

BOGUSŁAW MOLSKI

## MANGROWY\*

Leśne zespoły zwane mangrowami rozwijają się na błotnistych wybrzeżach mórz i oceanów tropikalnych. Deltę rzek, zatoki i zalewane wodami przyływów płaskie brzegi są szczególnie korzystnym miejscem ich rozwoju. Niewątpliwym czynnikiem ograniczającym rozwój tych zespołów roślinnych są niskie temperatury bądź to wody, bądź też powietrza. Drzewa wchodzące w skład tych zbiorowisk nie są wytrzymałe na mrozy, nie mają one też podobnych zbiorowisk w rejonach klimatu umiarkowanego, a nawet subtropikalnego. Główną przyczyną istnienia tych zbiorowisk jest wytrzymałość drzew i krzewów na duże stężenie soli w środowisku. Najbardziej rozwijają się namorzyny, gdy je chronią przed bezpośrednim uderzeniem fali, bądź to rafy koralowe, bądź też wyspy lub skały. Wielogatunkowe zarośla mangrowów z ich różnorodnymi systemami korzeniowymi (szczudłowatymi korzeniami *Rhizophora* i pneumatoforami innych gatunków) są doskonałą pułapką na spływające z lądu osady rzeczne (Fosberg, 1966). Nawarstwienie się osadów, szczególnie w ujściach rzek, może być bardzo szybkie. Często można to obserwować przez odkopywanie pni palm *Nipa*, które rozgałęziają swe liście tuż nad powierzchnią wody. W miarę, jak podnosi się poziom nagromadzonej gleby, pień rośnie na wysokość, aby stożek wzrostu mógł znajdować się na poziomym ziemi. Często można odkopać jedno- a nawet dwumetrowej długości pnie zagrzebane dolnymi częściami w glebie. Na tej podstawie sądzić można, że akumulacja osadów następuje nawet po kilka centymetrów rocznie.

### Występowanie mangrowów w epokach minionych

Jak wykazują znaleziska paleobotaniczne, zespoły roślinności zwane mangrowami w epokach minionych występowały znacznie dalej na północ (Krisztofiowicz, 1957). Należy zdawać sobie sprawę z tego, że liście gatunków mangrowców

\* Artykuł ten jest nieco przerobioną i znacznie skróconą częścią przewodnika ćwiczeń terenowych w delcie Nigru, opracowanego dla studentów botaniki i zoologii Uniwersytetu Nigeryjskiego w NSUKKA, w czasie pracy autora jako wykładowcy botaniki w tym uniwersytecie w latach 1964—1967.

są bardzo nietypowe (mając, ogólnie biorąc, typowy kształt laurolistny) dla charakterystyki tych specyficznych zespołów i po liściach niewiele da się zidentyfikować takich typów szaty roślinnej. Toteż dopiero znalezienie typowych siewek gatunków żyworodnych dostarczają niezbitych dowodów na minione zasięgi mangrowów. Dowodów takich dostarczają też rośliny towarzyszące mangrowom, choć często występujące niejako obok nich, w bardziej sukcesywnie zaawansowanych stadiach rozwojowych roślinności mangrowów. Do takich rodzajów należą: palma *Nipa* i paproć *Acrostichum*. To też na podstawie takich znalezisk stwierdzono, że mangrowy sięgały w eocenie i oligocenie w Ameryce Północnej aż do 37°N szerokości geograficznej, a w Europie i Azji Środkowej jeszcze dalej, bo aż do 50—51°N.

Z eocenu, a więc z przed 50 milionów lat, znajdowano w Europie roślinność mangrowów na Wołyniu, w południowo-zachodniej Ukrainie aż po Wołgę. Koło Kijowa znajdowano takich „świadków“ mangrowów, jak: *Rhizophora*, *Nipa Bruttinii* czy *Acrostichum (Chrysodium) Laureanum*. Mangrowy musiały się wtedy rozciągać wokół eoceńskiego morza śródziemnego.

W Europie, a przede wszystkim w Austrii i Włoszech, znajdowano przedstawicieli mangrowów również z oligocenu, a więc sprzed około 30 milionów lat (Krisztofowicz, 1957). Obecne występowanie mangrowów nie jest tak rozległe i w zasadzie ogranicza się do strefy tropikalnej.

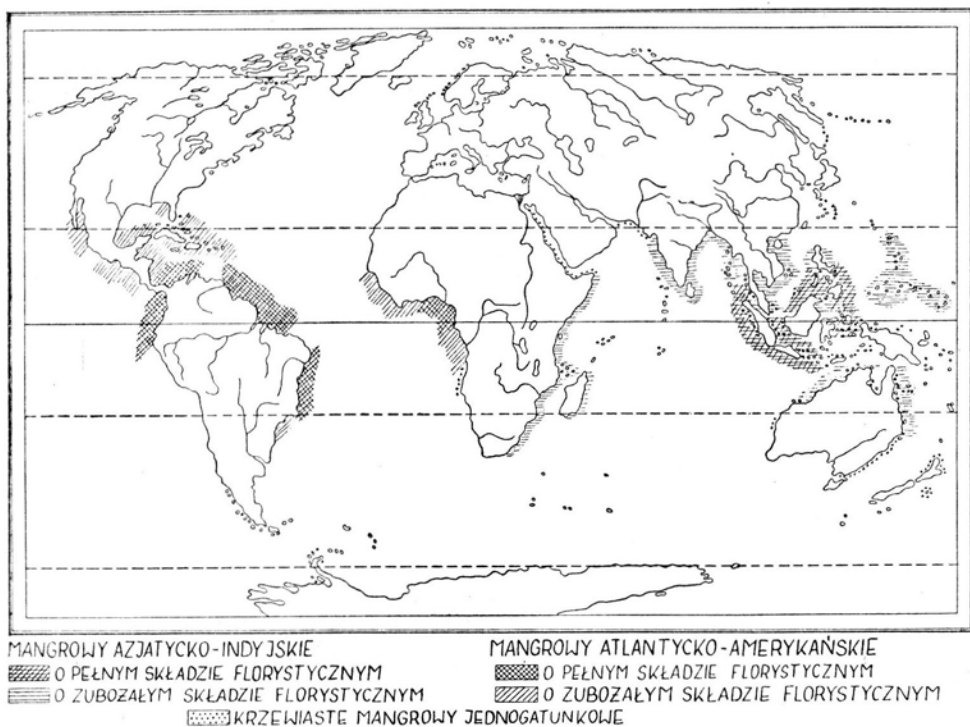
### Współczesne występowanie mangrowów

Zespoły leśne mangrowów, choć w zasadzie występują w strefie tropikalnej tam, gdzie panują odpowiednie warunki termiczne, wychodzą daleko poza zwrotniki, choć już wyraźnie ubożeją w gatunki. W zasadzie granicą występowania są 30—32 równoleżniki na północ i południe od równika. I tak graniczne stanowisko mangrowów to: na północy zatoka Akaba na północnym wybrzeżu Morza Czerwonego (30°N), Wyspy Bermudzkie (32°N), południowa Japonia (32°N). Na południu krańcowe stanowiska tych zespołów to: okolice Durban w Afryce Południowej (33°S), wybrzeże Australii (38°S), wybrzeże Nowej Zelandii oraz nawet wyspy Chatham na wschód od Nowej Zelandii (44°S). Występowanie mangrowów obrazuje ryc. 1.

Na środku Pacyfiku zespoły mangrowów jako takie znikają i miejsca normalnie zasiedlone przez mangrowy zajmuje takie drzewo, jak *Hibiscus tiliaceus*, które normalnie spotkać można w lesie parkowym lub zespołach graniczących z mangrowami (Richards, 1957).

### Ekologiczne warunki tworzenia się mangrowów

Mangrowowe lasy mają swoisty urok dla botanika, szczególnie obserwowane w trakcie opadania i podnoszenia poziomu wody, w trakcie przyptyków i odpływów. Raz widać tylko korony „pływające“ na powierzchni wody, to znowu szcu-



Ryc. 1. Mapa występowania mangrowów na świecie w czasach współczesnych, według Schmitthusena (1968), zmodyfikowana przez autora

dłowate pnie utrzymujące niezbyt gęste korony drzew na parę metrów nad błotnistym wybrzeżem.

Bardzo niekorzystne warunki życia sprawiają, że gatunkowo mangrowy są jednymi z najuboższych zespołów roślinnych. Pomimo ogromnego zasięgu geograficznego, również uderza ich duża jednolitość florystyczna i fizjognomiczna. W zasadzie wszystkie mangrowy można z grubsza podzielić na dwie grupy: związane z Atlantykiem i Pacyfikiem. Mangrowy Pacyfiku są jednak znacznie bogatsze florystycznie od tych samych zgrupowań roślinnych na Atlantyckich wybrzeżach. Dodać jednak warto, że na wybrzeżach związanych z obu oceanami występują w zasadzie te same rodzaje, różnią się jedynie gatunkami. Jedyne wyspy Fidżi i Tonga na Pacyfiku tym się charakteryzują, że występuje tu gatunek zarówno atlantyckich mangrowów (*Rhizophora mangle*), jak i mangrowów Pacyfiku (*Rhizophora mucronata*). Od obu typów mangrowów (atlantyckich i Oceanu Spokojnego) wyróżniają się nieco bardziej mangrowy australijskie.

Ilościowo różnice gatunkowe są jednak znaczne: od ponad kilkudziesięciu gatunków na Jawie, Nowej Gwinei czy na Filipinach, poprzez kilkanaście gatunków w Afryce Wschodniej czy Australii, do kilku zaledwie gatunków w Chinach, czy aż

do jedyne go gatunku *Rhizophora mucronata* czy *Avicennia* sp. występujących na krańcach zasięgu w Japonii czy Nowej Zelandii.

