KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 60 2011
Numer 3–4 (292–293)
Strony 313–321

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

BARBARA SUDNIK-WÓJCIKOWSKA

Zakład Ekologii Roślin i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Warszawski
Al. Ujazdowskie 4, 00-478 Warszawa
E-mail: barbara.sudnik@uw.edu.pl

PARK NARODOWY W KRATERZE WULKANU – ROŚLINY YELLOWSTONE TOLERUJĄCE WYSOKIE TEMPERATURY

Park Narodowy Yellowstone, to jedno z najbardziej niezwykłych miejsc na Ziemi. Jest to także najstarszy z parków narodowych na świecie, utworzony decyzją Kongresu Stanów Zjednoczonych w 1872 r. jako obszar „reserved and withdrawn from settlement, occupancy, or sale" i powołany „for the benefit and enjoyment of the people". Początki jego powstania były trudne. Kongres nie zapewnił odpowiednich środków i w latach 1886–1916 parku strzegła amerykańska armia (z tych czasów pozostał Fort Yellowstone w pobliżu północnego wejścia do parku). Później jej funkcję przejęli cywilni strażnicy (National Park Service). W 1976 r., ponad sto lat po utworzeniu, Park Narodowy Yellowstone został wpisany na światową listę rezerwatów biosfery UNESCO, a 2 lata później – na listę światowego dziedzictwa kultury i przyrody UNESCO. Dziś powierzchnia Parku liczy blisko 9 tysięcy km^2. O jego popularności świadczy fakt, że w ciągu roku odwiedza go ponad 3 mln turystów.

Podobny krajobrazowo i obszarowo do Parku Yellowstone jest Kronocki Rezerwat Biosfery na Kamczatce, określany jako „ziemia lodu i ognia". Zajmuje on powierzchnię 11 tys. km^2, ale dostępny jest głównie dla naukowców, a w znacznie mniejszym stopniu dla turystów (średnio odwiedza go około 3000 osób rocznie). Podobnie jak Yellowstone, znajduje się on na liście światowego dziedzictwa kultury i przyrody UNESCO.

NIEZWYKŁA SCENERIA

Park Narodowy Yellowstone położony jest na granicy 3 stanów: Wyoming (96%), Montana (3%) i Idaho (1%), w najbardziej aktywnej sejsmicznie części Gór Skalistych, na rozległym wulkanicznym płaskowyżu, otoczonym pasmami górskimi. Ich średnia wysokość w granicach parku sięga 2400 m, a najwyższy szczyt Eagle Peak ma wysokość 3462 m n.p.m. Obszar parku jest w istocie kraterem uśpionego obecnie superwulkanu (zasilanego w magmę przez stacjonarny „hot spot"), którego potężne erupcje miały miejsce kolejno około 2 mln, 1,3 mln i 640 tysięcy lat temu. Obecnie system jest w fazie przejściowej do kolejnej erupcji.

Nie ulega wątpliwości, że Yellowstone to jeden z parków najbardziej zróżnicowanych pod względem krajobrazów, nie tylko w skali Ameryki Północnej, ale i na świecie. Zaskakuje wręcz zmiennością krajobrazów. Kojarzy się głównie z niezwykłym bogactwem zjawisk geotermalnych, ale o różnorodności krajobrazów decyduje także ukształtowanie powierzchni oraz liczne jeziora, rzeki czy blisko 290 wodospadów. Największym zbiornikiem wodnym na terenie parku jest jezioro Yellowstone, o powierzchni 350 km^2, głębokości średniej 42 m i maksymalnej 118 m. Jezioro znajduje się na wysokości 2376 m n.p.m. i jest drugim, po jeziorze Titicaca,

najwyżej położonym zbiornikiem słodkowodnym na Ziemi.

System wodny w granicach Parku jest rozbudowany. Przez Park przebiega dział wodny, oddzielający zlewnię Pacyfiku i Atlantyku. Do Pacyfiku płynie np. rzeka Snake, w przeciwną stronę natomiast większość rzek, m.in. największy ciek w parku – rzeka Yellowstone, dopływ Missouri. Została ona odkryta i opisana w 1806 r. podczas słynnej ekspedycji Lewisa i Clarka. Wcześniej ta ważna droga wodna była wykorzystywana przez Indian. Rzeka, kierując się ku północy, przepływa przez jezioro Yellowstone, a gdy wypływa z jeziora tworzy wspaniałe wodospady: Lower Falls (94 m wysokości) i Upper Falls (33 m), żłobiąc pomiędzy nimi bajecznie kolorowy Wielki Kanion Yellowstone. Do większych należy też łagodnie meandrująca rzeka Madison.

