

***Aconitum moldavicum* (Ranunculaceae) na Wyżynie Małopolskiej**

JÓZEF MITKA i MIECZYŚLAW KOZIOŁ

MITKA, J. AND KOZIOŁ, M. 2009. *Aconitum moldavicum* (Ranunculaceae) on the Małopolska Upland. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*: 16(1): 7–25. Kraków PL ISSN 1640-629X.

ABSTRACT: Field studies on the distribution, based on the ATPOL database, and taxonomic structure of the populations of *Aconitum moldavicum* on the Małopolska Upland were carried out in 2006–2008. In total, 651 specimens from 13 localities were critically evaluated. The species in the area under study consists of two infraspecific taxa: subsp. *moldavicum* Hacq. and subsp. *hosteanum* (Schur) Ascherson & Graebner, and of intermediate, presumably hybridogenous forms, which constituted 67% of the total taxonomic composition. This invokes a question on the historical-geographic background of such a pattern. A hypothesis on the “northern cryptic refugia” was envisioned based on the palaeobotanical data and knowledge on the species distribution (MITKA 2008). It seems that *A. moldavicum* could have persisted the last pleniglacial in the putative near Carpathian refugia, e.g. in the Pieniny Mts. Additionally, a threat to the species was evaluated.

KEY WORDS: Carpathian refugia, forest flora, historical biogeography, Holocene, taxonomy, threat to the species

J. Mitka, Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Ogród Botaniczny, PL-31-501 Kraków, ul. Kopernika 27; e-mail: j.mitka@uj.edu.pl

WSTĘP

Stanowiska *Aconitum moldavicum* Hacq. (tojadu mołdawskiego) na Wyżynie Małopolskiej znane są od dawna. Wynika to z faktu, że teren wokół Krakowa ma jedną z najdłuższych w Polsce historię badań florystycznych (ZAJĄC & ZAJĄC 2001). Pierwsza wzmianka o *A. moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej pochodzi z początku XIX w. (BESSER 1809) i dotyczy stanowiska w Pieskowej Skale. Największa liczba najstarszych notowań florystycznych gatunku podawana była z obszaru zajmowanego obecnie przez Ojcowski Park Narodowy: Doliny Ojcowskiej, Grodziska i podnóża góry Chełmowej (BERDAU 1859), Doliny Sąspowskiej (WÓJCICKI 1913) i obszaru między Grodziskiem a Pieskową Skalą (PAWŁOWSKI 1925). Poza Ojcowskim Parkiem Narodowym znane były w XIX w. także inne stanowiska: Zabierzów, Dolina Żarska, Dolina Dubicka, Dolina Czernej, Dolina Eliasza, Kobylany (BERDAU 1895), Wielmoża (ROSTAFIŃSKI 1873). Współczesne rozmieszczenie *A. moldavicum* w Ojcowskim Parku Narodowym podał MICHALIK (1978), a na Wyżynie Małopolskiej – ZAJĄC i in. (2006). Z innych badań nad rozmieszczeniem tojadu mołdawskiego należy wymienić pracę ŚWIĘSA (1966) dotyczącą obszaru Karpat polskich oraz BRÓŻA i PRZEMYSKIEGO (1986) charakteryzującą zasięg w Polsce.

Tojad mołdawski należy do grupy gatunków górskich schodzących na niż. SZAFER (1930) wyróżnił tu dwa elementy zasięgowe: „zachodnio-karpacki” z wyspą zagęszczenia na Wyżynie Małopolskiej oraz „podolsko-roztockie” wywodzący się z Karpat Wschodnich.

Celem pracy jest określenie aktualnego rozmieszczenia i struktury taksonomiczno-morfologicznej populacji *Aconitum moldavicum* w szeroko pojętych okolicach Krakowa (ZAJĄC i in. 2006), obejmujących w tym przypadku przede wszystkim Wyżynę Małopolską. Podstawowym źródłem informacji o stanowiskach była baza ATPOL (ZAJĄC i in. 2006). Dane tam zgromadzone opierają się na notowaniach zielnikowych i informacji opublikowanej częściowo w okresie przedwojennym, dlatego niektóre z nich posiadają obecnie znaczenie historyczne. Krytyczne prace taksonomiczne i chorologiczne nad rodzajem *Aconitum* (ZIELIŃSKA 2003; MITKA 2003, 2008) wskazują na występowanie na Wyżynie Małopolskiej tojadu mołdawskiego typowego subsp. *moldavicum*, tojadu Hosta subsp. *hosteanum* oraz ich form mieszańcowych. Przedyskutowano prawdopodobny scenariusz historyczno-biogeograficzny powstania zróżnicowanego taksonomicznie zasięgu gatunku na Wyżynie Małopolskiej.

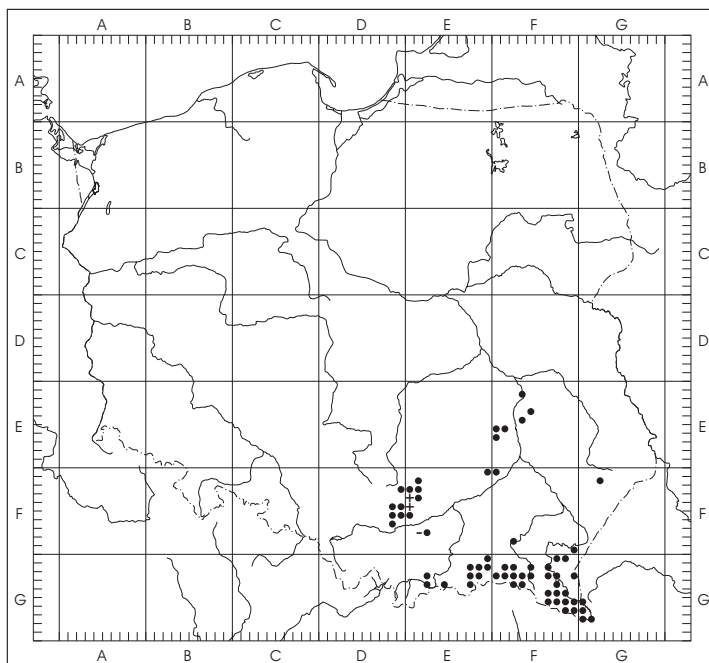
Ponieważ *Aconitum moldavicum* jest gatunkiem prawnie chronionym, dodatkowym celem pracy było określenie stopnia zagrożenia poszczególnych jego stanowisk.

CHARAKTERYSTYKA GATUNKU

Aconitum moldavicum jest subendemitem karpackim i gatunkiem górskim schodzącym na niż (SZAFER 1930; ZAJĄC 1996); w jego obrębie wyróżniane są dwa podgatunki: tojad mołdawski typowy subsp. *moldavicum* i t. Hosta subsp. *hosteanum* (Schur) Ascherson & Graebner, opisany początkowo jako odrębny gatunek. Był on podawany dla flory Polski (z granic przedwojennych) z Gór Czywczyńskich (SZAFER 1927).

Aconitum moldavicum opisany został przez HACQUETA (1790) na podstawie okazu pochodzącego z Karpat Wschodnich, zebranego w źródłiskach rzeki Mołdawa (Moldau) w górach Bukowiny, w granicach współczesnej Rumunii. Na podstawie tego okazu, przedstawionego na oryginalnej rycinie Hacqueta, ustalony został powtórnie typ nomenklatoryczny (ikonotyp) gatunku (MITKA 2003, por. także MITKA 2008). Obok podgatunku typowego opisany został także tojad Hosta *A. hosteanum* SCHUR (1853). Różni się od postaci typowej przylegającym, haczykowatym owłosieniem słupków; różnicę tę uwzględnia flora Ukrainy (PROKUDIN i in. 1987). Morfotyp ten uważany był za wysokogórską formę tojadu mołdawskiego, bez znaczenia taksonomicznego (WARNCKE 1964). Być może wynika to z faktu, że jego opis morfologiczny uwzględniał cechy nieistotne: pokrój związany z występowaniem ponad górną granicą lasu, tj. nierozgałęziony, skrócony kwiatostan oraz czerwonawą barwę hełmu (ZAPAŁOWICZ 1908; SZAFER 1927; ASCHERSON & GRAEBNER 1929; GRINȚESCU 1953; DOSTÁL & ČERVENKA 1991), powstałą zapewne w wyniku zwiększonego natężenia promieniowania ultrafioletowego.

