ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXVII — Nr 2
1958

Wpływ mikroklimatu jaskiń na zmiany morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne u *Asplenium trichomanes* L. i A. *ruta-muraria* L.

The influence of the microclimate of the caves on the morphology, anatomy and physiology of Asplenium trichomanes L. and A. ruta-muraria L.

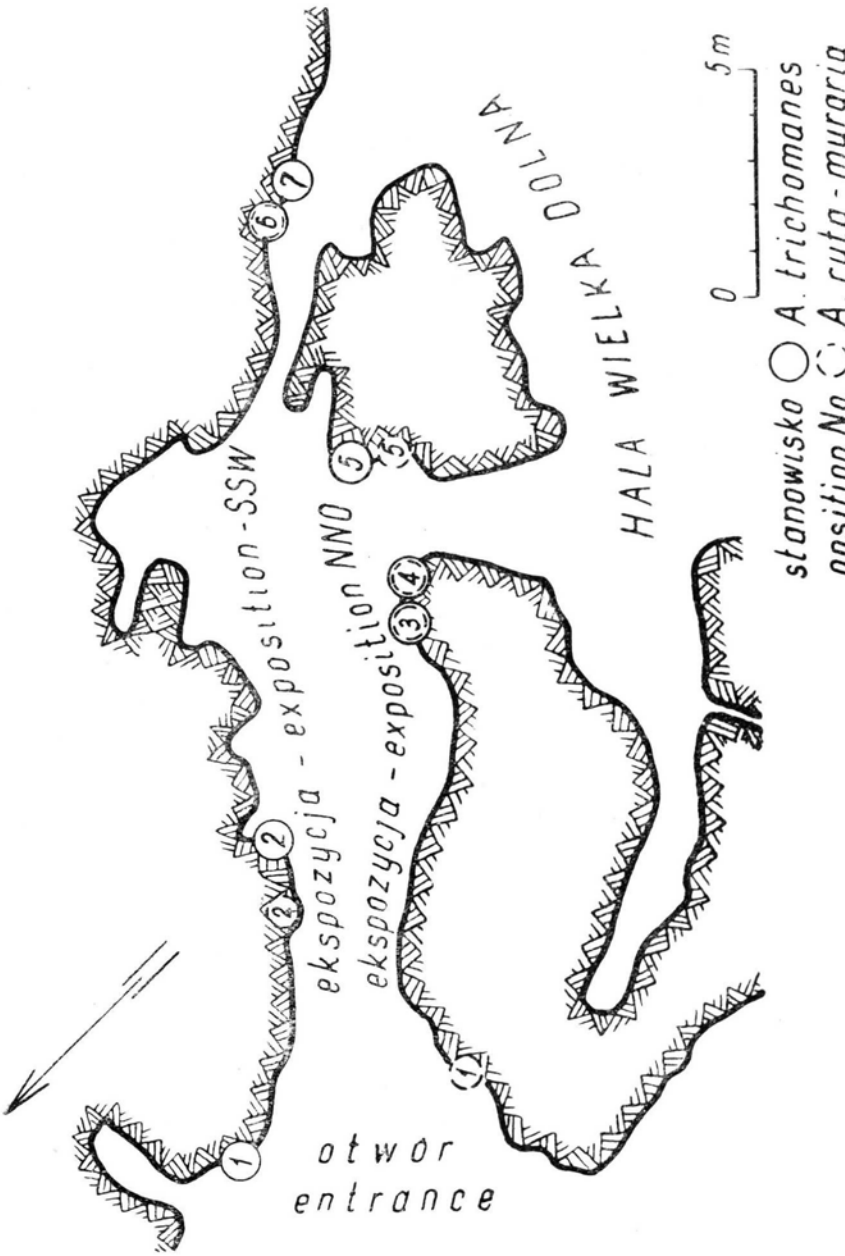
W. STARZECKI

WSTĘP

Naturalne puste przestrzenie w skałach, jakimi są jaskinie, stwarzają charakterystyczne warunki mikroklimatyczne, wywierające głęboki wpływ na organizmy tam żyjące. Na terenie Polski istnieje ponad 600 jaskiń rozmieszczonych głównie w obszarze Jury Krakowsko-częstochowskiej i Tatr (Kowalski 1951, 1953, 1954). Były one terenem licznych badań, szczególnie archeologicznych, w mniejszym zaś stopniu zoologicznych. Bardzo skąpe jest natomiast opracowanie jaskiń polskich pod względem botanicznym, zarówno z punktu widzenia florystyki, jak i ekologii. Poza obszerną pracą Żmudy (1915, 1916), dotyczącą flory jaskiń tatrzańskich, brak szczegółowych opracowań tego zagadnienia.

W ramach studiów podjętych przez autora w tej dziedzinie opublikowane zostały szczegółowe badania nad mikroklimatem trzech jaskiń Jury Krakowsko-częstochowskiej (Starzecki 1958). Praca niniejsza obejmuje badania nad wpływem mikroklimatu jaskini na cechy morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne paproci z rodzaju *Asplenium*, rosnących w przyotworowej części jednej z tych jaskiń. Zestawienie gatunków grzybów rosnących w głębszych częściach badanych jaskiń zostanie opublikowane później.

Jako strefę przyotworową jaskini określamy tę część jaskini, do której dociera jeszcze światło bezpośrednie lub rozproszone. Występowanie zielonych roślin samożywnych jest z natury rzeczy ograniczone do tej strefy. Warunki panujące w strefie przyotworowej podlegają z jednej strony wpływowi zmiennych warunków klimatycznych środowiska zewnętrznego, a z drugiej strony wpływowi stałych i wyrównanych warunków głęb-



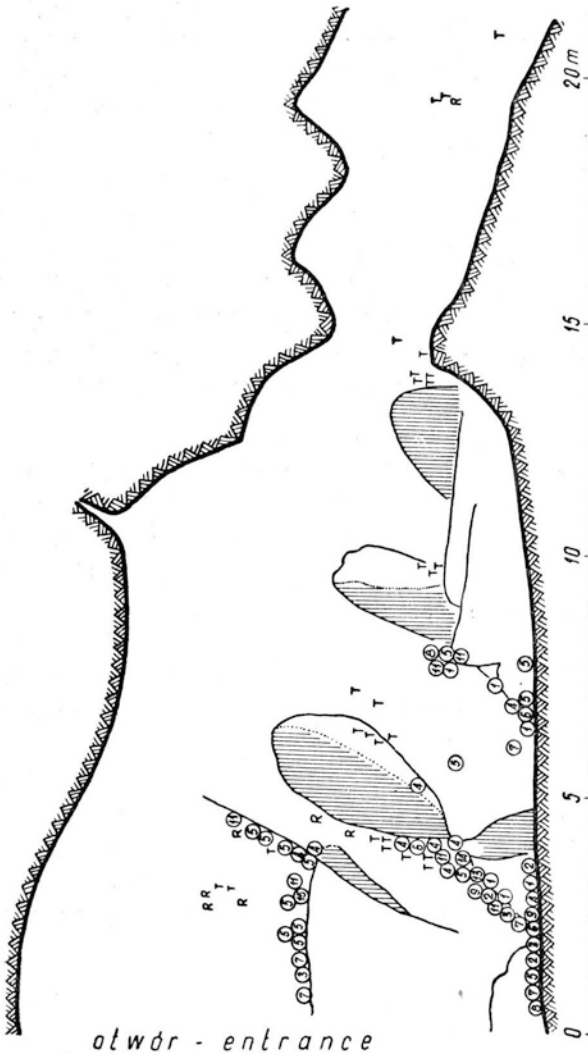
Ryc. 1. Plan części przyotworowej jaskini Wierzchowskiej Górnej na podstawie planu Ciętaka i Ossowskiego (K o w a l s k i 1951)

Plan of the entrance of the Wierzchowska Górna cave according to Ciętak i Ossowski (K o w a l s k i 1951)

szych partii jaskini. Z badań mikroklimatycznych autora wynika, że w obrębie strefy przyotworowej można wyróżnić dwa odcinki. Pierwszy z nich, leżący w bezpośrednim sąsiedztwie otworu, wykazuje silny gradient temperatury, niedosytu wilgotności i natężenia światła. W części tej zaznacza się wpływ krótkookresowych zmian aktualnych warunków powierzchniowych. Odcinek drugi, położony głębiej, posiada znacznie łagodniejszy gradient czynników klimatycznych. Zmiany tych czynników są znacznie słabsze niż w części pierwszej i zależne przede wszystkim od długookresowych zmian warunków powierzchniowych. Ogromny wpływ na mikroklimat części przyotworowej groty ma wielkość, kształt i wystawa samego otworu, morfologia groty oraz wpływy wywierane przez sąsiednie, głębiej położone komory lub korytarze. Wszystkie te czynniki sprawiają, że krzywe gradientu czynników klimatycznych mają często przebieg niezupełnie regularny, wykazując wyraźne odchylenia, niejednakowe dla różnych czynników. Dokładniejsza znajomość mikroklimatu pozwala w pewnych przypadkach określić, który z takich czynników, jak temperatura, natężenie światła czy niedosyt wilgotności wywiera najistotniejszy wpływ na obserwowane zmiany anatomiczne i fizjologiczne rośliny.

