

## Załącznik 2

Katarzyna Marcysiak  
Uniwersytet Kazimierza Wielkiego  
Wydział Nauk Przyrodniczych  
Instytut Biologii Środowiska  
Zakład Botaniki  
Pracownia Taksonomii i Geografii Roślin

## Autoreferat

Bydgoszcz, październik 2014

## **I. Dane osobowe**

### 1. Imię i Nazwisko:

Katarzyna Marcysiak

### 2. Posiadane stopnie naukowe:

- magister biologii - Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Mikołaja Kopernika, Toruń, rok 1986;
- doktor nauk biologicznych w dyscyplinie biologia - Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk, Kórnik, rok 2003.

### 3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych:

- 1.10.1985 - 30.06.1986 - technik w Katedrze Botaniki Uniwersytetu Mikołaja Kopernika (zatrudnienie w trakcie studiów);
- 1.09.1986 - 31.08.1996 - asystent i starszy asystent w Instytucie Turystyki, Zakładzie Zagospodarowania Regionów Turystycznych w Bydgoszczy;
- 1.01.1997 - 30.09.1997 - technik w Katedrze Botaniki Akademii Techniczno-Rolniczej w Bydgoszczy (obecnie Uniwersytet Techniczno-Przyrodniczy);
- Od 1 października 1997 - zatrudnienie na obecnym Uniwersytecie Kazimierza Wielkiego, w Zakładzie Botaniki:
  - 1.10.1997 - 30.09.2003 - asystent
  - od 1.10.2003 - adiunkt.

**II. Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.)**

Jako osiągnięcie wskazuję cykl sześciu publikacji oryginalnych na temat:

**Zróźnicowanie cech morfologicznych wybranych arktyczno-alpejskich gatunków roślin w Europie w odniesieniu do ich położenia geograficznego**

1. Marcysiak K. 2010. Rośliny arktyczno-alpejskie w Europie a zmiany klimatyczne. *Wiadomości Botaniczne* 54(3/4): 21-29.

IF: - ; Punkty MNiSW: 2; liczba cytowań wg Web of Science: -

2. Marcysiak K. 2012 a. Calculated characters of leaves are independent on environmental conditions in *Salix herbacea* (Salicaceae) and *Betula nana* (Betulaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 81(3): 153-158.

IF: 0,585 ; Punkty MNiSW: 15; liczba cytowań wg Web of Science: 2

3. Marcysiak K. 2012 b. Diversity of *Salix reticulata* (Salicaceae) leaf traits in Europe and its relation to geographical position. *Plant Biosystems* 146 Suppl. 1: 101-111.

IF: 1,912; Punkty MNiSW: 20; liczba cytowań wg Web of Science: 2

4. Marcysiak K. 2012 c. Variation of leaf shape of *Salix herbacea* in Europe. *Plant Systematic and Evolution* 298: 1597-1607.

IF: 1,312; Punkty MNiSW: 25; liczba cytowań wg Web of Science: 2

5. Marcysiak K. 2013. Morphological differentiation of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) in European populations. *Polish Botanical Journal* 58(2): 639-651.

IF: - ; Punkty MNiSW: 10; liczba cytowań wg Web of Science: -

6. Marcysiak K. 2014. Geographical differentiation of *Dryas octopetala* L. in Europe based on morphological features. *Dendrobiology* 72: 113-123.

IF: 0,525; Punkty MNiSW: 15; liczba cytowań wg Web of Science: -

Sumaryczny IF publikacji wchodzących w skład 'osiągnięcia naukowego': 4,334

Suma punktów MNiSW publikacji wchodzących w skład 'osiągnięcia naukowego': 87

Suma cytowań publikacji wchodzących w skład 'osiągnięcia naukowego' wg Web of Science: 6

### **III. Omówienie celu naukowego wyżej wymienionych prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania**

#### **Wprowadzenie**

Gatunki arktyczne i wysokogórskie budzą ostatnio duże zainteresowanie badaczy, ponieważ postępujące ocieplenie klimatu może dla nich stanowić zagrożenie. Wzrost temperatur i towarzyszące mu procesy, takie jak przyspieszona mineralizacja, przyczyniają się do wypierania tych roślin przez bardziej ekspansywne gatunki. Proces ten już jest obserwowany, a jego dalszy rozwój może doprowadzić do utraty niektórych stanowisk bądź populacji roślin przystosowanych do niskich temperatur, czego konsekwencją może być zawężenie ich puli genetycznej. Jednocześnie rośliny arktyczne były już wielokrotnie eksponowane na drastyczne zmiany klimatu w plejstocenie, toteż studia nad nimi mogą przyczynić się do określenia przyszłych przekształceń zasięgów i zmienności tych gatunków roślin.

Dysjunktywne rozmieszczenie roślin arktyczno-alpejskich w Europie rozwinęło się w konsekwencji fluktuacji klimatycznych w okresie plejstocenu i na początku holocenu. Ich skutkiem było wielokrotne kurczenie się i poszerzanie zasięgów, izolacja poszczególnych populacji w okresach ciepłych i możliwość ponownej wymiany genów podczas zlodowaceń, kiedy gatunki arktyczne miały szerokie zasięgi. Zagadnienia kształtowania się zasięgów roślin arktyczno-alpejskich pod wpływem zmian klimatycznych omówiłam szerzej w przeglądowym artykule (Marcysiak 2010), który stanowi wstęp do prac składających się na moje „osiągnięcie naukowe”.

W efekcie wspomnianych wyżej procesów, nazywanych zwykle migracjami roślin, populacje gatunków z różnych części zasięgów podlegały różnym procesom genetycznym, jak i odmiennym wpływom środowiska, na które składały się między innymi klimat, cechy podłoża, konkurencja innych roślin, interakcje z innymi składnikami biocenozy. Współczesny fenotyp roślin arktyczno-alpejskich uwarunkowany jest zatem ich historią, która ściśle wiąże się z położeniem geograficznym poszczególnych populacji, ponieważ warunki w trakcie plejstocenijskich ochłodzeń klimatu były niejednakowe w poszczególnych masywach górskich. Góry Skandynawskie były podczas plejstocenu w większości pokryte lodowcami, chociaż wysuwano sugestie mówiące o istnieniu w tym regionie tak zwanych nunataków, czyli wznoszących się ponad powierzchnię lodowców skalistych szczytów, na których mogły znaleźć schronienie rośliny wysokogórskie (Birks & Willis 2008, *Plant Ecol. Divers.* 1,2: 147-160). Alpy również pokrywały lodowce, ale udowodniono możliwości przetrwania gatunków górskich w ostojach na obrzeżach Alp (Schönswetter et al. 2005, *Mol. Ecol.* 14: 3547–3555). W Karpatach lodowce rozwinęły się tylko lokalnie i wiele gatunków górskich znalazło tam możliwości przetrwania plejstocenu (Ronikier 2011, *Taxon* 60 (2): 373-389). Pomimo że Półwysep Iberyjski pełnił rolę ostoi roślin ciepłolubnych podczas zlodowaceń, w kilku przypadkach stwierdzono brak lub bardzo ograniczony udział populacji z tego obszaru w kolonizacji Europy w holocenie (Prus-Głowacki et al. 2003, *Plant Syst. Evol.* 239 (1/2): 55-66). Jest możliwe, że również rośliny górskie z Pirenejów nie brały udziału w kolonizacji innych masywów Europy, na co wskazują wyniki niektórych badań.

Dzięki rozwinięciu metod badań molekularnych można obecnie ocenić zmiany, jakie zaszły w izolowanych populacjach, na poziomie genetycznym. Poszukiwanie dróg glacialnych migracji gatunków i połączenie metod genetyki i biogeografii doprowadziło do rozwinięcia się odrębnej gałęzi badawczej nazwanej filogeografią (Emerson & Hewitt 2005, *Curr. Biol.*, 15 (10): 367-371). Poznano szlaki przemieszczania się wielu gatunków, zarówno roślin jak i zwierząt oraz określono regiony, w których spotykają się różne linie genetyczne. Badania filogeograficzne potwierdziły wcześniejsze podziały biogeograficzne masywów górskich, np. Alp i Karpat, ustalonych wcześniej w oparciu o tradycyjne metody (Ronikier 2011, op. cit.; Thiel-Egenter et al. 2011, *J. Biogeogr.* 38: 772–782).

