

Władysław Szafer

ZARYS HISTORII ROZWOJU FLORY HOLARKTYDY

(Outline of the development of the Holarctic Flora)

TREŚĆ

	Strona
Wstęp	179
I. Kreda	180
II. Starszy trzeciorzęd	182
III. Średni trzeciorzęd	186
1. Uwagi ogólne	186
2. Ameryka Pacyficzna	187
3. Europa	189
4. Azja	190
5. Afryka północna	192
IV. Górny trzeciorzęd	194
1. Ameryka północna	194
2. Stosunek Europy do Ameryki północnej	195
3. Azja zachodnia	196
4. Azja wschodnia	196
V. Pleistocen	197
1. Przesuwanie się ośrodków zlodowaceń w Holarktydzie	198
2. Ameryka północna	199
3. Refugia florystyczne w Ameryce północnej	201
4. Europa, uwagi ogólne	203
5. Obszary starośroziemnomorskie	205
6. Uwagi ogólne o przemianach pleistoceńskich we florze Europy	206
a) <i>Interglacjały</i>	206
b) <i>Glacjały</i>	208
7. Wędrowki roślin górskich w glacjałach europejskich i polarna granica lasu.....	209

8. Przemiany we florze leśnej Europy w pleistocenie	212
9. Europejska »tundra« glacialna	216
10. Historia flory stepowej w Europie	220
11. Wywierzyska i torfowiska w Europie	223
12. Formacje roślinności wodnej w Europie	225
13. Azja zachodnia w pleistocenie	226
14. Azja wschodnia w pleistocenie	229
15. Późny glacjał w Europie	231
VI. Okres postglacialny	233
1. Okres postglacialny w Europie	233
a) <i>Flora wysokogórska</i>	234
b) <i>Las</i>	235
c) <i>Roślinność wodna</i>	236
d) <i>Torfowiska</i>	238
e) <i>Inne formacje roślinności</i>	239
2. Okres postglacialny w Ameryce północnej	239
3. Postglacjał w Azji	239
Zakończenie	240
Streszczenie w języku angielskim	241

Zarys historii rozwoju flory Holarktydy

WSTĘP.

Od czasu, gdy na podstawie klasycznego opisu flor kopalnych okolic arktycznych przez O. Heera (1861-1882) stworzył A. Engler wspaniały obraz historii flory okrytozalążkowej całej Holarktydy, upłynęło z górą 70 lat. Przez ten długi okres czasu rozwinęły się potężnie zarówno badania paleontologiczne jak i paleogeograficzne. Wzbogaciły one naukę mnóstwem nowego materiału faktycznego oraz nowymi ideami, wśród których na pierwsze miejsce wysunęła się bezsprzecznie teoria Wegenera. Te okoliczności skłoniły mnie do napisania tego szkicu syntetycznego, który jest próbą przedstawienia na podstawie literatury naukowej, jaką w tym celu zebrałem, dzisiejszych poglądów na główne zagadnienia dotyczące historii rozwoju flory holarktycznej od kredy aż po czas współczesny.

Cenną pomocą w tej pracy były dla mnie fragmenty podobnych syntez ogłoszone drukiem w ostatnim dziesięcioleciu, zwłaszcza zaś dzieło Sewarda (1933), prace Darraha (1939), oraz doskonałe przeglądy dorobku naukowego na tym polu Hirmera (1935 i 1942). Chociaż starałem się o to aby objąć mniej więcej równomiernie całość zagadnienia, niemniej punkt ciężkości obrazu historycznego, jaki tu naszkicowałem, przesunął się w nim wyraźnie na pleistocen. Spodziewam się, że fakt ten nie zniekształcił całości. Gdyby wszakże czytający ten zarys uznali, że tak się stało, podaję tu na usprawiedliwienie następujące dwie okoliczności: 1) to że pracując w nader ciężkich warunkach w okresie wojennym napotkałem na szczególnie wielkie trudności w uzyskaniu rozproszonej literatury oryginalnej amerykańskiej i rosyjskiej odnoszącej się do

innych okresów geologicznych, 2) że świadomie pragnąłem podkreślić tu dorobek naukowy polskich badaczy, a dorobek ten odnosi się przeważnie właśnie do pleistocenu. Okres postglacjalnych przemian we florze Holarktydy, potraktowano tutaj raczej ubocznie. Stało się to dlatego, że na ten temat nie brakuje w literaturze nowszych, syntetycznych prac, zwłaszcza o ile chodzi o Europę. Zresztą, metody badań przemian flory w holocenie są niemal w całości zdobyczą geografii roślin, przedstawianie zaś tutaj wyników badań dokonanych jej metodami — rozsądziłoby zakreślone przezemnie ramy obrazu i wywołać by mogło słabsze zainteresowanie w kołach geologów i geografów.

I. Kreda.

Seward (1936) oraz Seward i Conway (1935) zbadali bogate flory kredowe Grenlandii, częściowo znane od czasów O. Heera jako trzeciorzędowe, częściowo zaś odkryte na nowych stanowiskach. Najważniejszymi wynikami tych krytycznych badań było stwierdzenie, że obok flory paproci i nagozależkowych żyły tam również liczne rośliny okrytozależkowe, takie jak rodzaje *Platanus*, *Quercus*, *Magnolia*, *Artocarpus*, rodziny *Lauraceae*, *Menispermaceae*, *Leguminosae*, (rodzaje zbliżone do *Bauchinia*, i *Dalbergia*), *Sapindaceae*, i *Myrtaceae*. Z jednoliścienych stwierdzono na pewno m. i. obecność rodziny *Dioscoreaceae*, podczas gdy szczątki uchodzące za palmy są niepewne. Ze szczególnym naciskiem podkreślić należy, że te flory kredowe Grenlandii nie dadzą się podzielić na piętra i że nie można tam odróżnić wyraźnie flory kredy dolnej od kredy górnej. Dowodzi to, że rozwój tych flor trwał nieprzerwanie na miejscu przez bardzo długi czas nie wykazując żadnych znamion imigracji nowych grup systematycznych z zewnątrz. To trwanie *in situ*, tj. na Grenlandii, przez cały okres kredowy najstarszej i żywo różnicującej się flory roślin okrytozależkowych doprowadziło wspomnianych badaczy angielskich do wniosku, że pierwotną ojczyznę roślin okrytozależkowych (*Angiospermae*) na ziemi jest Grenlandia oraz — być może — również i inne bliskie jej arktyczne okolice półkuli północnej. Przypuszczenie to popiera fakt, że flory kredowe Sachalinu nie mają jeszcze w swoim składzie roślin okrytozależkowych oraz, że również na Alasce dolna kreda ich nie po-

siada, co dowodzi zlokalizowania ich centrum powstania w kredzie na Grenlandii.

Klimat, w jakim żyła w kredzie pierwsza, szybko, różnicująca się flora roślin okrytozalążkowych był — zdaniem Sewarda — subtropikalny, choć widocznie zaznaczały się już w nim różnice pór roku, za czym przemawia stosunkowo znaczna obfitość drzew zrzucających liście. Według Wegenera północny biegun ziemi położony był w kredzie na Oceanie Spokojnym, co tłumaczyłoby charakter klimatu Grenlandii w tym okresie geologicznym. Zdaniem Sewarda nie trzeba wszakże uciekać się tu aż do tej śmiałej hipotezy, gdyż wystarczy przyjąć małe przesunięcia w układzie zasadniczo trwałych lądów na półkuli północnej oraz przypuścić docieranie do Grenlandii ciepłych prądów morskich, aby teoretycznie otrzymać dla Grenlandii klimat harmonizujący z subtropikalną jej roślinnością w okresie kredowym. Sprawy tej rozważać tutaj bliżej nie będziemy. Niezależnie od takiego lub innego zapastrywania na przyczyny ekologicznego charakteru okrytozalążkowej grenlandzkiej flory kredowej pozostaje prawdopodobnym, że właśnie tutaj a nie gdzie indziej znajdował się pierwotny pień holarktycznej flory w okresie kredowym.

Grenlandzkie centrum powstania roślin okrytozalążkowych stało się już w kredzie ogniskiem promieniowania tej flory ku południowi. Przyczyny, które spowodowały to zjawisko geograficzne, nie są znane. Wydaje się prawdopodobne, że szukać ich należy w dwu źródłach: 1) w naturalnej tj. wrodzonej ekspansji biologicznie żywotnych nowych grup roślin okrytozalążkowych, które skutecznie konkurując ze starymi, mniej żywotnymi typami mezozoicznych roślin (nagozalążkowymi i paprotnikami), rozszerzały swe zasięgi na coraz to dalsze obszary, 2) w postępującej zmianie klimatu, który z subtropikalnego w kredzie stał się na Grenlandii umiarkowanym w eocenie. Nie podobna rozstrzygnąć, któremu z tych czynników należy przypisać większą rolę. W każdym razie faktem jest, że niektóre grupy roślin okrytozalążkowych tak szybko zdążyły w swej migracji na południe, że już w górnej kredzie a zwłaszcza w eocenie znajdujemy ich resztki kopalne daleko na półkuli południowej. Tak się rzecz miała — jak twierdzi E. W. Berry — np. z rodzinami *Proteaceae*, *Magnoliaceae* (*Drimys*), *Rubiaceae* (*Eucryphia* i *Coprosma*), *Faga-*

ceae (Nothofagus), *Leguminosae*, *Sapindaceae* i i., o których badacz ten przypuszcza, że kolebką ich była w okresie kredowym jeżeli nie Grenlandia, to w każdym razie półkula północna, gdzie w strefie klimatu zapewne subtropikalnego powstały liczne grupy roślin okrytozalążkowych, które już w eocenie osiągnęły w Patagonii, Argentynie i w Chile wspaniały rozwój (flory eocenske z Comaption w Chile i z Pichileufu w dorzeczu Rio Negro pod 41° szer. południowej, — E. W. Berry 1937 i 1938).

Florę okrytozalążkową o składzie, w jakim żyła na Grenlandii w kredzie, spotykamy na Alasce (Hollick 1930 i 1936) w kredzie górnej i w eocenie. Obok licznych paproci i nagozalążkowych znajdujemy tu szczątki kopalne takich rodzin okrytozalążkowych, jak *Platanaceae*, *Lauraceae*, *Menispermaceae*, *Leguminosae*, *Sapindaceae* i *Sterculiaceae*, ale również bardziej jakoby klimatycznie wymagających, jak *Zingiberaceae*, *Piperaceae*, *Anonaceae*, *Zygophyllaceae*, obok mniej wymagających, jak *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*, *Aceraceae* itd. Z tej flory kopalnej liczącej 73 rodzajów i 173 gatunków i odmian samych roślin okrytozalążkowych, ekologicznie bardzo mieszanej, część rodzajów mogłaby być nazwana w porównaniu z dzisiejszą florą ziemi rodzajami holarktycznymi (19 rodzajów), część tropikalnymi (9 rodzajów), część wreszcie umiarkowanymi obydwu półkul ziemi. Ten dziwnie mieszany aspekt geograficzny w połączeniu z równie silnie mieszanym charakterem ekologicznym tej flory czyni prawdopodobnym, że albo mamy tu do czynienia ze składnikami flory z różnych pięter wysokościowych, albo też słuszną jest teza Irmschera o eurytermizmie flory kredowej.

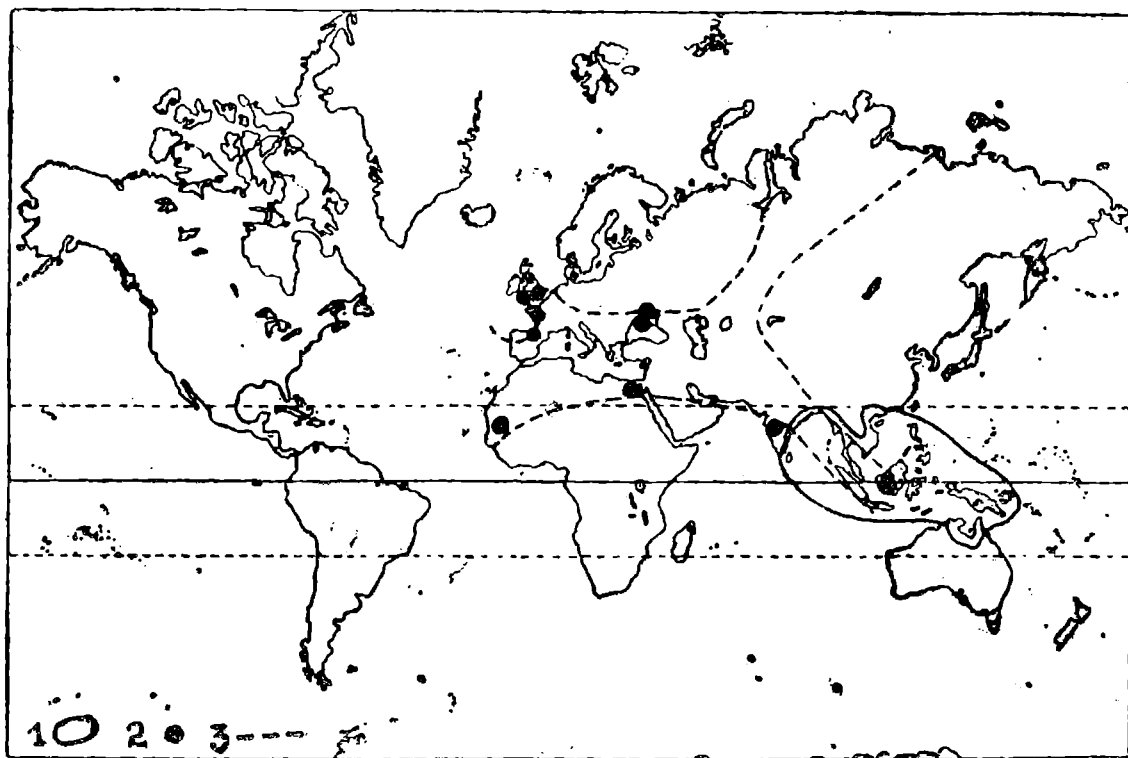
Rozpoczęte w kredzie, w warunkach klimatycznych trudnych do uchwycenia, migracje roślin okrytozalążkowych ku południowi, z prawdopodobnego pierwotnego centrum wyjścia na Grenlandii, zapoczątkowały cykl charakterystycznych przemian we florze holarktycznej, które to przemiany odbywały się odtąd bez przerwy przez cały trzeciorzęd oraz czwartorzęd i trwają aż po czas współczesny.

II. Starszy trzeciorzęd

W okresie kredowym, który uchodzi za górny człon ery mezozoicznej, nastąpiły w wielu miejscach na ziemi wypiętrza-

nia łądów. W następstwie tego obszary wydźwignięte podlegać zaczęły silnej denudacji, a produkty erozji zaczęły gromadzić się w zatokach, jeziorach i deltach rzek. Tego to rodzaju osady są składnikami najniższych pięter paleocenu i eocenu inauguracyjnych okres trzeciorzędowy. W tym zjawisku leży przyczyna uderzającej niezgodności (dyskordancji) w następstwie osadów kredowych i trzeciorzędowych, które zwykle — choć nie zawsze — wykazują na granicy zetknięcia się rzucającą się w oczy różnicę w składzie faun morskich. Pod falami morza zwanego Tetydą pozostały wszakże w zaraniu trzeciorzędu wielkie przestrzenie dzisiejszych łądów (Seward 1933)

Tetyda, której eoceńskie brzegi wyznaczają kopalne szczątki przybrzeżnej palmy z rodzaju *Nipa*, (ryc. 1.) zajmowała obszary dzisiejszych łądów w południowych częściach Azji i Europy oraz w północnej Afryce. Oś tego morza biegła ukośnie z południowego wschodu ku północnemu zachodowi, z odnogą północną w zachodniej Azji, od malajskich mórz tropikalnych przez Indie z Tybetem, Afrykę północną, dzisiejszy Bałkan, Karpaty.



Ryc. 1.

1 Zasięg współczesny

2 Stanowiska kopalne

3 brzeg Tetydy

Zasięg współczesny i eoceńskie stanowiska kopalne palmy *Nipa* (*Nipadites*), rozmieszczone przy brzegach Tetydy.

i Alpy ku Anglii. Jeżeli staniemy na gruncie słuszności teorii Wegenera, wypadnie nam przesunąć wpływy Tetydy aż ku południowej części Ameryki Północnej, gdzie na potwierdzenie tego przypuszczenia spotykamy również w eocenie szczątki *Nipa* (Berry 1914), choć jest to rodzaj palmy dzisiaj wyłącznie paleotropikalny (indyjsko-malajski). Również uderzające pokrewieństwo morskiej flory litoralnej Małych i Wielkich Antylów z dalekimi morzami obszaru indyjsko-malezyjskiego wskazuje na tego rodzaju prastary związek tetydzki.

Powyższe dwa procesy historyczne z zarania trzeciorzędu, tzn. rozległe recesje mórz kredowych z lądów Holarktydy wraz z wzmoczoną erozją lądową oraz powstanie na jej południu Tetydy jako macierzy późniejszych mórz i jezior śródziemnych, stały się dwoma fundamentami dalszego rozwoju flory w trzeciorzędzie: pierwszy dał możliwość swobodnego rozszerzania się flory lądowej z północy na południe, drugi utrzymywał położone przy niej (tzn. przy Tetydzie) partie lądów w zasięgu jej swoistych wpływów klimatycznych.

Flory eoceńskie na półkuli północnej położone nad Tetydą mają charakter tropikalny lub subtropikalny. Bogata flora łąk londyńskich (Reid i Chandler 1933) w porównaniu z florą współczesną składa się z:

- 5 rodzin wyłącznie tropikalnych (11%),
- 14 rodzin prawie wyłącznie tropikalnych (32%),
- 21 rodzin równocześnie tropikalnych i subtropikaln. (46%),
- 5 rodzin dziś przeważnie stref umiarkowanych (11%).

Przeważna część rodzajów (około 67%) ciąży swym pokrewieństwem do obszaru malajskiego. Znikomo słabe związki tej flory z Ameryką Północną oraz z Eurazją są dowodem, iż w pierwotnym swoim związku europejska flora eoceńska z obszaru Tetydy była florą inną, a m. paleotropikalną, i dopiero później, tzn. w oligocenie związała się silnie z resztą Holarktydy.

Dalej ku północy, poza wpływem Tetydy leżące obszary wykazują już w eocenie dość wyraźną, ogólną łączność holarktyczną i pewne zróżnicowanie na chłodniejsze ku północy strefy klimatyczno-roślinne. Czynnikiem zaburzającym ów kształtujący się już wówczas strefowy układ roślinności w kierunku równoleżnikowym były stare systemy górskie, przecinające tak w kierunku południkowym jak równoleżnikowym

zarówno Amerykę Północną (Góry Skaliste istniały już w kredzie) jak i Eurazję (góry systemów starszych od systemu alpejskiego). Pomimo to brak głównych barier górskich, które wypiętrzyły się dopiero później (głównie w miocenie), sprawia, że charakter flor eoceńskich jest w całej Holarktydzie, poza obszarem Tetydy, dość wyrównany. Zjawisko to stanie się zrozumiałe, gdy uprzytomnimy sobie, że w Ameryce północnej wpływ klimatyczny Oceanu Spokojnego sięgał wówczas daleko w głąb kontynentu w kierunku wschodnim, wyrównując na niżu klimat na wielkich przestrzeniach i że Azja wschodnia posiadała przez Alaskę bezpośrednią łączność flor azjatyckich z amerykańskimi. Dlatego to — jak wykazali Chaney i Chaney i Sanborn (1933, 1936 i 1938) — flory starotrzeciorzędowe wyżyny Oregonu podobne są do flory Alaski, te znów zbliżają się zaś bardzo do współczesnych im flor Azji wschodniej. Flory eoceńskie, o których teraz jest mowa, odpowiadają swym składem klimatowi umiarkowanemu (zupełny lub prawie zupełny brak palm). Na istnienie strefy o chłodniejszym klimacie w eocenie na północy wskazuje również skład flory okrytozalążkowej z tego okresu z Grenlandii, gdzie w dolnym eocenie (Seward i Conway 1935), obok wielu rodzin wspólnych z kredą, zjawiają się już także takie, jak *Betulaceae*, *Urticaceae* (?), *Cercidophyllaceae* i *Rhamnaceae*, oraz wspomniana już flora eoceńska z Alaski (Hollick 1930 i 1936) z licznymi rodzinami »borealnymi«.

W górach musiała żyć w eocenie w Holarktydzie inna flora aniżeli na niżu. Chaney (1936) przypuszcza, że składały ją głównie lasy szpilkowe i mieszane z rodzajem *Sequoia* na czele, które miały wszędzie podobny skład florystyczny. Ten typ lasu schodził na niż w chłodnej strefie północnej i grupował się wokół ówczesnego bieguna północnego ziemi a dopiero w miocenie przesunął się on w całości dalej ku południowi.

W ten sposób można w grubym schemacie przedstawić sobie obraz flory starszego trzeciorzędu (po eocenie) w Holarktydzie jako florę tropikalną lub subtropikalną w strefie działania klimatycznego równikowej Tetydy, umiarkowaną z przewagą drzew liściastych w strefie położonej od niej na północ i florę lasów szpilkowych typu *Sequoia* w ówczesnej strefie północnej (borealnej) wokółbiegunowej, której języki

schodziły ku południowi wzdłuż istniejących wówczas pasm górskich. W kierunku równoleżnikowym flora ta odznaczała się dużym wyrównaniem klimatycznym i florystycznym.