Badania niniejsze zostały przeprowadzone w części przyotworowej jaskini Wierzchowskiej Górnej. Otwór tej jaskini prowadzi do obszernego korytarza, który zwężeniem i progiem przechodzi do komory tzw. „hali wielkiej dolnej". W ścianie NNO korytarza wejściowego, w odległości około 12 m od otworu znajduje się przesmyk boczny, prowadzący także do „hali wielkiej dolnej" (ryc. 1). Szczegółowy opis jaskini podał Kowalski (1951). W jaskini Wierzchowskiej Górnej stwierdzono obfite występowanie paproci *Asplenium trichomanes* i *Asplenium ruta-muraria*. Paprocie te rosną zarówno na skałkach wapiennych o wystawie południowej na zewnątrz jaskini, a więc w środowisku ciepłym, suchym i słonecznym, stwarzającym warunki dla rozwoju heliofitów i kserofitów, jak i w wielu punktach części przyotworowej, wchodząc bardzo głęboko do groty. Stanowią one, obok glonów, kres występowania roślinności zielonej; osiągają w ten sposób środowisko typowe dla rozwoju skiofitów i higrofitów.

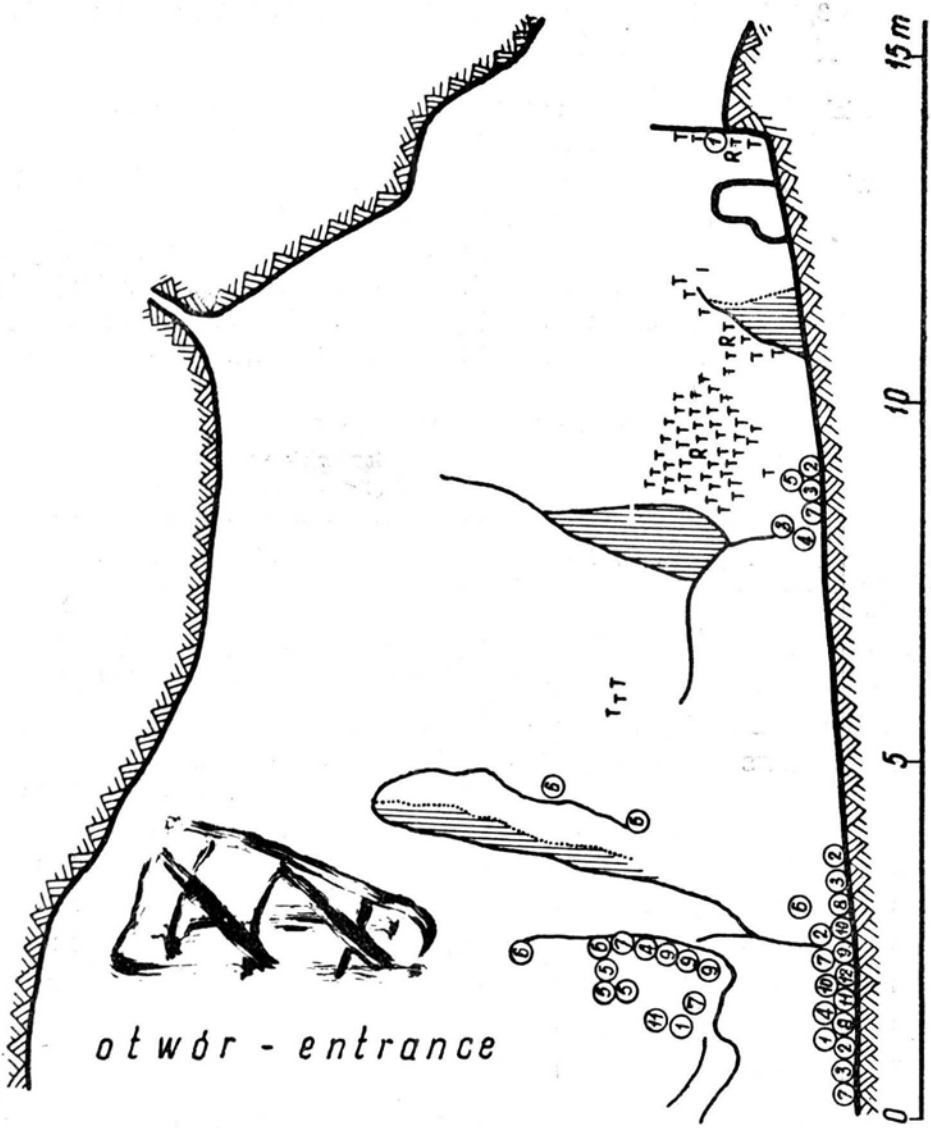
Ryc. 2 i 3 przedstawiają szkic ścian WWS i NNO części przyotworowej, wraz z zaznaczonymi stanowiskami roślin kwiatowych i paproci. Najbardziej charakterystyczną rośliną tej jaskini jest *A. trichomanes*, rozrzucone w postaci mniejszych lub większych płatów. Dochodzi ono do głębokości 21,5 m od otworu. *A. ruta-muraria*, występując w nieco mniejszej ilości, dochodzi do głębokości 20 m od otworu. W tabeli 1 zestawiono dane charakteryzujące położenie punktów, z których pobierany był ma-



Ryc. 2. Rozmieszczenie roślin kwiatowych i paproci na ścianie o wystawie WWS w części przy-otworowej w jaskini Wierzchowskiej Górnej

Distribution of angiosperms and ferns on the WWS wall in Wierzchowska Górna cave near entrance

1. *Mycelis muralis* (L.) Dum., 2. *Stellaria media* Will., 3. *Taraxacum officinale* Web., 4. *Geranium Robertianum* L., 5. *Campanula rapunculoides* L., 6. *Sedum maximum* Sut., 7. *Arabis arenosa* (L.) Scop., 8. *Poa annua* L., 9. *Chelidonium maius* L., 10. *Fragaria vesca* L., 11. *Galium mollugo* L., 12. *Urtica dioica* L., 13. *Pimpinella maior* (L.) Huds., 14. *Quercus robur* L., 15 *Chrysanthemum leucanthemum* L., T. *Asplenium trichomanes* L., R. *Asplenium ruta-muraria* L.



Ryc. 3. Rozmieszczenie roślin kwiatowych i paproci na ścianie o wystawie NNO w części przyotworowej jaskini Wierzchowskiej Górnej. Znaczenie symboli podano na ryc. 2

Distribution of angiosperms and ferns on the NNO wall in the same cave near entrance. Symbols as in fig. 2

teriał do badań. Stanowiska te zaznaczone są również na ryc. 1. Szczegółową charakterystykę mikroklimatu części przyotworowej obrazują wykresy 2, 3 i tab. I, II pracy ogłoszonej poprzednio (Starzecki 1958). Orientacyjnie można powiedzieć, że:

Stanowisko 1 znajduje się u wylotu jaskini i ma klimat bardzo zbliżony do mikroklimatu powierzchni.

Stanowisko 2 odznacza się nieznacznym zmniejszeniem intensywności światła (maksimum = 92% intensywności światła przed otworem) oraz zmniejszeniem temperatury i niedosytu wilgotności. (Stanowisko 2 dla *A. ruta-muraria* znajduje się bliżej otworu i wyżej niż dla *A. trichomanes* — jest więc nieco bardziej suche i silniej oświetlone).

Tabela 1 — Table 1

Dane charakteryzujące położenie stanowisk w jaskini
Data illustrating the positions investigated in the caye

Stanowisko Position No.	*Asplenium trichomanes*			*Asplenium ruta-muraria*		
	Ekspozycja Exposition	Odległość od Distance from		Ekspozycja Exposition	Odległość od Distance from	
		otworu entrance	dna jaskini cave bottom		otworu entrance	dna jaskini cave bottom
1	WWS	na zewnątrz jaskini outside cave	0,5 m	N	na zewnątrz jaskini outside cave	1,5 m
2	SSW	5,5 m	3,0 m	SSW	3,5 m	6,0 m
3	NNO	9,5 m	1,5 m	NNO	9,5 m	1,5 m
4	NNO	10,5 m	0,7 m	NNO	10,5 m	0,8 m
5	W	13,5 m	0,9 m	NW	13,5 m	0,7 m
6	SSW	20,0 m	1,7 m	SSW	20,0 m	1,7 m
7	SSW	21,5 m	1,0 m			

Stanowisko 3 ma już temperaturę wahającą się w lecie w nieznacznych granicach około 20°, słabsze oświetlenie i większą wilgotność względną.

Stanowisko 4 wykazuje w związku z wypływającym z bocznej komory zimnym i wilgotnym prądem powietrza dość gwałtowny spadek temperatury (o 5° w porównaniu ze stanowiskiem 3) i wzrost wilgotności.

Stanowisko 5 — wilgotność, podobnie jak i w dalszych stanowiskach, praktycznie się już nie zmienia. Stanowisko 5 dla *A. trichomanes* otrzymuje w godzinach popołudniowych nieco bezpośredniego światła słonecznego. Do stanowiska 5 dla *A. ruta-muraria* światło to nie dociera.

Stanowisko 6 i 7. Wilgotność i temperatura bez większych zmian, intensywność światła coraz słabsza.

Celem niniejszej pracy było zbadanie zmian morfologicznych, anatomicznych i fizjologicznych paproci rosnących w różnych stanowiskach groty i próba powiązania tych zmian z działaniem mikroklimatu. Badania przeprowadzano w latach 1954 i 1955; badania anatomiczne w okresie jesiennym, na materiale w pełni żywotnym, badania fizjologiczne natomiast w miesiącach lipcu i sierpniu, w pełni sezonu wegetacyjnego.

2. ZMIANY MORFOLOGICZNE I ANATOMICZNE

2.1. Materiał i metoda

Dla scharakteryzowania zmian morfologicznych i anatomicznych badanych paproci w całym zakresie ich występowania przeanalizowano następujące cechy: wielkość liści, ilość listków, grubość blaszki liściowej i jej budowę anatomiczną, liczbę i wymiary komórek szparkowych, wielkość komórek dolnej skórki oraz wielkość chloroplastów.

