

JAN KORNAŚ

STRATEGIE PRZYSTOSOWAWCZE PAPROTNIKÓW W STREFIE  
SAWANNOWEJ AFRYKI TROPIKALNEJ<sup>1</sup>ADAPTIVE STRATEGIES OF PTERIDOPHYTES IN THE SAVANNA WOODLAND ZONE OF  
TROPICAL AFRICA

## Wstęp

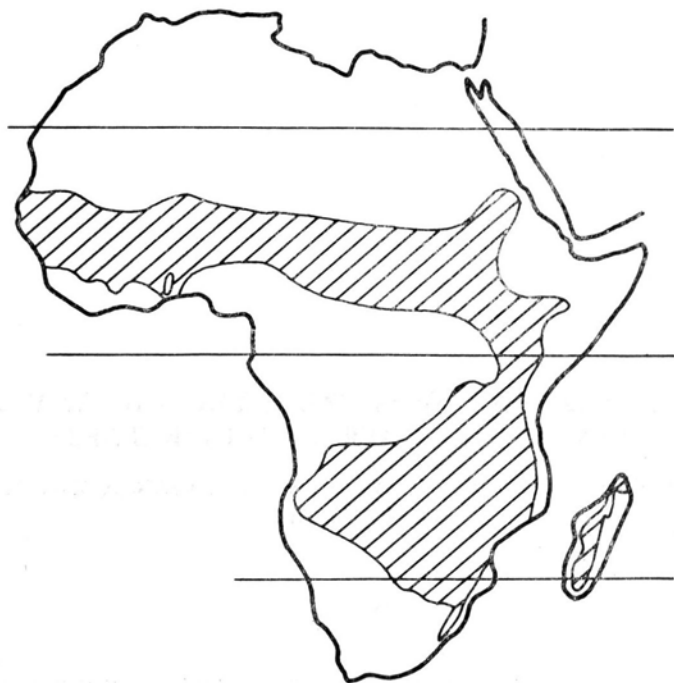
Występowanie paprotników w strefie gorącej kojarzymy zazwyczaj z formacją wilgotnych wieczniezielonych lasów równikowych [35]. Odnznaczają się one — zwłaszcza w piętrach podgórskich — największym na Ziemi bogactwem gatunków z tej grupy roślin i największą różnorodnością ich postaci życiowych [2, 12, 13, 14, 40]. Szacuje się, że w wilgotnych lasach równikowych żyje około 2/3 spośród wszystkich znanych współcześnie paprotników [40, 46]. W poszczególnych niszach siedliskowych występują tu tak odmienne typy ekologiczne, jak higrofilne gatunki naziemne, epifity dolnej warstwy lasu (higro- i skiofilne) i jego stropu (ksero- i heliofilne) oraz liany i paprocie drzewiaste [2, 12, 13, 14, 16, 40]. Różnorodność tę zwiększają jeszcze siedliska szczególne z własną wyspecjalizowaną pteridoflorą (skały śródleśne, brzegi rzek i strumieni itp.) [40, 45].

Diametralnie odmienna jest sytuacja na gorących pustyniach, które są niemal zupełnie pozbawione paprotników. Na Saharze np. rosną częściej zaledwie dwa ich gatunki związane z oazami: paproć *Adiantum capillus-veneris* L.<sup>2</sup> i skizyp *Equisetum ramosissimum* Desf. [41].

Bardzo niewiele wiadano dotychczas o życiu paprotników na ogromnych obszarach tropikalnych rozciągających się pomiędzy wilgotną strefą leśną a pustyniami, zajętych przez klimaty zmienne (okresowo wilgotne) i opanowanych przez

<sup>1</sup> Referat wygłoszony na 47. Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego w Łodzi, w dniu 4 września 1986 r.

<sup>2</sup> Nomenklaturę gatunkową paprotników oparto na opracowaniach Schelpiego [44] i Kornasia [29]; skróty nazwisk autorów podano przy każdej z nazw tylko raz, w miejscu gdzie pojawia się ona w tekście po raz pierwszy.



Ryc. 1. Rozmieszczenie obszarów okresowo suchych, zajętych przez sawanny i lasy sawannowe, w Afryce tropikalnej

TABELA I

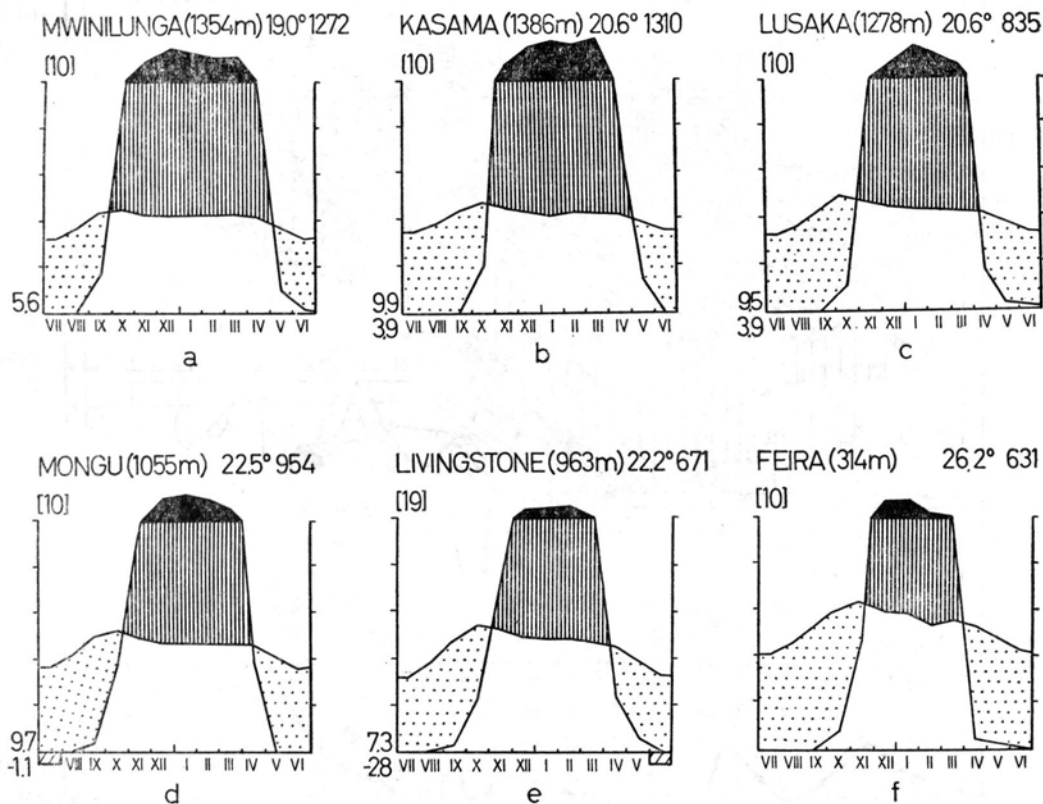
Ubożenie flor paprotników w Afryce w miarę zmniejszania się wilgotności klimatu [29]

Region	Liczba gatunków paprotników
Tanzania	ok. 370
Zachodnia Afryka	
Równikowa	308
Kamerun	256
Zambia	146
Namibia	43

formacje lasów sawannowych i sawann (ryc. 1). Powszechnie znany był jedynie fakt szybkiego ubożenia pteridoflory w miarę zmniejszania się rocznych sum opadów i skracania długości pory deszczowej (tab. I). Nie dostrzegano natomiast niezwykle interesujących zjawisk w zakresie przystosowań paprotników do coraz trudniejszych warunków życiowych wzdłuż takiego gradientu. Artykuł niniejszy ma za cel ukazanie niektórych z tych zjawisk w oparciu o wyniki badań, przeprowadzonych przez autora w dwóch okresowo suchych obszarach Afryki tropikalnej — w Zambii i krajach ościennych [4, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 34] oraz w północno-wschodniej Nigerii i północnym Kamerunie [30, 32, 34].

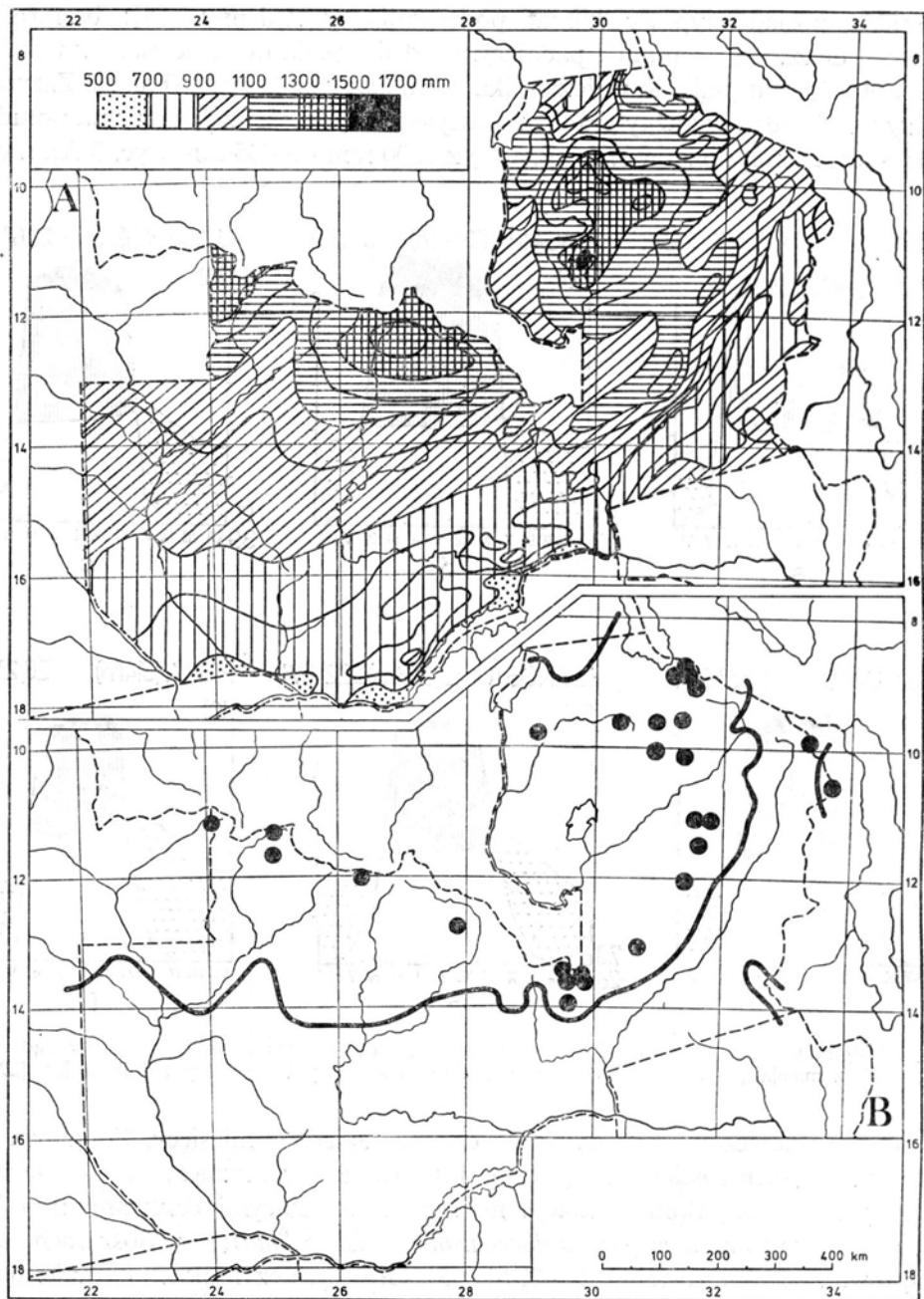
## Warunki życiowe i preferencje siedliskowe paprotników w Zambii [19, 20, 29]

