Uniwersytet w Białymstoku

Wydział Biologiczno-Chemiczny

Urszula Biereżnoj-Bazille

Historie życia i filogeografia niebielistki trwałej *Swertia perennis* L. w europejskiej części zasięgu geograficznego

Rozprawa doktorska

Promotor: prof. dr hab. Emilia Alicja Brzosko

Białystok, rok 2018

Spis treści:

PODZIĘKOWANIA 6

STRESZCZENIE 7

SUMMARY 8

I. WSTĘP 9

II. OBIEKT BADAŃ 14

Rozpoznanie taksonomiczne 14

Zasięg geograficzny 16

Siedliska 17

Biologia 18

Status konserwatorski 21

III. TEREN BADAŃ I WARUNKI BYTOWANIA POPULACJI *SWERTIA PERENNIS* L. 21

REGION PÓŁNOCNY (N) 23

Kurtuvenai (KUR) 23

Gražutes (GRA) 24

Labanoras (LAB) 24

Rowele (ROW) 24

Kamienna (KAM) 24

Łosiniany (LOS) 25

REGION POŁUDNIOWO-WSCHODNI (SE) 25

Sobowice (SOB) 26

Komarów (KOM) 26

REGION POŁUDNIOWY (S) 27

Zakopane (ZAK) 27

Masyw Pilska (BESKID: CEB i MIZ) 27

Karkonosze (SUDETY: ZLO i STA) 27

IV. METODY BADAŃ 28

Lokalizacja populacji 28

Liczebność, zagęszczenie i struktura przestrzenna ... 28
Ocena wieku osobników ... 31
Struktura wielkości ... 33
Potencjał reprodukcyjny i efektywność reprodukcji generatywnej ... 33
Potencjał rozrodczy i efektywność kwitnienia ... 33
System rozrodu ... 33
Siła kiełkowania nasion ... 36
Koszty reprodukcji generatywnej ... 37
Analizy statystyczne w badaniach historii życia ... 38
Zróżnicowanie morfologiczne osobników niebielistki trwałej ... 39
Analizy genetyczne ... 42
V. WYNIKI ... 46
LICZEBNOŚĆ oraz DYNAMIKA POPULACJI NIEBIELISTKI TRWAŁEJ *Swertia perennis* ... 46
Wielkość populacji ... 46
Dynamika liczebności populacji ... 46
Zagęszczenie i struktura przestrzenna populacji ... 49
Struktura wielkości osobników w populacjach *Swertia perennis* ... 61
ROLA REPRODUKCJI GENERATYWNEJ W DYNAMICE LICZEBNOŚCI POPULACJI ... 84
Potencjał reprodukcyjny ... 84
Częstość kwitnienia osobników ... 94
Długość przerwy pomiędzy kolejnym kwitnieniem ... 96
Poziom owocowania ... 99
Płodność osobników *Swertia perennis* ... 100
Rozrodczość ... 109
Śmiertelność ... 111
Koszty reprodukcji generatywnej ... 113
ROLA POMNAŻANIA WEGETATYWNEGO W DYNAMICE LICZEBNOŚCI POPULACJI 120
WPŁYW ODPOCZYNKU NA DYNAMIKĘ POPULACJI I WŁAŚCIWOŚCI OSOBNIKÓW . 123
SYSTEM ROZRODU *Swertia perennis* ... 128

CYKL ŻYCIOWY *Swertia perennis* 135
ROŻNORODNOŚĆ GENETYCZNA 138
ZRÓŻNICOWANIE MORFOLOGICZNE 142
VI. DYSKUSJA 149
Dynamika populacji i jej uwarunkowania 151
Cykl życiowy 159
System rozrodu 162
Różnorodność genetyczna 167
Zróżnicowanie morfologiczne 170
Wskazówki konserwatorskie 172
VII. WNIOSKI 176
VIII. LITERATURA 178

Tym co obserwujemy, nie jest przyroda sama w sobie,

lecz przyroda taka, jaka ukazuje się naszej metodzie badania.

Werner Heisenberg (1958)

Pracę dedykuję Mężowi i Córce

PODZIĘKOWANIA

Powstanie tej pracy zawdzięczam wsparciu i współpracy wielu osób. Przede wszystkim pragnę podziękować promotor prof. dr hab. Emilii Brzosko, prof. UwB za cenne uwagi i sugestie w czasie przygotowań i realizacji prac terenowych, opracowywania danych oraz cierpliwość w trakcie pisania pracy i wiarę w moje możliwości. Podziękowania składam także dr hab. Adzie Wróblewskiej za pomoc w analizach genetycznych i interpretacji wyników a przede wszystkim za wyrozumiałość oraz Koleżankom z Zakładu Ekologii Roślin: dr Edycie Jermakowicz oraz mgr Beacie Ostrowieckiej i innym pracownikom Instytutu Biologii dziękuję za okazaną życzliwość, serdeczność i wsparcie.

Dziękuję prof. dr hab. Zbigniewowi Mirkowi, dr hab. Alicji Buczek, dr Edita Mescauscaite, dr Pawłowi Pawlikowskiemu, Panu Wiaczesławowi Michalczuk oraz Pani Lidii Przewoźnik z Karkonoskiego Parku Narodowego oraz pracownikom Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Krakowie za wskazanie lokalizacji populacji niebielistki trwałej. Dziękuję mgr Natalii Olejnik i mgr Maciejowi Jędrzejczakowi za dobre słowo, optymizm i pomoc w prowadzeniu prac terenowych.

Serdecznie dziękuję Dyrekcji Biebrzańskiego Parku Narodowego oraz koleżankom i kolegom z pracy za wyrozumiałość podczas prowadzenia wieloletnich badań oraz za poświęcony czas i „pomocną dłoń" w trakcie kończenia pisania pracy, szczególne dr Wojciechowi Ejankowskiemu.

Szczególnie dziękuję Rodzicom oraz Mężowi za bezwarunkową miłość i wsparcie, jakim mnie obdarzają od zawsze, zwłaszcza w trudnych chwilach oraz za ciągłe wspieranie moich dążeń do samorealizacji w duchu przyrodniczych zamiłowań i naukowych pasji.

Rodzinie i najbliższym znajomym za wyrozumiałość i cierpliwość, które wielokrotnie były wystawiane na ciężką próbę.

Wszystkim innym serdecznym osobom, które wspierały mnie i w jakikolwiek sposób przyczyniły się do powstania tej pracy.

STRESZCZENIE

Hipoteza historii życia gatunku zakłada, że organizmy optymalizują swoje dostosowanie jako kompromis pomiędzy nakładami na aktualną reprodukcją generatywną i wzrost, przeżywalność i przyszłą reprodukcję (Stearns 1989; Bazzaz i Grace 1997). Różnorodność strategii życia występujących w świecie roślin jest ogromna, co uniemożliwia stworzenie uniwersalnego modelu opisującego całą różnorodność. Każdy gatunek prezentuje specyficzny dla siebie zestaw cech, które składają się na jego indywidualną strategię. Co więcej strategia życiowa jest niepowtarzalną reakcją przystosowawczą każdego organizmu do środowiska jego bytowania, może być odmienna w różnych częściach zasięgu geograficznego. Modyfikacje historii życiowych są odpowiedzią organizmu na zmieniające się warunki abiotyczne i biotyczne. Poznanie reakcji organizmu na zmieniające się warunki otoczenia jest szczególnie aktualne w dobie nasilających się antropopresji i zmian klimatu, w kontekście gatunków rzadkich i chronionych, do których należą specjaliści siedliskowi czy gatunki arktyczno-alpejskie.

Celem mojej pracy było poznanie wybranych aspektów historii życia, opisanie strategii realizowanych w populacjach bytujących w różnych częściach zasięgu geograficznego oraz opisanie różnorodności genetycznej niebielistki trwałej *Swertia perennis* L. gatunku górskiego, specjalisty siedliskowego, lokalnie obecnego poza górami w izolowanych populacjach na niżu. Wiedza na temat różnorodności strategii niebielistki trwałej w różnych częściach zasięgu geograficznego może zwiększyć efektywność działań konserwatorskich.

Badania demograficzne przeprowadzono w 13 populacjach, a analizy genetyczne w 25 populacjach niebielistki trwałej zlokalizowanych w europejskiej części zasięgu geograficznego, zarówno w górach jak i na niżu.

Wyniki badań pozwoliły stwierdzić, iż niebielistka trwała modyfikuje historie życiowe w różnych częściach swojego zasięgu poprzez adaptacje do lokalnych warunków środowiska. W centrum występowania (góry) prowadzi strategię oszczędną – rośliny mają mniejsze rozmiary, mniej kwiatów, ale ich sukces reprodukcyjny jest wysoki. Na niżu, w regionach N i SE, osobniki niebielistki trwałej są istotnie większe, wydłużają kwiatostan, wytwarzają więcej kwiatów bądź zagęszczają ich liczbę na kwiatostanie, aby zwiększyć efektywność zapylenia. Jednak ich sukces zapyleniowy jest niższy względem regionu górskiego (S). Istotną rolę w kształtowaniu liczebności populacji pełni pomnażanie wegetatywne. Siedliska na niżu są suboptymalne, a rośliny kierują nakłady przede wszystkim na wzrost i rozmnażanie generatywne. Rośliny rosnące w surowszych warunkach klimatycznych modyfikują cykl życiowy poprzez szybsze inicjowanie reprodukcji generatywnej. W każdym z regionów osobniki niebielistki mogą przystępować do odpoczynku.

Niebielistka trwała dysponuje ewolucyjnie wykształconym zespołem właściwości stanowiących rodzaj kompromisowej reakcji na warunki panujące w różnych częściach zasięgu geograficznego. Odzwierciedleniem tego może być stosunkowo wysoka frekwencja i wysokie zróżnicowanie

haplotypów w europejskiej części zasięgu. Wyniki wykazały na izolację przestrzenną populacji karpackich i sudeckich.

SUMMARY

Life history theory predicts that organisms optimise their life time fitness according to the trade-off between current sexual reproduction and growth, survival and future reproduction (Stearns 1989; Bazzaz i Grace 1997). The variety of life strategies found in nature is vast and it is hard to put them into one model. Each species presents a specific set of traits that present its individual life history. Life strategy is an unique adaptive reaction of single organism to its entire environment and may be different in different parts of the geographical range. Modifications of life history traits are a response to changing abiotic and biotic conditions. Understanding the species's response to the changing environment is principally important in the era of intensifying anthropopressure and climate change in the context of rare and protected species, which are the stenotopic and arctic-alpine species.

The aim of my study was to rise knowledge about life history, strategies and describe genetic diversity of mountain specialist *Swertia perennis* (felwort) in different parts of its geographical range. Species is locally abundant at the lowlands, in isolated spots. Knowledge about changeability of life strategies in different part of species range shell increase effectiveness of conservation efforts.

I did demographic studies in 13 populations of *S. perennis* located in the European mountains and lowlands. The genetic studies were conducted in 25 European populations.

Results allowed to conclude that the felwort modifies the life history in different parts of the range and adapts to local environmental conditions. In the centre of occurrence (mountains) *Swertia* runs a sparing strategy - the plants have smaller sizes, fewer flowers, although their reproductive success is very high. At the lowlands the individuals are significantly larger, they prolong the inflorescence and increase the number of flowers within it, to increase the pollination’s efficiency. However, their pollination success is lower than in the populations from mountains. A vegetative reproduction plays also an important role in shaping the population dynamics. In spite of the suboptimal habitats in the lowlands fitness of individuals from lowlands is similar to one from mountains. However, those growing in harsher climatic conditions modify the life cycle by initiating a generative reproduction more quickly. In each of the regions individuals of felwort may persist in dormancy.

Swertia perennis has an evolutionary set of properties that are a kind of compromise response to the conditions prevailing in different parts of the geographical range. This may be reflected in the relatively high turnout and high diversity of haplotypes in the European part of the range. The genetic analyses showed the spatial isolation of the Carpathian and the Sudeten populations.

The presented diversity of strategies resulting from the phenotypic response of the species to environmental changes gives hope that the felwort can persist climate change as long as the ecosystems in which it occurs will be ecologically resilient.

I. WSTĘP

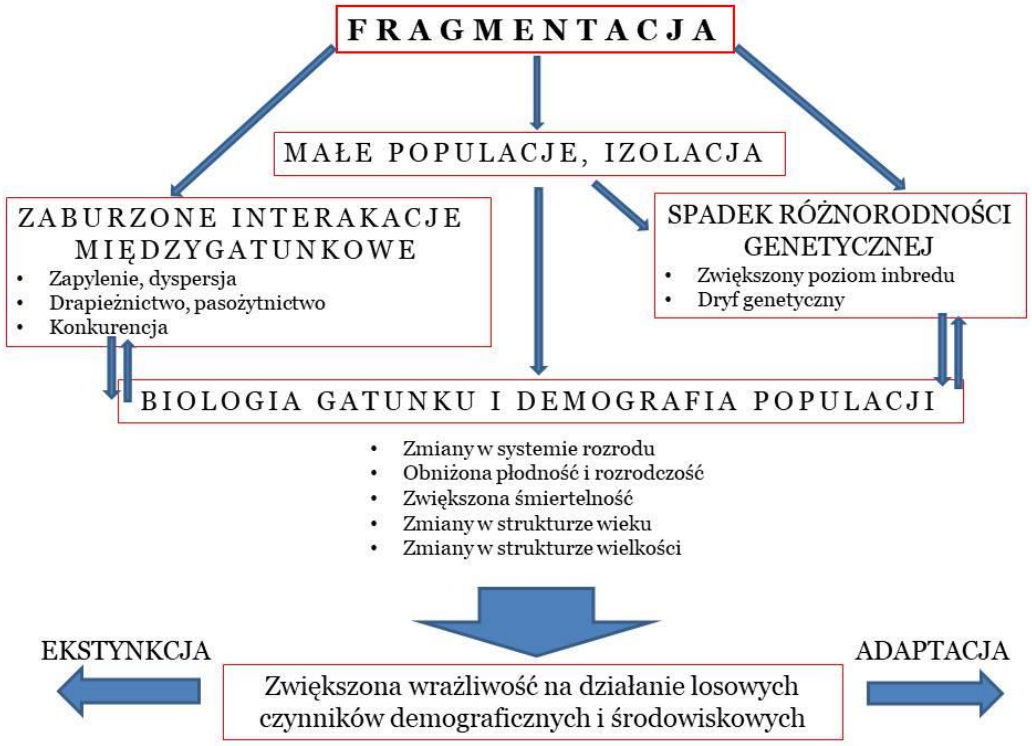
Jednym z fundamentalnych zagadnień w ekologii roślin jest problem historii życia gatunku rozumianej jako kompleks cech i procesów związanych ze wzrostem i reprodukcją (Falińska 2004). Poznanie historii życia gatunku pozwala zrozumieć jak w toku ewolucji kształtują się cechy stanowiące o jego trwaniu w czasie. Kombinacje cech historii życia układają się w określone strategie, które mogą być zmienne w czasie i przestrzeni. Wiąże się to z osiągnięciem kompromisu ewolucyjnego pomiędzy nakładami na wzrost i reprodukcję. Jak dotąd nie udało się opracować jednego wspólnego modelu opisującego wszystkie strategie reprezentowane w świecie roślin. Jedną z pierwszych prób stanowił model r/K zaproponowany przez Piankę (1970), którego podstawą jest podział całych zespołów cech i środowisk na dwa przeciwstawne. Organizmy podlegające selekcji typu *r* osiągają najlepsze dostosowanie przez szybkie rozmnażanie, występują w siedliskach o niestabilnych warunkach, efemerycznych. Populacje gatunków ulegających selekcji typu *K* osiągają najkorzystniejsze dostosowanie przez nakłady na wzrost i rozwój oraz późne osiąganie dojrzałości. Gatunki te zajmują siedliska stabilne, o trwałych lub też tylko okresowo i nieznacznie zmieniających się warunkach środowiska (Begon i Mortimer 1989). Z czasem okazało się jednak, że ta prosta, dwudzielna klasyfikacja nie wystarcza, by wyczerpująco opisać całą różnorodność strategii i po dekadzie stosowania została wyparta przez koncepcję trójkąta Grime'a (1979) opartą o trzy typy presji selekcyjnej – konkurencję (C), stres (S) i zaburzenia (R). Jednak różnorodność warunków siedliskowych i czynników oddziałujących na rośliny we wstępnych etapach sukcesji wymusiła niejako wyróżnienie strategii mieszanych, lepiej oddających rzeczywiste reakcje roślin (Grime 1979). Strategia C-R charakteryzuje rośliny odporne na konkurencję ograniczaną przez powtarzające się zaburzenia, przy niskim poziomie stresu; S-R to strategia typowa dla roślin siedlisk ekstremalnych, okresowo zaburzanych; strategia C-S jest właściwa roślinom występującym na siedliskach o umiarkowanym poziomie stresu i zaburzeń, natomiast o wyraźnym wpływie konkurencji innych gatunków. Najbardziej złożona strategia C-S-R dotyczy roślin występujących na takich siedliskach, gdzie wszystkie czynniki selekcyjne odznaczają się umiarkowanym natężeniem (Grime 1979; Falińska 2004). Teoria trójkąta C-S-R nadal jest najpowszechniejszą i dotychczas najbardziej wszechstronną i spójną. Model C-S-R był przez wielu autorów modyfikowany, by lepiej odzwierciedlał różnorodność życia roślin (Theurillat i Guisan 2001). Niemniej jest on trudny do przetestowania, a zdaniem Willson i Lee (2000) został zbyt uproszczony i ma ograniczone zastosowanie w przyrodzie. W międzyczasie proponowano także inne koncepcje, np. hipotezę stres-gradient SGH (Maestre i in. 2009), jednak żadna z nich nie zyskała takiej popularności jak trójkąt Grime'a. Niestety wiele gatunków roślin nie daje się zaliczyć do żadnej z wyróżnionych strategii, prezentując typy pośrednie (Ewers i Didham 2006; Brook i in. 2008). Każdy gatunek prezentuje swój własny zestaw cech składających się na jego unikalną strategię. Każdy z nich powinien być rozpatrywany indywidualnie. Szczególnie obecnie, gdy niekorzystne zmiany zachodzące w przyrodzie następują szybko (Ewers i Didham 2006), a ich

zróżnicowany charakter i tempo mogą w różny sposób modyfikować strategię poszczególnych gatunków (Dirzo i in. 2014). Przy stale nasilającej się presji człowieka prowadzącej do fragmentacji oraz coraz silniej widocznym wpływie zmian klimatu na siedliska i gatunki (Burrows i in. 2014) poznanie strategii życia gatunków rzadkich jest szczególnie istotne w ich ochronie i zachowaniu różnorodności biologicznej.

Odmienne czynniki środowiska, odmienne presje, prowadzą do różnorodności strategii prezentowanych przez rośliny w odmiennych warunkach bytowania (Gaston 2009; Jacquemyn i in. 2012). Dlatego tak trudno jest wpisać je w jeden schemat, tym bardziej gdy negatywne oddziaływania nakładają się na siebie (Ewers i Didham 2006; Brook i in. 2008). Pierce i in. (2017) twierdzą, iż ich udoskonalony model teorii C-S-R oparty o mierzalne wartości cech, m.in.: LA (leaf area), LDMC (*leaf dry matter content*), SLA (*specific leaf area*) daje możliwość określenia strategii roślin w różnych biomach w skali globu, jak też na poziomie populacji. Model ten ma pomóc wyjaśnić reakcję roślin na zmiany klimatyczne, zmiany w cyklach biochemicznych, zmiany w użytkowaniu terenu oraz na fragmentację siedlisk, które zostały uznane za najważniejsze przyczyny spadku różnorodności biologicznej (Ozinga i in. 2007). Presje te nie są równomiernie rozłożone, ale w zależności od wrażliwości danego ekosystemu zmieniają się w czasie i przestrzeni (EEA 2016).

Efekty fragmentacji są widoczne w różnej skali poczynając od kontynentu, poprzez krajobraz, aż do poziomu populacji (Ewers i Didham 2006). Fragmentacja prowadzi do zaniku na wielką skalę wrażliwych ekosystemów, np. torfowisk czy zbiorowisk górskich (Hintermann 1992; Ewers i Didham 2006). Innym efektem fragmentacji są zmiany zasięgów geograficznych gatunków (Optam i Wascher 2003; Lesica i McCune 2004; Burrows i in. 2014). W pierwszej kolejności negatywne zmiany są widoczne na poziomie populacji (Ryc. 1). Fragmentacja powoduje zmniejszenie wielkości populacji oraz izolację przestrzenną, co bezpośrednio wpływa na spadek różnorodności genetycznej (Lienert 2004; Honnay i Jacquemyn 2007; Jaquemyn i in. 2012). Efektem tego jest zmniejszenie dostosowania osobników do nowych warunków środowiska, zmiany interakcji międzygatunkowych, tj. zmiany w dostępności zapylaczy czy zwiększona konkurencja międzygatunkowa. Następstwa tych zmian znajdują się pod wpływem działania doboru naturalnego (Gaston 2009). Dlatego odpowiedź gatunków na fragmentację może być dwojaka: jedne ulegają ekstynkcji, inne dostosowują się zmieniając cechy historii życia (Lienert i in. 2002; Kull i Jaaska 2014).

Strategie roślin mogą być również modyfikowane odmiennymi warunkami środowiska w różnych częściach zasięgu (Gaston 2009). Według najpowszechniejszego modelu biogeograficznego *Hipotezy wypełnienia centrum* (ACH), wartości parametrów określających właściwości populacji, tj. potencjał



Ryc. 1. Wpływ fragmentacji na populacje roślin, Biereżnoj-Bazille.

reprodukcyjny czy wielkość populacji zmniejszają się w kierunku od centrum do krawędzi zasięgu (Brown i in. 1995). W tych warunkach, pod wpływem zachodzących zmian, najbardziej zagrożone ekstynkcją są populacje znajdujące się na krawędzi zasięgu. Stwierdzenie to nabiera szczególnego znaczenia w kontekście gatunków rzadkich i chronionych. Jednak Abeli i in. (2014) analizując badania 42 gatunków roślin wykazali, że model ACH jest słabo powtarzalny w przyrodzie. O ile wzorce różnorodności genetycznej zasadniczo spełniały kierunek zgodny z hipotezą, to w większości analizowanych przypadków wzorce demograficzne nie wpisują się w ten model. Również Pironon i in. (2016) zanegowali założenia hipotezy ACH. Wykazali, że tylko 29% zbadanych wzorców różnorodności genetycznej gatunków borealnych i tundrowych w zasięgu geograficznym może być tłumaczone regułą ACH.

Rośliny dostosowują się do odmiennych warunków siedliska, w różnych częściach zasięgu geograficznego poprzez zmianę strategii (Eckert i Barrett 1993; Moeller 2006; Herlihy i Eckert 2007; Sun i Cheptou 2012). Stąd, samo położenie populacji względem centrum zasięgu geograficznego nie może stanowić wyjaśnienia rozmieszczenia wzorców zmienności demograficznej i genetycznej (Gaston 2009; Frey i in. 2012). Nie wszystkie gatunki w jednakowy sposób reagują na zachodzące zmiany w ekosystemach (Werkman i Callaghan 2002; Britton i in. 2003; Kreyling i in. 2008; Bloch - Orłowska i Meissner 2016), tym samym nie wszystkie wpisują się w model ACH.

Zastosowanie koncepcji ACH znacznie komplikują presje narastające w szybkim tempie. Działalność człowieka logarytmicznie ogranicza dostępną przestrzeń i wymusza na gatunkach modyfikację strategii, a te bardziej wrażliwe stawia na granicy egzystencji. Tylko w samej Europie na przestrzeni niespełna 500 lat wymarło 30 taksonów (IUCN 2009). Presji antropogenicznej podlegają całe ekosystemy. Jednym z takich specyficznych środowisk są ekosystemy mokradłowe (Fernadez-Pascual 2016), które zanikają w zastraszającym tempie w skali świata i Europy, przede wszystkim na skutek fragmentacji, intensyfikacji rolnictwa, eutrofizacji i nadmiernej eksploatacji (Wołejko i in. 2012; Asselen i in. 2013). Wszelkiego rodzaju torfowiska i tereny zalewowe, mimo relatywnie niewielkiej powierzchni w skali kontynentu (około 30 000 km²), znikają bezpowrotnie z krajobrazu Europy. Już w latach 90-tych ubiegłego wieku, około 60% powierzchni mokradeł została przekształcona w agrocenozy (Vasander i in. 2003). Szacuje się, że kolejne 4,8% zniknęło w latach 1999-2006. Przekształceniom i zanikowi podlegają także ekosystemy bagienne w górach, które są szczególnie wrażliwe na zmiany klimatu (Sala i in. 2005; EEA 2016; Horsák i in. 2018). Stan siedlisk mokradłowych chronionych w ramach sieci Natura 2000 na podstawie dyrektywy Rady Europy, tzw. Dyrektywy Siedliskowej (80% siedlisk mokradłowych Europy jest objęta siecią) w połowie przypadków (51%) jest zły (U2). Zaledwie 13% oceniono jako właściwy (FV). Również perspektywy ich ochrony są niezadawalające ponieważ aż w 44% monitorowanych przypadkówch stwierdzono trend pogarszający, a tylko w przypadku 7% siedlisk status ochronny został poprawiony (EEA 2015). W dzisiejszym krajobrazie Europy torfowiska są postrzegane jako siedliska „wyspowe", gdyż na skutek przekształceń krajobrazu są bardziej lub mniej izolowane. Ich przekształcanie bądź zanik prowadzą równocześnie do negatywnych zmian w populacjach gatunków roślin od nich zależnych (Laine i in. 1995; Bergamini i in. 2009), szczególnie w odniesieniu do wyspecjalizowanej grupy roślin jaką są gatunki stenotopowe (Noreika i in. 2016) czy taksony o zasięgu borealno-górskim (Lienert i in. 2002a,b; Vittoz i in. 2006). Przede wszystkim w populacjach tych gatunków widoczne są negatywne skutki antropogenicznych zmian (fragmentacji), niejednokrotnie świadczące o wysokim ryzyku wymarcia (Kotiaho i in. 2005, Wołejko i in. 2012). Gatunki o niskiej konkurencyjności, dostosowane do specyficznych warunków siedliskowych często nie są w stanie przeciwdziałać zachodzącym zmianom, tj. wzrostowi dekompozycji materii organicznej w glebie (murszenia gleb), przyspieszeniu obiegu nutrientów, a w konsekwencji pojawieniu się gatunków kosmopolitycznych / generalistów (Walther i in. 2005; Clavel i in. 2011; Moradi i in. 2012). Mają też ograniczone możliwości dyspersji ze względu na wyspowy charakter siedlisk (Pearson i Dawson 2005; Horsák i in. 2012).

Jednym z gatunków, który wyraźnie zareagował na degradację siedlisk i ich fragmentację jest niebielistka trwała *Swertia perennis* L. Jest to specjalista siedliskowy, takson ściśle związany z młakami niskoturzycowymi i źródliskami, o słabo poznanej biologii. Niebielistka jest gatunkiem cyrkum-borealnym, o wyraźnie dysjunkcyjnym zasięgu geograficznym, z centrum występowania w Alpach, choć znane są pojedyncze stanowiska na niżu. Wzrastająca degradacja i fragmentacja

siedlisk powoduje, że gatunek ten wycofuje się nawet z centrum zasięgu. Tylko w Szwajcarii liczba stanowisk niebielistki zmniejszyła się o 24% w ostatnich 130 latach (Lienert i in. 2002a,b). Na niżu sytuacja jest bardziej dramatyczna. W Niemczech w latach 60-tych ubiegłego wieku znanych było 45 stanowisk niebielistki, a obecnie pozostały cztery (Thiele i in. 2014). Sytuacja w Polsce przedstawia się podobnie. Z podawanych w 2001 r. około 30 stanowisk z niżu pozostały zaledwie dwa, na Lubelszczyźnie (Kaźmierczakowa i in. 2014). Odkryto także trzy nowe stanowiska (Pawlikowski i Wołkowycki 2010, Biereżnoj i Henel 2012). Nie bez powodu we wszystkich krajach Europy gatunek ten otrzymał wysoki status konserwatorski – VU lub EN (zebrane w Biereżnoj 2015).

W powyższym kontekście niniejsza rozprawa doktorska ma za cel nadrzędny poznanie historii życia niebielistki trwałej w różnych regionach europejskiej części zasięgu geograficznego. W obrębie tego celu wyróżniono następujące cele szczegółowe:

1A. Poznanie wybranych aspektów cyklu życiowego i systemu rozrodu niebielistki, który został zrealizowany poprzez weryfikację dwóch hipotez badawczych:

H1.A. *Cykl życiowy niebielistki jest modyfikowany odmiennymi czynnikami środowiskowymi w zależności od lokalizacji populacji w zasięgu geograficznym.*

H2.A. *Ilość i jakość potomstwa zależy od sposobu zapylenia.*

1B. Poznanie strategii życiowych populacji niebielistki w różnych rejonach europejskiej części zasięgu geograficznego. Realizację tego celu weryfikowano przy użyciu następujących hipotez badawczych:

H1.B. *Osobniki niebielistki, gatunku nektarycznego, charakteryzują się wysoką płodnością, a populacje wysokim potencjałem reprodukcji generatywnej.*

H2.B. *U niebielistki trwałej działa reguła trade-off między nakładami na reprodukcję i wzrost, a relacje między nimi zależą od odmiennych warunków bytowania w różnych częściach zasięgu geograficznego.*

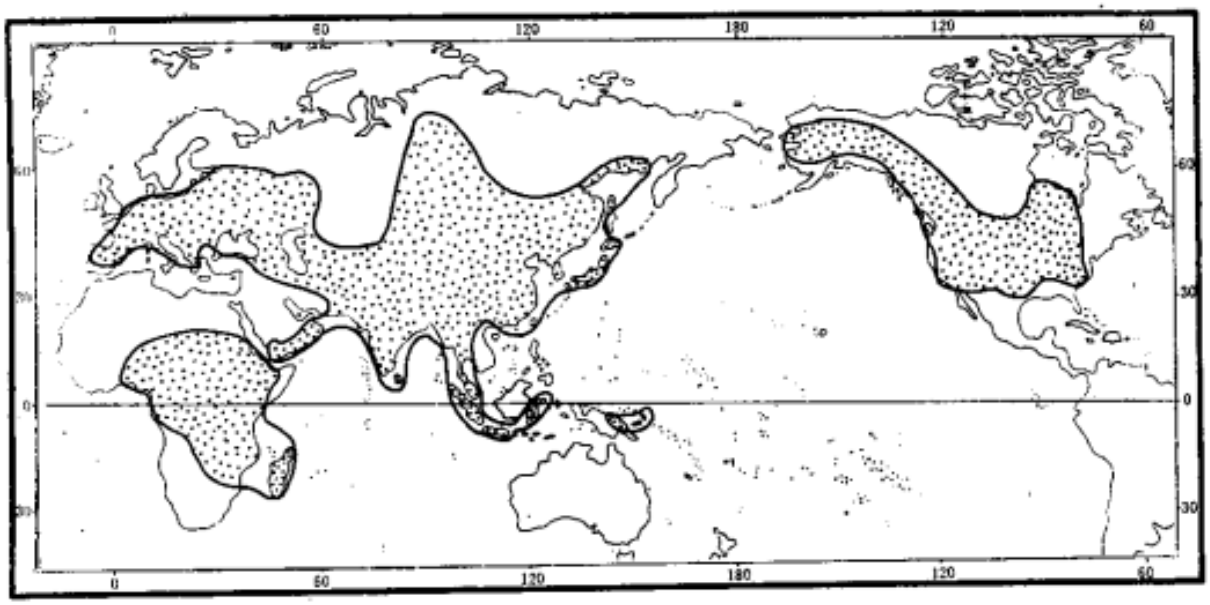
Ponadto założono, że fragmentacja zachodząca w zasięgu geograficznym gatunku może mieć znaczący wpływ na powstawanie odrębnych izolowanych grup genetycznych. Cel ten zrealizowano weryfikując następującą hipotezę:

H2.2 *Fragmentacja zasięgu geograficznego niebielistki trwałej sugeruje zróżnicowanie genetyczne w różnych częściach zasięgu.*

II. OBIEKT BADAŃ

Rozpoznanie taksonomiczne

Swertia perennis L. (= *Gentiana palustris* All.) (*Gentianaceae*) jest jednym ze 168 gatunków rodzaju, którego zasięg geograficzny jest związany z obszarem Eurazji i Ameryki Północnej (Ryc. 2). Za kolebkę rodzaju *Swertia* uznaje się Himalaje. Rodzaj *Swertia* jest grupą polifiletyczną (Chassot i in. 2001). Najbardziej aktualne ujęcie systematyczne dla rzędu *Gentianeae* oparte na połączeniu metod kladystycznych i filogenezy molekularnej zaproponowała Struwe (2014).



Ryc. 2. Zasięg geograficzny gatunków z rodzaju *Swertia* L. wg Ho i in. (1994).

Pozycja taksonomiczna *Swertia perennis* L.:

Królestwo: *Plantae*

Gromada: *Magnoliophytina*

Klasa: *Angiospermae*

Klad: *Asteridae*

Rząd: *Gentianales*

Rodzina: *Gentianaceae* JUSS.

Rodzaj: *Swertia* L.

Swertia perennis L.- niebielistka trwała jest uznawana za gatunek alpejski oraz za relikt postglacjalny w Europie (Hulten i Fries 1986). Pierwsze doniesienie o gatunku pochodzi z Bawarii z 1753 r. i zostało podane przez Linneusza (Flora Iberica 2011). Śledząc historyczne wzmianki na temat *Swertia perennis* w Europie można wnioskować, że klasyfikacja roślin do tego gatunku sprawiała badaczom liczne trudności. Świadczyć mogą o tym zapisy Farrer (1908): *The type of their whole race is common Swertia perennis; all the others are hardly distinguishable (...)*. W zależności od regionu Europy oraz autora wyróżniano bądź to odmiany barwne *Swertia perennis* L., bądź odrębne podgatunki. Tutin (1972) twierdził, iż są to wyłącznie barwne odmiany podczas gdy Szafer (1924) wyróżnił trzy gatunki niebielistek:

1. Niebielistka trwała *Swertia perennis* - występuje rzadko w Karpatach i na niżu (Roztocze Zachodnie, Wołyń, Wyżyna Lubelska, Wileńszczyzna i okolice Białegostoku, Grodna i Łomży, Pomorza i Poznania).

2. Niebielistka karpacka *Swertia alpestris* – częsta, występuje w wyższych częściach Karpat, głównie w Tatrach.

3. Niebielistka nakrapiana *Swertia punctata* – występuje w Karpatach w partii kosodrzewiny i piętrze alpejskim.

Od 1984 r. do chwili obecnej w Europie Środkowej rozróżnia się dwa podgatunki niebielistki trwałej (Piękoś-Mirkowa i Mirek 2006):

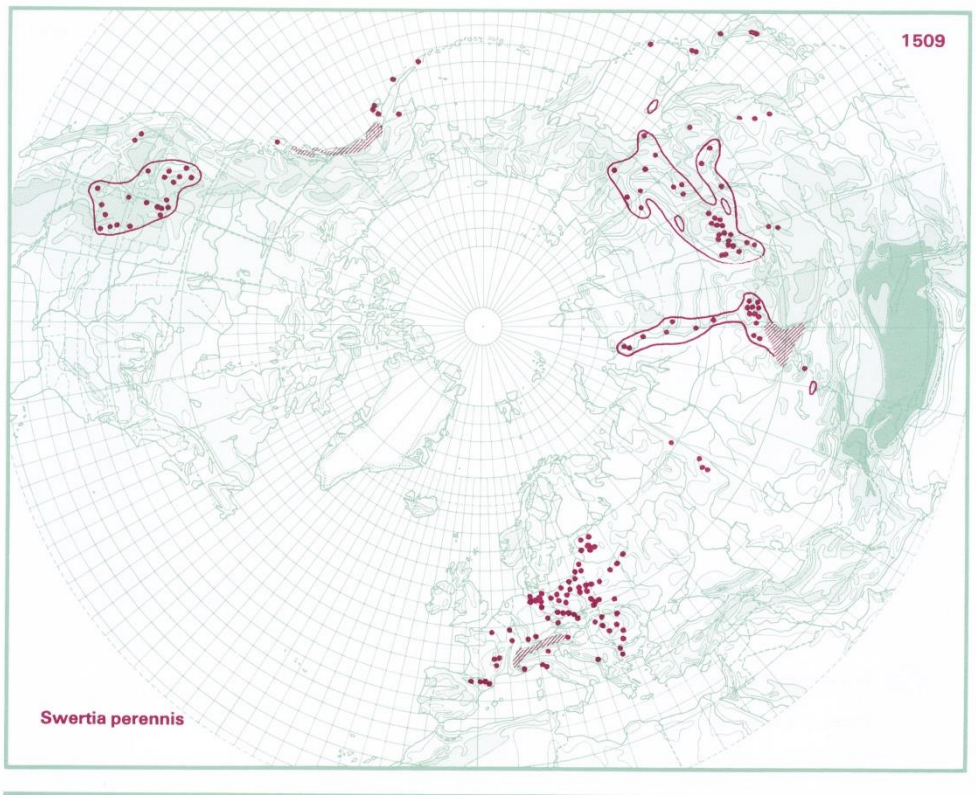
- *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Simonk. – występuje w górach, ma łodygę o wysokości do 35 cm o ulistnieniu skrętoległym, z 2-4 węzłami poniżej kwiatostanu oraz dłuższe płatki korony i działki kielicha.
- *Swertia perennis* L. subsp. *perennis* syn.: *Swertia perennis* L. subsp. *palustris* (Bertova) – występuje na niżu, ma łodygę o wysokości do 60 cm, liście zmniejszają się ku górze.

Bardzo podobna morfologicznie, przez co często mylona ze *S. perennis* var. *alpestris* (Tan i in. 2001), i zajmująca te same siedliska w górach jest wyróżniana na Ukrainie, Półwyspie Bałkańskim oraz w Turcji *Swertia punctata* (Baumg.). Również *Swertia iberica* (Fisch. ex Boiss) wyróżniana na Kaukazie jest niezwykle podobna do *Swertia perennis* L.

Przedstawiony wyżej rozdział na podgatunki czy odmiany w obrębie *Swertia perennis* sl. opiera się jedynie na porównaniach cech morfologicznych i przez niektórych autorów jest uważany za dyskusyjny (Tutin 1972, Heaupler i Muer 2000). W niniejszej pracy założono, że nizinne i górskie populacje reprezentują jeden gatunek *Swertia perennis* L.

Zasięg geograficzny

Swertia perennis to gatunek o zasięgu cyrkumborealnym, o wyraźnej dysjunkcji, występujący od zachodnich wybrzeży Ameryki Płn., poprzez Europę, aż do masywów górskich w Azji Płd.-Zach. (Hulten i Fries 1986, Ryc. 3), które są uważane za kolebkę rodzaju *Swertia* (Ho i in. 1994). Ponadto gatunek charakteryzuje się dysjunkcją borealno-górską. Jego zwarty azjatycko-europejski zasięg geograficzny sięga od wschodnich Niemiec i Alp po europejską część Rosji (Piękoś-Mirkowa i Mirek 2006). Na terenie Europy zwarty zasięg jest coraz wyraźniej pofragmentowany na skutek zaniku siedlisk. Za centrum występowania gatunku w Europie uznaje się Alpy, choć znane są pojedyncze stanowiska z niżu (Lienert i in. 2002a).



Ryc. 3. Zasięg geograficzny *Swertia perennis* L. wg Hulten i Fries (1986).

Podgatunek *S. perennis* subsp. *alpestris* jest podawany z gór Hiszpanii, Francji, Włoch, Szwajcarii, Czech, Słowacji, Polski, Ukrainy oraz Rumunii i Bułgarii (Tutin 1972). W Polsce gatunek obecny jest w Karkonoszach, Tatrach oraz Beskidzie Żywieckim, gdzie występuje stosunkowo często (Piękoś-Mirkowa i Mirek 2006, Kaźmierczakowa i in. 2014).

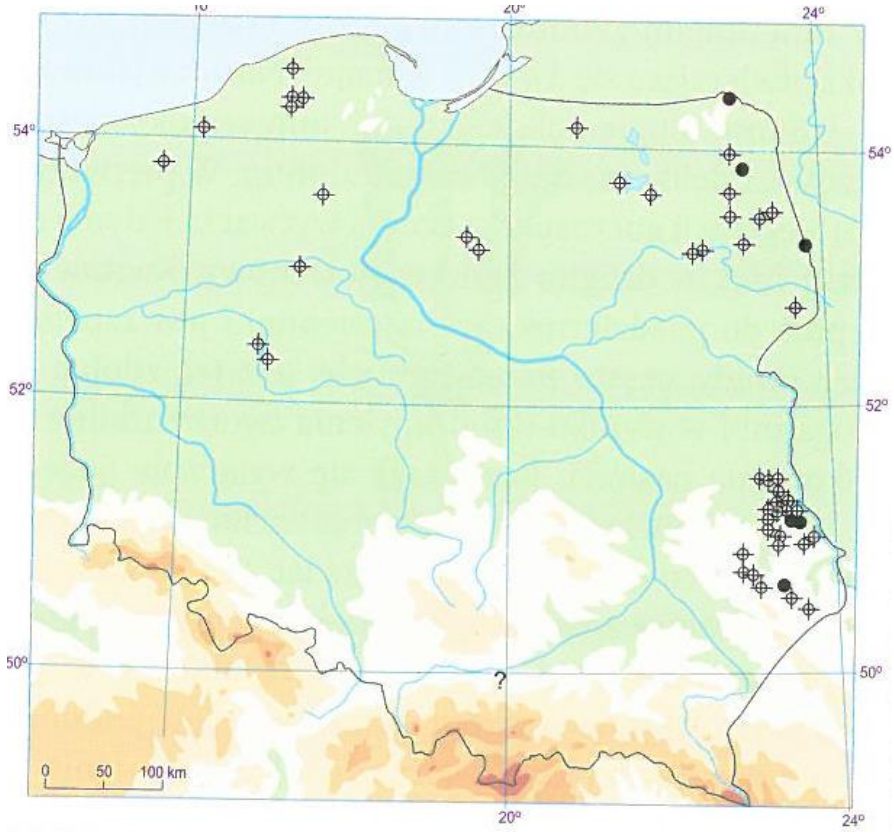
Podgatunek niżowy *Swertia perennis* L. subsp. *perennis* notowany był w Polsce, Niemczech, na Litwie, Łotwie, Ukrainie i Białorusi, w Republice Czeskiej, Rumunii, Rosji (Jenik 1961, Petrova i Vladimirov 2009, Shiyan 2014, Fedoskino). Na Białorusi występuje kilka silnie rozproszonych stanowisk (Skurativich 2006), a na Litwie siedem stanowisk (Matuleviciute 2007). Na Łotwie, po

wieloletniej nieobecności odnaleziono jedno stanowisko (Priedities 2007), a w Estonii są znane co najmniej trzy (Kuusk i in. 1996). W Niemczech w latach 60-tych ubiegłego wieku na niżu znanych było 45 stanowisk niebielistki. Obecnie podgatunek typowy występuje na czterech małolicznych stanowiskach w Maklenburgii (Fukarek i Henker 2006).

W Polsce *Swertia perennis* subsp. *perennis* jest znana z północnej oraz południowo-wschodniej części kraju (Kaźmierczakowa i in. 2014). Aktualnie polskie populacje niebielistki stanowią pozostałość po pierwotnie liczniejszych stanowiskach (Ryc. 4). Większość danych na temat występowania niebielistki na niżu ma charakter historyczny (Abromeit i in. 1898-1903 za Czubiński 1950 i Polakowski 1962). Stanowisko z Wielkopolski, z okolic Poznania, już w 1932 r. Hryniewiecki uznał za prawdopodobnie nieistniejące. W ostatnich latach nie potwierdzono także stanowiska z okolic Tucholi (inf. ustna, M. Ceynowa-Giełdon). Wiele stanowisk znanych było z obszaru Lubelszczyzny. Do dziś przetrwały tam zaledwie 2 - w okolicach Chełma oraz odnotowano nowe w okolicach Zamościa (Fijałkowski 1962, Michalczuk 2004). Najbardziej aktualne doniesienia nie potwierdziły występowania *Swertia perennis* na Polesiu Zachodnim (Kaźmierczakowa i in. 2014). W północno-wschodniej Polsce również nie udało się potwierdzić przeważającej większości stanowisk (Pawlikowski i Wołkowycki 2010). Za historyczne należy uznać występowanie niebielistki na Bagnie Wizna, nad Jeziorem Augusta czy w okolicach Białegostoku, jak też z terenu Puszczy Knyszyńskiej i Białowieskiej (Pawlikowski i Wołkowycki 2010). Nie udało się potwierdzić także stanowiska w dolinie Biebrzy (Pałczyński 1963, Bierężnoj i Henel 2012). Jednakże odkryto nowe lokalizacje na terenie obecnego województwa podlaskiego: w dolinie Świsłoczy, w okolicach Roweli i Rutki-Tartak (Pawlikowski, Wołkowycki 2010, Pawlikowski 2014 dane niepubl.) oraz w Górnym Basenie Biebrzy (Bierężnoj i Henel 2012). Stanowisko w okolicach Krakowa wymaga weryfikacji taksonomicznej (inf. ustna, R. Kaźmierczakowa).

Siedliska

Swertia perennis L. jest silnie związana z młakami niskoturzycowymi, bogatymi w węglan wapnia na niżu, w górach z wilgotnymi skałami, brzegami potoków, młakami i źródliskami, głównie w piętrze subalpejskim (Kaźmierczakowa i in. 2014). Gatunek jest spotykany przede wszystkim w fitocenozach ze związku *Caricion davallianae (*Klika 1934). Matuszkiewicz (2001) wymienia ją jako gatunek charakterystyczny dla zespołu *Caricetum davallianae*. Niebielistka utrzymuje się również na torfowiskach o zaburzonym reżimie wodnym, gdzie na skutek okresowego przesuszenia roślinność nawiązuje do zbiorowisk łąk zmiennowilgotnych *Molinion caeruleae* (Pałczyński 1963, Michalczuk 2004, Pawlikowski i Wołkowycki 2010). W Karkonoszach gatunek występuje przeważnie w zbiorowiskach subalpejskich źródlisk klasy *Montio-Cardaminetea: Swertietum perennis* – optimum, *Allietum sibirici* i *Crepido paludosae-Philonotidetum seriatae*. Nielicznie jest notowany również na torfowiskach *Junco filiformis-Sphagnetum recurvi, Polytricho communis-Molinietum coeruleae* i w ziołoroślach *Adenostyletum alliariae* oraz w wysokogórskich zbiorowiskach skalnych ścian kotłów polodowcowych *Saxifrago oppositifoliae-Festucetum versicoloris* (Kwiatkowski 2007).



Ryc. 4. Stanowiska niebielistki trwałej na obszarach nizinnych w Polsce wg Kaźmierczakowa i in. (2014). Czarne punkty oznaczają stanowiska naturalne potwierdzone po 1990 r.; punkty przekreślone – stanowiska naturalne historyczne, na których obecnie gatunek nie występuje.

Biologia

Swertia perennis to gatunek poliploidalny o liczbie chromosomów 2n = 28 (Kühn i Klots 2002; Lienert i in. 2002a,b,c). Niebielistka trwała jest hemikryptofitem o ciemnych płożących się kłączach, z ogonkowymi, odziomkowymi liśćmi tworzącymi rozetę, z której w czerwcu (góry) lub w lipcu (niziny) wyrasta ulistniony pęd generatywny osiągający wysokość 30-50 (100) cm, zakończony kwiatostanem złożonym z kilku do ponad 80 kwiatów (Ryc. 5). Liście w rozecie mają kształt od jajowatych do lancetowatych, o wyraźnie widocznym równoległym unerwieniu. Liście łodygowe są lancetowate, naprzeciwległe, ustawione po dwa, rzadko po trzy – tworzą wówczas okółek (Ho i in. 1994). Brudnofioletowe, ciemniej nakrapiane kwiaty są zebrane w wierzchotkę (Kaźmierczakowa i in. 2014). Obupłciowe kwiaty złożone z 4-5 płatków korony, o kolorze blado fioletowym do brudno fioletowego, składają się z jednego słupka położonego centralnie i 4-5 otaczających go pręcików. U podstawy płatków korony znajduje się 8-10 miseczkowatych miodników zakończonych frędzlami miodnikowymi, wytwarzających nektar wabiący owady, przede wszystkim błonkówki i muchówki (Lienert i Fischer 2004). Kwiaty są protandryczne, wykazują zarówno cechy dichogamii jak też herkogamii. Najpierw dojrzewają ciemnofioletowe pręciki (pyłek zmienia kolor z jasno żółtego na czerwonobrązowy, Lienert i Fischer 2004). W miarę dojrzewania pręciki odchylają się z centrum na zewnątrz kwiatu. Wówczas znamię słupka uaktywnia się, czego przejawem jest rozchylenie się

znamion. Kwiaty otwierają się raz, nie obserwowałam, by ponownie zamykały się na czas niesprzyjających warunków. W obrębie kwiatostanu poszczególne kwiaty otwierają się losowo (obserwacje własne).

Niebielistka trwała kwitnie od lipca do połowy sierpnia w górach, choć niektóre bazy internetowe wskazują także wrzesień. Z kolei na niżu kwitnienie przypada na okres sierpień – październik (obserwacje własne). Optimum kwitnienia przypada na sierpień, choć w populacji Komarów, (płd.-wsch. Polska) jest ono przesunięte na początek września. Okres kwitnienia niebielistki pokrywa się z kwitnieniem niewielu gatunków roślin dwuliściennych. Jest to koniec kwitnienia czarcikęsa łąkowego, wiązówki błotnej i ostrożeni. Większość roślin zielnych występujących na torfowisku jest już w fazie owocowania. Gatunek jest samozgodny. Dominuje zapylenie krzyżowe, jednak sporadycznie może dochodzić do samozapylenia (Kühn i Klots 2002; Lienert i in. 2004). Faza owocowania niebielistki przypada na wrzesień – październik (obserwacje własne). Faza rozsiewania nasion trwa długo (Bouman i in. w Struwe i Albert 2002). Owocem jest sucha, dwuklapowa torebka (10-12 mm), która po dojrzeniu pęka do około ½ długości umożliwiając wysypanie się dość dużych (1,5-2,0 mm), oskrzydlonych, dyskowatych nasion o siatkowato karbowanej łupinie nasiennej. Nasiona są bielmowe (Kühn i Klots 2002). Obserwacje ze stanowiska KAM wskazują, że wiele nasion pozostaje długo (nawet do wiosny) w torebce. Wg Hegi'ego (1907 za Lienert i Fischer 2004) liczba nasion w torebce nie przekracza pięćdziesięciu, choć Ho Ting-Nong i in. (1994) wskazują na 20-80 sztuk. Równocześnie z końcem fazy owocowania i początkiem rozsiewania diaspor zasychają liście łodygowe i odziomkowe. Czasami zasychanie liście może być przyspieszone na skutek porażenia rdzą. Nadziemne części roślin zamierają zwykle w listopadzie (obserwacje własne). Biologia rozprzestrzeniania się diaspor jest bardzo słabo poznana. Nasiona wypadają z torebki na skutek działania wiatru, deszczu czy też przechodzących zwierząt. Wydaje się, że opadają one w niedalekiej odległości od rośliny macierzystej (Lienert i in. 2002b). Efektywność rekrutacji siewek zależy od dostępności odpowiednich warunków do kiełkowania, wymaga raczej odsłoniętego podłoża, wolnego od innych roślin.

Dorosłe rozety wegetatywne mogą wytwarzać rozety potomne z tkanek merystemów bocznych (Kühn i Klots 2002). Badania Lienert i in. (2002b) wskazują, że wzrost klonalny nie odgrywa istotnego znaczenia w demografii gatunku. Niebielistka trwała tworzy nieustabilizowane metapopulacje, w których poziom lokalnego wymierania jest wyższy niż poziom kolonizacji (Harrison 1991). W miejscu uszkodzenia, np. na skutek zdeptania przez zwierzęta, tkanki ciemnieją, nabierając atramentowego koloru, stąd prawdopodobnie pochodzi jej polska nazwa.

Ryc. 5. Pokrój *Swertia perennis* L. na stanowisku KAM (region N). Fot. Biereżnoj-Bazille.

Status konserwatorski

Swertia perennis L. została uznana za gatunek zagrożony w skali całego świata (Lienert 2002a,b za Jäger i Hoffmann 1997). W większości krajów europejskich gatunek został wpisany na czerwone listy gatunków rzadkich i chronionych. W krajach Europy Zachodniej takson traktuje się całościowo, bez wyróżniania odmian czy podgatunków. Niebielistce trwałej w tych krajach przyporządkowano najczęściej status zagrożenia: narażony (VU) lub bliski zagrożenia (NT). W Alpach szwajcarskich liczba stanowisk niebielistki zmniejszyła się o 24% w ostatnich 30 latach (Lienert 2002a). Jedynie populacje w Alpach francuskich (*les Hautes-Alpes*) nie posiadają wysokiej kategorii zagrożenia. W krajach Europy Centralnej, w których są wyróżniane podgatunki *S. perennis*, to *S. perennis.* subsp. *perennis* jest szczególnie nieliczna i otrzymała wysoki status zagrożenia. Czechy, Rumunia, Bułgaria, Ukraina, Białoruś, Litwa, Łotwa i Estonia to kraje, w których takson wpisano na czerwone listy gatunków rzadkich jako silnie zagrożony (Kuusk i in. 1996; Skuratovič 2006; Matulevičiutė 2007; Priedītis 2007; Petrova i Vladimirov 2009; Grulich 2012; Shiyan 2014). W Polsce wg przyjętej przez Rutkowskiego (2004) skali częstości występowania niebielistkę (*S. perennis* subsp. *perennis*) określić należy jako gatunek rzadki (10-100 stanowisk) a nawet bardzo rzadki (1-10 stanowisk). Zanik jej stanowisk jest związany przede wszystkim z niszczeniem i utratą siedlisk (torfowisk), w górach dodatkowo jest to presja turystyczna (Lienert 2002b,c, 2003, własne obserwacje). Skuteczna ochrona lokalnych populacji gatunku wymaga utrzymania niezaburzonych stosunków wodnych na torfowiskach oraz ich nieleśnego charakteru. Niebielistka trwała forma typowa *S. perennis* subsp. *perennis* została uznana za gatunek zagrożony (EN) wg najnowszej Polskiej Czerwonej Księgi Roślin (Kaźmierczakowa i in. 2014). Badany gatunek jest objęty prawną ochroną ścisłą z wymogiem ochrony czynnej zgodnie z *Rozporządzeniem Ministra Środowiska z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin* (Dz.U. 2014 poz. 1409 – załącznik nr 1 poz. 190).

III. TEREN BADAŃ I WARUNKI BYTOWANIA POPULACJI *SWERTIA PERENNIS* L.

Badania były prowadzone w europejskiej części zasięgu geograficznego *Swertia perennis* L., w 13 populacjach rozmieszczonych w różnych regionach geograficzno-klimatycznych Europy Centralnej (Litwa, Polska), tak by uchwycić zróżnicowane warunki środowiska (Tab. 1, Ryc. 6). Regionalizacja biogeograficzna Polski na podstawie zróżnicowania flory (wg Szafera i Pawłowskiego 1972) dzieli obszar Polski na dwa regiony (prowincje): Środkowoeuropejski Niżowo-Wyżynny i Alpejsko-Karpacki. Granice między wydzielonymi regionami nie są ostre, lecz wskazują na położenie stref przejściowych oddzielających poszczególne regiony. Wyraźnie wyodrębniają się regiony górskie, ponadto północno-wschodnia i północno-zachodnia Polska oraz południowo-wschodni skraj naszego kraju. Stąd obszar badań (13 badanych populacji) podzielono umownie na trzy regiony, różniące się uwarunkowaniami klimatycznymi: a) **region północny (N)**, w skład którego weszły trzy populacje litewskie oraz trzy populacje z Polski Północnej (Suwalszczyzna, Podlasie); b)

region południowo-wschodni (SE) dwie populacje z terenu Podola i Polesia; c) **region południowy (S)** to obszar górski reprezentowany przez trzy populacje z Karpat oraz dwie populacje z Sudetów (Ryc. 7). Interpretując wyniki należy wziąć pod uwagę, iż ostatnie dekady cechują zmienne i nietypowe warunki pogodowe. Lata 2011-2014 były wyjątkowo ciepłe, co skutkowało mniejszymi opadami zimą i krótszym okresem zalegania pokrywy śnieżnej.

Tab. 1. Regiony klimatyczne Polski – zróżnicowanie temperatur i opadów, zaleganie pokrywy śnieżnej, usłonecznienie oraz długość okresu wegetacji wg Gumiński (1948, zmodyfikowane przez J. Kondrackiego w 1967). Kolumny: 1 – umowny region, 2 – dzielnica klimatyczna wraz z przypisaniem kodu populacji, 3 – średnia temperatura stycznia, 4 – średnia temperatura lipca, 5 – długość zimy, 6 – średnia roczna temperatura, 7 – średnia suma rocznych opadów, 8 – długość zalegania pokrywy śnieżnej, 9 – usłonecznienie, 10 – długość okresu wegetacyjnego.

1.	**2.**	**3. (°C)**	**4. (°C)**	**5. (dni)**	**6. (°C)**	**7. (mm)**	**8. (dni)**	**9. (h)**	**10. (dni)**
N[1]	V mazurska (ROW)	-2,5	16,5-17	110	6-7	600-650	70-80	1575	190-200
	IX podlaska (KAM, LOS)	-4	17,8	90-100	7	520-600	70	1600	200-210
SE	XII lubelska (KOM)			90		550-600	>80		210
	XIII chełmska (SOB)				7	580	>80	1700	210
S	XX sudecka (ZLO, STA)	0,5	Brak termicznego lata	190		>1200	> 100		110
	XXI karpacka (ZAK, MIZ, CEB					>1800	120		<90

[1] - W regonie N okres 2011-13 charakteryzował się wysokimi sumami opadów przypadających na miesiące letnie.

Ryc. 6. Fizjonomia siedlisk badanych populacji *Swertia perennis* L. Fot. Biereżnoj-Bazille.

REGION PÓŁNOCNY (N)

Ukształtowanie powierzchni regionu północnego jest związane z działalnością zlodowacenia Wisły. Teren ten charakteryzuje urozmaicona rzeźba, o znacznych deniwelacjach sprzyjających tworzeniu torfowisk, co powoduje, że ich udział jest największy względem pozostałych regionów Polski (Dembek i in. 2000). Obszar ten znajduje się pod wpływem klimatu borealnego (strefa borealna). Najlepiej zachowane torfowiska niskie są charakterystyczne dla mezoregionu Pojezierza Litewskiego. Roślinność tych mechowisk jest zróżnicowana. Duża część zbiorowisk to soligeniczne torfowiska z *Carex rostrata*. Inne, odpowiadają charakterystyce *Sphagno warnstorfii – Tomentypion nitentis*, związku wikaryzującego z *Caricion davallianae* w strefie borelanej i subborealnej Europy (Wołejko i in. 2012). Flora roślin naczyniowych i brioflora mechowisk w krajobrazie młodoglacjalnym charakteryzuje się występowaniem wielu rzadkich gatunków uważanych za relikty glacjalne. Jednym z nich jest niebielistka trwała *Swertia perennis*.

Kurtuvenai (KUR)

Nieduży obiekt torfowiskowy w dolinie rzeki Šona, na płn.-zach. Litwy, który jest objęty ochroną krajową w ramach Parku Regionalnego Kurtuvenai. Roślinność tworzą głównie niskie i średniej

wielkości turzyce: *Carex lasiocarpa, C. rostrata, C. limosa* i *C. lepidocarpa*. pH – 8,0; przewodność – 0,4112 μm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – zarastanie trzciną oraz drzewami, potencjalne – zakwaszenie (rozrost kęp torfowców), presja myśliwych.

Gražutes (GRA)

Kolejna badana populacja niebielistki trwałej jest zlokalizowana na torfowisku kopułowym, na zboczach doliny rzeki Święta, w płn.-wsch. części Litwy, w granicach Parku Regionalnego Gražute. Niski poziom zalegania wód gruntowych sprawia, że zbiorowisko roślinne jest niemalże jednogatunkowe, zdominowane przez *Phragmites australis*. Z tego też powodu badana populacja niebielistki trwałej jest mało liczna, a gatunek wycofuje się z obiektu. Obniżenie poziomu wód gruntowych zostało spowodowane najprawdopodobniej budową zbiornika zaporowego na rzece Święta. pH – 7,6; przewodność – 0,5929 μm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – niski poziom wód gruntowych, zarastanie przez trzcinę pospolitą oraz drzewa.

Labanoras (LAB)

Populacja *Swertia perennis* jest zlokalizowana w rozległej misie pojeziernej, na wschodzie Litwy (Pojezierze Wileńskie), w granicach Łabanorskiego Parku Regionalnego. Zbiorowisko roślinne tworzą głównie niskie i średniej wielkości turzyce: *Carex lasiocarpa, C. rostrata, C. limosa, C. lepidocarpa* i *C. flava*. Warstwa mszysta jest dobrze rozwinięta i budowana głównie przez *Hematocaulis vernicosus*. Torfowisko jest dobrze uwodnione, choć w części zachodniej i południowej przejawia oznaki sukcesji (zarastanie głównie brzozą). pH – 7,7; przewodność – 0,396 μm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – nieznane, potencjalne – presja myśliwych.

Rowele (ROW)

Najmniejsza populacja spośród badanych jest położona na obszarze znajdującym się u źródeł niewielkiego cieku Potopki, koło wsi Rowele. To jedyne znane stanowisko *S. perennis* w polskiej części Pojezierza Litewskiego. W miejscu występowania badanego gatunku roślinność ma charakter łąki trzęślicowej z udziałem gatunków typowych dla torfowisk alkalicznych ze związku *Caricion davallianae* (Pawlikowski i Wołkowycki 2010). pH – 7,8; przewodność – 0,3275 μm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – zarastanie krzewami i drzewami, potencjalne – odwodnienie.

Kamienna (KAM)

Obiekt jest zlokalizowany w Górnym Basenie Biebrzy, w okolicach wsi Kamienna Stara, w granicach Biebrzańskiego Parku Narodowego oraz obszaru Natura 2000 Dolina Biebrzy (PLH200008). Przeważająca część obiektu to grunty prywatne. Jest to torfowisko mezotroficzne, o zaburzonym

układzie hydrologicznym. Dominują tu fitocenozy mszysto-turzycowe z klasy *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* z dominacją *Carex lasiocarpa, C. lepidocarpa* i *C. rostrata* oraz dużym udziałem gatunków typowych dla łąk zmiennowilgotnych z rzędu *Molinion* i ziołorośli *Filipendulion*. Warstwa mszysta jest dobrze rozwinięta i zbudowana z licznych gatunków mchów brunatnych. Jeszcze w latach 80-tych XX wieku obiekt był użytkowany jako łąka jednokośna, obecnie brak użytkowania. Jedynie zimą 2016/2017 przeprowadzono zabieg ochronny polegający na jednorazowym wycięciu brzóz. pH – 7,4; przewodność – 0,4168 μm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – acydyfikacja torfowiska (rozrost kęp torfowców) oraz zarastanie przez drzewa i krzewy, jak też ekspansja trzęślicy modrej (*Molinia caerulea*) oraz trzciny pospolitej (*Phragmites australis*), wtórna eutrofizacja wewnętrzna na skutek przesuszenia i zarastania; potencjalne – odwodnienie, wydobycie torfu.

Łosiniany (LOS)

Obiekt położony w dolinie Świsłoczy, w okolicy wsi Łosiniany, w granicach obszaru Natura 2000 Ostoja Knyszyńska (PLH200006). Jest to teren Skarbu Państwa, zarządzany przez gospodarstwo Lasy Państwowe. Jeszcze w 2012 roku był uznany za najlepiej zachowany obiekt torfowiskowy w pasie nizin staroglacjalnych (Wołejko i in. 2012). Roślinność torfowiska budują fitocenozy mszysto-turzycowe z klasy *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* z dominacją *Carex lepidocarpa, C. panicea, C. rostrata* oraz *Festuca rubra*. Zaznacza się także dość duży udział gatunków łąkowych i ziołoroślowych. Obiekt został zniszczony przez posadzenie na nim uprawy olszy, która silnie rozrasta się zacieniając i eutrofizując mechowisko. Z obszaru najbardziej cennego florystycznie na przełomie 2015/2016 usunięto olszę. Jednak, w miejscu wyciętych drzew pojawiają się liczne odrosty. Wcześniej obiekt był użytkowany jako pastwisko. Zaniechanie użytkowania spowodowało ustąpienie zbiorowisk nieleśnych na rzecz zaroślowych i ziołoroślowych (Pawlikowski i Wołkowycki 2010). pH – 6,7; przewodność – 0,2044 μm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – zarastanie przez drzewa i krzewy, wtórna eutrofizacja wewnętrzna na skutek przesuszenia i zarastania; ekspansja nawłoci kanadyjskiej (w 2011 r. stwierdzono 1 kępę tego inwazyjnego gatunku w granicach najcenniejszego płatu, a w 2017 r. obserwowano już kilkanaście kęp nawłoci), potencjalne – odwodnienie, wydobycie torfu.

REGION POŁUDNIOWO-WSCHODNI (SE)

Pas wyżyn należy do terenów ubogich w siedliska hydrogeniczne. Torfowiska stanowią tu rzadkość, a ich udział nie przekracza 1% (Dembek i in. 2000). Obszary bagienne koncentrują się w dolinach nielicznych cieków lub w regionach występowania wypływów wód podziemnych i źródeł. Na Polesiu zbiorowiska tego typu rozwinęły się w warunkach topogenicznych. Specyficzną cechą mechowisk w pasie wyżyn jest ich bogactwo gatunkowe, mimo silnego przekształcenia lub niestabilności

warunków hydrologicznych. Dzieje się tak zazwyczaj dzięki wysokiej koncentracji soli mineralnych (głównie związków wapnia), które strącając fosforany obniżają produktywność nawet w okresie przesuszenia, gdy dochodzi do mineralizacji utworów organicznych (Wassen i in. 2005). Roślinność mechowisk w pasie wyżyn jest silnie uzależniona od lokalnych warunków zasilania i od typu podłoża. Flora torfowisk alkalicznych na wyżynach różni się wyraźnie od flory mechowisk strefy młodoglacjalnej. Natomiast jest wiele gatunków wspólnych dla obszaru wyżyn oraz obszarów górskich. Jednym z nich jest niebielistka trwała (Zając i Zając 2001, Michalczuk 2004).

Sobowice (SOB)

Obiekt znajduje się w bliskim sąsiedztwie miasta Chełm (Wołyń Zachodni) i jest położony w krajobrazie wybitnie rolniczym. Jest to torfowisko soligeniczne, kopułowe w górnym biegu Janówki. Obszar jest objęty ochroną rezerwatową oraz jako ostoja Natura 2000 Torfowisko Sobowice (PLH060024). Roślinność tworzą wykształcone typowo zbiorowiska ze związku *Caricion davallianae* z dominacją *Schoenus ferrugineus* i *Carex davalliana* oraz *C. lasiocarpa*. Warstwa mszysta jest zdominowana przez *Campylium stellatum* oraz *Calliergonella cuspidata* (Pawlikowski i in. 2011, Wołejko i in. 2012). Zabiegi ochronne w rezerwacie Sobowice są prowadzone sporadycznie (koszenie ratrakiem), jednak ich termin (sierpień) nie jest korzystny dla niebielistki, gdyż przypadał na pełnię jej kwitnienia.

Zagrożenia: istniejące – przesuszenie na skutek obniżenia poziomu wód gruntowych wywołanego pozyskaniem wody do celów przemysłowych (kopalnia kredy, miasto Chełm) oraz eutrofizacja wywołana spływami z okolicznych pól uprawnych, ekspansja wierzb i trzciny pospolitej, która rozpoczęła się po zaprzestaniu łąkowego użytkowania torfowiska (Pawlikowski i in. 2011), potencjalne – odwodnienie.

Komarów (KOM)

Obiekt w źródliskowej części doliny Sieniochy, w pobliżu wsi Komarów (Wyżyna Wołyńska), w granicach obszaru Natura 2000 Dolinia Sieniochy (PLH060025). Torfowisko alkaliczne, soligeniczne z bogatą gatunkowo roślinnością niestety, o zaburzonej hydrologii. Roślinność stanowią zbiorowiska marzycy rudej *Schoenetum ferruginei* i kłoci wiechowatej *Cladietum marisci* (Pawlikowski i in. 2011). Płat, w którym rośnie niebielistka trwała nawiązuje do zespołu *Caricetum davallianae* oraz *Molinietum caerulae* (Michalczuk 2004). Warstwa mszysta jest słabo rozwinięta. Teren torfowiska nie jest użytkowany. W 2017 r. z inicjatywny ekologicznej organizacji pozarządowej były wykonywane działania ochrony czynnej.

Zagrożenia: istniejące – przesuszenie na skutek obniżenia poziomu wód gruntowych wywołanego obecnością kanałów odwadniających okoliczne łąki, zarastanie przez trzęślicę modrą oraz trzcinę pospolitą; potencjalne – odwodnienie, pozyskanie torfu, intensyfikacja rolnictwa.

REGION POŁUDNIOWY (S)

Region południowy skupia w sobie torfowiska z obszarów górskich, zarówno Karpat jak i Sudetów, z różnych pionowych stref roślinności. Względem pozostałych regionów cechuje się surowszymi warunkami klimatycznymi i krótszym okresem wegetacji.

Zakopane (ZAK)

Torfowisko soligeniczne u podnóża Tatr (piętro pogórza), zlokalizowane w granicach administracyjnych miasta Zakopane. Obiekt nie jest objęty żadną ochroną prawną. Jest to typowo wykształcone zbiorowisko ze związku *Caricion davallianae* o stabilnych warunkach wodnych. pH – 8,0; przewodność – 0,4805µm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – antropopresja poprzez wydeptywanie (lokalnie uznane za miejsce święte, leczące choroby oczu), potencjalne – nowa zabudowa, odwodnienie, pozyskanie torfu.

Masyw Pilska (BESKID: CEB i MIZ)

Obiekty torfowiskowe są zlokalizowane w granicach dwóch hal: Polany Cebulowej (CEB) oraz Hali Miziowej (MIZ) w masywie Pilska, w Beskidzie Żywieckim (piętro regla górnego), w granicach Żywieckiego Parku Krajobrazowego oraz obszaru Natura 2000 Ostoja Pilska (PLH300045). Polana Cebulowa jest porośnięta przez zbiorowisko eutroficznej młaki *Valeriano-Caricetum flavae* i reprezentuje młakę górską 7230.1. Natomiast siedlisko na Hali Miziowej ma charakter przejściowy pomiędzy górskimi torfowiskami przejściowymi i trzęsawiskami 7140.2, a młakami górskimi 7230.1. (Bula i in. 2013). pH – 6,5; przewodność – 0,7475µm/cm^3.

Zagrożenia: istniejące – ekspansja drzew, presja turystyczna (wydeptywanie, rozbudowa ośrodka narciarskiego), potencjalne – zmiana stosunków wodnych, budowa nowych / rozbudowa istniejących tras narciarskich.

Karkonosze (SUDETY: ZLO i STA)

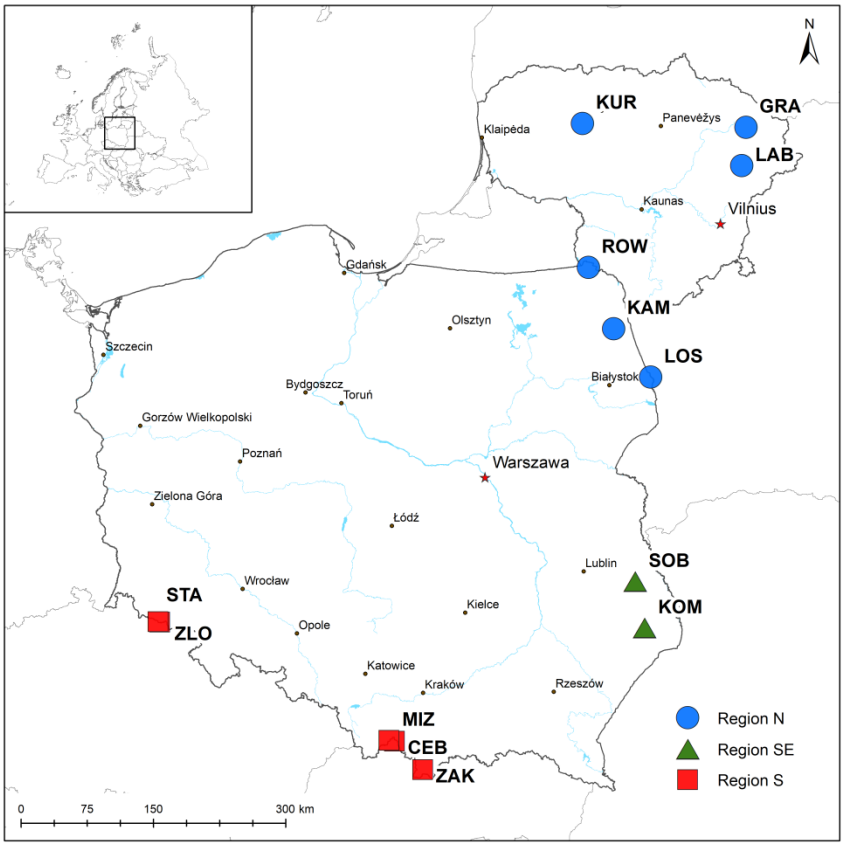
Niebielistka trwała w Sudetach została odnotowana tylko na terenie Karkonoszy. Rośnie zarówno na glebach granitowych jak i zawierających węglan wapnia (dane Karkonoski PN). Występuje przede wszystkim w górnych częściach dolin potoków, rzadziej na torfowiskach, w ziołoroślach i wysokogórskich zbiorowiskach skalnych ścian kotłów polodowcowych. Gatunek ma optimum występowania w zbiorowiskach subalpejskich źródlisk z klasy *Montio-Cardaminetea: Swertietum perennis, Allietum sibirici* i *Crepido paludoase-Philonotidetum seriatae* (Kwiatkowski 2007). Badane populacje niebielistki są zlokalizowane w piętrze subalpejskim (1180-1430 m n.p.m.). Pierwsza z nich zajmuje siedlisko młaki niskoturzycowej (Hala Złotówka, ZLO), druga występuje w typowo wykształconym zbiorowisku *Swertietum perennis,* w kotle polodowcowym Wielki Staw (STA). pH – 5,9; przewodność – 0,2638µm/cm^3.

Zagrożenia - brak

IV. METODY BADAŃ

Lokalizacja populacji

W przypadku każdego stanowiska niebielistki trwałej określono jego lokalizację. Wysokość nad poziomem morza oraz współrzędne geograficzne odczytywano za pomocą odbiornika GPSmap 62s (Garmin). Podział badanych populacji niebielistki trwałej na trzy umowne regiony: północny (N), południowo-wschodni (SE) oraz południowy (S) miał na celu bardziej precyzyjne opisanie zależności właściwości i cech populacji od warunków klimatycznych (Ryc. 7).



Ryc. 7. Rozmieszczenie badanych populacji *Swertia perennis*. Kody przyjęto zgodnie z Tab. 2.

Liczebność, zagęszczenie i struktura przestrzenna

Badaniami demograficznymi objęto wszystkie znane niżowe populacje niebielistki trwałej na terenie Polski (PL), 6 populacji górskich z polskiej części Karpat i Sudetów oraz trzy populacje z terenu Litwy (LT). Badania prowadzono w latach 2011-2015 (Tab. 2).

Tab. 2. Wykaz populacji niebielistki trwałej, w których wykonano badania demograficzne. Region N – region północny, region SE – region południowo-wschodni, region S – region południowy. LT – Litwa, PL – Polska.

	Populacja, kody	Kraj, województwo, gmina	długość (N) i szerokość (E) geograficzna (dd-mm-ss)	wysokość [m npm]	Wielkość powierzchni badawczej [m²]	Okres prowadzenia badań w poszczególnych populacjach
Region N	Kurtuvenai. KUR	LT, Šiauliai, Šiauliai	N55 48 34.1 E22 57 17.3	124	100	2012-15
	Grazutes, GRA	LT, Zarasai, Utena	N55 38 24.9 E25 53 28.0	131	100	2012-14
	Labanoras, LAB	LT, Švenčionys, Labanoras	N55 15 24.3 E25 44 46.9	146	72	2012-14
	Rowele, ROW	PL, podlaskie, Wiżajny	N54 20 29.7 E22 55 01.7	177	50	2011-14
	Kamienna, KAM	PL, podlaskie, Dąbrowa Białostocka	N53 42 13.7 E23 17 27.8	120	100	2011-15
	Łosiniany, LOS	PL, podlaskie, Krynki	N53 11 15.4 E23 17 27.8	126	100	2011-14
Region SE	Sobowice, SOB	PL, lubelskie, Chełm	N51 07 07.8 E23 23 50.3	203	100	2011-14
	Komarów, KOM	PL, lubelskie, Komarów	N50 38 30.2 E23 30 14.7	206	100	2011-14
Region S	Zakopane, ZAK	PL, małopolskie, Zakopane	N49 16 43.8 E19 54 49.3	927	80	2012-14
	Cebulowa, CEB	PL, śląskie, Jeleśnia	N49 32 20.0 E19 18 47.8	1275	100	2011-14
	Miziowa, MIZ	PL, śląskie, Jeleśnia	N49 32 20.1 E19 18 47.9	1300	30	2011-14
	Złotówka, ZLO	PL, dolnośląskie, Karpacz	N50 44 31.0 E15 42 56.2	1269	148	2012-14
	Wielki Staw, STA	PL, dolnośląskie, Karpacz	N50 45 45.6 E15 41 25.7	1437	32	2012-14

Osobnik niebielistki trwałej, gatunku klonalnego, ma budowę modułową, a podstawowym, dobrze wyodrębniającym się elementem jest rozeta. Uznano ją za podstawową jednostkę demograficzną w ocenie liczebności. Termin ten będzie używany w pracy zamiennie z terminem rameta. Pojęcia te są dobrze zdefiniowane i powszechnie stosowane w demografii roślin (Falińska 2004). Niemniej, niektóre właściwości badano na poziomie osobnika rozumianego jako rozeta jeśli osobnik był zbudowany z jednej rozety lub zespół rozet połączonych ze sobą wspólnymi organami podziemnymi w przypadku osobników rozbudowanych.

