

JAN KORNAŚ

ROŚLINY OKRYTOZALĄŻKOWE W ŚRODOWISKU MORSKIM

Wstęp

Różnice pomiędzy światem roślinnym mórz i łądów należą do najbardziej uderzających rysów fitogeograficznych Ziemi. W środowisku morskim dominują do dziś archaiczne grupy plechowców: zielenice, brunatnice i krasnorosty. Na łądach panują znacznie młodsze i bardziej zaawansowane pod względem ewolucyjnym rośliny telomowe: mszaki, paprotniki, nagozależkowe i okrytozależkowe; liczni ich przedstawiciele — z wyjątkiem nagozależkowych — przystosowali się wtórnie także i do życia w wodach słodkich. Natomiast środowisko morskie okazało się dla roślin telomowych wyjątkowo trudno dostępne: zdołały doń przeniknąć tylko okrytozależkowe, i to bardzo nieliczne — zaledwie kilkadziesiąt gatunków na ogólną liczbę blisko 300000. Z ewolucyjnego punktu widzenia zasługują one na równie wiele uwagi, jak walenie i pletwonogie wśród ssaków.

Morskie rośliny okrytozależkowe należą do dwu odmiennych grup ekologicznych. Pierwszą z nich tworzą gatunki euryhaliczne, których skala występowania obejmuje zarówno słonawe (a często także i słodkie) wody śródlądowe, jak i wody morskie. Są to przeważnie rośliny drobne i delikatne (jak np. gatunki z rodzajów *Zannichellia* i *Ruppia*), budujące luźne i bardzo proste zbiorowiska inicjalne. Do grupy drugiej należą gatunki ściśle związane ze środowiskiem morskim i nigdzie poza nim — ani w wodach słodkich, ani w słonawych zbiornikach śródlądowych — nie spotykane. Odznaczają się one zwykle stenohalizmem, a postać mają mocną i okazałą, dzięki czemu tworzyć mogą zwarte i stosunkowo wysoko uorganizowane zbiorowiska łąk i zarośli podwodnych. Tylko ta grupa, określana popularnie jako „trawy morskie” (*sea-grasses*, *Meeresgräser*) będzie przedmiotem naszych dalszych rozważań.

Stanowisko systematyczne i budowa traw morskich

Według najnowszej rewizji systematycznej, dokonanej przez C. den Hartoga (1970), łączna liczba znanych gatunków traw morskich wynosi około 50. Wszystkie one są roślinami jednoliściennymi i należą do rzędu bagiennych (*Helobiae*¹), repre-

¹ Nadrząd *Alismaceae* w ujęciu A. Takhtajana (1973).

zentując w jego obrębie dwie dość od siebie oddalone rodziny: *Potamogetonaceae* i *Hydrocharitaceae*. Bliższe dane o systematyce traw morskich zestawiono w tabeli I. Wynika z nich jasno, iż mamy tu do czynienia z grupą polifiletyczną, a uderzające podobieństwa w wyglądzie i budowie jej członków noszą charakter konwergencji.

Tabela I

Przeгляд systematyczny traw morskich (wg C. den Hartoga 1967, uzupełnione)

Rodzina	Podrodzina	Rodzaj	Liczba gatunków
<i>Potamogetonaceae</i>	<i>Zosteroideae</i>	<i>Zostera</i>	13*
		<i>Phyllospadix</i>	5
		<i>Heterozostera</i>	1
	<i>Posidonioideae</i>	<i>Posidonia</i>	3
	<i>Cymodoceoidae</i>	<i>Holodule</i>	6
		<i>Cymodocea</i>	4
<i>Syringodium</i>		2	
<i>Amphibolis</i>		2	
<i>Thalassodendron</i>		2	
<i>Hydrocharitaceae</i>	<i>Hydrocharitoideae</i>	<i>Enhalus</i>	1
	<i>Thalassioideae</i>	<i>Thalassia</i>	2
	<i>Halophiloideae</i>	<i>Halophila</i>	9**
Łączna liczba gatunków			50

* Por. den Hartog 1970

** Por. Sachet, Fosberg 1973

Jakimi cechami przystosowawczymi winna odznaczać się roślina okrytozalążkowa, by móc z powodzeniem egzystować w środowisku morskim? A. Arber (1920) wymieniła cztery takie właściwości: 1) zdolność do życia w słonej wodzie, 2) odporność na całkowite zanurzenie, 3) skuteczne przymocowanie do dna, zabezpieczające przed wyrwaniem przez ruchy wody (falowanie, pływy), 4) przystosowanie kwiatów do zapylania przez wodę (hydrogamii). Okazuje się, że trawy morskie istotnie spełniają te warunki: wykazują odpowiednią tolerancję fizjologiczną co do zasolenia i stałego zanurzenia w wodzie morskiej, mają typową dla roślin zanurzonych postać i budowę anatomiczną łodyg i liści, tworzą intensywnie rozgałęzione kłącza i mocne systemy korzeniowe, dobrze przytwierdzone do dna i przyczyniające się często do jego utrwalenia. Z wyjątkiem jednego tylko rodzaju *Enhalus* są roślinami hydrogamicznymi, przy czym zapylanie odbywa się pod powierzchnią wody (w rodzajach *Zostera* i *Phyllospadix* także na powierzchni). Liczne szczegóły budowy kwiatów stoją w wyraźnym związku z takim sposobem zapylania i wskazują na daleko posuniętą specjalizację w tym zakresie (robaczkowaty kształt ziarna pyłku u wszystkich morskich *Potamogetonaceae*, pyłek zlepiony w łańcuszki u *Halophila*

i *Thalassia*, silny rozwój znamion i szyjek słupków itd.). W rodzaju *Enhalus* zachodzić może anemogamia, przy czym jednak rytmika rozwoju i zapylania kwiatów związana jest ściśle z rytmem pływów morskich (den Hartog 1970; por. także Cammerloher 1931, Knoll 1956, Kugler 1970).