III. Średni trzeciorzęd.

Średni trzeciorzęd był okresem wprowadzającym w Holarktydzie w grę nowe czynniki geologiczne i geograficzne, które wywarły wielki wpływ na jej florę. Pierwszym z nich było dalej postępujące, choć powolne, przesuwanie się ku południowi (wzgl. południo-zachodowi) stref klimatyczno-roślinnych, drugim zaś silnie wzmożone ruchy górotwórcze skorupy ziemskiej, które spiętrzyły wówczas główne pasma górskie systemu alpejskiego (Alpidy Süssa) w Ameryce Północnej oraz w Eurazji.

1. Uwagi ogólne

Na południu Europy i Azji oraz w północnej Afryce wyrzuciły się góry pasmowe z fal dawnej Tetydy. W następstwie tego procesu Tetyda podzielona została na szereg mórz śródziemnych i przestała być łącznikiem pomiędzy strefami tropikalnymi obszarami indyjsko-malajskimi a obszarami europejskich i azjatyckich mórz śródziemnych. Z drugiej strony nowo powstałe góry, wypiętrzone w kilku po sobie następujących fazach, mające w Eurazji kierunek przeważnie równoleżnikowy (Alpy, Karpaty, Kaukaz, Atlas, Himalaje, góry Chin środkowych) stanęły teraz niby potężne parawany pomiędzy północą a południem i stworzyły na długich odcinkach dla wielu roślin zapory trudne do przebycia. Równocześnie na ich zboczach o odmiennej wystawie, oraz w ułożonych nad sobą, — jak gdyby szczeble drabiny — piętrach, występujące różnice i kontrasty klimatyczne stały się nowym a potężnym impulsem twórczym dla roślin nizin i wyżów biorących teraz w swe posiadanie rozległe dziedziny górskie. Tam gdzie równoleżnikowy przebieg pasm systemu Alpidów sąsiadował z oceanami lub morzami, uzyskały ich strony przymorskie stopniowo klimat bardzo wilgotny, skrajnie różny od klimatu ich zapleczy skierowanych w głąb lądów. Południkowe systemy górskie z jednej strony ułatwiały migrację roślin z północy na południe, z drugiej strony niszczyły równocześnie stopniowo starotrze-

ciorzędową łączność flor zachodu ze wschodem, co szczególnie jaskrawo wystąpiło na kontynencie Ameryki Północnej. Zmienione przez akcję górotwórczą biegi wód zdobyły liczne nowe baseny dla akumulacji, często zamknięte wewnątrz lądów, bądź w śródziemnych morzach i zatokach morskich, bądź też w jeziorach leżących zdaleka od wielkich oceanów.

Wszystkie te czynniki, które krótko wyliczyliśmy, zmieniły w średnim trzeciorzędzie zasadniczo warunki życia i geograficznego rozmieszczenia roślin. Przekonują o tym następujące, wybrane z wielu, fakty zdobyte przez paleobotaników.

2. Ameryka pacyficzna

Średniotrzeciorzędowe flory zachodniej, tzn. pacyficznej części Ameryki Północnej mają wyraźnie chłodniejszy charakter od flor starotrzeciorzędowych (eocieńskich). Podczas gdy górnoeocieńskie ich flory (np. flora z Comstock w Oregonie po zachodniej stronie Gór Kaskadowych, — *S a n b o r n* 1935) ekologicznie i florystycznie zbliżają się jeszcze do tropikalnej dzisiejszej Panamy, to ich flory mioceńskie posiadają już wyraźną przewagę drzew zrzucających liście. Składają się one z rodzajów takich, jak *Salix*, *Populus*, *Alnus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Celtis*, *Cercidophyllum*, *Platanus*, *Acer*, i *Carpinus* — przy braku palm i starotrzeciorzędowych przedstawicieli *Proteaceae*, *Drymis* i i. Nie brakuje tu również drzew zawsze zielonych z rodzajów *Quercus*, *Umbellularia*, i *Arbutus* oraz starych typów drzew szpilkowych: *Sequoia*, *Taxodium*, *Abies* i *Pinus*, który to ostatni rodzaj staje się wśród nich rodzajem panującym. Na podkreślenie zasługuje fakt, że w miocenie Ameryki Pacyficznej żyły jeszcze takie rodzaje drzew, które dziś żyją tylko we Wschodniej Ameryce atlantyckiej, co świadczy o stopniowym zaniku pierwotnej (eocieńskiej) jednolitości flory całej Ameryki Północnej. Przedstawicielami tego rodzaju mioceńskich drzew w Ameryce Pacyficznej są: *Hicoria* (*Carya*), *Carpinus*, *Ostrya*, *Castanea*, *Fagus*, *Ulmus*, *Sassafras*, *Liquidambar*, *Tilia* i *Nyssa*. Florystycznie łączy się flora średniotrzeciorzędowa zachodniej Ameryki bardzo wyraźnie z florą wschodniej Azji, czego dowodzą występujące w niej jeszcze dziś wyłącznie wschodnio-azjatyckie rodzaje, jak *Ginkgo*, *Glyptostrobus* i *Cercidophyllum*. Szczątki kopalne rodzaju *Trapa*, który to rodzaj obecnie żyje tylko w Eurazji, są świa-

dectwem większej pierwotnej jednolitości w miocenie także rodzajów wodnej flory holarctycznej.

Najstarszym składnikiem flor miocenijskich pacyficznej Ameryki jest bez wątpienia sekwojowy las mieszany. Już w eocenie — jak widzieliśmy — posiadał on swe główne centrum na północy w arktycznej i subarktycznej strefie Holarctyki, obecnie zaś, tzn. w miocenie, z powodu ogólnej zmiany klimatu zesunął się ten typ lasu wzdłuż pasm górskich ku południowi, przy czym jego zasięg uległ stopniowo rozczłonkowaniu nie tylko w Ameryce ale również w Eurazji, tak że w młodszym trzeciorzędzie stał się on już w wielu obszarach Holarctyki rzadkim reliktem. Dzięki szczęśliwemu znalezieniu przez panią E. Oliver (1934) w górnym miocenie, w górach Blue Mountains w Oregonie, dobrze zachowanych i obfitych szczątków lasu sekwojowego, mamy w ręku jedyny w swoim rodzaju obraz jego flory miocenijskiej. Był to las zdumiewająco zbliżony do współczesnych szczątkowych lasów z *Sequoia sempervirens* z wybrzeży Kalifornii, z czego można wnosić, że także górnomiocenijski klimat gór Oregonu niewiele różnił się od dzisiejszego klimatu gór kalifornijskich. Ze stanowiska historycznej geografii roślin jest to tak ważne odkrycie, że warto przytoczyć tutaj skład tej flory kopalnej w porównaniu z współczesną florą lasu sekwojowego.

Składniki lasu sekwojowego:

Las kopalny z górnego miocenu z Blue Mountains

Las współcześnie żyjący

Sequoia Landsdorfi

Sequoia sempervirens

Pseudotsuga Masoni

Pseudotsuga taxifolia

Picea sp.

Picea sitchensis(?)

Taxus sp.

Taxus brevifolia

Corylus Macquarii

Corylus rostrata var. californica

Umbellularia oregonensis

Umbellularia californica

Philadelphus Bendirei

Philadelphus Lewisii

Prunus coveus

Prunus demissa

Acer oregonianum

Acer macrophyllum

Acer septilobatum

Acer circinatum

Arbutus Freini

Arbutus Menziezi

Quercus consimilis

Quercus densiflora

Alnus carpinoides

Alnus rubra

Kopalnym gatunkom umieszczonym w kolumnie lewej odpowiadają bardzo blisko z nimi spokrewnione, a częściowo może nawet identyczne (np. z kopalną *Sequoia Langsdorfi* jest prawdopodobnie identyczna dzisiejsza *S. sempervirens*!) gatunki w kolumnie prawej. Dodać tu trzeba, że w górnio-miocenńskiej florze z Blue Mountains reprezentowane są również dość liczne rośliny najbliżej spokrewnione z dziś żyjącymi tylko w atlantyckiej Ameryce, a m.:

Kopalne z Blue Mountains, których nie ma dziś w pa- cyfikcznej Ameryce	Obecnie żyjące w atlantyc- kiej części Ameryki Pół- nocnej
--	--

<i>Juglans oregoniana</i>	<i>Juglans nigra</i>
<i>Fagus pacifica</i>	<i>Fagus grandifolia</i>
<i>Liquidambar californica</i>	<i>Liquidambar styraciflua</i>
<i>Crataegus gracilis</i>	<i>Crataegus coccinea</i>
<i>Aesculus simulata</i>	<i>Aesculus octandra</i>
<i>Acer Chaneyi</i>	<i>Acer saccharinum</i>
<i>Viburnum lantanaefolium</i>	<i>Viburnum Lantana</i>

Zestawienie to jest dowodem, że jeszcze w górnym miocenie istniały wyraźne związki florystyczne pomiędzy pacyficzną i atlantycką częścią Ameryki Północnej.

3. Europa

Europa zachodnia i środkowa przedstawia w oligocenie pod względem flory skład zbliżający ją do amerykańskich flor eoceńskich z charakterystyczną przewagą zimozielonych drzew i krzewów z rodziny laurowatych (*Laurus*, *Persea*, *Cinnamomum* i i.) oraz z obfitymi palmami, co dowodzi, iż klimat był tutaj subtropikalny. Wyraźna zmiana klimatu zaznacza się dopiero w dolnym miocenie, gdzie przewagę uzyskują drzewa zrzucające liście. Panującymi rodzajami stają się: *Fagus*, *Carpinus*, *Alnus*, *Quercus*, *Platanus*, *Betula*, *Liquidambar*, *Castanea*, *Salix*, *Juglans*, *Carya*, *Zelkova*, *Ulmus*, *Parrotia*, *Pterocarya*, *Vitis*, *Acer*; z drzew szpilkowych *Sequoia Langsdorfi* i *Taxodium distichum*. Florystycznie łączą się miocenские, formy europejskie najsilniej z atlantycką częścią Ameryki Północnej oraz z Azją wschodnią, choć nie brak w nich jeszcze reliktowych »typów« subtropikalnych (paleotropikalnych) z rodzin takich, jak *Lauraceae*, *Moraceae*, *Magnoliaceae*, *Caricaceae*, *Sa-*

pindaceae, *Sterculiaceae*, *Ebenaceae*, *Palmae* i i. Ku północy te ciepłe elementy były coraz rzadsze. Np. w bogatej florie miocenińskiej w Wieliczce nie stwierdzono dotychczas zupełnie pewnych szczątków palm; podczas gdy w pokładach węgla brunatnego środkowych Niemiec miały one jeszcze swoich przedstawicieli. Jaki skład miała równocześnie flora Rosji północnej oraz Skandynawii, nie wiemy. Górnomiocenińska flora (sarmacka) z nad Morza Azowskiego posiada obok takich ciepłolubnych rodzajów, jak *Laurus* i *Ficus* i obok rodzajów drzew szpilkowych *Sequoia* i *Taxodium*, zwłaszcza liczne rośliny z pokrewieństwa bądź wschodnio-azjatyckiego, bądź też amerykańskiego.

4. Azja

Za Uralem na wschód i za niskimi obszarami zachodniej Syberji, pokrytymi długo morzem, rozciągają się olbrzymie tereny starego zrębu lądowego (Angara) zlewające się na południowym wschodzie z obszarami Chin i Japonii. Te wschodnie tereny Eurazji pozostawały w kredzie i w starszym trzeciorzędzie w bliskim związku z pacyficzną częścią Ameryki Północnej. Historię ich flory w trzeciorzędzie przedstawił niedawno w nowszym świetle A. Kryschtafowich (1935). Krótko można ją ująć w następujący sposób:

Flory wschodniej Azji i Ameryki pacyficznej, które — jak to widzieliśmy — w kredzie pozostawały ze sobą na północy w ścisłym kontakcie, uzyskały już u schyłku okresu kredowego florę typu trzeciorzędowego, klimatycznie umiarkowanego, który przetrwał tu w postaci zasadniczo niezmięnionej przez cały trzeciorzęd aż po epokę lodową. Tego jednolitego typu flory, nazwanego przez Kryschtafowicha typem »Turgaja«, nie podobna podzielić na starsze i młodsze piętra, tak jak to czynimy z trzeciorzędowymi florami Europy, gdyż odznacza się on uderzającą stałością swego składu. Ekologicznie charakteryzują go przede wszystkim drzewa i krzewy zrzucające liście z rodzajów *Populus*, *Comptonia*, *Juglans*, *Carpinus*, *Corylus*, *Alnus*, *Fagus*, *Quercus*, *Liquidambar*, *Carpenterianthus*; zimozielone rośliny okrytozalążkowe są w niej bardzo słabo reprezentowane, zaś zupełnie nie spotykamy w niej ciepłolubnych i laurolistnych drzew i krzewów takich, jak *Cinnamomum*, *Laurus* lub palm. Z drzew szpilkowych żyły tu — jak wszędzie niemal w Holarctydzie — *Sequoia* i *Taxodium*.

Trzeciorzędowe flory europejskie należą do innego typu, który nazywa Kryschtafowich typem »Połtawa«. Ekologicznie charakteryzuje je obfitość roślin zimozielonych i ciepłolubnych (*Laurus, Cinnamomum*), w starszych piętrach także palm; florystycznie są one mieszaniną elementów śródziemnomorskich z przewagą elementu atlantycko-amerykańskiego. Szukając ogniwa pośredniego pomiędzy typami flor trzeciorzędowych »Turgaja« i »Połtawa«, znalazł je Kryschtafowich we florze dolnomiocyńskiej na zachodnich zboczach południowego Uralu (okręg Ufa w pobliżu miasta Sterlitamak). We florze tej, obok starożytnych nagozależkowych (*Ginkgo, Taxodium, Sequoia, Glyptostrobus*) występują z drzew obok siebie zarówno zimozielone (np. *Quercus neriifolia*, bardzo obficie), jak zrzucające liście (*Alnus, Betula, Comptonia, Fagus, Castanea, Liquidambar, Platanus*). Flory górnomiocyńskie z nad Morza Azowskiego, z Podola i z Besarabii należą już do typu »Połtawa«. Flory ze starszego pliocenu z okolic Odessy, Kaukazu i Bałkanu, z przewagą zimozielonych roślin laurolistnych, reprezentują również typ »Połtawa« z dużym jednakże odsetkiem form starośródziemnomorskich.

Trzeciorzędowa flora typu »Turgaja« wtargnęła z Azji do Europy przez tzw. bramę turgajską już w miocenie, jednakże dopiero w pliocenie dotarła do Polski (Krościenko), Niemiec (Frankfurt) i nad dolny Ren (Reuver). Wydaje się prawdopodobnym przypuszczenie, iż przyczyną tej wielkiej migracji z północnego wschodu ku południowemu zachodowi była zmiana klimatu w Azji północno-wschodniej z umiarkowanego na chłodny a potem na zimny, która już w pliocenie doprowadziła do zlodowacenia stykających się z sobą kontynentów Azji i Ameryki w okolicach dzisiejszej cieśniny Beringa. Z przypuszczeniem tym zgodna jest w zupełności teoria Wegenera, według której biegun północny przesunął się w miocenie z Oceanu spokojnego ku północy, co spowodowało powstanie pierwszych kontynentalnych czasz lądolodu w okolicach cieśniny Beringa już w trzeciorzędzie.

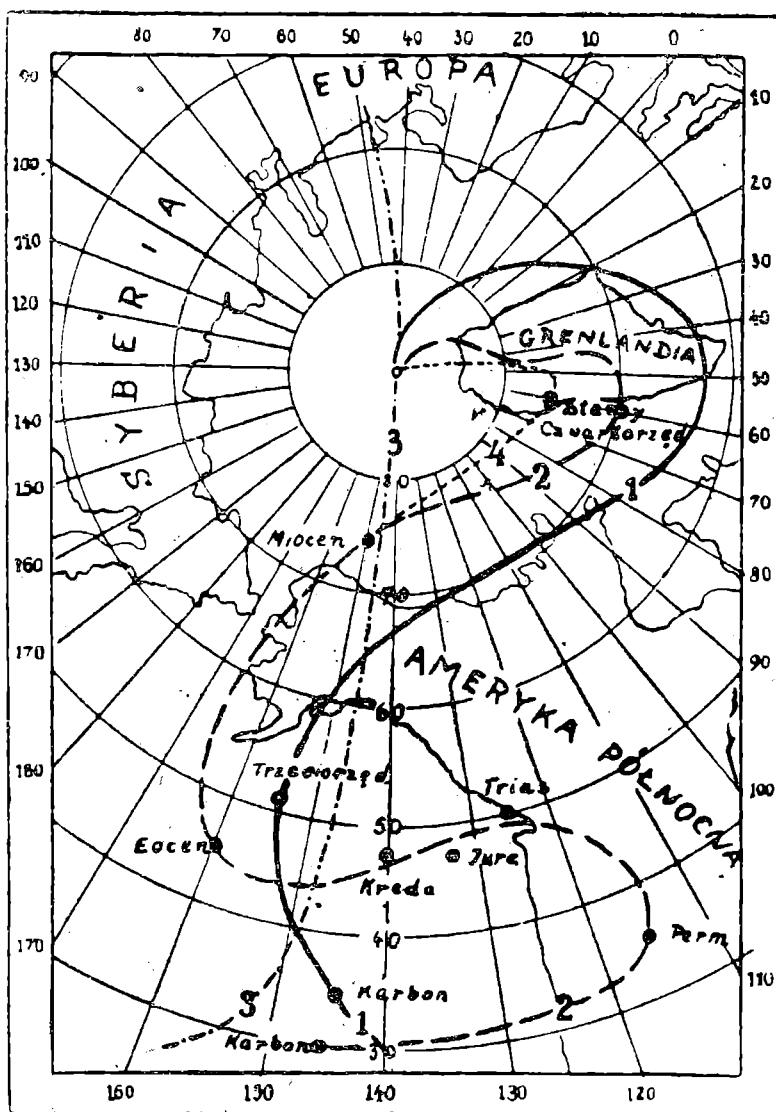
Jeżeli powyższe rozumowanie jest słuszne, mielibyśmy już w średnim trzeciorzędzie wyraźnie zaznaczony układ strefowy roślinności i flory, zorientowany jednakże inaczej aniżeli układ współczesny, a m. wyraźnie w stosunku do niego ukośny: holarktyczna flora klimatu chłodnego i umiarkowanego miała

główne swe centrum rozmieszczenia w Azji wschodniej, holarctyczna flora subtropikalna tworzyła pas przecinający Europę i Amerykę również ukośnie od południowego wschodu ku północnemu zachodowi, zaś flora tropikalna zajmowała strefę przyrównikową o podobnie ukośnym przebiegu, od Azji południowo-wschodniej przez Afrykę północną i południową część Ameryki Północnej. Ten średnio-trzeciorzędowy układ strefowy zaczął zbliżać się stopniowo do układu dzisiejszego dopiero wówczas, gdy Holarktyda wkroczyła w pliocenie w epokę lodową i gdy biegun północny przesunąwszy się na ląd północny w okolicy cieśniny Berinnga rozpoczął ruch po lądzie i wyspach Ameryki Północnej o zasadniczym kierunku od zachodu ku wschodowi (rys. 2).

5. Afryka północna

W związku z powyższymi przypuszczeniami pozostaje jeszcze do omówienia trzeciorzędowa flora północnej Afryki, o której już wyżej wspomniano, że w eocenie leżała ona w basenie tropikalnej Tetydy. Nowsze badania paleontologiczne (Ciarugi 1929) dowiodły, że Egipt posiada szereg bogatych leśnych flor kredowych (skamieniałych drzew). Ta flora drzewna wskazuje na klimat i skład paleotropikalnej dżungli leśnej (niewyraźne słoje roczne, obfitość miękiszu w drewnie). Stwierdzono tu m. i. resztki palm (3 gatunki), *Moraceae* (4), *Proteaceae* (2), *Rutaceae* (2), *Celastraceae* (2), *Malvaceae* (1), *Sterculiaceae* (1), *Ternstroemiaceae* (1), *Dipterocarpaceae* (2), i *Ebenaceae* (3). Z kserofitów, które żyły już tu i ówdzie (może na wydmach piaszczystych), stwierdzono *Weichselia reticulata* (paproć) i *Dadoxylon* (*Cupressaceae*). W eocenie Egiptu znalazł Kräusel palmę *Nipa* (*Nipadites*). Również w oligocenie i dolnym miocenie żył w Egipcie zawsze zielony las tropikalny związany florystycznie z tropikalną Azją i Afryką i on nadawał zapewne główny ton roślinności przynajmniej części obszaru dzisiejszej Sahary, może tylko w postaci nadrzecznych lasów galeriowych. Świadczą o tym resztki kopalne takich rodzin jak *Pandanaceae* (1 gatunek), *Palmae* (2), *Fagaceae* (1, *Quercoxylon*), *Moraceae* (2, *Ficoxylon*), *Monimiaceae* (1), *Leguminosae* (4), *Rutaceae* (2), *Sapindaceae* (1), *Sterculiaceae* (1), *Guttiferae* (2), *Rhizophoraceae* (1) i *Ebenaceae* (1). W górnym trzeciorzędzie, gdy proces wysychania północnej Afryki znac-

nie postąpił naprzód, Atlas stał się w małym stopniu ostoją flory leśnej zachowując w swej florze leśnej jej resztki (*Cedrus*, *Callitris*, *Olea*, *Laurus*, *Celtis* i inne); w większej ilości utrzymała się ona na wschodzie w górach Abisynii, w Somali i na Sokotrze, na zachodzie zaś w Makaronezji.