W przypadku wszystkich badanych populacji niebielistki trwałej określono ich wielkość mierzoną zarówno liczbą jednostek demograficznych jak i zajmowanym areałem. Ze względu na duże zróżnicowanie wielkości populacji tego gatunku, ich rozmiar oceniono w dwojaki sposób. Dla dużych populacji (większość przypadków) odstąpiono od liczenia wszystkich rozet, koncentrując się na

stałych powierzchniach badawczych (transektach), na których zliczano wszystkie rozety. Powierzchnie te wybierano tak, aby były one reprezentatywne dla poszczególnych populacji i obejmowały pełny gradient zagęszczenia ramet. W siedmiu badanych populacjach rozety liczono na transektach o długości 50 m i szerokości 2 m (Tab. 2). W pozostałych czterech przypadkach, ze względu na ukształtowanie terenu, wielkość stałych powierzchni badawczych zawierała się w przedziale od 30 m² do 80 m² (LAB, ZAK, MIZ, STA). W przypadku jednej populacji z Karkonoszy (Hala Złotówka, ZLO) powierzchnia badawcza została powiększona do 148 m² ze względu na niskie zagęszczenie rozet. W najmniejszej populacji Rowele (ROW) badaniami objęto wszystkie rozety. W 2014 roku w populacji Sobowice (SOB) zostało przeprowadzone koszenie mechaniczne torfowiska przed okresem prowadzenia badań, co utrudniło zliczenie wszystkich rozet oraz uniemożliwiło wyróżnienie pędów generatywnych, stąd brak danych dla tego roku na stanowisku Sobowice. Powierzchnię zajmowaną przez osobniki niebielistki oceniono przy użyciu odbiornika GPS w przypadku dużych i średniej wielkości stanowisk. W przypadku małych areał populacji oceniono przy użyciu taśmy mierniczej.

Całkowitą liczebność dużych populacji niebielistki trwałej oszacowano na podstawie danych otrzymanych ze stałych powierzchni, odnosząc je do areału zajmowanego przez populację. Opisując zmiany liczebności w danej populacji uznano, iż roczne fluktuacje na poziomie nie większym niż +/- 10% świadczą o stabilnym poziomie. Większe zmiany wskazują na trend malejący (<10%) lub wzrastający (>10%). Jeśli w danej populacji w okresie dwóch lat trend liczebności populacji utrzymywał się na podobnym poziomie, a w roku trzecim odnotowano jej spadek, to uznano, iż liczebność tej populacji jest stabilna. Z kolei, jeśli w jednym roku odnotowano wzrost, a w dwóch latach spadek liczby rozet, to przyjęto, iż liczebność tej populacji maleje.

W każdej z populacji obliczono średnie zagęszczenie pędów oraz zagęszczenie ekologiczne mierzone liczbą rozet przypadających na rzeczywistą powierzchnię zajętą przez rośliny. Do oceny organizacji przestrzennej populacji wykorzystano współczynnik Leksisa (I) (Steinhaus 1947):

$$\boldsymbol{I} = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{\bar{x}(n-1)}$$

gdzie: x – liczba rozet stwierdzonych w danym kwadracie o boku 1m,

$\bar{x}$ – zagęszczenie wszystkich pędów na badanej powierzchni,

n – suma wszystkich kontrolowanych kwadratów na wyznaczonej powierzchni.

Otrzymane wartości indeksu Leksisa wskazują na rozkład losowy populacji, gdy $\boldsymbol{I} = 1$, rozkład skupiskowy, gdy $\boldsymbol{I} > 1$ oraz wskazują na tendencję do równomiernego rozmieszczenia, gdy $\boldsymbol{I} < 1$.

Ocena wieku osobników

Podstawą wyróżnienia stadiów wiekowych osobników niebielistki trwałej były kryteria podane przez Lienert i in. (2002b). Na podstawie różnic w wielkości osobników autorzy ci wyróżnili 4 stadia morfologiczno – rozwojowe (wyłączając nasiona): stadium juwenilne (F1) – siewki z 1 lub 2 liścieniami, < 30 mm; immaturalne (F2) – rozety jedno- lub dwuliściowe, długość liścia > 30 mm; wegetatywne (F3) – rozety złożone co najmniej z 3 liści oraz stadium generatywne (F4) – rozety wytwarzające pędy kwiatostanowe. Jednak wstępne obserwacje terenowe wykazały, że podział ten nie sprawdza się w badanych przeze mnie populacjach. Na przykład, osobniki o takiej samej liczbie liści rozetowych w różnych populacjach miały różną wielkość liścia co uniemożliwiało ich zakwalifikowanie do kategorii wyróżnionych przez Lienert i in. (2002b). Dlatego ostatecznie w wyodrębnianiu stadiów wiekowych nie wzięto pod uwagę rozmiaru liścia. Również zaobserwowane zjawisko rejuwenalizacji i wzrost klonalny, które stwarzały trudności w identyfikacji osobników juwenilnych. Z tego względu zmodyfikowano kryteria wyróżnione przez Lienert i in. (2002b) i wyróżniono następujące stadia rozwojowe:

Stadium juwenilne (F1) – osobniki jednoliściowe;

Stadium wegetatywne 1 (F2) – rozety złożone z dwóch liści;

Stadium wegetatywne 2 (F3) – rozety o trzech liściach lub więcej;

Stadium generatywne (F4) – rozety wytwarzające pęd kwiatostanowy.

Losy osobników, właściwości i dynamika populacji

Identyfikacja stadiów wiekowych została wykorzystana do opisania wybranych aspektów rozwoju osobniczego niebielistki trwałej. W tym celu prowadzono obserwacje znakowanych osobników w każdej z populacji, w granicach stałych powierzchniach badawczych. Za osobnika uznano rozetę lub grupę rozet posiadających wspólny system podziemny (Tab. 3). Oceny łączności systemu podziemnego rozet dokonywano manualnie, z należytą ostrożnością penetrując warstwę mszystą oraz wierzchnią warstwę torfu. W każdej populacji w pierwszym roku badań (2011, rzadziej 2012) znakowano osobniki niebielistki (najczęściej jednorozetowe), a w następnych latach obserwowano ich dalszy rozwój. Założono, że w każdej obserwowanej populacji zostanie oznakowanych 90 osobników reprezentujących wyróżnione fazy rozwojowe (F1-F4). Jednak ograniczona liczba osobników w niektórych populacjach i w niektórych fazach rozwojowych zweryfikowała to założenie. W rezultacie, w poszczególnych populacjach możliwe było śledzenie losów 38-117 osobników o różnej liczbie rozet, łącznie około 1300 osobników. Poczynione obserwacje umożliwiły opisanie cyklu życiowego niebielistki trwałej.

Ważnym aspektem biologii każdego gatunku klonalnego jest zdolność do pomnażania wegetatywnego. Intensywność tego procesu określono poprzez coroczne notowanie zmian znakowanych osobników opisywanych wzrostem lub spadkiem liczby rozet budujących danego osobnika. Tempo zmian wielkości osobników analizowano na poziomie rozet. Na tej podstawie określono liczbę oraz udział osobników o zmiennej i stałej liczbie ramet, jak też przeanalizowano charakter zmian wzrost / spadek. Za całkowitą liczbę osobników w danej populacji przyjęto sumę wszystkich osobników, którym przypisano zmiany lub ich brak w liczbie budujących je rozet. Do analiz włączono osobniki o znanej liczbie rozet. Założono, iż w przypadku osobników dwu rozetowych główną rametą podlegającą zmianom jest ta z większą liczbą liści lub rozeta generatywna. Takie założenie przyjęto w celu zwiększenia analizowanej próby (około 20-30 przypadków na populację). Umożliwiło to ocenę roli pomnażania wegetatywnego w dynamice liczebności populacji. Do opisania cyklu rozwojowego i dynamiki populacji uwzględniano też osobniki odpoczywające czyli takie, które nie wytworzyły części nadziemnych w danym roku, ale wytworzyły je w roku poprzednim i kolejnym. Obserwacje te prowadzono we wszystkich badanych populacjach za wyjątkiem GRA i ROW. Populacje te były silnie penetrowane przez dziki, które niszczyły znaczniki. Jeśli dany osobnik składał się z więcej niż 1 ramety, to odpoczynek określano na poziomie osobnika, nie rozety. W analizach uwzględniano fazę morfologiczno-rozwojową osobnika przed i po odpoczynku oraz okres trwania odpoczynku. Osobniki, które nie pojawiły się nad powierzchnią ziemi w dwóch ostatnich latach badań były wyłączone z analiz.

Śmiertelność określono dla osobników, które obserwowano tylko raz, w roku rozpoczęcia badań, a w kolejnych latach nie stwierdzanych. Oceny śmiertelności dokonano w 7 populacjach (KUR, KAM, ŁOS, SOB, KOM, CEB, MIZ), które badano przez 4 lata. Odstąpiono od analizy oceny śmiertelności w pozostałych populacjach ze względu na zbyt krótki okres badań (3 lata).

Tab. 3. Liczba obserwowanych osobników (Lo) oraz liczba rozet je budujących (Lr) w poszczególnych populacjach, w kolejnych latach badań; b.d. – brak danych.

	Populacja	2011		2012		2013		2014	
		Lo	Lr	Lo	Lr	Lo	Lr	Lo	Lr
Region N	KUR	b.d.	b.d.	115	134	105	152	100	118
	LAB	b.d.	b.d.	102	115	88	133	79	109
	KAM	86	96	84	109	88	138	81	119
	LOS	88	89	111	157	104	182	101	168
Region SE	SOB	90	118	94	179	87	163	69	94
	KOM	90	116	95	162	96	159	89	143
Region S	ZAK	b.d.	b.d.	90	96	75	137	78	103
	CEB	90	110	84	94	85	172	80	141
	MIZ	33	35	29	38	25	51	27	46
	ZLO	b.d.	b.d.	94	104	89	141	81	124
	STA	b.d.	b.d.	95	104	85	136	84	94

Struktura wielkości

Dla wszystkich znakowanych osobników, których losy śledzono w każdym roku badań, określano liczbę liści rozetowych i łodygowych (w przypadku pędów kwiatostanowych), wielkość największego liścia rozetowego (długość liścia, długość i szerokość blaszki liściowej), wysokość pędu generatywnego, długość kwiatostanu oraz liczbę pąków odnawiających. W analizach uwzględniono wszystkie kwiatostany, na których stwierdzono co najmniej jeden kwiat. Pomiary wykonano we wszystkich 13 badanych populacjach niebielistki trwałej. Próba dla każdej z populacji wynosiła od 90 do 120 rozet, łącznie dla wszystkich faz rozwojowych. Tak licznej próby nie udało się jedynie uzyskać z populacji ROW ze względu na małą liczebność populacji i niski udział pędów kwitnących.

Potencjał reprodukcyjny i efektywność reprodukcji generatywnej

W celu określenia potencjału reprodukcyjnego w badanych populacjach niebielistki trwałej, w każdym roku notowano liczbę pędów kwitnących i określano ich udział procentowy w populacjach, liczbę kwiatów wykształcanych na kwiatostanie oraz liczbę zawiązanych owoców na pędzie. Poziom owocowania określono jako stosunek całkowitej liczby owoców do całkowitej liczby kwiatów wyrażonej w procentach.

Potencjał rozrodczy i efektywność kwitnienia

Płodność osobników oceniono na podstawie szacowanej liczby nasion wytworzonych na jednym pędzie w danym roku. Podstawę wyliczeń stanowiła średnia liczba nasion w owocu wyliczona dla populacji KAM z próby 30 owoców zebranych z natury (bez ingerencji badacza), tj. 53,3±10,0 nasion na torebkę. Otrzymane dane ekstrapolowano na pozostałe populacje.

Następnie oszacowano produkcję nasion w populacjach. Potencjał rozrodczy populacji określono przy użyciu poniższego wzoru.

$$R_{pn} = X_n \, x \, \Sigma_{ow.}$$

gdzie R_{pn} – produkcja nasion w populacji (deszcz nasion), X_n – średnia liczba nasion w torebce, $\Sigma_{ow.}$ – liczba owoców w danej populacji w danym roku.

Populację SOB wykluczono z analiz 2014 roku, gdyż powierzchnia została skoszona przed wykonaniem obserwacji w 2014 r. Z analiz wyłączono również pędy, na których stwierdzono uszkodzenia, tj.: zgryzienie, złamanie, zdeptanie. Uszkodzenia dotyczyły pojedynczych przypadków.

System rozrodu

W celu określenia potencjału systemu rozrodu niebielistki trwałej w warunkach niżowych w latach 2012-13 w populacji KAM przeprowadzono eksperymenty polegające na ręcznym zapylaniu,

z wykorzystaniem metody opisanej przez Dafni'ego (1992) i powszechnie stosowanej w analogicznych badaniach (np. Potts i in. 2003; Duan i Liu, 2007; Hofhanzlova i Krenva 2007).

W roku 2012 eksperymentami objęto 26 kwiatostanów (210 kwiatów), a w 2013 r. 20 kwiatostanów (162 kwiaty) o dobrze wykształconych pąkach kwiatowych. Każdy typ eksperymentu starano się przeprowadzić na 30 kwiatach. Jednak ze względu na presję ludzi lub zwierząt, liczba powtórzeń w poszczególnych typach eksperymentów różniła się (Tab. 4). Przeprowadzono eksperymenty testujące następujące typy zapylenia:

1. autogamię spontaniczną (A.s) – w tym eksperymencie kwiatostan umieszczono w specjalnym izolatorze (siateczkowy, nylonowy woreczek o bardzo drobnych oczkach) uniemożliwiającym dostęp zapylaczy i pozostawiono go do czasu zawiązania i dojrzenia owoców;
2. autogamię indukowaną (A.i) izolatorem zakryto pojedyncze pąki kwiatowe, które w momencie stwierdzenia receptywności znamienia ręcznie zapylono pyłkiem pochodzącym z tego samego kwiatu. Po dokonaniu zapylenia kwiat ponownie przykryto izolatorem i pozostawiono do czasu zawiązania i dojrzenia owocu. Ten typ eksperymentu wykonano w celu oszacowania poziomu kompatybilności pyłku i znamienia w obrębie tego samego kwiatu.
3. geitonogamię indukowaną (G) - izolatorem zakryto kilka pąków kwiatowych. Osłonkę zdjęto na czas usunięcia pręcików oraz w momencie stwierdzenia receptywności znamienia w celu wykonania ręcznego zapylenia dojrzałym pyłkiem pochodzącym z innego kwiatu, ale z tego samego kwiatostanu. Po dokonaniu zapylenia kwiat ponownie przykryto izolatorem i pozostawiono do czasu zawiązania i dojrzenia owocu. Ten typ eksperymentu wykonano w celu oszacowania poziomu kompatybilności pyłku i znamienia w obrębie tego samego kwiatostanu.
4. Indukowane zapylenie krzyżowe (K.p; K.m) - ten typ eksperymentu wykonano w dwóch wariantach, zgodnie z procedurą zastosowaną przy testowaniu geitonogamii, z tym że zapylenia dokonano pyłkiem z kwiatów pozyskanym z innych osobników, co pozwoliło na określenie poziomu efektywności zapłodnienia krzyżowego oraz sprawdzenie limitacji pyłkiem kwiatów niebielistki trwałej. Wariant pierwszy polegał na umieszczeniu na receptywnym znamieniu dojrzałego pyłku pochodzącego z innego kwiatostanu (K.p), wariant drugi miał na celu wysycenie znamienia pyłkiem pobranym z 2-3 różnych kwiatostanów (K.m). Aby uniknąć zapylenia pyłkiem pochodzącym od tego samego osobnika genetycznego, co było uzasadnione wzrostem klonalnym gatunku, ustalono dystans zbioru pyłku na 5-10 m, który został wskazany jako optymalny do wykonania efektywnego zapylenia krzyżowego w wielu badaniach (Fischer i Matties 1998).

Kontrolę powyższych eksperymentów stanowiło 30 losowo wybranych owoców wykształconych bez przeprowadzenia jakichkolwiek zabiegów, a pochodzących z naturalnego zapylenia.

Rozwój pojedynczych kwiatów okrytych siatkowymi osłonkami kontrolowano co 1-2 dni, by w odpowiednim czasie, w zależności od wariantu eksperymentu, usunąć pręciki, ocenić receptywność znamienia i wykonać ręczne (indukowane) zapylenie dojrzałym pyłkiem z tego samego lub innego kwiatu. Pręciki usuwano, tak by nie uszkodzić kwiatu, za pomocą nożyczek do manicure. Pyłek przenoszono z kwiatu na kwiat przy użyciu jednorazowego patyczka higienicznego. Starano się za każdym razem wysycić znamię słupka dużą ilością pyłku.

Po dojrzeniu owoców (druga połowa września), zbierano je (każdy do osobnej papierowej torebki) z przypisaniem typu eksperymentu oraz położenia owocu na owocostanie. Efektywność poszczególnych typów zapylenia oszacowano na podstawie poziomu owocowania, które jest najczęściej stosowaną miarą sukcesu reprodukcyjnego. Zebrane owoce dosuszono w warunkach laboratoryjnych, w temperaturze pokojowej. W obu latach, po okresie 10 dni od zakończenia zbioru owoców, w laboratorium rozpoczęto pomiary biometryczne owoców i nasion oraz określono jakość nasion. Zmierzono długość torebki nasiennej oraz jej średnicę z użyciem suwmiarki elektronicznej. Średnicę mierzono tylko w 2013 r., gdyż w 2012 r. owoce podczas transportu uległy zdeformowaniu. Zliczono nasiona w owocu, zmierzono pod binokularem 10 nasion losowo wybranych z danego owocu, a następnie zważono je. Pomiar masy nasion wykonano tylko w 2013 roku ze względu na brak odpowiednio czułych urządzeń pomiarowych w roku 2012. Oceny jakościowej nasion dokonano na podstawie ich wyglądu zewnętrznego, wyróżniając dwie grupy: 1. nasiona wykształcone prawidłowo; 2. nasiona nie w pełni (słabo) wykształcone. Za nasiona prawidłowo wykształcone uznano nasiona średnie lub duże, wyraźnie wypukłe, brązowe. Do drugiej kategorii zaliczono nasiona małe lub bardzo małe, jasne (kremowe, beżowe), z zarodkami o wstrzymanym rozwoju.

Tab. 4. Wielkość prób w badaniach system rozrodu niebielistki trwałej.

typ eksperymentu	liczba kwiatów 2012	liczba kwiatów 2013	Liczba wysianych nasion 18-04-2013	Liczba wysianych nasion 25-03-2014
N - kontrola	36	51	78	92
A.s. - autogamia spontaniczna	107	18	brak nasion	brak nasion
A.i. - autogamia indukowana	38	13	60	75
G - geitonogamia	18	23	78	77
K.p. - zapylenie krzyżowe pojedyncze	26	24	78	79
K.m. - zapylenie krzyżowe mnogie	21	24		85
suma	252	162	294	408

Siła kiełkowania nasion

W celu opisania zdolności i efektywności kiełkowania nasion wykonano eksperymentalny wysiew nasion *Swertia perennis*. Próbę wysiewu podjęto zarówno w terenie, w populacji KAM oraz w warunkach laboratoryjnych.

Eksperyment terenowy:

Dojrzałe nasiona niebielistki trwałej zebrano jesienią 2012 roku. Przełożono je do szalek Petriego w celu wizualnej oceny ich jakości. Do eksperymentu wybrano nasiona ciemno brązowe, silnie wypukłe, nieuszkodzone mechanicznie i nie zainfekowane przez grzyby. Nasiona wysiano tego samego dnia, w którym dokonano ich zbioru. Nasiona w liczbie 200 wysiano na dwóch sąsiadujących ze sobą poletkach o wymiarach 40x40 cm, ale w miejscu gdzie nie stwierdzono pędów niebielistki. Najbliższe pędy były zlokalizowane około 15 m od poletek badawczych. Z poletka nr I usunięto ruń, w tym mszaki stanowiące znaczące pokrycie. Z poletka nr II usunięto tylko nadziemne części roślin zielnych. Nasiona wysiano nierównomiernie po 100 szt. na poletko. W kolejnym sezonie (jesień 2013 r.) powtórzono eksperymentalny wysiew zakładając 2 inne poletka badawcze. W okresie kwiecień – wrzesień w latach 2013-15 prowadzono obserwacje losów wysianych nasion.

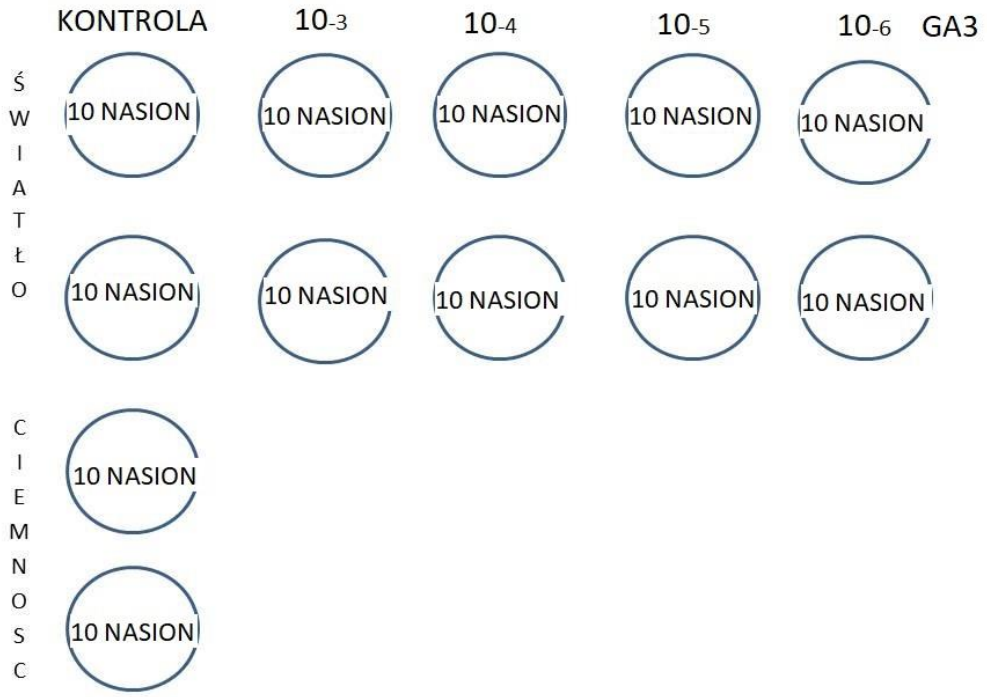
Eksperyment laboratoryjny nr 1:

W literaturze nie znaleziono informacji na temat protokołu kiełkowania nasion *Swertia perennis*. Są natomiast publikacje na ten temat kultur in vitro azjatyckich gatunków niebielistek: *Swertia mussotii* (Su i in. 2006) oraz *Swertia cincta* (Shen i in. 2010).

Eksperyment założono 27 lutego 2013 r. Do 12 szalek Petriego wysiano po 10 nasion utrzymywanych w temperaturze -5°C przez okres 9 tygodni. Łącznie wysiano 120 nasion zebranych z populacji KAM (region N). Nasion nie zaprawiono fungicydem. By sprawdzić wpływ kwasu giberelinowego (GA3) na kiełkowanie nasion umieszczono je w roztworach GA3, odpowiednio w stężeniach: 10^{-3}, 10^{-4}, 10^{-5}, 10^{-6} mola. W każdym ze stężeń wysiano po 20 nasion. Nasiona z próby kontrolnej (40 szt.) wysiano na szalki z wodą destylowaną. 20 nasion z kontroli umieszczono w warunkach światło – ciemność (podobnie jak nasiona z GA3). Kolejne 20 nasion kontrolnych umieszczono w warunkach stałej ciemności (Ryc. 8).

W eksperymencie użyto GA3 kwas giberelinowy: Gibberellinic acid „SIGMA" Nr. Kat. G – 7645. Masa cząsteczkowa (FW) = 346,4 g.

Wszystkie nasiona, oprócz kontroli w ciemności, były przechowywane w fitotronie w warunkach: 25°C/10°C (16h światło/8h ciemność) oraz 70% wilgotności powietrza.



Ryc. 8. Schemat eksperymentu laboratoryjnego sprawdzającego siłę kiełkowania nasion niebielistki trwałej.

Według opisanego wyżej schematu powtórzono eksperyment 7 marca 2013 r. z wykorzystaniem nasion niebielistki trwałej zebranych z tej samej populacji, ale po okresie zimy, tj. 5 marca 2013 r. Eksperyment zakończono 15 marca 2013 r. Obserwacje nasion prowadzono co drugi dzień.

Eksperyment laboratoryjny nr 2:

Aby sprawdzić siłę kiełkowania nasion wykształconych w wyniku różnego typu zapylenia na szalkach Petriego wysiano dobrze wykształcone nasiona (typ nasion 1) uzyskane z różnych typów eksperymentów terenowych przeprowadzonych w latach 2012-2013. W 2013 roku wysiano po 60-78 nasion pochodzących z różnych typów eksperymentu, a w 2014 roku po 75-92 nasion (Tab. 4). Wszystkie nasiona kiełkowano na wodzie. Nasion nie zaprawiono fungicydem. Nasion wysiano na wodzie destylowanej i umieszczono w warunkach 16 godz. światło/8 godz. ciemność. Przebieg kiełkowania sprawdzano co 1-2 dni. Eksperymenty kiełkowania zakończono odpowiednio 30 kwietnia 2013 r. oraz 15 kwietnia 2014 r. Podczas obserwacji notowano nasiona kiełkujące. Nasiona przed wysiewem trzymano przez okres 16 tygodni w temperaturze -5°C.

Koszty reprodukcji generatywnej

W celu określenia nakładów ponoszonych przez osobniki na reprodukcję generatywną przeanalizowano dane dotyczące zmiany: liczby rozet, liczby liści rozetowych w rozecie oraz wielkości liścia rozetowego w poszczególnych populacjach niebielistki trwałej. Przyjęto rok

kwitnienia za rok wyjściowy (rok zero – „0”), a rok poprzedzający kwitnienie za rok -1, a rok po kwitnieniu za rok +1. Badano zmiany wartości wymienionych parametrów osobnika przed kwitnieniem, w roku kwitnienia oraz w okresie po kwitnieniu. Ze względu na niewielką liczbę pędów kwitnących w niektórych populacjach koszty reprodukcji generatywnej analizowano na poziomie regionów. Do analiz zmiany wielkości osobnika mierzonej liczbą rozet wzięto wszystkie dostępne rekordy, które pozwalały na śledzenie ich losów na poziomie danej rozety. Pozostałe analizy (liczba liści rozetowych oraz wielkość liścia) wykonano w oparciu o osobniki, u których możliwe było śledzenie zmian ich wielkości na poziomie rozety oraz takie, które nie powtarzały kwitnienia rok po roku.

Analizy statystyczne w badaniach historii życia

Przed rozpoczęciem analiz sprawdzono rozkłady analizowanych cech oraz ich jednorodność. Poszczególne cechy biometryczne charakteryzowały się bądź to rozkładem normalnym, do którego zastosowano testy parametryczne: prosta ANOVA (np. wysokość pędów) bądź też rozkładem odbiegającym od normalnego – testy nieparametryczne: ANOVA *test Kruskala-Wallisa* (np. liczba kwiatów, liczba owoców, liczba liści rozetowych, liczba liści łodygowych, wielkość liścia rozetowego).

Zarówno w testach parametrycznych i nieparametrycznych, w których testowano szerszą hipotezę zerową (zastosowanie wielokrotne testów prostych), która jest koniunkcją szeregu bardziej szczegółowych hipotez, zastosowano poprawkę Bonferroniego. Poprawka Bonfferoniego (α^*) polega na zastosowaniu dla każdego z testów niższego poziomu istotności wyliczonego ze wzoru:

$$\alpha^* = \alpha/a$$

gdzie α – poziom istotności otrzymany w pojedynczym teście; a – liczba wszystkich testów.

Testując frekwencję – powtarzalność zachodzących zjawisk (np. częstość kwitnienia w okresie obserwacji) do analiz wykorzystano testy χ^2 (Stanisz 2006).

Rozkład danych dotyczących udziału kiełkujących nasion był normalny, nie został jednak spełniony warunek jednorodności wariancji stąd zastosowano test nieparametryczny (test Kruskala-Wallisa). Otrzymane wyniki były na granicy istotności (zarówno dla 2013 jak i 2014). By zwiększyć moc wnioskowania zastosowano test χ^2 dla wartości obserwowanych i oczekiwanych w celu określenia różnic dla siły kiełkowania nasion pochodzących z różnych typów zapylenia.

By spełnić założenie teoretyczne, iż wartości oczekiwane muszą być większe od 5, mniej liczne grupy danych połączono ze sobą w podobne kategorie, tak aby po zsumowaniu wartości oczekiwane były >5, np. dane dotyczące czasu przystępowania do ponownego kwitnienia (długość przerwy między kwitnieniem).

Do porównania zmian średniej wielkości osobników przed i pod spoczynku oraz do testowania występowania zjawiska *trade off* między wzrostem a reprodukcją generatywną wykorzystano test t-Studenta dla prób zależnych dla danych mających rozkład normalny i cechujących się jednorodnością wariancji. W przypadku, gdy dane nie spełniały założeń ww. parametrycznego testu, to skorzystano z nieparametrycznego testu Wilcoxona. Efekt interakcji regionu na siłę wpływu wysiłku reprodukcyjnego na wartości cech wielkość osobnika zbadano przy użyciu wieloczynnikowej, wielozmiennej analizy wariancji MANOVA. Jako cechy charakteryzujące wielkość osobnika wykorzystano: długość liścia oraz długość i szerokość blaszki liściowej. Sprawdzono spełnienie założeń testów parametrycznych, analizy wariancji oraz normalność i sferyczność. Analizy *trade off* wykonano dla poziomu regionów osobno, nie analizowano zmian na poziomie populacji ze względu na niewielką liczbę rekordów. Podobnie (na poziomie regionów) postąpiono w przypadku odpoczynku, tyle że analizą objęto łącznie wszystkie populacje. Takie podejście umożliwiło analizę strategii życia gatunku w różnych warunkach klimatycznych występujących w badanych regionach.

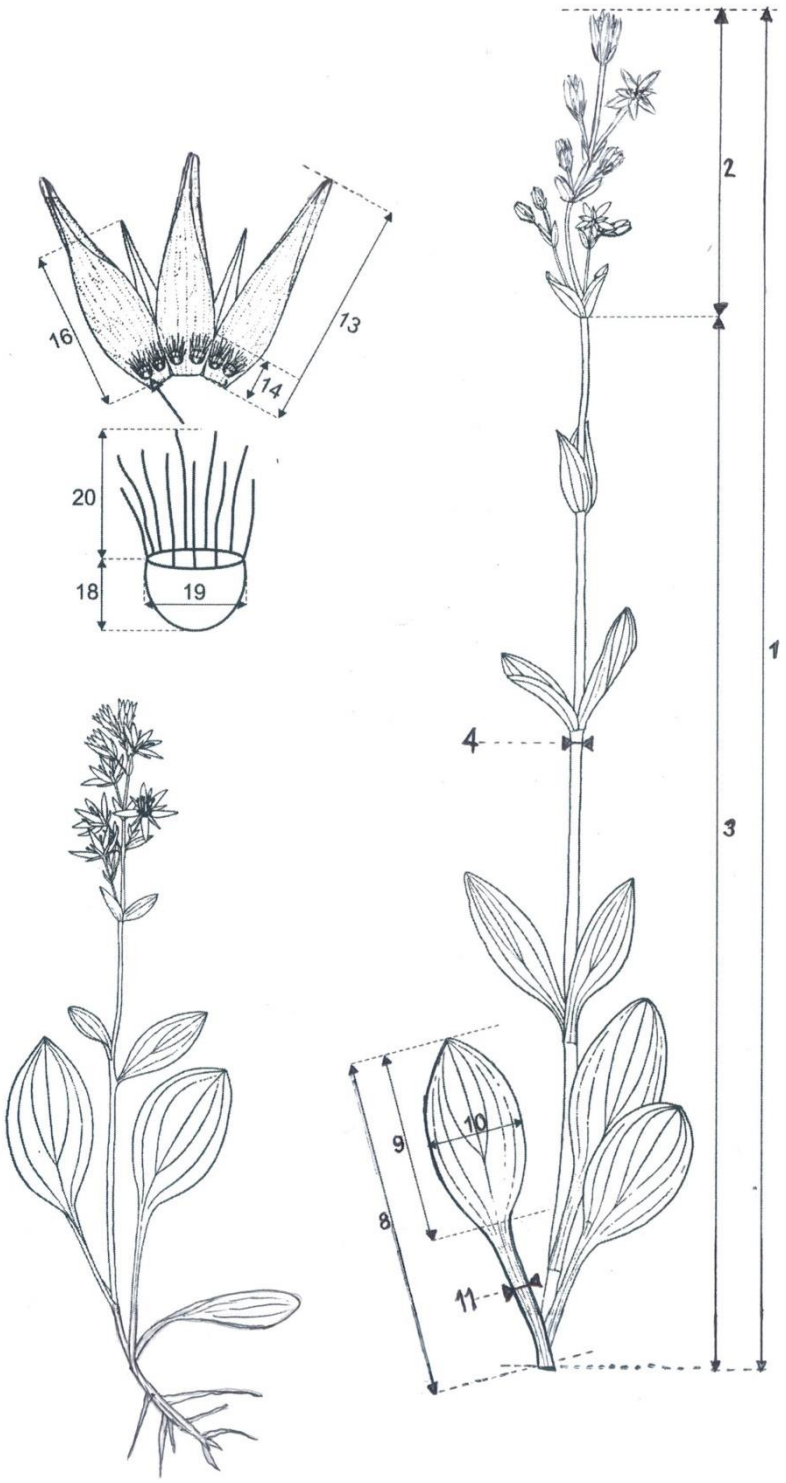
Zróżnicowanie morfologiczne osobników niebielistki trwałej

W związku ze stale toczącą się dyskusją dotyczącą celowości wyróżniania podgatunków: nominatywnego i górskiego w obrębie gatunku *Swertia perennis* podjęto próbę oceny stopnia zróżnicowania cech morfologicznych osobników wskazanych w literaturze jako mogące różnicować te dwa podgatunki (Bertova 1984; Mirek, niepubl.). W tym celu dokonano jednorazowych pomiarów 20 następujących cech morfologicznych: wysokość rośliny, długość kwiatostanu, długość pędu generatywnego, liczba węzłów poniżej kwiatostanu, liczba dolnych liści o długości ogonka przekraczającej ½ długości blaszki, liczba par liści naprzeciwległych, liczba liści skrętoległych, długość drugiego liścia od dołu, długość i szerokość blaszki drugiego liścia od dołu, szerokość ogonka drugiego liścia od dołu, liczba kwiatów, długość płatków korony, długość zrośniętej części korony, szerokość płatków korony, długość i szerokość działek kielicha, długość i szerokość miodników, długość frędzli miodnikowych (Ryc. 9). Trzy pierwsze cechy wykorzystano także do analizy struktury wielkości. Cechy dotyczące budowy kwiatu były mierzone z użyciem elektronicznej suwmiarki, pozostałe przy użyciu linijki. Pomiary wykonano w dziesięciu populacjach: KUR, LAB, ROW, KAM, LOS, SOB, KOM, ZAK, CEB, ZLO. Liczba pomiarów cech kwiatu w populacji ZLO jest niższa od pozostałych, gdyż populacja była odwiedzana w sierpniu kiedy rośliny były w fazie przekwitania i nie udało się pobrać wszystkich pomiarów. Ww. cechy analizowano względem położenia populacji w zasięgu geogarficznym (wyróżnione regiony) oraz względem haplotypów, które wykryto w populacjach.

Analizę składowych głównych *Principal Component Analysis*, PCA (Podani 2000) zastosowano do badań zróżnicowania morfologicznego osobników w celu wyodrębnienia istotnie skorelowanych zmiennych powiązanych z danymi populacjami i regionami. PCA przy redukcji liczby zmiennych pozwala opisać dany proces lub zjawisko z zachowaniem maksymalnego poziomu informacji. Metoda

daje sposobność zastąpienia wejściowego zbioru skorelowanych cech poprzez niewielką liczbę nieskorelowanych składowych głównych, które stanowią liniowe kombinacje zmiennych i mogą razem wyjaśnić prawie całą zmienność danych. Minimalizacja liczby zmiennych potrzebnych do wyjaśnienia danej zmiennej upraszcza interpretację wyników. Badania przeprowadzono z wykorzystaniem programu XLStat (Microsoft Office).

Analizom w pierwszej kolejności poddano ww. cechy wegetatywne opisujące właściwości morfologiczne 279 osobników z 10 populacji niebielistki trwałej (KUR, LAB, ROW, KAM, LOS, KOM, SOB, CEB, ZAK, ZLO) z trzech regionów (region N – 136 osobników, region SE – 45 osobników, region S – 98 osobników). W następnej kolejności analizowano wyłącznie 7 zmiennych opisujących budowę kwiatu: długość i szerokość płatków korony, długość i szerokość działek kielicha, długość i szerokość miodników, długość frędzli miodnikowych oraz liczbę kwiatów. Dodatkowa analiza oparta o 8 zmiennych miała na celu wykluczenie cech, które mogą wynikać głównie z plastyczności fenotypowej osobników, tym samym odzwierciedlać w większym stopniu warunki siedliskowe, zmienne w gradiecie wysokości. Brakujące pomiary zmiennych wyluczono z analiz stosując usuwanie par przypadków w celu utrzymania jak najwyższej liczby analizowanych danych. Długość zrośniętej części korony oraz szerokość miodników wyłączono z analiz ze względu na ich zmienność.



Ryc. 9. Cechy morfologiczne niebielistki trwałej, dla których wykonano pomiary: 1 – wysokość rośliny, 2 – długość kwiatostanu, 3 – długość pędu generatywnego, 4 – liczba węzłów poniżej kwiatostanu, 5 – liczba dolnych liści o długości ogonka przekraczającej ½ długości blaszki, 6 – liczba liści naprzeciwległych, 7 – liczba liści skrętoległych, 8 – długość drugiego liści od dołu, 9 – długość i 10 – szerokość blaszki drugiego liścia od dołu, 11 – szerokość ogonka drugiego liścia od dołu (w części centralnej), 12 – liczba kwiatów, 13 – długość płatków korony, 14 – długość zrośniętej części korony, 15 – szerokość płatków korony, 16 – długość i 17 – szerokość działek kielicha, 18 – długość i 19 – szerokość miodników, 20 – długość frędzli miodnikowych.

Analizy genetyczne

Do oceny różnorodności haplotypowej pobrano próby z różnych części zasięgu geograficznego *Swertia perennis* uwzględniając obszary nizinne oraz górskie Europy. Łącznie zebrano 67 prób z 25 populacji. Czternaście populacji było zlokalizowanych na Niżu Wschodnio-Bałtycko-Białoruskim, a jedenaście populacji w masywach górskich Karpat Zachodnich, Sudetów oraz Alp i Pirenejów (Tab. 5, Ryc. 10). Z każdej populacji pobrano 2 cm^2 fragment nieuszkodzonego liścia rozetowego od 2-3 osobników oddalonych od siebie o około 5 m, aby uniknąć pobrania próby z tego samego genetu. Każdą z prób umieszczono w wypełnionej żelem krzemionkowym torebce strunowej. Do momentu izolacji DNA torebki z fragmentem liścia były przechowywane w temperaturze pokojowej. Badania różnorodności haplotypowej i relacji filogenetycznych między haplotypami miały charakter pilotażowy stąd niska liczba prób użytych do analiz.

Do analiz genetycznych wykorzystano powszechnie stosowane markery DNA chloroplastowego (cpDNA), gdyż cechuje je względnie szybkie tempo mutacji oraz jednorodzicielskie dziedziczenie. W pierwszej kolejności przeprowadzono izolację DNA przy użyciu standardowego zestawu Genomic Mini AX Plant Kit (A&A Biotechnology, Gdańsk, Polska). Wstępnie zostało przeanalizowanych 15 wybranych sekwencji DNA chloroplastowego na 67 próbach pochodzących z 25 populacji europejskich (Taberlet i in. 1991; Shaw 2007; Shaw i in. 2014). Polimorfizm czyli różnice w podstawieniach nukleotydów między analizowanymi próbami stwierdzono w trzech analizowanych sekwencjach: trnL, trnL-F, trnH-psbA (Taberlet i in. 1991; Schönswetter i in. 2005; Shaw i in. 2005; Shaw 2007). Reakcja PCR była prowadzona w mieszaninie reakcyjnej zgodnie z wytycznymi Gielly i Taberlet (1994), (Tab. 6, 7). Skład mieszaniny reakcyjnej w reakcji PCR w stosunku do jednej próby wynosił: 5 µl QIAGEN Multiplex PCR Kit, 1 µl mieszaniny startera początkowego (forward) i końcowego (reverse), 2 µl H_2O dejonizowanej wolnej od RNA (z zestawu QIAGEN Multiplex PCR Kit) oraz 2 µl wyizolowanego DNA. Amplifikację powadzono z użyciem termocyklera Biometra (Applied Biosystems). Warunki reakcji PCR były jednakowe w przypadku wszystkich analizowanych sekwencji trnL, trnL-F, trnH-psbA (Tab. 6).

Wszystkie uzyskane produkty PCR fragmentów trnL, trnL-F, trnH-psbA zostały w całości zsekwencjonowane w jednym kierunku z zastosowaniem starterów początkowych, odpowiednio dla każdego odcinka sekwencji (Taberlet i in. 1991; Shaw 2007; Shaw i in. 2014), dzięki czemu uzyskano niezależny odczyt dla komplementarnych nici na całej ich długości. Reakcje sekwencjonowania metodą Sangera (1977) przeprowadzono z użyciem odczynników z zestawu BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems). Skład mieszaniny reakcyjnej dla pojedynczej próbki w reakcji sekwencjonowania wyniósł: 1 µl BigDye Sequencing Buffer, 1 µl Ready Reaction Premix, 1 µl rozcieńczonego startera początkowego (forward) o stężeniu 3,2 pM, 5 µl H_2O dejonizowanej wolnej od RNA. Warunki reakcji sekwencjonowania, podobnie jak reakcji PCR, były jednakowe w przypadku wszystkich analizowanych sekwencji trnL, trnL-F, trnH-psbA (Tab. 7). Przed rozdziałem

produktów reakcji sekwencjonowania mieszanina reakcyjna była oczyszczona z pozostających dideoksyrybonukleotydów z użyciem odczynników z zestawu ExTerminator: Nucleotide terminators removal kit for cycle sequencing reactions (A&A Biotechnology, Gdańsk, Polska) zgodnie z instrukcją dołączoną do zestawu. Rozdział produktów reakcji sekwencjonowania z użyciem polimeru POP–7 (Applied Biosystems) oraz fluoroscencyjny odczyt wyników został wykonany na sekwenatorze automatycznym 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems).

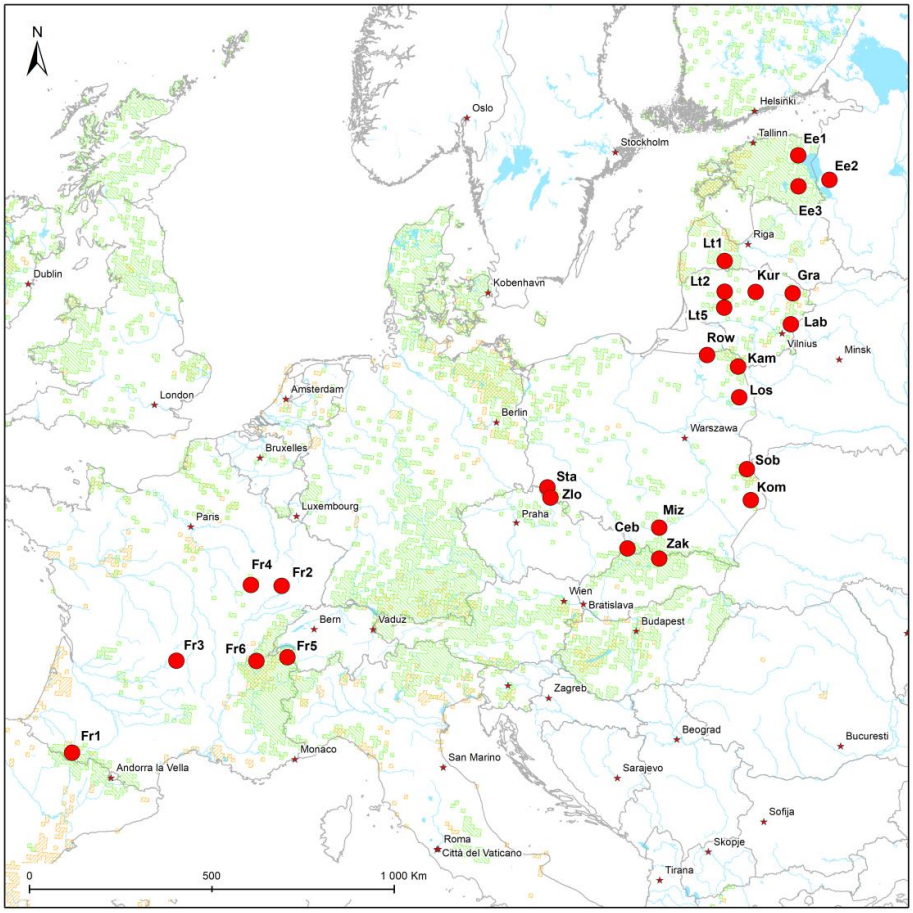
Otrzymane sekwencje zweryfikowano pod kątem ewentualnych błędów sekwencjonowania w programie CHROMAS Lite V.2.1.1 (Technelysium Pty Ltd). Następnie były one ręcznie składane i edytowane w programie BIOEDIT 7.04 (Hall 1999). Pod uwagę brano fragmenty sekwencji, których pik był wyraźnie oddzielony od kolejnego co najmniej o 1 parę zasad.

W celu porównania różnorodności haplotypowej populacji europejskich i amerykańskich *Swertia perennis* stworzono strukturę/matrix sekwencji trnL, trnL-F, trnH-psbA złożoną z sekwencji europejskich przeanalizowanych w tej pracy (64) oraz amerykańskich (37) zaczerpniętych z pracy Groff i in. (2014). Jako gatunek siostrzany wykorzystano spokrewnioną z niebielistką trwałą *Gentianella amarella* (Chassot i in. 2001; Jang i in. 2005). W tym celu odpowiednie sekwencje trnL, trnL-F, trnH-psbA *G. amarella* pobrano z GenBank (NCBI) – Tab. 8.

Uzyskane sekwencje poddano standardowym analizom statystycznym. Do opisu wzorców różnorodności haplotypowej wykorzystano następujące parametry: liczba haplotypów (H_L), różnorodność haplotypowa (H_D) oraz nukleotydowa (π). Analizy wykonano z pomocą programu DnaSP v.5 (Rozas i Rozas 1999). Określono haplotypy ograniczone swoim zasięgiem do pojedynczych populacji. Zobrazowanie przestrzennego rozmieszczenia haplotypów i ich frekwencji w populacjach *Swertia perennis* w europejskiej części zasięgu geograficznego wykonano w programie ArcGis 10 (ESRI, 2011). Oszacowanie frekwencji alleli dokonano w oparciu o model statystyki Bayesowskiej w programie BEAST 2.0 (Drummond i in. 2002). Określenie podobieństwa genetycznego między haplotypami w analizowanej części zasięgu geograficznego uzyskano za pomocą konstrukcji drzewa filogenetycznego z zastosowaniem m.in. metody Bayesowskiej z wykorzystaniem łańcuchów Markowa (ang. Markov Chain Monte Carlo, MCMC). Do oceny rzetelności uzyskanego drzewa zastosowano metodę bootstrap (przy 1000 powtórzeń samopróbkowania). W celu sprawdzenia dopasowania modelu wykonano procedurę oceny poprawności ewolucyjnej z kryterium informacyjnym Akaike (AIC) przy użyciu programu jModelTest (Posada 2008). Konstrukcję statystycznej sieci parsymonii opierającej się na algorytmie szacującym na poziomie istotności statystycznej 95% maksymalną liczbę różnic nukleotydowych między haplotypami, które mogą być przypisane serii mutacji w każdej pozycji, otrzymano poprzez wykonanie analiz w programie TCS v.1.21 (Templeton i in. 1992).

Tab. 5. Wykaz populacji niebielistki trwałej *Swertia perennis* L., z których pobrano próby do badań genetycznych; n – liczba analizowanych prób, H_C – kod haplotypu plastydowego, Ee – populacje estońskie, Lt – populacje litewskie, Fr – populacje francuskie, kody 3-literowe – populacje polskie oraz 3 populacje litewskie: Kur, Lab, Gra, w których wykonano również badania demogarficzne.

	Region	Populacja	Kod	współrzędne geograficzne (dd-mm-ss)	n	H_C
góry	Karpaty Zachodnie, Beskid Żywiecki	Cebulowa	Ceb	N49 32 20.0 E19 18 47.8	3	H2, H3
		Miziowa	Miz	N49 32 20.1 E19 18 47.9	3	H2
	Karpaty Zachodnie, Tatry	Zakopane	Zak	N49 16 43.8 E19 54 49.3	3	H6, H7
	Masyw Czeski, Karkonosze	Złotówka	Zlo	N50 44 31.0 E15 42 56.2	3	H7
		Wielki Staw	Sta	N50 45 45.6 E15 41 25.7	3	H7
	Pireneje	Camp Rollot	Fr1	N42 53 8.15 E5 51.374	3	H4
	Masyw Centralny	La Croix Morrand	Fr3	N45 35 49.7 2 51 4.201	3	H4
	przedgórze Alp	Val Clavin	Fr2	N47 45 11.6 E5 03 28.2	2	H4
		Marais du Conois	Fr4	N47 45 27.9 E4 54 53.39	3	H4
	Alpy	Tourbière de Sommand	Fr5	N46 9 26.503 E6 33 0.763	2	H2
		Marais de Vaux	Fr6	N45 57 15.04 E5 35 32.4	3	H4
niziny	Niż Wschodniobałtycko-Białoruski	Źródła_rz.Kurtuvenai	Lt1	N55 50 27.5 E22 56 25.2	2	H5
		Rz.Święta II	Lt2	N55 47 06.2 E22 58 18.6	2	H4
		Kurtuvenai	Kur	N55 48 34.1 E22 57 17.3	2	H5, H4
		Labanoras	Lab	N55 15 24.3 E25 44 46.9	3	H4
		Jezioro_Kurtuvenai	Lt5	N55 48 38.8 E22 56 04.1	2	H4
		Grazutes	Gra	N55 38 24.9 E25 53 28.0	2	H4
		Sootaga	Ee1	N58 29 26.0 E26 42 09.0	3	H4
		Kikaste	Ee2	N58 23 03.0 E27 01 22.0	3	H4
		Aakaru	Ee3	N58 15 00.0 2E6 40 00.0	3	H4
		Rowele	Row	N54 20 29.7 E22 55 01.7	3	H4
		Kamienna	Kam	N53 42 13.7 E23 17 27.8	3	H1
		Łosiniany	Los	N53 11 15.4 E23 17 27.8	2	H4, H8
		Sobowice	Sob	N51 07 07.8 E23 23 50.3	3	H4
		Komarów	Kom	N50 38 30.2 E23 30 14.7	3	H4



Ryc. 10. Rozmieszczenie populacji *Swertia perennis*, z których pobrano materiał do badań genetycznych.

Tab. 6. Program termocyklera reakcji PCR dla trzech wybranych sekwencji.

	Etap amplifikacji	temperatura	czas
	wstępna denaturacja	95 °C	15 minut
25x	denaturacja	94 °C	30 sekund
	przyłączanie starterów	57 °C	1 minuta 30 sekund
	wydłużanie starterów	72 °C	1 minuta
	inkubacja próbek	4 °C	pauza

Tabela 7. Profil reakcji sekwencjonowania wg Sangera (1977).

	Etap amplifikacji	temperatura	czas
25x	denaturacja	95 °C	20 sekund
	przyłączanie starterów	50 °C	15 sekund
	wydłużanie starterów	60 °C	1 minuta
	inkubacja próbek	4 °C	pauza

Tab. 8. Wykaz kodów dostępu do Banku Genów (NCBI, Groff i in. 2015) Kody zaznaczone kursywą dotyczą *Gentianella amarella* (Jang C.G. i Greimler J. 2004).

trnL	trnL-F	trnH-psbA
	KF317163	KF317202
	KF317162	KF317201
	KF317161	KF317200
	KF317160	KF317199
	KF317159	KF317198
	KF317158	KF317197
	KF317157	KF317196
	KF317156	KF317195
	KF317155	KF317194
	KF317154	KF317193
	KF317153	KF317192
	KF317152	KF317191
	KF317151	KF317190
	KF317150	KF317189
	KF317149	KF317188
	KF317148	KF317187
	KF317147	KF317186
	KF317146	KF317185
cd. Tab. 8	KF317145	KF317184
	KF317144	KF317183
	KF317143	HM460867
	KF317142	KF317182
	KF317141	KF317181
	KF317140	KF317180
	KF317139	KF317179
	KF317138	KF317178
	KF317137	KF317177
	KF317136	KF317176
	KF317135	KF317175
	KF317134	KF317174
	KF317133	KF317173
	KF317130	KF317170
	KF317129	KF317169
	KF317127	KF317167
	KF317126	KF317166
KF317131		KF317171
KF317128		KF317168
AJ5805402	*AJ5805402*	*HM460852*

V. WYNIKI

LICZEBNOŚĆ oraz DYNAMIKA POPULACJI NIEBIELISTKI TRWAŁEJ *Swertia perennis*

Wielkość populacji

Wielkość badanych populacji *Swertia perennis* była zróżnicowana, zarówno po względem liczby rozet jak i zajmowanego areału (Tab. 9). Najliczniejsza populacja liczyła ponad 20 tys. rozet i była zlokalizowana w Beskidzie Żywieckim, na Hali Cebulowej (CEB, region S). Liczba rozet na powierzchni badawczej w tej populacji wahała się od 8560 do 9630 w okresie badań (Ryc. 11, Tab. 9). Populacja ta zajmowała powierzchnię 1,5 ha. Najmniej liczną populację (80- 201 rozet) obserwowano na Pojezierzu Suwalskim, w okolicy m. Rowele (ROW, region N). Zajmowała ona powierzchnię 50 m². Wielkość populacji w regionie SE (SOB, KOM) oszacowano na 2 tys. do 12 tys. rozet, a ich areały wynosiły odpowiednio: 0,4 ha i 2,0 ha (Ryc. 11, Tab. 9).

Dynamika liczebności populacji

Liczba rozet obserwowanych na stałych powierzchniach badawczych zmieniała się w kolejnych latach badań, a charakter tych zmian był różny w poszczególnych populacjach (Tab. 12). W dziewięciu z trzynastu populacji liczebność z roku na rok zmniejszała się. Jednak w populacjach KUR i MIZ

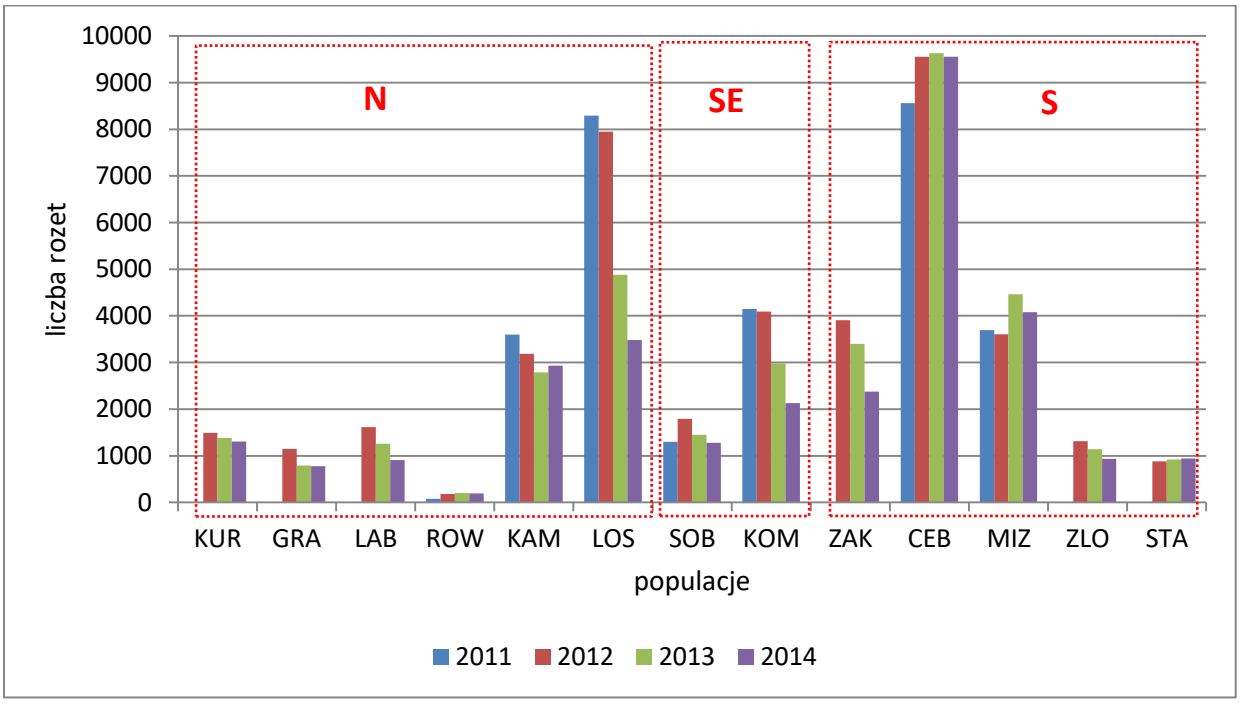
zmiany liczebności były mniejsze niż 10% dlatego uznano je za naturalne fluktuacje (Tab. 9). Wyraźny trend spadkowy odnotowano w populacji LOS, której liczebność w 2014 r. zmniejszyła się prawie o 40% względem 2013 r., a w stosunku do liczebności z pierwszego roku badań o 58%. W populacjach KOM oraz LAB również odnotowano wyraźny spadek liczebności, o ponad 20%. W populacjach: KUR, ZAK, ZLO liczebność zmniejszyła się w ostatnim roku o 5% - 30% względem pierwszego roku badań. W pozostałych pięciu populacjach: ROW, SOB, CEB, MIZ oraz STA odnotowano wzrost liczebności co najmniej w jednym roku badań (Ryc. 12).

Zaobserwowano różne trendy zmian w populacjach niebielistki trwałej. Najbardziej stabilne były populacje górskie, których liczebność kształtowała się zazwyczaj na podobnym poziomie w okresie badań. Wyjątek stanowiły populacje ZAK oraz ZLO, w których w 2014 r. spadek liczebności względem pierwszego roku badań przekroczył 18%. Zmiany liczebności populacji z niżu na ogół były większe niż w populacjach górskich. W czterech z ośmiu populacji niżowych (GRA, LAB, LOS oraz KOM) zaobserwowano stały spadek liczebności w kolejnych latach. Największy cechował populację LOS. Liczebność pozostałych populacji (KUR, ROW, KAM, SOB) uznano za stabilną, mimo rocznych fluktuacji liczby rozet (Ryc. 12, Tab. 9).

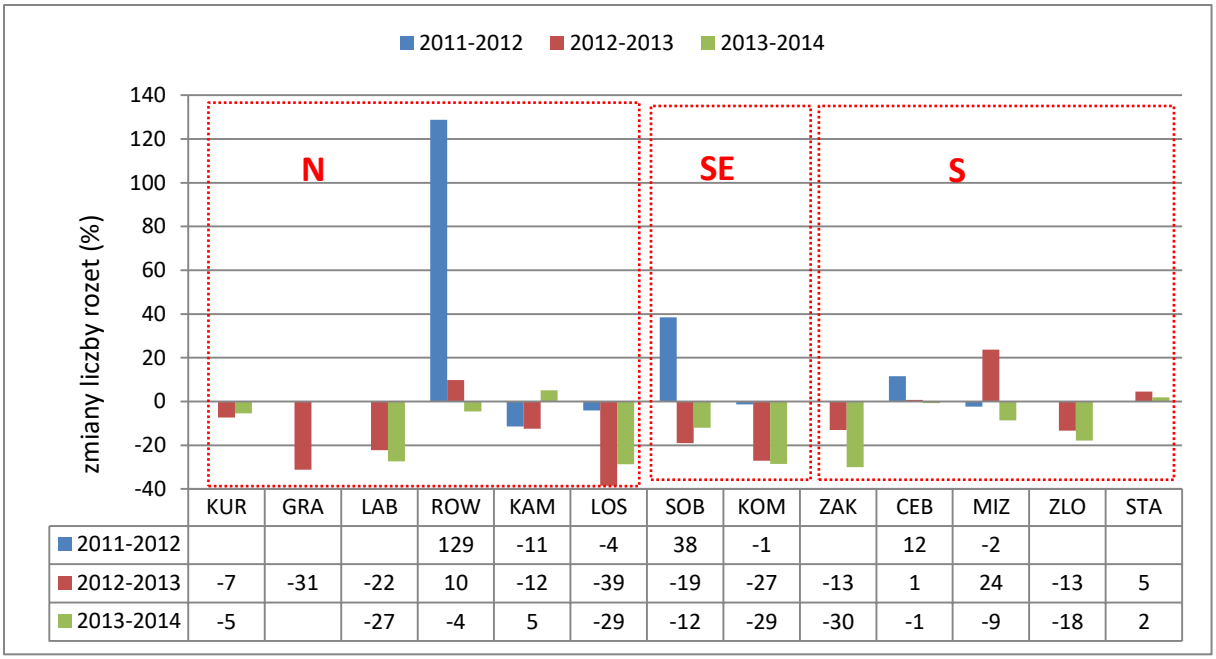
Tab. 9. Areał, wielkość, liczebność oraz zagęszczenie populacji niebielistki trwałej w latach 2011-2014; b.d. – brak danych, *(w populacjach KAM i LOS liczebność i zagęszczenie w 2016 r., wyniosły odpowiednio: 1963/*20* oraz 1901/*19*). Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	Populacja	Areał populacji [ha]	Liczebność *Zagęszczenie* [rozet/m²] na powierzchni badawczej w 2011-2014				Szacunkowa liczebność całej populacji [liczba rozet]	Trend
			2011	2012	2013	2014		
Region N	KUR	0,4	b.d.	1490	1381	1306	5000	=
			b.d.	*15*	*14*	*13*		
	GRA	0,15	b.d.	1146	789	b.d.	1000	↓
			b.d.	*11*	*8*	*b.d.*		
	LAB	2,5	b.d.	1616	1256	912	8000	↓
			b.d.	*22*	*17*	*9*		
	ROW	0,005	80	183	201	192	200	=
			2	*5*	*4*	*4*		
	KAM	1,2	3599	3190	2792	2935	12000	=
			36	*32*	*28*	*28*		
	LOS	1,5	8293	7948	4884	3482	15000	↓
			83	*79*	*49*	*35*		
Region SE	SOB	0,4	1297	1796	1453	1279	2000	↓
			13	*18*	*15*	*12*		
	KOM	2,0	4148	4091	2983	2132	12000	↓
			41	*41*	*30*	*21*		

Region S	ZAK	0,2	b.d.	3908	3398	2380	7000	↓
			b.d.	*49*	*42*	*30*		
	CEB	1,5	8560	9555	9630	9555	>20 000	=
			86	*96*	*96*	*96*		
	MIZ	0,25	3692	3607	4460	4076	10000	=
			123	*120*	*149*	*136*		
	ZLO	1,3	b.d.	1314	1139	936	3000	↓
			b.d.	*9*	*8*	*6*		
	STA	0,004	b.d.	883	923	940	1200	=
			b.d.	*28*	*29*	*29*		



Ryc. 11. Liczebność populacji niebielistki trwałej w latach 2011-2014. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



	KUR	GRA	LAB	ROW	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
2011-2012				129	-11	-4	38	-1		12	-2		
2012-2013	-7	-31	-22	10	-12	-39	-19	-27	-13	1	24	-13	5
2013-2014	-5		-27	-4	5	-29	-12	-29	-30	-1	-9	-18	2

Ryc. 12. Zmiany liczebności populacji niebielistki trwałej w latach 2011-2014. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Zagęszczenie i struktura przestrzenna populacji

Zagęszczenie rozet było zróżnicowane w badanych populacjach oraz zmienne w kolejnych latach (Tab. 10). Najniższe jego wartości odnotowano w 2011 r. w populacji ROW (2 rozety/m²). Najwyższe zagęszczenie rozet, dochodzące do 149 rozet/m² w 2013 r. obserwowano w populacji MIZ, zlokalizowanej w Beskidzie Żywieckim. Druga populacja beskidzka (CEB) miała również wyraźnie wyższe zagęszczenie względem pozostałych (96 rozet/m²). Niższe zagęszczenia obserwowano w innych populacjach górskich, przy czym w Sudetach było ono zawsze niższe niż w Karpatach i nie przekroczyło 30 rozet/m² (Tab. 10). Również w regionie N obserwowano szeroki zakres wartości zagęszczenia. Najwyższe zanotowano w populacji LOS w 2011 r. – 83 rozet/m². Jednak zagęszczenie w tej populacji z roku na rok zmniejszało się, osiągając 35 rozet/m² w 2014 r. W populacji KAM zagęszczenie kształtowało się na poziomie 28-36 rozet/m², a w populacjach litewskich bardzo rzadko przekraczało 20 rozet/m². Populacje z regionu SE różniły się także zagęszczeniem: w KOM kształtowało się na poziomie 41 rozet/m² w latach 2011-12, a w SOB osiągało maksymalnie 18 rozet/m² (Tab. 10).

Populacje różniły się między sobą także zagęszczeniem ekologicznym czyli liczbą rozet na rzeczywistą powierzchnię zajętą przez badany gatunek. W okresie 2011-2014 najwyższe jego wartości odnotowano w populacjach z Beskidu Żywieckiego (max. 149 rozet/m²), najniższe – w populacji KUR (15 rozet/m²). Zmiany zagęszczenia na przestrzeni lat 2011-14 były obserwowane w 4 z 11 populacji, wyłącznie tych zlokalizowanych na Niżu. W trzech populacjach (LAB, KAM i KOM) odnotowano

niemal dwukrotny spadek zagęszczenia, w LOS obniżyło się ono ponad 4-krotnie: z 85 rozet/m² do 20 rozet/m² (Tab. 10). W populacjach górskich zagęszczenie ekologiczne było stosunkowo stabilne.

Badane populacje charakteryzowały się skupiskowym rozmieszczeniem ramet, o czym świadczą wartości współczynnika Leksisa (I): od 9,7 do 310,1 (Tab. 10). Bardzo szeroki przedział wartości ww. współczynnika odzwierciedlał różnice pomiędzy populacjami w intensywności skupiania się osobników. Najwyższymi wartościami indeksu Leksisa charakteryzowały się populacje: MIZ (I=310,1 w 2011 r.), KAM (I=106,1 w 2012 r.; I=58,9 w 2013 r.) oraz ZLO (I=60,8 w 2014 r.). Najmniej intensywne skupianie się rozet niebielistki w każdym roku badań odnotowano w populacji KOM (I=9,7, 2014 r.). Na przestrzeni lat zmiany wartości indeksu Leksisa były najmniejsze w populacjach KUR oraz STA, w pozostałych populacjach notowano spadek wartości I. Najbardziej widoczne zmiany obserwowano w populacjach LOS i MIZ, w których odnotowano nawet 7-krotne różnice między różnymi sezonami. Granice skupień na ogół były dobrze zaznaczone, mimo rozproszenia wokół nich pojedynczych rozet (Ryc. 13). Bez względu na uwarunkowania środowiskowe, otrzymane dane wskazują na trwałą skupiskową strukturę przestrzenną wynikającą z właściwości morfologiczno-rozwojowych gatunku.

Liczba dobrze wyodrębniających się skupień w granicach powierzchni badawczych wahała się od 1 (CEB, MIZ, STA) do 12 (ZLO). W pozostałych populacjach, spoza gór, liczba skupień mieściła się w przedziale od 2 do 5. Jedynie w populacji LOS, w latach 2012-14 notowano 1 skupienie (Tab. 11, Ryc. 13). Maksymalna liczba rozet budujących skupienia wynosiła od 291 w populacji ZLO do 9630 rozet w CEB. W regionie N oraz SE maksymalna wielkość skupień była ponad trzykrotnie niższa niż w górach (CEB): 2620 rozet (KAM, 2014) oraz 2649 rozet (KOM, 2014). Skupienia zajmowały różną powierzchnię. Ich wielkość wahała się od 1m² do 94 m² (Tab. 11).