Zróżnicowanie między populacjami widoczne na poziomie molekularnym, w długiej perspektywie może doprowadzić do wyłonienia taksonów niższej rangi w obrębie gatunku, możliwych do identyfikacji również na podstawie cech fenotypowych. Podobne procesy opisano dla kilku gatunków śródziemnomorskich jałowców, których migracje wywołane zmianami klimatu doprowadziły do dywergencji populacji i, w kilku wypadkach, wyłonienia się odizolowanych geograficznie odmian, podgatunków, a nawet gatunków (Marcysiak et al. 2007, *Bot. J. Lin. Soc.* 155: 483-495). Modele geograficznej struktury zmienności tych taksonów, uzyskane w oparciu o analizy biometryczne, genetyczne i biochemiczne, były zgodne (Boratyński et al. 2013, *Plant Syst. Evol.* 299: 773-784; Boratyński et al. 2014, *Bot. J. Lin. Soc.* 174-4: 637-653). Zmiany w obrębie gatunków jałowców kształtowały się jednak przez długi czas, na przykład migracje *Juniperus thurifera* prawdopodobnie były zapoczątkowane ochłodzeniem w miocenie (Jiménez et al. 2003, *Israel J. Plant Science* 51:11–22). Okres od ustąpienia ostatniego zlodowacenia mógł być zbyt krótki na utrwalenie się zmian w fenotypach izolowanych populacji, ale niektóre z nich mogły pozostawać w odosobnieniu przez kilka cykli glacialnych, a nawet od czasów trzeciorzędu. Alsos et al. (2009, *Global Ecol. Biogeogr.* 18-2: 223-239) na podstawie analiz molekularnych *Salix herbacea* wysnuła wniosek, że badana przez nią populacja pirenejska przetrwała *in situ* okres ostatniego maksimum zlodowacenia (LGM). Zróżnicowanie morfologiczne izolowanych populacji roślin alpejskich było też modyfikowane przez adaptację. Skala ekologiczna roślin arktyczno-alpejskich jest zwykle wąska, bo występują w zbliżonych warunkach środowiskowych, nawet w różnych masywach górskich. Z drugiej strony, ich porozrywane zasięgi geograficzne są tak rozległe, że obserwowane są niewielkie różnice warunków klimatycznych między ich krańcami. Ponadto warunki lokalno-siedliskowe bytowania tych roślin są modyfikowane przez relief, ekspozycję, typ podłoża, co dodatkowo różnicuje warunki wzrostu (Baranowski & Kuchcik 2001, w: Kuchcik M.-red-Współczesne badania topoklimatyczne: 9-16).

W badaniach zmienności roślin opartych na cechach morfologicznych jednym z podstawowych problemów jest wiarygodność tych cech. Często opisywana jest ogromna zmienność cech, np. wielkości liści, w zależności od żyzności i uwilgotnienia podłoża, dostępności światła, położenia na roślinie (Jentys-Szaferowa 1955, *Acta Soc. Bot. Pol.* 24-1: 207-236; Staszkiwicz 1997, *Fragm. Flor. Geobot. Ser. Polonica Suppl.*2: 45-68). Wiadomo, że w obrębie populacji różnice wielkości pozostają bardziej pod wpływem dostępności zasobów niż różnic genetycznych między osobnikami (Bazzaz et al. 1987, *BioScience* 37-1: 58-67). W przypadku roślin arktyczno-alpejskich, rosnących w bardzo surowych warunkach, ten czynnik jest jednak bardzo wyrównany. Na zmienność morfologiczną w tych warunkach

nie ma wpływu także dostępność światła, taka sama dla roślin niskich, otwartych zbiorowisk wysokogórskich bądź tundrowych. W oczywisty sposób na zmienność tę wpływa także rozprzestrzenianie wegetacyjne, typowe dla roślin występujących w trudnych arktycznych bądź wysokogórskich warunkach (de Witte et al. 2012, Mol. Ecol. 21: 1081–1097). Często proponowaną metodą wyeliminowania zmienności wynikającej z lokalnych czynników siedliskowych jest uprawa analizowanych gatunków w jednakowych ogrodowych warunkach. W przypadku roślin arktycznych jest to bardzo utrudnione, bowiem niektóre z nich nie przeżywają letnich temperatur na niżu, i np. granica zasięgu *Salix herbacea* i *S. reticulata* pokrywa się z izotermą najwyższej temperatury lata wynoszącą 24°C (Dahl 1998, The phytogeography of Northern Europe). Na uniknięcie wielu powyższych błędów w ocenie zmienności pozwala właściwy sposób zbioru materiału do badań: wybór jednolitych populacji, wybór osobników odpowiednio oddalonych od siebie w celu zbioru materiału z różnych genotów, pobieranie organów zawsze z tych samych części roślin. Postulowane jest także stosowanie cech syntetycznych w analizach, opisujących kształt organu, które uważane są za bardziej stałe (Kremer et al. 2002, Ann For. Sci. 59: 777-787).

## Cel

Zasadniczym pytaniem badawczym mojej pracy było, czy zróżnicowanie morfologiczne arktyczno-alpejskich roślin wykazuje strukturę biogeograficzną. Chciałam zbadać i porównać zmienność cech morfologicznych populacji i regionów występowania tych roślin, izolowanych co najmniej od przełomu plejstocenu i holocenu. Nawiązując do analiz filogeograficznych wykonanych na podstawie badań molekularnych, chciałam wykazać istnienie morfologicznych wzorców zmienności i przeanalizować ich związek z drogami plejstocenijskich migracji. Dlatego zbiorami starałam się objąć całe zasięgi gatunków w obrębie Europy, uwzględniając masywy górskie pełniące różną rolę w glacialnych i postglacialnych migracjach roślin, czyli Góry Skandynawskie, Karpaty, Alpy oraz Pireneje. Do badań wybrałam *Salix herbacea* i *Dryas octopetala*, gatunki dość dobrze zbadane, również pod kątem filogeografii. Rośliny te pełniły ważną rolę we florach arktycznych i obficie występowały na terenie Niżu Europejskiego u schyłku epoki lodowcowej, a współcześnie tworzą duże populacje w Arktyce oraz w wysokogórskich zbiorowiskach roślinnych.

Moim celem było opracowanie przykładowych modeli zmienności morfologicznej gatunków arktyczno-alpejskich w ujęciu geograficznym. Zakładałam, że populacje w obrębie tych samych regionów geograficznych, jak Alpy, Karpaty, Pireneje, góry Skandynawii, będą do siebie podobne, a pomiędzy próbkami zebranymi z odrębnych regionów wystąpią większe różnice, przynajmniej w odniesieniu do niektórych cech.

Przyjmowałam także, że widoczny wpływ na analizowaną przeze mnie zmienność będzie miał klimat, uwarunkowany szerokością geograficzną i wysokością nad poziomem morza oraz typ podłoża. Prześledzeniu wpływu klimatu na morfologię służył zbiór prób z całego europejskiego zasięgu roślin. Wymienione wyżej *D. octopetala* i *S. herbacea* różnią się typem preferowanego siedliska, wierzba zielna porasta gleby oligotroficzne i skały granitowe (Wijk 1986, J. Ecol. 74: 675–684), dębik ośmiopłatkowy wybiera podłoże

wapienne (de Witte et al. 2012, op. cit.). Do badań włączyłam jeszcze jeden gatunek wierzby: *S. reticulata*, również preferujący podłoże wapienne (Pawłowski 1956, Flora Tatr 1), co pozwoliło na sprawdzenie, czy wspólny typ podłoża u niespokrewnionych taksonów rzutuje na model zmienności. Ponieważ wymienione gatunki występują głównie w piętrze alpejskim, co utrudnia badanie zależności cech roślin od wysokości stanowiska nad poziomem morza, włączyłam do analiz *Polygonum viviparum*. Takson ten jest doskonałym obiektem do badań wpływu środowiska na cechy roślin, bowiem występuje w piętrze alpejskim, ale także subalpejskim i dobrze rośnie na obu podstawowych typach podłoża (Totland & Nyléhn 1998, J. Ecol. 86: 989–998). Jest także dość dobrze poznany, chociaż brak dla niego analiz filogeograficznych.

