

dr Marcin Zych

Załącznik 2

**Autoreferat (w jęz. polskim) przedstawiający opis 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.)* oraz pozostałe
zainteresowania i osiągnięcia naukowe**

1. Imię i nazwisko: Marcin Zych

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe – z podaniem nazwy, miejsca i roku ich uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej:

- a) 1997 r., dyplom magistra biologii (z wyróżnieniem), specjalność biologia środowiskowa, Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego, tytuł pracy: „Wpływ podwyższonej temperatury i podwyższonego stężenia CO₂ na niektóre cechy liści życicy trwałej (*Lolium perenne* L.)”, opiekun prof. dr hab. Ewa Symonides
- b) 2003 r., dyplom doktora nauk biologicznych w zakresie biologii, Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego, tytuł rozprawy (nagrodzonej przez JM Rektora UW): „Biologia zapylania i pozycja filogenetyczna dwóch podgatunków barszczu zwyczajnego (*Heracleum sphondylium* L.)”, promotor dr hab. Krzysztof Spalik
- c) od 2013 r. Podyplomowych Studia Menedżerskie, Wydział Zarządzania Uniwersytetu Warszawskiego (planowane zakończenie 06. 2014 r.)

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych

- 1997-1998 – asystent w Ogrodzie Botanicznym Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego
1998-2003 – studia doktoranckie na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego
2003 – asystent w Ogrodzie Botanicznym Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego
2003-obecnie – adiunkt w Ogrodzie Botanicznym Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego

4. 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.)

Cykl pięciu publikacji pod tytułem „**Biologia zapylania wybranych zoogamicznych gatunków z Polskiej Czerwonej Księgi Roślin**”^{1,2}

- i. Zych M, Stpiczyńska M (2012) Neither protogynous nor obligatory out-crossed: pollination biology and breeding system of the European red-list *Fritillaria meleagris* L. (Liliaceae). *Plant Biology* 14: 285-294. [IF₂₀₁₂=2,320; MNiSW₂₀₁₂=35]

¹ Prace wymieniono wg kolejności ukazania się drukiem. IF podany zgodnie z rokiem opublikowania, z wyjątkiem prac z 2013, gdzie podano IF za 2012 r., punkty MNiSW zgodnie z Załącznikiem do komunikatu Ministra Nauki i Szkolnictwa Wyższego z dnia 17 września 2012 r.

² Oświadczenia wszystkich współautorów określające indywidualny wkład każdego z nich w powstanie poszczególnych prac znajdują się w Załączniku 8

Wkład habilitanta 80% – autor korespondencyjny, koncepcja pracy, projekt i wykonanie większości prac terenowych, analizy laboratoryjne, opracowanie i interpretacja wyników, przygotowanie manuskryptu

- ii. Stpiczyńska M, Nepi M, Zych M (2012) Secretion and composition of nectar and the structure of perigonal nectaries in *Fritillaria meleagris* L. (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 298: 997–1013. [IF₂₀₁₂=1,312; MNiSW₂₀₁₂=25]

Wkład habilitanta 40% – autor korespondencyjny, koncepcja pracy, opracowanie i interpretacja wyników, przygotowanie manuskryptu

- iii. Zych M, Goldstein J, Roguz K, Stpiczyńska M (2013) The most effective pollinator revisited: pollen dynamics in a spring flowering plant. *Plant-Arthropod Interactions* 7: 315-322. [IF₂₀₁₂=1,574; MNiSW₂₀₁₂=35]

Wkład habilitanta 75% – autor korespondencyjny, koncepcja pracy, projekt i współwykonanie eksperymentu terenowego, opracowanie i interpretacja wyników, przygotowanie manuskryptu (K. Roguz wykonywała pracę licencjacką pod moim kierunkiem)

- iv. Zych M, Stpiczyńska M, Roguz K (2013) Reproductive biology of the Red-list *Polemonium caeruleum* L. (Polemoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 173 (1): 92-107. [IF₂₀₁₂=2,589; MNiSW₂₀₁₂=25]

Wkład habilitanta 80% – autor korespondencyjny, koncepcja pracy, projekt i wykonanie większości eksperymentów i obserwacji terenowych, przeprowadzenie części analiz laboratoryjnych, opracowanie i interpretacja wyników, przygotowanie manuskryptu (K. Roguz wykonywała pracę magisterską pod moim kierunkiem)

- v. Zych M, Michalska B, Krasicka-Korczyńska E (2014) Myophily in a critically endangered umbelliferous plant *Ostericum palustre* Besser (Apiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 300: 187-196. [IF₂₀₁₂=1,312; MNiSW₂₀₁₂=25]

Wkład habilitanta 85% – autor korespondencyjny, koncepcja pracy, projekt i wykonanie eksperymentów i obserwacji terenowych, przeprowadzenie większości analiz laboratoryjnych, opracowanie i interpretacja wyników, przygotowanie manuskryptu (B. Michalska wykonywała pracę licencjacką pod moim kierunkiem)

5. Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania

Choć zainteresowanie człowieka biologią zapyłania roślin sięga czasów starożytnych, wiedza na temat mechanizmów zapyłania, roli zwierząt w tym procesie czy aspektów koewolucyjnych to efekt badań prowadzonych w ostatnich kilku dekadach (Proctor i współ. 1996). Jest to tym dziwniejsze, że proces zapyłania jest wszechobecny, a w wersji, w której transfer pyłku odbywa się za pośrednictwem zwierząt (zoogamia), dotyczy prawie 90% wszystkich roślin okrytonasiennych (Ollerton i współ. 2011). Jednak mimo niemal eksplozywnego rozwoju biologii zapyłania w ciągu ostatnich lat, ciągle niewiele gatunków zostało szczegółowo przebadanych pod tym kątem. Brak wiedzy jest szczególnie dotkliwy w

przypadku roślin ginących i zagrożonych, i dotyczy również dobrze poznanych flor europejskich. Z prowadzonych przeze mnie kwerend literaturowych wynika na przykład, że mniej niż 20% gatunków z Polskiej Czerwonej listy roślin jest solidnie przebadanych pod tym względem, dla 10% gatunków brak jakichkolwiek danych literaturowych, natomiast dla przeważającej większości roślin wiedza jest skąpa, a informacje literaturowe nie opierają się na danych eksperymentalnych i są często wręcz błędne (Zych i Jakubiec 2008). Jest to o tyle istotne, że zachowanie gatunków ginących i zagrożonych jest trudne bądź niemożliwe bez zrozumienia ich biologii i ekologii. Szczególnie ważne jest poznanie ich powiązań w ekosystemie. W przypadku gatunków zoogamicznych lub zoochorycznych oznacza to, odpowiednio, organizmy zapylające ich kwiaty i rozprzestrzeniające ich nasiona. W takich sytuacjach stabilność lub wzrost liczebności populacji mogą być bezpośrednio związane z sukcesem reprodukcyjnym roślin, determinowanym np. przez zapylanie kwiatów. Słaba znajomość tych aspektów biologii roślin zoogamicznych jest problematyczna zwłaszcza w świetle powszechnych doniesień o spadku liczebności i różnorodności zwierząt zapylających, co skutkuje zjawiskiem silnego limitowania pyłkiem (*pollen limitation*; Knight i współ. 2005) i określane jest już jako kryzys zapyleń o zasięgu globalnym (Potts i współ. 2010). Jeżeli, zakładając najbardziej pesymistyczne scenariusze, utrata zapylaczy oznaczałaby ekstynkcję 90% wszystkich roślin nasiennych (Waser i Mayfield 2006), wątek ten stanowi nie tylko ważny aspekt poznawczy, ale jest także kluczową kwestią o charakterze konserwatorskim oraz aplikacyjnym (wiele z ważnych roślin uprawnych to gatunki zoogamiczne).