Ryc. 2.

Drogi przesuwania się bieguna północnego - według zapatrywań różnych autorów-

1. Według Kreichgauera 1902.

3. Według Milankovica 1938.

2. Według Köppena i Wegenera 1924.

4. Według Köppena 1940.

IV. Górny trzeciorzęd.

Górny trzeciorzęd zastał florę Holarktydy w daleko posuniętym stadium zróżnicowania.

1. Ameryka północna

W Ameryce Północnej pogłębił się znacznie kontrast florystyczny pomiędzy pacyficzną i atlantycką jej częścią. Główną tego przyczyną było wypiętrzenie wzdłuż brzegu Oceanu Spokojnego nowych, nadbrzeżnych grzbietów górskich, które ostatecznie zaostrzyły i ustaliły dotychczas jeszcze trwające różnice klimatyczne pomiędzy wilgotnymi pacyficznymi zboczami górskimi zachodniej Ameryki a coraz to suchszym jej wnętrzem. Flora kopalna z południowo-zachodniego stanu Idaho (E. Dorf 1936), czasowo należąca do pogranicza miocenu i pliocenu, posiada już w swym inwentarzu nie mniej jak 68,5% specyficznie zachodnich elementów. Obok resztek lasu sekwojowego panującą jest tu flora leśna typu *Quercus* — *Arbutus*. W stosunku do dzisiejszego rozmieszczenia geograficznego składają się na nią następujące elementy geograficzne:

- 13 gatunków pacyficznych,
- 9 gatunków sięgających na wschód tylko po Góry Skaliste,
- 1 gatunek meksykański,
- 6 gatunków środkowo-, wschodnio- i północnoamerykańskich,
- 1 gatunek eurazjatycki,
- 3 gatunki wschodnio-azjatyckie.

Z powodu wzrastającej suszy klimatu posiada pacyficzna Ameryka zaledwie skąpe szczątki kopalnych flor plioceńskich. Środkowo-plioceńska flora z Mont Eden w południowej Kalifornii (24^o szer. pn.) zawiera już tylko same składniki pacyficzne (np. *Pinus Pieperi* identyczną z dziś żyjącą *Pinus Sabiniana*). Krótko mówiąc flora pacyficznej Ameryki (z wyjątkiem północnej jej części) uzyskała już w pliocenie skład florystyczny nie różniący się zasadniczo od dzisiejszego. O nieistotnych jej zmianach w czwartorzędzie będzie mowa później.

Ameryka atlantycka posiadała u schyłku trzeciorzędu florę podobną do współczesnej z większym wszakże dodatkiem roślin tropikalnych.

2. Stosunek Europy do Ameryki Północnej

Stosunek Europy do Ameryki Północnej, bardzo ścisły jeszcze w miocenie, został w pliocenie silnie uszczuplony przez wtargnięcie do Europy środkowej ze wschodu fali roślinności leśnej klimatu umiarkowanego, pod naporem której ustąpiły lasy typu „Połtawa“ ze swymi charakterystycznymi składnikami ciepłolubnymi i zimozielonymi (*Sabal*, *Oreodaphne*, *Cinnamomum* i inne). Jeszcze w miocenie posiadała Europa florę subtropikalną (z wyjątkiem północy) o wybitnych rysach staroholarktycznych, z wyraźną przewagą roślin atlantycko-amerykańskich. W pliocenie uległa ona daleko idącym przemianom. Gdy bowiem na południe od łuku równoleżnikowych gór pasmowych Kaukaz-Karpaty-Alpy flora utrzymała w pliocenie zasadniczo swój mioceniński skład, to na północ od tej linii ustąpiła ona w ogromnej przewadze nowej, specyficzniej plioceńskiej florze, która przyszła tu z północno-wschodniej Azji (p. wyżej). Ponieważ składniki flory typu „turgajskiego“ były w swej większości arktyczno-trzeciorzędowe, przeto z falą tej flory weszły do Europy środkowej od północnego wschodu obok starych typów roślin holarktycznych, także typy ściśle wschodnio-azjatyckie, które tam miały centrum swego powstania. Do rzędu tych ostatnich należą m. i.: *Picea polita*, *Picea Glehni*, *Zelkova serrata*, *Carpinus laxiflora*, *Bucklandia* cf. *populnea*, *Hibiscus siriacus*, *Acer palmatum*, *Acer japonicum*, *Cornus controversa* i *Trichosanthes fragilis*. Atlantycko-amerykańską grupę, zapewne pozostałość z miocenu, reprezentują w pliocenie Europy środkowej na północ od wspomnianych łuków górskich zwłaszcza: *Picea rubra*, *Tsuga caroliniana* i *T. europaea* (bliska *T. canadensis*), *Fagus ferruginea*, *Carya* sp., *Ceanothus americanus* i *Nyssa silvatica*. Wymienione rośliny były m. i. najważniejszymi składnikami plioceńskiego lasu w Krościenku w Polsce (W. Szafer 1938 i 1946); dalej ku południowemu zachodowi zachowały się jeszcze we florze plioceńskiej resztki rodzajów *Sequoja* i *Taxodium*.

W odróżnieniu od Ameryki (zarówno pacyficznej jak atlantyckiej) i Azji leśna flora plioceńska środkowej Europy, składająca się z drzew zrzucających liście na zimę, w ogromnej większości wymarła z nadejściem epoki lodowej, gdyż nie mogła przekroczyć bariery równoleżnikowych pasm górskich linii Karpaty-Alpy-Pireneje. Ostoje położone na Bałka-

nie i w obrębie państwa *Mediterraneis* przechowały zaledwie nieznaczny ich ułamek. W rezultacie tych przemian zachowała Europa stary, tj. trzeciorzędowy typ swej flory na progu plejstocenu w wielkiej ilości tylko w południowej swej części, w środkowej i północnej straciła go zaś niemal zupełnie, co było przyczyną charakterystycznego zubożenia jej flory w ogóle, które i dzisiaj odróżnia Europę środkową od Ameryki Północnej i Azji wschodniej.

3. Azja zachodnia

Azja zachodnia w swym odcinku północnym (zauralskim) zajęta była w młodszym trzeciorzędzie przez ciągle jeszcze trwającą tu wielką transgresję morską Oceanu Lodowatego. Na pomoście lądowym w bramie Turgajskiej, który przeciął ramię północne Tetydy już w oligocenie (Obrutschew 1926), na obszarze dzisiejszych stepów kirgiskich, w Ałtaju i w okolicy Tomska żyła w pliocenie klimatycznie umiarkowana flora leśna typu turgajskiego, natomiast Turkiestan miał już florę cieplejszą typu śródziemnomorskiego, który dotychczas zachował w takim stopniu, na jaki pozwoliło wybitnie od średniego trzeciorzędu postępujące naprzód osuszanie się klimatu całej Azji zachodniej i centralnej. Ten sam czynnik, tzn. wzmagająca się ciągle susza klimatyczna, stał się też przyczyną cofnięcia się flor leśnych w Azji środkowej i południowo-zachodniej w pasma górskie i stopniowego wykształcenia kontynentalnej pranicz lasu, która oddzieliła obszary leśne od stepowych i pustynnych.

4. Azja wschodnia

Azja wschodnia, zajęta przez cały trzeciorząd w swej części pozatropikalnej na wielkich obszarach przez florę typu turgajskiego (Depape 1932), uległa w młodszym trzeciorzędzie znacznym jej przemieszczeniom. Te w wysokim stopniu skomplikowane i dotychczas niewyjaśnione przerniany spowodowane zostały trzema grupami czynników, a mianowicie: dalszym piętrzeniem się olbrzymich łańcuchów górskich z Himalajami na czele, które rozwijało się w kilku fazach sięgających aż w plejstocen, wynurzaniem i zatapianiem w morzu wschodnich brzegów Chin i Japonii (S. Miki 1938), oraz oscylacjami kli-

matu, który w pliocenie stanął pod znakiem formujących się w okolicy cieśniny Beringa najstarszych zlodowaceń lądowych. Byłoby przedwczesne opowiadanie się za słusznością tych lub innych, często niezgodnych z sobą zapatrywań, jakie w związku z tym dotychczas wypowiedziano. Wystarczy zaznaczyć, że interpretując różnie paleobotaniczne fakty, zwalczają się tu obecnie zwolennicy i przeciwnicy teorii Wegenera, który to spór nie skończy się wcześniej, zanim nie zostanie ściśle ustalony wiek geologiczny wielu dziś krytycznych flor kopalnych z średniego i górnego trzeciorzędu Azji wschodniej.

Stojąc na gruncie teorii Wegenera oczekiwać by należało w pliocenie Azji północno-wschodniej śladów flory chłodnej a nawet zimnej, zorientowanej strefowo do bieguna przesuniętego na ląd w okolicy cieśniny Beringa. Tego rodzaju flory plioceńskiej dotychczas nie znamy. Być może, że szczególne skupienie w północno-wschodnim narożu Azji zasięgów geograficznych licznych oligotermicznych, a historycznie niewątpliwie starych roślin jest pozostałością borealnej strefy przymorskiej wykształconej w pliocenie, zorientowanej czołem do bieguna położonego w okolicy cieśniny Beringa. Do tego elementu zaliczyć by należało z drzew szpilkowych zwłaszcza: *Picea ajanensis*, *Abies sachalinensis* i *Pinus pumila*, z drzew liściastych zaś: *Betula humilis*, *B. ajanensis*, *B. Erdmanni*, *B. Middendorffi* oraz niektóre gatunki *Salix* i *Populus*.

Najstarsze zlodowacenie lądowe, które według Köppena i Wegenera (1924) rozpoczęło się w starszym pliocenie (a może nawet już w miocenie) udokumentowane jest w okolicach cieśniny Beringa występowaniem tzw. tillitu, to znaczy bardzo starych, skamieniałych moren dennych, oraz utworami starszej marzłoci, na której we wschodniej Syberii i na Alasce leżą osady z resztkami flory arktycznej wątpliwego wieku. Tego rodzaju znalezienia paleontologiczne czynią prawdopodobnym przypuszczenie, że już w górnym trzeciorzędzie powstała w pobliżu dzisiejszej cieśniny Beringa również pierwsza, tzn. najstarsza flora arktyczna. Do zagadnienia tego powrócimy.

V. Pleistocen.

Pleistocen, nie był tylko przemijającym epizodem w historii flory Holarktydy, lecz był to długotrwały okres geolo-

giczny w który wkroczyła półkula północna już w górnym trzeciorzędzie. Wprawdzie krótki czas (około 10 tysięcy lat), jaki upłynął od cofnięcia się ku północy ostatnich wielkich lodowców lądowych w Europie, nazywamy holocenem i skłonni jesteśmy równocześnie datę tę uważać za moment ostatecznego wyjścia Holarktydy z «epoki lodowej», jednakże fakty geofizyczne i biogeograficzne przemawiają za tym, iż holocen jest tylko współczesnym interglacjałem.

Z olbrzymiego materiału faktów i teorii związanych z czwartorzędem bezpośrednio dla nas ważne są tylko te zagadnienia, które mogą przyczynić się do wyjaśnienia różnic florystycznych pomiędzy poszczególnymi członami państwa holarktycznego. Do nich też się tu ograniczymy.

1. Przesuwanie się ośrodków zlodowaceń w Holarktydzie

Pierwszorzędne znaczenie posiada przesuwanie się ośrodków zlodowaceń w Holarktydzie (Limanowski 1922, Kulczyński 1924, Woldstedt 1929, Köppen i Wegener 1924, Fernald 1925, Jessen 1937 i inni).

Gdy pierwsze, zapewne staropliocenijskie zlodowacenie (Nebraskan) objęło swym centrum tylko części północnej Azji wschodniej i pacyficznej Ameryki Północnej położone na lądzie w okolicy dzisiejszej cieśniny Beringa, to centrum drugiego zlodowacenia (Kansan) leżało w Ameryce Północnej znacznie dalej ku wschodowi, na północ od Zatoki Hudsonskiej. Te dwa pierwsze i zarazem najstarsze glacjały o wielkim zasięgu ku południowi wywarły bezpośrednio potężny wpływ na szatę roślinną Azji północno-wschodniej i Ameryki Północnej, natomiast na roślinność Azji zachodniej i Europy miały one wpływ mniejszy. Według Becka (1934) i Gamsa (1935) glacjał Nebraskan ma swój czasowy równoważnik w Europie w zlodowaceniu alpejskim Donau, zaś Kansan w zlodowaceniu alpejskim Günz. W czasie tych zlodowaceń ujawniły się już w Europie zmiany we florze płoceńskiej, jednakże nie były one ani w przybliżeniu tak głębokie i radykalne jak te, które dotknęły szatę roślinną Europy i Azji zachodniej w czasie następnych glacjałów.

Schemat i przypuszczalną chronologię tych kolejno po sobie następujących zlodowaceń w Ameryce i Europie oraz należących do nich ciepłych okresów międzylodowcowych (interglacjalnych) przedstawia tabela VI. na str. 241. (Keilhack 1933, Gams 1936 i i).

Przesuwanie się centrów zlodowaceń z zachodu na wschód w Hołarktydzie najłatwiej jest wytłumaczyć przesunięciami bieguna północnego w myśl teorii Wegenera. (ryc. 2 str. 193).

2. Ameryka Północna

Ameryka Północna, która już w pliocenie uzyskała z wyjątkiem północy skład flory bardzo zbliżony do współczesnego, nie zmieniła go też zasadniczo również w czasie trwania epoki lodowej, chociaż radykalnie zmieniła swój klimat. Dzięki południkowemu kierunkowi wstępkich pasm górskich flora mogła łatwo odpływać na południe w zimnych glacjałach i równie łatwo mogła zajmować tereny opuszczone przez lód w czasie ciepłych interglacjałów. Zasięg poziomy lądolodu z okresu glacialnego Nebraskan nie jest dobrze znany, gdyż częściowo leżą jego utwory pod utworami następnego zlodowacenia (Kansan). W każdym razie spotykamy jego ślady daleko na południu w stanach Iowa i Nebraska (Baker 1920), z czego wnosić należy, że przesunięcie stref klimatycznych było wówczas znaczne. Dotychczas nieznanne są napewno utwory wieku Nebraskan z florą kopalną. Chaney i Mason (1934) opisali cztery flory »pleistocenijskie« z zachodniej Kalifornii, niewątpliwie pleistocenijskie, jednakże niepewnego wieku. Jedna z nich znaleziona na niezlodowaciałej wyspie Santa Cruz jest dowodem, że w zachodniej Kalifornii żyła w bliżej nieokreślonym glacialu flora leśna, złożona z drzew takich jak *Pseudotsuga*, *Pinus* i *Cupressus*, tzn. z takich składników, jakie spotykamy dzisiaj o około 800 km ku północy, w klimacie znacznie chłodniejszym i wilgotniejszym. Dokumentem stwierdzającym wędrówkę roślin w kierunku północnym, jaka odbyła się w pierwszym interglacjale (Aftonian) w Ameryce Północnej, są kopalne resztki takich drzew z tego czasu jak: *Larix americana*, *Picea mariana* i rodzajów *Pinus*, *Populus*, *Juglans*, *Ulmus* i *Vitis*. Najbardziej interesujące jest znalezienie w utworach interglacjalnych Aftonian (może wszakże dopiero inter-

glacjału następnego?) w Kolumbii Brytyjskiej liści rodzaju *Ficus* (Hollick 1915), co wskazywałoby na bardzo ciepły klimat interglacjalów amerykańskich. Zgadza się to dobrze z charakterem fauny aftoniańskiej, w której ważną rolę odgrywały wielkie ssaki dziś wymarłe, zwłaszcza zaś liczne słońcowate (3 rodzaje i 6 gatunków.)

Drugie zlodowacenie (Kansan), z centrum położonym bardziej na zachód od Nebraskan, zawiera w swoich utworach szczątki leśne z interglacjału Aftonian na drugorzędnym łożu. Flory glacialne z tego okresu nie są znane. Interglacjał (Yar-mouth), jaki potem nastąpił, był najdłużej trwającym interglacjałem amerykańskim (Osborn 1916) i stopniowo osiągnął klimat cieplejszy od współczesnego, czego dowodzą nie tylko szczątki bogatego lasu znane np. ze stanu Iowa (*Juniperus virginiana*, *Ulmus*, *Populus*, *Rhus*, *Carya*, *Quercus*, *Juglans*, *Tamarix*) ale również bardzo obfita fauna wielkich ssaków (słonie, tapiry, pekari i inne). W suchszych odcinkach tego interglacjału miały powstać potężne osady starszego lessu. Po trzecim, długotrwałym i złożonym zlodowaceniu (Illinoian), z którego znane są tylko nieliczne resztki roślin glacialnych nastąpił interglacjał Sangamon z bardzo bogatą florą przeważnie leśną (65 gatunków, z tego 3 zapewne wymarłe), odpowiadającą mniej więcej warunkom współczesnego klimatu umiarkowanego z atlantyckiej części Ameryki Północnej. Czwarte zlodowacenie (Iovan), któremu towarzyszyły również utwory lessowe ze szczątkami mamuta (*Elephas primigenius*) i mięczaki typu atlantyckiego, oraz następujący po nim interglacjał (Peorian) nie dostarczyły dotychczas prawie zupełnie oznaczalnych szczątków roślin. Ostatni glacjał amerykański (Wisconsin), dzielący się conajmniej na dwa wahnięcia zimniejsze, rozdzielony był cieplejszymi interstadiałami. Z tymi ostatnimi wahnięciami pleistoceniowymi związane są uderzająco nieliczne kopalne flory glacialne z *Rhododendron lapponicum*, *Arctostaphylos alpina* i i. oraz obfite i bogate interstadialne flory leśne o typie współczesnej flory Ameryki atlantyckiej.

Z powyższych krótkich uwag o epoce lodowej Ameryki Północnej wynikają trzy ważne wnioski: 1) że flora tego okresu nie różniła się prawie zupełnie od flory współczesnej choć ulegała daleko idącym przesunięciom w kierunku południkowym, 2) że wykształcone wyraźnie już w górnym trze-

ciorzędzie różnice florystyczne pomiędzy Ameryką pacyficzną i atlantycką przetrwały niemal bez zmian przez epokę lodową, 3) że suchy i kontynentalny klimat zimnych okresów glacialnych sprzyjał rozprzestrzenianiu się kserofitów.

Wnioski te pozostają w pewnej niezgodności z charakterem fauny, która w okresie lodowym (w interglacjach) była o wiele bogatsza i zasobna w gatunki dziś nie żyjące, w porównaniu z fauną współczesną. Przedstawia to jasno następujące zestawienie (Baker 1920, uproszczone).

Stosunek flory do fauny epoki lodowej w Ameryce Północnej

	Ilość ogólna ko- paln. gatunków	Ilość dziś żyją- cych gatunków	Ilość gatunków wymarłych
Rośliny	145	138	7
Zwierzęta	510	337	203

Następstwem dalekich migracji roślin w kierunku południowym w epoce lodowej były; 1) przesunięcie zasięgów licznych roślin z Ameryki Północnej ku środkowej i południowej, przy czym w wędrówkach uprzywilejowane były zwłaszcza rośliny górskie, z których przynajmniej niektóre dotarły w starszych okresach glacialnych z Ameryki pacyficznej aż w okolice bieguna południowego, 2) w zimnych a równocześnie przynajmniej w głębi lądu także suchych okresach glacialnych roślinność leśna znajdowała dogodne dla siebie miejsca przetrwania, czyli refugia, zarówno w górach jak i na niżu, w południowych częściach Ameryki Północnej. Refugia te nie były ściśle zlokalizowane, lecz przeciwnie, były one bardzo obszerne i łatwo przesuwały się z miejsca na miejsce.

3. Refugia florystyczne w Ameryce Północnej

Następujące po sobie zlodowacenia, które pokryły wielkie obszary Ameryki Północnej czasami lodowcowymi, nie wyniszczyły jednakże do cna ich flory kwiatowej (Fernald 1925, 1926 i 1933). Stało się to dlatego, że: 1) amerykański archipelag wielkich wysp arktycznych, który w epoce lodowej był wysoko wzniesiony i zlewał się w jedną całość z kontynentem

Ameryki, był tylko lokalnie zlodowaciały, gdyż posiadał klimat za suchy dla tworzenia się na nim większych mas lodowych, 2) że Alaska i Nowa Funlandia nie były również nigdy w całości zlodowaciałe, lecz posiadały tylko lokalne lodowce dolinowe, 3) że nawet w obrębie zupełnie zlodowaciałych obszarów Ameryki Północnej znajdowały się miejsca wolne od lodu które były ostojami dla wytrzymałych klimatycznie roślin kwiatowych. Najważniejszymi tego rodzaju ostojami śródlodowcowymi były: na wschodzie półwysp Gaspé i wyspy Magdaleny w Zatoce św. Wawrzyńca oraz zachodnia Nowa Funlandia, na zachodzie zaś góry Torngrad na Labradorze oraz stosunkowo bardzo duży teren środkowy, obejmujący północno-zachodnią część Wisconsin i przylegające do niej części stanów, Illinois, Iowa i Minnesota.