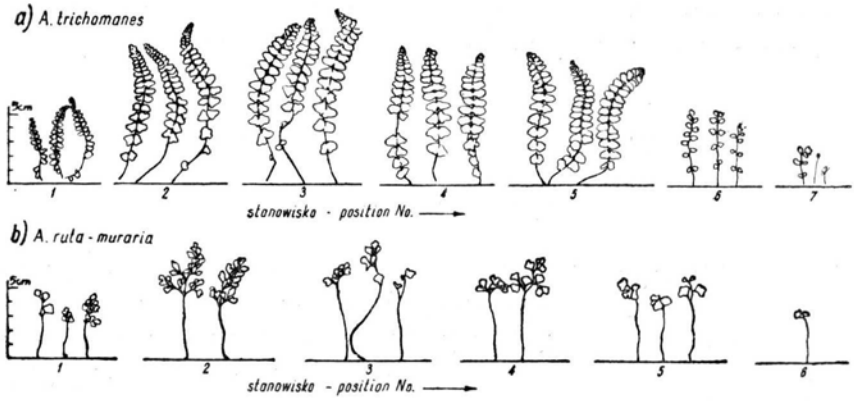
Pomiary długości liścia i liczenie listków wykonano w terenie na nie zrywanym materiale. Budowę anatomiczną studiowano na materiale utrwalonym i przechowywanym w płynie utrwalająco-konserwującym o następującym składzie (Filutowicz 1951):

formalina 40%	50	ml
kwas octowy lodowy	12,5	ml
alkohol etylowy 75%	425	ml
siarczan miedzi	1	g

Obserwacje budowy skórki liścia wykonano na niekrojonych liściach w preparacie wodnym, a do badań anatomicznych i pomiarów grubości liścia używano skrawków mikrotomowych (technika parafinowa) o grubości 22 μ, barwionych karminem ałunowym i zielenią jodową i zamykanych w balsamie kanadyjskim. Wielkość chloroplastów studiowano na świeżym materiale przywożonym z terenu do pracowni wg metody opisanej w części fizjologicznej.

2.2. Pokrój i długość liścia

Ryc. 4 przedstawia typowe kształty i wielkości liści obu gatunków paproci, zebranych z różnych stanowisk (odrysowane z odbitek na papierze światłoczułym). Pomiary długości liści wykonano tylko dla *A. trichomanes* ze względu na dostateczną ilość materiału porównawczego. Dla każdego stanowiska mierzono z dokładnością 0,5 cm około 15 liści, z wyjątkiem stanowiska krańcowego, gdzie rosło tylko kilka listków. Ryc. 5 przedstawia zmienność średniej długości liścia i skalę wahań długości. Jak widać z rysunków i wykresu, wśród okazów występujących na badanym terenie można wyróżnić 3 formy rozwojowe:



Ryc. 4. Pokrój *A. trichomanes* (*a*). *A. ruta-muraria* (*b*) w badanych stanowiskach w jaskini

Growth habit of *A. trichomanes* (*a*) and *A. ruta-muraria* (*b*) from different positions in the cave

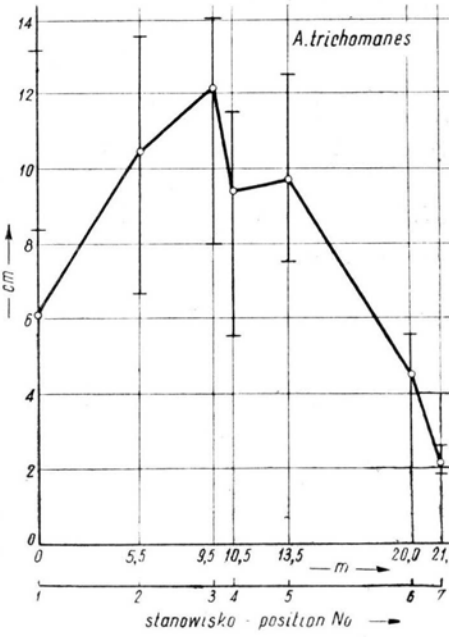
F o r m a 1 (stanowisko 1). Rośliny tej grupy mają średnią długość liści około 60 mm, listki gęsto osadzone na osi, skórzaste, często wygięte wypukłą stroną ku górze.

F o r m a 2 (stanowisko 2—5) o znacznie większej długości liści (9,5—12 cm) i znacznie większej powierzchni listków. Zwiększenie długości liści i powierzchni asymilacyjnej wykazują stopniowe dążenie do maksimum (stanowisko 3) i ponowny spadek w miarę posuwania się w głąb groty.

F o r m a 3 (stanowisko 6—7) są to rośliny pochodzące z najgłębszych stref jaskini. Są one formami głodowymi o silnie zredukowanej wielkości (maksymalna długość liści 25 mm) i listkach drobnych, delikatnych, rzadko osadzonych na osi (co wskazuje na ich etiolację). Okazy te nie zarodnikują. Niezmiernie powolny rozwój tych okazów jest możliwy dzięki wy-

sokiej wilgotności środowiska (bliskiej pełnemu wysyceniu parą wodną powietrza) i ustabilizowanym stosunkom termicznym (w zimie temperatura w tym stanowisku nie spada poniżej zera).

Na tle danych o mikroklimacie panującym w poszczególnych punktach strefy przyotworowej należy przypuszczać, że osiągnięcie optymalnego wzrostu w miarę posuwania się w głąb jaskini następuje zarówno dzięki wzrostowi wilgotności, jak i zmniejszeniu się natężenia światła. Trudno rozstrzygnąć, który z wymienionych czynników gra tu istotniejszą rolę. Natomiast występujący w dalszych stanowiskach spadek wielkości liści spowodowany jest działaniem obniżającej się temperatury i intensywności oświetlenia. Wpływ temperatury widać wyraźnie, gdy porównamy okazy ze stanowiska 4, w którym w porównaniu ze stanowiskiem 3 zachodzi nagły spadek temperatury i wzrost wilgotności. Ponieważ wzrost wilgotności powinien działać stymulująco na wzrost, obniżenie tego procesu należy przypisać przede wszystkim działaniu temperatury. Działanie światła widać wyraźnie, gdy porównamy okazy ze stanowiska 4 i 5, w których silniejsze, choć czasowe, oświetlenie bezpośrednim światłem słonecznym stanowiska 5 wpływa korzystnie na wzrost.



Ryc. 5. Długość osi liściowej u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini

Length of leaf axis in *A. trichomanes* from different positions in the cave

Porównanie okazów *A. ruta-muraria* pozwala także wyróżnić 3 analogiczne formy.

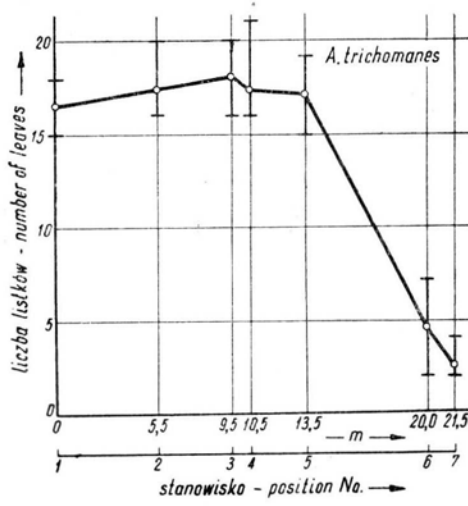
F o r m a 1 (stanowisko 1) o długości liści około 40 mm, z niezbyt licznymi listkami, względnie wąskimi i długimi.

F o r m a 2 (stanowisko 2) o wzroście optymalnym i znacznie większej ilości listków.

F o r m a 3 (pozostałe stanowiska). Długość liści osiąga wprawdzie maksimum na stanowisku 3, ale nie można tego wiązać z optimum rozwoju rośliny. Ogonek liścia jest tu wydłużony, ilość listków zredukowana. W dalszych stanowiskach następuje coraz dalej idąca redukcja zarówno

długości liści, jak i ilości listków, które stają się coraz bardziej delikatne i znacznie poszerzone.

Porównując zachowanie się obu gatunków *Asplenium* możemy stwierdzić, że *A. ruta-muraria* jest bardziej światłolubne w porównaniu do *A. trichomanes*. Wskazuje na to optimum jego rozwoju, przypadające na stanowisko o znacznie wyższej intensywności oświetlenia, szybciej zaznaczająca się etiolacja, liczniejsze występowanie w części ściśle przyotworowej i płytsze wchodzenie do groty. Zgodny z tym twierdzeniem jest fakt występowania *A. ruta-muraria* na okolicznych skałkach o ekspozycji południowej w bezpośrednim świetle słonecznym, podczas gdy *A. trichomanes* występuje liczniej na ściankach przynajmniej przejściowo zacienionych.