Aby zatem uzupełnić naszą wiedzę o opisanych powyższych aspektach biologii roślin, do badań będących podstawą mojego „osiągnięcia naukowego” wybrałem trzy gatunki z „Polskiej Czerwonej Księgi Roślin” reprezentujące różne strategie związane z zapylaniem kwiatów – wczesnowiosenną szachownicę kostkowatą *Fritillaria meleagris* L. (Liliaceae), kwitnącego na początku lata wielosiła błękitnego *Polemonium caeruleum* L. (Polemoniaceae) i staroduba łąkowego *Ostericum palustre* Besser (Apiaceae), jedną z najpóźniej zakwitających roślin naszej flory. Gatunki te, według skąpych niestety danych literaturowych, można było, za Ollertonem i współ. (2007), przyporządkować do trzech typów strategii zapylania – fenotypowy, ekologiczny i funkcjonalny generalista (*O. palustre*), fenotypowy generalista, ekologiczny i funkcjonalny specjalista (*F. meleagris*), fenotypowy, ekologiczny i funkcjonalny specjalista (*P. caeruleum*). Z wyjątkiem jednosezonowych obserwacji zapylaczy *F. meleagris* w Szwecji (Hedström 1983), dla żadnego z trzech gatunków nie istniały eksperymentalne lub obserwacyjne dane o systemie zapylania, kojarzenia czy produkcji nagród kwiatowych, choć w literaturze dominowały niepoparte obserwacjami i eksperymentami, często sprzeczne, stwierdzenia o ich dichogamii (szachownica, wielosił), zapylaniu przez pszczoły (szachownica, wielosił) lub, generalnie, entomogamii (starodub).

Pierwszy z moich obiektów badawczych, szachownica kostkowata (*F. meleagris*), jest wczesnowiosennym gatunkiem występującym w Europie Środkowej i Zachodniej, w całym swym zasięgu uznawanym za narażony na wyginięcie (Schnittler i Günther 1999). Przykładowo, w świetle analiz przeprowadzonych dla gatunków flory holenderskiej, biorąc pod uwagę związane z reprodukcją parametry jej historii życiowej, roślina ta charakteryzuje się jednym z najwyższych współczynników narażenia na wymarcie (*Vulnerability Index*; Kwak i Bekker 2006). W Polsce szachownica kostkowata naturalnie występuje zaledwie na dwóch stanowiskach w południowo-wschodniej części kraju. W literaturze roślina ta jest uznawana za protogyniczną (przedślupną) i zapylaną przez trzmiele (Knuth 1899; Hedström 1983), autorzy ci podają jednak sprzeczne informacje dotyczące systemu kojarzenia. Według Knutha (1899), gatunek ten jest fakultatywnie samopylny (opisuje on wręcz mechanizm spontanicznej autogamii), może także tworzyć kwiaty klejstogamiczne. Hedström (1983) z

kolei uważa *F. meleagris* za roślinę obligatoryjnie obcopylną, popierając tą tezę krótkotrwałym eksperymentem terenowym. Przy bliższej analizie wyników, eksperyment ten nie odpowiada jednak na pytanie o faktyczny system reprodukcyjny rośliny, ponieważ uzyskany rezultat – brak zawiązanych nasion – mógł być także efektem przestrzennego oddzielenia części płodnych kwiatu (herkogamia) lub czasowej separacji płci w kwiecie (dichogamia).

Aby zweryfikować te opinie należało przeprowadzić wielowariantowy eksperyment testujący system reprodukcyjny *F. meleagris* oraz badania jej biologii zapylania. Wykonałem je *in-situ* w największej polskiej populacji gatunku w Rezerwacie „Szachownica w Krównikach” koło Przemyśla i uzupełniłem o eksperymenty wykonane *ex-situ* w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Warszawskiego. Wyniki tych badań, prowadzonych we współpracy z prof. Małgorzatą Stpiczyńską, prof. Massimo Nepim z Uniwersytetu w Sienie oraz moimi studentami w ramach kierowanego przeze mnie grantu MNiSW zostały opublikowane w trzech oryginalnych artykułach: Zych i Stpiczyńska (2012), Stpiczyńska i współ. (2013) oraz Zych i współ. (2013)³.

W przypadku obu populacji, naturalnej i *ex-situ*, udało mi się wykazać, że choć faktycznie spontaniczne samozapylenie skutkuje niską produkcją nasion, po indukowanym samozapyleniu roślina jest zdolna do wytwarzania płodnych nasion, co kwestionuje opinię Hedströma (1983) i wskazuje na brak mechanizmów samoniezgodności (SI) oraz potencjalną możliwość samozapłodnienia, zwłaszcza przy udziale owadów odwiedzających kwiaty. Nie udało się jednak potwierdzić spostrzeżeń Knutha (1899) o produkcji kwiatów klejstogamicznych.

Jeszcze ciekawsze wyniki dały testy receptywności znamion – wykazały, iż wbrew doniesieniom Knutha (1899), powtarzanym później szeroko w literaturze, kwiaty *F. meleagris* nie są protogyniczne, ponieważ receptywność znamion (testowana zarówno terenową metodą peroksydazową jak i z wykorzystaniem analizy kiełkowania pyłku) rozpoczyna się wraz z początkiem prezentacji pyłku, co jest także czasowo skorelowane z najintensywniejszym wydzielaniem nektaru, który stanowi u tego gatunku główną nagrodę kwiatową. Jak wykazały moje badania, nektar u *F. meleagris* jest wydzielany przez perygonalne nektarniki zlokalizowane na każdym z sześciu listków okwiatu przez praktycznie cały okres kwitnienia kwiatu – już w fazie otwierającego się pąka jego krople są obecne w nektarnikach, a ilość nektaru wzrasta stopniowo do maksimum w pełni kwitnienia i receptywności znamienia słupka, co znacząco wzmacnia atrakcyjność kwiatów i efektywność zapylania.

