

## ROZMNAŻANIE GEOFITÓW LEŚNYCH W WARUNKACH NATURALNYCH I LABORATORYJNYCH

The reproduction of the forest geophytes in natural and laboratory conditions

Joanna BOBER

**Summary.** This paper presents the review of literature over generative and vegetative reproduction of *Ficaria verna* ssp. *bulbifera* and *Dentaria bulbifera*. In the forest these species are potentially reproducing in three ways: 1) by special organs named axillary bulbils; 2) by fragmentation and separation of underground store organs; 3) by seeds.

**Key words:** *Ficaria verna* ssp. *bulbifera*, *Dentaria bulbifera*, seeds, bulbils, rhizomes, underground bulbils

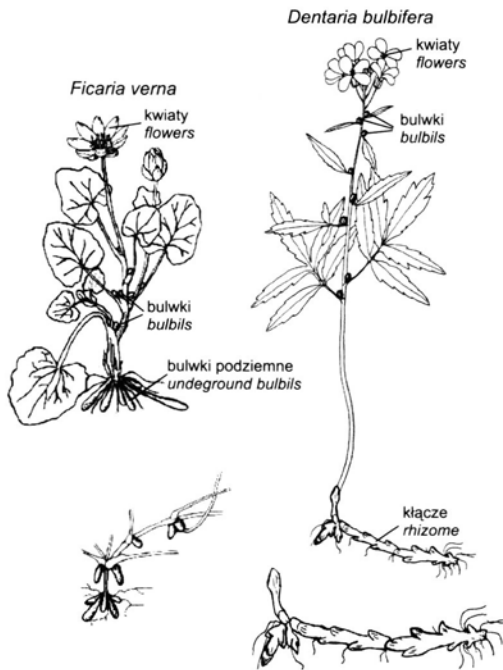
Mgr Joanna Bober, Białowieża Stacja Geobotaniczna Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Sportowa 19, 17–230 Białowieża

### WSTĘP I PRZEDMIOT ROZWAŻAŃ

Jeden z pierwszych botaników polskich, Krzysztof Kluk [17], pisał już w 1805 roku w *Dykcjonarzu roślinnym* o żywcu *Dentaria bulbifera*: „.... Między liśćmi i gałązkami, nayduią się główeczki jak cebulki, przez których rozsądzenie można rozmnożyć, jeżeli potrzeba”. Ten sam autor [18] w 1811 roku w kolejnym tomie *Dykcjonarza...* przytacza następujący opis przy *Ficaria verna*: „.... Jest wielkie podobieństwo, że owe pszenne deszcze z Nieba spadające, o których dawni Pisarze namieniaią, tym się korzeniom przypisywać powinny. Na Wiosnę bowiem od wielkich deszczów ogołocone, od wiatru rozrzucone, ziarnom pszenным podobne, mogły sprawić omyłkę pszennego deszczu...”. Autor nie do końca objaśniając biologię tego gatunku, przypisuje ów pszenny deszcz korzeniom ziarnopłonu *Ficaria verna*, ściślej: bulwkom podziemnym. Zapewne chodzi jednak o bulwki pędowe, które mogły się unosić wraz z zasychającymi pędami tej rośliny podczas dużych wiatrów (Ryc. 1, 2, 3).

Z przytoczonego fragmentu tekstu wynika, że biologia tych gatunków od dawna interesowała badaczy.

*Ficaria verna* i *Dentaria bulbifera* to typowe geofity – rośliny o organach zapasowych znajdujących się pod powierzchnią gleby, bulwach u pierwszego gatunku i kłączach u drugiego. Dzięki tym organom rośliny mogą przetrwać okres niekorzystnych warunków środowiskowych (zimy lub suszy) i szybko odnawiać się na wiosnę. O zaliczeniu tych gatunków do geofitów (ziemnopączkowych) decyduje umieszczenie pąków odnawiających w ziemi, zgodnie z podziałem roślin na formy życiowe Raunkiaera. Uzupełnieniem podziału Raunkiaera jest klasyfikacja morfologiczno-rozwojowa bylin stworzona przez Łukasiewicza [20, 21], uwzględniająca rozwój tych organów. Oba gatunki należą do kaulofitów, czyli roślin, u których części podziemne to ukorzenione nasady pędów lub organy pochodzenia pędowego (kłącza, bulwy, cebule). Nadziemne pędy tych roślin po przekwitnięciu i wydaniu nasion corocznie całkowicie obumierają.



Ryc. 1. Pokrój dwu gatunków geofitów. Kwiaty (nasiona) i organy wegetatywne umożliwiające trzy sposoby ich rozmnażania (wg [15], zmienione).

Fig. 1. Habit of two geophytes' species. Flowers (seeds) and vegetative organs enabling the three manners of reproduction (after [15], modified).

Podziemne organy przetrwalne spełniają u geofitów podwójną funkcję: zapasową oraz, w określonych warunkach, służą rozmnażaniu wegetatywnemu. Do rozmnażania wegetatywnego przez rozpad części podziemnych organizmu macierzystego może dochodzić co najmniej trzema sposobami: 1 – w wyniku fizjologicznego zamierania najstarszych centralnych partii kłączy, a więc ich fragmentacji, jak np. u wiązówki *Filipendula ulmaria*, kosańca *Iris pseudacorus* [6, 7], żywca *Dentaria glandulosa* [38]; 2 – przez rozpad (separację) skupień bulw i cebul, w tym także ich rozdzielanie przez człowieka, od wieków używane w sztuce ogrodniczej; 3 – wskutek zadziaływania czynnika zewnętrznego (rycia zwierząt, wybiórczej konsumpcji, ruchów gruntu wskutek zamarzania lub osuwisk, saltacji wykotowej drzew).

W warunkach naturalnych do fragmentacji i separacji części podziemnych może dochodzić w wyniku oddziaływania wielkich roślinożerców, szczególnie dzika, co obserwowali m.in. Faliński [9], Biały [3], Welander [40]. Tak powstałe na drodze fragmentacji, bądź separacji, osobniki potomne powielają cechy organizmu macierzystego; różnią się jednak pokrojem i wielkością, a także wiekiem i tempem rozwoju [7].

