można również stwierdzić w kierunku poziomym w obrębie płatów roślinności o niejednorodnej strukturze. Tak np. badania, które przeprowadziła Clausen (1952) w zbiorowiskach piaszkowych i wrzosowiskowych w Danii, wykazały, iż różnice w wilgotności powietrza, wywołane mikroreliefem, mogą tu być ogromne: np. na jednej i tej samej szkarpie stwierdzono tuż nad ziemią w małym zagłębieniu wilgotność względną 85%, gdy równocześnie o 5 cm. dalej, na nieznacznej wyniosłości, zanotowano już tylko 55%. Zgodnie z tym w zagłębieniu panował hygrofilny wątrobowiec *Nardia scalaris*, na wyniosłości kserofilna *Frullania tamarisci*.

Odrębność florystyczna i ekologiczna naziemnych synuzji roślin zarodnikowych skłania niektórych autorów do uważania ich za samodzielne zespoły. Jest to tym bardziej zrozumiałe, że minimalna powierzchnia, potrzebna do uchwycenia pełnej charakterystycznej kombinacji gatunków, jest w ugrupowaniach tego rodzaju z natury rzeczy bardzo niewielka (rzędu 1 do kilku dm^2), wielokrotnie mniejsza niż dla całego zespołu (zwykle rzędu 10—25 m^2). Wskutek tego badający rośliny zarodnikowe briolog czy lichenolog, operując tak małymi powierzchniami zdjęć, notuje za każdym razem podobną listę florystyczną kryptogamów, nie napotykając równocześnie na swych powierzchniach próbnych żadnych roślin kwiatowych lub też napotykając tylko przypadkowo coraz to inne ich gatunki. Tymczasem odpowiednie powiększenie badanego wycinka zbiorowiska wprowadza od razu rośliny kwiatowe jako elementy stałe do jego listy florystycznej.

Pogląd, wypowiadany przez Lipmaa (1935) i jego szkołę, uważający poszczególne warstwy roślinności leśnej, a więc i warstwę mchową, za samodzielne zespoły (*associations unistrates*), nie wytrzymuje zupełnie krytyki i dziś należy już do przebrzmiałych (por. Sukaczew 1950). Natomiast tendencje do wyodrębniania synuzji kryptogamów w zespołach roślin zielnych jako samodzielnych jednostek, trwają nadal. Tak np. Šmarda (1947) nie tylko opisuje (jako socjacje) i opatruje nazwami tego rodzaju skupienia mszaków w kserotermicznych zespołach naskalnych, lecz nawet zalicza je do odmiennych związków niż zespoły murawowe (tab. I). I to ujęcie nie wydaje się także uzasadnione, gdyż wspomniane synuzje tworzą wraz z przepłatającą się z nimi roślinnością kwiatową strukturalne i ekologiczne całości wyższego rzędu, które dopiero zasługują na rangę zespołów. Szereg autorów, jak Kal-

liola (1939), Braun-Blanquet (1951), Sukaczew (1950) i i., uważa wyróżnianie i opisywanie synuzji jako elementów strukturalnych fitocenozy za celowe i pożądane, lecz ostro przeciwstawia się traktowaniu ich w oderwaniu od zespołu, do którego należą. Zespół jest bowiem czymś więcej niż tylko sumą tworzących go synuzji; dlatego „badanie synuzji nie powinno przesłaniać nam głównego zadania, którym jest poznanie życia fitocenozy jako całości“

Tab. I. Klasyfikacja zbiorowisk mszaków w murawach kserotermicznych w Czechosłowacji (Š marda 1947).

- Związek 1. *Grimaldion fragrantis* — inicjalne zbiorowiska na glebach próchniczno-węglanowych, obfitujących w próchnicę
socjacja *Grimaldia fragrans*
- Związek 2. *Tortellion inclinatae* — inicjalne zbiorowiska na glebach próchniczno-węglanowych, wybitnie szkieletowych
socjacja *Tortella inclinata*
socjacja *Pleurochaete squarrosa*
- Związek 3. *Rhacomitrium canescentis* — zbiorowiska na glebach próchniczno-węglanowych, tworzące dalsze ogniwo sukcesyjne w rozwoju poprzednich związków
socjacja *Rhacomitrium canescens*
- Związek 4. *Polytrichion piliferi* — inicjalne zbiorowiska na szkieletowych glebach bezwapienych
socjacja *Polytrichum piliferum*

(Sukaczew l. c.). Odmienny pogląd reprezentuje Gams (1918, 1932) a także Du Rietz (1930), który stworzył zawyły system synuzji i skomplikowaną ich terminologię.

