

Prof. dr hab. Jan Holeksa  
Wydział Biologii UAM  
ul. Umultowska 89  
61-614 Poznań

Recenzja rozprawy doktorskiej mgr. Pawła Mirskiego  
*The role of polygamy in Salix myrsinifolia expansion*  
wykonanej pod kierunkiem prof. dr hab. Emilii Brzosko i dr hab. Ady Wróblewskiej

## Wstęp

Wśród przekształceń środowiska przyrodniczego ważne miejsce zajmują zmiany w rozmieszczeniu gatunków. Jedne z nich wycofują się z zajętych wcześniej obszarów, inne zaś dokonują ekspansji, powiększając zasięg swojego występowania. I w jednym, i w drugim przypadku na skraju zajmowanego arealu dochodzi do interesujących zjawisk będących efektem zróżnicowania reakcji osobników w obrębie populacji na zmieniające się warunki. Mała liczebność populacji przy granicy zasięgu powoduje między innymi, że u gatunków rozdzielnopłciowych może dochodzić do zmniejszenia sukcesu reprodukcyjnego na skutek dużej odległości między osobnikami. Jeśli natomiast w populacji tego samego gatunku obok osobników żeńskich i męskich są obecne również osobniki obupłciowe i jednocześnie samozgodne, to w takich warunkach powinny one wykazywać się wyższym dostosowaniem niż osobniki jednej i drugiej płci, a w rezultacie można oczekiwać zwiększania się ich udziału w miarę przybliżania się do granicy zasięgu. Tak brzmi najważniejsza hipoteza badawcza mgr. Pawła Mirskiego, której weryfikacji podjął się w swojej rozprawie doktorskiej. Inspiracją dla tej hipotezy były wyniki badań profesora Janusza Falińskiego, który dwadzieścia lat temu stwierdził obecność osobników obupłciowych w populacjach wierzby czarniawej w pobliżu południowego skraju występowania tego gatunku. Zjawisko subdioecji zostało ponadto powiązane przez prof. Falińskiego z ruderalizacją warunków siedliskowych. Również ten wynik stał się dla mgr. Mirskiego impulsem do sformułowania hipotez dotyczących zróżnicowania przewagi konkurencyjnej osobników w zależności od ich płciowości. W ten sposób mgr. Paweł Mirski połączył w swojej rozprawie doktorskiej kilka problemów badawczych usytuowanych na styku geografii roślin, ekologii i genetyki populacji oraz mikroewolucji. Już sama różnorodność poruszanych zagadnień pozwala oczekiwać interesującej rozprawy doktorskiej.

## Ocena rozprawy

Przedstawiona do recenzji rozprawa doktorska składa się z czterech oryginalnych i niezależnych artykułów naukowych, które ukazały się w latach 2014-2017. Dwa z nich Doktorant opublikował samodzielnie, jeden wraz z promotorem – prof. dr hab. Emilią Brzosko, a ostatni w zespole składającym się z sześciu autorów, wśród których obok promotora znajduje się także promotor pomocniczy – dr. hab. Ada Wróblewska. W obu artykułach wieloautorskich mgr. P. Mirski występuje w roli autora korespondencyjnego.

Według załączonych informacji promotor uczestniczyła w opracowaniu koncepcji badań i nadzorowała przygotowanie artykułów, natomiast promotor pomocnicza dodatkowo nadzorowała przebieg analiz laboratoryjnych. Pozostali współautorzy ostatniej publikacji wykonali niektóre z analiz laboratoryjnych (Iwona Jędrzejczyk i Beata Ostrowiecka), przeprowadzili część analiz statystycznych (Jarosław Kotowicz) oraz współtworzyli fragmenty tekstu odnoszące się do metod i uzyskanych wyników (I. Jędrzejczyk). Wkład wszystkich wymienionych osób w powstanie rozprawy doktorskiej nie wykraczał poza zwykłe ramy współpracy naukowej, która ma miejsce w trakcie przygotowywania doktoratu. W zakres tej współpracy wchodzi bowiem typowa rola pełniona przez promotora w trakcie przygotowywania każdej roz-

prawy doktorskiej. Czymś powszechnym w pracy badawczej jest również korzystanie z pomocy w zakresie wykonywania analiz laboratoryjnych i statystycznych udzielanej przez inne osoby. Nie mam zatem wątpliwości, że wkład mgr. Pawła Mirskiego spełnia wymogi samodzielności w przygotowaniu rozprawy doktorskiej.