Problemy ewolucyjne

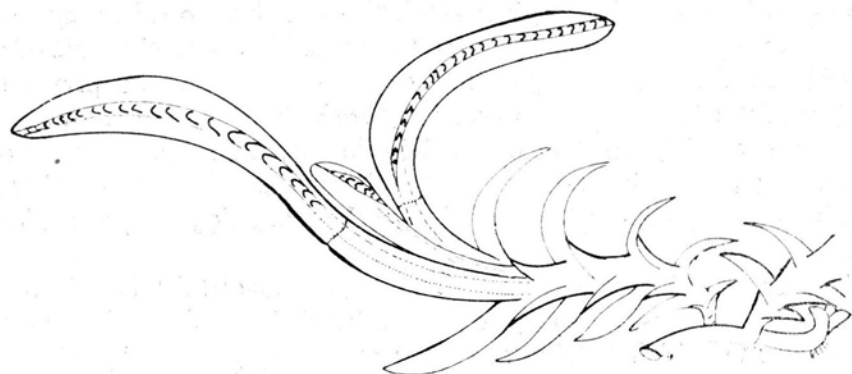
Do niedawna jeszcze panował powszechnie pogląd, wypowiedziany przez A. Arber (1920), iż trawy morskie są potomkami zanurzonych roślin słodkowodnych, które stopniowo przystosowywały się do środowiska o coraz większym zasoleniu. Proces taki można by ująć następującym schematem: rośliny zanurzone słodkowodne → rośliny tolerujące wyższe zasolenie → rośliny morskie. Przystosowania do życia w zanurzeniu miałyby więc być u traw morskich dawniejsze, niż odporność na wysokie zasolenie. Jako argumenty dowodowe przytaczano przy tym dwa następujące fakty: 1) *Potamogetonaceae* i *Hydrocharitaceae* reprezentowane są najliczniej w wodach słodkich, tam więc należy dopatrywać się pierwotnego ośrodka ich powstania; 2) brak jest bliższego pokrewieństwa pomiędzy trawami morskimi a jakąkolwiek grupą roślin lądowych, od których dałoby się je bezpośrednio wyprowadzić.

C. den Hartog (1970) doszedł w wyniku swych długoletnich badań do zupełnie odmiennej i na pozór zaskakującej konkluzji. Przodków traw morskich należy jego zdaniem szukać wśród halofitów lądowych; rozwój tej grupy odbywał się według schematu: halofity lądowe (nadmorskie) → okresowo zanurzone rośliny litoralne → trawy morskie, a więc z pominięciem słodkowodnych form zanurzonych. Poparciem takiej hipotezy są zarówno dane systematyczne, jak i paleobotaniczne. Argumentacja systematyczna jest następująca: największa liczba gatunków *Potamogetonaceae* i *Hydrocharitaceae* występuje co prawda rzeczywiście w wodach słodkich, ale pierwotne centrum ich różnorodności leży w morzach, gdzie skupia się najwięcej taksonów wyższej rangi: rodzajów i podrodzin. Na 6 znanych podrodzin *Potamogetonaceae* charakter wyłącznie morski mają 3 podrodziny grupujące 9 rodzajów (*Zosteroideae*, *Posidonioideae*, *Cymodoceoidae*); 2 skrajnie euryhaliczne podrodziny z 3 rodzajami występują zarówno w morzach, jak i w wodach śródlądowych (*Zannichellioideae*, *Ruppioideae*); tylko 1 podrodzina z 2 rodzajami jest prawie wyłącznie słodkowodna (*Potamogetonoideae*), chociaż i tu spotyka się gatunki euryhaliczne (*Potamogeton* subgen. *Coleogeton*). Podobnie przedstawia się rozmieszczenie wyższych taksonów rodziny *Hydrocharitaceae* (2 podrodziny wyłącznie morskie, każda z 1 rodzajem — *Thalassioideae* i *Halophiloideae*; 1 podrodzina o charakterze mieszanym — *Hydrocharitoideae*: 1 prymitywny rodzaj morski, 12 rodzajów w wodach słodkich, w tym 1 rodzaj — *Vallisneria* — z gatunkami euryhalicznymi).

Szałę na korzyść hipotezy C. den Hartoga przeważały ostatecznie argumenty paleobotaniczne. Znamy już dziś dość liczne szczątki kopalne, należące bezspornie do traw morskich. Te z nich, które pochodzą z utworów trzeciorzędowych i czwarto-

rzędowych, są bardzo podobne do form współczesnych (*Posidonia parisiensis*, *Cymodocea serrulata* i *C. nodosa* foss. z eocenu Basenu Paryskiego; *C. serrulata* z miocenu Celebesu; *C. nodosa* z pliocenu i czwartorzędu Włoch). Szczątki takie są niewątpliwym dowodem poważnego wieku geologicznego traw morskich, nie rzucają jednak światła na pochodzenie tej grupy roślin. Prawdziwym kluczem do rozwiązania zagadki okazały się dopiero szczątki wieku górnokredowego.

Dwa z nich zasługują na bliższe omówienie: *Archeozostera* z Japonii (Koriba, Miki 1960) oraz *Thalassocharis* z Westfalii i południowej Holandii (Voigt, Domke 1955). *Archeozostera* jest niewątpliwym przodkiem współczesnego rodzaju *Zostera*, bardzo jednak odmiennym pod względem pokroju (ryc. 1) i stopnia przystosowania do życia w zanurzeniu. Jej krótkie, sztywnie wzniesione liście, nie zróżnicowane na



Ryc. 1. *Archeozostera* — okaz kwitnący. Wg Koriby i Miki'ego 1960

pochwy i blaszki, świadczą dobitnie, iż mamy tu do czynienia z ogniwem pośrednim pomiędzy rośliną lądową a wodną. Podobny charakter ekologiczny zdradzają również szczątki rodzaju *Thalassocharis*, który reprezentuje podrodzinę *Cymodoceoideae*. Roślina ta miała kłącza o budowie sympodialnej, a łodygi sztywne, wzniesione, o zewnętrznej warstwie tkanki korowej prawdopodobnie zdrewniałej, a warstwie wewnętrznej bez kanałów powietrznych. Reminiscencje takiej budowy w postaci sympodialnych kłączy i wzniesionych, zdrewniałych łodyg znajdujemy u najprymitywniejszych dzisiejszych *Cymodoceoideae* (*Amphibolis*, *Thalassodendron*); wewnętrzna warstwa tkanki korowej posiada już jednak tutaj typowy dla roślin zanurzonych system przewietrzający w postaci kanałów powietrznych. Pozostałe współczesne *Cymodoceoideae* mają wzrost monopodialny i łodygi niezdrewniałe.

Archeozostera i *Thalassocharis* nie dadzą się wyprowadzić od roślin słodkowodnych, w pełni przystosowanych do życia w zanurzeniu. Noszą natomiast wszelkie znamiona potomków roślin lądowych, i to w dodatku zdrewniałych. Tak więc punktem wyjścia dla ewolucji co najmniej dwóch podrodzin traw morskich były prawdopodobnie krzewiaste halofity nadbrzeżne, a miejscem gdzie dokonało się ich „przejście” w środowisko morskie — górna część piętra litoralu, zalewana w czasie najsilniejszych przyływów. I dziś również rosną w takich siedliskach u wybrzeży

mórz tropikalnych, na okrajkach głębiej zanurzonych płatów formacji mangrowe, lądowe halofity jednoliścienne (np. trawy z rodzajów *Spartina*, *Puccinellia*, *Sporobolus* i in.) i dwuliścienne (np. krzewy z rodzajów *Suaeda*, *Atriplex*, *Arthrocnemum* i in.). U najprymitywniejszych współczesnych *Cymodoceoideae* (*Amphibolis*, *Thalassodendron*) spotyka się żyworodność, tak charakterystyczną dla wielu drzew i krzewów w mangrowe; być może, że jest ona śladem, zdradzającym dawne związki traw morskich z takim właśnie typem siedliska.