Synuzje organizmów roślinnych występujące w glebie (tzw. fitoedafon) są jeszcze bardzo słabo znane, mimo że rola ich w życiu zespołów jest niesłychanie doniosła (udział w krążeniu materii, w rozkładzie szczątków organicznych i uruchamianiu substancji mineralnych, wpływ na dynamikę procesów glebotwórczych itd.). Tłumaczy się to wielkimi trudnościami technicznymi badań nad florą glebową, koniecznością stosowania specjalnych, niejednokrotnie bardzo uciążliwych metod terenowych i laboratoryjnych (por. Klika, Novak, Gregor 1954) itd.

Stosunkowo najdostępniejsze do obserwacji są grzyby kapeluszowe, których grzybnie tkwią wprawdzie w glebie (zwłaszcza w jej warstwach próchnicznych), ale owocniki pojawiają się z reguły ponad powierzchnią ziemi. Metodę badania grzybów kapeluszowych w zespołach omówił ostatnio Huec̄k (1953 — por. także Höfler 1937, Leischner-Siska 1939). Ponieważ organizmy te oznaczamy wyłącznie po owocnikach, które pojawiają się w różnych porach roku, a na domiar złego są bardzo krótkotrwałe, jednorazowe zdjęcie fitosocjologiczne nie daje nam jeszcze pojęcia o składzie mikoflory jakiegoś płatu roślinnego. Konieczne jest tutaj zakładanie trwałych powierzchni obserwacyjnych, na których wielokrotnie w ciągu sezonu lub nawet przez kilka lat z rzędu notować trzeba wszystkie pojawiające się owocniki, z podaniem ich obfitości i towarzyskości. Dopiero sumaryczne zestawienie takich notowań daje pełny obraz występowania grzybów w badanym płacie.

Dzięki daleko posuniętej specjalizacji ekologicznej grzyby kapeluszowe są, jak się zdaje, bardzo czułymi wskaźnikami warunków siedliskowych i doskonałymi gatunkami charakterystycznymi dla zespołów. Ich ogromne bogactwo systematyczne sprawia przy tym, że nawet w zbiorowiskach słabo scharakteryzowanych pod względem roślinności wyższej występują bardzo wybitne różnice w składzie mikoflory. Tak np. Leischner-Siska (1939) zanotowała w płatach *Fagetum praealpinum* w ciągu dwóch tylko miesięcy letnich 150 gatunków grzybów, w tym 80 gatunków o stałości II lub wyższej, a w badanym przez Pirka (1944) zespole *Querceto-Carpinetum* dla dwóch podzespołów, *Qu.-C. corydaletosum* i *Qu.-C. stachyetosum*, znaleziono wśród grzybów z górą 30 gatunków wyróżniających.

Rozmieszczenie synuzji grzybów w pozornie jednolitych płatach zespołów leśnych bywa często bardzo nierównomierne: obok miejsc zupełnie „pustych” spotyka się tzw. „oazy grzybie”, w których pojawia się mnóstwo owocników, należących do najrozmaitszych gatunków. Zjawisko to, znane dobrze każdemu, kto obserwował grzyby kapeluszowe w czasie ich maksymalnego pojawu np. w naszych borach sosnowych lub karpaccich świerczynach, wiąże się prawdopodobnie z jakimiś subtelnymi różnicami siedliskowymi. Przyczyny jego nie są dotychczas należycie wyjaśnione (por. Leischner-Siska 1939, Hueck 1953).

Na szczególną uwagę zasługują grzyby symbiotyczne, wchodzące w skład mikorhizy. Ich występowanie w zespołach było przedmiotem licznych prac Dominika i jego uczniów (Dominik 1951, Dominik, Nespiak 1953, Dominik, Nespiak, Pachlewski 1954 a, b, Nespiak 1953, Truszkowska 1951, 1953), którzy po raz pierwszy wykazali ścisły związek pomiędzy charakterem zbiorowisk roślinnych a rozpowszechnianiem mikorhizy w ich obrębie. W zespołach pionierskich, zasiedlających świeże gleby mineralne, takich jak np. *Elymeto-Ammophiletum* na wydmach nadmorskich lub *Oxyrieto-Saxifragetum* i *Oxyrieto-Papaveretum* na piargach tatrzańskich, wszystkie gatunki lub przynajmniej ogromna ich większość, to rośliny autotroficzne, pozbawione mikorhizy; natomiast w zespołach o dojrzałej glebie i obficie nagromadzonej próchnicy, np. w tatrzańskich zaroślach kosówki (*Mughetum carpaticum*) i borach świerkowych (*Piceetum tatricum*) zdecydowaną przewagę mają gatunki grzybożywne (mikotroficzne).

