

JAN KORNAŚ

## GATUNKI ZASTĘPCZE I ICH TŁO EKOLOGICZNE W LASACH UMIARKOWANEJ EURAZJI I AMERYKI PÓŁNOCNEJ

### 1. Wstęp

Botanika, przyjeżdżającego z Europy do umiarkowanej Ameryki Północnej, a zwłaszcza jej wschodniej części, uderza wielkie podobieństwo flor leśnych obu kontynentów. Zaznacza się ono zarówno w borealnej<sup>1</sup> strefie lasów szpilkowych, jak i w nemoralnej strefie lasów liściastych, zrzucających liście na zimę, chociaż w każdej w nieco odmienny sposób. Opracowanie niniejsze przedstawia próbę analizy tego zjawiska z fitogeograficznego, historycznego i ewolucyjnego punktu widzenia. Rozpocząć ją trzeba od naszkicowania ogólnego tła ekologicznego, przy czym za punkt wyjścia najlepiej obrać stosunki środkowoeuropejskie jako szczególnie dobrze poznane.

### 2. Tło ekologiczne

W Europie Środkowej, a zwłaszcza w jej bardziej północnej części, występują obok siebie dwie ważne grupy zbiorowisk leśnych: acidofilne bory szpilkowe i sub-neutrofilne lasy liściaste. Pierwsze, ubogie w gatunki i ograniczone do siedlisk mniej lub bardziej oligotroficznymi, nawiązują wyraźnie do tajgi borealnej. Drugie, o składzie znacznie bogatszym, zajmują siedliska eutroficzne lub mezotroficzne, a optimum rozwoju osiągają w strefie nemoralnej. Fitosocjologowie środkowoeuropejscy od dawna podkreślali odrębność tych dwóch grup zbiorowisk leśnych, nadając im rangę bardzo wysokich jednostek syntaksonomicznych — klas (*Vaccinio-Piceetea* i *Quercu-Fagetea silvaticae* — por. np. Braun-Blanquet 1964: 135; Ellenberg 1963: 98, 315; Medwecka-Kornaś et al. 1966: 306, 308).

Różnice między obu klasami są zasadnicze. Dotyczą one m. in. układu warstwowego, panujących form życiowych i sezonowej rytmiki roślinności oraz wpływu

<sup>1</sup> Nomenklatura stref roślinności według Sjörsa (1963) i Waltera (1968: 47).

zbiorowiska na mikroklimat, zwłaszcza świetlny, i na procesy glebotwórcze. Bory szpilkowe mają strukturę prostszą: drzewostan ich bywa najczęściej jednowarstwowy, podszycie zwykle niewykształcone, runo złożone głównie z krzewinek, a przyziemna warstwa mszaków i porostów silnie rozwinięta. W lasach liściastych drzewostan składać się może z 2—3 warstw, podszycie bywa zwykle dość bogate, w runie dominują rośliny zielne, a mszaków i porostów brak lub są bardzo skąpe. Panujące w borach drzewa szpilkowe są zimozielone; w lasach liściastych dominują gatunki zrzucające liście na zimę. Skutkiem tego warunki świetlne są wewnątrz drzewostanów szpilkowych w ciągu całego roku stosunkowo wyrównane. Natomiast w lasach liściastych zaznaczają się dwa bardzo odmienne okresy fotoklimatyczne: jeden gdy drzewa są bezlistne, drugi przy ich pełnym ulistnieniu. Ze stosunkami świetlnymi harmonizuje roczna rytmika rozwoju runa. W borach szpilkowych aspekty sezonowe zaznaczają się słabo; szczególną rolę odgrywają tu — także w runie — rośliny zimozielone. W lasach liściastych obserwuje się bardzo wybitny aspekt wiosenny i letnią depresję w rozwoju runa. Przeważająca część występujących tu gatunków ma krótkie cykle rozwojowe — dotyczy to zwłaszcza licznych geofitów wiosennych. Roślinność borowa produkuje kwaśną ściółkę, dającą początek nienasyconej próchnicy typu *mor*; skutkiem tego w glebach borowych łatwo zachodzi proces bielnicowania. W lasach liściastych wytwarza się próchnica mniej więcej obojętna, nasycona, typu *mull*, co sprzyja procesowi brunatnienia.

Zbiorowiska leśne każdej z klas wykazują dalsze zróżnicowanie. W obrębie borów szpilkowych zaznaczają się zwłaszcza różnice pomiędzy sośninami, zajmującymi uboższe i suchsze gleby piaszczyste lub tworzącymi wcześniejsze stadia sukcesyjne, np. po pożarze, a świerczynami, mającymi z reguły charakter zbiorowisk bardziej wymagających i trwałych. Wśród lasów liściastych część ma również charakter trwałych zbiorowisk zonalnych; inne ograniczone są do siedlisk szczególnych, np. zalewowych (zbiorowiska łęgów nadrzecznych). Tam, gdzie bory szpilkowe i lasy liściaste występują obok siebie, spotyka się zbiorowiska mieszane, o pośrednim charakterze ekologicznym i pośrednim składzie gatunkowym. Wiele danych przemawia za tym, że jest to typ pochodny, powstały przez zmieszanie dwóch typów wyjściowych — szpilkowego i liściastego — i znacznie od nich młodszy.

Jeśli pominąć zbiorowiska mieszane, trzeba granicę florystyczną między borami szpilkowymi a lasami liściastymi uznać za bardzo wyraźną. Tylko nieliczne gatunki roślin posiadają tak szeroką amplitudę ekologiczną, że występować mogą zarówno w typowych borach, jak i typowych lasach liściastych. Nieznane są także pary bliskich gatunków zastępczych, z których jeden związany byłby z borami szpilkowymi, a drugi z lasami liściastymi. Dowodzi to, iż flory każdego z dwóch głównych typów środkowoeuropejskich zbiorowisk leśnych wywodzą się z innego źródła i — pomimo występowania w bezpośrednim sąsiedztwie — zachowały do dziś znaczną odrębność.