Geofity, pomimo wykorzystywania rozmnażania wegetatywnego, zachowały też zdolność rozmnażania generatywnego. Badania nad bankiem nasion w zbiorowisku grądu niskiego potwierdziły jednak niską frekwencję nasion większości gatunków geofitów występujących obficie w tym zbiorowisku [27]. Rośliny z reguły preferują jeden z możliwych typów rozmnażania kosztem drugiego [12], choć w świecie roślin nierzadkie jest zjawisko występowania dwu sposobów rozmnażania u jednego gatunku, a tym samym obecność osobników różnego pochodzenia w jednej populacji. Trzy typy rozmnażania u jednego gatunku wykorzystywane są w specyficznych warunkach środowiska. Występowaniu tego zjawiska w Puszczy Białowieskiej zapewne sprzyja swoistość panujących tam warunków. Na przykład, powtarzająca się w cyklach 10–11-letnich gradacja larw owadów: *Geometridae* i *Tortricidae* [41] zwiększa okresowo ilość światła dochodzącego do dna lasu, a czynniki meteorologiczne mogą skracać lub wydłużać fazę między zniknięciem pokrywy śnieżnej a całkowitym zamknięciem sklepienia lasu [9, 10].

Czynnikiem sprzyjającym ziarnopłonowi *Ficaria verna* i żywcowi *Dentaria bulbifera*, które są roślinami owadopylnymi, jest występowanie odpowiednich gatunków zapylaczy: pszczoły miodnej *Apis mellifera* L. i żuków z rodzaju *Meligethes* spp. [34]. Wymienione gatunki owadów występują w Puszczy Białowieskiej [13 i J. Gutowski – inf. ustna]. Lokalnie więc, możliwe są wszystkie sposoby rozmnażania. U obu gatunków obserwowano rozmnażanie przez nasiona, a jednocześnie u tych samych osobników – przez bulwki pędowe wykształcone w kątach liści (*Dentaria bulbifera*) i w pachwinach pędów (*Ficaria verna*), a dodatkowo wegeta-

tywnie przez podziemne organy zapasowe (Ryc. 4, 5 i 6 – na wkładce).

Nagromadzenie substancji odżywczych w organach zapasowych pozwala tym gatunkom rozpocząć wegetację w dogodnych warunkach środowiskowych, jako pierwszym roślinom rozwijającym się na przedwiośniu w zbiorowiskach lasów liściastych strefy umiarkowanej [5, 8, 9, 10]. Przewaga gatunków geofitów w stosunku do hemikryptofitów polega na możliwości wykształcania organów generatywnych przed rozwinięciem części asymilacyjnych rośliny i większym prawdopodobieństwem zakończenia cyklu rozwojowego nawet przy nagłych niekorzystnych zmianach warunków środowiskowych (wczesne i późnowiosenne przymrozki [23]).

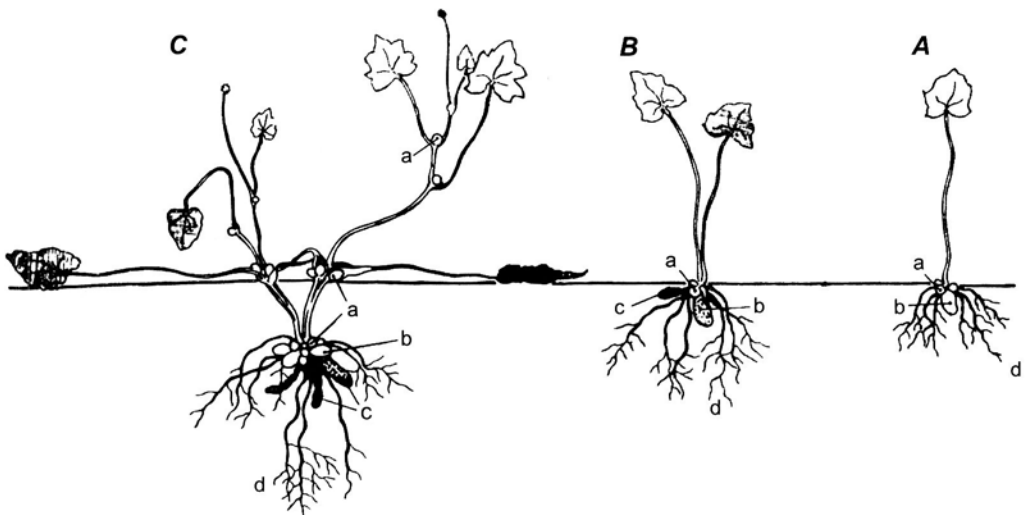
#### PRZEGLĄD BADAŃ NAD WYBRANYMI GEOFITAMI

##### *FICARIA VERNA*

We florze Polski wyróżniane są dwa podgatunki ziarnopłonu wiosennego *Ranunculus ficaria*

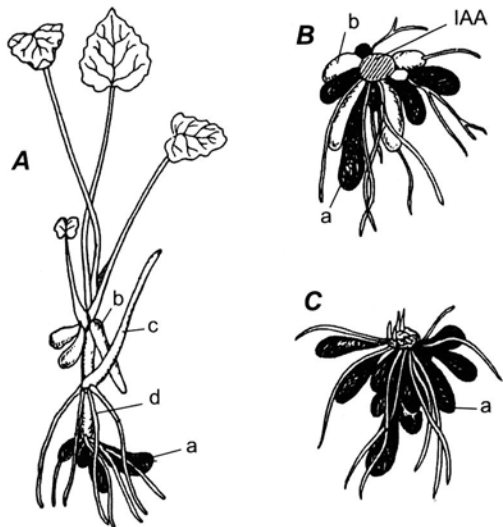
*ria* L. (syn. *Ficaria verna*): ssp. *bulbifera* i ssp. *calthifolia* (syn. *nudicaulis*) różniące się liczbą chromosomów i biologią rozmnażania [2, 28, 29, 35, 36]. Rechinger [31] wyróżnia w obrębie gatunku *Ranunculus ficaria* trzy podgatunki: ssp. *ficaria*, ssp. *bulbifer* i ssp. *calthifolius*. Do dziś wśród botaników sporną kwestią jest przynależność rodzajowa ziarnopłonu wiosennego. Wykazuje on cechy rodzaju *Ranunculus*, a jednocześnie wyróżnia się odmienną liczbą działek kielicha (3) i liczbą płatków korony (4–12) oraz szczególną biologią rozmnażania, tak więc celowe staje się wyodrębnienie rodzaju *Ficaria* (*ficaria* – od łac. *ficus* czyli figa, ze względu na podobieństwo bulwek do tego owocu). Najczęściej w literaturze spotyka się dwie nazwy rodzajowe – *Ranunculus* i *Ficaria*, stosowane zamiennie do tego samego taksonu.

*Ficaria verna* ssp. *bulbifera* jest tetraploidem o liczbie chromosomów  $2n=32$  [28]. Pomimo że kwitnie obficie, jednak bardzo rzadko wytwarza płodne nasiona, a rozmnaża się wegetatywnie przy pomocy bulwek pędowych. Przy-



Ryc. 2. *Ficaria verna* Huds. – pokrój roślin w okresie wiosennym (ok. połowy maja), A – osobnik jednoroczny, B – osobnik dwuletni, C – osobnik trzyletni: (a) – bulwki odnawiające w pierwszym roku życia powstające nad i pod powierzchnią ziemi, (b) – bulwki podziemne w drugim roku życia, (c) – bulwki zamierające, (d) – korzonki sezonowe (wg [20], zmienione).