Lasy mangrowów rozwijają się szczególnie intensywnie na rozlewiskach rzek, deltach i zatokach zasłoniętych od bezpośredniego uderzenia fali sztormowej. W miejscach tych nanoszone w wyniku erozji lądu muł i piasek osadzają się na brzegach, ujściach rzek i strumyków, tworząc podmokłe mokradła zalewane systematycznie przyływami morza. Przyływy podmywają niesione rzekami osady, unosząc je i spłukując do morza. W miejscach takich zarośla mangrowów spełniają niezwykle doniosłą rolę. *Rhizophora* sp. zdolna jest bowiem rosnać na takim grząskim mule dzięki specjalnemu systemowi korzeniowemu i jest doskonale przystosowana do ciągłej zmiany periodycznej poziomu wody (ryc. 2). Korzenie mangrowów (*Rhizophora* sp.) wiążą ściśle muł, umożliwiając mu tworzenie z czasem stałego lądu. Systematycznie pokolenie po pokoleniu trwa inwazja tych drzew w głąb oceanu.



Ryc. 2. Ogólny widok lasu *Rhizophora racemosa* w czasie odpływu morza na wybrzeżu Afryki Zachodniej w delcie Nigru. Fot. B. Molski

### Przyływy i odpływy

Lasy mangrowowe związane są ściśle z terenami periodycznie zalewanymi przez ocean. W zasadzie wyróżnić można dwa rodzaje przyływów morskich, które mają decydujące znaczenie na kształtowanie się zespołów mangrowów. Jednym z nich są przyływy dobowe, znacznie niżej sięgające na wybrzeże i zalewające daną część

brzegu dwa razy na dobę (chodzi tu o dobę księżycową, która trwa 24 godziny i 50 minut). A więc część wybrzeża zalewana jest co każde 12 godzin i 25 minut. Drugi typ to przyplawy wielkie związane z miesięcznym cyklem ruchu Księżyca wokół Ziemi, które są znacznie większe od dobowych. Przyplaw wielki jest najwyższy, kiedy Księżyc znajdzie się na linii prostej z Ziemią i Słońcem (są to tak zwane przyplawy syzygijne) oraz najmniejszy, kiedy Księżyc znajdzie się z boku Ziemi (tak zwane przyplawy kwadraturowe). Jednakże najważniejsze jest to, że dwa razy na miesiąc (księżycowy — 28-dniowy) wybrzeże zalewane jest znacznie dalej (raz jednak nieco bliżej i raz na miesiąc nieco dalej).

Przyplawy dobowe i przyplawy wielkie, zwane też czasami w literaturze przyplawami miesięcznymi (miesiąc księżycowy 28-dniowy), powodują znaczne różnice w zasoleniu środowiska oraz decydują o warunkach rozwoju roślinności. Średnio biorąc, woda morska zawiera około 3,5% soli. Wody przybrzeżne, na skutek mniejszej lub większej ilości wody słodkiej, zawierają znacznie mniej soli. Jednakże w okresie bezdeszczowym wybrzeże morskie może być tak słone, jak słona jest woda morska zalewająca wybrzeże, a w czasie deszczowym zasolenie wybrzeża może spadać do 1/3 zasolenia wody morskiej.

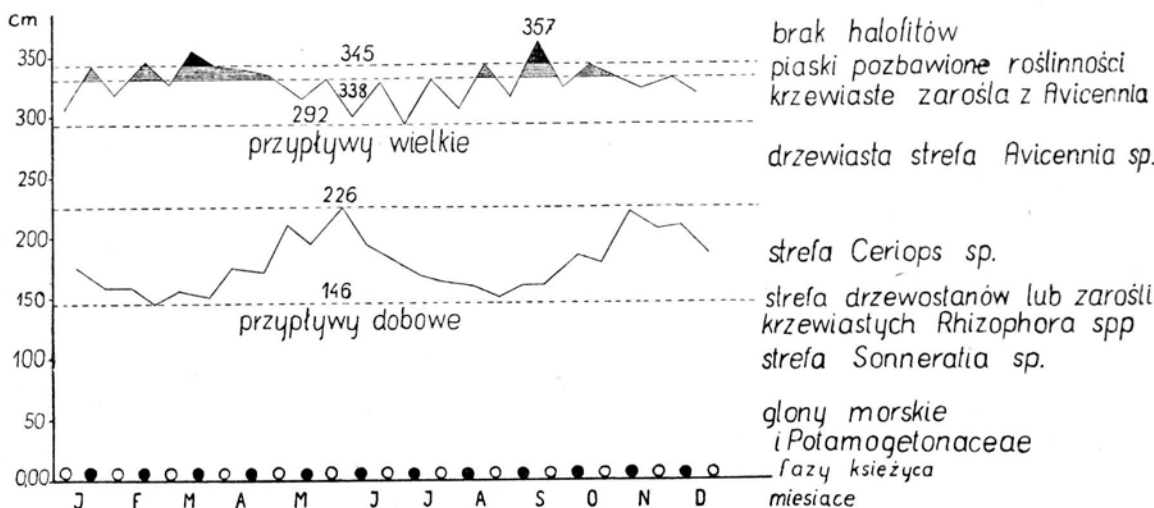
Jednakże zasolenie rejonów wybrzeża zalewanych tylko dwa razy na miesiąc jest znacznie wyższe niż zasolenie tych partii, które zalewane są dwa razy dziennie. Te ostatnie bowiem są stale nasiąknięte wodą morską, te zaś, które całymi dniami leżą odkryte, wysychają, co zwiększa znacznie zawartość soli w glebie. Zwiększenie zasolenia gleby w strefie zalewów wielkich może wynosić dwukrotną wielkość zasolenia przybrzeżnej wody morskiej.

Jeszcze większym zasoleniem charakteryzuje się strefa wybrzeża, która zalewana jest jedynie dwa razy do roku i to przez przeciąg niewielu dni, to jest w czasie największych przyplawów, związanych ze zrównaniem dnia z nocą. Wtedy koncentracja soli w kałużach wody po wyparowaniu częściowym może dochodzić do 60 atmosfer (dane dla Jamajki, wg Harrisa — Biol. Bull. 32, 202, 1917, cyt. za Walterem 1964, str. 179). Przy tak dużej koncentracji nie może egzystować prawie żadna roślinność i wytwarza się tam strefa gołej gleby.

### Podstawowe cechy mangrowów i ich strefowość

Mangrowy składają się w zasadzie z gatunków drzewiastych lub krzaczastych o typowych cechach halofitów, choć niektóre z nich mogą rozwijać się także w środowisku słodkowodnym. Ich słonoroślowy wygląd polega przede wszystkim na posiadaniu grubych szklitych na powierzchni liści o bardzo specyficznej budowie oraz możliwości gromadzenia w soku komórkowym dużych ilości soli, a nawet w niektórych przypadkach ich wydzielania na zewnątrz. Zasolenie środowiska odgrywa najistotniejszą rolę w strefowym zróżnicowaniu mangrowów. Różne gatunki mają nieco inne właściwości i to decyduje o ich możliwościach zasiedlania poszczególnych stref ekologicznych. Ryc. 3 obrazuje przykładowo, jak wiąże się strefowość

mangrowów z przyptywami i odpływami morza we Wschodniej Afryce w rejonie Tanga. Widać tu wyraźnie, że tam, gdzie wybrzeże jest zalewane jedynie raz lub najwyżej dwa razy na miesiąc w miesiącach od sierpnia do października oraz od stycznia do kwietnia, a przez resztę miesięcy (od maja do sierpnia i od listopada do stycznia) nie jest zalewane, brak jest halofitów typowych dla mangrowów, to jest powyżej 338 cm nad poziom morza. W strefie wybrzeża od 338 cm do około 226 cm nad



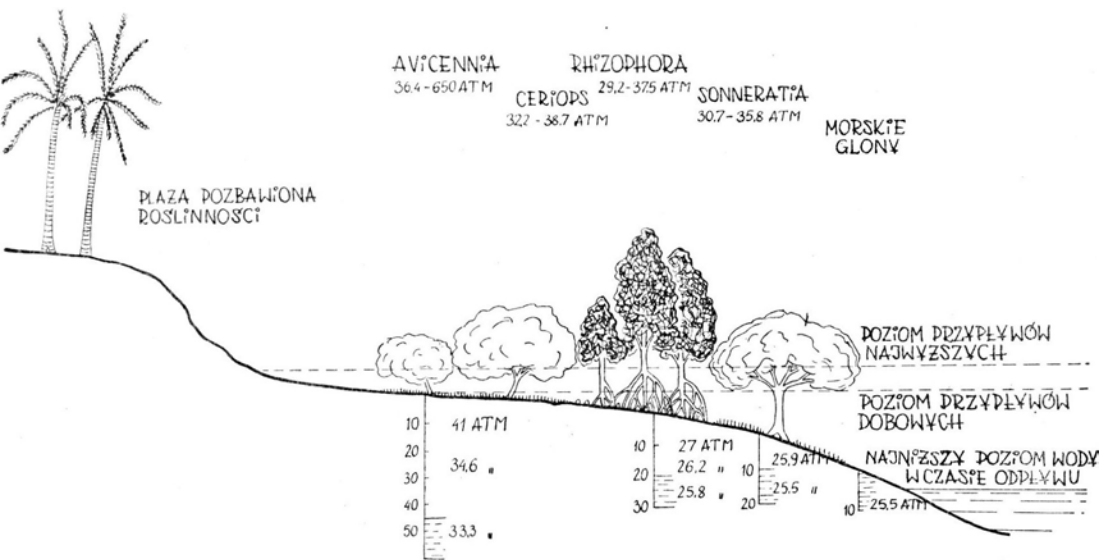
Ryc. 3. Schemat wykazujący roczne zmiany w wysokości przyptywów dobowych i wielkich dla Tanga we Wschodniej Afryce. Poziomy wybrzeża zalewane są dwa razy na dobę przez przyptywy dobowe, dochodzące od 145 cm do 226 cm oraz dwa razy na miesiąc od 292 cm do 357 cm, w zależności od pory roku. Z poziomiami zalewów wiąże się określone strefy mangrowów (wg Waltera, 1964)

poziom morza; to jest tam, gdzie ląd zalewany jest systematycznie dwa razy na miesiąc przez wielkie przyptywy i panuje tu dzięki temu duże zasolenie środowiska; rozwija się strefa z *Avicennia officinalis*. W strefie od około 226 cm do około 180 cm zalewanej w zasadzie dwa razy na dobę, ale jedynie przez kilka miesięcy w roku (w innych miesiącach — od stycznia do kwietnia i od lipca do września — nie jest systematycznie zalewana ta część wybrzeża) rozwija się inna roślinność z *Ceriops* sp. Od około 180 cm do 100 cm nad poziom morza rozwija się strefa z *Rhizophora mucronata*. Na wysokości około 100 cm nad poziom morza rozpościera się graniczna strefa dla tego rejonu mangrowów z *Sonneratia acida*. Poniżej 80 cm nie ma już drzew, gdyż zbyt krótko ziemia jest odkryta i jedynie glony i typowe rośliny wodne mogą się tutaj utrzymać wynoszone na brzeg przez wodę morską.

