Wiadomości Botaniczne **41**(2): 13–34, 1997

MAŁE, IZOLOWANE POPULACJE NA SKRAJU ZASIĘGU GEOGRAFICZNEGO – NIEKTÓRE PROCESY EKOLOGICZNE I GENETYCZNE

Small, isolated plant populations at geographical range borders – some ecological and genetic processes

Józef MITKA

Summary. Variation between plant populations of the same taxon has been investigated from the beginning of modern botany. Methods of allozyme polymorphism enable the deeper insight into genetic structure in marginal populations at species borders and those from the centre of species distributions. There are presumed some specific processes in marginal populations, e.g. environmental stochasticity and related ecological bottleneck, founder effect, genetic drift, inbreeding depression, high level of homozygosity and subsequent genetic erosion. Recently this problem is deeply penetrated with the aid of PCR methods. There are observed some discrepancies between the structure of genetic variation vs. morphometric variation of a population in various spatial scales. Genetic erosion in small and isolated at margin limits populations is observed in some circumstances. On the other hand, it seems that demographic and environmental factors (e.g. ecological bottleneck) may sometimes play greater role in determining extinction probabilities than population genetics. A promising field is the phenotypic plasticity studied across various environments, yielding information on reaction norms. A relation between quantitative variation of phenotypic characters and genetic variability (polymorphism) at various spatial scales and level of genetic variance in limiting traits at range margin remain open questions.

Key words: genetic erosion, intraspecific diversity, polymorphism, range limits, morphometric and allozymic variation, among and within population differentiation

Dr Józef Mitka, Instytut Botaniki, Ogród Botaniczny, Uniwersytet Jagielloński, ul. Kopernika 27, 30–512 Kraków.

WSTĘP

Celem niniejszego przeglądu jest przedstawienie ważniejszych zagadnień ekologicznych i genetycznych, związanych z funkcjonowaniem populacji roślinnych na skraju zasięgu geograficznego. W definicji zasięgu geograficznego gatunku mieści się *per se* pojęcie kresu występowania. Zjawiska populacyjne (genetyczne i ekologiczne) zachodzące na granicy zasięgu geograficznego gatunku w swej naturze są tożsame z tymi, które występują w małych, izolowanych populacjach. Należą do nich przede wszystkim: (i) stochastyczność warunków środowiska i związane z nim „wąskie gardło" liczebności (drastyczne ograniczenie liczebności); (ii) efekt założyciela; (iii) dryf genetyczny; (iv) chów wsobny (powodujący depresję wsobną); (v) wzrost stopnia homozygotyczności i spadek zmienności polimorficznej populacji (erozja genetyczna). Zjawiska te, w połączeniu z doborem kierunkowym, prowadzą do wykształcenia unikatowego zestawu genów (systemu epigenetycznego wg Mayra [45]), różniącego się od składu puli genów populacji centralnej. Wytworzenie bariery przepływu genów pomiędzy populacjami brzeżnymi i centralnymi wydaje się być warunkiem koniecznym (chociaż nie wyłą-

cznym) procesu specjacji. Ostatnio Rice i Hostert [60] wyrazili pogląd, że izolacja rozrodcza może powstać także u populacji połączonych przepływem genów pod warunkiem, że dobór rozrywający posiada relatywnie większe znaczenie niż wymiana genów. Zainteresowanie populacjami na skraju zasięgu wynika m.in. z faktu, że właśnie tutaj spotykane są najczęściej największe odchylenia od „typu" gatunku [35, 45]. Zagadnienia te, często związane z problemami ochrony gatunkowej, są przedmiotem badań genetyki populacyjnej [np. 4, 36, 66, 77].

Przedstawione w niniejszej pracy zgadnienienia wymagają określenia założeń wyjściowych, które nie zawsze są wyrażane *explicite* w pracach szczegółowych. Tworzą one podstawę, na której opiera się sposób myślenia o populacjach na skraju zasięgu. Zatem przeciwstawia się centrum zasięgu geograficznego gatunku (główny zasięg) występowaniu brzeżnemu, na które składają się niewielkie liczebnie, izolowane populacje. Przyjmuje się, że w centralnej części zasięgu panują optymalne warunki fizyczne i biotyczne środowiska, na kresie suboptymalne. Konsekwencją tego jest m.in. większa śmiertelność niezależna od zagęszczenia na skraju zasięgu, natomiast w centrum większa rola śmiertelności zależnej od zagęszczenia. Ponieważ populacje brzeżne znajdują się w warunkach suboptymalnych, fluktuacyjne zmiany czynników środowiska abiotycznego (tworzące lata korzystne i niekorzystne dla danego gatunku) znajdują odzwierciedlenie w silnych wahaniach liczebności (wąskie gardło liczebności), natomiast w centralnej części zasięgu, gdzie istnieje silna konkurencja, są one tłumione. Niewielka liczebność i izolacja populacji nie sprzyjają wymianie genów, a raczej procesom samozapłodnienia, w rezultacie następuje wzrost jej homozygotyczności. Inne, często przyjmowane *a priori* założenie dotyczy większej roli doboru kierunkowego w populacjach brzeżnych, natomiast doboru stabilizującego w populacjach centralnych. Polimorfizm populacji na skraju zasięgu jest obniżony, w porównaniu do populacji centralnej. Może to być wynik dryfu genetycznego lub/i chowu wsobnego. Przyjmuje się również, że genetycznie polimorficzny (posiadający więcej niż jeden allel na locus) gatunek jest lepiej dostosowany do zmieniających się warunków środowiska niż monomorficzny, a zredukowanie liczebności populacji prowadzi do niekorzystnych zjawisk: obniżenia jej zróżnicowania genetycznego (genetic bottleneck), losowego dryfu genetycznego i chowu wsobnego, a także zwiększenie prawdopodobieństwa ujawnienia się szkodliwych alleli recesywnych [4, 13, 27, 77]. Z drugiej zaś strony przyjmuje się, że wysoki stopień wsobności w małych populacjach, w których działa dobór, może przyczyniać się do eliminacji szkodliwych alleli recesywnych, czyli zmniejszać obciążenie genetyczne populacji [78]. Niektóre z tych założeń zostały ostatnio poddane krytycznej dyskusji przez Rice'a i Hosterta [60].

RYS HISTORYCZNY

Zmienność wewnątrzgatunkowa w różnych rejonach zasięgu geograficznego od dawna wzbudzała zainteresowanie przyrodników [37]. Już w 1739 r. Linneusz rozpoznał cechy adaptatywne wśród roślin pochodzących z różnych części areału geograficznego. W latach 1854–1886 Hoffman udowodnił doświadczalnie istnienie fizjologicznych różnic wzdłuż gradientu wysokościowego u *Solidago virgaurea*. Początkowo najwięcej dowodów na istnienie adaptacji fizjologicznych u roślin dostarczyły badania nad rasami (ew. odmianami) drzew. Cieslar w latach 1887–1907 stwierdził istnienie odmian fizjologicznych, a Engler w 1913 r. wykazał dziedziczną naturę różnic dotyczących świerków pochodzących z niższych i wyższych położeń. W 1922 r. Turesson zaproponował termin „ekotyp" dla dziedzicznie zaadaptowanej rasy ekologicznej, a w latach 1925–1930 udowodnił istnienie ras klimatycznych wśród gatunków zielnych. W 1938 r. Huxley użył po raz pierwszy terminu „klina" dla geograficznego gradientu cech fenotypowych. Ideę tę rozwinęli w 1948 r. Clausen, Keck i Hiesey w uznawanych do tej pory za klasyczne badaniach nad zmiennością ekotypową *Achillea millefolium* [37]. Mooney i Billings [52] na podstawie szeroko zakrojonych eksperymentów udowodnili istnienie odrębnych grup morfologicznych oraz zmienności klinalnej sze-

regu cech fizjologicznych w obrębie *Oxyria digyna*, badanej na transekcie pomiędzy 38°N a 76°N na kontynencie północnoamerykańskim.

Ludwig w 1950 r. (cyt. za [45]) wysunął hipotezę głoszącą, że populacje gatunków szerzej rozpowszechnionych mają większą szansę wytworzenia form zajmujących różne nisze, niż populacje gatunków o ograniczonym zasięgu. Soulé [71] zaproponował hipotezę „szerokości niszy", zakładającą zredukowany polimorfizm w populacjach brzeżnych i większy w populacjach centralnych, które zajmują optymalną część zasięgu.

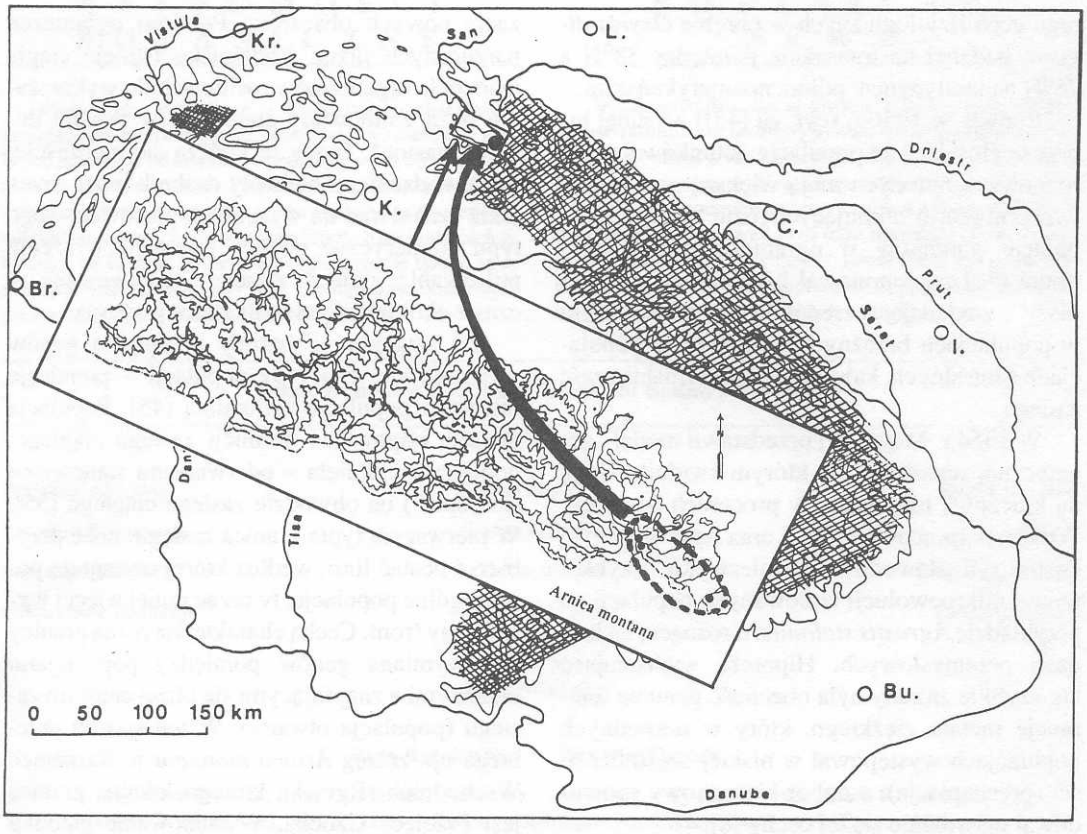
W 1954 r. Mayr [45] przedstawił model „genetycznej rewolucji", w którym zwrócił uwagę na kluczową rolę barier w procesach specjacji. Wu i współpracownicy [82] oraz Antonovics [1] dostarczyli dowodów na niezwykle szybkie tempo mikroewolucji izolowanych populacji na przykładzie *Agrostis stolonifera* rosnącej na hałdach przemysłowych. Hipotezą wyjaśniającą tak szybkie zmiany była obecność genu na tolerancję metalu ciężkiego, który w normalnych populacjach występował w niskiej częstotliwości (preadaptacja), a dobór kierunkowy spowodował ujawnienie się tej cechy [8].