Analogiczne jak w środkowej i północnej Europie zróżnicowanie zbiorowisk leśnych stwierdzono na odpowiadających jej pod względem klimatycznym obszarach wschodniej części Ameryki Północnej (Dansereau 1959; Medwecka-Kornaś 1961; Grandtner 1966; Curtis 1959; Küchler 1964 i in.). Zbliżone stosunki

panują także — jak się wydaje — w Azji Wschodniej (Ławrenko i Soczawa 1956; Hou et al. 1956; Hara 1959; Suzuki 1966 i in.). Istniejące podobieństwa dotyczą przy tym zarówno dwóch głównych klas zbiorowisk leśnych — borów szpilkowych i lasów liściastych — jak i dalszego zróżnicowania w obrębie każdej z nich (tab. 1). Nie ograniczają się one bynajmniej do analogicznych warunków siedliska i postaci życiowych roślin, lecz wyrażają się również w składzie florystycznym. I te koneksje znalazły swój wyraz w ujęciach fitosocjologów: bory szpilkowe wszystkich części Holarktydy łączone bywają w jednostkę syntaksonomiczną najwyższej rangi (klasa *Vaccinio-Piceetea* sensu lato — Braun-Blanquet et al. 1939: 2; grupa klas *Vaccinio-Piceetea* — Braun-Blanquet 1959: 156), którą przeciwstawia się analogicznej jednostce, obejmującej holarktyczne lasy liściaste typu nemoralnego (grupa klas *Aceri-Fagetea* Suzuki 1966: 12). Por. także Knapp 1957: 30—32, 41—44, 55—56; 1959: 6—7, 17—18; 1965: 28 et seq., 78 et seq.; Medwecka-Kornaś 1961: 259; i in.

### 3. Tło historyczne

Godne uwagi różnice zaznaczają się w koneksjach fitogeograficznych dwóch głównych klas zespołów leśnych, występujących w Europie Środkowej. W borach szpilkowych przeważają gatunki północne (borealne w sensie Meusela et al. 1965: 16, K 255), o szerokich, często cyrkumpolarnych zasięgach (por. Hultén 1962, 1968). Nadaje to środkowoeuropejskim zbiorowiskom tej grupy uderzające podobieństwo do tajgi północnoeuropejskiej, syberyjskiej i północnoamerykańskiej. Lasy liściaste wykazują przewagę gatunków o zasięgach bardziej ograniczonych, południowych (boreomeridionalnych = „*temperat*” w sensie Meusela et al., l. c.), głównie europejskich. Zaznaczające się tutaj podobieństwo do analogicznych zbiorowisk wschodnioazjatyckich i północnoamerykańskich dotyczy bardzo niewielu gatunków; wyraźne powiązania istnieją dopiero na szczeblu ponadgatunkowym: sekcji i rodzajów.

Stosunki takie nietrudno wyjaśnić w świetle tego, co — dzięki danym paleobotanicznym — wiemy o historii rozwoju szaty leśnej Holarktydy w młodszym trzeciorzędzie i czwartorzędzie (por. np. Cain 1944: 266, 389; Szafer 1964: 197). Nie podlega już dziś wątpliwości, iż w paleogenie, a nawet jeszcze w miocenie istniała na półkuli północnej jednolita wokółbiegunowa strefa nemoralna, która — w miarę stopniowego oziębiania się klimatu — przemieszczała się w coraz niższe szerokości geograficzne. Tworzące ją lasy liściaste, zrzucające liście na zimę, zwane najczęściej arktyczno-trzeciorzędowymi lub holarktyczno-trzeciorzędowymi, miały skład bogatszy i bardziej wyrównany od współczesnego. Świadczy to o długotrwałej, swobodnej wymianie flor leśnych pomiędzy wszystkimi kontynentami Holarktydy. Wymownym jej dowodem jest np. obecność licznych gatunków, dziś wschodnioazjatyckich lub północnoamerykańskich, w pliocenских florach kopalnych Europy (por. np. Szafer 1946, 1947, 1954; Walter i Straka 1970: 96 et seq.). Dopiero generalny spadek temperatury i wynikła zeń katastrofa zlodowaceń plejstocenских

spowodowały ostateczne rozbitcie wokółbiegunowej strefy nemoralnej na trzy odzielone od siebie ostoje — wschodnioazjatycką, północnoamerykańską i europejsko-transkaukaską. Ich izolacja geograficzna doprowadzić musiała z czasem do wytworzenia się licznych serii gatunków zastępczych. Niestety, przy obecnym stanie naszych wiadomości nie da się jeszcze dokładniej ustalić momentu, w którym przerwała się wymiana flor pomiędzy poszczególnymi ostojami holarktycznej flory nemoralnej. Musimy więc na razie zadowolić się ogólnikowym stwierdzeniem, iż izolacja trwa tu co najmniej od pliocenu.

Mniej odległa w czasie, lecz znacznie słabiej zbadana, jest geneza borealnej strefy tajgi szpilkowej. W kwestii tej obracamy się ciągle jeszcze w kręgu hipotez; z nich najlepiej uzasadniona wydaje się koncepcja Tołmaczewa (1954). Zdaniem tego autora tajgowy typ roślinności formował się wcześniej, co najmniej od miocenu, w górach strefy umiarkowanej, otoczonych niżową roślinnością typu nemoralnego. Pierwotnej kolebki tajgi górskiej należałoby się wedle wszelkiego prawdopodobieństwa dopatrywać w przypacyficznych obszarach Azji Wschodniej i zachodniej Ameryki Północnej. Natomiast zonalna tajga niżowa byłaby znacznie młodszą; jej ekspansja łączyłaby się dopiero z górnopliocenijskim i plejstocenijskim oziębianiem się klimatu i wycofywaniem się roślinności nemoralnej ku południowi. Nie jest rzeczą jasną, czy w okresie maksymalnego zasięgu poszczególnych zlodowaceń plejstocenijskich leśna strefa borealna zachowywała swą ciągłość, czy też — jak postulują niektórzy autorzy — ulegała rozerwaniu na szereg oddzielnych ostoi. W każdym razie zjawiska izolacji geograficznej w jej obrębie są nie tylko o wiele słabiej zaznaczone, niż w strefie nemoralnej, lecz także o wiele młodziej, co najwyżej plejstocenijskiej, daty.