Zbiór roślin w miejscu ich występowania pozwolił na uchwycenie zmienności wynikającej z wieloletniej adaptacji do miejscowych warunków, ukształtowanych w dużej mierze przez klimat. Dzięki porównaniom moich wyników z efektami prac filogeograficznych mogłam określić, czy stwierdzone przeze zróżnicowanie morfologiczne ma związek ze zmiennością genetyczną i może być interpretowane jako efekt izolacji po okresie zlodowaceń. Do pewnego stopnia byłam zatem w stanie oddzielić zmienność uwarunkowaną genetycznie od zmienności wynikającej z adaptacji do warunków środowiska.

Materiałem badawczym były liście trzech gatunków krzewiastych, z 17 populacji *S. herbacea*, ośmiu europejskich populacji *S. reticulata* i 23 populacji *D. octopetala*. Badane populacje były reprezentowane najczęściej przez 20-30 osobników, a każdy z nich przez około 10 liści. Czternaście prób *Polygonum viviparum* składało się z 20-50 całych kwitnących pędów. Dla każdego z gatunków opracowałam indywidualny zestaw cech, opierając się na wielu dotychczasowych pracach z zakresu morfologii (m. in. Wookey et al. 1994, Oikos 70: 131-139; Staszkiwicz 1997 op. cit.; Philipp & Siegismund 2003, Mol. Ecol. 12: 2231-2242). Składał on się z cech mierzonych bądź liczonych, na przykład liczba ząbków na brzegu liścia, czy liczba kwiatów *Polygonum*, a także z proporcji wynikających z przeliczeń cech mierzonych, czyli tak zwanych cech syntetycznych. Zakładałam, zgodnie z dotychczasowymi ustaleniami, że cechy opisujące kształt liścia będą bardziej stałe, niż mierzone, i mniej podatne na wpływy warunków zewnętrznych. Za cechy kształtu uznałam nie tylko obliczone proporcje, ale też kąty nasady i wierzchołka liści oraz liczbę ząbków na brzegu liścia i liczbę nerwów bocznych, bowiem w przypadku wielu gatunków właściwości te mają charakter diagnostyczny i nie podlegają większym zmianom (Jentys-Szaferowa 1959, Nauka pol. 7-3:79-110).

## Wyniki

### Struktura biogeograficzna

W mojej pracy po raz pierwszy przeanalizowana została struktura geograficzna zróżnicowania morfologicznego kilku gatunków, w obrębie szerokich zasięgów występowania. Zróżnicowanie między regionami potwierdzono metodą zagnieżdżonej analizy wariancji, która wskazała kilka cech bardziej zmiennych pomiędzy regionami, niż w obrębie

regionów pomiędzy populacjami. W przypadku *S. herbacea* były to wszystkie cechy kształtu, czyli siedem cech na 12 analizowanych (Marcysiak 2012 c), u *D. octopetala* cztery cechy (w tym trzy cechy kształtu) spośród 14 cech (Marcysiak 2014), a u *P. viviparum* sześć cech, zarówno mierzonych jak i syntetycznych, z analizowanych 22 cech (Marcysiak 2013). W większości wypadków próby reprezentujące populacje grupowały się zgodnie z regionem pochodzenia, znaleziono też bliskie podobieństwa między niektórymi regionami. Związki te zbadano przy pomocy analizy dyskryminacyjnej przeprowadzonej na podstawie cech kształtu, dla wszystkich gatunków (Marcysiak 2012-b,-c; Marcysiak 2013; Marcysiak 2014). O tym, że populacje z jednego regionu występowania mają unikalne cechy wspólne, różniące je od innych regionów, najbardziej przekonuje grupowanie uzyskane dla *Polygonum viviparum*. Populacje, z których zbierano próby, różniły się położeniem w piętrze alpejskim bądź subalpejskim, i na podłożu wapiennym lub granitowym, ale mimo to skupiały się zgodnie z regionem; jedynym wyjątkiem była jedna z prób pirenejskich (Marcysiak 2013). Z kolei próby *S. herbacea*, gdzie struktura geograficzna generalnie była mniej wyraźna niż u pozostałych gatunków, utworzyły grupy: karpacko-alpejską i pirenejsko-skandynawską. Natomiast u *D. octopetala* widać podział prób na części: alpejsko-tatrzańską (północną) i południowoeuropejską, w której jednak znalazła się też próba ze Wschodniej Skandynawii, a łącznikiem między grupami była próba zachodnioskandynawska. Wspólną cechą *S. reticulata*, *D. octopetala* i *P. viviparum* było podobieństwo prób alpejskich do tatrzańskich. Ponadto u gatunków tych próby z południowych i/lub wschodnich Karpat były najbardziej odległe od tatrzańsko-alpejskich, podobnie odległa od nich była zwykle próba ze wschodniej Skandynawii.

Powyższe relacje opierają się na wielowymiarowych odległościach taksonomicznych, obliczanych w oparciu o cechy kształtu. Odpowiedź na pytanie, jakimi cechami i jak różnią się poszczególne regiony, jest dość złożona, bowiem różnice zwykle nie są duże, chociaż istotne statystycznie, i dotyczą zestawu cech. Szczegółową analizę typów kształtów liści i ich rozmieszczenia w regionach występowania wykonałam dla *S. herbacea* (Marcysiak 2012 c), z wykorzystaniem grupowania metodą k-średnich. Wykazałam, że w Skandynawii i Pirenejach liście częściej przyjmują kształt okrągły z większą liczbą ząbków na brzegu, a w Karpatach dominują liście bardziej wydłużone, z mniejszą liczbą ząbków. Różnice nie dotyczyły wielkości liści. Z kolei w przypadku *D. octopetala*, za różnice między północno- i południowo-europejskimi próbami odpowiada w dużej mierze szerokość szczytowego ząbka liścia, która w próbach z południa Europy, ale także ze wschodniej Skandynawii, przyjmuje niższe wartości i jest mniej zmienna. Liście z prób południowo-europejskich mają też zwykle więcej ząbków (Marcysiak 2014). Relacja wielkości liści z położeniem geograficznym jest skomplikowana, generalnie liście w Karpatach i Alpach są małe, a na południu Europy - bardzo zróżnicowane po tym względem. Odwrotnie przedstawia się rozkład wielkości liści *S. reticulata*, bowiem największe liście miały próby z Tatr i Alp Zachodnich, a także wschodniej Skandynawii. Analizując cechy wielkości w kontekście warunków środowiska doszłam do wniosku, że ocieplenie może spowodować zmniejszanie się liści tego gatunku.

Przestrzenne rozmieszczenie zróżnicowania morfologicznego badanych gatunków w Karpatach, Alpach i Górach Skandynawskich w większości było zgodne z dotychczasowymi ustaleniami na temat biogeografii, bioróżnorodności oraz przebiegu szlaków migracyjnych w tych masywach (Taberlet et al. 1998, Mol. Ecol. 7: 453-464; Gugerli et al. 2008, Perspect.



Plant Ecol. Evol. Syst. 10: 259–281; Ronikier 2011, op. cit.). W przypadku Karpat, wielowymiarowe analizy statystyczne pokazały grupowanie zgodne z podziałem na Karpaty: Zachodnie, Wschodnie i Południowe dla *Polygonum viviparum*, *Dryas octopetala* i *Salix reticulata* (Marcysiak 2012-b; Marcysiak 2013, Marcysiak 2014). Struktura taka nie była widoczna jedynie w przypadku *Salix herbacea* (Marcysiak 2012-c). W części środkowej Skandynawii zwykle wskazywana jest tzw. strefa szycia (suture zone), wskazująca na zetknięcie się w tym miejscu różnych linii genetycznych, migrujących z odmiennych kierunków (Taberlet et al. 1998, op. cit.). Podział ten potwierdzają moje wyniki dla *D. octopetala* i *S. reticulata*, ale nie dla *S. herbacea*. Opisywaną przez różnych autorów odrębność Alp Zachodnich od Środkowych potwierdziły moje wyniki dla *P. viviparum*, natomiast *S. herbacea* po raz kolejny nie wykazała takiego zróżnicowania. Zbiory pozostałych gatunków nie były wystarczająco kompletne dla wyciągnięcia wniosków.