Synuzje grzybów kapeluszowych bywają przez wielu autorów uważane za odrębne zespoły (Höffler 1938, Hueck 1953) lub zbiorowiska związane (Braun-Blanquet 1951). Pogląd ten nie wydaje się uzasadniony, gdyż odziera od siebie w sposób sztuczny elementy fitocenozy, które w przyrodzie połączone są ze sobą bardzo ścisłymi i wielorakimi więzami.

O różnicach, jakie zachodzą pomiędzy poszczególnymi zespołami roślin wyższych co do składu mikrofory glebowej, obejmującej niższe grzyby, bakterie, promieniowce, śluzowce, glony itd., wiemy dotychczas stosunkowo

niewiele. Bardzo poważną trudnością badawczą jest tutaj ogromne zróżnicowanie siedlisk glebowych na nisze ekologiczne: każdy poziom profilu glebowego a nawet rhizosfery każdego z gatunków roślin wyższych stwarzają nieco odmiennie warunki dla rozwoju mikroorganizmów (Sukaczew 1950). Przy nadzwyczaj drobnych wymiarach tych ostatnich i, co za tym idzie, małej objętości minimalnej ich trójwymiarowych synuzji, powoduje to zapewne bardzo skomplikowaną, mozaikową strukturę przestrzenną poszczególnych ugrupowań edafonu.

Istnienie różnic w składzie mikroflory glebowej stwierdzono zarówno pomiędzy jednostkami wyższego rzędu, takimi jak np. klasy zespołów, jak i pomiędzy zespołami a nawet jednostkami im podporządkowanymi. Przykładem pierwszego rodzaju mogą być dane Seiferta (1947), który wykazał, że na terenie Czechosłowacji w glebach lasów liściastych (z klasy *Querceto-Fagetea*) panują wśród bakterii rozkładających celulozę rozmaite gatunki z rodzaju *Cellfalcicula*, a w glebach borów szpilkowych (klasy *Vaccinio-Piceetea*) miejsce ich zajmują z reguły *Cytophaga Hutschinsoni* i *C. silvestris*. Przykład drugiego rodzaju podają Krzemieniewska i Badura (1954 a, b), którzy wykazali odmienny skład mikroflory ściółki i gleby w dwóch zbliżonych do siebie typach lasu liściastego (prawdopodobnie dwóch podzespołach zespołu *Querceto-Carpinetum*).

4. Zbiorowiska związane

Spośród zbiorowisk tej kategorii najdokładniej poznano skupienia epifitycznych mszaków i porostów (ryc. 3). Pionierskim pracom Hilitzera (1925), Motyki (1927) i Ochsnera (1928) oraz licznym późniejszym badaniom wielu innych autorów (por. np. piśmiennictwo podawane przez Duvigneauda 1942 i Barkmana 1954) zawdzięczamy interesujące i wyczerpujące dane o składzie florystycznym, strukturze, ekologii, rozmieszczeniu geograficznym i dynamice zbiorowisk nadrzewnych. Przy ich badaniu używano tych samych metod, co przy badaniu zbiorowisk naziemnych, tj. wykonywano na pniach drzew normalne zdjęcie fitosocjologiczne, oczywiście na odpowiednio niewielkiej powierzchni. Okazało się przy tym, że na jednym i tym samym drzewie zaznacza się wyraźne zróżnicowanie siedlisk: inne zbiorowiska sadowią się zazwyczaj u nasady pni, inne w wyższych ich częściach, a jeszcze inne w obrębie korony. Skład ich zależy również od wieku drzewa, przy czym możemy tu nierzadko obserwować bardzo interesujące szeregi sukcesyjne, rozpoczynające się od zbiorowisk o bardzo prymitywnej strukturze (jak np. skupienia porostów skorupiastych), a kończące się na zbiorowiskach wyżej uorganizowanych (jak skupienia mchów i okazałych porostów liściastych). Niezmiernie interesująco przedstawia się ekologia epifitów, a zwłaszcza ich gospodarka wodna, rozpatrywana na tle warunków mikro-

klimatycznych siedliska (Hilitzer 1925, Wiśniewski 1929, Ochsner 1934, 1935).

Zbiorowiska nadrzewne wykazują bardzo ścisłą zależność od zespołów roślin wyższych, w których obrębie występują i którym zawdzięczają nie tylko podłoże, lecz i odpowiedni klimat lokalny. Zdaniem Motyki (1927) „każdy typ lasu ma swój bogaty w gatunki zespół porostów nadrzewnych“, a „nawet to samo drzewo ma różną florę epifityczną, jeśli rośnie w różnych formacjach roślinnych“. Z poglądem tym zgadza się większość autorów. Wiśniewski (1929), który w swych badaniach białowieskich doszedł do



Ryc. 3. Zbiorowisko epifitów nadrzewnych na pniu jawora w zespole *Fagetum carpaticum allietosum* w rezerwacie im. Wł. Orkana w Gorcach.