Gatunek ten występuje na glebach mniej lub bardziej wapiennych w miejscach wilgotnych i najczęściej zacienionych; w górach w ziołoroślach ze związku *Adenostylion* i na niżu w zaroślach i lasach liściastych, najczęściej grądach *Tilio-Carpinetum*. W Górach



Ryc. 1. Uaktualniona mapa ATPOL rozmieszczenia *Aconitum moldavicum* w Polsce (ZAJĄC & ZAJĄC 2001). + – gatunek wymarły na stanowisku

Fig. 1. A revised ATPOL map of the distribution of *Aconitum moldavicum* in Poland (ZAJĄC & ZAJĄC 2001). + – species extinct at locality

Czywczyńskich (Karpaty Wschodnie) sięga piętra subalpejskiego do ok. 1520 m, a w Górach Rodniańskich (Karpaty Wschodnie), Retezacie i Fogaraśach (Karpaty Południowe) występuje także w piętrze alpejskim, gdzie spotykany jest jeszcze na wysokości ok. 1900–2000 (2100) m (MITKA 2008). Z wyższych położeń, najczęściej wzdłuż potoków, schodzi w niższe położenia górskie i podgórskie, gdzie znajduje optimum ekologiczne w olszynie górskiej *Alnetum incanae* i buczynie *Dentario-glandulosae-Fagetum* w przedziale ok. 750–1150 m.

Rozmieszczenie gatunku w Polsce przedstawia rycina 1. Największa liczba stanowisk znajduje się w Karpatach Wschodnich (Bieszczady Zachodnie, Góry Słonne), Karpatach Zachodnich (Beskid Niski, Beskid Sądecki, Pieniny) i na Pogórzu Karpackim (Doły Jasielsko-Sanockie, Pogórze Przemyskie i Dynowskie). Poza Karpatami oderwane placówki gatunku spotyka się w Kotlinie Sandomierskiej (Puszcza Niepołomska), na Roztoczu i w Górach Świętokrzyskich. Na Wyżynie Małopolskiej tworzy dobrze wyodrębnioną wyspę zasięgową (SZAFER 1930). W populacjach, gdzie występują obydwa podgatunki, spotykane są formy mieszańcowe (MITKA 2003, 2008).

Rodzaj *Aconitum* w Polsce podlega ścisłej ochronie (Rozporządzenie 2004). Tojad mołdawski znajduje się na „czerwonej liście” roślin naczyniowych zagrożonych w Polsce (ZARZYCKI & KAZIMIERCZAKOWA 1993). Według kryteriów IUCN należy do kategorii roślin niższego ryzyka LR (MITKA 2003).

TEREN BADAŃ

Wyżyna Krakowska

Wyżyna Krakowska rozciąga się od Krakowa po obniżenie rzek Białej Przemszy i Szreniawy koło Wolbromia. Składa się z dwóch jednostek: południowej (zwanej Pomostem Krakowskim) i północnej. Południowa tworzy pomost pomiędzy Wyżyną a Karpatami i zbudowana jest z jurajskich grzbietów i pagórków zrębowych, porozdzielanych rowami zapadliskowymi. Do wyróżniających form terenu należą: Brama Krakowska, Wzgórza Tynieckie, Garb Tenczyński oraz malowniczy przełom Rudawy w okolicy Zabierzowa.

Północną część Wyżyny buduje płyta wapieni górnourajskich o łagodnie falistej wierzchołynie. W krajobrazie dominują skalne ostańce oraz głębokie doliny o charakterze skalistych jarów, przeważnie zamknięte skalnymi bramami. Najbardziej znanymi są Doliny Prądnika, Sąspowska oraz Będkowska. Dnem głębokich wąwozów i dolin płyną rwące potoki krasowe o silnym, nierównomiernym spadku, z kamienistym dnem i czystą, zimną wodą (MICHALIK 1974).

Wyżyna Krakowska jest przeważnie bezleśna, z wyjątkiem wąwozów i dolin potoków (KONDRACKI 1991). Szczególnie bogata w zbiorowiska roślinne jest Dolina Prądnika, której górna część wchodzi w skład Ojcowskiego Parku Narodowego.

Wyżyna Miechowska

Wyżyna Miechowska położona jest w zachodniej, najwyższej części Niecki Nidziańskiej (KONDRACKI 1991). Zachodnią granicę Wyżyny Miechowskiej tworzy skłon Wyżyny Krakowskiej, północną – dolina Białej Nidy, zaś wschodnią Dolina Nidy (KLIMASZEWSKI 1972). Powierzchnia Wyżyny Miechowskiej podzielona jest na padoły i głębokie doliny o wyrównanym spadku. W jej części południowej występują szerokie, często płaskie garby, z których najwyższym jest Biała Góra koło Tunelu – 414 m n.p.m. Rzeźba Wyżyny jest urozmaicona, wzniesienia zbudowane są z płasko zalegających margli kredowych, wapieni marglistych i opok senonu tektonicznej niecki miechowskiej. Wierzchołyny oraz zbocza i dna dolin pokrywa niemal ciągła powłoka lessowa o miąższości do 10 m. Wyżyna Miechowska jest urodzajną krainą rolniczą, z niewielkimi płatami lasów, występujących zwłaszcza na północ od Miechowa. Dla ochrony interesujących i bardzo rzadkich zbiorowisk roślinnych utworzono rezerwat przyrody: („Sterczów Ścianka”, „Wały”, „Biała Góra”, „Złota Góra”, „Kępie”, „Dąbie”, „Opalonki”).

MATERIAŁY I METODY

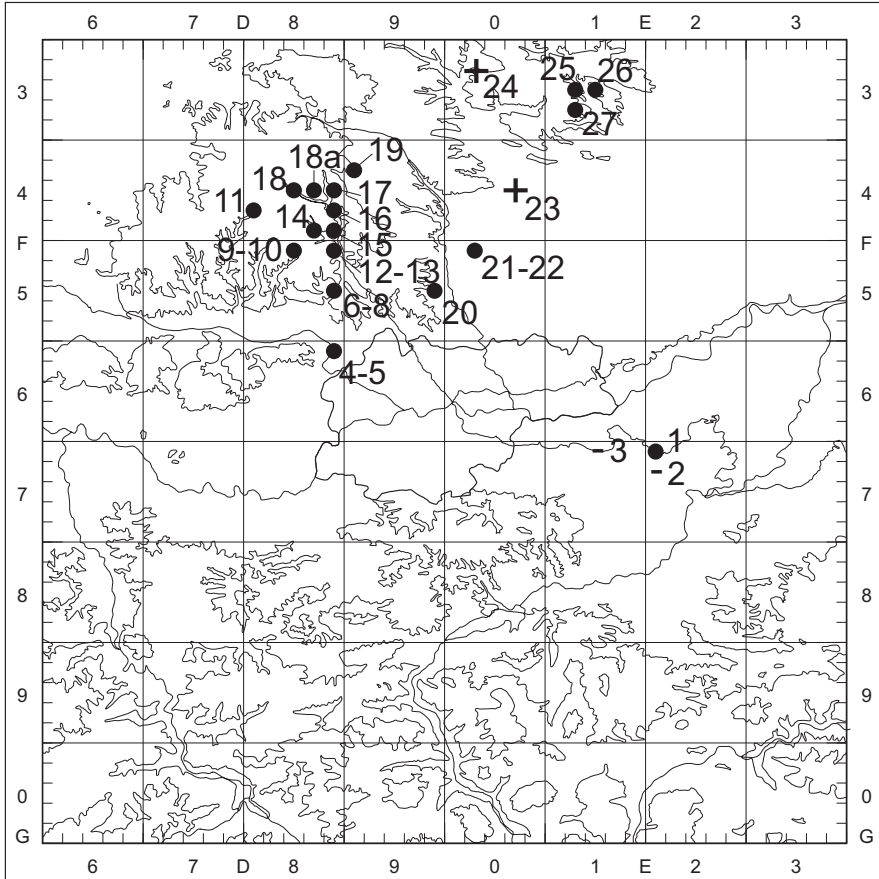
Podstawą badań chorologicznych i populacyjnych są informacje zawarte w bazie ATPOL (Tab. 1) dotyczące terenu obejmującego dawne województwo krakowskie, poszerzone do granic kartogramu o boku 80 km (ZAJĄC i in. 2006, Ryc. 2). Mapa nie obejmuje północnej części Wyżyny Małopolskiej. Dla tego obszaru podano jedynie stanowiska (Tab. 1), bez weryfikacji terenowej.