Zambia posiada typowy klimat podrównikowy zmienny [35]: bezmroźny, z obfitymi deszczami „letnimi”, padającymi od listopada do kwietnia, i z trwającą około pół roku, od maja do października, porą suszy „zimowej” (ryc. 2). Zaznacza się przy tym bardzo wyraźny gradient malejącej wilgotności z północy na południe kraju: roczna suma opadów zmniejsza się z 1500 mm do 635 mm (ryc. 3 A), a czas



Ryc. 2. Diagramy klimatyczne dla Zambii (wykreślone metodą Gaussena-Waltera), uporządkowane zgodnie z malejącą roczną sumą opadów (tj. w kierunku od północy na południe kraju). [29]

trwania pory deszczowej skraca się do czterech zaledwie miesięcy. Zonalnym (klimaksowym) typem roślinności są widne lasy sawannowe, zrzucające liście w porze suchej (przede wszystkim formacja miombo z panującymi drzewami z rodziny *Caesalpiniaceae*: *Brachystegia*, *Julbernardia* i *Isoberlinia*); w obszarach suchszych towarzyszą im sawanny [6, 42, 51, 55]. Głównym czynnikiem ograniczającym występowanie paprotników w tej strefie klimatycznej i narzucającym im w sposób bardzo rygorystyczny roczną rytmikę rozwoju jest okresowy niedobór wody. Nie zaznacza się on tylko na stale wilgotnych siedliskach nie-zonalnych: na bagnach, brzegach rzek i jezior lub w strefie rozbryzgu przy wodospadach. W tak wyodrębnio-



Ryc. 3. A — roczne sumy opadów atmosferycznych na terenie Zambii; B — rozmieszczenie drzewiastej paproci *Cyathea dregei* Kunze (linią ciągłą oznaczono izohiętę 1000 mm). [28, 29]

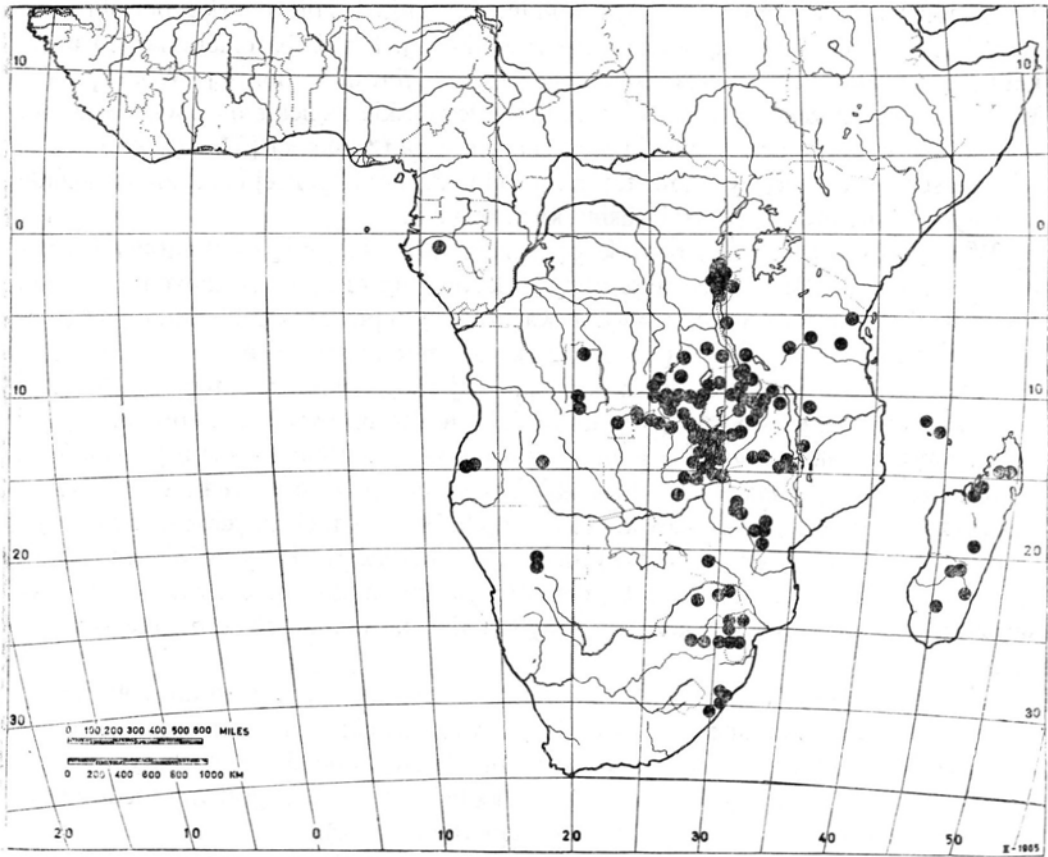
nych enklawach występować mogą lokalnie gatunki i zbiorowiska podobne do tych, jakie właściwe są wilgotnej strefie równikowej. Ich najbardziej znanym przykładem jest płat lasu wieczniezielonego („rain forest”) poniżej Wodospadów Wiktorii [54]. Szczególny charakter mają także płaskie zagłębienia, zwane dambo, podtapiane w porze deszczowej, a wysychające w porze suchej [52, 53]. Zajmuje je roślinność trawiasta, o wysokim stopniu odrębności florystycznej i znacznym udziale lokalnych endemitów (spośród roślin kwiatowych).

W wilgotnych obszarach równikowych paprotniki skupiają się najobficiej w zonalnych zbiorowiskach wieczniezielonych lasów higromegatermicznych [12, 40]. W strefie lasów sawannowych i sawann warunki występowania paprotników w zbiorowiskach zonalnych stają się nader niekorzystne: zwarte runo wysokich traw stwarza tak silną konkurencję, że sprostać jej mogą tylko niektóre, najbardziej pod tym względem odporne gatunki (w lasach sawannowych Zambii najczęściej orlica *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn w dwóch podgatunkach — subsp. *aquilinum* i subsp. *centrali-africanum* Hieron.). Równocześnie suchość powietrza drastycznie ogranicza lub wręcz uniemożliwia rozwój epifitów; ich nielicznych przedstawicieli (*Pleopeltis excavata* (Bory ex Willd.) Sledge, *P. macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf.) spotkać można w formacji miombo niemal wyłącznie tylko na szczytach najwysokościjszych wzgórz, gdzie zaznacza się wpływ mgieł, powstających w piętze kondensacji.

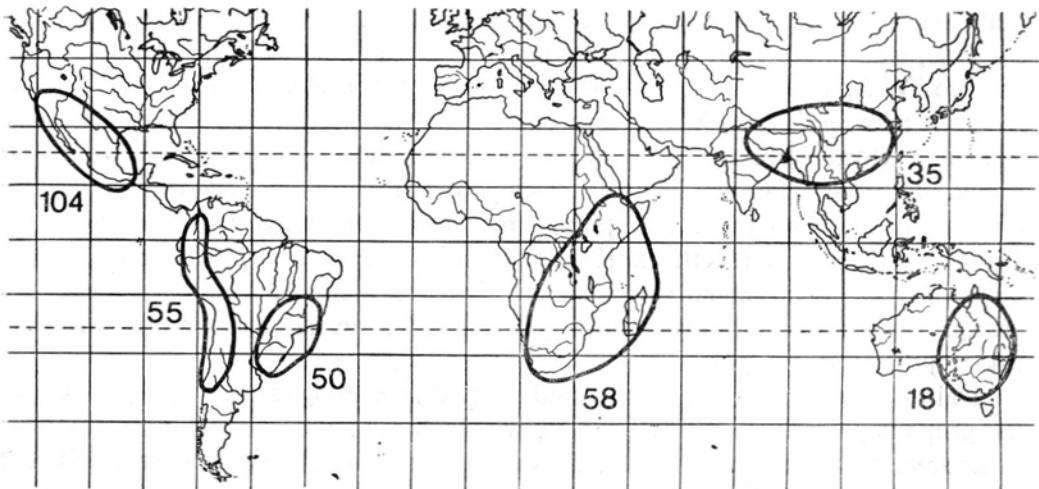
W wyniku tej sytuacji głównym miejscem występowania paprotników w Zambii są zbiorowiska nie-zonalne, i to dwojakiego rodzaju: ekstrazonalne wieczniezielone lasy galeriowe i bagienne oraz azonalne zbiorowiska inicjalne dwóch typów serii sukcesyjnych, rozwijających się albo na siedliskach ze szczególnym niedoborem wody (kseroserie) albo też z jej nadmiarem (hydroserie).

Występowanie ekstrazonalnych skrawków wilgotnych lasów wieczniezielonych w strefie sawannowej jest zjawiskiem powszechnym i bardzo uderzającym. Ciągną się one wąskimi wstęgami wzdłuż rzek jako tzw. lasy galeriowe i porastają niektóre siedliska bagienne. Z reguły towarzyszą im dość liczne paprocie naziemne i nadrzewne, stanowiące mocno zubożały derywat pteridoflory wilgotnego lasu równikowego. W Zambii są to z gatunków naziemnych np. *Adiantum poiretii* Wikstr., *Asplenium inaequilaterale* Willd., *Blotiella crenata* (Alston) Schelpe, *Elaphoglossum petiolatum* (Sw.) Urb. var. *salicifolium* (Willd. ex Kaulf.) Schelpe, *Pteris dentata* Forsk., *P. friesii* Hieron., *Tectaria gemmifera* (Fée) Alston, *Thelypteris dentata* (Forsk.) E. St. John i in., a z epifitów np. *Asplenium theciferum* (Kunth) Mett., *Pyrrosia schimperana* (Mett. ex Kuhn) Alston, *Trichomanes pyxidiferum* L. var. *melanotrichum* (Schlechtend.) Schelpe i in. Wiele z nich wykazuje bardzo rozległe zasięgi geograficzne na kontynencie afrykańskim, a znaczna część ma przy tym charakter podgórski lub górski.

Daleko bardziej wyodrębniona pod względem ekologicznym i geograficznym jest grupa paprotników osiedlających się w inicjalnych zbiorowiskach naskalnych — w szczelinach (*Actiniopteris radiata* (Sw.) Link., *Cheilanthes inaequalis* (Kunze) Mett., *Pellaea pectiniformis* Bak. i in.) lub na płytkich szkieletowych glebach w pierwszych stadiach rozwoju roślinności zaroślowej (*Anemia angolensis* Alston, *Arthro-*



Ryc. 4. Zasięg kserofitycznej paproci *Pellaea pectiniformis* Bak. in Hook. z wyraźnym centrum występowania w południowej części afrykańskiej strefy sawann i lasów sawannowych



Ryc. 5. Ośrodki różnorodności kserofitycznych paproci z pokrewieństwa rodzaju *Cheilanthes* Sw. („cheilantheid ferns”). Podano liczby gatunków w poszczególnych ośrodkach. [47]

*pteris orientalis* (J. F. Gmel.) Posthumus, *Pellaea longipilosa* Bonap. i in.). Większość z nich ograniczona jest w swym występowaniu do afrykańskiej strefy lasów sawannowych i sawann (ryc. 4), a niektóre mają niewielkie zasięgi endemiczne (np. *Actiniopteris pauciloba* Pic. Ser., *Cheilanthes angustifronsosa* Alston, *Ch. leachii* (Schelpe) Schelpe, *Ch. similis* Ballard). Można zatem przypuszczać, że obszary panowania klimatów okresowo suchych były w Afryce — podobnie jak na innych kontynentach (ryc. 5) — ważnym centrum rozwoju specyficznej pteridoflory o wyraźnie kserofilnym charakterze [47].