Główną atrakcją parku są jednak, od blisko 140 lat na terenie parku chronione, zjawiska i procesy geologiczne. Spotkamy tu liczne gejzery, gorące źródła, wulkany błotne, fumarole oraz tarasy naciekowe. Nie brak tu również różnorodnych formacji skał wulkanicznych. Ogólną liczbę obiektów przyrodniczych ocenia się na 10 000.

Ich występowanie wiąże się ze wspomnianym potężnym wybuchem superwulkanu, jaki miał miejsce 640 tysięcy lat temu. Wyrzucony w trakcie erupcji materiał, jak się szacuje, miał objętość ok. 600 mil sześciennych. Dla porównania, jest to 10 000 razy więcej niż w czasie wybuchu wulkanu św. Heleny w 1980 r., kiedy to erupcja wyrzuciła w powietrze większą część szczytu Góry Św. Heleny. Skala wybuchu była również znacznie większa niż jakichkolwiek erupcji znanych z czasów historycznych. Kaldera, jaka wówczas powstała, należy do największych na świecie (28 × 47 mil, tj. 45 × 75 km). Obecnie krater dość słabo zaznacza się w topografii terenu, częściowo wypełnia go jezioro Yellowstone, częściowo produkty erupcji superwulkanu. Obszar parku w plejstocenie kilkukrotnie podlegał zlodowaceniom, co w dużej mierze wpłynęło na rzeźbę jego powierzchni. Ostatnim ze zlodowaceń było Pinedale Glaciation; zakończyło się około 14 000 lat temu.

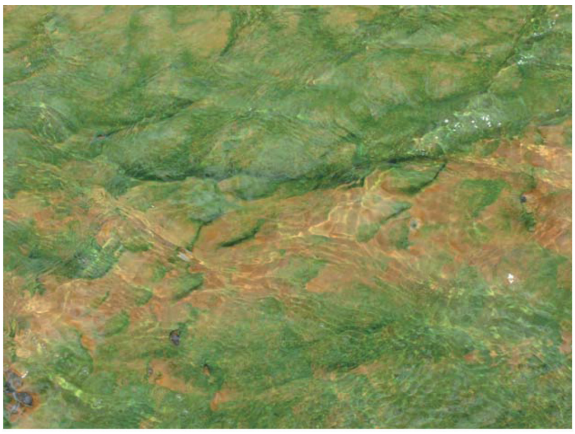
W granicach parku skorupa kontynentalna jest niezwykle cienka; jej grubość waha się od 7 do 17 km. Jak wykazały pomiary metodami sejsmicznymi, tuż pod nią znajduje się potężna komora magmowa. Jej wielkość szacowano wstępnie na 70 km × 30 km lub 40 km × 60 km. Najnowsze badania wskazują, że jest ona znacznie większa, a jej szerokość może sięgać nawet 640 km. Komora jest obecnie w okresie napełniania się przed kolejna erupcją, której dokładnego momentu nie można jednak określić. Najprawdopodobniej jest to kwestia dziesiątków tysięcy lat.

W Parku Yellowstone znajduje się wyjątkowo liczne nagromadzenie gejzerów (nazwa pochodzi od islandzkiego źródła w dolinach Haukadalur). Jest to typ gorących źródeł, wyrzucających, w pewnych odstępach czasu, parę wodną i wodę. Gejzery tryskają lub kipią. Ich występowanie wymaga kombinacji szczególnych warunków geologicznych i klimatycznych. Na świecie jest 6 miejsc nagromadzenia gejzerów (Yellowstone, Kamczatka, Alaska, Islandia, Nowa Zelandia i Chile), częściej występują one pojedynczo (np. w Peru, Boliwii, Meksyku, Kenii, Japonii, czy na Azorach).

W Yellowstone znajduje się największe na świecie i najbardziej aktywne pole gejzerów. W 9 nieckach jest ich ponad 300 (według innych źródeł: blisko 400). Z tej grupy aktywnych jest 200–250. Część z nich to gejzery fontannowe, których wybuch następuje z niewielkiego zbiornika wodnego. Część to gejzery stożkowe; w tym przypadku wybuch następuje z niewielkiego stożka, który utworzył się z wytrącających się osadów. Za najwyższy uznawany jest, nieprzewidywalny co do czasu i siły wybuchu, Steamboat Geyser (maksymalna wysokość około 100 m). Natomiast najbardziej znany jest, zachwycający Old Faithful Geyser, „stary, wierny", bo wybucha dość regularnie, średnio co 90 (55–100) minut, erupcje trwają od 1,5 do 5 minut, kolumna wody i pary wodnej wznosi się na wysokość około 40 m.

