

Strategie życiowe borealnych roślin wodnych
***Potamogeton alpinus* Balb. i *Ranunculus reptans* L.**
przy południowej granicy geograficznego zasięgu
mgr Alicja Robionek-Selosse

Grime postawił w 1979 roku hipotezę, że przejawem ewolucji roślin są ich strategie życiowe, które zależą od trzech głównych presji selekcyjnych, *i.e.* konkurencji, stresu i zaburzeń. W świetle tej hipotezy, **zaburzenia** są czynnikami zmniejszającymi masę osobnika z powodu przekształceń samego środowiska. Rośliny, jako organizmy osiadłe, nie są w stanie opuścić miejsc, w których warunki środowiskowe zmieniły się na niekorzystne, a przez to podlegają biotycznym i abiotycznym presjom w miejscu ich oddziaływania. Dla roślin lądowych są to m.in.: (i) ograniczone zasoby w glebie, dostępność światła i przestrzeni lub (ii) roślinożercy. Istotnym czynnikiem kształtującym ekosystemy wodne jest ruch wody, stąd oprócz wyżej wymienionych ograniczeń rośliny podlegają presji przepływu lub falowania wody, które mogą powodować uszkodzenia mechaniczne, a pośrednio także erozję, abrazję i denudację podłoża lub zmętnienie wody.

Odporność roślin na zaburzenia środowiskowe zależy m.in. od ich **fenotypowej plastyczności**, czyli zdolności danego genotypu do adaptacji morfologicznych i / lub fizjologicznych w odpowiedzi na warunki środowiskowe (Schlichting 1986). W dynamicznym środowisku może to zapobiec uszkodzeniu lub zniszczeniu pędów, liści i organów rozrodczych. Reakcje roślin na zaburzenia można interpretować w kontekście strategii życiowych, tj. kompromisu między unikaniem a tolerancją, m.in. jak w pracy Puijalon i in. (2011).

Strategia tolerancji pozwala roślinie znosić szkodliwe skutki niekorzystnych warunków, podczas gdy strategia unikania zapobiega tym efektom. Biorąc pod uwagę zaburzenia hydrodynamiczne, strategia tolerancji pozwala roślinom przetrwać ograniczenia mechaniczne, głównie poprzez zwiększenie odporności tkanek i przekroju poprzecznego pędu. Wymaga to zwiększenia alokacji biomasy do wzrostu na grubość i zawartości substancji wzmacniających, takich jak celuloza i lignina.

Strategia unikania będzie natomiast ujawniała się, jak zakładam, w postaci takich cech rośliny, które łagodzą skutki ograniczeń środowiskowych, np. przez rekonfigurację architektury pędów i / lub zmniejszenie powierzchni narażonej na siły przepływu wody, zdolność do tworzenia zwartych płatów i / lub zmianę kształtu i struktury liści.

Niniejsze badania dotyczą strategii życiowych **dwóch borealnych gatunków roślin wodnych**, *Potamogeton alpinus* Balb. i *Ranunculus reptans* L. w pobliżu południowej granicy ich geograficznego zasięgu w Europie. Oba są bardzo rzadko spotykane w większości krajów europejskich. W Europie północno-zachodniej i środkowej występują lokalnie, a w niektórych krajach są wrażliwym lub zagrożonym składnikiem flory. Dane literaturowe nie są zgodne co do przyczyn rzadkości ich występowania i ekstynkcji stanowisk. Sugeruje się, że przetrwanie wielu stanowisk jest zagrożone z powodu zmian klimatycznych. Są też badania, które wskazują na ograniczony przepływ genów między lokalnymi populacjami tych wieloletnich roślin o budowie klonalnej, a także na ich niską różnorodność genetyczną i powszechny chów wsobny. Niekorzystny wpływ może też mieć presja człowieka na siedliska tych roślin, np. z powodu prac hydro-regulacyjnych, powodujących redukcję wahań poziomu wody w zbiornikach (Fischer i in. 2000; van Kleunen i in. 2000b; Riis i Sand-Jensen 2001). Lepsze zrozumienie reakcji badanych roślin w naturalnym środowisku, w którym spontanicznie występują, może być kluczowym krokiem w kierunku opracowania metod ich skuteczniejszej ochrony.