Fot. A. i J. Kornasiowie

wręcz przeciwnych wniosków, stwierdzając, że zróżnicowanie zbiorowisk epifitycznych wiąże się tylko z gatunkami drzew (na drzewach liściastych zespół *Anomodon viticulosus* i *Leucodon sciuroides*, na drzewach szpilkowych i brzozie zespół *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* i *Orthodicranum montanum*), zdaje się być pod tym względem raczej odosobniony.

Przemawiałoby to za słuszością traktowania zbiorowisk nadrzewnych jako elementów składowych zespołu leśnego. Tymczasem wszyscy niemal badacze uważają skupienia epifitów za odrębne zespoły, nadają im własne nazwy i łączą w jednostki wyższej rangi np. związki, rzędy i klasy (tab. II). Badanie zbiorowisk nadrzewnych równocześnie z całą roślinnością leśną i uwzględnianie ich w każdym leśnym zdjęciu fitosocjologicznym ze względu

praktycznych nie wydaje się ani możliwe, ani nawet celowe. Nie pozostaje więc nic innego, jak oddzielne opracowywanie epifitów przez odpowiednich specjalistów, w ścisłym nawiązaniu do wyróżnionych uprzednio zespołów leśnych. Byłoby rzeczą bardzo pożądaną, by i przy charakteryzowaniu tych ostatnich także za każdym razem wymieniać zbiorowiska epifitów, jakie im towarzyszą.

Podobnie ma się także i z innymi skupieniami roślin zarodnikowych, występującymi w zespołach leśnych, np. na odsłonięciach gleby mineralnej, na kamieniach i niewielkich skałkach, na butwiejącym drewnie itp. (por. Hackiewicz-Dubowska 1936, Rejment-Grochowska 1950, Szweykowski 1953). Wydaje się, że wprowadzanie odrębnych nazw dla zbiorowisk

Tab. II. Klasyfikacja ważniejszych zbiorowisk epifitów nadrzewnych (według Motyki 1927, Ochsnera 1928 i Wiśniewskiego 1929).

- Związek 1. *Schizogonion cruenti* — nitrofilne zespoły nadrzewnych sinic i zielenic
Pleurococetum vulgaris (p. Ochsner 1928)
Schizogonietum cruenti (p. Ochsner 1928)
- Związek 2. *Graphidion scriptae* — zespoły skorupiastych porostów leśnych występujące na pniach drzew o gładkiej korze, głównie w buczynach
zespół *Graphis scripta* i *Pyrenula nitida* (p. Motyka 1927)
- Związek 3. *Xanthorion parietinae* — nitrofilne zespoły porostów liściastych, spotykane zarówno w lasach (z rzędu *Fagatelia*), jak i przy drogach i w osiedlach ludzkich
Physcietum virellae (p. Motyka 1927)
Physcietum pulverulentae (p. tamże)
Parmelietum tiliaceae (p. tamże)
Xanthorietum parietinae (p. tamże)
- Związek 4. *Usneion barbatae* — acidofilne i nitrofbne zespoły porostów krzaczastych, przywiązane do borów szpilkowych
zespół *Parmelia physodes* i *Parmeliopsides* (p. Motyka 1927)
- Związek 5. *Drepanion cupressiformis* — hygrofilne i cieniolubne zespoły epifitycznych mszaków
zespół *Anomodon viticulosus* i *Leucodon sciuroides* (p. Wiśniewski 1929)
zespół *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* i *Orthodicranum montanum* (p. tamże)
- Związek 6. *Lobarion pulmonariae* — wybitnie hygrofilne zespoły wielkich liściastych porostów nadrzewnych
Lobarietum pulmonariae (p. Ochsner 1928)

tego rodzaju, a może nawet i dalsza rozbudowa ich systemu poprzez łączenie zbiorowisk podobnych w jednostki wyższego rzędu, jest ze względów praktycznych celowe i użyteczne; przy czym wszakże specyficzny charakter tego rodzaju jednostek powinien znaleźć swój wyraz także i wodmiennej ich nomenklaturze. Wzorem może tu być postępowanie autorów anglo-amerykańskich, określających zbiorowiska epifitów nazwą „*associules*“ (Richards 1938) w przeciwieństwie do zespołów roślin wyższych (*associations*), lub autorów radzieckich (Bykow 1953), nadających im nazwę „mikrocenozy“. Natomiast droga, jaką poszli np. autorzy czechosłowaccy (por. Klika 1948), traktujący zbiorowiska związane, a nawet synuzje kryptogamów na równi z zespołami roślin wyższych i wyróżniający takie jednostki, jak np. *Azotobacterion* (związek zbiorowisk mikroorganizmów w glebach uprawnych) czy zgoła *Bacterion coli* (związek zbiorowisk saprofitycznych mikroorganizmów w przewodach pokarmowych kręgowców) budzić może poważne zastrzeżenia.