KRES ZASIĘGU

Kres zasięgu jest umowną linią określającą obszar geograficznego występowania gatunku. W rzeczywistości jest to strefa o różnej szerokości, w której następuje stopniowe pogorszenie warunków bytowania danego gatunku, związane z coraz to większą fragmentacją populacji [59]. Na zewnątrz tej strefy czynniki selekcyjne środowiska (najczęściej klimatyczne [20]) uniemożliwiają skuteczne rozprzestrzenianie się gatunku. Istnieje jednak inna możliwość, w której kres zasięgu uwarunkowany jest nie tyle oddziaływaniem środowiskowych czynników minimum, co raczej brakiem odpowiednich siedlisk, których liczba zmniejsza się od centrum ku peryferiom [56]. Linia zasięgu jest dynamiczna i przesuwa się wraz ze zmieniającymi się warunkami środowiska. Populacja brzeżna może również zyskać cechę (np. wskutek powstania nowej kombinacji genów), umożliwiającą kolonizację nowych obszarów. Pomimo ograniczeń narzucanych przez środowisko istnieje ciągła tendencja organizmów roślinnych do wykraczania poza zajmowany areał (np. w postaci deszczu nasion). Próby te kończą się najczęściej niepowodzeniem; niekiedy osobnik może przez jakiś czas trwać na wysuniętej placówce. Tego typu efemeryczne pojawy stwarzają wrażenie pulsowania granicy zasięgu, obserwowane w czasie ekologicznym (patrz tekst poniżej).

Ze względu na bariery przepływu genów wyróżnia się dwa typy populacji – populację otwartą i populację zamkniętą [45]. Populacja otwarta odpowiada definicji zasięgu ciągłego, populacja zmknięta – oderwanemu stanowisku („wyspie") na obwodzie zasięgu ciągłego [35]. W pierwszym typie granica zasięgu może przybierać postać linii, wzdłuż której występują poszczególne populacje, tworząc mniej więcej wyrównany front. Cechą charakterystyczną granicy jest wymiana genów pomiędzy populacjami brzeżnymi a znajdującymi się bliżej centrum zasięgu (populacja otwarta). W ten sposób przebiega np. zasięg *Arnica montana* w Karpatach Wschodnich (Ryc. 1), którego lokalną granicą jest Przełęcz Użocka. Występowanie gatunku poza tą granicą (w Bieszczadach Zachodnich) ma obecnie, jak się wydaje, charakter efemeryczny. Prawdopodobnie kres zasięgu związany jest z gospodarką człowieka i kształtowany w czasie ekologicznym. *Arnica montana* jest gatunkiem światłożądnym, występującym na ubogich łąkach z klasy *Nardetalia*, pastwiskach i kośnych łąkach, których istnienie w górach związane jest z tradycyjną gospodarką rolno-pasterską [34]. Jej zaniechanie powoduje zanik siedlisk i wycofywanie się gatunku [51]. Anemochoryczny sposób rozsiewania ułatwia jego efemeryczne pojawy w Bieszczadach Zachodnich (poza obszarem zwartego zasięgu).

Innym typem kresu zasięgu jest występowanie oderwanych, izolowanych populacji nie posiadających łączności genetycznej z populacjami znajdującymi się w centrum (populacje zamknięte). Może być on wynikiem wyspowego rozmieszczenia odpowiednich dla danego gatunku siedlisk i historii migracji. Przykładu dostarczają gatunki alpejskie strefy umiarkowanej,



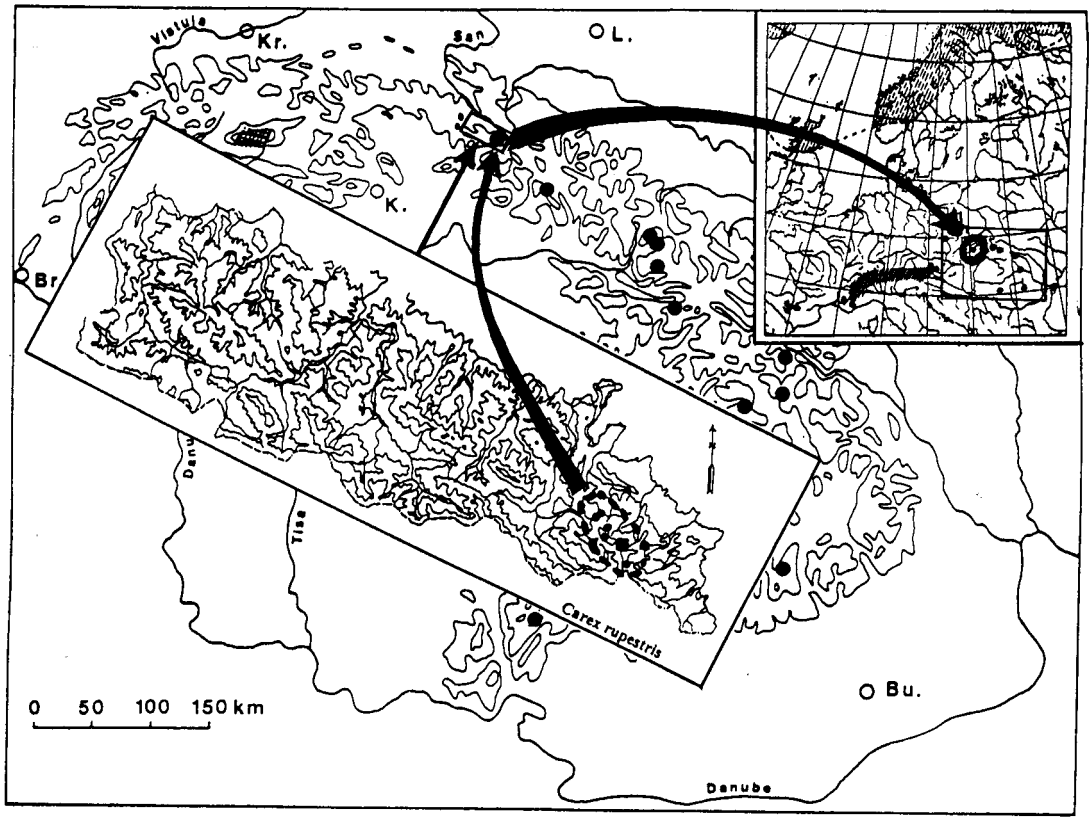
Ryc. 1. Występowanie *Arnica montana* w Karpatach i Bieszczadach Zachodnich. Skrajne stanowiska w Bieszczadach Zachodnich posiadają charakter efemeryczny, co stwarza zjawisko pulsowania granicy zasięgu. Prawdopodobnie wymiana genów pomiędzy populacjami jest duża (populacja otwarta wg Mayra).

Fig. 1. Occurrence of *Arnica montana* in the Carpathians and the Western Bieszczady. The margin localities in the Western Bieszczady have ephemeral character, what gives the effect of margin limit pulsing. Probably the exchange of genes among populations is high (open population according to Mayr).

które *de facto* posiadają granicę zasięgu w powyżej zdefiniowanym rozumieniu (jako populacja otwarta) jedynie w borealnej części swojego zasięgu (jako gatunki cirkumborealne), natomiast w górach strefy nemoralnej ich rozmieszczenie jest typowo wyspowe, ograniczone liczbą dostępnych siedlisk kształtowanych w czasie historycznym. Należą one tutaj do elementu geograficznego arktyczno-alpejskiego. Najczęściej gatunki te są reliktami glacjalnymi, przybyłymi do Europy środkowej wraz z lodowcem, a ich współczesne występowanie w górach ogranicza się do nielicznych refugiów (ostoi). Przykładem jest *Carex rupestris* (Ryc. 2).

Typ kresu zasięgu determinuje zjawiska populacyjno-genetyczne. W przypadku braku barier przepływu genów u subpopulacji brzeżnych i centralnej (które razem tworzą populację otwartą) ewentualne, lokalne zmiany adaptacyjne są z trudnością utrzymywane wskutek naporu genów pochodzących z centrum zasięgu (outbreeding depression). W przypadku istnienia barier, niewielkie, izolowane populacje (populacje zamknięte) uważane są za ważną jednostkę procesów specjacji [45].

Powstanie populacji roślin na skraju zasięgu składa się z dwóch etapów. Pierwszym jest pojawienie się diaspor (np. z dalekiego lub bliskiego



Ryc. 2. Występowanie *Carex rupestris* na tle różnych skal geograficznych w Europie, Karpatach i Bieszczadach Zachodnich (Wschodnie Karpaty). Zwarty zasięg gatunku występuje w obszarach Europy północnej, gdzie jego kres jest warunkowany klimatycznie, natomiast w Karpatach tworzy izolowane stanowiska, a jego zasięg kształtowany jest liczbą dostępnych siedlisk (populacja zamknięta wg Mayra).Gatunek tworzy tutaj małe, izolowane popułacje. Występowanie w Europie wg [56], zmienione.

Fig. 2. Occurrence of *Carex rupestris* against the background of various geographical scales in Europe, Carpathians and the Western Bieszczady (the Eastern Carpathians). The main range of the species is to be found in northern Europe, where its limit is climatically dependent, on the other hand, in the Carpathians it forms isolated localities, and its range is related to the number of available sites (closed population according to Mayr). The species forms here small, isolated populations. Occurrence in Europe after [54], modified.

transportu), czemu sprzyjają różne systemy ich rozsiewania (anemochoria, zoochoria itp.). Zjawisko to posiada najczęściej charakter epizodyczny, którego prawdopodobieństwo wystąpienia wzmacniają zdarzenia o charakterze katastrof, np. powstanie osuwiska na zboczu, jak również wpływ człowieka, który poszerza możliwości kolonizacji poprzez tworzenie nowych siedlisk. Pojawiające się osobniki, tworzące populację marginalną, poddane są ostrej presji selekcyjnej. Drugi etap powstania oderwanej, marginalnej populacji obejmuje zmiany dostosowawcze wszystkich faz cyklu życiowego rośliny, które umożliwiają jej utrzymanie oraz pojawianie się nowych osobników drogą reprodukcji generatywnej. Ponieważ warunki środowiska są niesprzyjające, czego wyrazem są ograniczenia fizjologiczne, najbardziej prawdopodobne jest wystąpienie doboru kierunkowego, ze wszystkimi jego genetycznymi konsekwencjami [30].

Jedna z hipotez zakłada, że na tym etapie konieczna jest wysoka zmienność wewnątrzpopulacyjna, która umożliwi dalszą specjalizację siedliskową w wyniku selekcji genotypów. We-

dług innych założeń, początkowa utrata pewnych alleli, wynikająca m.in. z chowu wsobnego (który ujawnia geny recesywne), powoduje zmianę ich wartości przystosowawczej i osiągnięcie nowej homeostazy genetycznej (rewolucja genetyczna wg Mayra). Ostatnio pogląd ten został poddany ostrej krytyce [60]. Procesowi temu sprzyja towarzyszące tym zmianom zmniejszenie obciążenia genetycznego (purging) populacji [45]. Utrzymanie się tak wstępnie wyselekcjonowanego genotypu jest możliwe jedynie przy braku dopływu genów z populacji centralnych. Jeśli jednak pula genowa populacji narażona zostanie na import genów z zewnątrz, wówczas może to spowodować utratę dostosowania do siedliska (outbreeding depression). Stąd często podkreślana jest m.in. rola izolacji reprodukcyjnej, która umożliwia zachowanie integralności własnej puli genowej [45, 74].

CZASOWA I PRZESTRZENNA SKALA ZJAWISK NA SKRAJU ZASIĘGU

Dynamika granic zasięgu danego gatunku może być rozpatrywana w różnych czasowych i przestrzennych skalach. Zagęszczenie populacji i zasięg geograficzny rozpatrywane są zwykle jako labilne cechy zmieniające się w czasie ekologicznym (obejmującym zwykle $10–10^3$ lat [39]). Według Bengtssona i in. [6] czas ten obejmuje m.in. takie zjawiska populacyjne jak: w skali regionalnej dynamikę metapopulacji [26], zasilanie populacji marginalnej diasporami pochodzącymi z populacji centralnej oraz w skali lokalnej różnice wewnątrzgatunkowe (np. nisza fenologiczna, regeneracyjna, formy życiowe), wpływ zaburzeń (w tym antropopresja) i in. Czas ewolucyjny, mierzony w skali milionów lat, obejmuje m.in. procesy specjacji centryfugalnej [9 cyt. w 59]. Według tej teorii gatunek podlega okresom prosperity, gdy rozszerza swój areał oraz epizodom ograniczania zasięgu, przeżywając w ostojach. Dzieje się tak m.in. w wyniku cyklicznych, globalnych zmian klimatu. W czasie wycofywania się, areał gatunku podlega rozczłonkowaniu, głównie na kresach zasięgu, tworząc lokalne populacje, z których część może zaginąć. Te, które przeżyją, różnicują się od momentu, gdy zostaną odizolowane, a ich stopień zróżnicowania zależy od długości trwania barier izolacyjnych.