Fig. 2. *Ficaria verna* Huds. – Habit of plants during spring (approx. middle of May), A – one-year old individual, B – two-year old individual, C – three-year old individual: (a) – bulbs which regenerate in the first year, developing above and under the ground, (b) – underground bulbs in the second year of their life, (c) – withering bulbs, (d) – seasonal roots (after [20], modified).



Ryc. 3. Tworzenie się bulwek podziemnych na ziarnopłonie *Ficaria verna* wywołane na drodze eksperymentalnej. A – głęboko wysadzona roślina z bulwkami macierzystymi (a), wytworzyła bulwki potomne (b, c), pod rozetą liści i z odziomkowego międzywęzła (d); B – wiązka bulwek macierzystych: po odcięciu części nadziemnej łodygi pod działaniem auxyny (IAA) wytworzyła bulwki potomne; C – bez auxyny nie wytworzyły się bulwki potomne (wg [32], zmienione).

Fig. 3. Formation of underground bulbils on *Ficaria verna* caused by several experiments. A – deeply planted individual together with mother-bulbils, produced descendant bulbils (b, c), under the rosette of leaves and from basal internode (d); B – the bunch of mother bulbils after cutting off of above-ground part of stems which put under the influence of auxin (IAA) produces descendant bulbils; C – without auxin, descendant bulbils were not formed (after [32], modified).

czyn sterility tego podgatunku jest kilka, jak potwierdzają badania cytoembriologiczne prowadzone przez Pogan i Wcisło [28] na materiale roślinnym pochodzącym z 61 stanowisk w Polsce południowej i z kilku stanowisk z północy i centrum Polski, w tym z jednego stanowiska z Białowieży. Z badań nad cytoembriologicznym aspektem obniżonej produkcji nasion u tego podgatunku prowadzonych przez te same autorki [30] wynika, że dochodzi do zaburzenia mikro- i makrosporogenezy oraz opóźnienia wzrostu łagiewki pyłkowej. Rozwój podejmowało zaledwie 7% woreczków zalążkowych, a w pełni rozwinięte nasiona z endospermą i wieloko-

mórkowym zarodkiem stanowiły tylko 1% przebadanych słupek.

*Ficaria verna* ssp. *calthifolia* jest diploidem ( $2n=16$ ), nie wytwarza bulwek pędowych, ale dobrze rozmnaża się generatywnie i ma normalnie przebiegającą embriogenezę.

Z analizy rozmieszczenia podgatunków *Ficaria verna* wynika, że w Polsce dość rzadko, tylko w części południowej, występuje ssp. *calthifolia*, a pospolicie *Ficaria verna* ssp. *bulbifera*. Jednak *F. verna* ssp. *bulbifera* w populacji z Puszczy Białowieskiej wytwarza oprócz bulwek pędowych także dobrze wykształcone nasiona zdolne do kiełkowania. Potwierdza ten fakt odnalezienie w trzech kolejnych sezonach wegetacyjnych (2001–2003) siewek tego gatunku w warunkach naturalnych (Ryc. 5). Na zbadanych osobnikach rozwija się około 20% w pełni wykształconych niełupek; proporcja niełupek dobrze wykształconych do słabo wykształconych wynosi średnio 1:3,4 (próba  $n=100$  owocostanów).

Przeprowadzone obserwacje siły kiełkowania nasion z populacji w Puszczy Białowieskiej, których wyniki porównano z danymi podawanymi przez Pogdan i Wcisło oraz Taylora i Markhama [30, 34] i innych autorów, nie potwierdzają tezy Schwarzenbacha [12] i Rechingera [31], że sterility nasion jest dodatnio skorelowana z obecnością bulwek pędowych. Obserwowane osobniki miały w okresie przed kwitnieniem i po wykształceniu niełupek bulwki pędowe. Tak więc usunięcie bulwek pędowych z osobnika przed kwitnieniem, według Schwarzenbacha [12], może stymulować kwitnienie i owocowanie, ale nie jest bezpośrednią przyczyną wytwarzania płodnych nasion.

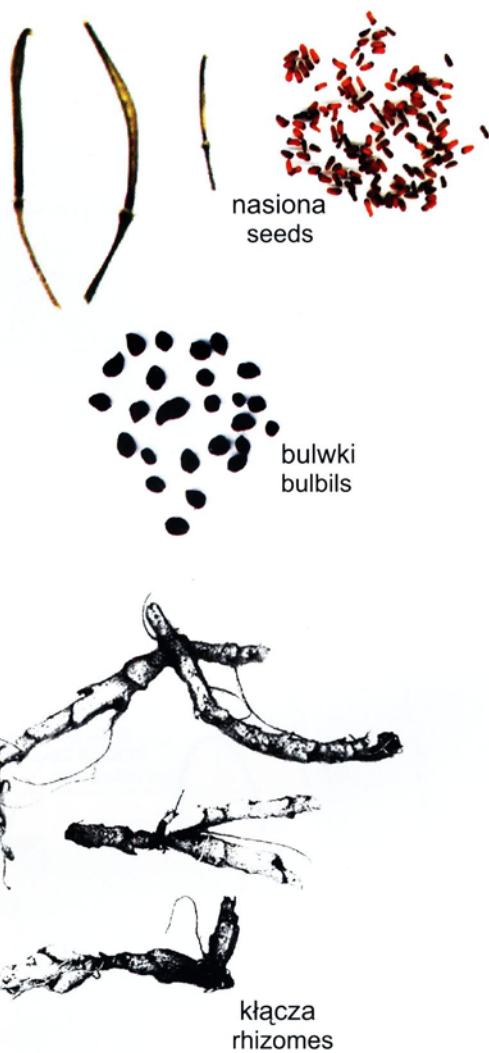
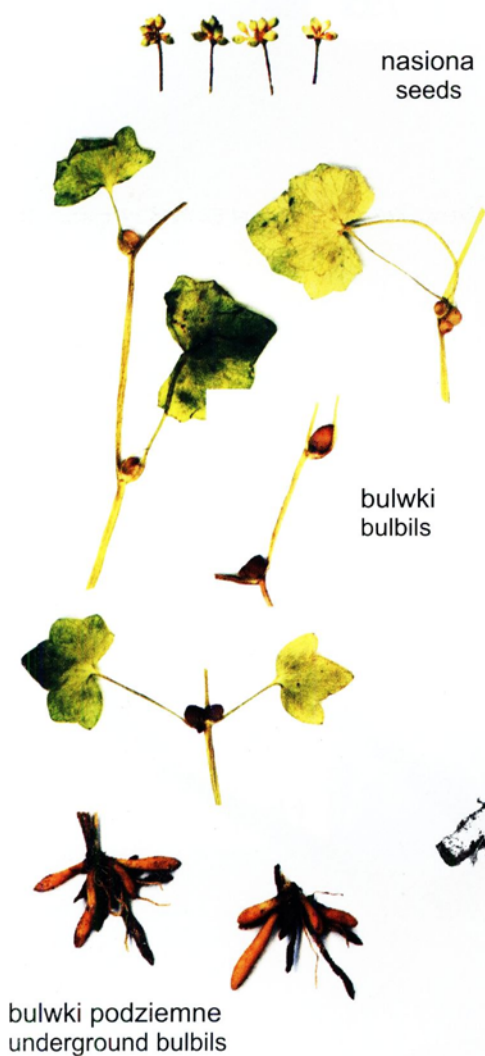
Rozmnażanie płciowe, oprócz tego, że przyczynia się do zachowania ciągłości życia populacji tych gatunków, pełni jeszcze ważną rolę dodatkową. Różne kombinacje informacji genetycznej noszą za sobą dużą zmienność osobników w populacji. Zmienność ta umożliwia bytowanie w zróżnicowanych warunkach środowiska i jest istotna z ewolucyjnego punktu widzenia [7].