Strefowość ta jest typowa dla wybrzeży Wschodniej Afryki i nie oznacza takiego samego następstwa gatunków w innych rejonach świata. Również na układ stref lub brak niektórych z nich może mieć duży wpływ wiele czynników o bardzo lokalnym

charakterze, jak np. ilość opadów, niedosyt wilgotności w powietrzu, struktura gleby wybrzeży, poziom wody gruntowej, stromość wybrzeża, ilość rzek i strumieni i t. p. Im bardziej stopniowo i płasko schodzi wybrzeże do morza, tym bardziej typowa i wyraźna strefowość mangrowów.

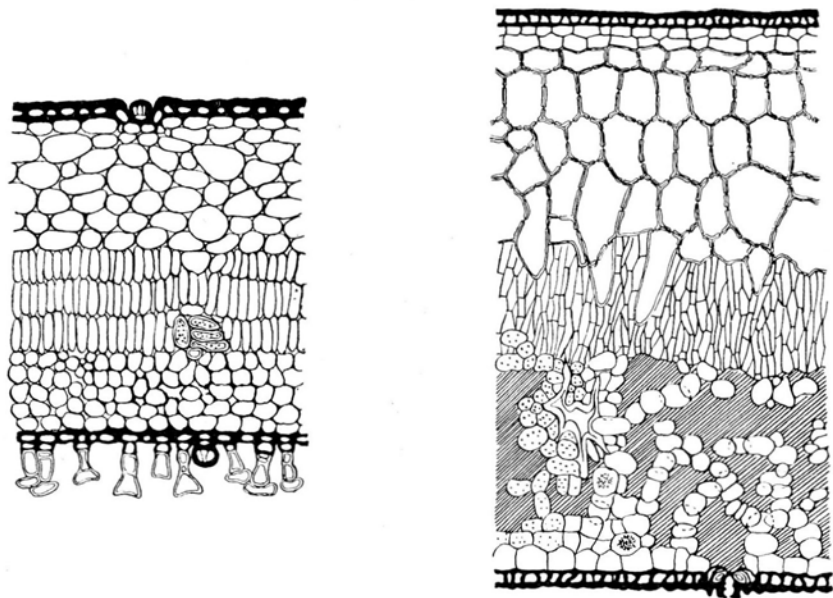
Walter (1964) opisuje charakterystyczne mangrowy Wschodniej Afryki w rejonie Tanga. Klimat tych okolic jest stosunkowo suchy, jak na warunki tropikalne. Średnie miesięczne wilgotności powietrza o godz. 14<sup>00</sup> wynoszą 68—78%, a parowanie wynosiło w gorące południe do 1 ml/godz., to jest tyle, ile wynosi w Środkowej Europie w gorące dni letnie. Wprawdzie parowanie w mangrowach jest o połowę niższe, ale i tak zwiększa to znacznie zasolenie roztworu glebowego. Badania zwiększenia zasolenia roztworu gleby mangrowów w miarę przesuwania się w głąb łądu ilustruje ryc. 4. O ile woda morska posiada tam wartość osmotyczną 24 atmosfer,



Ryc. 4. Schemat obrazujący zależność między ciśnieniem osmotycznym soku komórkowego niektórych gatunków tworzących strefy mangrowu oraz ciśnieniem osmotycznym roztworu glebowego na różnych głębokościach wybrzeża morskiego (wg Waltera, 1964)

to na powierzchni gleby w strefie *Avicennia marina* ciśnienie osmotyczne wzrosło już do ponad 40 atmosfer. Tymczasem, jak wykazały badania, wartości osmotyczne poszczególnych gatunków lasotwórczych mangrowów mają te wartości o kilka atmosfer większe, średnio o 8—9 atmosfer większe ciśnienie niż roztwór glebowy. Jedynie *Avicennia* może mieć nawet o 20 atmosfer większe ciśnienie osmotyczne od ciśnienia osmotycznego roztworu glebowego. Warto tu dodać, że drzewa leśne tropikalnego lasu wilgotnego również mają o tych kilka atmosfer większe ciśnienie osmotyczne liści od ciśnienia roztworu glebowego ich środowiska (ryc. 5).

Rozkład ciśnienia osmotycznego roztworu glebowego w różnych strefach mangrowców na skutek zasolenia wskazuje na przyczynę określonego rozkładu roślinności, która musi się dopasować do środowiska ekologicznego. Jedyne *Avicennia* znacznie przewyższa, bo aż do 20 atmosfer, ciśnienie osmotyczne podłoża, toteż dzięki temu ten gatunek wchodzi najdalej na północ, na tereny pozatropikalne, aż do zatoki Akaba. Warto też dodać, że wysokie ciśnienie osmotyczne roślin mangrowców spo-



Ryc. 5. Budowa anatomiczna liścia *Rhizophora mucronata* (z prawej strony) i *Avicennia marina* (z lewej strony). Pod skórką znajduje się wielowarstwowa hypoderma, tym grubsza im roślina rośnie w bardziej słonym środowisku. Dalej występują warstwy palisadowa i gąbczasta (wg Waltera, 1964)

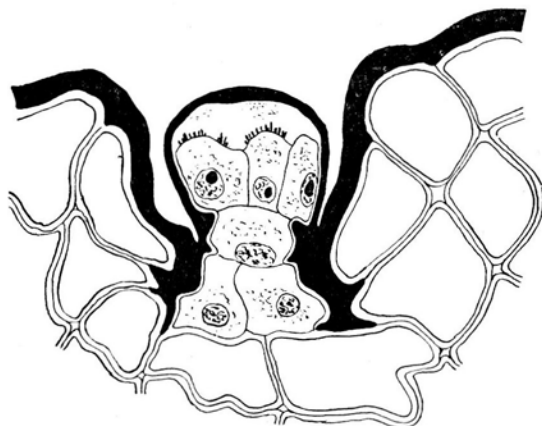
wodowane jest dużą zawartością związków chloru, które w soku komórkowym roślin występują w ilościach podobnych do stężenia w roztworze glebowym. Nadwyżka ciśnienia osmotycznego roślin nad ciśnienie roztworu spowodowana jest stężeniem przede wszystkim kwasów organicznych i cukrów, co daje te dodatkowe 8—9 atmosfer.

Liście gatunków występujących w zespołach mangrowców mają wyraźne cechy sukulentów. Mają zazwyczaj wielowarstwową skórkę z grubą kutikulą, komórki wodonośne oraz czasami włoski, chroniące przed nadmiernym wyparowaniem (ryc. 5). To też transpiracja u tych gatunków jest bardzo niewielka; jest jeszcze niższa niż u *Sedum maximum* i zawiera[ła] się w granicach 1,8—2,6 mg/gram wagi rośliny świeżej na minutę lub 6,1—8,8 mg/na  $\text{dcm}^2$  na minutę w warunkach ogólnej ewaporacji około 0,53—0,62 ml/godz. Jedyne *Avicennia* i *Loranthus* (na Lumnitzera) miały dwa razy taką transpirację, jak poprzednio wymienione gatunki, dorównując transpiracji *Sedum maximum*.



## Gospodarka solą

Jednakże nawet niewielka transpiracja wody powodowałaby zwiększanie się stężenia soli w liściach przy pobieraniu przez korzenie wody morskiej. Toteż niektóre gatunki przystosowały się do wydzielania soli na zewnątrz poprzez specjalnie do tego wykształcone gruczoły (ryc. 6). Umiejętna gospodarka solami jest podstawowym



Ryc. 6. Budowa anatomiczna gruczołu wydzielającego sól u *Avicennia marina* (wg Waltera, 1964)

problemem fizjologiczno-ekologicznym roślinności mangrowów. Niektóre gatunki są zdolne do wydzielania soli na zewnątrz, inne zaś radzą sobie i bez takiego mechanizmu. Gatunki *Avicennia*, *Aegoceras* czy *Aegialitis*, wydzielające sól, pokrywają swe liście kryształkami soli NaCl. Kryształki te w nocy pod wpływem otaczającej wilgoci rozpuszczają się na zewnątrz liści, lub też zmywa je deszcz.