Gejzery są szczególnym typem gorących źródeł. W Yellowstone reprezentowane są także inne ich typy. Wypływ wody o określonej temperaturze i składzie powoduje ostrą selekcję organizmów je zasiedlających. W wysokich temperaturach mogą żyć tylko określone (termofilne) gatunki mikroorganizmów. One to, oraz krystalizujące na brzegach minerały nadają źródłom i ich otoczeniu niezwykłe zestawienia barw, np. na pomarańczowo i brązowo barwią podłoże bakterie chemosyntetyzujące, wykorzystujące związki żelaza, fotosyntetyzujące purpurowe bakterie siarkowe np. *Chromatium* oraz niektóre sinice z rodzajów *Phormidium, Synechococcus, Calothrix*. Natomiast fotosyntetyzujący rodzaj *Cyanidium* i niektóre gatunki z rodzaju *Phormidium* dają barwę zieloną.

Ryc. 1.



Ryc. 2.

Ryc. 3.

Ryc. 4.

Ryc. 1. Żywy termometr: gatunki termofilnych bakterii i sinic doskonale przystosowane do życia w wodach o określonych temperaturach, w rozmaity sposób barwią podłoże w poszczególnych częściach gorących źródeł.
Ryc. 2. Żywy termometr w praktyce: strumień wypływający z gorącego źródła mieni się odcieniami barw
Ryc. 3. Żywy termometr w praktyce : położone w Upper Geyser Basin, słynne, jedno z najpiękniejszych gorących źródeł świata „*Morning Glory*". Jednak niepokojące są informacje, że źródło to zamiera.
Ryc. 4. Strażnicy parkowi natychmiast reagują na informacje o zanieczyszczeniu gorących źródeł.

W parku na tablicach eksponowane są „skale barwne" i „żyjące termometry" na podstawie których, z pewnym przybliżeniem, można określać, jakie organizmy zasiedlają gorące źródła (Ryc. 1, 2). Warunkiem trwałości źródeł jest niezakłócony wypływ wody o określonej temperaturze. Blokowanie wypływu (niekiedy przez beztrosko wrzucane przez turystów monety) powoduje obniżenie temperatury, stopniowe mętnienie wody i w końcu „zamieranie" źródła. Tak dzieje się teraz ze słynnym Morning Glory (Ryc. 3). Dlatego też pracownicy parku żywo reagują na wszelkie sygnały o zagrożeniu źródeł (Ryc. 4).

Ciekawym zjawiskiem są wulkany błotne, które w Yellowstone określane są jako mud pots lub mud pool. Jest to także rodzaj gorących źródeł, gdzie jednak dostawy wody są mniejsze. Stanowią one stożkowate lub kopulaste wzniesienia, utworzone w miejscu wydobywania się na powierzchnię błotnistej mieszaniny wody, iłu, piasku i mułu. Dodatek określonych substancji (np. związków żelaza lub siarki) nadaje bulgoczącej mieszani-

nie piękne, czyste pastelowe barwy: różową, żółtawą, zielonkawą, białą lub szarą, tak, że zbiorniki przypominają naczynia z farbą. Stąd nazwy takie jak Fountain Paint Pots czy Artist Paint Pots. Tu również stwierdzono bakterie żyjące w wysokich temperaturach, zdolne w procesie chemosyntezy wykorzystywać związki żelaza (bakterie żelaziste) lub wydobywający się siarkowodór (bakterie siarkowe), przekształcając go w kwas siarkowy. Nadaje on silnie kwaśny odczyn i przyczynia się do erozji otaczających skał (np. Sulphur Caldron).

Fumarole to rodzaj gorących wyziewów (ekshalacji), mieszaniny gazów wulkanicznych i pary wodnej, wydobywających się na powierzchnię. Gazy osiągają u wylotu temperaturę od 300 do 1000°C, są bogate w różne związki chemiczne. W ich skład wchodzą m.in. chlorowodór, siarkowodór, dwutlenek węgla, dwutlenek siarki oraz para wodna pochodzenia wulkanicznego. Charakterystyczne odgłosy, pomruki i głośne syczenie, uwalniających się gazów i pary wodnej inspirowały zapewne twórców nazw, takich jak: Grizzly Fumarole czy Roaring Mountain.

Niezwykle malownicze tarasy trawertynowe, występujące np. w Mammoth Hot Springs, są zbudowane z jasnych: białych, żółtawych, beżowych czy pomarańczowych skał węglanowych. Stanowią one pewną analogię do słynnych tarasów w Pamukkale w Turcji. Wypływające wody o wysokiej temperaturze są bogate w rozpuszczone związki węglanowe. Spadek ciśnienia, związany z wypływem wód na powierzchnię, i intensywny ruch wody powodują uwalnianie dwutlenku węgla i wytrącanie się węglanu, który osadza się w postaci trawertynu. Kształtują się w ten sposób tarasy naciekowe, podlegające ciągłym zmianom (np. Canary Springs, Palette Spring). Obniżenie temperatury wody lub ograniczenie dopływu może powodować „szarzenie" i „zamieranie" tarasów — tak stało się ze słynnymi Minerwa Terraces.