#### DENTARIA BULBIFERA

Rodzaj *Dentaria* L. jest blisko spokrewniony z rodzajem *Cardamine* L., a nawet przez niektó-

*Ficaria verna*

*Dentaria bulbifera*



Ryc. 4. Trzy sposoby rozmnażania *Ficaria verna* i *Dentaria bulbifera* [oryg.]  
Fig. 4. The three ways reproducing in *Ficaria verna* and *Dentaria bulbifera* [orig.]

BSG UW  
*Ficaria verna*  
 siewki

Z

B

08.05.2001

78



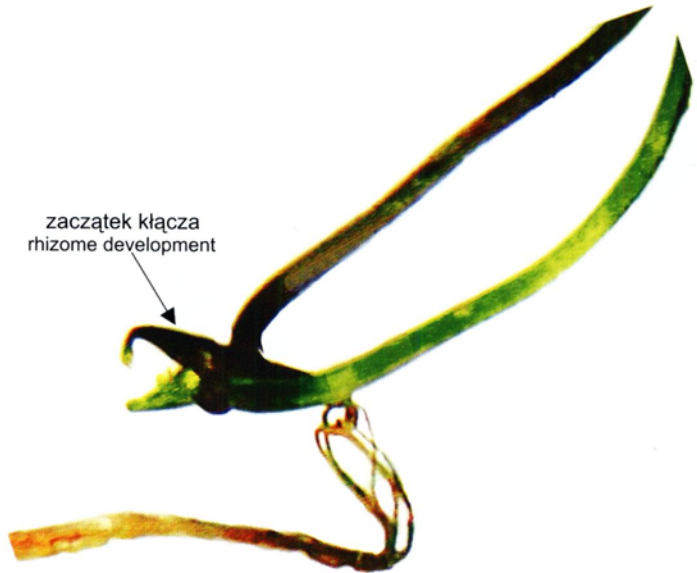
*Dentaria bulbifera*

A

B



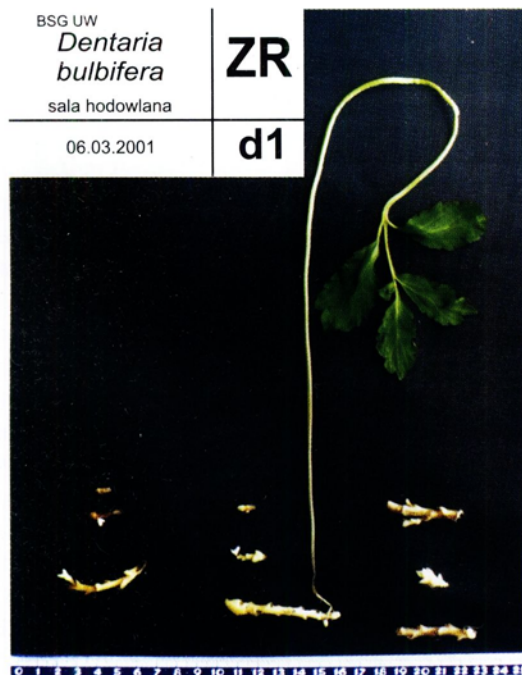
zaczątek kłącza  
 rhizome development



Ryc. 5. Siewki *Ficaria verna* i *Dentaria bulbifera*: A – wg [15], B zebrane w terenie (u góry) lub laboratorium (u dołu)

Fig. 5. The seedlings of *Ficaria verna* and *Dentaria bulbifera*: A – after [15], B – from the field (above) or laboratory (below).  
 Fot. Photo J. BOBER



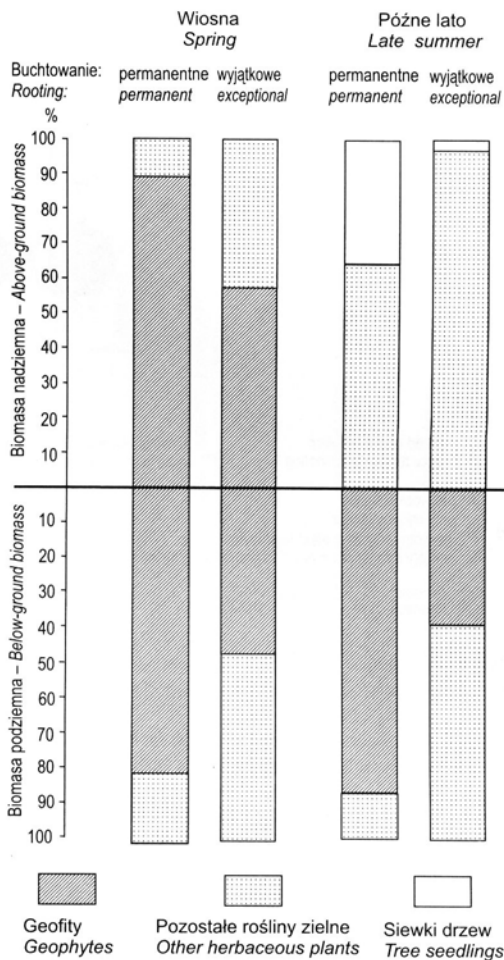


Ryc. 6. Podziemne organy wegetatywne dwu geofitów *Ficaria verna* i *Dentaria bulbifera*  
 Fig. 6. The underground vegetative organs in two geophytes *Ficaria verna* and *Dentaria bulbifera*