#### 4. Identyfikacja i zastępczość gatunków we florze borów szpilkowych

Z nakreślonym w poprzednim rozdziale biegiem historii rozwoju dwóch głównych typów umiarkowanej flory leśnej w Holarktydzie dobrze harmonizuje ich fitogeograficzny charakter. Prostszy i łatwiejszy do ustalenia jest on dla borów szpilkowych.

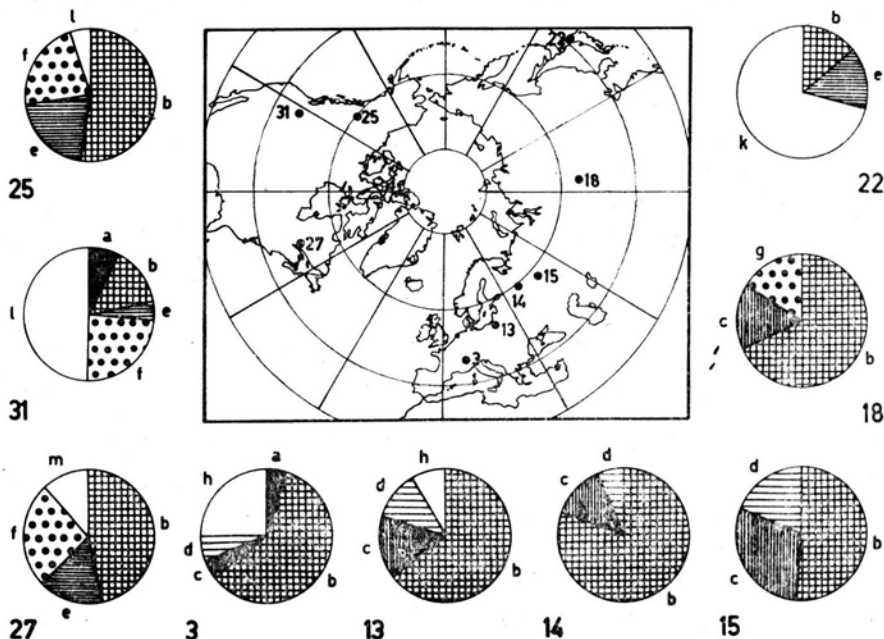
Jeśli posłużyć się w tym celu metodą spektrów zasięgowych, która pozwala na określenie udziału gatunków o różnych typach rozmieszczenia w składzie zbiorowiska roślinnego (por. Braun-Blanquet 1964: 756), stwierdzić można szereg niezwykle interesujących prawidłowości (Kornaś, w druku). Sumaryczne spektra zasięgowe, obejmujące łącznie wszystkie warstwy roślinności, są w zbiorowiskach borowych różnych sektorów Holarktydy w zasadzie podobne. Zaznacza się w nich przewaga gatunków szeroko rozmieszczonych (plurikontynentalnych, zwłaszcza cyrkumborealnych, oraz bikontynentalnych) nad gatunkami o zasięgach węższych (unikontynentalnych). Bardzo wybitne różnice ujawniają się pomiędzy poszczególnymi warstwami roślinności w obrębie jednego i tego samego zbiorowiska: im warstwa niższa, tym obszerniejsze okazują się zasięgi tworzących ją gatunków.

Warstwę drzew we wszystkich zbiorowiskach borów szpilkowych tworzą gatunki miejscowe, unikontynentalne: europejskie, azjatyckie albo amerykańskie (względnie — na niżu wschodnioeuropejskim — bikontynentalne: europejsko-azjatyckie). Niejednokrotnie zwracano już na to uwagę, że wśród drzew dominujących w holarktycznych borach szpilkowych brak zupełnie gatunków cyrkumborealnych. Główne rodzaje — *Pinus*, *Picea*, *Abies* i *Larix* — reprezentowane są tutaj przez serie gatunków zastępczych geograficznie (Tołmaczew 1954: 47 et seq.); podobnie zachowują się występujące w domieszcze drzewa liściaste: *Betula*, *Alnus* i *Sorbus* (Clausen 1968: 237). Ranga tych taksonów zastępczych jest jednak niska, o czym świadczy m. in. brak barier sterylności i możliwość swobodnej wymiany genów w obrębie poszczególnych serii. Skłoniło to J. Clausena (1968) do wprowadzenia dla takich serii i określenia "species clusters" (= *coeno-species*) i sugerowania potrzeby obniżenia rangi ich elementarnych taksonów do poziomu podgatunków. Mimo wszystko jednak wyraźne zróżnicowanie geograficzne u drzew tajgowych pozostaje bezspornym faktem. Jest to zaskakujące, gdyż sugeruje szybsze tempo ewolucji tych drzew, niż krzewinek i roślin zielnych, wyrastających w ich cieniu. Tołmaczew (1954: 69) próbuje ten pozorny paradoks wytłumaczyć silnym oddziaływaniem środowiska zewnętrznego na drzewostan, przy równoczesnej izolacji warstwy runa przed takimi wpływami.

W przeciwieństwie do warstwy drzew przyziemna warstwa mszaków i porostów składa się w borach szpilkowych niemal wyłącznie z gatunków, rozmieszczonych w całej Holarktydzie — cyrkumborealnych lub kosmopolitycznych. Tworzące ją taksony (np. *Dicranum scoparium*, *D. undulatum*, *Entodon Schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Polytrichum attenuatum*, *P. commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum Girgensohnii* i w. in.) zdają się być od dawna skostniałe w swych właściwościach morfologicznych i ekologicznych i — mimo ogromnego oddalenia poszczególnych sektorów Holarktydy — nie wykazują żadnych dywergencji ewolucyjnych.

