

**1. IMIĘ I NAZWISKO** Tomasz Wyka

**2. POSIADANE DYPLOMY, STOPNIE NAUKOWE**

1992 **Magister inżynier ogrodnictwa.** Praca magisterska pt. “*Drzewa i krzewy Złotoryi*” wykonana na Wydziale Ogrodniczym Akademii Rolniczej w Poznaniu.

1999 tytuł **Doktora w zakresie Biologii**, nadany przez Division of Biological Sciences, University of Missouri - Columbia, MO, USA. Tytuł rozprawy: “*Growth, reproduction and resource storage in an alpine herbaceous plant, Oxytropis sericea*”.

**3. INFORMACJE O DOTYCHCZASOWYM ZATRUDNIENIU W JEDNOSTKACH NAUKOWYCH**

1993 - 1999 **Asystent dydaktyczny** Division of Biological Sciences, University of Missouri - Columbia, Missouri, USA.

1999 – 2014 **Adiunkt**, Wydział Biologii, Uniwersytet im. A.Mickiewicza w Poznaniu.

- kontrakt 1999-2000
- mianowanie na stanowisko naukowo-dydaktyczne 2000-2013
- mianowanie na stanowisko naukowe 2013-2014

**4. OSIĄGNIĘCIE WYNIKAJĄCE Z ART. 16 UST. 2 USTAWY Z DNIA 14 MARCA 2003 ROKU O STOPNIACH NAUKOWYCH I TYTULE NAUKOWYM ORAZ O STOPNIACH I TYTULE W ZAKRESIE SZTUKI (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.)**

**A) Tytuł osiągnięcia naukowego:**

Aklimatyzacja liści zimozielonych do natężenia światła

**B) Publikacje wchodzące w zakres osiągnięcia naukowego**

- 1) **Wyka T.**, Robakowski P., Żytkowiak R. 2007. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 27: 1293-1306.

IF<sub>2007</sub>=**2,141**; punkty MNiSW **45**; cytowania - **7**.

- 2) **Wyka T.**, Robakowski P., Żytkowiak R. 2008. Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynthesis Research* 95: 87-99.

IF<sub>2008</sub>=**2,681**; punkty MNiSW **35**; cytowania - **7**.

- 3) Robakowski P., **Wyka T.** 2009. Winter photoinhibition in needles of *Taxus baccata* seedlings acclimated to different light levels. *Photosynthetica* 47: 527-535.

IF<sub>2009</sub>=**1,072**; punkty MNiSW – **25**; cytowania - **1**.

- 4) **Wyka T.P.**, Oleksyn J., Żytkowiak R., Karolewski P., Jagodziński A.M., Reich P.B. 2012. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species. *Oecologia* 170:11-24.

IF<sub>2012</sub>=**3,011**; punkty MNiSW – **35**; cytowania - **4**.

### **C) Omówienie celu naukowego prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania.**

Wśród cech fenotypowych charakteryzujących rośliny naczyniowe, istotnych z punktu widzenia produktywności fotosyntetycznej i przystosowań do warunków siedliskowych czołowe miejsce zajmuje czas trwania poszczególnych liści na roślinie. O ile w skali globalnej jest to cecha ciągła (od kilku tygodni do 45 lat), to w klimatach odznaczających się wyraźną zmiennością pór roku wśród roślin drzewiastych wyraźnie wyodrębniają się grupy gatunków zrzucających liście na okres spoczynku i gatunki wieczniezielone, w strefie klimatu umiarkowanego i borealnego określane mianem zimozielonych. Do grupy tej należy np. większość gatunków nagozalążkowych. Do niewątpliwych korzyści (w sensie dostosowania ewolucyjnego) wydłużonego czasu trwania liści należy zwiększony sumaryczny przychód asymilatów uzyskany z zasobów jednorazowo wydatkowanych na wytworzenie biomasy liści. Współistnienie gatunków roślin o silnie zróżnicowanym czasie trwania liści wskazuje jednak, iż wydłużanie czasu życia liści nie jest rozwiązaniem uniwersalnym i może nieść z sobą konsekwencje niekorzystne dla długoterminowego budżetu energetycznego roślin (ang. *trade-offs*).