Próba wyjaśnienia obserwowanej struktury zmienności morfologicznej musi uwzględniać wiele aspektów tej zmienności. Grupowania uzyskane dla poszczególnych gatunków można satysfakcjonująco wyjaśnić podobieństwem wynikającym ze wspólnych szlaków migracji glacialnych. Niemniej, w przypadku dwóch gatunków, dla których szlaki te były wcześniej zbadane metodami molekularnymi, czyli *S. herbacea* (Alsos et al. 2009, op. cit.) i *D. octopetala* (Skrede et al. 2006, Mol. Ecol. 15-7: 1827-1840; Ronikier & Cieślak 2012, w: Rešetnik I. et al. -red.- International Symposium on “Evolution of Balkan Biodiversity”. Book of Abstracts.), wyniki obu metod nie są zgodne. Wskazywałoby to na konieczność odrzucenia hipotezy o ukształtowaniu się zmienności morfologicznej gatunków arktyczno-alpejskich pod wpływem glacialnych migracji. W moich wynikach zwraca uwagę podobieństwo geograficznej struktury zmienności gatunków związanych z podłożem wapiennym, czyli *D. octopetala* i *S. reticulata* oraz *P. viviparum*, rosnącego zarówno na wapieniu, jak i granicie. Podobną zależność, ale dla struktury genetycznej, opisał Alvarez et al. (2009, Ecol. Lett. 12: 632–640 ) w Alpach, wykazując, że odczyn gleby może być zasadniczym czynnikiem, który ją modeluje. Badając 27 gatunków, w tym *D. octopetala* stwierdził, że gatunki rosnące na podobnym podłożu mają w Alpach podobne historie postglacialnych wędrówek. Dziwi zatem brak zbieżności w szerszym zasięgu między uzyskaną przez mnie strukturą morfologiczną a genetyczną *D. octopetala* (Skrede et al. 2006, op. cit.; Ronikier & Cieślak 2012, op. cit.). Niewątpliwie ważną rolę w modyfikacji fenotypu odgrywa tutaj klimat, którego znaczenie dla zmienności cech, w tym cech kształtu, opisałam poniżej. Co istotne, u *D. octopetala* cechy różniące regiony były zależne od temperatury lub opadów, co nasuwa wniosek, że klimat miał istotny wpływ na ukształtowanie przestrzennej struktury zmienności morfologicznej.

### Zależność morfologii od rodzaju podłoża i wysokości nad poziomem morza

Moim celem było określenie różnic między próbami z izolowanych populacji w odniesieniu do ich położenia, niemniej rozpatrując zróżnicowanie cech morfologicznych, trudno pominąć kwestię wpływu zewnętrznych czynników środowiska na te cechy. Zagadnienie to bliżej omawiałam na przykładzie *P. viviparum* (Marcysiak 2013). Stosując dwuczynnikową analizę wariancji, określiłam wpływ dwóch typów podłoża i położenia

populacji w jednym z dwóch pięter roślinności na wartości badanych cech. Zgodnie z przyjętą hipotezą, większość cech mierzonych przyjmowała niższe wartości, co oznacza, że rośliny były mniejsze na podłożu granitowym w porównaniu z wapiennym, oraz w piętrze alpejskim w porównaniu z subalpejskim. Co interesujące, kilka cech wykazywało odmienny trend na różnych typach podłoża. Szerokość największego liścia na pędzie i długość ogonka największego liścia, a także liczba kwiatów w kwiatostanie, na podłożu wapiennym zmniejszały się, a na podłożu granitowym zwiększały, wraz ze wzrostem wysokości nad poziom morza. Różnice co do liczby kwiatów wskazują na zmiany w alokacji zasobów w rozmnażanie generatywne wraz ze wzrostem wysokości. Ponieważ zagadnienie to jest bardzo istotne dla przeżycia roślin, temat ten był już podejmowany i badania przynosiły niejednoznaczne wyniki, wskazując na wzrost rozmnażania generatywnego ze wzrostem wysokości w Alpach (Bauert 1993, Nord. J. Bot. 13: 473-480), ale spadek w Górach Skandynawskich i na Wyżynie Tybetańskiej (Law 1983, Nord. J. Bot. 3-5: 559-566; Fan & Yang 2009, Plant Biol. 11: 493-497). W moich badaniach, próby z piętra subalpejskiego i jednocześnie z podłoża granitowego udało mi się pozyskać tylko z Alp, toteż wyniki dotyczące trendów na tym podłożu odnoszą się głównie do tego masywu i potwierdzają dotychczasowe ustalenia. W ostatecznej konkluzji zatem należy stwierdzić, że typ podłoża ma istotny wpływ na rozwój niektórych cech morfologicznych *P. viviparum* i do pewnego stopnia decyduje także o intensywności rozmnażania generatywnego. Zmianom pod wpływem czynników abiotycznych podlegają głównie cechy mierzone, określające wielkość rośliny bądź jej organów.

Zależność cech morfologicznych od warunków środowiska potwierdzona została także pośrednio w innych pracach i istotne różnice między niektórymi populacjami pochodzącymi z jednego regionu, często niezbyt odległymi geograficznie, prawdopodobnie należy w ten sposób tłumaczyć (Marcysiak 2012 b, c).

## Wpływ klimatu na morfologię

Problem ten analizowałam korzystając z baz danych klimatycznych WorldClim, które udostępniają średnie 50-letnie wartości klimatycznych. Wyniki pokazują zatem ogólny trend adaptacji roślin do klimatu w regionie. Podczas gdy inne czynniki abiotyczne oddziaływały na cechy mierzone, a cechy kształtu były od nich przeważnie niezależne, to wielkości określające klimat częściej wywierały wpływ na cechy kształtu niż wielkości. Zależności te opisałam bardziej szczegółowo dla *S. herbacea* (Marcysiak 2012 c) i *D. octopetala* (Marcysiak 2014). Zgodnie z uzyskanymi wynikami, wydłużony kształt liścia *S. herbacea* koreluje z opadami w miesiącach letnich. U *D. octopetala* kilka cech wielkości dodatkowo korelowało z temperaturami wiosny, podczas gdy na cechy kształtu wpływ miały głównie opady lata i jesieni. Wspólną cechą obu taksonów była ujemna korelacja między liczbą ząbków na brzegu liścia a opadami w czerwcu i lipcu.

Należy podkreślić, że u obu gatunków z klimatem korelowały cechy odpowiadające za zróżnicowanie między regionami. Ponieważ, jak stwierdziłam powyżej, moje wyniki pokazywały długoletnie adaptacje do klimatu, a nie sezonowe reakcje na zmiany opadów czy temperatury, potwierdzają one moim zdaniem silny związek konkretnego fenotypu z

obszarem przez niego zasiedlonym, na którym panują określone warunki klimatyczne. Znaczący wpływ klimatu na wykształcenie cech morfologicznych roślin arktyczno-alpejskich nie dziwi, jako że czynnik ten odegrał decydującą rolę w historii tych roślin. Przyczynił się do powstania zmienności na poziomie genetycznym, torując drogi migracji w plejstocenie i kształtując zasięgi gatunków. Od czasu ustąpienia zlodowaceń, kiedy rośliny zajęły swoje współczesne stanowiska, modyfikuje ich fenotypy w poszczególnych regionach, co sprawia, że przestrzenna struktura zmienności morfologicznej nie odzwierciedla ich filogeografii.

### Wartość cech morfologicznych

Ponieważ pytanie o możliwość stosowania cech morfologicznych w badaniach pojawiło się na samym początku mojej pracy, poświęciłam temu zagadnieniu pierwszy artykuł oryginalny, wchodzący w skład prezentowanego osiągnięcia naukowego: Marcysiak 2012 a. Problemem tym zajmowałam się ponadto we wszystkich pozostałych publikacjach oryginalnych (Marcysiak 2012 b, c; 2013; 2014).

W pierwszym artykule wykazałam, że cechy opisujące kształt organu rośliny, w tym przypadku liścia, są bardziej stałe i mniej zależne od wpływu środowiska, w porównaniu z cechami wielkości, przynajmniej w przypadku dwóch analizowanych w pracy gatunków: *Betula nana* oraz *Salix herbacea*. Praca miała charakter pilotażowy i powstała przed pozyskaniem większości prób, stąd włączenie cyrkumborealno-arktycznej *B. nana*. Uważałam, że analiza tylko jednego gatunku (*S. herbacea*) może przynieść przypadkowe wyniki. Zbiory liści każdego gatunku podzieliłam na dwie grupy, różniące się wielkością liści. W przypadku obu gatunków cechy kształtu miały współczynnik zmienności niższy niż cechy wielkości, a wyodrębnione grupy różniły się między sobą istotnie statystycznie jedynie pod względem cech wielkości. Ponieważ różnice cech wielkości można było powiązać ze zmiennymi warunkami środowiska, brak istotnych różnic między próbami co do cech kształtu doprowadził do wniosku o niewielkim wpływie czynników zewnętrznych na te cechy.

