

AUTOREFERAT

PRZEDSTAWIAJĄCY OPIS DOROBKU I OSIĄGNIĘĆ
NAUKOWYCH

dr Lidia Borkowska

Katedra Botaniki i Fizjologii Roślin,
Instytut Biologii, Wydział Przyrodniczy
Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach

Siedlce 2017

Dane osobowe

IMIĘ	LIDIA
NAZWISKO	BORKOWSKA
DATA I MIEJSCE URODZENIA	08.08.1967, Radzyń Podlaski
ADRES SŁUŻBOWY	Katedra Botaniki i Fizjologii Roślin, Instytut Biologii, Wydział Przyrodniczy, Uniwersytet Przyrodniczo- Humanistyczny w Siedlcach, ul. B. Prusa 12, 08-110 Siedlce
TELEFON	256431205, +48514806701
E-MAIL	lidia.borkowska@uph.edu.pl , lid-bor@wp.pl

Informacje o wykształceniu i przebiegu zatrudnienia

Wykształcenie

- 19.11.2016 **Studia podyplomowe**
„Zioła w profilaktyce i terapii”
Uniwersytet Medyczny im. Karola Marcinkowskiego w Poznaniu
- 18.04.2001 **Doktor nauk biologicznych w zakresie biologii**
Akademia Podlaska, Siedlce, Wydział Rolniczy, Instytut Biologii
Promotor: prof. dr hab. Krystyna Falińska
Tytuł rozprawy doktorskiej: „Zaburzenia wywołane eksperymentalnie w zbiorowisku niekoszonej łąki *Cirsietum rivularis* Ralski 1931 a funkcjonowanie niszy regeneracyjnej”
- 27.06.1991 **Magister biologii**
Wyższa Szkoła Rolniczo-Pedagogiczna, Siedlce, Wydział Rolniczy, Instytut Biologii
Promotor: prof. dr hab. Zygmunt Głowacki
Tytuł pracy magisterskiej: Zmiany we florze rezerwatu „Gołobórz”

Przebieg zatrudnienia

- od 2016 Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach, Wydział Przyrodniczy, Instytut Biologii, Katedra Botaniki i Fizjologii Roślin, starszy wykładowca
- 2014-2016 Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach, Wydział Przyrodniczy, Instytut Biologii, Zakład Botaniki, starszy wykładowca;
w tym: zwolnienie lekarskie (12.08.2014-09.02.2015), świadczenie rehabilitacyjne (10.02.2015-04.02.2016)
- 2001-2014 Akademia Podlaska, Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach, Wydział Rolniczy, Wydział Przyrodniczy, Instytut Biologii, Zakład Botaniki, adiunkt;
w tym: urlop dla poratowania zdrowia (01.10.2008-30.06.2009, 01.10.2012-30.06.2013)
- 1991-2001 Wyższa Szkoła Rolniczo-Pedagogiczna, Siedlce, Wydział Rolniczy, Instytut Biologii, Zakład Botaniki, asystent

**OSIĄGNIĘCIE BĘDĄCE PODSTAWĄ UBIEGANIA SIĘ O STOPIEŃ
DOKTORA HABILITOWANEGO**

Jako osiągnięcie wynikające 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.), wskazuję cykl pięciu publikacji oryginalnych o wspólnym tytule:

Ekologia gatunków roślin klonalnych w procesie sukcesji na niekoszonej łące

1. Borkowska L., Dzido-Kryńska A., Kasprzykowski Z. 2014. **The regressive *Cirsium rivulare* population in an unmown meadow in Białowieża National Park: influenced by other clonal plants and necromass.** *Flora* 209: 209–214. (IF: 1,462; MNiSW: 25)
Mój udział procentowy szacuję na 85%.
2. Lembicz, M., Piszczalka P., Grzybowski T., Woźniak M., Jarmołowski A., Borkowska L., Falińska K. 2011. **Microsatellite identification of ramets and genets in a clonal plant populations: the case of *Cirsium rivulare*.** *Flora* 206: 792–798. (IF: 1,462; MNiSW: 27)
Mój udział procentowy szacuję na 30%.
3. Falińska K., Jarmołowski A., Lembicz M., Borkowska L. 2010. **Patterns of genetic diversity in populations of *Filipendula ulmaria* (L.) at different stages of succession on a meadow abandoned for 30 years.** *Polish Journal of Ecology* 58: 27–40. (IF: 0,554; MNiSW : 10)
Mój udział procentowy szacuję na 40%.
4. Borkowska L. 2014. **A seed bank inside a clonal plant: the case of the sedge *Carex cespitosa* on an unmowed grassland.** *Plant Ecology* 215: 1423–1432. (IF: 1,640; MNiSW: 30)
Mój wkład w powstanie tej pracy wynosi 100%.
5. Borkowska L., Lembicz M., Kasprzykowski Z. 2017. **A non-soil seed bank dependent on the size of clonal plants: the case of *Carex cespitosa*, a guerilla species in an unmown meadow.** *Polish Journal of Ecology* 65: 258–268. (IF: 0,5; MNiSW: 15)
Mój udział procentowy w powstanie tej pracy szacuję na 85%.

- Suma IF osiągnięcia naukowego: 5,618
- Suma punktów MNiSW osiągnięcia naukowego: 107

Problem i koncepcja badań

W dynamice roślinności wyróżnia się wiele procesów ekologicznych, np. fluktuację, regenerację, regresję i sukcesję. Procesy sukcesji rozpatruje się z punktu widzenia ekologii układów oraz procesów demograficznych roślin. W pierwszym przypadku w badaniach nad sukcesją zmierza się do wyjaśnienia losów zbiorowisk kolejno następujących po sobie. Jednak coraz częściej sukcesję traktuje się jako efekt procesów demograficznych gatunków budujących zbiorowiska roślinne. Rola, jaką podczas sukcesji odgrywają poszczególne gatunki łączy się z ich strategiami życia, a zwłaszcza z formą i typem wzrostu oraz sposobem reprodukcji (Harper 1977; Grime 1979; van der Maarel (red.) 1980; White (red.) 1985). Poznanie relacji między zmianami na poziomie populacji a przemianami roślinności wymaga długoterminowych badań.

Ważną rolę w sukcesji odgrywają rośliny klonalne, u których znane są trzy formy wzrostu - falangowa (*phalanx growth*), partyzancka (*guerilla growth*) i mieszana (*mix strategy*) (Stuefer 1998; Hutchings 1999; Stuefer i in. 2002; Otfinowski & Kenkel 2008; De Witte & Stöcklin 2010). Rośliny klonalne są to organizmy rozwijające się z jednej zygoty, których wzrost odbywa się poprzez trwające wiele sezonów wegetacyjnych zwielokrotnianie jednostek strukturalnych i funkcjonalnych, zwanych w ekologii roślin „rametami” wykazującymi potencjalne możliwości do samodzielnego życia. Efektem takiego wzrostu jest sieciowa struktura roślin klonalnych, w której ma miejsce rozmnażanie bezpłciowe i/lub płciowe (van Groenendael & de Kroon 1990; de Kroon & van Groenendael 1997). W wyniku rozmnażania płciowego do populacji wprowadzane są siewki, nowe genotypy - „genety”, a w wyniku rozmnażania bezpłciowego, polegającego na pomnażaniu ramet, następuje szybkie i skuteczne kolonizowanie siedliska. W populacjach gatunków klonalnych najczęściej dominuje pomnażanie ramet a rekrutacja siewek występuje rzadko (Harper 1977; Pfeiffer 2007; Xiao i in. 2011).

Nasiona wytworzone przez rośliny klonalne bardzo rzadko kiełkują w warunkach zwartej pokrywy roślinnej i najczęściej trafiają do tzw. banku nasion. Nasiona mogą przystępować do kiełkowania dopiero na skutek trudnych do przewidzenia zaburzeń ekologicznych niszczących pokrywę roślinną, zmieniających warunki świetlne i termiczne oraz uwalniających glebowe zasoby substancji mineralnych. W wyniku takich losowych zdarzeń następuje uaktywnienie glebowego banku nasion (Grubb 1977; Harper 1977; Grime 1979; Eriksson & Eriksson 1997; Baskin & Baskin 1998; Thompson 2000; Fenner & Thompson 2005; Leck (red.) 2012).

Do tej pory nie zostały dostatecznie wyjaśnione ekologiczne i genetyczne mechanizmy trwania i wymiany gatunków łąkowych, zwłaszcza klonalnych, w trakcie zachodzącej sukcesji. W szczególności w małym stopniu zostały zbadane (1) cechy historii życia w tej grupie gatunków oraz (2) procesy demograficzne mające miejsce w populacjach tych gatunków. Wynika to z faktu,

że długotrwałe rośliny klonalne są trudnym obiektem badawczym, ponieważ wymagają wieloletnich badań. Stąd studia prowadzone przez wiele lat, uwzględniające równocześnie demografię osobników i ramet nadal należą do rzadkości. Podobnie małym zainteresowaniem, ze względu na trudności metodyczne, cieszą się badania uwzględniające historię życia osobników wieloletnich i ich strukturalnych części. Niewiele też wiadomo o strukturze wieku genetów i ramet u roślin klonalnych (np. Falińska 1995; Brzosko 2001, 2002; Nicole i in. 2005; Czarnecka 2008, 2009; Franczak & Czarnecka 2009).