Jak wykazały badania Scholandera, Hammela i Gareya (1962), w mangrowach australijskich wydzielanie soli przez gruczoły ma charakter periodyczny w trakcie dnia. Zazwyczaj najintensywniejsze jest w południe. Gdy liście jednak się zaciemni, wydzielanie ustaje. Stosując metodę powleczenia liścia warstwą oleju, można obserwować wydzielanie się kropla po kropli. Stężenie wydzielonych cieczy jest bardzo różne: u *Avicennia* wynosi 4,1%, u *Aegialitis* od 1,8 do 4,9%. Skład wydzielonych soli jest podobny jak w wodzie morskiej — 90% to NaCl, 4% — KCl, a stężenie wydzieliny jest mniej więcej dwukrotnie silniejsze niż stężenie wody morskiej. Ilość wydzielonych soli na dobę jest jednak niewielka — w ciągu 9 godzin, co odpowiada wydzielaniu w ciągu dnia — około 0,2—3,5 mg na 10 cm<sup>2</sup> powierzchni liścia. Korzenie więc już przy pobieraniu wody z gleby eliminują ogromne ilości soli, co potwierdzają zresztą badania stężenia roztworu przewodzonego w naczyniach roślin. Zawiera on zaledwie 0,2—0,5% związków chloru; ogólne ciśnienie osmotyczne tego roztworu jest jednak o 1—2 atmosfery wyższe na skutek innych związków.

U gatunków nie wydzielających soli na zewnątrz koncentracja soli w roztworze prowadzonym z korzeni do liści jest dziesięciokrotnie niższa niż w wodzie morskiej. Jednakże, aby komórki korzeni mogły pobierać prawie czystą wodę bez soli mineralnych, muszą zużywać do tego znaczne ilości energii uzyskiwanej w wyniku oddychania umożliwionego przez korzenie oddechowe.

### Korzenie oddechowe

Drzewa rosnące na terenach bagnistych w rejonach tropikalnych a więc i na mangrowach, tworzą bardzo charakterystyczne systemy korzeniowe, które łącznie tworzą coś na kształt splecionej maty, na której utrzymuje się cały zespół roślinny (ryc. 7). Każdy prawie gatunek ma nieco inny, jemu tylko właściwy sposób wytwa-



Ryc. 7. Odślonięte korzenie oddechowe *Laguncularia racemosa* na wybrzeżu Zachodniej Afryki w delcie Nigru. Fot. B. Molski

rzania korzeni. Mogą to być korzenie szcudłowate, wyrastające z dolnej lub nawet górnej części pnia lub gałęzi, zwieszające się podpory, które tuż przy ziemi rozgałęziają się wielokrotnie, tworząc tuż pod powierzchnią gleby coś na kształt szeroko rozgałęzionych stóp, na których opiera się całe drzewo. Mogą to też być wyrastające do góry kolana powyginane w przedziwne kształty z tym jednak, że korzeń biegnie to pod, to znów nad ziemią. Mogą to być bulwowe nabrzmienia wystające tuż nad powierzchnią ziemi, lub też sinusoidalnie powykrzywiane korzenie deskowate jak

ostre płaty wystające ponad powierzchnię ziemi. Niektóre gatunki wytwarzają zaś odgałęzienia, które rosną do góry tak, jak pędy, wystając jak piorunochrony spod powierzchni ziemi. Wszelkie te modyfikacje mają na celu umożliwienie dotarcia tlenu z powietrza do korzeni, znajdujących się w zalanej okresowo glebie pozbawionej dostępu powietrza.

Jedną z charakterystycznych cech drzew występujących w mangrowach jest wytwarzanie specjalnych korzeni oddechowych-pneumatofor. Korzenie oddechowe mają bardzo precyzyjnie zbudowane przetchlinki, które przepuszczają gazy, lecz nie przepuszczają wody. W czasie odpływu, gdy korzenie są nad poziomem wody, powietrze wraz z tlenem dostaje się do korzeni. Gdy natomiast nastąpi przypływ i poziom wody podniesie się, tkanki korzeni oddychają tlenem zawartym wewnątrz przestrzeni międzykomórkowych, na skutek czego zawartość tlenu spada poniżej 10%, zaś dwutlenek węgla wydzielony w procesie oddychania przekształca się w kwas węglowy i rozpuszczając się łatwo w wodzie, uwalnia się z wnętrza korzeni. Na skutek procesu zużywania tlenu i wydostawania się dwutlenku węgla na zewnątrz, wewnątrz przestrzeni międzykomórkowych korzeni powstaje podciśnienie, które przy odpływie powoduje silne wsysanie powietrza przez przetchlinki do wnętrza korzeni (Scholander i wsp., 1955).

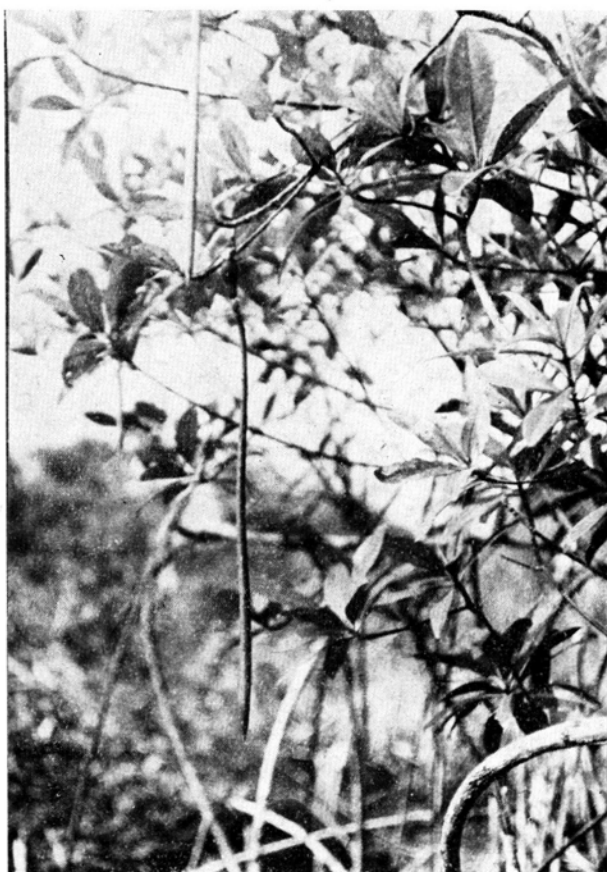
Warto dodać, że niektórzy autorzy (np. Troll i Dragendorff, 1931) tłumaczyli tworzenie się korzeni przybyszowych jako wynik procesu wykształcenia coraz to na wyższym poziomie, w miarę zamulania gleby, nowych korzeni chłonących substancje pokarmowe. Wytwarzanie jednakże takich korzeni również na nagich skałach raf koralowych przeczy takiemu wyjaśnieniu (Walter, 1964).

Niemniej jednak na pewno wytwarzanie coraz to nowych warstw korzeni w wyższych warstwach gleby w miarę zamulania mangrowu ma także duże znaczenie dla pobierania substancji pokarmowych w tych środowiskach.

### Żyworodność gatunków drzewiastych

Większość gatunków pionierskich w sukcesjach mangrowów jest żyworodna i młoda siewka już wyrosnięta, urywając się z drzewa macierzystego, wpada do wody. Rozwój siewki jest bardzo charakterystyczny (ryc. 8). U gatunków *Rhizophora*, *Bruguiera* czy *Ceriops* siewka jeszcze w owocu na drzewie zaczyna intensywnie rosnąć. Zarodek pobiera początkowo pokarm na drodze osmotycznej z owocu wiszącego na drzewie. Rozwijające się zarodki transpirują bardzo mało wody, wykazują dość niskie stężenie osmotyczne (13—18 atmosfer) oraz bardzo niewielkie ilości związków chloru (Walter i Steiner, 1936). Z drugiej zaś strony wiadomo, że rozwijający się zarodek nie ma bezpośredniego połączenia między naczyniami drzewa macierzystego oraz zarodka. A więc zarodek może się rozwijać jedynie na drodze osmotycznego pobierania substancji odżywczych i wody z bielma i owocu rośliny macierzystej. W transporcie substancji biorą udział specjalne komórki chłonne otaczające liście zarodka. Ciśnienie osmotyczne komórek owocni wynosi około 30 atmosfer,

liścienie zarodka mają już tylko ciśnienie około 24 atmosfer, a w samym hypokotylu zarodka spada do około 16 atmosfer (Kipp-Goller, 1939/40; Paunier, 1962). Zawartość związków chloru jest bardzo niewielka, ale za to jest tam duża zawartość cukrów. Komórki, znajdujące się w liścieniach i spełniające funkcję gruczołów chłon-



Ryc. 8. Wyrośnięte siewki *Rhizophora racemosa* tuż przed odpadnięciem z owocu na ziemię. Widać już oddzielanie się siewki od owocu oraz charakterystyczny kształt korzenia i hypokotylu. Fot. B. Mołski

nych substancji pokarmowych z rośliny macierzystej dla zarodka, bardzo intensywnie oddychają, a więc pobieranie wody i pokarmów ma zapewne charakter aktywnego transportu. Początkowo rozwija się jedynie hypokotyl zakończony korzeniem zarodkowym. Hypokotyl wychodzi na zewnątrz przez okienko zalążka, ścianę owocni i wydostając się na zewnątrz, staje się natychmiast zielony, dzięki czemu rozwijający się zarodek produkuje już własne substancje organiczne. Siewka, a ściślej mówiąc hypokotyl z korzeniem, bardzo silnie się rozrasta. U *Rhizophora mucronata* może dochodzić nawet do metra długości, u innych gatunków *Rhizophora*

czy u *Ceriops* nie przekracza on jednak nigdy 50 cm, u *Bruguiera gymnorrhiza* osiąga zaledwie 15—20 cm. Cała siewka utrzymywana jest tylko przez liścienie tkwiące nadal w owocni tą drogą zaopatrując siewkę przede wszystkim w wodę, gdyż w substancje organiczne zaopatrywać się już może sama siewka na drodze fotosyntezy. Jednakże po osiągnięciu maksymalnych dla danego gatunku rozmiarów, liścienie urywają się dzięki przerwaniu wiązek przewodzących łączących je z zarodkiem, a ściślej się wyrażając, z hypokotylem, i siewka pod własnym ciężarem urywa się z drzewa macierzystego. Po oderwaniu się liścieni, następuje szybki wzrost liści zarodkowych oraz stożek wzrostu rozpoczyna aktywne podziały komórek i wzrost pędu. Korzeń zarodkowy i hypokotyl mają bardzo ciekawy kształt. Samo zakończenie jest ostre i dość twarde, później rozszerza się dość szybko, osiągając na kilka centymetrów od końca korzenia największą grubość. Dalej hypokotyl się zwęża dość szybko. Dzięki takiemu kształtowi dolna część jest najcieńsza i ostro zakończona, a więc siewka ma „wagę w dole“. Spadając ostrym ciężkim końcem, wbija się w dno i dzięki odpowiednim kształtom łatwo się może utrzymać w pozycji stojącej w falującej wodzie. Jeśli natomiast woda zniesie siewki dalej, to i tak wagą swą zawsze zwisa w wodzie korzeniem do dołu i tym łatwiej się jej udaje „zakotwiczyć“ gdzieś w mule dna.