Wyróżnia się również czas historyczny, obejmujący zjawiska w skali przestrzennej kontynentów i czasowej tysięcy lub dziesiątków tysięcy lat, dotyczący lokalnej puli gatunków [17, 84], która np. wskutek katastrof może zostać wtórnie zubożona. Dotyczy ona również zjawisk występujących w pojedynczych refugiach [40].

ZRÓŻNICOWANIE WEWNĄTRZ- I MIĘDZYPOPULACYJNE

Populacja na skraju zasięgu może utracić możliwość wymiany genów z populacją znajdującą się w centrum. Mechanizmy wytworzenia tej bariery mogą być różnorodne i zagadnienie to nie będzie tutaj rozważane (interesujący przegląd dotyczący powstawania barier rozrodczych u zwierząt opublikował Michalak [49]). Według modelu Mayra [45] izolacji towarzyszy zmiana genotypu wskutek działania sił doboru naturalnego (gdy populacja jest liczebna) lub dryfu genetycznego (gdy jest niewielka). Bez względu jednak na przyczynę, można spodziewać się, że z czasem genotyp populacji skrajnej będzie coraz to bardziej różnił się od genotypu populacji centralnej. Liczne obserwacje dowodzą, że populacje gatunków roślin i zwierząt, znajdujące się na skraju zasięgu (a także znajdujące się wewnątrz głównego rozmieszczenia geograficznego, lecz dostatecznie długo i skutecznie izolowane), są wzajemnie zróżnicowane (duża zmienność międzypopulacyjna) i odbiegają od „typu", który wykształca się w warunkach losowego kojarzenia w populacji centralnej.

Rozpatrzmy przykład geograficznie rozdzielonych populacji gatunku, z których każda wykształca unikatowy zestaw cech morfologicznych i genetycznych. Hipoteza, która ujmuje zmienność gatunku przybiera w tym przypadku postać następującą: spodziewane zróżnicowanie wewnątrzpopulacyjne jest małe, międzypopulacyjne – duże. W praktyce hipoteza ta jest testowana za pomocą np. hierarchicznej analizy wariancji, uwzględniającej różne skale przestrzen-

Tabela 1. Podział zróżnicowania allozymatycznego i morfologicznego *Gypsophila fastigiata* na wyspie Öland. Zmienność wewnątrzosobnicza dotyczy nasion pochodzących z tej samej rośliny (źródło: [57], zmienione).

Table 1. Partitioning of allozyme and morphological diversity of *Gypsophila fastigiata* on the Öland island. Within-individual diversity based on seeds from the same plant (source: [57], modified).

Skala przestrzenna *Spatial scale*	Odległość *Distance*	Procent zróżnicowania ogólnego *Percent of total variation*	
		Allozymy *Allozymes*	Morfologia nasion *Seed morphology*
Wewnątrzosobnicza (nasiona) *Within individuals (seeds)*	–	83,8	2,5
Pomiędzy osobnikami w obrębie stanowisk *Among individuals within sites*	7 m	12,5	84,0
Pomiędzy stanowiskami – *Among sites*	1–30 km	3,7	13,5

ne zmienności, np. zmienność osobnicza, czyli błąd, zmienność subpopulacji w obrębie populacji – stanowiska, zmienność pomiędzy populacjami – stanowiskami. Ta ostatnia przyjmuje postać tzw. międzypopulacyjnej składowej zróżnicowania (por. Dodatek). Inaczej ujmując oznacza to, że każda lokalna populacja posiada mniej lub bardziej wyrównaną, a zarazem unikatową pulę genową, odróżniającą ją od innych. Zatem u brzeżnych populacji obserwowane jest zmniejszenie zróżnicowania genetycznego wewnątrzpopulacyjnego, na korzyść międzypopulacyjnego (por. rozdział „Ewolucyjne skutki selekcji kierunkowej"). Badania nad zmiennością wewnątrz- i międzypopulacyjną prowadzone są często w izolowanych populacjach znajdujących się na skraju zasięgu [np. 30, 75].

Bogatego materiału dotyczącego brzeżnych populacji dostarczają badania lokalnych flor obszarów o charakterze wyspowym. Niekoniecznie muszą to być wyspy w dosłownym tego słowa znaczeniu. Wystarczy, że dany obszar posiada np. odmienną budowę geologiczną w porównaniu z terenami sąsiadującymi. Z obszaru Polski najlepszego przykładu zróżnicowanej flory lokalnej dostarczają tereny górskie Tatr i Pienin [50, 83]. Żywią one grupę reliktów geograficznych i taksonów endemicznych, reprezentowanych przez mniej lub bardziej liczne populacje, przeważnie o niewielkim zagęszczeniu. Zarzycki w monografii dotyczącej endemicznej i reliktowej flory Pienin [83] rozważa zagadnienie zmienności genetycznej i fenotypowej w izolowanych populacjach oraz na obszarze zwartego zasięgu. Przykładowo, *Dendranthema zawadzkii*, jako endemiczna odmiana var. *zawadzkii*, w populacjach pienińskich jest monomorficzna i występuje jedynie jako heksaploid w formie wąskolistnej. Tę stałość morfologiczną i kariologiczną populacji pienińskich można przeciwstawić zmienności tego gatunku w obszarze zwartego występowania w Azji południowo-wschodniej, gdzie charakteryzuje się bogactwem form.

Dopiero w ostatnich latach pojawiły się szczegółowe dane odnośnie zróżnicowania zmienności genetycznej w różnych skalach przestrzennych. Przykładowo, zagadnienie to analizowali Prentice i White [57], którzy porównali zmienność wewnątrz- i międzypopulacyjną na skraju zasięgu *Gypsophila fastigiata*. Wybrane do badań populacje są izolowane geograficznie od pozostałych regionalnych populacji gatunku od wczesnego okresu polodowcowego. Autorzy określili zmienność *Gypsophila fastigiata* na wyspie Öland w transekcie 60 km w sześciu populacjach. Przebadano zarówno zmienność morfologiczną (kształt nasion), jak i elektroforetyczną białek, tzn. czterech polimorficznych systemów enzymatycznych, w których liczba alleli wahała się od 2 do 8. Wyniki badań przedstawiono w Tabeli 1. Największą zmienność allozymatyczną stwierdzono na poziomie

Tabela 2. Składniki wariancji zróżnicowania allozymatycznego (z hierarchicznej analizy wariancji frekwencji alleli) w porównaniu ze składnikami wariancji zróżnicowania morfologicznego (opierających się o hierarchiczną analizę wariancji z wykorzystaniem średnich dla subpopulacji) u *Ipomopsis aggregata* w Kolorado (USA) (źródło: [81], zmienione).

Table 2. Variance components of allozymes (from nested ANOVA of allele frequencies) compared to variance components of morphology (based on nested ANOVA using subpopulation means) for *Ipomopsis aggregata* in Colorado (USA) (source: [81], modified).

Skala przestrzenna *Spatial scale*	Średnia odległość *Mean distance*	Procent zróżnicowania ogólnego *Percent of total variation*	
		Allozymy *Allozymes*	Morfologia kwiatu *Flower morphology*
Subpopulacje w obrębie populacji *Subpopulations within populations*	250 m	78,2	51,0
Populacje w obrębie stanowisk *Populations within sites*	2,5 km	12,2	14,6
Pomiędzy stanowiskami *Among sites*	25 km	9,6	34,4

wewnątrzosobniczym (średnio 83,8%), następnie pomiędzy osobnikami w obrębie populacji (12,5%) oraz najmniejszą pomiędzy stanowiskami – populacjami (3,7%). Odmiennie układały się relacje pomiędzy zmiennością morfologiczną: tutaj największą zmienność stwierdzono na poziomie pomiędzy osobnikami w obrębie stanowisk (lokalnych populacji), natomiast najmniejszą wewnątrzosobniczą.

Według autorów oznacza to, po pierwsze, że duża heterozygotyczność osobników nie znalazła odzwierciedlania w zmienności fenotypowej nasion. Po drugie, ewentualne wahania liczebności (wąskie gardło liczebności), wywołane epizodycznymi zmianami klimatu, nie znalazły odzwierciedlenia w strukturze genetycznej populacji. Według teoretycznych przewidywań zdarzenia te powinny sprzyjać większej zmienności międzypopulacyjnej (dryf genetyczny, chów wsobny), a mniejszej wewnątrzpopulacyjnej. Otrzymany wynik dowodzi tendencji odwrotnej – większość zróżnicowania dotyczy zmienności wewnątrzosobniczej, a nie międzypopulacyjnej. Dalsza analiza wykazała, że nie istnieje korelacja pomiędzy zróżnicowaniem (morfologicznym i genetycznym) a wielkością czy stopniem izolacji populacji. Jedynym wynikiem statystycznie istotnym było znalezienie dodatniej korelacji pomiędzy stopniem izolacji a wielkością populacji.

Wyniki pracy wskazują, że na otrzymany wzorzec zmienności genetycznej wpłynęła stosunkowo niewielka odległość pomiędzy krańcami transektu. Według autorów porównanie zmienności populacji wzdłuż dłuższego transektu mogłoby ewentualnie wykazać odrębność genetyczną populacji na skraju zasięgu [57].

W zasadzie podobne wyniki otrzymano podczas badań nad genetyczną i morfologiczną zmiennością u górskiego gatunku *Ipomopsis aggregata*, rosnącego w Górach Skalistych [81]. Podział zmienności izoenzymatycznej (składniki wariancji w trzech hierarchicznych poziomach) malał od poziomu subpopopulacji w obrębie populacji, poprzez populacje w obrębie stanowisk, do stanowisk (Tabela 2). Składnik wariancji dla cech kwiatu (długość i szerokość kielicha, pozycja główki pręcików i słupka, długość znamienia słupka) był ogólnie większy dla całych stanowisk, niż dla populacji w obrębie stanowisk. Niezgodność wzorców podziału zmienności genetycznej i morfologicznej dowodzi, że podlegają one odmiennym mechanizmom, uzależnionym od skali przestrzennej.

Według autorów wynik ten można wytłumaczyć za pomocą przynajmniej trzech hipotez: (a)

Tabela 3. Miary genetycznego zróżnicowania populacji różnych gatunków roślin o różnej skali geograficznego rozmieszczenia (źródło: [61], zmienione).

Table 3. Genetic variability measures in various plant species in different scales of geographical distribution (source: [61], modified).

Parametr *Parameter*	Typ rozmieszczenia geograficznego *Type of geographical distribution*			
	Endemiczne *Endemic*	Wąski zasięg *Narrow range*	Regionalne *Regional*	Szeroki zasięg *Wide range*
Średnia liczba alleli na locus *Mean no. of alleles per locus*	1,39	1,45	1,55	1,72
Procent loci polimorficznych *Percent of polymorphic loci*	26,3	30,6	36,4	43,0

siedliskowe różnice pomiędzy stanowiskami wpływają na morfologię kwiatu (plastyczność fenotypowa); (b) różnice siedliskowe wywołały procesy selekcji różnych cech kwiatu (dobór kierunkowy); (c) może to być efekt introgresji cech zbliżonego taksonu, występującego na badanym obszarze. Odróżnienie fenotypowych i genetycznych różnic wymaga uprawy w wyrównanych warunkach ogrodu i doświadczeń z przenoszeniem osobników (transplantacji). Test drugiej hipotezy powinien uwzględnić odmienną selekcję fenotypów (pod względem wybranych cech) na każdym stanowisku, natomiast trzeciej na poszukaniu genetycznych markerów dla obydwóch taksonów [81].