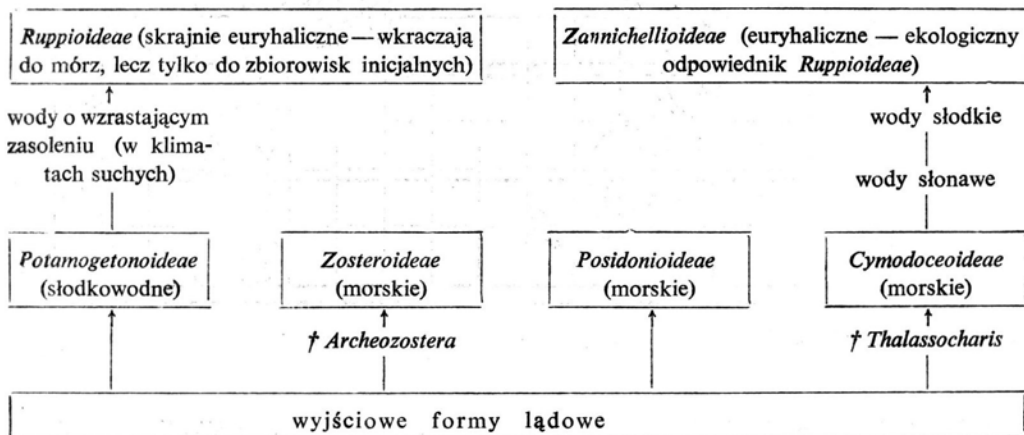
Przyjmując hipotezę C. den Hartoga można pokusić się o odtworzenie przypuszczalnych dróg ekologicznej ewolucji w rodzinie *Potamogetonaceae* (tabela II). Podobnie można sobie wyobrazić również rozwój *Hydrocharitaceae*, które jednak na pewno tworzą odrębną linię ewolucyjną. Wkroczenie roślin okrytozależkowych do mórz odbyło się więc co najmniej na dwóch niezależnych od siebie drogach. (Trzecią próbą, zakończoną tylko połowicznym sukcesem, była kolonizacja płytkich wód tropikalnych przez dwuliścienne drzewa formacji mangrowe).

Rozmieszczenie geograficzne traw morskich

Zasięgi geograficzne traw morskich wykazują wiele frapujących zjawisk, które od dawna budziły zainteresowanie badaczy (Ascherson 1871, 1906; Ostenfeld 1915, 1927a, 1927b; Setchell 1920; Szafer 1949). Rewizja systematyczna tej grupy, przeprowadzona przez C. den Hartoga (1970) dała podstawę do wykreślenia

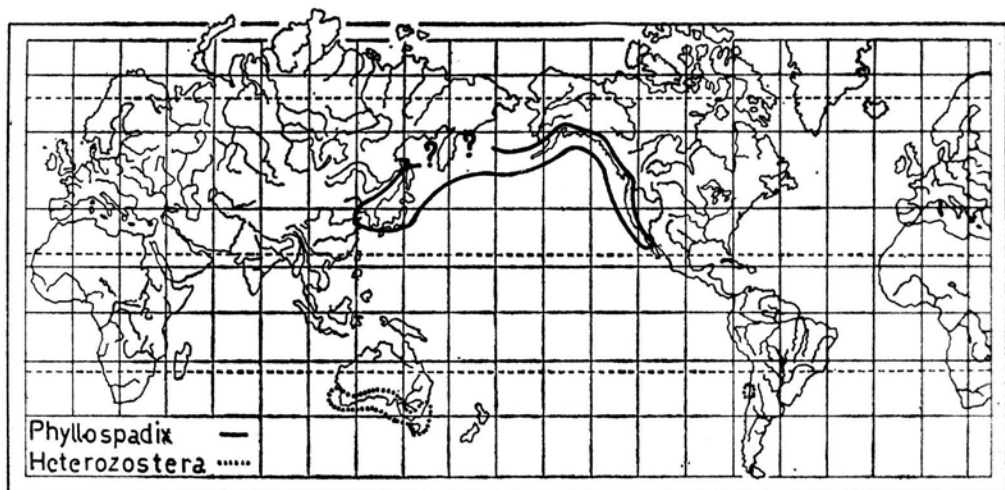
Tabela II

Przypuszczalne drogi ewolucji w rodzinie *Potamogetonaceae* (wg danych C. den Hartoga 1970)

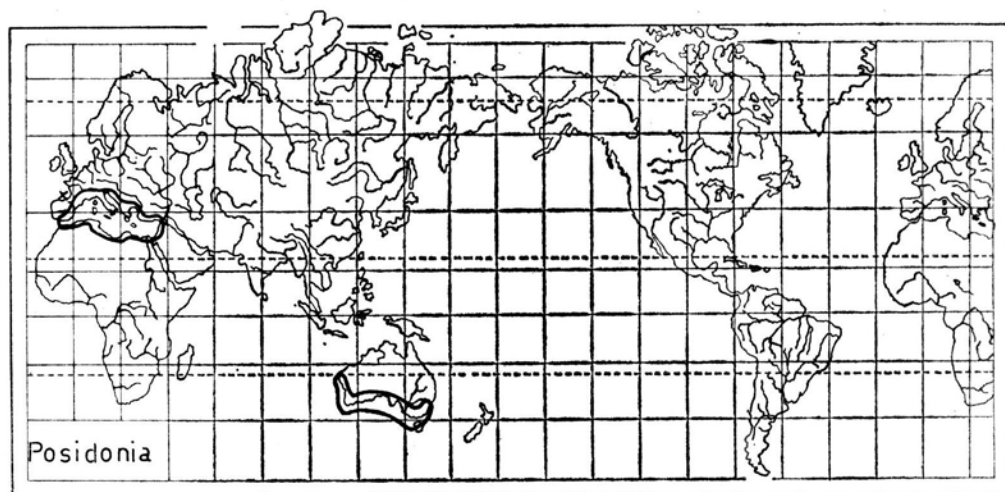


udoskonalonej wersji map rozmieszczenia wszystkich rodzajów. Ich analiza potwierdza i uzupełnia wnioski, wysnute częściowo już przez dawniejszych autorów. Oto najważniejsze z nich:

Wiele traw morskich odznacza się zasięgami wybitnie dysjunktywnymi, co dobrze harmonizuje z ich poważnym wiekiem geologicznym. 5 rodzajów spotyka się wyłącznie lub prawie wyłącznie w wodach umiarkowanych (częściowo także i zim-



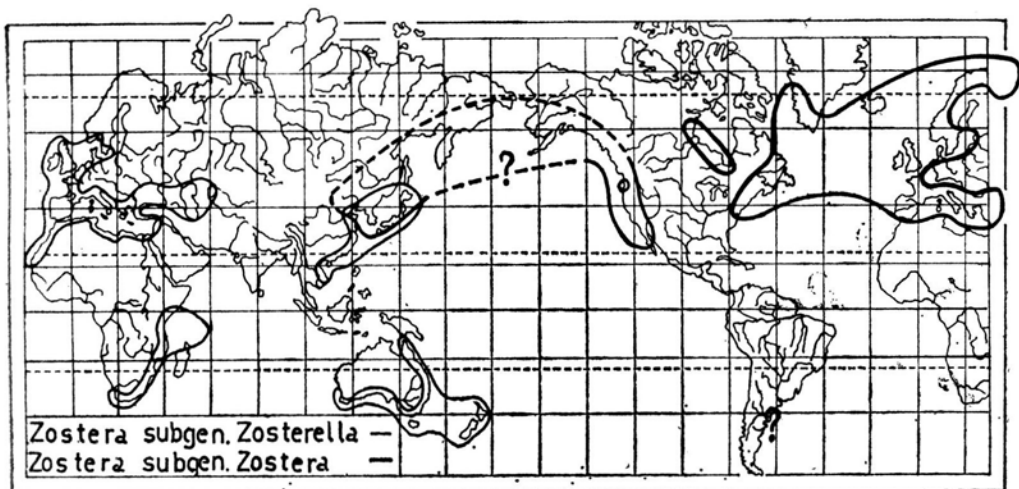
Ryc. 2. Zasięgi rodzajów *Phyllospadix* (ograniczone do mórz umiarkowanych półkuli północnej) i *Heterozostera* (w morzach umiarkowanych półkuli południowej). Wg den Hartoga 1970



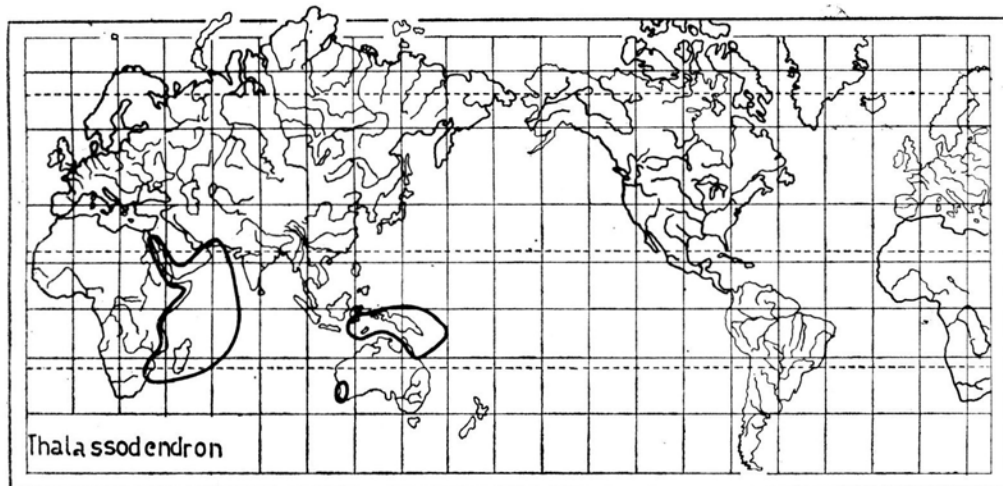
Ryc. 3. Zasięg rodzaju *Posidonia* (obejmujący morza umiarkowane półkuli północnej i południowej) Wg den Hartoga 1970

nych): 1 tylko na półkuli północnej (*Phyllospadix* — ryc. 2), 2 na półkuli południowej (*Amphibolis* — ryc. 7, *Heterozostera* — ryc. 2), a 2 na obu półkulach z przerwą zasięgową w strefie równikowej (*Posidonia* — ryc. 3, *Zostera* — ryc. 4). 7 rodzajów występuje w morzach tropikalnych, penetrując mniej lub bardziej daleko w strefę subtropikalną. Skupiają się one przy tym w dwu wyraźnych, oddalonych od siebie

o tysiące kilometrów ośrodkach. Ośrodek indopacyficzny, obejmujący zachodnią część basenu Oceanu Spokojnego i Ocean Indyjski, tworzy najbogatsze na Ziemi centrum występowania traw morskich (7 rodzajów, w tym 2 endemiczne: *Enhalus*



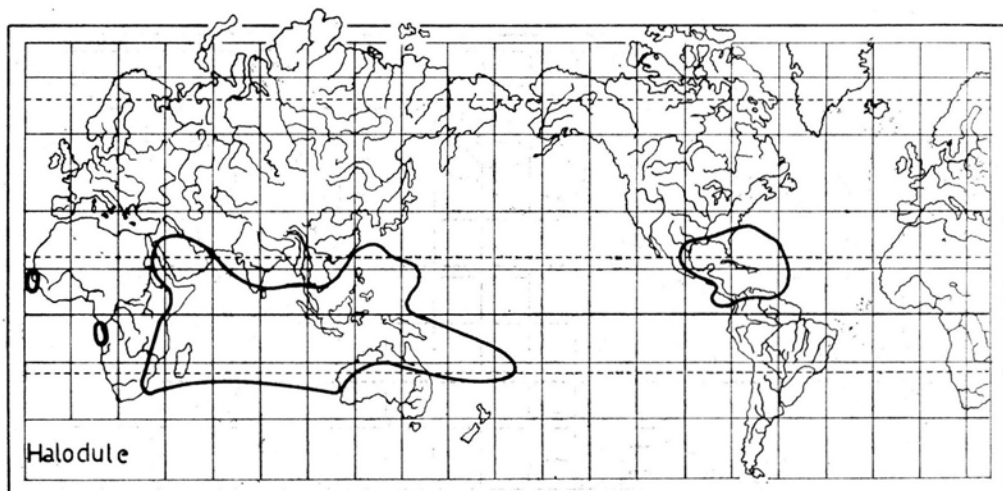
Ryc. 4. Zasięg rodzaju *Zostera*. Podrodzaj *Zosterella* występuje w morzach umiarkowanych półkuli północnej i południowej (osiągając równik u wschodnich wybrzeży Afryki). Podrodzaj *Zostera* ograniczony jest do mórz umiarkowanych (i zimnych) półkuli północnej. Wg den Hartoga 1970