Prace przedstawione jako cykl publikacji wchodzących w skład osiągnięcia naukowego dostarczają odpowiedzi na następujące pytania z zakresu ekologii gatunków roślin klonalnych uczestniczących w procesie sukcesji na łąkach po zaprzestaniu ich kośnego użytkowania:

1. Jaką rolę odgrywają populacje gatunków o różnej historii życia w przemianach roślinności podczas sukcesji na niekoszonych łąkach?
2. W jaki sposób typ reprodukcji (generatywna, wegetatywna) wpływa na kształtowanie się liczebności populacji oraz na wzorce przestrzennego zróżnicowania genetycznego w obrębie populacji roślin klonalnych?

Prace prowadziłam równolegle na stałej powierzchni w terenie, w warunkach ogrodu hodowlanego oraz w laboratorium. Badania terenowe dotyczyły występowania oraz wymiany populacji różnych gatunków na niekoszonej łące, gdzie zachodzi proces sukcesji wtórnej, eksperymenty w ogrodzie doświadczalnym (szklarni) miały na celu poznanie wielkości i składu gatunkowego banku nasion zmagazynowanego w kępach jednej z roślin klonalnych, zaś w badaniach laboratoryjnych poszukiwano wzorców różnorodności genetycznej w populacjach gatunków klonalnych o różnych cechach historii życia.

Uzasadnienie wyboru obiektu badań

Obiektem modelowym, w którym prowadzono wieloletnie badania przemian roślinności, a także losów konkretnych populacji, jest Uroczysko Reski w Białowieskim Parku Narodowym. W wyniku nieużytkowania wilgotnych łąk reprezentujących zespół *Cirsietum rivularis* Ralski 1931 od blisko 40 lat zachodzi w tym miejscu spontaniczna sukcesja wtórna. Od lat 70. ubiegłego stulecia badano pojawianie się, kształtowanie, trwanie i następowanie po sobie różnych fitocenoz (Falińska 1991, 2003; Borkowska 2004). Obecnie roślinność Uroczyska Reski charakteryzuje mozaikowy wzorzec przestrzenny, a jej płaty zdominowane są przez kilka gatunków klonalnych: *Phragmites australis*, *Carex acutiformis*, *C. cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Salix cinerea* i *S.*

pentandra (Borkowska 2016). Do badań składających się na osiągnięcie naukowe zostały wybrane populacje trzech gatunków roślin wieloletnich o iteratywnej formie wzrostu i reprezentujące różne typy integracji genotów i/lub klonów oraz różniące się architekturą i długością życia (*Cirsium rivulare*, *Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*). Gatunki te odgrywały nieco inną rolę podczas zmian zachodzących w czasie sukcesji na Uroczysku Reski.

Ostrożeń łąkowy *Cirsium rivulare* w okresie, w którym łąki koszono należał do dominantów (Falińska 1991, 2003). Po zaprzestaniu takiego użytkowania łąk udział tego gatunku w budowie roślinności sukcesywnie malał. Po prawie 40 latach trwania sukcesji niewielkie agregacje *Cirsium rivulare* obserwuje się między ziołoroślami i turzycami.

Na podstawie długoletnich badań Falińska (1991, 2003) zaliczyła turzycę darniową *Carex cespitosa* do inhibitorów sukcesji, czyli gatunków opóźniających procesy zachodzące na niekoszonej łące. Na łące *Cirsietum rivularis* sporadycznie występowały małe kępy *Carex cespitosa*. W ciągu kolejnych lat trzony kęp powiększały swoje wymiary oraz wzrastała ich liczba.

Wiązówka błotna *Filipendula ulmaria* w okresie kośnego użytkowania łąk była obecna na obrzeżach lasu i w pobliżu rzeki Narewki. Po około 15 latach nieużytkowania wiązówka błotna wraz z innymi gatunkami (*Lythrum salicaria* i *Lysimachia vulgaris*) dominowała na Uroczysku Reski. Według Falińskiej (1991, 2003) *Filipendula ulmaria* należała do promotorów sukcesji, czyli przyspieszała ten proces. W kolejnych latach powierzchnia zajmowana przez populację wiązówki błotnej zmniejszała się, tworząc niewielkie fragmenty ziołorośli.

Charakterystyka prac składających się na osiągnięcie naukowe

1. Borkowska L., Dzido-Kryńska A., Kasprzykowski Z. 2014. **The regressive *Cirsium rivulare* population in an unmown meadow in Białowieża National Park: influenced by other clonal plants and necromass.** *Flora* 209: 209–214.

Praca dotyczy relacji między strategią życia gatunku a dynamiką roślinności na niekoszonej łące

Zmiany jakie zachodzą w środowisku łąkowym podczas sukcesji modyfikują wzorzec rozrastania się genotów i wzorzec rekrutacji siewek poszczególnych gatunków, lecz nie ograniczają ich rozmnażania aseksualnego i seksualnego (Ecert 2002; Hangelbroek i in. 2002). Można to wytłumaczyć równoczesnym działaniem dwóch mechanizmów: jeden jest rezultatem biologii gatunków: rozrastania się i obumierania genotów, dużej produkcji nasion, stosunkowo dużej sile kiełkowania oraz zdolności adaptacyjnej do zmieniających się warunków. Drugi mechanizm tkwi w przemianach roślinności, które z jednej strony eliminują niektóre gatunki, a z drugiej przez

wzrastającą heterogenność w czasie i przestrzeni umożliwiają odnawianie się „marginalnych” populacji innych gatunków, przyczyniając się do wzrostu lub stabilizacji ich liczebności.

W rozwoju populacji na danym terenie wyróżnia się trzy fazy: 1) inicjalną (zasiedlenia nowego obszaru i (lub) wzrostu liczebności, 2) względnej (dynamicznej) równowagi liczebności, 3) spadku liczebności i (lub) wycofywania się gatunku z zajętego miejsca. Dynamika liczebności populacji każdego gatunku zależy od jego strategii życia oraz od warunków, w jakich ta konkretna populacja bytuje.

Na podstawie długoterminowych badań relacji przestrzennych roślinności na Uroczysku Reski wykazano, że wzorce wymiany gatunków w trakcie sukcesji wtórnej przedstawiają się następująco (Falińska 2003): 1) zastępowanie najczęściej gatunków łąkowych, bez ich eliminacji (np. *Cirsium rivulare*) przez inne gatunki (zazwyczaj leśne); 2) wymiana jednego dominanta na inny (*Cirsium rivulare* → *Polygonum bistorta* → *Scirpus sylvaticus* → *Filipendula ulmaria* → *Salix cinerea*); 3) zmiany fluktuacyjne polegające na wycofywaniu się i powrocie niektórych gatunków łąkowych zachodzą w płatach zdominowanych przez pojedyncze gatunki.

Celem badań było poznanie: (1) stanu populacji ostrożenia łąkowego *Cirsium rivulare*, który w okresie koszenia łąk należał do dominantów, lecz w procesie sukcesji po zaprzestaniu użytkowania jego udział w budowie roślinności na Uroczysku Reski stopniowo malał (Falińska 1991, 2003); (2) wpływu innych gatunków dominujących (*Carex acutiformis*, *C. cespitosa*, *Filipendula ulmaria*) na sukces reprodukcyjny i wzorce struktury przestrzennej populacji ostrożenia łąkowego oraz (3) ograniczającego wpływu nekromasy na pojaw siewek *Cirsium rivulare*.

Genety *Cirsium rivulare* żyją około 3-6 lat i są zbudowane z kilku ramet, tworząc wyraźne skupienia o różnej wielkości. Pojedyncze ramety charakteryzują się biologią podobną do biologii gatunków roślin o wzroście unitarnym. Ostrożeń łąkowy rozmnaża się generatywnie i wegetatywnie (poprzez fragmentację kłaczy). Rozprzestrzenia się dzięki produkcji dużej liczby nasion i wysokiej przeżywalności siewek.

Falangowa strategia wzrostu krótkotrwałych genetów *Cirsium rivulare* oraz przestrzenno-czasowa heterogenność roślinności na Uroczysku Reski umożliwiają rozwój siewek w lukach. Luki w pokrywie roślinnej często pojawiają się w warunkach naturalnych, wskutek obumierania roślin lub oddziaływania zwierząt (Falińska 2003; Bąba & Kompała-Bąba 2005) tworząc bezpieczne miejsca do kiełkowania nasion, które opadły wcześniej i są żywotne (Grubb 1977). W pierwszym roku z siewek *Cirsium rivulare* rozwijają się rozety, w których w trakcie sezonu przybywa liści powiększających swoje rozmiary. W następnym sezonie wytwarzane są pędy kwitnące, które obficie owocują. W tym samym czasie na kłaczach pojawia się niewielka liczba pąków, z których w trzecim sezonie rozwijają się nowe ramety (1-2), a równocześnie trwa obumieranie kłaczy.

Granice między nowymi genotypami są dość wyraźne, choć zależy to od gatunku znajdującego się w ich najbliższym otoczeniu. Na zasiedlonych fragmentach łąki ostrożeń łąkowy utrzymuje się dzięki wytwarzaniu rozet, które wykazują duże zdolności konkurencyjne oraz dzięki niewielkiej reprodukcji wegetatywnej, poprzez przyrost ramet z kłączy podziemnych.