Wśród tego rodzaju konsekwencji należy wymienić np. wyższy jednostkowy koszt metaboliczny syntezy biomasy i powierzchni liści zimozielonych (Villar i Merino 2001), ich niższy potencjał fotosyntetyczny w przeliczeniu na masę (Wright et al. 2005), niższą produktywność fotosyntetyczną azotu (Warren i Adams 2004) oraz niekiedy dłuższy czas wymagany do osiągnięcia

dojrzałości w porównaniu z liśćmi opadającymi na zimę (Miyazawa et al. 1998). Rzadko wymieniane są natomiast potencjalne ograniczenia zdolności przystosowawczej liści zimozielonych do zmieniających się warunków środowiska (Valladares et al. 2000).

Liście podlegają silnej plastyczności fenotypowej będącej elementem ich dostosowania się do dominujących warunków świetlnych. W oparciu o wyniki badań na bardzo wielu gatunkach wiadomo, m.in. że w cieniu liście mają cieńsze blaszki, mniejszą całkowitą grubość miękiszu, słabiej wykształcony miękisz palisadowy, mniejszą ilość sklerenchymy i cieńszą kutykulę, co w efekcie daje niższy parametr LMA [ang. *leaf mass per area* ( $g\ m^{-2}$ )] w porównaniu z liśćmi wykształconymi w miejscach nasłonecznionych. Taka modyfikacja struktury zapewnia optymalizację potencjału fotosyntetycznego liścia w warunkach niskiego natężenia światła. Przynajmniej niektóre z cech, które ulegają redukcji w cieniu, wpływają też na wytrzymałość mechaniczną blaszki liściowej, w przypadku liści zimozielonych niezbędną dla przetrwania długotrwałej presji roślinożerców i stresów abiotycznych a zwłaszcza zimowych warunków atmosferycznych. Trwałość liści wymaga bowiem silniejszego wykształcania tkanek i struktur o charakterze mechanicznym, takich jak np. sklerenchyma, wzmocniona epiderma, włóknista hipoderma, gruba kutykula czy włóknisty ksylem a może być też osiągnięta przez pogrubienia blaszki liściowej (Jordan et al. 2005; Villar et al. 2013). U gatunków zimozielonych struktury te muszą być obecne także w liściach funkcjonujących w cieniu, toteż zmniejszenie LMA spowodowane zacienieniem nie może być u nich tak silne jak w liściach krótko żyjących. Konflikt między plastyczną optymalizacją struktury w zależności od poziomu światła a długowiecznością liścia wydaje się być jedną z fundamentalnych zasad kształtujących ewolucję formy liści.

Mimo, że plastyczność fenotypowa, a szczególnie anatomiczna, liści w reakcji na zmiany natężenia oświetlenia jest zjawiskiem znanym od niemal 200 lat, zaś jej znaczenie funkcjonalne zostało szeroko zinterpretowane przez współczesnych ekofizjologów (Terashima et al. 2001), to ewentualne różnice w normach reakcji między gatunkami i grupami ekologicznymi nie zostały dotychczas wystarczająco udokumentowane ani wyjaśnione. Najczęściej proponowana interpretacja tych różnic oparta jest na zróżnicowaniu wymagań świetlnych. Postuluje się np. że plastyczność jest wyższa u roślin światłolubnych niż u cienioznośnych i - w przypadku roślin drzewiastych - u roślin średnich stadiów sukcesji niż u gatunków wczesno- lub późno-sukcesyjnych (Bazzaz i Carlson 1982, Valladares i Niinemets 2008). Mimo że hipoteza o wiodącej roli cienioznośności gatunku w wyznaczaniu zakresu plastyczności jest często kwestionowana (Rozendaal et al. 2006), alternatywne wyznaczniki plastyczności nie są na ogół brane pod uwagę.