Paprotniki wodne reprezentowane są w Zambii przez nieliczne gatunki związane z różnymi stadiami zarastania zbiorników stojących — starorzeczy (*Azolla nilotica* Decne ex Mett., *A. pinnata* R. Br. var. *africana* (Desv.) Bak. i in.) i sezonowych kałuż (*Isoëtes aequinoctialis* A. Br., *Marsilea ephippiocarpa* Alston, *M. minuta* L. i in.) — lub też występujące w bystrych strumieniach (*Bolbitis heudelotii* (Bory ex Fée) Alston). Paprotniki błotne spotyka się wśród roślinności szuwarowej na brzegach rzek i jezior (*Thelypteris confluens* (Thunb.) Morton, *Th. interrupta* (Willd.) K. Iwats. i in.) lub w zbiorowiskach trawiastych w okresowo podtapianych dambo (*Lycopodium carolinianum* L.). W obu grupach przeważają — jak zwykle wśród hydrofitów i helofitów — gatunki o zasięgach szerokich, obejmujących obszary różnorodnie z klimatycznego punktu widzenia.

### Formy życiowe paprotników w Zambii [28, 29]

Znana powszechnie klasyfikacja form życiowych roślin naczyniowych, zaproponowana przez C. Raunkiaera [43], okazuje się w pełni przydatna w warunkach klimatycznych Zambii [28, 29]. Okresem krytycznym jest tutaj pora sucha; postać, w jakiej rośliny wchodzi w ten okres, a w szczególności umiejscowienie i sposób zabezpieczenia pączków odnawiających, ma podobne znaczenie, jak analogiczne właściwości roślin naszych szerokości geograficznych w odniesieniu do okresu zimowego. Spektrum udziału różnych form życiowych we florze paprotników Zambii (tab. II) ujawnia zdecydowaną przewagę gatunków z dobrze osłoniętymi pączkami odnawiającymi — hemikryptofitów i geofitów. Obie grupy rozpowszechnione są szeroko w całym kraju, nie wyłączając suchego południa. Formę życiową hemikryptofita posiadają niemal wszystkie pospolite paprocie zambijskie (m. in. *Actiniopteris dimorpha* Pic. Ser., *A. pauciloba*, *Anemia angolensis*, *Aspidotis schimperii* (Kunze) Pic. Ser., *Cheilanthes inaequalis*, *Pellaea longipilosa*). Rosną one zwłaszcza w szczelinach skalnych i w inicjalnych zaroślach na skalistych zboczach, gdzie wykazują często bardzo znaczną odporność na suszę; dotyczy to szczególnie gatunków z wyraźnie wykształconą tuniką u nasady pędu (ryc. 6). Duży stopień odporności na suszę stwierdzić można także u szeregu geofitów zajmujących siedliska wierzchowinowe (np. u *Pteridium aquilinum* i kilku gatunków z rodzaju *Ophioglossum*).

W przeciwieństwie do tego paprotniki reprezentujące formy życiowe o pączkach odnawiających nie osłoniętych skupiają się w wilgotniejszej, północnej i północno-

Formy życiowe paprotników w Zambii [28]

Forma życiowa	Liczba gatunków	%
Paprotniki nadrzewne:		
epifity *	19	13,0
Paprotniki naziemne, ziemnowodne i błotne:		
fanerofity **	5	3,4
chamefity ***	8	5,5
hemikryptofity	95	65,1
geofity	11	7,5
helofity	2	1,4
hydrofity	5	3,4
terofity	1	0,7
Razem	146	100,0

\* bez epifitów fakultatywnych

\*\* pączki odnawiające ponad 100 cm nad powierzchnią ziemi

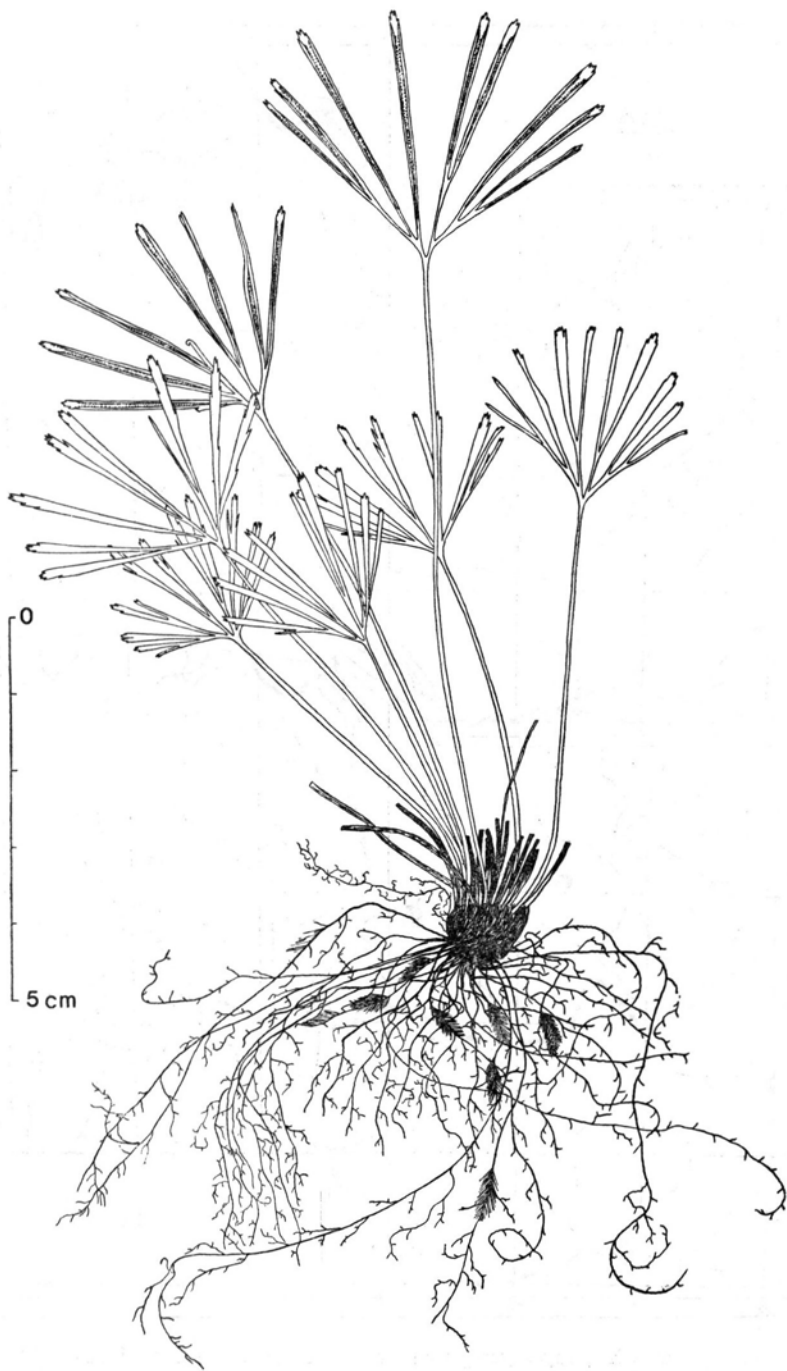
\*\*\* pączki odnawiające 25—100 cm nad powierzchnią ziemi

-wschodniej części Zambii, zwłaszcza na terenach najwyżej wzniesionych. Tak zachowują się z reguły chamefity (np. *Blechnum tabulare* (Thunb.) Kuhn o krótkim pionowym pieńku nadziemnym lub krzewiasta *Dicranopteris linearis* (Burm. f.) Underw.) i fanerofity (np. paprocie drzewiaste *Cyathea dregei* Kunze, *C. manniana* Hook., *C. thomsonii* Bak. — ryc. 3 B — i okazałe paprocie-liany *Lygodium kerstenii* Kuhn, *L. microphyllum* (Cav.) R. Br.), a także przeważająca większość epifitów (m. in. *Asplenium theciferum*, *Loxogramme lanceolata* (Sw.) C. Presl, *Pleopeltis excavata*, *P. macrocarpa* i nadrzewni przedstawiciele rodziny *Hymenophyllaceae* np. *Trichomanes pyxidiferum* var. *melanotrichum*). Zasięgi tych gatunków nie przekraczają ku południowi izohiety 1000 mm (ryc. 3 B, 7).

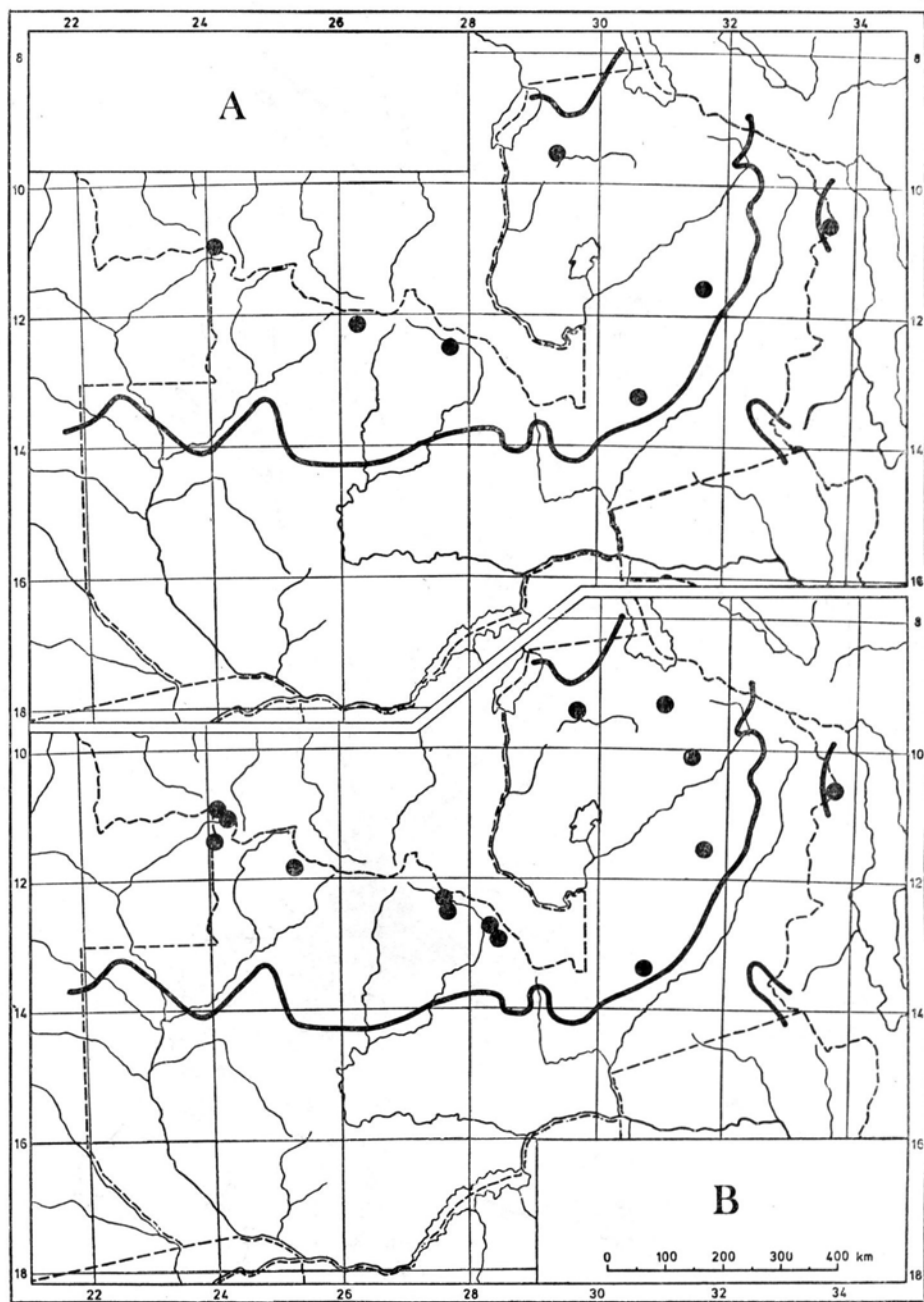
Jeśli wierzyć sugestiom H. Gamsa [9], najpierwotniejsze paprotniki miały postać życiową fanerofitów. Ich ewolucja ekologiczna przebiegała ku formom o coraz lepszym zabezpieczeniu pączków odnawiających — chamefitom, hemikryptofitom i geofitom — i była połączona ze stopniowym opanowywaniem siedlisk o coraz gorszym zaopatrzeniu w wodę.