Jako pierwszy, wraz z zespołem, wykazałem, że produkcja nektaru u *F. meleagris* jest zależna od pozycji nektarnika w kwiecie, fazy kwitnienia (początek, pełnia kwitnienia, przekwitanie) oraz sezonu wegetacyjnego. Wyraźny spadek stężenia i ilości nektaru w końcowej fazie kwitnienia sugeruje, że jest on resorbowany przez roślinę, co ułatwiają najprawdopodobniej specyficzne mikrokanaly odkryte przez nas w kutikuli epidermy wydzielniczej nektarników szachownicy. Analiza chemiczna nektaru wykazała, iż składa się on z sacharozy, glukozy i fruktozy (w proporcji 33:28:39, wyrażonej jako względny stosunek poszczególnych cukrów), i nie zmienia się znacząco w trakcie kwitnienia.

Czteroletnie obserwacje terenowe pozwoliły sporządzić listę 14 gatunków owadów odwiedzających kwiaty szachownicy – po raz pierwszy stwierdziliśmy np. odwiedziny muchówek – wśród kwiatowych gości ilościowo najliczniejszą grupą okazały się jednak samice trzmieli (młode królowe), które w niektórych sezonach, zwłaszcza charakteryzujących

³ Patrz pkt. 4.i-iii.

się niską temperaturą i opadami, stanowiły 100% owadów odwiedzających kwiaty. Aby precyzyjniej ustalić rolę poszczególnych owadów w zapylaniu kwiatów *F. meleagris*, określiłem skład ładunków pyłkowych przenoszonych na ciałach owadów. Analiza ta wykazała, że niektóre owady nie dokonują zapylania, nie przenoszą bowiem pyłku szachownicy lub w trakcie odwiedzin nie dotykają części płodnych kwiatu. W związku z niską częstością odwiedzin w warunkach naturalnych nie udało się jednak dokonać całościowej analizy efektywności potencjalnych zapylaczy i, ustalając wkład poszczególnych taksonów owadów, musiałem bazować na miarach pośrednich – częstości odwiedzin i przenoszonych ładunkach pyłkowych. Wyniki wskazywały, że co prawda najczęstszymi zapylaczami są trzmiele, lecz największe ładunki pyłku *F. meleagris* są przenoszone przez samotne pszczoły. Aby zweryfikować te spostrzeżenia zaplanowałem eksperyment *ex-situ*, który wraz ze współpracownikami przeprowadziłem w sztucznej populacji szachownicy w Ogrodzie Botanicznym UW. W trakcie eksperymentu odkryliśmy, iż tylko część odwiedzin (*Bombus*, *Anthophora*) wiąże się ze zbiorem nektaru, a niektóre owady (samotne pszczoły z rodzaju *Andrena*) wykorzystują także pyłek szachownicy. Co ciekawe, cel odwiedzin (pyłek vs. nektar) znacząco wpływał na zmianę zachowania owadów i wydłużał czas trwania odwiedzin, nie zmieniał jednak efektywności owadów w depozycji pyłku na znamionach i usuwaniu go z pylników, lecz zwiększał prawdopodobnie transfer pyłku w obrębie kwiatu (samozapylanie). W rezultacie, udało mi się udowodnić, że wszystkie grupy owadów, bez względu na rozmiar ciała czy zachowanie w kwiecie, charakteryzują się taką samą skutecznością w depozycji i usuwaniu pyłku. Wniosek ten uważam za bardzo ważny z metodycznego punktu widzenia, wskazuje bowiem, że ładunki pyłkowe przenoszone na ciałach owadów, traktowane przez wielu badaczy jako wygodny wskaźnik efektywności zapylania, nie muszą być skorelowane z faktyczną depozycją pyłku, czyli efektywnością zapylania.

Jeżeli chodzi o system zapylania, należy uznać, że najefektywniejszymi zapylaczami szachownicy kostkowej, biorąc pod uwagę zarówno częstość odwiedzin jak i efektywność transferu pyłku, są młode samice trzmieli (*Bombus* spp.). Moje badania, przeprowadzone w największej polskiej populacji, nie pozwalają jednoznacznie wykazać, że biologia zapylania i systemem reprodukcyjny tej rośliny decydują o obecnym regresie jej populacji. Jednak wyniki uzyskane dla populacji *ex-situ* wskazują, że nie jest to wykluczone. Wynika to z kilku faktów. Po pierwsze, najważniejszymi zapylaczami są owady należące generalnie do najbardziej zagrożonych grup zapylaczy (Goulson i współ. 2008). Co prawda, w badanej przeze mnie populacji są to raczej gatunki ciągle pospolite (*B. terrestris*, *B. lapidarius*, *B. ruderarius*), a kwiaty mogą być tam skutecznie zapylane także przez inne owady – pszczołę miodną (*Apis mellifera*) lub pszczoły samotne (np. z rodzajów *Andrena*, *Anthophora* czy *Lassioglossum*) – co powoduje, że przynajmniej w tej lokalizacji gatunek nie wykazuje cech limitacji pyłkiem. Jednak wyniki naszych eksperymentów przeprowadzonych *ex-situ*, wskazują jednocześnie, że niewielkie populacje *F. meleagris* są mało atrakcyjne dla pszczół i trzmieli, co może wywoływać drastyczne ograniczenie produkcji nasion (tzw. efekt Allee'go; Stephens i współ. 1999). Wystąpienie tego efektu jest bardzo prawdopodobne w przypadku dalszego spadku liczebności naturalnych populacji szachownicy, spowodowanego utratą siedlisk – podobnie jak nasza eksperymentalna populacja *ex-situ* – małowieliczebne naturalne populacje staną się dodatkowo nieatrakcyjne dla owadów, co spowoduje brak naturalnych odnowień rośliny i, w konsekwencji, lokalne ekstynkcje gatunku. Można więc bez wątplenia przyjąć, że zapylanie kwiatów i produkcja nasion jest u szachownicy kostkowej „krytycznym, w sensie procesów demograficznych, etapem historii życiowej” (*sensu*

Schemske i współ. 1994), a system reprodukcyjny i biologia zapylania mogą decydować o losie poszczególnych populacji.