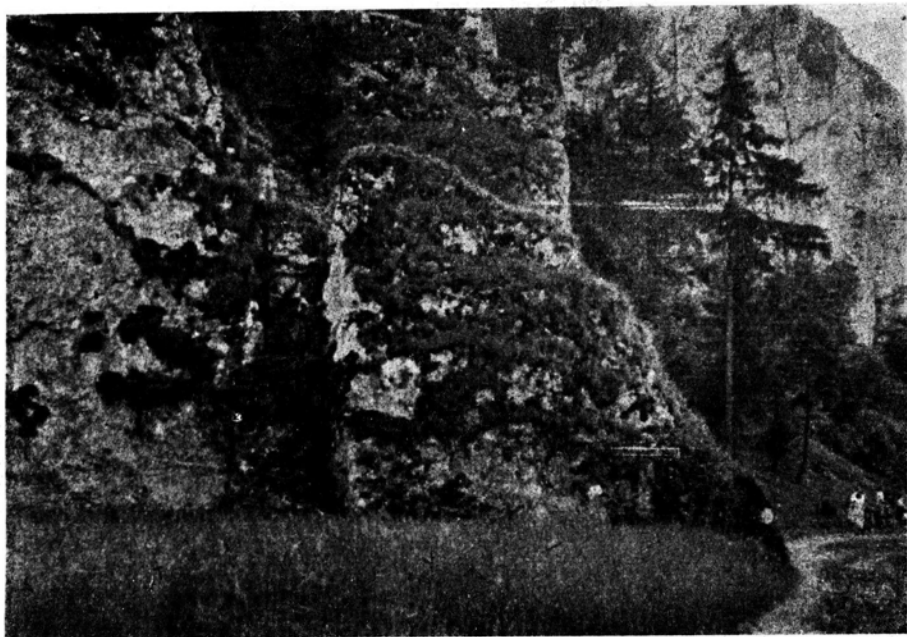
5. Samodzielne zespoły roślin zarodnikowych

W świetle naszych dotychczasowych rozważań mogłaby się nasunąć wątpliwość, czy w ogóle można mówić o zespołach roślin zarodnikowych. Wydaje się, że istnieją liczne zbiorowiska w pełni zasługujące na przyznanie im tej rangi. Wiele roślin niższych odznacza się nadzwyczaj skromnymi wymaganiami życiowymi i dzięki temu zajmować może miejsca, zupełnie niedostępne dla roślinności wyższej, bądź ze względów edaficznych (ściany skalne) bądź też klimatycznych (makroklimatycznych — obszary pustyń polarnych i wysokogórskich — lub mikroklimatycznych — niezupełnie ciemne jaskinie, wyżyska śnieżne w górach itp.). Tam, gdzie warunki siedliskowe trwale wykluczają możliwość osiedlenia się roślin wyższych, zespoły kryptogamów mogą mieć charakter zbiorowisk długotrwałych bądź to uwarunkowanych klimatem ogólnym (na dalekiej północy i w piętrze śnieżnym w górach), bądź też czynnikami lokalnymi (np. rzeźbą terenu — zbiorowiska naskalnych porostów). Tam gdzie z czasem osiedla się roślinność wyższa, rośliny zarodnikowe, niezdolne na skutek swych małych rozmiarów, powolnego wzrostu itd., do nawiązania z nią skutecznej walki konkurencyjnej, powoli ustępują. Ugrupowania ich mają wówczas charakter pionierskich, mniej lub więcej krótkotrwałych stadiów sukcesyjnych. I w jednym, i w drugim przypadku wydaje się rzeczą w pełni uzasadnioną nadawanie zbiorowiskom roślin zarodnikowych, o ile są dobrze zindywidualizowane pod względem florystycznym i ekologicznym, rangi zespołów i traktowanie ich jako jednostek zupełnie równorzędnych z zespołami roślin wyższych.