Odmiennym zagadnieniem jest stopień genetycznej izolacji (miarą najczęściej stosowaną w tym przypadku jest tzw. średnia genetyczna odległość) populacji na skraju i w centrum zasięgu. Najczęściej przywoływany jest w tym przypadku model Wrighta, który dotyczy populacji izolowanych. Zgodnie z jego przewidywaniami średnia liczba alleli na locus (A) i udział procentowy loci polimorficznych (P) powinny maleć wraz ze zwiększającą się izolacją populacji (Tabela 3). Model ten znajduje częste potwierdzenie [61].

Metodą badań zmienności morfologicznej (np. międzypopulacyjnej, pomiędzy morfami w obrębie gatunku heteromorficznego lub pomiędzy gatunkami w obrębie rodzaju) jest biometryczna analiza cech, dotycząca zwłaszcza budowy kwiatów [46]. Przy pomocy odpowiednio zaplanowanych eksperymentów i statystycznej analizy otrzymanych danych możliwe jest oszacowanie różnic fenotypowych, a następnie określenie ich podłoża genetycznego [16, 32, 48].

TYPY DOBORU NA SKRAJU ZASIĘGU

Jak już stwierdzono powyżej, małe, izolowane populacje na granicach zasięgu posiadają charakterystyczne cechy genetyczno-populacyjne, które różnią je od reszty zasięgu, zwłaszcza populacji centralnych. Według modelu Antonovicsa-Levina wszystkie populacje tworzą system, który można scharakteryzować wzajemnymi relacjami genetycznego i ekologicznego sąsiedztwa, a także obszaru selekcji [2]. Ekologiczne sąsiedztwo (SE) wyidealizowanej, równowiekowej i równomiernie rozmieszczonej w jednorodnym środowisku populacji oznacza okrąg, którego promień wyznacza odległość, poza którą nie istnieją zjawiska zależne od zagęszczenia [5]. Podobnie, genetyczne sąsiedztwo (SG) można zdefiniować jako obszar, w którym nie występują bariery przepływu genów. Obszar selekcji (SO) jest areałem, w którym dobór działa w sposób jednolity. Wielkości obszarów sąsiedztwa ekologicznego i genetycznego mogą się znacznie różnić. Przykładowo, u rośliny zielnej, której pyłek przenoszony jest przez wiatr, a zagęszczenie jest regulowane konkurencją wewnątrzgatunkową, SE<SG. W populacji rośliny

Tabela 4. Związek pomiędzy obszarem genetycznego sąsiedztwa (SG), obszarem ekologicznego sąsiedztwa (SE) i obszaru selekcji (SO) i ich interpretacja z punktu widzenia klasycznych poglądów na sposoby i typy selekcji. Puste obszary są logicznie niespójnymi kombinacjami (źródło: [2], zmienione).

Table 4. Relation between genetic neighbourhood area (SG), ecological neighbourghood area (SE), and selection area (SO), and their interpretation in terms of classical views of patterns and types of selection. Blank regions are inconsistent combinations (source: [2], modified).

		SG<SE	SG>SE
SO<SG	SO<SE	SO<SG<SE dobór rozrywający z losowym krzyżowaniem *regular disruptive selection with random breeding*	SO<SE<SG dobór „wielu nisz" z losowym krzyżowaniem *multiple niche selection with random breeding*
	SO>SE		SE<SO<SG dobór „wielu nisz" z ograniczonym przepływem genów; przypomina selekcję klinalną *multiple niche selection with limited gene exchange; resembles clinal selection*
SO>SG	SO<SE	SG<SO<SE jednorodny dobór w obrębie sąsiedztwa genetycznego, lecz zróżnicowany w różnych obszarach ekologicznych; przypomina selekcję wielokierunkową *uniform selection over genetic neighbourhoods, but different in diffrerent ecological areas; resembles multidirectional selection*	
	SO>SE	SG<SE<SO jednorodny dobór w obrębie wielu ekologicznych i genetycznych sąsiedztw *uniform selection over many ecological and genetic neighbourhoods*	SE<SG<SO jednorodny dobór w obrębie sąsiedztwa genetycznego z losowym krzyżowaniem w obrębie sąsiedztwa ekologicznego *uniform selection over genetic neighbourhood and random breeding over ecological neighbourhood*

samoniepłodnej, gdzie istnieje intensywna konkurencja o owady przenoszące pyłek SE≅SG. Im większy stopień samopłodności tym bardziej SE>SG. Teoretyczne przewidywania dotyczące typów selekcji w zależności od wzajemnych relacji SG, SE i SO przedstawia Tabela 4.

Czy któryś z typów doboru jest preferowany u populacji znajdujących się na skraju zasięgu? Aby odpowiedzieć na pytanie należy wpierw ustalić, czy istnieją specyficzne relacje pomiędzy SE, SG i SO u populacji marginalnych. Jeśli tak, wówczas można przewidywać istnienie określonego typu doboru. Jak już stwierdzono, u populacji brzeżnych przewidywana jest śmiertelność niezależna od zagęszczenia, co oznacza równocześnie niewielką konkurencję wewnątrzgatunkową. W rezultacie promień okręgu zakreślającego ich SE jest mały. Inną cechą brzeżnej populacji jest niewielka liczebność populacji, prowadząca często do samopłodności, która implikuje małe wartości SG, prawdopodobnie mniejsze od SE. Zatem można również przyjąć, że w populacjach marginalnych spełniony jest warunek SG. Obszar selekcji SO w populacjach marginalnych może przyjmować zarówno małe, jak i duże wartości. Małe w przypadku środowiska wyrównanego (por. [5]), duże – gdy środowisko jest mozaikowe. Wobec powyższego, prawdopodobne w populacjach na skraju zasięgu stają się warunki SO<SG<SE (w przypadku środowiska mozaikowego) i SG<SO<SE (w przypadku środowiska wyrównanego).

Jaki zatem typ doboru warunkują one zgodnie z przewidywaniami modelu Antonovicsa-

Levina? Pierwszy przypadek (SO<SG<SE) odpowiada doborowi rozrywającemu, drugi (SG<SO<SE) – jednorodnemu doborowi w obrębie sąsiedztwa genetycznego, lecz zróżnicowanego w poszczególnych rodzajach środowiska (Tabela 4). Trzeci przypadek (SG<SE<SO), prawdopodobnie nie dotyczy marginalnych populacji ze względu na zbyt duży obszar selekcji, większy od sąsiedztwa ekologicznego. Zakłada on istnienie jednorodnego reżimu doboru w skali dużego obszaru, w którym występują różnorodne siedliska i genotypy. Może to być dobór typu klimatycznego lub wynikający z biotycznych interakcji z gatunkiem szeroko rozpowszechnionym [2].

Dobór rozrywający, związany z prawdopodobną dla skraju zasięgu kombinacją SO<SG <SE może być również interpretowany jako dobór kierunkowy [2]. Zależy to od tego, w jaki sposób będziemy interpretowali pojęcie „populacji". Jeśli przyjmiemy, że dobór działa na „populację" obejmującą liczne mikrosiedliska, wówczas możemy wnioskować, że jest to dobór rozrywający. Jeśli przyjmiemy, że osobniki w każdym mikrosiedlisku tworzą „populacje", wówczas każdą „lokalną" selekcję możemy uznać za kierunkową.

Pozostałe możliwości interpretacyjne modelu, wynikające z założenia SG>SE (Tabela 4), prawdopodobnie w mniejszym stopniu dotyczą populacji na skraju zasięgu, jakkolwiek nie można ich *a priori* wykluczyć. Przedstawione przewidywania należy rozpatrywać jako hipotezy, które powinny być poddane weryfikacji doświadczalnej.

Innym rezultatem wynikającym z przewidywań modelu Antonovicsa-Levina jest, że w marginalnych populacjach polimorfizm genetyczny powinien być zmniejszony, w porównaniu z populacją centralną. Spełnienie warunku SG>SE, bardziej prawdopodobne przy zapyleniu krzyżowym, przy niewielkim obszarze selekcji (SO), prowadzi do typu doboru preferującego liczne genotypy zasiedlające różne nisze i każdy z nich, nawet o niewielkiej częstości, posiada przewagę w swojej własnej niszy (model doboru „wielu nisz"). Model doboru „wielu nisz" może być rozpatrywany jako jeden z mechanizmów utrzymujących genetyczną wariancję cech (różnice w strukturze) wpływających na dostosowanie. Stearns [73] nazywa to zjawisko doborem w mozaikowym środowisku. Dogodnym jego wyobrażeniem jest szachownica, na której z każdym kolorem pól istnieje dobór stabilizujący; dla jednej wartości cechy na polach białych i drugiej wartości cechy na polach czarnych. Jeśli istnieje przepływ genów pomiędzy polami (czyli duża wartość SG), wówczas każda z populacji otrzyma geny z innych populacji, u których istniał dobór dla innych wartości cechy poddanej selekcji. W konsekwencji, pomimo doboru w każdej lokalnej populacji, przepływ genów umożliwi „ukrycie" lokalnych adaptacji, co pozwala na zachowanie wariancji genetycznej cech w skali „całej szachownicy". Z drugiej zaś strony, gdy przepływ genów pomiędzy populacjami jest utrudniony (jak np. w izolowanych, brzeżnych populacjach), dobór naturalny prowadzi do utrwalenia faworyzowanych alleli, co powoduje zmniejszenie ich wariancji genetycznej [30].

EWOLUCYJNE SKUTKI DOBORU KIERUNKOWEGO

Z ekologicznego punktu widzenia kres zasięgu geograficznego gatunku związany jest istnieniem tzw. kluczowych czynników ograniczających. Są one tymi zmiennymi środowiskowymi (i reagującymi na nie cechami kluczowymi fenotypu), które są czynnikami ograniczającymi ekspansję geograficzną gatunku. Jedną z metod ich określenia jest np. korelowanie zakresu występowania geograficznego (lub jego zmian) gatunku z cechami środowiska (najczęściej zmiennymi klimatycznymi). Jako kluczowe czynniki ograniczające wymienia się najczęściej konkurencję, drapieżnictwo, zaburzenia i stres abiotyczny. Cechy organizmalne, które reagują na działanie czynników kluczowych, to np. rozsiewanie, możliwości rekolonizacji, fizjologiczna tolerancja na stres. Ostatnio zwraca się uwagę nie tylko na rozpoznanie, lecz także na zagadnienia ewolucji cech kluczowych [68]. W tym ujęciu poszukuje się nie tyle cech adaptatywnych, co raczej limitujących. Przykładem takiej metodologii może być poszukiwanie tych sta-

diów cyklu życiowego lub kluczowych cech organizmalnych, które limitują rozwój osobników populacji. Jak do tej pory, jedynie nieliczne badania dotyczyły genetycznych zagadnień cech ograniczających w populacjach marginalnych. Przykładem takiego ujęcia jest praca Hoffmana i Blowsa [30]. Wymienieni autorzy postawili następujący problem: jeśli kres zasięgu związany jest z obecnością jakiejś cechy limitującej, to jaki mechanizm uniemożliwia jej ewolucję tak, aby organizm mógł rozszerzać swój areał. Najczęściej w tym aspekcie podkreśla się fakt zubożenia genetycznego populacji na skraju zasięgu, np. zwiększenie stopnia homozygotyczności. Ma to być, w tradycyjnym ujęciu, zarazem główny czynnik ograniczający rozwój populacji. W nowym ujęciu, ewolucyjne ograniczenie jest rezultatem kierunkowej selekcji cechy (lub cech) w populacji, zwłaszcza będącej fizjologicznym czynnikiem minimum. W rezultacie obniża się jej alleliczne zróżnicowanie, co jest ceną za adaptację do nowych warunków [30]. W ten sposób genetycznie zubożone populacje wykazują obniżone dostosowanie, nawet wówczas, gdy znajdą się w bardziej korzystnych warunkach środowiska. Istnienie tego mechanizmu, którego znaczenie dla populacji brzeżnych może być duże, potwierdzają niektóre rezultaty doświadczeń transplantacyjnych (polegających na wzajemnym przenoszeniu osobników do różnych siedlisk). Gdy porównać rozwój populacji *Carex aquatilis* pochodzących z arktycznego kresu i bardziej umiarkowanego centrum zasięgu, to okaże się, że po przeniesieniu populacji marginalnej w korzystne warunki klimatyczne, wykazuje ona w dalszym ciągu objawy relatywnie niższego dostosowania [12].