Najbardziej niezwykłą — jak na paprotniki — formę życiową reprezentuje wśród gatunków zambijskich małeńka widliczka *Selaginella tenerrima* A. Br. ex Kuhn, która jest typowym terofitem [34]. Rośnie ona na nagiej glebie, w ciasnych szczelinach pod głazami i przewieszkami skalnymi. Porę suchą przeżywają produkowane w wielkich ilościach zarodniki, przy czym są to wyłącznie lub prawie wyłącznie makrospory. Kiełkują one pod koniec pory deszczowej, gdy gleba nasiąknięta jest wodą, i wytwarzają sporofity na drodze apomiksji (co potwierdzono w kulturach laboratoryjnych). Młody sporofit rozwija się bardzo szybko; w dobrych warunkach tworzy on łodygi rozgałęzione, z wielu strobilami, a w warunkach nieko-





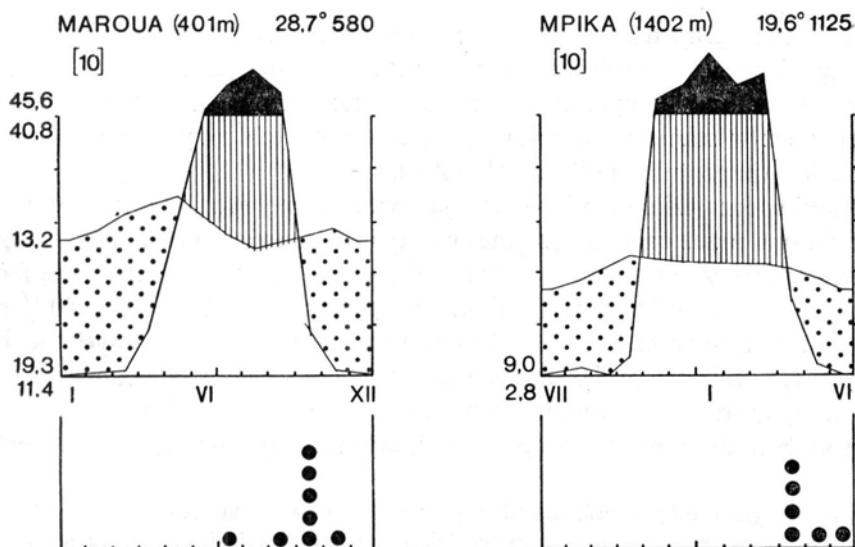
Ryc. 6. Paproć *Actiniopteris dimorpha* Pic. Ser. subsp. *diversiformis* Kornaś z tuniką u nasady pędu nadziemnego i śladami ognia pochodzącymi z ostatniego okresu suszy. [33]



Ryc. 7. Rozmieszczenie dwóch epifitycznych gatunków paproci na terenie Zambii: A — *Trichomanes pyxidiferum* L. var. *melanotrichum* (Schlechtend.) Schelpe (*Hymenophyllaceae*), B — *Asplenium theciferum* (Kunth) Mett. (*Aspleniaceae*). Linia ciągłą oznaczono izohietę 1000 mm. [28]



Ryc. 8. Jednoroczna widliczka *Selaginella tenerrima* A. Br. ex Kuhn: karłowate okazy zebrane na szczególnie suchym siedlisku (s — resztki macierzystej m. krospery, k — kłos zarodniośny złożony wyłącznie z makrosporofili)



Ryc. 9. Diagramy klimatyczne dla stacji w północnym Kamerunie (Maroua) i Zimbabii (Mpika), w pobliżu których rośnie *Selaginella tenerrima*, oraz fenologia pojawiania się tej rośliny na obu terenach. Cyfry rzymskie oznaczają miesiące, czarne kółka — poszczególne próby zielnikowe *S. tenerrima* (wszystkie z kłosami zarodniośnymi) [34]

rzystnych jest nierozgałęziony, z kilku listkami i jednym tylko kłosem zarodnio-  
nośnym (ryc. 8). Po rozsypaniu zarodników roślina obumiera. *S. tenerrima* do-  
stosowuje w całym swoim zasięgu rytm rozwoju do następstwa pór roku, pojawiając  
się zawsze u schyłku miejscowego deszczowego „lata”, zarówno na południe od rów-  
nika (np. w Zambii od kwietnia do czerwca) jak i na północ od równika (np. w Ni-  
gerii od września do października — ryc. 9). Jej jednoroczność, niezwykle krótki  
cykl rozwojowy i uniezależnione od wody rozmnażanie apomiktyczne są niewątpli-  
wie cechami przystosowawczymi, wyselekcjonowanymi przez działanie okresowej  
suszy.

Jednoroczne widliczki są jedynymi prawdziwymi terofitami wśród paprotni-  
ków<sup>3</sup>. Znanie są — jak na razie — tylko ze strefy gorącej (i najcieplejszych części  
strefy umiarkowanej) Starego Świata: z Afryki tropikalnej (*S. tenerrima*), Afryki  
Południowej (*S. pygmaea* (Kaulf.) Alston = *S. pumila* (Schlechtend.) Spring —  
[15]) i Australii (*S. gracillima* (Kunze) Alston = *S. preissiana* Spring — [17]). Po-  
mimo uderzającego podobieństwa zewnętrznego ([48]: Fig. 179) nie są ze sobą  
bliżej spokrewnione, gdyż należą do dwóch różnych podrodzajów (subgen. *Hetero-  
phyllum* Hieron.: *S. tenerrima*; subgen. *Homoephyllum* Hieron.: *S. pygmaea*, *S.  
gracillima* — [11 A]). Sądzić więc trzeba, że stanowią niezależne wytwory konwergent-  
nej ewolucji przystosowawczej, jaka zachodziła pod wpływem niedoboru wody  
w różnych obszarach o klimatach okresowo suchych.

### Fenologia paprotników w Zambii [28, 29]

Prowadzone przez dwa lata obserwacje fenologiczne ujawniły występowanie  
w Zambii trzech grup paprotników o odmiennych rocznych rytmach rozwojowych:  
gatunków wieczniezielonych, aktywnych przez cały rok, gatunków ze spoczynkiem  
w porze suchej, związanym z utratą liści, oraz gatunków przeżywających porę  
suchą również w stanie spoczynku, lecz zachowujących przy tym żywotne organy  
asymilacyjne (paprotniki poikilohydryczne).

Gatunki wieczniezielone nie wykazują wyraźniejszej rytmiki sezonowej (ryc. 10).  
Utrzymują one przez cały rok czynne organy asymilacyjne, które są zazwyczaj deli-  
katne, mezomorficzne lub nawet higromorficzne i wrażliwe na suszę. Taką fenologię,  
wyraźnie nie zharmonizowaną z klimatem ogólnym, posiada około 40% pterido-  
flory Zambii; są to wyłącznie gatunki ograniczone do stale wilgotnych siedlisk nie-  
zonalnych (głównie wieczniezielonych lasów galeriowych i bagiennych).

Gatunki, które tracą organy asymilacyjne w porze suchej, mają rytmikę sezo-  
nową podobną do pospolitych paproci leśnych strefy umiarkowanej (bezlistnych

<sup>3</sup> Paproć *Anogramma leptophylla* (L.) Link wytwarza co prawda jednoroczne sporofity, lecz powstają  
one każdorazowo na trwałym, wieloletnim gametoficie, który przyjął na siebie funkcje organu przetrwałego  
rośliny [3, 9, 10]. Szereg paproci wodnych, np. z rodzajów *Azolla*, *Salvinia* i *Ceratopteris*, zamyka zazwyczaj  
swe cykle rozwojowe w ciągu jednego roku, lecz jest to jednoroczność wymuszona, spowodowana n. p. okre-  
sowymi wahaniami poziomu wody w zbiornikach; w warunkach wyrównanych żyć one mogą przez wiele  
lat [9].