Przykładami zespołów długotrwałych, uwarunkowanych orograficznie, są zespoły naskalnych (epilitycznych) porostów, mszaków i glonów. Dzięki pionierskim studiom Motyki (1925, 1926), które zaliczają się do najwcześniejszych prac tego rodzaju w literaturze światowej, znamy wcale dokładnie epilityczne zespoły porostowe Tatr polskich. Niezwykle interesujące zjawisko walki o byt, która w tych prymitywnych asocjacjach wyraża się mechanicznym niszczeniem plech jednych gatunków przez inne, opisał Malinowski (1911*a, b*) Naskalne zbiorowiska mszaków w Sudetach badał ostatnio Szweykowski (1951, 1953); inne zespoły epilityczne czekają u nas dopiero na opracowanie. Przegląd systematyczny naskalnych (i innych) zbiorowisk mszaków i porostów, występujących na terenie Czechosłowacji, podał Šmarda (1947 — por. także Klika 1948); obszerne studium poświęcone ekologii i systematyce zespołów glonów epilitycznych w Alpach ogłosił Jaag (1945).

6. Zespoły roślin zarodnikowych w mozaice z zespołami roślin wyższych

Rozróżnianie synuzji, zbiorowisk związanych i samodzielnych zespołów roślin zarodnikowych nie jest bynajmniej łatwe: pomiędzy tymi trzema kategoriami istnieją wszelkie możliwe przejścia i typy pośrednie. Sprawa komplikuje się jeszcze bardziej przez to, że na siedliskach niejednorodnych pod względem ekologicznym spotykamy nierzadko mozaiki zespołów, tj. układy, w któ-



Ryc. 4. Mozaika zbiorowisk roślinnych na skałce wapiennej w Dolinie Będkowskiej (Jura Krakowska). „Nagą” skałę (jasne plamy) zajmują zbiorowiska epilitycznych porostów, na półkach skalnych murawa (*Festucetum pallentis*), w niej silnie wykształcona synuzja okazałych mchów poduszkowych (ciemne plamy).

Fot. W. Medwecki

rych dwa lub więcej zbiorowisk, zazwyczaj występujących samodzielnie, przenika się i zazębia wzajemnie, sprawiając wrażenie jednego zespołu, złożonego z rozmaitych synuzji. Przykładem może tu być roślinność skałek wapiennych Jury Krakowskiej (ryc. 4), gdzie na litej skale występują zespoły porostów skorupiastych, a na półkach i w szczelinach, w których nagromadziło się nieco gleby, rozwijają się zespoły mszaków i roślin wyższych. W takich przypadkach o przyznaniu jakiemuś zbiorowisku rangi zespołu decydować powinien fakt, czy spotyka się ono także poza obrębem mozaiki, czy też występuje wyłącznie lub przeważnie tylko w sprzężeniu z innym zespołem, a wówczas najlepiej uważać oba zbiorowiska sprzężone za synuzje.

7. Wnioski

Wyniki naszych rozważań dadzą się streścić w następujących punktach:

1) Istnieje wyraźna dwutorowość w wyróżnianiu zbiorowisk roślinnych: inne kryteria stosuje się do zespołów roślin wyższych, inne — do „zespołów” roślin niższych.

2) Zjawisko to odbija się szkodliwie na klasyfikacji zespołów: w obrębie systemu fitosocjologicznego znajdują się jednostki nieporównywalne ze sobą, niekiedy nawet takie, które są tylko elementami składowymi innych jednostek.

3) Takie sztuczne dzielenie fitocenoz na części i opisywanie ich w oderwaniu od tła nie może nas zbliżyć do zrozumienia życia zespołów.

4) Dlatego wydaje się rzeczą konieczną, by w przyszłych badaniach fitosocjologicznych nad roślinnością niższą ściśle odróżniano od siebie i traktowano odmiennie: a) synuzje, b) zbiorowiska związane, c) samodzielne zespoły roślin zarodnikowych.

5) Rozróżnienie to powinno znaleźć wyraz w nomenklaturze i systematyce zbiorowisk; nazwy zespołów winny być zarezerwowane tylko dla zbiorowisk ostatniej kategorii.

6) Opisywanie i badanie ekologiczne synuzji i zbiorowisk związanych jest celowe i pożądane, lecz tylko na tle zespołu jako całości.