Celem pierwszej z omawianych prac było sprawdzenie, czy plastyczność fenotypowa liści jest związana z cienioznośnością gatunku oraz długowiecznością liści (**Praca 1:** Wyka et al. 2007). Do badań wybrano dwa cienioznośne gatunki drzew: buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) i jodłę pospolitą (*Abies alba* Mill.) oraz dwa gatunki o średnim stopniu cienioznośności: jawor (*Acer pseudoplatanus*

L.) i świerk pospolity (*Picea abies* Karst.), przy czym cieniozność określono w oparciu o liczby wskaźnikowe Ellenberga. Każdą parę tworzył zatem gatunek okrytozalążkowy zrzucający liście na zimę i gatunek nagozalążkowy o liściach zimozielonych. Doświadczenie polegało na uprawie młodocianych egzemplarzy każdego z gatunków przez dwa sezony wegetacyjne w warunkach wspólnego ogrodu przy zróżnicowanym natężeniu światła (100% lub 5% pełnego nasłonecznienia). Badania przeprowadzono w pierwszym oraz w drugim roku aklimatyzacji, za każdym razem biorąc pod uwagę liście wytworzone w bieżącym sezonie. Ocenie podlegały normy reakcji cech strukturalnych, zawartości barwników czynnych w fotosyntezie oraz wybranych parametrów fluorescencji chlorofilu *a*. Normy reakcji określano w formie względnej przy użyciu współczynnika plastyczności (Valladares et al. 2000).

Na różnice w warunkach świetlnych wszystkie gatunki zareagowały zróżnicowaniem budowy liści zgodnie z wzorcami anatomii heliofilnej i skotofilnej. Wyniki doświadczenia nie wskazywały jednak na związek wartości wskaźników plastyczności fenotypowej liści dla poszczególnych cech z cienioznością gatunku. Oba gatunki nagozalążkowe przejawiały natomiast znacznie mniejszą plastyczność cech anatomiczno-strukturalnych liści niż gatunki okrytozalążkowe. Różnicę tę, częściowo zapewne wynikającą z odmienności filogenetycznych, można także tłumaczyć odmiennym czasem trwania liści: u badanych gatunków nagozalążkowych wynosi on do 8 lat u jodły i do 7 lat u świerka, podczas gdy liście jawora i buka opadają po ok. 5-6 miesiącach od ich wytworzenia. Uzyskany wynik był więc zgodny z testowaną hipotezą.

**Praca 1** dostarczyła szeregu dodatkowych interesujących obserwacji i wniosków. Po pierwsze, mimo, że zacienienie zastosowano przed rozwojem pąków, liście które rozwinęły się w pierwszym sezonie przejawiały generalnie mniejszą plastyczność cech strukturalno-anatomicznych niż liście wytworzone w drugim sezonie po zacienieniu, co wskazuje na powolne tempo aklimatyzacji roślin do poziomu światła. Po drugie, normy reakcji badanych cech fizjologicznych (parametrów fluorescencji chlorofilu *a* oraz zawartości chlorofilu i karotenoidów) do zacienienia nie wykazały prawidłowości w porównaniach międzygrupowych w pierwszym sezonie aklimatyzacji, natomiast w drugim sezonie, a więc u roślin w pełni zaaklimatyzowanych, były wyraźnie mniejsze u gatunków nagozalążkowych. Sugeruje to, że zimozielone liście nagozalążkowych, w większym stopniu niż liście opadające na zimę, są konstytutywnie przystosowane do różnorodnych warunków świetlnych, które mogą zaistnieć w trakcie ich życia. Na przykład, jeśli okap tworzony jest przez gatunki zrzucające liście na zimę, w okresie bezlistnym do rosnących w piętrze podszytu roślin zimozielonych (np. siewek drzew) dociera zwiększona ilość światła, pozwalająca na intensywną fotosyntezę i znaczące przychody węglowodanów mimo często panujących wówczas suboptymalnych temperatur (Miyazawa and Kikuzawa 2005). Z drugiej strony nawet w warunkach silnego nasłonecznienia tworzenie bardzo wyspecjalizowanych liści typu heliofilnego przez gatunki zimozielone może nie być tak „opłacalne” jak u gatunków zrzucających liście na zimę, gdyż liście żyjące wiele lat podlegają stopniowemu