Do określenia struktury morfologicznej populacji wykorzystano cechy jakościowe *Aconitum moldavicum*. Główną cechą braną pod uwagę było posiadanie lub brak owłosienia słupków. Wyróżniono trzy

Tabela 1. Stanowiska *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej i w okolicy Krakowa według bazy ATPOL (ZAJĄC i in. 2006). Na mapie (Ryc. 2) znajdują się stanowiska 1–27. Niektóre nazwy stanowisk dotyczą tej samej lokalizacji: nr 4–5, 6–8, 9–10, 12–13, 21–22; * – stanowiska spoza regionalnej mapy ATPOL

Table 1. The localities of *Aconitum moldavicum* on the Małopolska Upland and in Cracow's surroundings according to the ATPOL (Distribution Atlas of Vascular Plants in Poland) database (ZAJĄC *et al.* 2006). On the map (Fig. 2) the localities 1–27 are given. Some names concern the same locality: nos. 4–5, 6–8, 9–10, 12–13, 21–22; * – the localities outside of the regional ATPOL map

Nr stanowiska No. of locality	Stanowisko – Locality	Autor – Author	Rok – Year
1	Szarów – Puszcza Niepołomska	E. Dubiel	1994
2	Szarów – Puszcza Niepołomska	M. Wayda	1994
3	Staniątki – na E od Krakowa	K. Karczmarz	1977
4	Zabierzów – Skała Kmity	E. Dubiel	1996
5	Zabierzów – Skała Kmity	A. Kozłowska	1926
6	Biały Kościół – 0,5 na NW od pastwiska	K. Towpasz	1992
7	Dol. Kluczwoły – droga do Białego Kościoła	K. Towpasz	1995
8	Wielka Wieś – przysiółek Pradła	A. Zajac & M. Zajac	1993
9	Dolina Będkowska – skała „Wielka”	W. Bartoszek	1997
10	Jerzmanowice – Zawyrzał	M. Kosiński	1992
11	Przegonia – Rozgożowa Skała	S. Gawroński	1997
12	Ojców – Złota Góra	S. Michalik	1978
13	Ojców – stawy	S. Michalik	1978
14	Dolina Sąspowska	S. Michalik	1978
15	Prądnik Czajowski	S. Michalik	1978
16	Ojców – Młynik	S. Michalik	1978
17	Ojców – Słoneczna Góra	S. Michalik	1978
18	Pieskowa Skała	J. Trela	1925
18	Pieskowa Skała	A. Medwecka-Kornaś	1952
18	Pieskowa Skała	S. Michalik	1978
18	Pieskowa Skała	S. Michalik	1978
18a	Pieskowa Skała – Podzamcze	S. Gawroński	1998
19	Tarnawa	S. Gawroński	1998
20	Michałowice – Mały Kraków	S. Gawroński	1999
21	Zalesie	K. Towpasz	1995
22	Firlejów	S. Gawroński	2003
23	Słomniki	M. Środoniowa	1936
24	Miechów	M. Wróblówna	1935
25	Klonów – Zagaje Zarogowskie	K. Towpasz	2002
26	Klonów – okolice	K. Zarzycki	1958
27	Rezerwat „Sterczów Ścianka”	M. Stachurski	1984
28	Cisie*	J. Szwagrzyk	1987
29	Tunel*	A. Medwecka – Kornaś	1952
29	Tunel*	K. Kostrakiewicz	1956
29	Tunel *	Z. Szela	1977
30	Tunel – Góra Piaskowiec*	B. Pawłowski	1936
31	Podleśna Wola*	E. Bróz & A. Przemyski	1989
32	Las Kłęczowski*	J. Drobnik	2004
33	Książ Wielki*	E. Bróz & A. Przemyski	1989



Ryc. 2. Uaktualniona mapa ATPOL rozmieszczenia *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej i w okolicy Krakowa (ZAJĄC i in. 2006). Nazwy stanowisk według ich numeracji zamieszczonej w tabeli 1. + – gatunek wymarły na stanowisku, – – stanowisko błędnie podane

Fig. 2. A revised ATPOL map of the distribution of *Aconitum moldavicum* on the Małopolska Upland and in Cracow's surroundings (ZAJĄC *et al.* 2006). The names of localities according to their number in Table 1. + – species extinct at locality, – – incorrect locality

typy owłosienia słupków. Pierwszy – słupki nagie, drugi – owłosione dookoła, trzeci – owłosione na grzbiecie i/lub na szwie wewnętrznym. Pierwszy typ charakteryzuje jest *Aconitum m.* subsp. *moldavicum*, drugi *Aconitum m.* subsp. *hosteanum*. Trzeci typ to przypuszczalna forma mieszańcowa *A. moldavicum* subsp. *hosteanum* × subsp. *moldavicum* (MITKA 2003; KOZIOŁ 2008).

Skład taksonomiczny populacji ustalony został podczas badań terenowych przeprowadzonych w latach 2006–2008 na losowo dobranych okazach. Sprawdzone pod względem morfologicznym losowo dobraną próbę osobników proporcjonalną do wielkości populacji (9–197 okazów). Zlokalizowane populacje poddano ocenie liczebności (13 stanowisk) i stopnia zagrożenia (16 stanowisk). Na każdym stanowisku wykonano zdjęcie fitosocjologiczne i ustalono zespół roślinny.

Wyróżniono 4 kategorie zagrożenia populacji według następujących kryteriów: brak zagrożenia – populacja bez śladów bezpośredniej działalności człowieka w otoczeniu; zagrożenie niewielkie – ślady działalności człowieka w otoczeniu nie zagrażające bezpośrednio populacji; zagrożenie umiarkowane – populacja poza obszarem chronionym, widoczne ślady działalności człowieka w otoczeniu, np. wyrzucone

śmieci w lesie; zagrożenie duże – populacja poza obszarem chronionym, ślady wycinki drzew w pobliżu populacji lub widoczne uszkodzenia mechaniczne liści i kwiatów spowodowane bezpośrednim oddziaływaniem człowieka.

Na uaktualnionej mapie ATPOL (Ryc. 2) przedstawiono rozmieszczenie *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej i obszarze przyległym. Każdemu punktowi (stanowisku) przypisano numer kolejny ustalony na podstawie bazy ATPOL (Tab. 1). Tym samym stanowiskom ustalonym na podstawie ATPOL, lecz różnego autorstwa, przypisano ten sam numer kolejny.

WYNIKI

Rozmieszczenie geograficzne

Podczas badań terenowych ustalono, że stanowiska nr 2 i 3 w rejonie Puszczy Niepołomickiej zostały błędnie zlokalizowane (Tab. 1, Ryc. 2). Dotyczą one zapewne stanowiska *Aconitum moldavicum* w Szarowie (nr 1), którego istnienie zostało potwierdzone. Nie znaleziono, mimo poszukiwań, stanowisk gatunku w Słomnikach (nr 23) i Miechowie (nr 24), gdzie nie istnieją obecnie nawet jego potencjalne siedliska. Stanowiska te uznano za historyczne (Ryc. 1, 2).

Struktura morfologiczno-taksonomiczna populacji

Analiza 652 okazów pochodzących z 13 stanowisk *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej wykazała brak „czystych” populacji (składających się z jednego podgatunku, por. Tab. 2). W Klonowie, jednym z najbardziej na północ wysuniętych stanowisk na badanym terenie, nie odnotowano występowania *Aconitum m.* subsp. *hosteanum*. Największy udział na badanym obszarze posiadają formy mieszańcowe. Ich udział w poszczególnych populacjach wynosi od 17 do 80, średnio 67 procent. Tojad mołdawski w postaci typowej i tojad Hosta występują mniej więcej w równym udziale: subsp. *moldavicum* w 19 i subsp. *hosteanum* w 14 procentach całości próby.

Liczebność populacji i ich zagrożenie

Rozmieszczenie tojadu mołdawskiego posiada wybitnie charakter wyspowy. Spowodowane jest to zarówno biologią gatunku, jak i dostępnością siedlisk leśnych w krajobrazie rolniczym. Populacje z reguły są liczebne i wynoszą od kilkuset do ponad dwu tysięcy osobników (Tab. 3). Najliczniejsze z nich znajdują się w podkrakowskich dolinkach: Kłuczwoły i Będkowskiej, a także w Ojcowskim Parku Narodowym. Jedynie w Klonowie (nr 25) i Tarnawie (nr 19) liczebność gatunku wynosi kilkadziesiąt okazów. Paradoksalnie, tam gdzie liczebność gatunku jest największa, tam też kategoria zagrożenia została oceniona jako „duża”. Dotyczy to dwóch wymienionych podkrakowskich dolinek, w których natężenie ruchu turystycznego i wspinaczkowego, zwłaszcza w okresie weekendów, jest duże, a oprócz tego obserwowana jest tu wycinka drzew. Umiarkowane zagrożenie dwóch populacji w Klonowie, wynikające z działalności człowieka (wysypywanie śmieci w lesie), w połączeniu z niewielką liczebnością populacji, stwarza niekorzystną sytuację.