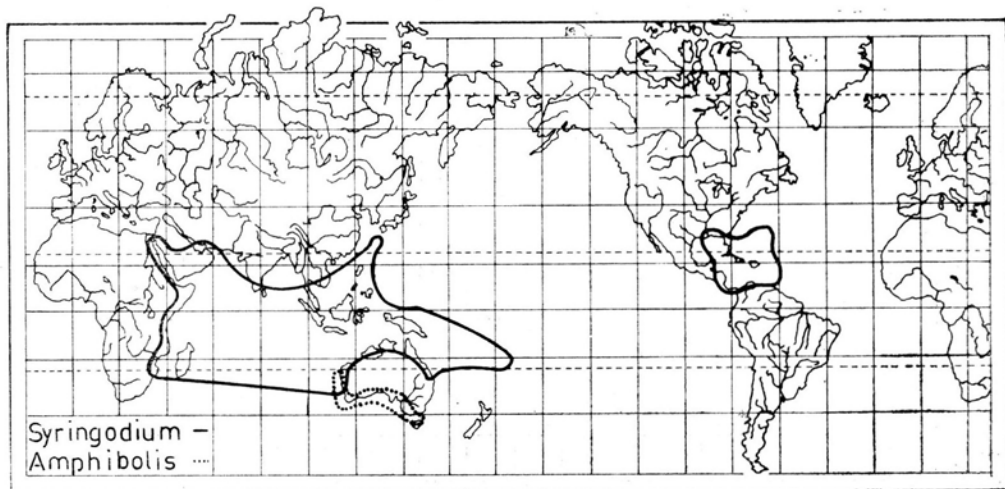
Ryc. 5. Zasięg rodzaju *Thalassodendron* (ograniczony do ośrodka indopacyficznego). Wg den Hartoga 1970

i *Thalassodendron* — ryc. 5; 5 szerzej rozmieszczonych: *Cymodocea*, *Halodule* — ryc. 6, *Halophila*, *Syringodium* — ryc. 7 — i *Thalassia*). Ośrodek karaibski, ograniczony do gorących wód zachodniego Atlantyku, nosi charakter wyraźnie pochodny (4 rodzaje, wszystkie znane także i z ośrodka indopacyficznego: *Halodule*, *Halophila*, *Syringodium* i *Thalassia*). Tylko 2 gatunki wspólne są dla obu ośrodków (*Halodule*

wrightii — ryc. 6, *Halophila decipiens*); natomiast w obrębie 3 rodzajów stwierdzono istnienie par blisko z sobą spokrewnionych gatunków zastępczych, z których jeden ma zasięg indopacyficzny, a drugi karaibski (tabela III).



Ryc. 6. Zasięg rodzaju *Halodule* (wykazujący dysjunkcję tetydzko-trzeciorzędową ze stanowiskami łącznikowymi u zachodnich wybrzeży Afryki). Wg den Hartoga 1970



Ryc. 7. Zasięgi rodzajów *Syringodium* (z dysjunkcją tetydzko-trzeciorzędową) i *Amphibolis* (ograniczony do mórz umiarkowanych półkuli południowej). Wg den Hartoga 1970

Tabela III

Gatunki zastępcze traw morskich wykazujące dysjunkcję tetydzko-trzeciorzędową (wg den Hartoga 1970)

Ośrodek indopacyficzny	Ośrodek karaibski
<i>Halodule uninervis</i>	<i>Halodule beaudettii</i>
<i>Syringodium isoëtifolium</i>	<i>Syringodium filiforme</i>
<i>Thalassia hemprichii</i>	<i>Thalassia testudinum</i>

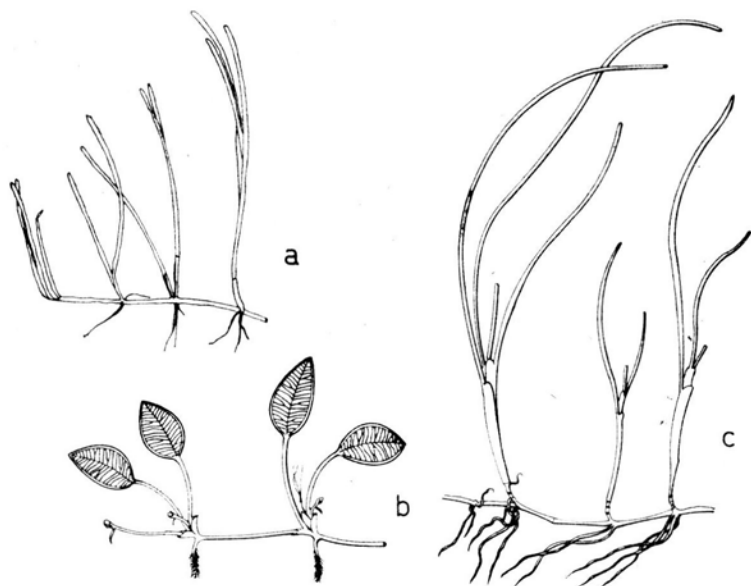
Uderzające luki w rozmieszczeniu traw morskich w strefie gorącej wyjaśnić można jedynie z perspektywy historycznej. Rośliny te nie są bowiem zdolne do wykonywania dalekich „skokowych” wędrówek w poprzek otwartych oceanów; ich historia wiąże się ściśle z historią mórz szelfowych i sąsiednich lądów. Jak wiadomo, bogata i jednorodna fauna (a niewątpliwie także i flora), rozpowszechniona na szelfach mórz gorących całej Ziemi w epokach wcześniejszych, zróżnicowała się nie później niż w kredzie na indopacyficzną i karaibską, wskutek utworzenia się bariery głębokowodnej we wschodnim Pacyfiku. Pomiędzy obu ośrodkami trwała jeszcze przez pewien czas wymiana fauny i flory wzdłuż linii brzegowej Tetydy. Tą drogą przedostały się zapewne do ośrodka karaibskiego trawy morskie, powstałe najprawdopodobniej w basenie zachodniego Pacyfiku już po wytworzeniu się wschodniopacyficznego bariery. Czas tych migracji określa się na starszy trzeciorzęd; w miocenie związku obu ośrodków uległy rozerwaniu. Zaznaczające się od tego czasu oziębianie się klimatu na południkach Europy i Afryki doprowadziło do zubożenia zachodnioatlantyckiej fauny i flory szelfowej, zniszczenia dawnych stanowisk wielu gatunków tropikalnych w tym obszarze i powstania współczesnych dysjunkcji pomiędzy Indopacyfikiem a Morzem Karaibskim². Dowodem takiego przebiegu wydarzeń są m. in. zachowane do dziś łącznikowe stanowiska niektórych zwierząt i roślin morskich, znanych tylko z tych dwu ośrodków, u zachodnich wybrzeży Afryki (*Halodule wrightii* — ryc. 6).