Tab. 10. Wartości indeksu Leksisa (I) (**bold**), zagęszczenia ekologicznego (*kursywa*) oraz minimalne i maksymalne wartości zagęszczenia rozet na 1 m² (zakreślone) w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-16, b.d.- brak danych. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

rok	KUR	LAB	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
2011	b.d.	b.d.	**97,3**	**69,5**	**26,1**	**19,2**	b.d.	**35,9**	**310,1**	b.d.	b.d.
	b.d.	b.d.	*46*	*85*	*20*	*43*	b.d.	*86*	*123*	b.d.	b.d.
	b.d.	b.d.	1-199	1-405	1-94	1-107	b.d.	2-251	4-1120	b.d.	b.d.
2012	**16,8**	**27,4**	**106,0**	**46,7**	**29,7**	**15,7**	**33,6**	**35,6**	**67,2**	**39,0**	**17,3**
	17	*33*	*39*	*79*	*24*	*43*	*50*	*96*	*120*	*20*	*30*
	1-82	1-95	1-367	1-291	1-101	1-109	1-156	6-248	10-367	1-125	1-96
2013	**12,8**	**21,1**	**58,9**	**32,1**	**26,3**	**11,6**	**23,8**	**19,3**	**40,1**	**44,2**	**19,0**
	15	*26*	*34*	*49*	*21*	*31*	*44*	*96*	*149*	*16*	*33*
	1-63	1-59	1-166	1-169	1-80	2-82	1-139	7-223	13-265	1-129	1-102

2014	**10,7**	**15,8**	**58,4**	**23,4**	**18,4**	**9,7**	**22,2**	b.d.	**39,5**	**60,8**	**13,9**
	15	*19*	*35*	*36*	*16*	*25*	*38*	b.d.	*136*	*15*	*26*
	1-55	1-45	1-166	2-126	1-65	2-75	1-139	b.d.	17-265	1-165	1-80
2016			**29,8**	**9,9**							
			24	*20*							
			1-96	1-56							

Tab. 11. Liczba skupień stwierdzonych w granicach powierzchni badawczych, minimalna i maksymalna liczba rozet budujących skupienie oraz minimalna i maksymalna wielkość (m²) skupień w poszczególnych populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-16. Kolorem szarym zaznaczono region SE. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

rok	KUR	LAB	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
	liczba skupień										
2011			4	2	5	1		1	1		
2012	2	2	3	1	4	2	1	1	1	12	1
2013	2	2	3	1	5	2	1	1	1	11	1
2014	4	2	3	1	5	2	2	1	1	12	1
2016			4	2							
	MIN-MAX rozet budujących skupienie										
2011			5-2620	2388-5905	27-635	4148		8560	3692		
2012	609-881	148-1468	477-2062	7948	39-837	1442-2649	3908	9555	3607	4-309	883
2013	488-893	76-1180	367-1919	4884	2-523	971-2012	3398	9630	4460	10-377	923
2014	35-766	67-883	387-1866	3482	2-538	874-1535	54-2801	9630	4423	3-291	740
2016			12-1104	2-1900							
	MIN-MAX wielkość skupień (m²)										
2011			1-27	40-57	3-27	97		100	30		
2012	36-54	9-40	24-33	100	4-34	36-60	78	100	30	1-18	29
2013	29-64	9-40	25-29	99	1-36	36-60	78	100	30	1-18	28
2014	4-48	8-41	26-28	98	1-26	36-60	6-69	100	30	1-8	28
2016			4-29	1-94							

KURTUVENAI

2012	2013	2014
9	4	4
13	11	10
8	14	7
27	11	19
41	63	26
53	22	29
11	27	12
14	13	12
3	14	7
12	20	6
8	5	8
13	7	17
11	26	10
45	6	43
	1	
6	17	7
10	2	9
1	6	2
	1	
2	29	3
	6	
	5	
4	3	
17	15	24
9	7	9
3		7
16		7
8	4	5
6	5	4
15	8	12
23	25	17
11	10	7
20	8	12
22	6	30
80	37	48
3	27	
11	2	4
37	6	8
10	16	16
9	31	27
2	4	7
1	4	3
12	2	13

24	8	19
32	6	18
32	58	27
33	19	34
17	7	22
21	15	28
4	10	1
9	13	8
17	14	21
12	22	9
82	22	55
28	29	22
43	12	27
14	12	13
10	6	12
18	12	10
11	7	5
10	16	10
38	11	24
7	58	8
3		
1		
12	7	17
1	5	7
4	4	3
22	2	21
7	4	6
4		5
5	2	
15	24	15
11	13	8
	7	
	6	
6	5	11
5	8	6
12	12	8
27	17	25
8	7	10
60	55	27
12	21	13
29	39	30
24	2	16
	8	
1	19	3
11	16	16
27	27	31

5	7	4
	1	10
2	6	3
11	27	8
5	26	9
45	33	49
11	34	19
4	22	7
32	28	30

LABANORAS

2012	2013	2014
19	5	9
41	14	5
3	1	
	1	1
12	14	4
23	15	13
3	2	3
28	23	13
53	39	35
59	43	30
41	36	28
24	11	6
30	29	29
17	19	19
63	59	35
70	58	25
20	23	9
52	53	36
30	28	12
39	26	37
52	52	34
43	35	26
14	6	4
30	26	25
1	3	1
40	10	11
5	6	4
3	6	7
6	5	5

23	24	11
13	10	5
2	5	7
23	10	5
18	9	13
73	47	45
80	50	30
59	53	22
29	23	21
3	5	5
28	23	23
25	35	35
95	57	39
64	42	38
24	24	15
65	52	43
25	30	23
57	48	41
57	44	39
30	17	23
2		1

KAMIENNA

2011	2012	2013	2014	2016
40	20	18	27	16
38	37	32	36	21
8	42	22	5	33
26	11	17	19	25
96	32	47	45	53
46	31	24	24	22
7				4
11	11	12	12	15
3	1	1	1	2
3	6	9	8	7
2	7	5	4	3
5	11	18	16	10
2	6	7	4	3
1	7	4	4	2
5	1	2	2	4
				1
34	50	48	33	30
170	237	78	81	41
170	241	48	48	54
123	78	136	136	68
123	1	113	113	59
199	83	166	166	69
123	62	130	130	49
170	111	108	108	51
25	19	42	48	25
4	2	4	5	7
		4	2	
2		3	5	
1		2	4	3
	2	1	1	1
	1			
	1	1	2	2
1	3	4	3	3
13	13	17	10	10
2	11	12	8	10
1	5	11	11	7
0	17	22	22	23
17	32	20	20	15
5	13	9	13	9

	7	3		1
			1	
4	6	6	6	2
9	9	6	6	5
4	9	16	16	11
	1			1
8	7	7	9	12
46	45	41	53	37
77	80	39	91	71
69	83	52	65	49
92	88	43	61	43
65	47	30	30	29
16	16	8	8	14
25	22	25	25	23
18	27	27	28	28
4	8	9	9	6
1			2	3
1	4	7	4	4
1	1	2	3	2
28	8	29	29	13
154	67	112	84	96
185	235	117	116	75
185	367	77	77	70
192	133	155	155	77
192	115	95	95	81
128	58	116	116	76
192	77	104	104	68
185	76	153	153	53
7	12	20	10	11
26	26	48	38	26
	1	2		
1	2	1	2	5
1				
2				
	2	5	5	3
7	13	7	9	8
3	5	8	4	5
3	6	3	7	6
	1			

5	4	4	4	8
4	2	2	2	2
31	38	30	30	28
13	42	16	16	17
10	18	15	13	5
9	10	5	12	9
6	11	10	13	7
3	8	2	7	2
17	18	14	28	15
11	23	28	28	12
42	57	52	52	50
39	75	36	36	31
2	14	8	8	6

ŁOSINIANY

2011	2012	2013	2014	2016
191	111	64	88	34
44	43	23	19	26
48	49	45	33	15
49	86	42	37	31
89	131	56	55	24
173	107	82	62	29
244	132	49	53	46
194	169	82	86	51
108	97	39	51	10
89	104	55	28	35
134	175	100	88	31
91	115	82	31	19
169	106	111	54	35
155	109	84	57	12
87	35	19	26	16
306	160	87	42	27
157	166	116	74	52
208	180	144	96	38
177	273	168	110	56
405	165	96	91	32
	149	122	97	32
144	84	24	28	5
48	111	48	26	15
73	58	43	32	23
59	33	31	26	16
60	61	44	25	22
58	91	40	30	14
63	79	54	28	21
64	43	23	17	14
56	91	78	48	38
45	21	19	13	8
38	32	19	19	9
30	17	5	4	6
81	66	55	29	10
62	46	20	22	13
13	5	1	5	2
34	52	42	42	12
19	30	14	6	
21	47	28	21	9
18	33	21	15	11
24	19	16	12	9
13	19	14	5	1

42	55	42	8	7
19	25	9	8	12
20	31	11	5	3
32	34	13	8	10
4	13	19	11	12
1	2	1		
12	1			
118	12	8	3	1
113	85	69	47	26
45	21	26	31	15
54	80	51	38	23
71	70	36	34	27
105	107	46	52	36
148	104	63	66	25
174	87	80	50	20
110	100	69	61	41
138	138	59	46	29
93	71	66	45	44
178	234	96	47	25
77	78	50	44	15
142	120	117	58	17
127	184	66	48	19
89	105	73	32	16
172	155	74	67	28
194	169	152	82	19
264	201	163	126	43
206	166	125	102	34
287	187	139	76	35
	291	92	76	15
67	70	30	15	13
15	29	10	2	1
58	67	41	34	17
45	124	39	30	21
50	39	68	28	39
55	43	46	34	28
21	20	19	9	23
46	47	36	30	25
91	69	87	39	54
101	78	71	42	26
36	18	11	10	9
27	17	21	11	5
86	81	55	51	20
29	24	24	9	5
21	48	6	5	4
52	79	45	21	11

17	53	8	15	3
38	57	17	7	5
22	29	13	11	11
69	92	28	14	11
29	26	19	7	6
36	35	23	19	13
19	31	7	7	8
22	50	13	6	7
51	74	13	15	24
1	1	1	2	2
1	2	2	3	4
12	7	4	2	
	12	7	2	

SOBOWICE

2011	2012	2013	2014
	8	8	4
13	24	12	12
13	5	7	9
12	21	17	12
30	42	39	25
55	88	80	60
44	87	59	52
7	34	19	17
6	8	7	7
	7	2	2
	4	3	3
4	3	3	3
	7		
15	26	18	21
1	2	2	1
			1
1	3	7	5
		37	
11	19	7	11
16	24	24	23
15	26	24	15
	2		
1	3		1
	3		
23	35	23	23
1	4	2	2
	2		
5	11	5	10
17	34	24	21
31	46	50	37
2	5	10	7
10	22	9	13
62	67	52	32

31	28	13	21
26	33	20	14
21	20	27	27
49	32	34	34
42	25	14	14
	3		
		1	1
10	3		
2	2	2	2
		1	1
7	10	11	7
19	32	30	25
56	82	66	36
77	83	73	60
22	19	12	15
2	5	1	1
2	1	1	1
4	11	15	15
8	16	17	8
16	22	18	17
4	3	2	2
			3
8	14	12	11
30	44	24	11
38	43	64	29
37	56	39	28
49	59	61	32
7	7	7	12
1	3	2	2
2	3	2	3
	1		
1	10		
23	20	16	16
11	12	12	12
1	7	2	6
12	18	11	6

5	11	9	10
19	23	20	12
20	27	23	22
39	60	48	36
94	101	53	36
25	37	30	25
7	15	6	10
30	41	27	27
28	56	65	65
7	11	7	7
10	14	5	6

KOMARÓW

2011	2012	2013	2014
24	29	24	16
11	15	16	7
22	30	23	17
50	53	46	36
28	38	29	25
4	13	9	9
6	13	6	6
17	64	30	30
73	79	50	27
72	83	55	28
35	42	21	14
37	32	39	17
34	48	19	20
60	56	47	47
107	79	52	52
74	94	44	44
75	109	40	34
98	76	66	36
76	56	54	33
64	66	35	30
56	71	48	33
53	54	45	45
31	20	31	31
26	33	32	32
68	55	50	32
59	38	37	16
10	15	7	14
24	19	18	10
40	20	23	12
18	17	6	6
1			
2	1	2	2
18	9	8	7
15	12	8	5
39	34	23	15
67	54	29	24
51	34	30	29
103	74	38	38
70	52	27	27
48	59	28	28
61	45	25	25
35	28	25	15
59	46	39	27
102	79	46	53
81	71	48	40
55	58	55	55
39	45	37	37
20	29	23	23
3	3	5	2
9	11	7	7
12	20	18	11
10	14	10	15
26	39	22	18
21	31	19	19
8	14	15	15
15	19	17	17
42	51	50	50
68	60	82	47
59	85	70	40
20	21	15	16
24	25	18	17
36	40	32	16
62	66	36	36
100	67	75	75
85	82	68	68
76	87	66	31
63	66	63	24
47	61	33	21
37	58	34	19
47	43	36	18
54	45	46	46
26	19	17	17
28	23	22	22
38	37	34	25
60	45	26	18
25	18	16	11
9	15	10	10
43	44	30	24
32	26	23	23
1			
5	11	6	7
13	17	10	8
8	16	7	8
	40	33	22
38	39	16	20
68	53	39	39
73	61	42	42
70	51	22	22
78	91	45	30
33	29	30	13
49	48	26	28
92	75	45	44
78	57	47	29
58	52	47	47
50	45	33	33
27	21	23	23
3	2	2	5
1	1	2	2

ZAKOPANE

2012	2013	2014
5	5	4
	1	2
18	19	16
3	1	
10		
13	5	6
55	46	28
62	36	36
31	23	19
12	15	8
7	9	
60	43	46
69	67	57
149	139	139
65	81	81
46	54	34
57	70	35
46	40	40
89	45	45
48	57	48
59	69	58
98	82	82
77	86	86
156	102	51
127	64	34
84	47	47
67	53	53
66	42	31
40	33	9
17	22	22
4	10	10
11	23	25
19	21	20
17	27	27
37	54	54
45	56	34
35	52	25
17	31	30
26	34	13
12	16	16
1	4	1
14	12	6
28	25	25
7	3	
7	4	7
46	23	33
58	29	29
39	29	39

29	23	13
21	17	17
1	5	10
17	14	44
66	51	51
58	62	62
74	70	23
56	53	33
58	51	51
65	65	65
89	71	50
115	54	76
104	84	84
137	135	135
156	137	62
156	104	17
80	52	52
116	76	76
66	56	64
52	42	30
68	65	65
20	16	16
14	22	14
9	18	25
24	28	28
18	45	45
56	70	59
71	50	34
35	32	32
14	16	6
4	5	5

WIELKI STAW

2012	2013	2014
3	4	3
1	1	1
1		
1	2	1
32	23	23
48	36	20
44	49	46
25	30	27
15	29	22
7	8	7
6	4	5

34	21	27
85	102	80
9	31	8
96	92	67
44	39	29
56	55	44
29	33	43
41	9	13
29	26	27
33	32	40
29	37	20
62	82	43
33	16	17
6	5	5
14	17	16
8	56	46
39	52	36
53	32	24

CEBULOWA

2011	2012	2013	2014
168	144	143	143
131	70	65	65
126	160	138	138
251	161	121	121
208	248	128	128
101	144	98	98
148	142	85	85
122	175	122	122
38	127	107	107
150	185	117	117
194	244	141	141
140	203	127	127
136	163	115	115
174	185	128	128
172	184	144	144
124	127	107	107
60	94	79	79
19	61	47	47
58	88	87	87
119	117	106	106
32	48	54	54
17	32	34	34
16	31	39	39
70	48	47	47
34	38	34	34
2	6	7	7
37	36	45	45
13	14	26	26
24	68	34	34
56	78	83	83
17	32	36	36
29	82	109	109
37	81	112	112
62	82	108	108
65	80	149	149
67	73	101	101
59	47	83	83
44	41	49	49
14	23	33	33
30	20	45	45
13	12	27	27
52	35	70	70
143	106	102	102
121	110	134	134
114	60	123	123
91	100	150	150
97	79	202	202
118	100	151	151
102	73	109	109
67	44	63	63
143	118	180	180
131	103	145	145
201	155	143	143
176	207	102	102
104	180	131	131
84	162	108	108
91	181	112	112
166	190	120	120
120	167	123	123
103	177	129	129
146	237	136	136
149	185	137	137
114	163	110	110
166	161	105	105
134	134	115	115
182	156	163	163
84	115	92	92
139	105	102	102
57	63	57	57
38	67	73	73
32	57	66	66
25	36	41	41
60	105	101	101
42	97	126	126
30	38	53	53
50	99	90	90
3	26	31	31
37	29	36	36
33	26	23	23
68	58	67	67
30	71	54	54
32	63	58	58
16	46	94	94
28	36	50	50
40	39	59	59
44	59	61	61
96	76	98	98
85	52	105	105
26	24	34	34
45	53	105	105
58	67	160	160
127	68	88	88
52	80	134	134
92	58	87	87
66	57	143	143
48	47	96	96
137	91	179	179
138	101	223	223
109	74	114	114
101	95	107	107

MIZIOWA

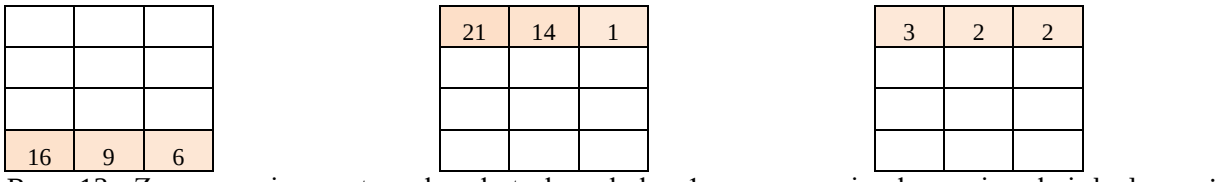
2011	2012	2013	2014
130	139	247	184
110	122	137	137
105	114	220	225
185	210	228	228
148	170	156	169
208	367	265	265
115	201	244	244
62	88	166	166
127	175	203	203
1120	141	143	143
71	86	99	99
68	81	174	138
12	14	17	17
37	36	51	51
4	10	13	23
59	121	160	130
81	146	168	168
155	246	206	255
86	110	153	153
76	122	107	118
177	241	265	265
106	318	244	244
98	64	96	96
107	52	232	232
76	44	143	143
35	38	116	116
24	29	30	34
32	38	53	53
26	53	55	55
52	31	69	69

ZŁOTÓWKA

2012	2013	2014
17	11	10
8	7	5
1	3	1
1	3	
	3	
	3	
	3	
	3	
	3	
	3	
9	11	13
2		
35	12	11
18	9	5
	1	
1	2	1
1	1	1
57	42	24
20	10	7

7	4	4
		1
13	11	10
6	4	3
1	1	1
10	6	6
8	3	3
13	10	8
32	29	12
28	10	10
5	3	5
13		
34	14	6
2	1	1
30	18	13
38	21	9
14	20	15
14	13	
64	55	35
78	116	111
93	85	111
35	30	22
33	13	10
6	3	2

1	2	
10	8	8
54	44	33
57	48	44
35	33	8
19	11	7
4	10	3
19	11	4
14	11	7
15	8	18
3	1	1
2	2	5
14	15	17
4		
5	12	12
5	5	4
5	3	5
2	3	3
33	25	9
125	129	165
51	65	42
16	18	6
9	17	25
		1
1	10	11
15	4	
1	4	4
3	6	2
5	9	7



Ryc. 13. Zagęszczenie rozet w kwadratach o boku 1 m w granicach powierzchni badawczej w populacjach niebielistki trwałej w latach 2012-2016. Intensywność barwy rośnie wraz z zagęszczeniem rozet na 1m^2. Puste pola oznaczają brak pędów.

Struktura wielkości osobników w populacjach *Swertia perennis*

Liczba liści rozetowych

W 2011 roku średnia liczba liści rozetowych w populacjch wahała się od 1,7±0,7 (CEB) do 2,6±1,5 (LOS). Rozety składały się maksymalnie z 10 liści (ROW, KAM). W 2012 roku najniższe wartości badanej cechy odnotowano w populacji LAB (1,6±0,6), a najwyższe w populacjach: KAM (2,2±1,0), CEB (2,2±0,9), MIZ (2,2±0,8). Maksymalna stwierdzona liczba liści w tym roku wyniosła 7 (ROW, SOB, KOM, CEB). Podobnie w 2013 r. z tym, że wartości skrajne stwierdzono w innych populacjach, tj. ZAK (1,5±0,6) i ZLO (2,2±0,9). Również w 2014 r. cecha przyjmowała podobny zakres wartości od 1,7±0,7 (KUR, SOB) do 2,2±1,0 (ZLO) (Tab. 12).

W regionach zakres wartości średnich badanej cechy był najniższy i najwyższy w regionie N lub S, mieścił się w przedziale od 1,7±0,8 (region S, 2011) do 2,5±1,5 (region N, 2011).

Liczba liści rozetowych różniła istotnie statystycznie badane populacje, za wyjątkiem lat 2015-16, kiedy badano tylko dwie z nich. Również istotne statystycznie różnice stwierdzono między regionami (Tab. 13). Zmienność badanej cechy w czasie w danej populacji różnicowała 6 z 13 populacji. Różnice istotne statystycznie w liczbie liści stwierdzono między latami w regionach (Tab. 14). Osobniki przystępujące do kwitnienia wykształcały mniej liści rozetowych niż osobniki będące w fazie wegetatywnej F3. Różnice te były istotne statystycznie na poziomie populacji i regionów (Tab. 15).

Tab. 12. Liczba liści rozetowych w badanych populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-16 oraz w analizowanych regionach 2011-14; n – liczba osobników, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	80	2,3±1,8	1-10
2011	KAM	265	2,5±1,5	1-10
2011	LOS	151	2,6±1,5	1-8
2011	SOB	119	2,2±1,3	1-7
2011	KOM	115	2,1±1,0	1-6
2011	CEB	96	1,7±0,7	1-4
2011	MIZ	40	1,8±1,0	1-5
2012	KUR	148	1,8±0,6	1-5
2012	GRA	77	1,8±0,7	1-3
2012	LAB	110	1,6±0,6	1-3
2012	ROW	166	1,9±1,0	1-7
2012	KAM	115	2,2±1,0	1-6

2012	LOS	158	2,0±0,9	1-6
2012	SOB	199	2,0±1,1	1-7
2012	KOM	181	1,7±0,8	1-7
2012	ZAK	97	1,9±0,8	1-4
2012	CEB	95	2,2±0,91	1-7
2012	MIZ	37	2,2±0,8	1-4
2012	ZLO	125	2,0±0,9	1-6
2012	STA	108	2,1±0,9	1-5
2013	KUR	179	1,7±0,7	1-4
2013	GRA	90	2,1±1,0	1-6
2013	LAB	159	1,7±0,6	1-3
2013	ROW	162	2,1±1,1	1-3
2013	KAM	166	2,0±0,9	1-6
2013	LOS	239	1,9±0,8	1-5
2013	SOB	173	2,1±0,9	1-6
2013	KOM	194	1,7±0,8	1-7
2013	ZAK	157	1,5±0,6	1-4
2013	CEB	199	1,9±0,7	1-4
2013	MIZ	87	1,8±0,6	1-4
2013	ZLO	193	2,2±0,9	1-5
2013	STA	156	2,0±0,7	1-4
2013	KOR	61	1,8±0,8	1-6
2014	KUR	154	1,7±0,7	1-3
2014	LAB	156	2,0±0,8	1-4
2014	ROW	59	2,0±0,7	1-4
2014	KAM	145	2,1±0,7	1-4
2014	LOS	205	1,9±0,8	1-5
2014	SOB	94	1,7±0,7	1-4
2014	KOM	165	1,9±0,9	1-5
2014	ZAK	152	1,9±0,8	1-4
2014	CEB	175	2,1±0,6	1-4
2014	MIZ	74	2,0±0,6	1-3
2014	ZLO	142	2,2±1,0	1-6
2014	STA	108	2,1±0,8	1-5
2015	KUR	121	1,6±0,6	1-4
2015	KAM	126	1,9±0,9	1-6
2016	KAM	130	2,1±0,8	1-5
2016	LOS	76	2,0±0,8	1-4
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	496	2,5±1,5	1-10
2011	SE	234	2,2±1,2	1-7
2011	S	136	1,7±0,8	1-5
2012	N	774	1,9±0,8	1-7
2012	SE	380	1,9±1,0	1-7

2012	S	462	2,1±0,9	1-7
2013	N	995	1,9±0,9	1-13
2013	SE	367	1,9±0,9	1-7
2013	S	853	1,9±0,8	1-6
2014	N	719	1,9±0,7	1-5
2014	SE	259	1,9±0,8	1-5
2014	S	651	2,0±0,8	1-6

Tab. 13. Zróżnicowanie liczby liści rozetowych między badanymi populacjami niebielistki trwałej oraz między regionami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	H
między populacjami	2011	6	866	**37,77*** **
	2012	12	1616	**71,78*** **
	2013	13	2215	**132,34*** **
	2014	11	1629	**44,29*** **
	2015	1	247	3,83
	2016	1	206	1,37
między regionami	2011	2	866	**30,83*** **
	2012	2	1616	**20,22*** **
	2013	2	2215	0,78
	2014	2	1629	**16,96*** **

Tab. 14. Zróżnicowanie liczby liści rozetowych między kolejnymi latami badań w populacjach niebielistki trwałej i regionach; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	H
KUR	2	602	11,94
GRA	2	167	1,73
LAB	2	425	**16,75 ** **
ROW	3	467	10,97
KAM	3	955	**31,26 *** **
LOS	3	829	**27,75 *** **
SOB	3	585	8,64
KOM	3	655	**18,90 ** **
ZAK	2	406	**28,85 *** **
CEB	3	565	**25,82 *** **
MIZ	3	238	9,35

ZLO	2	460	5,54
STA	2	372	2,49
N	3	2984	**59,45 *****
SE	3	1240	**13,36 ***
S	3	2102	**33,70 *****

Tabela 15. Różnice w liczbie liści rozetowych między stadiami F3 i F4 w populacjach niebielistki trwałe oraz w regionach w latach 2011-2016; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, L.L.R. – liczba liści rozetowych, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

2011	n	$H_{_L.L.R}$	2012	df	n	$H_{_L.L.R}$	2013	n	$H_{_L.L.R}$	2014	n	$H_{_L.L.R}$
ROW	21	4,28	KUR	1	73	**15,6****	KUR	46	**23,92*****	KUR	55	**15,91****
KAM	149	**35,21*****	GRA	1	77	2,77	GRA	45	**13,88****	LAB	75	**37,42*****
LOS	90	6,55	LAB	1	34	**15,81****	LAB	46	**24,29*****	ROW	24	**21,75*****
SOB	50	**10,9****	ROW	1	44	**13****	ROW	47	**18*****	KAM	63	**34,54*****
KOM	50	**10,04***	KAM	1	40	0,69	KAM	61	**13,94****	LOS	71	**39,84*****
CEB	34	**25,12*****	LOS	1	43	**30,57*****	LOS	76	**61,13*****	KOM	67	**34,57*****
MIZ	22	**16,78*****	SOB	1	65	**30,85*****	SOB	68	**19,92****	ZAK	63	**48,91*****
2015	n	$H_{_L.L.R}$	KOM	1	57	**24,37*****	KOM	47	**28,02*****	CEB	76	**65,24*****
KUR	38	**21,26*****	ZAK	1	43	**18,29*****	ZAK	34	**16,37****	MIZ	39	**22,19*****
KAM	49	37,29	CEB	1	45	**29,37*****	CEB	73	**57,78*****	ZLO	54	6,33
2016	n	$H_{_L.L.R}$	MIZ	1	20	**13,75****	MIZ	39	**18,34*****	STA	41	**26,45*****
KAM	47	14,76	ZLO	1	81	**51,44*****	ZLO	92	**52,68*****			
LOS	29	**16,48*****	STA	1	60	**43,47*****	STA	42	6,94			
N	260	**47,11*****	N	1	311	**136,2*****	N	321	**166,47****	N	288	**155,99*****
SE	100	**20,33*****	SE	1	122	**71,86*****	SE	115	**46,58*****	SE	76	**39,97*****
S	56	**42,8*****	S	1	249	**157,41****	S	334	212,54	S	273	**193*****

Wielkość liści rozetowych osobników w różnych stadiach wiekowych

Osobniki juwenilne (F1)

Długość liścia rozetowego osobników juwenilnych w okresie badań wahała się od 4,9±2,6 cm (STA, 2013) do 16,5±5,6 cm (KAM, 2016). Najmniejsze blaszki liściowe stwierdzono u osobników z regionu S, z populacji STA, w której najmniejsza średnia długość i szerokość blaszki liściowej została odnotowana w 2013 r., odpowiednio 1,7±0,9 cm i 1,3±0,7 cm. Największe blaszki liściowe cechowały osobniki juwenilne z regionu SE w populacji KOM w 2014 r., odpowiednio 5,7±2,7 cm i 3,3±1,4 cm.

Długość liści rozetowych osobników F1 w regionach przyjmowała wartości od 9,7±5,7 cm (SE, 2013) do 14,0±5,7 cm (SE, 2014).Długość i szerokość blaszki liścia była najmniejsza w regionie S (odpowiednio: 3,0±1,9 cm i 2,0±1,1 cm w 2013 r.), a największa w regionie SE (odpowiednio: 5,3±2,7 cm i 3,2±1,3 cm w 2011 r.) (Tab. 16).

Cechy opisujące wielkość liścia osobników F1 różnicowały istotnie statystycznie badane populacje w latach 2011-14, natomiast w latach 2015-16 kiedy badano tylko 2 populacje z regionu N różnic nie stwierdzono. Istotne statystycznie różnice w wielkości liścia osobników F1 odnotowano także dla regionów, choć w 2012 r. różnice nie były istotne (Tab. 17). Populacje z regionów N i SE najbardziej różniły się długością liścia natomiast populacje z regionu różnicowały się ze względu na długość i szerokość blaszki liścia (Tab. 18).

Na podstawie rozkładu wartości cech określających rozmiar liścia rozetowego osobników juwenilnych w 2011 roku można opisać je w następujący sposób: całkowita długość liścia: od 5 cm do 15 cm, długość blaszki liściowej: od 2 cm do 4 cm, szerokość blaszki: od 1,5 cm do 2,5 cm.

Tab. 16. Wielkość liści rozetowych osobników juwenilnych (F1) w badanych populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach, w latach 2011-16; n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego, X±SD – średnia i odchylenie standardowe, x – brak osobników jednoliściowych. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	POPULACJA	n	DL (cm)		DB (cm)		SB (cm)	
			X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	25	10,7±4,2	37-18,4	4,0±2,4	0,8-9,8	2,5±1,0	0,8-4,5
2011	KAM	60	10,1±5,2	1,6-25,6	3,6±1,9	0,9-10,5	2,1±0,9	0,8-4,6
2011	LOS	33	9,7±4,7	1,9-22,9	4,0±1,7	1,5-8,2	2,6±0,9	1,2-4,5
2011	SOB	38	13,4±6,6	2,5-27,8	4,9±2,5	1,0-10,8	3,1±1,3	0,9-6,2
2011	KOM	33	12,5±5,9	4,1-24,3	5,6±3,0	2,0-12,5	3,3±1,4	1,3-6,3
2011	CEB	28	11,2±3,8	4,0-18,3	4,4±2,2	1,7-12,2	2,4±0,8	1,4-4,3
2011	MIZ	12	9,0±3,9	3,5-14,7	3,5±1,9	1,6-7,2	2,2±0,7	1,1-3,4
2012	KUR	29	10,4±4,8	4,0-24,0	3,6±1,9	1,8-10,8	2,6±1,0	1,3-5,2
2012	GRA	x	x	x	x	x	x	x
2012	LAB	35	10,6±3,2	5,5-17,0	3,5±1,4	1,7-7,5	2,1±0,7	1,0-4,5
2012	ROW	71	9,5±4,4	3,0-22,8	3,8±2,0	1,0-10,2	2,7±1,1	1,0-5,0
2012	KAM	23	14,4±5,3	5,0-30,0	5,0±2,1	2,4-12,0	2,9±1,1	1,4-5,7
2012	LOS	38	9,5±4,2	2,3-18,0	3,7±1,8	1,2-8,7	2,5±1,1	0,5-4,6
2012	SOB	66	9,6±4,6	1,0-20,0	4,0±2,1	0,5-12,0	2,7±1,2	0,3-5,7
2012	KOM	76	12,2±4,3	5,0-24,8	4,6±2,0	1,5-10,6	2,9±1,1	0,8-5,8
2012	ZAK	30	14,7±5,0	6,1-31,3	4,7±1,8	1,6-8,6	2,7±0,9	1,0-4,6
2012	CEB	14	10,3±3,0	4,3-14,3	3,8±1,3	1,9-6,5	2,6±0,8	1,7-4,4
2012	MIZ	4	8,1±3,3	3,7-11,4	3,1±0,9	2,0-3,9	2,5±1,0	1,2-3,6
2012	ZLO	11	6,0±3,0	2,5-13,4	2,4±0,8	1,5-4,0	1,9±0,5	1,2-2,8
2012	STA	6	6,3±2,9	2,8-11,5	2,7±0,9	1,8-4,5	1,9±0,3	1,5-2,4
2013	KUR	67	11,1±5,4	2,0-24,0	3,7±2,0	0,3-8,5	2,5±1,2	0,3-6,2
2013	GRA	19	9,2±5,4	3,0-19,5	3,0±2,0	1,0-8,9	2,0±0,9	0,9-4,0
2013	LAB	57	9,0±4,0	2,5-19,0	3,3±1,7	0,5-8,0	2,2±0,9	0,5-4,0

2013	ROW	34	9,9±4,9	2,0-23,2	3,5±1,9	0,8-8,6	2,3±1,0	0,5-5,5
2013	KAM	50	13,3±6,4	3,0-28,0	4,4±2,6	0,8-14,0	2,4±0,9	0,5-4,4
2013	LOS	74	9,7±5,0	2,0-25,0	3,3±2,3	0,4-11,0	2,4±1,3	0,4-6,0
2013	SOB	42	11,0±5,2	3,0-245	4,0±2,2	1,0-9,0	2,4±1,1	1,0-5,0
2013	KOM	77	12,5±5,0	3,0-23,0	4,8±2,3	1,0-12,0	3,0±1,3	0,5-6,0
2013	ZAK	79	13,6±5,7	4,0-25,5	3,8±2,1	1,0-8,5	2,3±0,9	0,5-4,5
2013	CEB	39	9,3±3,7	3,0-17,2	3,3±1,6	0,7-7,0	2,1±1,0	0,3-4,1
2013	MIZ	17	8,4±5,3	1,5-20,5	3,0±1,7	1,0-6,5	1,9±0,9	0,5-3,2
2013	ZLO	29	7,3±3,8	3,0-14,5	2,4±1,5	0,3-6,5	1,7±0,9	0,2-3,5
2013	STA	30	4,9±2,6	1,0-11,0	1,7±0,9	0,3-3,8	1,3±0,7	0,2-3,5
2013	KOR	7	2,6±1,0	1,0-4,0	1,3±0,5	0,5-2,0	2,2±2,5	0,5-7,7
2014	KUR	55	13,2±5,1	3,2-23,2	4,4±1,8	1,0-9,5	2,8±1,1	0,5-5,0
2014	LAB	42	12,2±4,8	3,0-24,0	4,4±2,3	0,5-12,0	2,6±1,1	0,5-5,2
2014	ROW	12	9,9±3,2	6,0-18,2	3,1±1,2	1,5-6,0	2,2±0,6	1,0-3,4
2014	KAM	27	14,1±4,8	4,0-29,5	4,8±2,0	1,0-11,2	2,8±0,9	0,8-5,7
2014	LOS	42	9,5±5,1	1,5-27,5	3,0±1,9	0,5-10,0	2,3±1,4	0,5-6,5
2014	SOB	33	12,4±4,4	6,1-24,0	4,2±1,9	1,8-9,0	2,8±1,2	1,0-6,0
2014	KOM	57	14,9±6,2	2,4-31,0	5,7±2,7	0,7-14,0	3,3±1,4	0,5-6,6
2014	ZAK	47	13,3±4,6	3,0-24,4	4,0±1,9	0,5-9,5	2,4±0,9	0,4-4,7
2014	CEB	25	8,6±3,4	3,0-17,0	2,8±1,8	0,9-7,0	1,9±0,8	0,7-3,5
2014	MIZ	8	7,2±3,9	2,8-15,5	2,7±1,4	1,2-5,6	2,1±0,8	1,4-3,5
2014	ZLO	36	10,0±3,1	5,5-17,0	3,4±1,5	1,0-8,2	2,0±0,6	0,5-3,2
2014	STA	17	9,8±3,9	3,3-16,0	3,1±1,3	1,4-6,7	2,0±06	1,3-3,3
2015	KUR	46	12,7±5,1	3,0-22,0	4,4±1,9	10-8,0	2,8±1,1	0,6-5,5
2015	KAM	34	14,8±6,1	4,1-26,0	4,9±2,6	0,7-10,2	3,0±1,4	0,5-6,0
2016	KAM	23	16,5±5,6	5,0-26,7	5,5±2,5	1,5-12,0	3,1±1,3	0,8-6,0
2016	LOS	17	10,8±4,9	3,0-18,5	3,9±2,1	1,0-7,2	2,6±1,2	1,0-4,5
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	N	118	10,1±4,8	1,6-25,6	3,8±2,0	0,8-10,5	2,3±1,0	0,8-4,6
2011	SE	71	12,9±6,2	2,5-27,8	5,3±2,7	1,0-12,5	3,2±1,3	0,9-6,3
2011	S	40	10,6±3,9	3,5-18,3	4,1±2,1	1,6-12,2	2,4±0,8	1,1-4,3
2012	N	196	10,4±4,6	2,3-30,0	3,9±1,9	1,0-120,	2,6±1,0	0,5-5,7
2012	SE	142	11,0±4,6	1,0-24,8	4,3±2,1	0,5-12,0	2,8±1,2	0,3-5,8
2012	S	65	11,1±5,4	2,5-31,3	3,9±1,7	1,5-8,6	2,4±0,8	1,0-4,06
2013	N	301	10,5±5,4	2,0-28,0	3,6±2,1	0,3-14,0	2,3±1,1	0,3-6,2
2013	SE	119	12,0±5,1	3,0-24,5	4,5±2,3	1,0-12,0	2,8±1,2	0,5-6,0
2013	S	201	9,7±5,7	1,0-25,5	3,0±1,9	0,3-8,5	2,0±1,1	0,2-7,7
2014	N	178	12,0±5,2	1,5-29,5	4,0±2,0	0,5-12,0	2,6±1,1	0,5-6,5

2014	SE	90	14,0±5,7	2,4-31,0	5,1±2,5	0,7-14,0	3,1±1,4	0,5-6,6
2014	S	133	10,7±4,3	2,8-24,4	3,4±1,7	0,5-9,5	2,1±0,8	0,4-4,7

Tab. 17. Zróżnicowanie wielkości liści rozetowych osobników juwenilnych niebielistki trwałej między populacjami i między regionami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego; H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
.między populacjami	2011	6	229	13,42	**118,54***	**29,58*****
	2012	11	403	**69,53*****	**40,53*****	**27,00***
	2013	13	621	**118,32*****	**87,97*****	**71,52*****
	2014	11	401	**69,67*****	**69,61*****	**57,01*****
	2015	1	80	2,44	0,45	0,08
	2016	1	40	**8,34***	3,47	1,73
między regionami	2011	2	229	**9,71***	**14,37****	**21,21*****
	2012	2	403	1,9	5,83	6,71
	2013	2	621	**15,25****	**35,12*****	**34,81*****
	2014	2	401	**18,8*****	**28,57*****	**36,78*****

Tab. 18. Różnice między latami w badanych cechach opisujących wielkość liścia osobników F1 w populacjach niebielistki trwałej i w regionach; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, DL – długość liścia, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego, x – brak osobników jednoliściowych H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
KUR	3	197	8,79	8,29	2,86
GRA	1	x	x	x	x
LAB	2	134	**11,39***	6,36	4,16
ROW	3	142	2,28	1,3	2,92
KAM	5	217	**28,31*****	20,9	**25,3*****
LOS	4	204	1,38	8,85	3,27
SOB	2	179	11,75	4,23	7,13
KOM	3	243	8,52	6,49	3,17
ZAK	2	156	1,11	5,77	3,45
CEB	3	106	7,8	13,6	8,63
MIZ	3	41	0,96	1,2	1,8
ZLO	2	76	**14,58****	10,39	2,36
STA	2	53	**15,87****	**15,25****	**13,69***

N	3	793	**14,97****	9,38	9,56
SE	3	422	**15,09****	8,01	5,98
S	3	439	7,48	**20,66*****	**16,02****

Osobniki wegetatywne dwuliściowe (F2)

Średnia długość liścia osobników w stadium F2 kształtowała się od 7,4±32,4,0 cm w populacji STA w 2013 roku do 20,3±6,2 cm w populacji KAM w 2014 r. Najmniejsze blaszki liściowe (długość i szerokość) odnotowano w populacji STA odpowiednio: 2,8±1,1 cm i 2,1±0,7 cm w 2013r., a największe w populacji KOM także w 2013 r. odpowiednio: 7,4±2,9 cm i 4,4±1,2 cm (Tab.19). Najmniejsze średnie wielkości blaszki liścia odnotowano w regionie S odpowiednio: 4,2±1,9 cm i 2,8±1,0 cm w 2013 r. oraz 2,8±0,8 cm w 2014 r. Najwyższymi wartościami charakteryzował się region SE: 7,1±2,4 cm i 4,1±1,2 cm w 2011r. Również całkowita długosc liścia była najmniejsza w regionie S, a największa w regionie SE (Tab.19).

Wielkość liścia rozetowego osobników dwuliściowych różnicowała istotnie statystycznie badane populacje oraz regiony (Tab. 20), choć w latach 2011 oraz 2015 różnice były istotne statystycznie tylko dla parametru opisującego długość liścia. Zróżnicowanie wielkości liści osobników dwuliściowych było mało zmienne z roku na rok. Jedynie w populacjach ROW, KAM, SOB, KOM, ZLO i STA różnice w wielkości liścia rozetowego między latami w populacjach były statystycznie istotne (Tab. 21).

Tab. 19. Wielkość liści rozetowych osobników dwuliściowych (F2) w badanych populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach w latach 2011-16; n – liczba prób, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	POPULACJA	n	DL (cm)		DB (cm)		SB (cm)	
			X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	34	14,3±3,0	7,4-19,5	6,0±2,0	2,8-10,8	3,3±0,7	2,0-4,9
2011	KAM	56	16,3±5,6	5,9-29,2	6,5±2,7	1,1-14,0	3,6±1,3	1,4-8,9
2011	LOS	28	12,8±5,6	4,7-25,7			3,3±1,3	1,5-5,6
2011	SOB	31	19,1±5,9	9,6-28,9	4,8±2,5	1,9-10,2	4,1±1,2	2,1-6,4
2011	KOM	32	14,5±4,3	7,1-24,5	6,9±2,6	2,8-14,5	3,9±1,1	1,9-6,5
2011	CEB	34	14,8±4,6	6,0-27,1	6,4±2,7	2,1-11,9	3,2±1,0	1,4-5,0
2011	MIZ	6	15,1±4,6	10,2-20,9	6,0±2,2	3,1-9,0	3,2±0,7	2,4-4,3
2012	KUR	46	13,8±4,3	5,0-22,0	5,3±1,6	2,2-9,4	3,6±1,0	1,9-5,3
2012	LAB	41	14,7±3,4	7,0-23,5	5,7±1,6	2,4-9,0	3,1±0,7	2,0-4,8
2012	ROW	51	11,4±4,9	3,0-24,0	4,5±2,0	1,6-9,0	2,9±1,0	1,4-5,5
2012	KAM	52	15,3±5,9	1,5-26,0	5,6±2,5	1,2-12,2	3,1±1,0	1,1-5,8
2012	LOS	77	12,1±4,8	2,5-30,0	4,8±2,0	1,5-11,8	3,1±1,0	1,3-6,0

2012	SOB	68	14,3±4,8	3,2-31,5	5,9±1,9	1,5-10,2	3,8±1,1	1,1-6,7
2012	KOM	48	16,9±4,2	6,0-24,5	7,3±2,0	3,8-11,5	4,2±1,1	1,7-7,2
2012	ZAK	24	17,0±4,8	9,4-28,5	6,2±1,7	3,0-9,8	3,5±0,9	1,2-5,6
2012	CEB	36	15,2±3,1	8,8-20,6	6,0±1,5	3,2-9,4	3,9±0,9	2,2-6,3
2012	MIZ	13	10,6±5,0	4,5-19,7	4,5±1,7	2,5-7,1	2,9±0,8	1,8-4,3
2012	ZLO	33	7,4±3,5	2,5-15,5	3,1±1,5	1,0-7,7	2,2±0,6	1,1-3,5
2012	STA	41	8,6±3,4	3,2-17,5	3,7±1,3	1,6-7,7	2,5±0,9	1,1-5,6
2013	KUR	66	14,6±5,4	3,0-28,8	5,6±2,2	0,5-10,0	3,5±1,2	0,5-6,0
2013	GRA	26	16,3±5,2	8,0-31,0	5,6±2,3	2,5-12,0	3,4±1,1	1,8-6,0
2013	LAB	56	13,2±4,5	1,5-22,5	5,6±1,9	0,5-10,5	3,1±1,0	0,5-5,0
2013	ROW	81	13,7±4,3	3,0-25,0	5,3±1,8	0,5-10,5	3,1±1,0	0,5-5,7
2013	KAM	55	18,1±5,4	4,2-30,5	6,6±2,3	1,8-11,5	3,7±1,1	1,5-6,0
2013	LOS	89	12,0±4,8	5,0-23,4	4,4±2,2	0,6-10,5	3,2±1,2	0,6-6,0
2013	SOB	63	16,9±5,2	5,0-29,5	6,1±2,2	2,0-15,0	3,7±1,1	1,5-6,0
2013	KOM	70	18,0±5,0	6,3-30,0	7,9±2,9	3,0-19,0	4,4±1,2	1,8-6,8
2013	ZAK	43	18,6±5,5	9,0-32,5	6,1±1,8	2,2-9,0	3,6±1,0	0,9-5,5
2013	CEB	87	13,4±3,7	3,0-28,0	5,1±1,9	1,5-10,4	3,3±1,0	1,0-5,9
2013	MIZ	31	9,9±4,9	2,0-19,0	3,9±1,7	1,4-8,0	2,7±0,9	1,3-4,2
2013	ZLO	69	10,4±3,6	3,0-20,0	3,8±1,4	0,7-6,8	2,5±0,6	1,0-4,3
2013	STA	72	7,4±3,0	3,0-14,7	2,8±1,1	0,8-6,0	2,1±0,7	0,5-3,5
2013	KOR	12	7,7±2,4	4,0-11,0	3,4±1,1	2,2-5,4	2,9±0,9	1,6-4,5
2014	KUR	44	15,5±4,0	5,0-22,5	5,8±1,9	1,5-10,5	3,6±1,0	1,2-5,9
2014	LAB	39	14,1±4,5	6,3-29,0	5,4±1,9	2,2-10,6	3,0±0,8	1,5-5,0
2014	ROW	23	16,1±5,3	1,0-25,0	6,0±2,0	2,0-10,5	3,2±0,9	1,5-5,2
2014	KAM	55	20,3±6,2	5,0-33,5	7,1±2,2	1,0-12,3	3,8±1,2	0,8-8,0
2014	LOS	88	12,9±4,6	2,7-24,0	4,5±2,1	0,7-10,0	3,1±1,2	0,5-5,7
2014	SOB	49	16,5±4,6	6,0-26,0	5,7±2,1	1,6-11,0	3,5±0,9	1,5-5,2
2014	KOM	41	18,1±4,6	8,0-27,0	7,5±2,2	2,0-10,5	4,1±1,3	1,0-6,6
2014	ZAK	42	14,8±5,1	5,0-26,2	5,1±2,0	1,7-8,7	3,2±1,1	0,9-5,4
2014	CEB	74	13,1±3,4	5,5-20,0	4,9±1,6	2,0-8,8	3,0±0,7	1,6-4,8
2014	MIZ	27	10,9±4,1	3,0-18,0	4,0±1,4	1,5-7,0	2,8±0,7	1,4-4,3
2014	ZLO	52	11,2±2,8	6,5-18,7	4,1±1,3	1,8-7,7	2,4±0,6	1,5-4,3
2014	STA	50	10,7±2,9	5,0-18,0	4,0±1,3	1,5-7,0	2,6±0,7	1,2-4,0
2015	KUR	37	15,0±5,1	3,0-24,5	5,9±2,4	1,5-12,0	3,6±1,3	1,5-7,0
2015	KAM	43	19,4±6,9	4,0-35,0	6,8±3,0	0,5-13,0	3,7±1,5	0,5-6,2
2016	KAM	60	17,8±6,3	4,5-31,0	6,7±2,8	1,1-14,5	3,6±1,2	0,7-6,7
2016	LOS	30	11,7±5,1	4,0-23,0	4,6±2,1	2,3-9,5	2,9±1,1	1,3-5,7
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	N	118	14,9±5,1	4,7-29,2	6,0±2,5	1,1-14,0	3,4±1,2	1,4-8,9

2011	SE	63	16,8±5,6	7,1-28,9	7,1±2,4	2,8-14,5	4,1±1,2	1,9-6,5
2011	S	40	14,8±4,6	6,0-27,1	6,3±2,6	2,1-11,9	3,2±1,0	1,0-5,0
2012	N	267	13,3±5,0	1,5-30,0	5,1±2,0	1,2-12,2	3,1±1,0	1,1-6,0
2012	SE	116	15,4±4,7	3,2-31,5	6,5±2,0	1,5-11,5	4,0±1,1	1,1-7,2
2012	S	147	11,5±5,3	2,5-28,5	4,6±2,0	1,0-9,8	3,0±1,1	1,1-6,3
2013	N	373	14,2±5,2	1,5-31,0	5,4±2,2	0,5-12,0	3,3±1,1	0,5-6,0
2013	SE	133	17,5±5,1	5,0-30,	7,0±2,7	2,0-19,0	4,0±1,2	1,5-6,8
2013	S	314	11,5±5,3	2,0-32,5	4,2±1,9	0,7-10,4	2,8±1,0	0,5-5,9
2014	N	249	15,5±5,7	1,0-33,5	5,6±2,2	0,7-12,3	3,3±1,1	0,5-8,0
2014	SE	90	17,2±4,6	6,0-27,0	6,5±2,3	1,6-11,0	3,8±1,1	1,0-6,6
2014	S	245	12,3±3,9	3,0-26,2	4,5±1,6	1,5-8,8	2,8±0,8	0,9-5,4

Tab. 20. Zróżnicowanie wielkości liści rozetowych osobników dwuliściowych F2 między populacjami niebielistki trwałej i między regionami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
między populacjami	2011	6	221	**23,19****	16,68	16,2
	2012	11	530	**153,43*****	**139,36*****	**143,42*****
	2013	13	820	**290,53*****	**254,89*****	**203,39*****
	2014	11	584	**164,95*****	**137,55*****	**113,15*****
	2015	1	80	**11,66****	2,89	0,63
	2016	1	90	**17,68*****	**12,24****	**7,31***
między regionami	2011	2	221	4,5	**8,61****	**14,14****
	2012	2	530	**37,86*****	**54,00*****	**61,56*****
	2013	2	820	**117,37*****	**124,8*****	**99,06*****
	2014	2	584	**83,0*****	**62,8*****	**62,17*****

Tab. 21. Zróżnicowanie w czasie cech opisujących wielkość liścia osobników dwuliściowych F2 w populacjach niebielistki trwałej i regionach, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
KUR	3	193	4,06	1,55	0,21
LAB	2	136	2,7	1,33	0,53
ROW	3	189	**21,0****	**18,66****	5,33
KAM	5	321	**25,36****	12,26	16,69
LOS	4	312	3,29	1,53	2,05

SOB	3	211	**18,29****	11,05	6,11
KOM	3	191	**15,65***	3,75	3,84
ZAK	2	109	11,24	6,17	3,81
CEB	3	231	11,38	**16,72***	**22,41****
MIZ	3	77	5,87	6,33	2,63
ZLO	2	154	**21,73*****	**11,37***	5,8
STA	2	163	**29,3*****	**28,56*****	**15,88****
N	3	1007	**21,94****	**11,84***	7,75
SE	3	402	14	3,27	3,13
S	3	746	**22,23****	**26,85*****	7,2

Osobniki wegetatywne (F3)

Długość liścia osobników w stadium F3 w 2011 roku mieściła się w przedziale od 14,6±2,8 cm (MIZ) do 24,5±4,8 cm (SOB), osiągając minimalne i maksymalne wielkości w populacji KAM (Tab. 22). Najmniejsze średnie wartości parametrów blaszki liściowej odnotowano w populacji LOS (długość blaszki: 6,8±2,2 cm) oraz ROW (szerokość blaszki: 4,0±0,7 cm), a największe w populacji SOB (długość blaszki: 10,3±1,4 cm; szerokość blaszki: 5,3±0,8 cm). W 2012 r. najmniejsze liście stwierdzono u osobników z populacji karkonoskich. Odpowiednio, długość liścia wyniosła 10,4±3,2 cm (ZLO), długość blaszki – 4,7±1,4 cm (ZLO) i szerokość blaszki – 2,9±0,7 cm (STA). Najdłuższe liście obserwowano u osobników z populacji ZAK: 22,7±4,6 cm. Natomiast szerokość blaszki osiągała największe wymiary u osobników z populacji SOB: 4,8±1,2 cm. Podobnie w 2013 oraz w 2014 roku populacje karkonoskie charakteryzowały się najniższymi średnimi wartościami wielkości liścia rozetowego. Najdłuższe liście odnotowano w populacji KAM, choć największe blaszki liściowe cechowały osobniki z populacji KOM (Tab. 22).

Region S cechował się najniższymi wartościami parametrów opisujących wielkość liści rozetowych, natomiast region SE skupiał osobniki o największych liściach rozetowych w każdym roku badań (Tab. 22).

Analizując wielkość liścia rozetowego u osobników wegetatywnych stadium F3 w badanych populacjach należy stwierdzić, że cecha różnicowała badane populacje oraz regiony. Jedynie w latach 2015-16, kiedy analizowano 2 populacje, stwierdzono brak różnic istotnych statystycznie (Tab. 23). Długość liścia rozetowego oraz wielkość blaszki osobników F3 różniła regiony istotnie statystycznie. Natomiast istotną statystycznie zmienność w czasie parametrów opisujących wielkość liścia osobników trzyliściowych stwierdzono w pojedynczych przypadkach: ROW i SOB. Na poziomie regionów różnice były istotne statystycznie, za wyjątkiem szerokości blaszki liściowej w regionie SE (Tab. 24).

Tab. 22. Wielkość liści rozetowych osobników wegetatywnych F3 w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach, w latach 2011-16; n – liczba prób, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	F3		DL (cm)		DB (cm)		SB (cm)	
ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	15	17,6±2,7	13,2-21,7	8,4±2,1	4,9-11,8	4,0±0,7	3,0-5,0
2011	KAM	58	21,3±6,2	3,2-34,1	9,4±2,4	5,1-15,6	4,6±1,1	2,6-7,7
2011	LOS	45	15,9±4,7	5,6-25,6	6,8±2,2	2,2-11,0	4,3±1,2	1,7-8,1
2011	SOB	20	24,5±4,8	17,8-33,5	10,3±1,4	8,5-13,6	5,3±0,8	4,2-7,2
2011	KOM	19	16,7±2,3	13,1-21,1	8,5±1,0	6,4-10,4	4,5±0,6	3,3-5,8
2011	CEB	13	17,1±3,5	11,3-22,6	7,5±1,5	1,5-5,5	4,4±0,9	3,3-6,6
2011	MIZ	9	14,6±2,8	11,8-19,4	7,0±1,7	1,7-4,6	4,1±0,8	3,1-5,3
2012	KUR	6	16,0±3,2	12,4-21,0	7,1±2,2	5,0-11,0	4,3±1,0	3,2-5,6
2012	GRA	1	20,5±0,0	20,5-20,5	6,0±0,0	6,0-6,0	3,1±0,0	3,1-3,1
2012	LAB	7	17,3±1,8	15,5-20,0	7,6±1,7	5,5-10,	3,6±0,7	2,7-4,3
2012	ROW	38	13,6±3,4	8,0-21,5	5,9±1,9	3,2-11,0	3,7±1,0	2,0-7,3
2012	KAM	17	21,7±6,4	13,0-35,5	9,5±2,6	4,5-15,0	4,6±0,9	3,0-6,3
2012	LOS	27	15,4±4,1	7,8-21,8	6,5±1,9	2,3-9,4	3,9±1,0	2,0-5,5
2012	SOB	39	16,5±4,4	5,5-24,5	7,8±2,5	3,0-15,5	4,8±1,2	2,0-8,1
2012	KOM	9	16,1±4,3	6,0-20,	7,9±2,4	3,2-12,0	4,4±1,4	1,8-6,7
2012	ZAK	11	22,7±4,6	13,4-29,5	9,1±2,1	5,6-13,0	4,5±0,8	3,1-5,9
2012	CEB	22	18,5±4,2	12,5-25,7	7,6±1,4	5,6-10,9	4,6±1,1	3,3-7,4
2012	MIZ	10	15,2±3,9	8,1-21,2	6,3±1,9	4,0-9,5	3,6±0,8	2,6-5,0
2012	ZLO	25	10,4±3,2	4,5-17,7	4,7±1,4	2,2-7,5	3,1±0,9	1,3-5,5
2012	STA	30	11,1±3,1	5,8-18,1	5,0±1,3	3,1-8,2	2,9±0,7	2,0-4,5
2013	KUR	12	16,5±4,0	7,5-21,5	6,5±1,3	3,5-8,5	3,9±0,9	1,8-5,3
2013	GRA	15	18,8±3,5	12,5-23,5	8,2±3,3	3,8-18,2	4,0±0,9	2,5-5,3
2013	LAB	10	18,0±3,5	14,0-26,0	7,8±1,6	5,5-10,6	4,3±0,8	3,0-5,3
2013	ROW	34	17,8±4,8	6,5-24,5	7,4±2,4	2,0-11,0	4,1±1,2	1,7-6,8
2013	KAM	25	22,7±5,3	11,0-36,0	9,3±2,5	5,3-15,7	4,6±1,1	2,5-7,1
2013	LOS	40	16,2±5,5	5,0-28,0	6,4±2,5	2,2-12,7	4,1±1,4	1,7-7,0
2013	SOB	25	19,6±4,9	9,0-30,5	7,7±2,3	4,0-13,0	4,4±1,2	2,5-6,5
2013	KOM	15	19,8±4,8	10,0-27,5	9,1±2,4	5,0-12,5	4,9±0,9	3,2-6,4
2013	ZAK	6	20,3±6,6	8,5-29,0	7,4±3,1	3,0-12,2	4,0±1,3	2,5-6,5
2013	CEB	33	16,3±3,9	9,5-24,0	6,8±2,0	3,5-10,5	4,1±0,9	2,9-7,0
2013	MIZ	5	13,4±6,5	3,9-21,5	5,6±2,9	1,4-9,0	3,6±1,5	1,2-5,4
2013	ZLO	61	11,8±3,6	4,0-19,0	4,7±1,7	1,0-7,5	2,7±0,7	1,5-4,1
2013	STA	21	11,2±4,2	4,0-20,0	4,7±1,4	2,0-7,3	3,1±0,8	1,8-4,3
2013	KOR	11	11,0±3,3	5,5-17,8	5,0±1,7	3,0-7,5	4,1±1,3	2,0-5,6

2014	KUR	8	16,3±3,3	10,8-20,5	6,1±2,1	3,5-9,0	3,5±1,0	2,6-5,0
2014	LAB	32	17,5±3,9	9,0-24,5	7,3±2,1	2,7-11,3	4,0±1,0	2,2-6,8
2014	ROW	11	20,1±6,6	12,0-32,5	7,4±2,5	3,7-11,9	3,7±0,9	2,5-5,5
2014	KAM	30	21,4±5,0	9,0-30,0	8,3±2,1	4,5-12,5	4,1±0,9	2,4-5,8
2014	LOS	31	16,3±4,3	7,5-28,5	7,1±2,8	3,3-16,0	4,5±1,3	2,0-7,0
2014	SOB	9	18,3±4,8	8,5-25,0	7,2±2,3	3,5-10,0	3,9±0,9	2,2-5,4
2014	KOM	31	20,0±5,3	7,5-31,0	9,3±2,8	2,5-15,3	4,9±1,3	2,1-7,7
2014	ZAK	31	18,0±3,8	9,8-25,0	7,5±1,8	2,6-10,7	4,0±0,9	2,6-6,3
2014	CEB	36	16,4±3,3	9,8-23,0	6,6±1,7	3,3-9,0	3,9±0,9	2,2-6,7
2014	MIZ	9	14,7±4,4	5,7-21,5	5,8±1,6	2,1-8,0	3,4±0,9	1,7-4,5
2014	ZLO	47	12,3±3,8	6,0-21,5	4,9±1,7	1,5-8,5	2,8±0,7	0,5-4,3
2014	STA	24	13,3±2,9	6,0-16,5	5,9±1,8	2,4-8,5	3,3±0,8	1,5-4,7
2015	KUR	5	11,1±3,2	7,0-14,0	3,8±1,4	2,0-5,5	2,9±0,8	1,6-3,7
2015	KAM	18	18,3±7,0	2,0-28,0	7,2±2,4	0,8-12,0	3,9±1,2	0,5-6,2
2016	KAM	23	22,6±5,6	10,8-33,0	9,1±3,2	2,7-15,8	4,7±1,5	1,8-7,7
2016	LOS	16	14,7±5,6	5,0-23,5	6,7±4,0	1,0-17,5	3,9±1,7	1,0-6,6
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	N	118	18,8±5,9	3,2-34,1	8,3±2,6	2,2-15,6	4,4±1,1	1,7-8,1
2011	SE	39	20,7±5,4	13,1-33,5	9,4±1,5	6,4-13,6	4,9±0,8	3,3-7,2
2011	S	22	16,1±3,4	11,3-22,6	7,3±1,6	4,6-10,	4,3±0,9	3,1-6,6
2012	N	96	16,0±5,0	7,8-35,5	6,9±2,4	2,3-15,0	3,9±1,0	2,0-7,3
2012	SE	48	16,4±4,4	5,5-24,5	7,8±2,4	3,0-15,5	4,7±1,3	1,8-8,1
2012	S	98	14,3±5,7	4,5-29,5	6,1±2,1	2,2-13,0	3,6±1,1	1,3-7,4
2013	N	136	18,2±5,3	5,0-36,0	7,5±2,6	2,0-18,2	4,2±1,2	1,7-7,1
2013	SE	40	19,7±4,8	9,0-30,5	8,2±2,4	4,0-13,0	4,6±1,1	2,5-6,5
2013	S	137	13,2±4,7	3,9-29,0	5,4±2,1	1,0-12,2	3,3±1,1	1,2-7,0
2014	N	112	18,4±5,5	7,5-32,5	7,4±2,4	2,7-16,0	4,1±1,1	2,0-7,0
2014	SE	40	19,6±5,2	7,5-31,0	8,8±2,8	2,5-15,3	4,7±1,3	2,1-7,7
2014	S	147	14,8±4,2	5,7-25,0	6,1±2,0	1,5-10,7	3,5±1,0	0,5-6,7

Tab. 23. Zróżnicowanie wielkość liści rozetowych osobników wegetatywnych F3 między populacjami i między regionami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego; H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
między populacjami	2011	6	179	**54,13*** **	**49,51*** **	**21,83** **
	2012	12	242	**101,79*** **	**90,84*** **	**86,01*** **
	2013	13	313	**123,24*** **	**107,19*** **	**95,05*** **

	2014	11	299	**96,57*** **	**81,72*** **	**86,59*** **
	2015	1	23	6,45	**7,65***	3,92
	2016	1	39	**13,17*** **	4,97	2,12
między regionami	2011	2	179	9,76	**14,54****	**10,7***
	2012	2	242	**10,57*** **	**19,35*** **	**29,08*** **
	2013	2	313	**75,62*** **	**65,16*** **	**48,81*** **
	2014	2	299	**43,51*** **	**40,33*** **	**41,89*** **

Tab. 24. Zróżnicowanie w czasie cech opisujących wielkość liścia osobników wegetatywnych F3 w populacjach niebielistki trwałej i regionach, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego; H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
KUR	3	31	6,58	8,6	6,56
GRA	1	16	0,05	0,96	0,95
LAB	2	49	0,16	0,82	3,86
ROW	3	98	**22,6*** **	**14,46***	4,78
KAM	5	171	4,91	12,41	8,41
LOS	4	159	0,96	1	4,19
SOB	3	93	**28,04*** **	**24,41*** **	12,98
KOM	3	74	10,1	2,65	2,91
ZAK	2	48	10,1	5,03	2,86
CEB	3	104	3,57	4,39	6,07
MIZ	3	33	0,42	2,05	2,89
ZLO	2	133	4,18	0,02	4,08
STA	2	75	7,78	7,06	5,38
N	3	462	**19,28*** **	**18,92****	**12,62***
SE	3	167	**15,9***	**15,92***	1,71
S	3	404	**15,19***	**21,94****	**17,4****

Osobniki kwitnące (F4)

Średnia wielkość liścia osobników kwitnących mierzona jego całkowitą długością wynosiła o 7,5±1,8 cm w populacji STA w 2012 r. do 24,2±6,1 cm w populacji KAM w 2014 r. (Tab. 25). Długość i szerokość blaszki liściowej była najmniejsza w populacji STA w 2012 r., odpowiednio: 3,8±0,9 cm i 2,0±0,7 cm. Największą średnią długość blaszki stwierdzono w populacji KAM w 2012 (10,0±1,9 cm). Natomiast ajwiększe średnie wartości szerokość blaszki stwierdzono w populacjach z regionu SE w 2012 i 2013 roku (5,0±0,8 cm, 5,0±1,1 cm) (Tab. 25).

Region S cechował się najniższymi wartościami parametrów opisujących wielkość liścia osobników kwitnących, natomiast region SE grupował osobniki o największych liściach rozetowych w trzech latach badań. Całkowita długość liścia w regionach kształtowała się od 12,5±5,1 cm (S, 2012) do 22,7±4,3 cm (SE, 2014). Jedynie w 2011 r. wyższe wartości stwierdzono w regionie N niż SE (Tab. 25). Wielkość liścia osobników kwitnących w regionie S, w szczególności jego długość, wyraźnie odbiegała od wartości badanych cech w dwóch pozostałych regionach.

Wielkość liścia rozetowego osobników kwitnących różnicowała istotnie statystycznie badane populacje (za wyjątkiem 2016 r.) oraz regiony (Tab. 26). Zmiany wielkość liścia osobników F4 w czasie były istotne statystycznie w 7 z 13 populacji oraz w regionach N i S. Tylko osobniki kwitnące z regionu SE posiadały względnie stałe rozmiary liścia w czasie (Tab. 27).

Tab. 25. Wielkość liści rozetowych osobników kwitnących (F4) w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach w latach 2011-16; n – liczba prób, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	F4		DL (cm)		DB (cm)		SB (cm)	
ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	18,8±1,7	16,2-21,5	8,7±0,8	7,4-9,9	4,3±0,8	3,5-5,8
2011	KAM	92	23,2±4,9	11,2-38,5	9,8±2,1	5,9-16,5	4,5±1,1	2,2-8,4
2011	LOS	48	17,6±4,6	8,7-26,6	7,7±2,1	3,5-12,2	4,5±1,4	2,0-7,8
2011	SOB	30	22,4±5,5	12,3-34,7	8,9±2,0	4,7-13,7	4,7±1,3	2,5-7,9
2011	KOM	31	17,9±4,9	10,4-32,5	8,8±1,8	5,7-12,6	4,5±0,8	3,1-6,4
2011	CEB	18	16,2±3,1	11,5-21,6	7,4±1,1	5,4-9,6	3,3±0,8	1,6-5,4
2011	MIZ	2	14,2±7,6	8,8-19,5	7,4±4,5	4,2-10,5	4,3±1,2	3,4-5,1
2012	KUR	66	16,2±3,0	10,0-22,0	6,7±1,1	4,0-9,0	3,9±0,7	2,6-5,4
2012	GRA	64	18,03,9	7,0-28,0	6,8±1,5	4,0-10,0	3,5±0,8	2,2-5,2
2012	LAB	20	17,7±4,4	9,3-26,5	6,7±1,5	3,3-10,3	3,3±0,8	2,0-5,2
2012	ROW	6	16,8±7,2	8,2-26,5	7,3±3,3	3,7-11,5	3,4±0,9	2,4-4,5
2012	KAM	23	23,3±6,5	2,5-35,6	10,0±1,9	6,7-13,8	4,7±0,9	3,1-6,5
2012	LOS	16	17,3±4,0	12,5-26,5	8,0±1,8	5,7-11,6	4,2±1,3	2,4-8,5
2012	SOB	23	19,6±4,6	8,0-26,0	8,4±1,7	4,5-11,5	5,0±0,8	3,5-6,5
2012	KOM	47	20,3±3,4	14,5-28,0	8,8±1,7	5,0-13,5	4,7±0,9	3,0-7,0
2012	ZAK	31	18,0±3,4	11,0-24,5	7,4±1,6	4,2-10,2	3,8±0,9	2,6-5,5
2012	CEB	23	16,2±2,7	11,1-24,4	7,0±1,3	3,8-9,2	4,3±0,7	2,8-5,7
2012	MIZ	10	13,4±4,8	4,8-20,7	6,1±1,9	3,2-9,4	3,3±0,7	1,8-4,3
2012	ZLO	52	8,8±2,5	4,3-14,6	4,8±1,5	1,7-8,4	3,0±0,9	0,9-5,2
2012	STA	14	7,5±1,8	4,4-9,9	3,8±0,9	2,2-5,1	2,0±0,7	1,1-3,8
2013	KUR	34	19,1±4,2	7,0-27,5	7,7±2,1	3,8-12,6	4,4±1,1	2,0-6,5

2013	GRA	28	21,3±5,0	13,0-32,5	8,2±1,5	5,0-11,5	4,3±0,9	2,5-6,0
2013	LAB	36	18,3±5,0	9,0-29,5	8,2±2,6	3,5-14,5	4,0±1,4	2,0-7,5
2013	ROW	13	20,0±6,7	9,5-33,5	8,6±2,4	4,5-14,0	4,1±1,1	2,0-5,7
2013	KAM	36	23,7±5,1	7,5-34,0	9,6±2,1	4,7-14,9	4,5±1,0	2,3-7,0
2013	LOS	35	17,5±3,8	5,0-25,0	7,2±1,3	4,0-10,2	4,1±0,7	3,0-6,0
2013	SOB	43	20,5±4,8	4,0-31,0	7,9±1,8	2,0-13,3	4,6±1,1	1,5-7,5
2013	KOM	32	21,2±3,6	12,5-30,0	9,0±1,7	5,5-12,7	5,0±1,1	2,8-7,3
2013	ZAK	26	23,0±4,8	15,0-33,0	8,6±1,6	5,5-11,2	4,0±0,7	2,5-5,5
2013	CEB	39	16,2±2,8	10,5-22,5	7,2±2,2	3,9-17,6	4,2±0,8	2,5-6,1
2013	MIZ	34	11,8±3,2	6,0-18,0	5,2±1,5	3,0-8,5	3,3±0,8	2,0-5,0
2013	ZLO	18	8,9±2,9	4,0-14,0	4,1±1,5	2,3-7,0	2,3±0,5	1,2-3,3
2013	STA	31	9,9±2,3	6,0-14,2	5,0±1,2	3,0-7,5	3,1±0,7	2,0-5,0
2013	KOR	31	12,8±3,2	7,0-20,0	5,9±1,3	3,5-8,5	4,2±1,0	2,5-6,5
2014	KUR	47	17,5±4,3	9,5-33,2	7,5±1,5	4,5-10,3	4,1±0,8	2,3-5,5
2014	LAB	43	16,1±4,4	2,0-25,0	7,6±2,3	3,0-17,0	3,6±1,1	1,5-8,2
2014	ROW	13	20,1±6,0	8,0-27,5	8,7±2,4	5,2-13,0	4,3±1,2	2,0-6,7
2014	KAM	33	24,2±6,1	11,5-38,0	9,3±2,1	3,0-13,3	4,4±1,0	3,0-7,0
2014	LOS	39	18,1±3,9	10,0-25,5	7,0±1,9	3,3-10,5	4,1±1,1	2,5-7,5
2014	KOM	36	22,7±4,3	15,0-29,0	9,9±2,1	5,5-14,5	4,8±1,1	2,3-8,2
2014	ZAK	32	19,2±4,1	11,0-26,5	7,9±2,6	3,8-17,2	3,8±0,8	2,4-5,3
2014	CEB	39	12,7±2,8	6,5-19,5	6,3±1,2	4,0-9,0	3,6±0,8	1,6-5,5
2014	MIZ	30	11,3±2,4	6,0-16,5	5,8±1,2	3,2-8,0	3,4±0,7	2,0-5,0
2014	ZLO	6	9,0±2,6	4,5-12,3	4,2±1,5	2,5-5,5	2,5±0,7	1,5-3,4
2014	STA	16	12,0±2,8	9,0-17,0	6,9±1,3	4,5-9,5	3,4±0,5	2,5-4,3
2015	KUR	32	15,1±2,7	11,0-22,0	6,6±1,2	4,8-9,2	3,9±0,7	3,0-6,0
2015	KAM	31	20,2±3,9	13,0-30,0	8,0±1,6	5,2-11,5	3,9±0,6	2,5-5,0
2016	KAM	24	22,9±5,1	8,3-33,5	9,3±2,2	2,5-13,0	4,1±1,0	1,8-6,0
2016	LOS	13	18,2±5,4	11,5-27,2	7,7±2,4	4,2-12,3	4,1±0,8	3,0-5,5
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
2011	N	146	21,1±5,4	8,7-38,5	9,1±2,3	3,5-16,5	4,5±1,2	2,0-8,4
2011	SE	61	20,1±5,6	10,4-34,7	8,8±1,9	4,7-13,7	4,6±1,1	2,5-7,9
2011	S	20	16,0±3,5	8,8-21,6	7,4±1,4	4,2-10,5	3,4±0,9	1,6-5,4
2012	N	195	17,9±4,7	2,5-35,6	7,2±1,9	3,3-13,8	3,8±0,9	2,0-8,5
2012	SE	70	20,1±3,8	8,0-28,0	8,7±1,7	4,5-13,5	4,8±0,9	3,0-7,0
2012	S	130	12,5±5,1	4,3-24,5	5,8±2,0	1,7-10,2	3,3±1,1	0,9-5,7
2013	N	182	19,9±5,2	5,0-34,0	8,2±2,1	3,5-14,9	4,2±1,1	2,0-7,5
2013	SE	75	20,8±4,3	4,0-31,0	8,4±1,8	2,0-13,3	4,8±1,1	1,5-7,5
2013	S	179	13,9±5,5	4,0-33,0	6,1±2,1	2,3-17,6	3,6±1,0	1,2-6,5
2014	N	175	18,8±5,5	2,0-38,0	7,9±2,1	3,0-17,0	4,0±1,0	1,5-8,2

2014	SE	36	22,7±4,3	15,-29,0	9,9±2,1	5,5-14,5	4,8±1,1	2,3-8,2
2014	S	123	13,8±4,5	4,5-26,5	6,5±1,9	2,5-17,2	3,5±0,8	1,5-5,5

Tab. 26. Zróżnicowanie wielkości liści rozetowych osobników kwitnących F4 między populacjami niebielistki trwałej i między regionami; df- liczba stopni swobody, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego; H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	$H_{_DL}$	$H_{_DB}$	$H_{_SB}$
między populacjami	2011	6	227	**62,58*** **	**39,97*** **	**22,09** **
	2012	12	395	**199,87*** **	**178,12*** **	**156,15*** **
	2013	13	436	**243,30*** **	**196,76*** **	**134,52*** **
	2014	11	334	**175,26*** **	**116,67*** **	**68,16*** **
	2015	1	63	**23,55*** **	**13,21** **	0,25
	2016	1	37	5,25	5,55	0,004
między regionami	2011	2	227	**18,06*** **	**14,00** **	**20,15*** **
	2012	2	395	**106,88*** **	**86,03*** **	**81,48*** **
	2013	2	436	**125,90*** **	**102,57*** **	**66,30*** **
	2014	2	334	95,01	**72,17*** **	**44,16*** **

Tab. 27. Zróżnicowanie w czasie cech opisujących wielkość liścia rozetowego osobników kwitnących F4 w populacjach niebielistki trwałej i w regionach; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego; H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	H_{DL}	H_{DB}	H_{SB}
KUR	3	179	**23,8*** **	13,34	7,15
GRA	1	92	**8,61** *	**15,62** **	**12,42** **
LAB	2	99	3,13	6,91	3,81
ROW	3	38	1,41	1,08	1,94
KAM	5	239	15,35	**21,42** **	14,93
LOS	4	151	0,78	4,4	3,35
SOB	2	96	3,05	4,8	2,70
KOM	3	146	**21,37** **	6,74	4,88
ZAK	2	89	**16,70** **	7,29	0,87
CEB	3	119	**30,49*** **	13,26	**24,03*** **
MIZ	3	76	2,05	4,80	3,79
ZLO	2	76	0,15	3,13	**11,98** *
STA	2	61	**20,51*** **	**28,92*** **	**21,42*** **

N	3	698	**41,3*** **	**72,83*** **	**33,42*** **
SE	3	242	9,95	13,18	2,14
S	3	452	**13,52***	**19,79****	3,85

Liczba liści łodygowych

Średnia liczba liści łodygowych w populacjach w 2011 r. wahała się od 4,6±1,1 (CEB) do 9,4±1,4 (KOM). W 2012 oraz 2014 roku najmniejsze średnie wartości cechy na poziomie 1,8±0,8 liścia odnotowano w populacjach MIZ i ZLO, a największe w populacji KOM, odpowiednio 7,8±1,8 i 7,8±1,4. W 2013 roku średnio najmniej liści łodygowych stwierdzono u osobników z populacji ZAK (2,3±1,0) oraz STA (2,3±1,2), a najwięcej u osobników z populacji KOM: 7,0±1,5. Liczba liści łodygowych w populacjach wynosiła od 1 do 12, najwyższa średnia liczba liści łodygowych cechowała populację KOM (Tab. 28).

Średnia liczba liści łodygowych była najniższa w regionie S, a najwyższa w regionie SE. Na przestrzeni badanych lat cecha przyjmowała wartości od 2,4±1,1 w regionie S w 2012 r. do 8,4±1,7 w regionie SE w 2011 r. W regionach N i SE maksymalna liczba liści łodygowych wynosiła odpowiednio: 8-12 w zależności od roku badań, natomiast w górach (region S) wahała się od 4 do 8 liści (Tab. 28).

Liczba liści łodygowych różniła istotnie zarówno populacje jak i regiony (Tab. 29), wyjątek stanowił rok 2016, kiedy analizowano 2 populacje KAM i LOS. Liczba liści łodygowych była mało zmienna w czasie w większości populacji. Różnice między latami w liczbie liści łodygowych były istotne statystycznie w 5 z 13 populacji (KAM, LOS, KOM, CEB, MIZ). Na poziomie regionów zmiana liczby liści łodygowych w czasie była także istotna statystycznie (Tab. 30).

Tab. 28. Liczba liści łodygowych osobników kwitnących (F4) w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach w latach 2011-16; n – liczba prób, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	7,0±1,1	6-8
2011	KAM	101	8,4±1,9	2-12
2011	LOS	55	7,8±1,6	4-11
2011	SOB	30	7,3±1,4	5-10
2011	KOM	32	9,4±1,4	7-12
2011	CEB	37	4,6±1,1	3-8
2011	MIZ	13	5,3±1,3	4-8
2012	KUR	69	5,1±1,2	3-8
2012	GRA	93	4,4±1,1	2-8
2012	LAB	33	5,1±1,3	2-7

2012	ROW	6	5,7±1,4	4-7
2012	KAM	23	6,3±1,3	4-8
2012	LOS	16	4,8±1,7	1-8
2012	SOB	23	6,9±2,1	2-11
2012	KOM	49	7,8±1,8	4-11
2012	ZAK	28	2,3±1,0	1-4
2012	CEB	22	2,6±1,3	1-5
2012	MIZ	9	1,8±0,8	1-3
2012	ZLO	60	2,2±0,8	1-4
2012	STA	27	2,8±1,5	1-7
2013	KUR	32	5,6±1,4	2-8
2013	GRA	30	4,7±1,1	3-7
2013	LAB	36	5,1±1,1	2-7
2013	ROW	14	6,1±1,4	3-8
2013	KAM	35	6,8±1,4	4-10
2013	LOS	36	6,8±1,1	3-8
2013	SOB	36	6,3±2,0	1-10
2013	KOM	31	7,0±1,5	5-10
2013	ZAK	31	2,3±1,0	1-4
2013	CEB	41	2,4±0,9	1-4
2013	MIZ	34	2,6±0,9	1-4
2013	ZLO	32	2,8±1,3	1-7
2013	STA	32	2,3±1,2	1-6
2013	KOR	32	2,7±1,2	1-5
2014	KUR	47	5,4±1,2	3-8
2014	LAB	42	5,3±1,7	1-10
2014	ROW	14	5,1±1,0	3-7
2014	KAM	34	6,9±1,8	2-10
2014	LOS	47	4,8±1,4	1-8
2014	KOM	34	7,8±1,4	5-10
2014	ZAK	31	2,0±0,8	1-3
2014	CEB	40	2,8±0,9	1-4
2014	MIZ	30	2,5±0,7	1-4
2014	ZLO	5	1,8±0,8	1-3
2014	STA	18	3,0±0,6	2-4
2015	KUR	33	5,7±1,5	1-8
2015	KAM	31	6,9±1,5	3-10
2016	KAM	24	6,5±1,3	4-8
2016	LOS	13	5,4±1,5	3-8

ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	162	8,1±1,8	2-12
2011	SE	62	8,4±1,7	5-12
2011	S	50	4,8±1,2	3-8
2012	N	240	4,9±1,3	1-8
2012	SE	72	7,5±1,9	2-11
2012	S	146	2,4±1,1	1-7
2013	N	183	5,9±1,5	2-10
2013	SE	67	6,6±1,8	1-10
2013	S	202	2,5±1,1	1-7
2014	N	184	5,5±1,6	1-10
2014	SE	34	7,8±1,4	5-10
2014	S	124	2,5±0,8	1-4

Tab. 29. Zróżnicowanie liczby liści łodygowych osobników kwitnących (F4) między populacjami niebielistki trwałej i między regionami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	H
między populacjami	2011	6	274	**120,33*** **
	2012	12	458	**304,47*** **
	2013	13	452	**214,88*** **
	2014	11	336	**184,36*** **
	2015	1	64	**9,57***
	2016	1	37	4,26
między regionami	2011	2	274	**95,9*** **
	2012	2	458	**283,14*** **
	2013	2	452	**289,54*** **
	2014	2	343	**221,82*** **

Tab. 30. Zmienność w czasie liczby liści łodygowych u osobników kwitnących (F4) w populacjach niebielistki trwałej i w regionach; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	H
KUR	2	181	7,94
GRA	2	123	1,71
LAB	2	111	0,23
ROW	3	40	11,08
KAM	3	248	**58,25*** **

LOS	3	167	**80,16*** **
SOB	3	89	4,41
KOM	3	146	**32,47*** **
ZAK	2	90	2,37
CEB	3	140	**61,50*** **
MIZ	3	86	**38,03*** **
ZLO	2	97	6,23
STA	2	77	6,63
N	3	769	**261,59*** **
SE	3	235	**30,01*** **
S	3	522	**116,51*** **

Wysokość pędu osobników kwitnących (F4)

Wysokość pędów kwiatostanowych osiągała najniższe średnie wartości w populacjach z regionu S (STA, 2012: 21,9±4,6cm), a najwyższe w populacjach z regionu N (GRA, 2012: 69,3±8,7 cm) (Tab. 31). Skrajne wartości cechy mieściły się w szerokim przedziale od 6,3 cm (ROW, 2014 r.) do 105 cm (KAM, 2011 r.). Na poziomie regionów cecha przyjmowała wartości od 34,0±10,4 cm w regionie S w 2012 r. do 63,9±14,3 cm w regionie N w 2011 r. (Tab. 31).

Wysokość pędów kwiatostanowych różnicowała istotnie populacje i regiony w latach badań (Tab.32). Zmienność w czasie długości pędów były niska w badanych populacjach. Istotne statystycznie różnice stwierdzono w populacjach karkonoskich oraz w regionach N i S (Tab. 33).