ADAPTACYJNA PLASTYCZNOŚĆ FENOTYPOWA – NORMA REAKCJI

Interesującym typem strategii adaptatywnej u roślin jest plastyczność fenotypowa (fizjologiczna – [62]). Umożliwia ona adaptację do zmieniających się warunków środowiska bez zmian genetycznych [7]; jest wówczas optymalna, gdy warunki środowiska są nieprzewidywalne [29]. W tych warunkach najkorzystniejsze jest wprowadzanie jedynie poprawek do fenotypu tak, aby norma reakcji była zgodna z przewidywanym zakresem zmian środowiska. Wydaje się, że adaptacyjna plastyczność fenotypowa może być jednym z istotnych czynników warunkujących sukces populacji na skraju zasięgu.

Jedną z metod badania plastyczności fenotypowej jest określenie tzw. normy reakcji [79]. Polega ona na porównaniu wartości cech fenotypowych, ujawnionych przez osobniki o tym samym (w przypadku roślin klonalnych) lub zbliżonym genotypie (z tej samej lokalnej populacji), w dwóch (lub więcej) przeciwstawnych środowiskach (np. [67] i Ryc. 3). Norma reakcji jest jedną z przyczyn zmienności ciągłej cech fenotypowych (obok łącznego oddziaływania wielu genów – poligenii [73]).

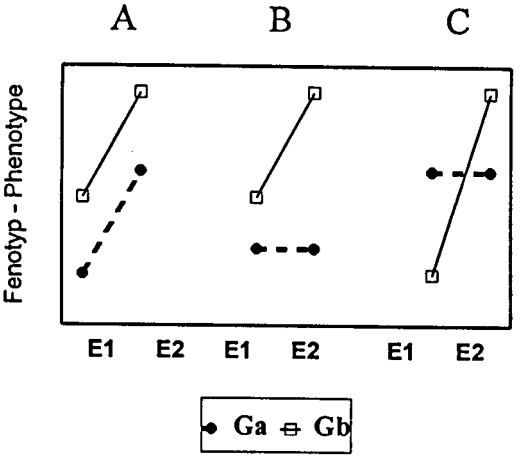
Istnienie interakcji G x E (patrz Ryc. 3) niesie poważne konsekwencje ewolucyjne [65]. Przykładowo, w zależności od środowiska znaczna część zmienności genetycznej populacji może być bądź to maskowana, bądź ujawniana. Zjawisko to ilustruje Ryc. 3, gdzie w środowisku E1 obserwowana jest mniejsza zmienność fenotypowa, w porównaniu ze środowiskiem E2. Powoduje to, że genetyczny potencjał do ewolucyjnej odpowiedzi na fenotypową selekcję uzależniony jest środowiskowo [63]. Gdy normy reakcji krzyżują się (Ryc. 3), wówczas dobór w kierunku większej wartości danej cechy fenotypowej będzie faworyzował genotyp Ga w jednym, a genotyp Gb w drugim środowisku [71]. Wysoka plastyczność fenotypowa populacji (związana z interakcją G x E) może być czynnikiem jej zagrożenia, ponieważ cechy warunkujące wysoką wartość dostosowawczą osobników mogą podlegać słabemu naciskowi selekcyjnemu środowiska [77]. Z drugiej zaś strony, interakcja G x E może być mechanizmem zapobiegającym erozji genetycznej, gdyż utrudniony jest wówczas dobór tylko jednego genotypu kosztem drugiego, z których każdy posiada różne normy reakcji [80].

Przyjmuje się, że u roślin klonalnych, u których wymiana genów jest ograniczona, plastyczność fenotypowa ma znaczenie jako samoistna cecha adaptacyjna [64]. Wyniki badań dowodzą, że siedliska stresowe ujawniają dużą plasty-

czność fenotypową roślin klonalnych (np. [53]). Jedna z hipotez zakłada, że istnieje ujemna korelacja (trade-off) pomiędzy plastycznością fenotypową a zróżnicowaniem genetycznym [76]. Według innej, istnieje raczej pomiędzy nimi pozytywny związek. Wynikałby on z faktu, że plastyczność fenotypowa, jako cecha znajdująca się pod kontrolą genetyczną, umożliwia adaptację do wielu mikrosiedlisk kosztem zmniejszenia oddziaływania sił doboru kierunkowego lub stabilizującego. Dobór w tym przypadku uważany jest za czynnik zmniejszający zmienność genetyczną populacji. Twierdzeniu temu można przeciwstawić inne, że u roślin klonalnych w populacjach marginalnych współistnieje nieoczekiwanie duża liczba genetów posiadających wąskie amplitudy genetyczne [10, 24, 70]. W tym przypadku plastyczność fenotypowa prawdopodobnie nie ma znaczenia jako samoistna cecha podlegająca doborowi.

Do tej pory, niewiele badań poświęcono zagadnieniu norm relacji populacji centralnych i brzeżnych. Obserwowany niekiedy brak różnic plastyczności fenotypowej pomiędzy nimi może wynikać z niedawnej historii zasiedlania stanowisk brzeżnych. Na taką możliwość wskazują wyniki badań nad *Vaccinium macrocarpon* w Ameryce Północnej [76]. Według autorów gatunek ten, którego nasiona przenoszone są przez ptaki, mógł dosyć szybko zasiedlić obszary pojawiające się wraz z ustępującym lodowcem. Nastąpiło zatem ujednolicenie genomów populacji brzeżnych (które były ostojami w czasie zlodowaceń) z tymi, które obecnie są centrum zasięgu.

Plastyczność fenotypowa pozostaje prawdopodobnie pod wpływem doboru kierunkowego. Dziki ryż *Zizania* rośnie we wschodniej części Ameryki Północnej w odmiennych siedliskach. *Z. aquatica* zasiedla monotypowe słone bagna (marsze) wybrzeży Atlantyku lub strome brzegi rzek i strumieni, tworząc stabilne populacje. Drugi gatunek, *Z. palustris,* spotykany w płytkich, przybrzeżnych wodach jezior i rzek, narażony jest na okresowe wysychanie i stałe zaburzenia, powodujące fluktuacje liczebności. W warunkach niestabilności istnieje presja selekcyjna (dobór kierunkowy) faworyzująca najwcześniejsze możliwe kwitnienie, nawet kosztem ogólnej produkcji nasion. Niejako „ubocznym" skutkiem doboru było stwierdzone doświadczalnie zmniejszenie plastyczności fenotypowej gatunku, w porównaniu do gatunku rosnącego w ustabilizowanych warunkach [15].



Ryc 3. Normy reakcji dwóch genotypów (Ga i Gb) w dwóch środowiskach (E1 i E2). Linie łączą fenotypy ujawnione przez dane genotypy w dwóch środowiskach. A wpływy genotypu i środowiska są addytywne, brak interakcji G x E i genotypy nie różnią się w plastyczności fenotypowej; B istnieje interakcja G x E, jeden z genotypów jest plastyczny, drugi nie reaguje na zmianę środowiska; w rezultacie zróżnicowanie genetyczne jest bardziej widoczne w E2, lecz nie w E1; C normy reakcji krzyżują się i kolejność rang genotypów w poszczególnych środowiskach zmienia się; silna interakcja G x E.

Fig. 3. Reaction norms of the two genotypes (Ga and Gb) in two environments (E1 and E2). Each line connects the phenotypes expressed by a given genotype in the two environments. A the effects of genotype and environment are additive, there is no G x E interaction, and genotypes do not differ in phenotypic plasticity; B there is interaction G x E, one genotype is plastic, and the other does not respond to the environmental change, in consequence the genetic variation is more detectable in E2 but not in E1; C the reaction norms cross, and in effect the rank of genotypes in particular environments changes; a strong form of G x E interaction.

BARIERY PRZEPŁYWU GENÓW

Jednym z głównych warunków wykształcenia się populacji o unikatowym zestawie genów i wyraźnych różnicach morfologicznych jest izolacja (bariera) przepływu genów pomiędzy

Tabela 5. Zależność pomiędzy natężeniem przepływu genów a cechami biologicznymi gatunku (źródło: [23]).
Table 5. Relationship between gene flow intensity and biological properties of a species (source: [23]).

Cecha *Trait*	Słaby przepływ genów Low gene flow	Silny przepływ genów *High gene flow*
Status taksonomiczny *Taxonomic status*	dwuliścienne *dicotyledones*	jednoliścienne *monocotyledones*
Zasięg geograficzny *Geographic range*	endemiczny *endemic*	regionalny *regional*
Zasięg regionalny *Regional distribution*	tropikalny tropical	borealno-umiarkowany *boreal-temperate*
Forma życiowa *Life form*	jednoroczne *annual*	wieloletnie drzewiaste *long-lived woody*
Sposób reprodukcji *Mode of reproduction*	nie istotny *not significant*	
System zapylenia *Breeding system*	samozapylenie *selfing*	zapylenie krzyżowe *outcrossed – wind*
Rozsiewanie nasion *Seed dispersal*	grawitacyjne *gravity*	przez wiatr *by wind*
Status sukcesyjny *Successional status*	wczesny *early*	późny *late*

populacjami (utworzenie populacji zamkniętej). Uważa się, że najczęściej izolacja geograficzna poprzedza utworzenie innych barier [74]. Jest to specjacja allopatryczna. Również gatunki sympatryczne mogą czasami zachować wysoki stopień izolacji, np. poprzez otwieranie kwiatów o różnych porach dnia, jak np. u *Oenothera* (izolacja czasowa). Najskuteczniejszą izolację zapewniają wyspecjalizowane mechanizmy interakcji kwiat – wektor zapylania, gdzie przeniesienie pyłku z jednego gatunku na drugi nie jest możliwe ze względu np. na niezgodność budowy kwiatu i owada lub niemożność rozróżnienia przezeń różnorodnych sygnałów kwiatu. Podane przykłady dotyczą ustalonych barier izolacyjnych pomiędzy gatunkami. Na ich podstawie trudno jednak ustalić mechanizm powstania wewnątrzgatunkowej (międzypopulacyjnej) bariery wymiany genów.

Być może jednym z takich mechanizmów jest bariera fenologiczna, której można się spodziewać np. w populacjach tego samego gatunku rozmieszczonych wzdłuż transektu wysokościowego w górach, gdzie osobniki rosnące wyżej kwitną później w porównaniu do rosnących w niższych położeniach. Nawet zasiedlanie przez gatunek różnych biotopów niżowych, gdzie różnice mezoklimatyczne nie są tak mocno wyrażone jak w górach, może wywoływać zjawisko bariery fenologicznej [18].

Jednym z rozpoznanych, istotnych mechanizmów powstania wewnątrzgatunkowej bariery wymiany genów jest autogamia, faworyzowana np. przy ograniczonej liczbie owadów zapylających (np. u *Ranunculus, Caltha, Orchis, Linum*). Zatem może być ona rozpatrywana jako mechanizm adaptacyjny warunkowany środowiskowo [42].

Czynniki, które utrudniają przepływ genów pomiędzy populacjami, w istocie mogą prowadzić do niekorzystnego wzrostu homozygotyczności lokalnych populacji. Przeciwwagą tego jest samoniezgodność kontrolowana poprzez pojedynczy locus S posiadający wiele alleli, która sprzyja utrzymaniu genetycznej zmienności wewnątrzpopulacyjnej. Gametofitowa samoniezgodność została dobrze rozpoznana u *Solanaceae* i częściowo u *Papaveraceae, Rosaceae* i

Scrophulariaceae. Sporofitowa samoniezgodność (gdzie odrzucenie pyłku jest kontrolowane przez interakcję samoniezgodnego genotypu słupka z genotypem dawcy pyłku, a nie z haploidalnym genotypem samego pyłku, jak w przypadku samoniezgodności gametofitowej) jest intensywnie badana u *Brassicaceae*. Wyniki badań pozwalają sądzić, że cecha ta rozwinęła się stosunkowo późno w ewolucji tych rodzin i pojawiała się niezależnie, jako że blisko spokrewnione taksony nie posiadają tych samych systemów samoniezgodności [44].