Przedstawione tu w skrócie wyjaśnienie genezy dzisiejszego rozmieszczenia tropikalnych traw morskich podał W. Szafer (1949), wprowadzając na określenie przerwy w ich zasięgach termin dysjunkcji tetydzko-trzeciorzędowej. Do podobnych wniosków doszedł później C. den Hartog (1970), którego koncepcja W. Szafera nie była — jak się zdaje — znana. Niemniej interesujące zjawiska zasięgowe ujawniają się w rozmieszczeniu traw morskich w wodach umiarkowanych. Na równi z dysjunkcją tetydzko-trzeciorzędową dowodzą one nadzwyczaj powolnego tempa ewolucji w tej grupie roślin. Współczesnym gatunkom przypisać tu musimy wiek starotrzeciorzędowy, a w niektórych przypadkach być może nawet kredowy. A zatem i rośliny okrytozalążkowe, które znalazły się w środowisku morskim, uległy jego „zachowawczemu działaniu”, dobrze znanemu w odniesieniu do licznych innych grup organizmów żywych.

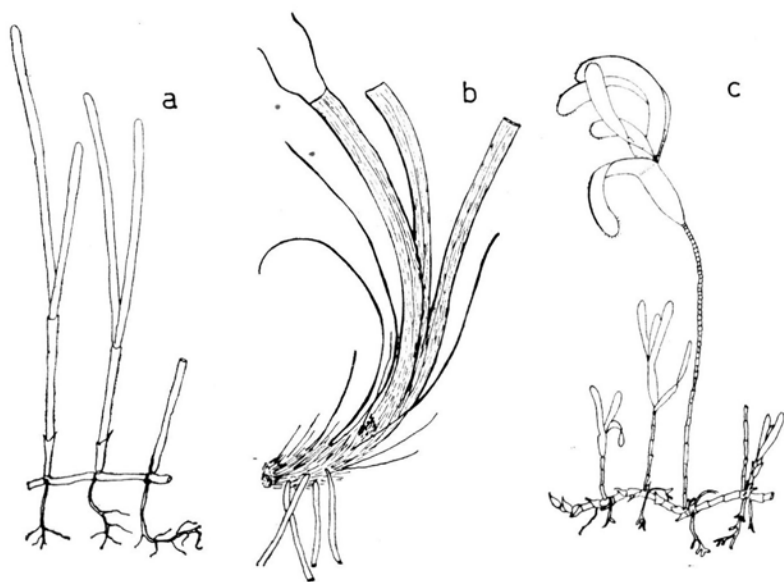
Formy życiowe i zbiorowiska traw morskich

Wszystkie morskie rośliny okrytozalążkowe (z wyjątkiem przedstawicieli rodzaju *Halophila*) mają pozornie bardzo podobny pokrój. W rzeczywistości wykazują jednak w swej budowie różnice, decydujące o odmiennych właściwościach ekologicznych poszczególnych gatunków. Daje temu wyraz klasyfikacja form życiowych traw morskich, zaproponowana przez C. den Hartoga (tabela IV, ryc. 8, 9).

² Odpowiednikiem tych zjawisk na lądzie było zubożenie tropikalnej flory afrykańskiej i powstanie dysjunkcji oddzielającej południowo-wschodnią Azję od Ameryki Środkowej i Południowej.



Ryc. 8. Formy życiowe traw morskich: a — parvozosteridae (*Zostera capensis*), b — halophilidae (*Halophila ovalis*), c — syringodiidae (*Syringodium isoëtifolium*). Wg Isaaca 1968 (a) i den Hartoga 1970 (b, c)



Ryc. 9. Formy życiowe traw morskich: a — magnozosteridae (*Cymodocea rotundata*), b — enhalidae (*Enhalus acoroides*), c — amphibolidae (*Thalassodendron ciliatum*). Wg Isaaca 1968

Każda z wyróżnionych w niej grup zajmuje zazwyczaj nieco inne siedliska. Najwyraźniej zaznacza się to w morzach tropikalnych, tam gdzie rosną obok siebie liczne gatunki traw morskich, a więc przede wszystkim w ośrodku indopacyficznym,

Formy życiowe traw morskich (wg den Hartoga 1967)

A. Pędy zielne, monopodialne

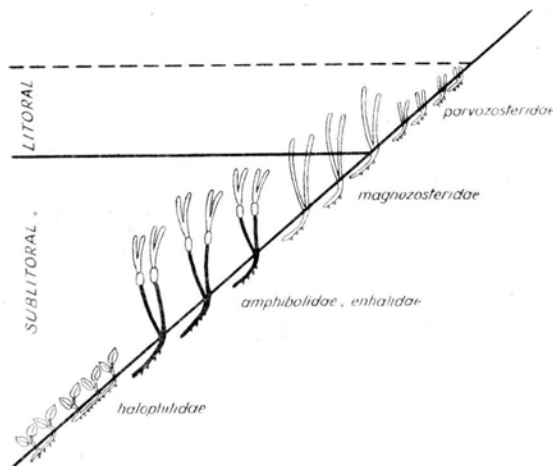
1. parvozosteridae — liście bardzo delikatne, równowąskie: *Halodule*, *Zostera* subgen. *Zosterella* (najlepiej znoszą wynurzenie)
2. halophilidae — liście szerokie (eliptyczne itp.), bardzo delikatne: *Halophila* (tu należą gatunki o najmniejszych wymaganiach świetlnych)
3. magnozosteridae — liście wiotkie, wstęgowate, pochwy trwałe, tuniki brak: *Zostera* subgen. *Zostera*, *Cymodocea*, *Thalassia* (znoszą krótkie wynurzenie)
4. syringodiidae — liście obłe, sztyłaste, sztywne: *Syringodium* (nie znoszą wynurzenia)
5. enhalidae — liście sztywne, wstęgowate, resztki pochew tworzą trwałą tunikę: *Enhalus*, *Posidonia*, *Phyllospadix* (nie znoszą wynurzenia)

B. Pędy zdrewniałe, prosto wzniesione, sympodialne

6. amphibolidae — zrzucają liście wraz z pochwami: *Amphibolis*, *Thalassodendron*, *Heterozostera* (najmniej odporne na wynurzenie)

Uwaga: zdolność konkurencyjna gatunków wzrasta od 1 do 6.

np. u wschodniego wybrzeża Afryki tropikalnej (F. M. Isaac 1968, W. E. Isaac, F. M. Isaac 1968). Ulubiony ich biotop tworzą rafy koralowe z licznymi płycznami, osłoniętymi zatoczkami, kałużami litoralnymi na płaszczyznach abrazyjnych i innymi podobnymi siedliskami, nadającymi się dla roślin zakorzenionych. Rzadko co prawda nawet tutaj spotkać można pełną, niezakłóconą zonację traw morskich (ryc. 10);