Skład flory tych ostoi śródlodowcowych w Ameryce Północnej wskazuje wyraźnie na jej reliktowy charakter. I tak np. w ostoi nowofunlandzkiej żyje z górą 80 gatunków roślin kwiatowych, będących lokalnymi endemitami. Najbliższe im gatunki spotykamy dopiero po znacznej przerwie (dysjunkcji) również w ostojowych terenach, a mianowicie albo w górach pacyficznej Ameryki (dysjunkcja ta wynosi około 3600 km), albo w górach Torngrat na Labradorze, albo dopiero na Alasce lub w górach Ałtaju w Azji. Dysjunkcję oddzielającą półwysp Gaspé od Kordylierów wykazują m. i. następujące pary zastępczych gatunków:

Aposeris gaspensis — *A. glacilens*
Arenaria marcescens — *A. obtusifolia*
Salix laurantiana — *S. Hookeriana*
Pucciniella marca — *P. nutkaensis*

W ostoi labradorskiej w górach Torngrat, na półwyspie Gaspé i w zachodniej Nowej Funlandii rosną m. i.:

Salix vestita
Arenaria cylindrocarpa
Astragalus eucoismus
Viola adunca var. *glabra*
Epilobium Drummondii
Senecio pauciflorus

W wielkiej ostoi środkowo-amerykańskiej żyją dziś takie stare endemity o charakterze reliktywów zapewne interglacialnych, jak np. *Asclepias Meadii*, *Talinum rugospermum*, i *Lespedeza*

leptostachya. Stosunkowo niedaleko stamtąd na północ, w pobliżu Wielkich Jezior, spotykamy kolonie starych roślin o wielkich dysjunkcjach zasięgowych. Należą tu m. i. następujące gatunki zjawiające się po znacznej dysjunkcji ponownie dopiero w Ameryce pacyficznej: *Oplopanax horridum*, *Rubus parviflorus*, *Bromelica Smithi* i *Cyanothus sanguineus* (ryc. 3. . .). Przynajmniej niektóre z nich, np. *Cyanothus*, można zaliczyć do kategorii tzw. wędrujących reliktyw trzeciorzędowych.

Także w niezlodowaciałych obszarach arktycznych przeżyły zapewne całą epokę lodową niektóre rośliny kwiatowe. Do ich rzędu należą liczne rośliny, dziś typowo arktyczne (Fernald 1925): *Dryas integrifolia* (typowo arktyczna z wtórnymi centrami w Górach Torngrat, w ostojach labradorskich i nowofunladzkich), *Crepis nana*, *Astragalus aboriginum*, *Lesquerella*, *Braya purpurascens* i inne. Te typowo arktyczne rośliny, których poważny wiek i reliktowy charakter nie ulegają wątpliwości, czynią prawdopodobnym przypuszczenie, że już w trzeciorzędzie rozwinęła się w pobliżu ówczesnego bieguna północnego flora typowej tundry arktycznej, która w całości dzisiejszej flory arktycznej reprezentuje najstarszy jej składnik.

4. Europa, uwagi ogólne

Europa w pierwszym, geograficznie odległym, pliocen-skim, zlodowaceniu uległa tylko pośrednio jego wpływom klimatycznym. Znalazło to swój wyraz zjawieniem się w strefie umiarkowanej flory typu turgajskiego. Przed tą pierwszą falą zimna cofnęły się do obszaru śródziemnomorskiego rośliny panujące tu jeszcze w miocenie, zwłaszcza drzewa i krzewy liściaste zawsze zielone (p. wyżej), przy czym flora zachodniej Europy zachowała elementy przyatlantyckiej Ameryki Północnej. Na północy Europy różnicowała się w sposób bliżej dotychczas nieznaną strefa flory borealnej. Jej ślady złożone drzew głównie szpilkowych (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Larix*, nadto *Alnus* i *Cornus*) leżą np. w okolicy Woroneża w stropie flory pliocen-skiej (Nikitin 1928). Z gór azjatyckich dotarła w tym czasie pierwsza silniejsza grupa oreofitów wschodnich do głównych pasm górskich Europy środkowej i południowej.

Wszystkie następne zlodowacenia przesuwały swe centra z wolna ku wschodowi, pokrywały w Europie czaszą lądolodu zsuwającego się daleko ku południowi najpierw tylko

jej północny zachód, następnie zaś coraz to dalej na wschód położone części Europy i Azji. We wszystkich glacjałach pleistocenijskich Skandynawia była silnie zlodowaciała. Fakt ten posiadał dla losów roślinności europejskiej w pleistocenie bardzo duże znaczenie, gdyż ta wczesnie powstała i długo trwająca zaporą lodowcowa w północno-wschodnim odcinku Europy spowodowała wczesne i radykalne zerwanie trzeciorzędowej łączności flory Ameryki Północnej z Europą. W następstwie tego zjawiska Europa pozostająca przez cały pleistocen pod wpływem zgubnych, niemal katastrofalnych dla życia wielu roślin czynników klimatycznych i niekorzystnej orografii (równoleżnikowy przebieg Alpidów), traciła ze swego pierwotnego (tj. w górno-trzeciorzędowego), bogatego zasobu roślin coraz to nowe ich rodzaje i gatunki. Zaznacza się to wyraźnie we florze jej ciepłych interglacjałów, które, przesuając się ku północy w powrotnych falach, przynosiły z sobą coraz to mniejszą ilość gatunków roślin pliocenijskich. W tym długotrwałym procesie ubożenia florystycznego Europy w czasie epoki lodowej nie mogła ona znaleźć niemal żadnych źródeł nowego ich napływu. Nie tylko bowiem zasobna w gatunki Ameryka atlantycka była zablokowana skandynawską barierą lodowcowa, ale i od Azji oddzielały ją w plejstocenie obszerne zalewy morskie (Oceanu Lodowatego, Morza Kaspijskiego i Morza Czarnego), co, przy wzmagającej się suszy wnętrza Azji, ograniczało w najwyższym stopniu migrację ku zachodowi roślin leśnych, protegując równocześnie migrację elementów stepowych. Jedynie na południu i południowym zachodzie Europy leżały ostoje bogatej flory trzeciorzędowej, lecz i te — jak to zobaczymy — zostały silnie uszczuplone dalekosiędnymi wpływami klimatu glacialnego. W dodatku, utrzymując się trwale głównie na południe od równoleżnikowych barier górskich (Kaukaz-Karpaty-Alpy-Pireneje), w klimacie o szczególnych cechach klimatu śródziemnomorskiego, nie były one w stanie zasilić flory Europy środkowej i północnej w większą ilość gatunków, dla których opuszczenie strefy klimatu śródziemnomorskiego i przekroczenie w kierunku północnym wspomnianych barier gór systemu alpejskiego było niemożliwością. Dlatego to flora Europy środkowej i północnej, w przeciwieństwie do flory Ameryki Północnej nie ulegała prostej regeneracji z pnia flory trzeciorzędowej w interglacjałach oraz w post-

glacjale (holocenie), lecz zmienić musiała z gruntu swój skład, tak pod względem ilości jak i jakości swych geograficznych składników.

Na tabeli VI na str. 241 zaliczono pierwszy glacjał do pliocenu. Zaznaczyć należy, że takie rozgraniczenie pliocenu (trzeciorzędu) od pleistocenu (czwartorzędu) nie jest powszechnie przyjęte i że pod tym względem panuje dotychczas w nauce duża rozbieżność zapatrywań, której tu rozważać nie będziemy. Jeden wszakże fakt zasługuje na specjalne podkreślenie. Oto najstarsze flory interglacjalne w Europie środkowej (Schwanheim B a a s 1933, Tegelen R e i d 1920) wykazują w porównaniu z florą plioceńską tak znaczny ubytek składników trzeciorzędowych, że nie ulega wątpliwości, że już glacjał II (Günz) zubożył silnie florę Europy środkowej. Podczas gdy bowiem we florze górnopliocieńskiej (Castle Eden) element wschodnio-azjatycki (przeważnie turgajski) wynosi jeszcze około 27 %, to w najstarszym interglacjale spada on nagle na 9,4% w Tegelen (Dolny Ren) i 6,4 % w Schwanheim. Równocześnie ilość tzw. elementu egzotycznego (czyli obcego) w stosunku do tubylczego zmniejsza się w tych florach interglacjalnych w stosunku do średniego pliocenu raptownie o 40% (W. S z a f e r 1946). Można przeto powiedzieć, że dopiero glacjał II (Günz) nadał florze Europy środkowej nowe, pleistocieńskie oblicze.

5. Obszary staro-śródziemnomorskie

Obszary Europy południowej, Afryki północnej i południowo-zachodniej Azji należące do państwa staro-śródziemnomorskiego (Paleomediterraneis) były w czasie trwania epoki lodowej w innym, korzystniejszym położeniu aniżeli Europa środkowa. W glacjałach przesuwiała się granica pustyni ku równikowi o kilka stopni geograficznych, a sam obszar śródziemnomorski pozostawał w tych okresach pod działaniem wzmożonych opadów deszczowych. Glacjały były tu więc okresami fluwialnymi, Obniżenie granicy wiecznego śniegu doprowadziło tylko w wysokich górach do tworzenia się miejscowych lodowców, których ślady stwierdzono na Olimpie w Grecji, w górach północnej Anatolii (C z e c z o t 1939), na Korsyce (L u z e r n a 1910) i gdzie indziej. Wysokie góry Atlasu marokańskiego posiadają moreny glacialne sięgające w dół po 1800

m nad poziom morza, a nawet na olbrzymach afrykańskiej strefy przyrównikowej tj. na Kilimandżaro i Kenii stwierdzono ślady dawnych zlodowaceń w wysokości o około 1000 m niższej od zasięgu moren współczesnych (Woldstet 1929). W Egipcie i w Palestynie znaleziono ślady dwu periodów glacialnych w postaci szutrów budujących delty i terasy wielkich rzek dyluwialnych. W nadmorskich terasach dyluwialnych Sycylii znaleziono przedstawicieli chłodnej fauny północnej (*Cyprina islandica*).

Te i im podobne fakty, nagromadzone w znacznej ilości z obszaru śródziemnomorskiego, nie zostały jednakże dotychczas ujęte w jednolity obraz, któryby przedstawił nam zmiany w jego klimacie i florze w czasie epoki lodowej. W każdym razie obszar ten był w pleistocenie dla flory przede wszystkim terenem ostojowym, i to w pewnej mierze dla flory wszystkich pięter wysokościowych, chociaż obfitość starych endemitów największa jest tu w piętrze flory wysokogórskiej.

6. Uwagi ogólne o przemianach pleistocenijskich we florze Europy

Zakres przemian we florze Europy, jakie ujawniły się w długotrwałym pleistocenie, jest tak olbrzymi i różnorodny, że upłynie jeszcze wiele czasu, zanim będzie można na podstawie analizy makroskopowych i mikroskopowych (analiza pyłkowa) szczątków roślin poszczególnych glacjałów odtworzyć pełne ich obrazy. Wobec uderzających niezgodności zapatrywać co do datowania znanych już dzisiaj tego rodzaju wykopalisk, ograniczymy się tutaj do kilku ogólnych uwag.

a. Interglacjały

Nie ulega wątpliwości, że główną przyczyną przemian we florze europejskiej w pleistocenie były wielkie zmiany klimatyczne. Nie jest naszym zadaniem wchodzić w rozważanie przyczyn tych sekularnych wahanń o potężnych amplitudach. Liczne, kopalne flory plejstocenijskie wskazują na to, że Europa leżąca na północ od łuku Pireneje-Alpy-Karpaty-Kaukaz, regenerowała w interglacjałach swą florą w starszym plejstocenie głównie z południowych i zachodnich ostoi, zaś w młodszym pleistocenie także z zimnego i kontynentalnego północ-

nego wschodu. Zgodnie z tą tezą posiadają flory starszych interglacjałów (B, C, D) w Europie środkowej i północnej jeszcze stosunkowo liczne resztki ciepłej flory pliocenńskiej lądowej i wodnej. Z roślin lądowych wymienimy tu: *Tsuga canadensis*, *Picea omoricoides* (pokrewna bałkańskiej *P. omorica*), *Pterocarya caucasica*, *Magnolia* i *Hamamelis*, z roślin wodnych, względnie błotnych: *Brasenia purpurea*, *Dulichium spathaceum*, *Euryale europaea* i *Azolla filiculoides*.

Klimat interglacjałów był w Europie bez wątpienia cieplejszy od współczesnego. Dowodzą tego nie tylko interglacjalne przeżytki flory trzeciorzędowej, ale również obszerne i daleko ku północy rozciągające się zasięgi interglacjalne takich ciepłolubnych roślin wodnych, jak: *Trapa*, *Cladium*, *Najas Aldrovanda*, *Salvinia* lub *Stratiotes*, zaś z lądowych np. aż po Grodno a nawet Moskwę sięgające w interglacjale D zasięgi *Tilia platyphyllos* i *Acer tataricum*, lub w Europie południowo-zachodniej znacznie szerszy od współczesnego zasięg zimozielonego ostrokrzewu (*Ilex aquifolium*). Nawet ostatni interglacjał (E) posiadał jeszcze w Europie już obecnie wymarłe stare rośliny wodne, a mianowicie *Dulichium* i *Brasenia*.

Każdy okres interglacjalny miał w swym nasileniu najwyższą temperaturę średnią, zaś na końcu, tzn. w stadium transgresji następnego zlodowacenia, temperaturę najniższą. W tych przypadkach, w których powiodło się odkryć *in situ* pełną serię osadów całego lub prawie całego interglacjału [np. w Polsce w Samostrzelnikach (D) lub w Dzbankach Kościuszkowskich (D.), Piech 1930] można było stwierdzić uderzające podobieństwo następujących po sobie faz klimatycznych do takichże faz klimatu postglacjalnego (Szafer 1925, Jessen i Milthers 1928). Czyni to bardzo prawdopodobnym przypuszczenie, że tzw. okres postglacjalny (holocen), w którym dziś żyjemy, jest tylko jednym z epizodów interglacjalnych niezakończonych jeszcze na ziemi serii glacialnej, trwającej tu conajmniej od średniego pliocenu.

Interglacjały, klimatycznie, umiarkowane były przede wszystkim długotrwałymi okresami w plejstocenńskiej historii flory, w czasie których przesunęły się ku północy fale roślinności ocalałej przed zniszczeniem w południowych ostojach. Nie mamy natomiast dowodów paleobotanicznych, które by wskazywały na to, że średnie i młodsze interglacjały wzbogaciły

flore Europy w jakieś nowe elementy geograficzne pochodzące z Ameryki lub z Azji. Wprawdzie wyższa temperatura (zwłaszcza tzw. wielkiego interglacjalu czyli Dürnterien) wymaga przyjęcia, iż w tym czasie strefa leśna przesunięta była dalej ku północy w Europie i w Ameryce aniżeli w czasie obecnym, i że w następstwie tego połączone z sobą te kontynenty mogły wymienić pomiędzy sobą pewne gatunki nawet roślin naczyniowych, jednakże dotychczas nie udało się jeszcze znaleźć faktów paleobotanicznych, które by te przypuszczenia popierały. Flora i fauna Islandii, o których przypuszcza się (Hansen 1904 dla flory, Lindroth 1931), że są zasadniczo wieku interglacjalnego, mają skład czysto europejski (angielsko-skandynawski). Dostały się one na tę wyspę zapewne przez pomost lądowy, jaki łączył ją z Europą w ostatnim interglacjale. Gdyby w tym czasie istniał ściślejszy związek flory Ameryki Północnej z Europą, należałoby spodziewać się w Islandii flory o charakterze mieszanym. Najprawdopodobniejsze jest przypuszczenie, że zimna skandynawska bariera biologiczna, oddzielająca Europę od Ameryki, czynna była przez wszystkie interglacjaly, podobnie jak czynną jest ona także obecnie. Przez barierę tę przedrzeć się mogły w obydwu kierunkach tylko rośliny wysokogórskie (p. niżej).

b. Glacjaly

W przeciwieństwie do interglacjaltów, klimatycznie umiarkowanych, były dla flory europejskiej zimne, a nieco głębiej kontynentu także suche, okresy glacialne nie tylko okresami niszczycielskimi, ale równocześnie okresami wzbogacającymi florę Europy środkowej, wschodniej i południowej w nowe elementy geograficzne. Już stare zlodowacenie (Günz) przesunąć musiało tutaj znacznie ku południowi całe strefy: borealną, subarktyczną i arktyczną. W każdym następnym glacialu powtarzające się w podobnej — choć nie identycznej — postaci to parcie stref roślinnych ku południowi, wycisnęło w rezultacie tak potężne piętno na florze całej Europy, że ślady jego powrotnych fal są dla współczesnej flory europejskiej najbardziej uderzającym jej rysem.

Dla łatwiejszego zrozumienia przemian w roślinności Europy, które nastąpiły w czasie glacialtów, rozpatrzemy je tutaj w poszczególnych grupach.

7. Wędrowki roślin górskich w glaciałach europejskich i polarna granica lasu

Kulczyński (1924) pierwszy przytoczył ważne argumenty na poparcie przypuszczenia, że w starszych glaciałach dostały się do gór głównie Europy zachodniej (Alpy, Pireneje) liczne oreofity, które już w preglacjale żyły zapewne w górach Skandynawii oraz w Ameryce Północnej. Do roślin tych należą: *Tofieldia palustris*, *Eriophorum Scheuchzeri*, *Carex microglochin*, *C. bicolor*, *Anemone baldensis*, *Sedum villosum* i i. (por. także Gams 1936). Zapewne do starych glaciałów odnieść należy nadto liczne inne środkowo-europejskie rośliny górskie, które pochodzą niewątpliwie z północy i posiadają dziś swe stare ośrodki w górach Ameryki Północnej oraz w górach Azji wschodniej (m. i. *Arabis petraea*, *Carex capitata*, *C. sparsiflora*, *Ranunculus pygmaeus*). Północnego pochodzenia z okresów glacialnych są nadto w górach europejskich liczne inne oreofity cirkumpolarne, takie jak: *Dryas octopetala*, *Carex incurva*, *Draba incana*, *Juncus triglumis*, *Empetrum nigrum*, *Potentilla multifida*, *P. nivea*, *Saxifraga hirculus*, *Polygonum viviparum*, *Thalictrum alpinum*, *Braya alpina*, *Polemonium coeruleum*, *Loiseleuria procumbens* i i.

Cofające się ku północy lodowce, przede wszystkim starszych glaciałów, pociągnęły w ślad za sobą w strefę arktyczną falę oreofitów europejskich, która częściowo dotarła przez Skandynawię i Grenlandię aż do atlantyckiej części Ameryki Północnej. Jasno ilustruje ten fakt rycina 4, na której Kulczyński (1924) przedstawił syntetyczny obraz współczesnego zagęszczenia zasięgów poziomych ereofitów europejskiego pochodzenia. Z grupy około 50 gatunków roślin specyficznie górskich, które w glaciałach zeszyły z gór środkowej Europy (gdzie żyły od trzeciorzędu), niemal wszystkie posiadały czysto północny lub północno-zachodni kierunek wędrowki, ku wschodowi zaś parły w strefie arktycznej tylko nieliczne, gdyż flora Uralu posiada dziś oreofitów pochodzenia alpejskiego tylko 8, zaś Półwysep Taymirski na Syberii tylko 3 gatunki.

W młodszych glaciałach (głównie Riss) zaznaczył się żywszy związek gór europejskich z azjatyckimi. Pozostaje to niewątpliwie w przyczynowej zależności od przesuwania się ku wschodowi centrów tych zlodowaceń. Przybyszami azjatyckimi przede wszystkim z Ałtaju są wśród ereofitów europej-

skich: *Callianthemum rutaefolium*, *Anemone narcissiflora*, *Potentilla nivea*, *Astragalus oroboides*, *A. penduliflorus*, *Hedysarum obscurum*, *Viscaria alpina*, *Sausurea Porcii* i inne. Z drzew górskich przybyła zapewne z Azji północnej do Europy w czasie zlodowacenia krakowskiego *Saxonian* limba (*Pinus Cembra*). Niektóre z górskich roślin europejskich przybyły do Europy wprost z gór centralnej Azji: Do nich należą przypuszczalnie *Elyna myosuroides*, *Leontopodium alpinum* (szarotka), *Lloydia serotina*, a także liczne gatunki górskich rodzajów *Draba*, *Astragalus*, *Gentiana*, *Erigeron*, i i. O czasie ich wędrówki na zachód nic pewnego powiedzieć nie można, zwłaszcza, że obecnie mają one nieraz bardzo szerokie zasięgi także na tundrze azjatyckiej, jak poucza o tym przykład współczesnego rozmieszczenia geograficznego *Lloydia serotina*.

