

JAN KORNAŚ

NOWE OSIĄGNIĘCIA GEOGRAFII ROŚLIN¹

RECENT ACHIEVEMENTS IN PLANT GEOGRAPHY

Wstęp

Geografia roślin ma niewątpliwie najbardziej interdyscyplinarny charakter spośród wszystkich dziedzin botaniki. Jej rozwój uzależniony jest zarówno od postępu wiedzy o roślinach, zwłaszcza systematyki roślin, ekologii roślin i paleobotaniki, jak i od osiągnięć nauk o Ziemi, w szczególności klimatologii, gleboznawstwa, geologii historycznej i paleogeografii. Lata 1945—1965 przyniosły niezwykle ważne osiągnięcia we wszystkich tych dziedzinach. Systematykom udało się rzucić nowe światło na pochodzenie i związki rodowe roślin okrytozalążkowych. Ekolodzy stworzyli koncepcję ekosystemu i wyjaśnili zasady jego funkcjonowania. W badaniach paleobotanicznych wprowadzono precyzyjne metody datowania szczątków kopalnych. W klimatologii i gleboznawstwie dokonano znacznego postępu w klasyfikacji klimatów i gleb oraz ustalaniu geograficznych prawidłowości ich rozmieszczenia na Ziemi. W naukach geologicznych doszło do prawdziwej rewolucji dzięki sformułowaniu i powszechnemu przyjęciu teorii tektoniki kier litosferycznych (*plate tectonics*). W ten sposób powstały nader sprzyjające warunki do ożywienia badań na polu geografii roślin, która w ostatnim dwudziestoleciu przeżywa okres wyjątkowo burzliwego rozwoju. Wyraża się on niespotykaną dotąd liczbą opracowań szczegółowych i przeglądowych, w wyniku których zarysowuje się coraz więcej koncepcji teoretycznych o podstawowym znaczeniu. W Polsce — jak na razie — osiągnięcia te nie znalazły szerszego oddźwięku, ani w pracach oryginalnych, ani w postaci obszerniejszych prób podsumowania wyników prac obcych².

¹ Referat wygłoszony na XLVI Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego we Wrocławiu, 5 IX 1983.

² Nie dotyczy to tylko dwóch zakresów tematycznych, w których badania polskie w pełni nadążają za czołową światową: historii flory i roślinności europejskiej w plejstocenie i holocenie oraz zagadnień synantropizacji szaty roślinnej.

W krótkim referacie niepodobna dokonać przeglądu całego postępu geografii roślin za ostatnie dwudziestolecie. Ograniczę się przeto do omówienia kilku wybranych zagadnień, przede wszystkim z zakresu fitogeografii historycznej. Czytelnik, zainteresowany informacjami bardziej wszechstronnymi i szczegółowymi, znajdzie je w będącym obecnie w druku podręczniku geografii roślin J. Kornasia i A. Medweckiej-Kornaś [23].

Współczesne migracje roślin

Kluczem do zrozumienia historii kształtowania się zasięgów roślin jest poznanie mechanizmów migracji, jakie odbywają się we florach współczesnych. Chodzi przy tym zwłaszcza o migracje spontaniczne³, których śledzenie jest wyjątkowo trudne. Najlepszą okazją dla tego rodzaju obserwacji są „eksperymenty” ustawiane przez samą przyrodę: pojawianie się terenów nowych, nie zasiedlonych zupełnie przez roślinność, a zwłaszcza powstawanie nowych wysp. Ich izolacja stwarza specjalnie korzystne warunki dla śledzenia procesów imigracji i kolonizacji. Klasycznym, od lat dyskutowanym przykładem tego rodzaju była wyspa Krakatau, położona w Cieśninie Sundajskiej, o 40 km od brzegów Jawy i Sumatry [1, 9, 41]. Potężna erupcja wulkaniczna w 1883 roku wyrzuciła w powietrze znaczną część wyspy i zasypała pozostałą jej resztę wielometrową warstwą gorących popiołów. Utworzony w ten sposób nowy teren stał się widownią jedynej w swoim rodzaju sukcesji pierwotnej, w której uczestniczyły gatunki, przybyłe poprzez barierę morską z sąsiednich wysp. Nadarzącą się niezwykłą okazję badawczą wykorzystano niestety tylko w części: prowadzone przez 100 lat obserwacje miały sporo niedostatków metodycznych (brak jednoznacznego ustalenia stanu wyjściowego) i organizacyjnych (brak zabezpieczenia terenu przed nie kontrolowanymi odwiedzinami ludzkimi). Największą ich słabością okazał się brak przewodniej myśli teoretycznej — badania na Krakatau rozpoczynano przecież wiele dziesiątków lat przed powstaniem nauki o sukcesjach roślinności i sformułowaniem pojęcia ekosystemu.