Tab. 31. Wysokość pędów kwiatostanowych w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach w latach 2011-16; n – liczba osobników, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	61,8±8,0	46,6-70,2
2011	KAM	101	65,7±14,3	23,3-105,0
2011	LOS	55	60,7±14,6	20,5-96,0
2011	SOB	30	55,9±14,6	25,0-83,9
2011	KOM	32	49,9±8,6	29,9-66,9
2011	CEB	37	39,3±4,8	30,4-49,7
2011	MIZ	13	33,6±7,6	19,9-48,4
2012	KUR	69	49,4±7,9	32,5-70,0
2012	GRA	93	64,4±9,8	37,5-85,0
2012	LAB	33	53,9±8,7	37,0-76,2
2012	ROW	6	58,3±10,3	48,3-75,0
2012	KAM	23	59,9±14,5	24,5-82,2

2012	LOS	16	50,2±11,3	37,0-72,5
2012	SOB	23	58,7±16,7	14,0-77,7
2012	KOM	49	50,7±9,4	29,5-67,0
2012	ZAK	31	42,9±9,3	26,7-68,9
2012	CEB	23	34,9±4,3	27,0-42,1
2012	MIZ	9	30,2±10,0	16,5-43,2
2012	ZLO	61	35,5±9,3	17,5-58,8
2012	STA	29	21,9±4,6	15,0-32,4
2013	KUR	32	52,7±8,5	33,5-71,0
2013	GRA	30	69,3±8,7	55,0-84,5
2013	LAB	34	57,5±13,8	35,0-89,8
2013	ROW	14	60,6±13,1	36,5-91,8
2013	KAM	35	66,7±12,7	34,0-95,5
2013	LOS	36	56,8±10,0	28,5-75,5
2013	SOB	33	55,7±12,5	24,8-82,1
2013	KOM	31	53,9±11,6	28,0-81,5
2013	ZAK	32	48,2±6,8	35,5-62,5
2013	CEB	40	40,1±8,9	16,5-57,5
2013	MIZ	34	32,9±7,9	18,5-49,9
2013	ZLO	32	27,7±7,1	7,5-42,0
2013	STA	32	37,5±7,7	19,5-57,0
2013	KOR	32	28,8±7,3	14,0-41,0
2014	KUR	47	48,7±10,5	23,0-76,5
2014	LAB	40	51,5±10,9	25,5-68,0
2014	ROW	14	58,5±17,2	6,3-73,0
2014	KAM	33	62,8±13,7	20,0-82,5
2014	LOS	45	59,6±11,0	38,0-86,0
2014	KOM	35	59,9±10,1	35,0-80,5
2014	ZAK	32	42,8±7,3	26,5-56,0
2014	CEB	39	37,3±5,5	23,0-47,0
2014	MIZ	30	34,0±4,0	23,5-39,7
2014	ZLO	3	23,7±5,3	17,5-27,0
2014	STA	18	42,0±5,7	29,0-57,0
2015	KUR	33	45,4±12,6	7,0-63,0
2015	KAM	31	65,2±9,0	47,0-81,5
2016	KAM	24	64,0±12,5	37,0-82,0
2016	LOS	12	60,9±10,5	45,0-76,0
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	162	63,9±14,3	20,5-105,0

2011	SE	62	52,8±12,2	25,0-83,9
2011	S	50	37,8±6,1	19,9-49,7
2012	N	240	57,1±11,7	24,5-85,0
2012	SE	72	53,2±12,7	14,0-77,7
2012	S	153	34,0±10,4	15,0-68,9
2013	N	181	60,5±12,5	28,5-95,5
2013	SE	64	54,8±12,0	24,8-82,1
2013	S	202	35,9±10,4	7,5-62,5
2014	N	179	55,4±13,0	6,3-86,0
2014	SE	35	59,9±10,1	35,0-80,5
2014	S	122	38,3±7,1	17,5-57,0

Tab. 32. Zróżnicowanie długości pędów kwiatostanowych między populacjami niebielistki trwałej między regionami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	n	H
między populacjami	2011	6	274	**118,33*** **
	2012	12	465	**287,03*** **
	2013	13	447	**299,92*** **
	2014	11	342	**240,19*** **
	2015	1	64	**33,24*** **
	2016	1	36	1,02
między regionami	2011	2	274	**112,00*** **
	2012	2	465	**218,16*** **
	2013	2	447	**239,99*** **
	2014	2	336	**145,59*** **

Tab. 33. Zmiany w czasie długości pędów kwiatostanowych w populacjach niebielistki trwałej i w regionach; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	df	n	H
KUR	2	181	6,42
GRA	2	123	5,17
LAB	2	107	1,76
ROW	3	40	0,61
KAM	3	247	3,49
LOS	3	164	11,1
SOB	3	86	2,84

KOM	3	147	20,24
ZAK	2	95	2,37
CEB	3	139	9,03
MIZ	3	86	1,27
ZLO	2	96	**20,41*** **
STA	2	79	**51,36*** **
N	3	762	**40,12*** **
SE	3	233	10,01
S	3	527	**19,02*** **

ROLA REPRODUKCJI GENERATYWNEJ W DYNAMICE LICZEBNOŚCI POPULACJI

Potencjał reprodukcyjny

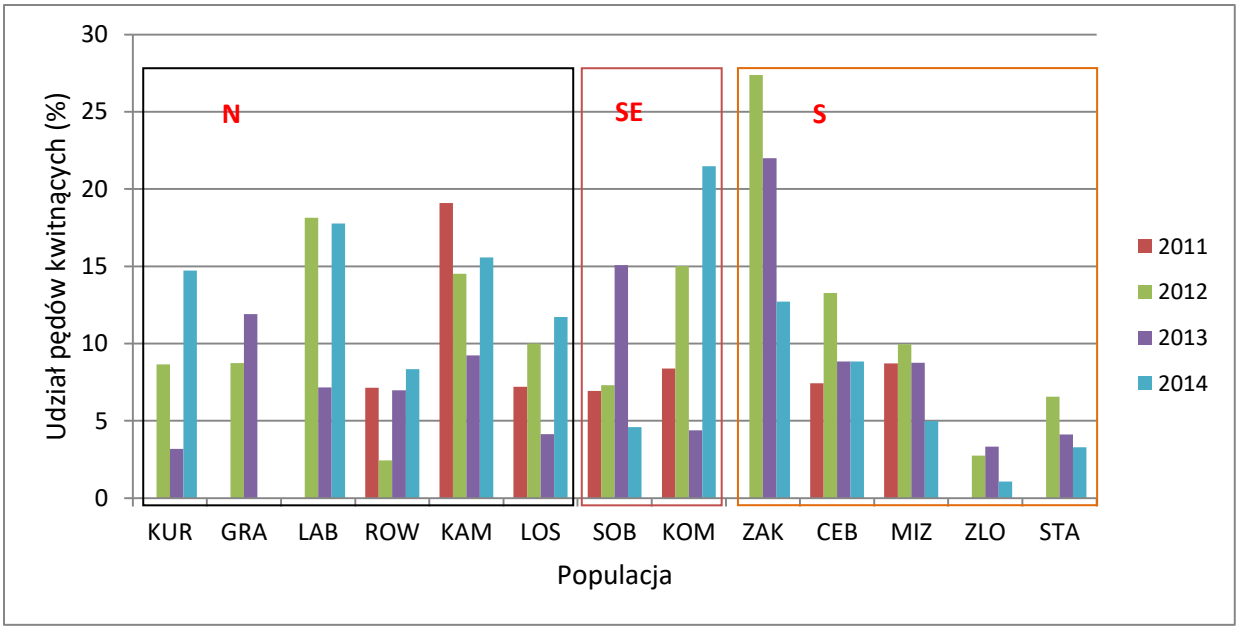
Kwitnienie

Udział pędów kwitnących

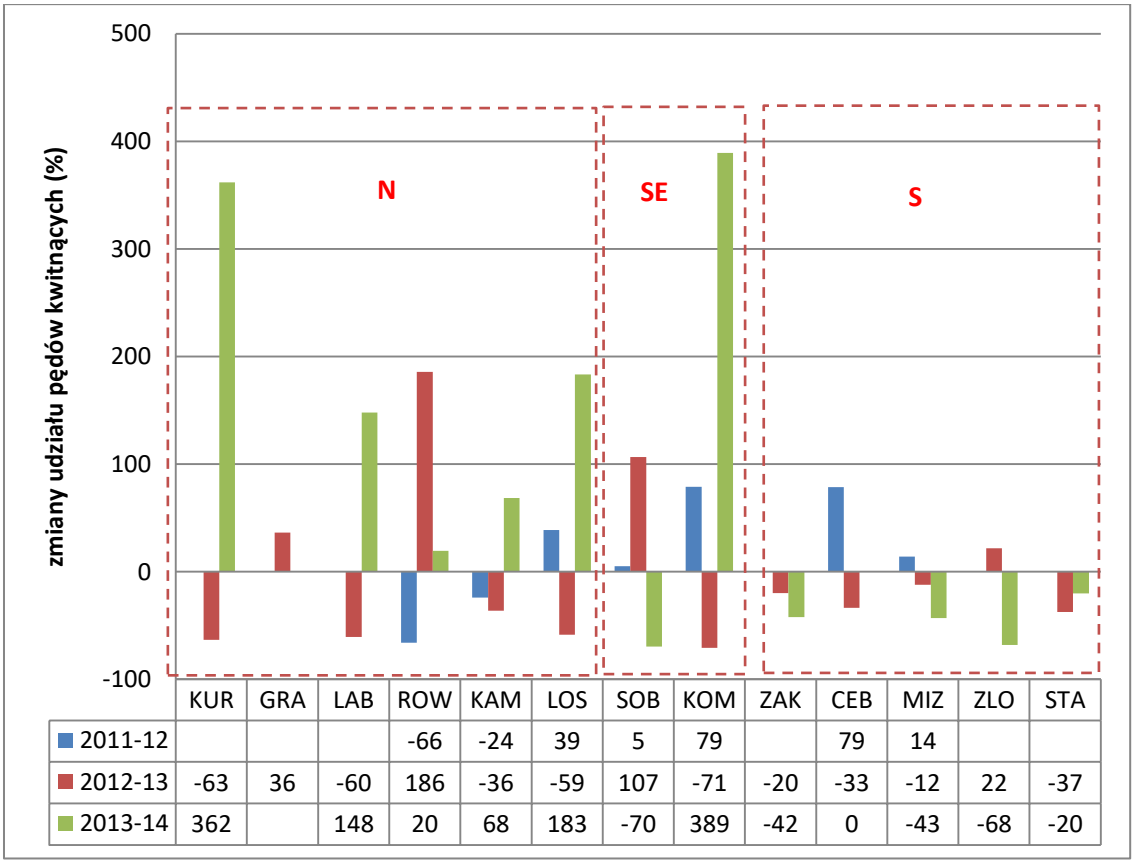
W obserwowanych populacjach niebielistki trwałej udział pędów kwitnących rzadko przekraczał 15% i wahał się w różnych latach od 1% w populacji ZLO w 2014 r. do 27% w populacji ZAK w 2012 r. (Ryc. 14). Spośród badanych populacji wyróżniała się populacja ZAK, w której udział pędów kwitnących w 2012 oraz 2013 roku przekroczył 20%.

Udział pędów kwitnących w poszczególnych populacjach zmieniał się z roku na rok (Ryc. 15). W niektórych populacjach zmiany udziału pędów kwitnących były znaczące nawet do poziomu 400% w okresie badań. W populacjach górskich (region S) zakres zmian udziału pędów kwitnących utrzymywał się na podobnym poziomie w kolejnych latach i był mniejszy niż na Niżu, od -68% do +79%. W regionie N oraz SE zmiany te były znacznie większe i wahały się odpowiednio od -66% do +362% i od -71% do +389% (Ryc. 15).

Analizy wykazały istotne statystycznie różnice w udziale pędów kwitnących w latach 2011-14 pomiędzy populacjami. Istotne statystycznie różnice stwierdzono także pomiędzy regionami w latach 2012-14 (Tab. 34).



Ryc. 14. Udział pędów kwitnących w populacjach niebielistki trwałej w latach badań 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



	KUR	GRA	LAB	ROW	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
2011-12				-66	-24	39	5	79		79	14		
2012-13	-63	36	-60	186	-36	-59	107	-71	-20	-33	-12	22	-37
2013-14	362		148	20	68	183	-70	389	-42	0	-43	-68	-20

Ryc. 15. Zmiany udziału pędów kwitnących w populacjach niebielistki trwałejw latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tab. 34. Zróżnicowanie udziału pędów kwitnących między populacjami niebielistki trwałej i między regionami; df – liczba stopni swobody, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	H
między populacjami	2011	6	**28,5*** **
	2012	12	**379,9*** **
	2013	12	**52,0*** **
	2014	12	**85,3*** **
między regionami	2011	2	2,5
	2012	2	**22,2*** **
	2013	2	**10,4** **
	2014	2	**15,2*** **

Długość kwiatostanu

W badanych populacjach *Swertia perennis* długość kwiatostanu wahała się od 3,2 cm do 42,5 cm (Tab. 35). Średnia długość kwiatostanu była zróżnicowana w poszczególnych populacjach oraz w kolejnych latach. Cecha ta przyjmowała wartości od 7,1±5,3 cm (MIZ, 2012) do 24,9±7,8 cm (GRA, 2013). Najdłuższe kwiatostany obserwowano w populacjach: GRA (2012-13), LOS (2014) oraz SOB (2011) (Ryc. 16). Najkrótsze kwiatostany odnotowano w populacjach górskich: MIZ (2011-12), KOR (2013) oraz ZLO (2014). Generalnie kwiatostany w populacjach górskich były krótsze niż nizinnych, jednak wartości skrajne tej cechy częściowo pokrywały się na tych obszarach (Tab. 35). Długość kwiatostanu istotnie różnicowała badane populacje niebielistki trwałej (Tab. 36).

Najwyższymi średnimi wartościami długości kwiatostanu charakteryzował się region N, za wyjątkiem 2014 roku, w którym najwyższą średnią wartość odnotowano w regionie SE: 15,1±4,0 cm (Ryc. 17). Średnie wartości badanej cechy w regionach wahały się od 10,4±3,8 cm w regionie S (2011) do 15,8±7,7 cm w regionie N (2013) (Tab. 35). Regiony różniły się między sobą istotnie pod względem długości kwiatostanu (Tab. 36).

Tab. 35. Długość kwiatostanu w populacjach niebielistki trwałej i w regionach w latach 2011-15; X±SD – średnia i odchylenie standardowe, n – liczba osobników, b.d. – brak danych. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

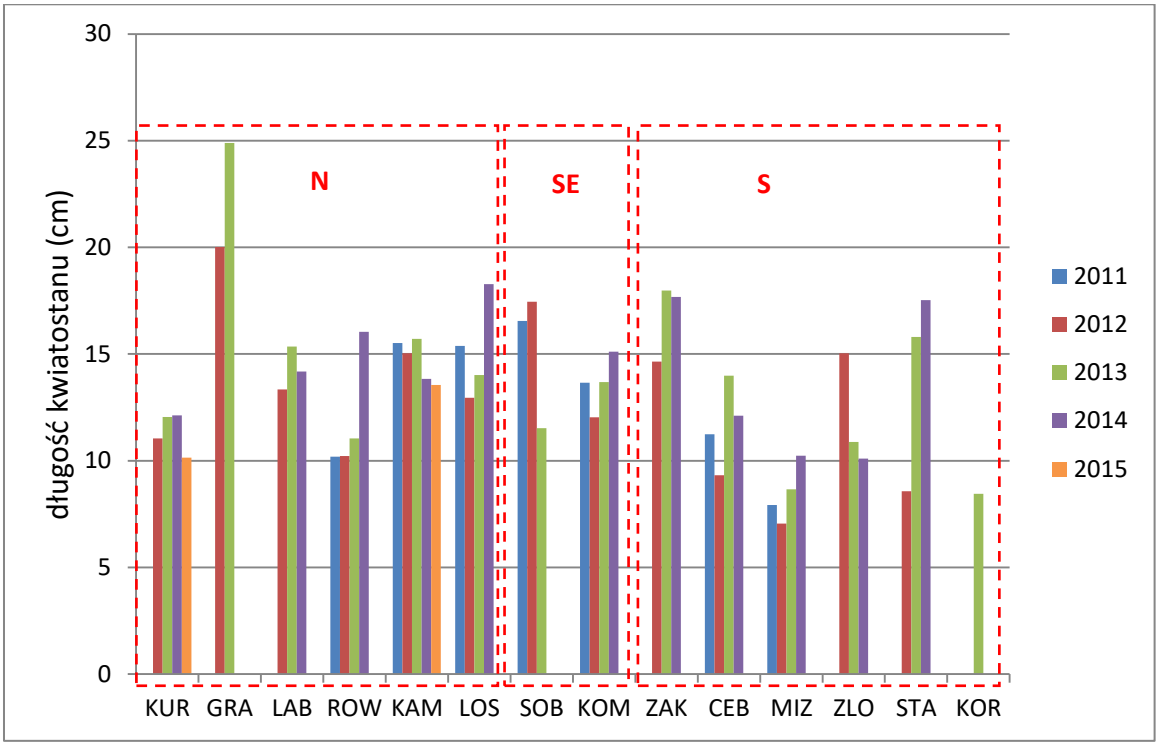
ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	10,2±2,6	6,8-14,5
2011	KAM	101	15,5±7,3	2-36,9
2011	LOS	55	15,4±7,3	4,8-38,7
2011	SOB	30	16,5±6,7	4,5-33,1
2011	KOM	32	13,7±4,7	5,5-23,6
2011	CEB	37	11,2±3,8	5,5-24,8

2011	MIZ	13	7,9±2,9	3,9-12,5
2012	KUR	69	11,0±4,1	3-25,3
2012	GRA	93	20,0±6,4	8-37,5
2012	LAB	32	13,3±4,6	7-26,2
2012	ROW	6	10,2±3,8	5,5-17,0
2012	KAM	22	15,0±6,0	6,5-28,5
2012	LOS	16	13,0±3,9	6,5-19,9
2012	SOB	23	17,5±3,7	8-25,5
2012	KOM	48	12,0±3,3	3,5-18,7
2012	ZAK	31	14,7±5,6	5,6-32,0
2012	CEB	23	9,3±2,6	4,7-17,5
2012	MIZ	9	7,1±5,3	2,2-18,2
2012	ZLO	61	15,0±7,4	3,4-37,8
2012	STA	28	8,6±4,0	2,5-17
2013	KUR	32	12,0±5,5	5,0-27,0
2013	GRA	30	24,9±7,8	11,3-42,2
2013	LAB	33	15,4±6,3	7,5-28,0
2013	ROW	14	11,1±3,4	6,5-20,0
2013	KAM	35	15,7±7,5	2,5-33,0
2013	LOS	36	14,0±6,1	6,5-32,3
2013	SOB	33	11,5±3,9	3,0-20,0
2013	KOM	30	13,7±3,8	8,5-24,5
2013	ZAK	32	18,0±7,2	5,0-41,8
2013	CEB	39	14,0±4,8	5,5-28,8
2013	MIZ	34	8,7±3,7	3,8-23,3
2013	ZLO	32	10,9±4,9	0,5-21,5
2013	STA	32	15,8±5,9	5,6-31,0
2013	KOR	32	8,5±3,4	3,0-17,0
2014	KUR	41	12,1±4,8	4,8-21,5
2014	LAB	35	14,2±4,8	5,0-24,0
2014	ROW	14	16,0±5,3	9,0-25,0
2014	KAM	33	13,8±5,3	1,5-25,5
2014	LOS	45	18,3±7,9	6,0-42,5
2014	KOM	34	15,1±4,0	8,0-23,5
2014	ZAK	31	17,7±6,5	6,0-31,0
2014	CEB	39	12,1±3,7	5,0-21,5
2014	MIZ	30	10,2±2,4	5,5-15,5
2014	ZLO	3	10,1±1,8	8,0-11,3
2014	STA	18	17,5±4,9	10,0-27,5

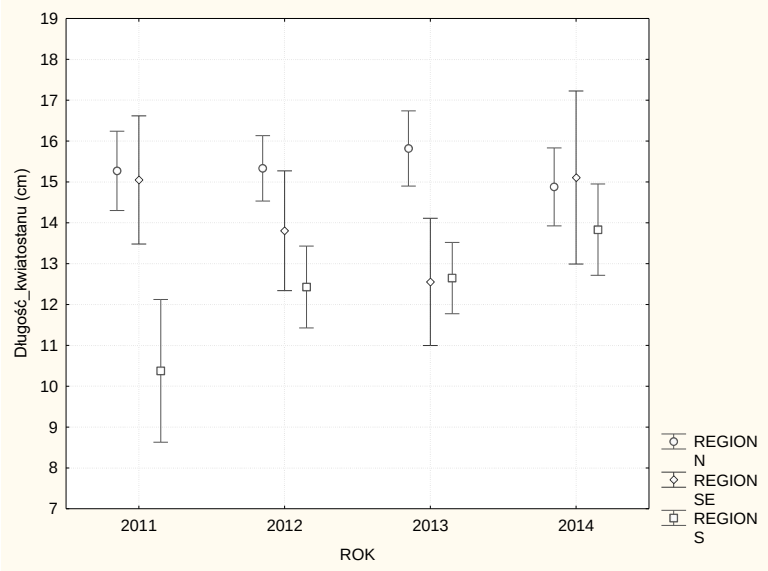
2015	KUR	32	10,1±5,1	2,0-23,5
2015	KAM	31	13,6±4,0	7,5-27,5
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	162	15,27±7,2	2-38,7
2011	SE	62	15,05±5,9	4,5-33,1
2011	S	50	10,38±3,8	3,9-24,8
2012	N	238	15,34±6,6	3,0-37,5
2012	SE	71	13,79±4,3	3,5-25,5
2012	S	152	12,43±6,6	2,2-37,8
2013	N	180	15,82±7,7	2,5-42,2
2013	SE	63	12,55±4,0	3,0-24,5
2013	S	201	12,63±6,2	0,5-41,8
2014	N	168	14,86±6,3	1,5-42,5
2014	SE	34	15,11±4,0	8,0-23,5
2014	S	121	13,82±5,5	5,0-31,0

Tab. 36. Zróżnicowanie długości kwiatostanu pomiędzy populacjami niebielistki trwałej w latach 2011-15 oraz między regionami; df – liczba stopni swobody, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	H
między populacjami	2011	6	**37,9*** **
	2012	12	**163,7*** **
	2013	13	**142,7*** **
	2014	11	**65,9*** **
	2015	1	**10,0** **
między regionami	2011	2	**27,5*** **
	2012	2	**21,6*** **
	2013	2	**18,5*** **
	2014	2	4,7



Ryc. 16. Zmiany długości kwiatostanu w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 17. Zróżnicowanie długości kwiatostanu osobników niebielistki trwałej w regionach w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Liczba kwiatów na kwiatostan

W badanych populacjach *Swertia perennis* na pojedynczych pędach obserwowano od 1 do 89 kwiatów (Tab. 37). Średnia liczba kwiatów na kwiatostanie była zróżnicowana w poszczególnych populacjach

oraz w kolejnych latach (Ryc.18) i kształtowała się od 6,3±4,5 kwiatów na pęd w populacji ZLO (2014) do 33,9±17,2 w populacji KOM (2014). Najwięcej kwiatów na kwiatostanie notowano w populacjach z Polski SE. Ich liczba prawie zawsze przekraczała 25 kwiatów na kwiatostan (Tab. 37, Ryc. 18). Najniższe wartości badanego parametru stwierdzono w populacjach górskich, w których średnia liczba kwiatów na kwiatostan najczęściej kształtowała się poniżej 15. W poszczególnych latach (2011-2015) liczba kwiatów na kwiatostan istotnie różnicowała badane populacje niebielistki (Tab. 38).

Najwyższe wartość cechy we wszystkich latach odnotowano w regionie SE: 26,4±11,9 – 33,9±17,2 kwiatów na kwiatostan (Tab. 37, Ryc. 19). W regionie N liczba kwiatów na kwiatostan wahała się od 16,0±7,8 do 19,3±9,4, a w regionie S była najniższa i wynosiła od 10,7±4,5 do 14,7±7,0 kwiatów. Liczba kwiatów wykształcanych na kwiatostanach była istotnie zależna od regionu (Tab. 39).

We wszystkich analizowanych populacjach niebielistki trwałej liczba kwiatów była silnie pozytywnie zależna od długości kwiatostanu, długości pędu (wysokości rośliny), liczby liści łodygowych, liczby liści rozetowych oraz od wielkości liścia rozetowego (długość blaszki liścia). Natomiast liczba kwiatów korelowała się ujemnie z wysokością n.p.m. (Tab. 39).

Tab. 37. Liczba kwiatów na kwiatostan w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach, w latach 2011-15; X±SD – średnia i odchylenie standardowe, n – liczba osobników, b.d. – brak danych. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

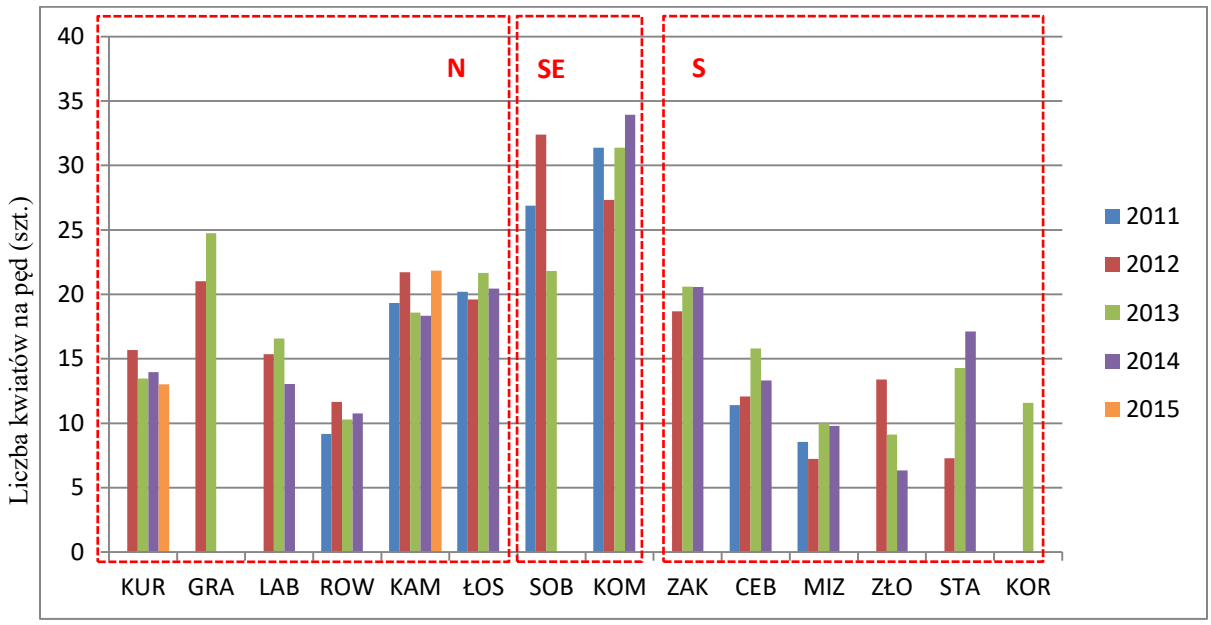
ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	9,2±2,6	6-13
2011	KAM	101	19,3±7,7	3-51
2011	LOS	55	20,2±11,8	3-65
2011	SOB	30	26,9±12,9	6-67
2011	KOM	32	31,4±15,6	8-89
2011	CEB	37	11,4±4,6	5-27
2011	MIZ	13	8,5±3,5	4-17
2012	KUR	74	15,7±7	5-49
2012	GRA	93	21,0±8,6	7-52
2012	LAB	32	15,3±4,7	7-27
2012	ROW	6	11,7±6,4	5-23
2012	KAM	21	21,7±8,8	9-42
2012	LOS	15	19,6±8,8	8-35
2012	SOB	23	32,4±16,3	3-68
2012	KOM	48	27,3±11,1	6-60
2012	ZAK	31	18,7±9,3	7-40
2012	CEB	23	12,1±7,9	3-39
2012	MIZ	9	7,2±2,3	4-12

2012	ZLO	60	13,4±8,2	2-57
2012	STA	28	7,3±4,6	2-23
2013	KUR	32	13,5±4,7	3-23
2013	GRA	30	24,7±9,2	1-41
2013	LAB	33	16,6±7,9	7-43
2013	ROW	14	10,3±4,7	4-19
2013	KAM	35	18,6±7,3	4-33
2013	LOS	36	21,7±11,2	7-71
2013	SOB	33	21,8±10,0	4-49
2013	KOM	30	31,4±11,9	15-57
2013	ZAK	32	20,6±9,3	2-50
2013	CEB	39	15,8±6,1	6-32
2013	MIZ	34	10,0±4,5	4-21
2013	ZLO	32	9,1±3,8	1-21
2013	STA	32	14,3±6,8	2-37
2013	KOR	31	11,6±5,7	5-30
2014	KUR	41	14±7,0	4-33
2014	LAB	35	13,1±5,6	3-24
2014	ROW	16	10,8±6,1	3-25
2014	KAM	33	18,3±8,0	2-45
2014	LOS	45	20,4±7,8	6-38
2014	SOB	b.d	b.d.	
2014	KOM	33	33,9±17,2	10-85
2014	ZAK	32	20,6±7,2	4-39
2014	CEB	40	13,3±4,7	6-28
2014	MIZ	30	9,8±3,1	5-16
2014	ZLO	3	6,3±4,5	2-11
2014	STA	18	17,1±7,7	6-34
2015	KUR	32	13,03±5,3	4-26
2015	KAM	31	21,84±8,1	9-37
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	162	19,3±9,4	3-65
2011	SE	62	29,2±14,4	6-89
2011	S	50	10,7±4,5	4-27
2012	N	241	18,4±8,1	5-52
2012	SE	71	29,0±13,1	3-68
2012	S	151	12,8±8,5	2-57
2013	N	180	18,3±9,2	1-71

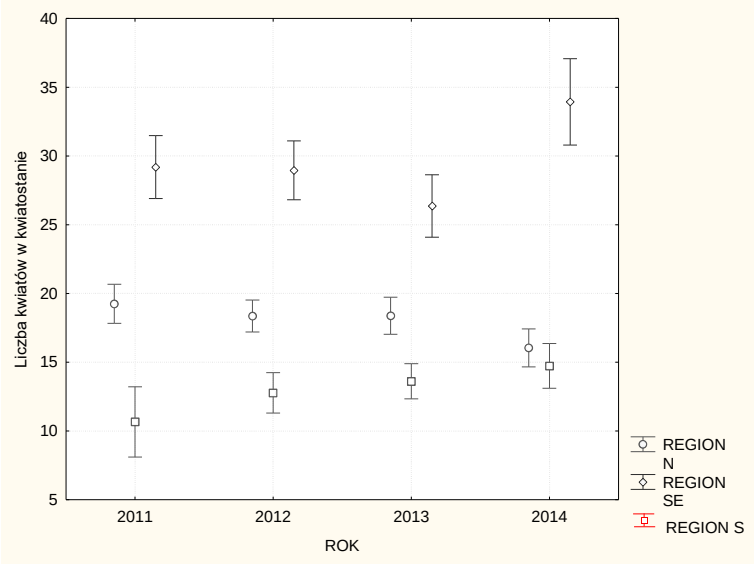
2013	SE	63	26,4±11,9	4-57
2013	S	200	13,6±7,3	1-50
2014	N	170	16,0±7,8	2-45
2014	SE	33	33,9±17,2	10-85
2014	S	123	14,7±7,0	2-39

Tab. 38. Zróżnicowanie liczby kwiatów na kwiatostan pomiędzy populacjami niebielistki trwałej i między regionami w latach 2011-15; df – liczba stopni swobody, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	H
między populacjami	2011	6	**97,0 *****
	2012	12	**168,4 *****
	2013	13	**166,3 *****
	2014	11	**123,6 *****
	2015	1	**16,6 *****
między regionami	2011	2	**85,4 *****
	2012	2	**113,7 *****
	2013	2	**79,7 *****
	2014	2	**53,0 *****



Ryc. 18. Zmiany średniej liczby kwiatów na kwiatostan w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 19. Zróżnicowanie średniej liczby kwiatów na kwiatostan niebielistki trwałej w regionach w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tab. 39. Zależność liczby kwiatów na kwiatostanie od długości kwiatostanu, wysokości rośliny, liczby liści łodygowych, liczby liści rozetowych, długości blaszki liściowej oraz wysokości nad poziomem morza w populacjach niebielistki trwałej w kolejnych latach badań. R – współczynnik korelacji Spearmana, n – liczebność grup / liczba osobników, t – wartość statystyki t sprawdzającej istotność współczynnika R Spearmana, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

CECHY	n	R	t
liczba kwiatów a długość kwiatostanu			
2011	274	**0,56*** **	11,1
2012	458	**0,56*** **	15,8
2013	443	**0,67*** **	18,8
2014	323	**0,69*** **	16,8
liczba kwiatów a wysokość rośliny			
2011	274	**0,43*** **	8,0
2012	458	**0,67*** **	19,1
2013	443	**0,61*** **	16,3
2014	324	**0,56*** **	12,0
liczba kwiatów a liczba liści łodygowych			
2011	274	**0,49*** **	9,3
2012	451	**0,44*** **	10,3
2013	442	**0,31*** **	7,0
2014	321	**0,26*** **	4,8
liczba kwiatów a liczba liści rozetowych			
2011	238	**0,2** **	3,1

2012	423	**0,2*** **	3,8
2013	431	**0,2*** **	4,0
2014	315	**0,19** **	3,4
liczba kwiatów a długość blaszki liścia			
2011	230	**0,2** **	3,2
2012	379	**0,5*** **	11,8
2013	411	**0,5*** **	11,7
2014	312	**0,47*** **	9,5
liczba kwiatów a wysokość n.p.m.			
2011	274	**- 0,17***	-2,9
2012	463	**- 0,28*** **	-6,2
2013	443	**- 0,27*** **	-5,8
2014	326	- 0,12	-2,1

Częstość kwitnienia osobników

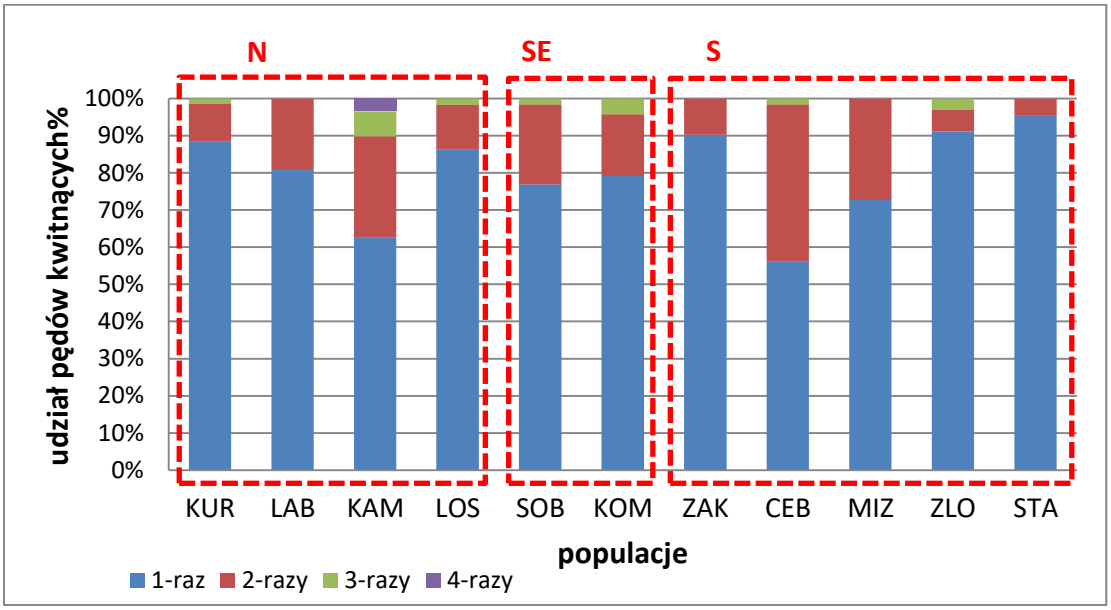
Niebielistka trwała jest opisywana jako gatunek iteroparyczny, co oznacza, iż dany osobnik może wykształcać pędy kwiatostanowe wielokrotnie w trakcie cyklu życiowego. Jednak we wszystkich badanych populacjach niebielistki trwałej przeważająca większość osobników kwitnących nie powtarzała kwitnienia w okresie badań (Tab. 40). Udział osobników kwitnących jednokrotnie w każdej populacji przekraczał 50% i wahał się od 56% (CEB) do 95% (STA) (Ryc. 20). We wszystkich populacjach stwierdzono obecność roślin kwitnących dwukrotnie w trakcie obserwacji. Udział takich osobników w populacjach z reguły nie przekraczał 20%, jednak był wyraźnie zróżnicowany i wynosił od 5% (STA) do 42% (CEB). Udział pędów kwitnących dwukrotnie w populacji CEB był zbliżony do udziału roślin kwitnących tylko raz (56%) w tej populacji. Również w populacji MIZ oraz KAM udział osobników kwitnących dwa razy był stosunkowo wysoki i wynosił po 27%. Osobniki niebielistki kwitnące więcej niż dwa razy w okresie badań (niemalże co roku) obserwowano w 7 z 13 badanych populacji, niemniej stanowiły one rzadkość. Ich udział wahał się od 1% (KUR) do 7% (KAM). Tylko w populacji KAM odnotowano dwa przypadki corocznego wytwarzania kwiatów w latach 2011-15. Osobniki te (kwitnące 4 razy) stanowiły zaledwie 3% analizowanych pędów kwitnących w tej populacji (Tab. 40, Ryc. 20).

Częstość kwitnienia, tj. udział osobników kwitnących 1-krotnie i osobników kwitnących więcej niż raz w okresie badań, różnicowała istotnie badane populacje (χ^2=49,0***).

W każdym regionie znaczącą większość stanowiły osobniki, które zakwitły tylko raz w okresie obserwacji, stanowiły one od 78% (SE) do 80% (N). Udział osobników kwitnących dwukrotnie obserwowano znacznie rzadziej. Był on bardzo podobny we wszystkich regionach i wahał się od 17% (N) do 20% (SE), choć różnicował on wyraźnie badane populacje. Rośliny, które kwitły częściej stwierdzano bardzo rzadko w każdym z regionów : od 1% (S) do 3% (SE, N) (Tab. 40). Na poziomie regionów nie stwierdzono różnic istotnych statystycznie w udziale osobników kwitnących jednokrotnie i powtarzających kwitnienie (χ^2=0,2; p>0,05).

Tab. 40. Częstość przystępowania osobników niebielistki trwałej do kwitnienia w poszczególnych w populacjach wyrażona ich liczbą oraz udziałem pędów powtarzających kwitnienie (wartość podana w nawiasie) w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Częstość kwitnienia: liczba osobniów / (udział osobników kwitnących %)			
populacja	1-raz	2-razy	3-razy
KUR	61(89)	7(10)	1(1)
LAB	42(81)	10(19)	0(0)
KAM	37(65)	16(28)	4(7)
LOS	50(86)	7(12)	1(2)
SOB	50(77)	14(22)	1(1)
KOM	57(79)	12(17)	3(4)
ZAK	37(90)	4(10)	0(0)
CEB	36(56)	27(42)	1(2)
MIZ	16(73)	6(27)	0(0)
ZLO	31(91)	2(6)	1(3)
STA	41(95)	2(5)	0(0)
N	190(80)	40(17)	6(3)
SE	107(78)	26(19)	4(3)
S	161(79)	41(20)	2(1)



Ryc. 20. Zróżnicowanie udziału pędów kwitnących o różnej częstości przystępowania do kwitnienia w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

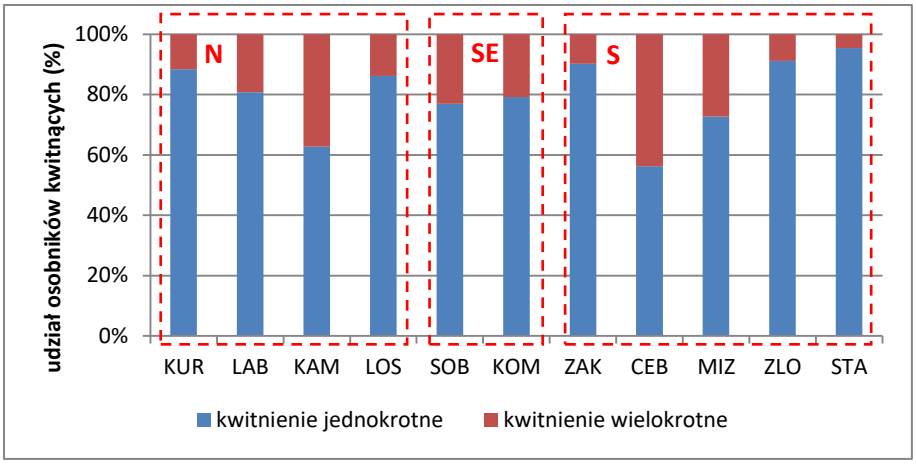
Długość przerwy pomiędzy kolejnym kwitnieniem

Rośliny, które kwitły w danym roku mogły przystępować do kwitnienia w następnym roku lub po przerwie. Najwyższy udział osobników powtarzających kwitnienie w kolejnym roku lub po przerwie odnotowano w populacji CEB (44%) a najniższy w populacji STA (5%) (Ryc. 21). Kwitnienie w kolejnych latach notowano we wszystkich populacjach niebielistki trwałej, za wyjątkiem populacji ZAK, w której rośliny przystępowały do powtórnego kwitnienia wyłącznie po rocznej przerwie (Ryc. 22). Udział osobników kwitnących rok po roku wahał się od 13% w populacji KUR do 100% w populacjach karkonoskich. W przypadku populacji z Karkonoszy powtarzanie kwitnienia była bardzo sporadyczne i dotyczyło 1-2 osobników. Takie osobniki stanowiły mniej niż 10% wszystkich osobników kwitnących (Tab. 41). Rośliny mogły kwitnąć przez 2 lub 3 kolejne lata (Ryc. 23). Najczęściej pośród kwitnących rok po roku obserowano osobniki kwitnące przez 2 kolejne lata. Osobniki kwitnące 3 lata z rzędu stwierdzano rzadko i tylko w 5 z 11 populacji (KUR, KAM, SOB, KOM, ZLO). Dłuższy okres badań w populacji KAM wykazał, iż pojedyncze osobniki niebielistki mogły kwitnąć także 4 kolejne lata. Dotyczyło to zaledwie 1-3 osobników (KAM), tj. poniżej 5% wszystkich kwitnących (Ryc. 20). Powtarzanie kwitnienia po przerwie odbywało się z podobną frekwencją jak kwitnienie rok po roku. Udział takich osobników pośród powtarzających kwitnienie wynosił od 40% (SOB) do 100% (ZAK). Przerwa w kwitnieniu mogła trwać rok lub dłużej (Ryc. 23-24). Pośród roślin powtarzających kwitnienie z przerwą najczęściej były obserwowane osobniki, które zakwitały ponownie po rocznej przerwie. Ich udział wynosił do 17% w populacji MIZ do 100% w populacji ZAK. Udział osobników, u których przerwa między kwitnieniem trwała dłużej kształtował się na poziomie od 10% (LOS) do 33% (MIZ). Kwitnienie po 3 letniej przerwie obserwowano zaledwie u 2 osobników z populacji KAM, w której najdłużej prowadzono badanaia.

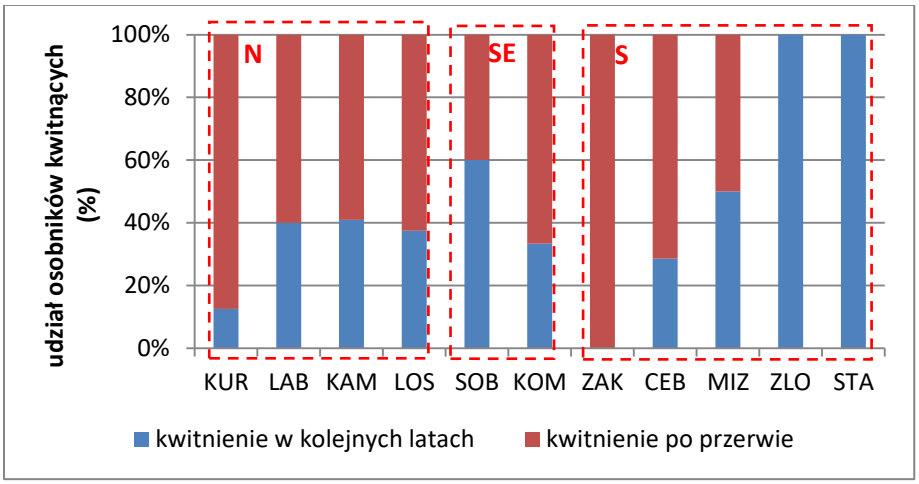
Długość trwania przerwy między kolejnym kwitnieniem różniła istotnie statystycznie badane populacje. Nie stwierdzono różnic istotnych statystycznie pod względem udziału osobników ponawiających kwitnienie bez przerwy (Tab. 41).

Udział roślin powtarzających kwitnienie na poziomie regionów był wyrównany (Ryc. 25). Osobniki, które potrzebowały przerwy, by zakwitnąć ponownie stanowiły od 53% (region SE) do 65% (region N). Rośliny kwitnące w kolejnych latach stanowiły od 35% (region N) do 47% (region SE) (Ryc. 26). Przy czym kwitnienie w dwóch kolejnych latach charakteryzowało 27% osobników ponawiających kwitnienie w regionie N, 35% w regionie S i 40% osobników z regionu SE. Natomiast 3-letnie kwitnienie dotyczyło pojedynczych osobników we wszystkich regionach i mieściło się w przedziale od 2% (region S) do 8% (region N).

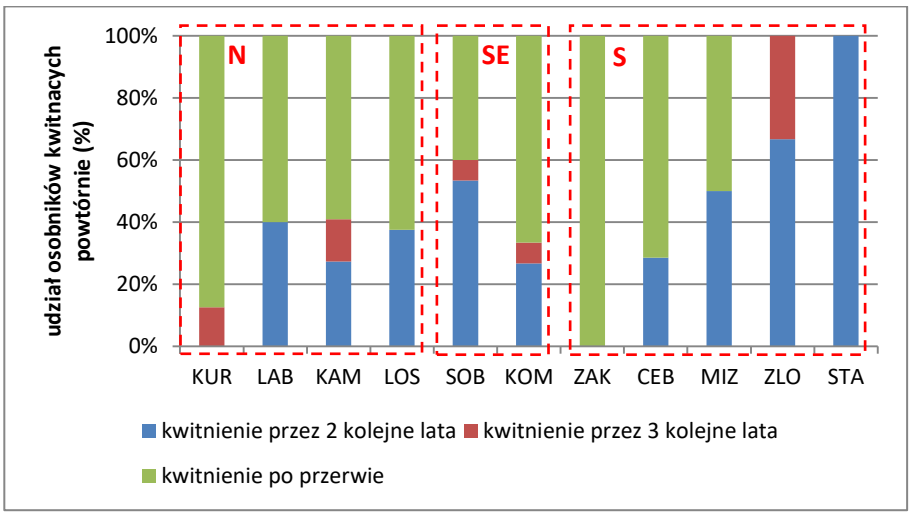
Udział roślin, które kwitły rok po roku nie różnicował istotnie statystycznie regionów. Podobnie jak na poziomie populacji istotne statystycznie różnice stwierdzono dla roślin, które ponownie zakwitały po przerwie (Tab. 41).



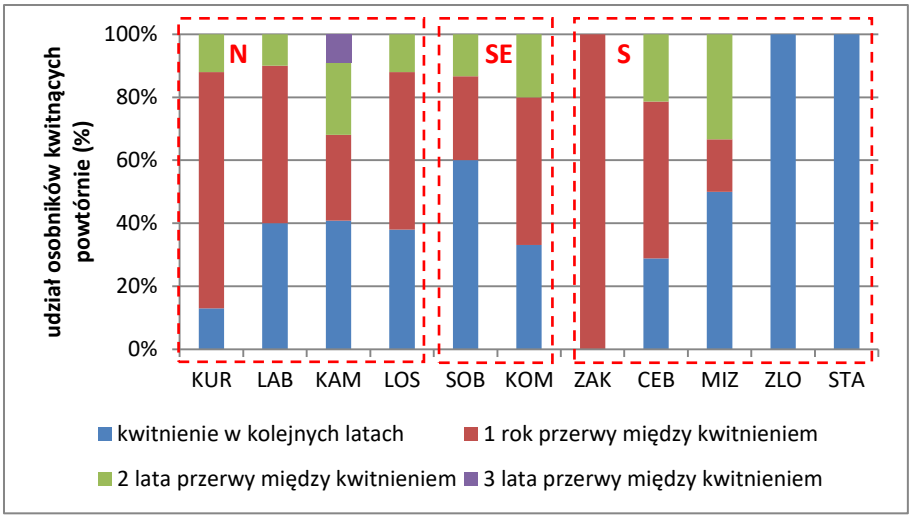
Ryc. 21. Udział osobników kwitnących jednokrotnie oraz osobników powtarzających kwitnienie w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



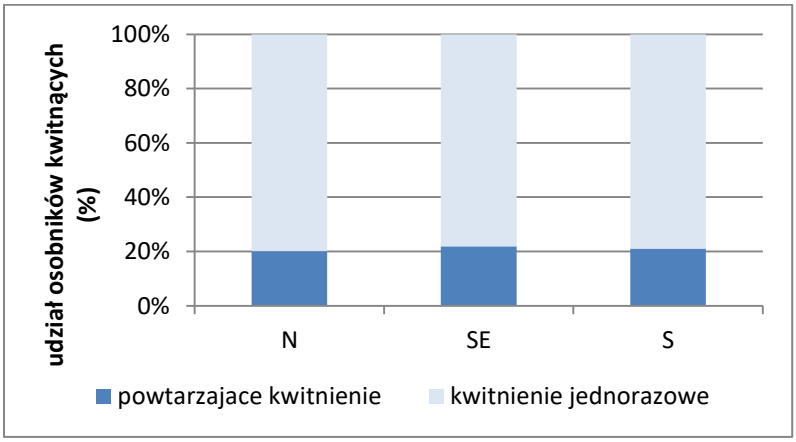
Ryc. 22. Udział osobników powtarzających kwitnienie rok po roku lub po przerwie w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



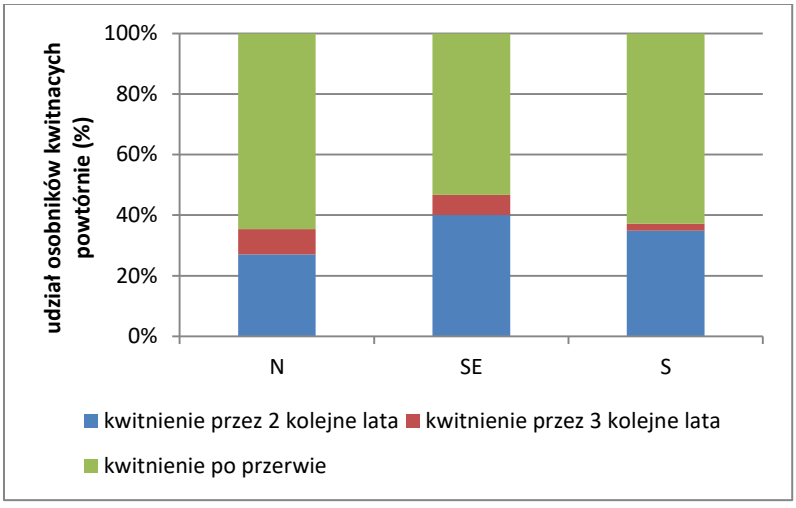
Ryc. 23. Udział osobników kwitnących rok po roku w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 24. Udział osobników niebielistki trwałej powtarzających kwitnienie po przerwie w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 25. Udział osobników niebielistki trwałej kwitnących jednokrotnie lub powtarzających kwitnienie w regionach w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 26. Udział osobników niebielistki trwałej powtarzających kwitnienie w regionach w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

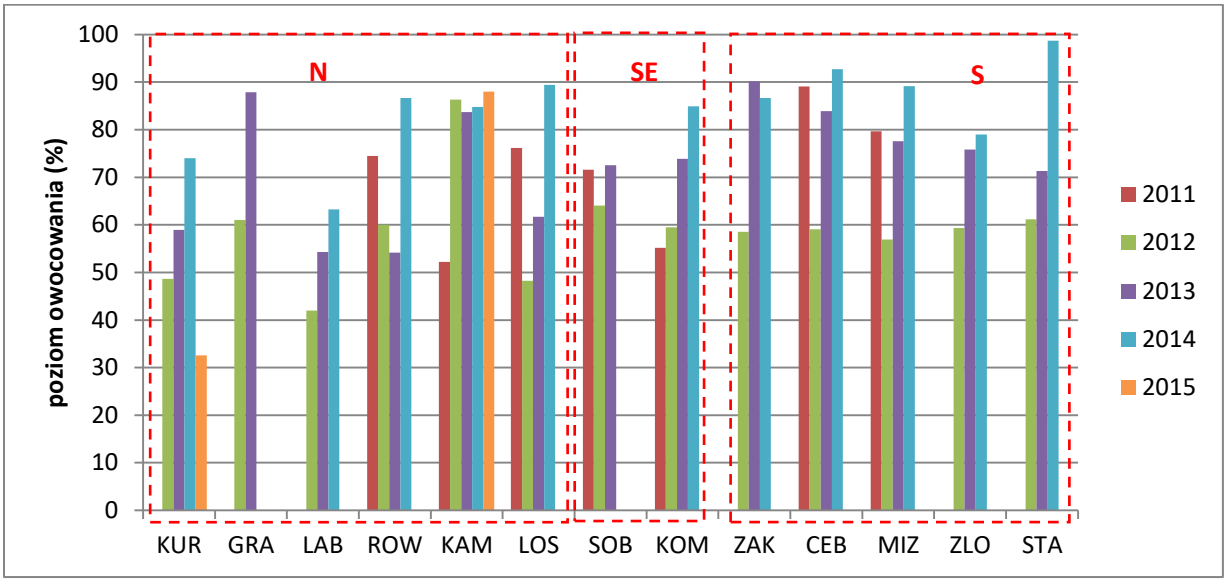
Tab. 41. Różnice między populacjami (POP) oraz między regionami (REG) w długości przerwy w kwitnieniu oraz w ponawianiu kwitnienia. Test χ^2; df – liczba stopni swobody, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	χ^2_POP	df	χ^2_REG	df
kwitnienie rok po roku	24,3	20	0,9	4
przerwa 1 rok lub 2 lata	**39,4***	20	**472,2*****	4
przerwa 3 lata lub brak ponownego kwitnienia	**47,7****	20	**26,4*****	4
kwitnienie wielokrotne vs. kwitnienie jednokrotne	**49,0*****	10	0,2	2

Poziom owocowania

Poziom owocowania był różny w badanych populacjach niebielistki trwałej w kolejnych latach obserwacji i w zdecydowanej większości przypadków przekraczał 50% (Ryc. 27). Na ogół (poza rokiem 2012) najwyższe owocowanie notowano w populacjach górskich (do 99% w 2014 r. w populacji STA).

Owocowanie rozpatrywane na poziomie regionów kształtowało się od 61% w regionie N w 2012 r. do 92% w regionie S w 2014 r. Co roku najniższe owocowanie notowano w regionie N, natomiast najwyższą efektywnością zapylenia charakteryzowały się populacje z regionu S. Poziom owocowania różnicował istotnie statystycznie populacje niebielistki trwałej oraz regiony (Tab. 42). Poziom owocowania zależał istotnie statystycznie od wielkości populacji w poszczególnych latach za wyjątkiem 2011 r. (2012: R=0,1*; 2013: R=0,2**; 2014: R=0,3***).



Ryc. 27. Zmiany poziomu owocowania w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-2015. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tab. 42. Zróżnicowanie poziomu owocowania w populacjach niebielistki trwałej i w regionach; χ^2 – wynik testu, df – stopnie swobody, * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	populacja		region	
rok	df	χ^2	df	χ^2
2011	6	**141,4*** **	2	**90,0*** **
2012	12	**210,9*** **	2	**18,0*** **
2013	12	**369,9*** **	2	**84,4*** **
2014	12	**1382,2*** **	2	**84,4*** **

Płodność osobników *Swertia perennis*

Liczba owoców na pęd

Na jednym pędzie niebielistki trwałej powstawało od 1 do 83 owoców. Liczba owoców na pęd kształtowała się na ogół na podobnym poziomie w różnych latach, w poszczególnych populacjach (Ryc. 28, Ryc. 29). Najniższe średnie wartości tej cechy obserwowano w populacjach MIZ z regionu S: 4,9±2,2 w 2012 r. Najwyższą średnią liczbę owoców na owocostanie odnotowano w populacji KOM z regionu SE: 29,7±17,6 w 2014 r. (Tab. 43). W populacjach górskich, za wyjątkiem populacji ZAK, średnia płodność osobnika mierzona liczbą zawiązanych owoców na pęd nie przekraczała 10 owoców w każdym roku badań. Podobną płodność oberwowano w dwóch populacjach z regionu N: KUR i LAB. Średnia liczba owoców na pęd w populacjach KAM, LOS oraz ZAK mieściła się w przdziale od 10 do 20 owoców na pęd.

Najwięcej owoców na pęd obserwowano w regionie SE (29,7±17,6 w 2014 r.), a najmniej w regionie S (9,3±4,6 w 2011 r.) (Tab. 43, Ryc. 30).

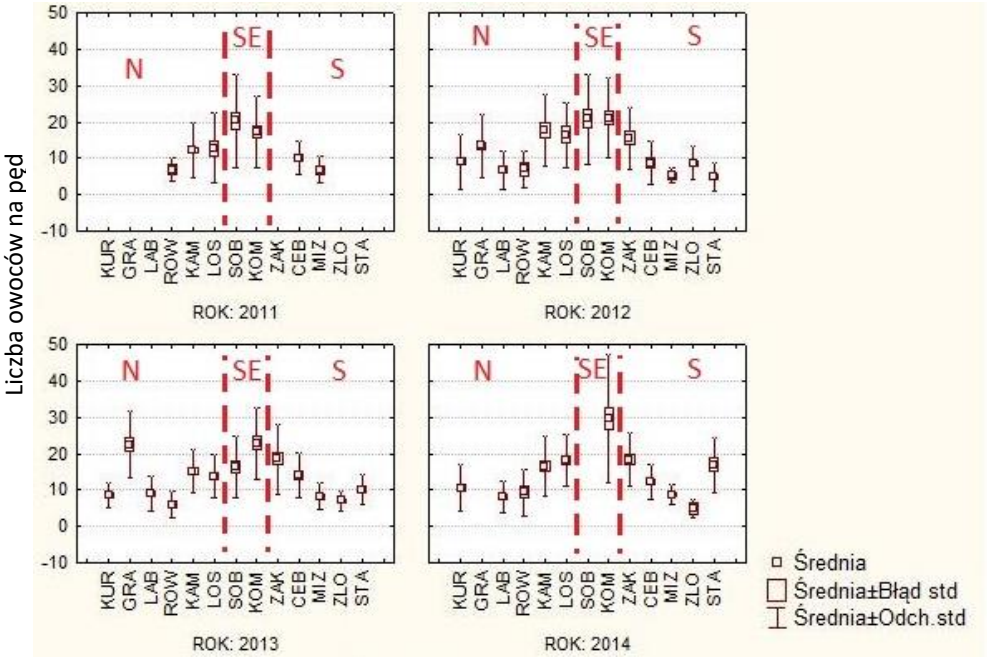
Liczba zawiązanych owoców na pęd różnicowała istotnie statystycznie badane populacje oraz regiony (Tab. 44). Na uwagę zasługuje zróżnicowanie wewnętrzne regionu N pod względem liczby owoców na pęd (H=172,4***). Liczba zawiązanych owoców na pęd zależała istotnie od liczby kwiatów wykształconych na kwiatostanie (R=0,63 w 2011; R=0,77 w 2012; R=0,86 w 2013; R=0,91 w 2014; p<0,001).

Tab. 43. Zróżnicowanie liczby owoców na pęd w populacjach niebielistki w latach 2011-15; n – liczba osobników, b.d. – brak danych, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

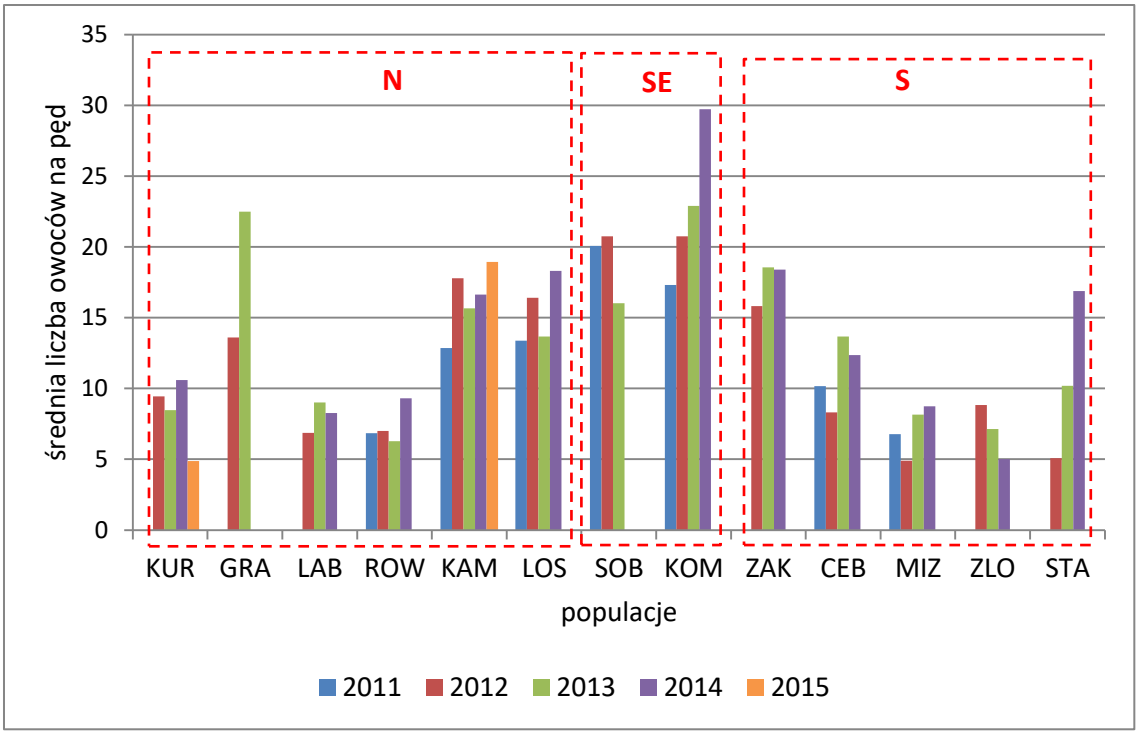
ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	6,8±3,2	3-11
2011	KAM	101	12,9±7,6	1-41
2011	LOS	55	13,4±9,2	2-45
2011	SOB	30	20,4±12,6	3-63
2011	KOM	32	17,3±10,0	4-41
2011	CEB	37	10,2±4,6	4-27

2011	MIZ	13	6,8±3,7	2-16
2012	KUR	74	9,5±7,5	1-41
2012	GRA	93	13,6±8,56	1-51
2012	LAB	30	6,9±5,2	1-18
2012	ROW	6	7,0±4,9	1-14
2012	KAM	22	17,8±9,6	1-42
2012	LOS	15	16,4±9,0	4-35
2012	SOB	23	20,7±12,2	1-47
2012	KOM	48	20,8±10,6	4-46
2012	ZAK	31	15,8±8,9	5-39
2012	CEB	22	8,3±5,8	2-27
2012	MIZ	9	4,9±2,2	1-8
2012	ZLO	59	8,8±4,8	1-20
2012	STA	28	5,1±3,7	1-20
2013	KUR	30	8,5±3,4	2-16
2013	GRA	29	22,5±9,1	10-39
2013	LAB	33	9,0±4,72	2-24
2013	ROW	14	6,3±3,8	3-14
2013	KAM	35	15,7±6,4	4-31
2013	LOS	36	13,7±5,9	3-25
2013	SOB	33	16,1±8,5	1-43
2013	KOM	30	23,0±9,9	9-43
2013	ZAK	32	18,6±9,6	1-50
2013	CEB	38	13,7±6,3	5-31
2013	MIZ	33	8,2±3,8	2-18
2013	ZLO	31	7,1±2,7	3-15
2013	STA	32	10,2±4,3	2-20
2014	KUR	40	10,6±6,5	1-26
2014	LAB	35	8,3±4,4	2-20
2014	ROW	16	9,3±6,5	2-23
2014	KAM	33	16,6±8,1	2-45
2014	LOS	45	18,3±7,1	3-31
2014	SOB	b.d.		
2014	KOM	32	29,7±17,6	8-83
2014	ZAK	31	18,4±7,3	4-35
2014	CEB	37	12,4±4,9	5-28
2014	MIZ	30	8,7±2,8	3-15
2014	ZLO	3	5,0±2,7	2-7
2014	STA	18	16,9±7,5	6-33

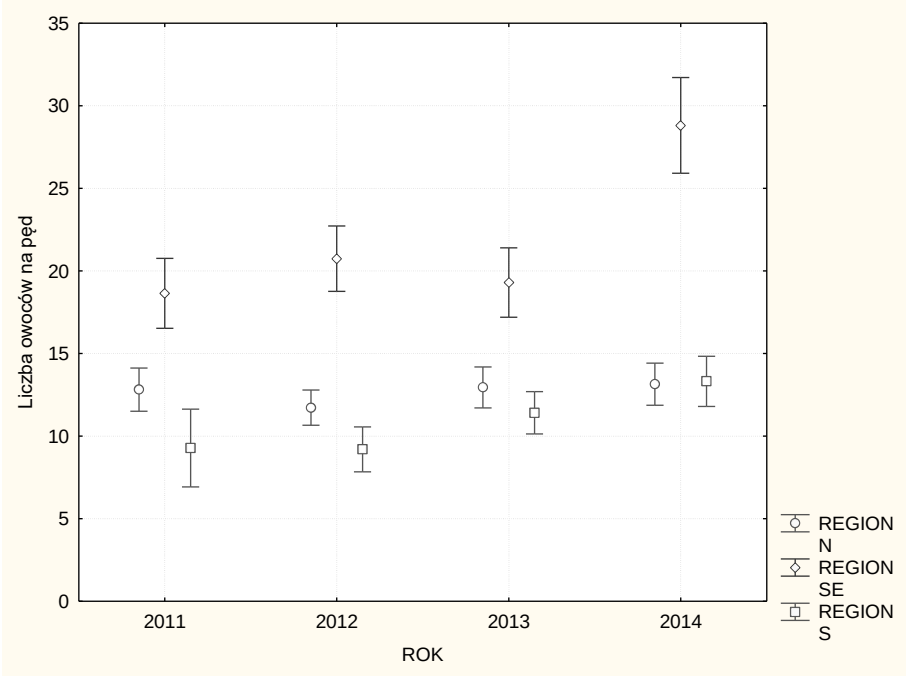
2015	KUR	31	4,9±3,2	1-14
2015	KAM	31	18,9±7,2	8-37
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	162	12,81±8,10	1-45
2011	SE	62	18,65±11,28	3-63
2011	S	50	9,28±4,58	2-27
2012	N	240	11,87±8,55	1-51
2012	SE	71	20,75±11,06	1-47
2012	S	149	9,26±6,80	1-39
2013	N	177	13,17±7,84	2-39
2013	SE	63	19,30±9,73	1-43
2013	S	166	11,62±7,12	1-50
2014	N	169	13,22±7,77	1-45
2014	SE	32	29,72±17,59	8-83
2014	S	119	13,51±6,86	2-35



Ryc. 28. Zróżnicowanie średniej liczby owoców na pęd w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 29. Zmiany średniej liczby owoców na pęd w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-15. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 30. Średnia liczba owoców na pęd w regionach w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tabela 44. Zróżnicowanie liczby owoców na pęd pomiędzy populacjami niebielistki trwałej w latach 2011-15; df – liczba stopni swobody, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

		df	H
między populacjami	2011	6	**37,7****
	2012	12	**138,1****
	2013	12	**163,0****
	2014	10	**120,4****
	2015	1	**42,7****
między regionami	2011	2	**29,2****
	2012	2	**60,8****
	2013	2	**37,6****
	2014	2	**33,4****

Liczba nasion na pęd

Na jednym owocującym pędzie *Swertia perennis* mogło powstać od 53 do 4339 nasion (Tab. 45). Najniższą płodność mierzoną liczbą nasion na pęd w okresie badań stwierdzono w populacji ZLO w 2014 r.: 265,0±140,2 nasiona / pęd. Największą płodnością charakteryzowały się osobniki z populacji KOM w 2014 roku: 1575,1±932,5 nasion / pęd (Ryc. 31).

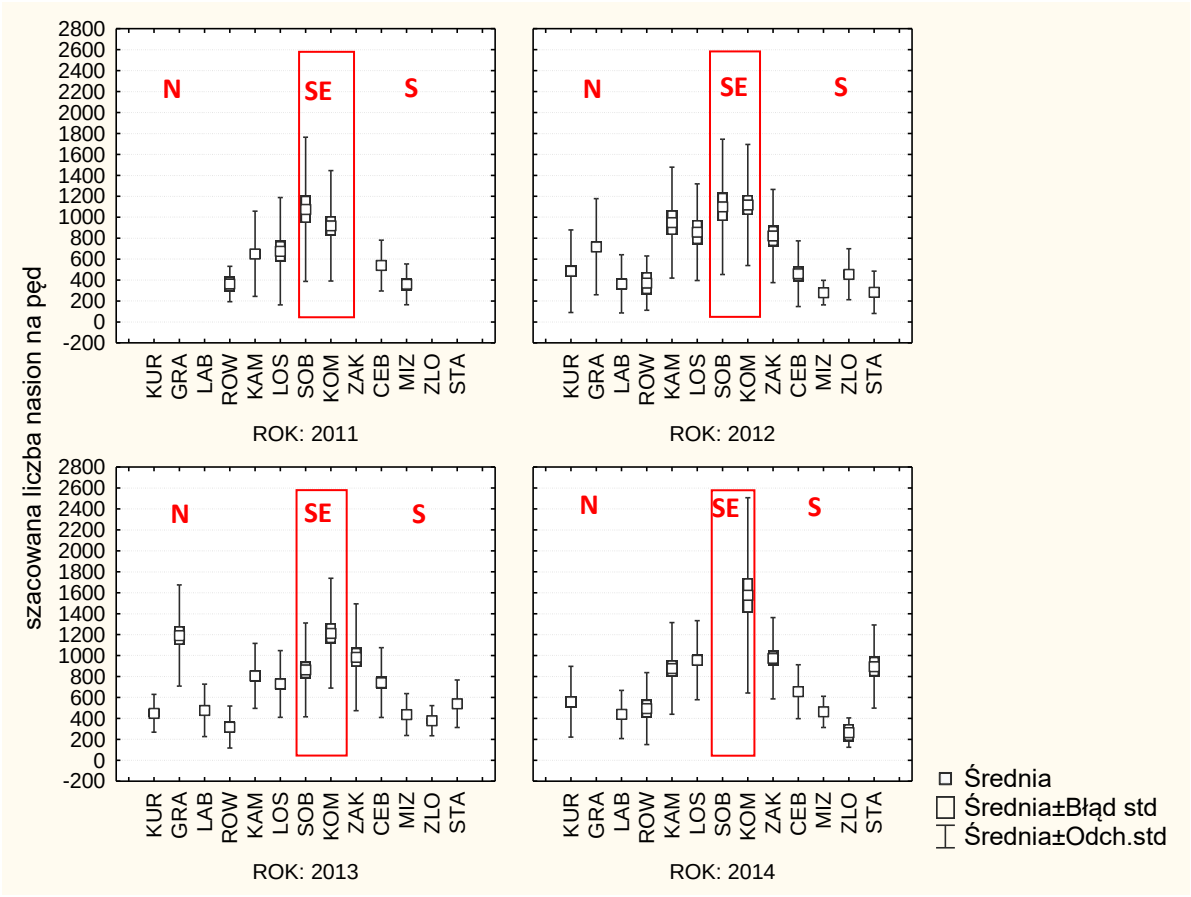
Najniższą płodność stwierdzono w regionie S, a najwyższą w SE w każdym roku obserwacji, odpowiednio od 470,4±330,1 nasion w regionie S w 2012 r. do 1575,1±932,5 nasion w regionie SE w 2014 r. (Ryc. 32). Średnia liczba nasion na pęd w regionie N był zbliżona do wartości z regionu S.

Liczba nasion na pęd różnicowała istotnie statystycznie populacje oraz regiony (Tab. 46).