Świadkiem historii sprzed około 50 mln lat są eoceńskie skamieniałe drzewa. Zachował się np. spetryfikowany pień drzewa, którego anatomicznie nie można odróżnić od dzisiejszych sekwoi w Kalifornii.

ŚWIAT ROŚLIN W YELLOWSTONE

Nie mniej interesująca od cudów przyrody nieożywionej jest współczesna roślinność i flora w Parku Yellowstone. Znaczną część Parku, około 4/5 powierzchni, zajmują lasy, reszta to zbiorowiska zaroślowe (głównie z udziałem bylicy trójzębowej *Artemisia tridentata*) i murawowe, np. murawy alpejskie, wilgotne łąki nad rzekami czy „łąki" na obszarach hydrotermalnych. Większość powierzchni leśnej stanowią bory, budowane przez kilka gatunków drzew iglastych. Zdecydowanie dominuje sosna wydmowa (*Pinus contorta*, Ryc. 5), związana głównie z podłożem riolitowym; drzewostany z jej udziałem stanowią około 80% powierzchni lasów w Parku. Amerykańska nazwa (ang. lodgepole pine, sosna wigwamowa) nawiązuje do sposobu jej użytkowania przez Indian. Z gatunków iglastych w Parku występują także, w niższych położeniach, daglezja zielona (*Pseudotsuga menziesii*), a wyżej, zwłaszcza na podłożu andezytowym: świerk Engelmanna (*Picea engelmannii*), sosna białopienna (*Picea albicaulis*) i jodła (*Abies lasiocarpa*). Lasy i zarośla liściaste, złożone przede wszystkim z amerykańskich topól i wierzb, pojawiają się wzdłuż rzek. Topola *Populus tremuloides* występuje zwykle w strefie ekotonu, między lasem, a zaroślami bylicy trójzębnej.

Flora Parku liczy około 1100 gatunków roślin naczyniowych, w tym około 200 obcego pochodzenia. Warto zwrócić uwagę na dwie grupy gatunków szczególnie związanych z warunkami, jakie panują na obszarze kaldery: pirofity, rośliny odporne na pożary, a więc na nagłe i zwykle krótkotrwałe, ale wysokie temperatury oraz gatunki termofilne, znoszące stałe, dość wysokie temperatury. Są to grupy roślin o bardzo interesującej biologii, ekologii i fizjologii.

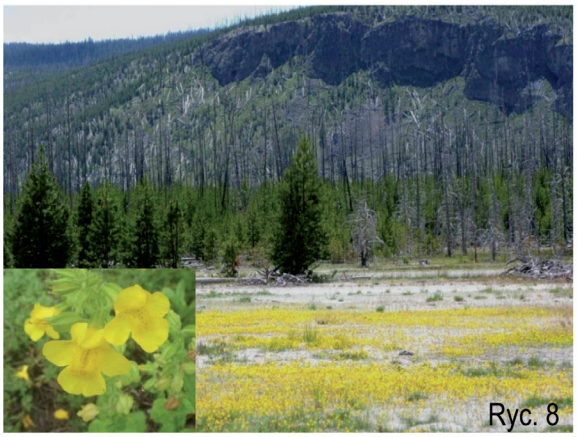
W ciągu 140 lat istnienia Parku wypracowano metody jego ochrony, choć koszty tej nauki niekiedy bywały bolesne (DESPAIN i SELLERS 1977, BALLING i współaut. 1992). Dziś wiadomo, że pożary formacji krzewiastych występują zwykle w cyklu ok. 20-30 lat, a potężne pożary drzewostanu, obejmujące duże obszary, w cyklu ok. 300 lat. Większość pożarów jest pochodzenia naturalnego, jako skutek uderzenia pioruna. W ciągu pierwszych kilkudziesięciu lat istnienia Parku, służby reagowały błyskawicznie na informacje o pożarach i gasiły je w zarodku (Tabela 1).

Ta swoista ingerencja przyczyniła się do zmiany struktury roślinności. W latach 70.