Podobne wnioski można wysnuć z badań prowadzonych przeze mnie nad wielosiłem błękitnym (*P. caeruleum*). Jest to gatunek o zasięgu borealnym, uznawany w literaturze za protandryczny, samozgodny (fakultatywnie obcopylny) i zapylany przez pszczoły (Pigott 1958; Grant i Grant 1965). Polskie, zwykle niewielkie populacje można znaleźć głównie w północno-wschodniej części kraju (Rutkowski 2000). Badania biologii zapylania rośliny oraz jej systemu reprodukcyjnego prowadzone były w środkowej części krajowego zasięgu gatunku, a ich wyniki opisałem w pracy Zych i współ. (2013b)⁴. Zaprojektowane przeze mnie eksperymenty potwierdziły występowanie w kwiatach wielosiłu protandrii lecz, przeciwnie do danych literaturowych, wykazały, że roślina jest obligatoryjnie obcopylna i charakteryzuje się samoniegodnością (SI). Także jej kwiaty odwiedzane były przez znacznie większą grupę owadów, niż dotychczas sądzono – w trakcie badań wraz ze współpracownikami stwierdziłem aż 39 taksonów owadów należących do pięciu rzędów – w tym obserwowane po raz pierwszy dla *P. caeruleum* motyle. Ważnymi zapylaczami rośliny okazały się być nie tylko pszczoły (zwłaszcza postulowane w literaturze trzmiele), ale także muchówki (zwłaszcza z rodziny Syrphidae) oraz motyle, co każe zrewidować poglądy o specjalizacji systemu zapylania tej rośliny. Zgodnie z moimi wynikami reprezentuje ona raczej wysoką potencjalną lecz niską realizowaną generalizację, choć gatunek pozostaje funkcjonalnym specjalistą, ponieważ najważniejszą grupę zapylaczy stanowią trzmiele. Znajduje to także odzwierciedlenie w składzie nektaru – zbadanego po raz pierwszy dla tego gatunku – jest on bogaty w sacharozę i prolinę. Po raz pierwszy dla rodziny Polemoniaceae wraz ze współpracownikami udało mi się dowieść, że dynamika produkcji nektaru jest zmienna w czasie życia pojedynczego kwiatu: w fazie żeńskiej kwiatów produkowane jest trzy razy więcej nektaru niż w fazie męskiej, co może być przejawem kompensacji braku pyłku w tej pierwszej. Co więcej, fazy płciowe kwiatu wielosiłu błękitnego charakteryzuje także różna proporcja cukrów oraz stężenie nektaru – zjawisko to zaobserwowano jak dotąd zaledwie u dwóch innych gatunków roślin okrytonasiennych o dwupłciowych kwiatach, *Carum carvi* (Langenberger i Davis 2002) i *Helleborus foetidus* (Canto i współ. 2011).

Moje wyniki wskazują, że mimo szerszego niż u *F. meleagris* spektrum potencjalnych zapylaczy, nawet duże populacje wielosiłu błękitnego mogą być limitowane pyłkiem. Wynika to prawdopodobnie z dużo większej konkurencji o owady, która odbywa się zarówno pomiędzy osobnikami tego samego gatunku, jak i innymi współkwitającymi roślinami. Znaczenie mogą mieć także niesprzyjające warunki pogodowe ograniczające aktywność owadów. Efekt ten może być wzmacniany przez samoniezgodność kwiatów, która w przypadku niewielkich populacji ogranicza liczbę dostępnych partnerów płciowych. Oznacza to, że system reprodukcyjny i biologia zapylania nie mogą być jedynym wytłumaczeniem regresu populacji gatunku, są jednak jednym z prawdopodobnych powodów ograniczonego występowania *P. caeruleum*. Biorąc wszakże pod uwagę doniesienia o możliwej samozgodności niektórych populacji rośliny (Pigott 1958), niewykluczone, że w przypadku wielosiłu błękitnego mamy w rzeczywistości do czynienia z mieszanym systemem reprodukcyjnym. Zgodnie z hipotezą Lloyda (1979), w małych i izolowanych populacjach dobór naturalny może faworyzować przełamanie bariery samoniezgodności, ponieważ osobniki fakultatywnie samopylne charakteryzują się wyższym prawdopodobieństwem wytworzenia nasion w niesprzyjających warunkach demograficznych. Ten aspekt biologii *P.*

⁴ Patrz pkt. 4.iv.

caeruleum wymaga jednak dalszych badań i eksperymentów przeprowadzonych w szerszej skali geograficznej, co jest przedmiotem kolejnego, trwającego obecnie projektu podjętego przez kierowany przeze mnie zespół.

Ostatni z wybranych gatunków, starodub łąkowy (*O. palustre*=*Angelica palustris*), jest dwu- wieloletnią byliną o niewielkich, białych, samozgodnych kwiatach, rozmnażającą się wyłącznie z nasion (Dittbrenner i współ. 2005). Jako roślina ginąca i zagrożona w całym swym zasięgu (Schnittler i Günther 1999), starodub łąkowy został uwzględniony w Konwencji Berneńskiej oraz umieszczony w Aneksie II Dyrektywy Siedliskowej (Natura 2000), jednak w literaturze brak było jakichkolwiek doniesień o jego biologii zapylania. Do badań, których wyniki opisałem w pracy Zych i współ. (2014)⁵, wybrałem dużą populację *O. palustre* w Dolinie Noteci k. Bydgoszczy (woj. kujawsko-pomorskie).

Już wstępne obserwacje pozwoliły na wskazanie nowych cech biologii gatunku. Wraz ze współpracownikami wykazałem bowiem, iż *O. palustre* charakteryzuje się silną wewnątrzkwiatową (*intrafloral*) i międzykwiatową (*interfloral*) protandrią zsynchronizowaną na poziomie kwiatostanu i całej rośliny. Z uwagi na doniesienia mówiące, że fazy płciowe kwiatostanów niektórych baldaszkowatych mogą cechować się różną atrakcyjnością dla owadów antofilnych (Davila i Wardle 2007; Zych 2007), obserwacje z użyciem kamer wideo oraz odłowy owadów musiały być zatem prowadzone oddzielnie dla kwiatostanów w fazie męskiej (pręcikowej) i żeńskiej (słupkowej). Taki sposób obserwacji jest nowym podejściem, ponieważ dotychczas w podobnych badaniach dla baldaszkowatych nie dokonywano rozróżnienia faz płciowych baldachów. Po raz pierwszy w literaturze podałem listę potencjalnych zapylaczy *O. palustre* – w ciągu trzech sezonów wegetacyjnych badań kwiaty odwiedziło 81 taksonów owadów należących do pięciu rzędów, które, wg metodologii standardowo stosowanej w podobnych badaniach (patrz np. Davila i Wardle 2008), podzieliłem na kilkanaście tzw. grup funkcjonalnych – duże muchówki muscoidalne, średnie muchówki muscoidalne, małe Syrphidae, duże Syrphidae, chrząszcze, trzmiele, pszczoły miodne, pszczoły samotnice, motyle, gąsieniczniki. Z uwagi na ogromną liczbę i zróżnicowanie owadów pojawiających się na kwiatach, podobnie jak w przypadku innych baldaszkowatych (Lindsey 1984; Zych 2007; Niemirski i Zych 2011), precyzyjne określenie efektywności zapylania poszczególnych kwiatowych gości *O. palustre* jest bardzo trudne, a czasem wręcz niemożliwe. Aby zatem dokonać oceny efektywności poszczególnych grup analizowaliśmy częstość odwiedzin w obu fazach płciowych kwiatostanów (pręcikowej i słupkowej), aktywność owadów na kwiatostanach oraz przenoszone przez nie ładunki pyłkowe, stosując metodę zaproponowaną wcześniej przez Zycha (2007) dla innych przedstawicieli tej rodziny. W efekcie udało mi się dowiedzieć, że głównymi grupami kwiatowych gości są duże muchówki z rodzin Calliphoridae, Tachinidae, Muscidae i Syrphidae. Ponadto wykazałem, że przedstawiciele Diptera, w zależności od sezonu wegetacyjnego, dokonują 85-100% wizyt, przenoszą znaczące ładunki pyłkowe i nie rozróżniają męskiej i żeńskiej fazy kwiatostanów. Istotnym wynikiem było także stwierdzenie, że mrówki (*Myrmica rubra* w przypadku *O. palustre*), podawane w niedawnych doniesieniach jako ważni zapylacze niektórych baldaszkowatych (Carvalho i współ. 2008; Cursach i Rita 2012a, b), nie przenoszą pyłku staroduba i działają w tym przypadku raczej jako złodzieje nektaru.