Fot. Photo J.B. FALIŃSKI

rych badaczy jest uznawany za jego sekcję (cyt. przytoczony za [1]). Rodzaj *Dentaria* jest reprezentowany w Polsce przez trzy gatunki: *Dentaria enneaphyllos* L. (2n=80), *Dentaria glandulosa* W.K. (2n=48), *Dentaria bulbifera* L. (2n=96). Wszystkie gatunki wykształcają płozące kłącza – podziemne organy zapasowe, które mogą też służyć do rozmnażania wegetatywnego. Dwa pierwsze gatunki mogą rozmnażać się płciowo [36, 40, 42], a *Dentaria bulbifera* bardzo rzadko lub wcale; nie wytwarza bowiem normalnie rozwiniętych nasion [12, 14, 27, 31, 33, 37, 39]. Z obserwacji lokalnych w Puszczy Białowieskiej wynika, że gatunek ten rozmnaża się niemal wyłącznie wegetatywnie przez bulwki umieszczone w pachwinach liści, chociaż wytwarza łuszczyzny, a w nich nie w pełni rozwinięte nasiona [10, 26].

Zjawisko bezpłodności *Dentaria bulbifera*, stwierdzone prawie w całym zasięgu, było interpretowane przez niektórych badaczy jako wynik mieszańcowego pochodzenia tego gatunku. Zagadnienie to było dyskutowane przez wielu autorów. Ernst wysunął przypuszczenie, że gatunek *C. bulbifera* mógł powstać w wyniku skrzyżowania *C. pentaphylla* z jednym z gatunków: *C. polyphylla*, *C. pinnata*, *C. enneaphylla*. Według Gamsa [1] natomiast, *C. bulbifera* ma pochodzenie polifiletyczne; powstała jako formy mieszańcowe *C. pentaphylla* x *C. polyphylla* oraz *C. pentaphylla* x *C. enneaphylla*. Przeciw koncepcjom Ernsta i Gamsa występuje Leopold twierdząc, że *C. bulbifera* jest w całym swoim zasięgu uderzająco jednolita (pomimo pewnej zmienności cech morfologicznych), wobec czego jej pochodzenie nie może być polifiletyczne. *Cardamine bulbifera* silnie odróżnia się od gatunków zachodnio- i środkowo-europejskich, natomiast jest zbliżona do *C. quinquefolia* – gatunku, którego zasięg przesunięty jest ku wschodowi. Budowa zarodka *C. bulbifera* jest zbliżona do budowy zarodka *C. quinquefolia*, a odbiega od budowy zarodków gatunków uważanych przez Ernsta i Gamsa za formy rodzicielskie *C. bulbifera*. Uderzający jest również fakt, iż działanie pewnych czynników zewnętrznych może spowodować tworzenie się bulwek w pa-



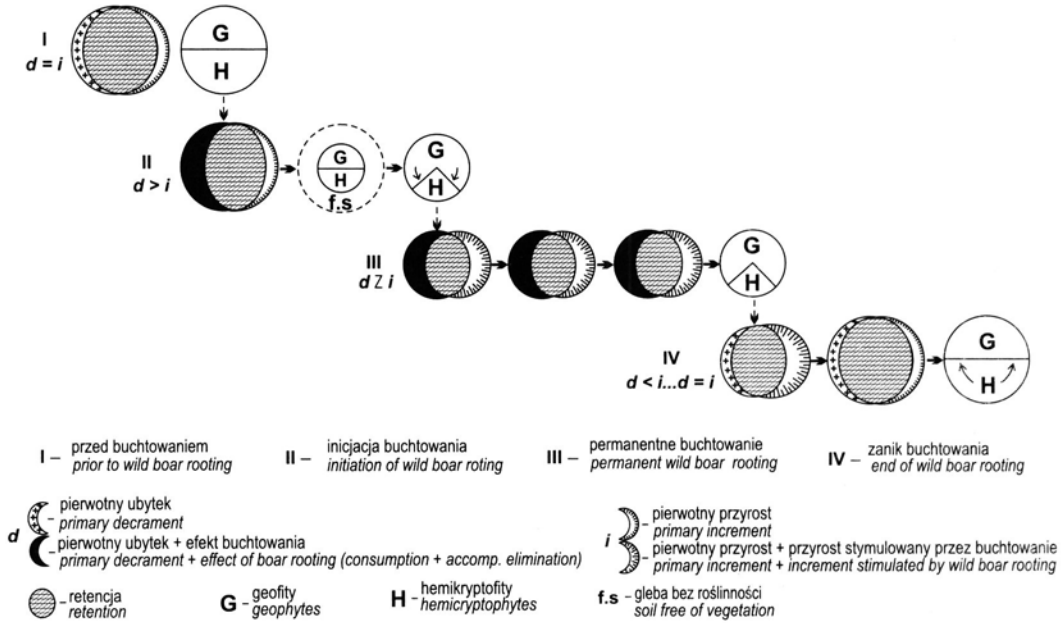
Ryc. 7. Udział geofitów w runie grądu (wg [11]).

Fig. 7. Percentage of geophytes in herb layer of oak-linden hornbeam forest (after [11]).

chwinach liści *C. quinquefolia* (cyt. przytoczony za [1]).

Obserwacje rozwoju osobników z bulwek pędowych wykazały, że w warunkach eksperymentalnych z 63% bulwek rozwinęły się nowe osobniki. W tym samym sezonie 6 z 755 osobników zamknęło cykl rozwojowy wytworzeniem pędu generatywnego z łuszczyznami i nasionami. Zebrane z nich nasiona kiełkowały po okresie stratyfikacji chłodnej (32 dni), dając osobniki pochodzenia generatywnego: siewki z dwoma liścieniami wytwarzające kilkumilimetrowe kłącze (Ryc. 5). Odbiega to znacznie od wcześniej-





Ryc. 8. Powstanie i utrzymanie się stanu nowej równowagi w runie grądu między geofitami a hemikryptofitami pod wpływem cyklicznego buchtowania dzika (wg [11]).

Fig. 8. Origin and maintenance of new state equilibrium between geophytes and hemicryptophytes as an effect of cyclical rooting of herb layer by wild boar (after [11]).

szych opisów cyklu życiowego tego gatunku [37].

Gustafsson [12] obserwował u szeregu gatunków, że zdolność do wegetatywnego rozmnażania wzrasta często z podwyższeniem liczby chromosomów.

Na podstawie obserwacji przeprowadzonych w Puszczy Białowieskiej w latach 2001–2003 można stwierdzić, że część osobników tego gatunku kwitnie, owocuje i wytwarza dobrze wykształcone nasiona zdolne do kiełkowania. Prawdopodobnie fenomen uruchomienia trzech typów rozmnażania, w tym rozmnażania generatywnego, jest powodowany kumulacją odpowiednich czynników środowiska dochodzących do głosu co pewien czas.