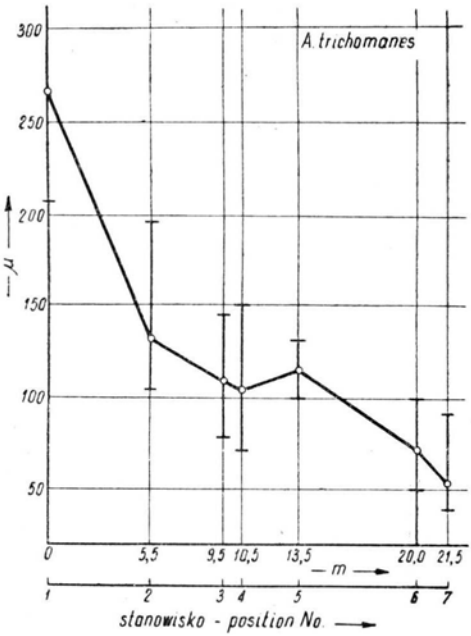
Ryc. 6. Liczba listków na osi liściowej u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini

Number of leaflets on the leaf axis in *A. trichomanes* from different positions in the cave

2.3. Liczba listków na osi

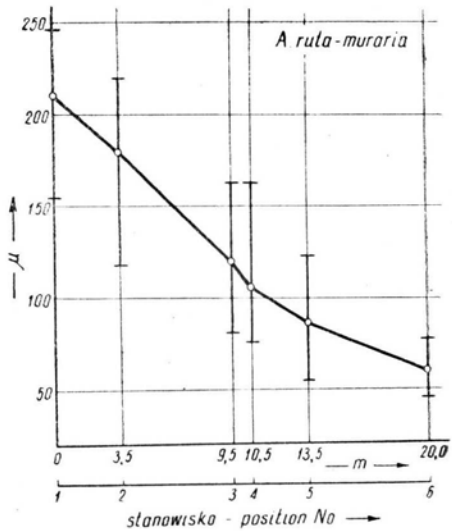
W związku ze zmianami długości liści i regularnym ułożeniem listków u *A. trichomanes*, obliczono ilość listków u tej paproci na różnych stanowiskach. Listki liczono z jednej strony osi, przy czym brano pod uwagę również listki brakujące, o ile widoczny był po nich ślad. Do obliczeń użyto 10—15 liści z każdego stanowiska (z wyjątkiem stanowiska 7). Średnie ilości listków przedstawia ryc. 6. Można tu stwierdzić podobny kierunek zmian, jaki wykazuje zmienność długości liści z tym, że wzrost liczby list-

ków u formy 2 w porównaniu z formą 1 jest nieznaczny (od 16,1 do 18,1) i nie ma znaczenia statystycznego. Ilość listków aż do stanowiska 5 pozostaje praktycznie stała, natomiast w dwu najgłębiej położonych stanowiskach zaznacza się raptowny spadek ilości listków. Ogólnie można powiedzieć, że ilość listków u *A. trichomanes* jest cechą o wysokiej stałości i, z wyjątkiem form o charakterze głodowym, nie ulega wpływowi zmieniających się w szerokich granicach czynników mikroklimatycznych groty.



Ryc. 7. Zmiany grubości liścia u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini

Changes of the thickness of leaves in *A. trichomanes* from different positions in the cave



Ryc. 8. Zmiany grubości liścia u *A. ruta-muraria* w badanych stanowiskach w jaskini

Changes of the thickness of leaves in *A. ruta-muraria* from different positions in the cave

2.4. Grubość blaszki liściowej

Do pomiarów używano listków pochodzących ze środkowej części liścia. Mierzono około 10 listków dla każdego stanowiska. Grubość blaszki mierzono w części międzywiązkowej na wielu przekrojach każdego listka. Ogólna liczba pomiarów wynosiła od 50 do 120 dla każdego stanowiska.

Wyniki pomiarów przedstawione na ryc. 7 i 8 wykazują stały spadek grubości w miarę posuwania się w głąb groty. Różnice w grubości blaszki

między stanowiskiem 1 a 6 czy 7 są bardzo znaczne (pięciokrotne dla *A. trichomanes* i prawie czterokrotne dla *A. ruta-muraria*).

Na tle zmian mikroklimatu groty należy przypuszczać, że za zmiany grubości liścia przede wszystkim odpowiedzialna jest intensywność oświetlenia. Przemawia za tym dość ścisła korelacja między wynikami pomiarów intensywności światła a grubością liścia. Gwałtowny spadek temperatury i wzrost wilgotności przy stanowisku 4 nie wywierają istotnego wpływu, natomiast w wypadku *A. trichomanes* okresowe oświetlenie bezpośrednim światłem słonecznym, jakie otrzymuje stanowisko 5, wywiera wyraźny wpływ na średnią grubość blaszki liściowej.

2.5. Zmiany anatomiczne tkanek liścia

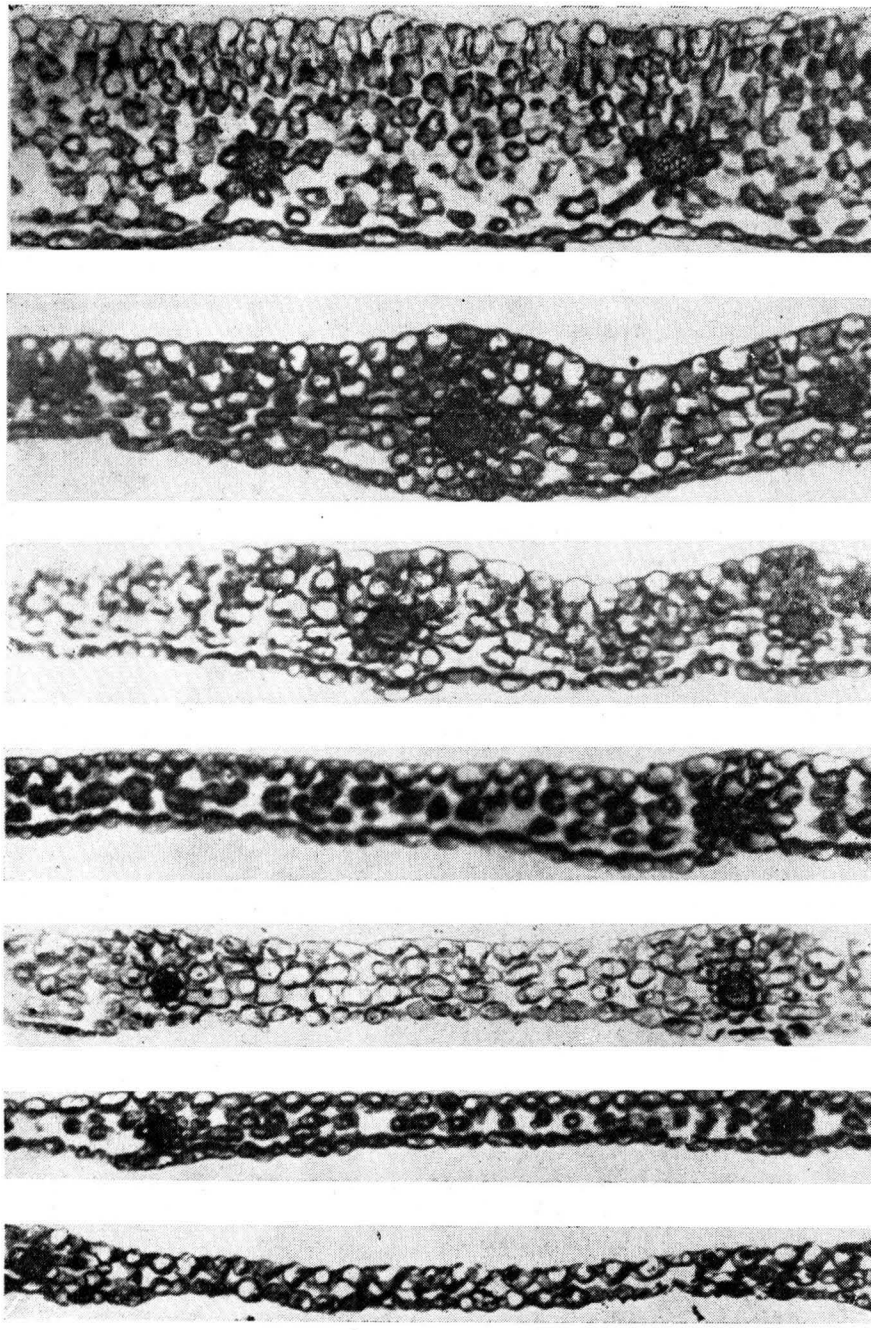
Zmianom w grubości blaszki liściowej towarzyszą zmiany w jej budowie anatomicznej. Przede wszystkim ulega redukcji miękisz palisadowy. U *A. trichomanes* nie można stwierdzić typowego miękiszu palisado-

Tabela 2 — Table 2

Budowa anatomiczna liści *A. trichomanes i A. ruta-muraria* z różnych stanowisk w jaskini

Anatomical structure of *A. trichomanes* and *A. ruta-muraria* leaves from different positions in the cave

Stanowisko Position No.	*Asplenium trichomanes*			*Asplenium ruta-muraria*		
	Ilość warstw Number of cell layers in		Grubość w μ Thickness of leaves in μ	Ilość warstw Number of cell layers in		Grubość w μ Thickness of leaves in μ
	miękiszu palisadowego palisade parenchyma	miękiszu gąbczastego spongy parenchyma		miękiszu palisadowego palisade parenchyma	miękiszu gąbczastego spongy parenchyma	
1	1 — 2	3 — 5	267	1 — 2	3 — 4	211
2	—	3 — 4	132	0 — 1	3 — 2	181
3	—	2 — 3	110	—	3 — 2	121
4	—	1 — 2	106	—	3 — 2	106
5	—	2	116	—	3 — 1	87
6	—	1	71	—	0 — 1	60
7	—	0 — 1	52			



Ryc. 9. Budowa wewnętrzna liścia *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini

Cross-sections of the leaves in *A. trichomanes* from different positions in the cave