Ryc. 10. Schemat zonacji traw morskich u wschodnich wybrzeży Afryki tropikalnej

zazwyczaj notuje się tylko pewne jej fragmenty, układające się dopiero łącznie w taki właśnie schemat. Piętro litoralne zasiedlają delikatne *parvozosteridae* (*Halodule wrightii*, *Zostera capensis*³), najlepiej znoszące odsłanianie w czasie odpływu. Tuż ponad dolną granicą litoralu pojawiają się pierwsze *magnozosteridae* (*Thalassia*

³ Wszystkie przytoczone przykłady odnoszą się do wybrzeży Afryki Wschodniej, badanych przez autora.

hemprichii, *Cymodocea rotundata*), zdolne do przetrzymania krótkich okresów wynurzenia. Górną, dobrze nasświetloną część sublitoralu opanowały gęste zarośla okazałych *amphibolidae* o sztywnych, zdrewniałych łodygach (*Thalassodendron ciliatum*), nie znoszące nawet krótkiego odsłonięcia. Wraz z nimi spotyka się niekiedy przedstawiciele innych form życiowych, przede wszystkim *enhalidae* (*Enhalus acoroides*) i *syringodiidae* (*Syringodium isoëtifolium*). U dolnej granicy występowania roślin okrytozależkowych osiedlać się mogą delikatne *halophilidae* (*Halophila* sp. div.) o stosunkowo najskromniejszych wymaganiach świetlnych.

W przedstawionym układzie górną część sublitoralu, a więc piętro, w którym panują optymalne warunki dla rozwoju roślinności, zajęły gatunki najokazalsze, o największych zdolnościach konkurencyjnych; słabsi konkurenci zepchnięci zostali na gorsze siedliska. W obszarach, gdzie najmocniejszych konkurentów brak, miejsce ich zajmować mogą kolejno coraz słabsi: *enhalidae* w górnym sublitoralu Morza Śródziemnego (*Posidonia oceanica*), *magnozosteridae* w naszym Bałtyku (*Zostera marina*).

Poszczególne zbiorowiska traw morskich wykazują wyraźne różnice co do stopnia organizacji, który wzrasta od litoralu po górny sublitoral; u dolnej granicy występowania roślin okrytozależkowych ich zbiorowiska stają się znowu prostsze. Najprostszą budowę mają litoralne skupienia *parvozosteridae* — luźne, jednogatunkowe i pozbawione epifitów. Łąkom z *magnozosteridae* towarzyszą już zazwyczaj dość liczne epifity, częściowo nawet ściśle z nimi związane, wykazujące nierzadko wyraźną roczną rytmikę rozwoju. Wyjątkową pozycję w tej grupie zbiorowisk zajmuje spotykany w wodach polskiego Bałtyku zespół *Zostero-Furcellarietum* (Kornaś 1959; Kornaś, Pancer, Brzyski 1960): w cieniu zwartych łanów *Zostera marina* zalega tu gęsta i stosunkowo różnorodna warstwa ruchomych plech sciofilnych krasnorostów i brunatnic. Jeszcze wyższy stopień organizacji osiągają łąki podwodne zbudowane z okazałych *enhalidae*. Tak np. w śródziemnomorskich zbiorowiskach z *Posidonia oceanica* spotyka się aż dwa typy związanych zbiorowisk epifitycznych: heliofilne na liściach i sciofilne na ocienionych kłęczach (Molinier 1960). Najbardziej skomplikowane stosunki zdają się panować w zaroślach utworzonych przez zdrewniałe *amphibolidae*; niestety, dane na ten temat są ciągle jeszcze nader skąpe.

Wraz ze wzrostem stopnia organizacji zbiorowisk traw morskich zwiększa się również ich trwałość. Gatunki, w danym obszarze najmocniejsze pod względem konkurencyjnym, tworzą każdorazowo zbiorowiska najbardziej ustabilizowane, zajmujące piętro górnego sublitoralu i nie wykazujące już dalszych tendencji rozwojowych. Gatunki słabsze mogą się w tym piętrze pojawiać tylko w miejscach otwartych, np. wskutek obnażenia dna przez erozję, i tworzyć krótkotrwałe zbiorowiska inicjalne. Przy niezaburzonym rozwoju roślinności ustępują one z czasem miejsca zbiorowiskom najtrwalszym. Można więc dopatrywać się tutaj, podobnie jak na lądzie, istnienia szeregów sukcesyjnych, zamkniętych zbiorowiskami „klimaksowymi” (zarośla *Thalassodendron* u brzegów Afryki Wschodniej; łąki *Posidonia oceanica* w Morzu Śródziemnym — Molinier, Picard 1952; *Zostero-Furcellarietum* w wodach Zatoki Puckiej — Kornaś 1959; Kornaś, Pancer, Brzyski 1960; Medwecka-Kornaś, Kornaś 1972).

Stopień modyfikacji pierwotnych warunków siedliskowych przez takie „klimak-sowe” zbiorowiska morskich roślin okrytozalążkowych może być niekiedy bardzo znaczny. Szczególnie jaskrawym tego przykładem są śródziemnomorskie łąki podwodne z *Posidonia oceanica* (Molinier, Picard 1952). Roślina ta tworzy potężne kłęcza, otoczone tuniką złożoną z resztek dawnych pochw liściowych. W odróżnieniu od innych traw morskich kłęcza jej rosną pionowo w górę, powiększając swą długość średnio o niecały 1 cm rocznie. Tą drogą powstają z czasem w piętrze sublitoralnym potężne, dochodzące do 10 m grubości złoża resztek posidonii, przemieszanych z cząstkami mineralnymi (*mattes à Posidonia*). Udało się prześledzić ciągłość martwych kłęczy od podstawy złoża aż po żywe zakończenie na powierzchni. Wiek takich osobników szacować trzeba na co najmniej 1200 lat — wymowny to dowód długowieczności i stabilności całego zbiorowiska. Oczywiście złoża posidoniove narasta tylko do pewnej odległości od powierzchni morza; wyżej ruchy wody są już tak intensywne, że przeważać zaczyna erozja. Z wyrwanych przy tym kawałków kłęczy i włóknistych resztek tunik formują się pod działaniem fal osobliwe otoczaki (*pilae marinae*), przypominające kule z filcu i zaścielające miejscami plaże śródziemnomorskie (Gessner 1955, Walter 1968).