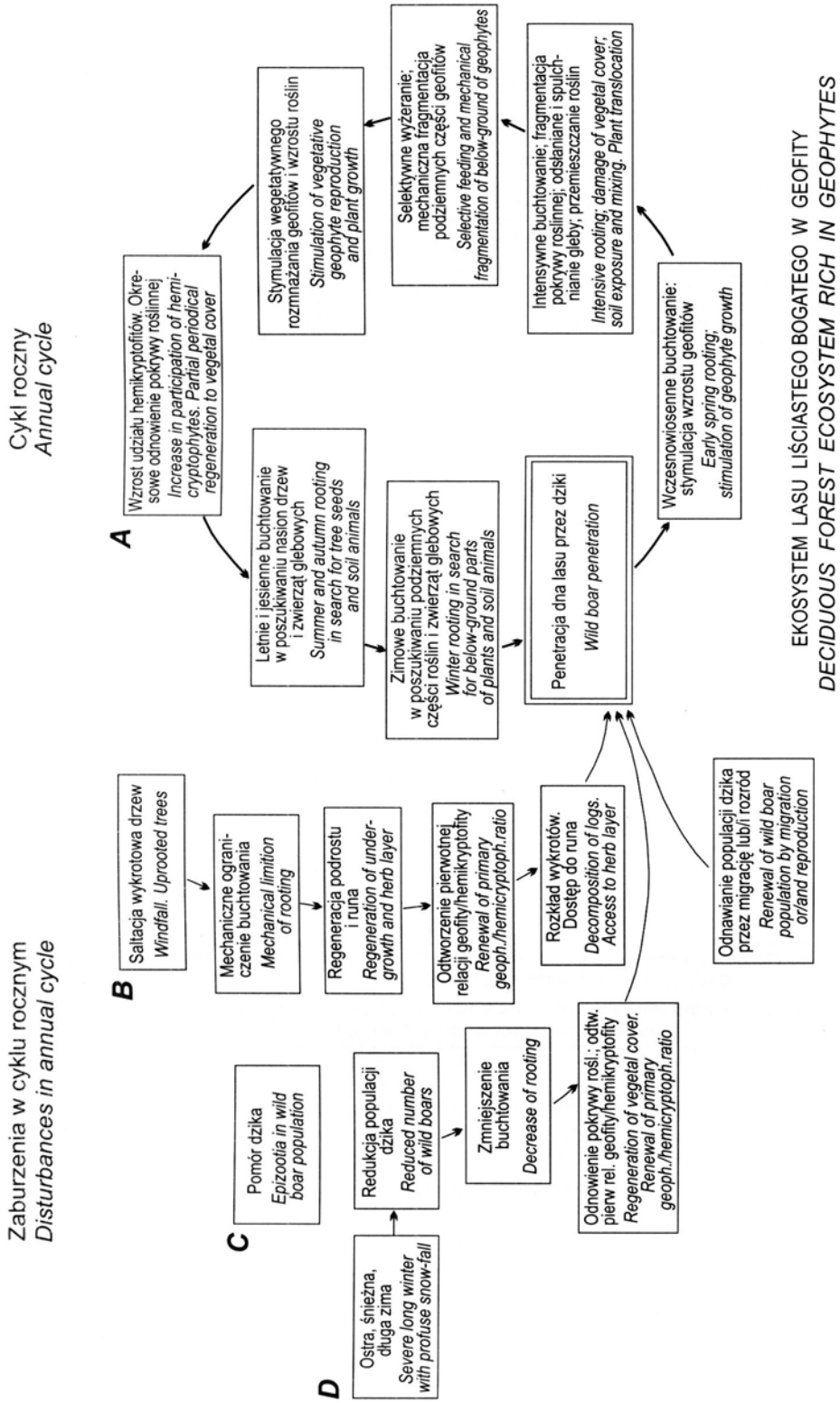
Z analizy danych fenologicznych z „Atlasu fenologicznego...” [10] i z archiwum Białowieskiej Stacji Geobotanicznej UW wynika, że *Ficaria verna* i *Dentaria bulbifera* kwitną i owocują nieregularnie. *Dentaria bulbifera* w ciągu 37 lat obserwacji (1964–2000) na stałych po-

wierzchniach badawczych w Białowieskim Parku Narodowym owocowała od 10 do 19 razy, a *Ficaria verna* od 1 do 5 (Ryc. 6).