Kontakt z glebą powoduje rozwój korzeni bocznych. Jak wykazały badania, położone na ziemi siewki *Rhizophora* wypuszczają korzenie tylko od strony stykającej się z glebą. Rozwój korzeni bocznych jest taki, że natychmiast powoduje „powstanie“ do pozycji pionowej rozwijającej się siewki. Po rozwinięciu się korzeni szczudłowatych wyrastających z hypokotyłu, korzeń zarodkowy zamiera.

Siewki *Rhizophora mangle*, jak wykazały badania (Le Rue i Muzik, 1954), pomimo że hypokotyl z korzeniem może dochodzić do 46 cm długości, nie jest w stanie się zakorzenić, jeśli woda jest głębsza niż 20 cm. Nieznane są jednak przyczyny tego zjawiska, czy powodem jest uniemożliwiający zakorzenienie się ruch wody, czy też zbyt mała powierzchnia wystająca nad poziom wody nie jest w stanie dostarczyć odpowiedniej ilości powietrza do oddychania tkankom znajdującym się pod powierzchnią wody.

Siewki, po odłączeniu się od rośliny macierzystej i zakorzenieniu się w podłożu, bardzo szybko osiągają ciśnienie osmotyczne i zawartość związków chloru takie, jak i w roślinie macierzystej. Nie wykazują one jednak żadnych uderzających różnic odbiegających od normy w oddychaniu, co wykazały badania Chapmana (1962, 1966).

Zarodki *Avicennia* nie rozwijają się tak intensywnie na drzewie, w zasadzie pozostają w stanie uśpienia; nie charakteryzują się też żadnymi odchyleniami od wartości osmotycznej w roślinach macierzystych. Jednakże zarodki po dostaniu się na ziemię i częściowym rozwinięciu, zalane dłuższy czas wodą, mają zdolność oddychania śródcząsteczkowego. Doświadczenia wykazały (Chapman, 1966), że siewki *Avicennia marina* po zanurzeniu w wodzie wydają z siebie bąbelki, które wydostają się z nich przez kilka dni. Oddychanie śródcząsteczkowe bez dostępu powietrza

umożliwia utrzymanie się przy życiu rozwiniętym już nieco nasionom, czy też bardzo młodym siewkom, lecz energii tej nie wystarcza do normalnego wzrostu. To też siewki *Avicennia* nie giną zalane na kilka dni wodą, lecz też nie rozwijają się dalej. Dopiero ponowne otoczenie ich przez powietrze powoduje, że mogą dalej rosnać normalnie. Nie należy jednak zapominać, że podczas fotosyntezy może następować pewna akumulacja tlenu wewnątrz tkanek, który także może być wykorzystany do oddychania, co napewno ma miejsce podczas unoszenia się w wodzie skielkowanych owoców *Avicennia* w warunkach naturalnych.

### Produktywność mangrowów

Od szeregu lat jednym z najmodniejszych kierunków badań jest produktywność. To też badaniom takim poddano również mangrowy. Golley, Odum i Wilson (1962) zbadali produktywność lasu mangrowego w Porto Rico i doszli do wniosku, że las ten jest bardziej produktywny niż większość ekosystemów morskich czy lądowych. Jednakże nie dorównuje on pod względem przetwarzania energii słonecznej na substancję organiczną w procesie fotosyntezy takim zbiorowiskom, jak górski las wilgotny czy rafa koralowa.

### Wpływ opadów na wzrost mangrowów

Duży wpływ na występowanie i układ strefowy mangrowów mają opady atmosferyczne oraz ilość wody jaka dostaje się lądem z dalszych okolic na wybrzeże w postaci strumyków czy rzek. Często właśnie taki powierzchniowy spływ wody wyrównuje małe opady atmosferyczne, jak ma to właśnie miejsce w deltach rzek Rufiji i Zambezi we Wschodniej Afryce, gdzie pomimo niewielkich opadów atmosferycznych mangrowy rozwijają się w wysokie drzewostany.

Mangrowy występują na wybrzeżach morskich od rejonów wiecznie wilgotnych puszczy, to jest tropikalnego lasu wilgotnego, aż do pustyni w najbliższym otoczeniu, a więc od rejonów dużych opadów oraz dużej wilgotności powietrza do suchych rejonów, gdzie opady są małe a wyparowanie bardzo duże. Lecz jedynie w strefie wilgotnej dochodzą one do wysokich drzewostanów. W rejonach suchych, na przykład na wybrzeżach Morza Czerwonego, może utrzymać się jedynie najwytrzymalszy gatunek mangrowów — *Avicennia marina*. W Australii w rejonach, gdzie opady są około 4000 mm rocznie, występują wysokie gęste drzewostany mangrowów; tam, gdzie opady dochodzą do 2000 mm, drzewa dochodzą nadal do kilkunastu metrów wysokości. Lecz nie są one takie gęste i wśród drzew można znaleźć tu i ówdzie mniejsze lub większe polany. W tych rejonach też mangrowy mają wyraźne rozdzielenie na strefy gatunkowe i rodzajowe. Lecz w rejonach, gdzie nawet są duże opady (około 2000 mm rocznie), gdzie występuje wyraźna zimowa przerwa w deszczach, mangrowy ograniczają się do ujść rzek i rzeczek; taka sytuacja jest na przykład w Australii w rejonie Darwino. Najprawdopodobniej duże wyparowanie wody

w okresie bezdeszczowym, który trwa kilka miesięcy w roku, powoduje tak duże stężenie soli w glebie, że żadne rośliny mangrowów nie są w stanie ich wytrzymać i jedynie ujścia rzek łagodzą stężenie soli w okresie suchym.

W rejonach Australii, gdzie opady dochodzą do 1000 mm rocznie, maksymalne stężenie soli w roztworze glebowym i wodzie gruntowej może dochodzić do 10%. W takich rejonach znajdowano jeszcze *Avicennia marina*, przy stężeniu 9% soli, lecz dochodziła ona jedynie do kilkunastu centymetrów wysokości, najwyżej jednego metra. Podobną sytuację znaleźć można w Mozambiku.

Drzewostany *Ceriops* znajdowano tam, gdzie zasolenie nie przewyższa 6%. Zaś *Rhizophora mucronata* może znieść zasolenie 5,5% (Macnae, 1966), lecz ma wtedy bardzo pokraczny wygląd. Oczywiście na stężenie soli mają duży wpływ opady i przepuszczalność gleby. Te zaś z kolei wpływają zasadniczo na wzrost drzewostanów, a tym samym produktywność środowiska.

### Gleby mangrowów

Mangrowy występują zazwyczaj na terenach silnie zamulonych, lecz może się zdarzyć, że ten typ szaty roślinnej można spotkać również na czystych piaskach wydmowych lub też wprost żwirze utworzonym ze szczątków skruszonych skał raf koralowych. Autor tego opracowania widział takie przykłady zarówno na Florydzie w USA (na szczątkach raf koralowych), jak i na Wybrzeżu Afryki Zachodniej (na piaszczystych plażach). Macnae (1966) podaje przykłady kęp drzew *Sonneratia alba*, *Avicennia marina* i *Rhizophora stylosa*, występujących w zacisznych miejscach zatok na północnym wybrzeżu Australii wprost na piaszczystych plażach lub też szczątkach raf koralowych. Lecz gdy tylko kępy te się utrwala, natychmiast między nimi zaczyna się tworzyć warstwa ilastego mułu, pokrywając plażę warstwą około 30 cm grubości. W innych miejscach krzewy *Aegialitis annulata*, *Avicennia marina* i *Rhizophora stylosa* występują na szczątkach raf koralowych. Osadzające się muły w poważnym procencie są organicznego pochodzenia, przede wszystkim czymś w rodzaju humusu i szczątków związków wapnia (ze szczątków szkieletów zwierząt żyjących w tym środowisku przede wszystkim).

Oprócz tych dwóch frakcji składu gleby osadzają się tu nanoszone pyły i ily z głębi łądu bądź to jako nanoszone frakcje zmywanej gleby przez wody rzeczne, bądź też jako wynik powierzchniowej erozji najbliższych terenów łądowych zmywane w trakcie ulewnych deszczy. W glebie tej jest sporo węglanów wapnia w postaci bardzo drobnych osadów przenikających wszelkie szczeliny gleby. Nie mniej istotną funkcję spełniają tu skruszone szczątki muszli.

Proces nagromadzania gleb typowych dla mangrowów jest bardzo istotną cechą tych typów szaty roślinnej. Gleby te zazwyczaj mają zabarwienie niebieskawe typowe dla gleb aluwialnych, z odcieniem silnie brązowo-szarym na samej powierzchni. Wydaje też z siebie bardzo charakterystyczny zapach typowy dla rozkładających się organizmów wybrzeża morskiego.