Stosując ostatnio przyjętą terminologię z zakresu specjalizacji systemów zapylania (Ollerton i współ. 2007), moje badania wykazały, że *O. palustre* charakteryzuje się wysoką

⁵ Patrz pkt. 4.v.

potencjalną generalizacją (ma szerokie spektrum kwiatowych gości i potencjalnych zapylaczy), co mogłoby potwierdzać wyniki badań nad innymi baldaszkowatymi, lecz jednocześnie zadziwiająco niską faktyczną (realizowaną) generalizacją (wąska grupa faktycznych zapylaczy = duże muchówki) i jest w istocie funkcjonalnym specjalistą, ponieważ zapylenia dokonywane są przez dość wąską grupę blisko spokrewnionych owadów. Wyniki te każą zweryfikować dotychczasowe poglądy, w myśl których baldaszkowate są klasycznym przykładem supergeneralistów, jeżeli chodzi o systemy zapylania. Ich sukces reprodukcyjny nie musi być jednak limitowany częstością odwiedzin zapylaczy, które, mimo że należą do relatywnie wąskiej taksonomicznie grupy, są gatunkami częstymi, występującymi w całym zasięgu rośliny. Można zatem z dużym prawdopodobieństwem stwierdzić, iż w przypadku tego gatunku biologia zapylania nie tłumaczy w sposób wystarczający regresu populacji *O. palustre*, który wynika raczej, jak sugerują Dittbrenner i współ. (2005), z zaniku optymalnych siedlisk gatunku.

Podsumowując, wyniki moich badań, które prezentuję jako „osiągnięcie naukowe” pozwoliły w sposób szczegółowy i wieloaspektowy opisać biologię reprodukcji trzech zagrożonych i ginących w skali Europy składników polskiej flory, wskazując, iż cechy związane z zapylaniem kwiatów w różnym stopniu mogą wpływać na regres ich populacji. Dotyczy to zwłaszcza gatunków bardziej wyspecjalizowanych (szachownica, wielosił) i zapylanych przez błonkówki, co jest zgodne z sugestiami zawartymi w literaturze przedmiotu (Johnson i Steiner 2000). W chwili obecnej cechy wynikające z biologii reprodukcji nie stanowią co prawda kluczowego powodu ich ograniczonego występowania, a pierwotnym źródłem zagrożeń jest raczej postulowane przez niektórych autorów przekształcanie i fragmentacja ich siedlisk, jednak w przypadku dwóch badanych roślin – szachownicy kostkowej oraz wielosiłu błękitnego – zdecydowanie mogą stać się krytyczne jeżeli liczebność populacji tych gatunków osiągnie pewną minimalną wielkość.

6. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

Zagadnienia biologii reprodukcyjnej roślin, a w szczególności biologii zapylania były zawsze najważniejszym elementem moich zainteresowań naukowych. Początek mojej nieprzerwanej fascynacji ekologicznymi relacjami roślina-zapylacz przypadł na końcowy rok nauki w liceum, a wyznaczyła go lektura książki Władysława Szafera „Kwiaty i zwierzęta”. Ten fenomenalny podręcznik wyprzedził swoją epokę i, w moim mniemaniu, pozostał zdecydowanie niedoceniony. W tym kontekście studia podjęte w 1992 roku na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego i wybór specjalności „biologia środowiskowa” były oczywistością. Interesująca mnie tematyka nie była, niestety, ówczesnie popularna ani na Wydziale Biologii UW (dziś staram się wypełnić tę lukę prowadzonym przeze mnie wykładem „Biologia zapylania roślin”), ani generalnie w Polsce, jednak dzięki fantastycznym dyskusjom i radom prof. Ewy Symonides, prof. Andrzeja Batki oraz dra (wtedy) Krzysztofa Spalika, postanowiłem zmierzyć się z tym zagadnieniem. Za namową tego ostatniego zdecydowałem zająć się baldaszkowatymi (Umbelliferae=Apiaceae), niezwykle grupą roślin jeżeli chodzi o kwestie biologii reprodukcji. Początkowo plan działania obejmował wyłącznie tematykę biologii zapylania przedstawicieli rodzaju *Heracleum* L., co miało stanowić podstawę mojej pracy magisterskiej wykonywanej w Zakładzie Ekologii Roślin i Fitosocjologii UW, kierowanym wówczas przez prof. Ewę Symonides. Jednak temat ten, poszerzony o kwestie ewolucji cech kwiatów (co częściowo wiązało się z moimi doświadczeniami ze współpracy w czasie studiów z dr. K. Spalikiem w jego badaniach nad filogenezą Apiaceae), doczekał się realizacji dopiero w mojej rozprawie doktorskiej, a dzieje pracy magisterskiej potoczyły się zupełnie inaczej. Na IV roku studiów, w ramach programu

TEMPUS, trafiłem do School of Biological Sciences, University of Wales (Bangor, UK), rodzimego wydziału prof. Johna Harpera, twórcy nowoczesnej ekologii roślin. Co prawda, także tam biologia zapylania nie była reprezentowana, ale moi opiekunowie współpracowali z Institute of Terrestrial Ecology (ITE), w którym prowadzono bardzo nowatorskie (rok 1996!) i niezwykle ciekawe badania nad wpływem zmian klimatycznych na rośliny, i do którego w efekcie udało mi się trafić na kilkumiesięczny staż. Umożliwiło mi to zapoznanie się najnowocześniejszym wtedy na świecie układem eksperymentalnym do badania długotrwałych skutków podwyższonej temperatury i CO₂ na rośliny. Pod opieką dr Clare Stirling (ITE) wykonałem tam więc projekt laboratoryjny, który po powrocie do Polski stał się podstawą mojej pracy magisterskiej obronionej pod kierunkiem prof. Ewy Symonides.