W pierwszym z artykułów mgr P. Mirski dokonał przeglądu doniesień na temat odstępstw od dwupienności w rodzaju *Salix*. Nosi on tytuł: *Exceptions from dioecy and sex lability in genus Salix*. Został opublikowany w anglojęzycznym czasopiśmie wydawanym przez Instytut Dendrologii PAN w Kórniku. Praca składa się z trzech krótkich rozdziałów, w których po kolei omówiono rozpowszechnienie odstępstw od dwupienności u wierzb, determinację płci u gatunków należących do tego rodzaju oraz mechanizmy warunkujące pojawienie się krzewów obupłciowych i kierujące zmianami płci. W artykule wykorzystano doniesienia na temat obecności osobników obupłciowych w populacjach różnych gatunków wierzb. Wcześniej zjawisko to nie wzbudzało większego zainteresowania i niewiele informacji można znaleźć na jego temat. Mgr P. Mirski dotarł do danych znajdujących się w źródłowych publikacji, zestawił je i napisał oryginalny artykuł naukowy. Pracę tę można traktować jako wstęp do dalszych badań nad zjawiskiem poligamii w populacjach wierzby czarniawej, które zostały opublikowane w pozostałych trzech pozycjach wchodzących w skład serii doktorskiej. Zastanawia tylko brak jakichkolwiek informacji w tym artykule na temat warunków, w jakich w populacjach wierzb pojawiają się osobniki obupłciowe. Pojawia się w tym miejscu pytanie: Czy poza prof. Falińskim nikt dotychczas nie zwrócił uwagi na ekologiczne uwarunkowania obupłciowości u wierzb?

W drugim i trzecim artykule podjęto się weryfikacji kilkunastu hipotez badawczych dotyczących ekologicznych uwarunkowań występowania osobników obupłciowych w populacjach wierzby czarniawej. Zwrócono uwagę na konkurencyjne relacje między osobnikami żeńskimi, męskimi i obupłciowymi, w tym na związaną z płcią bujność krzewów, wielkość produkcji organów generatywnego rozmnażania, podatność na zgryzanie przez roślinożerców. Inna grupa hipotez koncentrowała się na strukturze przestrzennej siedlisk zajmowanych przez wierzbę w czasie ich zasiedlania. Wreszcie, przewidywano, że zmiana płci obserwowana wcześniej przez prof. Falińskiego, będzie zachodziła w kierunku obupłciowości zgodnie z przewidywanym lepszym dostosowaniem osobników posiadających jednocześnie kwiaty męskie i żeńskie. Te wszystkie zagadnienia zostały przedstawione w artykule zatytułowanym: *Are hermaphrodites better adapted to the colonization process in trioecious populations of Salix myrsinifolia?* napisanym wspólnie z promotorem, prof. Emilią Brzosko, i opublikowanym w *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* oraz w samodzielnie przygotowanej pracy pt.: *Spatio-temporal dynamics of sex structure in trioecious and dioecious populations of Salix myrsinifolia*, która ukazała się w *Folia Geobotanica*.

Publikacja z *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* najpełniej rozwiązuje problem postawiony w tytule całej rozprawy doktorskiej. Zweryfikowano w niej najważniejsze hipotezy koncentrujące się na ekologicznych aspektach struktury płciowej populacji wierzby czarniawej. Wszystkie hipotezy zostały dobrze uzasadnione we wstępie, a do ich weryfikacji użyto odpowiednich metod w trakcie badań terenowych i statystycznej analizy danych. Nie potwierdzono oczekiwań wobec przewagi konkurencyjnej osobników obupłciowych wyrażonej ich szybszym rozwojem i osiąganymi rozmiarami, liczbą kwiatostanów i kwiatów w kwiatostanach, bądź zgryzaniem przez roślinożerców. Potwierdzono natomiast znany u innych gatunków wolniejszy rozwój i mniejsze rozmiary osobników żeńskich w porównaniu z męskimi i obupłciowymi, co jest związane z większymi kosztami rozmnażania generatywnego u tych pierwszych. Autorzy sugerują, że większe rozmiary kwiatostanów zawierających kwiaty obu płci w porównaniu z kwiatostanami na osobnikach męskich może być przyczyną ich częstszego odwiedzania przez zapylające owady, co może skutkować wyższą płodnością. Dostar-