Jeśli nawet ten muł jest bardzo miękki, to dzięki bardzo rozbudowanej sieci korzeni, które tworzą dobrze utrzymujące rusztowanie, można tam poruszać się po powierzchni bez trudu przy niskim stanie wody w czasie odpływów. Jeśli te warstwy tworzącego się mułu są cienkie i utworzone są na piaskach lub żwirze raf koralowych, to drzewostany nie osiągają dużych rozmiarów, zaś jeśli utworzone są na pokładach gleb macierzystych ilastych lub pylastych, to wtedy znajdujemy tam drzewostany dochodzące do 30 m wysokości.

Sieć tworzących się korzeni zamulona jest przez osady, na skutek czego nowe pokolenie tworzy swe korzenie już na wyższym poziomie i tak kolejno poziom mangrowu podnosi się aż do całkowitego wyniesienia terenu ponad poziom zalewania przez przy pływy. Jest to przyczyną bezpośrednią następstwa sukcesji różnych faz i stref mangrowu oraz jego stopniowe wchodzenie w głąb morza. Stopniowo gleba typowa dla mangrowu przekształca się w glebę lądową i jest opanowywana przez zespoły leśne typowe dla środowisk lądowych. Gleby te są bardzo bogate w rozkładające się stopniowo związki organiczne korzeni i pni drzew.

W procesie tym doniosłą rolę odgrywają licznie występujące tu bezkręgowce, szczególnie, kraby, które kopiąc norki i podziemne korytarze, zapewniają dostęp powietrza do głębszych warstw gleby i lepszy rozkład związków organicznych grzebanych w osadach.

Tak więc ostatecznie typ roślinności zwanej mangrowem należy uznać za typ pionierski, przejściowy w sukcesji, bez przerwy opanowujący nowe rejony morza, tworzący łąd stały i ustępujący miejsca innym typowo lądowym typom szaty roślinnej (Richards, 1957).

### Następstwo zespołów roślinnych

Strefowość gatunków oraz akumulacja gleby związane są z charakterystyczną sukcesją typów roślinności. Dla przykładu najlepiej będzie omówić sukcesję roślinności, jaką spotykamy na Florydzie. Niewielka ilość gatunków jaka tam występuje znacznie ułatwia zadanie. Teren Florydy został zbadany dokładnie przez Davisa (1940).

Na Florydzie mangrowy występują daleko na północ aż do południowej granicy występowania temperatury poniżej 0°C, która zabija rośliny rosnące w mangrowach. Tutaj na Florydzie tak, jak i w Zachodniej Afryce, występują wszystkie gatunki spotykane na wybrzeżach Atlantyku. Działają tu te same strefy ściśle skorelowane z przypliwami morskimi, charakterem podłoża, nasileniem erozji oraz zasoleniem gleby i wody. Sukcesja następuje od pierwszych roślin pionierskich rosnących w oceanie aż do ustalenia się całkowicie nie zalewanego łądu w postaci wyspy. W trakcie tej sukcesji można wyróżnić kilka kolejnych etapów charakteryzujących się określonym typem roślinności.

Pierwszymi pionierskimi roślinami są *Rhizophora mangle* rosnąca na prawie bez przerwy zanurzonym dnie morskim. Obok niej znaleźć można takie gatunki roślin,



jak: *Thalassia testudinum* i *Cymodocea manatorum*, a w niektórych miejscach także i trawę *Spartina alterniflora*. Wśród tych roślin można spotkać siewki *Avicennia* i *Laguncularia*. Skiełkowane owoce *Rhizophora* pływają tu i ówdzie w wodzie, zakorzeniając się na piaszczystych ławach czy mieliznach, a przede wszystkim na brzegach kęp zakorzenionych drzew *Rhizophora*. Jedynym warunkiem musi być taka głębokość wody, aby siewka mogła się zakorzenić. Zazwyczaj można znaleźć około dwudziestu-trzydziestu siewek *Rhizophora* na każdych 10 m<sup>2</sup> takiej strefy. Siewki szybko wyrastają, tworząc wokół siebie wiele korzeni szczudłowatych, które spełniają doniosłą rolę w utwierdzeniu podłoża oraz nagromadzeniu się gleby.

W miarę wzrostu drzew, które mogą osiągnąć wysokość około 10 metrów, nagromadza się coraz więcej gleby i tworzy się tak zwarty zespół roślin, że trzeba silnego huraganu lub sztormu, aby zniszczyć taką zwartą roślinność. Zatrzymują się tu oczywiście między korzeniami wszelkiego rodzaju substancje organiczne i piasek. Bądź to młode siewki *Rhizophora*, bądź też korzenie drzew starych wchodzą powoli w głąb oceanu.

Z drugiej zaś strony, na miejscach bardziej wyniosłych, gdzie występuje już bardziej utrwalony grunt dzięki działalności ochronnej *Rhizophora*, wchodzą inne gatunki roślin, a przede wszystkim *Avicennia*.

Drugą strefą roślinności, albo też następnym etapem sukcesji, jest zbiorowisko *Avicennia* ze słonoroślami. Tutaj teren jest zalewany systematycznie bądź też okresowo przez wielkie przyływy. Dominuje tu przede wszystkim *Avicennia nitida*, toteż las ten ma charakter niezwartego, otwartego drzewostanu, porośniętego na otwartych przestrzeniach krzewami słonorośli takich, jak: *Batis maritima* i *Salicornia perennis* oraz trawy spotykane na glebach słonych. Ten typ roślinności najlepiej jest rozwinięty na terenach zalewanych nieregularnie przez niektóre tylko przyływy. Jest to zupełnie inny typ od poprzedniego — tam *Rhizophora* tworzyła gęstsze ze spletanymi korzeniami szczudłowatymi na dole — tutaj rzadkie drzewa z pneumatoforami sterczącymi jak igły wokół pni drzew.

W miarę jak teren się podnosi, *Avicennia* zamiera, a wchodzi inna roślinność z *Conocarpus erectus* jako najbardziej typowym krzewem. Ten trzeci typ — strefa już półmangrowu i półładowa — jest z rzadka zalewana przyływami, a wśród krzewów spotkać można wiele gatunków roślinności spotykanej zarówno na słonych glebach Florydy, jak i w tutejszych zespołach lądowych.

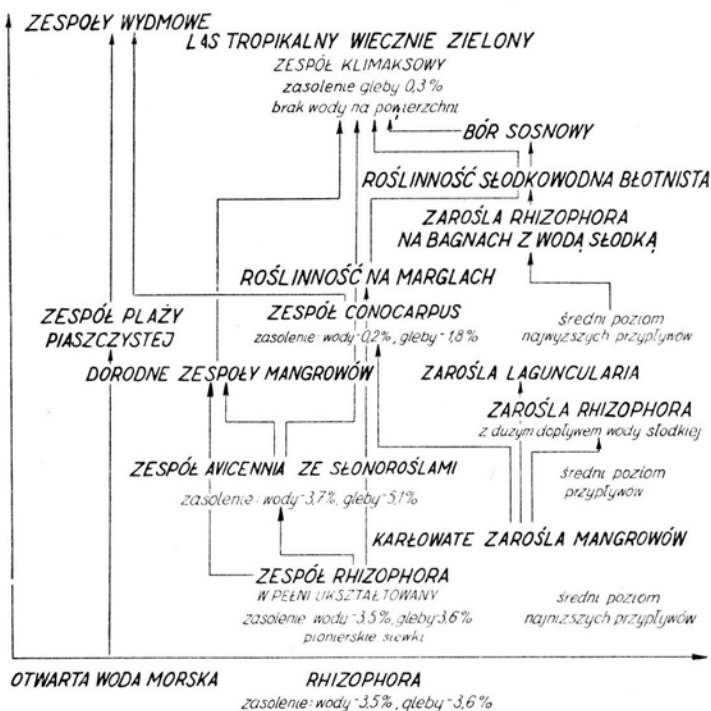
W wielu miejscach (choć nie wszędzie) na Florydzie wykopane odkrywki glebowe wskazują, że ten typ sukcesji wytworzył się na miejscu, gdzie kiedyś był las mangrowy z *Rhizophora*. Na wielu też miejscach wchodzi coraz więcej roślinności lądowej, bądź to piaszczystych wydm nadmorskich, bądź też wiecznie zielonego lasu tropikalnego, bądź też typowych dla Florydy lasów sosnowych z palmami.

W niektórych partiach wybrzeża Florydy rozwija się jednak typowy las mangrowy, który utrzymuje się przez dłuższy czas. Około 60% roślinności stanowi *Rhizophora*, a około 30% *Avicennia*. Oprócz tego występują tu także gatunki mangrowu, jak: *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus* i kilka gatunków roślin ląd-

dowych, palmy oraz paproć *Acrostichum aureum*. Lasy takie są systematycznie zalewane przez wysokie przyływy, a w czasie letniego okresu deszczowego zalewane są wodą słodką. Normalne przyływy tu nie dochodzą i nie ma tu wysokiej koncentracji soli w podłożu. Jest to dość trwały typ roślinności i nie wydaje się rozwijać dalej w następne typy już lądowe. Być może, że ten typ lasu należy traktować jak klimaks edaficzny lub fizjograficzny (Richards, 1957).

Zasolenie środowiska powoli wzrasta od morza w głąb poszczególnych stref, osiągając maksimum w strefie *Avicennia*, a następnie ponownie spada.

Kierunki zmian sukcesji oraz związane z tym zasolenie ilustruje ryc. 9.



Ryc. 9. Schematyczny obraz sukcesji roślinności mangrowej na Florydzie oraz zasolenie wody i gleby w poszczególnych typach roślinności (wg Davisa, 1940)

Poza Florydą, gdzie przeprowadzono dokładniejsze badania, zarówno strefowość, jak sukcesywność zespołów gatunków, jest dość podobna. W Porto Rico również występują te same strefy: pionierską jest *Rhizophora mangle*, za nią występuje strefa z *Avicennia* oraz dalej *Conocarpus*. W miejscach, gdzie wycięte są drzewa, paproć *Acrostichum aureum* wchodzi zwartymi płatami i to znacznie obficie niż ma to miejsce na Florydzie. Za strefą *Conocarpus* w Porto Rico przychodzą już sukcesje bagnistego lasu tropikalnego z *Pterocarpus officinalis*, który z kolei może z czasem przekształcić się w las mozofityczny.