Zupełnie inaczej ułożyły się losy drugiego wielkiego „eksperymentu” biogeograficznego, jakim były narodziny wyspy Surtsey u wybrzeży Islandii w 1963 roku. Wskutek wybuchu podwodnego wulkanu powstała wówczas nowa, całkowicie sterylna wysepka, wznosząca się z dna morskiego o głębokości 130 m i oddalona o 5,5 km od najbliższej wyspy z roślinnością i o 27 km od siedzib ludzkich. Ostateczne rozmiary Surtsey osiągnęły 2,1 km × 1,5 km, a w jej skład obok popiołów wulkanicznych weszły także utworzone z zakrzepłej lawy bazalty, co zapewniło wysepce znaczną trwałość i stworzyło dobre perspektywy dla długoletnich obserwacji. Znakoμίta sposobność wykorzystana została tym razem niemal w stu procentach. Ogłoszenie Surtsey rezerwatem ścisłym i zamknięcie jej przed przygodnymi odwiedzinami oraz bardzo rygorystyczne przepisy dla działających tutaj badaczy wyeliminowały

³ Wędrowki roślin synantropijnych rządzą się własnymi prawidłowościami i wykazują tylko odległe analogie do wędrowek spontanicznych [22].

zupelnie wpływ czynników antropogenicznych. Doskonale pomyślany, wielostronny program badań, o wybitnie międzynarodowym charakterze, sprawił, że po raz pierwszy w historii udało się uzyskać pełny obraz ekogenezy — formowania się od nowa ekosystemów na terenie całkowicie pozbawionym życia [10, 13, 39]. Stwierdzono przy tym, że kolonizacja plaż odbyła się stosunkowo szybko, a udział w niej wzięły nieliczne wyspecjalizowane rośliny nadbrzeżne, rozsiewane przez prądy morskie. Natomiast zasiedlanie wnętrza wyspy dokonywało się nader powoli i z ogromną trudnością; początkowo uczestniczyły w nim wyłącznie rośliny wiatrosiewne, później także gatunki rozsiewane za pośrednictwem ptaków. W pierwszym etapie pojawiły się niemal wyłącznie rośliny zarodnikowe: glony, głównie sinice (które przez wiązanie azotu atmosferycznego przyczyniły się do zamiany martwego podłoża wulkanicznego na biologicznie czynną glebę) oraz mchy. Udział roślin naczyniowych był w pierwszych latach znikomy; co dziwniejsze, dotyczyło to także porostów, uchodzących przecież powszechnie za pionierów życia. Natomiast od samego początku pojawili się obok producentów (glonów i mszaków) także konsumenci pierwszego rzędu (korzenionózki, wrotki i nicienie) oraz destruenci (bakterie i grzyby). Tym samym bardzo szybko ukształtowały się zawiązki prymitywnych, lecz już kompletnych ekosystemów. Na powstanie dobrze wykształconych zbiorowisk roślin wyższych wraz z całą towarzyszącą im fauną, takich, jakie występują na sąsiednich starszych wysepkach, trzeba będzie poczekać jeszcze przez wiele dziesiątków lat. Na Surtsey ujawniła się zatem ekogeneza typu subarktycznego, bardzo powolna i zasadniczo odmienna od szybkiej ekogenezy typu tropikalnego, stwierdzonej na Krakatau.

Teoria biogeografii wysp

Okazje do prowadzenia obserwacji nad zasiedlaniem nowo powstałych wysp przez organizmy zdarzają się niezwykle rzadko. Ostatnio podejmuje się więc próby świadomie kierowanych eksperymentów w tym zakresie. Polegają one na eliminowaniu z terenu wyspy pewnych składników flory lub fauny, albo na zmianie parametrów samej wyspy, i śledzeniu następstw takich zabiegów. Oczywiście „biogeografię eksperymentalną” można uprawiać tylko na wysepkach najmniejszych, z prostym układem współzależności pomiędzy organizmami. Przykładem mogą tu być badania nad wysepkami, utworzonymi przez niewielkie płyty mangrowe w obrębie archipelagu Florida Keys. Na jednych z nich usuwano wszystkie stawonogi za pomocą środków chemicznych i obserwowano przebieg i końcowy efekt rekolonizacji [34, 35]. Na innych zmniejszano powierzchnię i ustalano wpływ takiej operacji na liczbę występujących gatunków stawonogów⁴ [32].

Równocześnie z badaniami eksperymentalnymi prowadzono ostatnio na szczególnie wielką skalę studia porównawcze nad florami i faunami żyjącymi na wyspach

⁴ Analogiczne eksperymenty dotyczące roślin stwarzają — jak na razie — zbyt duże trudności, by mogły doczekać się realizacji.

we wszelkich zakątkach Ziemi [2, 4, 6]. Nagromadzony w ten sposób bogaty materiał faktyczny stał się podstawą uogólnionej koncepcji teoretycznej, znanej pod nazwą teorii biogeografii wysp MacArthura i Wilsona [26], p. także [12]. Stwierdza ona, że każda wyspa uzyskuje — po upływie pewnego czasu od swego powstania — mniej więcej stałą liczbę gatunków w poszczególnych dużych grupach organizmów. Natomiast skład jakościowy jej flory i fauny ulega nadal ustawicznym przemianom, wskutek wymierania jednych składników i imigracji innych. Liczebność flory i fauny wiąże się w widoczny sposób z takimi właściwościami wyspy, jak jej wielkość, różnorodność siedlisk i stopień izolacji (tj. odległość od źródeł zasiedlania), a szybkość wymiany składników (*turnover*) jest tym większa, im mniejsza jest wyspa; zależności te można wyrazić prostymi równaniami. Taką koncepcję uogólniono z czasem na wszelkie ekosystemy o charakterze „wysp” w odmiennym otoczeniu: osamotnione szczyty gór [16, 36, 43], płaty leśne w krajobrazie bezleśnym [5], rezerваты przyrody otoczone terenami użytkowanymi [7] itp. Nie trzeba chyba podkreślać, jak wielkie znaczenie ma przyjęcie tego poglądu dla ochrony gatunków ginących. Stwierdzając nieuchronność wymierania gatunków w małych rezerwach, musimy oczywiście wypracować zupełnie nową strategię dla ratowania ich przed zagładą [7, 12, 29, 33, 38, 49].