LITERATURA

- Barkman J. J., 1954. Zur Kenntnis einiger *Usneion*-Assoziationen in Europa. *Vegetatio* **4**: 309—333.
- Braun-Blanquet J., 1951. *Pflanzensoziologie*. 631 str. Wien, Springer-Verlag.
- Bykow B. A., 1953. *Geobotanika*. Alma-Ata, Izd. AN Kazachs. SSR (cytowano za Jaroszenką 1953).
- Clausen E., 1952. Hepatics and humidity. *Dansk Bot. Ark.*, **15**, 1: 1—80.
- Dominik T., 1951. Badanie mikotrofizmu roślinności wydym nadmorskich i śródlądowych. *Acta Soc. Bot. Polon.* **21**: 125—164.
- Dominik T., Nespiak A., 1953. Badanie mikotrofizmu zespołów roślinnych krainy koso-drzewu w granitowych Tatrach. *Acta Soc. Bot. Polon.* **22**: 753—769.
- Dominik T., Nespiak A., Pachlewski R., 1954 a. Badanie mikotrofizmu roślinności zespołów na skałkach wapiennych w Tatrach. *Acta Soc. Bot. Polon.* **23**: 471—485.
- Dominik T., Nespiak A., Pachlewski R., 1954 b. Badanie mikotrofizmu zespołów roślinnych regla górnego w Tatrach. *Acta Soc. Bot. Polon.* **23**: 487—504.
- Du Rietz G. E., 1930. *Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage*. Abderhalden's Hanb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, **5**: 293—480.
- Duvigeaud P., 1942. Les associations épiphytiques de la Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **74**: 32—53.
- Gams H., 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. *Vjehrschr. Naturf. Ges. Zürich* **43**.
- Gams H., 1932. Bryo-cenology (Moss-societies) w Verdoorn F., *Manual of Bryology*.
- Hackiewicz-Dubowska M., 1936. Roślinność gnijących pni puszczy Białowieskiej. *Spraw. z Posiedzeń Tow. Nauk. Warszawsk.*, wyd. IV, **29**: 1—34.
- Herzog Th., 1926 *Geographie der Moose*. 440 str. Jena, G. Fischer.

- Hiltzer A., 1925. Étude sur la végétation épiphyte de la Bohême. Spisy vyd. Přírod. Fak. Karlovy Univ. **41**.
- Höfler K., 1937. Pilzsoziologie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **55**: 606—622.
- Hueck H. J., 1953. Myco-sociological methods of investigation. Vegetatio **4**: 84—101.
- Jaag O., 1945. Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im Schweizerischen Mittelland. Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz **9**.
- Jaroszenko P. D., 1953. Osnovy uczenia o rastitelnom pokrowie. 351 str. Moskwa, Geografizd.
- Kalliola R., 1939. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo **13**, n: o 2: 1—321.
- Klika J., 1948. Rostlinná sociologie. 380 str. Praha, Melantrich.
- Klika J., Novák V., Gregor A., 1954. Praktikum fytoecologie, ekologie, klimatologie a půdoznalství. 773 str. Praha Nakl. Č. S. Akad. Věd.
- Kornaš J., 1952. *Grimaldia fragrans* (Balb.) Corda, *Fimbriaria saccata* (Wahlb.) Nees i *Riccia Bischoffii* Hüb. w Jurze Krakowskiej. Mat. do Fizjogr. Kraju PAU, **30**: 1—16.
- Krzemienievska H., Badura L., 1954 a. Z badań nad mikroflorą lasu bukowego. Acta Soc. Bot. Polon. **23**: 545—597.
- Krzemienievska H., Badura L., 1954 b. Przyczynek do znajomości mikroorganizmów ściółki i gleby lasu bukowego. Acta Soc. Bot. Polon. **23**: 727—775.
- Lipmaa T., 1935. La méthode des associations unistrates et le système écologique des associations. Acta Inst. Hort. Bot. Univ. Tart. **4**: 1—7.
- Leischner-Siska E., 1939. Zur Soziologie und Ökologie der höheren Pilzvegetation in der Umgebung von Salzburg während des Maximalaspektes 1937. Beih. Bot. Centralbl. **59**, Abt. B: 359—429.
- Malinowski E., 1911 a. Sur la biologie et l'écologie des lichens épilitiques. Bull. Acad. Sc. Cracovie. Cl. Math.-Nat., B, 1911: 349—390.
- Malinowski E., 1911 b. Mozaika porostów naskalnych. Spraw. z Posiedzeń Tow. Nauk. Warszawsk., wyd. Mat.-Przyr., **4**: 394—400.
- Matuszkiewicz W., 1952. Zespoły leśne Białowieskiego Parku Narodowego. Ann. Univ. MCS Lublin, sect. C, suppl. **6**: 1—218.
- Medwecka-Kornaš A., 1952. Zespoły leśne Jury Krakowskiej. Ochrona Przyrody **20**: 133—236.
- Medwecka-Kornaš A., 1955. Zespoły leśne Gorców. Ochrona przyrody **23**: 1—110.
- Motyka J., 1925. Die Pflanzenassoziationem des Tatra-Gebirges II. Die epilithischen Assoziationen der nitrophilen Flechten in dem polnischen Teile der Westtatra. Bull. Acad. Polon. B 1924: 835—850.
- Motyka J., 1926. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. IV. Studien über epilithische Flechtengesellschaften. Bull. Acad. Polon. B, 1926; 189—227.
- Motyka J., 1927. Studia nad nadrzewnymi zespołami porostów w lasach okolic Grybowa jako przyczynek do znajomości typów lasów w Beskidach. Sylwan, r. 1927. 35 str.
- Nespiak A., 1953. Badania mikotrofizmu roślinności alpejskiej ponad granicą kosodrzewiny w granitowych Tatrach. Acta Soc. Bot. Polon. **21**: 97—125.
- Ochsner F., 1928. Studien über die Epiphyten-Vegetation der Schweiz. Jahrb. St.-Gall. Naturw. Ges. **63** (1927): 1—108.
- Ochsner F., 1934. Études sur quelques associations épiphytes du Languedoc. Rev. Bryol. et Lichenol. **7**: 74—104.
- Ochsner F., 1935. Ökologische Untersuchungen an Epiphytenstandorten. Ber. ü. d. Geobot. Forschungsinst. Rübél (1934): 69—80.
- Ochsner F., 1954. Die Bedeutung der Moose in alpinen Pflanzengesellschaften. Vegetatio **5—6**: 279—291.