Na Wyspach Karaibskich zespoły mangrowów zastępowane są następnie przez zarośla paproci *Acrostichum*, a te z kolei przez trawiaste zespoły *Paspalum* spp., *Kyllinga* itp.

W rejonie Oceanu Spokojnego mangrowy są bardziej bogate florystycznie, a tym samym bardziej złożone pod względem następstwa gatunków. Można tu wyróżnić pięć wyraźnych typów roślinności, jaka sukcesywnie następuje po sobie (Watson, 1928; Richards, 1957).

Na Półwyspie Malajskim pionierskim typem roślinności mangrowów jest *Avicennia* — *Sonneratia griffithii*. Tutaj nie *Rhizophora* lecz *Avicennia alba* i *Avicennia intermedia* są gatunkami pionierskimi, a na głębokich mulistych glebach z dużym zasobem substancji organicznych również *Sonneratia griffithii*. Drzewa te zakorzeniają się z siewek w miejscach, gdzie choć na chwilę gleba jest odsłaniana w czasie najbliższych przyływów. *Avicennia intermedia* występuje raczej na piaszczystych glebach, gdzie w czasie odpływu można bez zapadania przechodzić po wybrzeżu. *Avicennia alba* i *Sonneratia griffithii* występuje zaś na glebach mulastych. Miejsca opanowane przez *Avicennia*, a więc gliniato-piaszczyste, są natępnie opanowywane przez drzewostany *Bruguiera caryophylloides*, zaś w miejscach, gdzie rośnie *Sonneratia* jako zespół pionierski, tam wchodzi *Rhizophora mucronata*.

Drugą strefą, a jednocześnie etapem w sukcesji, jest las *Bruguiera caryophylloides*. Występuje on na wyższym poziomie, tworząc pas czystych drzewostanów, tuż za strefą *Avicennia* wzdłuż całego Półwyspu Malajskiego. Las ten jest zalewany jedynie na bardzo krótko w czasie wysokich przyływów. Ten typ występuje jedynie od strony morza; nie ma go w ujściach rzek, czy też na mieliznach.

Trzecim typem jest drzewostan typu *Rhizophora*. Występują tu dwa gatunki: *Rhizophora conjugata* i *Rhizophora mucronata*. Ten typ drzewostanu występuje tam, gdzie woda zalewa teren w czasie każdego zwykłego przyływu, a więc nieco niżej niż tereny zajęte przez *Bruguiera caryophylloides*. Na Półwyspie Malajskim ten typ drzewostanu zajmuje bardzo rozległe obszary i jest najczęściej spotykanym typem mangrowu. Zasadniczo występuje ten drzewostan na glebach ciemnych bogatych w humus z domieszką drobnego piasku. Te gatunki drzew są dość tolerancyjne na brak wilgotności i często można je spotkać daleko w głąb łądu. Jedyne drzewostany typu *Bruguiera gymnorhiza* mogą wchodzić głębiej w łąd niż typ *Rhizophora*. *Rhizophora mucronata* lubi większą wilgotność niż *Rh. conjugata*, dlatego też *Rh. mucronata* występuje raczej nad brzegami strumieni i zajmuje mniejszy obszar niż *Rh. conjugata*. W miejscach, gdzie jest znacznie suszej, jak na jakichś wzniesieniach, gdzie dochodzi woda jedynie najwyższych przyływów, rosną kępy paproci *Acrostichum aureum*. W drzewostanie można także spotkać miejscami drzewa *Bruguiera parviflora* i *Xylocarpus granatum*.

Następnym typem drzewostanu jest las *Bruguiera parviflora*. Na stanowiskach bardziej wilgotnych można spotkać czyste drzewostany. Jedni uważają, że ten typ drzewostanu następuje po *Rhizophora*, inni że ten typ wyprzedza drzewostany typu *Rhizophora*. Jednakże Richards (1957) uważa, że ten typ drzewostanu występuje

na miejscach, gdzie bardziej tolerancyjne na ocienienie i dłużej żyjące gatunki *Rhizophora* nie są w stanie ich opanować ze względu na nieodpowiednią głębokość wody podczas przyptywów do zakorzenienia się siewek, a więc miejsca zbyt głębokie lub zbyt płytkie. Niemniej jednak drzewostan ten często można spotkać na stanowiskach, gdzie występował drzewostan *Rhizophora*, na przykład na byłych zrębach.

Kolejnym i ostatnim już typem drzewostanu mangrowu na tym terenie jest typ *Bruguiera gymnorrhiza*. Jest to niewątpliwie już ostatni etap rozwoju mangrowu i po nim wchodzi już tylko lądowy las tropikalny. Drzewa *Bruguiera gymnorrhiza* są najdłużej żyjącymi i największymi okazami w rodzinie *Rhizophoraceae*. Początkowo okazy tego gatunku pojawiają się sporadycznie, pojedynczo. Lecz dzięki temu, że siewki tego gatunku są cienioznośne, może ona wchodzić w drzewostan *Rhizophora*, gdyż w tym drzewostanie cień jest tak duży, iż uniemożliwia rozwój siewek *Rhizophora*. Lecz siewki *Bruguiera gymnorrhiza* z kolei nie rozwijają się zbyt dobrze pod okapem drzewostanu własnego gatunku, więc wchodzi tu paproć *Acrostichum aureum*. Toteż poziom gleby systematycznie się podnosi, warstwy humusu narastają tak że z czasem nie dochodzi tu woda nawet najwyższych przyptywów. Teren jest stopniowo opanowywany przez takie gatunki, jak: *Xylocarpus moluccensis*, *Intsia bijuga*, *Ficus retusa*, *Daemonorops leptopus*, *Pandanus* spp. i wiele innych. Ostatecznie może się drzewostan ten przekształcić w zwyczajny wilgotny las tropikalny. Często jednak bywa wycięty i zamieniony na pola uprawne.

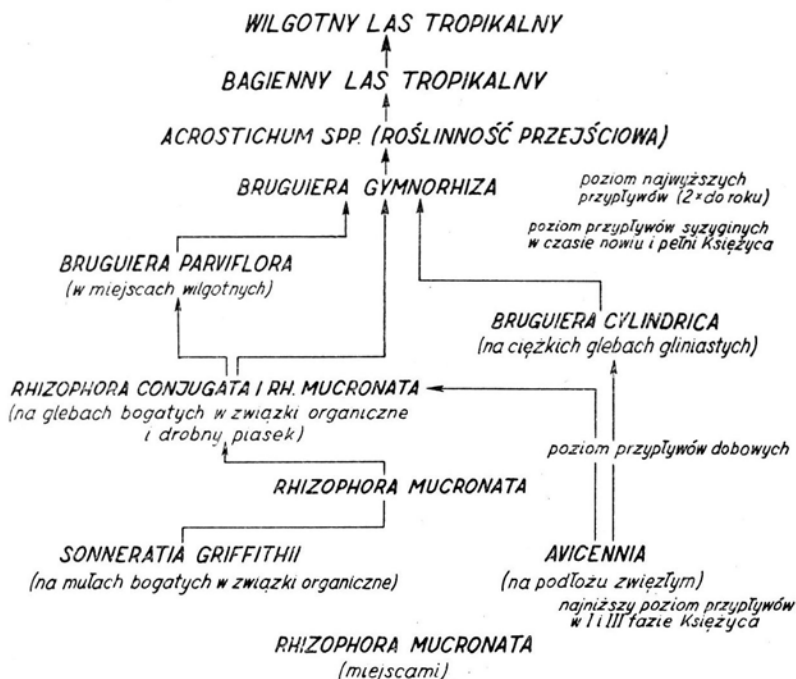
Tak więc sukcesje można przedstawić schematycznie (ryc. 10).

Na wybrzeżach Sumatry i Borneo typami pionierskimi są *Avicennia alba* i *Sonneratia alba*. Następnym typem roślinności w sukcesji są gatunki *Rhizophora*, *Bruguiera* i *Xylocarpus*. Wyżej wchodzi roślinność z *Nipa fruticans* i *Sonneratia acida*; w tej strefie jednak woda jest już słodko-słona, co nie przeszkadza występować tam gatunkom mangrowów takim, jak: *Bruguiera gymnorrhiza*, *Sonneratia acida*, no i *Nipa*, choć ta ostatnia właśnie takie wody lubi. Na wybrzeżach, gdzie nie ma Wilgotnego Lasu Tropikalnego, jak Wschodnia Afryka, mangrow przechodzi zazwyczaj w słonorośla jako zakończenie sukcesji mangrowów.

Na zakończenie opisana zostanie strefowość i sukcesja roślinności w mangrowach Zachodniej Afryki, a przede wszystkim w delcie Nigru. Mangrowy Afryki Zachodniej są pod względem swej struktury i składu gatunkowego podobne do innych mangrowów występujących w rejonie Atlantyku, aczkolwiek można tu zauważyć pewne cechy specyficzne dla tego rejonu. W zasadzie da się wydzielić tu wyraźne trzy strefy: najbardziej zewnętrzna w kierunku morza — strefa *Rhizophora*; następna złożona z *Avicennia-Paspalum* oraz najbardziej zewnętrzna w kierunku lądu strefa z *Acrostichum*. Strefa *Rhizophora* jest zalewana przez przyptywy dobowe dwa razy na dobę, strefa *Avicennia-Paspalum* znajduje się w zasięgu przyptywów wielkich i jest zalewana dwa razy na miesiąc. Ostatnia strefa z *Acrostichum* zalewana jest dwa razy do roku oraz w czasie podniesienia poziomu morza w czasie sztormów.