Jak już powyżej wspomniano, bariery przepływu genów są główną przyczyną zróżnicowanego podziału zmienności morfologicznej i genetycznej w różnych skalach przestrzennych (por. rozdział „Zróżnicowanie wewnątrz- i międzypopulacyjne"). Przegląd wyników badań nad przestrzenną strukturą genetyczną u 32 gatunków roślin należących do różnych form życiowych i rosnących w odmiennych zbiorowiskach, dokonany przez Heywooda [28], wykazał interesujące zależności. Populacje gatunków roślin, które zaklasyfikowano jako obligatoryjnie krzyżujące się, posiadały wyraźnie niższą wartość międzypopulacyjnej składowej zróżnicowania genetycznego F_{st} (średnia = 0,043) w porównaniu z roślinami samopylnymi, u których zaznaczyło się duże zróżnicowanie międzypopulacyjne (średnie F_{st} = 0,24; patrz Dodatek). Oznacza to, że biologiczne własności gatunków (w tym przypadku samopylność) mogą wpływać na wytworzenie barier wymiany genów.

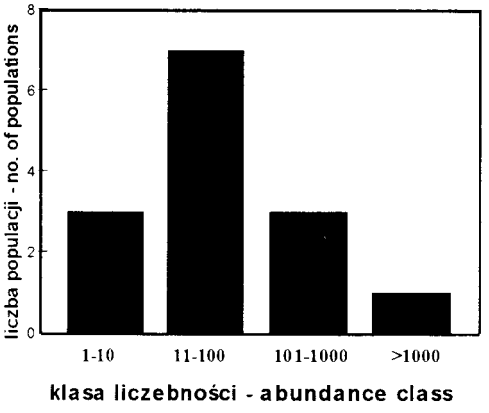
BIOLOGICZNE CECHY GATUNKU A JEGO PRZESTRZENNA STRUKTURA GENETYCZNA

Biologiczne właściwości gatunku, które mają istotny wpływ na przepływ genów w obrębie i między populacjami, należy w zasadzie ograniczyć do cech związanych z biologią reprodukcji, zwłaszcza do systemów zapylania i mechanizmów rozsiewania nasion. Strukturę genetyczną gatunku opisuje się m.in. podziałem zmienności wewnątrzpopulacyjnej i pomiędzy populacjami. Im większe możliwości przepływu genów pomiędzy izolowanymi przestrzennie populacjami, tym większa zmienność wewnątrz-, a mniejsza międzypopopulacyjna (Tabela 5).

Można zatem stwierdzić, że biologiczne właściwości gatunku (zestaw cech) będą bezpośrednio wpływały na wzorzec podziału zmienności wewnątrz- i międzypopulacyjnej [23]. Przykładowo, anemogamia (ruch mas powietrza jako wektor zapylania) i np. zoochoria (rozsiewanie nasion przy udziale zwierząt) będą czynnikami promującymi przepływ genów pomiędzy populacjami. Natomiast zapylanie przez owady odbywające loty na krótkich dystansach i barochoria (grawitacyjne opadanie ciężkich nasion nie posiadających urządzeń lotnych) będą sprzyjały wytworzeniu bariery wymiany genów pomiędzy populacjami, na korzyść zmienności wewnątrzpopulacyjnej. Słuszności takiego rozumowania dowodzą wyniki badań McDonalda i Hamricka [47] nad przedstawicielami dwóch rodzajów: *Ceratiola* (*Empetraceae*) i *Dicerandra* (*Apiaceae*) rosnących na Florydzie. Zgodnie z oczekiwaniami, wartość międzypopulacyjnej składowej zróżnicowania F_{st} dla populacji gatunków pierwszego z wymienionych rodzaju wynosiła 0,059, natomiast dla drugiego 0,137 (wartość tego współczynnika jest tym większa, im większa ilość odmiennych alleli jest utrwalona w różnych populacjach; patrz Dodatek). Przepływ genów pomiędzy populacjami gatunków z rodzaju *Ceratiola*, w porównaniu z *Dicerandra*, był znacznie ułatwiony ze względu na omówione własności biologiczne.

WĄSKIE GARDŁO LICZEBNOŚCI – ZJAWISKO TYPOWE DLA POPULACJI BRZEŻNYCH

Populacja na skraju zasięgu często jest nieliczna (Ryc. 4). Jest to rezultat suboptymalnych warunków życia osobników na granicy fizjologicznej adaptacji. Przejawem tego jest tzw. demograficzna stochastyczność (losowe zmiany tempa przeżywalności i śmiertelności populacji). Uruchamia ona szereg mechanizmów, dodatkowo zmniejszających szansę przeżycia populacji. Do najważniejszych należy zaliczyć jej skutki genetyczne, np. depresję w wyniku chowu wsobnego (inbreeding depression; Ryc. 5), utratę zmienności adaptatywnej w wyniku dryfu

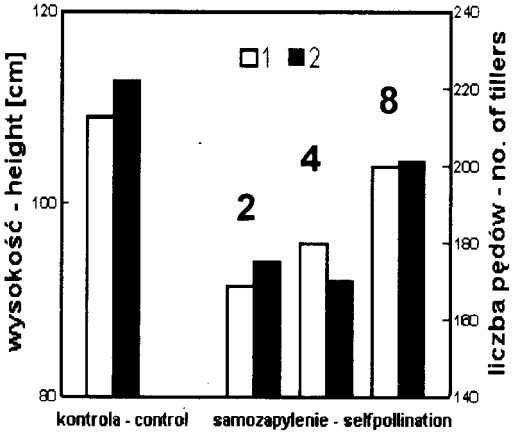


Ryc. 4. Liczebność pędów wegetatywnych u *Aconitum tauricum* subsp. *nanum, Arnica montana, Carex dacica, C. rupestris, Delphinium elatum, Helleborus purpurascens, Hesperis matronalis* subsp. *nivea, Lathyrus laevigatus, Senecio papposus* u kresu zasięgu lub w izolowanych populacjach w Bieszczadach Zachodnich (Karpaty Wschodnie).

Fig. 4. Abundance of tillers in *Aconitum tauricum* subsp. *nanum, Arnica montana, Carex dacica, C. rupestris, Delphinium elatum, Helleborus purpurascens, Hesperis matronalis subsp. nivea, Lathyrus laevigatus, Senecio papposus* at range limits or in isolated populations in the Western Bieszczady (the Eastern Carpathians).

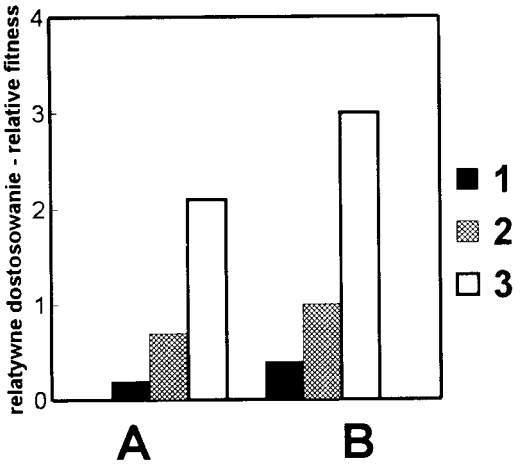
genetycznego i akumulację szkodliwych alleli powstałych w wyniku mutacji (obciążenie mutacyjne [41]). W stresowych środowiskach różnorodność genetyczna może być zredukowana z powodu ostrej selekcji fenotypów, np. klimatycznej [55]. Tym niekorzystnym zjawiskom erozji genetycznej należy przeciwstawić niektóre pozytywne dla populacji. Należy do nich np. redukcja alleli recesywnych w liniach homozygotycznych, które powstają w warunkach krzyżowania wsobnego. W istocie jest to oczyszczanie (purging) populacji z jej obciążenia genetycznego [3].

Jeśli istnieją zatem mechanizmy przeciwstawiające się erozji genetycznej w małych populacjach, wtedy uzasadnione jest twierdzenie, że niewielkie populacje posiadające długą historię krzyżowania wsobnego (inbreeding) będą mniej narażone na depresję wsobną, w porównaniu z liczebnymi populacjami swobodnie krzyżującymi się, u których niedawne rozczłonkowanie niejako „wymusiło" samozapłodnienie. Hipotezę tę sprawdzono na przykładzie *Scabiosa columbaria* [78]. Populacje różniące się liczebnością i stopniem zróżnicowania genetycznego poddano eksperymentalnym zabiegom: samozapłodnienia oraz krzyżówek wewnątrz- i międzypopulacyjnych. Stwierdzono obniżenie relatywnego dostosowania roślin po eksperymentalnym samozapłodnieniu (Ryc. 6). Według autorów badane populacje posiadały prawdopodobnie duże ukryte obciążenie genetyczne. Mogło być to spowodowane zarówno dryfem genetycznym, jak i krzyżowaniem wsobnym. W rezultacie nastąpiło wyższe tempo utrwalania się loci neutralnych w porównaniu z tymi, które podlegały doborowi. Równocześnie stwierdzono zwiększenie relatywnego dostosowania u roślin poddanych krzyżówkom międzypopulacyjnym, w porównaniu do wewnątrzpopulacyjnych. Jako przyczynę autorzy podają heterozję, która często stwierdzana jest u izolowanych populacji poddanych dryfowi genetycznemu. Nie stwier-



Ryc. 5. Wpływ eksperymentalnego „wąskiego gardła" na wysokość (1) i liczbę pędów (2) u *Lolium multiflorum*. Populacje rosły przez trzy pokolenia w wyrównanych warunkach ogrodu w ograniczonej liczbie osobników (2, 4, 8), poddawane samozapyleniu (wg Pollans, Allard w [4], zmienione).

Fig. 5. The effect of experimental bottleneck on plant height (1) and tiller number in *Lolium multiflorum*. Populations of restricted size (2, 4, 8 individuals) were maintained in common garden for three generations, with inbred treatment (after Pollans, Allard in [4], modified).



Ryc. 6. Relatywna wartość dostosowawcza sześciu populacji drugiego pokolenia *Scabiosa columbaria*. W pierwszym pokoleniu populacje poddane zostały eksperymentalnym zabiegom samozapylenia (1) i zapylenia krzyżowego wewnątrz- (2) i międzypopulacyjnego (3); w drugim samozapylenia i (A) zapylenia krzyżowego (B) (wg [78], zmienione).

Fig. 6. Mean relative fitness of six populations of the second generation of *Scabiosa columbaria*. In the first generation the populations were experimentally selfed (1) and outcrossed, both within (2) and between (3) populations, and in the second selfed (A) and outcrossed (B) (after [78], modified).

dzono przewidywanej dodatniej korelacji pomiędzy wielkością populacji a rozmiarem depresji wsobnej. Według autorów, małe populacje *S. columbaria* od niedawna zyskały ten status i są we wczesnej fazie procesów erozji genetycznej (i związanej z nim redukcji obciążenia genetycznego). Pozostaje zatem prawdopodobne, że w przyszłych pokoleniach dostosowanie może ulec obniżeniu wskutek obciążenia genetycznego. Oprócz tego, w dalszym ciągu nie jest jednak jasne, czy w przyszłych pokoleniach nie ujawni się depresja w wyniku swobodnego skrzyżowania (outbreeding depression). Tak więc, z jednej strony, dopływ genów z odległych populacji (swobodne krzyżowanie międzypopulacyjne) może przynieść doraźne, korzystne rezultaty, z drugiej zaś, w aspekcie długoterminowym, może doprowadzić do obniżenia dostosowania [78].

Stwierdzono również, że niewielkie liczebnie populacje mogą, paradoksalnie, charakteryzować się dużą zmiennością fenotypową, w porównaniu z liczebnymi [54]. Czy zatem erozja genetyczna w małych populacjach musi zawsze prowadzić do zredukowania zmienności fenotypowej? Odpowiedź brzmi: nie. Dzieje się tak z powodu zaburzonej u homozygot homeostazy rozwojowej, która powoduje zwiększenie zróżnicowania fenotypowego [11].