Klasyfikacja zbiorowisk, utworzonych przez morskie rośliny okrytozalążkowe, następuje sporo trudno. Wynika to nie tylko z braku odpowiednich materiałów zdjęciowych (dla których zdobycia stosować trzeba często technikę nurkowania), lecz także ze względu na ubóstwo florystyczne samych zbiorowisk, mających niejednokrotnie charakter jednogatunkowych agregacji. W tych warunkach wyróżnianie wyższych jednostek syntaksonomicznych uwzględniać musi — obok florystycznych — także inne dodatkowe kryteria. Zgodnie z propozycją C. den Hartoga (1972) miałyby to być przede wszystkim strukturalne cechy zbiorowisk (p. także Tüxen 1974).

Znaczenie roślin okrytozalążkowych w życiu mórz

Zbiorowiska traw morskich odgrywają doniosłą rolę w życiu niektórych płytkich akwenów przybrzeżnych: przyczyniają się do przyspieszania sedymentacji i do stabilizacji ruchomych osadów dennych, chronią brzegi przed abrazją, a przede wszystkim produkują ogromne ilości materii organicznej, szacowane np. dla łąk z *Zostera marina* na 5 ton suchej masy na hektar rocznie (Walter 1968). Niewiele zwierząt żywi się bezpośrednio liśćmi traw morskich — należą do nich m. in. okazałe ssaki tropikalne z grupy syren (*Sirenia*). Natomiast glony epifityczne łąk podwodnych stanowią żer dla licznych bezkręgowców. Przede wszystkim jednak trawy morskie są źródłem detritusu, na którym opiera się wiele łańcuchów pokarmowych obejmujących także i zwierzęta użytkowe, zwłaszcza ryby (Demel 1927). Duże jest również znaczenie łąk podwodnych jako tarlisk dla ryb oraz — tam gdzie odsłaniają się one przy odpływie — jako żerowisk dla ptaków. Zanik tych zbiorowisk prowadzić może do daleko idących zakłóceń biocenotycznych — przekonano się o tym, m. in. w Europie zachodniej po wyniszczeniu *Zostera marina* przez głośną epidemię w latach

1933—1934 (Tutin 1942). Coraz powszechniej wysuwa się więc postulat zabezpieczenia przyszłej egzystencji zbiorowisk traw morskich przez podjęcie odpowiednich kroków ochronnych.

Zakład Taksonomii Roślin i Fitogeografii Instytutu Botaniki UJ w Krakowie

LITERATURA

- Arber A., 1920. *Water plants, a study of aquatic angiosperms*. I + XVI + 436 pp. Cambridge University Press, Cambridge. Reprinted 1963, J. Cramer, Weinheim.
- Ascherson P., 1871. *Die geographische Verbreitung der Seegräser*. Petermann's Mitth. Justus Perthes' Geogr. Anst. 17: 241—248.
- Ascherson P., 1906. *Die geographische Verbreitung der Seegräser*. In: Neumayer, Anl. Wiss. Beob. Reisen ed. 3, 2: 389—413.
- Cammerloher H., 1931. *Blütenbiologie I*. 199 S. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- Demel K., 1927. *Bogactwa gospodarcze naszego morza*. Arch. Hydrobiol. Rybactwa 2: 86—94.
- Gessner F., 1955. *Hydrobotanik. Die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser*. I. 517 S. Deutscher Verlag d. Wissenschaften, Berlin.
- Hartog C. den, 1967. *The structural aspects in the ecology of sea-grass communities*. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch. 15: 648—659.
- Hartog C. den, 1970. *The sea-grasses of the world*. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Tweede Sect. 59 1: 1—275.
- Hartog C. den, 1972. *Klassifikatie van zeegrasgezelschappen*. Jb. Verslagen Meded. Kon. Ned. Bot. Vereeniging 1971: 32—33.
- Isaac F. M., 1968. *Marine botany of the Kenya coast. 4. Angiosperms*. J. E. African. Nat. Hist. Soc. 27: 29—47.
- Isaac W. E., Isaac F. M., 1968. *Marine botany of the Kenya coast. 3. General account of the environment, flora and vegetation*. J. E. African Nat. Hist. Soc. 27: 7—28.
- Knoll F., 1956. *Die Biologie der Blüte*. 164 S. Springer, Berlin.
- Koriba K., Miki S., 1960. *Archeozostera, a new genus from Upper Cretaceous in Japan*. Palaeobotanist 7: 107—110.
- Kornaś J., 1959. *Sea bottom vegetation of the Bay of Gdańsk off Rewa*. Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol. 7 (1): 5—10.
- Kornaś J., Pancer E., Brzyski B., 1960. *Studies on sea-bottom vegetation in the Bay of Gdańsk off Rewa*. Fragm. Florist. Geobot. 6 (1): 3—92.
- Kugler H., 1970. *Blütenökologie*. 2 Auflage. 345 S. G. Fischer, Stuttgart.
- Medwecka-Kornaś A., Kornaś J., 1972. *Roślinność polskiego Bałtyku*. Szata roślinna Polski 1: 503—525. PWN, Warszawa.
- Molinier R., 1960. *Étude des biocénoses marines du Cape Corse*. Vegetatio 9 (3—5): 121—312.
- Molinier R., Picard J., 1952. *Recherches sur les herbiers de phanérogames marines du littoral méditerranéen français*. Ann. Inst. Océanogr. 27: 157—234.
- Ostenfeld C. H., 1915. *On the distribution of the sea-grasses. A preliminary communication*. Proc. Roy. Soc. Victoria 27: 179—191.
- Ostenfeld C. H., 1927a. *Meeeresgräser I. Marine Hydrocharitaceae*. In: Hanning, Winkler, Pflanzenareale 1 (3): 35—38, map 21—24.
- Ostenfeld C. H., 1927 b. *Meeeresgräser 2. Marine Potamogetonaceae*. In: Hanning, Winkler, Pflanzenareale 1 (4): 46—50, map 34—39.
- Sachet M.—H., Fosberg R., 1973. *Remarks on Halophila (Hydrocharitaceae)*. Taxon 22 (4): 439—443.
- Setchell W. A., 1920. *Geographical distribution of the marine spermatophytes*. Bull. Torrey Bot. Club 47: 563—579.

- Szafer W., 1949. *Zarys ogólnej geografii roślin*. 409 ss. Czytelnik, Warszawa.
- Takhtajan A., 1973. *Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen*. 189 S. VEB G. Fischer, Jena.
- Tutin T. G., 1942. *Zostera* L. *J. Ecol.* 30:217—226.
- Tüxen R., 1974. *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands*. 2 Auflage. 207 S. J. Cramer, Lehre. Lfg. 1.
- Voigt E., Domke W., 1955. *Thalassocharis bosqueti Debey ex Miquel, ein strukturell erhaltenes Seegrass der holländischen Kreide*. *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg* 24: 87—102.
- Walter H., 1968. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II: Die gemäßigten und arktischen Zonen*. 1001 S. VEB G. Fischer, Jena.