Najważniejsze osiągnięcia pracy

Praca wskazuje, iż mimo zaawansowanej sukcesji na nie koszonej od dłuższego czasu łące nadal występują osobniki *Cirsium rivulare*. Skupienia ostrożenia łąkowego obserwowano w płatach zdominowanych przez *Carex acutiformis*, *C. cespitosa*, *Filipendula ulmaria*. Na Uroczysku Reski występują również duże płaty *Phragmites australis* oraz wierzb (*Salix cinerea*, *S. pentandra* i *S. aurita*), jednak w tych płatach ostrożeń łąkowy nie był obecny.

Odnotowano również wpływ dominantów na populację ostrożenia łąkowego. *Cirsium rivulare* występował najczęściej na obrzeżach płatów zdominowanych przez gatunki wytwarzające zbite kłączy lub kępy (*Filipendula ulmaria* i *Carex cespitosa*). Stwierdzono zróżnicowaną wielkość skupień ostrożenia łąkowego (od 2 do ponad 40 ramet). Najczęściej w skupieniach były obecne zarówno ramety kwitnące jak i niekwitnące. W płacie z *Carex acutiformis* ostrożeń nie występował w postaci skupień, gdyż turzycy błotna wytwarza długie rozłogi z rametami, które rozmieszczone równomiernie tworzą gęstą sieć, co uniemożliwia rozrastanie się skupień *Cirsium rivulare*. Tym niemniej, w płacie z turzycą błotną stwierdzono największą liczbę ramet generatywnych ostrożenia łąkowego w porównaniu z innymi płatami. Nie było to jednak skorelowane z liczbą kwiatostanów na pędach *Cirsium rivulare*, gdyż najwięcej koszyczków odnotowano w płacie zdominowanym przez wiązówkę błotną *Filipendula ulmaria*.

Mimo zmieniających się warunków podczas sukcesji w populacji ostrożenia łąkowego rekrutacja siewek nadal przebiega wg wzorca RSR (Eriksson 1989). Trwa stały dopływ nasion, z których rozwijają się siewki, część z nich ma szansę osiągnąć fazę reprodukcji generatywnej. Zapewnia to dużą zmienność genetyczną w obrębie populacji nawet w zaawansowanych stadiach sukcesji (Lembicz i in. 2011 – opis otrzymanych wyników przedstawiono w dalszej części Autoreferatu).

Znaczącą rolę w pojawianiu się nowych osobników ostrożenia łąkowego odgrywają szczątki roślin deponowane na powierzchni gleby. Gruba warstwa nekromasy (szczególnie w płacie *Carex acutiformis*) przyczynia się do zatrzymywania opadających nasion na powierzchni. Jej usunięcie skutkuje wielokrotnym wzrostem liczby siewek *Cirsium rivulare*. Z kolei w płacie z dominacją *Cirsium rivulare* usunięcie nekromasy i liści nie miało wpływu na liczbę pojawiających się siewek ostrożenia łąkowego.

W badaniach tych potwierdzono pogląd, iż podczas sukcesji zwarta pokrywa roślinna oraz gruba warstwa nekromasy są czynnikami ograniczającymi pojaw i przeżywalność siewek ostrożenia łąkowego. Przemiany roślinności na niekoszonej łące na Uroczysku Reski powodują powstanie wolnych miejsc, które zapewniają rekrutację siewek *Cirsium rivulare* i stały dopływ genotów. Czas trwania populacji *Cirsium rivulare* zależy od czynników środowiskowych, które wpływają na rozwój potomstwa aseksualnego i seksualnego, co ma wpływ na relacje między wzorcem przestrzennym ramet a wzorcem rekrutacji siewek.

Wyniki zawarte w tej pracy można było porównać z danymi Falińskiej (1991, 2003), która badając populację *Cirsium rivulare* podczas użytkowania łąk stwierdziła, że areał zajęty przez populację ostrożenia łąkowego wynosił ok. 75%. Obecnie na Uroczysku Reski występują niewielkie fragmenty populacji ostrożenia łąkowego. Na tej podstawie można stwierdzić, że po zaprzestaniu koszenia badana populacja osiągnęła fazę regresji i realizuje pierwszy wzorzec wymiany gatunków (tj. następuje wymiana gatunków łąkowych przez ziołoroślowe i leśne, bez ich eliminacji).

2. Lembicz, M., Piszczalka P., Grzybowski T., Woźniak M., Jarmołowski A., Borkowska L., Falińska K. 2011. **Microsatellite identification of ramets and genets in a clonal plant populations: the case of *Cirsium rivulare***. *Flora* 206: 792–798.
3. Falińska K., Jarmołowski A., Lembicz M., Borkowska L. 2010. **Patterns of genetic diversity in populations of *Filipendula ulmaria* (L.) at different stages of succession on a meadow abandoned for 30 years**. *Polish Journal of Ecology* 58: 27–40.

Prace te wpisują się w dyskusję na temat roli różnorodności genetycznej populacji gatunków klonalnych w procesie sukcesji

Inspiracją do podjęcia badań były dyskusje coraz częściej prowadzone w ramach ekologii. Dotyczą one różnych ewolucyjnych aspektów fenomenu klonalności wśród roślin. Okazuje się bowiem, że klonalność wcale nie prowadzi do monotonii genetycznej populacji, jak to wcześniej sugerowano (Harper 1977). Ostatnio skupiano się nad metodyczną stroną badań, które muszą łączyć wymagania dwóch dziedzin: ekologii i genetyki. Pojawiające się kontrowersje dotyczą zwłaszcza standaryzacji procedur badań i metod opracowania danych pochodzących z analiz genetycznych. Dużo uwagi w tych opracowaniach poświęca się kryteriom wyboru gatunków, populacji obiektów oraz metodom pobierania prób (ramet) do analiz genetycznych w populacjach o różnych wzorcach

przestrzennych (Brzosko i in. 2002; Pfeiffer 2007; Till-Bottraud i in. 2010).

W niniejszych badaniach populacje gatunków klonalnych wybranych do analizy różnorodności genetycznej rozwijały się w tych samych płatach roślinności łąkowej na Uroczysku Reski (Falińska 2003). Ocenę różnorodności genetycznej populacji *Filipendula ulmaria* przeprowadzono w płacie ziołorośli (inicjalne stadium sukcesji) oraz w płacie z *Alnus glutinosa* (początkowa faza olsu - późne stadium sukcesji).

W badaniach genetycznych wykorzystano różne markery molekularne i techniki ich pozyskiwania. Szczególne miejsce wśród markerów molekularnych stosowanych do identyfikacji osobników w populacjach roślin klonalnych zajmują mikrosatelity (Esselman i in. 1999; Suvanto & Latva-Karjanmaa 2005; Ally i in. 2008; Mock i in. 2008). Mikrosatelity to krótkie sekwencje nukleotydowe, składające się zwykle z mniej niż 150 par zasad, a jednostka powtarzająca się zbudowana jest co najwyżej z 2-6 pz. Obecnie istnieją techniki i markery molekularne pozwalające na jednoznaczne zdefiniowanie pojedynczych genotów i są one z dużym powodzeniem stosowane przez ekologów roślin klonalnych. Markery te są również często wykorzystywane do oceny zróżnicowania genetycznego populacji w tej grupie roślin i dzisiaj dużo już wiemy o poziomach tego zróżnicowania.

Zamierzano, wykorzystując dane z długoterminowych badań nad dynamiką populacji wybranych gatunków klonalnych, zweryfikować hipotezy, które w literaturze o gatunkach klonalnych nie zostały ani odrzucone ani potwierdzone, a mianowicie: 1) różnorodność genetyczna ich populacji jest kształtowana przez wzorce rozrastania (spreading pattern) genotów/klonów oraz 2) poziom różnorodności genetycznej populacji obniża się w procesie sukcesji.

Głównym celem badań było poznanie poziomu różnorodności genetycznej populacji dwóch gatunków klonalnych (*Cirsium rivulare* i *Filipendula ulmaria*), które różniły się strategiami wzrostu (phalanx, guerilla), cechami historii życia (life history), zwłaszcza wzorcami rozrastania genotów/klonów, tj. tempem pomnażania ramet, ich trwałością i odległością między nimi. Starano się określić jaka jest wielkość i skuteczność reprodukcji generatywnej gatunków klonalnych w zależności od typu integracji ramet oraz czy liczba genotów w populacji oceniona metodami kartograficznymi pokrywa się z liczbą genotów ustaloną za pomocą sekwencji mikrosatelitarnych.

Najważniejsze osiągnięcia prac

Populacja *Cirsium rivulare* charakteryzowała się większym udziałem genotypów unikatowych (57%) w porównaniu do genotypów (ramet) klonalnych (43%). Świadczy to o przewadze rozmnażania generatywnego (seksualnego) nad klonalnym (wegetatywnym). Ramety z podobnymi genotypami były charakterystyczne dla małych płątów, zaś w dużych płątach

występowały dwa typy genotypów (unikatowe i klonalne).

Zmienność genetyczna wewnątrz populacji *Filipendula ulmaria* (99%) była większa niż między populacjami (78%). W obu populacjach (inicjalne i późne stadium sukcesji), mimo różnej liczebności, udział unikatowych genotypów był podobny (89-91%). Różnorodność genotypów może wskazywać, że ramety długowiecznych genotów są nadal obecne w populacji, a także permanentnie pojawiają się nowe genety.