W dalszych pracach potwierdziłam, że w przypadku gatunków drzewiastych cechy kształtu były mniej zmienne niż cechy wielkości (Marcysiak 2012b, c, 2014). Badając wzajemne korelacje cech gatunków *S. herbacea*, *S. reticulata* oraz *Dryas octopetala* stwierdziłam, że cechy wielkości są wzajemnie ze sobą skorelowane, natomiast korelacje między cechami kształtu, a także między nimi i cechami wielkości, były rzadsze i słabsze. W przypadku *S. reticulata* (Marcysiak 2012 b) wszystkie cechy mierzone istotnie korelowały z długością i szerokością geograficzną, a także wysokością nad poziomem morza, podczas gdy dla cech kształtu takie związki występowały bardzo nielicznie. Potwierdzeniu niezależności cech kształtu od miejscowych warunków siedliskowych służyła także analiza, jaką wykonałam dla *S. herbacea* (Marcysiak 2012 c). Założyłam, że jeśli miejscowe warunki wywierają kluczowy wpływ na kształt liści, to w obrębie osobnika ich zmienność powinna być niewielka. Tymczasem współczynniki zmienności cech liści w obrębie osobnika były nieco wyższe od współczynników obliczonych dla populacji, czyli zmienności międzyosobniczej.

Opisane wcześniej wyniki analiz zależności cech morfologicznych od wysokości nad poziomem morza i podłoża także wskazały, że wpływ tych czynników na cechy kształtu jest słabszy, niż na cechy wielkości (Marcysiak 2013).

Jak już opisałam powyżej, znaczny wpływ na cechy kształtu mają warunki klimatyczne, jednak należy uznać, że jest to oddziaływanie długofalowe, niewidoczne w krótkim czasie np. kilku lat. Wniosek ten wyciągnęłam z faktu, że badane przeze mnie próby były zbierane w różnych latach, co nie miało wpływu na grupowanie.

Główne wnioski z moich badań składających się na omawiane „osiągnięcie naukowe” są następujące:

1. Możliwe jest określenie struktury geograficznej zróżnicowania morfologicznego roślin arktyczno alpejskich, a poszczególne regiony ich występowania charakteryzują się właściwym tylko dla nich zestawem wartości cech morfologicznych. Różnice te dotyczą szczególnie kształtu liści i nie są duże, natomiast wielkość liści przeważnie nie zależy od regionu występowania.
2. Kształt liści podlega długotrwałej adaptacji do warunków klimatycznych danego regionu, a proces ten ma istotne znaczenie w kształtowaniu przestrzennego rozmieszczenia zróżnicowania morfologicznego.
3. Rośliny wapieniolubne lub obojętne wobec wapiennego podłoża wykazują podobieństwa co do opisywanej struktury geograficznej. Ponieważ rodzaj podłoża modyfikuje alokację zasobów w rozmnażanie wegetatywne lub generatywne u *Polygonum viviparum*, jest prawdopodobne, że ten czynnik wpływa także na wiele innych procesów zachodzących w roślinach, w tym procesów decydujących o ich przystosowaniu do warunków zewnętrznych.
4. Struktura geograficzna zmienności morfologicznej wapieniolubnych roślin arktyczno-alpejskich w Karpatach, Alpach i Skandynawii jest zgodna z podziałami biogeograficznymi tych masywów.
5. Opisywana struktura geograficzna nie nawiązuje do struktury opracowanej w oparciu o badania molekularne, przynajmniej w przypadku *Salix herbacea* oraz *Dryas octopetala*,
6. Cechy kształtu są mniej podatne na wpływ warunków zewnętrznych niż cechy wielkości, i stanowią dobre źródło informacji o zmienności gatunku. Właściwości te są szczególnie widoczne u gatunków drzewiastych.

#### IV. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo - badawczych

W roku 1981 podjęłam studia na kierunku biologia, na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Mikołaja Kopernika, co było konsekwencją moich zainteresowań przyrodniczych, trwających od wczesnych lat szkolnych. Dobra znajomość roślin i chęć pogłębienia wiedzy o ich wzajemnych zależnościach oraz związkach ze środowiskiem zdecydowały o wyborze Zakładu Botaniki jako miejsca prowadzenia badań do pracy magisterskiej. Pracę tę, pod tytułem „*Flora i zbiorowiska roślinne leśnictwa Reptowo*”, napisaną pod kierunkiem nieżyjącego już Prof. dr hab. Klemensa Kępczyńskiego, obroniłam 24 czerwca 1986 roku.

Praca zawodowa na pewien czas przerwała moje badawcze poszukiwania. Wobec braku możliwości pozostania na Uczelni, wybrałam pracę w bydgoskim Oddziale Instytutu Turystyki, w Zakładzie Planowania Regionów i Miejscowości Turystycznych. Zostałam zatrudniona na stanowisku asystenta jako biolog, a moim zadaniem miała być ocena oddziaływania turystyki na środowisko przyrodnicze. W tym czasie byłam sekretarzem naukowym trzech projektów ogólnopolskich, a także podnosiłam własne kwalifikacje uczestnicząc w międzynarodowych warsztatach i szkoleniach. Ponadto opublikowałam w branżowym czasopiśmie (Biuletyn Informacyjny Instytutu Turystyki) dwa artykuły oraz kilka notatek z warsztatów i szkoleń. Wchodziłam także w skład zespołu autorskiego opracowującego „Zasady długofalowej polityki ekologicznej dla miasta Bydgoszczy”, w roku 1995.

Pracę naukową w interesującej mnie dziedzinie rozpoczęłam w roku 1997, korzystając z możliwości zatrudnienia się na stanowisku asystenta w Zakładzie Botaniki w ówczesnej Wyższej Szkole Pedagogicznej w Bydgoszczy (obecnym Uniwersytecie Kazimierza Wielkiego). W pierwszych kilku latach pracy wróciłam do moich zainteresowań geobotanicznych z okresów studiów, publikując dwa artykuły podejmujące tematykę dynamiki roślinności (Marcysiak 1999, Przegł. Przyr. 10-3/4: 121-127; Marcysiak 2001 a, Przegł. Przyr. 12-3/4: 157-178) oraz pracę o świetlistej dąbrowie pod Bydgoszczą (Marcysiak 2001 b, Zesz. Nauk. AB, Stud. Przyr. 15: 97-112). Dzięki podjęciu współpracy z prof. dr hab. A. Boratyńskim, który w latach 1998-2011 pełnił funkcję Kierownika Zakładu Botaniki na UKW, skierowałam swoje zainteresowania na zagadnienia zmienności, taksonomii i geografii roślin, oraz na metody taksonomii numerycznej. Wykorzystałam je w pracy doktorskiej „*Pozycja taksonomiczna Pinus uncinata Ramond ex DC. in Lam. & DC. na podstawie cech szyszek*”, którą obroniłam 27 czerwca 2003 w Instytucie Dendrologii Polskiej Akademii Nauk w Kórniku. W następnych latach kontynuowałam pracę badawczą nad zmiennością roślin, zwykle we współpracy z Instytutem Dendrologii. Od roku 2007 pełnię funkcję kierownika Pracowni Taksonomii i Geografii Roślin, wyłonionej w Zakładzie Botaniki.

Znaczna część moich badań po uzyskaniu stopnia doktora dotyczyła gatunków zbiorowych lub blisko spokrewnionych, początkowo koncentrowały się one na dwóch grupach taksonów roślin nagozalążkowych: europejskich sosnach z sekcji *Sylvestres* oraz śródziemnomorskich jałowcach z sekcji *Sabina*. Celem tych studiów było poznanie zmienności taksonów, w tym ich zmienności wewnątrzgatunkowej na poziomie morfologicznym, analiza przyczyn tej zmienności, wśród których za jedną z ważniejszych należy uznać historię migracji roślin, a także badanie skutków. Część prac skierowana była na

rozwikłanie zależności systematycznych taksonów problematycznych, również w powiązaniu z zagadnieniami geografii roślin, a niekiedy także ekologii. W badaniach wykorzystywałam metody biometryczne, statystyczne oraz analizy biogeograficzne, miały one zatem charakter interdyscyplinarny i włączały się w intensywnie rozwijające się obecnie na świecie badania nad bioróżnorodnością wewnątrzgatunkową.