Po studiach związałem się z Ogrodem Botanicznym UW (początkowo jako asystent, a następnie doktorant) i mogłem wrócić do planów związanych z biologią zapylania i baldaszkowatymi. Choć rośliny te reprezentują dużą (ok. 3500 gatunków) i ważną z punktu widzenia ekonomicznego jednostkę taksonomiczną (liczne gatunki użytkowe i uprawne), są rzadkim obiektem badań z tej dziedziny. Powodem tego może być panujące przeświadczenie o generalizacji ich systemów zapylania lub trudności metodyczne wynikające z pracy z roślinami, który niewielkie kwiaty odwiedzane są przez setki gatunków owadów. W pracy doktorskiej, wykonywanej pod kierunkiem dr. hab. Krzysztofa Spalika, skupiłem się na biologii zapylania i ewolucji niektórych cech związanych z reprodukcją w rodzaju *Heracleum*. Pewne wątki tych badań kontynuuję do dziś, a moje dotychczasowe osiągnięcia w tej dziedzinie już teraz zostały docenione przez innych badaczy i były cytowane kilkadziesiąt razy, także w klasycznych podręcznikach (Dudareva N., Pichersky E. 2006, *Biology of floral scent*, Taylor & Francis; Willmer P. 2011, *Pollination and floral ecology*, Princeton University Press). Jednym z głównych interesujących mnie tematów jest kwestia specjalizacji/generalizacji systemów zapylania przedstawicieli tej rodziny. Jak udało mi się dowiedzieć dla kilku gatunków (Zych 2007; Niemirski i Zych 2011; praca 4.v. z „osiągnięcia habilitacyjnego”), choć ich kwiaty są morfologicznie niewyspecjalizowane, w istocie rośliny te mogą być one funkcjonalnymi specjalistami, zapylanymi przez dość wąską grupę owadów. Ponadto, jak wskazują badania obecnie prowadzone przez nasz zespół przy współpracy z prof. Massimo Nepim (University of Siena) i dr. Robertem Junkerem (University of Salzburg), a finansowane w ramach kierowanego przeze mnie grantu NCN („Czy generalizacja systemów zapylania baldaszkowatych (Apiaceae) ma charakter adaptacyjny? Badania na przykładzie dzięgla leśnego, *Angelica sylvestris* L.”), specjalizacja ta może mieć charakter lokalny i być związana z cechami nektaru oraz zapachów kwiatowych, które wykazują sporą zmienność międzypopulacyjną przy braku spadku sukcesu reprodukcyjnego poszczególnych populacji (Zych i współ. 2013). Rzuca to zdecydowanie nowe światło na ewolucję systemów zapylania w tej rodzinie, która być może wiąże się raczej z dryfem genetycznym, a nie presją selekcyjną działającą w konkretnych populacjach.

Praca naukowa w Ogrodzie Botanicznym (od 2003 r. już jako adiunkt) to w szczególności ciągły kontakt z tematyką gatunków ginących i zagrożonych oraz problematyką spadku różnorodności biologicznej. Główna refleksja, która pojawia się w tym kontekście, dotyczy niezwykle słabego stopnia poznania biologii i ekologii tych gatunków, co w ogromnym stopniu może ograniczać nasze wysiłki konserwatorskie. Stąd wziął się opisany już powyżej nurt badań dotyczących roślin chronionych, będący podstawą „osiągnięcia naukowego”, który szczególnej dynamiki nabrał po nawiązaniu współpracy z prof. Małgorzatą Stpiczyńską z Uniwersytetu Przyrodniczego w Lublinie, światowej rangi specjalistką w dziedzinie biologii nektarowania roślin. Współpraca ta zaowocowała już trzema grantami badawczymi (kolejny projekt jest złożony do NCN, a jeden w

przygotowaniu) i kilkoma publikacjami w wysokiej rangi czasopismach naukowych, przybierając z czasem formę regularnej grupy badawczej w ramach Ogrodu Botanicznego UW.

W uprawianym przeze mnie wątku „konserwatorskim” mieści się również tematyka różnorodności genetycznej roślin dzikich i użytkowych, co ma ogromne znaczenie w ich ochronie. Jest to jasne w przypadku zagrożonych składników flory i znajduje swoje miejsce w nowoczesnych planach zarządzania gatunkami (np. w przygotowywanym przeze mnie na zlecenie Ministerstwa Środowiska „Krajowym planie ochrony: sasanka otwarta *Pulsatilla patens* (L.) Mill.”), ale także powinno być brane pod uwagę w przypadku gatunków użytkowych, ponieważ zaledwie niewielka część z nich jest faktycznie uprawiana – pozostałe są pozyskiwane bezpośrednio z natury. Wiele z tych roślin, stanowiących zarówno bezpośrednie źródło pokarmu i surowca przemysłowego, jak i materiału genetycznego do poprawy jakości istniejących upraw, to gatunki, których populacje kurczą się lub są zagrożone erozją genetyczną na skutek m.in. krzyżowania z formami uprawnymi. Poznanie zasobów genowych takich roślin daje szansę na zrównoważone ich użytkowanie oraz, w perspektywie, rozpowszechnienie uprawy niektórych z nich, co osłabiłoby presję wywieraną na naturalne populacje. Tematykę tą podejmowałem w badaniach prowadzonych we współpracy z zespołami dra Wiesława Podymy z Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin oraz prof. Remigijusa Daubarasa z Uniwersytetu Witolda Wielkiego w Kownie (Litwa), a dotyczących rodzaju *Pyrus* (Dolatowski i współ. 2004) oraz *Vaccinium oxycoccos* (Česonienė i współ. 2013).

Gatunki w przyrodzie nie funkcjonują w izolacji, lecz połączone są relacjami ekologicznymi o różnym charakterze. Zwykle jednak, z powodów ograniczeń metodycznych, badania tych zależności skupiały się niestety na pojedynczych gatunkach, a nie na całych układach organizmów związanych relacjami ekologicznymi. Na szczęście nowe narzędzia analityczne pozwalają przełamać ten impas. Od czasu często cytowanej pracy Jordano (1987), liczba doniesień dotyczących mutualistycznych sieci ekologicznych stale rośnie, ponieważ zastosowanie zaczerpniętych z matematycznej teorii grafów metod obliczeniowych pozwala w lepszym stopniu zrozumieć procesy łączące rośliny kwiatowe i ich zapylaczy, działające na poziomie ekosystemów. Badania prowadzone w różnych strefach geograficznych umożliwiły wskazanie pewnych prawidłowości w strukturze sieci mutualistycznych, w tym sieci zapyleń: (1) niskie powiązanie (niewielka liczba istniejących relacji roślina-zapylacz w stosunku do wszystkich możliwych), (2) zbliżony do potęgowego rozkład prawdopodobieństwa liczby relacji nawiązywanych przez poszczególne gatunki, (3) zagnieżdżoną strukturę macierzy obrazującej rozkład połączeń w sieci oraz (4) modułarną (przedziałową) strukturę większości sieci, co wiąże się z występowaniem silnie powiązanych gatunków strukturalnych i słabo powiązanych gatunków peryferyjnych (Jędrzejewska-Szmek i Zych 2012). Choć zastosowanie metodyki „sieciowej” wydaje się przydatne dla prześledzenia mechanizmów koewolucji roślin i ich zapylaczy oraz poznania roli konkretnych grup gatunków w stabilizowaniu sieci ekologicznych, wielu autorów, np. Blüthgen (2010), wskazuje na poważne nadużycia wiążące się z bezkrytycznym stosowaniem tych metod. Temat ten wzbudzał od dawna moje zainteresowanie, bowiem jedną z podstawowych pułapek jest bazowanie na indeksie odwiedzin jako mierze mutualizmu, podczas gdy jest to zaledwie jeden z kilku komponentów efektywności zapylaczy. W przypadku niektórych gatunków roślin stwierdzałem na przykład, że nawet do 50% owadów odwiedzających kwiaty w rzeczywistości nie transferuje pyłku (Zych 2007; Niemirski i Zych 2011), co może oznaczać, że większość opublikowanych opisów sieci jest niedoszacowana z powodu niedostatecznie długiego próbkowania (Blüthgen 2010). Wraz z moją magistrantką wykazaliśmy, iż dobrym