Należy zaznaczyć, że reakcje plastyczne borealnych roślin wodnych przy południowej granicy ich geograficznego zasięgu (czyli na badanym przez mnie terenie) nie są dotychczas rozpoznane. W rezultacie w krajach europejskich położonych blisko południowego wybrzeża Bałtyku istnieje pilna potrzeba aktualizacji podstaw naukowych dla prawnej ochrony borealnych roślin wodnych i ich siedlisk. Badania prowadziłam w północno-zachodniej Polsce, do 120 km na południe od Bałtyku. Obszar ten znajduje się blisko południowo-wschodniej granicy geograficznego zasięgu obu badanych gatunków i jest oddzielony Morzem Bałtyckim od centrum ich występowania na Półwyspie Skandynawskim (Meusel i in. 1965; Hultén i Fries 1986).

W świetle powyższych faktów **celem niniejszej rozprawy doktorskiej jest ustalenie strategii życiowych dwóch borealnych gatunków roślin wodnych**. Cele szczegółowe rozprawy obejmowały:

1. Opisanie **warunków środowiskowych** (fizyko-chemiczne cech wody i osadu, natężenie światła PAR, prędkość przepływu wody itp.), a także rodzaju i natężenia zaburzeń środowiskowych w populacjach;

2. Zbadanie **architektury osobników** w zależności od warunków środowiskowych, a także od rodzaju i natężenia zaburzeń hydrodynamicznych (tj. przepływ wody w ciekach i falowanie w litoralu jezior);
3. Opisanie **fenotypowych reakcji na zaburzenia hydrodynamiczne** na podstawie badań *in situ*, na stałych poletkach w zbiornikach wodnych oraz podczas hodowli laboratoryjnych (*ex situ*);
4. Ustalenie typu **strategii życiowej** gatunku jako odpowiedzi na ograniczenia środowiskowe, w tym na zaburzenia hydrodynamiczne i natężenie światła.

Potamogeton alpinus (rdestnica alpejska; Potamogetonaceae), jest podwodną rośliną o borealno-górskim typie rozmieszczenia na Półkuli Północnej (Meusel et al. 1965). Jej obecność na terenach podmokłych stwierdzano w materiałach fosylnych z początku lub końca okresów pomiędzy zlodowaceniami, głównie z chłodniejszych faz klimatycznych (Velichkevich i Zastawniak 2006). Obecnie gatunek ten występuje głównie na Półwyspie Skandynawskim, znacznie rzadziej w centralnej i północno-zachodniej części kontynentu europejskiego. Występuje najczęściej w małych, dobrze oświetlonych, niezbyt żyznych i płytkich ciekach, lekko kwaśnych lub zasadowych, bądź w przepływowych jeziorach oligotroficznych (Wiegleb i Todeskino 1983; Zalewska-Gałosz 2008).

Badania *P. alpinus* prowadziłam w 15 populacjach usytuowanych w rzekach i jeziorach przepływowych na Pojezierzu Pomorskim (**Robionek i in. 2015**). Warunki środowiskowe w zbiornikach oznaczyłam na podstawie 18 cech fizyko-chemicznych wody i osadów. Warunki środowiskowe w ciekach wolno płynących (tj. o przepływie wody $<0,2$ m/s) w porównaniu z szybko płynącymi (0,2 - 0,7 m/s) różniły się przede wszystkim pod względem uwodnienia osadów oraz zawartości substancji mineralnych i organicznych w osadach, ale każda z tych cech jest bezpośrednio zależna od prędkości przepływu wody. Wśród wolno płynących cieków wyróżnia się dwa typy miejsc znacznie różniących się natężeniem światła: dobrze nasłonecznione (PAR $82,7 \pm 13,5$ %) i zacienione (PAR $41,2 \pm 5,0$ %).

Architekturę *P. alpinus* opisałam na podstawie 20 cech z łącznie 411 próbek roślin, tj. modułów tego klonalnego gatunku. Moduły to powtarzalne strukturalne jednostki wzrostu, składające się z nadziemnego pędu (liści, łodygi i kwiatostanów) oraz fragmentu kłącza

łącącego pęd z kolejnym modulem (modułami). Zaobserwowałam dwa rodzaje kwitnących modułów: pierwszy z liśćmi pływającymi i zanurzonymi, a drugi wyłącznie z liśćmi zanurzonymi. Oszacowałam wpływ 18 czynników środowiskowych na 17 cech roślin. Ponadto przeanalizowałam zakres zmienności pięciu architektonicznych cech modułów. W przypadku większości porównywanych cech moduły znacząco różniły się w dwóch typach cieków wodnych; ponadto w szybko płynących ciekach wykazałam większą zmienność cech modułów niż w ciekach wolno płynących.