Koncepcja MacArthura i Wilsona wzbudziła wiele kontrowersji. Zarzuca się jej niedopuszczalne upraszczanie rzeczywistości i ignorowanie znaczenia czynnika czasu. Procesy wymierania i imigracji, szybkie w ruchliwych grupach zwierząt (wśród ptaków, w mniejszym stopniu ssaków i niektórych owadów), przebiegają powoli u zwierząt mało ruchliwych (mięczaków, wielu przedstawicieli owadów), a tym bardziej roślin (zwłaszcza wieloletnich). Nic więc dziwnego, że rozmieszczenie tych ostatnich odbiega najbardziej od przewidywań teoretycznych.

Niezależnie od tego, jakie będą dalsze losy teorii biogeografii wysp, trzeba jej narodziny uznać za wydarzenie wielkiej wagi. Jest to bowiem pierwsza poważna próba zmatematyzowania biogeografii i stworzenia także i w tej dyscyplinie podstaw dla konstruowania modeli prognostycznych. Perspektywy takie budzą ze zrozumiałych względów powszechne zainteresowanie.

Historyczne migracje roślin

Równocześnie z badaniem współczesnych wędrówek roślin prowadzi się na ogromną skalę prace nad odtwarzaniem przebiegu tych procesów w przeszłości. Dla najbliższych nam i najważniejszych z punktu widzenia obecnego rozmieszczenia roślin na Ziemi okresów holocenu i górnego plejstocenu główną rolę odgrywają przy tym metody paleobotaniczne: badanie szczątków makroskopowych i analiza pyłkowa, która ostatnio została bardzo udoskonalona i pogłębiona, przede wszystkim dzięki powszechnemu wprowadzeniu datowania poszczególnych poziomów w profilach metodą węgla radioaktywnego ^{14}C . Wielkim krokiem naprzód było skorygowanie wyników badań radiowęglowych metodą dendrochronologiczną.

Ustalenie zgodności czasowej pomiędzy poszczególnymi poziomami w różnych

profilach pyłkowych pozwala na wiarygodne konstruowanie map izopoli (linii, łączących punkty, w których w określonym czasie występowała ta sama zawartość pyłku określonej rośliny). Serie takich map stanowią niemal bezpośredni obraz historycznych wędrówek drzew i krzewów. Metoda izopoli, zastosowana po raz pierwszy przez W. Szafera [40], dopiero ostatnio weszła w powszechny użytek [18, 31]. Stało się to możliwe dzięki powszechności datowań metodą ^{14}C oraz przyspieszeniu konstrukcji map przez zastosowanie do tego celu techniki komputerowej.

Najważniejszym wnioskiem ogólnym, który wylania się z badań nad holocenijskimi wędrówkami roślin, jest stwierdzenie, że odbywały się one przeważnie z zaskakująco dużą prędkością, o wiele szybciej niż moglibyśmy się tego spodziewać na podstawie znajomości sposobów rozsiewania się poszczególnych gatunków. Dla określania zdolności migracyjnych u roślin używa się pojęcia tzw. „kroku biologicznego”. Termin ten oznacza średnią odległość, na jaką może przesunąć się zasięg rośliny w ciągu jednego roku, przy użyciu „normalnego” sposobu rozsiewania diaspor. Wielkość taka zależy od odległości, na jaką docierać mogą diaspory danej rośliny, i od wieku, w którym zaczyna się ona rozmnażać. „Krok biologiczny” okazuje się często o wiele za krótki na to, by mógł wyjaśnić niedawne przesunięcia kresów zasięgów roślin. Dobrą ilustracją tego jest podany przez Gleasona i Cronquista [11] przykład, dotyczący jednorocznej rośliny zielnej — niecierpka *Impatiens capensis*. Gatunek ten odgrywa w lasach północno-wschodniej części USA i południowo-wschodniej Kanady podobną rolę, jak *I. noli-tangere* w lasach naszego kraju. Rozrzuca on samoczynnie swe stosunkowo ciężkie nasiona na odległość do 2,5 m; „krok biologiczny” wynosi tu zatem 2,5 m/rok. Pomimo to *I. capensis* występuje do 500 km na północ od granic ostatniego zlodowacenia plejstocenijskiego (Wisconsin); odległość tę przebyć musiał w całości w holocenie, tj. w czasie nie dłuższym niż 10 000 lat. Obliczona stąd faktyczna prędkość wędrówki wynosi co najmniej 50 m/rok, a więc dwudziestokrotnie więcej niż przewidywana. Przypadek *I. capensis* nie jest bynajmniej odosobniony; podobnie zachowywały się liczne drzewa i krzewy. Np. świerk *Picea excelsa* wędrował w Szwecji w okresie 3500—3000 lat temu średnio 900 m/rok tj. przeszło stukrotnie szybciej, niż wynosi jego krok biologiczny [23]. Dowodzi to, że przy przesuwaniu się zasięgów — obok „normalnego” sposobu wędrówki „krok za krokiem” — ważną rolę odgrywać musi przypadek, działający np. w postaci huraganów, powodzi, gromadnych migracji zwierząt itp. i przenoszący diaspory „skokami” niespodziewanie daleko. Skutkiem tego stwierdzamy nader często brak zgodności pomiędzy efektywnością „normalnego” sposobu rozsiewania się rośliny, a wielkością jej zasięgu. Np. piżmaczek *Adoxa moschatellina*, rozmieszczony niezwykle szeroko na całej półkuli północnej, w ogromnej mierze na obszarach zlodowaconych jeszcze w czasie ostatniego glacjału, jest rośliną o owocach stosunkowo ciężkich, odkładanych bezpośrednio na powierzchni gleby i rozsiewanych przez ślimaki.