Strefa z *Rhizophora* składa się z trzech gatunków tego rodzaju i każdy z nich zajmuje oddzielne miejsce uwarunkowane ekologicznie wewnątrz tej strefy. Naj-

pospolitszym na Wybrzeżu Afryki Zachodniej gatunkiem jest *Rhizophora racemosa* i ten właśnie gatunek występuje tu jako pionierski, wchodząc najdalej w kierunku morza. Na dogodnych dla tego gatunku stanowiskach może on dochodzić do dużych rozmiarów — drzewa osiągają do 30 metrów wysokości i prawie pół metra średnicy (50 cm) tuż nad poziomem rozgałęzienia się korzeni szrudłowatych. Lecz



Ryc. 10. Schematyczny obraz sukcesji roślinności mangrowej na Półwyspie Malajskim w zależności od przyptywów morskich.

takie drzewostany można znaleźć jedynie w miejscach, gdzie znajdują się grube pokłady miękkiego mułu niedawno naniesionego przez spływające wody i bogate jeszcze w substancje odżywcze. Drzewostany takie rozwijają się jedynie na brzegach mangrowu. Wewnątrz tej strefy bowiem nowe siewki *Rhizophora racemosa*, wyrosłe na pokładach starych korzeni poprzednich pokoleń, nie rozwijają się tak bujnie, dochodząc zaledwie do niskiego (około 4—5 metrów) drzewostanu bardzo gęstego i trudnego do przebycia. Toteż wspaniałe drzewostany rozwijają się tylko na młodych glebach na obrzeżach, zaś w środku, na starych glebach, rosną niskie splecione korzeniami gąszcza.

Środek strefy *Rhizophora* zajmuje następny gatunek *Rhizophora harrisonii*. Nie konkuruje ona z *Rh. racemosa*, zajmując raczej bardzo wilgotne stanowiska i dość miękkie gleby wewnętrznego pasa strefy *Rhizophora*. Na wybrzeżu Afryki Zachodniej drzewa tego gatunku dochodzą do około 8—10 metrów wysokości.

Najbardziej zewnętrzną część w kierunku lądu, bardziej suchą i stabilną, zajmuje

trzeci gatunek — *Rhizophora mangle*. Na tutejszym wybrzeżu gatunek ten dochodzi zaledwie do około 5 metrów wysokości, krzewu, a nie tak, jak na Florydzie, gdzie dochodzi do rozmiarów dużych drzew. Być może, że i tutaj może on tworzyć większe drzewostany, lecz jak do tej pory nie zanotowano tego w literaturze naukowej.

Najprawdopodobniej takie rozmieszczenie tych trzech gatunków *Rhizophora* spowodowane jest ich różną tolerancją na stężenie soli w środowisku. *Rhizophora mangle* lubi raczej duże stężenie soli, toteż występuje tam, gdzie to stężenie jest największe. *Rhizophora racemosa* zaś ma bardzo małe wymagania na stężenie soli i dlatego też dobrze rośnie na obrzeżach mangrowów w deltach rzek i na tych odcinkach wybrzeża morskiego, gdzie zasolenie nie jest zbyt wysokie. W Afryce Zachodniej notowano wielokrotnie *Rhizophora racemosa* w środowisku, gdzie zasolenie jest minimalne (Savory, 1953; Keay, 1953).

*Rhizophora mangle*, mająca duże wymagania na obecność soli, w środowisku na Florydzie wchodzi daleko od brzegu, gdzie woda morska nie jest ciągle zaopatrywana w duże ilości wody słodkiej z wpadających do morza rzek. W deltach rzek Afryki Zachodniej sytuacja jest zupełnie inna; tutaj szczególnie w porze deszczowej mangrowy zalewane są wprost wodą słodką, toteż *Rhizophora mangle* trzyma się raczej miejsc wyższych, gdzie w porze deszczowej nie będą one zalewane wodą deszczową, a w czasie pory suchej zalewane będą systematycznie wodą morską wielkich przyływów, tak że koncentracja soli w tym okresie może być dość wysoka, nawet przekraczając stężenie wody morskiej. Być może z tego też powodu *Rhizophora mangle*, będąc ograniczona do wyższych miejsc, a przez to do gleb starych, dawniej już odłożonych, nie tworzy dużych drzew, a nawet na wybrzeżu Ameryki Południowej gatunek ten (*Rh. mangle*) na starych glebach także osiąga zaledwie rozmiary krzewów.

Za strefą *Rhizophora* zajmuje miejsce strefa następną z *Avicennia nitida* oraz trawą *Paspalum vaginatum*. Na wybrzeżu Zachodniej Afryki *Avicennia* nie osiąga wysokich rozmiarów, nawet w miejscach dobrze ustabilizowanego piasku wokół osiedli rybackich. Najwyżej dochodzi do około 30 cm średnicy pnia, lecz pień ten jest bardzo krótki. Wprawdzie podobno w rejonie wyspy Soden niedaleko ujścia rzeki Rio del Ray rośnie duży drzewostan, dochodzący do 30 m wysokości, lecz dla *Avicennia* na wybrzeżu Afryki Zachodniej jest to raczej rzadki wyjątek. Pnie drzew *Avicennia* otoczone są dookoła wystającymi korzeniami oddechowymi-pneumatoforami na pałec grubymi dochodzącymi do 15 cm długości. Krzewy *Avicennia* można też pospolicie znaleźć wokół portów w Afryce Zachodniej na rozległych bagniskach.

Obok *Avicennia nitida* i *Paspalum vaginatum* można bardzo często znaleźć *Laguncularia racemosa* na obrzeżach zaś takie gatunki, jak krzewy: *Conocarpus erectus* (*Combretaceae*), *Drepanacarpus lunatus* (*Papilionaceae*), *Delbergia ecastaphyllum* (*Papilionaceae*), czy też *Hibiscus tiliaceus* (*Malvaceae*) oraz rośliny zielne *Ipomoea pes-caprae* (*Convolvulaceae*), *Telanthera maritima* (*Alternanthera maritima*, *Amaranthaceae*).

Ostatnią trzecią strefą, która jest już przejściem do roślinności lądowej, stanowi paproć *Acrostichum aureum*. W tej strefie można też spotkać wiele palm, a przede wszystkim *Nipa fruticans*, *Phoenix reclinata*, *Cocos nucifera* czy *Podococcus Barteri* oraz *Pandanus candelabrum* (*Pandanaceae*).

Następnym etapem jest już bagnisty las tropikalny z takimi gatunkami, jak: *Symphonia globulifera*, osiągająca rozmiary do 30 metrów, z pięknie wykształconym pniem, którą od stycznia do marca rozpoznać można po dużych czerwonych kwiatach: *Alstonia Congensis*, *Mitragyna ciliata*, *Nauclea gilleti*, *Oxystigma mannii* czy *Cleistopholis petens*. Niektóre z gatunków spotykanych w tym typie lasu, jak np. *Uapaca*, wytwarzają obficie korzenie szczydłowate.

*Instytut Biologii Roślin SGGW w Warszawie*

*Pracownia Leśna Instytutu Rolnictwa i Leśnictwa Krajów Tropikalnych i Subtropikalnych WSR w Krakowie*

#### LITERATURA

- Chapman V. J., 1962. *Respiration studies of mangrove seedlings I and II*. Bull. Marine Sc. Gulf. Carvibb. 12, 137—167; 245—263.
- Chapman V. J., 1966. *Some factors involved in mangrove establishment*. Proceedings of the Bacca Symposium. UNESCO, 219—225.
- Davis J. H., 1940. *The ecology and geologic role of mangroves in Florida*. Carnegie Inst. Wash. 517; 303—412.
- Fosberg F. R., 1966. *Vegetation as a geological agent in tropical deltas*. Proceedings of the Dacca Symposium, UNESCO, 227—233.
- Golley F., Odum H. T., Wilson R. E., 1942. *The structure and metabolism of a Puerto Ricou red mangrove forest in May*. Ecology, vol. 33, No. 1, 9—18.
- Keay R. W. J., 1953. *Rhizophora in West Africa*. Kew Bull. 121—127.
- Kipp-Goller A., 1939—1940. *Ueber Bau und Entwicklung der viviparen Mangrovenkeimlinge*. Zschr. Bot. 35, 1—40.
- Kristofowicz A. N., 1957. *Paleobotanika*. 4 wyd. Leningrad, 650 str.
- Macnae N., 1966. *Mangroves in Eastern and Southern Australia*. Aust. J. Bot. vol. 14, 67—104.
- Paunier P. F., 1962. *Physiological study of vivipary in Rhizophora mangle*. Acta Cientifica Venerdana, Caracas, B (6), 184—197.
- Richards P. W., 1957. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, 450 str.
- Le Rue D. C., Muzik T. T., 1954. *Growth, regeneration and precocious rooting in Rhizophora mangle*. Pap. Mich. Acad. Sci, Arts and Lett, vol. 39, 9—29.
- Savory H. J., 1953. *A note on the Ecology of Rhizophora in Nigeria*, Kew Bull. No. 1, 121—128.
- Scholander P. F., van Dam L., Scholander S. J., 1955. *Gas exchange in the roots of mangroves*. Am. Jour. Bot. 42, 92—98.
- Scholander P. F., Hammel H. T., Garey W., 1962. *The salt balance in mangroves*. Plant Physiology, 37, 722—729.
- Troll W., Dragendorff O., 1931. *Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia Linn. t. und ihre biologische Bedeutung*. Planta, vol. 13, 311—473.
- Walter H., Steiner M., 1936. *Die Oekologie der Ostafrikanischen Mangroven*. Zschr. Bot. 30, 65—193.
- Walter H., 1964. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, str. 592.
- Watson J. G., 1928. *The mangrove swamps of the Malaya Peninsula*. Malay. For. Rec. 6, 275 str.