Ostatni glacjał (Würm, Varsovien II) nie wprowadził już do flory piętra alpejskiego głównych pasm górskich Europy środkowej i południowej wiele nowych składników. Stało się to dlatego, że stosunkowo najmniejszy lądolód północny tego glacjału nie dotarł tak blisko do Karpat i Alp, aby towarzyszące temu zlodowaceniu wpływy klimatyczne mogły obniżyć w nich do tego stopnia górną granicę lasu, iżby w następstwie tego zlała się ona zupełnie z granicą polarną drzew, czyli ażeby nastąpiło na zupełnie bezdrzewnych przedpolach tych gór swobodne wymieszanie się roślinności alpejskiej z niżową glacialną tundrą tak, jak to niewątpliwie było w glacialu Riss. Po między piętrzem alpejskim górnym a polarną granicą lasu na niżu Europy środkowej utrzymywała się przez cały czas trwania ostatniego zlodowacenia flora leśna, która jako biologiczna zapora nie dopuściła zasadniczo ani do migracji roślinności alpejskiej daleko ku północy, ani też do wtargnięcia nowych fal roślinności tzw. tundry północnej w głąb tych gór. Twierdzenie to oparte jest na faktach paleontologicznych, z których najbardziej przekonującymi są fakty zdobyte w Karpatach przy studiach pleistocenu w Krościenku nad Dunajcem (W. Szafer i tow. 1939) oraz w Roztokach pod Jasłem (Szafer i Jaroń 1935 i 1940 w rękopisie). Nie mogąc w tym miejscu obszerniej streszczać wyników tych prac zaznaczymy tylko, że najważniejszymi są: 1) stwierdzenie, iż górna granica lasu w Karpatach zachodnich w czasie ostatniego zlodowacenia leżała w wysokości około 350 m n.p.m. (Tatrzy 350-450 m.

Pieniny 250-350 m), 2) że granicę tę tworzyły: sosna zwyczajna (*Pinus silvestris*), modrzew (*Larix polonica*), limba (*Pinus cembra*) i kęsodrzewina (*Pinus montana*), 3) że polarna granica lasu przecinająca wówczas niż przylegający od północy do Karpat w kierunku od północnego wschodu ku południowemu zachodowi, utworzona była przez te same gatunki drzew. 4) że klin lasu szpilkowego oddzielający piętro alpejskie od bezdrzewnej tundry i przechodzący na wschodzie w zimny step, omijał Sudety, które też w przeciwstawieniu do Karpat i Alp, a zgodnie z niższymi (tzn. średnimi) górami niemieckimi posiadały możliwość wymiany gatunków pomiędzy swoją alpejską florą a florą bezdrzewnej tundry. Właśnie w ostatnim zlodowaczeniu weszły dlatego do Sudetów prawdopodobnie takie arktyczne rośliny, jak *Saxifraga nivalis* i *Rubus Chamaemorus*.

Podobne warunki panowały zapewne w ostatnim glacie także na przedpolach Alp i Pirenejów, chociaż silne zlodowaczenia własne Alp mogło tam łatwiej doprowadzić lokalnie do zetknięcia się bezpośredniego flory alpejskiej z florą tundry arktycznej (Gams 1930, Firbas 1935). Dla francuskiej Jury można przyjąć górną granicę lasu w Würm (Varsovien 2) w wysokości około 200 m (Nussbaum 1938), co wskazywałoby także i tu na obecność bariery leśnej, utworzonej jednakże przez inne gatunki drzew, głównie zapewne przez brzozę (*Betula tortuosa*). Jest rzeczą oczywistą, że górna granica lasu, a tym samym głębokość zapory leśnej, zmieniała się w czasie trwania ostatniego zlodowaczenia, tzn. w jego stadiach i interstadiach, jednakże zasadniczo trwała ona przez cały ten okres.

W rezultacie powyższych rozważań na temat wpływu pleistocenских okresów glacialnych na florę wysokogórską Europy środkowej, można powiedzieć, że flora ta, wykształcona bogato już w trzeciorzędzie, w pleistocenie uzyskała dość liczne elementy, w starszych glacialach głównie z północnego zachodu, w młodszych zaś glacialach (Riss) głównie z północnego wschodu. Te dyluwialne nabytki częściowo uzyskały w górach europejskich pełne obywatelstwo wśród dawniejszej flory oreofitów, zdobywając tu szerokie zasięgi (np. *Pinus cembra*) i różnicując się na neoendemiczne gatunki (np. *Draba ladina*, *Eritrichium nanum*, *Astragalus sericeus*) i formy (*Taraxacum*, *Hieracium*). Znaczna część glacialnych przybyszów

nie uzyskała wszakże wśród dawniejszej flory tego rodzaju obywatelstwa, lecz dotychczas ma charakter obcych intruzów, które utrzymują się przy życiu we florze wysokogórskiej jako typowe relikty, ograniczone w swym występowaniu do miejsc wilgotnych i zimnych, zwłaszcza do torfowisk i bagien górskich, albo też do tzw. wyleżysk śnieżnych. Do tej kategorii reliktyw glacialnych we florze gór europejskich należą np.: *Saxifraga hirculus*, *Betula nana*, *Pedicularis sceptrum Carolinum*, *Juncus stygius*, *J. biglumis*, *J. castaneus*, *J. arcticus*, *Carex incurva*, *C. bicolor*, *Kobresia bipartita* i *Equisetum scirpoides* (N o a c k 1922, G a m s 1936 i i.).

8. Przemiany we florze leśnej Europy w pleistocenie

Okresy glacialne w Europie były periodami ustępowania lasów pod wpływem klimatu zimnego. Przeważna część drzew plioceńskich o wyższych wymaganiach co do długości okresu wegetacji, temperatury i wilgotności powietrza wymarła tutaj zupełnie bądź jeszcze w górnym trzeciorzędzie, bądź też w czasie długotrwałych zimnych glacjałów. Tylko stosunkowo niewielka ilość ocalała w ostojach południowych, zwłaszcza w dolinach górskich, na zboczach gór o wystawie południowej, ciepłych fizycznie skałach wapiennych lub w innych klimatycznie uprzywilejowanych miejscach. Szczegółowe wskazanie położenia tych refugium leśnych z czasu każdego glacjału z osobna jest zadaniem niezmiernie trudnym. To co dziś o nich wiemy, zawdzięczamy głównie analizie pyłkowej, rzadziej także makroskopowym resztkom drzew leśnych, które odnajdujemy bądź równocześnie ze szczątkami flory tzw. tundry, bądź w osadach warstw położonych bezpośrednio na tundrze, bądź wreszcie w postaci węgla palenisk człowieka paleolitycznego w jaskiniach lub poza nimi.

Nie ulega wątpliwości, że zimny klimat glacjałów (zimniejszy ok. 9^o C w średniej rocznej) przesuwał naturalne strefy klimatyczne lasu, spychał w glacjałach kilkakrotnie florę leśną strefy borealnej i subarktycznej tak daleko na południe, że dotarła ona do obszaru Morza Śródziemnego, a nawet morze to przekroczyła, wdzierając się ostatnimi swymi przedstawicielami aż do północnej Afryki (np. *Ribes alpinum*). Gdy po zaniku niekorzystnych wpływów klimatycznych ostatniego zlodowacenia nastąpiła wreszcie ostatnia, postglacialna faza regeneracji lasów

w Europie, elementy leśne borealne i subarktyczne bądź przeszły znów ku północy, bądź też pozostały na południu znajdując w wyższych piętrach górskich lub na zimnych torfowiskach odpowiednie dla siebie warunki życia. Tak się stało np. z limbą (*Pinus cembra*), modrzewiem (*Larix decidua* i *L. polonica*) a zwłaszcza z sosną zwyczajną (*Pinus silvestris*) w Alpach, Karpatach i na Kaukazie, gdzie utrzymały się dotychczas całe jej drzewostany w wysokich położeniach szczególnie centralnych partyj tych gór. Niekiedy ściśle miejscowe warunki klimatyczne lub edaficzne utrzymały przy życiu tylko reliktowe kolonie tych drzew wraz z towarzyszącą im florą i fauną reliktową. Tak np. rzecz się ma u nas z drobnymi, reliktowymi placówkami sosny i modrzewia w Karpatach (Zajączkowski 1936, Szafer 1914). Dla obszaru alpejskiego źródłem wiadomości o takich reliktowych lasach są zwłaszcza prace Braun-Blanqueta (1917), Lüdi'ego (1928), i Schmid'a (1929, 1936), dla Kaukazu M. Sokołowskiego (1936), Wiśniewskiego (1936), Wojtusiaka i Niesiołowskiego (1943). Z drzew liściastych przeżytkowe stanowiska z epoki lodowej zachowała w górach Europy środkowej np. *Betula tortuosa* (= *B. carpatica*), która dziś tworzy zwarty, subarktyczny pas leśny w Skandynawii, lub odosobnione placówki olszy szarej (*Alnus incana*) na niżu środkowej Polski (Szaferowa, we Florze Polski 1921). Podobnym przykładem reliktu w obszarze śródziemnomorskim jest odosobniona, a zarazem skrajnie kresowa na południu, wyspa buka (*Fagus silvatica*) u górnej granicy lasu na Etnie na Sycylii lub jodła (*Abies alba*) w górach Korsyki.

W młodszych glacjałach (Riss, Würm), gdy przeważającym kierunkiem migracji roślin do Europy był kierunek północno-wschodni, weszły przejściowo lub na stałe do Europy środkowej także niektóre takie drzewa leśne, które obecnie są typowymi składnikami tajgi syberyjskiej. Na pewno wiemy to już dziś o świerku północnym (*Picea obovata*), a może dotyczy to także jodły syberyjskiej (*Abies sibirica*). Resztki kopalne tych drzew znaleziono nie tylko w osadach pleistocen-skich (interglacjał D) w środkowej Rosji (Moskwa, Gorki — Sukatschew 1934), ale również pod Grodnem, gdzie niedawno (1939) odkrył B. Jaroń w osadach z czasów regresji zlodowacenia Riss bogaty materiał szyszek złożony z *Picea*

obovata, *Larix sibirica* i *Pinus silvestris*. Ta fala tajgi syberyjskiej w Europie, łącząca się czasowo ze zlodowaceniem Riss, jest niestety dotychczas mało znana, choć jej istnienie nie ulega wątpliwości.

Więcej wiemy o środkowo-europejskich lasach subarktycznych z okresu ostatniego zlodowacenia (Raciborski, Firbas, Bertsch, Rudolph, Schafer i inni).

I tak za pewne uchodzić dziś może przyjęcie, że polarną granicę drzew, położoną w Europie środkowej w odległości około 200 km od czoła lądolodu, tworzyły drzewa europejskie. Na wschodnim skrzydle, w Karpatach Wschodnich i może na ich przedpolu, drzewem tym była przede wszystkim sosna zwyczajna (*Pinus silvestris*), nieco zaś dalej ku zachodowi na przedpolu Karpat Zachodnich — modrzew polski (*Larix polonica*), limba, kosodrzewina, sosna z domieszką brzoź (*Betula »alba«* i *B. tortuosa*) oraz zapewne także olsza szara (*Alnus incana*); dalej ku zachodowi znikał modrzew, a obok sosny najważniejszą rolę grały brzozy. Ten kresowy, widny las, na wschodzie zwłaszcza wybitnie kontynentalny, przechodził ku południowi stopniowo w las mieszany, w którym przebywało coraz to więcej gatunków drzew. W Karpatach Wschodnich przetrwał ostatnie zlodowacenie obok sosny i modrzewia polskiego (*Larix polonica*) także świerk (*Picea excelsa*), który drugą ostoję najbliższą brzegowi lądolodu miał w Rosji środkowej, trzecią zaś na północnych zboczach Alp. Kotlina pannońska była zajęta głównie przez bory szpilkowe bez świerka (sosna, limba, kosodrzewina, — Tuzson 1929, Kintzler 1936), podobnie jak kotlina czeska (Rudolph). Dąb, lipa, grab, buk wschodni (*Fagus silvatica* ssp. *moesiaca*) na wschodzie, jodła i leszczyna na południowym zachodzie miały w Europie środkowej swoje stosunkowo niedalekie ostoje glacialne, których położenie zarysowuje się zwolna coraz wyraźniej, dzięki licznym, różnymi metodami prowadzonym badaniom nad historią lasu u schyłku pleistocenu, które obejmują dziś już niemal całą Europę. W badaniach tych mają rozstrzygające znaczenie makroskopowe szczątki drzew. Analiza pyłkowa, która dla odtworzenia obrazu postglacialnej historii drzew i lasu jest najważniejsza, zawodzi zwykle w zastosowaniu do badań warstw glacialnych, gdyż w mineralnych osadach z tego czasu pyłki drzew bądź zachowują się źle, bądź dają fałszywy obraz obecności

lasów szpilkowych (zwłaszcza sosnowych) nawet w takich obszarach, które w rzeczywistości były albo bardzo słabo za-lesione, albo nawet bezleśne. Do sprawy tej powrócimy jeszcze przy rozpatrywaniu późnoglacialnej historii lasu.

W tym miejscu należy się wzmianka szczątkom drzew towarzyszącym osadom paleolitycznym człowieka w postaci węgla z jego ognisk. W wielu miejscach określono te resztki metodą anatomiczną. Tą drogą uzyskano nie tylko wgląd w skład flory leśnej z czasu różnych kultur paleolitycznych ale związane przez to u podstawy ważne nici łączące historyczną geografie roślin z prehistorią. W badaniach późnoglacialnych i postglacialnych przemian flory i klimatu posiadają one szczególnie doniosłe znaczenie. Nie wdając się w roztrząsanie wyników licznych tego rodzaju poszukiwań w wielu miejscach w Europie, przykładowo przytoczymy tutaj następujące fakty z paleolitu i mezolitu polskiego, zestawione chronologicznie:

a) Najstarsze palenisko paleolityczne w Polsce znane są z Jaskini Ciemnej w Ojcowie z okresu późnoaszelskiego odpowiadającego zapewne ciepłemu interglacjałowi eemskiemu (Masovien 2). Zgodnie z tym stwierdzono wśród węgla dąb (*Quercus*) (Kozłowska 1921). Być może, że tu czasowo należą również paleniska paleolityczne z Nowosiółki Kostiukowej w których przeważającym drzewem był dąb, obok rzadkiego świerka lub modrzewia (Polański i Krukowski).

b) Z tejże Jaskini Ciemnej pochodzą paleniska z okresu mustierskiego, wiązane czasowo z pierwszym stadium brandenburskim ostatniego zlodowacenia (Würm, Varsovien II) ich węgle tworzy modrzew (*Larix*) (Kozłowska, w pracy Krukowskiego 1918 i 1919).

c) Z dość ciepłego interstadiału oryniackiego pochodzą liczne paleniska ludzkie (Gródek koło Równego i inne), dotychczas zbadane tylko częściowo. Podczas gdy na południu Polski przeważającymi — jak się zdaje — wśród węgla są dąb, sosna i brzoza (np. pod Krakowem), to dalej ku północy (Puławy) stwierdzono w węglach tylko wielkie ilości wierzby (*Salix*) i brzozy (*Betula*), obok sosny i wątpliwego modrzewia (w pracy Krukowskiego 1937).

d) W zimnym, drugim stadiale ostatniego zlodowacenia, czyli tzw. poznańskim (frankfurckim) znaleziono w poziomie kultury solutrejskiej w Jaskini Nietoperzowej w Jerzmanowicach koło Ojcowa zupełnie pewnie określone węgle limby (*Pinus Cembra*) oraz prawdopodobnie modrzewia (*Larix*) (A. Kozłowska 1921).

e) Z chłodnego interstadiału mazurskiego pochodzi zapewne tzw. kultura świderska, której towarzyszą również liczne resztki ognisk, dotychczas jeszcze niezbadane węgle z palenisk ze stadium pomorskiego (meklemburskiego) ostatniego zlodowacenia, odpowiadające kulturze magdałeńskiej. Późny glacjał (p. niżej) posiada w Polsce już tak wiele innych zarówno makroskopowych jak i mikroskopowych szczątków roślinnych, że żmudne określanie anatomiczne węgla ognisk z tego czasu nie posiada większego znaczenia z punktu widzenia historii flory.

9. Europejska »tundra« glacialna

Z glaciałami związana była w pleistocenie inwazja w głąb Europy roślinności, utrzymywanej przy życiu w pobliżu czoła lądolodów północnych przez surowy klimat periglacialny. Ten pas bezdrzewnej roślinności nazywamy tundrą glacialną chociaż zdajemy sobie sprawę z tego, że klimat, w jakim żyła ta »tundra« w Europie środkowej w pleistocenie, musiał różnić się od współczesnego klimatu tundry arktycznej — już chociażby ze względu na inną szerokość geograficzną. Szczątki kopalne tej szczególnej flory znamy obecnie z bardzo wielu punktów Europy środkowej i północnej. W samej Polsce, zwłaszcza u podnóża Karpat, znaleziono dotychczas kopalne resztki takiej flory, nazywanej »dryasową« (od przewodniej w nich zwykle rośliny *Dryas octopeta*), w zgorą 30 miejscowościach. U północnego podnóża Alp znajduje się ich również kilkadziesiąt. Nie brak ich także na niżu w Niemczech, Holandii, Danii, Skandynawii i Rosji.

Przy tak bardzo rozległym zasięgu geograficznym pleistocenijskiej tundry glacialnej w Europie środkowej i północnej ujawniają się w niej naturalnie znaczne różnice w składzie florystycznym, wywołane nie tylko odmiennością regionalnego klimatu, który na zachodzie był w Europie stałe wilgotniejszy w pleistocenie aniżeli na wschodzie, ale również historią migracji roślin, pochodzących z różnych centrów. Podczas gdy np. podkarpacka tundra glacialna przedstawia typową florę dryasową, gdyż nie brakuje w niej nigdy kopalnych, skórkowatych liści *Dryas octopetala*, to we florze tundry starszych glaciałów u podnóża Alp nie znaleziono dotychczas jeszcze nigdy charakterystycznych liści tej rośliny. Dlatego, ściśle biorąc, nie powinno się określać tej podalpejskiej »tundry« nazwą flory »dryasowej«. Są jeszcze liczne inne regionalne różnice. I tak np. we florach dryasowych z czasów glaciału Riss spotykamy w zachodniej Europie atlantyckiej (np. w Anglii) obficie szczątki dziś typowo atlantyckiej rośliny *Armeria maritima*, podczas gdy we florze dryasowej z tego samego czasu pod Karpatami żyła tylko *Armeria Iverseni* (Szafer 1940).

Stały zrab flory tundry glacialnej wszędzie, gdziekolwiek ona występuje w Europie, tworzą zwłaszcza: brzoza karłowata (*Betula nana*), oraz wierzby karłowate (*Salix herbacea*, *S. retusa*, *S. reticulata*, i inne), nadto zwykle krzewinki z rodziny

Ericaceae takie jak: *Arctostaphylos alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea* i inne: częste są w nich także lokalnie rośliny zielne takie jak *Polygonum viviparum*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. Aizoon*, *S. aizoides*, *Thalictrum alpinum*, nadto gatunki rodzaju *Carex* (rys. 6.). O ile utwór, w którym zawarta jest flora dryasowa jest osadem wody stojącej, to spotykamy tu również obfitą florę wodną, reprezentowaną zwłaszcza przez gatunki rodzaju *Potamogeton* i mchy wodne (*Drepanocladus*, *Calliergon* i i.) a także *Hippuris*, *Batrachium* i.t.p., co samo przez się dowodzi, że wody stojące na bezdrzewnej tundrze glacialnej korzystały w Europie środkowej okresowo z bardzo silnego promieniowania słońca, odpowiadającego szerokości geograficznej. Tylko tuż u czoła lądolodu żyjąca flora nosiła na sobie wyraźne piętno skrajnie zimnego klimatu. Ekologicznie wyraża się to w zjawisku tzw. mikrofylii, czyli drobnolistności (np. tundra w Krystynopolu pod Sokalem lub w Deuben w Saksonii), natomiast w znacznie szerszym od niego oddaleniu (np. w Staruni u stóp Karpat Wschodnich) te same jej składniki (np. *Dryas* lub *Polygonum viviparum*) odznaczają się stosunkowo dużymi blaszkami liściowymi.

Elementy geograficzne składające się na europejską tundrę glacialną są różne, zależnie od wieku każdej flory i jej geograficznego położenia. Obok elementu arktycznego, reprezentowanego np. przez *Betula nana* i *Salix polaris*, jest w niej stale obecny element arktyczno-alpejski (np. *Saxifraga Aizoon*, *S. oppositifolia*), nadto często alpejski na przedpolu Alp lub karpacki na przedpolu Karpat (tu np. *Thymus carpaticus*, *Campanula Cladniana*). Ten mieszany charakter flor dryasowych jest dowodem na to, że na tundrze glacialnej spotkały się i w pewnym stopniu wymieszały ze sobą głównie dwie fale roślin: przybysze z północy oraz rośliny które zeszyły na nią z wysokich pięt gór Europy środkowej.

Przy bardzo ograniczonej ilości gatunków roślin wysokogórskich, których szczątki udało się dotychczas znaleźć w stanie kopalnym w glacialnej tundrze większe znaczenie posiadają dla historii flory ich placówki dotychczas jeszcze żyjące na niżej jako relikty z epoki lodowej. Do nich należą na przedpolu północnym Alp reliktowe stanowiska położone poza do-



Ryc. 3.

Charakterystyczne składniki flory glacialnej »tundry« w Polsce.