rozwiązaniem w takich przypadkach wydaje się zastosowanie analiz pyłkowych, które, niosąc informację o poprzednich wizytach, pozwalają zwiększyć rozdzielczość uzyskanych macierzy oraz zbliżają nas do faktycznego celu porównań – czyli spojrzenia na efektywność mutualizmu w skali ekosystemu (Jędrzejewska-Szmek i Zych 2013). Tego typu porównania były jak dotąd na świecie prowadzone zaledwie przez kilka grup badaczy. Nasze wyniki wskazują, że oba podejścia, jedno bazujące na indeksie odwiedzin a drugie na analizach ładunków pyłkowych, mogą pokazać diametralnie różne wzorce powiązań w sieci, potwierdzają to także inni badacze (Popic i współ. 2013). Może mieć to poważne konsekwencje dla zrozumienia istoty procesów zachodzących na poziomie ekosystemów oraz oznaczać, że wiele dotychczasowych „praw” ogłoszono przedwcześnie.

Podobnie jest z prognozowaniem stabilności sieci ekologicznych w obliczu zaburzeń, co, teoretycznie, powinno być ważnym elementem w planowaniu działań konserwatorskich. Jak dotąd przeważa opinia, że stabilność sieci mutualistycznych jest oparta na niewielkim zbiorze gatunków „strukturalnych” (silnie powiązanych w obrębie sieci), ekstynkcja których prowadzi do nagłego załamania się i fragmentacji układu (Kaiser-Bunbury i współ. 2010). Niestety, opinia ta opiera się wyłącznie na symulacjach i nie została empirycznie przetestowana. Aby dokonać empirycznej ewaluacji proponowanych modeli wraz ze współpracownikami przez kilka lat prowadziłem badania sieci zapyleń na niżowej łące (Goldstein i współ. 2010), m.in. wykonując nowatorski eksperyment terenowy polegający na usuwaniu silnie powiązanego gatunku rośliny z faktycznie istniejącej sieci. Wykazał on, iż wyłączenie jednego z kluczowych zasobów pokarmowych faktycznie skutkuje zmianami preferencji owadów, ale nie prowadzi do rozpadu sieci, co świadczy o jej dużej odporności przynajmniej na krótkotrwałe zaburzenia (Goldstein i Zych 2012). Eksperyment ten, wg mojej najlepszej wiedzy, jest pierwszym tego typu na świecie, wyznaczając jeden z nowych etapów w badaniach „sieciovych”, a podsumowujący go artykuł znajduje się obecnie w recenzjach w czasopiśmie *Functional Ecology*.

Ponieważ biologia i ekologia zapylania rozwija się niezwykle dynamicznie, nie brakuje mi nowych wyzwań i kolejnych pomysłów. Moje najbliższe plany badawcze wiążą się z fascynującymi wątkami, które zarysowały się w wyniku realizacji ostatnich projektów. Jeden z nich dotyczy ewolucji systemu reprodukcyjnego w jednym z ginących gatunków naszej flory. Wraz ze współpracownikami zamierzamy zbadać wzajemne relacje pomiędzy poziomem zmienności genetycznej populacji, populacyjnymi procesami demograficznymi, systemem zapylania i systemem reprodukcyjnym rośliny. Poprzez analizę kilkudziesięciu populacji w krajowym zasięgu rośliny zamierzamy wykazać jakie są faktyczne ekologiczne, genetyczne i ewolucyjne skutki fragmentacji jej populacji w kontekście szans przetrwania tej ginącej rośliny w polskiej florie. Następny rozpoczynany przeze mnie projekt obejmuje zagadnienia ewolucji cech kwiatów (w tym także deterrentnych – odstrasających) w odpowiedzi na zmianę głównego zapylacza – jest on o tyle interesujący, że dotyczy rodzaju z rodziny Liliaceae, u którego najprawdopodobniej dokonało się wielokrotne przejście od entomo- do ornitogamii w różnym kontekście biogeograficznym i z udziałem różnych grup taksonomicznych ptaków. Będzie się odbywał przy współpracy z zespołem prof. Klausa Lunaua z Uniwersytetu w Düsseldorfie, z którym zamierzamy przeprowadzić nowatorskie analizy koloru kwiatów. Kolejny z rozpoczynanych projektów oznacza powrót do baldaszkowatych, gdzie niezwykle interesujące wydaje się zgłębienie zależności pomiędzy andromonoecją (produkcja dwupłciowych i funkcjonalnie męskich kwiatów przez jednego osobnika), dichogamią a architekturą kwiatostanów tych roślin. W tym kontekście obiecującą wydaje się być planowana współpraca z prof. Markiem Schlessmanem z Vassar College (USA), umożliwiającą przetestowanie sformułowanych przeze mnie hipotez badawczych

także w stosunku do występujących w Ameryce Pn. protogynicznych baldaszkowatych (europejskie gatunki są przeważnie protandryczne).