Tabela 2. Struktura taksonomiczna populacji *Aconitum moldavicum* na poszczególnych stanowiskach (por. Ryc. 2). Podano liczbę taksonów (w nawiasach ich procent). W trzech stanowiskach (19–20, 27) brak danych ilościowych (b.d.); określono tu tylko występowanie (+) lub brak (-) taksonu. Numer stanowiska odpowiada numeracji bazy ATPOL (Tabela 1)

Table 2. Taxonomic structure of populations of *Aconitum moldavicum* in the particular localities (see Fig. 2). The number and percent (in parentheses) of taxa are given. In three localities (19–20, 27) no quantitative data were available (b.d.); here only the occurrence (+) and lack (-) of the taxon is shown. The number of locality corresponds to the enumeration in the ATPOL database (Table 1)

Stanowisko – Locality	Nr stanowiska No. of locality	<i>A. moldavicum</i>	<i>A. hosteanum</i>	Mieszańce Hybrids	Razem Total
Szarów	1	7 (17)	17 (40)	18 (43)	42 (100)
Zabierzów – Skała Kmity	4	2 (3)	30 (37)	49 (60)	81 (100)
Dolina Kluczwoły	7	20 (25)	4 (5)	56 (70)	80 (100)
Dolina Będkowska – Skała „Wielka”	9	24 (12)	16 (8)	157(80)	197(100)
Przeginia – Rozgożowa Skała	11	19 (28)	1 (1)	48 (71)	68 (100)
Ojców – Złota Góra	12	9 (45)	2 (10)	9 (45)	20 (100)
Ojców – stawy	13	15 (83)	0 (0)	3 (17)	18 (100)
Ojców – Młynik	16	4 (13)	2 (7)	24 (80)	30 (100)
Ojców – Słoneczna Góra	17	2 (8)	7 (28)	16 (64)	25 (100)
Pieskowa Skała	18	1 (5)	7 (35)	12 (60)	20 (100)
Tarnawa	19	–	–	+	b.d.
Michałowice	20	–	+	+	b.d.
Zalesie	21	6 (15)	9 (21)	27 (64)	42 (100)
Klonów – Zagaje Zarogowskie	25	3 (33)	0 (0)	6 (66)	9 (100)
Klonów – okolice	26	10 (50)	0 (0)	10 (50)	20 (100)
Rez. „Sterczów Ścianka”	27	–	+	+	b.d.
razem – total	–	122 (19)	95 (14)	435 (67)	652 (100)

Tabela 3. Oszacowana liczebność i zagrożenie populacji *Aconitum moldavicum* na poszczególnych stanowiskach (por. Tabela 1 i Ryc. 2). Użyte skróty zbiorowisk roślinnych: *C.e.-A.* – *Circaeo elongate-Alnetum*, *T.-C.* – *Tilio-Carpinetum*, zdeg. – zdegradowane

Table 3. Estimated abundance and threat to the populations of *Aconitum moldavicum* in the particular localities (see Table 1 and Fig. 2). Abbreviations of plant communities: *C.e.-A.* – *Circaeo elongate-Alnetum*, *T.-C.* – *Tilio-Carpinetum*, zdeg. – degraded

Stanowisko Locality	Nr No.	Data Date	Zbior. rośl. Plant comm.	Status ochronny Protection status	Liczebność (kwitnące) Abundance (flowering)	Zagrożenie Threat	Przyczyna zagrożenia Source of threat
Szarów	1	28.07 2006	<i>C.e.-A.</i>	brak lack	>500 (~200)	brak lack	–
Zabierzów – Skała Kmity	4	15.07 2006	<i>T.-C.</i>	rezerwat przyrody nature reserve	~650 (~400)	brak lack	–
Dolina Kluczwoły	7	14.07 2006	<i>T.-C.</i>	park krajobrazowy landscape park	>2000 (~800)	duże large	gospodarka leśna silviculture

Tabela 3. Kontynuacja – **Table 3.** Continued

Stanowisko Locality	Nr No.	Data Date	Zbiór. roślin Plant comm.	Status ochronny Protection status	Liczebność (kwitnące) Abundance (flowering)	Zagrożenie Threat	Przyczyna zagrożenia Source of threat
Dolina Będkowska Skała „Wielka”	9	23.07 2006	<i>T.-C.</i>	park krajobrazowy landscape park	~800 (~450)	umiarkowane – duże moderate – large	ruch turystyczny gospodarka leśna tourism, silviculture
Przeginia – Rozgożowa Skała	11	17.07. 2006	zdeg. <i>T.-C.</i>	brak lack	~250 (82)	niewielkie small	wpływ człowieka human impact
Ojców – Złota Góra	12	2.07. 2007	<i>T.-C.</i>	park narodowy national park	~160 (~60)	niewielkie small	ruch turystyczny tourism
Ojców – stawy	13	18.07. 2006	<i>T.-C.</i>	park narodowy national park	~270 (~170)	niewielkie small	ruch turystyczny tourism
Ojców – Młynik	16	18.07. 2006	<i>T.-C.</i>	park narodowy national park	>1500 (>500)	brak lack	–
Ojców – Słoneczna Góra	17	2.07. 2007	<i>T.-C.</i>	park narodowy national park	~150 (~100)	brak lack	–
Pieskowa Skała	18	2.07. 2007	<i>T.-C.</i>	park narodowy national park	~100 (47)	niewielkie small	ruch turystyczny tourism
Tarnawa	19	24.06. 2008	<i>T.-C.</i>	brak lack	31 (4)	duże large	gospodarka leśna silviculture
Michałowice	20	24.06. 2008	<i>T.-C.</i>	brak lack	~1000 (~200)	duże large	gospodarka leśna silviculture
Zalesie	21	21.07 2006	zdeg. <i>T.-C.</i>	brak lack	~320 (~250)	Brak lack	–
Klonów – Zagaje Zarogowskie	25	22.07. 2006	<i>T.-C.</i>	brak lack	57 (47)	umiarkowane moderate	wpływ człowieka human impact
Klonów	26	22.07. 2006	<i>T.-C.</i>	brak lack	130 (87)	umiarkowane moderate	wpływ człowieka human impact
Rezerwat „Ster- czów Ścianka”	27	24.06. 2008	<i>T.-C.</i>	rezerwat przyrody nature reserve	~150 (~30)	brak lack	–

Na pozostałych stanowiskach znajdujących się poza Ojcowskim Parkiem Narodowym, największe zagrożenie stwarza potencjalna wycinka drzew w sąsiedztwie populacji tojadu.

DYSKUSJA

Taksonomia i biogeografia historyczna

Podgatunki *Aconitum moldavicum* są mało zróżnicowane pod względem morfologicznym, a jedyną cechą diagnostyczną jest owłosienie słupka (ZIELIŃSKA 2003). Oryginalny materiał Schura (autora nazwy „*hosteanum*”) w zbiorach zielnika Uniwersytetu Lwowskiego (LW) przekonuje, że intencją autora było uwzględnienie tej właśnie cechy (Mitka, dane niepubl.). Krytyczne badania nad rozmieszczeniem tojadu mołdawskiego wykazały, że

subsp. *hosteanum* posiada centrum występowania na Podolu i w Karpatach Wschodnich (Czarnohora, Góry Marmaroskie, Czywczyńskie, Bieszczady Zachodnie), natomiast w słowackiej części Karpat Zachodnich występuje prawie wyłącznie podgatunek typowy subsp. *moldavicum* (SKALICKÝ 1990); na pozostałym obszarze Karpat występują obydwie podgatunki (MITKA 2008).

Obszar Wyżyny Małopolskiej jest zasiedlony przez obydwie podgatunki, a forma mieszańcowa jest najczęstsza (KOZIOŁ 2008; MITKA 2008). Ponieważ *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej jest gatunkiem leśnym, prawdopodobnie jego historia zasięgu na północnym przedpolu Karpat związana była z odbudową leśnej szaty roślinnej w ramach cyklu glacialno-interglacialnego (IVERSEN 1954; TOBOLSKI 1976).

Zasadniczą kwestią jest, czy niektóre leśne gatunki, w tym tojadę związane z obszarem wyżynno-niżowym (*Aconitum moldavicum*, a także *A. lasiocarpum* i *A. variegatum*; zagadnienie to nie dotyczy wysokogórskiego *A. firmum*, który najprawdopodobniej poszerzył wówczas swój zasięg, por. MITKA i in. 2007), przetrwały na północnym przedpolu Karpat ostatnie zlodowacenie. Inaczej ujmując, jest to zagadnienie istnienia „północnych” refugium roślinności leśnej (STEWART & LISTER 2001; PROVAN & BENNETT 2008). Określenie „północne” dotyczy potencjalnych, lecz nie rozpoznanych, ostoi roślinności leśnej w Europie Środkowej.

W ostatnich latach obserwuje się zmianę poglądów na to zagadnienie. Tradycyjne pojęcie „południowych” refugium leśnych (*long-term* lub *full-glacial refugia*), tj. związanych z półwyspami: Bałkańskim, Apenińskim i Iberyjskim, dotyczy ciągłego, począwszy przynajmniej od interglacjału eemskiego, zapisu palinologicznego ciepłolubnych drzew liściastych (np. *Carpinus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Quercus*, np. HUNTLEY & BIRKS 1983; BENNETT i in. 1991; TZE-DAKIS i in. 2002). Z tych południowych ostoi, wraz z ustępowaniem lodowca, następowała przypuszczalna, szybka ekspansja na północ lub zachód gatunków leśnych, której towarzyszyły określone zjawiska populacyjno-genetyczne (np. HEWITT 1996; WIDMER & LEXER 2001). Wpłynęły one przypuszczalnie na obecną strukturę genetyczną populacji niektórych gatunków leśnych (COMES & KADEREIT 1998; BENNETT 2004; WILLIS & NIKLAS 2004).