Porównanie różnorodności genetycznej populacji gatunków o różnych cechach historii życiowych, lecz rozwijających się w tym samym czasie na łące ziołoroślowej wykazało, że populacje *Cirsium rivulare* i *Filipendula ulmaria* charakteryzowały się wysokim poziomem różnorodności genotypowej ($D=0.75-0.86$) i dużą zmiennością genetyczną ($P=61-99\%$).

W populacji *Cirsium rivulare* o wysokim poziomie różnorodności genetycznej decydują relacje między wzorcem przestrzennym ramet a wzorcem rekrutacji siewek. Dużą rolę w kształtowaniu różnorodności genetycznej u gatunków klonalnych pełnią czynniki środowiskowe, które wpływają na rozwój potomstwa aseksualnego i seksualnego w populacji (Hangelbroek i in. 2002).

Uzyskane wyniki potwierdzają tezę, że różnorodność genetyczna populacji jest uwarunkowana ilościowymi relacjami między potomstwem obu typów reprodukcji, które zmieniają się w czasie oraz zmiennością cech genotów wraz z ich wiekiem. **Bilans między rozmnażaniem bezpłciowym (wegetatywnym) i płciowym (generatywnym) jest więc odpowiedzialny za poziom różnorodności genetycznej populacji gatunków klonalnych.**

4. Borkowska L. 2014. **A seed bank inside a clonal plant: the case of the sedge *Carex cespitosa* on an unmowed grassland.** *Plant Ecology* 215: 1423–1432.
5. Borkowska L., Lembicz M., Kasprzykowski Z. 2017. **A non-soil seed bank dependent on the size of clonal plants: the case of *Carex cespitosa*, a guerilla species in an unmown meadow.** *Polish Journal of Ecology* 65: 258–268.

Prace te dotyczą banku nasion jako „narzędzia ekologicznego” do odtworzenia przeszłości zbiorowiska oraz źródła pojawu gatunków

Wielokrotnie stwierdzano, że nie tylko obecny, ale i wcześniejszy skład florystyczny zbiorowiska odgrywa istotną rolę w tworzeniu glebowego banku nasion, zaś jego kompozycja odzwierciedla procesy ekologiczne oraz zmiany warunków siedliskowych zachodzące w danym

płacie roślinnym (np., Leck i in. 1989; Bekker i in. 1997, 2000). Banki nasion jako rodzaj pamięci ewolucyjnej zmagazynowanej w glebie (Harper 1977) są zapisem historii zmian w roślinności w wyniku sukcesji oraz zdarzeń losowych (Falińska 1991).

Bank nasion definiowany jest jako zasoby nasion znajdujące się w glebie, które w sprzyjających warunkach są zdolne do kiełkowania (Harper 1977). W badaniach dotyczących banku nasion koncentrowano się głównie na poznaniu relacji między kompozycją gatunkową roślinności a zasobnością nasion w glebie (Leck i in. 1989; Diaz-Villa i in. 2003; Esmailzadeh i in. 2011), zarówno w trakcie przemian roślinności, np. sukcesji, regeneracji, jak i w zbiorowiskach nie podlegających kierunkowym zmianom (Symonides 1986; Leck & Leck 1998; Falińska 1999, 2000; Leicht-Young i in. 2009). Badania koncentrowały się przede wszystkim na poszukiwaniu nasion w glebie, natomiast bank nasion w szczątkach roślin, w nekromasie czy w kępach roślin, np. turzycach czy trawach budził dotychczas niewielkie zainteresowanie (Thompson i in. 1997; Erkilli 1998; Weiterová 2008; Kostrakiewicz-Gierałt 2014).

W pracach przedstawiono badania banku nasion zmagazynowanego wewnątrz trzonów kęp *Carex cespitosa*. Turzyca darniowa jest rośliną klonalną o kępkowej formie wzrostu, charakteryzującą się długotrwałą integracją ramet położonych bardzo blisko siebie. Kępy w każdym sezonie rozrastają się wszcz dzięki pomnażaniu ramet, jak również na wysokość przez rozwój części podziemnych oraz warstwowo w wyniku odkładania się obumarłych szczątków (Falińska 1991; Brzosko 1999).

Podczas rozwoju kępy istnieje możliwość opadania nasion, które pochodzą z najbliższego i dalszego otoczenia, na wierzch jej trzonu. Zmagazynowane w rozrastającym się trzonie kępy *Carex cespitosa* nasiona turzycy darniowej oraz innych gatunków nie mają możliwości kiełkowania, ponieważ jest on zbity i twardy przez tworzące go rozłogi i korzenie oraz opadające obumarłe ramety. Dopiero proces starzenia się kęp, który rozpoczyna się bardzo wcześnie, umożliwia „wkraczanie” innych gatunków na kępy. W warunkach naturalnych na Uroczysku Reski bardzo rzadko obserwuje się pojaw siewek na trzonach kęp *Carex cespitosa*. Wolne miejsca na kępach występują tylko wtedy, gdy kępy są już stare-senilne i zaczyna się ich samoistny rozpad lub gdy na żywych kępach pojawiają się inne gatunki, które powodują stopniowy rozpad kęp (Brzosko 1999).

Do badań wybrano populację *Carex cespitosa*, która była obecna na łące podczas jej użytkowania i utrzymywała się na niej w kolejnych fazach sukcesji. Z badań wcześniejszych wynika, że kępy *Carex cespitosa* występowały sporadycznie podczas koszenia łąk, jednak osiągały wtedy niewielkie rozmiary. Po zaprzestaniu użytkowania, w inicjalnej i kolejnych fazach sukcesji, kępy powiększały swoją wysokość i szerokość (Falińska 1991; Brzosko 1999).

Przyjęto następujące hipotezy badawcze: (1) we wnętrzu kępkowej rośliny klonalnej jej nasiona oraz nasiona innych gatunków gromadzą się przez wiele lat wraz ze wzrostem kępy;

(2) wielkość rośliny klonalnej jest skorelowana z jej wiekiem, tj. im starszy jest osobnik – kępa, tym większe jest skupienie ramet oraz (3) we wnętrzu większych kępy, które funkcjonowały dłużej, mogło zgromadzić się więcej nasion różnych gatunków, również takich, których już nie ma w danym miejscu. Dzięki analizie „kępowego” banku nasion możliwe jest poznanie historii kompozycji gatunkowej roślinności zmieniającej się podczas sukcesji na niekoszonej łące.

Celem badań było stwierdzenie: czy struktura gatunkowa i wielkość banku nasion we wnętrzu klonalnej rośliny występującej na niekoszonej łące odzwierciedla gatunki, które brały udział w różnych fazach sukcesji.

Badano 20 trzonów kęp *Carex cespitosa* z populacji o znanym czasie zasiedlenia. Każdy trzon rozcięto na kilka poziomych warstw o grubości ok. 5 cm. Łącznie uzyskano 122 próby. Każdą z tych warstw przeniesiono do plastikowej kuwety i umieszczono w szklarni w stałej temperaturze ok. 23°C. Wielkość banku nasion oceniano na podstawie wschodu siewek (Thompson et al. 1997). W ciągu czterech sezonów wegetacyjnych obserwowano pojawiające się siewki różnych gatunków we wszystkich warstwach. W każdym trzonie kępy wyróżniono trzy poziome warstwy: górę, środek i dół. Na podstawie parametrów morfologicznych podzielono kępy na dwie grupy: kępy małe i duże.

Najważniejsze osiągnięcia prac

Wykazano, że wewnątrz rośliny wieloletniej o kępkowej formie wzrostu, w tym przypadku turzycy darniowej *Carex cespitosa*, to miejsce gromadzenia się nasion własnych oraz innych gatunków. Stwierdzono ponad 50 tysięcy siewek należących do 42 gatunków roślin naczyniowych. W puli siewek najliczniej pojawiały się siewki gatunków łąkowych (82,43%), dość dużą grupę stanowiły siewki gatunków szuwarowych (17,04%), zaś siewki gatunków leśnych pojawiały się rzadko (0,42%).

Wykazano, że nasiona różnych gatunków były obecne we wszystkich warstwach, nawet jeśli trzon kępy miał do 40 cm wysokości. Fakt ten świadczy o tym, że w ciągu rozrastania się kęp (na wysokość i szerokość) następował ciągły, permanentny dopływ nasion. W warstwie górnej dominowały siewki gatunków szuwarowych (*Carex cespitosa*), zaś siewki gatunków łąkowych w warstwie środkowej i dolnej (*Epilobium palustre*, *Cirsium palustre*, *Lychnis flos-cuculi* i *Ranunculus repens*).

Stwierdzono również istotne różnice w liczbie siewek między dużymi i małymi kępami. Duże kępy turzycy darniowej, mogące żyć nawet do 50 lat (Brzosko 1999), mają w swoim wnętrzu więcej nasion gatunków, które występowały w pierwszych fazach sukcesji na łące w stosunku do małych kęp. Liczba odnotowanych gatunków natomiast była niezależna od wielkości kęp. Niektóre

z tych gatunków, są już nieobecne na łące lub ich występowanie jest ograniczone do niewielkich skupień na obrzeżach łąki.