- 1 = *Dryas octopetala*, 2 = *Betula nana*, 3 = *Salix polaris*, 4 = *Alyssum Arduini*,
5 = *Saxifraga aizoon*, 6 = *Salix reticulata*, 7 = *Salix herbacea*, 8 = *Salix Lapponum*,
9 = *Armeria Iverseni*, 10 = *Saxifraga aizoides*, 11 = *Saxifraga oppositifolia*.

linami rzek wypływających z wnętrza gór, (które i dziś wyprawdzają rośliny górskie na niż), takich roślin, jak np.: *Armeria alpina*, nad Jeziorem Bodeńskim, *Primula auricula* na źródłiskach wywierzyskowych pod Monachium: *Selaginella helvetica*, lub *Chrysosplenium oppositifolium*, na północnym przedpolu Sudetów, zaś na przedpolu Karpat Zachodnich: *Crocus scepusiensis*, *Gypsophila repens*, *Avena planiculmis*, *Saxifraga aizoon*, (np. Ojców), *Doronicum austriacum* (w Kieleckiem), wreszcie na przedpolu Karpat Wschodnich: *Crocus Heuffelianus*, *Anemone narcissiflora* lub *Gentiana verna* (na górze Piaskowej pod Lwowem, od dawna już wytepiona, Sz a f e r 1930). Podkreślić trzeba, że wszystkie przykładowo tutaj wymienione glacialne relikty roślin górskich na niżu mają swe główne ośrodki rozmieszczenia w bezdrzewnym piętrze alpejskim gór Europy środkowej i nie należą do kategorii leśnych roślin górskich, których relikto-we placówki na niżu należą już do późniejszej historii, a mianowicie do historii flory leśnej w czasie postglacialnym.

Nie należy wyobrażać sobie, iż tundra glacialna była wszędzie mieszaniną ekologicznie tak różnych roślin, jakie znajdujemy obok siebie w jej złożach kopalnych. Już sam fakt, że niemal zawsze mamy tu do czynienia z osadami wody płynącej — najczęstszym osadem zawierającym w sobie florę dryasową są ropy piaszczyste — przemawia za tym, że szczątki flory dryasowej nie pochodzą zwykle z jednego miejsca, lecz przed ich osadzeniem się podlegały one wodnemu transportowi, który dopiero wtórnie ułożył je obok siebie. Bliskie rzeczywistości wydaje się przyjęcie, że tzw. »tundra« glacialna była w Europie środkowej strefowo (klimatycznie) i edaficznie złożona z różnych pasów i różnych płatów roślinności, podobnie jak to widzimy dziś we współczesnej tundrze arktycznej, gdzie, obok jałowej i suchej tundry typu krzewinkowego lub tundry mszystej, żyje w »oczkach« wodnych flora bagienna i wodna, zaś na miejscach edaficznie i mikroklimatycznie uprzywilejowanych arktyczna hala lub bogate skupienia bylin. Roślinność wysokogórska mająca inne wymagania życiowe aniżeli tundra, przy zejściu na niż w ostatnich dwu glacialach nie mogła też chaotycznie się z nią wymieszać, lecz tworzyła zapewne w odpowiadających jej miejscach na przedpolach pasm górskich w Europie środkowej osobne formacje roślinne typu hal górskich.

Słuszność tego przypuszczenia dowodzą współczesne tzw. łąki dealpejskie (Domin, Podpera, Meusel 1940 i i.), które florystycznie zbliżają się z jednej strony do hal górskich, z drugiej zaś do tzw. stepów typu syberyjskiego a nawet śródziemnomorskiego. Łąki dealpejskie są więc w dzisiejszej florzach relikdami z epoki lodowej. Nie mają one też nic wspólnego z florą tundry, choć równocześnie z nią żyły na niżu i pogórzach Europy środkowej w epoce lodowej. Do charakterystycznych składników tej reliktovej formacji łąkowej należą m. i.: *Sesleria Heufeliana*, *Calamagrostis varia*, *Festuca amethystina*, *Thesium rostratum*, *Saxifraga mutata*, *Crepis alpestris*, *Aster Bellidiastrum*, *Biscutella leavigata*, *Draba aizoides*, *Tofieldia calyculata* i *Phyteuma orbiculare*. Jest rzeczą oczywistą, że w czasie postglacjalnym zmienił się ich skład przez zanik jednych a przybranie drugich, historycznie młodych składników florystycznych łąkowych i stepowych. Nie zmienia to wszakże ich pierwotnie glacialnego charakteru reliktowego.

10. Historia flory stepowej w Europie

Rzadkim składnikiem kopalnych flor dryasowych są rośliny stepowe należące do wschodniego elementu geograficznego, nazywanego zwykle pontyjskim. Dotychczas znamy je tylko z glaciału Varsovien 1. (Riss) z Polski południowej. Są to: we florzach dryasowej okolic Przemyśla stwierdzone (Kulczyński 1924) *Crambe tatarica*, oraz w takiejże florzach kopalnej pod Tarnowem (Łęki Dolne) znalezione (Szafer i Klimaszewski 1940) *Draba nemorosa* i *Allyssum Arduini*. Przedstawiają one niewątpliwie ślady starszej migracji roślin stepowych, o której już wyżej wspomnieliśmy, że wdarła się ona do Europy środkowej ze wschodu. Wielka wschodnia fala roślin i zwierząt stepowych złączona była tu wszakże nie z zimną a często i mokrą tundrą glacialną, lecz z suchym, przeważnie glacialnym *lessem*, z którego obszernym zasięgiem poziomym związane są jeszcze dotychczas w Europie stanowiska licznych gatunków roślin stepowych.

Historia roślinności stepowej nie jest dotychczas wyjaśniona ani co do czasu, w którym jej zagony wtargnęły do Europy środkowej i zachodniej, ani też co do dróg jej wę-

drówek. Główną trudnością, jaką napotykają stale bardzo liczne badania naukowe prowadzone w tym kierunku, jest niemal zupełny brak jakichkolwiek szczątków kopalnych tej roślinności. Poza tym nikt nie wątpi, że migracje roślin stepowych ze wschodu na zachód trwają nieprzerwanie od bardzo dawna i że odbywają się one nawet i dzisiaj, a to dzięki gospodarce człowieka, który zmieniając lasy, łąki i torfowiska na pola orne, mające właściwości ekologiczne stepów, stwarza dla nich nieświadomie szczególnie korzystne warunki życia. Co do czasu, w którym rozpoczęło się przenikanie tych roślin wschodnich na zachód, to nie ulega wątpiwości, że stało się to już w epoce lodowej, a mianowicie w czasie przedostatniego zlodowacenia, a w czasie ostatniego zlodowacenia (Varsovien II, Würm) oraz w starszym okresie postglacjalnym osiągnął przypływ tych roślin, których centrum wyjścia była Azja, największe nasilenie.

Z naciskiem należy podkreślić, że nazwa „flory pontyjskiej“, używana zwykle na określenie tej flory, nie jest właściwa już chociażby z tego względu, że wielkie obszary współczesnych stepów czarnomorskich, czyli pontyjskich (taurydzkich), są historycznie młode, powstały one bowiem stosunkowo bardzo niedawno na terenach opuszczonych przez transgresję Morza Czarneego i w skład ich wchodzi elementy różnego pochodzenia a mianowicie: podolskiego, aralo-kaspjskiego, irańskiego, środkowo-azjatyckiego, turkiestańskiego i syberyjskiego. (Paczoski, Ławrenko 1932 i i.). Podstawę analizy geograficznej flory stepowej tworzy szczegółowa znajomość zasięgów geograficznych tzw. roślin stepowych, w których opracowaniu wzięli wybitny udział również polscy badacze: Rehmann 1893, Raciborski 1915, Dziubałtowski 1925, Koczwarą 1925 i 1930, Szafer 1914, 1917, 1928, Kozłowska 1931, Wiśniewski 1936, M. Sokółowski 1936, Juraszek 1927, Gajewski 1937 — z innych zaś zwłaszcza: Krasnow 1894, Briquet 1900, Kuznecow 1899-1901, Drude 1902, Jaccard 1902, Tanfiliew 1905, Sàvulescu 1907, Gradmann 1901-1933, Schulz 1904 i 1904-8, Preuss 1909, 1912, Keller 1915, Braun 1916, 1917, Kryłow 1915 i 1918, Sterner 1922, Domin 1922, Stojanoff 1926, Bertsch 1918, Kozo-Poljanski 1928, Podpěra 1923, 1928, Klika 1929 i 1931-1934, No-

wopokrowsky 1929, v. Soó 1929, Hormuzaki 1920, Ławrenko 1932, Gross 1935, Suza 1935, Gams 1936, Schmid 1936, Meusel 1940 i. i.

Na korzystne warunki dla dyluwialnej migracji roślin stepowych z Azji do Europy złożyły się następujące czynniki: 1^o klimat suchy i kontynentalny przeważnej części Europy w ostatnich dwu glacjałach, spowodowany nie tylko szczególnym wpływem lądolodu, ale również znaczniejszym aniżeli obecnie oddaleniem brzegów Atlantyku (ład na miejscu dzisiejszego Kanału la Manche, Morza Północnego i Bałtyku), 2^o wytrzymałość wielu roślin stepowych na niskie temperatury zimy i suszę lata, co i dziś jeszcze widzimy w postaci ich daleko ku północy sięgających zasięgów w Azji północnej, gdzie roślinność stepowa styka się często bezpośrednio z florą arktycznej tundry, 3^o nieobecność lasów liściastych, które byłyby przeszkodami w swobodnym i szybkim rozprzestrzenianiu się tych z reguły światłolubnych roślin, 4^o zmniejszona konkurencja życiowa z powodu ogólnego zubożenia flory w glacjałach, 5^o obecność wielu szerokich i bezdrzewnych dolin rzecznych, suchych i nagich zboczy, często skalistych i wapiennych, oraz wydłużonych ze wschodu na zachód wielkich języków lessu, które były dogodnymi drogami migracyjnymi.

Nie jest potrzebne przyjmowanie istnienia w czasie postglacialnym jakiegoś odrębnego okresu klimatycznego, ciepłego i suchego, czyli kserotermicznego, dla wytłumaczenia migracji stepowych roślin azjatyckich w głąb Europy. Natomiast przyjąć należy, że długi interglacjał Riss-Würm musiał wytepić bardzo wiele starszych składników europejskiej flory stepowej i że ogromna większość jej przedstawicieli pochodzi historycznie z ostatniego glacjału oraz wczesnego postglacjału. Do najstarszych roślin azjatyckiego pochodzenia, które zapewne już w glacjał Riss weszły do Europy, należą gatunki typu syberyjskiego, które w Europie mają dziś wybitnie reliktowe placówki, sięgające na zachód aż w Alpy i góry średnioniemieckie, jak np. *Allium strictum* lub też, — choć o zasięgach niereliktowych jednakże znoszące dobrze klimat skrajnie kontynentalny — azjatyckie trawy stepowe: *Stipa*, *Festuca* i *Poa*, piołuny (*Artemisia*) i i.

Z ostatnim glacjałem, z którym czasowo związać należy przeważną część syberyjskiego i środkowo-azjatyckiego

elementu stepowego w Europie, łączy się także migracja halofitów w wschodnich i północno-wschodnich, które zwłaszcza na solankach śródlądowych lub na resztkach stepowych mają często charakter reliktów glacialnych.

O wschodnich halofitach śródlądowych w Europie przyjąć można ogólnie, że w glacjałach miały one o wiele większe zasięgi aniżeli współcześnie, gdyż ich migrację ówczesną protegowała obfitość siedlisk słonecznych oraz świeżych gleb glacialnych i periglacialnych nie wylugowanych jeszcze z łatwiej rozpuszczalnych soli. Sole te zostały z niej stopniowo wypłukane dopiero w czasie postglacialnym w klimacie deszczowym. Dlatego to płaty halofitowej flory śródlądowej możemy uważać za *sui generis* przeżytki z epoki lodowej.

Nie należy sądzić, że cała tzw. flora stepowa Europy środkowej i wschodniej jest pochodzenia azjatyckiego. Obok Azji bowiem była Europa południowa drugim ważnym i starym (od średniego trzeciorzędu!) ośrodkiem twórczym dla licznych kserofitów, które, bądź jako typowe rośliny „stepowe“, bądź też jako rośliny siedlisk skalistych, nie tylko utrzymały się tam od trzeciorzędu po dzień dzisiejszy, ale zasiliły w znacznym stopniu w te składniki tzw. stepy w Europie wschodniej (Bułgaria, Rumunia, Podole) i zachodniej. Ten szczególny element stepowy nazywamy elementem stepowym śródziemnomorskim.

11. Wywierzyńska i torfowiska w Europie

Stosunkowo wysoka temperatura lata w środkowej Europie w czasie trwania glacjałów, obfitość wód płynących i stojących, szerokość dolin rzecznych (pradoliny), nadrzecznych kamieńców i odsypisk, stwarzały korzystne warunki życia i rozprzestrzeniania się dla roślin związanych z wszelkiego rodzaju siedliskami mokrymi i wodnymi, czyli dla hygrotów i hydrofitów. Natomiast właściwe, głębsze torfowiska niskie i wysokie nie tworzyły się w sferze zasięgów klimatu glacialnego w pleistocenie. Przyczyną tego był krótki okres wegetacyjny i szczupłość opadów atmosferycznych, które uniemożliwiały rozwój formacji roślinnych o tak olbrzymiej produkcji substancji organicznej. Toteż kopalne torfy i gytie jeziorne związane są z ciepłymi interglacjałami a niekiedy także z interstadiami, nigdy zaś z zimnymi glacjałami.

Roślinność różnych facji wilgotnej tundry glacialnej znalazła w ostatnim interglacjale i w postglacjale odpowiadające sobie warunki życiowe zwłaszcza w dwóch siedliskach, a mianowicie w zimnych źródliskowych wywierzyskach wapiennych oraz na torfowiskach wysokich. Wywierzyska i źródliskowe torfowiska, o ile są dość obszerne tak, aby korzystały z pełni światła słonecznego, lub — co najwyżej — są pokryte lasem olszowym, obfitują po dzień dzisiejszy w liczne relikty glacialne. Do nich należą m. i.: *Salix Laponum* (np. na wywierzysku wapiennym na Kopytowcu pod Sokalem), nadto *S. myrtilloides*, *S. livida*, *Equisetum scirpoides*, *Stellaria crassifolia*, *Betula humilis*, *Carex aristata*, *Ligularia sibirica*, *Saxifraga hirculus*, *Sweetia perennis*, *Pedicularis sceptrum Carolinum*, *Polemonium coeruleum*, *Cochlearia pyrenaica* (u nas na źródliskowych torfowiskach Przemszy bardzo bliska *Cochlearia polonica*) i inne. Niektóre z tych roślin spotykamy jako relikty z epoki lodowej w Europie środkowej również na zimnych a korzystających z pełni światła oraz dostatecznie starych torfowiskach wysokich. Tutaj przybywają nadto liczne inne relikty glacialne, takie jak np. *Ledum palustre*, *Carex loliacea*, *C. chordorhiza*, *Calamagrostis purpurea*, *Viola epipsila*, *Andromeda calyculata*, *Conioselinum Fischeri* i inne. Z oligotroficznych glonów, a zwłaszcza wstężnic (*Desmidiaceae*), które w wielkich ilościach żyły w wodach późnoglacialnych (Steinecke 1928, Wołoszyńska 1946 w rękopisie) utrzymały się dotychczas tutaj jako relikty takie gatunki jak np. *Cylindrocystis Brebissoni*, *Cosmarium granatum*. *Pediastrum boryanum* i inne.

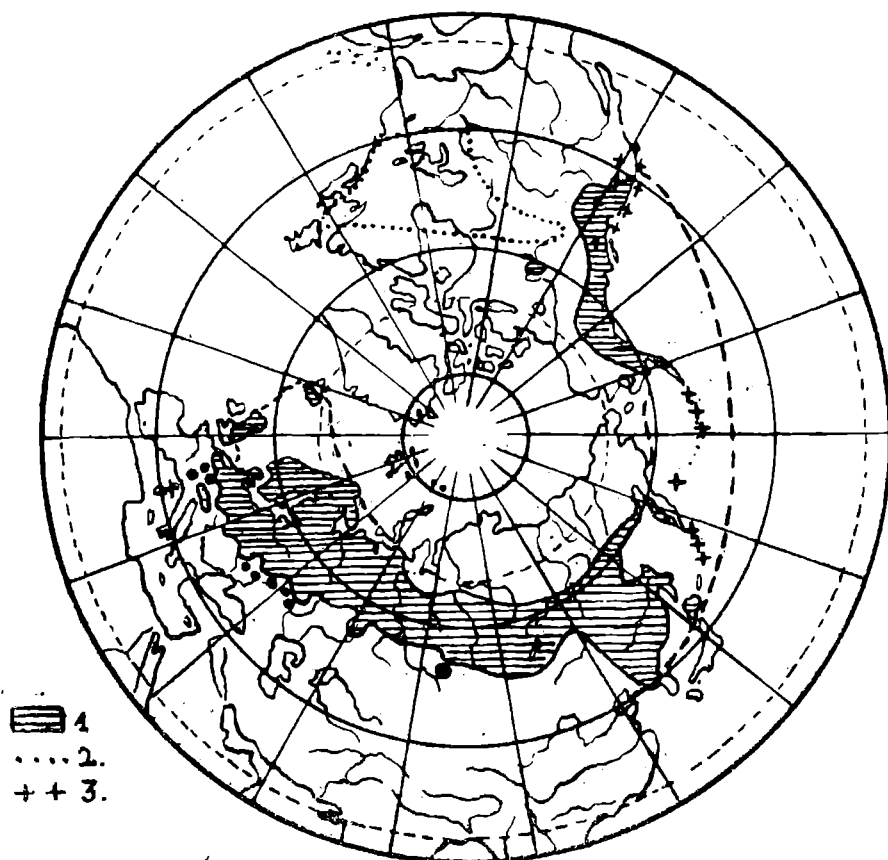
Niemal wszystkie te rośliny glacialnego wieku w Europie posiadają swe główne centra rozwojowe dotychczas jeszcze w Azji północnej, szczególnie zaś w północno-zachodniej Syberii (Kulczyński 1924). Stamtąd też przybyły one przeważnie w ostatnim glacjale. Do najstarszych, których migrację w głąb Europy zachodniej odnieść należy prawdopodobnie do glacjału przedostatniego (Riss), należą te spomiędzy nich, które porozrywanyimi zasięgami docierają w Europie daleko ku południowemu zachodowi, jak np. *Ligularia sibirica* (aż po Pireneje), *Calla palustris*, *Minuartia stricta*, *Trientalis europaea* (ryc. 4), *Carex chordorhiza* i *Aspidium cristatum*.

Swoiste warunki siedliskowe torfowisk wysokich ułatwiają i dziś jeszcze przenoszenie się z miejsca na miejsce przywią-

zanym do nich reliktom glacialnym (tzw. relikty wędrujące i pseudorelikty) o których tu wszakże mówić nie będziemy.

12. Formacje roślinności wodnej w Europie

Już wyżej zaznaczono, że częstym składnikiem kopalnej flory dryasowej są nasiona i owoce roślin wodnych oraz błotnych (*Potamogeton*, *Lycopus europaeus* i inne). W zimnych jeziorach morenowych Alp, Tatr i innych gór Europy środkowej, oraz w jeziorach lodowcowych położonych na niżu w obrębie



Ryc. 4.

Zasięgi: *Trientalis europaea*. (1) oraz blisko spokrewnionych *T. Americana*. (2) i *T. latifolia*. (3) Według H. Meusela 1943)

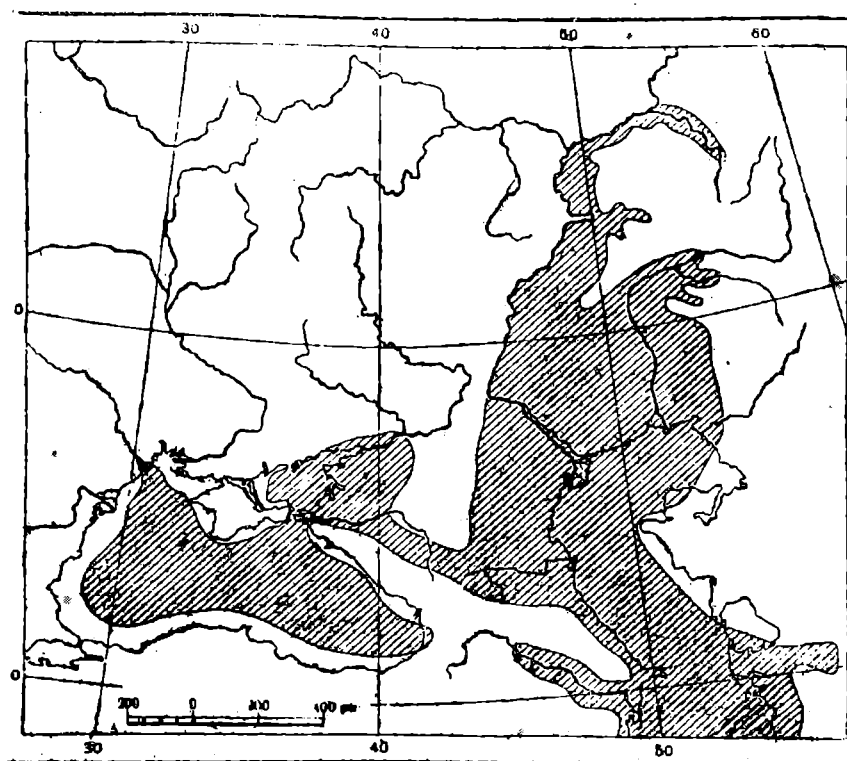
zasięgu moren ostatniego zlodowacenia, zachowały się dotychczas żyjące relikty glacialne kwiatowych roślin wodnych, jak np. *Potamogeton alpinus* lub *Sparganium affine*. Spomiędzy glonów towarzyszą często florze dryasowej charakterystyczne oospory ramienic (*Characeae*), nierzadko również oligotermiczne okrzemki (*Diatomeae*) i wstężnice (*Desmidiaceae*). Z krasnorostów słodkowodnych, uchodzących za historycznie bardzo starą

grupę roślin, do zimnych wód przywiązane są dziś zwłaszcza rodzaje *Hildebrandia*, *Lemanea* i *Batrachospermum* i tych odosobnione placówki na niżu uważane być mogą za relikty z epoki lodowej, podobnie jak analogiczne stanowiska typowe oligotermicznego wiciowca *Hydrurus foetidus*. Okrzemki, sinice, wstęznice, zielenice i wiciowce były bogato reprezentowanymi grupami glonów w czasie trwania wszystkich okresów glacialnych w wodach stojących i płynących w Europie, bądź jako plankton, bądź pleuston lub bentos. Liczne lecz rozproszone w literaturze wiadomości o ich resztkach kopalnych, odnoszące się do ich pleistocenijskiej historii, nie nadają się dziś jeszcze do uwzględnienia w historycznej geografii roślin na równi z roślinami nasiennymi (por. zwłaszcza Steinecke 1928).