Ryc. 5

Ryc. 6

Ryc. 7



Ryc. 8

Ryc. 5. Sosna wydmowa (*Pinus contorta*) masowo odnawiająca się po pożarze (na pierwszym planie zarośla bylicy trójzębnej)
Ryc. 6. Pole gejzerów z charakterystycznymi czerwonawymi plamami gatunków termofilnych: *Dichanthelium lanuginosum* (Poaceae) i szczaw polny (*Rumex acetosella*)
Ryc. 7. Goryczka *Gentiana detonsa* dość częsta wzdłuż strumieni i na polach gejzerów
Ryc. 8. Kroplik żółty (*Mimulus guttatus)* występuje obficie na polach gejzerów

XX w. zrozumiano jednak znaczenie „oczyszczające" małych pożarów i zaczęto zmieniać taktykę. Jednak doszło już wówczas do nagromadzenia znacznych ilości martwej materii organicznej, co doprowadziło w 1988 r. do wybuchu potężnego pożaru (Tabela 1). Trwał on niemal 5 miesięcy. Ogień strawił wówczas 80% powierzchni leśnej (według innych danych 36% powierzchni Parku) i był tak gwałtowny, że służby parkowe były bezsilne. Dość optymistycznie, jak mi się wydaje, oceniono, że wspomniany potężny pożar nie okazał się szczególnie uciążliwy dla dużych zwierząt. Okazało się też, że uszkodzenia gleby zagrażające organom podziemnym roślin objęły zaledwie 1% powierzchni. Zgromadzone w ciągu 100 lat istnienia Parku doświadczenie i wnioski, jakie wyciągnięto z dramatycznych wydarzeń 1988 r., wpłynęły na zmianę taktyki i nie próbuje się już gasić choćby niewielkich pożarów za wszelką cenę. Obszary leśne podzielono na fragmenty i dla każdego z nich opracowano wytyczne, określając jak silny pożar, w jakim czasie i warunkach byłby pożądany. Pożary niezgodne z tymi kryteriami są natychmiast gaszone. W przypadku pozostałych, kontroluje się ich natężenie. Jeśli jest zbyt sucho i nagromadziło się zbyt wiele martwej materii organicznej, dopuszcza się nawet podpalenie przez pracowników Parku i kontrolowane pożary.

Tak poważne zaburzenia starzejącej się struktury roślinności jakim jest pożar, stanowią wstęp do w miarę naturalnego przywrócenia jej pierwotnego charakteru. Paradoksalnie, dzięki pożarom możliwe jest bardzo skuteczne odnowienie drzewostanów Yellowstone. Dotyczy to zwłaszcza głównego gatunku

Tabela 1. Powierzchnia lasów objęta pożarami w Parku Narodowym Yellowstone w latach 1895–1990 (wg BALLINGA i współaut. 1992, zmieniona).

Lata	Pow (ha)	Lata	Pow (ha)	Lata	Pow (ha)	Lata	Pow (ha)	Lata	Pow (ha)
1895–96	0	1915–16	129	1935–36	139	1955–56	91	1975–76	627
1897–98	0	1917–18	0	1937–38	1	1957–58	40	1977–78	6
1899–1900	729	1919–20	2834	1939–40	1093	1959–60	282	1979–80	4262
1901–02	520	1921–22	72	1941–42	440	1961–62	266	1981–82	8340
1903–04	259	1923–24	1186	1943–44	2190	1963–64	19	1983–84	0
1905–06	0	1925–26	0	1945–46	339	1965–66	139	1985–86	13
1907–08	0	1927–28	0	1947–48	35	1967–68	2	1987–88	13
1909–10	8957	1929–30	203	1949–50	1209	1969–70	2	1989–90	395963
1911–12	0	1931–32	9075	1951–52	27	1971–72	27		
1913–14	729	1933–34	1131	1953–54	733	1973–74	336		

iglastego w Parku, pirofita, sosny wydmowej („wigwamowej"). Drzewo źle znosi zacienienie, usychają wówczas i opadają dolne gałęzie, zwiększając ilość łatwopalnego materiału, zwłaszcza w starszych drzewostanach. W tych warunkach łatwo o pożar. Sosna wydmowa ma cienką korowinę i źle znosi pożary w dolnych piętrach lasu. Jednak znaczna część jej szyszek, tzw. „szyszki późne" (ang. serotinous cones, długo pozostające na drzewach), otwierają się i uwalniają nasiona dopiero pod wpływem wysokiej temperatury. Wkrótce po pożarach pojawia się „szczotka" równowiekowych młodych okazów (Ryc. 5). Do pirofitów spotykanych na terenie Parku można zaliczyć także daglezję zieloną; dzięki grubej korze jest zdolna przetrwać niezbyt intensywne pożary dolnych pięter lasu.

Drugą, bardzo interesującą i specyficzną dla Parku grupą roślin są gatunki termofilne. Termofilne rośliny naczyniowe bywają różnie definiowane. Dla Yellowstone charakterystyczna jest grupa gatunków „wysoce termofilnych" (ang. heat-tolerant species). Zalicza się do nich rośliny siedlisk ekstremalnych, które w strefie ryzosfery (korzeniowej) stale znoszą temperatury powyżej 40°C (Tabela 2). Są w stanie egzystować w takich wa-

Tabela 2. Maksymalne i średnie temperatury ryzosfery stwierdzone dla gatunków „wysoce termofilnych" w Parku Yellowstone (wg STOUTA i współaut. 2002, zmieniona).