Znaczna prędkość historycznych migracji roślin sprawiła, że dzieje flor i roślinności Ziemi, przynajmniej w ostatnich odcinkach jej geologicznej historii, odznaczają się wyjątkowo dużym dynamizmem. Niemal cała współczesna szata roślinna Europy, z jej różnorodnymi elementami geograficznymi, strefowym rozmieszcze-

niem zbiorowisk zonalnych i subtelnym układem wielu innych prawidłowości geograficznych powstała *de novo* w ciągu zaledwie 10 000 lat, tj. w okresie, którego długość równa się tylko 1/250 części czasu trwania plejstocenu i odpowiada okresowi życia kilkunastu pokoleń bardziej długowiecznych drzew. Daje to wyobrażenie o skali trudności, na jakie napotykamy, odtwarzając historyczne przemiany szaty roślinnej, zwłaszcza gdy cofamy się dalej w przeszłość.

Plejstocenijskie ostoje flor leśnych

Terenami wyjściowymi dla holocenijskich migracji drzew w Holarktydzie były glacialne ostoje flory leśnej. W Europie do niedawna jeszcze tereny takie umieszczano na północnych obrzeżach dzisiejszego Obszaru Śródziemnomorskiego. Nowsze wyniki analiz pyłkowych ujawniły jednak, że w europejskiej części Obszaru Śródziemnomorskiego istniała w glacialach (nie wyłączając ostatniego) bezleśna, oligotermiczna roślinność stepowa, a nawet półpustynna [14, 48]. Glacjały były więc tutaj nie tylko zimne, lecz zarazem wybitnie suche; nawet podczas ostatniego z nich tylko na najbardziej uprzywilejowanych siedliskach utrzymywać się mogły niewielkie wyspy leśne. Jest rzeczą wątpliwą, by w takich warunkach przetrwać mogły gatunki bardziej wymagające, nawet spośród drzew zrzucających liście na zimę. Dotyczy to oczywiście w jeszcze większej mierze wiecznie zielonej roślinności śródziemnomorskiej. Pogląd, że składa się ona głównie z reliktywów trzecieorzędowych, które przetrwały *in situ* cały plejstocen, ulec musi rewizji; ich ostoi szukać trzeba dalej na południe.

Radykalnie zmieniły się również zapatrywania co do charakteru klimatu i roślinności okresów, odpowiadających glacialom, w strefie gorącej. Wobec udowodnionej bezspornie synchroniczności glacialów i interglacialów na całej Ziemi⁵ zmiany, jakie zachodziły w tropikach, były w zasadzie równoczesne ze zmianami w wyższych szerokościach geograficznych. Spośród trzech wysuwanych kolejno hipotez co do charakteru glacialów w niższych szerokościach geograficznych pierwsza głosiła, że były one tutaj okresami wzmózonej wilgotności („pluwałami”). Hipoteza druga zakładała równoczesne przemieszczanie się wszystkich stref klimatyczno-roślinnych ku równikowi (a więc osuszenie w strefie równikowej, przy równoczesnym zwilgotnieniu klimatu na bardziej od równika oddalonych krańcach strefy gorących pustyń, np. na południowej granicy Obszaru Śródziemnomorskiego). Hipoteza trzecia uważała glacialy za okresy wzmózonej suszy na całej Ziemi, a więc także w strefie gorącej („interpluwały”), a okresy wilgotne („pluwały”) utożsamiała z glacialami. Obecnie ten trzeci pogląd zyskuje niemal powszechne uznanie, w miarę jak wykrywa się w strefie gorącej coraz liczniejsze ślady glacialnego ochładzania i osuszania się klimatu. Konsekwencją takiego biegu wydarzeń musiało być wielokrotne kurczenie się obszarów, zajętych przez zwarte, wilgotne lasy równikowe, i rozprzestrzenianie

⁵ Ścisłej mówiąc prawie synchroniczności. Wahania klimatyczne na półkuli północnej były nieznacznie opóźnione — w górnym plejstocenie i holocenie nie więcej niż 3 000 lat — w stosunku do analogicznych zmian na półkuli południowej, gdzie znajdował się „generator zimna” w postaci pokrytej lądolodem Antarktydy.