Zapas nasion znajdujący się w kępach turzycy darniowej można zaliczyć do długotrwałego banku nasion, gdyż tworzą go gatunki, których brak w runi łąkowej lub występują sporadycznie. Nasiona w glebowym i w „nieglebowym” banku to potencjalne źródło różnych gatunków, które w odpowiednim stosownym momencie mogą się rozwinąć i zmienić kompozycję gatunkową siedliska.

Na podstawie przeprowadzonych badań wyciągnięto wniosek, że jest to trwalszy bank nasion niż typowy glebowy (zmagazynowany w glebie). Kompozycja gatunkowa roślin zawarta w postaci nasion w trzonach turzycy darniowej obejmuje gatunki reprezentujące różne fazy sukcesji, które wystąpiły na łące zasiedlonej przez *Carex cespitosa*. Warstwa górna odpowiada inicjalnej fazie lasu, warstwa środkowa - stadium pośredniemu sukcesji (ziołorośla i szuwary), zaś warstwa dolna - to wczesne fazy sukcesji (łąka). Inaczej, stwierdzony bank nasion z jednej strony pokazał obecny skład gatunkowy łąki a z drugiej, historię wymiany gatunków jaka miała i ma nadal miejsce na tej łące. Bank nasion we wnętrzu długowiecznych kęp turzycy darniowej pokazuje więc zmiany zachodzące w zbiorowiskach roślinnych, podobnie jak glebowy bank nasion.

Podsumowując, prace wskazują na ważny mechanizm, na podstawie którego można poznać historię (procesy ekologiczne, wymianę gatunków) jakiegoś zbiorowiska. Jednym ze sposobów może być zbadanie banku nasion zgromadzonego wewnątrz roślin klonalnych o kępkowej strukturze.

Podsumowanie

Artykuły składające się na osiągnięcie naukowe prezentują wyniki dotyczące biologii trzech gatunków roślin klonalnych (*Cirsium rivulare*, *Filipendula ulmaria*, *Carex cespitosa*) występujących w tym samym płacie roślinności, a odgrywających różną rolę podczas zmian zachodzących na niekoszonej łące. Populacje objęte badaniami rozwijały się w tym samym czasie na łąkach niekoszonych od prawie 40 lat w Białowieskim Parku Narodowym.

Do najważniejszych osiągnięć zaliczam:

1. Podkreślenie wartości równoległego zastosowania tradycyjnych metod wykorzystywanych w badaniach ekologicznych (kartogramy) oraz badań genetycznych, molekularnych. Do

identyfikacji ramet *Cirsium rivulare* i *Filipendula ulmaria* oraz do oceny ich zróżnicowania genetycznego zastosowano mikrosatelity, które jako markery molekularne są coraz częściej, z racji swoich zalet, wykorzystywane do badania gatunków roślin klonalnych. Wszystkie dane zebrane o historii życia gatunków w czasie badań, zarówno w warunkach naturalnych, jak też eksperymentalnych, przy jednoczesnym stosowaniu metod biologii molekularnej, umożliwiły opis wzorca przestrzennego zróżnicowania genetycznego populacji oraz poznanie zmienności genetycznej gatunków klonalnych.

2. Wykazanie, że długowieczność genetów i płatowy wzorzec przestrzenny populacji nie zawsze wpływa na niski poziom różnorodności genetycznej populacji. Udowodniono, że małe skupienia są zbiorem genetycznie identycznych ramet, zaś duże skupienia składają się z ramet zróżnicowanych genetycznie - różnych genetów. Stwierdzono duży udział unikatowych genetów (64-91%), co wynika z ciągłego dopływu i rozwoju nowych genetów w lukach pojawiających się w roślinności.

3. Ujawnienie, że nie zawsze populacja gatunku zanikającego w trakcie sukcesji charakteryzuje się niskim poziomem różnorodności genetycznej, co przeczy wielu stwierdzeniom pojawiającym się w literaturze naukowej. W badanej populacji wiązówki błotnej *Filipendula ulmaria*, odnotowano poziom różnorodności genetycznej wahający się od $D=0,79$ (późne stadium) do $D=0,86$ (stadium inicjalne).

4. Wykazanie, iż zróżnicowanie genetyczne populacji rośliny klonalnej (*Cirsium rivulare*) utrzymuje się na poziomie populacji roślin rozmnażających się wyłącznie generatywnie (aklonalnych). W przypadku gatunku z „gąbczastymi” krótkotrwałymi kłęczami, w dużych skupieniach dochodzi do rozpadu kłęczy i w powstałych w ten sposób wolnych miejscach ma miejsce ciągły dopływ nowych genetów, co wpływa na wysoki poziom zróżnicowania genetycznego populacji *Cirsium rivulare*.

5. Rozpoznanie wpływu obumarłych szczątków roślinnych (nekromasy) na pojaw siewek *Cirsium rivulare* w płatach z dominacją różnych gatunków. W płatach *Carex acutiformis* i *Filipendula ulmaria* dzięki utworzeniu eksperymentalnych luk (po usunięciu nekromasy) odnotowano znaczny wzrost liczby siewek *Cirsium rivulare* w porównaniu do poletek z nekromasą. Natomiast w płacie z dominacją *Cirsium rivulare* usunięcie nekromasy nie wpłynęło na zwiększenie liczby siewek ostrożeńca łąkowego.

6. Odkrycie obecności „nieglebowego” banku nasion we wnętrzu rośliny klonalnej i pokazano, że informacje zawarte w takim banku, podobnie jak w przypadku glebowego banku nasion, można wykorzystać do poznania zmian zachodzących w zbiorowiskach roślinnych w trakcie sukcesji.

Kompozycja florystyczna zawarta w postaci nasion w trzonach turzycy darniowej składa się z gatunków reprezentujących różne fazy sukcesji, które wystąpiły na łące zasiedlonej przez *Carex cespitosa*.

Perspektywy aplikacyjne

Podmokłe łąki są bardzo cenne przyrodniczo i pełnią ważną funkcję w zachowaniu różnorodności biologicznej. W ostatnich latach, nie tylko w Polsce lecz także w innych krajach Europy, obserwuje się zmniejszanie powierzchni zajętej przez zbiorowiska łąkowe, zwłaszcza łąki wilgotne. Funkcjonowanie oraz utrzymanie zbiorowisk łąkowo-pastwiskowych wraz z całym bogactwem ich flory i fauny wiąże się z systematycznym ich użytkowaniem. Do najważniejszych zabiegów wykonywanych przez człowieka należą: koszenie, wypas oraz nawożenie (Kemp & Michalk (red.) 2011).

Wzrost intensywności użytkowania (produkcja pasz) przyczynia się do ubożenia składu gatunkowego runi (Güsewell i in. 2007), zaniechanie zaś użytkowania przyspiesza z jednej strony przekształcenie łąk i pastwisk w nieużytki (z punktu widzenia rolnictwa) oraz powoduje obniżenie plonów (Mastalerczuk 2008), a z drugiej strony prowadzi do powolnego zarastania i sukcesji, co powoduje zanik wielu gatunków łąkowych, a sprzyja pojawianiu się gatunków zaroślowych i leśnych (Falińska 2003). Znany jest również wpływ nawożenia mineralnego na plonowanie, skład florystyczny oraz walory przyrodnicze łąk (np. Kamiński & Szymanowski 2007; Nerušil i in. 2008).

W każdym z tych przypadków dochodzi do zmian w składzie gatunkowym zbiorowisk łąkowych i zmniejszania bioróżnorodności przez ustępowanie cennych i zagrożonych gatunków roślin i zwierząt. Przedstawione prace prowadzone na nieużytkowanych wilgotnych łąkach w dolinie rzeki wpisują się w dyskusję dotyczącą możliwości przywrócenia różnorodności biologicznej na poziomie gatunkowym i genetycznym, i odwrócenie zachodzących trendów. Mimo wielu zmian istnieje możliwość zatrzymania zarastania, jak również powolnego przywracania prawie nieistniejących zbiorowisk łąkowych dzięki czynnikom i mechanizmom istniejącym wewnątrz zbiorowisk.

W wyniku zaawansowanej sukcesji na niekoszonych łąkach, dzięki gatunkom łąkowym rozmnażającym się generatywnie, następuje wprowadzanie nowych genotów do populacji, co przyczynia się do jej trwania w danym siedlisku. Również nasiona różnych gatunków (w tym łąkowych) zgromadzone w glebowym i „nieglebowym” banku nasion, nawet zalegające wiele lat, dają szansę odwrócenia zachodzących przemian przy właściwym gospodarowaniu. W ostatnich latach zahamowanie zmniejszania bioróżnorodności stało się priorytetem w użytkowaniu łąk

w ramach różnych programów rolnośrodowiskowych. Ginące łąki wymagają ochrony czynnej dzięki przywracaniu lub podtrzymywaniu tradycyjnych metod użytkowania.