Poniżej przedstawiam najważniejsze zagadnienia, jakimi zajmowałam się w mojej pracy badawczej.

## Opracowanie metodyki badań

Większość moich badań rozpoczynałam od opracowywania metodyki pomiarów, ponieważ aby określić różnice między izolowanymi populacjami, częściami zasięgów czy spokrewnionymi gatunkami, niezbędny jest zestaw odpowiednio dobranych cech. Wiele badanych przeze mnie taksonów nie podlegało wcześniej tak dokładnym analizom, toteż prace rozpoczynałam zawsze od doboru cech wykazujących odpowiednią zmienność i różnicujących analizowane obiekty. Podczas pracy nad doktoratem zestawiałam listę cech pozwalających odróżnić *P. uncinata* od innych blisko spokrewnionych sosen, wykorzystując właściwości stosowane wcześniej przez Staszkiwicza (1968, *Fragm. Flor. Geobot.* XIV/3: 259-315) oraz Szweykowskiego i Bobowicz (1977, *Bull. Soc. Amis Sci. Lettr. de Poznań*, D-17: 3-14) oraz własne cechy (Marcysiak 2004, *Dendrobiology* 51: 43-51). Uczestniczyłam także od początku w badaniach zmienności jałowców, również biorąc udział w ustalaniu metodyki pomiarów (Mazur et al. 2003, *Acta Soc. Bot. Pol.* 72-1: 71-78). Opracowałam zestawy cech charakteryzujących liście *Salix reticulata*, *S. herbacea* i *Dryas octopetala* oraz całe kwitnące pędy *Polygonum viviparum*, co zostało wykorzystane w badaniach opisanych w publikacjach składających się na osiągnięcie naukowe będące podstawą wniosku o nadanie stopnia doktora habilitowanego. W tym celu, opierając się po części na istniejących opracowaniach, przeprowadziłam szereg analiz o charakterze pilotażowym.

## Pozycja systematyczna taksonów

Temu zagadnieniu poświęcona była moja praca doktorska nad *Pinus uncinata*, której wyniki opublikowałam wspólnie z A. Boratyńskim (Marcysiak & Boratyński 2007, *Pl. Syst. Evol.* 264: 57-73). Na podstawie analiz biometrycznych cech szyszek wykazałam odrębność *P. uncinata* zarówno od *P. sylvestris* jak i *P. mugo*, według niektórych hipotez gatunków rodzicielskich *P. uncinata*, traktowanej wówczas jako mieszańiec. Moje wyniki nie usprawiedliwiały włączania *P. uncinata* jako zachodnioeuropejskiego podgatunku do gatunku zbiorowego *P. mugo*, przeciwstawianego typowej kosodrzewinie porastającej góry środkowej i wschodniej Europy. Ponieważ niesprecyzowaną pozycję taksonomiczną tej sosny komplikuje jeszcze fakt równie niejasnej sytuacji kolejnego prawdopodobnego mieszańca tych samych rodziców, czyli *P. uliginosa*, ten ostatni gatunek również został włączony do analiz. Wykazałam, że cechy szyszek *P. uliginosa* miały charakter pośredni między pozostałymi trzema gatunkami sosen, były też najbardziej zmienne, pomimo pochodzenia

próby z izolowanej populacji w rezerwacie „Torfowisko pod Węglińcem”. Podobne wyniki uzyskałam przy porównaniu tych samych taksonów, ale dodatkowo z próbami *P. uliginosa* z rezerwatu „Torfowisko pod Zieleńcem” oraz z Alp Bawarskich. Odległości taksonomiczne obliczone na podstawie cech szyszek (generatywnych) pomiędzy próbami *P. uliginosa* były niewielkie, a pozostałe gatunki pozostały bardziej odległe. Równoległe badania igieł, prowadzone przez Krystynę Boratyńską, dały wyniki nie do końca zgodne, bowiem sosna błotna z „Torfowiska pod Zieleńcem” okazała się najbardziej podobna do populacji *P. mugo* z Tatr (Boratyńska et al. 2011, Dendrobiology 65: 17-28).

Za jedną z najważniejszych prac podejmujących problematykę taksonomiczną uznaję publikację będącą ukoronowaniem badań nad trzema gatunkami śródziemnomorskich jałowców: *Juniperus thurifera*, *J. excelsa* ssp. *excelsa* i *J. foetidissima*, efektem pracy zespołowej naukowców z Polski, Hiszpanii i Ukrainy. Wykazaliśmy morfologiczne podobieństwo *J. excelsa* do *J. thurifera*, i odrębność tych dwóch gatunków od *J. foetidissima*, pomimo sympatryczności zasięgów *J. excelsa* i *J. foetidissima*, co mogłoby wskazywać na ich bliskie pokrewieństwo. Zdefiniowaliśmy zestaw cech odróżniających badane taksony, obejmujący cechy pędów i nasion, podczas gdy wielkość i kształt szyszek jagód nie miały wartości diagnostycznej. Nasze wyniki potwierdziły hipotezę o wspólnym przodku tych trzech gatunków i ich wczesnej dywergencji na skutek ochłodzenia klimatu pod koniec trzeciorzędu. Odrębność *J. foetidissima* prawdopodobnie wynika po części także z jego górskiego charakteru i występowania w wyższych położeniach, co ograniczyło jego zasięg i pogłębiło dystans do współwystępującego *J. excelsa* (Marcysiak et al. 2007, Bot. J. Linn. Soc. 155: 483-495).

Równie istotne wyniki przyniosły wieloletnie badania wewnętrznego zróżnicowania *J. thurifera*, prowadzone przez szeroki zespół naukowców pod kierunkiem Adama Boratyńskiego. Jałowiec ten rośnie w górach zachodniej części obszaru śródziemnomorskiego, na kontynencie europejskim i afrykańskim, stąd jego stanowiska są zwykle mocno odizolowane. Wykazaliśmy istnienie różnic morfologicznych między oddalonymi od siebie częściami zasięgu, przy czym poziom różnic między europejskimi a afrykańskimi populacjami uzasadniał traktowanie ich jako należących do odrębnych podgatunków, odpowiednio: subsp. *thurifera* i subsp. *africana*. Nasze wyniki były zgodne z rezultatami wcześniejszych analiz biochemicznych i genetycznych, zatem jednocześnie potwierdzały wartość taksonomiczną cech morfologicznych jałowców (Boratyński et al. 2013, Plant Syst. Evol. 299: 773-784).

Podobny problem rozważały prace o *J. phoenicea*. Potwierdziliśmy, że morfologiczne zróżnicowanie tego jałowca świadczy o istnieniu dwóch podgatunków, traktowanych niekiedy jako odmiany lub odrębne gatunki: subsp. *phoenicea* i subsp. *turbinata* (Mazur et al. 2003, Acta Soc. Bot. Pol. 72-1: 71-78).

## Geograficzna struktura zmienności morfologicznej

W większości realizowanych przez mnie badań problemy taksonomiczne i zagadnienia zmienności analizowane były w kontekście biogeograficznym. Już w trakcie prac nad doktoratem włączyłam się w badania zmienności śródziemnomorskich jałowców, których

wyniki po części opisałam w poprzednim podrozdziale. Studia te prowadziłam we współpracy z Instytutem Dendrologii PAN, w ramach której między innymi byłam wykonawcą w granicy KBN kierowanym przez Piotra Kosińskiego. Współpracowałam także ściśle z Małgorzatą Mazur (Zakład Botaniki UKW). Wykazane przez nas i opisane powyżej zróżnicowanie *J. thurifera* na dwa podgatunki było ściśle związane z biogeografią gatunku i może być traktowane jako przykład specjacji allopatrycznej (Mazur et al. 2005, Variability and Evolution - New Perspectives, Biologia 72: 399-409; Boratyński et al. 2013, op. cit.).