Poboczny nurtem moich zainteresowań, również wynikającym z pracy w Ogrodzie Botanicznym, są międzynarodowe narzędzia ochrony przyrody, ze szczególnym uwzględnieniem Konwencji Waszyngtońskiej (CITES). Od prawie 25 lat Polska jest stroną tej konwencji, regulującej międzynarodowy handel zagrożonymi gatunkami fauny i flory. Niestety, wiedza o zapisach konwencji oraz praktyczne wdrażanie jej przepisów jest ciągle w naszym kraju niewystraszające. Wynika to m.in. z niewielkiej liczby osób, które mogą służyć jako źródła wiedzy eksperckiej. Będąc pracownikiem Ogródu Botanicznego UW, instytucji kierowanej obecnie przez dr Hannę Werblan-Jakubiec, długoletnią wiceprzewodniczącą Komitetu Roślin CITES, od lat biorę aktywny udział w implementowaniu przepisów konwencji oraz transponowaniu ich na grunt krajowy m.in. jako ekspert Eu-TWIX (European Union Trade in Wildlife Information Exchange), czy zewnętrzny ekspert Komisji CITES Państwowej Rady Ochrony Przyrody. W ciągu ponad dziesięciu lat zaowocowało to ogółem kilkudziesięcioma publikacjami, szkoleniami, ekspertyzami i wystąpieniami na międzynarodowych konferencjach i seminariach dotyczącymi CITES, a w szczególności gatunków roślin objętych przepisami Konwencji.

Literatura

- Blüthgen N (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* 11:185-195
- Canto A, Herrera CM, García IM, Pérez R, Vaz M (2011) Intraplant variation in nectar traits in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) as related to floral phase, environmental conditions and pollinator exposure. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206:668-675
- Carvalho LG, Barbosa ERM, Memmott J (2008) Pollinator networks, alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45:1419-1427
- Česonienė L, Daubaras R, Paulauskas A, Žukauskienė J, Zych M (2013) Morphological and genetic diversity of European cranberry (*Vaccinium oxycoccos* L., Ericaceae) clones in Lithuanian reserves. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 82:211-217
- Cursach J, Rita J (2012a) Implications of the reproductive biology of the narrow endemic *Naufraga balearica* (Apiaceae) for its conservation status. *Plant Systematics and Evolution* 298:581-596
- Cursach J, Rita J (2012b) Reproductive biology and reproductive output assessment in natural and introduced subpopulations of *Apium bermejoi*, a 'Critically Endangered' endemic plant from Menorca (western Mediterranean). *Nordic Journal of Botany* 30:754-768
- Davila YC, Wardle GM (2007) Bee boys and fly girls: do pollinators prefer male or female umbels in protandrous parsnip, *Trachymene incisa* (Apiaceae)? *Austral Ecology* 32:798-807
- Davila YC, Wardle GM (2008) Variation in native pollinators in the absence of honeybees: implications for reproductive success of an Australian generalist-pollinated herb *Trachymene incisa* (Apiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 479-490
- Dittbrenner A, Hensen I, Wesche K (2005) Genetic structure and random amplified polymorphic DNA diversity of the rapidly declining *Angelica palustris* (Apiaceae) in Eastern Germany in relation to population size and seed production. *Plant Species Biology* 20:191-200

- Dolatowski J, Nowosielski J, Podyma W, Szymańska M, Zych M (2004) Molecular studies on the variability of Polish semi-wild pears (*Pyrus*) using AFLP method. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 12:331-337
- Goldstein J, Stpiczyńska M, Zych M (2010) Pollination network in a lowland meadow. EURBEE 4th: European Conference of Apidology, Ankara, Turkey
- Goldstein J, Zych M (2012) What if we lose a hub? Experimental study of a pollination network. 26th Annual Meeting of the Scandinavian Association of Pollination Ecologists, Skjærhalden Sjøbuer, Norway
- Goulson D, Lye GC, Darvill B (2008) Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53:191-208
- Grant V, Grant KA (1965) Flower pollination in the Phlox family. Columbia University Press, New York and London
- Hedström I (1983) Kungsängsliljans pollinationsekologi. *Svensk Botanisk Tidskrift* 77:313-325
- Jędrzejewska-Szmek K, Zych M (2012) W sieci (mutualistycznej) zapłątani. *Kosmos* 61:517-527
- Jędrzejewska-Szmek K, Zych M (2013) Flower-visitor and pollen transport networks in a large city: structure and properties. *Arthropod-Plant Interactions* 7:503-516
- Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* 15:140-143
- Jordano P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657-677
- Kaiser-Bunbury CN, Muff S, Memmott J, Muller CB, Caflisch A (2010) The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13:442-452
- Knight TM, Steets JA, Vamosi JC, Mazer SJ, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mitchell RJ, Ashman T-L (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:467-497
- Knuth P (1899) *Handbuch der Blütenbiologie*, II Band, 2. Teil: Lobeliaceae bis Gnetaceae. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig
- Kwak MM, Bekker RM (2006) Ecology of plant reproduction: extinction risks and restoration perspectives of rare plant species. W: Waser NM, Ollerton J (red.) *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago, pp 362-386
- Langenberger MW, Davis AR (2002) Temporal changes in floral nectar production, reabsorption, and composition associated with dichogamy in annual caraway (*Carum carvi*; Apiaceae). *American Journal of Botany* 89:1588-1598
- Lindsey AH (1984) Reproductive biology of Apiaceae. 1. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. *American Journal of Botany* 71:375-387
- Lloyd DG (1979) Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist* 113:67-79
- Niemirski R, Zych M (2011) Fly pollination of dichogamous *Angelica sylvestris* (Apiaceae): how (functionally) specialized can a (morphologically) generalized plant be? *Plant Systematics and Evolution* 294:147-158
- Ollerton J, Killick A, Lamborn E, Watts S, Whiston M (2007) Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56:717-728

- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326
- Pigott CD (1958) *Polemonium caeruleum* L. *Journal of Ecology* 46:507-525
- Popic TJ, Wardle GM, Davila YC (2013) Flower-visitor networks only partially predict the function of pollen transport by bees. *Austral Ecology* 38:76-86
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25:345-353
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) *The natural history of pollination*. Harper Collins, London
- Rutkowski L (2000) *Polemonium caeruleum* L. Wielosił błękitny. W: Kaźmierczakowa R, Zarzycki K (red.) *Polska czerwona księga roślin*. Instytut Botaniki im. W. Szafera i Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków, ss. 310-311
- Schemske DW, Husband BC, Ruckelshaus MH, Goodwillie C, Parker IM, Bishop JG (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584-606
- Schnittler M, Günther KF (1999) Central European vascular plants requiring priority conservation measures - an analysis from national Red Lists and distribution maps. *Biodiversity and Conservation* 8:891-925
- Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP (1999) What is the Allee effect? *Oikos* 87:185-190
- Waser NM, Mayfield MM (2006) *Applications in agriculture and conservation*. W: Waser NM, Ollerton J (red.) *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. Chicago University Press, Chicago, ss. 309-313
- Zych M (2007) On flower visitors and true pollinators: The case of protandrous *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 263:159-179
- Zych M, Jakubiec A (2008) Pollination of the Polish red list plants: a preliminary statistical survey. *Acta Agrobotanica* 61:85-90
- Zych M, Stolarska B, Roguz K, Nepi M, Stpiczyńska M (2013) Spatio-temporal variation in the pollination system of a common umbellifer. 27th Annual Meeting of the Scandinavian Association of Pollination Ecologists, Lammi, Finland