Przebieg pracy naukowej przed uzyskaniem stopnia doktora

W czasie studiów biologicznych na Wydziale Rolniczym w Wyższej Szkole Rolniczo-Pedagogicznej w Siedlcach rozpoczęłam badania nad zmianami flory w rezerwacie florystyczno-krajobrazowym „Gołobórz”. Promotorem mojej pracy magisterskiej był Prof. dr hab. Zygmunt Głowacki. Tytuł pracy brzmiał: „Zmiany we florze rezerwatu Gołobórz”. W ramach pracy z badałam wpływ obniżenia poziomu wód gruntowych (wykopanie rowu odwadniającego przy granicy rezerwatu) na występowanie roślin oraz zmiany w zbiorowiskach roślinnych. W wyniku przeprowadzonych badań oraz porównaniu z wcześniejszymi danymi stwierdziłam z jednej strony zanik ponad 20% gatunków całej flory (szczególnie charakterystycznych dla dołów potorfowych, torfowisk), z drugiej zaś pojawienie się ponad 60 gatunków wcześniej nienotowanych na terenie rezerwatu (Borkowska 1995). Na badanym terenie wykazałam występowanie wielu rzadkich i zagrożonych gatunków roślin naczyniowych. Ponadto wskazałam inne czynniki oddziałujące na bogactwo gatunkowe rezerwatu i przemiany flory. Oprócz wykopania rowu do najważniejszych zaliczyłam: wypalanie wydm i torfowisk, wpływ poligonu wojskowego znajdującego się w pobliżu oraz duży ruch miejscowej ludności.

Po ukończeniu studiów magisterskich rozpoczęłam pracę w Zakładzie Botaniki w Instytucie Biologii w Wyższej Szkole Rolniczo-Pedagogicznej. Kontynuowałam prace badawcze dotyczące zachodzących zmian w rezerwacie „Gołobórz”. W tym okresie wraz z grupą siedleckich botaników na czele z Prof. Głowackim brałam udział w waloryzacji przyrodniczej gmin nadbużańskich: Janów Podlaski, Konstantynów, Platerów, Sarnaki oraz w pracach związanych z przygotowaniem dokumentacji przyrodniczej projektowanego rezerwatu przyrody „Trojan” (Głowacki i in. 1992, Borkowska i in. 1993). Zwieńczeniem tych prac było uczestnictwo w badaniach dotyczących przygotowania dokumentacji przyrodniczej w celu utworzenia Parku Krajobrazowego „Podlaski Przełom Bugu” (Ciosek i in. 1993a, 1993b, Borkowska i in. 1999).

Równolegle rozpoczęłam badania w Białowieskim Parku Narodowym pod kierunkiem prof. dr hab. Krystyny Falińskiej. Temat mojej rozprawy doktorskiej brzmiał: „Zaburzenia wywołane eksperymentalnie w zbiorowisku niekoszonej łąki *Cirsietum rivularis* Ralski 1931 a funkcjonowanie niszy regeneracyjnej”. Główne cele przeprowadzonych badań to: (1) ocena wzorca przestrzennego roślinności w różnych skalach na niekoszonej łące, (2) poznanie wpływu eksperymentalnych zaburzeń na strukturę przestrzenną, (3) ocena grubości warstwy nekromasy

w różnych płatach roślinnych. Badania prowadziłam na Uroczysku Reski, obiekcie na którym dobrze poznano zachodzące zmiany w wyniku nieużytkowania łąk (Falińska 1991, 2003). Na podstawie analizy struktury przestrzennej roślinności do badań eksperymentalnych wybrałam trzy płaty roślinności z różnymi gatunkami dominującymi: *Carex acutiformis*, *C. cespitosa* i *Salix cinerea*. Luki powstałe wskutek usunięcia roślin (zaburzenie słabsze) w czwartym roku po zaburzeniu zostały prawie w całości porośnięte przez rośliny, natomiast w lukach po usunięciu roślin i gleby (zaburzenie silniejsze) tempo zasiedlania było znacznie niższe. Równocześnie stwierdziłam większe zmiany w strukturze gatunkowej i przestrzennej we wszystkich płatach na poletkach eksperymentalnych w porównaniu z poletkami kontrolnymi. Wyniki mojej pracy doktorskiej wskazują również na fakt, iż przy zachowaniu odpowiednich warunków możliwe jest zatrzymanie procesu sukcesji na porzuconych łąkach, a tym samym zachowanie bogactwa gatunkowego fragmentów łąki.

Przed uzyskaniem stopnia doktora opublikowałam 3 prace oryginalne oraz 7 innych prac - komunikaty, doniesienia w formie streszczeń oraz dokumentacje przyrodnicze.

Przebieg pracy naukowej po uzyskaniu stopnia doktora

Po uzyskaniu stopnia doktora moje zainteresowania naukowe dotyczyły następujących zagadnień: (1) z dziedziny ekologii ewolucyjnej - długoterminowa dynamika roślinności oraz mechanizmy wymiany gatunków w trakcie sukcesji wtórnej po zaprzestaniu użytkowania wilgotnych łąk, (2) biologia wybranych gatunków roślin klonalnych, (3) „nieglebowy” bank nasion rośliny kępkowej na przykładzie *Carex cespitosa*, (4) badania florystyczne na obszarach chronionych (Białowieski Park Narodowy, nadbużańskie parki krajobrazowe, rezerваты przyrody, (5) interakcja: ptak-gleba-roślina (wpływ ptaków na skład gatunkowy zbiorowisk leśnych i właściwości gleby), (6) rozmieszczenie gatunków inwazyjnych.

Podczas mojej pracy naukowej od ponad dwudziestu lat prowadzę badania nad zmianami struktury przestrzennej populacji gatunków w różnych płatach (*Carex acutiformis*, *C. cespitosa*, *Salix cinerea*). W badaniach tych skupiłam się na długoterminowym wpływie eksperymentalnych zaburzeń o różnej sile na naturalne przemiany zbiorowisk łąkowych. Z przeprowadzonych badań (wykonanych map rozmieszczenia przestrzennego roślinności oraz występujących ramet i siewek wszystkich gatunków) wynika, że duży wpływ na odtworzenie kompozycji florystycznej na niekoszonej od lat wilgotnej łące miał typ zaburzenia. Istotnymi czynnikami były także duże zdolności konkurencyjne gatunku dominującego w danym płacie oraz gatunku sąsiadującego o znaczącej ekspansji kolonizacyjnej (Borkowska 2003, *Problems of grass biology*; Borkowska

2004a, *Phytocoenosis*; Borkowska 2006, *Polish Bot. Stud.*). Efektem tych badań było również wyróżnienie wzorców pojawu siewek w różnych płatach po zadziałaniu różnych zaburzeń (Borkowska 2004b, *Acta Soc. Bot. Pol.*). Dodatkowo w 15-tym roku po zaburzeniach (2009) w celu obserwacji czy ponowne usunięcie roślin spowoduje wzrost bogactwa gatunkowego w poszczególnych płatach założono dodatkowy eksperyment (usunięcie roślin z połowy poletek). Stwierdziłam, że największe bogactwo gatunkowe w puli siewek i ramet na poletkach eksperymentalnych i kontrolnych odnotowano w płacie *Carex cespitosa*. Wyniki 20-letniego eksperymentu są w trakcie opracowywania.

W ramach bardziej szczegółowych zagadnień związanych z biologią gatunków o różnych strategiach zajmowania przestrzeni na wilgotnej łące współpracowałam z grupą badawczą prof. dr hab. Krystyny Falińskiej i prof. UAM dr hab. Marleny Lembicz (grant 2P04G 029/30, 2006-2009: „Wzorce zmienności genetycznej populacji roślin o iteratywnym typie wzrostu a właściwości klonów: rozrost, trwałość i integracja ramet”). Jako wykonawca uczestniczyłam w badaniach trzech gatunków klonalnych odgrywających różną rolę podczas sukcesji na niekoszonej łące. Dwie publikacje z tego tematu dotyczące wzorców zróżnicowania genetycznego *Filipendula ulmaria* w różnych stadiach sukcesji oraz identyfikacji ramet *Cirsium rivulare* za pomocą mikrosatelit, w których powstanie byłam szczególnie zaangażowana, stanowią część osiągnięcia naukowego i zostały omówione oddzielnie.

Innym wątkiem moich badań było poszukiwanie wzorca przestrzennego populacji oraz wzorca rekrutacji siewek *Carex cespitosa* jako podstawy do analizy różnorodności genetycznej tego gatunku. Badania turzycy darniowej, odgrywającej różną rolę w procesie sukcesji, prowadzone były na wielu płaszczyznach: 1) zmiany struktury przestrzennej populacji na stałej powierzchni, 2) wzorce rekrutacji siewek turzycy darniowej (badania eksperymentalne), 3) wpływ nekromasy na pojaw siewek różnych gatunków wokół kęp *Carex cespitosa* (badania eksperymentalne), 4) rozrastanie się kęp w warunkach pozbawionych konkurencji (eksperyment w ogrodzie), 5) bank nasion wewnątrz kęp oraz 6) badania genetyczne ramet turzycy darniowej.

Wynikiem tych badań było, m.in. wykonanie mapy rozmieszczenia kęp *Carex cespitosa* na stałej powierzchni, określenie kondycji kęp na podstawie liczby ramet: niekwitnących (wegetatywnych), kwitnących i owocujących oraz gatunków roślin naczyniowych występujących na kępach. Badania dotyczące magazynowania nasion wewnątrz trzonów kęp *Carex cespitosa* stanowią część osiągnięcia naukowego i zostały omówione wcześniej.