Miesiące	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	
<b>Typ I: gatunki wieczniezielone</b>													
<i>Lycopodium cernuum</i>	o	o	o	o	o	o	o				o	o	o
<i>Pteris friesii</i>	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>Thelypteris interrupta</i>	o	o	o	...	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<b>Typ II: gatunki poikilohydryczne</b>													
<i>Adiantum incisum</i>	o	o	---	...	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>Pellaea doniana</i>	...	---	o	o	o	o	o	...	o	o	o	o	o
<i>Pyrosia schimperana</i>	...	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<b>Typ III: gatunki tracące organy asymilacyjne w porze suchej</b>													
<i>Ophioglossum costatum</i>							o	o	o				
<i>Mohria lepigera</i>							o	o	o	o	o		
<i>Plaeopeltis excavata</i>							o	o	o	o	o	o	
<i>Dryopteris athamantica</i>							o	o	o	o	o	o	o
<i>Oleandra distenta</i>							o	o	o	o	o	o	o
<i>Doryopteris concolor</i>							o	o	o	o	o	o	o

————— rośliny z liśćmi asymilującymi

===== rośliny z liśćmi w stanie spoczynku

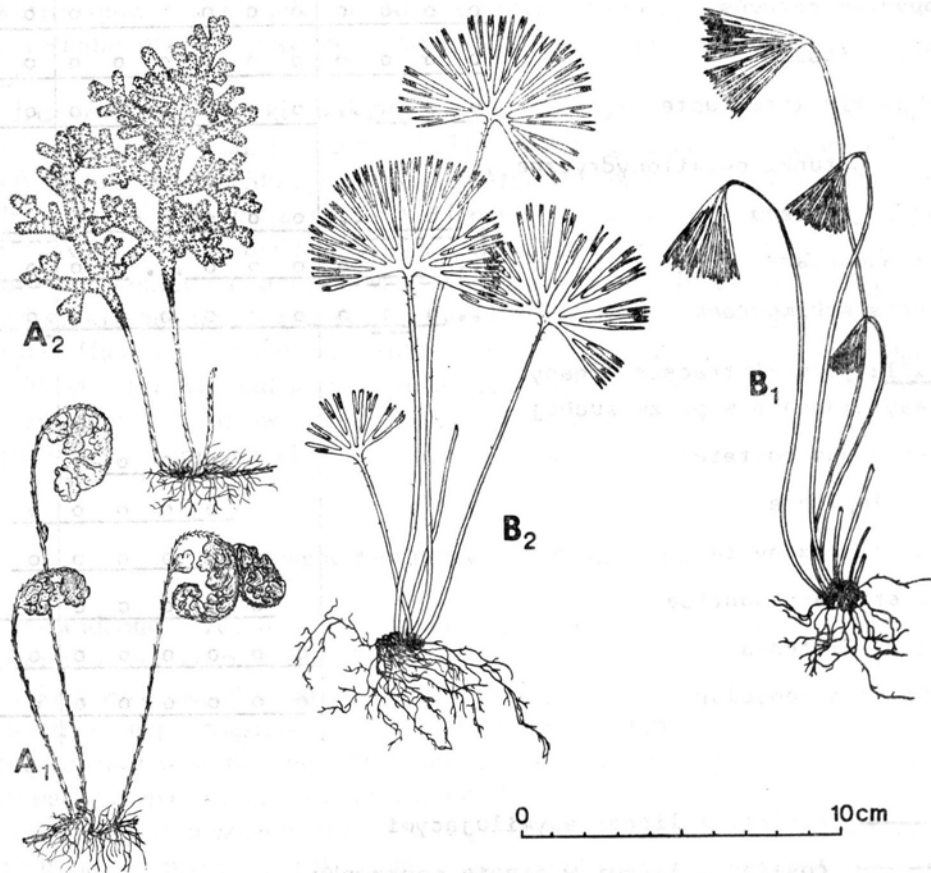
o o o rośliny zarodnikujące

..... brak danych

Ryc. 10. Przykładowe spektra fenologiczne dla paprotników w Zambii. [28]

w okresie suszy mrozowej w zimie). Ich organy asymilacyjne, zazwyczaj higromorficznej lub mezomorficznej budowy, pojawiają się tylko w porze deszczowej, a obumierają na początku okresu suszy. U wielu paproci martwe liście lub przynajmniej ich ogonki pozostają przez szereg miesięcy na roślinie, tworząc dodatkową ochronę pączków odnawiających (ryc. 6, 13). Nieliczne gatunki regularnie zrzucają liście na początku pory suchej [2]; dzieje się to podobnie jak u liści naszych drzew tj. dzięki obecności warstwy odcinającej w ogonkach liściowych (*Arthropteris orientalis*,

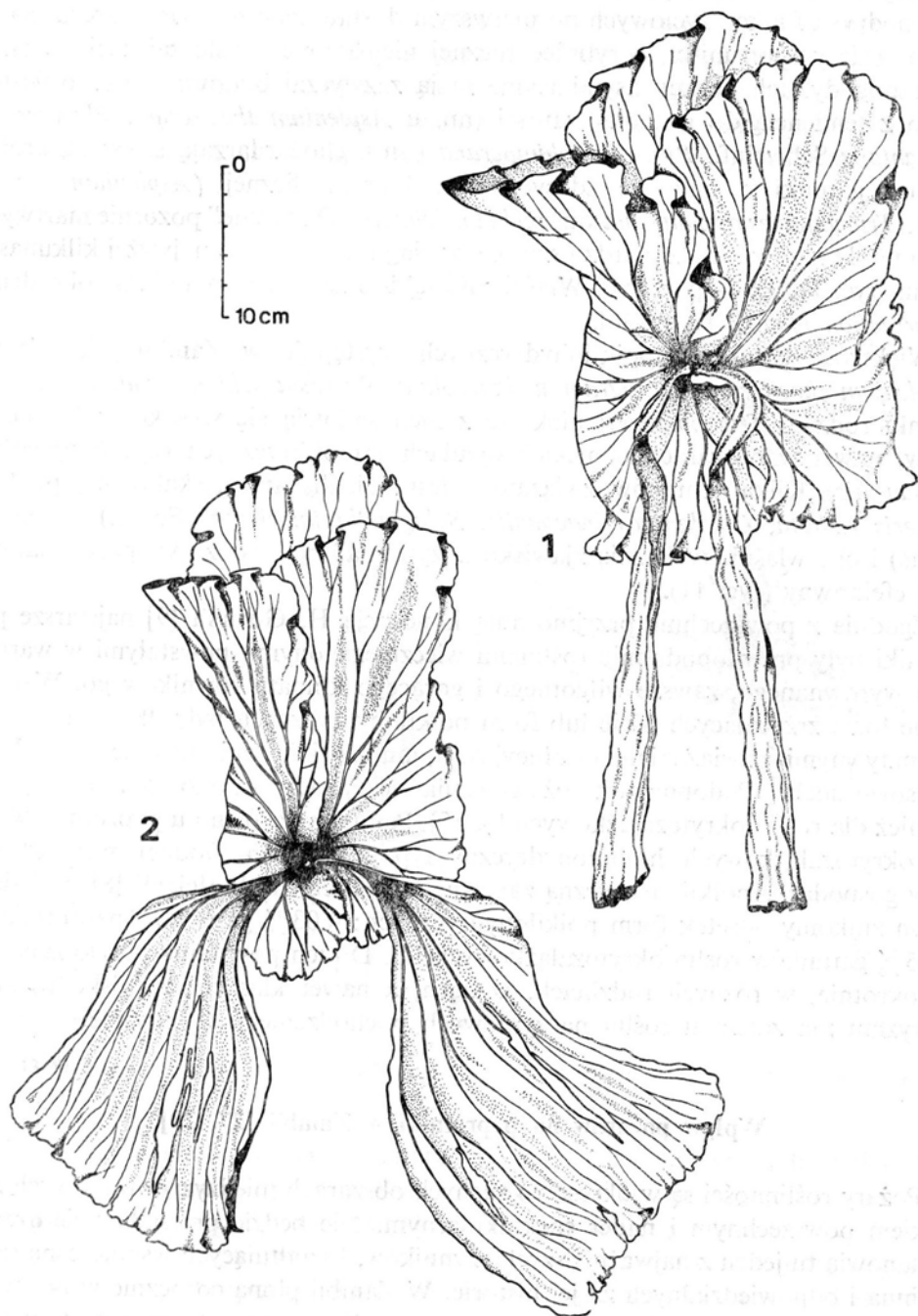
wszystkie gatunki rodzaju *Elaphoglossum*, *Oleandra distenta* Kunze, *Pleopeltis excavata*, *P. macrocarpa*, u nasady odcinków liściowych ostatniego rzędu (*Adiantum poiretii* Wikstr., *Nephrolepis undulata* (Afz. ex Sw.) J. Sm.) albo też w samej blaszce liściowej po obu stronach nerwu głównego (*Drynaria volkensii* Hieron.). Gatunki tej grupy, tworzące około 40% pteridoflory Zambii, wydają się być szczególnie do-



Ryc. 11. Naziemne paprotniki poikilohydryczne występujące w Zambii: A — widliczka *Selaginella imbricata* (Forsk.) Spring ex Decne, B — paproć *Actiniopteris radiata* (Sw.) Link. A<sub>1</sub>, B<sub>1</sub> — rośliny w stanie spoczynku (w okresie suszy), A<sub>2</sub>, B<sub>2</sub> — rośliny aktywne (po zwilżeniu wodą). [28]

brze przystosowane do znoszenia okresowej suszy, o czym świadczy m. in. ich występowanie na siedliskach najbardziej narażonych na niedobór wody (wierzchowi- nowych, naskalnych itp.). Tak zachowują się m. in. pospolite w całym kraju *Arthro- pteris orientalis*, *Aspidotis schimperi*, *Dryopteris ahamantica* (Kunze) Kuntze, *Nephrolepis undulata*, *Pteridium aquilinum* i in.

Niezwykle interesującą grupę ekologiczną tworzą paprotniki poikilohydryczne [18, 49, 50, 56], stanowiące około 20% pteridoflory Zambii. Ich organy asymila- cyjne odznaczają się zdumiewającą odpornością na brak wody: mogą przez wiele



Ryc. 12. Epifityczna paproć poikilohydryczna *Platycerium elephantotis* Schweinf.: 1 — roślina w stanie spoczynku (w okresie suszy), 2 — roślina aktywna (po zwiłżeniu wodą). [28]

miesiący trwać w stanie powietrznie suchym, zachowując zdolność do niezwłocznego podjęcia funkcji życiowych po pierwszym dostatecznie obfitym deszczu. Są to zatem rośliny-oportuniści, o rytmice rocznej nieustalonej, ściśle zależnej od przebiegu pogody. Ich organy asymilacyjne mają zazwyczaj budowę kseromorficzną, często z tendencją do gruboszowatości (np. u *Asplenium theciferum*, *Platyserium elephantotis* Schweinf., *Pyrrosia schimperana* i in.), choć zdarzają się w tej grupie również gatunki o budowie zdecydowanie higromorficznej (*Asplenium mannii* Hook, *Trichomanes pyxidiferum* var. *melanotrichum*). „Ożywianie” pozornie martwych roślin po deszczu zachodzi bardzo szybko, w ciągu kilku lub co najwyżej kilkunastu godzin (ryc. 11, 12 — por. [5]). Właściwość tę dobrze oddaje popularne określenie „resurrection plants” [7, 8, 36].

Większość gatunków poikilohydrycznych występuje w Zambii jako epifity (*Asplenium theciferum*, *Loxogramme lanceolata*, *Pyrrosia schimperana*, nadrzewne gatunki rodzaju *Trichomanes*); niektóre z nich sadowią się wysoko w koronach drzew, nawet w obszarach o niskich opadach atmosferycznych (np. *Platyserium elephantotis*). Kilka gatunków związanych jest z siedliskami naskalnymi (np. *Actiniopteris radiata*, *Cheilanthes inaequalis*, *Selaginella imbricata* (Forsk.) Spring et Decne) i one właśnie wykazują zjawisko „ożywiania” po deszczu w sposób najbardziej efektywny (ryc. 11).