Obecnie coraz częściej zwraca się uwagę na możliwość istnienia „północnych” refugium drzew liściastych, roślin zielnych i zwierząt, na podstawie kryteriów biogeograficzno-paleoekologicznych (WILLIS & VAN ANDEL 2004; BHAGWAT & WILLIS 2008). Na to zagadnienie zwracał już wcześniej uwagę STARKEL (1988), który w krajobrazie periglacialnym ostatniego zlodowacenia wymienia mozaikę geokompleksów: inwersyjne dna dolin, wilgotne – lessowe i suche – piaszczyste płaskowyże, ciepłe i zimne stoki, wietrzne grzbiety i osłonięte kotliny śródgórskie. Część z nich tworzyła lokalne mikrosiedliska, w których mogły przetrwać ostatnie zlodowacenie, obok drzew i krzewów (*Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix* oraz *Fagus*, por. MAGRI i in. 2006), także niektóre gatunki roślin zielnych (KING & FERRIS 1998; WILLIS i in. 2000; GRIVET & PETIT 2002; PALMÉ i in. 2003; PETIT i in. 2003).

Zagadnieniem nie związanym bezpośrednio z omawianym tematem jest struktura zbiorowisk roślinnych, w skład których gatunki te w tym okresie wchodziły. Według koncepcji WILLIS i in. (2000), w zimnym, periglacialnym klimacie istniały mikrośrodowiskowe „oazy” umożliwiające przetrwanie mezofilnej flory i fauny. Tworzyły się one w specyficznych

warunkach orograficznych i siedliskowych na południowych stokach, gdzie przeważające wówczas zbiorowisko leśne być może przypominało współczesne południowe krańce borealnej tajgi z udziałem *Pinus sylvestris*, *P. cembra*, *Picea* sp., *Betula* sp., *Juniperus* sp., *Salix* sp. i *Larix*. Według autorów krytyki tego poglądu (CARCAILLET & VERNET 2000) glacialna roślinność miała bez wątpienia charakter mozaikowy, lecz bez holocenijskich odpowiedników i w swoim charakterze bardziej nawiązywała do górskich i subalpejskich lasów Europy środkowej i południowej ze względu na obecność *Abies*.

Periglacialnym geokompleksom towarzyszyła zatem mozaika różnych typów roślinności: tundry, stepo-tundry, zróżnicowanej pod względem gatunkowym tundry parkowej z enklawami roślin drzewiastych i zimnego stepu (MADEYSKA 1995), porastających obszary deflacyjne i lessowe (LINDNER & MARKS 1995). Przykładowo, KALINOVYCH i SZCZEPANEK (2005) w profilu w Łukawcu położonym w Rynnie Podkarpackiej między Rzeszowem a Łańcutem stwierdzili bogatą w gatunki roślin zielnych florę, datowaną na 38500–30880 lat B.P. Według autorów opracowania na tym obszarze, w środkowej części ostatniego pleniglacjału, istniały zbiorowiska roślinne w typie kwietnego, zimnego stepu z udziałem gatunków arktycznych i alpejskich (np. *Betula nana* i *Dryas octopetala*). Badania geomorfologiczne (KRYSOVSKA-IWASZKIEWICZ & WÓJCIK 1990) przeprowadzone w Jedliczach w Dołach Jasielsko-Sanockich wykazały, że w tym samym czasie (36700 ± 2100 lat B.P.) na przedpolu Karpat istniały również torfowiska z udziałem *Picea abies*. U schyłku plejstocenu, prawdopodobnie w interstadiale Allerød (11800–10700 lat BP – por. MAMAKOWA & LATAŁOWA 2003), w dolinie Wisły w okolicach Tarnobrzegu (Piaseczno) w profilu tarasu nadzalewowego Wisły stwierdzono występowanie makroszczałków roślin, które najprawdopodobniej tworzyły luźne kępy drzew i zarośla (*Betula nana*, *B. pubescens*, *Larix*, *Padus avium*, *Pinus cembra*, *P. sylvestris*, *Rubus*, *Salix* – KRAUSS i in. 1965). Zarośla wierzbowe *Salix* sp. były rozpowszechnione w późnym glacialu w całej Kotlinie Sandomierskiej i przyległych obszarach (MAMAKOWA 1962), a kępowe zadrzewienia z udziałem topoli/osiki *Populus* sp., *Sorbus* cf. *aucuparia* i być może *Alnus viridis*, występowały również w pleniglacialu środkowo-wschodniej Polski (GRANOSZEWSKI 2003). Przedstawione tu fragmentarycznie wyniki badań paleobotanicznych, których podsumowanie można znaleźć w opracowaniu MAMAKOWEJ i LATAŁOWEJ (2003), wskazują na istnienie podczas ostatniego zlodowacenia względnie bogatej szaty roślinnej na północnym przedpolu Karpat, w tym udziału zbiorowisk drzewiastych i zarośli, które przybierały postać „oaz” leśnych rozrzuconych wśród roślinności o charakterze subarktycznym i subalpejskim.

Zatem przetrwanie ostatniego zlodowacenia przez niektóre gatunki drzew liściastych i roślin zielnych runa leśnego na północnym przepolu Karpat jest prawdopodobne, natomiast w obszarze Karpat Zachodnich – w nie zlodowaconych obszarach ostojowych, np. w Pieninach czy na południowych stokach Karpat na terenie Słowacji – wysoce prawdopodobne (ŚRODOŃ 1982). Roślinność interglacjału eemskiego w tym obszarze (Ganowce, ok. 35 km S od Pienin), była reprezentowana przez postać lasu liściastego z *Quercus* sp., *Carpinus* i innymi gatunkami drzew i *Corylus avellana*, z udziałem *Picea* (KNEBLOVÁ 1958, 1960), natomiast w samych Pieninach z końcem wczesnego Vistulianu (interstadiał Brörup, ok. 60 tys. lat temu) istniał las z udziałem grabu *Carpinus betulus* (MAMAKOWA i in. 1975). Ten niewielki, lecz wyjątkowy pod względem budowy geologicznej i zróżnicowanego

mikroklimatu obszar Karpat Zachodnich zwraca szczególną uwagę. Tutaj mogły przetrwać, przynajmniej ostatnie zlodowacenie, mniej wymagające termicznie gatunki runa leśnego, tym samym zyskując status reliktywów interglacjalnych. Jednym z nich wydaje się tojad mołdawski.

Zgodnie z hipotezą „północnych” refugium, wraz z postępującym ociepleniem nastąpiła szybka, ze względu na niewielką odległość, odbudowa zasięgów niektórych (oligotermicznych) gatunków leśnych, w tym tojadu mołdawskiego, z ostoi zachodniokarpackich na przyległy obszar Małopolski, jeszcze przed rozwojem zbiorowiska leśnego z udziałem grabu (kwestia ta omówiona jest poniżej). Hipoteza ta pozostaje w zgodzie z wnioskiem SZAFERA (1930), który obecność *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej wiąże ze schyłkiem ostatniego zlodowacenia i okresem preborealnym. W tym ujęciu nieprzerwane występowanie gatunku w Karpatach Zachodnich (i być może na ich północnym przedpolu) można datować przynajmniej od ostatniego, eemskiego interglacjalu. Badania palinologiczne dowodzą, że gatunki z rodzaju *Aconitum* były reprezentowane w niżowej szacie roślinnej tego okresu (NIKLEWSKI 1968; GRANOSZEWSKI 2003).

Druga możliwość, tym razem długodystansowej migracji tojadu mołdawskiego, wiąże się z przybyciem na obszar Małopolski *Carpinus betulus* (z którym obecnie związane jest tu występowanie gatunku), z refugium wschodniokarpacko-podolskiego. Na podstawie analizy map izopolowych można wnioskować, że utworzył on tutaj zbiorowisko o charakterze leśnym dopiero od ok. 4000 lat BP, tj. w młodszej części holocenu. Jest to data przyjęta na podstawie względnie obfitego pojawu na tym obszarze pyłku tego gatunku (RALSKA-JASIEWICZOWA i in. 2004).

Równoczesne przybycie tojadu Hosta z Karpat Wschodnich wraz z wiatrosiewnym drzewem wydaje się mało prawdopodobne. Jeśli przyjąć graniczną datę ustąpienia lodowca na 10500 lat B.P., wówczas z danych izopolowych wynika, że migracja graba, prowadząca do pełnego odbudowania zasięgu, z refugium wschodniokarpacko-podolskiego na obszar Wyżyny Małopolskiej trwała ok. 7 tysięcy lat (z uwzględnieniem poprawki kalibracyjnej, por. WALANUS & NALEPKA 2004) na odległość około 400 km, tj. w tempie ok. 57 m/rok. Tak oszacowane tempo holocenijskiej migracji *Carpinus betulus* jest porównywalne z tempem stwierdzonym u innych rodzajów drzew wiatrosiewnych: *Acer negundo* – 40, *Betula* – 65–85, *Fraxinus* – 40–70 m/rok (CAIN i in. 1998).