się na ich miejsce roślinności luźniejszej, głównie sawannowej [8, 30]. Tak np. na terenie Amazonii jednolity obecnie obszar leśny rozpaść się musiał wielokrotnie na kilkanaście niedużych ostoi, które stawały się punktem wyjścia dla kolejnych faz ekspansji lasu równikowego w interglacjach i holocenie. Ślady tego widoczne są zarówno w rzeźbie terenu (powszechne występowanie form erozyjnych, właściwych obszarom sawannowym, na współczesnych terenach leśnych, ujawnione dzięki ukośnym radarowym zdjęciom lotniczym), jak i we florze (uderzające bogactwo gatunkowe i nagromadzenie endemitów, zarówno reliktowych, jak i progresywnych, w ostojach, a ich brak na obszarach pomiędzy ostojami) [30]. Tak więc — wbrew panującym do niedawna poglądom — las równikowy nie był bynajmniej widownią długiego, niezakłóconego rozwoju *in situ*, lecz ma za sobą niezwykle burzliwą i urozmaiconą historię (w Amazonii okresy suche i wilgotne następowały po sobie w ciągu plejstocenu co najmniej dwudziestokrotnie). Stawia to w całkowicie nowym świetle mechanizmy ewolucji roślin w tropikach.

Rekonstrukcje paleoekologiczne

Pogłębiająca się znajomość dawnych środowisk geograficznych co do ich rzeźby, stosunków wodnych, klimatu, gleb oraz świata roślinnego i zwierzęcego stwarza podstawy do rekonstrukcji całych ekosystemów, jakie istniały w przeszłości. Podejmowane w tym zakresie próby przynoszą wyniki coraz pełniejsze i coraz bardziej wiarygodne, zwłaszcza w odniesieniu do niezbyt odległych okresów geologicznych. Przykładem takiego postępowania może być odtworzenie stosunków, jakie panowały u schyłku plejstocenu i w początkach holocenu na pomoście, łączącym północno-wschodni kraniec Azji z północno-zachodnim krańcem Ameryki Północnej [17]. Na tym niezlodowaconym obszarze, określanym nazwą Beringii, stwierdzono istnienie 45 000—14 000 lat temu osobliwego „paradoksu produkcyjnego”. Mimo surowego klimatu periglacialnego i skąpej roślinności o charakterze stepotundry żyła tu liczna i różnorodna fauna wielkich ssaków roślinożernych, wśród których dominowały: mamut, koń, bizon, wół piżmowy i łos. Wyjaśnienia takiej sytuacji szukać należy w znacznym zróżnicowaniu miejscowych warunków siedliskowych, w specjalizacji różnych grup roślinożerców, wykorzystujących różne nisze pokarmowe, oraz w nader sprawnym obiegu składników odżywczych, któremu sprzyjał stosunkowo suchy klimat i zasobne, mało zaawansowane w rozwoju gleby. Istniejące dane faktyczne pozwalają z dużym prawdopodobieństwem odtworzyć ówczesne łańcuchy troficzne, a nawet ustalić szacunkowe dane ilościowe. Subtelna równowaga ekologiczna glacialnej Beringii załamała się około 13 500 lat temu, kiedy zwilgotnienie i ocieplenie się klimatu doprowadziło do zastąpienia otwartej stepotundry przez bardziej zwartą roślinność krzewinkową, torfowiskową i bagienną, akumulującą wielkie ilości trudno rozkładających się szczątków organicznych. Zwolniło to znacznie obieg składników pokarmowych i pogorszyło warunki życia dla wielkich ssaków roślinożernych, zwłaszcza tych, które nastawione były na spisanie roślin-

ności trawiastej. O ostatecznym ich losie przesądził człowiek, doprowadzając m, in. — przez niczym nie hamowaną eksploatację zwierzyny — do całkowitego wyginięcia mamuta.

Historyczne związki pomiędzy kontynentami

Dawne powiązania florystyczne pomiędzy kontynentami stanowią jedno z najważniejszych, a zarazem najtrudniejszych zagadnień w historycznej geografii roślin. Powiązania takie ujawniają się przede wszystkim w istnieniu transoceanicznych dysjunkcji grupowych, oddzielających zasięgi wielu identycznych lub bliskich sobie taksonów, występujących na odległych kontynentach [21]. Do najlepiej poznanych przykładów tego typu należy dysjunkcja transatlantycka przyrównikowa, jaką wykazują liczne taksony wspólne dla tropikalnej Afryki i tropikalnej Ameryki Południowej, oraz dysjunkcja holantarktyczna, charakterystyczna dla wielu składników flor obszarów umiarkowanych półkuli południowej: magellańskiej części Ameryki Południowej, Australii (zwłaszcza jej górzystej, południowo-wschodniej części), Nowej Zelandii i wysp Oceanu Południowego. Zjawiska takie próbowano tłumaczyć za pomocą jednej z trzech hipotez: dalekiego transportu, pomostów lądowych lub wędrówki (dryftu) kontynentów. Tłumaczenie trzecie, związane pierwotnie z mocno krytykowaną teorią A. Wegenera, uzyskało ostatnio solidne podstawy geologiczne, dzięki udowodnieniu ponad wszelką wątpliwość wielkich przemieszczeń kontynentów. Przyjmowana dziś coraz powszechniej koncepcja tektoniki kier litosferycznych pozwala na odtworzenie dróg tych wędrówek i ustalenie ich chronologii [15, 24, 25, 42]. Skonfrontowanie uzyskanych tą drogą danych z faktami zasięgowymi wykazuje niejednokrotnie daleko idące zbieżności; szczególnie przekonujących przykładów tego typu dostarcza kontynent australijski [3, 19].