Sprawdziłam również, czy przy braku zaburzeń hydrodynamicznych są też inne czynniki środowiskowe wpływające na architekturę *P. alpinus*. Odkryłam, że rośliny z liśćmi pływającymi na powierzchni wody występują, oprócz szybko płynących cieków, także w wolno płynących i zacienionych wodach. Z kolei rośliny bez pływających liści występują w wolno płynących i dobrze nasłonecznionych ciekach. Czynnikiem środowiskowym determinującym obecność lub brak pływających liści w warunkach wolnego przepływu wody może być natężenie światła.

Dane zinterpretowałam pod kątem **strategii życiowych w obliczu zaburzeń hydrodynamicznych**. *Potamogeton alpinus* wykazuje wiele fenotypowych reakcji na szybki przepływ wody, które są przejawem strategii unikania, a nie tolerancji. Po pierwsze, rośliny wytwarzają pływające liście, które pochłaniają CO₂ i inne gazy z powietrza, równoważą i utrzymują pionowo łodygę i kwiatostan, zapobiegając zanurzeniu kwiatów, a tym samym umożliwiając ich zapylenie. Innym przejawem strategii unikania jest wydłużenie pędu. Pozwala to roślinom kwitnącym w warunkach szybkiego przepływu wody, gdzie często są nachylone, na utrzymanie się nad powierzchnią wody. Umożliwia to też umieszczenie aktywnych fotosyntetycznych liści bliżej powierzchni wody, unikając niedoboru światła w turbulentnym przepływie. W wodach szybko płynących zanurzone liście są bardziej wydłużone, a przez to mniej narażone na zniszczenie, ze względu na zmniejszony opór hydrauliczny. Ponadto mniejsza średnica pędu ogranicza siły hydrodynamiczne. Innym wyrazem strategii unikania jest wzmocnienie struktury pędu przez zwiększenie jego gęstości właściwej i udziału rdzenia w przekroju łodygi, co skutkuje wyższym oporem pędu przy szybkim przepływie wody. W przypadku braku zaburzeń hydrodynamicznych *P. alpinus* reaguje na niewystarczające natężenie światła. Wówczas odzwierciedleniem strategii unikania jest obecność pływających liści w wolno płynących i zacienionych ciekach, gdzie pływające liście łagodzą skutki niedostatecznego natężenia nasłonecznienia. Pędy bez pływających liści obserwuje się tylko w dobrze oświetlonych wolno płynących ciekach, gdzie pływające liście

są zbędne, a ich brak można zinterpretować jako unikanie niepotrzebnego wydatkowania biomasy i energii.

Jak wykazano powyżej, *P. alpinus* charakteryzuje się wysoką fenotypową plastycznością, co wraz z reakcjami fenologicznymi daje możliwość adaptacji do warunków środowiskowych. **Fenologia** jest badaniem okresowych zdarzeń w biologicznych cyklach życia oraz determinizmu sezonowych zmian klimatycznych i czynników siedliskowych. Czas występowania okresowych zdarzeń w przypadku roślin wodnych zależy głównie od temperatury i na skutek jej wzrostu mogą wystąpić zmiany w fenologii gatunków. Dlatego dane fenologiczne są przydatne do szacowania biologicznych skutków zarówno obecnych, jak i przyszłych zmian klimatycznych. Rejestrowanie czasu występowania okresowych zdarzeń w populacjach roślin, zwłaszcza na obrzeżach ich geograficznego zasięgu, gdzie klimat może być mniej odpowiedni, staje się niezwykle ważne również ze względu na rosnącą presję człowieka, a przede wszystkim ocieplenie klimatu. Analiza fenologiczna populacji roślin wodnych wykazała już, że czas występowania wydarzeń w ich historii życia zmienia się wraz z globalnymi warunkami środowiskowymi (Gałka i Szmeja 2013). W przyszłości dane fenologiczne dotyczące *P. alpinus* mogą być podstawą do oceny wpływu globalnego ocieplenia na fenologię rdestnicy alpejskiej. Posłużyć mogą również do ochrony borealnych gatunków roślin wodnych w tej części Europy, do analiz porównawczych z populacjami Skandynawskimi, a nawet do interpretacji danych w ramach rekonstrukcji paleoekologicznych.