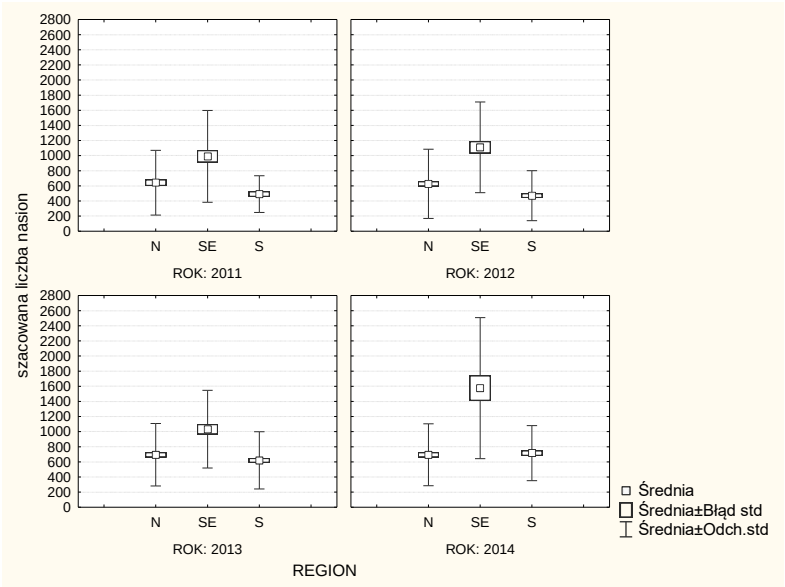
Tab. 45. Zróżnicowanie liczby nasion na pęd w populacjach niebielistki trwałej i w regionach w latach 2011-14; X±SD – średnia i odchylenie standardowe, n – liczba osobników. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	POPULACJA	n	X±SD	MIN-MAX
2011	ROW	6	362,2±169,0	159-583
2011	KAM	83	651,3±406,4	53-2173
2011	LOS	27	675,3±512,5	106-2067
2011	SOB	28	1075,1±688,4	159-3339
2011	KOM	32	917,6±527,2	212-2173
2011	CEB	37	538,6±243,0	212-1431
2011	MIZ	13	358,8±194,9	106-848
2012	KUR	62	484,7±395,2	53-2173
2012	GRA	88	718,5±458,7	53-2703
2012	LAB	30	363,9±277,6	53-954
2012	ROW	6	371,0±259,6	53-742
2012	KAM	20	948,7±529,7	53-2226
2012	LOS	16	857,9±461,7	212-1855
2012	SOB	23	1099,2±646,2	53-2491
2012	KOM	37	1117,3±577,9	212-2438

2012	ZAK	21	820,2±445,2	318-1696
2012	CEB	20	461,1±313,8	106-1431
2012	MIZ	7	280,1±117,4	53-424
2012	ZLO	53	456,0±243,2	53-1060
2012	STA	27	282,7±202,1	53-1060
2013	KUR	30	448,7±180,8	106-848
2013	GRA	29	1191,6±483,0	530-2067
2013	LAB	33	477,0±250,4	106-1272
2013	ROW	13	318,0±200,7	159-742
2013	KAM	34	805,9±310,9	212-1537
2013	LOS	35	728,4±318,6	159-1325
2013	SOB	32	862,9±448,2	53-2279
2013	KOM	30	1213,7±524,7	477-2279
2013	ZAK	32	983,8±509,8	53-2650
2013	CEB	36	742,0±333,3	265-1643
2013	MIZ	32	437,3±200,1	106-954
2013	ZLO	31	377,8±144,0	159-795
2013	STA	32	539,9±227,0	106-1060
2014	KUR	41	559,7±337,9	53-1378
2014	LAB	35	437,6±230,4	106-1060
2014	ROW	16	493,6±343,3	106-1219
2014	KAM	31	877,1±438,3	106-2385
2014	LOS	46	956,3±377,4	159-1643
2014	KOM	32	1575,1±932,5	424-4399
2014	ZAK	31	974,5±388,4	212-1855
2014	CEB	37	654,6±257,3	265-1484
2014	MIZ	30	462,9±149,2	159-795
2014	ZLO	3	265,0±140,2	106-371
2014	STA	18	895,1±397,4	318-1749
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	116	641,9±427,5	53-2173
2011	SE	60	991,1±607,6	159-3339
2011	S	50	491,8±243,0	106-1431
2012	N	222	626,7±457,8	53-2703
2012	SE	60	1110,4±599,7	53-2491
2012	S	128	470,4±330,1	53-1696
2013	N	174	694,2±412,6	106-2067
2013	SE	62	1032,6±514,0	53-2279
2013	S	163	620,7±379,0	53-2650
2014	N	169	694,3±409,7	53-2385
2014	SE	32	1575,1±932,5	424-4399
2014	S	119	716,2±363,6	106-1855



Ryc. 31. Płodność osobników niebielistki trwałej mierzona liczbą nasion na pęd w populacjach w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



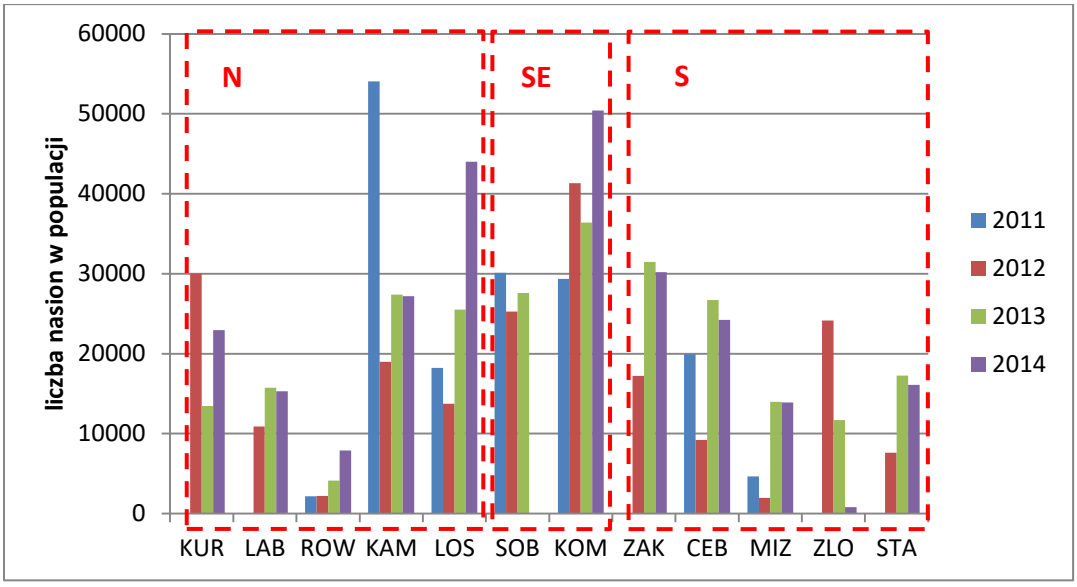
Ryc. 32. Płodność osobników niebielistki trwałej mierzona liczbą nasion na pęd w regionach w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tabela 46. Zróżnicowanie liczby nasion na pęd pomiędzy populacjami niebielistki trwałej w latach 2011-15; b.d. – brak danych, df – liczba stopni swobody, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

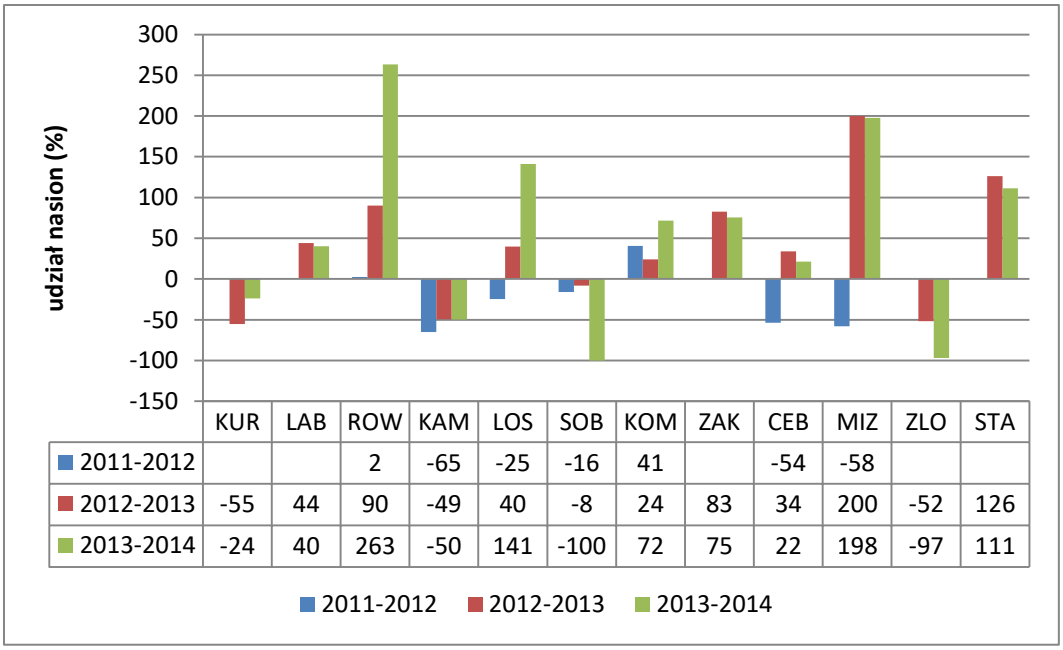
		df	H
między populacjami	2011	6	**36,1*** **
	2012	12	**121,3*** **
	2013	11	**163,9*** **
	2014	10	**127,7*** **
między regionami	2011	2	**28,3*** **
	2012	2	**55,4*** **
	2013	2	**36,5*** **
	2014	2	**38,5*** **

Deszcz nasion

Deszcz nasion w populacjach niebielistki trwałej oceniony na podstawie liczby nasion wyprodukowanych w danym roku w populacji kształtował się w bardzo szerokim zakresie od 795 nasion w ZLO w 2014 r. do 54060 nasion w populacj KAM w 2011 r. (Ryc 33). Liczba nasion w dwóch populacjach niebielistki trwałej (KOM, CEB) fluktuowała z roku na rok (Ryc. 34). W czterech populacjach (KUR, KAM, SOB, ZLO) odnotowano stały spadek liczby produkowanych nasion, a w dwóch populacjach odnotowano tendencję wzrostową (ROW, LOS). W pozostałych populacjach (LAB, ZAK, MIZ, STA) Liczba wyprodukowanych nasion w populacji była stabilna. Wielkość deszczu nasion różnicowała istotnie statystycznie populacje oraz regiony, jedynie w 2014 r. różnice między regionami nie były istotne statystycznie (Tab. 47).



Ryc. 33. Liczba wyprodukowanych nasion (deszcz nasion) w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



	KUR	LAB	ROW	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
2011-2012			2	-65	-25	-16	41		-54	-58		
2012-2013	-55	44	90	-49	40	-8	24	83	34	200	-52	126
2013-2014	-24	40	263	-50	141	-100	72	75	22	198	-97	111

Ryc. 34. Zmiany liczby produkowanych nasion w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tab. 47. Zróżnicowanie wielkości deszczu nasion w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach. df – liczba stopni swobody, χ^2 – wynik testu, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	χ^2
między populacjami	2011	6	**270,3*** **
	2012	12	**133,2*** **
	2013	11	**522,4*** **
	2014	10	**113,7*** **
między regionami	2011	2	**116,01*** **
	2012	2	**58,8*** **
	2013	2	**269,05*** **
	2014	2	7,44

Siła kiełkowania nasion Swertia perennis

Żadne z nasion wysianych w latach 2012-13 na 4 poletkach eksperymentalnych w warunkach naturalnych (KAM) nie wykiełkowało. Natomiast nasiona wysiane w warunkach laboratoryjnych kiełkowały na poziomie od 35% do 92%. Pierwsze nasiona skiełkowały po 6 dniach od wysiania. Efektywność kiełkowania nasion kontrolnych, bez dodatku roztworu kwasu giberelinowego GA3 (na wodzie destylowanej), była nieco niższa niż w próbach z obecnością hormonu (Tab. 48). Siewki kontrolne zaczęły wschodzić jeden dzień później niż nasiona w roztworze kwasu GA3. Udział nasion, które kiełkowały w roztworze kwasu GA3 wynosił od 69% do 92%, w wodzie od 65%-85%

(w obecności światła, Tab. 48). Nasiona nie kiełkowały w warunkach ciemni. Najwięcej nasion zebranych jesienią 2012 r. wykiełkowało w roztworze 10^{-5} GA3 (100%). Nasiona zebrane z terenu w marcu 2013 r. kiełkowały najliczniej w roztworze 10^{-3} i 10^{-4} GA3 (75%). W obu wariantach eksperymentu we wszystkich szalkach zaobserwowano rozwój grzybów, które powodowały pogorszanie żywotności siewek, a nawet ich zamieranie.

Efektywność kiełkowania nasion w warunkach światła i ciemności różniła się istotnie statystycznie (χ^2=15,8** oraz χ^2=29,6***). Różnic istotnych statystycznie nie wykazano pomiędzy wariantami eksperymentu z użyciem roztworu kwasu giberelinowego a wodą (Tab. 48).

Tab. 48. Efektywność kiełkowania nasion niebielistki trwałej w warunkach laboratoryjnych wraz z wynikami testu statystycznego χ^2, NK – nasiona kiełkujące, df – liczba stopni swobody, χ^2 - wynik testu, p- poziom istotności po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001.

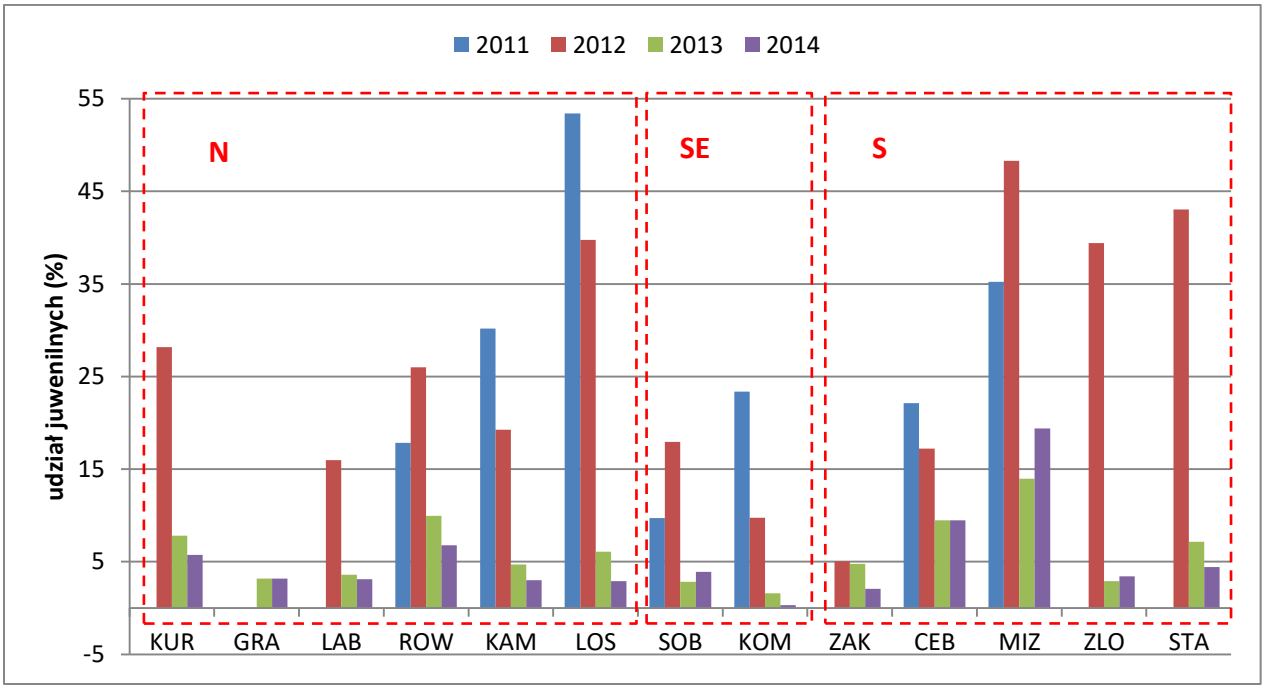
	termin rozpoczęcia eksperymentu 27-02-2013				termin rozpoczęcia eksperymentu 07-03-2013		
typ eksperymentu	Liczba NK	udział NK (%)	df	χ^2	Liczba NK	udział NK (%)	χ^2
światło	13	65	3	**15,82****	17	85	**29,57*****
ciemność	1	5			0	0	
Eksperyment_kwas GA3	73	92	9	10,22	55	69	5,05
Kontrola_woda	13	65			17	85	

Rozrodczość

Rozrodczość w populacjach niebielistki trwałej w pierwszych dwóch latach obserwacji była z reguły wysoka i kształtowała się w szerokim przedziale wartości od 5% (ZAK, 2012) do 53% (LOS, 2011) (Tab. 49). W dwóch następnych latach udział osobników juwenilnych gwałtownie spadł, dochodząc maksymalnie do 19% (MIZ, 2014). Minimalną wartość odnotowano w populacji KOM, tj. 0,3%. W 2013 oraz w 2014 roku rozrodczość w populacjach wyraźnie obniżyła się do mniej niż 10%. Jedynie w populacji MIZ wynosiła, odpowiednio: 14-19%, odpowiednio w 2013 i 2014 r. (Ryc. 35). Udział osobników juwenilnych różnił się istotnie między populacjami w poszczególnych latach badań (Tab. 50).

Stwierdzono zróżnicowany udział osobników juwenilnych na poziomie regionów (Tab. 51). Najniższy ich udział odnotowano w regionie SE, a najwyższy w regionie S w okresie badań, odpowiednio od 2,1±2,6% do 30,6±18,6%. Wyjątek stanowił rok 2011, w którym najwyższy udział nowych osobników stwierdzono w regionie N (Tab. 51). Różnice pomiędzy regionami w udziale osobników juwenilnych były istotne statystycznie (Tab. 50).

Jedynie w 2012 roku wykryto statystycznie istotną ujemną zależność między liczbą osobników juwenilnych, a liczbą wytworzonych nasion w roku poprzednim (R= -0,74; p<0,01).



Ryc. 35. Udział osobników juwenilnych w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tabela 49. Udział osobników juwenilnych w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-2014; b.d. – brak danych. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.

	KUR	LAB	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
2011	b.d.	b.d.	30	53	10	23	b.d.	22	35	b.d.	b.d.
2012	28	16	19	40	18	10	5	17	48	39	43
2013	8	4	5	6	3	2	5	9	14	3	7
2014	6	3	3	3	4	0,3	2	9	19	3	4

Tab. 50. Różnice w udziale osobników juwenilnych między populacjami niebielistki trwałej oraz między regionami w latach badań; df – liczba stopni swobody, χ^2 - wynik testu, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

	rok	df	χ^2
między populacjami	2011	6	**754,28*** **
	2012	12	**2863,75*** **
	2013	12	**742,93*** **
	2014	11	**808,74*** **
	2016	1	**62,22*** **
między regionami	2011	2	**1610,62*** **
	2012	2	**2162,71*** **
	2013	2	**345,64*** **
	2014	2	**375,54*** **

Tab. 51. Udział osobników juwenilnych na poziomie regionów w latach 2011-14; n - liczba analizowanych populacji, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

ROK	REG	n	X±SD	MIN-MAX
2011	N	2	33,8±18,1	17,9-53,4
2011	SE	2	16,6±9,7	9,7-23,4
2011	S	2	28,7±9,3	22,1-35,2
2012	N	6	21,5±13,4	0,0-13,4
2012	SE	2	13,9±5,8	9,8-17,9
2012	S	5	30,6±18,6	5,1-48,3
2013	N	6	5,9±2,6	3,2-10,0
2013	SE	2	2,2±0,9	1,6-2,8
2013	S	5	7,7±4,3	2,9-14,0
2014	N	5	4,3±1,8	2,9-6,8
2014	SE	2	2,1±2,6	0,3-3,9
2014	S	5	7,8±7,1	2,1-19,4

Śmiertelność

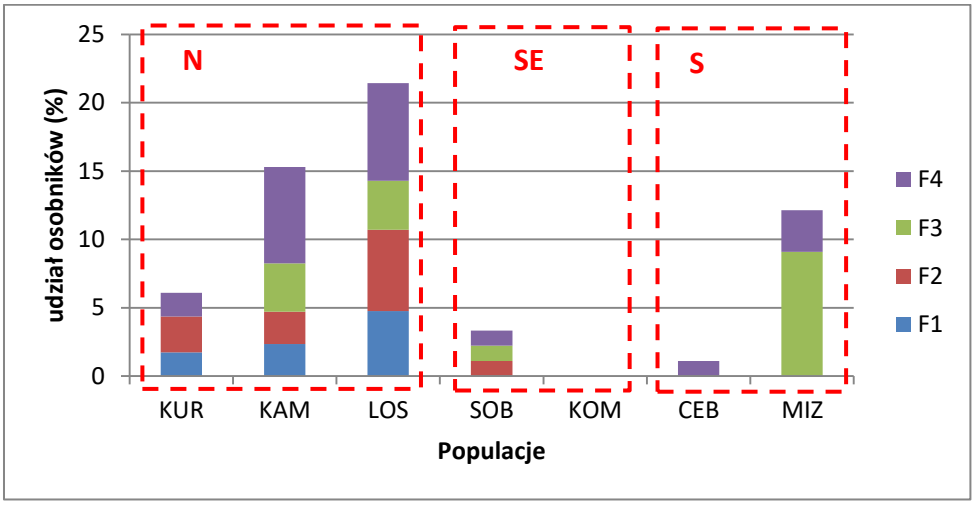
Śmiertelność w badanych populacjach niebielistki była zróżnicowana (Tab. 52). Spośród sześciu populacji niebielistki trwałej obserwowanych od 2011 r. wyłącznie w populacji KOM nie stwierdzono zamierania osobników. W populacjach SOB i CEB śmiertelność była bardzo niska i nie przekraczała 3%, w KUR wynosiła 6%. W kolejnych dwóch populacjach (KAM i MIZ) nie przekraczała 15%. Najwyższy poziom śmiertelności odnotowano w populacji LOS – 21%. Różnice w poziomie śmiertelności między populacjami obserwowano także w różnych stadiach morfologiczno-rozwojowych. Najwięcej osobników zamierało po kwitnieniu: od 1 do 6 osobników w zależności od populacji, co stanowiło od 1% do 7% osobników w danej populacji. Zamieranie osobników juwenilnych ontotowano jedynie w populacjach z regionu N i wynosiło ono od 2% do 5%. (Ryc. 36).

Śmiertelność osobników w badanych regionach kształtowała się na niskim poziomie od 3 osobników w regionie SE (2%) do 38 osobników w regionie N (13%) w okresie badań (Tab. 52, Ryc. 37). W regionie S odnotowano śmiertelność jedynie w przypadku osobników ze stadium F3 i F4. Natomiast w regionie N śmierć osobników obserwowano w każdym ze stadiów. W populacjach z regionu SE i S nie obserwowano zamierania osobników juwenilnych.

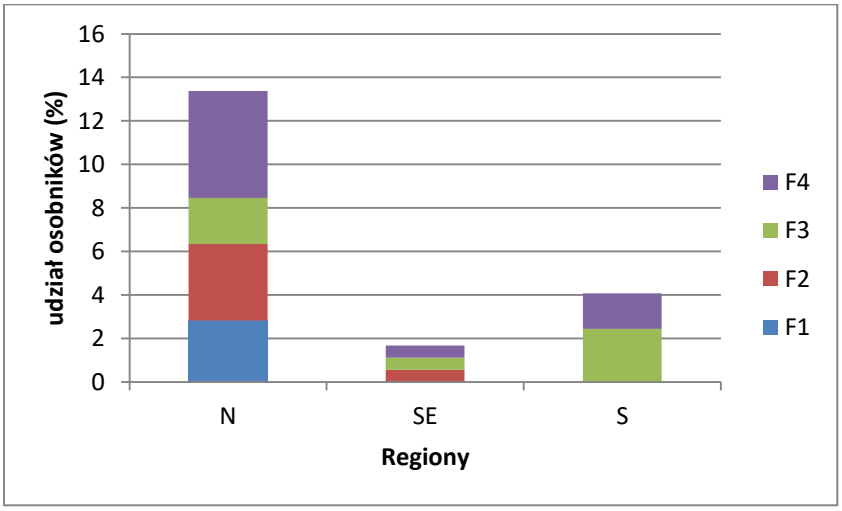
Poziom śmiertelności różnił istotnie statystycznie badane populacje oraz regiony (Tab. 52).

Tabela 52. Poziom śmiertelności w populacjach niebielistki trwałej oraz w regionach; df – liczba stopni swobody, χ^2 - wynik testu, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001 przy czym χ^2_{F4} – porównanie poziomu śmiertelności pomiędzy osobnikami wegetatywnymi i kwitnącymi. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

śmiertelność	KUR	KAM	LOS	SOB	KOM	CEB	MIZ		N	SE	S
liczba osobników / (udział %)	7 (7)	13 (15)	18 (22)	3 (3)	0 (0)	1 (1)	4 (12)		38 (14)	3 (3)	5 (5)
χ^2	**df = 6; χ^2 = 45,17 *****								**df = 2; χ^2 = 24,00 *****		
liczba osobników / (udział %) z podziałem na stadia wiekowe											
F1	2 (2)	2 (2)	4 (5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)		8 (3)	0 (0)	0 (0)
F2	3 (3)	2 (2)	5 (6)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)		10 (4)	1 (1)	0 (0)
F3	0 (0)	3 (4)	3 (4)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	3 (9)		6 (2)	1 (1)	3 (3)
F4	2 (2)	6 (7)	6 (7)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	1 (3)		14 (5)	1 (1)	2 (2)
χ^2_{F4}	df = 6; χ^2 = 2,75 p>0,05								df = 2; χ^2 = 0,04 p>0,05		



Ryc. 36. Śmiertelność osobników w różnych stadiach morfologiczno-rozwojowych w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 37. Śmiertelność osobników w różnych stadiach morfologiczno-rozwojowych na poziomie regionów w latach 2011-14. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Koszty reprodukcji generatywnej

Stwierdzono, że osobniki niebielistki trwałej ponoszą koszty związane z reprodukcją generatywną. Jednak koszty reproduckji generatywnej nie dotyczyły wszystkich cech, tj. nie ujawniły się w zmianie liczby rozet budujących osobnika. W regionach N i SE osobniki niebielistki zwiększały liczbę rozet w roku kwitnienia w stosunku do roku poprzedniego podczas, gdy w regionie S liczba rozet utrzymywała się na podobnym poziomie w obu latach (Tab. 53-54). Największe zmiany liczby rozet odnotowano u osobników z regionu SE, tj. z 1,4±0,7 rozety w roku przed kwitnieniem do 2,0±1,4 rozety w roku kwitnienia. Rok po kwitnieniu we wszystkich regionach nastąpił wzrost liczby rozet, utrzymujący się w następnych latach (Ryc. 38).

We wszystkich regionach obserwowano spadek liczby liści rozetowych w roku kwitnienia osobnika w porównaniu do roku poprzedniego (Tab. 53). Spadek ten postępował w następnym roku w regionie N, a w pozostałych regionach liczba liści rozetowych w kolejnych latach po kwitnieniu utrzymywała się na podobnym poziomie jak w roku kwitnienia (Ryc. 39).

Nakłady na reprodukcję najwyraźniej wpłynęły na zmniejszenie się wielkości liści rozetowych. Wielkość liścia rozetowego w roku kwitnienia utrzymywała się na takim poziomie jak rok przed kwitnieniem w regionach N i SE, a w rok po kwitnieniu wyraźnie zmniejszyła się (Tab. 53, Tab. 55). Natomiast w regionie S już kwitnieniu towarzyszyło wyraźne zmniejszenie wielkości liścia w stosunku do roku poprzedzającego reprodukcję generatywną. Trend ten utrzymywał się również rok po kwitnieniu (Ryc. 40-42).

Porównując wartość poziomu istotności testu Wilcoxona stwierdzono, że istnieje istotna statystycznie różnica w liczbie rozet ($Z=5,2$ oraz $Z=4,6$; $p<0,001$) oraz liczbie liści rozetowych ($Z=3,8^{***}$ oraz $Z=2,5^{**}$) pomiędzy badanymi latami: przed kwitnieniem i w roku kwitnienia oraz między rokiem kwitnienia, a rok po kwitnieniu (Tab. 56-57). Również wielkość liścia różnicowała badane lata. Przeprowadzone analizy statystyczne potwierdziły zachodzenie zjawiska *trade off* w każdym z regionów dla badanych cech wielkości liścia.

Tabela 53. Wielkość osobników niebielistki trwałej w roku kwitnienia oraz rok przed kwitnieniem; n – liczba osobników, X±SD – średnia i odchylenie standardowe, L.R – liczba rozet, L.L.R – liczba liści rozetowych, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

CECHA	ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
L.R	-1	N	112	1,3±0,6	1-4
L.R	0	N	112	1,6±0,9	1-5
L.R	-1	SE	66	1,4±0,7	1-4
L.R	0	SE	66	2,0±1,4	1-7
L.R	-1	S	55	1,4±0,7	1-4

L.R	0	S	55	1,8±1,1	1-6
L.R	-1	RAZEM	233	1,3±0,7	1-4
L.R	0	RAZEM	233	1,7±1,1	1-7
L.L.R	-1	N	94	2,5±1,0	1-6
L.L.R	0	N	94	2,3±0,8	1-6
L.L.R	-1	SE	52	2,5±1,0	1-6
L.L.R	0	SE	52	2,1±0,8	1-4
L.L.R	-1	S	56	2,3±0,9	1-4
L.L.R	0	S	56	1,9±0,6	1-4
L.L.R	-1	RAZEM	202	2,4±1,0	1-6
L.L.R	0	RAZEM	202	2,1±0,8	1-6
DL	-1	N	99	17,7±5,2	4,1-30,5
DL	0	N	99	18,5±5,3	2,0-33,0
DL	-1	SE	52	19,5±5,5	7,0-31,5
DL	0	SE	52	20,7±4,8	4,0-29,0
DL	-1	S	53	16,8±4,9	7,6-32,5
DL	0	S	53	14,2±4,6	4,8-29,2
DL	-1	RAZEM	205	18,0±5,3	4,1-32,5
DL	0	RAZEM	205	17,9±5,5	2,0-33,0
DB	-1	N	100	7,8±2,5	1,5-14,5
DB	0	N	100	8,1±2,4	3,0-17,0
DB	-1	SE	52	9,1±2,6	1,5-17,0
DB	0	SE	52	9,0±2,2	2,0-14,5
DB	-1	S	53	7,5±2,0	2,8-12,2
DB	0	S	53	6,6±2,2	3,2-17,2
DB	-1	RAZEM	205	8,0±2,5	1,5-17,0
DB	0	RAZEM	205	8,0±2,5	2,0-17,2
SB	-1	N	101	4,4±1,1	1,4-8,1
SB	0	N	101	4,2±1,3	2,0-8,5
SB	-1	SE	52	4,8±1,1	1,2-6,7
SB	0	SE	52	4,8±1,2	1,5-8,2
SB	-1	S	53	4,1±1,0	2,1-6,3
SB	0	S	53	3,7±0,9	1,8-5,4
SB	-1	RAZEM	206	4,4±1,1	1,2-8,1
SB	0	RAZEM	206	4,2±1,2	1,5-8,5

Tab. 54. Liczba rozet budujących osobniki niebielistki trwałej oraz liczba liści rozetowych w latach przed kwitnieniem oraz po kwitnieniu; n – liczba osobników, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

liczba rozet						liczba liści rozetowych		
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX		n	X±SD	MIN-MAX
-5	N	5	1,0±0,0	1-1		3	2,0±0,0	2-2
-4	N	11	1,0±0,0	1-1		8	1,9±2,0	1-7
-3	N	24	1,5±0,8	1-4		14	2,1±1,1	1-4
-2	N	60	1,3±0,8	1-5		46	2,2±0,7	1-6
-1	N	112	1,3±0,6	1-4		94	2,5±1,0	1-6
0	N	232	1,4±0,7	1-5		168	2,2±0,9	1-6
+1	N	180	1,7±0,9	1-7		120	1,8±0,8	1-4
+2	N	148	1,7±1,0	1-7		65	1,8±0,7	1-3
+3	N	94	1,5±0,8	1-6		37	1,9±0,9	1-5
+4	N	35	1,4±0,7	1-4		10	2,2±1,2	1-5
+5	N	11	1,6±1,0	1-4		5	2,4±0,5	2-3
-3	SE	7	1,0±0,0	1-1		7	2,0±0,8	1-3
-2	SE	30	1,3±0,8	1-5		30	2,0±0,5	1-3
-1	SE	66	1,4±0,7	1-4		73	2,5±1,0	1-6
0	SE	124	1,7±1,2	1-7		167	2,0±0,9	1-6
+1	SE	104	1,9±1,0	1-6		136	2,0±0,8	1-4
+2	SE	82	1,9±1,0	1-7		94	1,8±0,8	1-5
+3	SE	42	1,6±0,9	1-4		22	1,8±0,8	1-4
-3	S	7	1,3±0,5	1-2		3	2,0±1,0	1-3
-2	S	20	1,2±0,4	1-2		12	2,1±1,0	1-4
-1	S	55	1,4±0,7	1-4		35	2,2±0,9	1-4
0	S	197	1,4±0,8	1-6		64	1,7±0,6	1-3
+1	S	166	1,8±1,0	1-6		46	1,9±0,8	1-4
+2	S	149	1,7±0,9	1-5		27	2,0±0,7	1-3
+3	S	45	1,8±0,9	1-4		13	1,5±0,7	1-3
Ogół grup		2007	1,6±0,9	1-7		1300	2,0±0,9	1-7

Tab. 55. Wielkość liścia u osobników niebielistki trwałej w latach przed kwitnieniem oraz po kwitnieniu; n – liczba osobników, DL – długość liścia rozetowego, DB – długość blaszki liścia rozetowego, SB – szerokość blaszki liścia rozetowego, X±SD – średnia i odchylenie standardowe. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

		DL (cm)				DB (cm)				SB (cm)		
ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX		n	X±SD	MIN-MAX		n	X±SD	MIN-MAX
-5	N	2	17,6±1,1	16,8-18,4		2	5,3±1,2	4,4-6,1		2	2,9±0,3	2,7-3,1
-4	N	6	15,1±4,5	7,6-19,7		5	6,1±1,5	4,0-7,8		15	3,4±0,6	2,7-4,0
-3	N	13	16,1±6,0	3,5-26,1		13	6,3±2,0	2,1-8,5		53	3,7±1,0	2,0-5,5

-2	N	49	16,5±4,0	7,0-28,0	47	6,6±1,7	4,0-11,6	123	3,8±0,9	1,4-6,2
-1	N	99	17,7±5,2	4,1-30,5	98	7,9±2,4	2,5-14,5	95	4,3±1,2	1,0-8,1
0	N	170	18,8±5,1	2,0-33,0	168	8,1±2,2	3,0-17,0	60	4,2±1,2	2,0-8,5
+1	N	121	16,1±5,7	2,0-32,0	121	6,5±2,4	2,0-13,0	3	3,8±1,1	0,8-7,0
+2	N	59	16,0±6,3	4,1-30,0	60	6,3±2,6	1,8-12,0	2	3,4±1,2	1,0-5,6
+3	N	29	17,9±5,2	3,0-29,5	27	6,7±2,2	3,5-8,2	5	3,8±1,2	1,5-6,2
+4	N	7	17,9±7,2	5,0-23,0	6	6,9±1,8	3,5-8,3	13	3,5±0,5	2,7-4,2
+5	N	3	18,0±3,3	15,0-21,5	3	7,0±2,8	4,5-10,0	49	3,4±1,4	2,5-5,0
-3	SE	7	15,8±4,8	9,1-24,3	7	8,3±2,7	4,6-12,5	102	4,3±1,2	2,5-6,0
-2	SE	23	18,3±5,3	8,0-28,5	23	7,4±2,1	3,2-10,5	172	4,3±1,1	2,2-6,1
-1	SE	53	19,6±5,5	7,0-31,5	51	9,2±2,3	4,5-17,0	124	4,8±1,1	1,2-6,7
0	SE	88	20,3±5,4	4,0-34,7	88	8,8±2,1	2,0-14,5	64	4,7±1,1	1,5-8,2
+1	SE	72	16,3±4,9	6,0-30,0	71	6,6±2,6	2,0-17,0	30	3,9±1,2	1,1-7,3
+2	SE	37	16,3±5,2	7,0-27,3	35	5,9±2,3	2,0-12,3	7	3,5±1,2	1,0-6,2
+3	SE	19	18,2±6,2	9,2-31,0	19	6,9±2,7	3,0-12,4	3	3,9±1,3	1,8-6,0
-3	S	2	8,4±6,2	4,0-12,8	2	3,8±2,5	2,0-5,5	7	2,6±1,0	1,9-3,3
-2	S	15	13,3±5,0	4,1-20,8	15	5,8±2,1	2,0-8,9	23	3,6±1,0	2,0-5,2
-1	S	53	16,8±4,9	7,6-32,8	53	7,5±1,9	2,8-12,2	52	4,1±1,0	2,1-6,3
0	S	123	13,5±5,1	4,3-29,2	123	6,1±2,2	1,7-17,2	89	3,4±1,0	0,9-5,7
+1	S	96	12,1±4,4	2,0-20,7	93	4,6±1,8	1,7-9,7	73	2,9±0,9	1,0-5,6
+2	S	61	12,2±4,3	3,0-28,0	59	4,9±1,8	1,7-10,0	35	2,9±0,9	1,2-5,1
+3	S	3	10,7±4,7	6,0-15,5	3	4,8±2,8	3,0-8,0	18	2,7±1,2	1,8-4,0

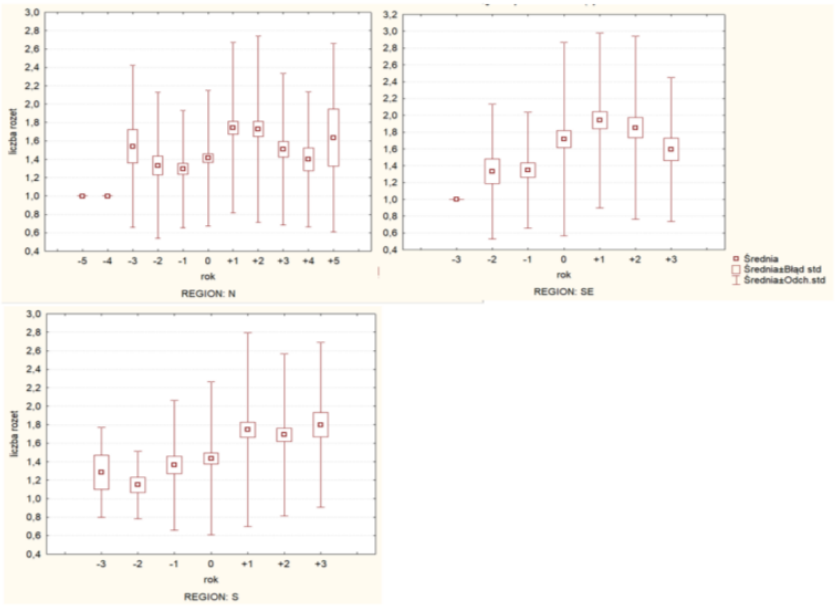
Tab. 56. Różnice w wielkości osobników niebielistki trwałej mierzone liczbą rozet oraz liczbą liści rozetowych przed i w trakcie kwitnienia; T, Z – statystyki testu Wilcoxona, n – liczba osobników gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

CECHA	REGION	n	T	Z
liczba rozet	N	112	164	**3,2****
liczba rozet	SE	66	94,5	**3,2****
liczba rozet	S	55	21	**2,8****
liczba rozet	razem	233	734	**5,2*****
liczba liści rozetowych	N	94	376	1,8
liczba liści rozetowych	SE	52	185	**2,1***
liczba liści rozetowych	S	56	76	**2,7****
liczba liści rozetowych	razem	202	1718	**3,8*****

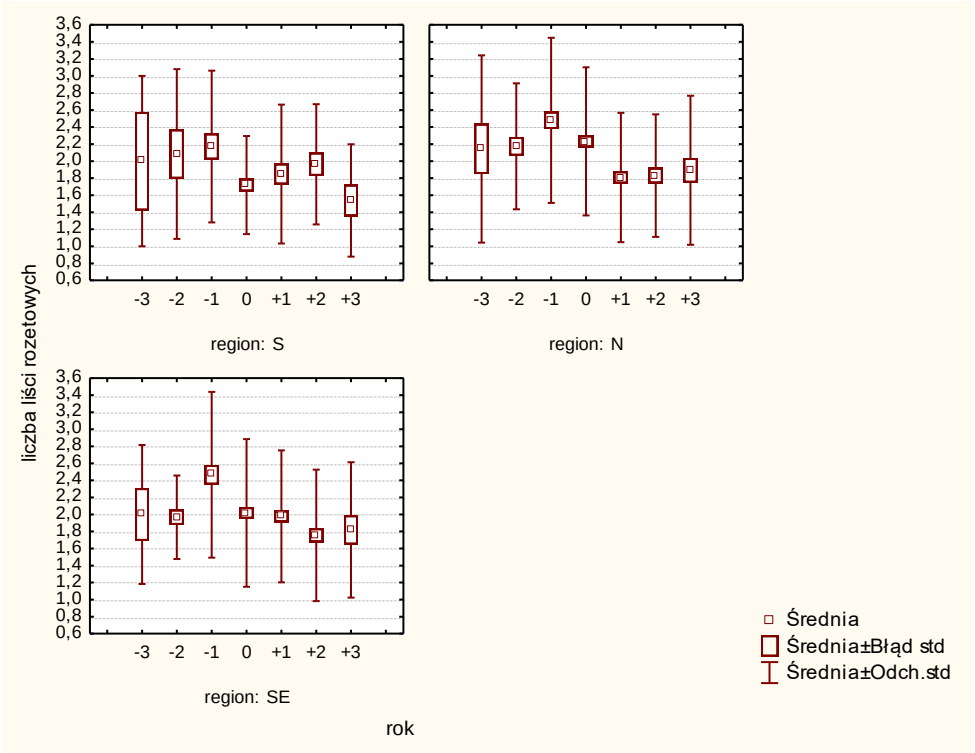
Tab. 57. Różnice w wielkości osobników niebielistki trwałej mierzone liczbą rozet oraz liczbą liści rozetowych w roku kwitnienia oraz w roku kolejnym, w regionach. T, Z – statystyki testu Wilcoxona, n – liczba osobników, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

CECHA	Region	n	T	Z
liczba rozet	N	164	1450	**3,1****

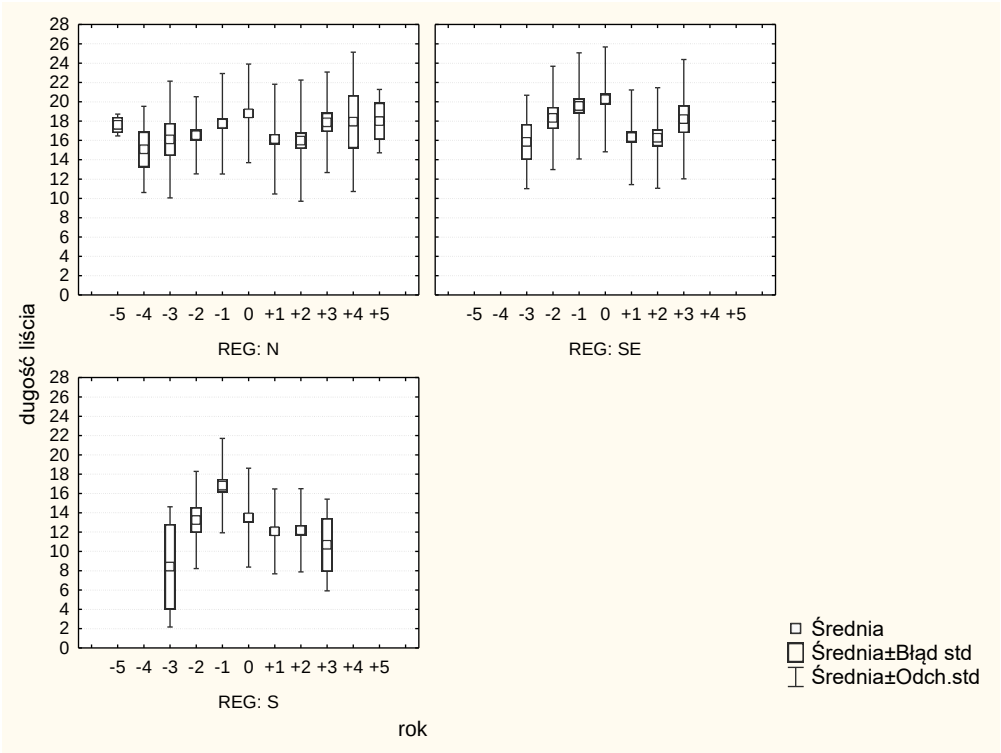
liczba rozet	SE	96	590	1,9
liczba rozet	S	149	842,5	**2,9****
liczba rozet	razem	409	8338,5	**4,6*****
liczba liści rozetowych	N	120	548	**3,9*****
liczba liści rozetowych	SE	69	261	**2,6****
liczba liści rozetowych	S	108	832	**2,3***
liczba liści rozetowych	razem	297	6477,5	**2,5****



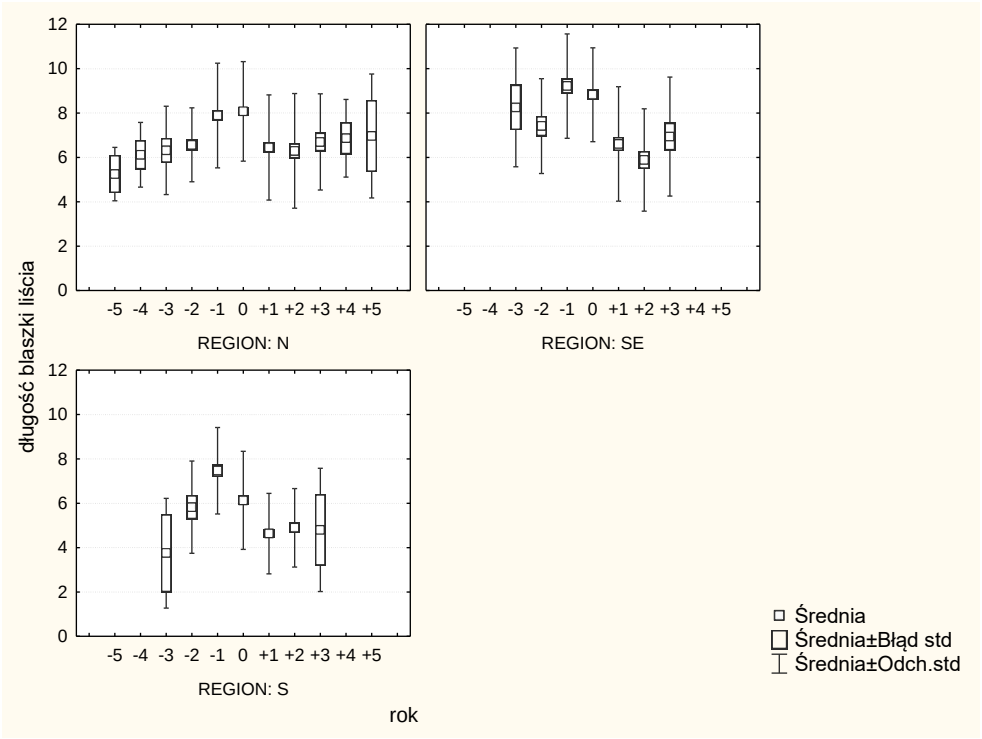
Ryc. 38. Zmiana liczby rozet budujących osobnika niebielistki trwałej przed i po kwitnieniu. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.



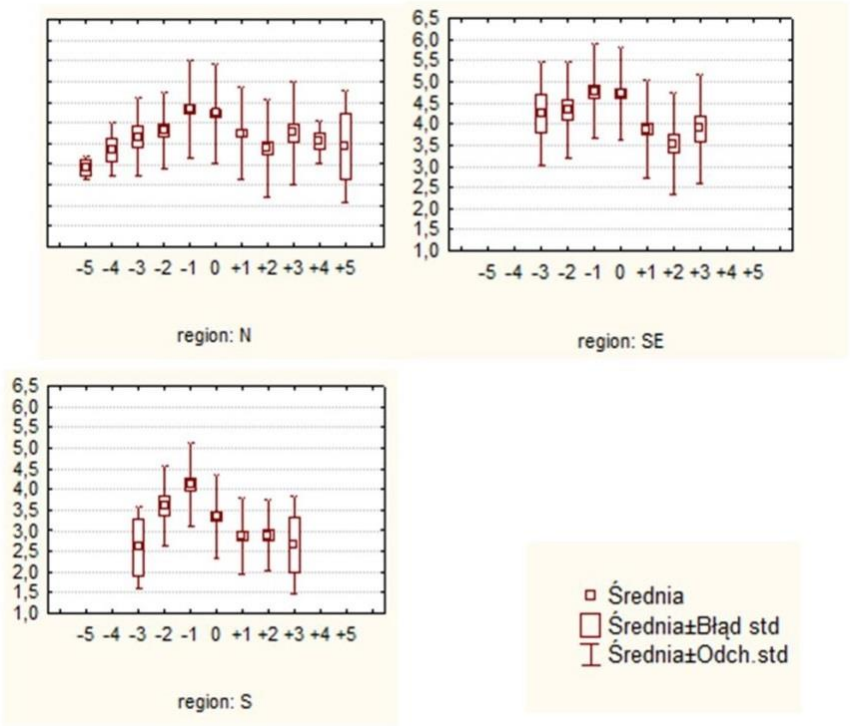
Ryc. 39. Zmiana liczby liści rozetowych u osobników niebielistki trwałej przed i po kwitnieniu. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 40. Zmiana długości liścia rozetowego u osobników niebielistki trwałej przed i po kwitnieniu. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 41. Zmiana długości blaszki liścia rozetowego u osobników niebielistki trwałej przed i po kwitnieniu. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 42. Zmiana szerokości blaszki liścia rozetowego u osobników niebielistki trwałej przed i po kwitnieniu.

ROLA POMNAŻANIA WEGETATYWNEGO W DYNAMICE LICZEBNOŚCI POPULACJI

Charakter zmian wielkości osobników

We wszystkich populacjach obserwowano osobniki, które charakteryzowały się stałą lub zmienną liczbą rozet w okresie badań. Osobniki zarówno zwiększały wielkość (typ 1) jak także redukowały ją (typ 2). Zmiana wielkości odbywała się jednokierunkowo (wzrost lub spadek) lub dwukierunkowo (zarówno wzrost i spadek) w okresie obserwacji. Mogła być jednokrotna lub powtarzać się co roku.

Udział osobników w populacjach o stałej liczbie rozet

Udział osobników o stałej liczbie ramet wynosił od 28% (CEB) do 59% (STA) (Ryc. 43, Tab. 58). Osobniki o stałej liczbie ramet dominowały w czterech z jedenastu populacji (LAB, KUR, ZŁO, STA). Udział osobników o zmiennej oraz stałej liczbie ramet w latach badań różnicował istotnie statystycznie populacje niebielistki trwałej (χ^2=48,9***).

Udział osobników o zmiennej liczbie rozet

Rozrost osobników obserwowano w każdej z badanych populacji. Najczęściej był on jednokrotny i dotyczył od 8% (STA) do 37% (CEB) osobników (Tab. 58). Stały wzrost osobnika był notowany bardzo rzadko i stwierdzono go u 1 do 5 osobników z 6 populacji (KAM, LOS, SOB, KOM, CEB, ZLO), co stanowiło od 4% (KOM) do 13% (LOS). Osobniki, które redukowały liczbę budujących je ramet były nieliczne, od 2 do 7 osobników w populacji, a ich udział wynosił od 4% (KUR) do 8% (LAB). Stały spadek wielkości osobnika w okresie badań stwierdzono tylko w dwóch populacjach (KAM, KOM) i dotyczył on zaledwie 1 osobnika w każdej z nich. Rośliny, u których liczba ramet fluktuowała w okresie badań (tzn. odnotowano zarówno wzrost jak i spadek liczby ramet) stanowiły od 15% (ZŁO) do 43% (SOB) wszystkich analizowanych osobników w danej populacji (Ryc. 43).

Udział osobników rozrastających się oraz pozostałych zmieniających liczbę ramet nie był istotnie różny między populacjami (χ^2=31,3; p>0,05).

Tempo rozrastania się osobników w poszczególnych latach

Tempo rozrastania się osobników było różne w każdej z analizowanych populacji i zróżnicowane w czasie. Najczęściej obserwowano osobniki, które zwiększyły wielkość o 1 rametę. Ich udział zmieniał się w kolejnych latach, jednak w każdym roku był najwyższy pośród wszystkich osobników rozrastających się i kształtował się na poziomie od 4% w populacji CEB (2012) do 80% w populacji STA (2013) (Ryc. 44). Wyjątkiem była populacja SOB w 2012 r., w której rozrost osobnika następował przede wszystkim poprzez wytworzenie dwóch nowych ramet. W pozostałych populacjach wzrost o dwie ramety obserwowano rzadziej i wynosił on od 1% w populacji CEB (2014) do 22% w populacji ZLO (2013). Nie stwierdzono go w populacjach KAM oraz ZAK. Wzrost osobnika o trzy ramety potomne notowano sporadycznie (3-5%) i tylko w 4 populacjach: LAB, LOS, SOB, ZLO.

Uwagę zwraca populacja LOS, w której co roku obserwowano wzrost wegegatywny osobników na poziomie od 3% (2014, wzrost o 3 rozety) do 38% (2013, wzrost o 1 rozetę).

Zmniejszenie wielkości osobnika poprzez redukcję liczby rozet notowano w każdym roku badań jednak w różnych populacjach. Osobniki redukowały wielkość o 1 lub 2 ramety. Znacznie częściej i we wszystkich populacjach odnotowano spadek wielkości o 1 rametę. Kształtował się on na poziomie 3% w populacjach CEB i LOS (2012, 2014) do 18% w populacji STA (2014). Redukcja wielkości osobnika o 2 ramety była bardzo rzadka i obserwowano ją tylko jednokrotnie w każdej z 5 populacji: SOB, KOM, CEB (2012), ZLO (2013), STA (2014). Udział tych osobników wahał się od 3% w CEB) do 9% w STA.

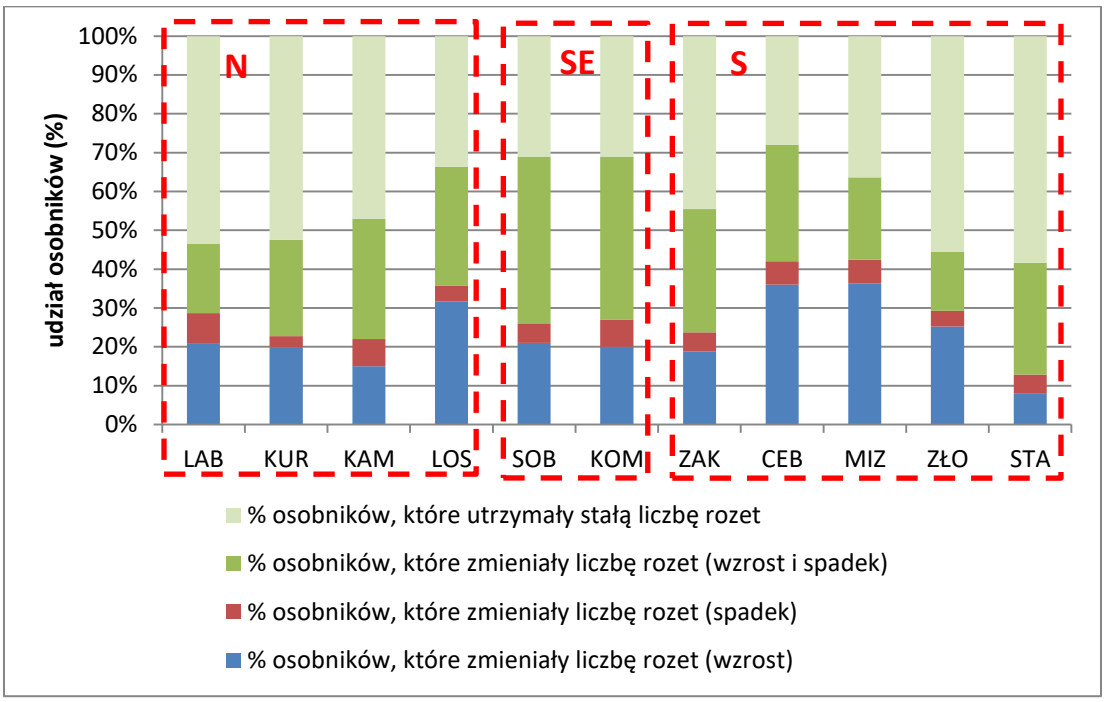
Udział osobników o stałej liczbie rozet był najwyższy w regionie N (45%) i zmniejszał się w kierunku płd.-wsch. (region SE, 31%) i płd. (region S, Karpaty – 28% CEB), a następnie wzrastał w kierunku zachodnim (region S, Sudety – 59% STA). Udział osobników o zmiennej liczbie ramet był najwyższy w regionie SE (69%), w regionach N i S przyjmował niższą wartość – 55% (Ryc. 44). Różnice między regionami były istotne statystycznie (χ^2=13,5*).

Na poziomie regionów udział osobników zwiększających lub redukujących wielkość był zmienny w różnych latach. W każdym z regionów przeważały osobniki zmieniające wielkość o 1 rametę. Rozrost lub redukcja wielkości osobnika o więcej niż 1 rametę stanowiła rzadkość w regionach (<5%). Wyjątkiem był region SE w 2012 r., w którym dominowały osobniki rozrastające się o 2 ramety (13%). Udział osobników rozrastających się względem pozostałych zmieniających wielkość nie różnicował istotnie statystycznie regionów (χ^2=7,5; p>0,05).

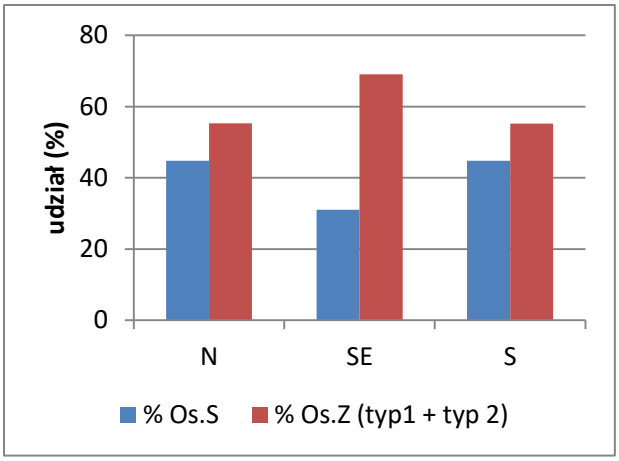
W 2012 r. oraz 2014 r. najintensywniej rozrastały się osobniki z regionu SE (25%; 27%), najmniej intensywnie w regionie S (7%; 19%). W 2013 r. sytuacja była odwrotna - udział osobników typu 1 był najwyższy w regionie S (47%), najniższy w SE – 24%. Najniższy udział osobników, które rozrastały się (typ 1) odnotowano w regionie S w 2012 r. (S) i wynosił on 7%. Osobniki, które zmniejszyły wielkość (typ 2) stanowiły od 3% w 2012 r. (N) do 32% w 2013 r. (S). Regiony najmniej różnicowały się w 2014 r. pod względem zmian wielkości osobników.

Tab. 58. Zmiany wielkości osobników niebielistki trwałej w populacjach - liczba oraz udział osobników o stałej i zmiennej liczbie budujących je rozet, w latach 2012-14. Li./% Os.S. – liczba / udział osobników o stałej liczbie ramet; % Os.Z. – udział osobników o zmiennej liczbie ramet; Li./%Os.W – liczba / udział osobników rozrastających się (TYP 1); Li./% Os.R – liczcba / udział osobników redukujących wielkość (TYP 2); Li./% Os.F – liczba / udział osobników o zmiennej wielkości; szarym kolorem zaznaczono populacje z regionu SE. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.

	LAB	KUR	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	MIZ	CEB	ZLO	STA
całkowita liczba analizowanych osobników	91	110	94	114	95	97	85	33	89	91	87
Li.Os.S	49	58	36	39	29	30	38	12	25	50	52
% Os.S	54	53	38	34	31	31	45	36	28	55	59
% Os.Z	46	47	62	66	69	69	55	64	72	45	41
Li./% Os.W (typ 1)	19 / 20	22 / 20	15 / 16	37 / 31	20 / 21	19 / 20	16 / 19	12 / 37	33 / 37	23 / 25	7 / 8
Li./% Os.R (typ 2)	7 / 8	4 / 3	7 / 7	4 / 4	5 / 5	7 / 7	4 / 5	2 / 6	5 / 6	4 / 5	4 / 5
Li./% Os.F	16 / 18	26 / 24	36 / 39	35 / 31	41 / 43	41 / 42	27 / 31	7 /21	26 / 29	14 / 15	24 / 28



Ryc. 43. Zróżnicowanie zmian wielkości osobników w populacjach niebielistki trwałej w latach 2011-14. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2 .



Ryc. 44. Zmiany wielkości osobników niebielistki trwałej w regionach w latach 2011-14. % Os.S. – liczba / udział osobników o stałej liczbie ramet; % Os.Z. – udział osobników o zmiennej liczbie ramet. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

WPŁYW ODPOCZYNKU NA DYNAMIKĘ POPULACJI I WŁAŚCIWOŚCI OSOBNIKÓW

W populacjach niebielistki trwałej oberwowano zjawisko odpoczynku (okresowe trwanie osobnika wyłącznie w postaci organów podziemnych), które trwało najczęściej rok (Tab. 59). Odpoczynek dwuletni notowano w pięciu populacjach: KUR, KAM, ŁOS, SOB, MIZ. Dotyczył on od 1 do 2 osobników co stanowiło 1% do 4% osobników analizowanych w danej populacji (Ryc. 45). Udział odpoczywających osobników wahała się w populacjach od 2% (ZLO, STA) do 29% (KAM). Zazwyczaj nie przekraczał 10%, za wyjątkiem populacji KAM i LOS, w których udział osobników odpoczywających wynosił odpowiednio 29% i 18% (Ryc. 46). Do odpoczynku przystępowały osobniki z każdej z wyróżnionych faz morfologiczno-rozwojowych. Najrzadziej odpoczywały osobniki wegetatywne trzyliściowe (F3). Przystępowały one do odpoczynku tylko w 4 populacjach (KAM, LOS, ZAK, CEB), a ich udział pośród roślin odpoczywających nie przekraczał 25% (Tab. 59). W pięciu populacjach niebielistki trwałej (SOB, KOM, ZAK, MIZ, STA) najczęściej do odpoczynku przystępowały osobniki po kwitnieniu (F4) i dotyczyło to od 20% (KAM) do 100% (MIZ) osobników odpoczywających w populacji (Tab. 59). Jedynie w sześciu populacjach (LAB, KAM, LOS, KOM, CEB, MIZ) zaobserwowano ponowne kwitnienie po odpoczynku. Dotyczyło ono pojedyńczych osobników, co stanowiło w zależności od populacji od 4% (KAM) do 33% (LAB, MIZ) wszystkich osobników odpoczywających.

Zjawisko obserwowano dwa razy częściej w regionie N niż w pozostałych regionach (Tab. 60). Odpowiednio, udział osobników odpoczywających rok wahał się w regionach od 6% (SE) do 12% (N). Osobniki odpoczywające dwa lata stanowiły rzadkość od 1% (S) do 5% (N) (Ryc. 47). Do odpoczynku w regionach SE i S przystępowały przede wszystkim osobniki kwitnące, a w regionie N osobniki wegetatywne dwuliściowe (Tab. 60; Ryc. 47). Pośród osobników odpoczywających w regionie SE nie zaobserwowano osobników ze stadium F3, a w regionach N i S ich udział był

znikomy (1%). Ponawianie kwitnienia po odpoczynku obserwowano w każdym regionie. Udział takich osobników w grupie odpoczywających wahał się od 8% (region N i S) do 10% (region SE), co stanowiło od 1 do 4 osobników.

Udział osobników odpoczywających różnił istotnie statystycznie badane populacje (χ^2=33,7*) oraz regiony (χ^2=15,28**). Długość trwania odpoczynku nie różnicowała istotnie statystycznie populacji ani regionów (χ^2=0,78; p>0,05), co może wynikać ze zbyt małej próby i braku odpowiedniego testu statystycznego.

Zmiany wielkości osobników po odpoczynku

Tylko niewielka część osobników odpoczywających zwiększyła swoją wielkość poprzez wytworzenie nowej rozety (Tab. 59). Na poziomie regionów wzrost wielkości osobnika po odpoczynku odnotowano u 13% osobników odpoczywających w regionie N do 32% w regionie S (Tab. 60).

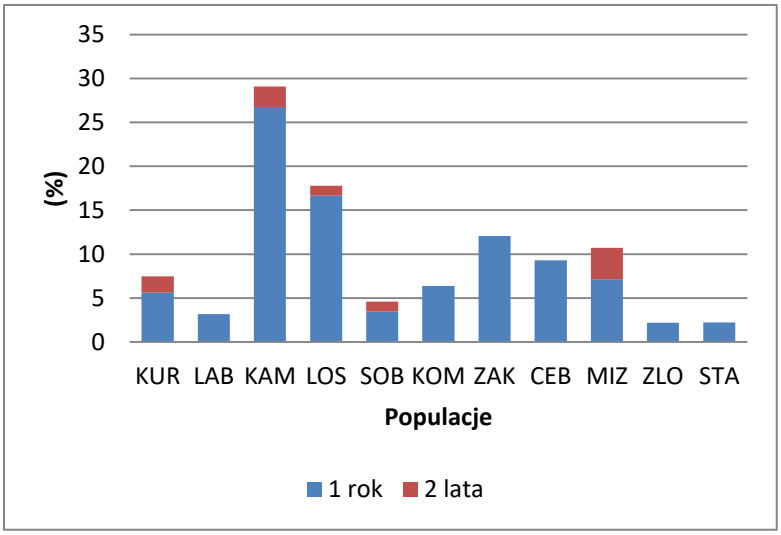
Wielkość osobnika mierzona liczbą budujących go rozet była mniejsza przed odpoczynkiem niż po nim (Tab. 61). Osobniki przed odpoczynkiem składały się średnio z 1,2±0,5 rozety, a w roku po odpoczynku z 1,5±0,8 rozety. Test Wilcoxona wykazał istotne statystycznie różnice w wielkości osobnika mierzonej liczbą budujących go rozet przed i po odpoczynku (Z=2,6**). Natomiast liczba liści rozetowych oraz długość blaszki liścia rozetowego były niższe w roku po odpoczynku niż przed odpoczynkiem. Przy czym różnice w liczbie liści rozetowych nie były istotne statystycznie (Z=1,1; p>0,05). Długość liścia oraz szerokość blaszki liściowej przyjmowały podobne wartości w obu latach obserwacji. Wynik wieloczynnikowej, wielozmiennej analizy wariancji (Manova) wskazał na istotne statystycznie różnice między latami (-1) oraz (+1) w wielkości osobnika mierzonej wielkością liścia (λ= 0,2; F=59,0***). Wieloczynnikowa analiza wariancji Manova nie potwierdziła istotności interakcji pomiędzy zaobserwowaną zmianą wielkości osobnika, a regionem (λ= 0,9; F=0,7; p>0,05).

Tab. 59. Częstość oraz czas odpoczynku oraz jego wpływ na właściwości osobników w populacjach niebielistki trwałej; ODP_LROZ – osobniki, które wytworzyły rozety potomne po odpoczynku, ODP_KWIT – osobniki, które zakwitły ponownie po odpoczynku, b.d. – brak danych (badania porowadzono 3 lata), F1-F4 – stadia wiekowe. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.

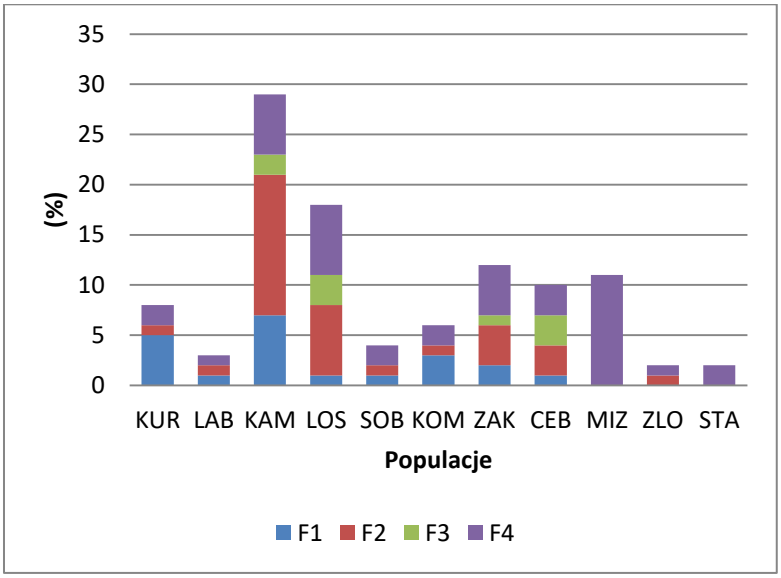
	KUR	LAB	KAM	LOS	SOB	KOM	ZAK	CEB	MIZ	ZLO	STA
liczba / udział (%) osobników odpoczywających	8 (8)	3 (3)	25 (29)	16 (18)	4 (4)	6 (6)	10 (12)	8 (9)	3 (11)	2 (2)	2 (2)
udział osobników odpoczywających (%) z podziałem na fazy wiekowe względem wszystkich analizowanych osobników w populacji oraz względem osobników odpoczywających (*wartości w nawiasach*)											
F1	5 (62)	1 (33)	7 (24)	1 (6)	1 (25)	3 (50)	2 (20)	1 (13)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
F2	1 (13)	1 (33)	14 (48)	7 (38)	1 (25)	1 (17)	4 (30)	3 (31)	0 (0)	1 (50)	0 (0)
F3	0 (0)	0 (0)	2 (8)	3 (18)	0 (0)	0 (0)	1 (10)	2 (25)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
F4	2 (25)	1 (34)	6 (20)	7 (38)	2 (50)	2 (33)	5 (40)	3 (31)	11 (100)	1 (50)	2 (50)
czas trwania odpoczynku - liczba / (%) udział osobników odpoczywających											
1 rok	6 (6)	3 (3)	23 (27)	15 (17)	3 (3)	6 (6)	10 (12)	8 (9)	2 (7)	2 (2)	2 (2)
2 lata	2 (2)	b.d.	2 (2)	1 (1)	1 (1)	0 (0)	b.d.	0 (0)	1 (4)	b.d.	b.d.
zmiany po odpoczynku - liczba / (%) udział osobników odpoczywających											
ODP_LROZ	0 (0)	1 (33)	2 (8)	4 (25)	0 (0)	2 (33)	3 (3)	2 (25)	1 (33)	1 (50)	1 (50)
ODP_KWIT	0 (0)	1 (33)	1 (4)	1 (6)	0 (0)	1 (17)	0 (0)	1 (13)	1 (33)	0 (0)	0 (0)

Tab. 60. Częstość oraz czas odpoczynku oraz jego wpływ na właściwości osobników w regionach; ODP_LROZ – osobniki, które wytworzyły rozety potomne po odpoczynku, ODP_KWIT – osobniki, które zakwitły ponownie po odpoczynku, F1-F4 – stadia wiekowe. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

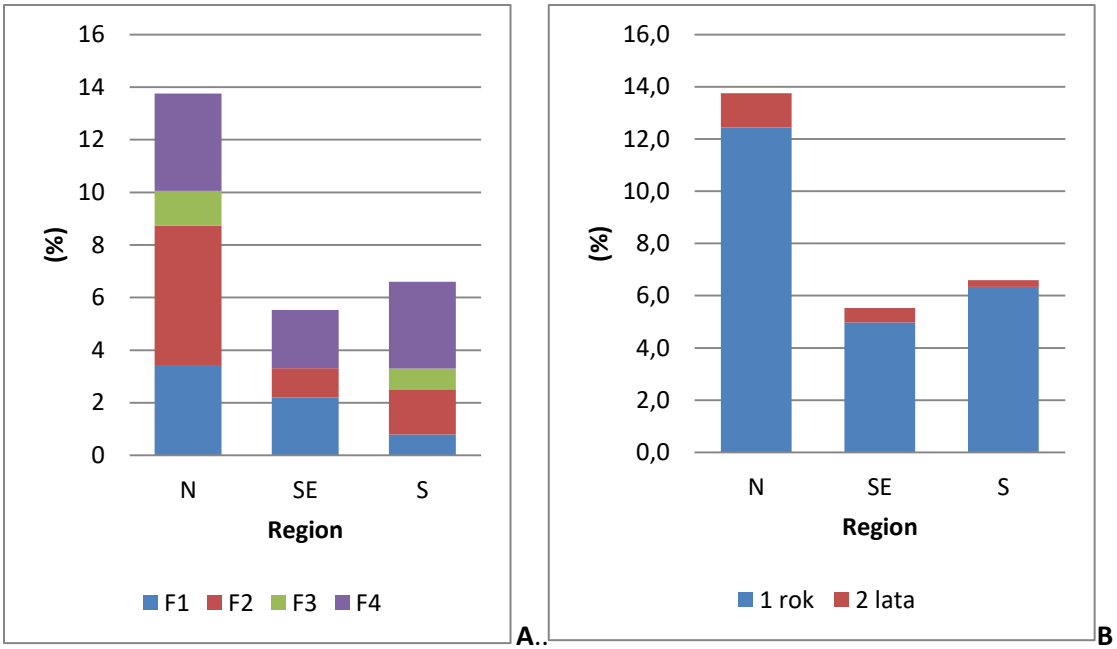
	N	SE	S
liczba / udział (%) osobników odpoczywających	52 (14)	10 (6)	25 (7)
udział osobników odpoczywających (%) z podziałem na fazy wiekowe względem wszystkich analizowanych osobników w regionach oraz względem osobników odpoczywających (*wartości w nawiasach*)			
F1	3 (24)	2 (40)	1 (12)
F2	6 (39)	1 (20)	2 (26)
F3	1 (10)	0 (0)	1 (12)
F4	4 (27)	2 (40)	3 (50)
czas trwania odpoczynku - liczba / (%) udział osobników odpoczywających			
1 rok	47 (13)	9 (5)	24 (6)
2 lata	5 (1)	1 (1)	1 (1)
zmiany po odpoczynku - liczba / (%) udział osobników odpoczywających			
ODP_LROZ	7 (13)	2 (20)	8 (32)
ODP_KWIT	4 (8)	1 (10)	2 (8)



Ryc. 45. Długość trwania odpoczynku osobników w populacjach niebielistki trwałej. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 46. Częstość odpoczynku osobników w różnym wieku w populacjach niebielistki trwałej; F1-F4 – stadia wiekowe. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.



A.. B

Ryc. 47. Częstość (A) oraz czas trwania (B) odpoczynku osobników niebielistki trwałej w różnym wieku na poziomie regionów; F1-F4 – stadia wiekowe. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

Tab. 61. Wielkość osobników niebielistki trwałej przed (-1) i po odpoczynku (+1); X±SD – średnia i odchylenie standardowe, n – liczba osobników. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

CECHA	ROK	REGION	n	X±SD	MIN-MAX
liczba rozet	-1	N	43	1,2±0,48	1-3
	1	N	43	1,4±0,82	1-5
	-1	SE	8	1,0±0,0	1-1
	1	SE	8	1,4±0,74	1-3
	-1	S	27	1,2±0,48	1-3
	1	S	27	1,6±0,80	1-4
	-1	ogół	78	1,2±0,46	1-3
	1	grup	78	1,5±0,80	1-5
liczba liści rozetowych	-1	N	29	1,8±0,76	1-3
	1	N	29	1,6±0,63	1-3
	-1	SE	7	1,9±0,9	1-3
	1	SE	7	1,9±0,70	1-3
	-1	S	18	2,0±0,84	1-4
	1	S	18	1,9±0,68	1-4
	-1	ogół	54	1,9±0,79	1-4
	1	grup	54	1,7±0,66	1-3
długość liścia (cm)	-1	N	29	14,2±5,90	4,7-28,8
	1	N	29	15,3±7,50	3,0-30,5
	-1	SE	6	14,4±10,39	4,2-30,7

	1	SE	6	15,1±5,87	10,0-23,0
	-1	S	16	16,4±6,03	8,1-31,3
	1	S	16	14,1±4,14	5,0-19,6
	-1	ogół grup	51	14,9±6,49	4,2-31,3
	1		51	14,9±6,35	3,0-30,5
długość blaszki liścia (cm)	-1	N	29	5,6±2,73	1,7-12,1
	1	N	29	5,5±2,87	0,5-10,0
	-1	SE	6	5,9±2,74	3,0-10,0
	1	SE	6	5,7±1,7	3,8-8,7
	-1	S	16	6,2±2,34	1,8-9,8
	1	S	16	5,1±2,51	1,8-10,0
	-1	ogół grup	51	5,8±2,58	1,7-12,1
	1		51	5,4±2,62	0,5-10,0
szerokość blaszki liścia (cm)	-1	N	30	3,4±1,52	0,5-6,0
	1	N	30	3,3±1,17	1,3-5,5
	-1	SE	6	3,5±1,08	2,4-5,4
	1	SE	6	3,2±1,21	1,5-4,9
	-1	S	16	2,9±1,1	0,9-4,8
	1	S	16	3,5±1,46	1,6-7,4
	-1	ogół grup	52	3,3±1,36	0,5-6,0
	1		52	3,3±1,30	1,3-7,4

SYSTEM ROZRODU *Swertia perennis*

Poziom owocowania

W wyniku różnych typów zapylenia obserwowano różną efektywność tego procesu (Ryc. 48). Średni poziom owocowania kształtował się w przedziale od 43% w eksperymencie testującym autogamię spontaniczną (A.s.) do 91% w eksperymencie testującym indukowane zapylenie krzyżowe pojedyncze (K.p.) w 2013 roku. Wyraźną różnicę między latami odnotowano pomiędzy typami eksperymentów testujących możliwość zachodzenia u niebielistki trwałej autogamii indukowanej (A.i: 67% w 2012 r. i 46% w 2013 r.) oraz indukowanego zapylenia krzyżowego (K.p: 78% w 2012 r. i 91% w 2013 r. oraz K.m: 77% w 2012 r. i 90% w 2013 r.).

Wielkość owoców

W efekcie różnych typów zapylenia wykształciły się owoce różnej wielkości. Średnia długość torebki nasiennej w obu latach przyjmowała wartości od 6,7±1,2 mm (A.s) do 10,9±1,2 mm (K.p) w 2013 r. (Ryc. 49). Owoce uzyskane w eksperymencie testującym autogamię spontaniczną miały najmniejszą

średnicę (2,0±0,4 mm), a owoce z próby kontrolnej – największą (3,6±0,6 mm) (Ryc. 50). Wielkość owoców różnicowała typy eksperymentów zarówno pod względem długości torebki nasiennej (2012: H=59,5***; 2013: H=44,4***) oraz jej średnicy (2013: H=50,9***) (Tab. 62).

Liczba, wielkość i jakość nasion

W prowadzonych eksperymentach stwierdzono obecność owoców, w których nie wykształciły się nasiona. Powstawały one zarówno w wyniku zapylenia na drodze autogamii oraz ksenogamii indukowanej w obu latach badań. Udział owoców bez nasion w 2012 r. był niewielki i wynosił od 5% (K.m, A.s) do 6% (A.i, G). Natomiast w 2013 r. wahał się od 4% (G) do 21% (A.i). Wyłącznie w próbie kontrolnej (N) nie stwierdzono pustych owoców w obu latach. Obecność lub brak nasion w owocu różnicowała istotnie statystycznie eksperymenty tylko w 2013 r. (H=13,8*) (Tab. 62).

Maksymalna liczba nasion w owocu była równa 82 w 2012 r. (K.p.), a w 2013 r. – 75 (G, K.p. oraz N). Średnia liczba nasion wahała się od 36,1±11,3 (A.s) w 2013 r. do 53,9±10,1 (N) w 2012 r. (Ryc. 51). Całkowita liczba nasion w owocu różnicowała istotnie statystycznie typy eksperymentu tylko w 2012 r. (H = 44,8***) (Tab. 62).

W każdym z testowanych typów zapylenia stwierdzono zarówno nasiona dobrze wykształcone, jak też nie w pełni wykształcone. Nasiona obu typów stanowiły od 0% do 100% nasion w owocu w zależności od testowanego typu zapylenia. Średnia liczba dobrze wykształconych nasion w owocu była istotnie niższa w zapyleniu autogamicznym niż w ksenogami i kształtowała się od 2,05±4,6 (A.s) do 42,8±13,7 (N) w 2012 r., a w 2013 r. od 0,0 (A.s) do 40,7±11,8 (N) (Ryc. 52). Różnice były istotne statystycznie w obu latach (2012: H = 142,6***; 2013: H=35,0***). Udział nasion dobrze wykształconych wahał się w 2012 r. od 5 % (A.s) do 79 % (K.p) oraz 79 % (N), a w 2013 r. od 15% (A.i) do 77 % (N) (Ryc. 535). Przy czym w 2013 r. w eksperymencie testującym autogamię spontaniczną nie stwierdzono nasion dorze wyształconych. Udział nasion dobrze wykształconych różnicował istotnie statystycznie typy eksperymentów (2012: H=141,6***; 2013: H=35,5***) (Tab. 62).