Jeszcze u schyłku okresu kredowego Australia leżała o 35° bliżej bieguna południowego i wchodziła w skład Gondwany — gigantycznego prakontynentu półkuli południowej, obejmującego również Antarktydę, Amerykę Południową i Afrykę. Posiadała ona wówczas umiarkowaną, wiecznie zieloną florę leśną typu holantarktycznego, złożoną z przedstawicieli szpilkowych (*Araucaria*, *Podocarpaceae* i in.) oraz pierwotnych okrytozależkowych (*Winteraceae*, *Nothofagus* i in.). Późniejszy rozpad Gondwany i przemieszczenie się jej australijskiej części ku północy spowodowały:

(1) powstanie dysjunkcji holantarktycznej, jaką wykazują dziś najstarsze składniki flor południowej półkuli (*Araucaria*, *Nothofagus* i in.);

(2) przyśpieszoną ewolucję flory Australii pod wpływem zmian klimatu, wynikających ze zmiany szerokości geograficznej (wyraziła się ona przede wszystkim jako kserofityzacja: powstanie niezliczonych odpornych na suszę gatunków akacji *Acacia* sect. *Phyllodineae*, eukaliptusów *Eucalyptus* i in.; narodziny flory pustynnej — tym procesom zawdzięcza Australia swą odrębność florystyczną, opartą głównie na bogactwie endemitów progresywnych);

(3) kolizję kry australijskiej z azjatycką i imigrację — poprzez Nową Gwineę —

elementu paleotropikalnego, związanego z wilgotnymi lasami równikowymi, naj młodszego we florze Australii i skupiającego się głównie na północnym wschodzie (Queensland).

Te trzy rodzaje zjawisk — powstawania dysjunkcji transoceanicznych, ewolucja dryfujących flor przy zmianie szerokości geograficznej oraz mieszanie się flor o różnej genezie w przypadku kolizji kier — stwierdzono również w historii innych wędrujących kontynentów. Nie wszystkie jednak dysjunkcje transoceaniczne dadzą się wyjaśnić w taki sposób. Np. wśród taksonów o zasięgach holantarktycznych, które są wcale liczne (2 rodziny, 50—60 rodzajów i szereg gatunków roślin naczyniowych, liczni przedstawiciele roślin zarodnikowych i zwierząt, zwłaszcza bezkręgowych) zaznaczają się dwa wyraźne nawarstwienia czasowe. Starsze z nich tworzą wspomniane już elementy paleo-holantarktyczne (*Araucaria*, *Podocarpaceae*, *Nothofagus*), których historia wiąże się z rozpadem Gondwany i wejściem jej antarktycznej części w epokę lodową (już w miocenie). Bezspornym dowodem takiego biegu wypadków są znajdowane coraz liczniej na Antarktydzie i przyległych wyspach leśne flory kopalne wieku trzeciorzędowego [37, 46, 47]. Odmienną grupę historyczną tworzą taksony neo-holantarktyczne — młode, nie zróżnicowane pod względem systematycznym i zasiedlające przede wszystkim zlodowacone w plejstocenie wyspy subantarktyczne. Ich obecne zasięgi uformować się mogły dopiero w holocenie, drogą dalekiego transportu za pośrednictwem wiatru, prądów morskich lub ptaków. Warunki dla takiego rozprzestrzeniania się są w strefie subantarktycznej szczególnie korzystne ze względu na wiejące tutaj z ogromną siłą z zachodu na wschód stałe wiatry okężne i zgodne z nimi prądy morskie oraz podobnie skierowane szlaki wędrówek ptaków (Moore, w: [4]). Dysponujemy już wcale licznymi dowodami współczesnych wokółbiegunowych wędrówek holantarktycznych roślin zarodnikowych, zwłaszcza mszaków [44, 45].

Jeszcze bardziej skomplikowana jest chronologia wydarzeń, które poprzedziły powstanie dysjunkcji transatlantycznej przyrównikowej [21, 27]. W tym przypadku rozdział kontynentów — afrykańskiego i południowoamerykańskiego — oraz początkowe etapy dryftu zachodziły wcześniej niż opanowanie flor niżowych na tych obszarach przez rośliny okrytozalążkowe i dlatego większość gatunków o zasięgach transatlantycznych przyrównikowych musiała uzyskać swe dzisiejsze rozmieszczenie później, dzięki dalekiemu transportowi poprzez Atlantyk, który przez dłuższy czas był znacznie węższy i łatwiejszy do przekroczenia niż współcześnie.

Sytuację podobną stwierdzamy także w przypadku innych dysjunkcji transoceanicznych. Wykazujące je grupy taksonów są często niejednorodne; starsze spośród nich mogą mieć rozmieszczenie wynikające z dryftu kontynentów, młodsze zawdzięczają swe zasięgi dalekiemu transportowi diaspor. Tak więc ostatnio dokonał się nieoczekiwany zwrot w poglądach na powstanie dysjunkcji transoceanicznych: biogeografowie, którzy z uporem wiązali genezę wszystkich takich dysjunkcji z hipotezą wędrówek kontynentów wtedy, gdy znajdowała się ona w ogniu najostrzejszej krytyki, znacznie ostrożniej odwołują się do niej obecnie, gdy zyskała sobie pełne potwierdzenie ze strony geologów. Głównym powodem takiego stanu rzeczy są trudności w uzgodnieniu chronologii coraz lepiej datowanych wydarzeń geologicz-

nych i kolejnych etapów ewolucji świata roślin: wędrówki kontynentów okazują się często po prostu zbyt wczesne na to, by tłumaczyć mogły rozmieszczenie filogenetycznie młodych grup systematycznych.