Analizy kolejnego taksonu jałowca - *J. excelsa* subsp. *excelsa*, pokazały znacznie mniejsze wewnętrzne zróżnicowanie, chociaż znaleziono pewne różnice między populacjami z Krymu i Bałkanów (Mazur et al. 2004, Dendrobiology 52: 39-46). Podobne zależności stwierdzono w przypadku *J. oxycedrus*. Próby *J. oxycedrus* subsp. *macrocarpa* z Włoch nie wykazały dużego zróżnicowania (Klimko et al. 2004 Acta Soc. Bot. Pol. 73-2: 113-119), natomiast analiza szerokiego materiału *J. oxycedrus* subsp. *oxycedrus* z obszaru śródziemnomorskiego ujawniła morfologiczne różnice między wschodnią i zachodnią częścią zasięgu (Klimko et al. 2007, Flora 202: 133-147).

W badaniach zróżnicowania morfologicznego *P. sylvestris* zainteresowanie skierowałam na krańcowe południowe populacje sosny zwyczajnej, gdzie zasięg gatunku wykazuje cechy kurczenia się na skutek zmian klimatycznych. W swoich pracach zajęłam się dwiema takimi populacjami, z Krymu oraz Sierra de Baza w Hiszpanii, udowadniając ich odrębność morfologiczną od innych populacji z Hiszpanii oraz z Polski (Marcysiak 2005, Variability and Evolution – New Perspectives, Biologia 72: 391-398; Marcysiak 2006, Phytol. Balc. 12-2: 203-208). Spośród analizowanych populacji, najbardziej odmienna od pozostałych pod względem morfologii szyszek okazała się próba z Sierra de Baza, co potwierdziło wyniki badań zmienności igieł (Boratyńska i Hincă 2003, Dendrobiology 50:3-9). Moje rezultaty były także zgodne z wynikami analiz molekularnych Prus-Głowackiego i in. (2003, Plant Syst. Evol. 239: 55-66), który stwierdził, że odległe populacje sosny zwyczajnej z Półwyspu Iberyjskiego prawdopodobnie nie uczestniczyły w kolonizacji Europy w holocenie. Kontynuacją tej tematyki były badania w latach 2008-11 w ramach projektu zespołowego finansowanego przez NCN „Zróżnicowanie *Pinus sylvestris* na terenie ostoji flor trzeciorzędowych w południowo-zachodniej i południowo-wschodniej Europie oraz południowo-zachodniej Azji”, pod kierunkiem Krystyny Boratyńskiej.

## Rola migracji roślin w kształtowaniu się zróżnicowania

Rozpatrywanie przyczyn geograficznego zróżnicowania zmienności roślin doprowadziło do wniosków o związkach tego zróżnicowania z historią gatunków i populacji. Wpływ epoki lodowcowej na bioróżnorodność na różnych poziomach jest coraz lepiej poznany dzięki molekularnym metodom analiz, natomiast badania w których uczestniczyłam udowodniły, że jest on widoczny również na poziomie morfologicznym.

Wykazaliśmy, że geograficzna struktura zróżnicowania morfologicznego śródziemnomorskich gatunków jałowców była efektem migracji tych roślin i dywergencji populacji, izolowanych przez różne okresy. Nasze ustalenia dotyczące taksonomii *Juniperus thurifera*, *J. excelsa* i *J. foetidissima* znajdują potwierdzenie w hipotezach sugerujących dwie



drogi migracji gatunku, na wschód i zachód z północnego przedgórze Alp, co doprowadziło do rozpadu zasięgu na dwie części. Jako możliwe przyczyny większej odrębności *J. foetidissima* od dwóch pozostałych jałowców wskazaliśmy wcześniejszą dywergencję, inne tempo dywergencji lub inne źródło migracji gatunku (Marcysiak et al. 2007, op. cit.). Podobnie, rozpad *J. thurifera* na dwa podgatunki można zinterpretować jako efekt migracji gatunku, lub jego przodka, wywołanej mioceniowym ochłodzeniem klimatu (Boratyński et al. 2013, op. cit.). Wykazaliśmy także niewielkie różnice między populacjami *J. excelsa* z Krymu i Bałkanów, co naszym zdaniem może sugerować ich długą izolację, po przybyciu na te stanowiska (Mazur et al. 2004, op. cit.). Udało nam się także powiązać zmienność *J. oxycedrus* subsp. *oxycedrus* z historią migracji. Takson ten ma bardzo szeroki zasięg obejmujący cały obszar śródziemnomorski i populacje z jego wschodniej i zachodniej części różnią się od siebie. Świadczy to pochodzeniu tych dwóch części zasięgu z odmiennych ostoi plejstoceniowych, zlokalizowanych również we wschodniej i zachodniej części obszaru, w których populacje mogły pozostawać w izolacji nawet od czasu trzeciorzędu (Klimko et al. 2007, op. cit.). Wykazane przez nas różnice potwierdzają także molekularne zróżnicowanie *J. oxycedrus*, które stało się podstawą wydzielenia w jego obrębie 2 gatunków: - typowego *J. oxycedrus* w zachodnim Śródziemnomorzu i *J. deltooides* we wschodniej części regionu (Adams B., 2014. Junipers of the World).

Problem wewnętrznego zróżnicowania morfologicznego taksonów w efekcie ich migracji z różnych plejstoceniowych ostoi był analizowany także na przykładzie innych gatunków, czego przykładem jest praca nad zmiennością okryw owoców *Carpinus betulus* z 29 populacji z całej Polski (Boratyński et al. 2007, Acta Biol. Crac., Botanica 49-1: 103-111). Wyniki potwierdziły przybycie graba do Polski po ustaniu zlodowaceń co najmniej dwiema różnymi drogami.

## Morfologia i zmienność taksonów

Pierwszym efektem wszystkich moich prac dotyczących zmienności była dokładna morfologiczna charakterystyka badanych obiektów. Dzięki oparciu badań na próbach reprezentujących populacje, możliwa była także ich charakterystyka z zastosowaniem analiz statystycznych. Stworzone przeze mnie, niepublikowane, bazy danych, stanowią materiał porównawczy do badań nad gatunkami, w tym do analiz materiału historycznego.

Jednocześnie zebrane dane posłużyły mi do oceny zmienności badanych populacji, często znacznie oddalonych od pozostałych części zasięgu. Wspomniane wcześniej analizy populacji *P. sylvestris* z Sierra de Baza (Marcysiak 2005, op. cit.) wykazały znaczną zmienność cech szyszek, pomimo pozostawania tej populacji w izolacji prawdopodobnie od czasów trzeciorzędu. Podobny wynik, świadczący o znacznej zmienności izolowanej, ale dość dużej populacji, uzyskałam dla gatunku *P. mugo*, próby z Gór Abruzji (Boratyńska et al. 2005, Bot. J. Linn. Soc. 147: 309-319). Świadczyć to może, że izolacja dostatecznie dużych populacji nie musi powodować obniżenia zmienności morfologicznej. Na poziom zmienności może wpływać też hybrydyzacja, przez daleki transport pyłku, a w niektórych wypadkach z współwystępującymi spokrewnionymi taksonami. Na taką sytuację mogłyby wskazywać wyniki analiz *P. uliginosa* z rezerwatu „Torfowisko pod Węglińcem”, której cechy szyszek

okazały się dość zmienne, pomimo izolacji populacji (Marcysiak et al. 2003, Dendrobiologia 49: 43-47).

### Wartość taksonomiczna cech morfologicznych

W badaniach opartych na cechach morfologicznych niezbędna jest ocena ich wartości diagnostycznej, co staje się szczególnie istotne wobec często wysuwanych zarzutów o zbytnią zależność tych cech od warunków środowiska, a co za tym idzie, niską wiarygodność opracowań o charakterze taksonomicznym. Zagadnieniem tym zajęłam się już w trakcie doktoratu, a najwięcej uwagi poświęciłam mu w publikacjach nad gatunkami arktyczno-alpejskimi stanowiących moje „osiągnięcie naukowe” i omówionych w trzeciej części Autoreferatu. Problem ten powraca przy każdej analizie i wyniki przekonują, że wartość cech, podobnie jak wiele innych właściwości roślin, jest specyficzna dla taksonów. Wartość cech zależy także od rodzaju organów roślinnych - wegetatywnych bądź generatywnych - poddanych badaniom. Niezgodność zmienności tych dwóch rodzajów cech zaobserwowałam u *Pinus uliginosa* (Boratyńska et al. 2011, op. cit.). Moje ustalenia potwierdzają większą stałość i niezależność od warunków środowiska cech syntetycznych, obliczanych na podstawie cech bezpośrednio mierzonych. Stwierdziłam także, że wzajemne korelacje, w tym powiązanie między cechami mierzonymi a obliczanymi, różnią się między taksonami. O wysokiej wartości cech morfologicznych najlepiej świadczy zgodność wyników analiz morfologicznych i molekularnych, jaką udało się uzyskać dla *Juniperus*, ale wnioski z moich badań gatunków arktyczno-alpejskich już nie wskazują na to jednoznacznie (patrz cz. III Autoreferatu).