#### IMPLIKACJE: BIOLOGIA GEOFITÓW A BUCHTOWANIE DZIKÓW

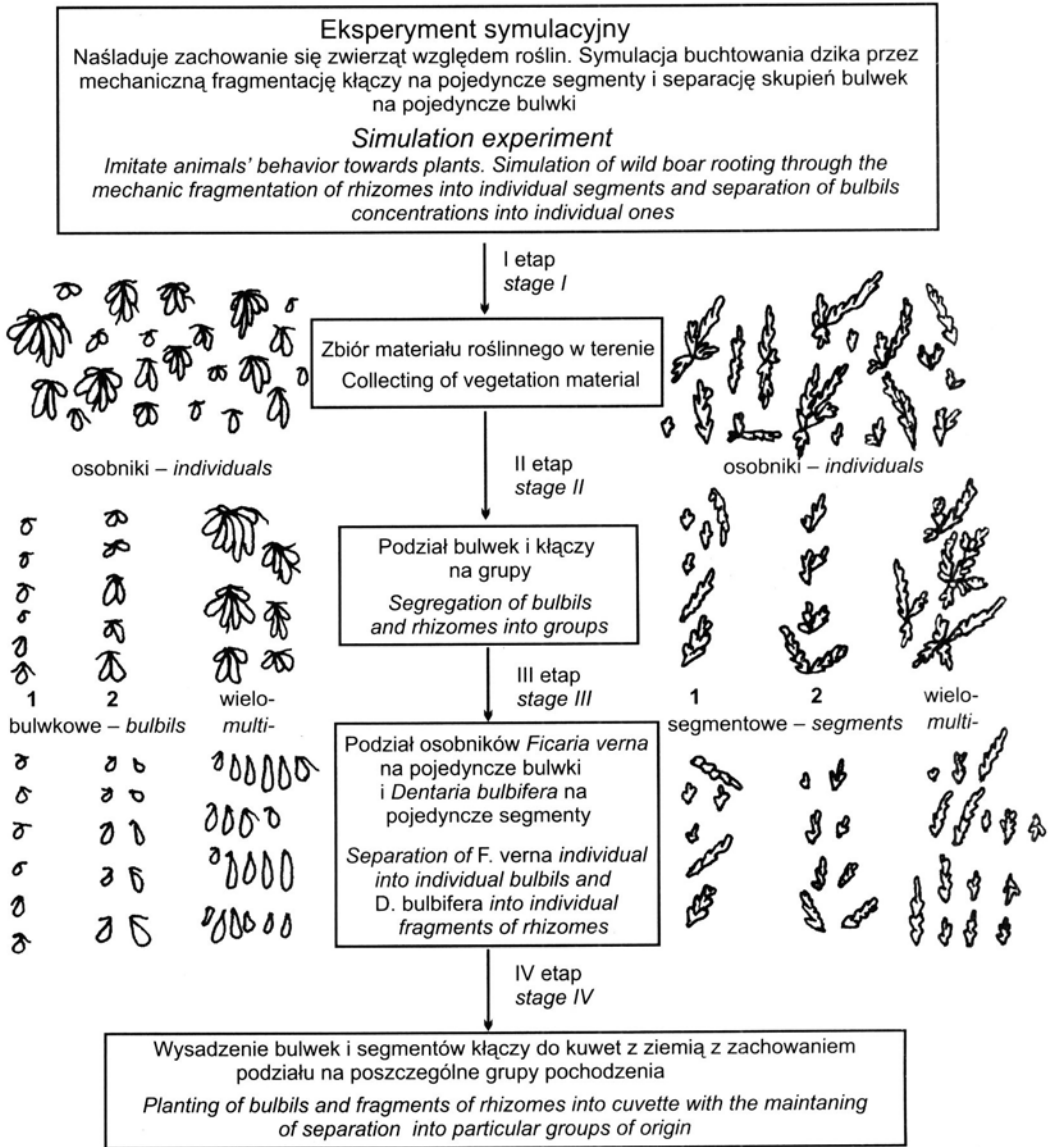
Grądy jako miejsce występowania geofitów, w tym zwłaszcza *Ficaria verna* i *Dentaria bulbifera*, są zbiorowiskiem leśnym najintensywniej buchtowanym przez dziki. Drogą długoterminowych obserwacji i eksperymentów Faliński [9] stwierdził zależność między intensywnością i terminem buchtowania a rozmieszczeniem i obfitością geofitów w runie grądu (Ryc. 7, 8, 9). Dowiedziono eksperymentalnie [4, 9, 11, 19, 25], że fragmentacja i separacja podziemnych części geofitów stymulowana buchtowaniem może w pełni, a nawet z nadwyżką rekompensować ich konsumpcję przez dziki (Ryc. 10 i 11).

Postulat o stymulującym działaniu roślinożerców na biologię geofitów był wysuwany



Ryc. 9. Interakcja: buchtowanie dzikie – udział geofitów w runie łąki w cyklu rocznym (A) i w wyniku jego zakłócenia przez czynniki zewnętrzne (B,C,D) (wg [11]).

Fig. 9. Interaction: wild boar rooting – participation of geophytes in the herb layer of oak-linden-hornbeam forest in the annual cycle (A), and as a result of its disturbance by external factors (B,C,D) (after [11]).



Ryc. 10. Ekspertym symulacyjny – przebieg (oryg.)

Fig. 10. Simulation experiment – proceeding (orig.)

w formie hipotezy przez innych autorów przy okazji badań własnych, np. nad szafranem spiskim *Crocus scepusiensis* [24, 16]. Wzmaganie procesu wegetatywnego odnawiania i wydłużenie życia osobniczego roślin w wyniku uszkadzania części nadziemnych przez zwierzęta obserwował Łukasiewicz [22] u *Jasione montana* var. *litoralis* i *Juncus articulatus*.

**PODZIĘKOWANIA.** Za inspirację i pomoc przy pisaniu niniejszego artykułu pragnę podziękować Panu prof. dr hab. Januszowi B. Falińskiemu. Podziękowania kieruję też do dra Wojciecha Adamowskiego oraz Pań: Haliny Kościeleckiej, Alicji Wiktoruk i Ireny Wołkowyckiej.