Spustoszenie biosfery a przyszłość geografii roślin

Omówione przykładowo osiągnięcia geografii roślin dobrze ilustrują ogromny postęp, jaki się w tej dziedzinie ostatnio dokonał, i wskazują dalsze podobne możliwości na przyszłość. Obraz byłby jednak niepełny, gdyby nie wspomnieć równocześnie o groźnym znaku zapytania, jaki zawisł nad jutrem geografii roślin (i wielu innych dyscyplin biologicznych) wobec bezprzykładnego spustoszenia, dokonywanego w biosferze przez człowieka. Wskutek gwałtownego zaniku wielu najbardziej interesujących składników flor i faun zacierają się swoiste rysy rozmieszczenia organizmów na Ziemi, co ogranicza w coraz większej mierze możliwości badań nad naturalnym zróżnicowaniem geograficznym biosfery. Szacuje się, że spośród około 250 000 gatunków roślin okrytozalążkowych, żyjących współcześnie na Ziemi, co najmniej 50 000 stoi o krok od zagłady. Wiele taksonów zniknie zapewne bezpowrotnie, zanim zostaną poznane lub choćby tylko zebrane i zabezpieczone w postaci materiałów dla przyszłych badań. Największe straty zagrażają strefie równikowej, najważniejszej dla zrozumienia historii przemian całej biosfery [20, 28]. Odbywa się tam obecnie dramatyczny wyścig pomiędzy gromadzeniem danych i zbiorów botanicznych, a nieodwracalną dewastacją szaty roślinnej. Na wielu obszarach wyścig ten jest już przegrany; by nie stało się tak wszędzie, podejmowane są ostatnio wielkie akcje w skali światowej: Kampania w sprawie Ochrony Lasów Tropikalnych (*Tropical Forest Campaign*), zorganizowana przez Międzynarodową Unię Ochrony Przyrody (IUCN) i Światowy Fundusz Ochrony Dzikich Zwierząt (WWF) oraz Dekada Tropików (*Decade of the Tropics*), zainicjowana przez Międzynarodową Unię Nauk Biologicznych (IUBS). Na ile kroki te mogą być skuteczne w warunkach wzrastającego przeludnienia Ziemi, pogłębiających się braków żywności i surowców, napięć w stosunkach międzynarodowych i powszechnego wyścigu zbrojeń — okaże dopiero przyszłość.

LITERATURA

- [1] Backer C. A., n. d. The problem of Krakatoa as seen by a botanist. 299 pp. Visser & Co. — M. Nijhoff, Weltevreden — The Hague.
- [2] Balgooy M. M. J. van, 1969. A study on the diversity of islands floras. *Blumea* 17: 137—178.
- [3] Beadle N. C. W., 1981. The vegetation of Australia. XXVII, 690 pp., G. Fischer, Stuttgart—New York.
- [4] Bramwell D. (ed.), 1979. Plants and islands. X, 459 pp., Academic Press, London etc.
- [5] Burges R. L., Sharpe D. M., 1981. Forest island dynamics in man-dominated landscapes. (*Ecological Studies* 41). XVII, 310 pp., Springer Verlag, New York—Heidelberg—Berlin.
- [6] Carlquist S., 1974. Island biology. IX, 660 pp. Columbia Univ. Press, New York.