- Pawłowski B., Sokołowski M., Wallisch K., 1928. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. VII. Die Pflanzenassoziationen und die Flora des Morskie Oko—Tales. Bull. Acad. Polon. (1927) suppl. 2: 205—272.
- Pirk W., 1944. Zur Soziologie der Pilze im *Querceto-Carpinetum*. Beilage z. 14 Rundbrief d. Zentralstelle f. Vegetationskartierung: 1—8 (powielane).
- Rejment-Grochowska I., 1950. Czynniki ekologiczne i rozmieszczenie geograficzne wątrobowców (*Hepaticae*) Beskidu Śląskiego. Wyd. Śląsk. PAU, Prace Biol. 2: 1—72.
- Richards P. W., 1938. The Bryophyte communities of a Killarney Oakwood. Ann. Bryol. 11.
- Seifert J., 1947. Celulosevé bakterie v pūdách lesních porostů. Sborn. ČS. Akad. Zeměd. 20: 213—221.
- Šmarda J., 1947. Mechová, a lišejníková společenstva ČSR. Čas. Zemsk. Mus. v Brně 31: 1—52.
- Sławiński W., 1950. Podstawy fitosocjologii. I—III. 337 str. Lublin, nakł. Uniw. MCS.
- Stankiewicz-Tyszkiewiczowa J., 1935. Badania nad występowaniem porostów nadrzewnych w lasach północno-wschodnich części Wyżyny Kielecko-Sandomierskiej. Planta Polon. 3: 1—119.
- Sukaczew W. N., 1926. Rastitielnye soobsczewstwa. (Wwiedienije w fitosocjologiju). 240 str. Leningrad-Moskwa, „Kniga“.
- Sukaczew W. N., 1938. Główniejszije poniatija iz uczenija o rastitielnom pokrowie. Rastitielnost' SSSR 1: 15—37.
- Sukaczew W. N., 1950. O niektórych osnownych woprosach fitocenologii. Probl. Botan. 1: 449—464.
- Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., 1923. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. I. Die Pflanzenassoziationen des Chochołowska-Tales. Bull. Acad. Polon. B, 1923: suppl., 1—66.
- Szweykowski J., 1951. Rozmieszczenie zbiorowisk mszaków w potokach Gór Stołowych. Prace Kom. Biol. Wydz. Mat.-Przyr. Pozn. Tow. Przyj. Nauk 13: 143—188.
- Szweykowski J., 1953. Mszaki Gór Stołowych. Cz. I. Wątrobowce (*Hepaticae*). Prace Kom. Biol. Wydz. Mat.-Przyr. Pozn. Tow. Przyj. Nauk 14: 240—374.
- Truszkowska W., 1951. Badania nad mikotrofizmem nizinnego zespołu łąkowego na Psim Polu pod Wrocławiem. Acta Soc. Bot. Polon. 21: 195—216.
- Truszkowska W., 1953. Mikotrofizm olesów Białowieskiego Parku Narodowego i Domaszyna pod Wrocławiem. Acta Soc. Bot. Polon. 22: 737—752.
- Wiśniewski T., 1929. Les associations des Muscinées (*Bryophyta*) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża. Bull. Acad. Polon. B (1929): 293—342.