czono ponadto przekonujących argumentów za tym, że osobniki obupłciowe mogą lepiej wykorzystywać swój potencjał reprodukcyjny na skraju powiększającego się zasięgu gatunku, gdzie z powodu małej liczebności populacji i rozproszenia krzewów istnieją utrudnienia w przenoszeniu pyłku z roślin męskich na żeńskie. W tych warunkach lepiej przystosowane wydają się osobniki obupłciowe i zarazem samozgodne. Pewien niedosyt pozostawia zagadnienie związku występowania obupłciowości u wierzby z siedliskami zruderalizowanymi, któremu w dyskusji wyników poświęcono zaledwie jedno zdanie. Nie wiadomo też, których kwiatów jest więcej w obupłciowych kwiatostanach – żeńskich czy męskich? W tekście, na stronie 170, jest mowa o przewadze liczebnej kwiatów męskich, z kolei na rycinie 3b przeważają kwiaty żeńskie. Która z tych informacji jest prawdziwa? Niezależnie od tego, która z płci przeważa w kwiatostanach obupłciowych, warta zastanowienia jest tak wyraźna przewaga liczebna kwiatów jednej z nich.

Artykuł opublikowany w *Folia Geobotanica* również został poświęcony ekologicznym uwarunkowaniom struktury płciowej populacji wierzby czarniawej. Mocną stroną tych badań jest czas, w jakim obserwowano zmiany struktury płciowej populacji i zmiany płci u osobników. Było to możliwe dzięki dotarciu do oryginalnych danych zgromadzonych kilkanaście lat wcześniej przez wielokrotnie wspomnianego już profesora Janusza Falińskiego. Ponad wszelką wątpliwość wykazano istnienie prawidłowości w rozmieszczeniu populacji składających się wyłącznie z osobników męskich i żeńskich oraz populacji z osobnikami obupłciowymi. Te ostatnie były niemal wyłącznie związane z terenami, na których wierzba czarniawa pojawiła się stosunkowo niedawno oraz w warunkach silniejszej antropopresji wyrażonej powierzchniowym udziałem rozmaitych elementów infrastruktury. Co więcej, zauważono, że na obszarach, na których wierzba pojawiła się w drugiej połowie XX wieku struktura płciowa jej populacji zmieniła się bardziej niż na terenach wcześniej zasiedlonych. Kolejnym interesującym wynikiem jest ujawnienie, że u osobników wierzby czarniawej stosunkowo często dochodzi do zmiany płci. Zdaniem Autora, w przypadku osobników obupłciowych inwestycja w produkcję żeńskich bądź męskich organów rozmnażania może być zależna od dostępności zasobów.

Czwarta, wieloautorska publikacja nosi tytuł *Genetic structure of dioecious and trioecious Salix myrsinifolia populations at the border of geographic range*. Ukazała się w czasopiśmie *Tree Genetics and Genome*. Zostało w niej sformułowanych kilka hipotez dotyczących genetycznego zróżnicowania w obrębie 30 populacji wierzby rozmieszczonych wzdłuż ponad 500 km gradientu szerokości geograficznej i różniących się obecnością bądź brakiem osobników obupłciowych. Do najważniejszych wyników tej części rozprawy nawiązujących do jej tytułu należy zaliczyć między innymi wyższą różnorodność genetyczną w populacjach dwupiennych w porównaniu z poligamicznymi. Ten fakt autorzy tłumaczą wysokim prawdopodobieństwem samozapylenia w populacjach, w których znaczny udział mają obupłciowe i samozgodne osobniki. Jednocześnie biorą pod uwagę inną możliwość. Sądzą mianowicie, że mniejsze zróżnicowanie genetyczne w populacjach poligamicznych, które znajdują się zarazem w południowej części zasięgu, może być związane ze zjawiskiem „wąskiego gardła”, które wystąpiło na niedawno skolonizowanych obszarach. Praca prezentuje następny krok w interpretacji geograficznego zróżnicowania udziału osobników obupłciowych w populacjach wierzby czarniawej. Autorzy uważają, że samozapylenie osobników obupłciowych, korzystne przy niewielkiej liczebności populacji i zarazem małym prawdopodobieństwem zapylenia krzyżowego, przestaje być takim przy braku ograniczeń w przenoszeniu pyłku z krzewów męskich na żeńskie, kiedy liczebność populacji i jej zagęszczenie wzrasta. Kolejnym i równie ważnym osiągnięciem jest wskazanie na możliwość genetycznej determinacji obupłciowości u wierzby czarniawej.