STRATEGIE REPRODUKCYJNE W CENTRUM I NA SKRAJU ZASIĘGU

Wobec ograniczonych zasobów energii organizmy dzielą ją pomiędzy wzrost, podtrzymanie funkcji życiowych i reprodukcję [19]. Inaczej ujmując, optymalizują swoje cykle rozwojowe poprzez selekcję genotypów dających największe szanse na przeżycie, a zwłaszcza wydanie potomstwa. Istnieje tutaj zasada „coś za coś" (trade-off), np. że organizm, który poświęca dużą część energii na reprodukcję we wczesnym wieku ma mniejsze szanse wydania potomstwa w wieku starszym, w porównaniu z tym, który nie kładzie nacisku na wcześniejszą reprodukcję.

Istnieje wiele koncepcji dotyczących strategii reprodukcyjnych w różnorodnych warunkach środowiska [72]. Wynikające z nich przewidywania mogą być sprawdzane, np. podczas doświadczeń nad wzajemnym przenoszeniem roślin z centrum występowania na skraj zasięgu i *vice versa* (doświadczenia transplantacyjne). W jednym z nich [31] stwierdzono, że bez względu na to, czy pędy *Ranunculus lingua* pozostały w swoim siedlisku, czy też zostały przeniesione, rośliny pochodzące ze skraju zasięgu wytwarzały większą liczbę kłączy statystycznie istotną (2,32) oraz posiadały mniejszą ich masę (0,85 g s.m.), w porównaniu do populacji centralnej (odpowiednio: 1,67 i 1,77 g s.m.). Czyli były to cechy utrwalone genetycznie. Według Johanssona [31] jest to przejaw strategii adaptatywnej populacji skrajnych, które narażone są na stochastyczne czynniki środowiska, jak erozja podłoża wywoływana działaniem lodu czy prądem rzeki. W tych warunkach faworyzowana jest wysoka produkcja wegetatywna. Przeciwnie, w populacji centralnej, gdzie wpływ czynni-

ków biotycznych (konkurencji i patogenów) jest większy, duże rozmiary kłączy, tworzone kosztem ich liczby, są cechami zwiększającymi dostosowanie.

Podobnie Mooney i Bilings [52] stwierdzili, że brzeżne, arktyczne populacje *Oxyria digyna* wytwarzają kłącza, podczas gdy południowe nie, i jest to cecha utrwalona genetycznie. Równocześnie produkcja nasion u populacji brzeżnych była ograniczona. Jako wyjaśnienie podają, że szanse przeżycia populacji w warunkach nie ustabilizowanego substratu siedlisk północy są większe w przypadku produkcji kłączy niż nasion, gdyż rośliny mogą prędzej się odnawiać po oderwaniu od rośliny macierzystej drogą wegetatywną, niż generatywną przy pomocy nasion [52].

Podane przykłady dotyczą ewolucji cechy będącej czynnikiem ograniczającym rozwój populacji. W przypadku roślin pomnażających się obecnie przede wszystkim wegetatywnie (jak u *Ranunculus lingua*) pozostaje kwestią otwartą, kiedy w warunkach Północy zaistniała możliwość reprodukcji generatywnej, a także rekombinacji genetycznej. Według Johanssona [31] mogła ona powstać podczas okresów ocieplenia, gdy średnia temperatura na tych obszarach była znacznie wyższa niż obecnie.

Innego rodzaju strategię stwierdzono u *Spartina patens*, która przeznacza więcej energii na reprodukcję wegetatywną i generatywną w warunkach nie ustabilizowanego środowiska wydmy nadmorskiej, natomiast w środowisku ustabilizowanym bagna słonego (marsz) więcej inwestuje we wzrost, kosztem mniejszej produkcji nasion i rozwoju kłączy [69].

W warunkach suboptymalnych, przy niedostatku zasobów, dobór faworyzuje te genety, które mogą aktywnie eksplorować teren w poszukiwaniu zasobów, poprzez wytwarzanie kłączy lub długich rozłogów (typ „guerilla" [25]). Dzieje się to kosztem reprodukcji generatywnej. Tym również można tłumaczyć większą genetyczną homogeniczność populacji o typie „guerilla", niż „phalanx" [75].

W warunkach optymalnych u roślin klonalnych faworyzowany jest częściej wzrost typu „phalanx", gdzie wśród ciasno upakowanych pędów (w przeciwieństwie do rozluźnionej struktury typu „guerilla") pojawiają się częściej pędy generatywne. Ten typ wzrostu jest adaptacją wynikającą z większej, niż w warunkach suboptymalnych, konkurencji międzygatunkowej.

KONKLUZJA

Badania nad genetycznymi i ekologicznymi konsekwencjami występowania populacji gatunku na skraju zasięgu wchodzą obecnie w nową fazę rozwoju, ze względu na wzrastającą dostępność technik badawczych, umożliwiających określenie genetycznej zmienności wewnątrz- i międzypopulacyjnej (obok badań wzorów izoenzymatycznych, także metody PCR). Przede wszystkim dalszych badań wymaga kwestia korelacji zmienności genetycznej (stopień polimorfizmu i heterozygotyczność) populacji i wartości przystosowawczej. Często związek ten wydaje się luźny, a przyczyna tego nie jest dostatecznie jasna. Najostrzej ten problem ujawnia się, gdy porównywane są wzorce podziału składników wariancji wewnątrz- i międzypopulacyjnej cech genetycznych i morfologicznych. Najczęściej nie są one zgodne (por. Tabela 1 i 2). Często zwraca się uwagę, że wyniki badań nad zmiennością genetyczną (np. RAPD) mogą być artefaktem, gdyż dotyczą jedynie losowo dobranych fragmentów genomu. Nie ma zatem pewności jakie cechy, i czy w ogóle, kodują sekwencje dobranego odcinka DNA. Inną kwestią jest odpowiedź na pytanie, w jakim stopniu istnieje korelacja pomiędzy ilościowym zróżnicowaniem cech fenotypowych a zmiennością genetyczną. Osobnym zagadnieniem jest także rola plastyczności fenotypowej jako czynnika selekcji.

Często niezgodne z przewidywaniami rezultaty badań zmuszają do ich pogłębionej interpretacji. Dotyczy to na przykład stwierdzanej niekiedy większej heterozygotyczności populacji brzeżnych, w porównaniu z centralnymi. Fakty te mogą znaleźć wytłumaczenie, gdy uwzględni się historię taksonu, obejmującą zagadnienia dróg migracji, istnienia refugiów itp. Interesującą hipotezą jest, że dobór kierunkowy w suboptymalnych warunkach środowiska z jednej stro-

ny zwiększa tam dostosowanie, z drugiej zaś, po przeniesieniu roślin w warunki optymalne, zmniejsza ich szansę przeżycia w porównaniu z kontrolą.

Oddzielenie zmienności fenotypowej od zmienności o podłożu genetycznym wymaga zastosowania metod genetyki ilościowej. Badania takie przeprowadzono w Szwecji nad *Senecio integrifolius*. Nieoczekiwanie, stwierdzono większe genetyczne zróżnicowanie w populacji małolicznej. Oprócz tego odziedziczalność i liczba cech, wykazujących istotne addytywne genetyczne zróżnicowanie, były większe w niewielkiej, niż dużej populacji. Wynik ten dowodzi, że w niektórych przypadkach czynniki populacyjno-genetyczne posiadają mniejszy, w porównaniu z antropogenicznymi (fragmentacja siedlisk), wpływ na prawdopodobieństwo ekstynkcji [80].

Zaznacza się również niedostateczne wykorzystanie w rozważaniach genetycznych teorii ekologicznych, dotyczących optymalizacji strategii życiowych w różnych warunkach środowiska. Pogłębionych wniosków, dotyczących mechanizmów funkcjonowania populacji na skraju zasięgu, można oczekiwać także z wyników badań nad normą reakcji.

Należy również wspomnieć o roli teorii populacyjno-genetycznych jako narzędzi racjonalnej ochrony gatunkowej, zwłaszcza populacji znajdujących się na skraju zasięgu. W tym względzie na czoło wysuwa się koncepcja metapopulacji [39]. Jest to populacja składająca się z mniejszych jednostek o rozkładzie skupiskowym. Każda z małych subpopulacji posiada mniej więcej ujednoliconą pulę genową, najczęściej z ilościową przewagą homozygot. Prawdopodobieństwo ekstynkcji każdej z nich jest duże, jakkolwiek możliwe jest powtórne zasiedlenie. Niewielki przepływ genów stanowi przeciwwagę dla mechanizmów powodujących genetyczne zubożenie. Wydaje się, że koncepcja metapopulacji pomoże osadzić zaawansowane, teoretyczne modele genetyczne w ekologicznych realiach środowiska.

PODZIĘKOWANIA

Wszystkim, którzy krytycznie przeglądali wcześniejsze wersje pracy, przede wszystkim Zbigniewowi Dzwonko, Andrzejowi Joachimiakowi, Małgorzacie Jankowskiej-Błaszczuk, Urszuli Korzeniak, Pawłowi Michalczykowi, Pawłowi Olejniczakowi i Zbigniewowi Szelągowi, wyrażam serdeczne podziękowanie. Szczególną wdzięczność winien jestem Alinie Stachurskiej za liczne dyskusje i pomoc w przygotowaniu pracy do druku oraz Elżbiecie Nowotarskiej za wykonanie rycin.

Praca wykonana w ramach grantu KBN nr 6 P04C 025 13.

LITERATURA

[1] ANTONOVICS J. 1976. The nature of limits to natural selection. *Ann. Missour. Bot. Gard.* **63**: 224–247.

[2] ANTONOVICS J., LEVIN A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 41–452.

[3] BARRETT S. C. H., CHARLESWORTH D. 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* **352**: 522–524.

[4] BARRET S. C. H., KOHN J. R. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. W: D. A. FALK, K. E. HOLSINGER (red.), *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford Univ. Press, New York, ss. 3–30.

[5] BEGON M., MORTIMER M. 1989. Ekologia populacji. Studium porównawcze zwierząt i roślin. PWRiL, Warszawa, ss. 356.

[6] BENGTSSON J., FAGERSTROM T., RYDIN H. 1994. Competition and coexistence in plant communities. *TREE* **9**(7): 246–250.

[7] BRADSHAW A. D., HARDWICK K. 1989. Evolution and stress genotypic and phenotypic components. *Biol. J. Linn. Soc.* **37**: 137–155.

[8] BRADSHAW A. D., MCNEILLY T. 1991. Evolutionary response to global climatic change. *Ann. Bot.* **67** (Suppl. 1): 5–14.

[9] BROWN W. L. 1957. Centrifugal speciation. *Quart. Rev. Biol.* **32**: 247–277.

[10] BURDON J. J. 1980. Intra-specific diversity in natural population of *Trifolium repens*. *J. Ecol.* **68**: 717–735.

[11] CARSON H. L. 1990. Increased genetic variation after a population bottleneck. *TREE* **5**: 228–230.

[12] CHAPIN III F. S., CHAPIN M. C. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal gradient and local gradients. *Ecology* **62**: 1000–1009.

[13] CHARLESWORTH D., CHARLESWORTH B. 1987. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its evolutionary consequences. *Annu. Rev. Syst. Ecol.* **18**: 237–268.

[14] COEHN D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. Theor. Biol.* **12**: 119–129.

[15] COUNTS R. L. 1993. Phenotypic plasticity and genetic variability in annual *Zizania* sp. along a latitudinal gradient. *Can. J. Bot.* **71**: 145–154.