Pierwszym krokiem w moich badaniach fenologicznych (**Robionek i in. 2018**) było uszczegółowienie stadiów wiekowych (stadiów morfologiczno-rozwojowych) *P. alpinus* na podstawie siedmiu cech jego architektury i alokacji biomasy do poszczególnych części rośliny. Na podstawie 728 modułów opisałam pięć stadiów wiekowych: młodociane, dojrzałe, generatywne, starcze i spoczynkowe (pełniące funkcjonalną rolę pąka zimującego). Następnie zebrałam dane fenologiczne ze stałych powierzchni. Co dwa tygodnie mierzyłam warunki środowiskowe, liczbę modułów i ich stadia wiekowe, bez usuwania roślin. Na podstawie ilościowej przewagi stadiów wiekowych zidentyfikowałam pięć faz fenologicznych: wzrost, dojrzewanie, rozmnażanie, starzenie i zimowy spoczynek. Opisałam czas ich pojawiania się i trwania, a także średnią temperaturę wody i zagęszczenie pędów z podziałem na poszczególne stadia. Stwierdziłam, że cechą środowiskową istotnie różnicującą fazy fenologiczne jest temperatura wody.

Pomnażanie wegetatywne, a także zmiany w czasie trwania stadiów wiekowych, stanowią dla wielu gatunków bezpieczną drogę ucieczki od nieoptymalnych warunków środowiskowych. Ocieplenie klimatu może zaburzyć fenologię *P. alpinus*, zmniejszając prawdopodobieństwo jego rozmnażania płciowego i dystans fenologiczny między populacjami z Niziny Środkowoeuropejskiej i Skandynawii.

Drugim badanym przeze mnie gatunkiem jest *Ranunculus reptans* (jaskier leżący; Ranunculaceae), który ma rozmieszczenie okołobiegunowe od stref umiarkowanych do borealno-subarktycznych w Europie, Azji i Ameryce Północnej (Hultén i Fries 1986). Ta ziemnowodna roślina żyje zwykle w płytkim i okresowo wynurzającym się litoralu jezior oligotroficznym (van Kleunen et al. 2000a) oraz w siedliskach czasowo zalewanych, które są zasadniczo wolne od roślin szuwarowych, gatunków drzewiastych, czy traw. To gatunek wieloletni o klonalnej strukturze, który rozmnaża się głównie w sposób wegetatywny poprzez wzrost potomnych modułów (tj. jak wyżej, moduły to powtarzalne strukturalne jednostki wzrostu, składające się z nadziemnego pędu i odcinka rozłogu łączącego pęd z kolejnym modułem lub modułami). *Ranunculus reptans* wytwarza nasiona tylko na wynurzonych brzegach (Prati i Peintinger 2000).

Badałam *R. reptans* (Robionek i in. 2020) w 18 jeziorach, po jednej populacji w każdym z jezior. Warunki środowiskowe badanych jezior opisałam na podstawie jedenastu głównych cech fizykochemicznych wody i osadów (ale *a posteriori* jeziora te nie różniły się pod ich względem). Architekturę roślin opisałam na podstawie 13 cech udokumentowanych z 1455 modułów, rosnących zarówno pod wodą (stałe zanurzonych; 57% prób), jak i na lądzie (poza zasięgiem wody przez cały rok; 43%). Udokumentowałam radykalne różnice w architekturze i rozmnażaniu *R. reptans*. Dla modułów rosnących pod wodą charakterystyczne jest zmniejszenie ich wielkości, wydłużenie liści i rozłogów, a także wyłączne pomnażanie wegetatywne. Moduły występujące na lądzie są większe, mają szersze lancetowate liście i krótsze rozłogi; rozmnażają się one zarówno wegetatywnie, jak i generatywnie.