Udział nasion dobrze wykształconych w 2012 r. zależał od długości owocu w przypadku A.i (R=0,46*) oraz A.s (R=0,67*) (Tab. 63). Dodatkowo pozytywne korelacje stwierdzono pomiędzy typem zapylenia a całkowitą liczbą nasion w 2012 r., a w 2013 roku pomiędzy typem zapylenia a średnicą owocu oraz masą i średnicą nasion. Całkowita liczba nasion w owocu była pozytywnie skorelowana z długością owocu w wariantach eksperymentu testujących K.p. (R=0,44*) i N (R=0,39*). Wariant testujący K.m. wykazała pozytywną korelację między długością owocu, a masą i średnicą nasion (odpowiednio R=0,64* i R=0,54*).

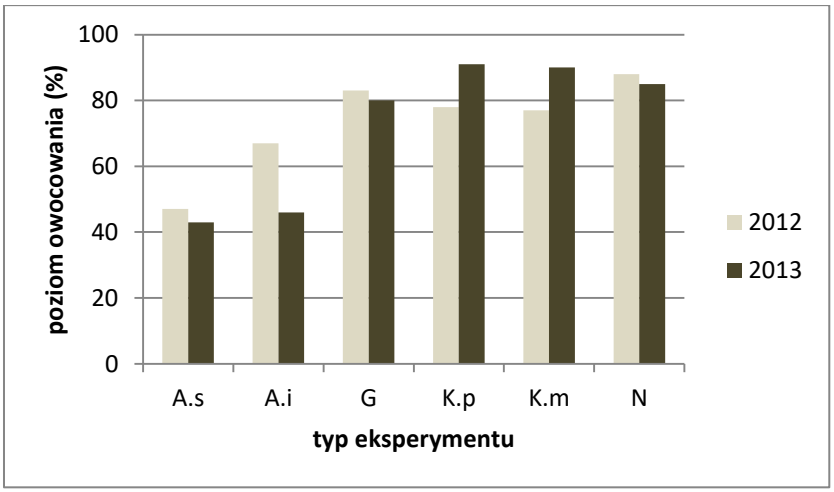
Średnia masa 10 nasion w owocu w 2013 r. oscylowała od 4,5±3,7 mg w A.i do 10,2±4,6 mg w typie zapylenia N (Ryc. 54) i nie różnicowała istotnie statystycznie typów eksperymentów (2013: H=7,3; p>0,05).

Wielkość nasion wahała się od 1,2±0,1 mm w K.p. do 1,4±0,1 mm w A.i w 2012 roku oraz od 1,01±0,2 mm w typie zapylenia A.i do 1,23±0,1 mm w typie zapylenia N w 2013 r. (Ryc. 55). Wielkość nasion różnicowała istotnie statystycznie typy eksperymentów (2012: H=9,6* oraz 2013: H=15,8**).

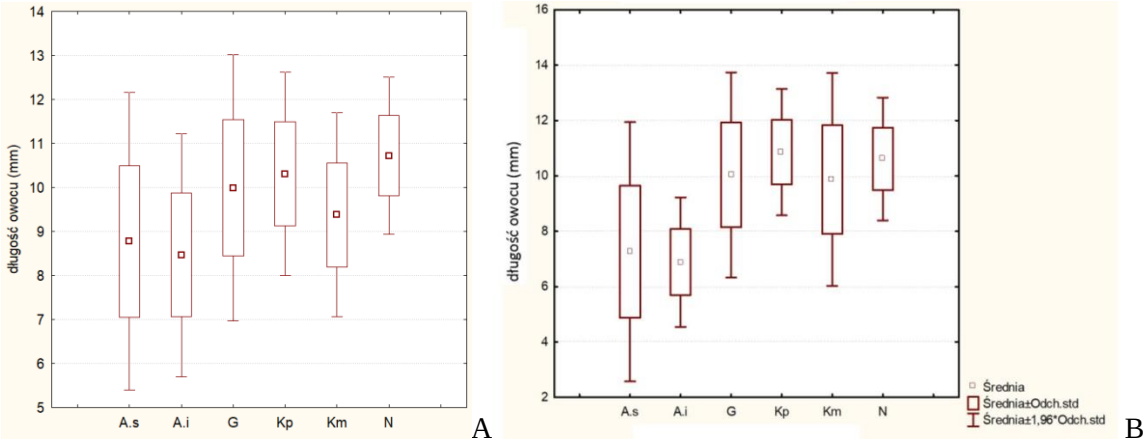
Ze względu na niewielką liczbę powtórzeń jedynie w 2012 r. w eksperymencie testującym autogamię indukowaną wykazano istotną dodatnią zależność między całkowitą liczbą nasion w owocu, a ich średnicą (R=0,72*).

Nie stwierdzono istotnych zależności pomiędzy położeniem owocu na owocostanie, a wielkością owoców lub nasion dla poszczególnych typów eksperymentu (Ryc. 56). Niemniej długość owocu w 2012 r. (H=5,7*), a w 2013 r. udział nasion dobrze wykształconych (H=6,0*) zależał istotnie statystycznie od położenia owocu na owocostanie.

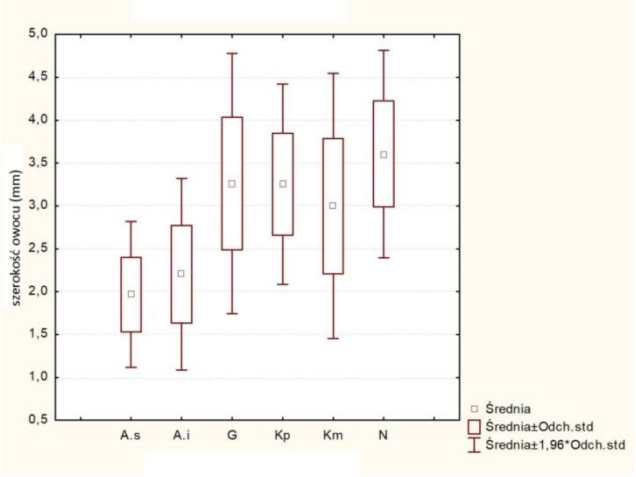
Żywotność nasion w 2013 roku wahała się od 39 %±31 (G) do 80 %±17 (N), a w 2014 roku była nieco niższa od 27±20,0 % (K.p.) do 78±22 % (G) (Tab. 64, Ryc. 57). Udział nasion, które skiełkowały zależał od typu zapylenia w obu latach (2013: χ^2=9,5*; 2014: χ^2=21,0***).



Ryc. 48. Poziom owocowania w testowanych typach zapylenia niebielistki trwałej w latach 2012-13. Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



Ryc. 49. Długości torebki nasiennej w poszczególnych typach zapylenia w 2012 r. (A) oraz w 2013 r. (B). Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



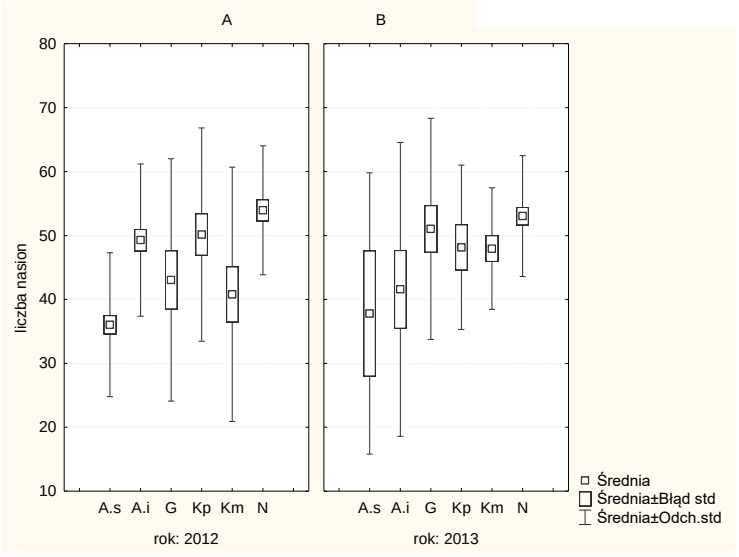
Ryc. 50. Szerokość torebki nasiennej w poszczególnych typach zapylenia w 2013 r. Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.

Tab. 62. Porównanie parametrów opisujących sukces reprodukcyjny w różnych wariantach eksperymentu testującego system rozrodu niebielistki trwałej; PO – poziom owocowania, DO – długość owocu, SO – szerokość owocu, ON – obecność nasion w owocu, LN – liczba nasion w owocu, LN_ok – liczba dobrze wykształconych nasion w owocu, MN – masa nasion, SN – szerokość nasion, b.d. – brak danych. W tabeli podano wartości H testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * <0,05; ** <0,01; *** <0,001, poziom istotności podano po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego.

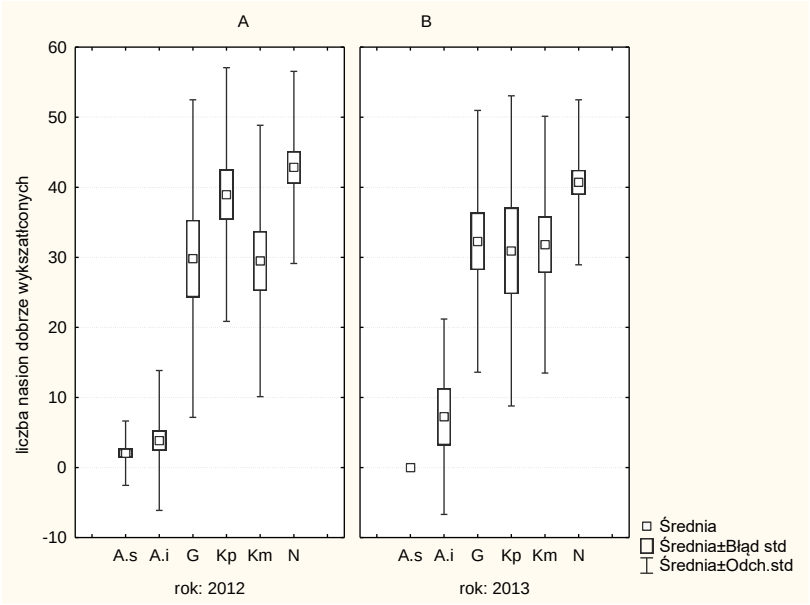
typy zapylenia	PO	DO	SO	ON	LN	LN_ok	MN.	SN.
2012	**18,2***	**59,5*****	b.d.	3,5	**44,8*****	**142,6*****	b.d.	9,6
2013	4,1	**44,4*****	**50,9*****	13,8	6,3	**35,5*****	7,3	**15,8****

Tab. 63. Wartość współczynnika korelacji Spearmana (R) między parametrami opisującymi efektywność zapylenia dla testowanych wariantów eksperymentów w latach 2012-13; DO – długość owocu, MN – masa nasiona, SN – szerokość nasion, C.L.N – całkowita liczba nasion w owocu, %N_ok – udział nasion dobrze wykształconych w owocu. Tabela prezentuje tylko wyniki istotne statystycznie. Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.

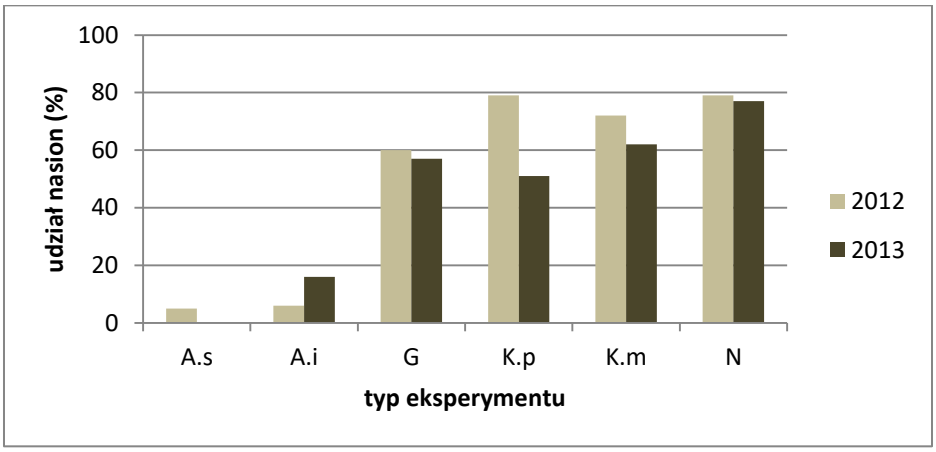
rok	opis zależności	A.s	A.i	G	K.p	K.m	N
2012	DO - MN			**0,53**		**0,64**	
2012	DL - SN					**0,54**	
2012	DO - %N_ok	**0,67**	**0,46**				
2012	DL – C.L.N				**0,44**		**0,39**
2012	%N_ok – C.L.N			**0,58**			
2012	SN - C.L.N		**0,72**				
2013	SN – C.L.N			**0,66**		**0,55**	**0,3**
2013	SN - %N_ok		**0,71**			**0,55**	
2013	DO - %N_ok		**0,75**				
2013	%N_ok - C.L.N					**0,74**	



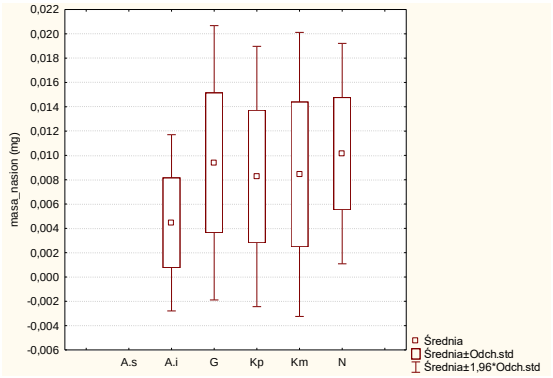
Ryc. 51. Liczba nasion w owocu wykształconych w poszczególnych typach zapylenia w 2012 r. (A) oraz w 2013 r. (B). Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



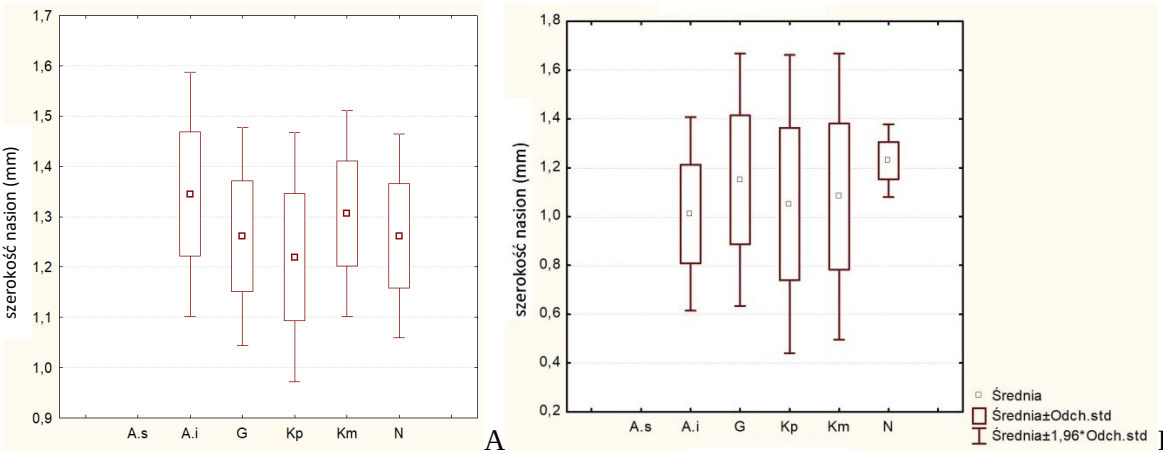
Ryc. 52. Liczba dobrze wykształconych nasion w owocu w poszczególnych typach zapylenia w 2012 r. (A) oraz w 2013 r. (B). Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



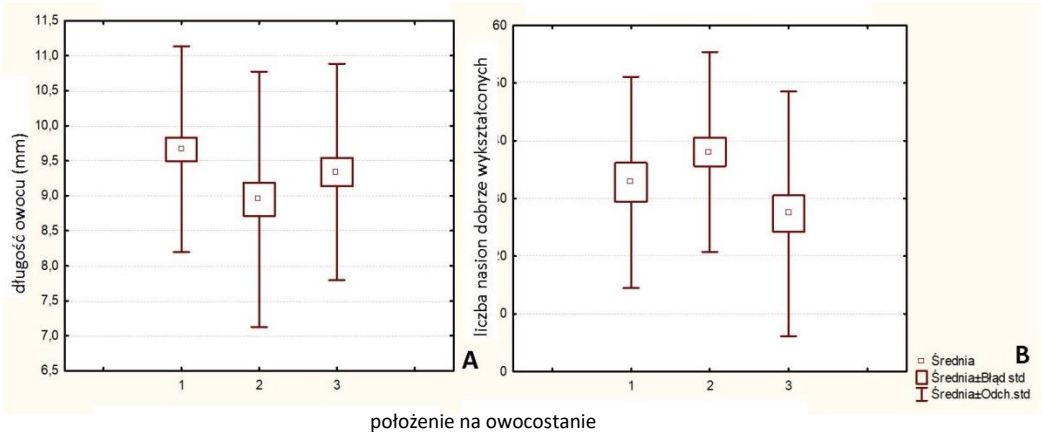
Ryc. 53. Udział nasion dobrze wykształconych w poszczególnych typach zapylenia w latach 2012-13. Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



Ryc. 54. Masa nasion wytworzonych w poszczególnych typach zapylenia w 2013 r. (B). Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



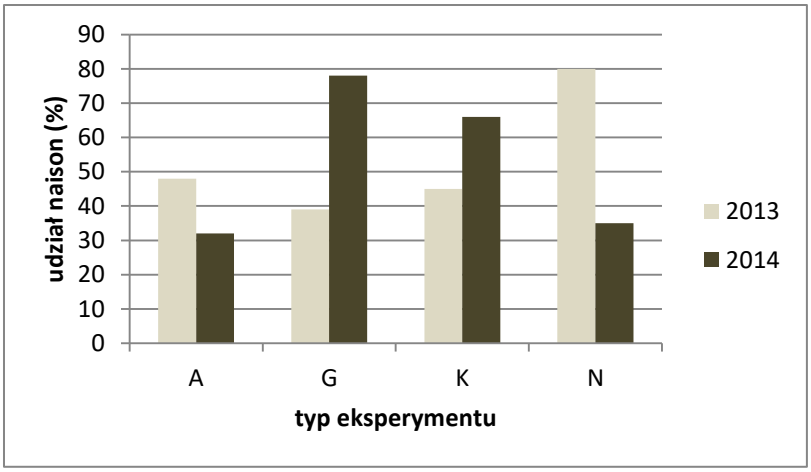
Ryc. 55. Szerokość nasion w poszczególnych typach zapylenia w 2012 r. (A) oraz w 2013 r. (B). Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.



Ryc. 56. Długość owocu (A) i liczba nasion dobrze wykształconych (B) w zależności od położenia owocu na owocostanie, gdzie 1 – górne położenie owocu na owocostanie, 2 – środkowe, 3 - dolne.

Tab. 64. Udziału nasion, które wykiełkowały w zależności od typów testowanych sposobów zapylenia w latach 2013-14; n – liczba szalek, Li_N_K – liczba nasion kiełkujących, %_N_K – udział nasion kiełkujących. Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.

2014		Li_N_K		%_N_K	
Typ	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
A.i	6	4,0±5,5	0-11	31,8±44,1	0-92
G	6	10,0±3,0	5-13	77,6±22,2	42-100
K.p	6	3,5±2,6	1-8	26,8±20,0	8-62
K.m	6	7,7±2,8	3-11	54,0±19,0	25-70
N	6	5,3±3,6	3-12	34,9±24,0	19-80
2013	n	X±SD	MIN-MAX	X±SD	MIN-MAX
A.i	6	5,8±1,9	3-8	48,3±14,7	30-70
G	6	5,8±4,8	0-11	38,5±31,2	0-85
K	6	6,8±2,3	4-10	44,9±11,3	31-62
N	6	10,3±2,3	8-13	79,5±17,3	62-100

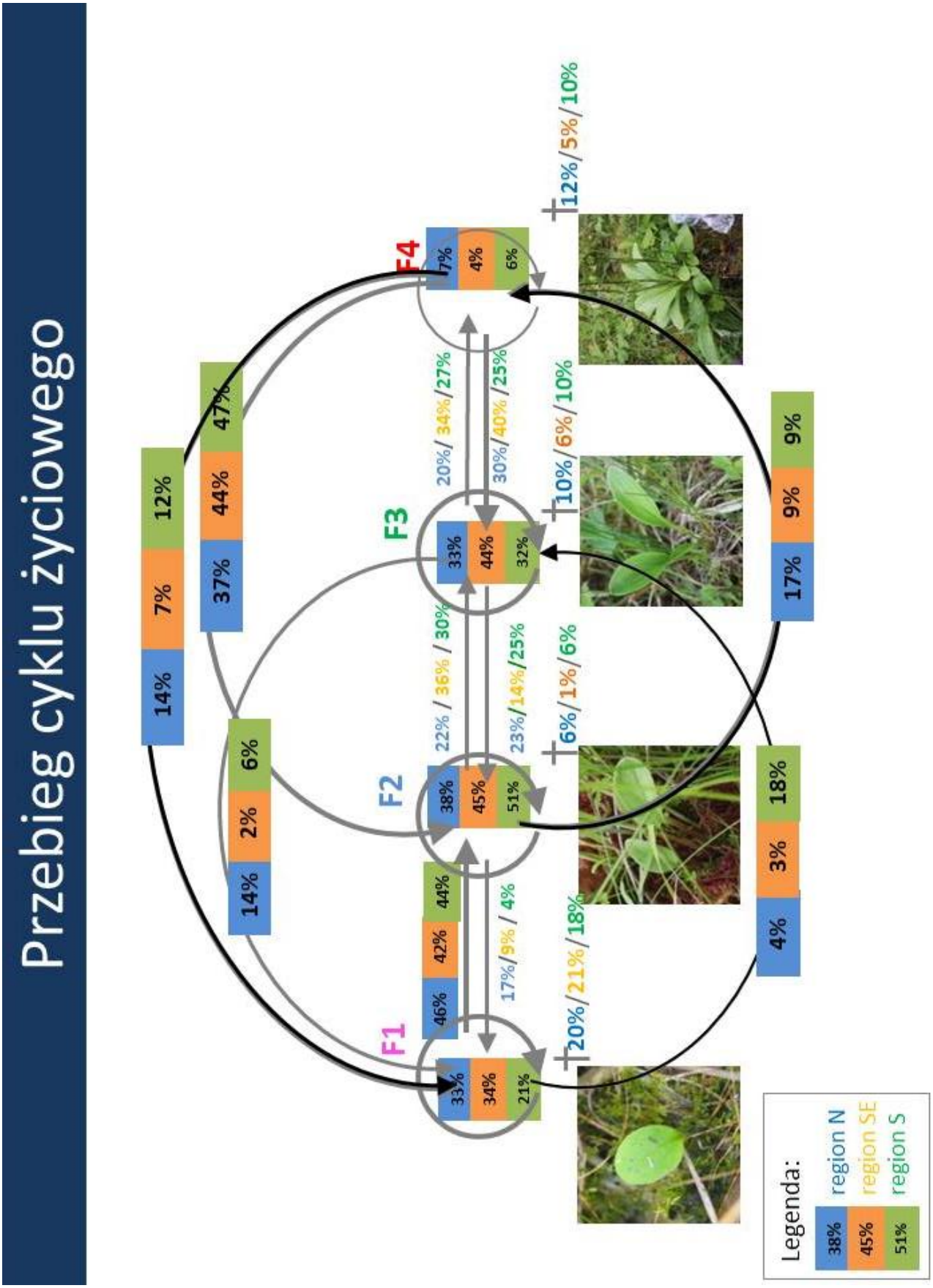


Ryc. 57. Poziom kiełkowania nasion niebielistki trwałej wykształconych w wyniku różnych typów zapylenia w latach 2013-14. Skróty eksperymentów zastosowano zgodnie z Tab. 4.

CYKL ŻYCIOWY *Swertia perennis*

Stwierdzono różnice w przebiegu cyklu życiowego niebielistki trwałej w badanych populacjach i wyróżnionych regionach (Ryc. 58). Prawie 50% osobników juwenilnych (F1) w kolejnym roku wytwarza nowy liść i przechodzi do fazy dwuliściowej (F2). Zaledwie 3-4% osobników F1 w regionach N i SE w kolejnym roku wytwarza dwa dodatkowe liście, a w regionie S takie osobniki stanowiły aż 18%. Niezależnie od położenia (regionu) około 20% osobników juwenilnych nie przetrwało do następnej fazy rozwojowej. Osobniki dwuliściowe (F2) w kolejnym roku obserwacji przede wszystkim utrzymywały swoją wielkość dotyczło to od 38% osobników w regionie N do 51% w regionie S. W regionie N 17% osobników F2 przystępowało do kwitnienia, tj. dwa razy więcej niż w pozostałych regionach. Obumieranie osobników F2 notowano rzadko, na poziomie od 1% (region SE) do 6% (region N i S). Osobniki wegetatywne w stadium F3 w kolejnym roku pozostawały w nim (od 31% w regionie S do 44 % w regionie SE) lub rozpoczynały kwitnienie (20% w regionie N do 34% w regionie SE). 14% osobników z tej samej fazy wiekowej (F3) w regionie N redukowało liczbę liści i przechodziło do stadium jednoliściowego, w pozostałych regionach stanowiły one odpowiednio 2% (SE) i 6% (S). Przejście ze stadium F3 do fazy F2 kształtowało się na zbliżonym poziomie w każdym z regionów i dotyczyło od 14% osobników w regionie SE do 25% w regionie S. 10% osobników F3 w regionach N i S nie pojawiło się w kolejnym roku, a w regionie SE takich osobników było 6%. Osobniki ze stadium F4 w następnym roku po kwitnieniu przede wszystkim przechodziły do fazy dwuliściowej rozety (F2) i stanowiły one od 37% osobników F4 w regionie N do 47% w regionie S. Przejście do stadium F3 notowano rzadziej. W regionach N i SE osobniki takie stanowiły od 30% do 40% natomiast w regionie S dotyczyło to 25% osobników. Jeszcze rzadziej notowano przejście do stadium jednoliściowego. Zjawisko rejuwenalizacji zachodziło częściej w regionach N i S niż SE. Proces ten w regionach N i S kształtował się na zbliżonym poziomie: 12% - 14% osobników, a w regionie SE wynosił 7%. Zaledwie niewielka część osobników zakwitała ponownie w kolejnym

roku, takie osobniki stanowiły od 4% w regionie SE do 7% w regionie N. W regionach N i S udział osobników, które nie pojawiły się w kolejnym roku był dwa razy wyższy (odpowiednio 12% i 10%) niż w regionie SE (5%). Osobniki w regionie N charakteryzowały się częstszym i szybszym przystępowaniem do kwitnienia, ale jednocześnie częstszym i istotniejszym redukowaniem liczby liści po kwitnieniu oraz nieobecnością w kolejnym roku. Osobniki z regionu S przyspieszały cykl już od stadium F1 poprzez częste pomijanie fazy rozwojowej F2 i krótsze trwanie osobników w stadium F3, a przez to szybsze rozpoczynanie kwitnienia.



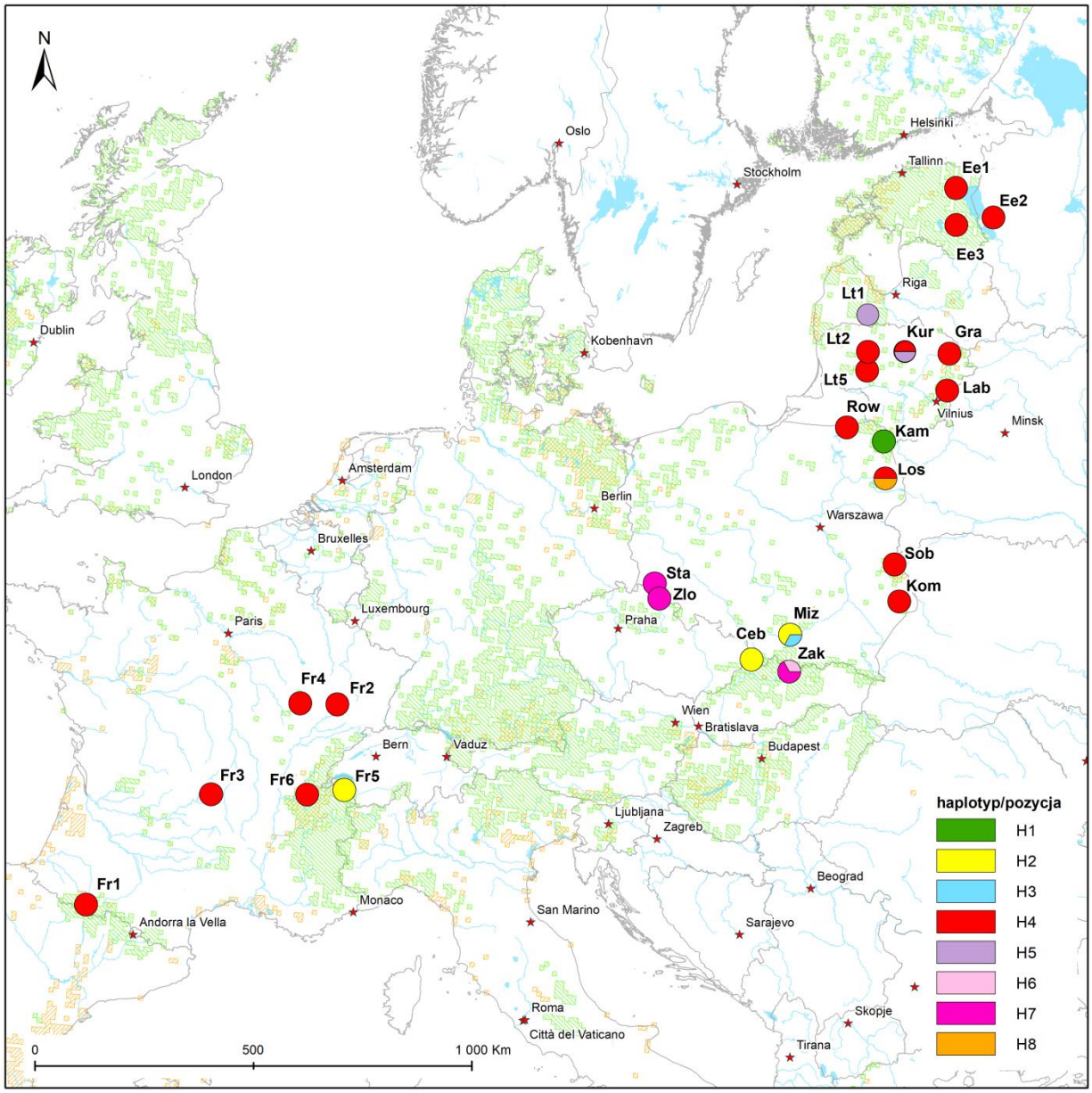
Ryc. 58. Przebieg cyklu życiowego niebielistki trwałej *Swertia perennis* w regionach.

ROŻNORODNOŚĆ GENETYCZNA

Na drodze sekwencjonowania metodą Sangera (1977) trzech regionów DNA chloroplastowego otrzymano fragment o długości 1186 par zasad. Łącznie dla wszystkich analizowanych sekwencji (Europa i Ameryka Płn.) wykryto 32 miejsca polimorficzne: 19 transwersji i 13 tranzycji (Ryc. 60), które łącznie dały 17 haplotypów. Nie stwierdzono wspólnego haplotypu obecnego na obu kontynentach. Najwięcej substytucji względem europejskich prób wykryto w haplotypie H10 (Kalifornia), najmniej w H9 (Oregon). Na poziomie gatunku odnotowano wysoką różnorodność haplotypową H_D = 0,89, a w europejskiej części zasięgu była ona niża H_D = 0,48 (π = 0,0012). W analizowanych łącznie trzech sekwencjach z obszaru Europy określono 11 substytucji nukleotydowych (9 transwersji i 3 tranzycje), które łącznie pozwoliły wyróżnić 8 haplotypów cpDNA (Ryc. 59). W większości populacji nizinnych (86%) i górskich (82%) obecny był tylko jeden haplotyp. W populacjach górksich z terenu Europy różnorodność haplotypowa była wyższa (H_D=0,67; π = 0,00212) niż w populacjach nizinnych (H_D=0,31; π = 0,0007). Haplotyp H4 osiągał najwyższą frekwencję i był obecny u 64% badanych osobników w 17 populacjach z Europy. Haplotyp H7 został określony u 12% osobników i występował wyłącznie w populacjach z obszaru Tatr i Sudetów. Z nieco mniejszą częstością obserwowano haplotyp H2 (10%), który był obecny u osobników w populacjach z terenów górskich Europy. Haplotyp H5 wystąpił u 4% osobników w badanych populacjach nizinnych z obszaru Żmudzi (Šiauliai, LT). Na nizinach i w górskich obszarach na terenie Polski zidentyfikowano pojedyncze haplotypy ograniczone występowaniem do populacji z: Doliny Biebrzy (H1, Kam), Doliny Świsłoczy (H8, Los), Beskidu Żywieckiego (H3, Ceb) oraz Tatr (H6, Zak) (Tab. 5). Porównanie frekwencji haplotypów oraz ich podobieństwa genetycznego wykazało, że haplotyp H4 można uznać za ancestralny, a geneza pozostałych haplotypów wskazuje na ich pochodzenie od haplotypu H4. Haplotyp H4 występował z wysoką frekwencją w większości populacji rozmieszczonych w całym zasięgu europejskim, zarówno w niżowych i górskich jego częściach (Ryc. 61). Haplotypy H7, H3 oraz H6 mające swoją genezę powstania z H4 występowały tylko na terenie górskiej części zasięgu tego gatunku, wyłącznie w Karpatach i Sudetach Zachodnich i Masywu Czeskiego.

Filogenetyczna analiza z zastosowaniem metody Bayesowskiej pokazała, że haplotypy europejskie tworzą dwie wyraźne haplogrupy o wysokim poparciu bootstrap (90%). Pierwszą grupę tworzą haplotypy wyłącznie z obszaru Europy, a drugą haplotypy europejskie oraz dwa północno amerykańskie (Ryc. 62). Pierwszą z nich tworzą dwie wyraźnie rozdzielone grupy haplotypów (99%). W skład pierwszej subhaplogrupy wchodzą haplotypy z obszaru Niżu Wschodniobałtycko-Białoruskiego, Alp i Pirenejów (H1, H4, H5, H8), drugą stanowią haplotypy z terenu Karpat Zachodnich i Masywu Czeskiego (H3, H6, H7). Do pierwszej z subhaplogrup należy haplotyp H4 najpowszechniej występujący w europejskiej części zasięgu geograficznego *Swertia perennis*. Druga grupa to haplotypy H2 oraz dwa haplotypy z obszaru Ameryki Północnej: H9 (Oregon) oraz H12

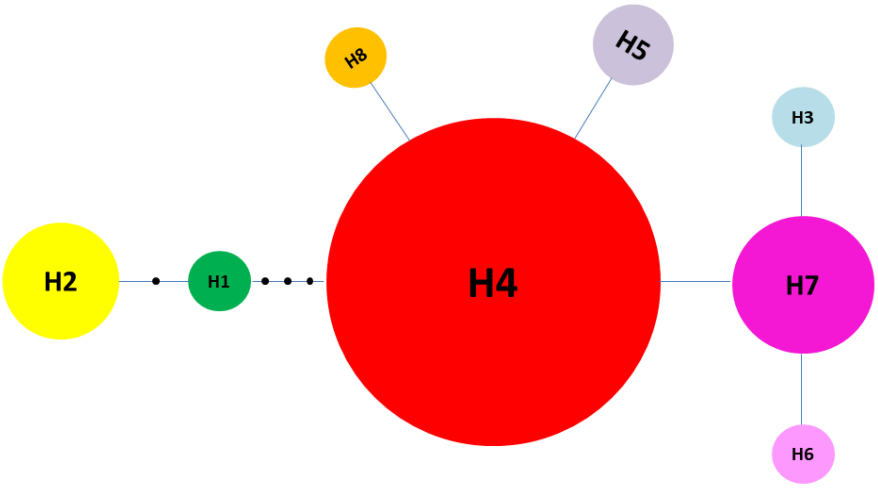
(Colorado). Haplotyp H2 został stwierdzony w Beskidzie Żywieckim oraz w Górnej Sabaudii (fr. Haute-Savoie, najbardziej na zachód wysunięte pasmo Alp Zachodnich). *Gentianella amarella* użyta do zakorzenienia drzewa stanowiła oddzielną grupę z wysokim poparciem (100%).



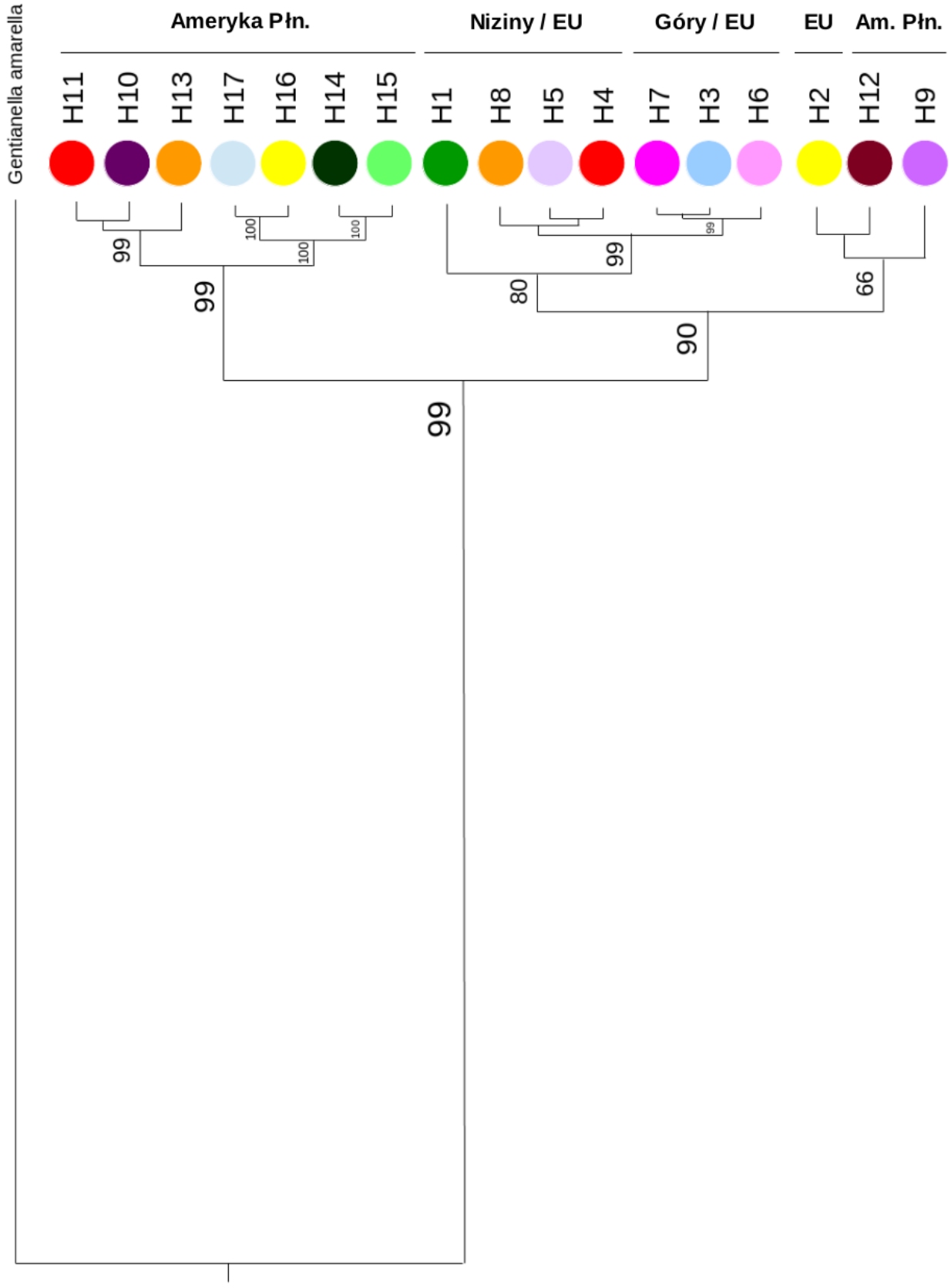
Ryc. 59. Rozmieszczenie haplotypów w europejskiej części zasięgu geograficznego *Swertia perennis* L. Haplotypy: H1 – zielony, H2 – żółty, H3 – niebieski, H4 – czerwony, H5 – fioletowy, H6 – jasnofioletowy, H7 – różowy, H8 – pomarańczowy. Tło: zielony kolor – siedliska przyrodnicze o kodzie 7230 zaraportowane przez kraje członkowskie EU, pomarańczowy kolor – siedliska przyrodnicze o kodzie 7210 na podstawie: http://cdr.eionet.europa.eu/ (EU obligation / Habitat Directive / art. 17 report).

		TR	TT	TT	TT	TT	TR	TR	TR	TR	TR	TR	TR	TT	TT	TR	TT	TT	TT	TR	TT	TT	TT	TT	TT	TR	TT	TT	TR	TR	TT	TT
	haplotyp/pozycja	trnL							trnL-trnF														trnH-psbA										
		292	358	359	385	500	531	630	773	792	794	796	797	802	806	809	810	817	825	855	904	905	906	913	914	994	1026	1046	1062	1082	1118	1178	1186
Europa	H1	G	A	T	A	C	C	G	G	T	T	T	T	T	C	T	G	A	A	T	G	T	T	C	G	T	A	A	T	C	C	T	G
	H3							A													T	A	A					C					T
	H4																				T	A	A					C					
	H2						T		A																								
	H5			G																	T	A	A					C					
	H6					G															T	A	A					C					T
	H7																				T	A	A					C					T
	H8																				T	A	A					C				G	
Ameryka Północna	H9								A											C						G							
	H10		T						A	C	C	C	C	G	A	C	T	C	C								G						
	H11								A	C	C	C	C	G	A	C	T	C	C														
	H12								A															A									
	H13				C				A	C	C	C	C	G	A	C	T	C	C					A									
	H14	A							A	C	C	C	C	G	A			C	C											T			
	H15	A							A	C	C	C	C	G	A			C	C										G	T			
	H16	A							A	C	C	C	C	G	A			C	C												T		
	H17	A							A	C	C	C	C	G	A			C	C						C						T		

Ryc. 60. Polimorfizmy obserwowane w obrębie analizowanego fragmentu sekwencji trnL, trnL-F i trnH-psbA u *Swertia perennis* L. Puste pola oznaczają powtórzenia nukleotydów z sekwencji pierwszego haplotypu H1. Liczby oznaczają pozycję w sekwencji. TT – transwersja, TR – tranzycja.



Ryc. 61. Sieć parsymonii przedstawiająca podobieństwo haplotypów cpDNA oraz ich frekwencję w europejskiej części zasięgu geograficznego *Swertia perennis* L.



Ryc. 62. Drzewo filogenetyczne *Swertia perennis* L. skonstruowane w oparciu o metodę Bayesowską pokazujące pokrewieństwo filogenetyczne między haplotypami cpDNA. Jako grupę zewnętrzną wykorzystano *Gentianella amarella* (Chassot i in. 2001; Jang i in. 2005). Pokazano tylko wartości bootstrap (BS) wyższe od 50%.

ZRÓŻNICOWANIE MORFOLOGICZNE

Badane populacje *Swertia perennis* różniły się następującymi cechami morfologicznymi: wysokość rośliny, długość pędu (od nasady łodygi do podstawy kwiatostanu), długość kwiatostanu, liczna węzłów poniżej kwiatostanu, liczba par liści naprzeciwległych, liczba liści skrętoległych, liczba dolnych liści o długości ogonka przekraczającej 1/2 dł. blaszki, długość i szerokość blaszki tego liścia, szerokość ogonka drugiego liścia od dołu (w części centralnej), liczba kwiatów, długość i szerokość płatków korony, długość zrośniętej części korony, długość i szerokość działek, długość i szerokość miodnika, długość frędzli miodnikowych. Spośród wszystkich populacji wyróżniały się przede wszystkim ZLO, która charakteryzowała się najniższymi średnimi wartościami w co drugiej badanej cesze oraz KAM, w której najczęściej notowano maksymalne średnie wartości badanych cech spośród populacji (Tab. 65). Najniższe średnie wartości opisujące pęd prezentowały populacje z regionu S, a najwyższe z regionu SE (Tab.70). Region SE cechował się najwyższą liczbą kwiatów na pęd (36,6±18,0), ale były one najmniejsze (dł. płatków korony: 10,6±1,2 mm), miały najmniejsze miodniki (dł. miodnika 0,9±0,2 mm) i najkrótsze frędzle miodnikowe (1,0±0,3 mm). Natomiast w regionie S osobniki wytwarzały najmniej kwiatów na pęd (14,0±7,6), ale były one największe (Ryc. 65). Rośliny rosnące w górach były niższe względem tych z niżu. Ich łodyga składała się z mniejszej liczby węzłów, miały mniej par liści naprzeciwległych, różniły się również szerokością ogonka liściowego (Ryc. 65). Porównując cechy kwiatu haplotypów zidentyfikowanych w poszczególnych populacjach stwierdzono, że najdłuższe płatki korony (14,7±1,51 mm) oraz frędzle miodnikowe (1,12±4,6 mm) posiadały osobniki z populacji CEB noszącej haplotyp H2. Z kolei najdłuższe miodniki wystąpiły w populacji KAM, w której stwierdzono haplotyp H1 (1,4±0,2 mm). Tabela 68 prezentuje porównanie wyników badań z danymi Bertova'ej (1984).

Ww. cechy różnicowały populacje oraz regiony istotnie statystycznie (Tab. 67). Cechy, które nie różnicowały statystycznie regionów to szerokość płatków korony, długość zrośniętej części korony, szerokość działek.

Analiza PCA 19 zmiennych nie wyodrębniła dwóch wyraźnie rozdzielających się grup populacji górskich i niżowych. Populacje z różnych regionów grupują się w innych częściach diagramu, jednak w pobliżu osi F1 i F2 zbiory punktów z różnych regionów / populacji nachodzą na siebie (Ryc. 63). Dwie pierwsze składowe tłumaczą łącznie 47,6% zmienności. Cechy wegetatywne zgrupowały się blisko osi F1, która tłumaczy 28,3% zmienności, a cechy kwiatu są w bliskiej relacji z osią F2 tłumaczącą 19,4% zmienności. Ostry kąt między zmiennymi opisującymi pęd wegegatywny wskazuje na pozytywną korelację między nimi. Podobną zależność stwierdzono dla cech opisujących kwiat. Ujemne korelacje stwierdzono pomiędzy długością płatków korony, długością działek i długością frędzli miodnikowych, a większością cech opisujących pęd wegetatywny. Populacje z regionu S lokalizują się po lewej stronie osi F2. Natomiast populacje z terenów nizinnych tworzą po prawej stronie osi F2 dwie słabo wyróżnialne grupy populacji z regionu N (górna, prawa ćwiartka diagramu) i populacji z regionu SE (dolna, prawa ćwiartka diagramu), choć niektóre osobniki populacji KUR, LAB i ROW grupują się po lewej stronie osi F2 (razem z populacjami z regionu S). Podobne wyniki prezentuje diagram, w którym analizowane dane zestawiono ze zidetyfikowanymi haplotypami. Analiza wyłącznie 8 cech kwiatowych, przesłanką do wykonania której było lepsze rozdzielenie regionów, tłumaczy 60,71% informacji początkowych jednak również nie pozwala na wyróżnienie odrębnych grup (Ryc. 64).

Tab. 65. Zestawienie wartości cech morfologicznych opisujących rośliny w populacjach niebielistki trwałej; n – liczba prób, dla cech opisujące pęd wartości podano w cm, cechy opisujące kwiat w mm. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.

	KUR			LAB			ROW			KAM			LOS		
cechy pędu	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX
WYS_R	34	50,7±6,8	37,0-67,0	34	54,1±9,1	39,5-79,0	18	61,8±8,3	45,0-73,0	25	63,9±9,6	49,3-81,8	25	63,0±8,7	43,8-83,5
DL_KW	34	12,7±5,0	5,0-27,0	34	15,4±5,5	8,0-31,0	18	14,7±5,4	6,8-25,0	25	14,4±6,1	7,2-28,1	25	19,4±7,2	7,9-41,8
DL_PED	34	38,1±6,2	27,0-53,0	34	38,7±6,5	25,5-50,0	18	47,1±6,1	34,0-56,8	25	49,5±8,1	36,5-64,7	25	43,6±7,6	28,8-58,4
LI.WEZLOW	34	3,3±0,7	2,0-5,0	34	3,5±0,8	2,0-6,0	18	3,8±1,1	2,0-6,0	25	5,6±0,9	4,0-7,0	25	4,9±0,8	4,0-7,0
LI.LI_DL.OGONEK	34	2,6±1,0	1,0-4,0	34	2,5±1,0	1,0-4,01	18	2,4±1,0	0,0-4,0	25	5,4±2,0	3,0-10,0	25	3,6±1,3	1,0-6,0
LI.LI.NAPRZECIWL	34	2,6±1,2	1,0-8,0	34	2,1±0,9	0,0-3,0	18	2,2±0,8	0,0-4,0	25	4,3±1,3	2,0-6,0	25	3,4±0,9	1,0-5,0
LI.LI.SKRETOL	34	0,6±0,7	0,0-2,0	34	1,2±1,1	0,0-6,0	18	1,4±0,9	0,0-3,0	25	5,4±2,2	3,0-10,0	25	3,0±1,1	1,0-6,0
DL.II.LI.	34	17,8±3,3	12,5-25,2	34	17,4±3,4	12,0-23,5	16	19,4±4,8	8,0-27,5	25	21,9±5,1	6,7-29,8	25	17,3±3,4	11,6-27,2
DL.BL.II.LI	34	7,7±1,7	5,3-11,5	34	7,7±1,4	5,0-11,5	16	8,5±2,1	5,2-13,0	25	9,0±2,3	3,4-13,0	25	7,6±1,6	4,6-11,6
SZER.BL.II.LI	34	4,2±0,8	2,7-6,0	34	3,6±0,8	2,5-5,5	16	3,7±0,9	2,0-5,0	25	4,2±0,9	2,1-5,9	25	3,6±0,6	2,6-4,5
SZER.OGONKA_II.LI	34	0,3±0,1	0,1-0,7	34	0,3±0,1	0,15-0,5	16	0,3±0,1	0,1-0,5	25	0,4±0,1	0,2-0,7	25	0,4±0,1	0,2-0,6
LI.KW.	34	14,6±4,9	7,0-24,0	34	15,1±6,1	6,0-31,0	18	11,1±5,4	3,0-25,0	25	19,0±5,5	11,0-32,0	25	25,9±7,7	12,0-41,0
cechy kwiatów															
DL.PL.KOR	34	11,03±1,14	8,17-13,43	34	10,78±1,21	8,80-13,32	18	11,95±1,38	8,92-14,50	25	12,57±0,79	10,90-13,94	25	13,47±1,43	10,61-16,12
DL.ZROSNIETEJ_KOR	33	0,99±0,24	0,38-1,34	34	1,06±0,26	0,48-1,68	18	1,33±0,38	0,56-1,92	25	1,30±0,24	0,87-1,95	25	1,78±0,53	0,86-2,69
SZER.PL.KOR	34	3,45±0,49	1,57-4,24	33	2,98±0,38	2,43-4,05	18	2,64±0,46	1,77-3,36	25	3,76±0,40	3,02-4,68	25	3,92±0,52	2,99-5,28
DL.DZIALEK	34	6,86±1,20	4,28-10,34	34	6,35±1,28	3,51-9,88	18	6,28±1,06	5,13-9,62	25	8,46±1,03	6,14-10,68	25	7,55±0,87	5,71-9,01
SZER.DZIALEK	34	1,41±0,31	0,76-2,10	34	1,23±0,25	0,74-1,75	18	1,59±0,25	1,00-1,97	25	1,91±0,39	1,34-2,64	25	1,89±0,32	1,22-2,46
DL.MIODNIK	34	0,66±0,25	0,30-1,30	34	0,49±0,10	0,30-0,76	18	0,61±0,21	0,30-1,13	25	1,37±0,22	0,82-1,73	25	1,21±0,19	0,87-1,64
SZER.MIODNIK	34	0,90±0,32	0,42-1,89	34	0,97±0,26	0,50-1,45	18	1,06±0,26	0,62-1,53	25	1,25±0,19	0,82-1,61	25	1,16±0,15	0,97-1,69
DL.FREDZLI_M	34	1,22±0,34	0,64-1,92	34	1,12±0,33	0,47-1,80	18	1,07±0,23	0,68-1,47	25	1,51±0,39	0,90-2,48	25	1,31±0,23	0,97-1,78

	SOB			KOM			ZAK			CEB			ZLO		
	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX	n	x±SD	MIN-MAX
WYS_R	15	61,1±13,8	26,2-80,5	30	54,5±9,0	34,9-73,7	30	46,1±5,5	34,5-55,5	34	35,6±7,1	23,0-55,0	34	29,3±5,3	19,0-41,2
DL_KW	15	18,4±4,4	12,1-31,0	30	15,8±6,1	6,9-35,2	30	16,5±5,0	9,5-26,5	34	14,5±5,9	6,8-29,0	34	10,9±4,1	6,0-20,0
DL_PED	15	42,7±12,4	11,6-60,0	30	38,7±30	23,6-54,2	30	29,5±5,3	19,5-39,8	34	21,1±7,9	7,0-44,8	34	18,4±3,2	10,0-24,6
LI.WEZLOW	15	4,7±0,8	3,0-9,0	30	5,2±0,8	4,0-7,0	30	2,0±0,8	1,0-3,0	34	1,8±0,6	1,0-5,0	33	2,0±0,9	1,0-5,0
LI.LI_DL.OGONEK	15	4,3±1,4	2,0-6,0	30	3,5±1,4	1,0-7,0	30	2,1±0,7	1,0-4,0	34	1,7±0,9	0,0-3,0	34	1,4±0,5	1,0-2,0
LI.LI.NAPRZECIWL	15	3,4±1,5	0,0-6,0	30	4,4±0,9	2,0-6,0	30	0,6±0,7	0,0-2,0	34	0,9±0,7	0,0-2,0	34	0,8±1,1	0,0-4,0
LI.LI.SKRETOL	15	3,5±1,6	1,0-6,0	30	3,2±1,2	1,0-6,0	30	0,8±0,7	0,0-3,0	34	0,9±0,8	0,0-3,0	34	1,4±1,2	0,0-5,0
DL.II.LI.	15	22,3±4,2	12,5-30,5	30	19,0±4,2	10,8-27,1	30	18,1±3,3	11,2-23,0	34	12,5±3,1	6,7-19,0	32	9,3±2,8	5,0-30,5
DL.BL.II.LI	15	8,8±1,7	5,5-11,8	30	9,4±2,2	4,7-14,4	30	8,0±1,4	5,5-11,0	34	6,9±1,7	3,5-11,0	32	4,3±1,1	2,5-6,6
SZER.BL.II.LI	15	4,7±0,8	2,9-6,0	30	4,8±1,0	3,1-7,0	30	3,8±0,8	2,2-5,7	34	3,2±0,7	1,8-4,7	32	2,3±0,5	1,2-3,5
SZER.OGONKA_II.LI	15	0,4±0,1	0,25-0,5	30	0,4±0,1	0,2-0,5	30	0,3±0,05	0,2-0,3	34	0,3±0,05	0,2-0,4	3	0,3±0,1	0,2-0,4
LI.KW.	15	31,2±10,7	17,0-50,0	30	39,4±20,3	16,0-89,0	30	20,2±8,8	2,1-41,0	34	15,4±5,3	7,0-26,0	34	8,6±3,4	4,0-19,0
cechy kwiatów															
DL.PL.KOR	15	10,40±0,88	9,24-12,12	30	10,75±1,26	7,81-13,15	30	12,42±1,37	9,97-14,90	34	14,74±1,51	11,77-19,00	5	10,05±0,72	9,24-11,06
DL.ZROSNIETEJ_KOR	15	1,15±0,22	0,60-1,40	30	1,26±,031	0,70-1,93	30	1,32±0,32	0,68-2,13	34	1,16±0,30	0,77-1,79	5	0,74±0,29	0,35-1,16
SZER.PL.KOR	15	3,12±0,47	2,15-3,75	30	3,53±0,63	2,37-4,87	30	3,38±0,41	2,68-4,24	34	3,88±0,57	2,75-5,50	5	3,01±0,28	2,52-3,25
DL.DZIALEK	15	5,38±0,80	4,24-6,81	30	5,33±0,73	3,32-6,65	30	6,74±1,57	4,00-9,60	34	8,23±1,19	5,92-11,11	5	6,64±0,99	5,32-8,01
SZER.DZIALEK	15	1,62±0,23	1,30-2,02	30	1,57±0,24	1,09-1,96	30	1,29±0,33	0,65-2,00	34	1,69±0,27	1,27-2,34	5	1,24±0,20	1,05-1,55
DL.MIODNIK	15	0,88±0,16	0,65-1,25	30	0,87±0,24	0,54-1,69	30	1,19±0,23	0,83-1,90	34	1,17±0,23	0,75-1,87	5	0,85±0,11	0,72-0,97
SZER.MIODNIK	15	0,83±0,13	0,67-1,14	30	0,87±0,15	0,55-1,10	30	0,91±0,22	0,64-1,75	34	0,99±0,25	0,53-1,98	5	0,68±0,19	0,40-0,92
DL.FREDZLI_M	15	1,05±0,26	0,63-1,52	30	1,02±0,30	0,60-1,85	30	1,44±0,37	0,96-2,25	34	1,70±0,63	1,12-4,57	5	1,06±0,15	0,93-1,32

Tab. 66. Wartości cech morfologicznych opisujących osobniki niebielistki trwałej w regionach; X±SD – średnia i odchylenie standardowe, n – liczba osobników, wartości cech opisujących pęd podano w cm, wartości cech opisujących kwiat w mm. Kody regionów podano zgodnie z Tab. 2.

	N			SE			S		
cechy pędu	n	X±SD	MIN-MAX	n	X±SD	MIN-MAX	n	X±SD	MIN-MAX
WYS_R	136	57,7±10,0	37-83,5	45	56,7±11,2	26,2-80,5	98	36,6±9,1	19-55,5
DL_KW	136	15,2±6,2	5-41,8	45	16,7±5,7	6,9-35,2	98	13,9±5,5	6,0-29,0
DL_PED	136	42,5±8,2	25,5-64,7	45	40,0±8,9	11,6-60,0	98	22,7±7,4	7,0-44,8
LI.WEZLOW	136	4,1±1,2	2,0-7,0	45	5,0±0,8	3,0-7,0	97	1,9±0,8	1-5
LI.LI_DL.OGONEK	136	3,2±1,7	0-10	45	3,8±1,4	1,0-7,0	98	1,7±0,8	0-4
LI.LI.NAPRZECIWL	136	2,9±1,3	0-8	45	4,1±1,2	0-6	98	0,8±0,8	0-4
LI.LI.SKRETOL	136	2,2±2,1	0-10	45	3,3±1,3	1-6	98	1,0±0,9	0-5
DL.II.LI.	134	18,6±4,2	6,7-29,8	45	20,1±4,4	10,8-30,5	96	13,2±4,7	5,0-23,0
DL.BL.II.LI	134	8,0±1,8	3,4-13,0	45	9,2±2,1	4,7-14,4	96	6,4±2,1	2,5-11,0
SZER.BL.II.LI	134	3,8±0,8	2,0-6,0	45	4,7±0,9	2,9-7,0	96	3,1±0,9	1,2-5,7
SZER.OGONKA_II.LI	134	0,3±0,1	0,1-0,7	45	0,4±0,1	0,2-0,5	67	0,3±0,1	0,2-0,4
LI.KW.	136	17,2±7,6	3,0-41,0	45	36,6±18,0	16,0-89,0	98	14,0±7,6	4,0-41,0
cechy kwiatów									
DL.PL.KOR	136	11,8±1,6	8,2-16,1	45	10,6±1,2	7,81-13,15	69	13,4±2,0	9,24-19,0
DL.ZROSNIETEJ_KOR	135	1,3±0,4	0,38-2,69	45	1,2±0,3	0,6-1,93	69	1,2±0,3	0,35-2,13
SZER.PL.KOR	135	3,4±0,6	1,57-5,28	45	3,4±0,6	2,15-4,87	69	3,6±0,6	2,52-5,5
DL.DZIALEK	136	7,1±1,4	3,51-10,68	45	5,3±0,7	3,32-6,81	69	7,5±1,5	4,0-11,11
SZER.DZIALEK	136	1,6±0,4	0,74-2,64	45	1,6±0,2	1,09-2,02	69	1,5±0,4	0,65-2,34
DL.MIODNIK	136	0,8±0,4	0,3-1,73	45	0,9±0,2	0,54-1,69	69	1,2±0,2	0,72-1,9
SZER.MIODNIK	136	1,1±0,3	0,42-1,89	45	0,9±0,1	0,55-1,14	69	0,9±0,2	0,4-1,98
DL.FREDZLI_M	136	1,2±03	0,47-2,48	45	1,0±0,3	0,6-1,85	69	1,5±0,5	0,93-4,57

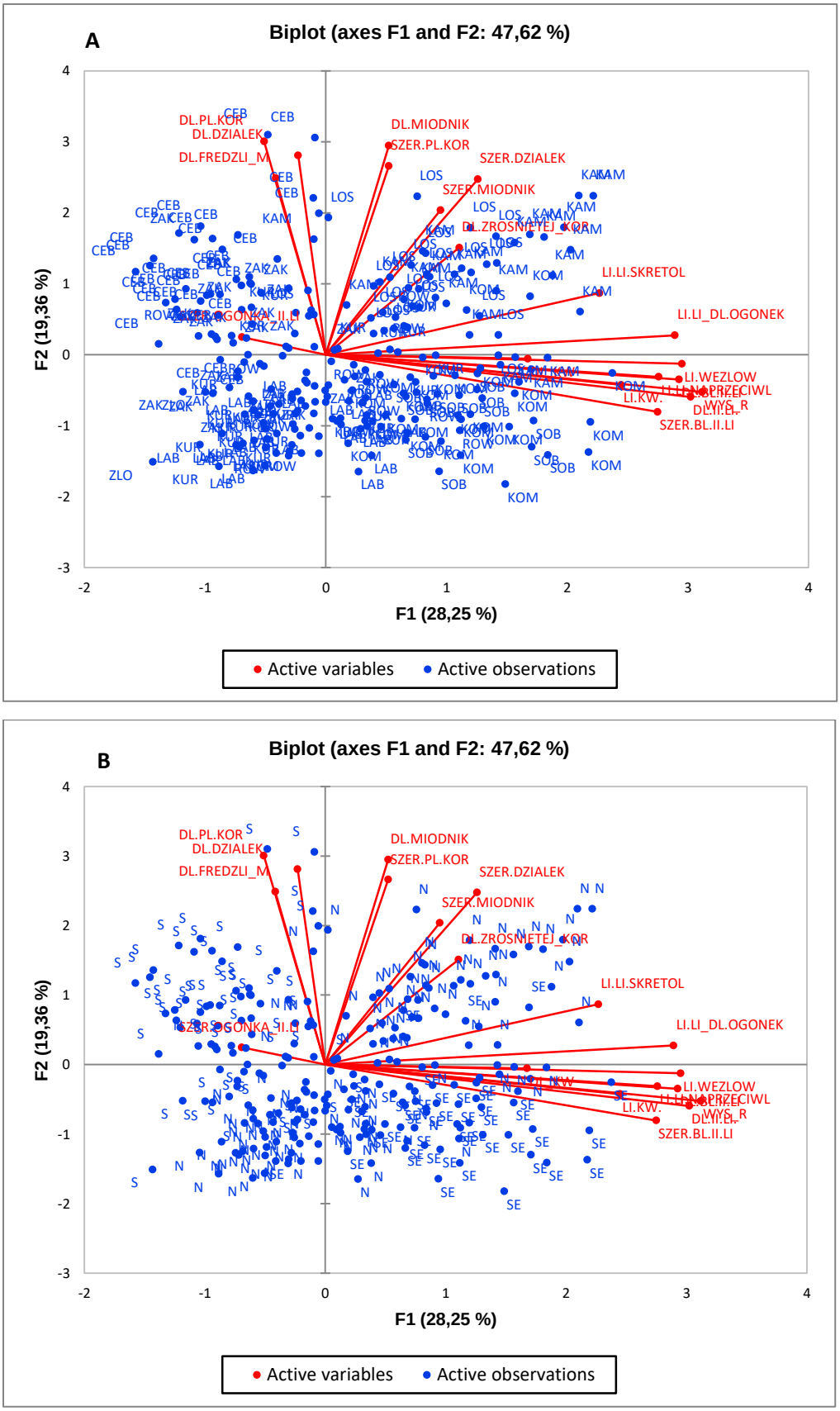
Tab. 67. Zróżnicowanie wartości badanych cech pomiędzy populacjami niebielistki trwałej, między regionami oraz niżem i górami; df – liczba stopni swobody, n – liczba osobników, H – wynik testu Anova Kruskala-Wallisa, gdzie * p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001.

		populacje		regiony		niż/góry	
cechy pędu	n	df	H	df	H	df	H
WYS_R	279	9	**185,1*** **	2	**142,7*** **	1	**142,5*** **
DL_KW	279	9	**50,1*** **	2	**8,9** **	1	**5,3***
DL_PED	279	9	**188,6*** **	2	**157,9*** **	1	**156,4*** **
LI.WEZLOW	278	9	**211,4*** **	2	**171,5*** **	1	**160,2*** **
LI.LI_DL.OGONEK	279	9	**139,6*** **	2	**92,0*** **	1	**86,8*** **
LI.LI.NAPRZECIWL	279	9	**191,7*** **	2	**160,2*** **	1	**145,1*** **
LI.LI.SKRETOL	279	9	**166,5*** **	2	**64,2*** **	1	**40,1*** **
DL.II.LI.	275	9	**134,9*** **	2	**75,6*** **	1	**72,7*** **
DL.BL.II.LI	275	9	**104,5*** **	2	**54,6*** **	1	**44,9*** **
SZER.BL.II.LI	275	9	**121,1*** **	2	**80,2*** **	1	**60,5*** **
SZER.OGONKA_II.LI	246	9	**159,0*** **	2	**135,7*** **	1	**131,6*** **
LI.KW.	279	9	**154,3*** **	2	**78,7*** **	1	**24,7*** **
cechy kwiatów							
DL.PL.KOR	250	9	**140,7*** **	2	**57,1*** **	1	**41,0*** **
DL.ZROSNIETEJ_KOR	249	9	**67,3*** **	2	0,3	1	0,2
SZER.PL.KOR	249	9	**104,3*** **	2	5,7	1	**5,7** **
DL.DZIALEK	250	9	**120,9*** **	2	**64,6*** **	1	**14,7*** **

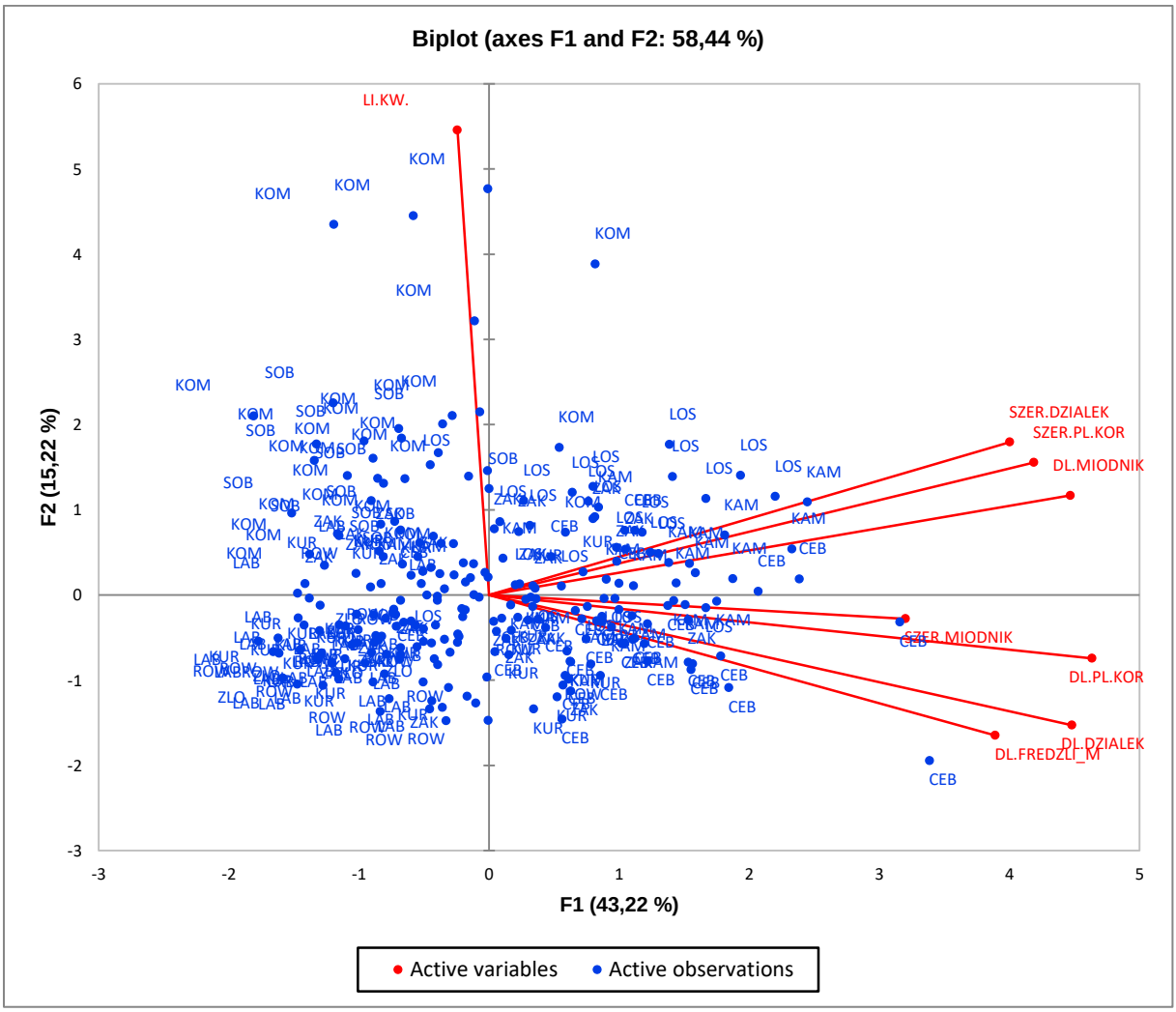
SZER.DZIALEK	250	9	**96,7*** **	2	2,4	1	1,9
DL.MIODNIK	250	9	**176,5*** **	2	**38,4*** **	1	**38,2*** **
SZER.MIODNIK	250	9	**75,8*** **	2	**25,7*** **	1	**4,9***
DL.FREDZLI_M	250	9	**71,3*** **	2	**42,02*** **	1	**29,8*** **

Tab. 68. Zestawienie wartości cech morfologicznych opisujących osobniki niebielistki trwałej z gór i niżu w porównaniu z danymi literaturowymi (Bertova 1984); n – liczba osobników, wartości cech opisujących pęd podano w cm, a wartości cech opisujących kwiat w mm.

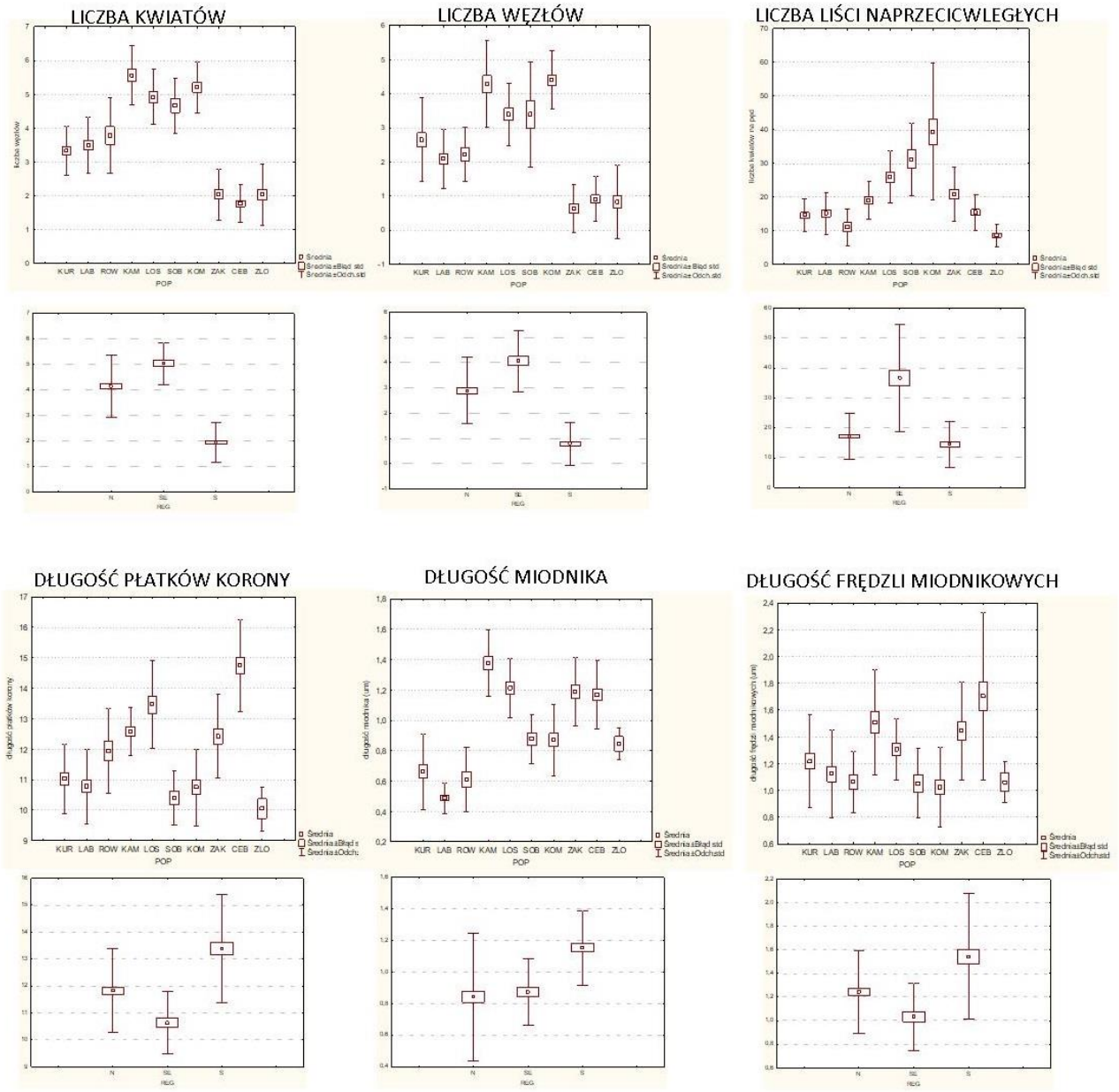
	Niziny (N)			Góry (G)			wg Bertova (1984)	
cechy pędu	n	X±SD	MIN-MAX	n	X±SD	MIN-MAX	*S. p. perennis*	*S. p. alpestris*
WYS_R	181	57,5±10,3	26,2-83,5	98	36,6±9,1	19,0-55,5	30-50 (-60)	< 25
DL_KW	181	15,6±6,1	5,0-41,8	98	13,9±5,5	6,0-29,0	x	x
DL_PED	181	41,9±8,4	11,6-64,7	98	22,7±7,4	7,0-44,8	x	x
LI.WEZLOW	181	4,4±1,2	2,0-7,0	97	1,9±0,8	1-5	2-6	2-4
LI.LI_DL.OGONEK	181	3,4±1,7	0-10	98	1,7±0,8	0-4	x	x
LI.PAR LI.NAPRZECIWL	181	3,2±1,4	0-8	98	0,8±0,8	0-4	2-6	x
LI.LI.SKRETOL	181	2,5±2,0	0-10	98	1,0±0,9	0-5	x	2-4
DL.II.LI.	179	19,0±4,3	6,7-30,5	96	13,2±4,7	5,0-23,0	x	x
DL.BL.II.LI	179	8,3±2,0	3,4-14,4	96	6,4±2,1	2,5-11,0	x	x
SZER.BL.II.LI	179	4,1±1,1	2,0-7,0	96	3,1±0,9	1,2-5,7	x	x
SZER.OGONKA_II.LI	179	0,3±0,1	0,1-0,7	67	2,8±0,7	0,2-4,0	x	x
LI.KW.	181	22,0±13,9	33-89	98	14,7±7,6	4,0-41,0	wiele	mało
cechy kwiatów								
DL.PL.KOR	181	11,5±1,6	7,8-16,1	69	13,4±2,0	9,2-19,0	(6-) 10-13	14-18
DL.ZROSNIETEJ_KOR	180	1,2±0,4	0,4-2,7	69	1,2±0,3	0,4-2,1	x	x
SZER.PL.KOR	180	3,4±0,6	1,6-5,3	69	3,6±0,6	5,5-0,6	x	x
DL.DZIALEK	181	6,6±1,4	3,3-10,7	69	7,5±1,5	4,0-11,1	x	x
SZER.DZIALEK	181	1,6±0,4	0,7-2,7	69	1,5±0,4	0,7-2,3	x	x
DL.MIODNIK	181	0,9±0,4	0,3-1,7	69	1,2±0,2	0,7-1,9	x	x
SZER.MIODNIK	181	1,0±0,3	0,4-1,9	69	0,9±0,2	0,4-2,0	x	x
DL.FREDZLI_M	181	1,2±0,3	0,5-2,5	69	1,5±0,5	0,9-4,6	x	x



Ryc. 63. Diagram PCA prezentujący 7 populacji *Swertia perennis* (A) oraz 3 regiony (B) oparty na analizowanych cech morfologicznych. Pierwsze dwie składowe tłumaczą 28,25% i 19,36% oberwowanej zmienności. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 64. Diagram PCA prezentujący 7 populacji *Swertia perennis* oparty o 8 cech kwiatowych. Pierwsze dwie składowe tłumaczą 43,22% i 15,22% oberwowanej zmienności. Kody populacji podano zgodnie z Tab. 2.