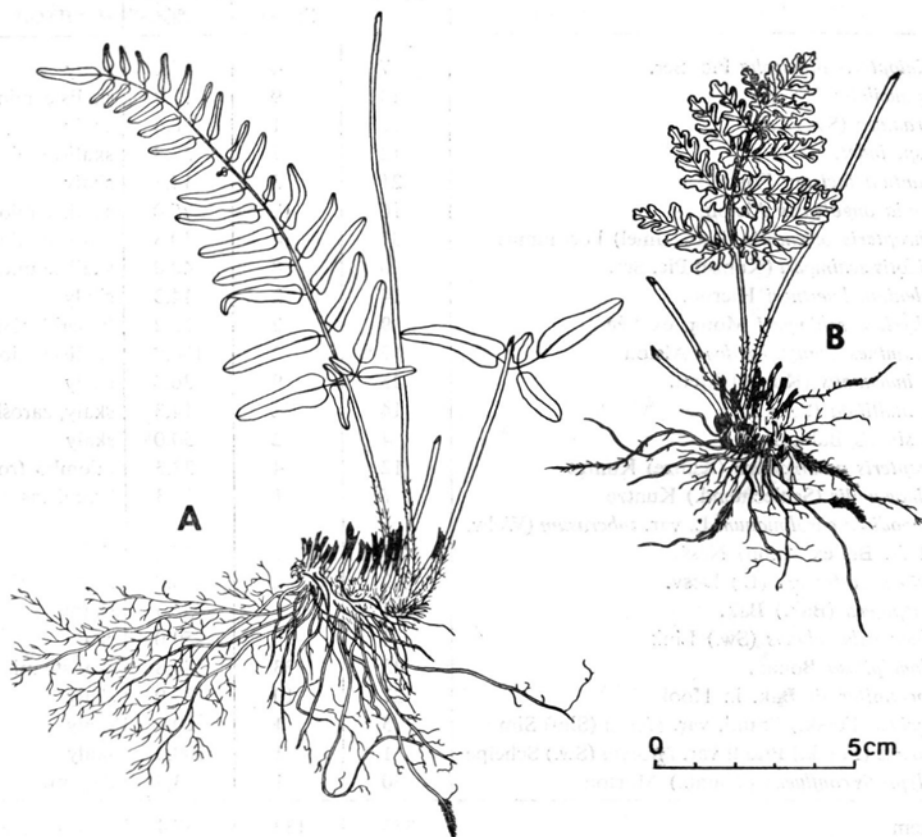
Zgodnie z powszechnie przyjmowaną koncepcją H. Gamsa [9] najstarsze paprotniki były prawdopodobnie roślinami wieczniezielonymi, powstałymi w warunkach wyrównanego, zawsze wilgotnego i gorącego klimatu równikowego. Wytworzenie form zrzucających liście lub form poikilohydrycznych były dla nich dwoma alternatywnymi rozwiązaniami ewolucyjnymi, umożliwiającymi przejście na siedliska okresowo suche. Podobny tok różnicowania się rytmów sezonowych sugeruje się również dla roślin okrytozalążkowych [1, 35]. Panujący zarówno u paprotników jak i u okrytozalążkowych homoiohydryczny typ gospodarki wodnej przekształcał się w gospodarkę poikilohydryczną zapewne z wielkimi trudnościami [8]. Świadczy o tym znikomy odsetek form poikilohydrycznych: 0,03% gatunków paprotników, 0,005% gatunków roślin okrytozalążkowych [7]. Do ich powstania doszło zapewne wielokrotnie, w różnych rodzinach, rzędach, a nawet klasach; zjawisko poikilohydryzmu ma zatem u roślin naczyniowych pochodzenie polifiletyczne.

### Wpływ pożarów na paprotniki w Zambii [27, 29]

Pożary roślinności są w okresowo suchych obszarach międzyzwrotnikowych zjawiskiem powszechnym i nader spektakularnym. Nie będzie przesadą twierdzenie, że stanowią tu jeden z najważniejszych czynników, kształtujących współczesną szatę roślinną i odpowiedzialnych za jej historię. W Zambii płoną corocznie w porze suchej wszystkie niemal płaty lasów sawannowych, sawann, krzewiastych zarośli i roślinności trawiastej, nie wyłączając podtapianych w sezonie deszczowym dambo. Pożary wzniesca dziś najczęściej człowiek, wszystko jednak wskazuje na to, że ogień był naturalnym czynnikiem ekologicznym w tej strefie klimatycznej także zanim



zaczęła się tutaj działalność ludzka. Jak wykazały obserwacje terenowe, wiele paprotników zambijskich znosi bez uszczerbku coroczne działanie ognia. Potwierdzają to również ślady opalenia, pochodzące z poprzedniego sezonu suchego, jakie z reguły znajduje się na normalnie rozwiniętych okazach wielu gatunków, zebranych w porze deszczowej (ryc. 13). Po przeanalizowaniu 1600 arkuszy zielnikowych stwierdzono takie ślady u 23 gatunków paprotników zambijskich (tab. III). Kilka dalszych ga-



Ryc. 13. Ślady ognia na okazach paproci z Zambii: A — *Pellaea longipilosa* Bonap., B — *Anemia angolensis* Alston. [27]

tunków, które obserwowano w terenie jako rosnące na świeżych spaleniskach (np. *Pteridium aquilinum*), nie zachowuje śladów opalenia ze względu na swą geofityczną formę życiową. Łącznie więc około 20% pteridoflory Zambii tworzą gatunki, które przeżywać mogą pożar roślinności, corocznie lub przynajmniej okazynie. Większość z nich występuje pospolicie na terenie całego kraju (np. *Actiniopteris pauciloba*, *Anemia angolensis*, *Aspidotis schimperi*, *Dryopteris athenantica*, *Mohria lepigera* (Bak.) Bak., *Pellaea longipilosa*, *P. pectiniformis*, *Pteridium aquilinum* i in.). Są one przy tym związane tylko z niektórymi typami siedlisk, narażonych na regularne wypalanie: lasami sawannowymi, zwłaszcza na glebach płytkich, wychod-

Ślady ognia na okazach zielnikowych paproci z terenu Zambii [27]

Gatunek	Okazy zbadane			Siedlisko
	łączna liczba	okazy ze śladami ognia		
		liczba	%	
<i>Actiniopteris dimorpha</i> Pic. Ser.	7	4	57,1	skały
<i>A. pauciloba</i> Pic. Ser.	13	9	77,8	skaliste miombo
<i>A. radiata</i> (Sw.) Link	12	1	8,3	skały
<i>A. sp. indet.</i>	12	7	58,3	skaliste miombo
<i>Adiantum incisum</i> Forsk.	21	3	14,3	skały
<i>Anemia angolensis</i> Alston	16	12	75,0	skaliste miombo
<i>Arthropteris orientalis</i> (J. F. Gmel) Posthumus	37	4	10,8	skaliste miombo
<i>Aspidotis schimperi</i> (Kunze) Pic. Ser.	20	8	40,0	skaliste miombo
<i>Asplenium buettneri</i> Hieron.	14	2	14,3	skały
<i>Anthyrium schimperi</i> Moug. ex Fée	9	2	22,2	brzegi lasów
<i>Cheilanthes angustifrons</i> Alston	2	2	100,0	skaliste miombo
<i>Ch. inaequalis</i> (Kunze) Mett.	25	9	36,0	skały
<i>Ch. multifida</i> (Sw.) Sw.	14	2	14,3	skały, zarośla
<i>Ch. similis</i> Ballard	4	2	50,0	skały
<i>Dryopteris athamantica</i> (Kunze) Kuntze	12	4	33,3	miombo (rowy)
<i>D. inaequalis</i> (Schlechtend.) Kuntze	7	1	14,3	brzegi lasów
<i>Lycopodium carolinianum</i> L. var. <i>tuberosum</i> (Welw. et A. Br. ex Kuhn) Nessel	4	1	25,0	dambo
<i>Morhria caffrorum</i> (L.) Desv.	2	2	100,0	skaliste miombo
<i>M. lepigera</i> (Bak.) Bak.	17	9	52,9	skały
<i>Pellaea calomelanos</i> (Sw.) Link	4	2	50,0	skały
<i>P. longipilosa</i> Bonap.	38	33	86,8	skaliste miombo
<i>P. pectiniformis</i> Bak. in Hook	27	10	37,0	skały
<i>P. viridis</i> (Forsk.) Prantl. var. <i>glauca</i> (Sim) Sim	5	1	20,0	skały
<i>P. viridis</i> (Forsk.) Prantl. var. <i>involuta</i> (Sw.) Schelpe	1	1	100,0	skały
<i>Thelypteris confluens</i> (Thunb.) Morton	30	1	3,3	dambo
Razem	353	132	37,4	

niami skał i trawiastymi zbiorowiskami w dambo. Można zatem mówić o wyraźnym pirofityzmie tej grupy roślin. Natomiast gatunki rosnące na innych siedliskach — w lasach wieczniezielonych, na wilgotnych skałach i przy wodospadach, na brzegach rzek i jezior, na bagnach i w zbiornikach wodnych (stanowiące pozostałe 80% pteridoflory Zambii) — mają charakter wyraźnie pirofobny i nigdy nie pojawiają się na świeżych pożarzyskach.

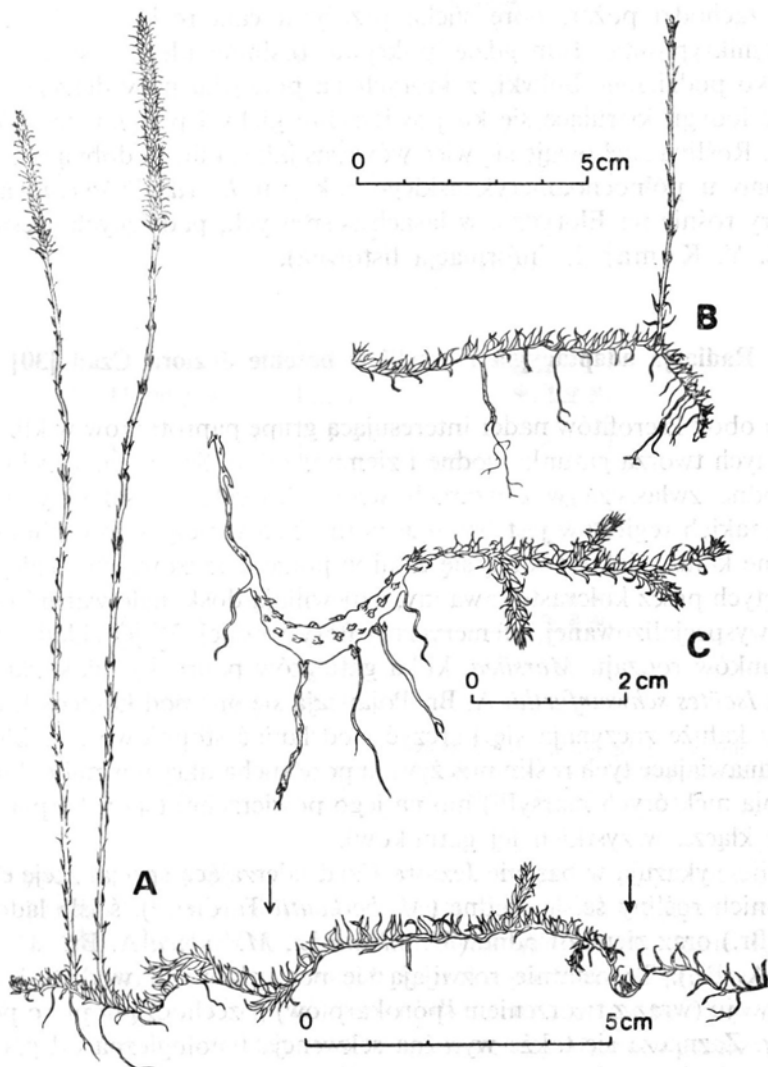
Zdolność przeżywania pożarów u gatunków pirofitycznych wiąże się z występowaniem u nich szeregu właściwości fizjologicznych i morfologicznych, uważanych zwykle za cechy typowych kserofitów. Są to w szczególności:

1) ściśle określona rytmika sezonowa, z długim okresem spoczynku w porze suchej (tj. w sezonie pożarów roślinności);

2) umieszczenie pączków odnawiających na powierzchni gleby lub pod jej powierzchnią;

3) dobre osłonięcie pączków starymi nasadami liści, łuskami kłaczowymi itp., które nierazko tworzą tunikę (ryc. 6, 13).