Najbardziej interesujące są koneksje zasięgowe, warstwy runa — najbogatszej w gatunki i najbardziej różnorodnej pod względem fitogeograficznym (ryc. 1). We wszystkich zbadanych pod tym względem holarktycznych zbiorowiskach borów szpilkowych doniosłą rolę odgrywają w runie gatunki cyrkumborealne (i kosmopolityczne). Należy do nich wiele roślin, ściśle związanych z borami szpilkowymi (charakterystycznych dla tych zbiorowisk w rozumieniu fitosocjologów środkowo-europejskich). Liczne cyrkumborealne gatunki tajgowe są — przynajmniej wedle naszych dotychczasowych wiadomości — zupełnie jednorodne w obrębie całego swego ogromnego zasięgu lub też wykazują słabe zróżnicowanie na jednostki wewnątrzgatunkowe o niezbyt wyraźnym charakterze geograficznym (*Pirola uniflora*, *P. chlorantha*, *P. minor*, *Monotropa hypopitys*, *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium annotinum* ssp. *annotinum*, *L. selago* ssp. *selago*, *L. complanatum* s. str., *Dryopteris dilatata*, *Pteridium aquilinum*, *Listera cordata*, *Corallorhiza trifida*, *Galium triflorum* i w. in.). Inne gatunki — mniej liczne — rozpadają się na wyraźnie wyodrębnione taksony zastępcze w randze odmiany lub podgatunków (*Limnium borealis*, *Chimaphila umbellata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella* i in.). Natomiast

serie gatunków zastępczych są tu stosunkowo rzadkie, a ich składniki bardzo do siebie zbliżone (np. w rodzajach *Majanthemum* lub *Trientalis*). Spotykane w runie borów szpilkowych gatunki miejscowe (unikontynentalne), to przeważnie składniki obce dla tego typu siedlisk; przenikają one tutaj wtórnie z innego rodzaju zbiorowisk roślinnych (piaskowych, naskalnych, ziołoroślowych itp.), które zapewne stanowiły miejsce ich powstania i ewolucji. Dane te świadczą, iż główny zrząd gatunków runa borów szpilkowych typu tajgi jest pod względem pochodzenia i historii grupą jednolitą, która nie zdążyła się dotąd wybitniej zróżnicować na taksony zastępcze.



Ryc. 1. Spektra zasięgowe warstwy runa dziewięciu przykładowych zespołów borowych z różnych sektorów Holarktydy. Punkty na mapie oznaczają miejsca występowania zespołów. 3 — *Piceetum (excelsae) subalpinum myrtilletosum*, wariant z *Linnaea*, 13 — *Sphagn. Girgensohnii—Piceetum (excelsae)*, podzespół mszysty, 14 — *Piceetum (obovatae)*, różne warianty, 15 — *Abietetum (sibiricae) myrtillosum*, 18 — „cienista tajga” w Sajanie Wschodnim, 22 — zespół *Abies Mariesii*, podzespół *Calalia adenostyloides*, 25 — tajga z *Picea glauca*, *Empetrum* etc., 27 — tajga z *Picea glauca*, *Clintonia* etc., 31 — zespół *Thuja plicata—Pachystima myrsinites*. Grupy chorologiczne: a, b — gatunki plurikontynentalne (a — kosmopolityczne, b — cyrkumborealne), c—e — gatunki bikontynentalne (c — europejsko-azjatyckie transkontynentalne, d — europejsko-zachodnioazjatyckie, e — azjatycko-amerykańskie), f—m — gatunki unikontynentalne (f — amerykańskie transkontynentalne, g — azjatyckie transkontynentalne, h — europejskie, i — zachodnio-azjatyckie, k — wschodnioazjatyckie, l — zachodnioamerykańskie, m — wschodnioamerykańskie). Według Kornasia 1971 (w druku)

Przy całej swej jednorodności spektra zasięgowe holarktycznych zespołów borowych wykazują pewne interesujące różnice regionalne (ryc. 1). Dadzą się one streścić w następujących punktach:

(1) Najmniejszy udział gatunków miejscowych stwierdza się w spektrach zonalnej tajgi borealnej z niżu euroszyberyjskiego i północnoamerykańskiego.

(2) Zbiorowiska górskie wykazują większą odrębność fitogeograficzną niż zbiorowiska niżowe.

(3) Szczególne stanowisko zajmują górskie bory szpilkowe niższych szerokości geograficznych pacyficznej części Ameryki Północnej<sup>2</sup>. Zaznacza się w nich wyraźna przewaga gatunków miejscowych nad rozmieszczonymi szerzej, zwłaszcza pluri-kontynentalnymi (Kornaś 1970: 130). Chodzi przy tym — co jest szczególnie ważne — o rośliny najściślej związane z borami szpilkowymi i reprezentujące zazwyczaj te same rodzaje, do których należą pospolite, cyrkumborealne składniki runa tajgi: *Pirola*, *Chimaphila*, *Monotropa*, *Vaccinium*, *Listera*, *Corallorhiza*, *Goodyera* i w. in. Potwierdza to istnienie bogatego ośrodka różnorodności genetycznej flory borów szpilkowych w obszarze przypacyficznym. Reprezentowana jest w nim również przeważająca większość taksonów tajgowych o szerszym rozmieszczeniu.