## LITERATURA

- [1] BANACH-POGAN E. 1954. Badania kariologiczne nad gatunkami rodzaju *Dentaria* L., występującymi w Polsce. *Acta Soc. Bot. Pol.* **23**(2): 375–382.
- [2] BARYKINA R. P. 1995. Цістjak весенняй. W: V. N. PAVLOV, V. N. TICHOMIROVA (red.), *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti*. Izd. Moskovskogo universiteta, s. 75–82.
- [3] BIAŁY K. 1996. The Effect of Boar (*Sus scrofa*) Roaming on the Distribution of Organic Matter in Soil Profiles and the Development of Wood Anemone (*Anemone nemorosa* L.) in the Oak-Hornbeam Stand (*Tilio-Carpinetum*) in the Białowieża Primeval Forest. *Folia Forest. Pol.* **38**: 77–88.
- [4] BOBER J. 2002. Development of individuals of two geophytes from shoot (leaf-axil) bulbils selected from forest plants (laboratory experiment). W: J. B. FALIŃSKI, *Białowieża Geobotanical Station. Long-term studies. Data basis on the vegetation and environment 1952–2002. Phytocoenosis* **14** (N. S.) Suppl. Bibliogr. *Geobot.* **5**: 72.
- [5] FALIŃSKA K. 1973. Dynamika sezonowa runa zbiorowiska leśnych Białowieżskiego Parku Narodowego. *Phytocoenosis* **2**(1): 1–120.
- [6] FALIŃSKA K. 1990. *Osobnik, populacja, fitocenoza*. PWN, Warszawa.
- [7] FALIŃSKA K. 2002. *Przewodnik do badań biologii populacji roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- [8] FALIŃSKI J. B. red. 1968. *Park Narodowy w Puszczy Białowieżskiej*. PWRiL, Warszawa.
- [9] FALIŃSKI J. B. 1986. *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests*. *Geobotany* **8**: 1–537. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
- [10] FALIŃSKI J. B. 2001. Phytophenological Atlas of the forest communities and species of Białowieża National Park. *Phytocoenosis* **13** (N. S.) *Archiv. Geobot.* **8**: 1–176.
- [11] FALIŃSKI J. B. 2002. Białowieża Geobotanical Station. Long-term studies. Data basis on the vegetation and environment 1952–2002. *Phytocoenosis* **14** (N. S.) Suppl. Bibliogr. *Geobot.* **5**: 70–73.
- [12] GUSTAFSSON A. 1947. Apomixis in higher plants. II. *Acta Univ. Lund.* **43**: 159–163, 224.
- [13] GUTOWSKI J. M., JAROSZEWICZ B. (red.). 2001. *Katalog fauny Puszczy Białowieżskiej*. IBL, Warszawa.
- [14] JANIK R., SCHIEBER B. 1998. Phenology and dynamics of the aboveground and belowground biomass production of *Dentaria bulbifera* L. *Ekologia (Bratislava)* **17**: 125–133.
- [15] JÁVORKA S., CSAPODY V. 1975. Közép-Európa délkeleti részének flórája képekben. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- [16] KAZMIERCZAKOWA R., POZNAŃSKA Z., 1992. Structure and dynamics of two populations of *Crocus scpeusien-sis* (Rehm. et Wot.) Borb. growing in sheep-grazed and not grazed Tatra Glades. *Ekol. pol.* **40**: 417–438.
- [17] KLUK K., 1805. *Dykcyonarz roślinny*. Tom 1. Warszawa. Drukarnia Xięży Piarów.
- [18] KLUK K., 1811. *Dykcyonarz roślinny*. Tom 3. Warszawa. Drukarnia Xięży Piarów.
- [19] KRASUCKA J. 1980. mscr. *Oddziaływanie dzików na strukturę florystyczną i przestrzenną runa w łądze niskim*. Praca magisterska wykonana w Białowieżskiej Stacji Geobotanicznej UW.
- [20] LUKASIEWICZ A. 1962. Morfologiczno – rozwojowe typy bylin. *Prace Kom. Biol. PTPN.* **27**: 1–399.
- [21] LUKASIEWICZ A. 1976. Wyróżnianie rocznych przyrostów w nadziemnych i podziemnych częściach bylin. *Bad. Fizjogr. Pol. Zachod. Seria B* **29**.
- [22] LUKASIEWICZ A. 1992. Charakterystyka roślin psamofitych i ich przystosowania do środowiska wadimowego Mierzei Łebskiej. Wyd. Nauk. UAM, Seria Biologia nr **48**, Poznań.
- [23] MATUSZKIEWICZ W., ROO-ZIELIŃSKA E., 1973. Charakterystyka i zmienność przestrzenna warunków glebowych w fitocenozie świetlistej dąbrowy (*Potentillo albae-Quercetum trolletosum*) w Puszczy Białowieżskiej. *Phytocoenosis* **2**(3): 221–248.
- [24] MICHALIK S. 1991. Wymieranie i warunki aktywnej ochrony populacji szafranu piskiego *Crocus scpeusien-sis* (Rehm. et Wot.) Borb. w Gorczańskim Parku Narodowym. *Prądnik. Prace Muz. Szafera.* **3**: 145–159.
- [25] NIKOŁAJUK J. 2001. Rozmnażanie wegetatywne geofitów w miejscach podlegających presji dzika. W: *52 Zjazd PTB „Botanika w dobie biologii molekularnej”* (plakaty), Poznań, s. 134.
- [26] PACZOSKI J. 1930. *Lasy Białowieży*. Państwowa Rada Ochrony Przyrody. *Monografie naukowe* **1**: 1–575 + fot.
- [27] PIROŻNIKOW E. 1983. *Efektywność reprodukcji generatywnej i wegetatywnej populacji runa łągi Tilio-Carpinetum*. Praca doktorska, Uniwersytet Warszawski.
- [28] POGAN E., WCISŁO H. 1973. Studies in *Ranunculus ficaria* L. I. Karyological analysis of *R. ficaria* L. ssp. *bulbifer* (Marsden-Jones) Lawalrée and *R. ficaria* L. ssp. *calthifolius* (Rchb.). *Acta Biol. Cracov.*, Ser. bot. **16**: 135–143.
- [29] POGAN E., WCISŁO H. 1975. Studies in *Ranunculus ficaria* L. III. Karyotyp analysis. *Acta Biol. Cracov.*, Ser. bot. **18**: 79–99.
- [30] POGAN E., WCISŁO H. 1981. Studies in *Ranunculus ficaria*. IV. Cyto-embryological studies. *Acta Biol. Cracov.* Ser. bot. **23**: 37–54.
- [31] RECHNIGER K.-H. 1965. *Ranunculus* L. Untergattung *Ranunculus* (Lit. s. Gattung). W: G. HEGI (red.), *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Carl Hanser Verlag München, s. 243–246.
- [32] ŠEBÁNEK J., SLÁDKÝ Z., PROCHÁZKA S. 1983. Experimentální morfologie rostlin. Československé Akademie VED, Praha.
- [33] SYCHOWA M. 1985. *Dentaria* L., Żywiec. W: A. JASIEWICZ (red.), *Flora Polski. Rośliny naczyniowe*. PWN, Warszawa, s. 200–203.
- [34] TAYLOR K., MARKHAM B. 1978. *Ranunculus ficaria* L. *J. Ecol.* **66**: 1011–1031.
- [35] TOWPASZ K. 1971. *Ficaria verna* Huds. ssp. *calthifolia*

- (Rchb.) Vel. w Polsce. *Fragm. Flor. Geobot.* **17**(2): 215–219.
- [36] TOWPASZ K. 1985. *Ranunculus ficaria* L. 1753, Sp. Pl. ed. 1:550, Jaskier (Ziarnopłon) wiosenny. W: A. JASIEWICZ (red.), *Flora Polski. Rośliny naczyniowe*. PWN, Warszawa, s. 55–56.
- [37] TUMIDAJOWICZ D. 1977. Effectiveness of generative reproduction of some forest plants from chosen communities of southern Poland. *Bull. Acad. Polon. Sci. Sér. Sci. biol.* **25**.1: 27–34.
- [38] TUMIDAJOWICZ D. 1995. Structure, dynamics and population biology of *Dentaria glandulosa* (Cruciferae). I. Life history in relation to habitats variability. *Polish Bot. Stud.* **10**: 3–26.
- [39] TUMIDAJOWICZ D. 2001. Organy podziemne w badaniach demograficznych na przykładzie rośliny klonalnej *Dentaria glandulosa* w Ojcowskim Parku Narodowym. Materiały konferencyjne. Badania naukowe w południowej części Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej, Ojców 1–11 maja 2001 r.
- [40] WELANDER J. 2000. Spatial and temporal dynamics of a disturbance regime. Wild boar *Sus scrofa* rooting and its effects on plant species diversity. *Acta Univ. Agricult. Suec. Silv.* **127**: 3–30.
- [41] WESOŁOWSKI T., TOMIAŁOJĆ L. 1997. Breeding bird dynamics in a primeval temperate forest: long-term trends in Białowieża National Park (Poland). *Ecography* **20**: 432–453.
- [42] WĘGLARSKI K., NOWAK U. 1997. Monitoring *Dentaria enneaphyllos* L. w rezerwacie „Żywiec dziewięciolistny” koło Murowanej Gośliny (woj. poznańskie) oraz jego czynna ochrona „ex situ”. *Bad. Fizjogr. Pol. Zachod. Seria B* **46**: 65–82.