Wszystkie te cechy uważa się za przystosowania powstałe pod wpływem selekcyjnego działania środowiska okresowo suchego; dopiero wtórnie zyskały one walor preadaptacji, umożliwiającą również przeżywanie pożarów roślinności. Nie można wszakże wykluczyć i takiej ewentualności, że ogień działał bezpośrednio



Ryc. 14. Widłak *Lycopodium carolinianum* L. var. *tuberosum* (Welw. et A. Br. ex Kuhn) Nessel: A — roślina zarodnikująca w okresie pory deszczowej, strzałkami oznaczono miejsce tworzenia się bulwek w dwóch poprzednich sezonach wegetacji; B — roślina zarodnikująca pod koniec pory deszczowej, na szczycie pędu młoda bulwka, wrastająca w głąb gleby; C — młody pęd naziemny, wyrastający z zeszłorocznej bulwki na początku pory deszczowej. [21]

na ewolucję pirofitów, stymulując mutacje i dokonując selekcji typów odpornych na siedliskach okresowo wypalanych. Tak było na pewno z niektórymi obligatoryjnymi pirofitami spośród roślin kwiatowych [38]. Podobny przypadek pomiędzy paprotnikami reprezentuje być może widłak *Lycopodium carolinianum* var. *tuberosum* (Welw. ex A. Br. et Kuhn) Nessel, rosnący w wilgotnych zbiorowiskach trawiastych dambo [21, 29]. Roślina ta, przypominająca pckrojem *L. inundatum*, tworzy corocznie pod koniec pory deszczowej niewielkie bulwki na szczytach pełzających łodyg (ryc. 14). Rosną one początkowo w dół, a potem w kierunku poziomym, tak że dojrzała bulwka znajduje się ostatecznie około 1 cm pod powierzchnią gleby. Jeśli nie zachodzi pożar, porę suchą przeżywa cała roślina, która ma wówczas postać hemikryptofita. Tam gdzie pokrywa roślinna ulegnie spaleni, przetrwać mogą tylko podziemne bulwki, z których na początku pory deszczowej wyrastają ulistnione łodygi, kierujące się ku powierzchni gleby i przyjmujące później wzrost pełzający. Roślina zachowuje się więc wówczas jak geofit. Podobną rytmikę rozwoju stwierdzono u północnoamerykańskiego taksonu *L. carolinianum* var. *carolinianum*, który rośnie na Florydzie w lasach sosnowych, padających często ofiarą pożarów (E. V. Komarek, informacja listowna).

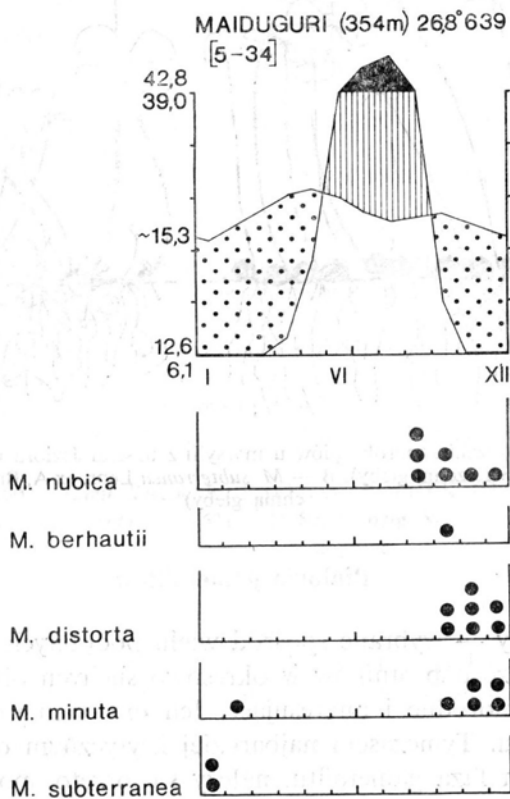
### Radiacja adaptacyjna marsylii w basenie Jeziora Czad [30]

Drugą obok kserofitów nader interesującą grupę paprotników w klimatach okresowo suchych tworzą gatunki wodne i ziemnowodne. Są one nieoczekiwanie liczne i różnorodne zwłaszcza w obszarach semiaridowych, na samej granicy pustyń. Jednym z takich regionów jest basen Jeziora Czad w północno-wschodniej Nigerii. Niezliczone kałuże, jakie tworzą się tutaj w porze deszczowej na rozległych równinach, zajętych przez kolczaste sawanny, zapewniają doskonałe warunki dla rozwoju wybitnie wyspecjalizowanej, efemerycznej flory wodnej. W jej skład wchodzi m.in. sześć gatunków rodzaju *Marsilea*, kilka gatunków paproci jednakerazodnikowych i poryblin *Isoëtes schweinfurthii* A. Br. Pojawiają się one pod koniec okresu deszczowego, gdy kałuże zaczynają się kurczyć i odsłaniać stopniowo swe błotniste dno. Organy odnawiające tych roślin przeżywają porę suchą ukryte w mule (bulwy *Isoëtes*, sporokarpia niektórych marsylii) lub na jego powierzchni (sporokarpia pozostałych marsylii i kłącza wszystkich jej gatunków).

Marsylie wykazują w basenie Jeziora Czad uderzającą specjalizację ekologiczną: są wśród nich rośliny ściśle wodne (*M. berthautii* Tardieu<sup>4</sup>), ściśle lądowe (*M. distorta* A. Br.) oraz ziemnowodne (*M. minuta* L., *M. nubica* A. Br., *M. subterranea* Lepr. ex A. Br.). Te ostatnie rozwijają się początkowo w wodzie, lecz końcowe stadia rozwoju (wraz z tworzeniem sporokarpiów) przechodzą dopiero po wyschnięciu kałuży. Zaczyna się także wyraźna sekwencja fenologiczna od gatunków najwcześniejszych (*M. nubica*), poprzez rozwijające się później *M. distorta* i *M. minuta*, aż po najpóźniejszą ze wszystkich *M. subterranea* (ryc. 15). Skutkiem tego

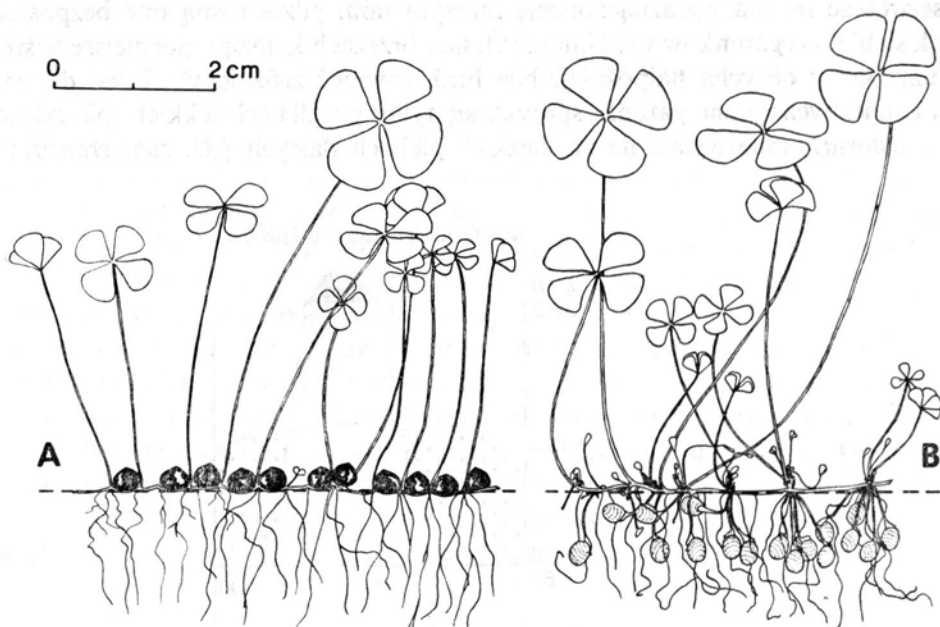
<sup>4</sup> Nomenklatura gatunków rodzaju *Marsilea* według Launerta [37].

obserwować można wyraźną zonację marsylii tam, gdzie rosną one bezpośrednio obok siebie: od gatunków wcześniejszych na obrzeżach kałuż po późniejsze w środku kałuży, który obsycha najpóźniej. Nie brak również zróżnicowania co do wymagań edaficznych: jedne gatunki spotyka się tylko na glebach lekkich, piaszczystych (*M. distorta*), inne wyłącznie na ciężkich glebach ilastych (*M. subterranea*); nie-



Ryc. 15. Przykładowy diagram klimatyczny dla basenu Jeziora Czad i fenologia pojawiania się marsylii (*Marsilea*) w wysychających zbiornikach wodnych w tym rejonie. Cyfry rzymskie oznaczają miesiące, czarne kółka — poszczególne próby zielnikowe marsylii

które gatunki mają w tym zakresie szeroką skalę ekologiczną, występując od gleb lekkich aż po najcięższe (*M. minuta*). Obok gatunków odkładających swe sporokarpia na powierzchni gleby (*M. minuta*, *M. nubica*) spotyka się i takie, które wykazują swoistą „geokarpie”: trzoneczki ich sporokarpów rosną pionowo w głąb mułu i ukrywają „owocowania” na głębokości kilku centymetrów pod powierzchnią gruntu (ryc. 16). Wszystkie te fakty dowodzą, że rodzaj *Marsilea* przeszedł intensywną radiację przystosowawczą w najsuchszych częściach strefy sawannowej w Afryce tropikalnej, która stanowi centrum jego różnorodności w skali całej Ziemi. Drugie podobne centrum mieści się na obrzeżu pustyń w Afryce Południowej [37].