13. Azja zachodnia w pleistocenie

Podczas gdy Europę środkową będącą w pleistocenie (zwłaszcza w glacialach) terenem inwazji wielu roślin azjatyckich scharakteryzować można w stosunku do Azji jako obszar w tym czasie odbiorczy (recepcyjny), to Azję zachodnią nazwać można — w stosunku do Europy — obszarem w pleistocenie odpływowym. Z Europy środkowej nie otrzymała ona w tym czasie prawie żadnych nowych składników florystycznych. Także stary obszar śródziemnomorski nie zasilił jej w dyluwium w liczniejsze nowe składniki. Wręcz przeciwnie: pod wpływem gwałtownej kontynentalizacji klimatu promieniującej w dyluwium z Azji centralnej, elementy pliocenijskie flory śródziemnomorskiej, sięgające jeszcze w górnym trzeciorzędzie daleko ku północy w głąb Azji zachodniej, cofnęły się w pleistocenie w wielkiej ilości ku południowi i znalazły swe refugia glacialne na południowych zboczach pasm górskich, głównie Armenii, Kaukazu, Taurusu i Kurdystanu, mające swe odpowiedniki w Europie w postaci flory tureckiej Strandży oraz flory insubryjskiej południowych zboczy Alp (Handel-Mazetti 1914, Rikli 1946 i i.). Równocześnie z odpływem wielkich ilości roślin z zachodniej Azji północnej i środkowej stał się ten obszar azjatycki w pleistocenie centrum twórczym dla bardzo licznych nowych jednostek systematycznych typu ekologicznie kserotycznego, górskich, stepowych i pustynnych, które wzbogaciły go zwłaszcza na południu w wielką ilość form endemicznych, podobnych do flor trzeciorzędowych.

W porównaniu z Europą przedstawia się Azja zachodnia pod względem pleistoceńskich flor kopalnych bardzo ubogo. Punktem wyjścia dla odtworzenia historii flory w epoce lodowej są tu dość obfite flory kopalne pochodzące ze schyłku pliocenu, znalezione około Morza Kaspijskiego, w jego transgresyjnych osadach znanych pod nazwą warstw Akszagył. Ta transgresja morska zalewała wielkie przestrzenie dziś pustynne lub półpustynne i sięgała na północ wąskimi językami aż w doliny rzek Kama i Bielaja. Flory kopalne z okolic Aser-



Ryc. 5.

Basen akszagiłskiego zalewu (według Archangielskiego).

beidżanu pochodzące w przybliżeniu z tego czasu (Palibin 1936), są to liściaste flory leśne, obfitujące w gatunki drzew i krzewów częściowo zimozielonych, przeważnie dziś jeszcze żyjących w ostojach południowego Kaukazu i Tałyszu, mające przeto skład plioceński. Z okresu Apscheron, który odpowiada prawdopodobnie zlodowaceniению Icenian (Elster I, Jaroslaven) pochodzą lasy szpilkowe znalezione w stanie kopalnym koło miast Sysran (Nikitin 1933) złożone z rodzajów: *Abies*, *Picea*, *Pinus* i *Larix*, które tworzyły wówczas tutaj, tzn. nad środkową Wołgą, pas podmokłej tajgi subarktycznej. Równ-

częściej u stóp Kaukazu (dzisiejszy step Schiraki, Palibin 1936) żyły obok drzew szpilkowych (*Picea orientalis*) bogate lasy liściaste złożone z kaukaskiego buka (*Fagus orientalis*), dębów (*Quercus pedunculata* i *Q. castanaefolia*), gruszy (*Pirus communis*), leszczyny (*Corylus avellana* i *C. colurna*), orzecha (*Juglans regia*), klonu (*Acer ibericum*), olsz (*Alnus subcordata*), *Zelkova serrata* i innych. Brak drzew i krzewów zimozielonych wskazuje tu na wpływ klimatu glacialnego na ówczesną florę leśną Kaukazu.

Dzięki oddzieleniu Kaukazu zalewem morskim od północy i wschodu zachował on przez cały pleistocen preglacialny zrąb swej flory; nie weszły też doń w dyluwium prawdopodobnie żadne składniki flory arktycznej. Twierdzenie to wymaga wszakże jeszcze potwierdzenia, zwłaszcza dlatego, że w dzisiejszej florzce Kaukazu znajdują się nieliczne gatunki roślin nasiennych i zarodnikowych (z pierwszych np. *Linnaea borealis*), które uchodzą w Europie środkowej za arktyczne. Za krótkotrwałym kontaktem Kaukazu z arktyczną strefą w czasie ostatniego zlodowacenia przemawiają również przedstawiciele arktycznej fauny owadów w tych górach (Wojtuśiak i Niesiołowski 1940 w rękopisie).

Zachodnia Syberia, skąd znane są dość liczne flory górno-trzeciorzędowe (Sukatschew 1916 i 1933, Krysztafowitsch 1915 i 1928), obfitujące w elementy staroholarktyczne (np. *Picea Wollosowiczii* bliska amerykańskiej *P. Breveriana*, *Picea anadyrensis* bliska amerykańskiej *P. canadensis*, *Juglans cinerea* i inne), posiada tylko nieliczne stanowiska kopalnej flory glacialnej (Demianskoje nad Irtyszem, nad Wassjuganem i przy ujściu rzeki Tym do Obu — Sukatschew 1909, 1933, 1934, 1935) Pas bezdrzewnej tundry w Europie środkowej i zachodniej u czoła lądolodu północnego, szeroki na około 200 km, posiadał w Rosji północnej oraz zachodniej Azji zmienną szerokość, zależnie od składu florystycznego subarktycznego lasu. Można przyjąć, że w zachodniej Syberii (Demianskoje) tajga glacialna złożona z takich drzew, jak *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Abies*, *Betula*, *Alnus* i *Salix*, żyła w bezpośrednim prawie sąsiedztwie czoła lądolodu, co wytłumaczyć można wysoką ciepłotą krótkiego lata, który to czynnik klimatyczny i dziś jeszcze podciąga na Syberii florę leśną do rekordowo na północ wysuniętych granic.

O florach interglacjałów zachodnio-syberyjskich wiemy dziś tak niewiele i tak niepewnie są one oddzielone zarówno od pliocenu jak i od holocenu, że ostrożność nakazuje pominąć je tutaj zupełnie.

14. Azja wschodnia w pleistocenie.

Dość liczne flory pleistocenijskie glacialne i interglacialne w Azji wschodniej mają pod względem wieku geologicznego pozycje przeważnie tak nieustalone, że trudno na ich podstawie dać choćby w najogólniejszym zarysie szkic historii flory tego obszaru. Nawet ilość i zasięgi poszczególnych glacjałów są tu dotychczas sprawami spornymi, a młode ruchy tektoniczne i wulkaniczne stawiają nieraz pod znakiem zapytania interpretacje paleoklimatologiczne ważnych pleistocenijskich złoży roślin, jak np. świetnie zachowanej flory lasów szpilkowych w japońskiej miejscowości Ekoda, która położona jest dziś prawie na poziomie morza (Miki 1938). W czasie górnego pliocenu Japonia była prawdopodobnie wzniesiona o 500—1000 m wyżej nad poziom morza aniżeli obecnie i tworzyła z kontynentem azjatyckim jeden blok lądowy. W następstwie tego panował wówczas na wyspach japońskich klimat kontynentalny. Później dopiero nastąpiło zapadnięcie się brzożnych pasm górskich, które jeszcze później raz jeszcze silnie wzniesione ku górze dały Japonii i Karolinom ich dzisiejsze ukształtowanie morfologiczne i klimatyczne (Miki 1938).

Pleistocenijskie obniżenie temperatury odbiło się w Azji wschodniej niewątpliwie na zasięgach roślin nawet w krajach położonych daleko na południe. O g a w a (1932) przyjmuje, iż w środkowej Japonii piętra roślinności w górach obniżyły się w dyluwium o 700—800 m, zaś N a k a i (1919) uważa na południe wysunięte placówki *Pinus Koraiensis* i *Pinus pumila* na niżu półwyspu Korei za relikty z epoki lodowej, co skłania go również do przyjęcia także tutaj znacznego oziębienia klimatu w pleistocenie. Z drugiej strony utrzymanie się przy życiu bez przerwy od dolnego pleistocenu aż po dzień dzisiejszy w Japonii takich subtropikalnych roślin, jak np. *Camelia japonica*, *Quercus gilva* lub *Neolitsea aciculata* — których resztki występują w złożach interglacialnych — świadczą o tym, że niszczący wpływ glacjałów na roślinność był w Azji wschodniej bez porównania mniejszy aniżeli w Europie. We faunie

wodnej Japonii nie znaleziono dotychczas żadnych zimnych reliktowych form zwierzęcych (Yoshimura 1937), a morska fauna pleistocenijskich mięczaków japońskich opisana z miejscowości Kwanto (Makivama 1931) nie nosi na sobie śladów znacznego obniżenia temperatury, jakie wiązać musimy z przynajmniej dwoma wielkimi glacjami syberyjskimi.

Wschodnia Syberia posiada niewątpliwie ślady starszych i młodszych glacjów (p. zwłaszcza Krynica 1937). Posiada ona też flory kopalne uchodzące za interglacjalne — jednakże ich wiek geologiczny nie jest dotychczas ustalony. Jedynie na wyspach Nowej Syberii znajdują się, zdaniem Sukatschewa (1938), resztki flory leśnej wieku z pewnością interglacjalnego, odkryte tam przez Tolla (1895), a opisane dokładniej przez Wołosowicza (1914). Pomędzy dwoma poziomami lodu kopalnego znajdują się tam, obok szczątków mamuta, gałęzie drzew, m. i. gałązki *Alnus fruticosa*, liście *Betula „alba“* i *B. nana*. Obecnie drzewa nie rosną tu wcale, co jest pozytywną wskazówką na łagodniejszy klimat wschodniej Syberii w interglacjalach.

Z olbrzymich obszarów północnych Chin i Mandżurii pokrytych grubą warstwą lessu znamy kilka punktów z licznymi resztkami arktycznych roślin oraz bardzo obfitymi szczątkami glacjalnych zwierząt, częściowo takich samych jak w lessie europejskim, częściowo zaś innych, specyficznie azjatyckich, jak np. dobrze zachowane jaja strusia dyluwialnego, którego zasięg geograficzny rozciągał się na zachód po Morze Azowskie (Andersson 1933).

Powyższe, krótko tu przytoczone fakty stwierdzają ponad wszelką wątpliwość, iż Azja wschodnia podlegała w pleistocenie wahanom klimatycznym o znacznych, choć bliżej nieznanym jeszcze amplitudach, i że wahania te były także i tutaj — podobnie jak w całej Holarktydzie — przyczyną intensywnej wędrówek roślin w kierunku południkowym. Pomimo to zachowała ona w tych kataklizmach, — w przeciwieństwie zwłaszcza do Europy a także częściowo do Azji zachodniej i Ameryki Północnej, — niemal nienaruszony zrab swej pierwotnej flory trzeciorzędowej, gdyż wędrówki roślin ułatwione były tutaj w wysokim stopniu przez pasma górskie przebiegające z północy na południe. W porównaniu z Ameryką Północną, która znajdowała się pod tym względem w ana-

logicznych warunkach, była Azja wschodnia uprzywilejowana pod tym względem, że południkowo biegnące góry tworzą tu szeroki i długi pomost, który łączy bezpośrednio i swobodnie zimną północ Holarktydy z tropikalnym południem państwa Paleotropis, podczas gdy w Ameryce Północnej Zatoka Meksykańska i zwężenie międzykontynentalne tę drogę migracyjną w wysokim stopniu ograniczają. W następstwie tego widzimy, że holarktyczna część Azji wschodniej zachowała zwłaszcza w swej górskiej części południowej po dziś dzień swój bardzo bogaty inwentarz florystyczny, nawiązujący bezpośrednio do flory trzeciorzędu górnego a nawet średniego. Chaney (1938) stwierdził w miocenijskiej florzach Chin (Shantung), że przeważająca część jej gatunków (z sumy ogólnej 86) posiada do dziś dnia swe odpowiedniki we florzach Azji wschodniej. Można więc powiedzieć, że znaczna część wschodniej Azji przedstawiała w pleistocenie refugium dla starej flory preglacjalnej, największe w obrębie całej Holarktydy.

Bezpośrednie sąsiedztwo holarktycznego refugium wschodnio-azjatyckiego na południu z subtropikalnymi i tropikalnymi obszarami Paleotropis musiało wywrzeć wpływ na to stare państwo roślinne w okresach glacialnych. Przypuścić można, że w glacialach nastąpiło przesunięcie na południe zasięgów wielu tzw. elementów borealnych z holarktycznego centrum wschodnio-azjatyckiego w obszar Paleotropis. Postglacialna restytucja klimatyczna zatarała tu oczywiście tę przejściową infiltrację flory holarktycznej, niemniej pozostały po niej dotychczas ślady w tzw. w elementach borealnych w paleotropikalnej florzach górskiej oraz w daleko w głąb tego państwa wnikających zasięgach takich rodzin, pierwotnie holarktycznych, jak np. *Betulaceae*, *Salicaceae*, *Aceraceae*, *Juglandaceae*, *Ulmaceae*, *Eleagnaceae*, *Staphyleaceae*, *Celastraceae*, *Cornaceae* *Valerianaceae* lub *Primulaceae*.

15. Późny glacjał w Europie

Granica pomiędzy pleistoceniem i holocenem (dyluwium i aluwium) nie jest ściśle ustalona. W Europie środkowej, gdzie wszechstronne badania schyłku pleistocenu postąpiły najdalej, przyjmujemy, że pleistocen skończył się w czasie, gdy skandynawski lądolód cofnął się z wewnętrznych moren fen-

noskandyjskich (gotiglacialnych). Moment ten przypada według wyników badań geochronologicznych (metodą De Geera 1930) na około 8000 lat przed Chr. Niemniej już na długo przedtem zaznaczyło się w zimnym klimacie ostatniego zlodowacenia wybitne ocieplenie. Ten końcowy czas pleistoceni, który nazywamy późnym glacjałem (Gams 1936, Firsbas 1945, Gross 1937, 1939, 1943 i inni), trwał w porównaniu z okresem holoceni bardzo długo, bo 7000—12000 lat, przy czym na tle stopniowo postępującego ogólnego ocieplenia zaznaczyły się w tym czasie co najmniej trzy zimniejsze fazy stadialne, połączone z przejściowym zatrzymywaniem się czoła ustępującego przez Bałtyk lądolodu, oraz trzy cieplejsze fazy interstadialne, odznaczające się szczególnie szybkim cofaniem się w Skandynawii tających lodów. Sam schyłek pleistocenu, gdy po raz ostatni zatrzymał się lądolód północny na linii stadialnych moren środkowszwedzkich (po okresie gotiglacialnym), zaznaczył się w Europie środkowej krótką, lecz silną falą zimną, z którą czasowo związane są tzw. młodsze flory dryasowe, leżące często w spągu starych torfowisk w Polsce i gdzie indziej w Europie północno-zachodniej, oraz bezpośrednio poprzedzającą ją falą ciepłą w interstadiale ostatnim (Alleröd, z czasu recesji lądolodu przez Småland do linii tych moren, Nilsson 1935). W klasyfikacji stratygraficznej utworów glacjalnych opartej głównie na analizie pyłkowej, Alleröd trwający około 1500 lat, oznaczony jest jako poziom XI Nilsson 1935, lub II (Jessen 1935, Gross 1937), zaś poziom młodszej flory dryasowej jako X względnie III. Te dwa przeciwne wysoki temperatury powietrza zakończyły ostatecznie epokę lodową w Europie środkowej i zachodniej.

O zmianach w geograficznym rozmieszczeniu roślin, jakie nastąpiły w Europie w czasie trwania późnego glacjału, wiemy dotychczas niewiele, gdyż szczątki makroskopowe roślin z tego czasu są skąpe, a wnioski wysuwane na podstawie wyników badań analizą pyłkową piaszczysto-ilastych utworów wodnych z czasu okresów stadialnych oraz gytii i torfów z okresów interstadialnych są niepewne. Przyczyną tej niepewności jest fakt, że stwierdzenie nawet znacznych procentów pyłków drzew przy absolutnej ich małej ilości a przy możliwości dalekiego transportu wiatrem pyłków przeważnej

ilości rodzajów drzew, nie może być dowodem obecności tych drzew w sąsiedztwie badanej miejscowości w czasie późnego glacjału. Tak np. w osadach z czasu maksimum młodszego bałtyckiego lądolodu (poziom XII Nilssona) występuje pyłek sosny (*Pinus silvestris*) w najwyższych, przeciętnie 70—80 %, z czego nie można w żadnym razie wysnuć wniosku, że w tym czasie rosły w południowej Szwecji (Schonen) gęste lasy sosnowe, a nawet prawdopodobniejszy jest wniosek wręcz przeciwny, tzn. przyjmujący ówczesną bezleśność tego obszaru.

Niemniej fakt stałego występowania pyłku *Hippophaë* w osadach zimnego poziomu XII w południowej Szwecji (von Post 1924) oraz znalezienie tam makroskopowych szczątków drzew (brzozy) w poziomie XI, są wystarczającym dowodem na to, że w czasie schyłku glacjału (Alleröd) polarna granica drzew w Europie przesunęła się już stopniowo tak znacznie ku północy, że przeszła zapewne na Półwysep Skandynawski. Na wilgotniejszym skrzydle zachodnim tworzyły ją w Europie lasy brzozowe, w środkowym odcinku brzozowo-sosnowe, na wschodnim zaś skrzydle modrzewiowo-sosnowe ze świerkiem. Dla licznych, częściowo spornych zagadnień klimatu i flory późnego glacjału w Europie ważne są zwłaszcza prace następujących autorów: Weber 1900, Andersson 1909, Nathorst 1914, Gams 1929-1935, von Post 1930 i 1933, De Geer 1930 i 1935, Woldstedt 1931-1935, Hyyppä 1933, 1936 i 1941, Firbas 1934 i 1935, Sauramo 1934, Jessen 1935, Nilsson 1935, Thomson 1935, Gross 1937 i 1943, Penck 1938, Wagner 1940, Sauramo 1941, Aario 1943 i i. Z polskich autorów: Kulczyński 1923, Dąbkowska 1932-1934, Tołpa 1932, Paszewski 1934, Kozij 1932 i 1934, Szafer i Jaroń 1935, Klimaszewski, Szafer i tow. 1939 i inni.

VI. Okres postglacjalny.

1. Okres postglacjalny w Europie

Początek okresu postglacjalnego, czyli holocenu, zaznaczył się nie tylko w całej Europie ale również w całej Holarktydzie gwałtownym ociepleniem. Odtąd, tzn. od około 8 tysięcy lat przed Chr. rozpoczął się nowy rozdział historii

roślinności dotychczas jeszcze nie zamknięty. Periodyczność zmian klimatycznych była także i w postglacjale najważniejszym czynnikiem przesuwającym zarówno zasięgi roślin i zwierząt jak i powodującym wielkie migracje ras i szczepów ludzkich w czasie przedhistorycznym i historycznym. Coraz wyraźniej obok cieplejszych i chłodniejszych rysują się też przed nami krótkie periody suche i wilgotne, które następowały po sobie w okresach trwających w przybliżeniu po 800 lat (Aario 1934).