Badania genetyczne *Carex cespitosa* zostały przeprowadzone dzięki współpracy z prof. UAM dr hab. Marleną Lembicz. Do oceny różnorodności genetycznej zastosowano dwie metody w celu identyfikacji loci mikrosatelitarnych w genomie *Carex cespitosa*. Pierwsza z nich polegała na wyszukaniu mikrosatelit z udziałem starterów specyficznych, zaprojektowanych dla gatunku

blisko spokrewnionego - *C. repens*. Udało się zidentyfikować sekwencję mikrosatelitarną. Dodatkowo przeprowadzono analizę markerów AFLP dla wybranych osobników z dwóch populacji *C. cespitosa*. Celem wstępnej analizy było zbadanie polimorfizmu markerów AFLP przy zastosowaniu różnych kombinacji starterów w reakcji właściwej amplifikacji oraz zbadanie przydatności tego typu markerów w badaniach stopnia zróżnicowania genetycznego rośliny klonalnej, jak również opracowania przestrzennego wzorca tego zróżnicowania. W przypadku badań przeprowadzonych w obrębie jednej kępy, wstępne wyniki wskazują na brak zróżnicowania w jej obrębie. Sprawdzone przydatność obu markerów w analizie zróżnicowania genetycznego dwóch populacji *C. cespitosa*, a także przeprowadzono wstępne badania zmienności w obrębie jednej kępy, pomiędzy osobnikami należącymi do jednej populacji oraz zbadano zróżnicowanie wybranych osobników pochodzących z dwóch różnych populacji. Wstępne analizy wyników wskazują na wysoką przydatność markerów AFLP w badaniu rośliny klonalnej, jaką jest *C. cespitosa*. Dalsze badania będą kontynuowane.

Innym gatunkiem, który badałam jest *Carex acutiformis*. Turzyca błotna w wyniku zaprzestania użytkowania wilgotnych łąk bardzo szybko zajmuje nowy areał dzięki szybkiemu pomnażaniu ramet i wytwarzaniu długich rozłogów. Analizowałam tempo kolonizowania wolnej przestrzeni przez ramety *Carex acutiformis* w warunkach naturalnych oraz szybkość rozrastania się osobników turzycy błotnej w warunkach pozbawionych konkurencji (badania eksperymentalne). Otrzymane wyniki są w trakcie opracowania.

Dodatkowo rozpoczęłam współpracę z prof. UPH dr hab. Elżbietą Królak i prof. UPH dr hab. Zbigniewem Kasprzykowskim (UPH Siedlce) realizując projekt dotyczący wpływu ptaków (gawronów) na roślinność i glebę w zbiorowiskach leśnych i parkowych (Borkowska i in. 2015, *Lands. Ecol. Engine.*). Celem badań było stwierdzenie czy miejsca bezpośrednio pod gniazdami gawrona różnią się stężeniem pierwiastków w glebie oraz składem taksonomicznym roślin w porównaniu do miejsc w obrębie tego samego siedliska, gdzie nie stwierdzono gniazdowania. W celu określenia wpływu gawrona w leśnym i parkowym siedlisku badano zawartość pierwiastków biogenych i kwasowość gleby oraz przeanalizowano skład taksonomiczny roślin.

Do badań wybrano cztery kolonie gawrona, zlokalizowane w typowo rolniczym regionie wschodniej Polski w dwóch typach siedlisk: żyznym (parki miejskie) i ubogim (lasy sosnowe). W każdej kolonii losowo wytypowano po 10 stanowisk badawczych w miejscach pod gniazdami gawronów i w miejscach nie narażonych na oddziaływanie ptaków (stanowiska kontrolne). Na każdym stanowisku badawczym oznaczano skład gatunkowy roślin występujących na badanych poletkach oraz pobrano do badań próbki gleby. W materiale tym oznaczano: pH, węgiel organiczny, azot, fosfor oraz zawartość wapnia, magnezu i potasu.

Praca (Borkowska i in. 2015, *Lands. Ecol. Engine.*) wskazuje na wpływ gawronów na

zmiany składu chemicznego podłoża zarówno w lasach jak i w parkach. Wykazano wzrost pierwiastków biogennych: azotu, fosforu i węgla organicznego pod gniazdami w obu siedliskach. Wspólną cechą obu biotopów lęgowych był również brak wpływu na stężenie magnezu w glebie. Z kolei zmiany w kwasowości podłoża stwierdzono w przypadku kolonii zlokalizowanych w parkach. Zupełnie odwrotny związek odnotowano między obecnością gniazd gawrona a stężeniem wapnia. Wraz ze zmianami zawartość pierwiastków biogennych i kwasowość gleby pod gniazdami gawronów stwierdzono zmiany w składzie gatunkowym roślin analizowanych grup w obu biotopach lęgowych gawrona. Pod gniazdami umiejscowionymi w lasach doszło do zwiększenia liczby gatunków ruderalnych, a także do obniżenia liczby gatunków roślin łąkowych. W lasach pod gniazdami gawronów stwierdzono łącznie 7 gatunków roślin z omawianych grup ekologicznych, zaś w miejscach kontrolnych było ich dwukrotnie więcej. Z kolei w siedliskach parkowych łączna liczba gatunków na stanowiskach pod gniazdami była wyższa niż na stanowiskach kontrolnych.

Od początku mojej pracy zaangażowana jestem również w badania florystyczne. Zespół, w którego skład wchodziłam opracowywał dane dotyczące flory oraz zmian zachodzących w rezerwatach przyrody wschodniej Polski („Śnieżyczki”, „Gołobórz”, „Grąd Radziwiłłowski”) i parkach krajobrazowych doliny Bugu (Nadbużański PK, PK „Podlaski Przełom Bugu”). Owocem tej współpracy były wspólnie przygotowane publikacje, m. in.: Ciosek, Borkowska L. 2002, *Funkcjonowanie parków krajobrazowych w Polsce*; Ciosek i in. 2010, *Sylwan*; Borkowska i in. 2012, *Sylwan*; Piórek i in. 2013, *Chr. Przynr. Ojcz.*).

Od 2013 roku została nawiązana współpraca z prof. Dr Kai Jensenem i mgr. Rafałem Łapok z Applied Plant Ecology, Biocenter Klein Flottbek, University of Hamburg, Germany. Celem badań było określenie wpływu turystyki na występowanie gatunków inwazyjnych wzdłuż kolejki wąskotorowej na odcinku Hajnówka-Topiło w Białowieskim Parku Narodowym. Wyniki badań pokazały, że na odcinku 11 km występuje 18 gatunków obcych geograficznie, z których *Impatiens parviflora* i *Oxalis fontana* cechuje masowe występowanie. Stwierdzono również wnikanie gatunków obcych do naturalnych zbiorowisk występujących w sąsiedztwie kolejki (*Carex brizoides*, *Impatiens parviflora*, *Parthenocissus inserta* i *Rudbeckia laciniata*) (Borkowska i in. 2014, *Biodiv. Research Conserv*, Łapok i in. – wysłane do *Flory*).

Dodatkowo od 2016 roku została nawiązana współpraca z dr. Krzysztofem Stereńczakiem (Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary), kierownikiem Projektu pt.: „LIFE+ ForBioSensing PL Kompleksowy monitoring dynamiki drzewostanów Puszczy Białowieskiej z wykorzystaniem danych teledetekcyjnych” Podpisana współpraca dotyczy użycia danych teledetekcyjnych do opracowania mapy zbiorowisk roślinnych na Uroczysku Reski.

Jedną z moich aktywności jest sprawowanie od ponad dwudziestu lat opieki merytorycznej i naukowej nad studentami działającymi w Studenckim Kole Naukowym Ekologów „Ciconia”. Praca ta zaowocowała uczestnictwem studentów na konferencjach międzynarodowych i ogólnopolskich, na których wygłosili 12 referatów i zaprezentowali 28 posterów (Borkowska i in. 2013). Za swoje badania i opracowanie osiągniętych wyników studenci zdobyli 11 nagród i wyróżnień.

Byłam inicjatorką i organizatorką 15 obozów naukowych w różnych parkach narodowych, krajobrazowych i rezerwach przyrody. W czasie pracy naukowej i dydaktycznej osoby działające w kole naukowym po ukończeniu studiów dalej kontynuowali/kontynuują swoje zainteresowania zdobywając stopnie i tytuły naukowe (habilitacje, doktoraty oraz podejmują studia doktoranckie).