Gatunek „wysoce termofilny"	Rodzina	Forma życiowa	Maksymalna temperatura ryzosfery (°C)	Średnia temperatura ryzosfery (°C)
Gnaphalium chilense Sprengl.	Asteraceae	terofit	47	43,7
Heterotheca depressa (Rydb.) Dorn	Asteraceae	hemikryptofit	45	42,1
Euphorbia glyptosperma Engelm.	Euphorbiaceae	terofit	51	44,0
Rumex acetosella L.	Polygonaceae	hemikryptofit/ geofit	43	41,3
Juncus tweedyi Rydb.	Juncaceae	hemikryptofit	51	43,8
Agrostis rossiae Vasey	Poaceae	terofit	45	42,0
Agrostis scabra Willd.	Poaceae	hemikryptofit	51	44,0
Dichanthelium lanuginosum (Elliott) Gould	Poaceae	hemikryptofit	57	45,1
Panicum capillare L.	Poaceae	terofit	55	44,3

runkach i skutecznie się rozmnażać. Mają tu mniej konkurentów, niekiedy wykorzystują lokalne „ułatwienia", „maty" z mszaków lub nawet nawóz pozostawiony przez bizony.... STOUT i AL-NIEMI (2002) oraz STOUT i współautorzy (1997) stwierdzili 9 takich gatunków na 30 badanych przez nich stanowiskach w granicach Parku: 5 z grupy jednoliściennych — 4 trawy i *Juncus tweedyi* i 4 z dwuliściennych, w tym 2 gatunki z rodziny złożonych (Tabela 2). Określono ich maksymalne i średnie temperatury ryzosfery. Wieloletnia trawa *Dichanthelium lanuginosum* (Ryc. 6) nie była obserwowana poza sąsiedztwem fumaroli, a jednocześnie obficie występowała na wszystkich badanych stanowiskach. Cechą wspólną wymienionych gatunków jest obecność białek szoku cieplnego (HSPs) w korzeniach i, w nieco mniejszym stopniu, w liściach.

Jest szczególnie godne podkreślenia, że 2 z 9 gatunków „wysoce termofilnych" są notowane w Polsce. Jednym z nich jest szczaw polny (*Rumex acetosella*, Ryc. 6), rodzimy, wieloletni, dość pospolity gatunek, spotykany na kwaśnym piaszczystym i piaszczysto-gliniastym podłożu, m.in. na wydmach śródlądowych i szarych nadmorskich (a więc może być narażony na przegrzanie!), nierzadki także na siedliskach antropogenicznych: na nieużytkach, piaszczystych polach, ugorach i przydrożach. Roślina jest stosunkowo niewielka, ale posiada rozbudowany system odrośli korzeniowych, z których wyrastają liczne pędy. Należałoby określić, czy szczaw polny występujący na polach geotermalnych Yellowstone jest dokładnie tym samym taksonem (być może jest to specyficzny podgatunek lub odmiana). Z gatunków „wysoce termofilnych" notowanych w Yellowstone, w Polsce bywa znajdowane także proso włosowate (*Panicum capillare*). Jest to jednak roczna roślina obcego pochodzenia (północnoamerykańska), sporadycznie u nas zawlekana lub rzadko uprawiana jako trawa ozdobna, ma więc w Polsce status efemerofita lub ergazjofigofita. Jej występowanie ograniczone jest tylko do siedlisk antropogenicznych.

Warto też zwrócić uwagę na termofile spotykane dość często w Yellowstone, ale już nie w tak skrajnie wysokich temperaturach. Są to rośliny o bardziej efektownych kwiatach, łatwo rzucające się w oczy, nadające w wielu miejscach barwny aspekt obszarom geotermalnym. Liczba gatunków termofilnych *sensu lato* w Parku Yellowstone jest różnie szacowana. Niektóre źródła podają, że jest ich nawet 400 (nie jest jednak jasne, jakie grupy roślin wzięto pod uwagę). Do najpiękniejszych należy przedstawiciel goryczkowatych, goryczka *Gentiana detonsa* (syn. *G. thermalis*; Ryc. 7), niewysoka roślina, o stosunkowo okazałych, fioletowych, 4-łatkowych kwiatach, o łatkach wyraźnie orzęsionych. Występuje zwykle w grupach lub łanach.