W czternastu jeziorach w czasie kwitnienia *R. reptans* określiłam również zagęszczenie populacji i rozmieszczenie czterech stadiów rozwojowych, porównując pomiary z populacji zanurzonych (390 próbek) i wynurzonych (120 próbek). Populacje *R. reptans* występujące pod wodą są przeciętnie mniej zagęszczone niż te na lądzie. Biorąc pod uwagę stadia rozwojowe, pod wodą zaobserwowałam mniejsze zagęszczenie modułów

generatywnych oraz większe zagęszczenie ukorzenionych modułów juwenilnych i maturalnych, niż w warunkach lądowych.

W celu lepszego zrozumienia adaptacji roślin do warunków wodnych i lądowych, uwzględniłam w mojej pracy również badania eksperymentalne. Określiłam trwałość *ex situ* siedmiu architektonicznych cech *R. reptans* w hodowli laboratoryjnej, w której przez dziewięć tygodni hodowałam 480 modułów w czterech różnych kontrolowanych warunkach. Większość badanych cech zmieniła się podczas eksperymentu zgodnie z trendami obserwowanymi *in situ*: w warunkach lądowych rośliny są większe, ich liście szersze, a liście lancetowate liczniejsze; wzrost nowych modułów jest szybszy w warunkach lądowych i prowadzi do większego zagęszczenia populacji. Jednak niektóre wyniki eksperymentalne są mniej zgodne z obserwacjami *in situ*, co sugeruje, że występują inne czynniki, takie jak różna dostępność światła, obecność epifitonu i rozbieżna wielkość zaburzeń hydrodynamicznych.

Wszystkie zebrane dane zinterpretowałam jako **wynik strategii życiowej** w obliczu zanurzenia i zaburzeń hydrodynamicznych. Zmiany cech *R. reptans* rosnących pod wodą były zgodne z dwiema głównymi cechami unikania, tj. mniejszymi rozmiarami rośliny i dłuższymi, igiełkowatymi i cieńszymi liśćmi niż na lądzie. Wszystkie te cechy minimalizują (i) powierzchnię czołową, (ii) ryzyko wyrwania rośliny, (iii) opór hydrauliczny oraz (iv) uszkodzenia mechaniczne. Innym przejawem strategii unikania u *R. reptans* jest jego wysoka zdolność do transformacji cech architektonicznych przy zmieniających się warunkach środowiskowych, co obejmuje zmiany w architekturze modułu, a nawet przekształcanie narządów, co wyraźnie pokazał eksperyment hodowlany. Ponadto tworzenie niskich, ale złożonych osobników wieloosiowych, zakorzenionych w wielu punktach zmniejsza ryzyko wyrwania, a także wiąże się ze strategią życiową tolerancji. Dlatego nie wykluczamy pewnej kombinacji strategii tolerancji i unikania u *R. reptans*.

Podsumowując, **oba gatunki wykazują wiele cech wskazujących na strategię życiową unikania**, tylko nieliczne cechy – na strategię tolerancji. *Potamogeton alpinus* i *R. reptans* znacznie się różnią, np. historią ewolucyjną, preferencją wód płynących lub stojących, typem architektury (wzniesiony pęd o dużych liściach vs. rozeta z liśćmi igiełkowatymi). Pomimo tych wyraźnych różnic, zaobserwowałam u obu gatunków podobne zmiany w reakcji na zaburzenia hydrodynamiczne, które są zgodne ze strategią życiową unikania. Reasumując, przedstawiony cykl publikacji wnosi wkład w rozpoznanie strategii

życiowych roślin wodnych i poszerza wiedzę o ekologii borealnych roślin wodnych w pobliżu południowo-wschodniej granicy ich geograficznego zasięgu. Przeprowadzone badania stanowią analizę strategii życiowych obu gatunków roślin, ujawniając trendy częściowo poparte cytowaną literaturą, lub wręcz nowe. Przedstawione wyniki mogą znaleźć zastosowanie w ochronie gatunków roślin borealnych i ich siedlisk w Europie Środkowej w niedalekiej przyszłości. Ponadto stanowią one wstępne badania do szerszej analizy porównawczej strategii życiowych wrażliwych roślin borealnych w obliczu nadchodzących zmian klimatycznych. Ocena pełnego zróżnicowania strategii życiowych *P. alpinus* i *R. reptans* wymaga badań porównawczych w centrum ich geograficznego zasięgu, zwłaszcza na Półwyspie Skandynawskim, a także na stanowiskach górskich, głównie w Alpach.