Powstaje zatem pytanie, czy tojad mołdawski, który nie posiada żadnych przystosowań umożliwiających szybką migrację, mógł dotrzymać kroku gatunkowi wiatrosiewnemu. Przepuszczalne tempo migracji tojadu powinno być raczej bliższe wartościom typowym dla gatunków zielnych runa leśnego. CAIN i in. (1998) szacują maksymalne tempo migracji, tj. z uwzględnieniem zdarzeń losowych, myrmekochorycznego *Asarum canadense* na 35 m/rok. Jeśli przyjąć tę wartość za zbliżoną dla tojadu mołdawskiego, wówczas oszacowana odległość migracji gatunku na obszar Wyżyny Małopolskiej w czasie 7 tys. lat wynosi ok. 250 km. Odległość ta obejmuje zarówno obszar południowej części Karpat Zachodnich, łącznie z Górami Bukowymi (Bükk), jak i wschodniej części Beskidu Niskiego. Jedynie badania fylogeograficzne z zastosowaniem markerów molekularnych są w stanie wyjaśnić bardziej szczegółowo zagadnienie powstania zasięgu tojadu mołdawskiego na Wyżynie Małopolskiej.

Siedlisko

Rozmieszczenie *Aconitum moldavicum* na Wyżynie Małopolskiej związane jest ze specyficznym siedliskiem przypominającym pod względem klimatu i rzeźby obszar górski. ZAJĄC (1996) podaje, że gatunki górskie schodzące na niż zasiedlają wręcz te same lub bardzo zbliżone do górskich typy siedlisk. Konkluzję tę potwierdza fakt, iż największa liczba populacji tojadu mołdawskiego znajduje się na Płaskowyżu Ojcowskim, dla którego charakterystyczne są głębokie, skaliste doliny i parowy. Badania wykazały, że *A. moldavicum* preferuje słabiej nasłonecznione zbocza o ekspozycji NW, N, NE i W. W większości stanowisk osobniki rosły w pobliżu skałek wapiennych, pozostałe, z wyjątkiem Puszczy Niepołomickiej, rosły na podłożu wapiennym. Potwierdza to konkluzję MOTYKI (1956), że gatunek ten jest wyraźnie przywiązany do gleb wapiennych z lokalnym podsiękiem wody, chociaż – rzadko – może być też spotkany na podłożu piaskowcowym. Uwaga ta dotyczy występowania *A. moldavicum* w Beskidzie Niskim, gdzie znajdują się stosunkowo bogate w wapień piaskowce senońsko-paleoceanicznej warstwy inoceramowej (ŚLĄCZKA 2003).

Istotnym czynnikiem jest również wilgotność podłoża; często populacje znajdowano w bezpośrednim sąsiedztwie potoków. Kilka populacji rosło u podnóża zboczy, gdzie spływ powierzchniowy zapewnia stałe uwilgotnienie gleby.

Zagrożenia gatunku

W przypadku *Aconitum moldavicum* zagrożenie najczęściej nie jest bezpośrednie, lecz pośrednie poprzez oddziaływanie człowieka na siedlisko. Populacje znajdujące się na Wyżynie Małopolskiej liczą przeważnie ponad 100, a niektóre nawet ponad 2 tysiące osobników, lecz zajmują z reguły niewielki obszar. Większość zbadanych stanowisk znajduje się w obszarach chronionych. Dotyczy to Ojcowskiego Parku Narodowego, rezerwatów „Skała Kmity” i „Sterczów Scianka”, a także Parku Krajobrazowego „Dolinki Krakowskie”.

Najbardziej zagrożona populacja znajduje się w Parku Krajobrazowym „Dolinki Krakowskie”. Obszar ten jest silnie penetrowany przez turystów; w Dolinie Będkowskiej, gdzie zlokalizowana jest duża populacja tojadów (skała „Wielka”), znajduje się wspinaczkowe centrum treningowe. Poważnym zagrożeniem dla rosnących tam roślin są spadające odłamki skalne. Obszar ten, ze względu na dostępność i niewielką odległość od Krakowa, oblegany jest przez tłumy turystów. Obserwowane jest wydeptywanie ścieżek, ubijanie zboczy i zaśmiecanie terenu. Innym, istotnym zagrożeniem jest często obserwowana wycinka drzew. Tojad mołdawski preferuje miejsca zacienione i wilgotne, z tego powodu wycięcie nawet jednego drzewa prowadzi do zmiany warunków siedliskowych i zagrożenia gatunku na stanowisku. Wydaje się celowe umieszczenie tablic informacyjnych w miejscu występowania tojadu mołdawskiego w Dolinkach Krakowskich.

Często, niestety, obserwowanym zjawiskiem poza obszarami chronionymi było wywożenie śmieci do lasu w sąsiedztwie populacji tojadu mołdawskiego. Działanie to można określić jako pośrednie, niekorzystne oddziaływanie na siedlisko gatunku.

Istotny wpływ na stan populacji, co zaobserwowano podczas badań, ma sąsiedztwo uczęszczanych dróg. Osobniki rosnące blisko drogi często posiadają liczne uszkodzenia liści i kwiatów. Dotyczy to także populacji znajdujących się w Ojcowskim Parku Narodowym.

W sąsiedztwie dróg jest większe zapylenie, co się odbija na kondycji roślin. Ma to szczególne znaczenie dla funkcjonowania aparatów szparkowych oraz niektórych „urządzeń” mechanicznych w kwiatach. W szczególności u roślin o kwiatach grzbiecistych, wskutek działania kurzu i pyłu, dochodzi do zlepiania pręcików. Powoduje to, że owady zapylające kwiaty nie mogą się dostać do miodników ukrytych wewnątrz kwiatu i rabują nektar przegrzając ich osłonę (SZAFER 1969). Powoduje to zmniejszenie produkcji nasion (UTELLI & ROY 2000). Dodatkowym zagrożeniem jest dostępność okazów roślin dla turystów.

Aconitum moldavicum jest dość szeroko rozprzestrzeniony na Wyżynie Małopolskiej. Jego występowanie jednak jest związane z ściśle określonym siedliskiem. Na ogół zajmuje niewielkie areale w obszarach leśnych, w których niewielka ingerencja człowieka może bezpowrotnie doprowadzić do zagłady populacji. Zagrożenie to nie dotyczy obszarów ściśle chronionych: rezerwatów przyrody i Ojcowskiego Parku Narodowego. Na pozostałych stanowiskach, należących najczęściej do Lasów Państwowych, nastawionych na pozysk drewna, populacje gatunku mogą być w każdej chwili zagrożone. Zatem pilnym zadaniem jest ochrona siedlisk gatunku; BRÓZ i PRZEMYSKI (1986) sugerują, słusznie, objęcie ich ochroną rezerwatową. Utrzymanie rezerwatów leśnych jest proste, gdyż nie wymaga zabiegów ochrony czynnej, jak w przypadku rezerwatów roślinności kserotermicznej.

PODSUMOWANIE I WNIOSKI

(1) Analiza morfologiczna okazów *Aconitum moldavicum* pochodzących z 13 stanowisk na Wyżynie Małopolskiej wykazała istnienie na tym obszarze populacji składających się z *Aconitum m. subsp. moldavicum*, *A. m. subsp. hosteanum* oraz formy mieszańcowej *Aconitum m. subsp. moldavicum* × *subsp. hosteanum*.

(2) Współczesny zasięg podgatunków na Wyżynie Małopolskiej jest prawdopodobnie wynikiem mającej miejsce u schyłku epoki lodowej rekolonizacji z hipotetycznych zachodniokarpackich „północnych kryptorefugiów”, np. z obszaru Pienin lub innych, blisko położonych pasm górskich na Słowacji. Nie jest wykluczone przetrwanie przez gatunek ostatniej epoki lodowej w kryptorefugiach na północnym przedpolu Karpat, zważywszy na jego tolerancję na niekorzystne warunki termiczne.

(3) Głównym zagrożeniem dla rosnących populacji jest ich występowanie na bardzo małych arealach, przez co nawet niewielka ingerencja człowieka może doprowadzić do zmiany siedliska i zagłady populacji. Celowe wydaje się umieszczenie tablic informacyjnych w miejscach występowania gatunku o dużym nasileniu ruchu turystycznego. Należy również rozważyć możliwość ochrony rezerwatowej na terenach leśnych.

Podziękowania. Autorzy składają podziękowania Marii i Adamowi Zającom (Pracownia Chorologii Komputerowej Instytutu Botaniki UJ) za udostępnienie bazy ATPOL. Waławowi Bartoszkowi, Eugeniuszowi Dubielowi, Stefanowi Gawrońskiemu i Krystynie Towpasz (Instytut Botaniki UJ) za informacje dotyczące stanowisk *Aconitum moldavicum*. Dorocie Nalepce (Instytut Botaniki PAN), Kazimierzowi Szczepankowi, Adamowi Zającowi i Bogdanowi Zemankowi (Instytut Botaniki UJ) za krytyczne uwagi nad tekstem maszynopisu. Kazimierzowi Szczepankowi i Dorocie Nalepce za dyskusję nad glacialną szatą roślinną Karpat i obszarów przyległych. Praca finansowana z grantu Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego nr 2 P04G 064 30.