- [7] Diamond J. M., 1975. The islands dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conservation* 7: 129—146.
- [8] Flenley J. R., 1979. The equatorial rain forest: a geological history. VII, 162 pp. Butterworths, London—Boston.
- [9] Flenley J. R., Richards K., 1982. The Krakatoa Centenary Expedition. Final Report. Univ. Hull Department of Geography. Misc. Ser. 25: V, 196 pp.
- [10] Fridriksson S., 1975. Surtsey. Evolution of life on a volcanic island. 198 pp. Butterworths, London.
- [11] Gleason H. A., Cronquist A., 1964. The natural geography of plants. VIII, 420 pp. Columbia Univ. Press, New York—London.
- [12] Gorman M., 1979. Island ecology. 79 pp. Chapman and Hall, London.
- [13] Guenther E. W., Klug H. (Hrsg.), 1970. Surtsey, Island. Natürliche Erstbesiedlung (Ökogenese) der Vulkaninsel. Schriften Naturwiss. Vereins Schleswig — Holstein, Sonderband: 1—120.
- [14] Hammen T. van der, Wijmstra T. A., Zagwijn W. H., 1971. The floral record of the Late Cenozoic of Europe. Pp. 391—424. In: Turekian K. K. (ed.), Late Cenozoic Glacial Ages. Yale Univ. Press, New Haven—London.
- [15] Heather D. C., 1979. Plate tectonics. E. Arnold, London.
- [16] Hedberg O., 1970. Evolution of the afroalpine flora. *Biotropica* 2: 16—23.
- [17] Hopkins D. M., Matthews J. V. Jr., Schweger C. E., Young S. B., 1982. Paleoeecology of Beringia. XIV, 489 pp. Academic Press, New York etc.
- [18] Huntley R., Birks H. J. B., 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0—13 000 years ago. XIV, 667 pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- [19] Keast A. (ed.), 1981. Ecological biogeography of Australia. XIX, IX, IX, 2142 pp. W. Junk, The Hague.
- [20] Kornaś J., 1980. Perspektywy botaniki tropikalnej. *Kosmos A*, 29: 383—395.
- [21] Kornaś J., 1981. Dysjunkcje transoceaniczne w nowym świetle. *Kosmos A*, 30: 141—160.
- [22] Kornaś J., 1981. Oddziaływanie człowieka na florę: mechanizmy i konsekwencje. *Wiadom. Bot.* 25: 165—182.
- [23] Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. *Geografia roślin*. PWN, Warszawa (w druku).
- [24] Książkiewicz M., 1974. Teoria wędrówki kontynentów w nowym świetle. 43 ss. PWN, Warszawa—Kraków.
- [25] Książkiewicz M., 1979. *Geologia dynamiczna*. Wyd. 5. 708 ss. Wydawnictwo Geologiczne, Warszawa.
- [26] MacArthur R. H., Wilson E. O., 1967. The theory of island biogeography. XII, 203 pp. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- [27] Meggers B. J., Ayensu E. S., Duckworth W. D., 1973. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a new comparative review. VIII, 350 pp. Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- [28] National Research Council, 1980. Research Priorities in Tropical Biology. XII, 116 pp. National Academy of Science, Washington.
- [29] Picket S. T. A., Thompson J. N., 1978. Path dynamics and the design of nature. *Biol. Conservation* 13: 27—37.
- [30] Prance G. T. (ed.), 1982. Biological diversification in the tropics. XVI, 714 pp. Columbia Univ. Press, New York.
- [31] Ralska-Jasiewiczowa M., 1983. Isopollen maps for Poland: 0—11 000 years B. P. *New Phytol.* 94: 133—175.
- [32] Simberloff D. S., 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology* 57: 629—648.
- [33] Simberloff D. S., Abele L. G., 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science* 191: 285—286.
- [34] Simberloff D. S., Wilson E. O., 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology* 50: 278—296.
- [35] Simberloff D. S., Wilson E. O., 1970. Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology* 51: 934—937.

- [36] Simpson B. B., 1974. Glacial migrations of plants: island biogeographical evidence. *Science* **185**: 698—700.
- [37] Stuchlik L., 1981. Tertiary pollen spectra from the Ezcurra Inlet Group of Admiralty Bay, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Stud. Geol. Polon.* **72**: 109—132.
- [78] Sullivan A. L., Schaffer M. L., 1975. Biogeography of the Megazoo. Biogeographic studies suggest organizing principles for a future system of wild lands. *Science* **189**: 13—17.
- [39] Surtsey Research Progress Report I (1965), II (1966), III (1967), IV (1968), V (1970), VI (1972), VII (1974), VIII (1978), IX (1982). The Surtsey Research Society, Reykjavik.
- [40] Szafer W., 1935. The significance of isopollen lines for the investigation of the geographical distribution of trees in the Post-Glacial Period. *Bull. Int. Acad. Polon. Sci., Cl. Sci. Math., Sér. B 1, Bot.* **1935**: 235—239.
- [41] Szymkiewicz D., 1937. Szkice z geografii roślin. IX. Krakatau. *Kosmos B*, **62**: 285—308.
- [42] Thenius E., 1977. Meere und Länder im Wechsel der Zeiten. Die Paläogeographie als Grundlage für die Biogeographie. X, 200 S. Springer Verlag, Berlin etc.
- [43] White F., 1981. The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. *African J. Ecol.* **19**: 33—54.
- [44] Zanten B. O. van, 1978. Experimental studies on transoceanic long-range dispersal of moss spores in the Southern Hemisphere. *J. Hattori Bot. Lab.* **44**: 455—482.
- [45] Zanten B. O. van, Pócs T., 1981. Distribution and dispersal of bryophytes. *Advances Bryol.* **1**: 479—562.
- [46] Zastawniak E., 1981. Tertiary leaf flora from the Point Hennequin Group of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). Preliminary report. *Stud. Geol. Polon.* **72**: 97—108.
- [47] Zastawniak E., Wrona R., Gaździcki A., Birkenmajer K., 1985. Plant remains from the top part of the Point Hennequin Group (Upper Oligocene), King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Stud. Geol. Polon.* **81**: 143—164.
- [48] Zeist W. van, Bottema S., 1982. Vegetational history of the Eastern Mediterranean and the Near East during the last 20 000 years. Pp. 277—321. In: Bintliff J. L., Zeist W. van, (eds.), *Palaeoclimates, Palaeoenvironments and Human Communities in the Eastern Mediterranean Region in Later Prehistory*. British Archaeological Reports International Series **133**, Oxford.
- [49] Witkowski Z., 1984. New suggestions for protection of forest in nature reserves, based on the successions of a forest ecosystem. Pp. 109—123. In: *Warsaw Agricultural University — SGGW-AR, IInd Symposium on the Protection of Forest Ecosystems*. Warsaw Agricultural University Press, Warszawa.

Prof. dr Jan Kornaś
Instytut Botaniki UJ
ul. Lubicz 46
31-512 Kraków