Szczegółowe analizy biometryczne liści *Quercus robur* i *Q. petraea* potwierdziły ich wartość dla odróżniania gatunków, a ponadto wykazały, że różnice w morfologii liści między tymi gatunkami u młodych osobników są wystarczające do ich identyfikacji (Boratyński et al. 2008, Silva Fenn. 42-1: 115-124).

### Hybrydyzacja

Dzięki współpracy z Instytutem Biologii Eksperymentalnej UKW w badaniach nad przebiegiem procesów genetycznych w mieszanych wyłączonych drzewostanach nasiennych *Quercus robur* i *Q. petraea*, w ramach grantu KBN kierowanego przez Jarosława Burczyka, zajęłam się zagadnieniem krzyżowania się tych gatunków. Wyniki naszych badań, prowadzonych również z udziałem naukowców z Instytutu Dendrologii PAN, potwierdziły hipotezę asymetrycznej hybrydyzacji tych gatunków jako sposobu ekspansji *Q. petraea* w zasięgu *Q. robur*, wysuwaną przez Petita i in. (2003, New Phytol. 161: 151–164) (Boratyński et al. 2010, Pol. J. Ecol. 58-2: 273-283 ). Ten nurt badań kontynuowałam jako wykonawca w granicie NCN kierowanym przez Igora Chybickiego, poświęconego badaniu pochodzenia i statusu gatunkowego jedynej populacji *Q. pubescens* w Polsce, w rezerwacie „Bielinek nad Odrą”. Nie opublikowane wyniki pokazują, że cechy morfologiczne liści mogą nie być wystarczające do odróżniania mieszańców, szczególnie między *Q. pubescens* i *Q. petraea*.

## Ekologiczne uwarunkowania cech morfologicznych

Zależności cech morfologicznych od warunków ekologicznych rozpatrywałam bardziej szczegółowo w pracach składających się na moje „osiągnięcie naukowe”, niemniej wnioski o kształtowaniu się cech morfologicznych pod wpływem warunków środowiska pojawiały się także we wcześniejszych pracach.

Poszukiwanie przyczyn występowania nietypowych krótkopędów niosących trzy igły w dwóch populacjach *Pinus mugo*, udowodniło znaczenie temperatury jesieni i zimy w okresie formowania się ich szczytowych merystemów. Jednocześnie stwierdziliśmy, że skłonność ta jest najprawdopodobniej uwarunkowana genetycznie jako pozostałość po odległych przodkach, bowiem pojawia się zawsze na tych samych osobnikach (Boratyński et al. 2011, Polish J. Environ. Stud. 20-1: 45-52).

O znaczeniu wyboru odmiennej niszy ekologicznej w wewnętrznym zróżnicowaniu gatunku świadczy dywergencja *Juniperus phoenicea* na dwa podgatunki: *phoenicea* i *turbinata*, które traktowane są niekiedy jako odmiany lub odrębne gatunki. Podgatunek *turbinata* ma dość szeroki, śródziemnomorski zasięg, a subsp. *phoenicea* znacznie węższy. Różni je jednak, poza innymi cechami, także siedlisko, bowiem *Juniperus phoenicea* subsp. *phoenicea* preferuje gleby dolomitowe i występuje wewnątrz lądu, podczas gdy subsp. *turbinata* najczęściej porasta piaszczyste gleby przybrzeżne. Wyniki naszych analiz morfologicznych odległych populacji, zgodnie z przyjętą hipotezą, potwierdziły odrębność dwóch podgatunków (Mazur et al. 2003, Acta Soc. Bot. Pol. 72-1: 71-78). Ostatnie, niepublikowane analizy wskazały na prawdopodobny wpływ klimatu na zróżnicowanie cech *Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata*.

## Zmienność gatunków arktyczno-alpejskich

Problematyka geograficznego rozmieszczenia zmienności morfologicznej gatunków arktyczno-alpejskich wyłoniła się podczas dyskusji naukowych z A. Boratyńskim. Podjęłam ten nurt badań ze względu na znaczenie gatunków przystosowanych do niskich temperatur i ich zagrożenia w ocieplającym się klimacie, ale także ponieważ zmienność genetyczna tych roślin jest coraz lepiej znana, a morfologiczna pozostaje niezbadana. Wnioski z prac autorów stosujących metody molekularne wskazywały na decydujące znaczenie epoki zlodowaceń na kształtowanie się zmienności genetycznej. Wyniki moich wcześniejszych badań nad morfologią kilku gatunków, głównie roślin nagozalążkowych, również wskazywały, że izolacja poszczególnych populacji wywołana zmianami klimatu odpowiada za obserwowane zróżnicowanie. Wobec tych faktów, nasuwała się hipoteza o ukształtowaniu się zmienności roślin arktyczno-alpejskich jako efektu ich glacialnych i postglacialnych wędrówek. Hipoteza została zweryfikowana podczas kilkuletnich badań, a uzyskane wyniki ujawniły znacznie bardziej skomplikowany wzorzec kształtowania się zmienności gatunków arktyczno-alpejskich. Zagadnienia powyższe są szczegółowo omówione w części trzeciej Autoreferatu, a przegląd najważniejszych publikacji traktujących o zmienności molekularnej oraz pierwsze wyniki moich badań zamieściłam również w publikacji Marcysiak et al. 2012 [w: G. Łaska

(red.). Polish Botanical Society, Białystok: 161-172]. Wymienionej publikacji nie włączyłam do „osiągnięcia naukowego”, ponieważ uznałam, że nie wnosi ona nowych treści w zestawieniu z publikacjami składającymi się na to osiągnięcie. Interesujące wyniki uzyskałam także analizując strukturę zróżnicowania morfologicznego gatunków arktyczno-alpejskich w Karpatach. Średnie wartości cech liści wykazały wspólny trend i liście były największe - miały największy obwód, powierzchnię, długość i szerokość, długość ogonka - w Karpatach Zachodnich, zmniejszały się w Karpatach Wschodnich i dalej w Południowych. Zbiór materiału nie był wystarczająco reprezentatywny do wyciągnięcia ogólnych wniosków, dlatego wyniki potraktowałam jako wstępne i przedstawiłam na posterze podczas konferencji “The First Interdisciplinary Symposium. Biogeography of the Carpathians: Evolution of Biodiversity in a Spatiotemporal Context” w Krakowie we wrześniu 2013 roku.

#### Perspektywy dalszych badań

Przeprowadzone dotychczas badania nad zmiennością morfologiczną wielu gatunków z różnych grup systematycznych upoważniają mnie do analiz porównawczych prowadzących do wyciągnięcia wniosków o charakterze ogólnym, i tym zamierzam się zająć w pierwszej kolejności. Nadal zamierzam kontynuować badania łączące zagadnienia zmienności i biogeografii roślin, przy czym planuję poszerzyć stosowane metody o analizy mikro-morfologiczne, w miarę możliwości również chemiczne oraz ekologiczne. Szczególnie interesują mnie kwestie zmian w zasięgach roślin powodowanych przez obecnie obserwowane ocieplenie klimatu, a zwłaszcza reakcja roślin górskich oraz kształtowanie się nowej granicy lasu. Analizując ten problem, chciałabym zwrócić uwagę na wiele możliwych czynników modyfikujących reakcje roślin na warunki zewnętrzne, w tym także interakcję między roślinami w zbiorowisku roślinnym. Pozwoliłoby to na zbadanie zarówno konsekwencji ocieplenia klimatu dla zespołów roślinnych, jak i przybliżenie problemu tzw. miejscowej migracji, jako możliwej reakcji roślin alpejskich na ocieplenie.

15.10.2014

.....  
data

.....  
*Waldemaro Kowalczyk*

podpis