[16] DELESALLE V., MAZER S. J. 1995. The structure of phenotypic variation in gender and floral traits within and among populations of *Spergula marina* (*Caryophyllaceae*). *Am. J. Bot.* **82**(6): 798–810.
[17] ERIKSSON O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* **68**(2): 371–374.
[18] FALIŃSKA K. 1973. Dynamika sezonowa runa zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Phytocoenosis* **1**: 1–121.
[19] GIESEL J. T. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogenous environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **7**: 57–79.
[20] GRACE J. 1987. Climatic tolerance and the distribution of plants. *New Phytol.* **106**(Suppl.): 113–130.
[21] HAMRICK J. L., GODT M. J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. W: A. H. D. BROWN, M. T. CLEGG, A. L. KAHLER, B. S. WEIR (red.), *Plant population genetics, breeding and genetic resources*, Sinauer, Sunderland, MA, ss. 43–63.
[22] HAMRICK J. L., GODT M. J. W., MURAWSKI D. A., LOVELESS M. D. 1991. Correlation between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. W: D. A. FALK, K. E. HOLSINGER (red.), *Genetics and conservation of rare plants*, Oxford Univ. Press, New York, ss. 75–86.
[23] HAMRICK J. L., GODT M. J., SHERMAN-BROYLES S. L. 1995. Gene flow among plant populations: evidence from genetic markers. *Monogr.* in *Sys. Bot. Missouri Bot. Gard.* **53**: 215–232.
[24] HARBERD D. J. 1961. Observation on population structure and longevity in *Festuca rubra* L. *New Phytol.* **60**: 184–206.
[25] HARPER J. L. 1986. Biologia populacyjna i ewolucja organizmów klonalnych. Moduły i rozgałęzienia a pobieranie składników pokarmowych. *Wiad. Ekol.* **32**(4): 327–359.
[26] HASTINGS A., HARRISON S. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 167–188.
[27] HEDERICK P. W., GINEVAN M. E., EWING E. P. 1976. Genetic polymorphism in heterogenous environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **7**: 1–32.
[28] HEYWOOD J. S. 1991. Spatial analysis of genetic variation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 335–355.
[29] HICKMAN J. C. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (*Polygonaceae*). *J. Ecol.* **63**(2): 689–701.
[30] HOFFMAN A. A., BLOWS M. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *TREE* **9**(6): 223–227.
[31] JOHANSSON M. E. 1994. Life history differences between central and marginal populations of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*: a reciprocal transplant experiment. *Oikos* **70**: 65–72.
[32] KALISZ S., WARDLE G. M. 1994. Life history variation in *Campanula americana* (*Campanulaceae*): population differentiation. *Am. J. Bot.* **81**: 521–527.
[33] KIK C. 1989. Ecological genetics of salt resistance in a clonal prennial, *Agrostis stolonifera* L. *New Phytol.* **113**: 453–458.
[34] KOBIV YU. J. 1992. Ecology and population ontogenic peculiarities of *Arnica montana* L. (*Asteraceae*) in the Ukrainian Carpathians. *Ukr. Bot. Zhurn.* **49**(3): 46–51 .
[35] KORNAŚ J., KORNAŚ A. 1986. Geografia roślin. PWN, Warszawa, ss. 528.
[36] KRZANOWSKA H., ŁOMNICKI A., RAFIŃSKI J. 1982. Wprowadzenie do genetyki populacji. PWN, Warszawa, ss. 224.
[37] LANGLET O. 1971. Two hundred years of genecology. *Taxon* **20**(5/6): 653–722.
[38] LAWTON J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *TREE* **8**(11): 409–413.
[39] LEVIN D. A. 1995. Metapopulations: an arena for local speciation. *J. Evol. Biol.* **8**: 635–644.
[40] LEWIS P. O., CRAWFORD D. J. 1995. Pleistocene refugium endemics exhibit greater allozymic diversity than widespread congeners in the genus *Polygonella* (*Polygonaceae*). *Am. J. Bot.* **82**(2): 141–149.
[41] LYNCH M., GABRIEL.W. 1990. Mutation load and the survival of small populations. *Evolution* **44**: 1725–1737.
[42] MARSHALL D. R., BROWN A. H. D. 1981. The evolution of apomixis. *Heredity* **47**: 1–15.
[43] MASHBURN S. J., SHARITZ R. R., SMITH M. H. 1978. Genetic variation among *Typha* populations of the southeastern United States. *Evolution* **32**: 681–685.
[44] MATTON D. P., NASS N., CLARKE A. E., NEWBIGIN E. 1994. Self-incompatibility: how plants avoid illegitimate offspring. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 1992–1997.
[45] MAYR E. 1974. Populacje, gatunki i ewolucja. Wiedza Powszechna, Warszawa, ss. 592.
[46] MAZER S. J., HULTGARD U.-L. 1993. Variation and covariation among floral traits within and among four species of northern European *Primula* (*Primulaceae*). *Am. J. Bot.* **80**(4): 474–485.
[47] MCDONALD D. B., HAMRICK J. L. 1996. Genetic variation in some plants of Florida scrub. *Am. J. Bot.* **83**: 21–27.
[48] MCGRAW J. B., ANTONOVICS J. 1983. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. I. Ecotypic differentiation and life-cycles stages of selection. *J. Ecol.* **71**: 879–897.
[49] MICHALAK P. 1995. Ewolucja barier rozrodczych u zwierząt. *Przegl. Zool.* **39**(1–2): 47–64.
[50] PIĘKOŚ-MIRKOWA H., MIREK Z., MIECHÓWKA A. 1996. Endemic vascular plants in the Polish Tatra Mts. Distribution and ecology. *Polish Bot. Stud.* **12:** 1–107.
[51] MITKA J. 1994. Rzadkie i zagrożone populacje roślin naczyniowych w Bieszczadach Zachodnich (Karpaty Wschodnie) wstępne wyniki badań. *Roczn. Bieszczadzkie* **3**: 131–146.
[52] MOONEY H. A., BILLINGS W. D. 1961. Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. *Ecol. Monogr.* **31**: 1–29
[53] OHLSON M. 1989. Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in *Saxifraga hirculus* populations in central and northern Sweden. *Holarct. Ecol.* **12**: 46–53.
[54] OOSTERMEIJER J. G. B., VAN EIJCK M. W., DEN NIJS J. C. M. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species

Gentiana pneumonanthe (*Gentianaceae*). *Oecologia* **97**: 289–296.

[55] PARSONS P. A. 1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 1–18.

[56] PAWŁOWSKI B. 1930. Dwie ciekawe turzyce z Czarnej Hory. *Spraw. Kom. Fizjogr.* **64**: 145–152.

[57] PRENTICE H. C., WHITE R. J. 1988. Variability, population size and isolation: the structuring of diversity in Öland *Gypsophila fastigiata*. *Acta Oecol.* **9**: 19–29.

[58] PRINCE S. D., CARTER R. N. 1985. The geographical distribution of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). 3. Its performance in transplant site beyond its distribution limits in Britain. *J. Ecol.* **73**: 49–64.

[59] RAPOPORT E. H. 1982. Areography. Geographical strategies of species. Pergamon Press, Oxford, New York, *etc.*, ss. 269.

[60] RICE W. R., HOSTERT E. E. 1993. Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years? Evolution **47**(6): 1637–1653.

[61] RICHTER T. S., SOLTIS P. S., SOLTIS D. E. 1994. Genetic variation within and among populations of the narrow endemic, *Delphinium viridescens* (*Ranunculaceae*). *Am. J. Bot.* **81**(8): 1070–1076.

[62] SCHLICHTING C. D. 1986. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 667–693.

[63] SCHLICHTING C. D. 1989. Phenotypic plasticity in *Phlox*. II. Plasticity of character correlations. *Oecologia* **78**: 496–501.

[64] SCHLICHTING C. D., LEVIN D. A. 1988. Phenotypic plasticity in *Phlox*. I. Wild and cultivated populations of *P. drummondii*. *Am. J. Bot.* **75**: 161–169.

[65] SCHMITT J. 1995. Genotype-environment interaction, parental effects and the evolution of plant reproductive traits. *Monogr. in Systematic Botany from the Missouri Bot. Garden* **53**: 199–214.

[66] SEITZ A., LOESCHCKE V. 1991. Species conservation: a population-biological approach. Birkhäuser Verl., Basel, Boston, Berlin, ss. 281.

[67] SELISKAR D. M. 1985. Effect of reciprocal transplanting between extremes of plant zones on morphometric plasticity of five plant species in an Oregon salt marsh. *Can. J. Bot.* **63**: 2254–2262.

[68] SIH A., GLEESON S. K. 1995. A limits-orientated approach to evolutionary ecology. *TREE* **10**: 378–382.

[69] SILANDER J. A., Antonovics J. 1979. The genetic basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. I. Morphometric and physiological traits. *Evolution* **33**(4): 1114–1127.

[70] SOLBRIG O. T., SIMPSON B. B. 1974. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.* **62**: 473–486.

[71] SOULÉ M. 1971. The variation problem: the gene flow-variation hypothesis. *Taxon.* **20**: 37–50.

[72] SOUTHWOOD T. R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* **52**: 3–18.

[73] STEARNS S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, Oxford, New York, Tokyo, 249 ss.

[74] STEBBINS G. L. 1958. Zmienność i ewolucja roślin. PWN, Warszawa, 470 ss.

[75] STEWART C. N., NILSEN E. T. 1995a. Phenotypic plasticity and genetic variation of *Vaccinium macrocarpon*, the American cranberry. I. Reaction norms of clones from central and marginal populations in a common garden. *Int. J. Plant Sci.* **156**: 687–697.

[76] STEWART C. N., NILSEN E. T. 1995b. Phenotypic plasticity and genetic variation of *Vaccinium macrocarpon*, the American cranberry. II. Reaction norms and spatial clonal patterns in two marginal populations. *Int. J. Plant Sci.* **156**: 698–708.

[77] TOMIUK J., WÖHRMANN K. 1994. Population genetics. *Progress in Botany* **55**: 276–287.

[78] TREUREN VAN R., BIJLSMA R., OUBORG N. J., DELDEN VAN W. 1993. The significance of genetic erosion in the process of extinction. IV. Inbreeding depression and heterosis effects caused by selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. *Evolution* **47**(6): 1669–1680.

[79] VIA S. 1993. Regulatory genes and reaction norms. *Am. Nat.* **142**: 374–378.

[80] WIDÉN B., ANDERSSON S. 1993. Quantitative genetics of life-history and morphology in a rare plant, *Senecio integrifolius*. *Heredity* **50**: 503–514.

[81] WOLF P. G., CAMPBELL D. R. 1995. Hierarchical analysis of allozymic and morphometric varation in a montane herb, *Ipomopsis aggregata* (*Polemoniaceae*). *J. Heredit.* **86**: 386–394.

[82] WU L., BRADSHAW A. D., THURMAN D. A. 1975. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. III. The rapid evolution of copper tolerance in *Agrostis tenuis*. *Heredity* **34**: 165–187.

[83] ZARZYCKI K. 1976. Małe populacje pienińskich roślin reliktowych i endemicznych, ich zagrożenie i problemy ochrony. *Ochrona Przyrody* **41**: 7–75.

[84] ZOBEL M. 1992. Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* **65**(2): 314–320.

DODATEK

Statystyki podziału zmienności allozymatycznej pomiędzy zmiennością wewnątrz- i międzypopulacyjną. Liczba populacji wynosi *j*, liczba allei *i*. Do obliczeń służą dane frekwencji alleli (p_i) w danych loci; *n* jest liczebnością próby w każdej populacji (Nei 1973, cyt. za [55]).

Locus – *allele*	Populacja – Population			
	1	2	3	*j*
G3pdh-1a	1,00	1,00	1,00	p_{1j}
G3pdh-2a	1,00	1,00	1,00	p_{2j}
Lap-a	0,93	0,83	0,68	p_{3j}
Lap-b	0,07	0,17	0,32	p_{4j}
Pgm-a	0,00	0,00	0,09	p_{5j}
Pgm-b	0,42	0,91	0,85	p_{6j}
Pgm-c	0,58	0,09	0,14	p_{7j}
i	p_{i1}	p_{i2}	p13	pij

źródło: [58], zmienione

1) Zmienność wewnątrzpopulacyjna H_s; wartość ta jest specyficzna dla poszczególnych loci w danej populacji;

$$H_s = \frac{2n}{2n-1}\left(1-\sum p_{ij}^2\right)$$

n liczba osobników zbadanych w danej populacji; p_i proporcja allelu *i* w danym locus i w danej populacji *j*.

2) Średnia zmienność wewnątrzpopulacyjna H_m; jest średnią wartością H_s dla poszczególnych populacji (*j*), ważoną przez liczebność próby w każdej populacji (n_j).

$$H_m = \frac{\sum n_j Hs_j}{\sum n_j}$$

3) Ogólne zróżnicowanie H_t; obliczane jak dla poszczególnych loci H_s, lecz z wykorzystaniem wszystkich wartości p_{ij}.

4) Międzypopulacyjna składowa zróżnicowania F_{ST}

$$F_{ST} = \frac{H_t - H_m}{H_t}$$