Interesującą rośliną termofilną jest także kroplik żółty *Mimulus guttatus* DC. (VICKERY 1967, HARPER i współaut. 1997), tolerujący miedź w podłożu, gatunek o szerokim zasięgu, obejmującym zachodnią część Stanów Zjednoczonych (w istocie jest to kompleks drobnych gatunków, GALLOWAY 1995). Tworzy on żółto kwitnące łany pomiędzy gejzerami i gorącymi źródłami (Ryc. 8). Ciekawe, że gatunek został też zawleczony do Europy (dziczejące okazy obserwowano już w 1824 r.). Do Polski trafił w drugiej połowie XIX w. (PIĘKOŚ 1972, TOKARSKA-GUZIK 2005), najpierw w Sudety, później na Pomorze Zachodnie. W ciągu ostatnich 50 lat gatunek rozprzestrzenił się, głównie w południowej Polsce, i występuje nie tylko na siedliskach antropogenicznych, ale zadomowił się także na brzegach rzek, strumieni i jezior (a nie są to raczej siedliska „przegrzane"). Opisano nawet jego zbiorowisko z przetacznikiem bobowniczkiem (*Veronico beccabungae-Mimuletum guttati*). Stosunkowo często amerykański przybysz występuje nad strumieniami w Karkonoskim Parku Narodowym, gdzie jest oczywiście gatunkiem niepożądanym.

Można przypuszczać, że liczba „wysoce termofilnych" gatunków roślin naczyniowych w Europie jest zapewne niższa niż w Ameryce. Jednak na zakończenie warto podkreślić, że to w Europie Środkowej, dla oceny warunków siedliskowych (także temperatury), w jakich występują rośliny na danym terenie, stworzono skalę, system tzw. ekologicznych liczb wskaźnikowych Ellenberga (LINDACHER 1995, por. także ZARZYCKI i współaut. 2002). Dla każdego gatunku można oszacować parametry siedliskowe (poza temperaturą także oświetlenie, wilgotność, pH i żyzność podłoża, kontynentalizm), jakie są najbardziej typowe dla danego gatunku, co jednak nie jest równoznaczne z pełną amplitudą siedliskową. Temperaturę ocenia się według 9-stopniowej skali. Gatunki o najwyższych wartościach wskaźnika temperatury, to rośliny związane z siedliskami „uprzywilejowanymi termicznie". W naszych warunkach nie są to oczywiście pola geotermalne, ale np. an-

tropogeniczne siedliska skrajne, jak szczeliny płyt chodnikowych, torowiska tramwajowe czy kolejowe, miejsca zwykle silnie przesuszone, których powierzchnia może nagrzewać się nawet do 50°C! Niewiele gatunków jest w stanie przetrwać w takich warunkach. Należy do nich przybysz z południa „trawka kolejowa i tramwajowa", miłka drobna (*Eragrostis minor*), zawleczona w XIX w. i w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat intensywnie rozprzestrzeniająca się na siedliskach antropogenicznych w Polsce.

Szczególne przystosowania roślin występują tam, gdzie istotne znaczenie mają czynniki silnie ograniczające rozwój szaty roślinnej, np. okresowe pożary, silne wiatry, bardzo cienka warstwa gleby, długotrwała pokrywa śnieżna czy skrajnie wysokie temperatury, działające zarówno w warunkach naturalnych, jak i stworzonych przez człowieka. Gatunki zepchnięte na skrajne siedliska mają tu szansę uniknięcia konkurencji.

THERMOPHILOUS AND 'HEAT TOLERANT' PLANT SPECIES AT YELLOWSTONE — NATIONAL PARK IN THE VOLCANIC CRATER

Summary

Yellowstone is the oldest national park in the world. The geological phenomena and processes occurring in the park have been protected for nearly 140 years. Their number is estimated at 10 000 (e.g. geysers, hot springs, mud volcanoes, fumaroles and travertine terraces). The flora (about 1100 species including 200 aliens) and the vegetation of the Park, dominated by forest, are also interesting. Pyrophytes — plants tolerating fires (e.g. *Pinus contorta* and *Pseudotsuga menziesii*) play a special role among forest species. The thermophilous plants as *Mimulus guttatus* and *Gentiana detonsa* give colourful aspect to the geothermally heated soils. 'Heat-tolerant species' adapted to chronic rhizospheare temperature above 40°C (e.g. *Dichanthelium lanuginosum*, *Juncus tweedyi* or *Rumex acetosella*) are especially noteworthy in the flora of Yellowstone Park.

The protection of nature in the Park is a priority. Conservation efforts are well organized, although some mistakes have not been avoided.