Tak więc analiza fitogeograficzna daje wyniki zgodne z hipotezą Tołmaczewa (1954) na temat pochodzenia i historii tajgowego typu roślinności. Wydaje się rzeczą wielce prawdopodobną — przemawiają za tym także coraz liczniejsze argumenty paleobotaniczne — że borealne lasy szpilkowe są bardzo starą, być może nawet paleogeńską, formacją roślinną. Tym tłumaczą się takie ich cechy, jak dominacja starych filogenetycznie rodzajów drzew (*Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Larix*), obecność w runie monotypowych lub oligotypowych rodzajów względnie wybitnych taksonów wewnątrzrodzajowych o izolowanej pozycji systematycznej (*Limnaea*, *Trientalis*, *Majanthemum*, *Cornus* subgen. *Arctocrania*, *Vaccinium* subgen. *Vitis-idaea* i in.), a nawet własnych taksonów wyższej rangi, do rodzin włącznie (*Pirolaceae*), archaiczne cechy morfofizjologiczne (np. zimozieloność) oraz skrajna specjalizacja ekologiczna niektórych składników (mikotroficzne *Orchidaceae* i *Montropoideae* itd.). W domniemanej przypacyficznej kolebce tajgi zachowały się do dziś pewne ogniwa pośrednie, wiążące jej składniki z przypuszczalnymi subtropikalnymi typami wyjściowymi. Równocześnie także i tam brak jest bardziej widocznych nawiązań do holarktyczno-trzeciorzędowej flory nemoralnej. Potwierdza to niezależną genezę dwóch głównych typów umiarkowanej roślinności leśnej półkuli północnej, które rozwijały się obok siebie bez wyraźnej wymiany składników, zapewne dzięki skutecznej izolacji ekologicznej (przede wszystkim edaficznej).

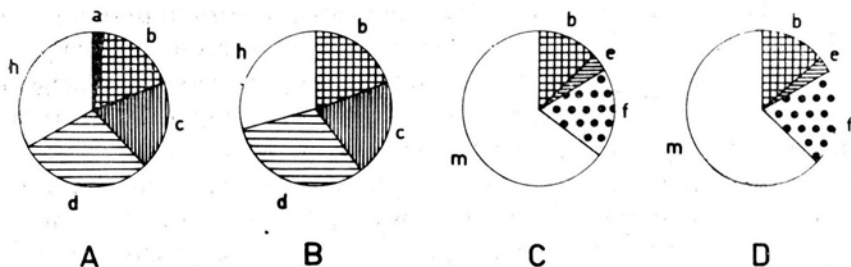
## 5. Gatunki zastępcze w lasach liściastych

Zupełnie odmienny charakter fitogeograficzny niż bory szpilkowe ujawniają holarktyczne lasy liściaste typu nemoralnego. We wszystkich trzech głównych warstwach roślinności — drzew, krzewów i runa — zdecydowaną przewagę mają tutaj gatunki miejscowe — unikontynentalne (w niżowych lasach wschodniej części Europy środkowej ponadto także bikontynentalne — europejsko-zachodnioazjatyckie). Skutkiem tego spektra zasięgowe tych zbiorowisk, oparte na składzie gatunkowym, ujawniają głębokie różnice pomiędzy poszczególnymi sektorami

<sup>2</sup> Podobnie jest, jak się zdaje, także i w Azji Wschodniej.

Holaraktydy, a nie są przydatne do ustalenia ewentualnych podobieństw (ryc. 2). Natomiast te ostatnie występują wyraźnie, jeśli obliczy się współczynniki podobieństwa rodzajowego dla porównywanych zbiorowisk (tab. 2).

Jako przykład obszarów o podobnych warunkach środowiskowych i podobnej historii szaty leśnej wziąć można położone w strefie lasów mieszanych (boreonemoralnej) i liściastych (nemoralnej) tereny południowo-wschodniej Kanady i Polski. Uległy one zlodowaceniom plejstoceniowym i zasiedlone zostały przez roślinność leśną z sąsiednich ostoi ostatecznie dopiero w holocenie. Zróżnicowanie zbiorowisk



Ryc. 2. Spekttra zasięgowe warstwy runa czterech przykładowych zespołów lasów liściastych z Polski i z południowo-wschodniej Kanady. A — *Tilio-Carpinetum*, wariant z *Ranunculus casubicus*, z Jury Krakowskiej, B — *Fraxino-Ulmetum*, wariant z *Ulmus campestris*, z Wielkopolski, C — *Caryo-Aceretum* z okolic Montrealu, D — *Aceretum sacchari laurentianum* z okolic Montrealu. Symbole grup chorologicznych jak na ryc. 1. Według Kornasia 1971 (w druku)

leśnych wykazuje tu uderzające analogie, które zgodnie podkreślają wszyscy fitosocjologowie środkowoeuropejscy, odwiedzający Kanadę (por. Medwecka-Kornaś 1961). Dotyczy to zarówno borów szpilkowych klasy *Vaccinio-Piceetea* sensu lato, jak i lasów liściastych typu nemoralnego, reprezentujących bliskie sobie zastępcze klasy *Quercu-Fagetea grandifoliae* w Ameryce i *Quercu-Fagetea silvaticae* w Europie (tab. 1).

Gatunków wspólnych florom nemoralnym obu porównywanych terenów jest bardzo mało. Należą do nich głównie paprotniki, np. *Athyrium fillix-femina*, *Dryopteris spinulosa*, *Equisetum silvaticum*, *Phaegopteris dryopteris*, *Ph. polypodioides* i in., a tylko zupełnie wyjątkowo rośliny kwiatowe, jak np. *Milium effusum*. Bardzo znaczne jest natomiast podobieństwo składu rodzajowego lasów liściastych południowo-wschodniej Kanady i Polski. Jest ono konsekwencją obecności licznych par gatunków zastępczych tak wśród drzew i krzewów, jak i wśród roślin runa. Ich przykładami są:

w południowo-wschodniej Kanadzie

w Polsce

drzewa

*Carpinus caroliniana* Walt.  
*Fagus grandifolia* Ehrh.  
*Fraxinus nigra* Marsh.

*C. betulus* L.  
*F. silvatica* L.  
*F. excelsior* L.



*Padus serotina* (Ehrh.) Agardh  
*Quercus alba* L.  
*Tilia americana* L.  
*Ulmus americana* L.  
*Ulmus rubra* Muhl.

*P. avium* Mill.  
*Qu. robur* L.  
*T. cordata* Mill.  
*U. laevis* Pall.  
*U. carpinifolia* Gled.