Cytowana literatura

- Ally D., Ritland K., Otto S.P. 2008. Can clone size serve as a proxy for clone age? An exploration using microsatellite divergence in *Populus tremuloides*. *Mol. Ecol.* 17: 4897–4911.
- Baskin C.C., Baskin J.M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Bąba W., Kompała-Bąba A. 2005. Do small-scale gaps in calcareous grassland swards facilitate seedling establishment? *Acta Soc. Bot. Pol.* 74: 125–131.
- Bekker R.M., Verweij G.L., Smith R.E.N., Reine R., Bakker J.P., Schneider S. 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives?. *J. Appl. Ecol.* 1293–1310.
- Bekker R.M., Verweij G.L., Bakker J.P., Fresco L.F. 2000. Soil seed bank dynamics in hayfield succession. *J. Ecology*, 88: 594–607.
- Borkowska L. 2004. Wzorce rekrutacji siewek gatunków klonalnych w zbiorowisku niekoszonej łąki *Cirsietum rivularis* Ralski 1931. Wyniki badań eksperymentalnych. *Phytocoenosis* 16 (N. S.) *Archiv. Geobot.* 10: 1–71.
- Borkowska L. 2016. Changes in the spatial structure of vegetation on unmown meadowland in the Reski Range within Białowieża National Park (In: *The Non-Forest Land Ecosystems of Białowieża National Park*, Eds.: M. Karczewska, L. Kucharski) – Białowieża National Park, pp. 141–162.
- Brzosko E. 1999. The life history of *Carex cespitosa*: consequences for population dynamics and vegetation succession. *Pol. Bot. Stud.* 14: 3–51.
- Brzosko E. 2001. Changes in population structure of *Carex cespitosa* during 10 years of secondary succession in an abandoned meadow in Białowieża, Poland. *Ann. Bot. Fennici* 38: 249–258.
- Brzosko E. 2002. Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (north-east Poland). *Bot. Journ. Linnean Soc.* 139: 67–77.
- Brzosko E., Wróblewska A., Ratkiewicz M. 2002. Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). *Mol. Ecol.* 11: 2499–2509.
- Czarnecka B. 2008. Spatiotemporal patterns of genets and ramets in a population of clonal perennial *Senecio rivularis*: plant features and habitat effects. *Ann. Bot. Fennici* 45: 19–32.
- Czarnecka B. 2009. The dynamics of the population of a steppe perennial *Senecio macrophyllus*

- M. BIEB. during xerothermic grassland overgrowing. *Acta Soc. Bot. Pol.* 78: 247–256.
- de Kroon H., van Groenendael J. 1997. *The Ecology and Evolution of Clonal Growth in Plants*. Backhuys Publishers, Leiden.
- De Witte L.C., Stöcklin J. 2010. Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it? *Ann. Bot.* 106: 859–870.
- Diaz-Villa M.D., Maranon T., Arroyo J., Garrido B. 2003. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *J. Veg. Sci.* 14: 701–709.
- Eckert C.G. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evol. Ecol.* 15: 501–520.
- Eriksson O. 1989. Seedling dynamics and life history in clonal plants. *Oikos* 55: 231–238.
- Eriksson Å., Eriksson O. 1997. Seedling recruitment in seminatural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic J. Bot.* 17: 469–482.
- Erkilla H.M.J.B. 1998. Seed banks of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. *J. Veg. Sci.* 9: 395–408.
- Esmailzadeh O., Hosseini S.M., Tabari M., Baskin C.C., Asadi H. 2011. Persistent soil seed banks and floristic diversity in *Fagus orientalis* forest communities in the Hyrcanian vegetation region of Iran. *Flora* 206: 365–372.
- Esselman E.J., Jianqiang L., Crawford D.J., Windus J.L., Wolfe A.D. 1999. Clonal diversity in the rare *Calamagrostis porteri* ssp. *insperata* (Poaceae): comparative results for allozymes and random amplified polymorphic DNA (RAPD) and intersimple sequence repeat (ISSR) markers. *Mol. Ecol.* 8: 443–451.
- Falińska K. 1991. *Plant Demography in Vegetation Succession*. Task of Vegetation Science 26, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Falinska K. 1995. Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession. *J. Ecol.* 9-21.
- Falińska K. 1999. Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Białowieża National Park. *J. Ecol.* 87: 461–475.
- Falińska K. 2000. Seed bank pattern and floristic composition of vegetation patches in a meadow abandoned for 20 years. *Fragm. Flor. Geobot.* 45: 91–110.
- Falińska K. 2003. Alternative pathways of succession: species turnover patterns in meadows abandoned for 30-years. *Phytocoenosis* 15 (N. S.) *Archiv. Geobot.* 9: 1–104.
- Fenner M., Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press.
- Franczak M., Czarnecka B. 2009. Unitary and iterative growth of clonal species individuals: significance for the spatial structure and the dynamics of population abundance. *Annales UMCS, Biologia* 64: 9–21.
- Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. J. Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities the importance of the regeneration niche. *Biol. Reviews* 52: 107–145.
- Güsewell S., Pohl M., Gander A., Strehler C. 2007. Temporal changes in grazing intensity and herbage quality within a Swiss fen meadow. *Bot. Helvetica* 117: 57–73.
- Hangelbroek H.H., Ouborg N.J., Santamaría L., Schwenk K. 2002. Clonal diversity and structure within a population of the pondweed *Potamogeton pectinatus* foraged by Bewick's swans. *Mol. Ecol.* 11: 2137–2150.
- Harper J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hutchings M.J. 1999. Clonal plants as cooperative systems: benefits in heterogeneous environments. *Plant Spec. Biol.* 14: 1–10.
- Kamiński J., Szymanowski M. 2007. Wpływ nawożenia mineralnego na plonowanie, skład florystyczny i walory przyrodnicze łąk na glebie torfowo-murszowej w świetle wyników wieloletniego doświadczenia. *Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie. Inst. Melior. i Użytk. Ziel. w Falentach.* 7.2a: 191–208.
- Kemp D.R., Michalk D.L. (red.). 2011. Development of sustainable livestock systems on grasslands in north-western China. *ACIAR Proceedings No. 134*. Australian Centre for International Agricultural Research: Canberra. 189.
- Kostrakiewicz-Gierałt K. 2014. Are *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. tussocks safe sites for seedling recruitment in the succession of wet meadows?. *Pol. J. Ecol.* 62: 707–721.
- Leck M.A. (red.). 2012. *Ecology of Soil Seed Banks*. Elsevier.
- Leck M.A., Leck C.F. 1998. A ten-year seed bank study of old field succession in central New Jersey. *J Torrey Bot. Soc.* 125: 11–32.

- Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. 1989. Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego
- Leicht-Young S.A., Pavlovic N.B., Grundel R., Frohnapple K.J. 2009. A comparison of seed banks across a sand dune successional gradient at Lake Michigan dunes (Indiana, USA). *Plant Ecol.* 202: 299–308.
- Lembicz M., Piszczalka P., Grzybowski T., Woźniak M., Jarmołowski A., Borkowska L., Falińska K. 2011. Microsatellite identification of ramet genotypes in a clonal plant with phalanx growth: the case of *Cirsium rivulare* (Asteraceae). *Flora* 206: 792–798.
- Mastalerczuk G. 2008. Wpływ nawożenia i ograniczenia częstotliwości koszenia łąki trwałej na skład gatunkowy runi, plonowanie i masę korzeniową roślin. *Łąkarstwo w Polsce* 11: 95–104.
- Mock K.E., Rowe C.A., Hooten M.B., Dewoody J., Hipkins V.D. 2008. Clonal dynamics in western North American aspen (*Populus tremuloides*). *Mol. Ecol.* 17: 4827–4844.
- Neružil P., Kohoutek A., Komárek P., Odstrčilov I. 2008. Effects of utilization intensity and fertilization level on forage production and quality of permanent grassland on a fluvisoil. *Acta Univ. Agri. Silic. Mendel. Brunensis* 5: 153–162.
- Nicole F., Brzosko E., Till-Bottraud I. 2005. Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *J. Ecol.* 93: 716–726.
- Otfinowski R., Kenkel N.C. 2008. Clonal integration facilitates the proliferation of smooth brome clones invading northern fescue prairies. *Plant Ecol.* 199: 235–242.
- Pfeiffer T. 2007. Vegetative multiplication and patch colonization of *Asarum europaeum* subsp. *europaeum* L. (Aristolochiaceae) inferred by a combined morphological and molecular study. *Flora* 202: 89–97.
- Stuefer J.F. 1998. Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. *Perspectives in Plant Ecology, Evol. System.* 1: 47–60.
- Stuefer J.F., Van Hulzen J.B., During H.J. 2002. A genotypic trade-off between the number and size of clonal offspring in the stoloniferous herb *Potentilla reptans*. *J. Evol. Biol.* 15: 880–884.
- Suvanto L.I., Latva-Karjanmaa T.B. 2005. Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Mol. Ecol.* 14: 2851–2860.
- Symonides E. 1986. Seed bank in old-field successional ecosystems. *Ekologia Polska – Pol. J. Ecol.* 34: 3–29.
- Thompson K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2: 215–235.
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. 1997. *The Soil Seed Banks of North-West Europe: Methodology, Density and Longevity*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Till-Bottraud I., Poncet B.N., Rioux D., Girel J. 2010. Spatial structure and clonal distribution of genotypes in the rare *Typha minima* Hoppe (Typhaceae) along a river system. *Botanica Helvetica*, 120: 53–62.
- van der Maarel E. (red.). 1980. Succession. Symposium on advances in vegetation sciences, Nijmegen, May 1979. Dr W. Junk Publishers.
- van Groenendael J.M., de Kroon H.D. 1990. *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB Academic Publishing. The Hague.
- Weiterová I. 2008. Seasonal and spatial variance of seed bank species composition in an oligotrophic wet meadow. *Flora* 203: 204–214.
- White J. (red.). 1985. *The Population Structure of Vegetation*. Dr W. Junk Publishers.
- Xiao Y., Tang J., Qing H., Zhou C., An S. 2011. Effects of salinity and clonal integration on growth and sexual reproduction of the invasive grass *Spartina alterniflora*. *Flora* 206: 736–741.

Lidia Borkowska