LITERATURA

- ASCHERSON P. & GRAEBNER P. 1929. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora (5)2. s. 492. Gebrüder Borntraeger Verlag, Leipzig.
- BENNETT K. D. 2004. Continuing the debate on the role of Quaternary environmental change for macroevolution. – Phil. Trans. R. Soc. London B **359**: 295–303.
- BENNETT K. D., TZEDAKIS P. C. & WILLIS K. J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. – J. Biogeogr. **18**: 103–115.
- BERDAU F. 1859. Flora Cracoviensis. Cracovia. s. viii + 448. Typis C. R. Universitatis Jagiellonicae, Cracoviae.
- BESSER W. 1809. Primitiae Florae Galiciae Austriacae utriusque. **1**. s. xvii + 399, **2**. s. viii + 423. Sumpt. Ant. Doll., Viennae.
- BHAGWAT S. A. & WILLIS K. J. 2008. Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? – J. Biogeogr. **35**(3): 464–482.
- BRÓZ E. & PRZEMYSKI A. 1986. Występowanie, zagrożenia oraz możliwości ochrony tojadów: młdawskiego *Aconitum moldavicum* i dzióbatego *A. variegatum* w Polsce. – Chronimy Przyr. Ojcz. **42**(6): 28–41.
- BRÓZ E. & PRZEMYSKI A. 1989. Nowe stanowiska rzadkich gatunków roślin naczyniowych z lasów Wyżyny Środkowo Małopolskiej. II. – Fragm. Flor. Geobot. **34**(1–2): 15–25.
- CAIN M. L., DAMMAN H. & MUIR A. 1998. Seed dispersal and Holocene migration of woodland herbs. – Ecol. Monogr. **68**(3): 325–347.
- CARCAILLET CH. & VERNET J.-L. 2000. Comments on “The full-glacial forests of Central and Southeastern Europe” by Willis *et. al.* – Quatern. Res. **55**: 385–387.
- COMES H. P. & KADEREIT J. W. 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. – Trends Pl. Sci. **3**: 423–438.
- DOSTÁL J. & ČERVENKA M. 1991. Vel’ky klúč na určovanie vyšších rastlín. **1**. s. 775. Slovenské Pedagogické Nakladel’stvo, Bratislava.
- DROBNIK J. 2004. *Aconitum moldavicum*, *Inula ensifolia* i inne rośliny naczyniowe nowe dla gminy Wolbrom (Wyżyna Krakowsko-Wieluńska). – Fragm. Flor. Geobot. Polonica **11**(1): 15–18.
- HACQUET B. 1790. Neueste physikalische-politische Reisen in der Jahren 1788 und 1789 durch Dacischen und Sarmatischen oder Nördlichen Karpathen. **1**, s. xxiv + 206. Nurnberg.
- GRANOSZEWSKI W. 2003. Late Holocene vegetation history and climatic changes at Horoszki Duże, eastern Poland: a palaeobotanical study. – Acta Palaeobot., Suppl. **4**: 3–95.
- GRINȚESCU G. 1953. *Aconitum*. – W: T. SAVULESCU (red.), Flora Republici Populare Române **2**, s. 460–511. Academiei Republicii Socialiste România, București.
- GRIVET D. & PETIT R. J. 2002. Phylogeography of the common ivy (*Hedera* sp.) in Europe: genetic differentiation through space and time. – Mol. Ecol. **11**: 1351–1362.
- HEWITT G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – Biol. J. Linn. Soc. **58**: 247–276.
- HUNTLEY B. & BIRKS H. J. B. 1983. An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0–13.000 years ago. s. xiv + 667. Cambridge University Press, Cambridge.
- IVERSEN J. 1954. The Late+Glacial flora of Denmark and its relation to climate and soil. – Danm. Geol. Unders. **2**(80): 87–119.
- KALINOVYCH N. O. & SZCZEPANEK K. 2005. Vegetation of the northern Carpathian Foreland during the last glaciation. – Zhurn. Agrobiol. Ekol. (Lviv) **2**: 83–92.

- KING R. A. & FERRIS C. 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. – *Mol. Ecol.* **7**: 1151–1161.
- KLIMASZEWSKI M. (red.) 1972. Geomorfologia Polski. Polska Południowa – góry i wyżyny. **1**. s. 383. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- KNEBLOVÁ V. 1960. The interglacial flora of Gánovce travertines in eastern Slovakia (Czechoslovakia). – *Acta Biol. Cracov. ser. Botanica* **1**(1): 1–5.
- KNEBLOVÁ V. 1960. Paleobotanický výzkum interglaciálních travertínů v Gánovcích. – *Biol. Práce* **6**(4): 3–42.
- KONDRACKI J. 1991. Typologia i regionalizacja środowiska przyrodniczego. – W: L. STARKEL (red.), Geografia Polski środowisko przyrodnicze, s. 670. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- KOZIOŁ M. 2008. Struktura morfologiczna oraz stan populacji *Aconitum moldavicum* Hacq. (*Ranunculaceae*) na Wyżynie Małopolskiej. Praca magisterska, Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
- KRAUSS A., MYCIELSKA-DOWGIAŁŁO E. & SZCZEPANEK. K. 1964. Wstępne wyniki badań nad wiekiem osadów Doliny Wisły pod Tarnobrzegiem. – *Przegl. Geologiczny* **13**(6): 275–280.
- KRYSOWSKA-IWASZKIEWICZ M. & WÓJCIK A. 1990. Wyniki badań późnoplejstocenijskich stokowych pokryw gliniastych w Jedliczach (Doły Jasielsko-Sanockie). – *Stud. Geomorph. Carpatho-Balcanica* **24**: 65–85.
- LINDNER L. & MARKS L. 1995. Zarys paleogeomorfologii obszaru Polski podczas zlodowaceń skandynawskich. – *Przegl. Geolog.* **43**(7): 591–594.
- MADEYSKA T. 1995. Roślinność Polski u schyłku części ostatniego zlodowacenia. – *Przegl. Geolog.* **43**(7): 595–599.
- MAGRI D., VENDRAMIN G. G., COMPS B., DUPANLOUP I., GEBUREK, T., GOMORY D., LATAŁOWA M., LITT T., PAULE L., ROURE J. M., TANTAU I., VAN DER KNAAP W. O., PETIT R. J. & DE BEAULIEU J. L. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. – *New Phytol.* **171**: 199–221.
- MAKOHONIENKO M. 2004. Late Holocene period of increasing human impact. – W: M. RALSKA-JASIEWICZOWA i in. (red.), Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps, s. 411–415. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- MAMAKOWA K. 1962. Roślinność Kotliny Sandomierskiej w późnym glacialu i Holocenie. – *Acta Palaeobot.* **3**(2): 3–57.
- MAMAKOWA K. & LATAŁOWA M. 2003. Czwartorzęd. – W: S. DYBOWSKA-JACHOWICZ & A. SADOWSKA (red.), *Palinologia*, s. 224–299. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- MAMAKOWA K., MOOK W. & ŚRODOŃ A. 1975. Late Pleistocene flora of Kąty (Pieniny Mts, West Carpathians). – *Acta Palaeobot.* **16**(2): 147–172.
- MICHALIK S. 1974. Wyżyna Krakowsko-Wieluńska. s. 253. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- MICHALIK S. 1979. Charakterystyka ekologiczna kserotermicznej i górskiej flory naczyniowej Ojcowskiego Parku Narodowego. – *Studia Naturae Ser. A*, **19**: 1–95.
- MITKA J. 2003. The genus *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) in Poland and adjacent countries, s. 204. The Institute of Botany of the Jagiellonian University, Kraków.
- MITKA J. 2008. *Aconitum moldavicum* Hacq. (*Ranunculaceae*) and its hybrids in the Carpathians and adjacent regions. – *Roczn. Bieszczadzkie* **16**: 233–252.
- MITKA J., SUTKOWSKA A., ILNICKI T. & JOACHIMIAK A. 2007. Reticulate evolution of high alpine *Aconitum* (*Ranunculaceae*) in the Eastern Sudetes and Western Carpathians (Central Europe). – *Acta Biol. Cracov. ser. Botanica* **49**(2): 15–26.