## krzewy

*Sambucus racemosa* L.

ssp. *pubens* (Michx.) House  
*Viburnum trilobum* Marsh.

ssp. *racemosa*  
*V. opulus* L.

## rośliny runa

*Actaea rubra* (Ait.) Willd.  
*Asarum canadense* L.  
*Circaea quadrisulcata* (Maxim.) Franch.  
 et Sav.  
*Hepatica acutiloba* D. C., *H. americana*  
 (D. C.) Ker.  
*Impatiens capensis* Meerb.  
*Sanicula trifoliata* Bicknell

*A. spicata* L.  
*A. europaeum* L.  
*C. lutetiana* L.  
*H. triloba* Gilib.  
*I. noli-tangere* L.  
*S. europaea* L. itd.

Jeśli uwzględnić — zarówno w Europie, jak i w Ameryce Północnej — obszar szerszy, a zwłaszcza tereny niezlodowaciałe, lista takich przykładów powiększy się bardzo znacznie, m. in. o przedstawicieli rodzajów *Aesculus*, *Ostrya*, *Platanus*, *Cornus*, *Corylus*, *Evonymus*, *Staphylea*, *Anemone*, *Dentaria*, *Isopyrum*, *Luzula* sect. *Pterodes*, *Polygonatum*, *Waldsteinia* i w. in.

Tabela 1

Niektóre zastępcze zbiorowiska leśne w południowo-wschodniej Kanadzie i w Europie Środkowej

Klasa *Quercus-Fagetea grandifoliae* Knapp

Rząd *Aceretalia sacchari* Knapp

Zesp. *Aceretum sacchari*

Rząd *Ulmo-Aceretalia saccharini* Knapp

Klasa *Abieto-Piceetea albae* Knapp

Rząd *Gaultherio-Piceetalia* Br.-Bl.

Zesp. *Piceo-Abietetum balsameae*

Zesp. *Medeolo virginianae* — *Aceretum*

Klasa *Quercus-Fagetea silvaticae* Br.-Bl. et Vlieger

Rząd *Fagetalia silvaticae* Tx. et Diem.

Zespoły związku *Carpinion* Oberd. (i *Fagion* Pawł.)

Zespoły związku *Alno-Padion* Knapp em. Medw.-Korn.

Klasa *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. s. str.

Rząd *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl.

Zespoły związku *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl.

Zespoły związku *Pino-Quercion* Medw.-Korn.

(według Medweckiej-Kornaś 1961: 259, uzupełnione)

Niemal wszystkie wymienione tu serie gatunków zastępczych mają swych reprezentantów także i w Azji Wschodniej. Byłoby rzeczą niezmiernie interesującą zbadać stopień ich genetycznej izolacji i zlokalizować ośrodki występowania form najbardziej prymitywnych, np. co do struktury kariotypu. Próby podejmowane przez Harę (1952, 1956), Löve (1954), Kawano i Koyamę (1964) i in. zdają

Współczynniki podobieństwa rodzajowego dwóch par zastępczych zespołów lasów liściastych z południowo-wschodniej Kanady i z Polski

	<i>T.-C.</i>	<i>F.-Ulm.</i>	<i>C.-Ac.</i>	<i>Ac. s</i>
Grąd <i>Tilio-Carpinetum</i> var. <i>Ranunculus cassubicus</i> z Jury Krakowskiej (Medwecka-Kornaś 1952)	100,0	77,5	35,9	35,1
Łęg <i>Fraxino-Ulmetum</i> var. <i>Ulmus campestris</i> z Wielkopolski (Wojterski 1960)		100,0	39,4	35,2
Łęg <i>Caryo-Aceretum</i> z okolic Montrealu (Grandtner 1966)			100,0	77,5
"Grąd" klonowy <i>Aceretum sacchari laurentianum</i> z okolic Montrealu (Grandtner 1966)				100,0

(według Kornasia, w druku)

się wskazywać, że stosunki panujące pod tym względem są bardzo różnorodne i skomplikowane.

Przedstawiona sytuacja dobrze harmonizuje z historią geologiczną nemoralnego typu roślinności: proces formowania taksonów zastępczych posunął się tu o wiele dalej, niż w borach szpilkowych; mimo to koneksje świadczące o pochodzeniu z jednego wspólnego pnia rodowego są jeszcze nadal bardzo wyraźne.

Obok bezsprzecznych podobieństw zasługują na podkreślenie także pewne interesujące różnice w charakterze geograficznym europejskich i północnoamerykańskich zbiorowisk nemoralnych. W zbiorowiskach europejskich znaczny jest udział gatunków bikontynentalnych, jakich w Ameryce Północnej niemal brak. Należą do nich rośliny posiadające stanowiska w obrębie reliktowych wysp lasów liściastych w górach azjatyckich, zwłaszcza na Uralu i Altaju (np. *Actaea spicata*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Sanicula europaea*, *Stellaria holostea* i in.) oraz takie, które poprzez mniej lub więcej rozproszone stanowiska w obrębie Syberii wiążą ze sobą europejską i wschodniazjatycką florę nemoralną (np. *Asperula odorata*, *Melica nutans*, *Paris quadrifolia*, *Viola mirabilis* i in.). Por. Lipmaa 1938; Górczakowski 1968, 1969.

Bardzo znamienne jest również występowanie w środkowoeuropejskich lasach liściastych licznej grupy gatunków, reprezentujących rodzaje genetycznie śródziemnomorskie (*Arum*, *Galanthus*, *Helleborus*, *Leucoium*, *Phyteuma*, *Symphytum* i in.). Stanowią one zapewne pozostałość dawnej flory autochtonicznej, która panowała w Europie przed inwazją holarktyczno-trzeciorzędowej flory nemoralnej w miocenie.