Ryc. 65. Zróżnicowanie wybranych cech morfologicznych niebielistki trwałej w populacjach i w regionach. Kody populacji i regionów podano zgodnie z Tab. 2.

VI. DYSKUSJA

Różnorodność biologiczna jest niezwykle skomplikowanym układem, który człowiek zgłębia od zarania swych dziejów jednocześnie eksploatując go. Relatywnie niedawno podjął próbę jego ochrony, która nabiera szczególnego znaczenia i jest nie małym wyzwaniem w szybko zmieniającym się świecie. Raport IPCC wskazuje na wzrastające poważne zagrożenie różnorodności biologicznej na skutek zmian klimatycznych oraz powiązanych z nimi zaburzeń (powodzie, susze, kwaśne deszcze, itp.) i innych czynników wpływających na zasoby przyrodnicze Ziemi, tj. zmian przeznaczenia gruntów, fragmentacja, rabunkowa eksploatacja surowców naturalnych. Według danych Raportu 20-30% gatunków roślin i zwierząt jest poważnie zagrożona wyginięciem (*medium confidence*) na skutek zmiany struktury i funkcjonowania ekosystemów, modyfikacji interakcji międzygatunkowych, zmiany zasięgów. Szczególnie zagrożone są gatunki specjalistyczne, silnie powiązane z siedliskiem, np. gatunki górskie, solniskowe, jak też torfowiskowe (Bergamini i in. 2009). Skuteczna ochrona tych gatunków wymaga zgłębienia wiedzy o ich rozmieszczeniu, demografii populacji, poziomie zmienności genetycznej, możliwościach dyspersji czy interakcjach z innymi gatunkami. Punktem wyjścia do tych badań jest poznanie biologii gatunku i jego strategii życiowych realizowanych w różnych uwarunkowaniach środowiska. Badania demograficzne są bardzo ważne, gdyż pozwalają na prognozowanie zmian w populacjach i wskazują krytyczne stadia w cyklu życiowym danego gatunku (Oostermeijer i Hartman 2014). Jest to szczególnie istotne w kontekście zmieniających się warunków środowiskowych i klimatycznych, jak też zasiedlania nowych obszarów i siedlisk przez niektóre gatunki oraz ograniczania zasięgu przez inne (Łomnicki 2013).

Modelem bazowym do rozważań nad strategiami u roślin może być hipoteaza trójkąta Grime'a (1979), która opiera się na opisie tolerancji roślin w oparciu o trzy zmienne: konkurencja, stres i zaburzenia. Jednak wiele wyników badań wskazuje, że nie wszystkie zaobserwowane strategie życia roślin wpisują się w model CSR (Ewers i Didham 2006, Brook i in. 2008). W zależności od modyfikacji warunków środowiska i obecnych presji każdy gatunek, a nawet każdy osobnik, może inaczej reagować na zmiany tych warunków. Niemniej odpowiedni podział zasobów na poszczególne funkcje organizmu, dostosowany do panujących warunków, zapewnia maksymalny całożyciowy sukces reprodukcyjny, np. rośliny w warunkach silnej fragmentacji i ograniczonej liczby zapylaczy mogą zmieniać budowę kwiatu, tak by ułatwić samozapylenie (Brys i Jacquemyn 2011). Inne, w warunkach silnej fragmentacji kierują zasoby na wytwarzanie nasion mających niewielkie możliwości dyspersji, ograniczając w ten sposób straty wynikłe z utraty potomstwa, które rozprzestrzeniając się zbyt daleko napotka na nieodpowiednie warunki (Cheptou i in. 2008). Przyczyny tej ogromnej różnorodności życia roślin można próbować wyjaśnić także hipotezą ACH, która głosi, iż wartości parametrów określających właściwości populacji, tj. potencjał reprodukcyjny czy wielkość populacji zmniejszają się w kierunku od centrum do krawędzi zasięgu geograficznego (Brown i in. 1995). Jednak najnowsze prace (Abeli i in. 2014, Pironon i in. 2016) podnoszą, iż różne populacje tego samego gatunku,

występujące w różnych częściach jego zasięgu mogą mieć odmienne granice tolerancji, odmienną płodność i ekspansywność zatem nie zawsze wpisują się w model ACH. Każdy gatunek i każdy osobnik prezentuje indywidualny zestaw cech, które składają się na jego indywidualną strategię (Kornaś i Medwecka-Kornaś 2002). Co raczej wynika z oddalenia od centrum ekologicznego niż od centrum zasięgu geograficznego (Gaston 2009). Na przykład klarkia *Clarkia xantiana*, której populacje bytujące na peryferiach zasięgu geograficznego, pomimo, iż żyją w warunkach ograniczonej liczby zapylaczy, mają podobną kondycję do tych z centrum zasięgu. Klarkia, modyfikuje bowiem budowę kwiatów tak, by zwiększyć prawdopodobieństwo samozapylenia (Moeller 2006). Z kolei populacje *Decodon verticillatus* na kresach zasięgu, w surowszych warunkach klimatycznych, zmieniają typ rozmnażania. Osobniki z tych populacji ograniczają produkcję owoców i nasion, i kierują nakłady na pomnażanie wegetatywne (Eckert i Barrett 1993). Jeszcze inną strategię prezentują populacje rzadkiego gatunku *Lychnis viscaria* na peryferiach, które mają wprawdzie istotnie niższą zmienność genetyczną niż populacje z centrum, jednak osobniki cechuje podobna żywotność (Lammi i in.1999).

Obserwowane historie życiowe są kształtowane jednocześnie przez wiele czynników biotycznych oraz abiotycznych dlatego każdy gatunek, populacja, a nawet poszczególne osobniki, mogą realizować własną, specyficzną strategię życia dzięki ewolucyjnie wykształconym zespołom właściwości stanowiących rodzaj kompromisowej reakcji na warunki panujące w ich siedliskach (Begon i Mortimer 1989, Shefferson i in. 2018). Identyfikacja cech, które warunkują przeżycie w zmieniających się warunkach środowiska jest niezwykle aktualna w Antropocenie, szczególnie w kontekście gatunków rzadkich i zagrożonych (Bergamini i in. 2009; Clavel i in. 2011). Cechy opisujące strategię życia rośliny w sposób zasadniczy wpływają na jej dostosowanie, a odpowiedni sposób alokacji zapewnia organizmowi maksymalny całożyciowy sukces reprodukcyjny (Olejniczak 2003). Dlatego dynamika populacji i jej relacje z cechami cyklu życiowego tworzą podstawę do oceny i przewidywania zachowania roślin (Shefferson i in 2018). Ma to zasadnicze znaczenie w zarządzaniu gatunkami rzadkimi i zagrożonymi (Oostermeijer i Hartman 2014). Wiadomo, iż gatunki zagrożone wyginięciem, do których bez wątpienia należą specjaliści siedliskowi i gatunki górskie, są bardziej podatne na procesy zachodzące w środowisku niż generaliści czy nawet całe zbiorowiska (McKinney i Lockwood 1999; Clavel i in. 2011). Jednym z takich gatunków jest niebielistka trwała *Swertia perennis* L. – gatunek charakterystyczny *Caricion davallianae*, o wyraźnie rozerwanym zasięgu geograficznym z centrum występowania w Alpach, gatunek iteroparyczny, zdolny również do reprodukcji aseksualnej. Niebielistka trwała do niedawna była uważana za gatunek stosunkowo częsty w górach, obecnie wraz z zanikiem dobrze zachowanych torfowisk – liczba stanowisk oraz ich liczebność stale zmniejsza się (Lienert i in. 2002a; Mirek i Piękoś-Mirkowa 2008; Perzanowska i Korzeniak).

Celem przedmiotowych badań było zwiększenie poznania biologii *Swertia perennis* L. oraz ocena możliwości jej długotrwałej ochrony. Bez wątpienia badania te dostarczyły nowych informacji o gatunku i jego zróżnicowaniu genetycznym oraz wykazały odmienność historii życia w zależności od położenia w zasięgu geograficznym.

Dynamika populacji i jej uwarunkowania

Wielkość populacji niebielistki trwałej wyrażona zajmowanym areałem oraz liczbą obserwowanych nad powierzchnią ziemi ramet była silnie zróżnicowana, co jest zgodne z dostępną literaturą nt. wielkości populacji *S. perennis* w europejskiej części zasięgu gatunku (Lienert i in. 2002a; Pawlikowski i Wołkowycki 2010; Kaźmierczakowa i in 2014). 54% badanych populacji niebielistki zajmowało areał mniejszy niż 0,5 ha, a 23% składało się z mniej niż 250 pędów generatywnych. Istotnym czynnikiem wpływającym na wielkość populacji był z pewnością areał dogodnych siedlisk. W górach płaty *Caricion davallianae* zajmują z reguły niewielkie powierzchnie wzdłuż strumieni czy na otwartych fragmentach torfowisk w piętrze kosodrzewiny. Na niżu są bardziej rozległe. Liczebność populacji z regionu S była stabilna w latach 2011-2014. Natomiast populacje z regionów N i SE prezentowały spadek liczebności. Największy spadek odnotowano w populacji LOS z regionu N. U roślin żyjących długo, w populacjach których rekrutacja młodych osobników kształtuje się na niskim poziomie, przyczyn negatywnych zmian można upatrywać w niewłaściwym stanie siedlisk (Findlay i Houlahan 1997; Dapporto i Dennis 2013) i występujących w nich zaburzeniach (Kotowski i in. 2001, Oostermaijer i Hartman 2014) spowodowanych m.in. dużymi wahaniami poziomu wody, eutrofizacją, a także acydifikacja (KUR, KAM) czy wkraczaniem gatunków ekspansywnych zmieniających interakcje między gatunkami (Körner 2003). Te niekorzystne uwarunkowania są wynikiem współdziałania presji, głównie fragmentacji i szeroko rozumianej antropopresji, przede wszystkim intensyfikacji rolnictwa (Lienert i in. 2002a,b). Czynnikiem kształtującym liczebność populacji mogły być także niekorzystne warunki pogodowe. Okres 2010-2014 charakteryzował się wyższymi temperaturami niż typowe dla każdego z regionów, krótszym zaleganiem pokrywy śnieżnej, a w regionie N zmianą terminu i intensywności opadów ciepłego półrocza (IMGW bazy publiczne). Weryfikacja wpływu warunków pogodowych na długość życia osobników i liczebność populacji wymaga jednak dłuższej serii badań.

Dynamiczną zmianę liczebności populacji SOB można wytłumaczyć powierzchniowym pożarem jaki miał miejsce przed sezonem wegetacyjnym 2012, który usunął nadmiar nekromasy obecnej na torfowisku. Na znaczenie pożarów w kształtowaniu liczebności i struktury populacji wskazują także inni autorzy (Czarnecka 1995, Quintana-Ascencio i Moralez-Hernandes 1997). Powierzchniowy pożar torfowiska umożliwił lepszy wzrost niebielistki w sezonie 2012 - udział rozet wegetatywnych (F3) oraz osobników juwenilnych wyraźnie wzrósł (F1: z 10% do 18%; F3: z 8% do 56%). W kolejnych latach badań (2013-14) udział rozet F3 w populacji był stabilny, natomiast pośród osobników juwenilnych zaobserwowano wyraźny spadek do poziomu poniżej 5%, co może świadczyć

o pogorszeniu warunków siedliskowych do pojawiania się i wzrostu siewek lub może wynikać z wysokiej śmiertelności w tej grupie wiekowej. Również zły stan siedliska jest najprawdopodobniej przyczyną zaobserwowanego wyraźnego spadku liczebności w populacji LOS. Poziom wody na tym stanowisku w okresie 2011-15 był z reguły poniżej 5 cm od poziomu gruntu (Kamocki i in. 2018), wzrosło także ocienienie siedliska - szybki rozwój warstwy podrostu drzew. Kotowski i in. (2001) oraz Kotowski i van Diggelen (2004) dowodzą, iż konkurencja o światło oraz warunki wodne na torfowisku są istotnymi czynnikami warunkującymi trwanie gatunków mechowiskowych.

W większości analizowanych przypadków wydaje się, iż obserwowany spadek zagęszczenia w populacjach niebielistki trwałej wynika z nasilenia się oddziaływań wewnątrzpopulacyjnych, tj. wzrost konkurencji o zasoby między osobnikami tego samego gatunku. Również bliska dyspersja nasion zwiększa konkurencję wewnątrzpopulacyjną o przestrzeń i zasoby pomiędzy ustabilizowanymi, dojrzałymi osobnikami niebielistki, a nowym pokoleniem (Cain i Damman 1997; Lezberg i in. 200; Sun i Cheptou 2012). Osobniki, które pojawiły się wcześniej zapewne powiększyły swoje rozmiary również na drodze pomnażania wegetatywnego zwiększając jednocześnie presję na pozostałe, głównie siewki i osobniki immaturalne – wywołując wzmożoną śmiertelność prowadzącą do samoprzerzedzenia (Falińska 1990, Czarnecka 1995; Faravani i Baki 2009). Zagęszczenie populacji może pośrednio dostarczać informacji na temat roli pomnażania wegetatywnego. Wytwarzanie rozet na drodze pomnażania wegetatywnego daje możliwość pominięcia trudnych etapów w cyklu życiowym, tj. kiełkowanie i wzrostu młodych osobników (Stöcklin i in. 2009). Jest to niezwykle przydatna ewolucyjnie strategia w sytuacji, gdy rozmnażanie generatywne nie przynosi oczekiwanych korzyści i wydaje się być jedną z podstawowych adaptacją do niskich temperatur (Dorken i Eckert 2001; Olejniczak 2003; Weppler i in. 2006; He i in. 2017). Jednak najintensywniejsze pomnażanie wegetatywne odnotowano nie w populacjach górskich, a w populacji SOB (region SE), w której dominowały osobniki wytwarzające dwie rozety potomne. Powierzchniowy pożar, podobnie jak w przypadku zwiększonej liczby osobników juwenilnych w tej populacji, wydaje się częściowo wyjaśniać ten wzrost. Również fakt, iż w niekorzystnych warunkach siedliskowych rośliny klonalne mogą obniżać reprodukcję płciową i zwiększać odkładanie zasobów w pomnażanie wegetatywne (Piquot i in. 1998, Prati i Schmid 2000, Thompson i Eckert 2004) może tłumaczyć sytuację w tej populacji. Część badaczy w związku z powyższym wskazuje, iż rozmnażanie wegetatywne nabiera większego znaczenia na obrzeżach zasięgu geograficznego gatunku. Jednakże w populacjach niebielistki z dala od centrum występowania taka zmiana strategii nie została stwierdzona. Raczej osobniki były w dobrej kondycji i mogły realizować zarówno reprodukcję seksualną i aseksualną. Zaobserwowany poziom reprodukcji wegetatywnej może wynikać także z procesów wewnątrzpopulacyjnych i samoregulacji (Olejniczak 2003). Odnotowane zagęszczenia były bardzo wysokie, a na większości stanowisk populacje tworzyły rozległe skupienia przechodzące w łany. Zgodnie z hipotezą maksymalnej alokacji zasobów zostało udowodnione, iż reprodukcja wegetatywna

jest skorelowana z zagęszczeniem. Tempo rekrutacji ramet produkowanych wegetatywnie jest zmienne w czasie i zależy od zagęszczenia w obrębie płatu i spada liniowo wraz ze wzrostem zagęszczenia (Olejniczak 2003). Z kolei Weppler i Stöcklin (2005) na podstawie badań *Geum reptans* sugerują, iż zmiany w nakładach na reprodukcję generatywną i wegetatywną mogą być indywidualną cechą osobników będących ich odpowiedzią fenotypowa na lokalne warunki środowiska, a nie efektem gradientu centrum – obrzeża zasięgu.

Utrzymanie liczebności populacji lub jej wzrost zależy od udziału osobników w wieku reprodukcyjnym oraz ich płodności (Falińska 1990). W populacjach niebielistki trwałej obecność osobników kwitnących oraz efektywne zapylenie w każdym roku badań gwarantowało stały dopływ nasion i możliwość rekrutacji, co oznacza, że populacje mogły stale odnawiać się. Procesy reprodukcyjne kształtowały się jednak w badanych populacjach i regionach na różnym poziomie, ze względu na zmienność różnych czynników. Jednym z czynników regulujących liczebność siewek jest nadmierne zagęszczenie osobników w obrębie skupisk, co prowadzi do wyczerpania zasobów pokarmowych i wzmożonej konkurencji między nimi (Ross i Harper 1972 za Czarnecka 1995; Harper i White 1974; Faravani i Baki 2009; Fernadez-Pascual 2016). Warunkuje to dostępność tzw. bezpiecznych miejsc do kiełkowania. W przypadku niebielistki obecność odpowiednich miejsc do kiełkowania nasion wydaje się być szczególnie istotna. Osobniki w regionie SE cechowały się wysoką płodnością, jednak w populacjach z tego regionu stwierdzono najniższy udział osobników juwenilnych. Zwarcie warstwy zielnej, zalegająca nekromasa, brak warstwy mszystej z pewnością ograniczały pojawianie się nowych osobników. Nie można wykluczyć, że duże wahania poziomu wody na stanowiskach SOB i KOM, a tym samym jej niewystraczająca ilość w okresie kiełkowania diaspor również wpływała na rozrodczość. Odpowiednia wilgotność gleby sprzyja ukorzenianiu się i przeżywaniu siewek, gdyż młode rośliny są bardziej wrażliwe na niesprzyjające warunki wilgotnościowe (Mithen i in. 1984). Innym ważnym czynnikiem mogącym determinować pojawianie się siewek i ich przeżywalność w ekosystemach mechowiskowych jest konkurencja o światło (Kotowski i van Diggelen 2004). Masowy pojaw siewek w 2012 r. w populacji MIZ wydaje się dobrze obrazować te zależności. Około połowa powierzchni badawczej cechowała się bardzo niskim pokryciem warstwy zielnej, dominowały tam mszaki. Mszaki w mikrosiedliskach spełniają rolę osłony i rezerwuaru wody dla rozwijających się siewek (Czarnecka 1995; Overbeck i in. 2003). Z kolei w populacji LOS wysoka rozrodczość w latach 2011-12 mogła wynikać z silnej penetracji stanowiska *S. perennis* przez dziki. Ich działalność w tym okresie przyczyniła się do odsłonięcia kilku m^2 gleby torfowej w granicach powierzchni badawczej. Jednak samo odsłonięcie gleby nie warunkuje procesu kiełkowania, co pokazały wyniki eksperymentu terenowego w populacji KAM. Kiełkowanie może ograniczać również dominacja jednoliściennych roślin kępowych, np. trzęślicy modrej występującej w populacjach KUR, KAM i KOM. Istotną presję ze strony gatunków jednoliściennych na siewki i młode osobniki wykazała Czarnecka (1995). Dominacja takich gatunków jak *Molinia coerulea* czy

Deschampsia caespitosa stanowiła barierę mechaniczną i ograniczała istotnie liczbę bezpiecznych miejsc do kiełkowania. Jak wyżej zauważono naruszenie wierzchniej warstwy gleby po usunięciu ściółki lub pokrywy roślinnej ma istotny wpływ na tempo pojawu i zagęszczanie siewek (Czarnecka 1995; Adamowski 1996). Z takim typem zaburzeń można wiązać ekspansję populacji LOS. W latach 90-tych XX wieku przeorano powierzchnię torfowiska w celu wykonania nasadzenia drzew. Odpowiednie wymagania siedliskowe w połączeniu z orką wierzchnich poziomów gleby oraz stabilny poziom wód gruntowych i brak ekspansywnych roślin zielnych sprzyjały rekrutacji młodych osobników i zwiększaniu liczebności populacji niebielistki. Na znaczenie odsłoniętej gleby oraz niską roślinność i niezaleganie nekromasy na mechowisku jako czynników determinujących rekrutację siewek *Liparis loeselii* wskazują Oostermaijer i Hartman (2014). Możliwe, iż nasiona i młode osobniki niebielistki są bardzo wrażliwe na konkurencję i wymagają odpowiednej wilgotności podłoża. Znaczenie mogą mieć również patogeny. W populacjach, szczególnie z regionu N, obserwowano zainfekowanie populacji grzybami z rodzaju *Pucinnia*. Niemniej należy pamiętać, że niebielistka trwała jest gatunkiem wieloletnim i rekrutacja na niskim poziomie jest wpisana w strategię roślin długowiecznych (Pianka 1970, Grime 1979, 1988).

Ujemna korelacja między liczbą wytworzonych nasion w populacji a liczbą osobników juwenilnych w kolejnym roku sugeruje, iż proces rekrutacji może trwać dłużej - część nasion nie kiełkuje od razu bądź duży ich procent zamiera. Inną przyczyną może być wysoka śmiertelność siewek. Przeżywanie siewek jest najbardziej krytycznym okresem w historii życia osobnika i zależy od właściwości biologicznych gatunku, które składają się w strategię (Falińska 1990). Zagadnienie to jest niezwykle istotne, gdyż rozrodczość obok śmiertelności to najważniejsze procesy sterujące dynamiką populacji.

Ważnym procesem mającym wpływ na dynamikę populacji jest śmiertelność. Łagodniejsze warunki klimatyczne mogą tłumaczyć najniższy poziom śmiertelności w grupie F2-F4 w regionie SE. Zjawisko to obserwowano głównie pośród starszych stadiów wiekowych, co wynika z naturalnego procesu starzenia się osobników lub z oddziaływań zewnętrznych tj. zaburzenia, konkurencja. Śmiertelność pośród osobników juwenilnych w regionach kształtowała się na podobnym poziomie. Najczęściej jest ona efektem interakcji wewnątrzpopulacyjnych - konkurencja o zasoby i miejsce (Czarnecka 1995; Faravani i Baki 2009). Wysoka śmiertelność w populacji LOS jest sygnałem, że warunki bytowania populacji pogarszają się. Ponadto, przyczyną śmierci roślin mogą być patogeny. Powszechną obecność grzyba – rdzy (*Pucinnia sp.*) - odnotowano w populacjach z regionu N (KUR i KAM) w okresie suchego i upalnego lata jednak nie zaobserwowano, by prowadziło to do wzmożonej śmiertelności zaatakowanych osobników, choć zapewne obniżało ich kondycję.

Powyższej rozpatrywane czynniki tłumaczące zmiany dynamiki populacji i jej uwarunkowania wpływają na kondycję osobników co przekłada się na ich płodność, a dalej na potencjał reprodukcyjny populacji.

Zróżnicowanie właściwości badanych populacji *Swertia perennis* L. pozwoliła na wskazanie odmiennych strategii życiowych w rozpatrywanych trzech regionach. Heterogeniczność zajmowanych siedlisk oraz warunki panujące w trzech regionach warunkowały zmiany właściwości osobników i populacji. Unikalna i ewolucyjnie stabilna strategia maksymalizująca dostosowanie osobników w ciągu ich ontogenezy jest wpisana w biologię każdego gatunku (Olejniczak 2003). Jednym z przejawów modyfikacji historii życia w zależności od lokalizacji w zasięgu była wielkość osobników we wszystkich wyróżnionych stadiach wiekowych. Bez względu na wiek osobnika, najmniejsze rośliny notowano w regionie S, a największe w regionie SE. Jest to zgodne z powszechnie przyjętą regułą, iż wielkość roślin jest ujemnie skorelowana z wysokości n.p.m. (McIntosh 2002, Körner 2003; Jermakowicz i Brzosko 2016, He i in. 2017). Wielkość rozmiarów ciała jest najczęściej pozytywnie skorelowana z płodnością. W badanych populacjach niebielistki trwałej płodność osobników wyrażona liczbą kwiatów i owoców na pęd była najniższa w regionie S charakteryzującym się surowszymi warunkami klimatycznymi, mniejszą ilością i jakością dostępnych nutrientów. Jednak stanowiska *S. perennis* w tym regionie cechowały się względnie stałymi warunkami wodnymi na tle pozostałych (dobrze uwodnione młaki). Choć płodność osobników mierzona liczbą kwiatów była najniższa w regionie S to charakteryzowały się one najwyższą efektywnością zapylenia. Na efektywność zapylenia mają wpływ zarówno wygląd kwiatów i ich wielkość, obecność / brak nagrody (nektar), dostępność zapylaczy (Tałałaj 2012). Pomimo, iż kwiatostany były krótsze i były złożone z mniejszej liczby kwiatów, to kwiaty *S. perennis* z regionu S były większe niż w pozostałych regionach. W warunkach górskich krótszy kwiatostan stanowi wystarczającą powabnię dla owadów, gdyż inne rośliny są także niskie. Jest to powszechnie stosowana w świecie roślin kwiatowych strategia zwiększania atrakcyjności powabni dla owadów kosztem liczby kwiatów na kwiatostanie, najczęściej spotykana w ekosystemach górskich, gdzie dostępność zapylaczy jest mocno ograniczona (McIntosh 2002; Körner 2003, He i in. 2017). Spadek liczby kwiatów w górach jest tłumaczony także niską temperaturą, która limituje dostępność zasobów na reprodukcję generatywną, zgromadzonych w organach podziemnych lub zawartych w podłożu, a kwitnienie jest procesem kosztownym wymagającym dużych nakładów (Crone i Lesica 2004; Zhao i in. 2006). Aczkolwiek Abeli in. (2012) dowiedli, iż wzrost temperatur w górach prowadził do wydłużenia kwiatostanu i zwiększenia liczby kwiatów u gatunków arktyczno-alpejskich. Krótszy kwiatostan i mniejsza liczba kwiatów niekoniecznie jest efektem wyłącznie niższej dostępności zasobów. Może także świadczyć o mniejszej konkurencji z innymi gatunkami (Wielgolaski i Karlsen 2007). Gatunki współwystępujące z niebielistką są tam także niższe oraz brak jest gatunków ekspansywnych. Potwierdzeniem mogą być obserwacje z populacji CEB i ZAK, w których przy wyższej i bardziej zwartej warstwie zielnej

notowano wyższe osobniki *Swertia perennis* niż w pozostałych populacjach z regionu S. Mniejsze rozmiary ciała osobników przystępujących do reprodukcji generatywnej są skutkiem działania doboru naturalnego i efektem ich dostosowania do warunków bytowania (Łomnicki 2013). Co więcej, zbyt długi kwiatostan może niepotrzebnie przywabiać roślinożerców i generować większe koszty. Lienert i in. (2002b) zauważyli pozytywną zależność pomiędzy wysokością roślinności, a poziomem uszkodzeń liści niebielistki przez ślimaki oraz ujemną korelację poziomu uszkodzeń liści przez roślinożerców z powierzchnią siedliska. W prawdzie presję roślinożerców obserwowano rzadko, to jednak w populacjach karkonoskich bywały lata, w których niewątpliwie zjawisko to miało wpływ na poziom owocowania.

Istotnym czynnikiem warunkującym efektywność zapylenia jest dostępność owadów zapylających. Kwitnienie *S. perennis* w górach pokrywa się z kwitnieniem innych gatunków roślin, np. czosnku syberyjskiego i tojadów. W następstwie tego, zapylacze są powszechnie obecne, ale jednocześnie ich dostępność jest ograniczona, gdyż muszą zapylić więcej kwiatów. Niebielistka trwała jest gatunkiem nektarycznym, a to może stanowić o jej przewadze względem innych współwystępujących roślin. Ograniczona dostępność zapylaczy może stanowić wyjaśnienie niższego poziomu owocowania w populacjach z regionu N i SE pomimo, iż osobniki wytwarzały więcej kwiatów i owoców na pęd. Może stanowić także jedną z przyczyn mniej obfitego deszczu nasion w regionie N. Również Lienert i in. (2002b, 2004) zauważyli, iż ze względu na izolację populacji *S. perennis* zapylacze mogą mieć trudność z dotarciem do nich. W trakcie badań obserwowano furażowanie owadów na kwiatach niebielistki mimo, że wszystkie badane populacje w regionie N były otoczone bezpośrednio zadrzewieniami, a w regionie SE głównie agrocenozami. Limitacja zapylaczami może częściowo wyjaśniać wyniki eksperymentów systemu rozrodu, w których wykazano możliwość zachodzenia autogamii i geitonogamii, co może być interpretowane jako modyfikacja strategii reprodukcyjnej w sytuacjach niedoboru owadów zapylających, na obrzeżach zasięgu. Prawdopodobnie zespoły zapylaczy w regionach N i SE są niewystarczające do zapylenia wszystkich dostępnych kwiatów niebielistki mimo czekającej na nie nagrody w postaci nektaru. Również czas kwitnienia może odgrywać tutaj istotną rolę. Osobniki *Swertia perennis* w regionach N i SE zakwitały późnym latem, kiedy większość gatunków roślin już owocowała, a dostępność zapylaczy była ograniczona. Toteż inwestycja w większą liczbę kwiatów i rozbudowa powabni była uzasadniona. Zwiększenie zasięgu oddziaływania na owady (lepsze wyeksponowanie kwiatostanu) może stanowić także wytłumaczenie odnotowanego w regionie N wydłużania kwiatostanu ponad średnią wysokość runi. Innym czynnikiem warunkującym odnotowaną obserwację może być konkurencja o światło z innymi gatunkami. Modyfikacja długości kwiatostanu była wyraźnie widoczna u osobników współwystępujących z trzciną pospolitą (GRA, KAM). W populacjach niebielistki trwałej z terenu Szwajcarii stwierdzono pozytywną korelację pomiędzy wysokością roślinności, a niektórymi cechami opisującymi kondycję osobnika (Lienert i in. 2002b). Natomiast w przypadku *Senecio umbrosus* to abiotyczne warunki

mikrosiedliskowe mogły modyfikować nie tylko wielkość ale i pokrój roślin (Czarnecka 1995). Z drugiej strony obserwowane w regonie SE skupianie kwiatów na kwiatostanie (większe zagęszczenie kwiatów), by efektywniej przywabić owady w warunkach późnego lata sugeruje pytanie: Dlaczego niebielistka w regionie SE zakwitała tak późno? Termin przystępowania do kwitnienia jest elementem strategii życia i wynika z dostosowania osobników do panujących warunków. Analiza danych meteorologicznych z okresu badań (stacja Lublin) pokazała, że średnia miesięczna temperatura powietrza spada poniżej 20°C dopiero we wrześniu. Jednym z wyjaśnień może być, iż w regionie SE w sierpniu jest zbyt ciepło (>18°C) i zbyt sucho, by utrzymać właściwą strukturę pyłku. Pyłek może rozpadać się, stąd rośliny opóźniają kwitnienie. Temperatura może stanowić także wyjaśnienie najmniejszych rozmiarów kwiatów niebielistki w populacjach z regionu SE o najłagodniejszy klimacie z badanych terenów, jednak o mało stabilnych warunkach wodnych. Lambrech i Dawnson (2007) wykazali pozytywną zależność wielkości kwiatów od wilgotności podłoża. Literatura wskazuje, że opóźnienie kwitnienia może nastąpić w niekorzystnych warunkach środowiska, tj. susza, ograniczona dostępność nutrientów, konkurencja (Pons i During 1987; Falińska 1991). W 2013 r. w populacji KAM, gdy w okresie kwitnienia niebielistki było bardzo sucho i gorąco, zaobserwowano zmiany w strukturze pyłku i problem z jego pobraniem w celu wykonania eksperymentów testujących system rozrodu. Z kolei w populacji KUR w 2014 r., kwiatostany masowo zasychały w wyniku niedoboru wody na torfowisku. Dane literaturowe potwierdzają, iż zróżnicowanie wewnątrzpopulacyjne cech opisujących potencjał reprodukcyjny wynika nie tylko z odmiennej kondycji osobników, ale może być związane także z mniej lub bardziej korzystnymi warunkami pogodowymi w danym sezonie (Willems i Bik 1991; Wells i in. 1998 za Tałałaj 2012, Jermakowicz i Brzosko 2016). Na uwagę zasługuje sytuacja z roku 2012 r., w którym odnotowano wyraźny spadek poziomu owocowania w każdym z regionów. Jednak był on najbardziej wyraźny w regionie S. Jednym z potencjalnych wyjaśnień mogą być niekorzystne warunki pogodowe w sezonie wcześniejszym. Rok 2011 zapisał się w historii meteorologii jako rok anomalii. Zima 2011/12 pomimo srogich mrozów w lutym 2012 r. cechowała się wieloma dniami z temperaturą dodatnią.

Odmienność strategii reprodukcyjnej pomiędzy badanymi regionami przejawiająca się, m.in. zróżnicowaniem liczby kwiatów i owoców czy długości pędu i kwiatostanu może wynikać z konkurencji o światło z innymi gatunkami, takich jak: trzcina pospolita, trzęślica modra czy wiązówka błotna. Zaobserwowano, iż pojawianie się trzęślicy modrej i wzrost jej zwarcia na stanowiskach niebielistki trwałej w regionie N prowadził do wycofywania się *S. perennis*. Ekspansja trzęślicy to efekt m.in. dużej amplitudy poziomu wody na torfowisku (Taylor i in. 2001; Hàjkowa i in. 2009). W populacji KAM zaobserwowano większą tolerancję osobników niebielistki na obecność trzciny pospolitej i wiązówki błotnej niż trzęślicy modrej. Jednak masowy pojaw wiązówki błotnej ograniczał występowanie *Swertia perennis* (obserwacja spadku zagęszczenia *S. perennis* na stanowisku KAM w płatach o dużym zagęszczeniu *Filipendula ulmaria*). Ekspansywny charakter

wiązówki błotnej na siedliskach półnaturalnych (nieużytkowanych) wykazały badania Falińskiej (1991). W regionie SE także stwierdzono trzcinę pospolitą, jednak jej zwarcie oraz zajmowany areał były mniejsze. W populacji KOM, w regionie SE niebielistka trwała współwystępowała z trzęślicą modrą. W badaniach populacyjnych czosnku syberyjskiego *Allium sibiricum* w Karkonoszach stwierdzono podobną zależność, mianowicie osobniki czosnku syberyjskiego rosnące w zbiorowiskach ziołoroślowych były istotnie większe niż te występujące na wychodniach skalnych (Martyniak 2013). Autorka wskazuje przede wszystkim typ siedliska oraz wystawę jako czynniki odpowiedzialne za obserwowane różnice w wielkości osobników między analizowanymi stanowiskami. Również badania demograficzne populacji lipiennika Loesela *Liparis loeselii* (gatunku charakterystycznego *Caricetalia davallianae*) pokazały istotną pozytywną zależność pomiędzy wielkością liścia, a wysokością i zwarciem roślinności w obrębie danego płatu siedliska (Oostermaijer i Hartman 2014). Niewykluczone, że te same czynniki środowiskowe są przyczyną zmienności wielkości osobników niebielistki trwałej między badanymi populacjami i regionami. Wysokie podobieństwo składu fizykochemicznego gleb między Beskidem Żywieckim, a Karkonoszami w obrębie badanych stanowisk (Martyniak 2013) wskazuje, że nie jest to czynnik warunkujący różnice w wielkości osobników. Niemniej, powyższe dane pokazuje dużą plastyczność fenotypową gatunku. To właśnie plastyczności przypisuje się kluczową rolę w adaptacji do zmiennych warunków środowiskowych (Wojciechowska 2002; van Kleunen i Fischer 2005; Stöcklin i in. 2009; He i in. 2017).

Ważnym elementem w cyklu rozwojowym roślin oraz istotnym elementem strategii życia gatunku jest podjęcie funkcji reprodukcyjnych. Rośliny przystępują do reprodukcji po osiągnięciu pewnych rozmiarów, gdyż reprodukcja generatywna wiąże się z dodatkowymi kosztami (Schmid i Weiner 1993; Schmid i in. 1994; Wesselingh i in. 1997; Crone i Lesica 2004; Zhao i in. 2006). Przy zasobnym siedlisku roślina zwiększa pobór substancji odżywczych z gleby, a tam gdzie ich brakuje reprodukcja nie występuje lub odbywa się kosztem energii zdeponowanej w organach podziemnych (Abeli i in. 2012). Powszechnie uznaje się istnienie wartości krytycznej opisującej wielkość roślin i warunkującej rozpoczęcie reprodukcji generatywnej (Czarnecka 1995; Bonser i Aarssen 2009). Niezależnie od regionu reguła ta sprawdziła się w populacjach niebielistki trwałej. Jedna z testowanych hipotez zakładała, iż u niebielistki trwałej ma zastosowanie reguła „coś za coś" (*trade off*) i reprodukcja odbywa się kosztem wzrostu osobnika, z tym że relacje między nimi zależą od odmiennych warunków bytowania w różnych częściach zasięgu geograficznego. W regionie S krytyczna wielkość osobnika powyżej, której przystępował on do reprodukcji była niższa niż w pozostałych regionach. Prawdopodobnie koszty reprodukcji generatywnej są na tyle duże w regionie S, iż utrzymanie dużych rozmiarów i jednoczesna reprodukcja stanowią zbyt duże obciążenie dla osobnika. W każdym z regionów osobniki przystępujące do kwitnienia rozkładały w czasie koszty związane z reprodukcją. Nakłady na reprodukcję ujawniały się najwyraźniej w zmianie wielkości liści rozetowych. Wielkość

liścia rozetowego w roku kwitnienia utrzymywała się na takim poziomie jak rok przed kwitnieniem w regionach N i SE, a w rok po kwitnieniu wyraźnie zmniejszała się. Natomiast w regionie S już kwitnieniu towarzyszyło wyraźne zmniejszenie wielkości liścia w stosunku do roku poprzedzającego reprodukcję generatywną, co świadczy o zachodzeniu reguły *trade off* wyłącznie w regionie S. Otrzymany wynik po raz kolejny pokazuje odmienność strategii stosowanych przez osobniki *S. perennis* w różnych warunkach klimatycznych oraz pokazuje ich modyfikacje w zależności do rozmiarów ciała. Choć jak wskazuje literatura (Ma i in. 2010; Yaqoob i Nawchoo 2017) rośliny na wyższych wysokościach n.p.m. inwestują przede wszystkim w rozwój organów podziemnych, szczególnie zapasowych, a alokacja zasobów w rozmiary liścia raczej pozostaje bez zmian, co może tłumaczyć niewielką skalę *trade off* w regionie S. Większe osobniki alokują więcej zasobów w reprodukcję generatywną niż osobniki mniejszych rozmiarów w niższych położeniach n.p.m. natomiast w górach zależność ta jest odwrotna (Guo i in. 2010). Jest to tłumaczone odpowiedzią adaptacyjną na ograniczone zasoby przeznaczone na wzrost i przeżywalność osobników w wyższych wysokościach n.p.m.

Cykl życiowy

Działające na rośliny w środowisku siły selekcyjne warunkują ich dostosowanie, a pojedyncze osobniki oraz całe populacje muszą stale modyfikować swoje strategie życiowe, by zapewnić trwanie gatunku (Van Valen 1977). Spadek dostosowania będzie prowadził do śmierci osobnika i zaniku populacji. Dlatego rośliny są zmuszone do optymalizacji historii życiowych, które mają odzwierciedlenie w cyklu życiowym. Przebieg cyklu życiowego wynika z właściwości gatunku, ale też może być modyfikowany odmiennymi warunkami klimatycznymi i heterogennością siedliska. Zgodnie z hipotezą ACH populacje z centrum zasięgu mają lepsze dostosowanie niż te z jego peryferii (Brown 1995). Istnieje wiele przykładów gatunków, których osobniki modyfikują swój cykl życiowy w zależności od położenia w zasięgu geograficznym, by optymalizować dostosowanie i zapewnić trwanie populacji (Dorken i Eckert 2001, Berg i in. 2005; Abeli i in. 2012; Sun i Cheptou 2012; Villellas i in. 2013).

Prezentowane wyniki badań wydają się być jedynymi dotyczącymi cyklu życiowego *Swertia perennis*. Wprawdzie Lienert i in. (2002b) dotykają problematyki wskazując, iż niebielistka trwała jest gatunkiem długowiecznym, iteroparycznym, a wiek wykopanego kłącza oszacowano na 8 lat, to nie przedstawiają oni przemian jakie zachodzą od momentu kiełkowania nasiona do wydania owoców.

Analizując przebieg cyklu życiowego niebielistki trwałej zaobserwowano zróżnicowanie strategii życia *S. perennis* w różnych regionach. Odmienne warunki w regionach powodują, że zestawy cech historii życiowych różnicują się.

Otrzymane wyniki dowodzą, iż szósty rok życia rośliny to preferowany wiek wydania potomstwa na drodze generatywnej, choć roślina potrafi przyspieszyć cykl poprzez pomijanie niektórych faz

rozwojowych w surowszych warunkach klimatycznych. W regionie S cztery razy częściej niż w regionach N i SE osobniki juwenilne (F1) pomijały fazę dwuliściową (F2) i w kolejnym roku wytwarzały trzy liście (F3). Natomiast osobniki dwuliściowe (F2) z regionu N dwa razy częściej zakwitały w kolejnym roku życia niż w innych regionach. Najbardziej krytycznym etapem życia niebielistki jest stadium osobników juwenilnych, w którym odnotowano najwyższą śmiertelność. Była ona nieznacznie wyższa w regionach N i SE niż w regionie S, co można tłumaczyć mniejszą dostępnością i jakością dogodnych do kiełkowania miejsc. Osobniki w regionie N i SE wydłużają trwanie w fazie juwenilnej bądź zwiększają rozmiary ciała (wielkość i liczbę liści: co trzeci osobniki juwenilny w regionie N i SE trwał w fazie jednoliściowej 2 lata, w regionie S – co piąty) oraz wytwarzając nowe rozety na drodze pomnażania wegetatywnego. Zwiększenie przeżywalności rozet powstających na drodze wegetatywnej, jest możliwe poprzez zachowanie łączności z rozetą macierzystą. Prawdopodobnie długość trwania w stadium F1 jest efektem jakości zasiedlonego mikrosiedliska i konkurencji, m.in. ograniczonych lokalnie zasobów (Bierzychudek 1981; Weppler 2006). Inną przyczyną mogą być ograniczenia zasobów pokarmowych, co wykazano np. dla *Tussilago farfara* (Namura-Ochalska 1993). Chociaż w przypadku niebielistki trwałej wyjaśnienie to może być niewystarczające ponieważ osobniki juwenilne z regionu o surowszych uwarunkowaniach klimatycznych (S) w kolejnym roku częściej wytwarzały dwa liście niż te z regionów N i SE. Elementem strategii jest także obecność zjawiska rejuwenalizacji. Zarówno młode osobniki powstałe z nasion, jak i te, które są efektem pomnażania wegetatywnego, charakteryzują się podobną morfologią części nadziemnych. Stwarza to trudności w ich identyfikacji, podobnie jak w przypadku innych gatunków (Czarnecka 1995; Tałałaj 2012). Dlatego w trakcie badań terenowych starano się w miarę możliwości sprawdzić wielkość systemu korzeniowego osobnika oraz jego łączność z inną rozetą. Mając na uwadze, iż niebielistka trwała jest gatunkiem objętym prawną ochroną w Polsce nie wykonywano działań mogących destrukcyjnie wpływać na osobnika. Bez wątpienia kryterium liczby liści i ich wielkość jest niewystraczające, by móc ocenić wiek biologiczny osobnika. Ważną rolę odgrywają lokalne warunki siedliskowe, w których gatunek bytuje - najmniejsze rozety kwitnące obserwowane w populacji MIZ i ZLO, które wielkością liścia przypominały osobniki juwenilne z regionów N i SE. Kluczowym elementem do rozwiązania tego dylematu byłoby stworzenie charakterystyki organów podziemnych – kłączy. Jednak ze względu na status zagrożenia gatunku nie podjęto takich analiz.

Kilkuletnie obserwacje losów osobników potwierdziły, iż niebielistka jest gatunkiem wieloletnim, z wyraźnym zjawiskiem nakładania się na siebie w czasie następujących po sobie pokoleń. U gatunków wieloletnich intensywność rozmnażania w jednym roku może mieć wpływ na prawdopodobieństwo przeżycia i reprodukcję w kolejnym roku (Olejniczak 2003). Otrzymane wyniki pokazują, iż koszty reprodukcji były na tyle wysokie, że nie wszystkie osobniki maturalne przystępowały do reprodukcji generatywnej i tylko część z nich kwitła więcej niż raz. Jedynie

w populacji CEB udział osobników kwitnących raz i powtarzających kwitnienie był wyrównany. Może to wskazywać na optymalne warunki do rozwoju niebielistki na tym stanowisku. Rośliny z pozostałych populacji z regionu S (ZAK, ZLO, STA) bardzo rzadko powtarzały kwitnienie (5%-10%). Również w populacji KAM notowano stosunkowo wysoki udział osobników powtarzających kwitnienie. Zwiększenie liczby epizodów rozrodczych w populacji KAM może kompensować niższą produkcję nasion i niższą przeżywalność siewek. Powyższe dane sugerują, iż iteroparyczność *S. perennis* może być zależna od warunków lokalnych, głównie dostępności zasobów. Ich dostatek pozwala zgromadzić substancje zapasowe umożliwiające kwitnienie w kolejnym roku. Może to wynikać również z różnej intensywności relacji z innymi komponentami środowiska w poszczególnych populacjach (Lloyd 1980; Crone i Lesica 2004; Maestre i in. 2009; Jacquemyn i in. 2012). W każdym z regionów zaobserwowano zdolność roślin do odbudowy złamanych pędów kwiatostanowych, o ile uszkodzenie następowało na stosunkowo wczesnym etapie rozwoju kwiatostanu, np. wydłużania. Nowo powstały kwiatostan był krótszy i mniej obfity w kwiaty (maksymalnie kilka kwiatów). W przypadku *Swertia perennis* odbudowa uszkodzonych fragmentów tkanek wydaje się wynikać z uwolnienia nagromadzonych zasobów energii w organach podziemnych bądź z dostępności tej energii z bieżących przemian biochemicznych i wyewoluowała jako strategia ograniczająca negatywny wpływ różnych rodzajów uszkodzeń na fitness osobnika (Belsky i in. 1993).

Ważnym zjawiskiem, które zostało zaobserwowane podczas badań cyklu życiowego *S. perennis* jest odpoczynek wegetatywny. Jak dotąd nie opublikowano doniesień wskazujących na występowanie tego zjawiska u *Swertia perennis*. Zagadnienie uśpienia na poziomie osobnika (czasowego nie pojawienia się roślin and powierzchnią) jest stosunkowo słabo poznane i najczęściej opisywane dla przedstawicieli rodziny *Orchidaceae,* a próby wyjaśnienia jego mechanizmów rozpoczęły się stosunkowo niedawno (Tamm 1972; Kull 2002; Shefferson 2004, 2009; Hawryzki i in. 2011; Shefferson i in. 2018). Podczas uśpienia roślina może czerpać energię ze zgromadzonych zasobów bądź dzięki symbiozie z grzybami mikoryzującymi. Najnowsze badania dowodzą, iż uśpienie jest adaptacją w odpowiedzi na zmienne, ogólnie trudne warunki środowiska i/lub konsekwencją kosztów poniesionych na wzrost i reprodukcję (Shefferson i in. 2014, 2018). Aczkolwiek koszty tymczasowe (krótkoterminowe) i zdarzenia losowe osobno nie tłumaczą częstotliwości obserwowanego zjawiska. W badanych populacjach niebielistki trwałej osobniki odpoczywające stanowiły na ogół niewielką część populacji, aczkolwiek w populacji KAM ich udział wynosił 29%. Ponieważ do odpoczynku przystępowały najczęściej osobniki kwitnące to najbardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem odpoczynku u niebielistki wydaje się być wzmożony wysiłek reprodukcyjny. Udział osobników odpoczywających w regionie N był dwa razy wyższy niż w regionach SE i S. Tylko niewielka część osobników odpoczywających rozrastała się wegetatywnie, częściej w regionie N i S niż w regionie SE. Shefferson i in. (2018) rzadsze przystępowanie osobników do odpoczynku oraz ich niewielki udział w populacji uzależniają od długości życia gatunku i obecności grzybów mikoryzujących, np.

w przypadku storczyków. Okres przeprowadzonych badań jest zbyt krótki, by móc potwierdzić wyniki analiz Shefferson i in. (2018), iż długość odpoczynku jest zależna od wysokości n.p.m. W przypadku niebielistki trwałej odpoczynek wydaje się być wypadkową współdziałających ze sobą presji generujących większe koszty związane ze wzrostem i sukcesem reprodukcyjnym u poszczególnych osobników zasiedlających mniej korzystną przestrzeń (mikrosiedlisko). Raczej nie odgrywa istotnej roli w kształtowaniu liczebności populacji *S. perennis* jak stwierdzono to w przypadku innych gatunków roślin, w szczególności storczyków (Kull 2002; Brzosko 2002, 2003; Shefferson 2009). Nie można jednak wykluczyć, że zjawisko może ulec nasileniu w przypadku pogorszenia warunków siedliskowych populacji niebielistki trwałej. Shefferson i in. (2018) sugerują, iż odpoczynek może być odpowiedzią na konkurencję bądź zgryzanie. Pomimo, iż zjawisko to notowano stosunkowo rzadko, wydaje się być ono ważnym elementem historii życia niebielistki trwałej i istotnym mechanizmem w dobie zmian klimatu. Poczynione obserwacje są niezwykle interesujące i mogą stanowić inspirację nowych, ciekawych prac badawczych.

System rozrodu

System rozrodu (ang. breeding system) definiowany jako anatomiczne, morfologiczne i fizjologiczne aspekty reprodukcji generatywnej osobnika i populacji (Neal i Anderson 2005) jest jednym z istotniejszych aspektów biologii gatunku i jednocześnie jednym z najważniejszych czynników kształtujących strukturę i dynamikę populacji, wewnątrzpopulacyjną zmienność genetyczną, genetyczne zróżnicowanie pomiędzy populacjami danego gatunku, jak również ewolucję genomów (Hamrick i Godt 1989, Barrett 2003, Charlesworth 2006). Mechanizmy rozprzestrzeniania się pyłku, wynikające z różnych strategii rozrodu zostały albo na trwale wykształcone u roślin na bardzo różnych poziomach taksonomicznych lub też są w toku ciągłej ewolucji postrzegane jako adaptacje do zmieniających się warunków środowiska (Charlesworth 2006). Poznanie systemu rozrodu jest jednym z kluczowych problemów przy diagnozie stanu zagrożenia oraz przy planowaniu strategii ochrony taksonów rzadkich i zagrożonych wyginięciem. Literatura naukowa na temat systemu rozrodu w rodzaju *Swertia*, który liczy około 150 gatunków jest bardzo skromna (Chassot i in. 2001; Duan i Liu 2007). Informacje na temat systemu rozrodu *Swertia perennis* zostały opisane w ograniczonym stopniu w jednej pracy na przykładzie populacji z terenu Alp (Lienert i Fischer 2004).

Otrzymane wyniki z eksperymentów przeprowadzonych w populacji KAM z regionu N nad strategią rozrodu *Swertia perennis* są zgodne z wynikami badań Lienert i Fischer (2004) oraz Duan i Liu (2007) nad systemem rozrodu u *S. przewalskii*. Wykazano, iż niebielistka trwała jest gatunkiem samozgodnym, o mieszanym systemie rozrodu. Świadczy o tym wytwarzanie owoców na drodze autogamii jak też fakt, że powstające w wyniku geitonogamii owoce i nasiona niebielistki trwałej zarówno pod względem liczby i wielkości nie różniły się wyraźnie od owoców i nasion powstałych w wyniku indukowanej ksenogamii oraz osiągały parametry zbliżone do nasion zebranych z natury. Potwierdza to, iż niebielistka jest gatunkiem wysoce samozgodnym. Samozgodność może wynikać

z adaptacji do niestabilnych warunków środowiskowych, tak by zabezpieczyć sukces reprodukcyjny poprzez samozapylenie, jak też gwarantuje zapylenie w sytuacji niedoboru owadów zapylających. Jest to nie zwykle ważny element systemu rozrodu mówiący o realizowanej przez dany gatunek strategii. Pomimo, iż Lienert i Fischer (2004) nie testowali możliwości zachodzenia autogamii spontanicznej i indukowanej u niebielistki trwałej, a Duan i Liu (2007) nie potwierdzili możliwości występowania autogamii spontanicznej u pokrewnego gatunku *Swertia przewalskii,* to wyniki przeprowadzonych eksperymentów wskazują na możliwość zachodzenia tego procesu u niebielistki trwałej. Otrzymane w 2012 roku wyniki wskazują, że teoretycznie autogamia spontaniczna może mieć miejsce, choć sam proces jest niekorzystny dla gatunku. Owoce powstałe w wyniku tego typu zapylenia były mniejsze, często puste lub nie zawierały dobrze wykształconych nasion lub zawierały ich istotnie mniej względem pozostałych typów zapylenia.

Niższa produkcja nasion dobrze wykształconych w eksperymentach testujących autogamię może być przejawem depresji inbredowej na poziomie nasion (Lienert i Fischer 2004). Natomiast możliwość samozapłodnienia można tłumaczyć czasowym nachodzeniem na siebie fazy męskiej i żeńskiej w kwiecie. Możliwość i częstość wystąpienia fakultatywnej autogamii w różnych częściach zasięgu, w populacjach tego samego gatunku może wynikać z realizacji odmiennych strategii rozrodu warunkowanych lokalnymi warunkami środowiska czy kondycją roślin bądź też niedostatkiem zapylaczy. Zachodzenie autogamii spontanicznej może stanowić adaptację do lokalnych warunków środowiska na obrzeżach zasięgu, gdzie przeprowadzono eksperyment (Ashman i Schoen 1997; Mustajärvi i in. 2001; Charlesworth 2006).

Jak wyżej wspomniano, brak jest danych literaturowych o możliwości zachodzenia autogamii u niebielistki trwałej, jednak istnieją liczne doniesienia dla gatunków z rodzaju *Gentiana* o obecności autogamii spontanicznej w tej grupie roślin, głównie u gatunków rocznych i dwuletnich (Luijten i in. 1998: *Gentanella germanica*), ale nie tylko (np. Petanidou i in. 2001: *Gentiana pneumonathe,* Oostermeijer i in. 2002: *Gentiamopsis ciliata*), (Freitas i Sazima, 2009). Petanidou i in. (2001) wykazali, iż zdolność do autogamii spontanicznej u *G. pneumonathe* wzrasta wraz z wiekiem kwiatu (starzeniem się słupka), co może być adaptacją do niesprzyjających warunków pogodowych, negatywnych zmian w siedlisku, jak też może być warunkowane małą wielkością populacji oraz redukcją dostępności zapylaczy. Wynika z tego, iż możliwość występowania autogamii spontanicznej ma raczej charakter ciągły w czasie, co sugerują również Arathi i in. (2002) oraz Kalisz i Vogler (2003). Przyjęty i stosowany podział autogamii spontanicznej wyróżnia trzy okresy: autogamia wczesna, konkurująca oraz późna (Lloyd 1979, 1992). Poczynione obserwacje ponownego zamykania się kwiatów pod koniec ich kwitnienia mogą stanowić przesłankę wskazującą na możliwość zachodzenia autogamii późnej u niebielistki trwałej, która pojawia się w momencie braku ksenogamii. Dochodzi wówczas do ponownego przestrzennego zbliżenia organów płciowych. Obserwacja ta wymaga głębszego zbadania w celu rzetelnego potwierdzenia. Zmiany położenia w przestrzeni

pręcików i słupków względem siebie zostały opisane już u wielu gatunków z rodzaju *Gentiana* i *Gentianella* (Müller 1881; Webb i Pearson 1993). Taki mechanizm stwierdzono również u przedstawicieli innych rodzin, np. *Berberidaceae: Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) T. S. Ying, (Xiong i in. 2013). Późne samozapylenie z ewolucyjnego punktu jest zasadne, gdyż zabezpiecza produkcję nasion lub co najmniej zwiększa szanse na ich powstanie w warunkach niedoboru zapylaczy, jednocześnie utrzymując zapylenie krzyżowe jako podstawowy system rozrodu (Sun i in. 2014, Sun i in. 2005). Freitas i Sazima (2009) mówią o późnym samozapyleniu na przykładzie neotropikalnych gatunków *Gentianaceae* jako adaptacyjnej strategii ewolucyjnej zabezpieczającej niepomyślność zapylenia krzyżowego, w której obecność dichogamii i herkogamii stanowi dowód na dominację (pierwszeństwo) zapylenia krzyżowego. Dzięki takiej strategii ksenogamia jest stale faworyzowana jednak przy niesprzyjających warunkach środowiska czy niskiej efektywności zapylaczy późna autogamia zapewnia sukces reprodukcyjny (wydanie nasion). Późne samozapylenie jako najbardziej korzystne ewolucyjnie było sugerowane już przez Lloyd i Schoen (1992) czy Barrett (2002). Co więcej *Swertia perennis* jako gatunek klonalny i długowieczny, który nie opiera całkowicie sukcesu reprodukcyjnego na jednokrotnym wydaniu nasion, może stosować strategię późnej autogamii (w tym geitonogamii) jako mechanizm zabezpieczający ksenogamię, tzw. *reproductive asssurance* (Lloyd 1979, 1992; Luijten i in. 1998).

Również wysoka efektywność zapylenia w wyniku geitonogamii (wysoki udział nasion dobrze wykształconych) może stanowić adaptację gatunku do lokalnych, trudnych warunków środowiska. W górach warunki pogodowe mogą podlegać silnym fluktuacjom i mieć niekorzystny wpływ na furażowanie owadów. Na niżu, ze względu na przesunięcie kwitnienia na okres późnego lata (od sierpnia do października), kiedy jest mniej owadów zapylających i kwitnie mniej roślin, czynnik ten może również utrudnić wystąpienie skutecznej ksenogamii. Z drugiej strony, powinny istnieć mechanizmy faworyzujące ewolucyjnie korzystną ksenogamię, tym samym zabezpieczające przed nadmiernym zachodzeniem samozapylenia, w tym geitonogamii. Warto przyjrzeć się zapylaczom oraz sposobom ich furażowania. Podstawowymi zapylaczami *S. perennis* są błonkówki i muchówki. Kwiaty często są odwiedzane przez trzmiele i pszczoły, które najczęściej furażują zgodnie z tzw. *hipotezą zmniejszającej się nagrody*, która zakłada, że trzmiele oraz pszczoły opuszczają kwiatostan po odwiedzinach kilku kwiatów, gdy pozyskanie nagrody (gradient nektaru) jest niskie, poprzez co ograniczają szansę zajścia geitonogamii (Fisogni i in. 2011). Podczas obserwacji furażowania w populacji KAM zauważono, że gdy na kwiatostanie są otwarte pojedyncze kwiaty (1-2) to trzmiel przelatuje z kwiatostanu na kwiatostan, natomiast jeśli jest dużo otwartych kwiatów na jednym kwiatostanie to owad zostaje na nim dłużej, sprawdzając poszczególne kwiaty. W 2012 r. odnotowano wyraźny udział kwiatów zniszczony – pogryzione płatki, zjedzone słupki w pąku kwiatowym. Jednak część z nich rozwija się, a część obumiera. Z nektaru korzystały także mrówki.

U niebielistki trwałej mechanizmem zabezpieczającym przed zbyt częstą geitonogamią może być stopniowe i losowe otwieranie się kwiatów. Bawa (1974) sugeruje, że losowość otwierania się kwiatów może stanowić przystosowanie faworyzujące zapylenie krzyżowe na poziomie kwiatostanu. Prace prowadzone na goryczkach wskazują, że fragmentacja oraz wielkość populacji także może modyfikować typ rozrodu (Fischer i Matthies 1998; Luijten 1998; Oostermeijer i in. 1998). Geitonogamia może być traktowana jako „produkt uboczny selekcji" na liczne kwiaty na pędzie, tak aby przywabić jak najwięcej owadów i zwiększyć sukces zapylenia krzyżowego (de Jong i in. 1993, Harder i Barrett 1995). Niemożność uniknięcia geitonogamii wynikającej z behawioru zapylaczy może przyczyniać się do powszechnej obecności stabilnego mieszanego systemu rozrodu (Devaux i in. 2014). Devaux i in. (2014) pokazują, iż ekologiczne mechanizmy biologii zapylenia mogą równoważyć silną, genetyczną przewagę autogamii w celu wytworzenia stabilnego mieszanego sytemu rozrodu. Już Darwin (1876) zwrócił uwagę, iż fenologia kwitnienia i mieszany system rozrodu wyewoluowały jako „*trade off*" między cechami zwiększającymi atrakcyjność kwiatów dla owadów, a niekorzystnymi efektami geitonogamii (depresja inbredowa), choć zastosowanie przez niektórych przedstawicieli świata roślin tzw. *strategii oszukańczej* (szczególnie pośród storczyków) może niwelować wartość współczynnika inbredu (Cozzolino i Widmer, 2005 oraz Pellegrino i in. 2007), gdyż w grupie „oszukańczej" na skutek braku nektaru owady znacznie częściej przemieszczają się na większe odległości. Nagroda w postaci nektaru wydłuża czas przebywania owada na danym kwiatostanie, jak również wpływa na częstsze jego powroty oraz częstsze odwiedziny sąsiednich kwiatostanów niż tych położonych w dalszej odległości.

Niezbadanym, jednak ciekawym wątkiem w badaniach strategii rozrodu niebielistki, może okazać się rola mrówek. Na kwiatach oprócz zapylaczy obserwowałam często mrówki. W literaturze brak doniesień, by mrówki zapylały kwiaty niebielistki, jednak nektar jest dla mrówek wartościowym pokarmem. Rola mrówek w procesie zapylenia jest nadal słabo poznana. Badania dotyczące interakcji między kwiatami (głównie gatunków tropikalnych), zapylaczami i mrówkami wskazują, że mogą one negatywnie oddziaływać na proces zapylenia poprzez wpływ na częstotliwość i czas trwania odwiedzin właściwych zapylaczy. Jednocześnie sugeruje się, że kwiaty mogą mieć zdolność do ich odstraszania, ale mechanizm ten nie jest jeszcze poznany (Junker i in. 2007). Z kolei badania De Vega i Herrera (2013) nad rolą mrówek u gatunków myrmekofilnych dowodzą, iż mrówki poprzez przenoszone przez siebie drożdże mogą modyfikować skład nektaru (zwiększają udział fruktozy) i tym samym sterować intensywnością i sposobem żerowania innych zapylaczy. Ponieważ niebielistka trwała jest gatunkiem zagrożonym, jej populacje są izolowane, a niektóre ponadto cechują niewielkie liczebności, badania dotyczące relacji roślina – zapylacze są ważne w zapewnieniu właściwej ochrony.

Wyniki prac Lienert i Fischer (2004) oraz badania własne potwierdzają, iż w naturze *S. perennis* nie jest limitowana pyłkiem (liczba nasion była najwyższa w wyniku zapylenia naturalnego) oraz, iż istnieją mechanizmy faworyzujące zapylenie krzyżowe i zapobiegające autogamii spontanicznej –

kwiaty są dychotomiczne i herkogamiczne. Wysoki udział nasion prawidłowo wykształconych (78%, 2012 – 79%, 2013) w próbie z natury wyklucza hipotezę o niewystarczającej liczbie zapylaczy. Choć Duan i Liu (2007) na podstawie otrzymanych wyników stwierdzają, iż u *Swertia przewalskii* zapylenie pyłkiem z jednego kwiatu było niewystraczające, by w pełni skutecznie zapłodnić wszystkie zalążki. Niemniej oba zespoły badawcze wskazują jednocześnie, że jakość pyłku była odpowiedzialna za obserwowane efekty prowadzonego eksperymentu. Gorsza jakość pyłku mogła być przyczyną niższego udziału nasion dobrze wykształconych w eksperymencie testującym indukowaną ksenogamię w 2013 r. (w trakcie prowadzenia eksperymentu notowałam wiele dni deszczowych co bez wątpienia rzutowało na właściwości pyłku). Znamiona słupków w naturze były wysycone ziarnami pyłku wielu roślin, o różnym poziomie pokrewieństwa, stąd efekt jakości pyłku nie został odnotowany. Obecność wielu deszczowych dni mogła mieć wpływ również na intensywność i sposób żerowania zapylaczy, tym samym na mechanizmy przenoszenia pyłku, jak też okres trwania receptywności znamienia. Duan i Liu (2007) wskazują, iż wiek kwiatu u *S. przewalskii* może determinować udział dobrze wykształconych nasion w owocu. Ziarna pyłku *S. przewalskii* utrzymują aktywność zaledwie przez około 5 godzin, również znamię słupka jest krócej receptywne niż u większości badanych goryczek, u których ziarna pyłku pełnią swoją rolę przez okres 3-5 dni. Jeśli moment najwyższej receptywności znamienia przypadł na okres deszczowy to owady mogły z opóźnieniem trafić na dany kwiat (o obniżonej receptywności), co wpłynęło na efektywność zapylenia krzyżowego. Przeciwdziałaniem niekorzystnym warunkom pogodowym mogłoby być zastosowanie strategii „*siedź i czekaj*" (wydłużenie okresu receptywności znamienia; Bingham i Orthner 1998), notowanej u wielu gatunków goryczek (Petanidou i in. 1998, 2001; Bynym i Smith 2001). Jednak zastosowanie tej strategii mogłoby prowadzić do nakładania się na siebie faz receptywności znamienia i słupka, tym samym możliwości zaistnienia autogamii spontanicznej. Wprawdzie w 2013 r. nie potwierdziłam występowania autogamii spontanicznej, jednak została ona odnotowana w 2012 r. Udział dobrze wykształconych nasion w próbie z natury w 2013 r. względem 2012 r. nie różnił się, ale udział nasion skiełkowanych był znacznie niższy (2012: 80%; 2013: 35%). W celu potwierdzenia lub zaprzeczenia istnienia przestrzennych barier uniemożliwiających zachodzenie w naturze autogamii u niebielistki trwałej warto wykonać dodatkowe analizy opisujące okresy receptywności organów płciowych, podobnie jak uczynili to Duan i Liu (2007) w przypadku *S. przewalskii*.

Istotnym elementem mającym wpływ na ocenę perspektyw zachowania gatunku było zbadanie czy typ zapylenia ma wpływ na poziom kiełkowania powstałych nasion. Wyniki badań wykazały istotne różnice między dwoma latami badań. Poziom kiełkowania nasion w 2014 r. był zbliżony do wyników Lienert i Fischer (2004), którzy uzyskali: 41%±3,08 poziom kiełkowania nasion kontrolnych, 31%±3,45 udział wschodów z nasion uzyskanych w wyniku geitonogamii oraz 32%±2,92 w zapyleniu krzyżowym pojedynczym. Choć w roku 2014 udział skiełkowanych nasion w próbie z natury oraz

indukowanej ksenogamii K.p. był niższy niż udział nasion powstałych w wyniku autogamii indukowanej. Zaskakująco wysoki udział nasion kiełkujących otrzymałam dla geitonogamii.

Różnorodność genetyczna

Dostępna literatura na temat zróżnicowania genetycznego w obrębie gatunku *Swertia perennis* czy na temat struktury filogenetycznej jest nieznaczna. Zagadnienie to stanowi główny temat tylko jednej pracy naukowej, Groff i in. 2015. Takson nie jest łatwym obiektem badań ze względu na parafiletyczny charakter rodzaju *Swertia* L. (Chassot i in. 2001; Struwe i Albert 2002; Xue i in. 2007). Natomiast badania genetyczne wydają się jedyną właściwą metodą pomocną w rozstrzygnięciu historii rozmieszczenia gatunku, gdyż istnieje niewiele analiz pyłkowych i makroszczątków *Gentianancea* (Chassot i in . 2001; Groff i in. 2015 za Miller 1989). Analizy genetyczne mogą dostarczyć również informacji o wpływie fragmentacji na stopień zmian genetycznych zachodzących w różnych częściach europejskiego zasięgu geograficznego (zmiany struktury filogeograficznej niebielistki trwałej), co z kolei może skutkować, m. in. powstaniem odrębnych, izolowanych grup genetycznych, mających swoje odzwierciedlenie również w odmiennych procesach demograficznych oraz historii życiowych badanego gatunku.

Populacje z Centralnej Azji (*S. obtusa*) oraz populacje amerykańskie (*S. perennis*) są wyraźnie odseparowane od europejskich na drzewie filogenetycznym. W Ameryce Płn. za centrum występowania niebielistki trwałej uznaje się płd. część Kordyrierów (Groff i in. 2015), w Europie są to Alpy (Hultén i Fries 1986). Brak wspólnych haplotypów między tymi kontynentami sugeruje, iż haplogrupy wyraźnie rozdzielają się między nimi. Przeprowadzone analizy DNA chloroplastowego wykazały stosunkowo wysokie zróżnicowanie haplotypów w europejskiej części zasięgu. Haplotyp H4 jako haplotyp ancestralny występuje powszechnie na obszarze Europy, a pozostałe haplotypy są raczej ograniczone w swoim występowaniu do pojedynczych lokalizacji lub regionów (np. H3, H6, H7), co świadczy o płytkiej przestrzennej strukturze geograficznej. W populacji z Doliny Biebrzy wykryto tylko jeden haplotyp H1, ograniczony występowaniem do tej populacji, który w sieci parsymonii łączy ze sobą haplotyp ancestralny H4 z haplotypem H2 występującym włącznie w ograniczonych lokalizacjach w górach. Populacja biebrzańska nosząca haplotyp H1 wydaje się być stabilną, starą populacją, do której migracja następowała wcześniej niż w ostatnim zlodowaceniu oraz z innego kierunku niż w przypadku pozostałych badanych populacji. Dwa haplotypy H5 i H8 ograniczone swoim zasięgiem do pojedynczych stanowisk oraz H3 i H6 z polskich masywów górskich mogą świadczyć o ich niedawnym powstaniu (niska frekwencja i peryferyjne położenie w sieci parsymonii). Można przypuszczać, że zmiany klimatyczne, zmiany w siedlisku, w tym jego użytkowanie (antropopresja) doprowadziły do ich powstania. Populacje górskie z Tatr i Sudetów tworzą odrębną linię genetyczną od alpejskich.

Dychotomia drzewa odzwierciedla również podział w obrębie Alp na dwie podgrupy: pierwsza, liczna, w której jest szeroko rozpowszechniony na niżu, ancestralny haplotyp H4; druga to haplotyp H2 stwierdzony w jednej populacji alpejskiej (Fr5) oraz w populacjach beskidzkich (CEB, MIZ, nie Tatry). Populacja francuska z przedgórza Alp (Fr5) nosząca H2 jest zlokalizowana nieopodal jednego z hipotetycznych glacjalnych refugiów. Fr5 znajduje się, podobnie jak wysokogórska populacja Fr6 (H4), na prawdopodobnej trasie postglacjalnej migracji gatunków „*Rhodanian pathway*" na teren Alp (Parisod 2008).

Różnorodność haplotypów na obszarze Alp, we Francji (H4, H2 przedmiotowa praca) oraz w Austrii i Szwajcarii (dane z GenBank) może być efektem izolacji przestrzennej refugiów w Plejstocenie (Kadereit i in. 2008, Parisod 2008). Rozstrzygniecie tych niejasności wymaga jednak zwiększenia zagęszczenia próbkowania na terenie Alp. Niemniej powyższe implikuje, że niebielistka dotarła do Alp przed ostatnim zlodowaceniem. Odmienność haplotypów tatrzańskich może mieć podobną genezę (Ronikier i in. 2008, Ronikier 2011). Niemniej współwystępowanie w Beskidzie haplotypów pochodzących z dwóch linii rodowych (haplotyp H2 i H7) może świadczyć o strefie kontaktowej na tym obszarze, co zostało wykazane, np. dla *Erinus alpinus* L. (Stehlik i in. 2002), w wschodniej Szwajcarii czy dla *Melampyrum sylvaticum* w Karpatach (Těšitel i in. 2009). Taki wynik może również sugerować długotrwałą niezależną ewolucję linii karpackich wskazując na ważną rolę Karpat jako łącznika między systemami górskimi Azji i Europy. Inną przyczyną tłumaczącą sytuację w Beskidzie mogłaby być dyspersja dalekiego zasięgu. Kadereit i in. (2008) za de Queiroz (2005) sugerują, iż możliwość dalekiej dyspersji tłumaczy dysjunkcję geograficzną jedynie w sytuacji kiedy rozdział między odrębnymi liniami nastąpił później niż bariery migracyjne. Natomiast Saville (1972) określił, iż w glacjale przy zimowych silnych wiatrach, po śniegu i lodzie, nasiona taksonów arktyczno-alpejskich mogły pokonywać dystans nawet 3000 km.

Zgodnie z oczekiwaniami populacje sudeckie *Swertia perennis* L. nosiły ten sam haplotyp (H7) co populacje z Tatr to potwierdza bliski związek pomiędzy Karpatami Zachodnimi a Sudetami. Przyczyną tego zapewne są wspólne refugia w okresie ostatniego zlodowacenia bądź też niedawne zdarzenia dyspersji na niewielkie odległości. Badania filogenetyczne *Pulsatilla vernalis* czy *Hieracium silesiacum* dostarczają spójnych wniosków z powyższym twierdzeniem (Ronikier i in. 2008, Ronikier i Szeląg 2008). Populacje z Tatr i mogą być przykładem przed czwartorzędowego wikaryzmu i świadczyć o braku późniejszego przepływu genów pomiędzy Karpatami a Alpami bądź o odmiennej populacji źródłowej. Podobne przyczyny dysjunkcji pomiędzy Alpami a Karkonoszami tłumaczy rozmieszczenie gatunków górskich, tj. *Campanula alpina* (Ronikier i in. 2008), *Ranunculus glacialis* (Schönswetter i in. 2003), *Hypochaeris uniflora* (Mráz i in. 2007) czy *Geum montanum* i *G. reptans* (Thiel-Egenter i in. 2009). Jednak w przeciwieństwie do nich, u niebielistki trwałej nie można wykluczyć postglacjalnej izolacji Karpat czy dalekiej dyspersji z uwagi na powszechne występowanie haplotypu H4 na Niżu Wschodnio-Bałtycko-Białoruskim (prowincja). Choć Ronikier

(2011) twierdzi, iż warunki ekologiczne w epoce ostatniego zlodowacenia powodowały raczej wysokościową zmianę zasięgów występowania gatunków górskich i krótkodystansowe ich migracje. Z kolei przykład *Cochlearia pyrenaica* wskazuje na możliwość trwania małych populacji rozmieszczonych u podnóży masywów górskich w wilgotnych lokalizacjach na obrzeżach lodowca (Koch i in. 2003, Cieślak i in. 2007). Niemniej podobne wyniki wskazujące na istnienie odrębnych linii rodowych w Karpatach, w szczególności w Tatrach, otrzymano dla spokrewnionego z niebielistką gatunku arktyczno-alpejskiego *Comastoma tenellum*. Badania filogenetyczne dowiodły, iż migracja z Azji na teren europejskich masywów górskich nastąpiła przed ostatnim zlodowaceniem (Schönswetter i in. 2004). Istnieje przypuszczenie, iż przedstawiciele rodzaju *Swertia* mogli mieć wpływ na kształtowanie historii tego gatunku (Chassot i in. 2001). Podobne wyniki zaprezentowali Jang i in. (2005) w obrębie sekcji *Gentianella*, choć przyczyna tego rozdziału może być odmienna. Odrębność zidentyfikowanych haplotypów w polskich górach może sugerować istnienie innych refugiów. Nie wykluczona jest także ich obecność w samych Karpatach bądź też część zmienności haplotypowej (H7) mogła pochodzić z refugiów na terenie Półwyspu Bałkańskiego (Birks 2008; Freeland 2008, Ronikier 2011). Interesującym będzie weryfikacja zróżnicowania haplotypów z populacji bałkańskich *Swertia perennis* oraz występującej tam *Swertia punctata*, która morfologicznie i siedliskowo przypomina niebielistkę trwałą, a przez niektórych autorów była uznawana za odmianę *S. perennis* (Tutin 1972). Przedstawione powyżej hipotezy dotyczące historii niebielistki trwałej w Europie powinny stanowić inspirację do dalszych badań. Ich głębsza analiza może dostarczyć interesujących informacji na temat biogeograficznych mechanizmów odpowiedzialnych za tworzenie się rozmieszczenia gatunku w Europie, w różnych ramach czasowych.

Rozprzestrzenienie haplotypu H4 może świadczyć o krótkotrwałej izolacji przestrzennej między populacjami na niżu a centrum występowania (Alpy). Rozmieszczenie przestrzenne H4 również może dowodzić, iż postglacjalna migracja na północ następowała z refugium na obszarze Alp i ich przedgórza. Istnieje wiele doniesień o potencjalnych refugiach wielu gatunków roślin w Alpach w czasie ostatniego zlodowacenia (Schönswetter i in. 2002; Schönswetter i in. 2004, 2004a; Parisod 2008). Autorzy wskazują przede wszystkim przedgórze Alp (przy krawędziach lodowca) jako potencjalne refugia, w przeciwieństwie do wcześniejszych założeń o roli nunataków (Birks 2008).