## Podsumowanie recenzji

Całość naukowych dokonań zaprezentowanych w rozprawie doktorskiej mgr. Pawła Mirskiego najlepiej podsumowuje następujący wniosek kończący jej streszczenie poprzedzające cztery oryginalne prace: „Zjawisko poligamii u wierzby czarniawej może być faworyzowane w inicjalnych etapach rozwoju populacji (kolonizacja i ekspansja) dzięki możliwości pojedynczych osobników hermafrodytycznych do reprodukcji generatywnej na drodze samozapylenia. W dłuższej perspektywie, procesy te mogą powodować negatywne skutki genetyczne i ekologiczne. Dlatego też w fazie stabilizacji liczebności populacji korzystniejsze wydaje się ograniczenie tych procesów przez eliminację hermafrodytów i powrót do dwupienności.” Uważam, że zaprezentowane dzieło dostarcza wiarygodnych argumentów za prawdziwością takiego wniosku, który zawiera spory ładunek oryginalności i jest ważnym krokiem w rozpoznaniu zjawisk zachodzących w trakcie ekspansji gatunku.

Uderzające są logiczne powiązania między problematyką prezentowaną w czterech kolejnych artykułach składających się na rozprawę doktorską mgr. Pawła Mirskiego. Cały doktorat rozpoczyna się od zarysowania zjawiska poligamii u roślin, następnie skupia się na poszukiwaniu ekologicznych uwarunkowań sprzyjających utrzymywaniu się osobników obupłciowych u gatunków znanych jako dwupienne, a na końcu ukazuje skutki poligamii dla genetycznego zróżnicowania ich populacji.

Zwraca uwagę zastosowanie bogatego wachlarza metod zbioru materiałów w terenie i metod analizy statystycznej w trakcie realizacji badań. Ich dobra znajomość, w czym utwierdziłem się w czasie lektury rozprawy, świadczy o wysokim poziomie warsztatu badawczego Doktoranta i dobrze rokuje dla jego przyszłej pracy naukowej. Niemniej wart podkreślenia jest sposób wykorzystania rezultatów wcześniejszych badań prowadzonych przez profesora Janusza Falińskiego. Zasluguje to na uwagę przynajmniej z dwóch powodów. W warunkach realizacji krótkoterminowych projektów badawczych umiejętne sięgnięcie do dawnych materiałów pozwala na wydłużenie czasu obserwacji i pomiarów, a tym samym sprzyja rozwiązywaniu problemów niemożliwych do podjęcia w ramach krótkoterminowych grantów. Niemniej ważna jest międzypokoleniowa kontynuacja badań. Korzystając z dorobku naszych poprzedników, podkreślając zarazem ten fakt we własnych opracowaniach, a tak właśnie konsekwentnie czyni mgr Paweł Mirski, nadal pomnażamy ich wkład w rozwój nauki i pielęgnujemy pamięć o nich.

Biorąc pod uwagę całą rozprawę doktorską, na którą składa się zestaw czterech artykułów i poprzedzające je obszerne streszczenie nie mam wątpliwości, że mgr Paweł Mirski przedstawionym dziełem udowodnił, że zasługuje na uzyskanie stopnia doktora.

## Końcowa konkluzja

Stwierdzam, że przedstawiona do oceny rozprawa doktorska mgr. Pawła Mirskiego pt. *The role of polygamy in Salix myrsinifolia expansion* spełnia wymagania stawiane rozprawom doktorskim. Wnioskuje w związku z tym o dopuszczenie mgr. Pawła Mirskiego do dalszych etapów przewodu doktorskiego. Jednocześnie zgłaszam wniosek o nagrodzenie mgr. Pawła Mirskiego odpowiednią nagrodą.

Poznań, dnia 7.03.2017 r.

prof. dr hab. Jan Holeksa