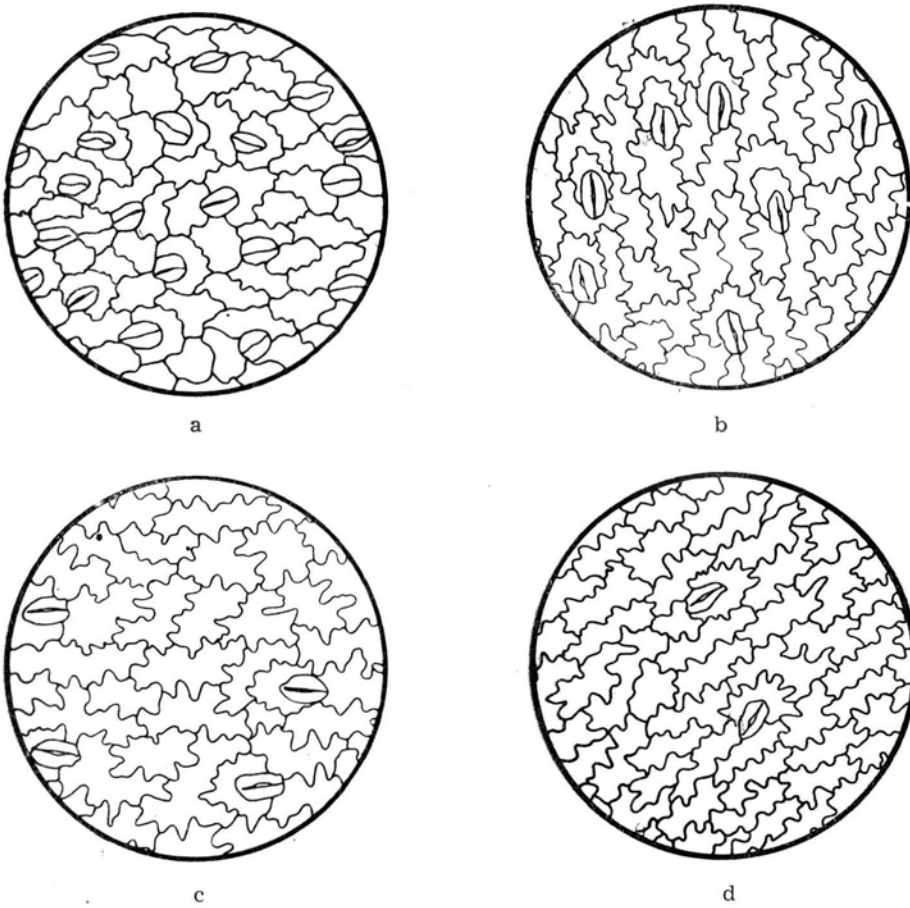
wego już w stanowisku 2. U *A. ruta-muraria* istnieje jeszcze na tym stanowisku jedna warstwa miękiszu palisadowego (prawdopodobnie w związku z silnym oświetleniem tego stanowiska), natomiast nie ma go już w stanowisku 3. W dalszych stanowiskach główna tkanka liścia ma charakter miękiszu gąbczastego. Ilość warstw tego miękiszu ulega coraz dalej idącej redukcji, aż wreszcie w najgłębszych stanowiskach na dużych przestrzeniach blaszki liściowej brak zupełnie miękiszu gąbczastego. Rolę tkanki asymilującej spełniają w tym przypadku obie warstwy skórki, których charakter ulega pewnym zmianom. Górna skórka, zbudowana u roślin rosnących w pełnym świetle z dużych wydłużonych w kierunku pionowym komórek, już w stanowiskach 2 i 3 zmienia swój charakter. Komórki przybierają kształt izodiametryczny, uwypuklając się do wewnątrz liścia. Wyraźne zmiany zaznaczają się też w dolnej skórce. W liściach wyrosłych w pełnym świetle tkanka ta składa się z cienkiej warstwy płaskich komórek, natomiast u okazów z głębokich stanowisk (5—7) obserwujemy grubsze i bardziej zaokrąglone komórki. Wewnętrzne uwypuklenia tych komórek, stykając się z górną skórką o podobnym charakterze anatomicznym, tworzą liczne przestwory międzykomórkowe, podobne do tych, jakie występują w typowym miękiszu gąbczastym (ryc. 9). Zaobserwowane zmiany zgodne są z zapatrywaniem, w myśl którego w miarę obniżania się intensywności światła pojawia się tendencja do redukowania miękiszu palisadowego. W liściu przeciętnej rośliny miękisz gąbczasty występuje na głębokości, do której dociera światło silnie osłabione w miękiszu palisadowym. W grocie, gdzie do liścia dociera w ogóle słabe światło, miękisz palisadowy zanika. W skrajnych warunkach zanika też miękisz gąbczasty, redukcja grubości liścia zostaje posunięta do maksimum i rolę tkanki asymilacyjnej spełniają odpowiednio przekształcone obydwie warstwy skórki.

2. 6. Liczba komórek szparkowych

Szparki w dolnej skórce liczono w polu widzenia mikroskopu (0,046 mm^2) (ryc. 10a—d). Dla każdego stanowiska przeliczono 50 pól z 5 dowolnie wybranych listków. Na wykresach 11—12 przedstawiono średnie ilości komórek szparkowych, przeliczone na 1 mm^2. Jak widać z wykresów, liczba szparek zmniejsza się w miarę posuwania się w głąb groty w sposób bardzo wyraźny, spadając z ponad 300 w stanowisku 1 do około 45 w stanowiskach najgłębszych.

Z jednej strony silny spadek krzywych między stanowiskiem 3 i 4, a z drugiej brak różnic w przebiegu krzywych między stanowiskiem 4 i 5 upoważnia do wyciągnięcia wniosku, że światło nie ma większego

wpływu na ilość komórek szparkowych badanych gatunków. Przebieg krzywych jest analogiczny do spadku temperatury i niedosytu wilgotności. Brak jest jednak bezpośrednich danych, pozwalających rozstrzygnąć, który z wymienionych czynników ma większy lub może nawet

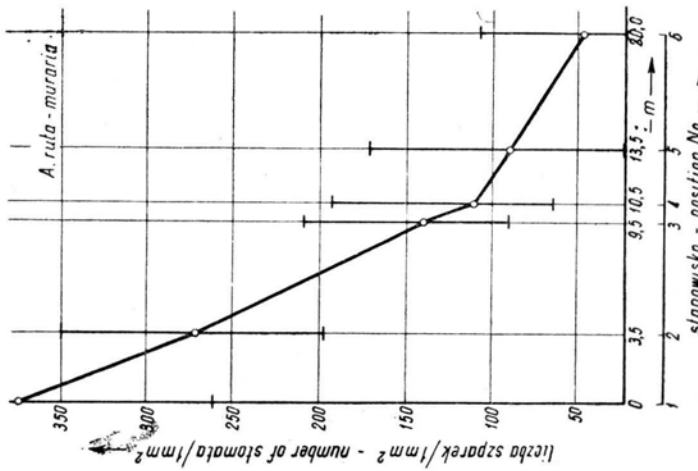


Ryc. 10. Wygląd dolnej skórki u *A. trichomanes* w 4 badanych stanowiskach w jaskini. (Stanowiska a — nr 1; b — nr 3; c — nr 5; d — nr 7)

Lower epidermis of *A. trichomanes* leaves from 4 different positions in the cave (Positions: a — No. 1; b — No. 3; c — No. 5; d — No. 7)

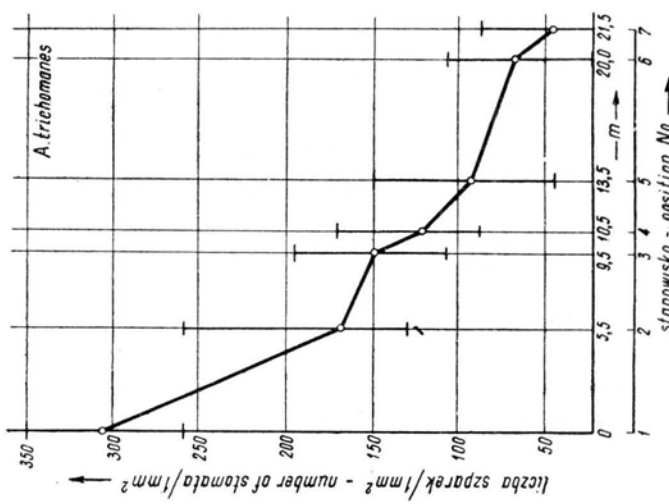
wyłączny wpływ na liczbę szparek. Należy jednak przypuszczać, że na gęstość rozmieszczenia aparatów szparkowych jako organów parowania rośliny silniej oddziaływują zmiany wilgotności.

Większa ilość komórek szparkowych u *A. ruta muraria* i szybszy spadek tej ilości w miarę posuwania się w głąb groty wskazuje na większe



Ryc. 12. Liczba szparek na 1 mm² u *A. ruta-muraria* w badanych stanowiskach w jaskini

Number of stomata on 1 mm² in *A. ruta-muraria* from different positions in the cave



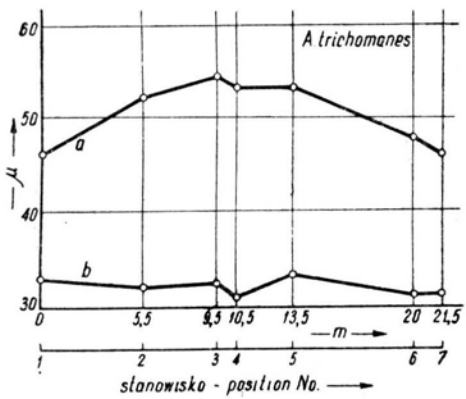
Ryc. 11. Liczba szparek na 1 mm² u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini

Number of stomata on 1 mm² in *A. trichomanes* from different positions in the cave

przystosowanie tego gatunku do warunków kserycznych. Listki obu gatunków na stanowiskach skrajnych osiągają tę samą ilość komórek szparkowych (45 na 1 mm²), mimo że *A. ruta-muraria* osiąga wcześniej kres swego występowania.