W Ameryce Północnej na podkreślenie zasługuje występowanie — głównie na terenach ostojowych — szczytkowych rodzajów holarktyczno-trzeciorzędowych, wspólnych z ostoją wschodnioazjatycką, a nie rosnących w Europie (*Liriodendron*, *Magnolia*, *Chionanthus*, *Hamamelis*, *Caulophyllum*, *Diphylleia*, *Menispermum*, *Phryma*, *Trautvetteria* i in.) oraz udział rodzajów, a nawet rodzin genetycznie tropikalnych (*Anonaceae*: *Asimina*; *Bignoniaceae*: *Bignonia*, *Campsis*, *Catalpa*; *Ebenaceae*: *Diospyros*; *Lauraceae*: *Sassafras*; *Symplocaceae*: *Symplocos* itd.). Obecność tych ostatnich tłumaczyć można zarówno lepszymi warunkami dla przeżycia staro-trzeciorzędowych reliktyw tropikalnych (Fernald 1931), jak i możliwością późniejszej wymiany niektórych składników flor między subtropikalną i umiarkowaną Ameryką Północną. Podobna sytuacja panuje i w Azji Wschodniej.

## 6. Zastępczość ekologiczna

Szczególnie frapującym zjawiskiem, odkrytym przy porównywaniu umiarkowanych flor leśnych po obu stronach Atlantyku, jest tzw. zastępczość ekologiczna w ich obrębie (Medwecka-Kornaś 1961; Lebrun 1961; Grandtner 1962 i in.). Polega ono na tym, że „w obrębie par taksonów zastępczych, występujących w lasach Ameryki Północnej i Europy obaj partnerzy posiadają najczęściej podobną ekologiczną skalę tolerancji i wskutek tego także podobny walor fitosocjologiczny, tj. występują na obu kontynentach w analogicznych siedliskach i analogicznych zbiorowiskach roślinnych” (Kornaś 1965: 335). Nie wykryto na razie przypadków, naruszających tę zasadę (tj. takich, by gatunek europejski miał swego zastępczego partnera w Ameryce w innym typie zbiorowiska roślinnego niż to, w jakim sam występuje. Nasuwa się więc przypuszczenie, iż konstytucja ekologiczna takich grup gatunków jest bardzo sztywne. Medwecka-Kornaś (1961: 260) podała po raz pierwszy interpretację tego zjawiska z punktu widzenia jego geologicznej historii: „Pary północnoamerykańskich i europejskich taksonów zastępczych są prawdopodobnie potomkami wspólnych form macierzystych, które rosły w trzeciorzędzie w holarktycznych formacjach leśnych. Podobny charakter fitosocjologiczny takich taksonów, stwierdzony obecnie na obu kontynentach, zdaje się świadczyć, iż zachowały one swe pradawne właściwości ekologiczne od czasów, gdy nie były jeszcze izolowane od siebie i zróżnicowane pod względem morfologicznym”. Dzięki temu zjawisku możemy w oparciu o badania nad wymaganiami ekologicznymi i walorem fitosocjologicznym dzisiejszych gatunków zastępczych próbować odtworzyć zróżnicowanie trzeciorzędowych zbiorowisk leśnych na ówczesne „pra-zespoły”. Równocześnie w interesującym świetle jawi się proces ewolucji samych taksonów zastępczych: ich cechy ekologiczne, zdawałoby się bardziej plastyczne, okazują się niezmiennicze co najmniej od pliocenu, a może nawet miocenu, a więc zapewne od 10—15 milionów lat (Löve 1967), pomimo wyraźnej dywergencji morfologicznej. Czyżby więc specjacja przebiegała tutaj po linii zmian, nieistotnych z punktu widzenia skali wymogów życiowych rośliny?

## 7. Zakończenie

Z przedstawionych rozważań wynika, że gatunki zastępcze w obrębie holarktycznej flory leśnej stanowią niezwykle zachęcający materiał do badań ekologiczno-ewolucyjnych, jak na razie zresztą bardzo słabo wykorzystany. Jego bliższe poznanie mogłoby przynieść odpowiedzi na następujące pytania o ogólniejszym znaczeniu:

1. Jakie było pierwotne zróżnicowanie holarktyczno-trzeciorzędowej flory leśnej na „pra-zespoły”?
2. Jakie jest tempo ewolucji, stopień odrębności i ewentualne bariery sterility w taksonów zastępczych w różnych grupach systematycznych?
3. Jakie jest kariologiczne i genetyczne podłoże tych procesów?
4. Jak rozumieć należy konserwatyzm siedliskowy roślin leśnych przy ich równoczesnej plastyczności morfologicznej?

W stawianiu i rozwiązywaniu tych pytań znakomite usługi mogą oddać metody fitosocjologiczne: ujawniając zjawisko zastępczości ekologicznej, ułatwiają one znalezienie właściwego materiału do studiów biosystematycznych. Stąd wynika pilna potrzeba porównawczych badań fitosocjologicznych nad lasami całej Holarktydy. Ich realizacja będzie możliwa tylko przy stałej współpracy między botanikami wszystkich trzech kontynentów półkuli północnej: Europy, Azji i Ameryki.

*Zakład Taksonomii Roślin i Fitogeografii Instytutu Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie*

## LITERATURA

- Braun-Blanquet J., 1959. *Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie*. Vistas Bot. **1**: 145—171.
- Braun-Blanquet J., 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. 865 S. Wien—New York, Springer Verlag.
- Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J., 1939. *Klasse der Vaccinio-Piceetea (Nadelholz- und Vaccinienheiden-Verbände der eurosibirisch-nordamerikanischen Region)*. Prodrum der Pflanzengesellschaften **6**: 1—123.
- Cain S. A., 1944. *Foundations of plant geography*. 556 pp. New York and London, Harper and Brothers.
- Clausen J., 1968. *Clusters of tree species on both sides of the Pacific*. Carnegie Inst. Wash. Year Book **66**: 234—243.
- Curtis J. T., 1959. *The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities*. 657 pp. Madison, Univ. of Wisconsin Press.
- Dansereau P., 1959. *Phytogeographia Laurentiana. II. The principal plant associations of the Saint Lawrence Valley*. Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal **75**: 1—147.
- Ellenberg H., 1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht*. 943 S. Stuttgart, E. Ulmer.
- Fernald M. L., 1931. *Specific segregations and identities in some floras of Eastern North America and the Old World*. Rhodora **33**: 25—63.
- Gorczałowski P. L., 1968. *Rastenija jevropejskich szirokolistwennyh lesow na wostocznom predele ich areala*. Trudy Inst. Ekol. Rast. Žiwotn. Uralsk. Fil. Akad. Nauk **59**: 1—207.
- Gorczałowski P. L., 1969. *Osnownyje problemy istoriczeskoj fitogeografii Urala*. Ibidem **66**: 1—286.
- Grandtner M., 1962. *Sur les forêts du sud de la Scandinavie et du Québec*. Bull. Soc. Roy. Forest. Belgique **1962**: 413—436.