- MOTYKA J. 1956. O niektórych rzadszych gatunkach roślin naczyniowych w okolicach Grybowa. – De quibusdam plantis vasculares rarioribus in regione oppidi Grybów (Polonia meridionalis). – *Fragm. Flor. Geobot.* **2**(1): 3–26.
- NIKLEWSKI J. 1968. Interglacja eemski w Głównicy koło Wyszogrodu. – *Monogr. Bot.* **27**: 125–192.
- PALMÉ A. E., SEMERIKOV V. & LASCoux M. 2003. Absence of geographical structure of chloroplast DNA variation in willow, *Salix caprea* L. – *Heredity* **91**: 465–474.
- PAWŁOWSKI B. 1925. Zapiski florystyczne z okolic Krakowa, Ojcowa i Zawiercia. – *Spraw. Komis. Fizjogr. PAU* **58**(9): 47–56.
- PAWŁOWSKI B. 1956. *Flora Tatr. Rośliny naczyniowe*. **1**. s. 672. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- PETIT R. J., AGUINAGALDE I., DE BEAULIEU J.-L. i in. 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. – *Science* **300**(5625): 1563–1565.
- PROVAN J. & BENNETT K. D. 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. – *Trends Ecol. Evol.* **23**: 564–571.
- PROKUDIN YU. N. i in. (red.) 1987. Opridelitel' vysshych rastenij Ukrainy. s. 547. Naukova Dumka, Kiev.
- RALSKA-JASIEWICZOWA M. 2004. Late Holocene. – W: M. RALSKA-JASIEWICZOWA i in. (red.), Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps, s. 405–409. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- RALSKA-JASIEWICZOWA M., MIOTK-SZPIGANOWICZ G., ZACHOWICZ J., LATAŁOWA M. & NALEPKA D. 2004. *Carpinus betulus* L. – Hornbeam. – W: M. RALSKA-JASIEWICZOWA i in. (red.), Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps, s. 69–78. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- ROSTAFIŃSKI J. 1873. *Florae Polonicae Prodromus*. – *Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien* **22**: 81–208.
- ROZPORZĄDZENIE 2004. Rozporządzenie Ministra Środowiska z dn. 9 lipca 2004 w sprawie gatunków dziko występujących roślin objętych ochroną. *Dziennik Ustaw nr 168 (2004)*, poz. 1764.
- SCHUR F. 1853. *Sertum Florae Transsilvaniae*. – *Verh. u. Mitt. des sieb. Ver. für Naturwiss.* **4**: 4–5.
- STARKE L. 1988. Paleogeography of the periglacial zone in Poland during the maximum advance of the Vistulian ice sheet. – *Geogr. Polonica* **55**: 151–163.
- STEWART J. R. & LISTER A. M. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. – *Trends Ecol. Evol.* **16**: 608–613.
- SKALICKÝ V. 1990. Rod *Aconitum* na Československu. – *Zpr. Bot. Spol.* **25**(2): 1–27.
- SZAFER W. (red.) 1927. *Aconitum* L. Tojad. – W: *Flora Polska. Rośliny naczyniowe Polski i ziem ościennych*. **3**, s. 19–25. Polska Akademia Umiejętności, Kraków.
- SZAFER W. 1930. Element górski we florze niżu polskiego. s. 151. Odbitka nakładem Polskiej Akademii Umiejętności, Warszawa, Kraków, etc.
- SZAFER W. 1969. Kwiaty i zwierzęta – zarys ekologii kwiatu. s. 387. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- ŚLĄCZKA A. 2003. Budowa geologiczna. – W: A. GÓRECKI, K. KRZEMIEŃ, S. SKIBA & B. ZEMANEK (red.), *Przyroda Magurskiego Parku Narodowego. Magurski Park Narodowy*, s. 13–19. Uniwersytet Jagielloński, Krempna – Kraków.
- ŚRODOŃ A. 1982. Pieniny w historii szaty roślinnej Podhala. – W: K. ZARZYCKI (red.), *Przyroda Pienin w obliczu zmian*, s. 115–126. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- ŚWIĘS F. 1966. Rozmieszczenie *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. i *Aconitum moldavicum* Hacq. w południowej Polsce. – *Fragm. Flor. Geobot.* **12**(2): 135–140.

- TOBOLSKI K. 1976. Przemiany klimatyczno-ekologiczne w okresie czwartorzędu a problem zmian we florze. – *Phytocoenosis* **5**(3–4): 187–197.
- TZEDAKIS P. C., LAWSON I. T., FROGLEY M. R., HEWITT G. M. & PREECE R. C. 2002. Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implications. – *Science* **297**(5589): 2044–2047.
- UTELLI A.-B. & ROY B. A. 2000. Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (*Ranunculaceae*): an analysis of the quantity and quality components of pollination. – *Oikos* **89**(3): 461–470.
- WALANUS A. & NALEPKA D. 2004. Calendar ages of the time horizons presented on the isopollen maps. – W: M. RALSKA-JASIEWICZOWA i in. (red.), Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps, s. 25–28. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- WARNCKE K. 1964. Die europäischen Sippen der *Aconitum lycoctonum*-Gruppe. s. 66. Ph. D. Thesis, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- WIDMER A. & LEXER CH. 2001. Glacial refugia : sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity. – *Trends Ecol. Evol.* **16**: 267–269.
- WILLIS K. & NIKLAS K. J. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or rule? – *Phil. Trans. R. Soc. London B* **359**: 159–172.
- WILLIS K. J. & VAN ANDEL T. H. 2004. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the last glaciation. – *Quat. Sci. Rev.* **23**: 2369–2387.
- WILLIS K. J., RUDNER E. & SÜMEGI P. 2000. The full-glacial forests of central and southern Europe. – *Quat. Res.* **53**: 203–213.
- WÓJCICKI Z. (red.) 1913. Obrazy roślinności Królestwa polskiego i krajów ościennych. **5**. s. 40, **6**. s. 26. Wydawnictwo Kasy im. J. Mianowskiego, Kraków.
- ZAJĄC M. 1996. Mountain vascular plants in the Polish Lowlands. Polish. – *Bot. Stud.* **11**: 1–92.
- ZAJĄC M. & ZAJĄC A. (red.) 2001. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce. s. xii + 714. Nakładem Pracowni Chorologii Komputerowej, Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
- ZAJĄC M., ZAJĄC A. & ZEMANEK B. (red.) 2006. Flora Cracoviensis Secunda (Atlas). s. xii + 291. Nakładem Pracowni Chorologii Komputerowej, Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
- ZAPAŁOWICZ H. 1908. Conspectus florae Galiciae criticus. **2**. s. 311. Akademia Umiejętności, Kraków.
- ZARZYCKI K. & KAŻMIERCZAKOWA R. (red.) 1993. Polska czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe. s. 310. Instytut Botaniki im. W. Szafera i Instytut Ochrony Przyrody, Polska Akademia Nauk, Kraków.
- ZIELIŃSKA E. 2003. Zmienność fenetyczna *Aconitum moldavicum* Hacq. (*Ranunculaceae*) w Karpatach Wschodnich i Zachodnich. Praca magisterska, Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.

SUMMARY

Aconitum moldavicum is a montane species subendemic to the Carpathians, descending to the lowlands (SZAFER 1930; ZAJĄC 1996). Nowadays it is circumscribed in two subspecies: typical subsp. *moldavicum* and Host's subsp. *hosteanum* (Schur) Ascherson & Graebner. Recent critical studies on the taxonomy and chorology of the species (ZIELIŃSKA 2003; MITKA 2003, 2008) revealed that the two subspecies and their hybrid forms occur in the lowlands of Poland. The aim of the paper was to critically evaluate the distribution and taxonomic composition of the species in the Małopolska Upland, one of the centers of species occurrence in Poland outside mountains (Figs 1 and 2). The starting point to the chorological studies was the ATPOL database (ZAJĄC *et al.* 2006, Table 1). *A. moldavicum* is on the national list of

protected species, so another objective of the study was to evaluate any threats to its continued existence in this region.

Two localities in the database were incorrect, and the other two were extinct (Figs 1 and 2). Among the 652 OTUs examined in the 13 localities, 67% had intermediate, hybrid characteristics, and subsp. *moldavicum* and subsp. *hosteanum* occurred in 19 and 14%, respectively (Table 2). The greatest threat to the species comes from the silvicultural practices (cutting trees) in non-protected areas. Sometimes, detrimental human activities were observed as cause of threat to the species, e.g. throwing of wastes in the forest or trampling. Another threat, but of lower rank, is uncontrolled tourist activity in the protected areas, especially near roads (Table 3). The remedy to this would be to pose informational tables to educate the public on their impact in the forest using this species as an example. In some locations, establishing a nature preservation should be taken into account.

The occurrence of the two subspecies in the Małopolska Upland has a historical-biogeographical background. A recent chorological study on the occurrence of the species in the Carpathians and adjacent areas (MITKA 2008) revealed that subsp. *hosteanum* has the center of occurrence in Podolia in the Ukraine, and subsp. *moldavicum* in the Western Carpathians in Slovakia (SKALICKÝ 1990). Such a pattern suggests that the Małopolska Upland's part of the distributional range originated in effect of the meeting of two migrational elements: the southern (subsp. *moldavicum*) and south-eastern (subsp. *hosteanum*). The time of a such event is not known. Taking a limited dispersal capacity of *A. moldavicum* it could not have happened in the Holocene. The rebuilding of forests in the type of recent oak-hornbeam *Tilio-Carpinetum* in Central Poland was accomplished c. 4000 years BP (on the example of *Carpinus betulus* – see RALSKA-JASIEWICZOWA *et al.* 2004), seemingly too short a period for re-establishment of subsp. *hosteanum* from the Eastern-Carpathian – Podolian refugium. The alternative hypothesis is that *A. moldavicum* s. lato have persisted since the last glaciation in some of the “northern cryptic refugia” (STEWART & LISTER 2001) in the Western Carpathians (e.g. in the Pieniny Mts). After the glacier's retreat, the early recolonization of some oligothermic forest species started, in this *A. moldavicum*. This is in line with SZAFER's (1930) view that *A. moldavicum* appeared in the Małopolska Upland very early in the Late-Glacial or Preboreal.

Przyjęto do druku: 02.02.2009 r.