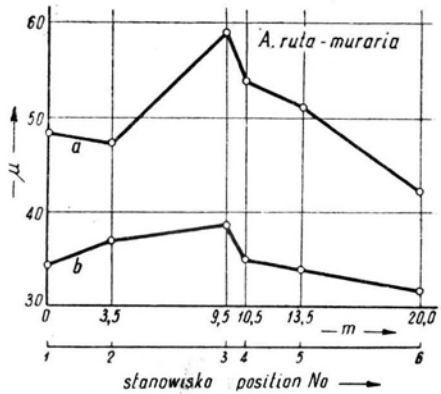
2. 7. Wielkość komórek szparkowych

Przy liczeniu komórek szparkowych stwierdzono, że ich rozmiary ulegają zmianie w zależności od stanowiska. Dla bliższej analizy tego zjawiska wykonano dla każdego stanowiska pomiary 50 szparek z 5 dowolnie wybranych listków, pochodzących z materiału utrwalonego



Ryc. 13. Długość oraz szerokość komórek szparkowych u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini *a* — długość; *b* — szerokość

Size of the stomata cells in *A. trichomanes* from different positions in the cave. Upper curve — length, lower curve — width of the stomata cells



Ryc. 14. Długość oraz szerokość komórek szparkowych u *A. ruta-muraria* w badanych stanowiskach w jaskini *a* — długość; *b* — szerokość

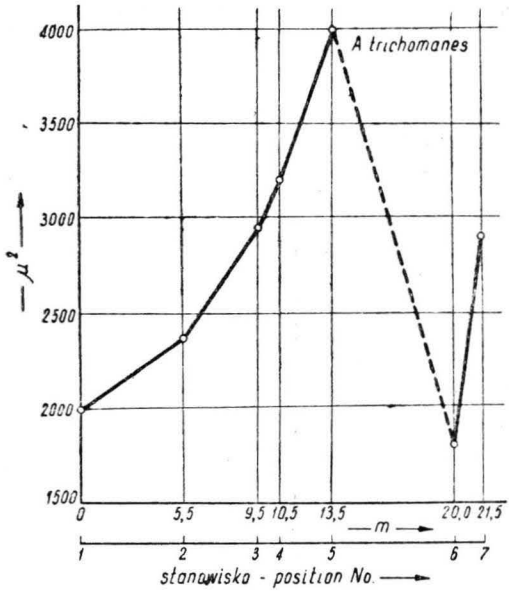
Size of the stomata cells in *A. ruta-muraria* from different positions in the cave. *a* — lenght; *b* — width of the stomata cells

(szparki otwarte). Zmiany w rozmiarach szparek (ryc. 13 i 14) wykazują charakter podobny jak zmiany długości liści; osiągają maksimum w stanowisku 3 oraz wyraźne zmniejszanie w miarę posuwania się do stanowisk krańcowych. Wynik ten każe przypuszczać, że wielkość szparek w podobny sposób zależna jest od czynników ekologicznych jak pokrój całych liści.

2. 8. Powierzchnia dolnych komórek skórki

Pomiar powierzchni komórek dolnej skórki wykonano dla *A. trichomanes*. Dla każdego stanowiska z dowolnie wybranego listka ze środka

liścia odrysowano przy pomocy aparatu Abbego powierzchnię skórki o średnicy 0,046 mm², w której oznaczono planimetrycznie powierzchnię poszczególnych komórek, wyrażając ją ostatecznie w μ^2. Jak wynika z wykresu 15, powierzchnia komórek wykazuje bardzo regularny wzrost



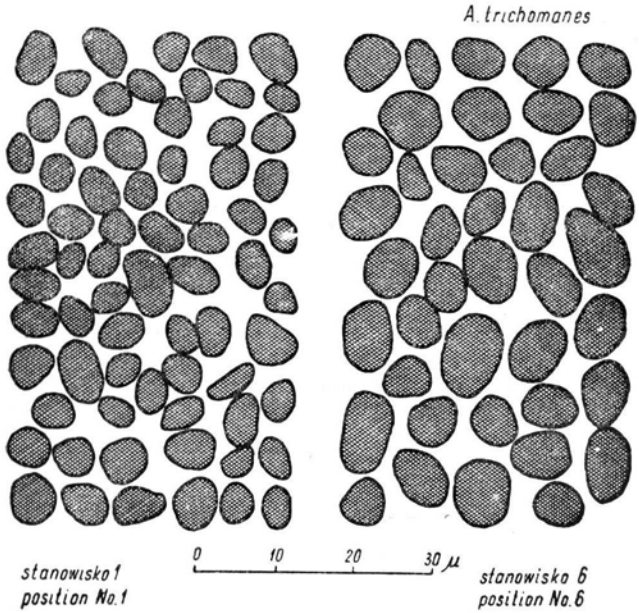
Ryc. 15. Powierzchnia komórek dolnej skórki u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini
Area of cells in epidermis of *A. trichomanes* from different positions in the cave

aż do stanowiska 5, co zgodne jest z znanym faktem, że w środowiskach bardziej wilgotnych i zacienionych wymiary komórek ulegają zwiększeniu. Wyraźne nieregularne obniżenie średnich wymiarów komórek w dwu stanowiskach krańcowych tłumaczyć należy przypuszczalnie opóźnieniem rozwoju form głodowych tam występujących w stosunku do roślin na pozostałych stanowiskach.

2. 9. Wielkość chloroplastów

Badania nad wielkością chloroplastów przeprowadzono na świeżym materiale *A. trichomanes* ze stanowiska 1 i 6, umieszczając liście w całości w wodzie na szkiełku podstawowym i wykreślając rysunki przy użyciu objektywu imersyjnego 90 ×, okularu 15 ×, za pomocą aparatu Abbego. Ryc. 16 przedstawia przykładowo chloroplasty z obu stanowisk. W zesta-

wieniu tym uwzględniono tak najmniejsze jak i największe z obserwowanych chloroplastów. Obliczenia wymiarów wykonywano mierząc z rysunków najdłuższą średnicę i wyrażając ją w mikronach. Średnia z 110 chloroplastów (z 4 listków) dla stanowiska 1 wynosi 5,9μ, a z 146 chloro-



Ryc. 16. Wielkość chloroplastów u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini
Size of chloroplasts in *A. trichomanes* from different positions in the cave

plastów (z 4 listków) dla stanowiska 6—7,3 μ. Obliczone różnice w wymiarach chloroplastów są istotne. Znana w ekologii teza o mniejszych wymiarach chloroplastów roślin światłolubnych zostaje tutaj potwierdzona na osobnikach należących do tego samego gatunku i tylko wyrosłych w skrajnie różnych warunkach ekologicznych.

3. ZMIANY FIZJOLOGICZNE

3.1. Materiał i metodyka

Ponieważ rośliny światłolubne i cieniolubne wykazują zasadnicze różnice we właściwościach fizjologicznych, przede wszystkim w oddychaniu i fotosyntezie, badania w tej części pracy ograniczono do pomiarów

intensywności oddychania oraz punktu kompensacyjnego i punktu wysycenia fotosyntezy.

Do pomiarów użyto listków *A. trichomanes* pochodzących ze stanowisk 1, 3, 6. Ponieważ mierzone wartości wykazywały bardzo wybitny spadek już w stanowisku 2, pobrano dodatkowo materiał ze stanowiska leżącego między 1 a 2 w odległości 3,5 m od otworu na wysokości 6 m od dna jaskini (stanowisko to oznaczono symbolem 2a). Zebrane liście przewożono do pracowni umieszczając je w zamkniętych probówkach. Koniec liścia owinięty był watą, nasyconą wodą. Doświadczenia przeprowadzano w laboratorium w ciągu tego samego dnia.

Do pomiarów przemiany gazowej użyto respirometru opracowanego przez Zurzyckiego (1955), stosując zwiększone wymiary komór reakcyjnych (8 × 6 mm) i kapilary o przekroju czynnym 0,0797 mm^2. Do każdorazowych pomiarów używano jednego listka, dowolnie wybranego z środkowej części liścia. Listek ten przyczepiano małą kroplą wody górną stroną do szkiełka nakrywkowego. Jako źródła światła użyto lampy projekcyjnej 1000 W zasilanej prądem 215 V. Światło skupione za pomocą soczewki przechodziło przez 10-centymetrowy filtr z siarczanu żelazawo-amonowego (70 g/l) pochłaniającego promienie podczerwone. Natężenie oświetlenia regulowano przez zmianę odległości lampy od obiektu doświadczalnego. Intensywność światła mierzono za pomocą fotoelementu firmy B. Lange, wycechowanego w luksach. Przeprowadzono pomiary w zakresie 20 do 12 000 luksów. Wszystkie pomiary wykonane były w temperaturze 20°.

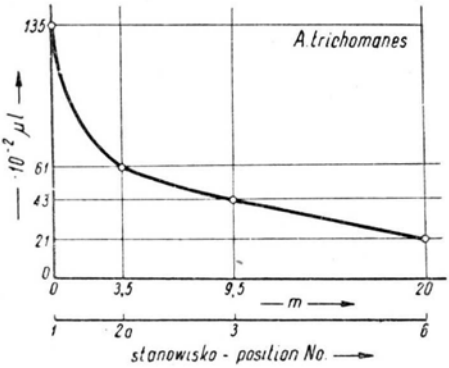
Pomiar powierzchni listka użytego do badań odbywał się przez planimetrowanie powiększonego fotograficznie obrazu listka (Zurzycki 1955).

Natężenie fotosyntezy i oddychania wyrażano w 10^{-2} µl O_2/1 cm^2 powierzchni liścia i na 10 minut. Wyniki stanowią zazwyczaj średnią z 2 powtórzeń.