Intrygująca jest obecność unikalnego haplotypu H1 na płn. krańcach zasięgu. Jego odrębna pozycja na drzewie względem pozostałych haplotypów europejskich sugeruje inną genezę – migrację z innych potencjalnych refugiów glacjalnych położonych na Nizinie Środkowoeuropejskiej bądź wcześniejszą migrację sprzed Czwartorzędu, np. z Azji jeśli założymy, że gatunek migrował płn. połączeniem (Kadereit i in. 2008).

Odrębność haplotypu H2 od pozostałych występujących w Alpach oraz jego zestawienie w jedną grupę z haplotypem z Gór Skalistych (H12) na drzewie filogenetycznym sugeruje jego odległy wiek,

na czas gdy niebielistka po raz pierwszy osiągnęła Alpy w wyniku kolonizacji prowadzącej do powstania wikariantów między Europą a Ameryką Płn. czy Azją. Wikaryzm między kontynentami sugeruje Groff i in. (2015) wnioskując na podstawie niewielkiej liczby polimorfizmów w regionie trnL-trnF. Przykład innego elementu arktyczno-alpejskiego *Dryas octopetala* i blisko spokrewnionego z nim *D. integrifolia* potwierdza brak dyspersji między kontynentami i możliwość tworzenia wikariantów (Birks 2008). Badacze *Gentianella* w Europie (Jang i in. 2005) przyczyn małej zmienności sekwencji w odcinku trnL-trnF w obrębie sekcji szukają w interglacjalnym wikaryzmie. Wikaryzm sugeruje również Ronikier (2011) jako przyczynę wysokiej zmienności genetycznej elementów arktyczno-alpejskich w europejskich górach.

Rodzaj *Swertia* to grupa parafiletyczna, którą należy uznać za takson macierzysty dla wielu innych rodzajów w obrębie *Gentianaceae* (Chassot i in. 2001). Gatunek *Swertia perennis* najprawdopodobniej pochodzi z Himalajów (Meusel i in. 1978), skąd podjął ekspansję w kierunku płd.-wsch. w stronę Afryki oraz na zachód, na tereny obecnej Ameryki Płn., gdzie powstały dwa wtórne centra różnicowania się (Ho i in. 1994). Kadereit i in. (2008) wskazuje, że migracja gatunku z gór Środkowej Azji następowała zarówno w kierunku zachodnim jak i wschodnim, połączeniem północnych lub południowych masywów górskich na europejskie obszary górskie. Teoretycznie wędrówka mogła odbywać się zarówno drogą północną poprzez Ural (znane izolowane stanowiska *Swertia perennis* z płn. Rosji czy Białorusi) oraz od strony południowej - masywami Wyżyny Irańskiej (Zagros), Azji Mniejszej (Taurus, G. Pontyjskie), Półwyspu Bałkańskiego (Bałkany, Rodopy). Na tę chwilę liczba analizowanych prób, ilościowo i przestrzennie, jest zbyt mała, by móc odtworzyć szlaki kolonizacji gatunku w Europie, a powyższe rozmyślania wymagają bardziej szczegółowych analiz. Niezależnie od przebiegu dróg migracji *Swertia perennis* L. kolonizowała Europę co najmniej dwa razy. Po raz pierwszy przed Plejstocenem. Drugi raz, stosunkowo niedawno w wyniku postglacjalnych migracji i/lub dyspersji z alpejskich refugiów. Powyższe wnioski są zgodne z otrzymanymi dla spokrewnionego z niebielistką taksonu *Comastoma tenellum* (Schönswetter i in. 2004).

Zróżnicowanie morfologiczne

Systematyka gatunku niebielistki trwałej *Swertia perennis* L. zmieniała się znacząco od momentu pierwszego jej opisania przez Karola Linneusza. W międzyczasie wiele jednostek systematycznych zostało z niej wydzielonych, mimo to nadal istnieją niejasności w tym względzie (patrz rozdział Opis gatunku). Taksonomiczny koncept w obrębie rodzaju *Swertia* nigdy nie był stabilny, głównie ze względu na makromorfologiczne cechy, które nie prezentują wystarczająco jednoznacznych różnic uniemożliwiając tym samym wyodrębnienie poszczególnych jednostek taksonomicznych. Również niska zmienność pyłku nie pomogła w rozwiązaniu tych dylematów (Chassot i in. 2001). Dlatego najnowsze prace porządkujące systematykę rodzaju *Swertia* wykorzystują do badań analizy genetyczne (Yuan i Küofer 1995, von Hagen i Kadereit 2001, Chassot i in. 2001, Struwe 2014).

Niemniej nadal są podejmowane próby prządkowania systematyki przedstawicieli tego rodzaju przy użyciu metod klasycznych. Skłoniło mnie to do podjęcia wstępnej próby włączenia się w tę nadal aktualną dyskusję. Posiadając znaczny zbiór danych wielu cech morfologicznych osobników z różnych części zasięgu geograficznego (z różnych wysokości n.p.m) postanowiono sprawdzić zmienność cech morfologicznych, w tym tych wskazywanych jako wyróżniające podgatunki oraz określić zakres ich zmienności. Wykonanie tych analiz jest interesujące nie tylko z powodów taksonomicznych, ale również fitogeografii, ekologii, a przede wszystkim biologii ewolucyjnej gatunku (Cieśliak 2004; Abeli i in. 2014; Kiełtyk i Mirek 2014).

Wielkość osobników w populacjach niebielistki trwałej w europejskiej części zasięgu różnicowała rośliny z gór i z niżu (wysokość roślin, długość pędu, liczba węzłów, liczba par liści naprzeciwległych), co mogłoby wskazywać na słuszność wyodrębniania podgatunków górskiego i nominatywnego (Bertova 1984, Kaźmierczakowa i in. 2014). Jednak nie wykluczone, że zaobserwowane różnice są efektem odmiennych warunków bytowania w różnych częściach zasięgu i są przejawem plastyczności fenotypowej i mamy do czynienia raczej z ekotypami niż podgatunkami (Tutin 1972; Berg i in. 2005; Pillon i in. 2006; Sun i Cheptou 2012), gdyż cechy wegetatywne należą do najbardziej modyfikowalnych właściwości roślin (Andrzejewska i Falińska 1983; Ejankowski 2010; Kiełtyk i Mirek 2014). Na większą uwagę zasługują cechy opisujące budowę kwiatu, które mogą nieść wyższą wartość informacyjną (Ashman i choen 2001; Kiełtyk i Mirek 2014) i świadczyć o odmiennych strategiach reprodukcyjnych roślin w różnych częściach zasięgu. Chassot i in. (2001 za Khoshoo i Tandon 1963) zauważył, że nawet w populacjach o mieszanym systemie rozrodu każdy z badanych gatunków *Swertia* miał specyficznych zapylaczy oraz to, iż kształt oraz „frędzelkowatość" miodników wydaje się mieć znaczenie dla tych specyficznych zapylaczy. Pod wpływem tej selekcyjnej presji oba typy miodników (nagie vs frędzelkowe) mogły wyewoluować kilkukrotnie i zostały nabyte niezależnie w różnych liniach ewolucyjnych. Zauważyli także, że wskazywana często w opisach taksonomicznych rodzaju *Swertia* taka cecha jak długość zrośniętej części korony może prowadzić do błędnych wniosków przy wyróżnianiu na jej podstawie jednostek taksonomicznych. W przeprowadzonych analizach długość zrośniętej części korony nie różnicowała ani poszczególnych regionów ani też grup: niziny - góry, i wydaje się nie mieć znaczenia w wyróżnianiu jednostek taksonomicznych w obrębie *Swertia perennis* L. Pozostałe cechy kwiatu różnicowały populacje i regiony.

Obecnie obowiązujący podział na dwa podgatunki w obrębie *Swertia perennis* L.: *S.p.* subsp. *perennis* oraz *S.p.* subsp. *alpestris* (Bertova 1984) opiera się wyłącznie na różnicach morfologicznych sześciu wybranych cech. Bertova (1984) stwierdziła, że *S.p.* subsp. *alpestris* jest niższa, ma mniej węzłów i liści naprzeciwległych oraz ma większe kwiaty, ale ma ich mniej na pędzie niż *S.p.* subsp. *perennis*. Z kolei wyniki badań molekularnych Liakh i in. (2013) mające na celu weryfikację odrębności taksonomicznej ww. podgatunków wykazały brak różnic. Otrzymany wynik nie wyklucza jednak ich

obecności, gdyż analizom genetycznym poddano jedynie fragment rybosomalnego DNA - ITS2. Zapis sekwencji ITS stanowi pewnego rodzaju odbicie ewolucyjnych zmian zachodzących w organizmie, jednak w grupach parafiletycznych, takich jak *Swertia* oraz w młodych taksonach może nie wykazywać zróżnicowania (Chassot i in. 2001; Jang i in. 2005). Groff i in. (2015) badając strukturę filogeograficzną niebielistki trwałej w Ameryce Północnej nie znaleźli miejsc polimorficznych w regionie ITS. Mimo to, analiza chloroplastowego DNA wykazała istnienie 10 haplotypów. Wyniki przeprowadzonych analiz genetycznych (AFLP) pokazują, iż większość badanych populacji na niżu jest nosicielem ancestralnego haplotypu H4, zidentyfikowanego równocześnie w Alpach i Pirenejach. Wysoka zmienność morfologiczna w obrębie gatunku oraz brak wyraźnie wyodrębniających się grup w analizę PCA przemawia na korzyć koncepcji, iż różnice w wyglądzie osobników *S. perennis* z różnych części zasięgu są raczej zdeterminowane ekologicznie niż genetycznie (Clausen i in. 1948; Tutin 1972). Choć intrygujące ułożenie populacji z regionu S po lewej stronie diagramu zachęca do dalszych analiz. Dodatkowych informacji pomocnych w rozstrzygnięciu podłoża różnic w wyglądzie osobników z różnych regionów dostarczyłby eksperyment terenowy polegający na relokacji osobników z gór na obszar nizin i obserwacja zmian badanych cech fenotypowych w kolejnych latach (Plues i Stöcklin 2005; Kiełtyk i Mirek 2014).

Otrzymany wynik jest interesujący również w kontekście ekologii gatunku i jego ewolucji. W dalszych badaniach warto skoncentrować się przede wszystkim na cechach opisujących budowę kwiatu, raczej pod kątem badania procesów, np. specjacji niż wyróżniania nowych taksonów, co znajduje uzasadnienie w literaturze (Herlihy i Eckert 2007; Sun i Cheptou 2012; Jaquemyn i in. 2012). Populacje KAM oraz CEB noszące odmienne haplotypy od haplotypu H4 wyróżniały się na tle innych populacji właśnie cechami kwiatów.

Wskazówki konserwatorskie

Zgodnie z prognozami efekty antropopresji, takie jak fragmentacja siedlisk oraz skutki zmian klimatycznych będą się nasilać (Martinez-Santos 2008; Ashcroft 2010; Attore i in. 2018). W takiej sytuacji małe i izolowane populacje niebielistki trwałej są szczególnie zagrożone. Lienert i in. (2002a,b,c; 2004) wykazali, że izolacja przestrzenna małych powierzchniowo (<0,5 ha) i małolicznych populacji *Swertia perennis* w Szwajcarii powodowała istotne zmniejszenie zagęszczenia osobników, obniżenie ich dostosowania oraz spadek różnorodności genetycznej. Autorzy ci wykazali, iż niebielistka trwała jest wysoce wrażliwa na depresję inbredową, fragmentację i intensyfikację rolnictwa. Jednocześnie potencjał i sukces reprodukcyjny nie różnicowały małych, peryferyjnych i izolowanych populacji względem populacji „centralnych". Co więcej, liczba kwiatów oraz poziom kiełkowania nasion w małych populacjach były nieco wyższe, choć przeżywalność siewek była istotnie mniejsza (Lienert i in. 2002a,b). W przypadku gatunków długowiecznych efekty fragmentacji mogą manifestować się z opóźnieniem (Eriksson 1996). Na podstawie swoich badań Lienert i współautorzy (2002c) konkludują, że małe i izolowane populacje (<2000 m^2) na krawędzi zasięgu

nie są istotne z punktu ochrony zasobów gatunku. Jak sami autorzy wskazują zaobserwowane negatywne zmiany w demografii małych i izolowanych populacji nie wynikają wyłącznie z czynników środowiskowych, gdyż mniej izolowane populacje były także otoczone terenami intensywnie użytkowanymi rolniczo. Sugerują, iż przyczyną redukcji dostosowania osobników w tych populacjach może być zmniejszona różnorodność genetyczna i depresja inbredowa.

W przypadku badanych populacji niebielistki trwałej z regionów N i SE wydaje się, że ich zmienność genetyczna jest na tyle wysoka, iż umożliwia roślinom modyfikowanie historii życia w odpowiedzi na zmiany środowiska, a dostosowanie osobników nie odbiega od tych z centrum występowania (regionu S). Populacje te ze względu na lokalizację w siedliskach suboptymalnych są szczególnie eksponowane na trudne warunki i ich zmiany tym samym odgrywają istotną rolę w kształtowaniu zasobów gatunku i mogą mieć wpływ na kształtowanie się przyszłych granic zasięgu geograficznego, a w konsekwencji na zachowanie gatunku. Wiele wyników prac badawczych potwierdza zasadność ochrony niewielkich, izolowanych czy marginalnych populacji (Lamii i in. 1999; Brzosko i in. 2011; Jermakowicz i Brzosko 2016) ze względu na ich potencjał adaptacyjny, a plastyczność fenotypowa jest uważana za główny mechanizm odpowiedzi roślin na zmiany środowiska (Weppler i Stöcklin 2005; Leimu i in. 2010). Procesy adaptacyjne umożliwiają populacjom efektywną odpowiedź na kontynuowane zmiany czynników środowiskowych (czynników klimatycznych, konkurencji międzygatunkowej, pasożytów etc.). Jak pokazały wyniki analiz genetycznych populacje z regionu N reprezentują haplotypy ograniczone swoim występowaniem. Ich utrata zuboży różnorodność genetyczną gatunku, co w dobie zachodzących zmian klimatycznych może mieć katastrofalne znaczenie dla trwałego utrzymania tego taksonu. Modele prognozujące zmiany zasięgów gatunków na skutek zmieniających się warunków klimatycznych sugerują, iż taksony arktyczno-alpejskie będą wędrowały wzdłuż gradientu wysokości w górach (Abeli i in. 2012). Jednak badacze tematu podkreślają, iż problemem może być migracja gatunków ciepłolubnych w wyższe partie gór i ich wyższa konkurencyjność względem taksonów arktyczno-górskich, jak również niska wysokość n.p.m. niektórych masywów górskich (Abeli i in. 2012). Dlatego każda z badanych populacji *Swertia perennis* wymaga szczególnej uwagi konserwatorskiej, tym bardziej, iż wzrastająca izolacja między populacjami oraz zanik populacji źródłowych zmniejszają prawdopodobieństwo kolonizacji nowych stanowisk. Inni badacze postulują, że jednym ze sposób przeciwdziałania wpływom zmian klimatu na populacje roślin będzie zmiana ich zasięgu geograficznego również wzdłuż szerokości geograficznej, tj. przesuwanie się gatunków najczęściej w kierunku północnym (Walther i in. 2005; Jocque i in. 2010; Burrows i in. 2014). Jednak wyraźna izolacja nizinnych populacji niebielistki trwałej, a tym samym niewielka możliwość dyspersji, stawia pod znakiem zapytania jego skuteczność w ochronie tego konkretnego gatunku. Co więcej zagadnienie dyspersji nasion u niebielistki trwałej nie zostało zbadane. Poczynione obserwacje wskazują, że odbywa się ona na niewielkie odległości. W prawdzie nasiona posiadają aparat lotny jednak są stosunkowo duże, a dostępność dogodnych siedlisk mocno ograniczona. Torebka nasienna pęka wzdłuż do mniej więcej płowy długości wysypując nasiona z górnej części. Nasiona będące na

jej spodzie – pozostają wewnątrz czekając na przechodzące zwierzęta lub silny wiatr, które wspomogą ich wysypanie. Pewna część nasion pozostaje na zimę w torebce. Owocowanie w regionach N i SE przypada na wrzesień – październik kiedy wilgotność powietrza z reguły wzrasta czyniąc nasiona cięższymi i utrudniając im dalszą dyspersję. Podobny problem zaobserwowano u *Senecio rivularis* (Czarnecka 1995). W analizowanych populacjach nie zaobserwowano zjadania diaspor przed ich wysypaniem z owocu przez roślinożerców.

Otrzymane wyniki w połączeniu z danymi z Alp wskazują, że niebielistka trwała wycofuje się, a jej zasięg geograficzny staje się jeszcze bardziej dysjunkcyjny. Gatunek zanika przede wszystkim na skutek fragmentacji i degradacji dogodnych siedlisk (torfowisk), a dotychczasowe próby odtworzenia przekształconych torfowisk przynoszą róże efekty (Cobbaert i in. 2004; Geurts i in. 2008; Martínez-Santos 2008; Klimkowska i in. 2010; Van Diggelen i in. 2015; Emsens i in. 2017). Opublikowana niedawno Czerwona Lista siedlisk przyrodniczych polskich Karpat (Perzanowska i Korzeniak 2018), w której młakom niskoturzycowym przyznano kategorię zagrożenia (EN) potwierdza zagrożenia wynikające z utraty dogodnych środowisk. Dlatego podstawą zachowania gatunku powinna być ochrona siedlisk i ich jakości. Kluczem jest właściwe zaplanowanie ochrony *in situ*. Ochrona czynna nie może skupiać się wyłącznie na samym płacie torfowiska, ale powinna obejmować większą przestrzeń. Findlay i Houlahan (1997) wykazali, iż zmiany krajobrazu w odległości około 2 km od krawędzi obszarów mokradłowych wpływają negatywnie na różnorodność biologiczną tych ekosystemów (ssaki, ptaki, płazy i rośliny). Wnioskują, że obecna polityka konserwatorska skupiająca działania przede wszystkim w granicach obiektu chronionego jest niewystarczająca. Słuszny kierunek działań prezentują Lienert i in. (2002a,b) sugerując konieczność tworzenia stref buforowych zabezpieczających stabilne warunki wodne na torfowisku oraz ograniczających spływ biogenów z obszarów rolniczych. Zalecenia te, choć zostały wypracowane niemal 20 lat temu, wpisują się w najnowsze ramy adaptatywnego zarządzania zasobami przyrodniczymi jako odpowiedź na skutki antropopresji i zmian klimatu, których podstawą jest koncepcja „*resilience*" (stabilności ekologicznej). Powyższe ma uzasadnienie w przypadku wszystkich badanych populacji. Populacje z regionów N i SE są silnie izolowane, występują na torfowiskach o zaburzonych warunkach wodnych, a ponadto są otoczone obszarami rolniczymi. Wskazania te dotyczą również populacji KAM pomimo, iż znajduje się w granicach Biebrzańskiego Parku Narodowego. Najlepszą metodą ochrony torfowisk alkalicznych jest ich ekstensywne koszenie (Klimkowska i in. 2010; Pawlikowski 2011; Opdekamp i in. 2012). Częstość i charakter zabiegów powinny być ustalane indywidulanie dla każdego obiektu, gdyż każdy z nich ma nieco odmienne uwarunkowania i indywidualną historię. Wyniki badań przeprowadzone w ekosystemach mokradłowych w dolinie Biebrzy (Opdekamp i in. 2012) dowodzą, że zaniechanie koszenia mechowisk prowadzi do tworzenia się kęp, wzrostu nekromasy oraz wzrostu konkurencji o światło, w efekcie dochodzi do zmian w strukturze siedliska, a w dalszej perspektywie do zmian w składzie gatunkowym. Inny rodzaj presji dotyka populacji z regionu S. O ile perspektywy ochrony

populacji karkonoskich są dobre (znajdują się w granicach Karkonoskiego Parku Narodowego), to zachowanie populacji beskidzkich oraz populacji ZAK jest niepewne ze względu na nasilającą się antropopresję w postaci rozbudowy ośrodka turystycznego i tras narciarskich w Masywie Pilska oraz rozbudowy miasta Zakopane. Populacje karpackie powinny być szczególnie chronione, gdyż noszą niespotykane nigdzie indziej haplotypy. Bez wątpienia kolejnym ważnym elementem strategii ochrony gatunku powinno być poznanie trwałości banku nasion w glebie. Literatura wskazuje, że gatunki roślin z nasionami żyjącymi dłużej mają niższy poziom wymierania niż te o krótkotrwałym banku nasion (Stöcklin i Fischer 1999 za Lienert 2002a). Jednak brakuje danych na temat glebowego banku nasion *Swertia perennis*. Innym ważnym elementem ochrony powinny być, prowadzone od kilku lat w Polsce, zbiory nasion gatunków rzadkich i chronionych w celu ochrony *ex situ* (Puchalski i in. 2014). Jednak sama ochrona *ex situ* jest niewystraczająca do trwałego zachowania gatunku. Tym bardziej, iż brakuje danych literaturowych o glebowym banku nasion. Zważywszy, iż niebielistka trwała jest gatunkiem słabo odpornym na stres i zaburzenia to według teorii Grime'a (1979) raczej nie tworzy trwałego banku nasion, co może mieć negatywne skutki i utrudniać zachowanie gatunku. Zagadnienie to wymaga zbadania, gdyż w literaturze istnieją przykłady gatunków wieloletnich o trwałym banku nasion (Rusch 1992).

VII. WNIOSKI

- Badane populacje *Swertia perennis* L. charakteryzowały się różną liczebnością i zajmowanym areałem. W 9 z 13 populacji niebielistki liczebność zmniejszała się z roku na rok. Liczebność populacji górskich była bardziej stabilna niż populacji niżowych. Niebielistka trwała modyfikuje *strate*gie życia w różnych częściach zasięgu geograficznego, co manifestuje się m. in. różną wielkością osobników we wszystkich stadiach wiekowych. W górach krytyczna wielkość osobnika powyżej, której przystępował on do reprodukcji była niższa niż w innych regionach. W regionach N i SE osobniki niebielistki kwitną później, co może być wynikiem adaptacji do wyższych temperatur w okresie lata w regionach N i SE względem regionu S. Różnice w strategii reprodukcyjnej przejawiały się również odmiennym potencjałem i sukcesem reprodukcyjnym. Osobniki z regionu S wytwarzały najmniej kwiatów, ale były efektywniej zapylane. Wyniki sugerują, iż szósty rok życia rośliny to preferowany wiek wydania potomstwa na drodze generatywnej, choć roślina potrafi przyspieszyć cykl poprzez pomijanie niektórych faz rozwojowych w surowszych warunkach klimatycznych (region S i N).

- Populacje górskie odznaczały się najwyższą rozrodczością, co może wynikać z dostępności bezpiecznych miejsc do kiełkowania. Poziom rozrodczości był zmienny w czasie we wszystkich regionach. Śmiertelność kształtowała się na niskim poziomie w populacjach niebielistki trwałej, za wyjątkiem populacji LOS.

- Koszty reprodukcji generatywnej były na tyle wysokie, że nie wszystkie osobniki maturalne przystępowały do reprodukcji generatywnej i tylko 1/5 z nich kwitła więcej niż raz w okresie badań. W każdym z regionów osobniki przystępujące do kwitnienia rozkładały w czasie nakłady na reprodukcję. Koszty reprodukcji ujawniały się najwyraźniej w zmianie wielkości liści rozetowych. W górach stwierdzono mechanizm *trade off* pomiędzy nakładami na wzrost i reprodukcję .

- Rozrost osobników niebielistki na drodze wzrostu klonalnego może istotnie wpływać na dynamikę liczebności populacji. Proces ten obserwowano we wszystkich populacjach niebielistki trwałej, choć kształtował się on na różnym poziomie. Najczęściej osobniki wytwarzały jedną rozetę potomną na rok, za wyjątkiem populacji SOB (region SE), w której rozrastanie osobników było intensywniejsze.

- Niebielistka trwała ma zdolność do odpoczynku (czasowego trwania wyłącznie w postaci organów podziemnych). Odpoczynek trwa najczęściej rok i przystępują do niego przede wszystkim osobniki generatywne. Jego frekwencja w badanych populacjach kształtowała się

zazwyczaj na niskim poziomie. Zjawisko to jest ważnym elementem historii życia gatunku oraz może odgrywać istotną rolę w kształtowaniu dynamiki populacji.

- Niebielistka trwała jest gatunkiem samozgodnym, o mieszanym systemie rozrodu. Gatunek nie jest limitowany pyłkiem. Mechanizmy faworyzujące zapylenie krzyżowe i zapobiegające autogamii spontanicznej (dychotomiczne i herkogamiczne kwiaty) nie eliminują wystąpienia autogamii. Jednak liczba potomstwa powstającego na drodze autogamii jest niższa, a jego jakość gorsza. Owoce wykształcone w wyniku zapylenia autogamicznego były mniejsze, często puste lub zawierały istotnie mniej nasion dobrze wykształconych niż w pozostałych typach zapylenia. Zachodzenie autogamii spontanicznej (zmiana strategii rozrodczej) może stanowić adaptację do lokalnych warunków środowiska na obrzeżach zasięgu. Typ zapylenia miał wpływ na poziom kiełkowania nasion, choć wbrew oczekiwaniom nasiona powstałe w wyniku samozapylenia cechowały się wysokim udziałem wschodów, o ile były żywotne.

- Gatunek charakteryzuje stosunkowo wysokie zróżnicowanie haplotypów. Nie stwierdzono obecności wspólnego haplotypu dla Ameryki Płn. i Europy. W europejskiej części zasięgu stwierdzono 8 haplotypów. Haplotyp H4 rozpoznany jako haplotyp ancestralny występuje powszechnie na obszarach nizinnych i górskich Europy, a pozostałe haplotypy są raczej ograniczone w swoim występowaniu do pojedynczych populacji lub regionów. Dychotomia drzewa filogenetycznego odzwierciedla podział na terenie Europy na dwie subhaplogrupy. Odrębność populacji karpackich i sudeckich względem pozostałych sugeruje ich izolację przestrzenną.

- Diagnostyczne cechy morfologiczne stosowane w wyróżnianiu dwóch podgatunków (*S.p.* subsp. *perennis* oraz *S.p.* subsp. *alpestris*) różnicowały badane populacje z gór i nizin. Zaobserwowane różnice są raczej efektem odmiennych warunków ekologicznych w różnych częściach zasięgu i wskazują na odmienne ekotypy niż odrębne podgatunki. Różnice w budowie kwiatu, które u wielu gatunków mają duży potencjał adaptacyjny mogą świadczyć o odmiennej grupie zapylaczy odwiedzających kwiaty roślin z trzech regionów.

- Każda z badanych populacji wymaga szczególnej uwagi ze względu na ich wyspowy charakter i często unikalny zestaw haplotypów. Populacje niebielistki trwałej w sprzyjających warunkach mogłyby pełnić rolę tzw. *steppingstones* w migracji gatunku w kierunku północnym w zmieniającym się środowisku (zmiany klimatu). Pomimo, iż populacje z regionów N i SE bytują w siedliskach zaburzonych i są narażone na różne presje wydaje się, że ich kondycja umożliwia im trwanie. Niemniej stan siedlisk wymaga polepszenia i zastosowania metod ochrony czynnej.

VIII. LITERATURA

Abeli T., Rossi G., Gentili R., Mondoni A., Cristofanelli P. 2012. Response of alpine plant flower production to temperature and snow cover fluctuation at the species range boundary. Plant Ecology 213: 1-13.

Abromeit J., Jentzsch A., Vogel G. 1898-1903. Flora von Ost- und Westpreussen. 1. Bg. 1-43. In Kommission bei R. Friedländer and Sohn, Berlin, ss. 690.

Ackerman J.D. 1998. Evolutionary potential in orchids: patterns and strategies for conservation. Selbyana 19: 8-14.

Adamowski W. 1990. Obfity pojaw kruszczyka szerokolistnego *Epipactis helleborine* (=*Epipactis latifolia*) w Puszczy Białowieskiej. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 4: 67-74.

Allphin L., Windham M.D. 2002. Morphological and genetic variation among populations of the rare Kachina daisy (*Erigeron kachinensis*) from southeastern Utah. Western North American Naturalist 62: 423-436.

Althoff D.M., Gitzendanner M.A., Segraves K.A. 2007. Utility of AFLPs in Phylogenetics: A comparison of homology within and between genoms. Systematic Biology 56(3): 477-484.

Andrzejewska L., Falińska K. 1983. Struktura wielkości osobników w populacji. Wiadomości ekologiczne 29: 3-31.

Arathi H.S., Rasch A., Cox C., Kelly J.K. 2002. Autogamy and Floral Longevity in *Mimulus guttatus*. International Journal of Plant Sciences 163(4): 567-573.

Ashcroft M.B. 2010. Identifying refugia from climate change. Journal of Biogeography 37: 1407-1413.

Ashman T.-L., Schoen J.D. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: An experimental investigation. Evolutionary Ecology 11: 289-300.

Attorre F., Abeli T., Bacchetta G., Farcomeni A., Fenu G., De Sanctis M., Gargano D., Peruzzi L., Montagnani C., Rossi G., Conti F., Orsenigo S. 2018. How to include the impact of climate change in the extinction risk assessment of policy plant species? Journal of Nature Conservation 44: 43-49.

Barrett S.C.H. 2002. Evolution of sex: The evolution of plant sexual diversity. Nature Reviews Genetics 3: 274-284.

Barrett S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. Philosophical Transactions of The Royal Society of Biological Sciences 358(1434): 991-1004.

Barrett S.C.H., Kohn J.R. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implication for conservation. In Falk D.A. and Holsinger K.E. (red.) Genetic and conservation of rare plants. Oxford University Press. New York.

Bawa K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. International Journal of Organic Evolution 28: 85-92.

Begon M., Mortimer M. 1989. Ekologia populacji. Studium porównawcze zwierząt i roślin. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.

Belsky A.J., Carson W.P., Jensen C.L., Gordon J.A., Fox A. 1993. Overcompensation by plants: Herbivore optimization or red herring? Evolutionary Ecology 7(1): 109-121.

Berg H., Becker U., Matthies D. 2005. Phenotypic plasticity in *Carlina vulgaris*: effects of geographical origin, population size, and population isolation Oecologia 143: 220-231.

Bergamini A., Peintinger M., Fakheran S., Moradi H., Schmid B., Joshi J. 2009. Loss of habitat specialists despite conservation management in fen remnants 1995-2006. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 11: 65-97.

Bertová L. (red.) 1984. Swertia L. Kropenáč. Flora Slovenska. Bratislava: VEDA, 4(1): 95-99.

Bierężnoj U., Henel A. 2012. New locality of *Swertia perennis* subsp. *perennis* (Gentianaceae) in the Biebrza National Park. Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica 19(2): 540-543.

Bierężnoj-Bazille U. 2015. Niebielistka trwała *Swertia perennis* L. – ocena zasobów i perspektywy ochrony gatunku w Polsce. Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody 34(2): 39-55.

Bingham R.A., Orthner A.R. 1998. Efficient pollination of alpine plants. Nature 301: 238-239.

Birks H.H. 2008. The Late-Quaternary history of arctic and alpine plants. Plant Ecology and Diversity 1(2): 135-146.

Bloch-Orłowska J., Meissner W. 2016. Diversity of vegetation with *Carex chordorrhiza* L. and factors affecting the species abundance across its geographical range in Europe. Flora 224: 75-86.

Bonser S.P., Aarssen L.W. 2009. Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 11: 31–40.

Bouman F., Cobb N., Devente N., Goethals V., Maas P.J.M., Smets E. 2002. The seeds of Gentianaceae. [W]: Struwe L., Albert V. (red.) 2002. Gentianaceae. Systematics and Natural History. Cambridge Univ. Press., ss. 498-572.

Britton A., Marrs R., Pakeman R., Carey P. 2003. The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*: implications for heathland regeneration. Plant Ecology 166(1): 93-105.

Brook B.W., Sodhi N.S., Bradshaw C.J.A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology and Evolution 23(8): 453-60.

Brown J.H., Mehlman D.W., Stevens G.C. 1995. Spatial variation in abundance. Ecology 76: 2028-2043.

Brys R., Jacquemyn H. 2011. Variation in the functioning of autonomous self-pollination, pollinator services and floral traits in three *Centaurium* species. Annals of Botany 107(6): 917-925.

Brzosko E. 2002. The dynamics of *Listera ovata* populations on mineral islands in the Biebrza National Park. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 71: 243-251.

Brzosko E. 2003. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland). Annales Botanici Fennici 40: 243-253.

Brzosko E., Wróblewska A., Tałałaj I., Wasilewska E. 2011. Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* in Poland. Plant Systematics and Evolution 295: 83-96.

Bula R., Kloczkowska A., Parusel J.B., Romańczyk M. 2013. Monitoring przyrodniczy Programu aktywizacji gospodarczej oraz zachowania dziedzictwa kulturowego Beskidów i Jury Krakowsko-Częstochowskiej Owca Plus na lata 2010–2014. Centrum Dziedzictwa Przyrody Górnego Śląska.

Burrows M.T, Schoeman D.S., Richardson A.J., Molinos J.G., Hoffmann A., Buckley L.B., Moore P.J., Brown C.J., Bruno J.F., Duarte C.M., Halpern B.S., Hoegh-Guldberg O., Kappel C.V., Kiessling W., O'Connor M.I., Pandolfi J.M., Parmesan C., Sydeman W. J., Ferrier S., Williams K.J., Poloczanska E.S. 2014. Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. Nature 507: 492-495.

Bynum M.R., Smith W.K. 2001. Floral movements in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species *Gentiana algida* (Gentianaceae). American Journal of Botany 88(6): 1088-1095.

Cain M.L., Damman H., Muir A. 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. Ecological Monography 68: 325-347.

Charlesworth D. 2006. Balancing Selection and Its Effects on Sequences in Nearby Genome Regions. PLoS Genetics 2(4), e64: 379-384.

Chasssot P., Nemomissa, Yuan Y.-M., Küpfer P. 2001. High paraphyly of *Swertia* L. (Gentianaceae) in the Gentianella-lineage as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. Plant Systematics and Evolution 229: 1-21.

Cheptou P.O., Carrue O., Rouifed S., Cantarel A. 2008. Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed Crepis sancta. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105: 3796-3799.

Cieślak E. 2004. Morphological variability of the *Caltha palustris* L. complex (Ranunculaceae) in Poland. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 73: 193-201.

Cieślak E., Ronikier M., Koch M. 2007. Western *Ukrainian Cochlearia* (Brassicaceae) – the identity of an isolated edge population. Taxon: 56(1): 112-118.

Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. 1948. Experimental Studies on the Nature of Species III. Environmental Responses of Climatic Races of *Achillea*. Carnegie Institute of Washington Publication 581.

Clavel J., Julliard R., Vincent D. 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? Frontiers in Ecology and the Environment 9(4): 222-228.

Cobbaert D., Rochefort L., Price J.S. 2004. Experimental restoration of a fen plant community after peat mining. Applied Vegetation Science 7(2): 209-220.

Cozzolino S., Widmer A., 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? Trends in Ecology and Evolution 20: 487-494.

Crone E.E., Lesica P. 2004. Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. Ecology 85: 1944-1954.

Czarnecka B. 1995. Biologia i ekologia izolowanych populacji *Senecio rivularis* (Waldst. et Kit.) DC. i *Senecio umbrosus* Waldst. et Kit. Wydawnictwo Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin.

Dafni A. 1992. Pollination Ecology: A Practical Approach. Oxford University Press, Oxford.

Dapporto L., Dennis R.L.H. 2013. The generalist–specialist continuum: Testing predictions for distribution and trends in British butterflies Biological Conservation 157: 229-236.

Darwin C. 1876. The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. Murray, London.

De Jong T.J., Waser N.M., Klinkhamer P.G.L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. Trends in Ecology and Evolution: 8. 321-325.

De Queiroz A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. Trends in Ecology and Evolution 20: 68-73.

De Vega C., Herrera C.M. 2013. Microorganisms transported by ants induce changes in floral nectar composition of an anti-pollinated plant. American Journal of Botany 100(4): 792-800.

Dembek W., Piórkowski H., Rycharski M. 2000. Mokradła na tle regionalizacji fizyczno-geograficznej Polski. Biblioteczka Wiadomości IMUZ 97.

Devaux C., Lande R., Porcher E. 2014. Pollination ecology and inbreeding depression control individual flowering phenologies and mixed mating. International Journal of Organic Evolution 68(11): 3051-3065.

Dirzo R., Young H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B., Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. Science 345(6195): 401-6.

Drummond A.J., Nicholls G.K., Rodrigo A.G., Solomon W. 2002. Estimating Mutation Parameters, Population History and Genealogy Simultaneously From Temporally Spaced Sequence Data. Genetics 161: 1307-1320.

Duan Y.W., Liu J.Q. 2007. Pollinator shift and reproductive performance of the Qinghai–Tibetan Plateau endemic and endangered *Swertia przewalskii* (Gentianaceae). Biodiversity Conservation 16: 1839-1850.

Eckert C.G., Barrett S.C.H. 1993. Clonal Reproduction and Patterns of Genotypic Diversity in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). American Journal of Botany 80(10): 1175-1182.

Ejankowski W. 2010. Demographic variation of dwarf birch (*Betula nana*) in communities dominated by *Ledum palustre* and *Vaccinium uliginosum*. Biologia 65(2): 248-253.

Emsens W.J., Aggenbach C.J.S., Smolders A.J.P, van Diggelen D., Zak R. 2017. Restoration of endangered fen communities: the ambiguity of iron-phosphorus binding and phosphorus limitation. Journal of Applied Ecology 54: 1755-1764.

Eriksson O. 1996. Regional Dynamics of Plants: A review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. Oikos 77(2): 248-258.

Europea Environment Agency. 2016. Mapping and assessing the condition of Europe's ecosystems: progress and challenges. EEA contribution to the implementation of the EU Biodiversity Strategy to 2020. EEA Report 3, ss. 144.

European Commission 2015. Mapping and Assessment of Ecosystem and their Services (MAES) [dostęp w internecine 15.06.2018]: http://ec.europa.eu/environment/nature/knowledge/ecosystem_assessment/index_en.htm

Ewers R.M., Didham R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. Biological Reviews 81: 117-142.

Falińska K. 1990. Osobnik, populacja, fitocenoza. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Falińska K. 1991. Plant demography in vegetation succession. [W]: Lieth H., Mooney H.A. (red.) Task for Vegetation Science 26. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, ss. 1-201.

Falińska K. 2004. Ekologia roślin. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Faravani M., Baki B.B. 2009. Population structure and its influence on self-thinning of *Melastoma malabathricum* L. Research Journal of Environmental Sciences 3: 52-61.

Farrer R.J. 1908. Alpines and bog-plants. London, ss. 284.

Fedoskino, Czerwona Księga Roślin Naczyniowych, Region smoleński. [dostęp w internecie: 14.06.2018]: http://www.redbook67.ru/gribi/sverciya_mnogoletnyaya_swertia_perennis_l/

Fernadez-Pascual E. 2016. Comparative seed germination traits in bog and fen mire wetlands. Aquatic Botany 130: 21-26.

Fijałkowski D. 1962. Wykaz rzadszych roślin Lubelszczyzny. Cz. 5. Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica 8(4): 443-468.

Findlay S.C., Houlahan J. 1997. Anthropogenic Correlates of Species Richness in Southeastern Ontario Wetlands. Conservation Biology 11(4): 1000-1009.

Fisher J.E., Matthies D. 1998. Effects of population size on performance on the rare plant *Gentianella germanicina*. Journal of Ecology 86: 195-204.

Fisogni A., Cristofolini G., Rossi M., Galloni M. 2010. Pollinator directionality as a response to nectar gradient: promoting outcrossing while avoiding geitonogamy. Plant Biology 13: 848-856.

Freeland J.R. 2008. Ekologia molekularna. Filogeografia. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, ss. 172-174.

Freitas L., Sazima M. 2009. Floral biology and mechanisms of spontaneous self-pollination in five neotropical species of *Gentianaceae*. Botanical journal of the Linnean Society 160: 357-368.

Frey D.J., Haag C.R., Kozlowski G., Tison J-M., Mráz P. 2012. High genetic and morphological diversity despite range contraction in the diploid *Hieracium eriophorum* (Asteraceae) endemic to the coastal sand dunes of south-west France. Botanical Journal of the Linnean Society 169: 365-377.

Fukarek F., Henker H. 2006. Flora von Mecklenburg-Vorpommern. Farn- und Blütenpflanzen, herausgegeben von H. Henker und C. Berg im Auftrag der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik Mecklenburg-Vorpommern, Weißdorn-Verlag, Jena.

Gaston K.J. 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276: 1395–1406.

Geurts J.J.M., Smolders A.J.P., Verhoeven J.T.A., Roelofs J.G.M., Lamers L.P.M. 2008. Sediment Fe:PO4 ratio as a diagnostic and prognostic tool for the restoration of macrophyte biodiversity in fen waters. Freshwater Biology 53: 2101-2116.

Gielly L., Taberlet P. 1994. The use of chloroplast DNA to resolve plant phylogenies: noncoding versus rbcL sequences. Molecular Biology and Evolution 11(5):769-77.

Grime J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley and Sons, Ltd., Chichester-New York-Brisbane-Toronto, ss. 222.

Grime J.P. 1988. The C-S-R model of primary plant strategies origins, implication and tests. Plant Evolutionary Biology. Gottlieb L.D., Jain S.K. (red). Champman and Hall, London: ss. 371-393.

Groff P.A., Hale A.M., Whitlock B.A. 2015. Chloroplast Lineages in Disjunct Western North American Populations of *Swertia perennis* (Gentianaceae). Systematic Botany 40(1): 220-228.

Grulich V. 2012. Red List of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. Preslia 84: 631-645.

Guo H., Mazer S.J., Du G. 2010. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit. Journal of Ecology 98(5): 1232-1242.

Haeupler H., Muer T. 2000. Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart, ss. 759.

Hàjkowa P., Hájek M., Kintrová K. 2009. How Can We Effectively Restore Species Richness and Natural Composition of a Molinia-Invaded Fen? Journal of Applied Ecology 46(2): 417-425.

Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95-98.

Hamrick J. L., Godt M.J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L., Weir B.S. (red). Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources, Sinouer Association, Sunderland: 43-63.

Harder L.D., Barrett S.C.H. 1995. Mating costs of large floral displays in hermaphrodite plants. Nature 373: 512-515.

Harrison S. 1991. Local extinction in metapoulation context: an empirical evaluation. Biological Journal of the Linnean Society 42: 73-88.

Hawryzki A.R., Allen G.A., Antos J.A. 2011. Prolonged dormancy in the geophyte *Allium amplectens* on Vancouver Island. Botany 89(11): 737-744.

He J.D.,Xue J.Y., Gao J., Wang J.N., Wu J. 2017. Adaptations of the floral characteristics and biomass allocation patterns of *Gentiana hexaphylla* to the altitudinal gradient of the eastern Qinghai-Tibet Plateau. Journal of Mountain Science 14(8): 1563-1576.

Hegi G. 1906. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, vol. 3, *Swertia*, J.F. Lehmanns, Munich, Germany: 1973-1976.

Heisenberg W. 1958. Physics and Philosophy: The revolution in modern science. Allen and Unwin, London.

Herlihy C.R., Eckert C.G. 2007. Evolutionary analysis of key floral trait in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae): Genetic variation in herkogamy and its effect on mating system. Evolution 61(7): 1661-1674.

Hintermann U. 1992. Schlussbericht zum Inventar der Moorlandschaften von Besonderer Schönheit und von Nationaler Bedeutung. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Schriftenreihe Umwelt 168, Bern.

Ho T.N., Xue C.Y. Wang W. 1994. The origin, dispersal and formation of the distribution pattern of *Swertia* L. (Gentianaceae). Acta Phytothaxonomica Sinica 32(6): 525-537.

Hofhanzlová E., Krenová Z. 2007. Pollination strategy and reproductive success of *Gentiana pannonica* in a natural population. Silva Gabreta 13(2): 83-94.

Honnay O., Jacquemyn H. 2007. Genetic response to habitat fragmentation in common and rare plant species. Conservation Biology 21(3): 824-831.

Horsák M., Hájek M., Spitale D., Hájková P., Dítě D., Nekola J.C. 2012. The age of island's like habitats impacts habitat specialist species richness. Ecology Ecological Society of America 93(5): 1106-1114.

Horsák M., Polášková V., Zhai M., Bojková J., Syrovátka V., Šorfová V., Schenková J., Polášek M., Peterka T., Hájek M. 2018. Spring-fen habitat islands in a warming climate: Partitioning the effects of mesoclimate air and water temperature on aquatic and terrestrial biota. Science of the Total Environment 634: 355-365.

Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of north European vascular plants north of the tropic of cancer. Koeltz Scientific Books, Königstein: ss. 1172.

IMGW, bazy publiczne [dostęp w internecie 15.06.2018]: https://danepubliczne.imgw.pl/

IPCC. 2007. Climate Change Synthesis Report [dostęp w internecine 15.06.2018]: https://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_and_data_reports.shtml#1

Jacquemyn H., De Meester L., Jongejans E., Honnay O. 2012. Evolutionary changes in plant reproductive traits following habitat fragmentation and their consequences for population fitness. Journal of Ecology 100: 76-87.

Jang C.G., Müllner A.N., Greimler J. 2005. Conflicting patterns of genetic and morphological variation in European *Gentianella* section *Gentianella*. Botanical Journal of the Linnean Society 148: 175-187.

Jenik J. 1961. Alpinska vegetace KrkonošKralickeho Snezniku a Hrubeho Jeseniku. Teorie anemoorografickych systemu. Nakladatelstvi ČSAV, Praga.

Jermakowicz E., Brzosko E. 2016. Demographic responses of boreal-montane orchid *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. populations to contrasting environmental conditions. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 85(1): 3488.

Jeroen J.M., Geurts Alfons J.P., Smolders Jos T.A., Verhoeven Jan G.M., Roelofs L., Lamers P.M. 2009. Sediment Fe:PO4 ratio as a diagnostic and prognostic tool for the restoration of macrophyte biodiversity in fen waters. Freshwater Biology 53: 2101-2116.

Jocque1 M., Field R., Brendonck L., De Meester L. 2010. Climatic control of dispersal–ecological specialization trade-offs: a metacommunity process at the heart of the latitudinal diversity gradient? Global Ecology and Biogeography 19: 244–252.

Joey Shaw Edgar B. Lickey Edward E. Schilling Randall L. Small 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III*. American Journal of Botany 94(3): 275–288.

Junker R., Chung A.Y.C., Blüthgen N. 2007. Interaction between flowers, ants and pollinators: additional evidence for floral repellence against ants. Ecological Research 22(4): 665-670.

Kadereit J.W., Licht W., Uhink C.H. 2008. Asian relationships of the flora of the European Alps. Plant Ecology and Diversity 1: 171-199.

Kalisz S., Vogler D.W. 2003. Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. Ecology: 84. 2928-2942.

Kamocki A.K., Banaszuk P., Kołos A. 2018. Removal of European alder *Alnus glutinosa* – An active method of mire conservation. Ecological Engineering 111: 44-50.

Kaźmierczakowa R., Zarzycki K., Mirek Z. (red.) 2014. Polska Czerwona Księga Roślin. Instytut Ochrony Przyrody, PAN, Kraków: ss. 400-401.

Khoshoo T.N., Tandon S.R. 1963. Cytological, morphological and pollination studies on some Himalayan species of *Swertia*. Caryologia 16: 445-477.

Kiełtyk P., Mirek Z. 2014. Taxonomy of the *Solidago virgaurea* Group (Asteraceae) in Poland, with Special Reference to Variability along an altitudinal gradient. Folia Geobotanica 49: 259-282.

Klimkowska A., Grootjans A.P., Kotowski W., van Diggelen R. 2010. Prospects for fen meadow restoration on severely degraded fens. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 201: 245-255.

Koch M., Dobeš C., Bernhardt K.G., Kochjarová J. 2003. *Cochlearia macrorrhiza* (Brassicaceae): A bridging species between *Cochlearia* taxa from the Eastern Alps and the Carpathians? Plant Systematics and Evolution 242(1-2): 137-147.

Kondracki J. 1967. Geografia fizyczna Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. 2002. Geografia roślin. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Körner C. 2003. Plant ecology at high elevations. [W]: Körner C. (red): Alpine Plant Life. Springer, ss. 2-7.

Kotiaho J.S., Kaitala V., Komonen A., Päivinen J. 2005. Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102(6): 1963-1967.

Kotowski W., van Andel J., van Diggelen R., Hogendorf J. 2001. Responses of fen plant species to ground-water level and light intensity. Plant Ecology 155: 147-156.

Kotowski W., van Diggele R. 2004. Light as an environmental filter in fen vegetation. Journal of Vegetation Science 15: 583-594.

Kreyling J., Wenigmann M., Beierkuhnlein C., Jentsch A. 2008. Effects of Extreme Weather Events on Plant Productivity and Tissue Die-Back are Modified by Community Composition. Ecosystems 11(5): 752-736.

Kühn I., Klotz S. 2002. Systematik, Taxonomie und Nomenklatur. [W]: Klotz S., Kühn I., Durka W. (red.): BIOFLOR – Eine Datenabnk mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde, Bonn.

Kull T. 2002. Ecology. [W]: Kull T, Arditti J. Orchid Biology: ss. 152-154.

Kuusk V., Tabaka L., Jankevičienė R. 1996. Flora of the Baltic countries. Estonian Academy of Sciences, Institute of Zoology and Botany, Tartu 2: 372

Kwiatkowski P. 2007. *Swertia perennis* in the Karkonosze National Park – distribution and occurrence in the plant communities. [W]: Šturska J., R. Knapik (red.) Geoekologické problem Karkonoš. Svoboda n. Ŭpou. Opera Corcontica, 44/2: 345-351.

Laine J., Vasader H., Laiho R. 1995. Long-Term Effects of Water Level Drawdown on the Vegetation of Drained Pine Mires in Southern Finland. Journal of Applied Ecology 32(4): 785-802.

Lambrecht S.C., Dawson T.E. 2007. Correlated variation of floral and leaf traits along a moisture availability gradient. Oecologia 151: 574-583.

Lammi A., Siikamäki P., Mustajärvi K. 1999. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. Conservation Biology 13(5): 1069-1078.

Leimu R., Fischer M. 2008. A meta-analysis of local adaptation in plants. PloS ONE, 3(12), e4010: 1-8.

Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J., Fischer M. 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? Journal of Ecology 94: 942-952.

Leimu R., Vergeer P., Angeloni F., Ouberg N.J. 2010. Habitat fragmentation, climate change, and inbreeding in plants. Annals of the New York Academy of Sciences 1195: 84-98.

Lesica P., McCune B. 2004. Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. Journal of Vegetation Science 15(5): 679-690.

Lezberg A.L., Halpern C.B., Antos J.A. 2001. Clonal development of *Maianthemum dilatatum* in forests of differing age and structure. Canadian Journal of Botany 79: 1028-1038.

Liakh A.A., Kish R.Y., Karpenko N.I., Kostikov I.Y. 2013. Taxonomical status of *Swertia alpestris* Baumg. ex Fuss from the territory of Ukraine based on the analysis of the ITS2 secondary structure. Чорноморський ботанічний журнал – том 9(4): 497-506.

Lienert J. 2004. Habitat fragmentation effects of fitness of plant populations – A review. Journal for Nature Conservation 12(1): 53-72.

Lienert J., Fischer M. 2003. Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. Journal of Ecology 91: 587-599.

Lienert J., Fischer M. 2004. Experimental inbreeding reduces seed production and germination independent of fragmentation of populations of *Swertia perennis*. Basic Applied Ecology 5: 43-52.

Lienert J., Fischer M., Diemer M. 2002(a). Local extinction of the wetland specialist *Swertia perennis* L. (*Gentianaceae*) in Switzerland: a revisitation study based on herbarium record. Biological Conservation 103: 65-76.

Lienert J., Diemer M., Schmid B. 2002(b). Effects of habitat fragmentation on population structure and fitness components of the wetland specialist *Swertia perennis* L. (Gentianaceae). Basic Applied Ecology 3, 2002: 101-114.

Lienert J., Fisher M., Schneller J., Diemer M. 2002(c). Isozyme variability of the wetland specialist *Swertia perennis* (*Gentiananceae*) in relation to habitat size, isolation and plant fitness. American Journal of Botany 89(5): 801-811.

Lloyd D.G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. The American Naturalist 113(1): 67-79.

Lloyd D.G. 1980. Sexual strategies in plants. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. New Phytologist 86: 69–79.

Lloyd D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. International Journal Plant Sciences 153(3): 358-380.

Łomnicki A. 2013. Ekologia ewolucyjna: Ewolucja strategii życiowych. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Luijten S.H., Oostermeijer J.G.B., Ellis-Adam A.C., den Nijs H.C.M. 1998. Reproductive biology of the rare biennial *Gentianella germanica* compared with the gentians of different life history. Acta Botanica Neerlandica 47(3): 325-336.

Ma W.L., Shi P.L., Li W.H., He Y.T., Zhang XZ., Shen Z.X., Chai S.Y. 2010. Changes in individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau. Science China Life Sciences 53: 1142-1151.

Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J. 2009. Refining the stress gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities, Journal of Ecology 97(2): 199-205.

Martínez-Santos P., de Stefano L., Llamas M.R., Martínez-Alfaro P.E. 2008. Wetland Restoration in the Mancha Occidental Aquifer, Spain: A Critical Perspective on Water, Agricultural, and Environmental Policies. Restoration Ecology 16(3): 511-521.

Martinez-Santos P., de Stefano L., Llamas M.R., Martıinez-Alfaro P.E. 2008. Wetland Restoration in the Mancha Occidental Aquifer, Spain: A Critical Perspective on Water, Agricultural, and Environmental Policies. Restoration Ecology 16(3): 511-521.

Martyniak D. 2013. Ekologia czosnku syberyjskiego *Allium schoenoprasum* L. subsp. *sibiricum* (L.) Hartmann w Karkonoszach. Praca doktorska.

Matulevičiutė D. 2007. Daugiametis patvenis. *Swertia perennis* L. [W:] Lietuvos raudonoji knyga, V. Rašomavičius (red.). Leidykla Lututė, Kaunas.

Matuszkiewicz W. 2001. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

McIntosh M.E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). Plant Ecology 162(2): 273-288.

McKinney M.L., Lockwood J.L. 1999. Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the Next Mass Extinction. Trends in Ecology and Evolution 14(11): 450-453.

Mendelson T.C, Shaw K.L. 2005. Use of AFLP markers in surveys of Arthropode Diversity [W]: Methods in Enzymology 395: 161-177.

Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. 1978. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora 2, Gustav Fischer Verlag.

Michalczuk W. 2004. Potwierdzenie występowania niebielistki trwałej *Swertia perennis* L. subsp. *perennis* na Zamojszczyźnie. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 60(6): 115-119.

Miller N.G. 1989. Pleistocene and Holocene floras of New England as a framework for interpreting plant species rarity. Rhodora 91(865): 49-69.

Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H. (red.) 2008. Czerwona Księga Karpat Polskich. Rośliny naczyniowe. Insytut Botaniki PAN.

Mithen R., Harper J.L., Weiner J. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of available area. Oecologia 62: 57-60.

Moeller D.A. 2006. Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination. Ecology 87(6): 1510-1522.

Moradi H., Fakheran S., Peintinger M. 2012. Profiteers of environmental change in the Swiss Alps: increase of thermophilous and generalist plants in wetland ecosystems within the last 10 years. Alpine Botany 122(1): 45-56.

Mráz P., Gaudeul M., Rioux D., Gielly L., Choler P., Taberlet P., IntraBioDiv Consortium. 2007. Genetic structure of *Hypochaeris uniflora* (Asteraceae) suggests vicariance in the Carpathians and rapid post-glacial colonization of the Alps from an eastern Alpine refugium. Journal of Biogeography 34(12): 2100-2114.

Müller H. 1881. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. Nature 24: 307-308.

Mustajärvi M., Siikamäki P., Rytkönen S., Lammi A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant–pollinator interactions and plant performance. Journal of Ecology 89: 80-87.

Namura-Ochalska A. 1993. Expansion of *Tussilago farfara* L. Successful colonization and the properties of individuals. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 62: 91-99.

Neal P.R., Anderson G.J. 2005. Are "mating systems" "breeding systems" of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around? Plant Systematics and Evolution 250(3-4): 173-185.

Noreika N., Kotze D.J., Loukola O.J., Sormunen N., Vuori A., Päivinen J., Penttinen J., Punttila P., Kotiaho J.S. 2016. Specialist butterflies benefit most from the ecological restoration of mires. Biological Conservation 196: 103-114.

Olejniczak P. 2003. Evolutionarily stable allocation to vegetative and sexual reproduction in plants. The effect of ramet density. Evolutionary Ecology 17(3): 265-275.

Oostermeijer J.G., Luijten S.H., Krenova Z.V., den Nijs H. 1998. Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. Conservation Biology 12(5): 1042-1053.

Oostermeijer J.G.B., Hartman Y. 2014. Inferring population and metapopulation dynamics of *Liparis loeselii* from single-census and inventory data. Acta Oecologica 60: 30-39.

Oostermeijer J.G.B., Luijten S.H., Ellis-Adam A.C., den Nijs J.C.M. 2002. Future prospects for the rare, late-flowering *Gentianella germanica* and *Gentianopsis ciliata* in Dutch nutrient-poor calcareous grasslands. Biological Conservation 104: 339-350.

Opdekamp W., Beauchard O., Backx H., Franken F., Cox T.J.S., van Diggelen R., Meire P. 2012. Effects of mowing cessation and hydrology on plant trait distribution in natural fen meadows. Acta Oecologica 39: 117-127.

Overbeck G., Kiehl K., Abs C. 2003. Seedling recruitment of *Succisella inflexa* in fen meadows: Importance of seed and microsite availability. Applied Vegetation Science. 6(1): 97-104.

Ozinga W.A., Bakkenes M., Schaminée J.H.J. 2007. Sensitivity of Dutch vascular plants to climate change and habitat fragmentation – A preliminary assessment based on plant traits in relation to past trends and future projections. WOt-rapport 49. Statutory Research Tasks Unit for Nature and the Environment, Wageningen University and Research Centre, Wageningen: ss. 46.

Pałczyński A. 1963. O ochronę storczyka – miodokwiatu krzyżowego i innych roślin w kompleksie torfowiskowym "Bagno Wizna" – Chrońmy Przyrodę Ojczystą 19(6): 7-14.

Parisod C. 2008. Postglacial recolonisation of plants in the western Alps of Switzerland. Botanica Helvetica 118: 1-12.

Pawlikowski P., Michalczuk W., Kozub Ł., Gutowska E., Kotowska K. 2011. Regionalny program ochrony torfowisk alkalicznych (7230) w województwie lubelskim. Wydawnictwo Klubu Przyrodników.

Pawlikowski P., Wołkowycki D. 2010. Nowe stanowiska niebielistki trwałej *Swertia perennis* subsp. *perennis* (*Gentianaceae*) na torfowiskach północno-wschodniej Polski. Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica 17(1): 25-36.

Pearson R.G., Dawson T.P. 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. Biological Conservation 123(3): 389-401.

Pellegrino G., Palermo A.M., Noce M.E., Bellusci F., Musacchio A. 2007. Genetic population structure in the Mediterranean *Serapias vomeracea*, a nonrewarding orchid group. Interplay of pollination strategy and stochastic forces? Plant Systematics and Evolution 263: 145-157.

Perzanowska J., Korzeniak J. 2018 Czerwona lista siedlisk przyrodniczych polskich Karpat – propozycja oceny zagrożenia. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 74(2): 91-102.

Petanidou T., Ellis-Adam A.C., den Njjs J.C.M., Oostermeijer J.G.B. 1998. Pollination ecology of *Gentianella uliginosa*, a rare annual of the Dutch coastal dunes. Nordic Journal of Botany 18(5): 537-548.

Petanidou T., Ellis-Adam A.C., den Nijs H.C.M., Oostermeijer J.G.B. 2001. Differential pollination success in the course of individual flower development and flowering time in *Gentiana pneumonanthe* L. (Gentianaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 135: 25-33.

Petrova A., Vladimirov V. (red.). 2009. Red List of Bulgarian vascular plants. Phytologia Balcanica 15(1): 63-94.

Pianka E.R. 1970. On r- and K-selection. The American Naturalist 104: 592-597.

Piękoś-Mirkowa H., Mirek Z. 2006. Rośliny chronione. Multico Oficyna Wydawnicza, Warszawa, ss. 417.

Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Dıaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright J.S., Soudzilovskaia N.A. , Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U, Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandez G.W., Garnier E., Le Stradic S., Penuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. 2016. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. Functional Ecology 31(2): 444-457.

Pillon Y., Fay M.F., Shipunov A.B., Chase M.W. 2006. Species diversity versus phylogenetic diversity: A practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae). Biological Conservation 129(1): 4-13.

Piquot Y., Petit D., Valero M., Cugen J., De Laguerie P., Vernet P. 1998. Variation in sexual and asexual reproduction among young and old populations of the perennial macrophyte *Sparganium erectum*. Oikos 82: 139-148.

Pironon S., Papuga G., Villellas J., Angert A.L., García M.B., Thompson J.D. 2016. Geographic variation in genetic and demographic performance: new insights from an old biogeographical paradigm. Biological Reviews 92(4): 1877-1909.

Plues A.R, Stöcklin J. 2005. The importance of population origin and environment on clonal and sexual reproduction in the alpine plant *Geum reptans.* Functional Ecology 19: 228-237.

Podani J. 2000. Introduction to the exploration of multivariate biological data. Backhuys, Leiden.

Polakowski B. 1962. Ochrona ginących gatunków torfowiskowych na Pomorzu Wschodnim. Ochrona Przyrody 28: 137-157.

Pons T.L., During H.J. 1987. Biennial behaviour of *Cirsium palustre* in ash coppice. Holarctic Ecology 10: 40-44.

Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. Molecular Biology and Evolution 25(7): 1253-1256.

Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G., Willmer P. 2003. Linking bees and flowers: How do floral communities structure pollinator communities? Ecology 84(10): 2628-2642.

Prati D., Schmid B. 2003. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans.* Oikos 90(3): 442-456.

Priedītis N. 2007. Sugu enciklopēdija. Latvijas daba. Augi [online]. SIA Gandrs [dostęp w internecie 15.06.2018]: https://www.latvijasdaba.lv/augi/swertia-perennis-l/

Puchalski J., Niemczyk M., Walerowski P., Podyma W., Kapler A. 2014. Seed banking of Polish endangered plants – FlorNatur Project. Biodiversity Research and Conservation 34: 17-25.

Quintana-Ascencio P.F., Moralez-Hernandes M. 1997. Fire mediated effects of shrubs, lichens and herbs on the demography of *Hypericum cumulicola* in patchy Florida scrub. Oecologia. 112: 263-271.

Ronikier M. 2011. Biogeography of high-mountain plants in the Carpathians: An emerging phylogeographical perspective. Taxon 60(2): 373-389.

Ronikier M., Cieślak E., Korbecka G. 2008. High genetic differentiation in the alpine plant *Campanula alpina* Jacq. (Campanulaceae): Evidence for glacial survival in several Carpathian regions and long-term isolation between the Carpathians and the Alps. Molecular Ecology 17(7): 1763-1775.

Ronikier M., Szeląg Z. 2008. Differentiation among disjunct populations of agamospermous species of *Hieracium* section *Cernua* (Asteraceae) in Central European subalpine habitats. Botanical Journal of the Linnean Society 158: 93-105.

Rozas J., Rozas R. 1999. DnaSP version 3: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. Bioinformatics 15(2): 174-5.

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin. Dz.U. 2014: poz. 1409.

Rusch G. 1992. Spatial pattern of seedling recruitment at two different scales in a limestone grassland. Oikos 65: 433-442.

Sanger F., Nickelsen S., Caulson A.R. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. Proc Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 74(12): 5463-5467.

Saville D.B.O. 1972. Arctic adaptations in plants. Monograph No. 6. Canada Dept. Agriculture.

Schmid B., Weiner J. 1993. Plastic relationships between reproductive and vegetative mass in *Solidago altissima.* Evolution 47: 61-74.

Schmid B., Polasek W., Weiner J., Krause A., Stoll P. 1994. Modeling of discontinuous relationships in biology withcensored regression. The American Naturalist 143: 495-507.

Schönswetter P., Paun O., Tribsch A. Niklfeld H. 2003. Out of the Alps: colonization of Northern Europe by East Alpine populations of the Glacier Buttercup *Ranunculus glacialis* L. (Ranunculaceae). Molecular Ecology 12(12): 3373-3381.

Schönswetter P., Stehlik I., Holderegger R., Tribsch A. 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. Molecular Ecology 14(11): 3547-55.

Schönswetter P., Tribisch A., Barfuss M., Niklfeld H. 2002. Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. and Hoppe (Campanulaceae) in the European Alps. Molecular Ecology 11(12): 2637-2647.

Schönswetter P., Tribisch A., Stehlik I., Niklfeld H. 2004. Glacial history of high alpine *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. Biological Journal of the Linnean Society 81(2): 183-195.

Schönswetter P., Tribsch A., Niklfeld H. 2004. AFLP suggests old and recent immigration into the Alps by the arctic-alpine annual *Comastoma tenellum* (Gentiannaceae). Journal of Biogeography 31: 1673-1681.

Shaw J., Lickey E.B., Beck J.T., Farmer S.B., Liu W., Miller J., Siripun K.C., Winder C.T., Schilling E.E, Small R.L. 2005. The tortoise and the hare II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. American Journal of Botany 92: 142-166.

Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the here III. American Journal of Botany 94(3): 275-288.

Shaw J., Shafer H.L., Leonard O.R., Kovach M.J., Schorr M., Morris A.B. 2014. Chloroplast DNA sequence utility for the lowest phylogenetic and phylogeographic inferences in angiosperms: the tortoise and the hare IV. American Journal of Botany 101(11): 1987-2004.

Shefferson R.P. 2009. The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants. Journal of Ecology 97: 1000-1009.

Shefferson R.P., Kull T., Hutchings J.M., Selosse M., Jacquemyn H., Kellett M.K., Menges E., Primack R., Tuomi J., Alahuhta K., Hurskainen S., Alexander M.H., Anderson D., Brys R., Brzosko E., Dostálik S., Gregg K., Ipser Z., Jäkäläniemi A., Whigham F.D. 2018. Drivers of vegetative dormancy across herbaceous perennial plant species. Ecology Letters 21(5): 724-733.

Shefferson R.P., Warren R.J., Pulliam H.R. 2014. Life-history costs make perfect sprouting maladaptive in two herbaceous perennials. Journal of Ecology 102: 1318-1328.

Shen S.K., Li L., Ma H.Y., Wang Y.H. 2010. Responses of Seeds Germination in *Swertia cincta* Burkill to Temperature, Light and Exogenous Growth Regulators. Plant Physiology Communications 4.

Shiyan N.M. 2014. A review of the Taxonomy and Distribution of the Gentianaceae in the Ukraine. [W]: Rybczyński J.J., Davey M.R., Mikuła A. (red.) 2014. The Gentianaceae. Characterisation and Ecology. T. 1: ss. 149-168.

Skuratovič A.N. 2006. Sverciâ mnogoletnââ. Svercyâ šmatgadovaâ. *Swertia perennis* L. [In:] Krasnaâ Kniga Respubliki Belarus'. Rasteniâ, Paškov G.P., Kalenda L.V., Logvin V.N., Petrikov A.M. (red.). Belaruskaâ Encyklapedyâ imeni Petrusâ Brovki, Minsk: 152-154.

Southwood T.R.E. 1988. Tactics, Strategies and Templets. Oikos 52(1): 3-18.

Stanisz A. 2006. Przystępny kurs statystyki z zastosowaniem STATISTICA PL na przykładach z medycyny. Statystyki podstawowe Vol. 1. StatSoft Polska, Kraków: ss. 2-4.

Stehlik I., Schneller J.J., Bachmann K. 2002. Immigration and in situ glacial survival of the low-alpine *Erinus alpinus* (Scrophulariaceae). Biological Journal of the Linnean Society 77: 87-103.

Steinhaus H. 1947. O wskaźniku zagęszczenia i rozproszenia. Przegląd geograficzny 21: 1-3.

Stöcklin J., Fischer M. 1999. Plants with longer-lived seeds have lower extinction rates in grassland remnants 1950–1985. Oecologia 120: 539-543.

Stöcklin J., Kuss P., Pluess A.R. 2009. Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species. Botanica Helvetica 119:125–133.

Struwe L. 2014. Classification and Evolution of the Family Gentianaceae. [W]: Rybczyński J.J., Davey M.R., Mikuła A. (red.) 2014. The Gentianaceae. Characterisation and Ecology. T. 1: ss. 13-36.

Struwe L., Albert V.A. (red.) 2002. *Gentianaceae*. Systematics and Natural History. Cambridge University Press: ss. 652.

Sun H., Niu Y., Chen Y. S., Song B., Liu C-Q., Peng D-L., Yang Y. 2014. Survival and reproduction of plant species in the Qinghai–Tibet Plateau. Journal of Systematics and Evolution 52 (3): 378-396.

Sun S.G., Guo Y.H., Gituru R.W., Huang S.Q. 2005. Corolla wilting facilitates delayed autonomous self-pollination in *Pedicularis dunniana* (Orobanchaceae). Plant Systematics and Evolution 251: 229-237.

Sun S., Cheptou P.O. 2012. Life-history traits evolution across distribution ranges: how the joint evolution of dispersal and mating system favor the evolutionary stability of range limits? Evolutionary Ecology 26(4): 771-778.

Szafer W., Kulczyński S. 1924. Rośliny Polskie. Opisy i klucze do oznaczania wszystkich gatunków roślin naczyniowych rosnących w Polsce bądź dziko bądź też zdziczałych lub częściej hodowanych. Wydawnictwo Książnica, Lwów-Warszawa, ss. 564.

Szafer W., Pawłowski B. 1972. Geobotaniczny podział Polski. [W]: Szata Roślinna Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Molecular Biology 17: 1105.

Tałałaj I. 2012. Systemy rozrodu i właściwości populacji a wzorce różnorodności genetycznej *Epipactis helleborine, E. Atrorubens, E. palustris*. Rozprawa doktorska, Uniwersytet w Białymstoku, Wydział Biologiczno-Chemiczny.

Talavera S., C. Arista A.M., Piedra M.P.F., Gallego M.J., Ortiz P.L., Zarco C.R., Salgueiro F.J., Silvestre S., Quintanar A. 2012. Flora iberica. *Gentianaceae-Boraginaceae*. T. XI: ss. 46-47.

Tamm C.O. 1972. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos 23: 23-38.

Tan K., Vladimirov V. 2001. *Swertia punctata* Baumg. (*Gentianaceae*) in Bulgaria. Bocconea 13: 461-466.

Taylor K., Rowland A.P., Jones H.E. 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. Journal of Ecology 89: 126–144.

Templeton A.R., Crandall K.A., Sing C.F. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. Genetics 132(2): 619-633.

Těšitel J., Říha P., Svobodová Š. Malinová T., Štech M. 2010. Phylogeny, Life History Evolution and Biogeography of the *Rhinanthoid* (Orobanchaceae). Folia Geobotanica 45: 347-367.

Theurillat J.P., Guisan A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. Climate Change 50: 77-109.

Thiel-Egenter C., Holderegger R., Brodbeck S, Gugerli F. 2009. Concordant genetic breaks, identified by combining clustering and tessellation methods, in two co-distributed alpine plant species. Molecular Ecology 18(21): 4495-4507.

Thiele S., Ringel H., Abdank A. 2014. Blauer Tarant (*Swertia perennis* L.) - Steckbriefe der in Mecklenburg-Vorpommern vorkommenden Arten des Florenschutzkonzeptes, im Auftrag des LUNG M-V, unveröffentlicht. Güstrow.

Thompson F.L., Eckert C.G. 2004. Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations. Journal of Evolutionary Biology 17(3): 581-592.

He T.N., Xue C.Y., Wang W. 1994. The origin, dispersal and formation of the distribution pattern of *Swertia* L. (*Gentianaceae*). Acta Phytotaxonomica Sinica 32(6): 525-537.

Tutin G.T., Heywood V.H., Burges N.A. (red.) 1972. Flora Europea: *Diapensiaceae* to *Myoporaceae*. Cambridge University Press. Cambridge. Gentianaceae CXL. T. 3: ss. 67.

Van Diggelen J.M.H., Bense I.H.M., Brouwer E., Limpens J., van Schie J.M.M., Smolders A.J.P., Lamers L.P.M. 2015. Restoration of acidified and eutrophied rich fens: Long-term effects of traditional management and experimental liming. Ecological Engineering 75: 208–216.

Van Kleunen M., Fischer M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. New Phytologist 166: 49–60.

Van Valen L. 1977. The Red Queen. The American Naturalist 11(980):809–810.

Vasander H., Tuittila E.S., Lode E., Lundin L., Ilomets M., Sallantaus T., Heikkilä R., Pitkänen M.L., Laine J. 2003. Wetlands Ecology and Management 11(1-2): 51-63.

Vié J.C., Hilton-Taylor C., Stuart S.N. (red.). 2009. Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species Gland, Switzerland. IUCN, ss. 180.

Vittoz P., Wyss T., Gobat J.M. 2006. Ecological conditions for *Saxifraga hirculus* in Central Europe: A better understanding for a good protection. Biological Conservation 131(4): 594-608.

Villellas J., Ehrlén J. , Olesen J.M., Braza R., García M.B. 2013. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus.* Ecography 36: 136–145.

Von Hagen K.B., Kadereit J.W. 2001. The phylogeny of *Gentianella* (Gentianaceae) and its colonization of southern hemisphere as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. Organisms Diversity and Evolution 1: 61-79.

Walther G.R., Beißner S., Burga C.A. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. Journal of Vegetation Science 16(5): 541-548.

Wassen M.J., Venterink H.O., Lapshina E.D., Tannenberger F. 2005. Endangered plants persist under phosphorus limitation. Nature 437: 547-550.

Webb C.J., Pearson P.E. 1993. The evolution of approach herkogamy from protandry in New Zealand *Gentiana* (Gentianaceae). Plant Systematics and Evolution: 186: 187-191.

Weiner J., Solbrig O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. Oecologia 61: 334-336.

Weppler T., Stöcklin J. 2005. Variation of sexual and clonal reproduction in the alpine *Geum reptans* in contrasting altitudes and successional stages. Basic and Applied Ecology 6: 305-316.

Weppler T., Stoll P., Stöcklin J. 2006. The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans* Journal of Ecology 94: 869-879.

Wesselingh R.A., Klinkhamer P.G.L., de Jong T.J., Boorman L.A. 1997. Threshold size for flowering in different habitats: Effects of size-dependent growth and survival. Ecology 78: 2118-2132.

Wetkman B.R, Callaghan T.V. 2002. Responses of bracken and heather to increased temperature and nitrogen addition, alone and in competition. Basic and Applied Ecology 3(3): 267-276.

Wielgolaski F.E., Karlsen S.R. 2007. Some views on plants in polar and alpine regions. Reviews in Environmental Science and Biotechnology 6: 33–45.

Willems J.H., Bik L. 1991. Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. [W]: Wells T.C.E., Willems J.H. (red.) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague.

Willis K.J., Niklas K.E. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? Philosophical Transactions of the Royal Society of Londn 359: 159-172.

Wojciechowska A. 2002. Plastyczność morfologiczna – podstawy genetyczne i ewolucja. Wiadomości Botaniczne 46: 27-34.

Wołejko L., Stańko R., Pawlikowski P., Jarzombkowski F., Kiaszewicz K., Chapiński P., Bregin M., Kozub Ł., Krajewski Ł., Szczepański M. 2012. Krajowy program ochrony torfowisk alkalicznych (7230). Wyd. Klubu Przyrodników.

Xiong Y.Z., Fang Q., Huang S.Q. 2013. Pollinator scarcity drives the shift to delayed selfing in Himalayan mayapple *Podophyllum hexandrum* (Berberidaceae). AoB Plants 5: 1-8.

Xu S., Xueming W., Yuping L. 2006. Study on the germinated characteristics of seeds of *Swertia mussotii* Franch. Chinese Agricultural Science 02.

Xue C.Y., Ho T.N., Li D.Z. 2007. Embryology of *Swertia* (Gentianaceae) relative to taxonomy. Botanical Journal of the Linnean Society 155(3): 383-400.

Yaqoob U., Nawchoo I.A. 2017. Impact of habitat variability and altitude on growth dynamics and reproductive allocation in *Ferula jaeschkeana* Vatke. Journal of King Saud University – Science 29: 19–27.

Yuan Y.M., Küpfer P. 1995. Molecular phylogenetics of the subtribe *Gentianinae* (Gentianaceae) inferred from the sequences of internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. Plant Systematics and Evolution 196: 207-226.

Zając A., Zając M. (red.) 2001. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce. s. xii + 716. Nakładem Pracowni Chorologii Komputerowej Instytutu Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.

Zhao Z., Du G., Zhou X., Wang M., Ren Q. 2006. Variations with altitude in reproductive traits and resource allocation of three Tibetan species of Ranunculaceae. Australian Journal of Botany 54(7): 691-700.