Z olbrzymiej ilości materiału faktycznego i teoretycznego nagromadzonego przez wszechstronne studia postglacjalnej historii flory zwłaszcza w Europie, omówimy tutaj tylko kilka najważniejszych zagadnień, przy czym dla łatwiejszej orientacji zajmiemy się po kolei postglacjalną historią najważniejszych typów roślinności.

a. Flora wysokogórska

Roślinność wysokogórska nie uległa w postglacjale żadnym zasadniczym zmianom, natomiast uszczuplona została w dużym stopniu powierzchnia, jaką zajmowała ta roślinność w zimnym pleistocenie. Na terenach opuszczonych przez lodowce górskie znalazła ona nieznaczną tylko pod tym względem rekompensatę. Las wdzierający się w głąb gór coraz to wyżej, w miarę postępującego ocieplania się klimatu, był dla światłolubnych roślin wysokogórskich najważniejszym czynnikiem ograniczającym. Jedynie bardzo strome skały, torfowiska, wywierzyska, jeziora górskie, rzadziej gruchoty skalne („gorgany“, „gołoborza“), zbocza lawinowe, kamieńce nadrzeczne itp. miejsca, mogły utrzymać w postglacjale florę wysokogórską także w niższych położeniach, bądź w całych płatach, bądź też w ich pojedynczych placówkach o charakterze reliktowym. Przykładem mogą tu być u nas obszerne płaty kosodrzewiny na torfowiskach w kotlinie nowotarskiej, dealpejskie łąki na przedpolu Karpat, o których już była mowa wyżej, oraz liczne, odosobnione placówki roślin wysokogórskich, które jako tzw. „relikty glacialne“ rozprószone są dzisiaj w niższych położeniach gór i na niżu. Z obcych przykładów przypomnimy tutaj o odosobnionych placówkach różaneczników (*Rhododendron hirsutum* i *R. ferrugineum*) w niższych piętrach Alp, oraz o kosodrzewinie i różanecznikach pozosta-

łych z epoki lodowej na dnie zimnych dolin krasowych w Słowenii. Nowy, pionowy układ roślinności górskiej, który stopniowo doprowadził do powstania ich obrazu współczesnego, był wynikiem długotrwałej sukcesji, czyli przemian kierunkowych, zarówno pod wpływem zmian klimatu, jak i dojrzewania gleby w czasie kształtowania się asocjacji (zespołów) roślin górskich. Ich genezą zajmuje się socjologia. Przy zajmowaniu przez florę kwiatową wysokich pięter ważną rolę grała również żywotność gatunków i ras geograficznych powstałych w pleistocenie a mających często w stosunku do starszych form wyjściowych charakter poliploidów (p. m. i. W. Szafer 1946).

b. Las

Postglacjalna historia lasu w Europie jest — o ile chodzi zwłaszcza o wiatropylne drzewa leśne — najlepiej poznanym rozdziałem historii flory w ogóle, dzięki szerokiemu zastosowaniu do jej badania analizy pyłkowej.

Na długo przed nadejściem holocenu począta poprawa klimatu termicznego wyprowadziła już w późnym glacie z południowych ostoi drzewa leśne, które jednakże dopiero z nastaniem ciepłego początku holocenu rozszerzyły swe zasięgi na Europę środkową i północną. Kolejność ich zjawienia się była w każdym obszarze Europy wypadkową różnych czynników bądź protegujących, bądź ograniczających ich ekspansję. Na ogół można stwierdzić, że na tereny dotychczas bezleśne wkroczyły rodzaje drzew w kolejności zależnej przede wszystkim od temperatury powietrza (Bertsch 1940), a m.:

I. grupa: brzozy, wierzby, sosna, świerk, osika, olsza szara, na wschodzie zaś modrzew; posiadają one skromne wymagania termiczne i rozszerzyły się znacznie w Europie środkowej już w okresie klimatu chłodnego schyłku pleistocenu (12-8000 lat przed Chr.):

II. grupa: wiąz, leszczyna, lipa, dąb, jesion i olsza czarna, o dużych wymaganiach co do ciepłoty, rozszerzyły tutaj swe zasięgi głównie w okresie postglacjalnego optimum termicznego, tzn. w czasie od ok. 8000 do 2000 lat przed Chr.;

III. grupa: grab, buk, jodła i cis, choć rozpoczęły swą wędrówkę na północ wcześniej i z różnych ostoi, przecie dopiero po okresie brązu osiągnęły niemal wszędzie w Europie środkowej maksimum swego stanu posiadania, przy czym rozsze-

rzaniu się ich (zwłaszcza buka i jodły) sprzyjał wybitnie wilgotniejszy klimat;

IV. grupa: do tej grupy drzew leśnych, które na początku ery historycznej (ok. 800 lat przed Chr.), gdy klimat wybitnie ponownie się pogorszył, rozszerzyły swe zasięgi w Europie środkowej kosztem ustępowania drzew grupy II i III, należą znów drzewa grupy pierwszej, zwłaszcza zaś sosna i świerk.

Powyższy schemat historycznego rozwoju lasu nie stosuje się ściśle do żadnego kraju europejskiego, gdyż każdy z nich posiada swoje własne regionalne i lokalne właściwości, które ujawniają szczegółowe badania. Nie mogąc w tym miejscu wdawać się w opis tych różnic, ograniczymy się do ogólnego przedstawienia postglacjalnej historii lasu w Polsce (tablica 7a — czytać od dołu!).

Na tle tego ogólnego schematu rozwijała się historia lasu w Polsce w poszczególnych jej krainach rozmaicie, gdyż różne rodzaje drzew zjawiały się w nich w różnym czasie i nadchodziły z różnych stron. Posługując się chronologią ustaloną dla południowej Szwecji przez T. Nilssona (1935), przyjmującego w postglacjale dziewięć okresów rozwoju lasu, przedstawiono przy pomocy metody izopoli (Szafer 1935) postglacjalną historię kilku najważniejszych drzew leśnych w Polsce. W podobny sposób będzie można przedstawić w przyszłości kartograficznie historię drzew i lasu w postglacjale całej Europy, gdy pozwoli na to dalszy postęp badań przeprowadzanych metodą analizy pyłkowej licznych torfowisk i osadów wodnych. Przykładem wzorowego opracowania historii flory postglacjalnej leśnej jednego obszaru, metodą analizy pyłkowej, z uwzględnieniem prehistorii człowieka, są prace z Prus wschodnich Grossa (ostatnio 1943).

Aby wyrobić sobie właściwy obraz wielkich zmian klimatu po epoce lodowej, wystarczy porównać współczesne zasięgi geograficzne klimatycznie wymagających drzew leśnych z ich dawniejszymi zasięgami, z których cofnęły się one nieraz bardzo znacznie pod wpływem niekorzystnego okresu zapoczątkowanego już u schyłku epoki brązowej a trwającego po dzień dzisiejszy.

c. Roślinność wodna

Roślinność wodna uległa w Europie w postglacjale o wiele mniejszym przemianom aniżeli roślinność lądowa.

Schemat postglacialnej historii lasu w Polsce.

Przybliżona chronologia w tysiącach lat	Poziomy stratygraficzny T.Nils-sona 1935	Okresy rozwoju lasu	Okresy rozwoju kultur ludzkich	
+ 1900 0	I	Klimat nabiera stopniowo cech klimatu kontynentalnego. Cofa się na kresach buk, jodła i cis, rozszerzają swe zasięgi świerk i sosna. Wpływ człowieka zmienia skład lasu, a na powierzchniach wykarczowanych proteguje roślinność stepową.	okres historyczny	
	II	Wybitne ochłodzenie klimatu. Ciepłolubne drzewa zaczynają się cofać na niżu; w górach granica lasu zaczyna opadać.	okres żelaza	
2000	III	Klimat wilgotniejszy od współczesnego. Rozszerzanie się buka, jodły, cisa, dębu bezszypułkowego; w Karpatach buka i jodły prącej ku wschodowi. Torfowiska wysokie wykazują wzmożony wzrost.	okres brązu	
— 4000	IV V	Termiczne optimum. Okres panowania na niżu i w niższych położeniach górskich liściastych lasów mieszanych z dębem, na wschodzie także lasów grabowych. W Karpatach na wschodzie obok świerka także grab, buk i inne drzewa liściaste; na zachodzie obok świerka także pierwsze jodły. Granica lasu o ok. 400 m wyższa od współczesnej.	Neolit	H o l o c e n
— 6000 — 8000	VI VII VIII IX	Wybitne ocieplenie klimatu. Rozszerzanie się na niżu najpierw lasów brzoźowo-sosnowych, następnie także olszowych, oraz stopniowe rozszerzanie zasięgów drzew ciepłolubnych: wiązów, lipy, dębu, jesionu, klonu i leszczyny. W Karpatach cofanie się sosny pod naporem świerka.	Mesolit	
— 10.000 — 20.000	X XI XII	Na niżu klimat kontynentalny, chłodny. Pojawienie się lasów brzoźowych na północnym zachodzie, sosnowych na południu i południowym wschodzie; w Karpatach i na przedpolach panowanie lasów sosnowo-modrzewiowych; w Karpatach wschodnich także świerka.	Młodszy paleolit Starszy paleolit	Schyłek pleistocenu

Niemniej i w niej zaznaczają się wyraźnie trzy okresy zmian pozostające w związku ze zmianami postglacjalnego klimatu termicznego. Już w pleistocenie żyły w wodach stojących i słabo płynących oligotermiczne rośliny kwiatowe (p. wyżej) zwłaszcza zaś *Potamogeton praelongus* i inne wrzeczniki, do których dołączyły się w holocenie najpierw rodzaje *Nuphar* i *Nymphaea*, a potem także rodzaj *Najas*, który obok *Trapa*, *Aldrovanda*, *Stratiotes* i *Cladium* odgrywał najważniejszą rolę w długotrwałym okresie trwania postglacjalnego optimum termicznego. W tym to okresie osiągnęły ciepłolubne rodzaje roślin wodnych swe maksymalne zasięgi geograficzne w Europie, które po epoce brązowej uległy tu na północy znacznej redukcji. Można przyjąć, że cofnięcie się zasięgu *Trapa natans* ze Szwecji i Szkocji odpowiada mniej więcej różnicy temperatury 4^o geograficznych, co daje nam w przybliżeniu miarę ubytku ciepłoty powietrza po epoce brązowej. G. Andersson przypuszcza na podstawie rozmiarów skurczenia się zasięgu *Najas marina* w Szwecji po epoce brązowej, obniżenie tam średniej temperatury lipca o około 2^o C.

d. Torfowiska

Torfowiska wysokie jako tzw. zbiorowiska ombrogeniczne, czyli zależne w pierwszym rzędzie od ilości opadów atmosferycznych, są najlepszą miarą zmian klimatu deszczowego w postglacjale. Podczas gdy we wczesnym postglacjale były dla nich warunki rozwoju w klimacie ciepłym lecz suchym niekorzystne na niżu, to w górach rozwijały się one wówczas dobrze, gdyż tam deszcze były obfitsze; w młodszym postglacjale, gdy klimat termiczny uległ pogorszeniu, cofnęły się one z wysokich gór ku dołowi, niekiedy (Alpy centralne) o z górą 1000 m. Z nastaniem okresu brązowego, gdy ilość opadów znacznie się zwiększyła, nastąpił także na niżu okres szczególnie intensywnego ich wzrostu na grubość, który na północy zahamowany jednakże został w najmłodszym postglacjale przez spadek temperatury powietrza. W związku z późno-postglacjalnym cofnięciem się torfowisk pozostaje udowodnione cofnięcie się ku południowi takich roślin torfowiskowych jak np. wzdłuż brzegów Bałtyku *Osmunda regalis* i *Myrica gale*, lub w Finlandii *Lycopus europaeus* i *Carex pseudocyperus*.

e. Inne formacje roślinności

W analogiczny sposób zmieniały zarówno swój powierzchniowy stan posiadania i geograficzne granice jak również skład florystyczny wszystkie inne typy formacji roślinnych w Europie, w długotrwałych procesach postglacjalnych sukcesji klimatycznych, których przebieg komplikowany był wpływem czynników edaficznych i biotycznych. Szczegółowe przedstawienie tych zjawisk nie leży wszakże w ramach naszego zarysu, podobnie jak potężniejący coraz bardziej z biegiem czasu wpływ człowieka na postglacjalne przemiany europejskiej szaty roślinnej, który na wielkich obszarach zniszczył stopniowo pierwotną roślinność Europy, zmieniając z gruntu jej florę. Przemiana wielu pierwotnie leśnych obszarów na stepowe jest również dziełem człowieka (por. zwłaszcza Kuźniecowa 1899-1901, Gradmann 1901, Hausrath 1911, Stefanoff 1926, v. Soó 1929).

2. Okres postglacjalny w Ameryce Północnej

Przebieg postglacjalnych zmian w roślinności Ameryki Północnej odbył się w analogiczny sposób jak w Europie. Także i tutaj na pierwsze miejsce wysuwają się wielkie sukcesje spowodowane zmianami postglacjalnego klimatu. Tak np. z badań pyłkowych nad torfowiskami kanadyjskimi przeprowadzonych przez Auera (1927) wynika, że w najgłębszych ich warstwach panującymi są pyłki rodzajów *Pinus*, *Picea*, *Abies* i *Betula*, w młodszych (postglacjalne optimum) pyłki *Ulmus* i *Corylus* lub *Ostrya*, *Alnus*, *Carya* i *Quercus*, później dopiero zjawiają się: *Tsuga*, *Tilia* i *Juglans*, na samym zaś końcu *Fagus* i *Ilex*, świadczące o końcowej fazie klimatu wilgotniejszego i chłodniejszego. W optimum klimatycznym sięgały dalej na północ aniżeli współcześnie także rośliny, jak np. z drzew rodzaj *Magnolia*, zaś z roślin zielnych — tak samo jak w Europie — *Myriophyllum*, *Ceratophyllum* i *Najas flexilis*.

3. Postglacjał w Azji

Postglacjalne przemiany historyczne w szacie roślinnej Azji zachodniej, środkowej i wschodniej są dotychczas znane tylko w bardzo ograniczonym stopniu, głównie z powodu niedostatecznego zastosowania do tych badań metody analizy

pyłkowej. Podczas gdy w holarktycznej Azji zachodniej wzmagająca się w późnym postglacjale kontynentalizacja klimatu wyparła i dziś jeszcze w wielu obszarach wypiera florę leśną na korzyść stepowej i pustynnej, to Azja wschodnia nie podlegała w postglacjale większym zmianom klimatycznym i dlatego też zachowała ona, zwłaszcza w górach, od trzeciorzędu niewiele zmienioną szatę roślinną.

Analiza pyłkowa torfowisk w Japonii zdaje się wskazywać na podobne fazy rozwoju klimatu w postglacjale jakie znamy w Europie: np. na torfowisku w Jimbo stwierdzono w niższych poziomach panowanie pyłków lasu *Fagus-Quercus*, wyżej zaś pyłku *Abies*, czyli że i w Japonii klimat późnego holocenu uległ wyraźnemu pogorszeniu się.

Zakończenie

Powyższy obraz historii przemian, jakie odbyły się na olbrzymich obszarach Holarktydy w jej florze od epoki kredowej po czas współczesny, nie wyczerpuje ani w przybliżeniu zakresu nasuwających się tu zagadnień. W dodatku nie jest on pozbawiony rysów subiektywnych. Ich źródłem stały się: z jednej strony obfita literatura naukowa dotycząca przedmiotu, z której korzystając trzeba było wybierać tylko to co autorowi tego szkicu wydawało się szczególnie ważne, z drugiej zaś strony aspekt subiektywny uwidocznił się wyraźnie w ujęciu i ograniczeniu problematyki tak bardzo z natury rzeczy obszernego tematu. Te okoliczności sprawiły, że ten „zarys” historii rozwoju flory Holarktydy nie będąc referatem zbiorowym, czyli obiektywnym zesumowaniem wyników badań naukowych 122 autorów przytoczonych w tekście, nie jest również syntezą naukową spłotu poruszonych w nim zagadnień. Stwierdzenie tego faktu uwalnia mnie — jak sędzę — od obowiązku umieszczenia liczącego około 250 pozycji, wykazu prac specjalnych. Wykaz taki mógłby wzbudzić u czytelnika niesłuszne przypuszczenie, że w tej rozprawie streszczono, choć krótko lecz ściśle, wyniki wszystkich dotychczasowych badań, wtedy, gdy w rzeczywistości z obszernego zasobu faktów i teorii, w jakie obfituje oryginalna literatura naukowa, wyjęto w swobodnym doborze tylko to, co autorowi tego szkicu wydało się użyteczne.

Przypuszczalna korelacja zlodowaceń
Ameryki Północnej i Europy.

Tabela VI.

	Ameryka Północna	Europa środkowa i północna	Alpy	Czas trwania wahnień według krzywej promieniowania Milankowicza	
Pliocen	Glacjal I Nebraskan 2 zimne stadiały		Glacjal I Donau 2 zimne stadiały	765—682.000 lat	
	Interglacjal A. Aftonian	zasięg nieznanym	Interglacjal A Donau-Günz	682—595.000 lat	
Pleistocen	Glacjal II Kansan 2 zimne stadiały		Glacjal II Günz 2 zimne stadiały	595—547.000 lat	
	Interglacjal B. Yarmouth	Interglacjal B. Teglian	Interglacjal B. Günz-Mindel	547—480.000 lat	
	Glacjaly III i IV Illinoian przedzielone cieplem interglacjalnym C	Glacjal III Icenian Elster I, (Jaroslawien)	Glacjal III Mindel I		480—430.000 lat
		Interglacjal C. Cromerian (Sandomirien)	Interglacjal C Mindel I—Mindel II		
		Glacjal IV Saxonian (Elster II, Cracowien)	Glacjal IV Mindel II		
	Interglacjal D. Sangamon	Interglacjal D. Dürnterien (Masowien I)	Interglacjal D. Mindel-Riss	430—237.000 lat	
	Glacjal V Jovan	Glacjal V Polonian (Saale, Varsovien I) 2 zimne stadiały	Glacjal V Riss 2 zimne stadiały	237—183.000 lat	
	Interglacjal E. Peorian	Interglacjal E. Eemien (Masowien 2)	Interglacjal E. Riss-Würm	183—121.000 lat	
	Glacjal VI Wisconsin z co najmniej 2 zimnymi stadiami	Glacjal VI Vistulian (Varsovien II) z trzema zimnymi stadiami: 1. st. brandenburskim, 2. st. frankfurckim (czyli poznańskim), 3. st. pomorskim (czyli meklemburskim) i dwoma cieplejszymi interstadiami: a) oriniackim i b) mazurskim	Glacjal VI Würm z trzema zimnymi stadiami: Würm I, Würm II, Würm III, oraz cieplejszymi interstadiami	121—20.000 lat	
	Późny glacjal i Postglacjal (Holocen)	Późny glacjal i Postglacjal (Holocen)	Późny glacjal i Postglacjal (Holocen)	20.000 lat do 0, tj. po czas współczesny	

Outline of the development of the Holarctic Flora from the Cretaceous Period till the present time

S u m m a r y

This is a short description of the changes in the development of the flora of Holarctis from the Cretaceous Period to the present time. It is based upon ca. 250 original scientific works of 122 authors cited in the text. Some of them were inaccessible to the author at the time of the war, especially those from the U. S. A. and Eastern Asia.

After a short characterization of the Cretaceous floras of Greenland, newly investigated by Seward and Conway (1935), the author accepts the point of view emphasized especially by E. W. Berry (1937 and 1938) and Hollick (1930 and 1936), that although the Cretaceous center of origin of the Angiospermes was probably in Greenland, that group of plants spread through the whole world as early as the Eocene.

The Changes in the Holarctic flora in the older Tertiary Period were chiefly influenced by the great geological transformations of land and sea and especially by the changeable history of the Thetys-sea. At the time of the Middle Tertiary the rise of many mountain ranges created new possibility for the differentiation of the flora. On the other hand one must accept that the climatic zones were clearly developed already at the time of the Miocene and that these zones underlay the process of shifting which happened to be the main factor responsible for the geographical changes in the flora of the whole of Holarctis. The results obtained by E. Oliver (1934) concerning the history of the *Sequoja* — forests in North America are the best proof of the soundness of this assumption. Similar facts were recorded also from Europe and Asia.

For the explanation of the floristical connection between Middle Europe and East in the Tertiary Period of greatest value are the ideas of A. Krischtafowitsch (1935), who introduced in science the clear distinction of two types of flora (Turgaja and Połtawa), which had quite different sources of origin and a quite different history in the Tertiary.

In the upper Tertiary Period (Pliocene) there occurred the most characteristic changes in the flora of Holarctis which in the first place were responsible for the renovation of the

Middle European flora. The North American and East Asiatic sectors were comparatively less influenced. This subject is treated by the author in three separate chapters.

Some new conceptions given there are supported by the exceptionally rich fossile flora of Krościenko in Poland, which was the object of the author's investigations since 1938 (printed 1946, as preliminary note 1938).

The Pleistocene is the space of time, which caused the most important changes in the composition and geographical distribution of the flora. The author treated this chapter with special attention. After discussing the problems connected with the shifting of the North-Pole, he describes first the changeable history of the North American flora in the Pleistocene then the analogical history of the flora of Europe and Asia. Almost all the problems of diluvial paleogeography are mentioned and critically discussed. The most important among them are: 1. the localization of refugial regions 2. the history of the Mediterranean area, 3. the relation between the glacial and interglacial periods, 4. the migrations of mountain plants during the glacial episodes of the pleistocene and the movements of the polar timber line, 5. the peculiarities of the glacial „tundra“, 6. the history of the steppe formations in Europe.

After a description of the late glacial Period in Europe, the treatise is closed by a short glance at the problem of post-glacial changes in the flora of Holarctis.