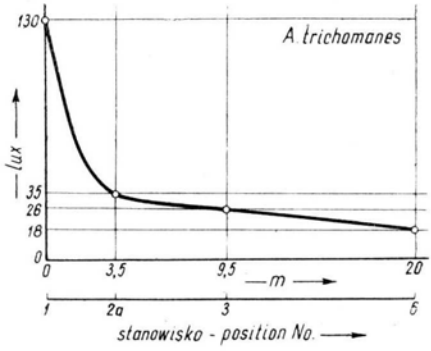
3. 2. Oddychanie

Z licznych badań fizjologiczno-ekologicznych wiadomo jest, że oddychanie liści roślin cieniolubnych jest znacznie niższe niż roślin światłolubnych. Różnice te są wybitne, jeśli za jednostkę odniesienia przyjmiemy powierzchnię liścia, a słabsze, lecz również wyraźne, jeżeli jednostką jest sucha masa liścia (co związane jest z redukcją grubości liścia u form cieniolubnych). Pomiary przeprowadzone na liściach *A. trichomanes* rosnących w różnych warunkach oświetlenia całkowicie potwierdziły tę regułę (ryc. 17). Okazy rosnące w pełnym świetle oddychają z natę-

żeniem 135^{-2} µl $O_2/cm^2/10$ min., podczas gdy rośliny ze stanowiska 6 oddychają z intensywnością 21.10^{-2} µl O_2 czyli 6,4 razy słabiej niż formy rosnące przed jaskinią.



Ryc. 17. Intensywność oddychania u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini
Respiration rate in leaves of *A. trichomanes* from different positions in the cave



Ryc. 18. Zmiany punktu kompensacyjnego u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini
Changes in compensation points in leaves of *A. trichomanes* from different positions in the cave

3. 3. Punkt kompensacyjny

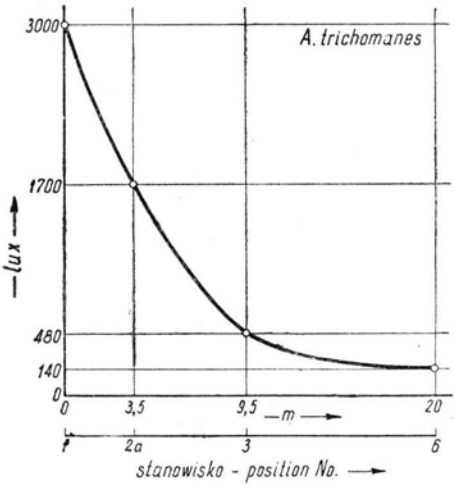
Położenie punktu kompensacyjnego jest wskaźnikiem charakteryzującym bilans przemiany materii organicznej w słabych natężeniach światła. Normalny rozwój rośliny może odbywać się jedynie wtedy, gdy średnie natężenie światła padającego na roślinę jest większe od wartości punktu kompensacyjnego. Heliofity mają z reguły wyższy punkt kompensacyjny niż skiofity.

Z krzywych świetlnych fotosyntezy uzyskanych dla liści *A. trichomanes* z różnych stanowisk można stwierdzić, że punkt kompensacyjny zmienia się zgodnie z tą regułą (ryc. 18) i spada od wartości 130 luksów dla form z przed jaskini do 18 luksów dla okazów ze stanowiska 6.

3. 4. Punkt wysycenia

Drugim charakterystycznym punktem krzywej świetlnej fotosyntezy jest punkt wysycenia, charakteryzujący najmniejszą intensywność oświetlenia potrzebną do uzyskania maksymalnego natężenia fotosyntezy. Dla badanych liści *A. trichomanes* wartości punktu wysycenia wykazują spadek od 3000 luksów (u form rosnących przed jaskinią) do 140 luksów

(u roślin ze stanowiska 6) (ryc. 19). Obniżenie punktu wysycenia jest więc bardzo wyraźne, bo przeszło 20-krotne. Stosunek maksymalnych natężeń fotosyntezy względnej wynosi u tych dwu skrajnych form 401 : 214(10^{-2}) µl O_2/cm^2/10 min., fotosyntezy bezwzględnej 536 : 236(10^{-2}) µl O_2/cm^2/10 min. U form słonecznych fotosynteza w punkcie wysycenia jest zaledwie 2 do 2,5 razy większa niż u form ze stanowisk skrajnie zacienionych. W zestawieniu z 5-krotną różnicą grubości liścia i 20-krotną różnicą w położeniu punktu wysycenia w obu stanowiskach świadczy to o znacznie mniejszej wydajności energetycznej fotosyntezy w grubych liściach roślin z silnego światła a znacznie lepszym wykorzystaniu tej energii w punkcie wysycenia w liściach o zredukowanej grubości liścia. Przyczyną tego zjawiska jest zarówno silniejsze oddychanie grubszych liści, rosnących w silniejszym świetle, jak i fakt osłabienia natężenia światła wskutek absorpcji w grubszym mezofilu. Dlatego też wysycenie światłem głębiej leżących komórek (w tym przypadku w dolnych warstwach miękiszu gąbczastego) następuje dopiero w wysokich intensywnościach oświetlenia, w których znaczny procent energii świetlnej absorbowanej w komórkach bardziej ku światłu zwróconych (miękisz palisadowy) nie może być wykorzystany w procesie fotosyntezy.



Ryc. 19. Zmiany w punktach wysycenia fotosyntezy u *A. trichomanes* w badanych stanowiskach w jaskini
Changes in the points of saturation of photosynthesis in leaves of *A. trichomanes* from different positions in the cave

4. DYSKUSJA

Przedstawione powyżej wyniki pracy są w zupełnej zgodności z ekologiczną charakterystyką roślin światłolubnych i cieniolubnych, kserofitów i higrofitów. Należy jednak podkreślić, że w części przyotworowej grot zmiany anatomiczne czy fizjologiczne roślin występują ze szczególną wyrazistością. Przykładem tego mogą być badania Wylie (1948, 1949), który w jednej jaskini stwierdził większą zmienność paproci *Adiantum pedatum* niż w całym obfitym materiale zebranym na terenie kilku stanów Ameryki Północnej. Podobnie uderzająca zmienność paproci

A. trichomanes i *A. ruta-muraria* została opisana w niniejszej pracy. Powodem tej zmienności jest zarówno skrajnie zmieniający się charakter klimatyczny w części przy otworze groty, jak i duża stabilizacja czynników klimatycznych w głębszych częściach groty, powodująca, że nawet drobne różnice w tych ustabilizowanych warunkach wywierają wyraźny wpływ na anatomiczne i fizjologiczne cechy roślin.

Podobne badania anatomiczno-ekologiczne nad roślinami jaskiń zostały przeprowadzone przez Mortona (1917) i Wylie (1949). Morton badając cechy morfologiczne i anatomiczne *Scolopendrium phyllitidis* rosnących w jaskini na terenie śródziemnomorskim stwierdził, że okazy rosnące u wylotu jaskini są małe, o liściach całobrzegich, skórzastych, jasnozielonych, natomiast okazy z głębokości 3,9 m (intensywność światła 1/331 światła pełnego) były duże, o liściach płatowatych, delikatnych i ciemnozielono zabarwionych. Liście okazów silnie oświetlonych składały się z 5—7 warstw komórek, z czego 2—3 warstwy przypadały na miękisz palisadowy. Liście form skrajnie cienistych były przeszło dwa razy cieńsze i składały się tylko z 2—4 warstw komórek nie zróżnicowanych na miękisz palisadowy i gąbczasty; w dolnej skórce były rozwinięte chloroplasty, które nie występowały w analogicznej tkance liści ze światła. Wylie (1949) opisał zmiany morfologiczne i anatomiczne liści *Adiantum pedatum* z czterech stanowisk niewielkiej jaskini na wyspie San Juan, stwierdzając w miarę posuwania się w głąb jaskini, początkowo zwiększenie długości liści od 30 do 75 cm, a następnie redukcję do 15 cm. Grubość liścia u form rosnących najgłębiej uległa dwukrotnej redukcji w stosunku do form z pełnego światła, ilość szparek została zredukowana od 144 do 26 na 1 mm^2, sieć nerwów uległa rozluźnieniu, a tkanka miękiszowa została zredukowana z 4 warstw do 1, a czasem zanikała zupełnie. Niestety autor nie podaje bliższych danych określających oddalenie poszczególnych stanowisk od otworu.

Obie prace, mimo interesujących wyników, mają z ekologicznego punktu widzenia poważne braki: Morton opracował tylko formy skrajne, wiążąc ich zmienność tylko ze światłem jako jedynym zmierzonym przez niego czynnikiem klimatycznym. Wylie podaje wprawdzie charakterystykę form pośrednich, ale nie wykonał żadnych pomiarów klimatycznych, stanowiących istotne tło obserwowanej zmienności.

W niniejszej pracy na podstawie znajomości mikroklimatu badanej jaskini możliwe było dokonanie takiego wyboru stanowisk badanych roślin, aby ich zmienność można było wiązać z działaniem określonego czynnika ekologicznego. Obserwowane zmiany morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne można sprowadzić do trzech typów zmienności:

a) Stopniowe zmniejszanie się wartości danej cechy w miarę wnikania paproci w głąb jaskini. Do cech tego typu należy przede wszystkim grubość liścia i ściśle z nią związana intensywność oddychania oraz wysokość punktu kompensacyjnego i punktu wysycenia, a także ilość szparek. Za przebieg tych zmian odpowiedzialne są głównie dwa czynniki. O grubości liścia decyduje intensywność oświetlenia, natomiast redukcja ilości szparek związana jest prawdopodobnie ze spadkiem niedosytu wilgotności.

b) Stopniowy wzrost wartości badanej cechy aż do osiągnięcia maksimum w pewnej głębokości jaskini, a następnie ponowny wyraźny spadek. Do tej grupy należą: wielkość liści, wymiary komórek szparkowych oraz mniej wyraźnie liczba listków w liściu. Analogiczny przebieg krzywych, obrazujących zmienność tych cech wskazuje, że podlegają one działaniu tych samych czynników. W tym przypadku decydującym jest zespół czynników ekologicznych, wśród których na pierwsze miejsce wysuwa się działanie światła i temperatury. Wilgotność wywiera silny wpływ tylko w najbardziej zewnętrznym odcinku części przyotworowej.

c) Stopniowe wzrastanie wartości badanej cechy w miarę posuwania się w głąb groty. Zmienność taką wykazuje wielkość chloroplastów, zależna przede wszystkim od intensywności światła. Zasadniczo analogiczny przebieg wykazuje też zmienność wielkości komórek dolnej skórki, o ile nie uwzględni się nieregularności występujących przy formach głodowych.