Wnioski

Przy południowej granicy geograficznego zasięgu *Potamogeton alpinus* i *Ranunculus reptans* „realizują” strategię życiową unikania, polegającą na zapobieganiu skutkom ograniczeń środowiskowych, o czym świadczy:

1. wysoka zdolność rekonfiguracji cech architektonicznych w dynamicznie zmieniającym się środowisku;
2. minimalizacja powierzchni czołowej poprzez zmniejszenie wielkości roślin i średnicy łodyg;
3. zwiększenie elastyczności pędu poprzez jego wydłużenie, większą gęstość i udział rdzenia w przekroju poprzecznym;
4. zmniejszenie oporu hydraulicznego, współczynnika oporu i uszkodzeń mechanicznych liści przez wydłużone i cieńsze liście zanurzone;
5. umieszczanie kwiatów poza wodą przez tworzenie pływających liści u roślin w ciekach, co stabilizuje łodygę i unosi kwiatostan ponad powierzchnię wody, lub poprzez kwitnienie tylko w warunkach lądowych, poza zasięgiem wody;
6. *Potamogeton alpinus* w warunkach braku istotnych zaburzeń hydrodynamicznych dodatkowo ujawnia strategię unikania niskiego natężenia światła, tworząc liście pływające na powierzchni wody.

Literatura (artykuły tworzące rozprawę wyróżniono pogrubioną czcionką):

1. Fischer M., Husi R., Prati D., Peintinger M., van Kleunen M., Schmid B. 2000. RAPD variation among and within small and large populations of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae). *Am J Bot.* 87:1128–1137.
2. Gałka A., Szmeja J. 2013. Phenology of the aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula Delta in the context of climate warming. *Limnologica* 43(2): 100–105.
3. Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley.
4. Hultén E., Fries M. 1986. *Atlas of Northern European vascular plants. 1.* Koeltz Scientific Books, Königstein.
5. Meusel H., Jager E., Rauschert S., Weinert E. 1965. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen flora: Vol. 1.* Gustav Fischer Verlag, Jena.
6. Prati D., Peintinger M. 2000. Biological Flora of Central Europe: *Ranunculus reptans* L. *Flora* 195:135–145.
7. Puijalon S., Bouma T.J., Douady C.J., van Groenendael J., Anten N.P.R., Martel E., Bornette G. 2011. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytol.* 191: 1141–1149.
8. Riis T., Sand-Jensen K. 2001. Historical changes in species composition and richness accompanying perturbation and eutrophication of Danish lowland streams over 100 years. *Freshw. Biol.* 46: 269–280.
9. Robionek A., Banaś K., Chmara R., Szmeja J. 2015. **The avoidance strategy of environmental constraints by an aquatic plant *Potamogeton alpinus* in running waters. *Ecol Evol.* 5(16): 3327–3337.**
10. Robionek A., Banaś K., Chmara R., Szmeja, J. 2018. **Periodic events of *Potamogeton alpinus* in NW Poland (Pomerania region). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 47(1): 41-49.**
11. Robionek-Selosse A., Banaś K., Merdalski M., Szmeja J. 2020. **Phenotypic trait variation and life strategy in *Ranunculus reptans* L. facing water level changes. *Botany Letters*, DOI: 10.1080/23818107.2020.1860815.**
12. Schlichting C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17:667–693.
13. Van Kleunen M., Fisher M., Schmid B. 2000a. Costs of plasticity in foraging characteristic of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Evolution.* 54:1947-1955.
14. Van Kleunen M., Fisher M., Schmid B. 2000b. Clonal integration in *Ranunculus reptans*: by-product or adaptation? *J Evol Biol.* 13(2):237-248.
15. Velichkevich F.Y., Zastawniak E. 2006. *Atlas of the Pleistocene vascular plant macrofossils of Central and Eastern Europe (Vol. 1).* W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences.
16. Wiegleb G., Todeskino D. 1983. Habitat conditions of *Potamogeton alpinus* Balbis stands and relations to the plants characters. *Proceedings of the International Symposium on Aquatic Macrophytes, Nijmegen*, pp. 311–316.
17. Zalewska-Gałosz J. 2008. Rodzaj *Potamogeton* L. w Polsce – taksonomia i rozmieszczenie. The genus *Potamogeton* L. in Poland – taxonomy and distribution. Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.