- Grandtner M., 1966. *La végétation forestière du Québec méridional*. 216 pp. Québec, Presses Univ. Laval.
- Hara H., 1952. *Contributions to the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America. Part 1*. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 6(2): 29—96.
- Hara H., 1956. *Contributions to the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America. Part 2*. Ibidem 6 (7): 343—391.
- Hara H., 1959. *An outline of the phytogeography of Japan*. In: Hara H., Kanai H., *Distribution maps of flowering plants in Japan*, 2: 1—96. Tokyo, Inoue Book Co.
- Hou H.-Y., Chen Ch.-T., Wang H.-P., 1956. *The vegetation of China with special reference to the main soil types*. Rep. Sixth Int. Congr. Soil Sci. Peking, Soil. Soc. China.
- Hultén E., 1962. *The circumpolar plants. I. Vascular cryptogams, conifers, monocotyledons*. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 4 Ser. 8 (5): 1—275.
- Hultén E., 1968. *Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants*. 1008 pp. Stanford, Calif., Stanford Univ. Press.
- Kawano S., Koyama T., 1964. *Critical taxa of grasses with North American and Eastern Asiatic distribution*. Canad. J. Bot. 42: 859—884.
- Knapp R., 1957. *Über die Gliederung der Vegetation von Nordamerika*. Geobot. Mitt. 4: 1—63.
- Knapp R., 1959. *Vorschläge zur Gesamt-Gliederung der holarktischen Waldvegetation*. Ibidem 7: 1—27.
- Knapp R., 1965. *Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und den Hawaii-Inseln*. Stuttgart, G. Fischer.
- Kornaś J., 1965. *Phytosociological observations on plant communities of the Duke Forest near Durham, North Carolina, USA*. Fragm. Florist. Geobot. 11: 307—338.
- Kornaś J., 1970. *Thuja plicata — Tsuga heterophylla forest at Lake Mc Donald, Glacier National Park, USA, and its phytogeography*. Ibidem 16: 123—136.
- Kornaś J., 1971 (w druku). *Vicarious species and their ecological background in the forests of temperate Eurasia and North America*. In: Valentine D. H. (ed.), *Taxonomy and Phytogeography of Higher Plants in Relation to Evolution*. London: Academic Press.
- Küchler A. W., 1964. *Manual to accompany the map: Potential Natural Vegetation of the Conterminous United States*. Amer. Geogr. Soc. Special Publ. 36: 1—38, 1—116.
- Lebrun J., 1961. *Quelques remarques sur la flore et la végétation du Canada (Ontario méridional — Québec, région de Montréal)*. Vegetatio 10: 25—41.
- Lipmaa T., 1938. *Areal- und Altersbestimmung einer Union (Galeobdolon-Asperula-Asarum-U.) sowie das Problem der Charakterarten und Konstanten*. Acta Inst. Horti Bot. Tartuensis 6 (2): 1—152.
- Löve A., 1954. *Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa*. Vegetatio 5—6: 212—224.
- Löve A., 1967. *The evolutionary significance of disjunctions*. Taxon 16: 324—333.
- Ławrenko E. M., Soczawa W. B. (red.), 1956. *Rastitelnyj pokrov SSSR. Pojasnitelnyj tekst k „Geobotaniceskoj karte SSSR” m. 1:4000000*. I, II. Moskwa—Leningrad, Izd. Akad. Nauk.
- Medwecka-Kornaś A., 1961. *Some floristically and sociologically corresponding forest associations in the Montreal Region of Canada and in Central Europe*. Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol. 9 (6): 255—260.
- Medwecka-Kornaś A., Kornaś J., Pawłowski B., 1959. *Przegląd ważniejszych zespołów roślinnych Polski*. W: Szafer W., (red.), *Szata roślinna Polski*, 1: 274—484. Warszawa, PWN.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E., 1965. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. [I] *Text und Karten*. Jena, VEB G. Fischer Verlag.
- Sjörs H., 1963. *Amphi-atlantic zonation, nemoral to arctic*. In: Löve A., Löve D. (ed.), *North Atlantic biota and their history*, 109—125. Oxford etc., Pergamon Press.
- Suzuki T., 1966. *Preliminary system of Japanese natural forest communities*. Sinrin-Ritti (Forest Site) 8 (1): 1—12.
- Szafer W., 1946. *Flora plioceniska z Krościenka nad Dunajcem. I. Część ogólna*. Polska Akad. Umiejętn., Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr., Dział B. 72 (1): 1—162.
- Szafer W., 1947. *Flora plioceniska z Krościenka nad Dunajcem. II. Część opisowa*. Ibidem 72 (2): 1—213.
- Szafer W., 1954. *Plioceniska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do plejstocenu*. Inst. Geol. Prace 11: 1—238.

Szafer W., 1964. *Ogólna geografia roślin*. 433 ss. Warszawa, PWN.

Tołmaczew A. I., 1954. *K istorii wozniknowenija i razwitija temnochojnoj taigi*. 156 ss. Moskwa—Leningrad, Izd. Akad. Nauk.

Walter H., 1968. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II. Die gemässigten und arktischen Zonen*. 1001 S. Jena, VEB G. Fischer Verlag.

Walter H., Straka H., 1970. *Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik*. 478 S. Stuttgart, E. Ulmer.