Przebieg opisanych zmian zgodny jest z wspomnianymi wynikami prac Mortona i Wylie, z tym że ich zakres jest znacznie szerszy. Ponieważ charakterystyka fizjologiczna roślin jaskiniowych została przeprowadzona po raz pierwszy, brak odpowiednich danych z literatury, z którymi można by porównać otrzymane wyniki. Z danych o ekologii fotosyntezy (Szennikow 1951, Rabinowitch 1951) wynika, że wartość punktu kompensacyjnego waha się dla roślin cieniolubnych w granicach od 2—50 luksów, a światłolubnych od 50 do 700 luksów, a odpowiednie wartości punktu wysycenia 200—2000 i 2000—8000 luksów. Wyniki otrzymane dla *A. trichomanes* pokrywają się więc w znacznym zakresie z wyszczególnionym powyżej zakresem zmienności.

STRESZCZENIE

1. Obfite występowanie *A. trichomanes* i *A. ruta-muraria* w części przyotworowej jaskini Wierzchowskiej Górnej umożliwiło przeprowadzenie badań morfologicznych, anatomicznych i fizjologicznych na okazach pochodzących z różnych punktów groty i skorelowanie stwierdzo-

nych zmian z wpływem mikroklimatu jaskini. Przebadano następujące cechy roślin: wielkość i kształt liści, ilość listków na osi, grubość blaszki liściowej, zmiany anatomiczne liścia, liczbę szparek i wymiary komórek szparkowych, powierzchnię komórek dolnej skórki, wielkość chloroplastów, intensywność oddychania i wartość punktu kompensacyjnego i punktu wysycenia fotosyntezy.

2. Wszystkie analizowane cechy wykazały bardzo szeroką zmienność, której przebieg może być trojakiego typu:

a) stopniowe zmniejszanie się wartości danej cechy w miarę posuwania się w głąb jaskini (grubość liścia, liczba szparek, intensywność oddychania i wartość punktu kompensacyjnego i wysycenia);

b) stopniowy wzrost badanej cechy do osiągnięcia maksimum w pewnej głębokości w jaskini i ponowny spadek (wielkość liści, ilość listków oraz wymiary szparek);

c) stopniowe wzrastanie badanej wartości w miarę posuwania się w głąb groty (wielkość chloroplastów, powierzchnia komórek dolnej skórki).

3. Znajomość mikroklimatu jaskini umożliwiła taki dobór stanowisk badanych roślin, jaki pozwala w pewnych przypadkach na określenie, który z czynników klimatycznych wywiera najistotniejszy wpływ na zmienność danej cechy. I tak zmiany grubości liścia i związane z nią zmiany intensywności oddychania, położenia punktu kompensacyjnego i punktu wysycenia a także zmiany wielkości chloroplastów są związane przede wszystkim z intensywnością światła. Ilość szparek wydaje się być uwarunkowana głównie wilgotnością, natomiast za zmiany pozostałych cech odpowiedzialny jest zespół czynników klimatycznych.

4. Badane rośliny wykazały wyjątkowo szeroki zakres zmienności. Wskazuje to, że część przyotworowa jaskini jest szczególnie odpowiednim środowiskiem naturalnym do badań nad tym zagadnieniem, bowiem często na jednym tylko gatunku można uchwycić ciągły szereg zmian różniących heliofity od skiofitów i kserofity od higrofitów.

Praca została wykonana w Zakładzie Fizjologii Roślin UJ. Profesorowi drowi F. Górskiemu dziękuję za cenne wskazówki i uwagi, doc. drowi J. Zurzyckiemu jestem wdzięczny za zapoznanie mnie z metodyczną stroną pracy na mikrorespirometrze i udostępnienie aparatury.

Zakład Fizjologii Roślin UJ
w Krakowie

(Wpłynęło dn. 10.11.1957 r.)

SUMMARY

The circumstance that *Asplenium trichomanes* and *A. ruta-muraria* grow both inside caves and on the barren rocks outside is most fortunate as very convenient conditions are thus obtained for studies on variability in the structure and functions of these ferns under the influence of a changing environment.

By selecting suitable environments it has been possible to discriminate between the factors which exert an influence on these variations.

Changes in the following morphological traits were examined:

1. shape and size of leaf axis,
2. number of leaflets on axis,
3. number of stomata in 1 mm^2,
4. width and length of stomata,
5. area of cells from lower epidermis,
6. thickness of leaves,
7. size of chloroplasts.

Differentiation in the particular traits can be summarized as follows:

1. Traits diminish gradually depending on the distance from the entrance of the cave. In this group are the number of stomata (figs. 11 & 12) and the thickness of leaves (figs. 17 & 18). However, different factors are primely responsible for these changes; the number of stomata is regulated in the first place by humidity and the thickness of leaves by light intensity.

2. Traits increase at first to a maximum at some depth inside the cave and then drop. This is characteristic for the size of the leaf axis (figs. 4), the width and length of stomata (figs. 13 & 14) and less distinctly the number of leaflets on axis (figs. 5 & 6). In the curves illustrating these changes similarities refer not only to the general shape of the curves but also to the deviations which on the particular positions have the same tendencies. The changes in that group are affected first of all by temperature and light.

3. Traits increase gradually depending on the distance from the entrance of the cave. The group covers the size of chloroplasts (fig. 16) and may additionally include the changes of area of cells from lower epidermis (fig. 15) on condition that starvation forms from positions deepest inside the cave are considered apart. In the case of chloroplast size the prime factor is light, whereas, in the case of epidermal cells no ecological factors responsible for changes of their area could be established.

It is to be stressed that the very clearly marked distinctness of starvation forms from the deepest positions is apparent not only in differences

in the area of epidermal cells, but too in the number of leaves on axis and the length of axis. There are no other marked differences in changes of remaining morphological and anatomical traits between starvation and non starvation forms and all such changes are merely a logical outcome of these variations.

Variations in the structure of ferns, as large as those observed in the present investigation, affect, moreover, physiological processes, i. e. respiration and photosynthesis (figs. 17, 18 &19).

The rate of respiration in the case of extreme forms decreased 6.4 times, whereas, photosynthesis decreased 2,5 times while the thickness of leaflets in the corresponding plants decreased simultaneously 4 times. When these results are compared it becomes apparent that in the layers which were reduced most — i. e. in palisade parenchyma — the respiration rate is high and the rate of assimilation relatively low.

The values obtained for the compensation and the point of saturation of photosynthesis correspond to the transition of the ferns from helio- to skiophytic forms.

The present investigation on ferns proves that caves provide an exceptionally convenient natural environment for observing the range of variations between helio- and skiophytes or xero-and hygrophytes and, what is even more important, make possible a discrimination between ecological factors responsible for these changes.

The present investigation was carried out at the Department of Plant Physiology of the Jagellonian University headed by Professor Franciszek Górski to whom the author is sincerely grateful for much valuable advice and kind guidance. The author's gratitude is also due to Doctor J. Zurzycki for his helpful information on microrespirometric techniques and for the necessary equipment.

LITERATURA

Filutowicz A. i Kuždowicz A., 1951, Mikrotechnika roślinna, PWRiL, Warszawa.

Kowalski K., 1951, Jaskinie Polski cz. I, Państwowe Muzeum Archeologiczne, Warszawa.

Kowalski K., 1953, Jaskinie Polski cz. II, Państwowe Muzeum Archeologiczne, Warszawa.

Kowalski K., 1954, Jaskinie Polski cz. III, Państwowe Muzeum Archeologiczne, Warszawa.

Morton F., 1917, Über die Auffindung einer Höhlenform der gemeinen Hirschzunge *(Phyllitis scolopendrium)* im Dachsteingebiete, Engler's Beibl. zu dem Bot. Jahrb. 121.

Rabinowitch E., 1951, Photosynthesis and related processes, Vol. II. p. 1, Interscience Publ., New York.

Starzecki W., 1958, Badania mikroklimatyczne w jaskiniach południowej części Wyżyny Małopolskiej, Ekologia Polska (w druku).

Szennikow A., 1951, Ekologia Roślin, PWRiL, Warszawa.

Wylie R., 1948, The dominant role of the epidermis in leaves of *Adiantum*, Am. Jour. Bot. 35.

Wylie R., 1949, Variations in leaf structure among *Adiantum pedatum* plants growing in rock cavern, Am. Jcur. Bot. 35.

Zurzycki J., 1955, Arrangement of chloroplasts as a factor of photosynthesis, Acta Soc. Bot. Pol.. 24.

Żmuda A., 1915, Über die Vegetation der Tatraer Höhlen. Bull. de l'Acad. Sci. de Cracovie, Cl. B.

Żmuda A., 1916, O roślinności jaskiń tatrzańskich, Rozprawy Wydz. Mat. Przyr. PAU s. B.