PARK NARODOWY W KRATERZE WULKANU — ROŚLINY YELLOWSTONE TOLERUJĄCE WYSOKIE TEMPERATURY

Streszczenie

Park Narodowy Yellowstone — najstarszy z parków narodowych świata — to jedno z najbardziej niezwykłych miejsc na Ziemi, zaskakujące zmiennością krajobrazów. Zajmuje kalderę potężnego superwulkanu, którego ostatni wybuch miał miejsce 640 tysięcy lat temu. Główną atrakcją parku są, chronione od blisko 140 lat, zjawiska i procesy geologiczne. Ogólną liczbę cennych obiektów przyrodniczych ocenia się na 10 000. Należą do nich: gejzery — około 400, w tym 200–250 czynnych, gorące źródła (zasiedlone przez termofilne mikroorganizmy, które razem z krystalizującymi minerałami nadają źródłom niezwykłe barwy), wulkany błotne, fumarole oraz trawertynowe tarasy naciekowe. Nie brak również różnorodnych formacji skał wulkanicznych.

Nie mniej interesująca jest współczesna roślinność i flora Yellowstone. Znaczną część Parku — około 4/5 powierzchni — zajmują lasy, głównie iglaste, reszta to zbiorowiska zaroślowe i murawowe. Flora Parku liczy około 1100 gatunków roślin naczyniowych, w tym około 200 — obcego pochodzenia. Specyficzne dla Parku grupy gatunków, związane z warunkami, jakie panują na obszarze kaldery to: pirofity — rośliny odporne na pożary, a więc na nagłe i zwykle krótkotrwałe, ale wysokie temperatury oraz gatunki termofilne — znoszące stałe, dość wysokie temperatury. Są to rośliny o bardzo interesującej biologii, ekologii i fizjologii. Do pirofitów należą (różniące się strategią) gatunki drzew, np. *Pinus contorta* i *Pseudotsuga menziesii*. Charakterystyczny aspekt barwny nadają terenom geotermalnym masowo występujące gatunki termofilne: *Mimulus guttatus* i *Gentiana detonsa*. Wśród roślin ciepłolubnych wyróżnia się grupę gatunków „wysoce termofilnych" (np. *Dichanthelium lanuginosum*, *Juncus tweedyi* czy *Rumex acetosella*, Tabela 2), związanych z siedliskami ekstremalnymi — w strefie ryzosfery (korzeniowej) stale znoszą one temperatury powyżej 40°C!

W Yellowstone znajduje się największe na świecie i najbardziej aktywne pole gejzerów. Ochrona przyrody w Parku jest sprawą priorytetową, działania na rzecz ochrony — dobrze zorganizowane, choć w przeszłości nie zdołano uniknąć pewnych błędów.

LITERATURA

BALLING R. C., MEYER G. A. WELLS S. G., 1992. *Relation of surface climate and burned area in Yellowstone National Park.* Agricult. Forest Meteorol. 60, 285–293.

DESPAIN G., SELLERS R. E., 1977. *Natural fire in Yellowstone National Park*. Utah State University, Salt Lake City.

GALLOWAY L. F., 1995. *Response to natural environmental heterogeneity: maternal effects and selection on life-history characters and plasticities in Mimulus guttatus*. Evolution 49, 1095–1107.

HARPER F. A., SMITH S. E., MACNAIR M. R., 1997. *Where is the cost in copper tolerance in Mimulus guttatus? Testing the trade-off hypothesis*. Funct. Ecol. 11, 764-774. DOI: 10.1046/j.1365-2435.1997.00155.x

LINDACHER R. (red.) 1995. *Phanart. Datenbank der Gefässpflanzen Mitteleuropas*. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stuftung Rübel, Zürich 125, 1–436.

PIĘKOŚ H., 1972. *Rodzaj Mimulus L. w Polsce*. Fragm. Flor Geobot. 18, 343–351.

RENKIN R. A., DESPAIN D. G., 1992. *Fuel moisture, forest type, and lightning-caused fire in Yellowstone National Park.* Canad. J. Forest Res. 22, 37–45.

STOUT R. G., AL-NIEMI T. S., 2002. *Heat-tolerant flowering plants of active geothermal areas in Yellowstone National Park.* Ann. Botan. 90, 259–267.

STOUT R. G., SUMMERS M. L., KERSTETTER T., MC DERMOTT T. T., 1997. *Heat- and acid-tolerance of a grass commonly found in geothermal areas within Yellowstone National Park*. Plant Sci. 130, 1–9.

TOKARSKA-GUZIK B., 2005. *The establishment and spread of alien plant species (kenophytes) in the flora of Poland.* Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.

VICKERY R. K., 1967. *Ranges of temperature tolerance for germination of Mimulus seeds from diverse populations.* Ecology 48, 647–651.

ZARZYCKI K., TRZCIŃSKA-TACIK H., RÓŻAŃSKI W., SZELĄG Z., WOŁEK J., KORZENIAK U., 2002. *Ecological indicato values of vascular plants in Poland*. W. Szafer Institute of Botany PAS, Kraków.