Ryc. 16. Dwa typy umieszczenia sporokarpów u marsylii z basenu Jeziora Czad: A — *Marsilea nubica* R. Br. (sporokarpia na powierzchni gleby), B — *M. subterranea* Lepr. ex A. Br. (sporokarpia pod powierzchnią gleby)

### Biologia gametofitów

Przytoczone fakty — wybrane spośród wielu podobnych — dowodzą, że strategie przystosowawcze paprotników w okresowo suchych obszarach Afryki tropikalnej są nader różnorodne i interesujące. Ich omówienie ograniczono tylko do właściwości sporofitu. Tymczasem najbardziej krytycznym okresem w życiu każdego paprotnika jest faza gametofitu, należy się przeto spodziewać, iż wiążą się z nią liczne dalsze cechy przystosowawcze. Niestety, jak na razie wiemy o nich znikomo mało. Dla niektórych paprotników strefy sawannowej sygnalizowano długowieczność gametofitów i ich znaczną odporność na wysychanie [39]. Wielokrotnie stwierdzano u nich także apomiksję, którą można uważać za wyraz uniezależnienia się w zakresie rozmnażania od obecności wody. W sąsiadującym z Zambią Zimbabwe wykazują ten sposób rozmnażania np. *Actinopteris dimorpha*, *Aspidotis schimperii*, *Asplenium aethiopicum* (Burm. f.) Becherer, *Cheilanthes inaequalis*, *Pellaea calomelanos* (Sw.) Link., *P. dura* (Willd.) Hook., *P. quadripinnata* (Forsk.) Prantl. i *P. viridis* (Forsk.) Prantl. (J. Schneller, informacja listowna); o apomiksji u *Selaginella tenerrima* była już mowa poprzednio. Uzasadnione wydaje się przeto przypuszczenie, że badania nad gametofitami paprotników żyjących w obszarach okresowo suchych mogą nie tylko ujawnić istnienie wielu nieznanych jeszcze, frapujących przystosowań do środowiska, lecz także wyjaśnić niektóre z mechanizmów powstania tych przystosowań.

## LITERATURA

- [1] Axelrod D. I., 1966. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution* **20**, 1—15.
- [2] Christ H., 1910. *Die Geographie der Farne*, 358 Ss. Jena, G. Fischer Verlag.
- [3] Dostál J., 1984. *Anogramma*. In: Hegi G. (Hrsg.), *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Bd. I, *Pteridophyta*, Teil 1. 3. Aufl., 113—115 Ss. Berlin-Hamburg, P. Parey.
- [4] Dzwonko Z., Kornaś J., 1978. A numerical analysis of the distribution of pteridophytes in Zambia. *Zesz. Nauk. Univ. Jagiellońskiego, Prace Bot.* **6**, 39—49.
- [5] Eickmeier W. G., 1979. Photosynthetic recovery in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* after wetting. *Oecol. (Berlin)* **39**, 93—106.
- [6] Fanshawe D. B., 1971. The vegetation of Zambia. *Republ. Zambia, Minist. Rural Developm., Forest Res. Bull.* **7**, I—IV, 1—67.
- [7] Gaff D. F., 1977. Desiccation tolerant vascular plants of southern Africa. *Oecol. (Berlin)* **31**, 95—109.
- [8] Gaff D. F., 1981. The biology of resurrection plants. In: Pate J. S., McComb A. J. (eds.), *The biology of Australian plants*, 114—146 pp. Nedlands, W. Australia, Univ. W. Australia Press.
- [9] Gams H., 1938. Ökologie der extratropischen Pteridophyten. In: Verdoorn F. (ed.), *Manual of Pteridology*, 382—419 pp. Den Haag, M. Nijhoff.
- [10] Goebel K., 1877. Entwicklungsgeschichte der Prothallien von *Gymnogramme leptophylla*. *Bot. Zeitung* **35**, 671—678, 681—694, 697—711.
- [11] Harmata K., Kornaś J., 1978. Spore morphology in two varieties of *Oleandra distenta* Kunze (*Davalliaceae, Filicopsida*) from southern tropical Africa. *Zesz. Nauk. Univ. Jagiellońskiego, Prace Bot.* **6**, 7—14.
- [11A] Hieronymus G., 1902. *Selaginellaceae*. In: Engler A., Prantl K. (Hrsg.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Teil I, Abt. 4, *Pteridophyta*, 621—715 Ss. Leipzig, W. Engelmann.
- [12] Holttum R. E., 1938. The ecology of tropical pteridophytes. In: Verdoorn F. (ed.), *Manual of Pteridology*, 420—450 pp. Den Haag. M. Nijhoff.
- [13] Holttum R. E., 1966. *A revised flora of Malaya. Vol. II. Ferns of Malaya*, 653 pp. Singapore. Gov. Printing Off.
- [14] Holttum R. E., 1973. *Plant life in Malaya*, VIII, 254 pp. London. Longman.
- [15] Jacobsen W. B. G., 1983. *The ferns and fern allies of southern Africa*, 542 pp. Durban-Pretoria, Butterworths.
- [16] Johansson D., 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* **59**, 1—129.
- [17] Jones D. L., Clemesha S. C., 1976. *Australian ferns and fern allies*, 294 pp. Sydney, A. H. & A. W. Reed.
- [18] Kluge M., 1976. Carbon and nitrogen metabolism under water stress. In: Lange O. L., Kappen L., Schulze E. D. (eds.), *Water and plant life, Ecological Studies* **19**, 243—252 pp. Berlin—Heidelberg—New York, Springer Verlag.
- [19] Kornaś J., 1974 a. The *Pteridophyta* new to Zambia. *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.* **22** (10), 713—718.
- [20] Kornaś J., 1974 b. The *Pteridophyta* of the Kundalila Falls, Zambia. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **43**(4), 479—483.
- [21] Kornaś J., 1975. Tuber production and fire-resistance in *Lycopodium carolinianum* L. in Zambia. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **44**(4), 653—663.
- [22] Kornaś J., 1976 a. Notes on African *Hymenophyllaceae*. 1. *Trichomanes mannii* Hook. new to the Flora Zambesiaca area. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belg.* **46**, 387—392.
- [23] Kornaś J., 1976 b. Notes on African *Hymenophyllaceae*. 2. *Trichomanes lenormandii* v. d. Bosch new to continental Africa. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belg.* **46**, 393—397.
- [24] Kornaś J., 1977 a. Distributional data for the *Pteridophyta* in Zambia. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **46**(1), 135—149.

- [25] Kornaś J., 1977 b. The *Pteridophyta* new to Zambia. II. Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol. **24**(10), 619—627.
- [26] Kornaś J., 1978 a. A new species of *Athyrium* (*Aspleniaceae*) from Zambia. Kew Bull. **33**, 99—101.
- [27] Kornaś J., 1978 b. Fire resistance in the pteridophytes of Zambia. Fern. Gaz. **11**(6), 373—384.
- [28] Kornaś J., 1978 c. Life forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. Acta Soc. Bot. Poloniae **46**(4), 669—690.
- [29] Kornaś J., 1979. Distribution and ecology of the pteridophytes in Zambia, 207 pp. Warszawa—Kraków, PWN.
- [30] Kornaś J., 1983. *Pteridophyta* collected in Northern Nigeria and Northern Cameroon. Acta Soc. Bot. Poloniae **52**(3/4), 321—335.
- [31] Kornaś J., 1984. Notes on African *Hymenophyllaceae*. 3. *Hymenophyllum inaequele* (Poir.) Desv. new to East Tropical Africa. Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. **54**(1), 15—21.
- [32] Kornaś J., 1985. Adaptive strategies of African pteridophytes to extreme environments. Proc. Roy. Soc. Edinburgh **86B**, 391—396.
- [33] Kornaś J., Dzwonko Z., Harmata K., Pacyna A., 1982. Biometrics and numerical taxonomy of the genus *Actiniopteris* (*Adiantaceae*, *Filicopsida*) in Zambia. Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. **52** (3/4), 265—309.
- [34] Kornaś J., Jankun A., 1983. Annual habit and apomixis as drought adaptations in *Selaginella tenerrima*. Bothalia **14** (3/4), 647—651.
- [35] Kornaś J., Medwecka-Kornaś A., 1986. Geografia roślin, 528 ss. Warszawa, PWN.
- [36] Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H. (eds.), 1982. Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation. (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series **12B**), XI, 747 pp. Berlin—Heidelberg—New York, Springer Verlag.
- [37] Launert E., 1968. A monographic survey of the genus *Marsilea* Linnaeus. I. The Species of Africa and Madagascar. Senckenberg. Biol. **49** (3/4), 273—315.
- [38] Medwecka-Kornaś A. 1980. *Gardenia subacaulis* Stapf. & Hutch.: a pyrophytic suffrutex of the African savanna. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **26** (1/2), 131—137.
- [39] Page C. N., 1979 a. Experimental aspects of fern ecology. In: Dyer A. F. (ed.), The experimental botany of ferns, 551—589 pp. London, Academic Press.
- [40] Page C. N., 1979 b. The diversity of ferns. An ecological perspective. In: Dyer A. F. (ed.), The experimental botany of ferns, 9—56 pp. London, Academic Press.
- [41] Quézel P., 1965. La végétation du Sahara du Tchad à la Mauritanie, XI, 333 pp. Stuttgart, G. Fischer Verlag.
- [42] Rattray J. M., Wild H., 1961. Vegetation map of the Federation of Rhodesia and Nyasaland 1: 2 500 000. Salisbury, Director of Federal Surveys.
- [43] Raunkiaer C., 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. Overs. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Forh. Medlemmers Arbejder **1905**, 5, 347—437.
- [44] Schelpe E. A. C. L. E., 1970. Flora Zambesiaca. *Pteridophyta*, 254 pp. London, Crown Agents for Oversea Gov. and Admin.
- [45] Steenis C. G. G. J. van, 1981. Rheophytes of the world. An account of the flood-resistant flowering plants and ferns and the theory of autonomous evolution, XV, 407 pp. Alphen aan den Rijn, Sijthoff and Noordhoff.
- [46] Tryon R. M., 1964. Evolution of the leaf of living ferns. Mem. Torrey Bot. Club **21**(5), 73—85.
- [47] Tryon R. M., Tryon A. F., 1973. Geography, spores and evolutionary relations in the cheilanthoid ferns. In: Jermy A. C., Crabbe J. A., Thomas B. A. (eds.), The phylogeny and classification of the ferns. Bot. J. Linn. Soc. **67**, Suppl. 1, 145—153.
- [48] Velenovský J., 1905. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil I, VI, 279 Ss. Prag, F. Řivnáč.
- [49] Walter H., 1931. Hydratur der Pflanzen und ihre physioökologische Bedeutung, XII, 174 Ss. Jena, G. Fischer Verlag.
- [50] Walter H., 1973. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. I. Die tropischen und subtropischen Zonen, 743 Ss. Jena, G. Fischer Verlag.
- [51] White F., 1983. The vegetation of Africa, 356 pp. Map 1: 5 000 000 (4 sheets). Nat. Resources Res. **20**. Paris, UNESCO.



- [52] Whitlow J. R., 1985 a. Research on dambos in Zimbabwe. *Zimbabwe Agric. J.* **82**(2), 59—66.
- [53] Whitlow J. R., 1985 b. Dambos in Zimbabwe: a review. *Z. Geomorph. N. F. Suppl.-Bd.* **52**, 115—146.
- [54] Wild H., 1964. A guide to the flora of the Victoria Falls. In: Fagan B. M. (ed.), *The Victoria Falls*, 140—181 pp. Commission for Preservation of Nat. and Hist. Monuments and Relicts, Northern Rhodesia.
- [55] Wild H., Fernandes A., 1968. *Flora Zambesiaca. Suppl. Vegetation map of the Flora Zambesiaca area*, 71 pp. Map 1:2 500 000 (3 sheets). Salisbury, M. O. Collins.
- [56] Ziegler H., Vieweg G. H., 1970. Poikilohydre *Pteridophyta* (Farngewächse). In: Walter H., Kreeb K. (Hrsg.), *Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung*, 88—95 Ss. (*Protoplasmatologia II C 6*). Vicuna, New York, Springer Verlag.

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