zacienieniu przez kolejne przyrosty. Oba te względy dostarczają dodatkowego wytłumaczenia dla niższych norm reakcji cech związanych z przystosowaniem liści do poziomego światła w liściach zimozielonych w porównaniu z liśćmi opadających na zimę.

Dodatkowych informacji o cechach poszczególnych typów liści dostarczyły w **Pracy 1** także pomiary potencjalnej wydajności fotoukładu II (parametru  $F_v/F_m$ ) na osobnikach zaaklimatyzowanych do cienia a następnie wyeksponowanych na pełne światło. Bardzo silna fotoinhibicja ujawniła się jedynie u buka, gatunku o liściach sezonowych natomiast oba gatunki zimozielone ucierpiały w znacznie mniejszym stopniu, podobnie jak jawor. Ostrożnie interpretując ten wynik, można stwierdzić, że dostosowane do zacienienia zimozielone liście siewek badanych gatunków nagozalążkowych wykazały znaczną tolerancję na wzrost natężenia światła, co jest spójne ze strategią ekologiczną, polegającą na wykorzystywaniu okresu bezlistnego okapu do fotosyntezy. Tolerancja taka nie jest naturalnie specjalnością wyłącznie liści zimozielonych, jak dowodzi przykład jawora. Ponadto, nie dotyczy okresu temperatur ujemnych (por. **Praca 3**: Robakowski i Wyka 2009).

Modyfikacje strukturalne liści osobników młodocianych mają mniejszy zakres niż u drzew dorosłych (Schramm 1912), toteż hipoteza o mniejszej plastyczności liści zimozielonych została z kolei przetestowana przy wykorzystaniu dojrzałych (36 do 61-letnich) drzew 7 gatunków nagozalążkowych o liściach zimozielonych i 4 gatunków drzew okrytozalążkowych o liściach opadających na zimę, rosnących na powierzchniach doświadczalnych na terenie Arboretum SGGW w Rogowie (**Praca 4**: Wyka et al. 2012). Badano właściwości strukturalno-anatomiczne i fotosyntetyczne liści wytworzonych w nasłonecznionych partiach korony oraz w partiach najsilniej zacienionych.

Pomiary parametru LMA oraz wyniki analiz mikrometrycznych potwierdziły, że średnia plastyczność fenotypowa zimozielonych liści gatunków nagozalążkowych jest mniejsza niż u gatunków zrzucających liście na zimę. Szczególnie zwracało uwagę relatywnie niewielkie zmniejszenie grubości blaszek liściowych gatunków nagozalążkowych wytwarzanych w warunkach zacienienia. Niewielka była też redukcja miąższości mezofilu i wysokości komórek palisadowych. Grubość blaszki jest, jak wspomniano, jedną z cech skorelowanych z wytrzymałością mechaniczną liścia. Na marginesie warto zauważyć, że, podobnie jak w **Pracy 1**, nie stwierdzono korelacji wskaźnika plastyczności z wymaganiami świetlnymi gatunku.

W wielogatunkowych meta-analizach (np. Wright et al. 2004) autorzy wykazywali, że parametr LMA jest dobrym wskaźnikiem zdolności fotosyntetycznej liścia w przeliczeniu na masę ( $A_{max(mass)}$ ), zwłaszcza jeśli poprzez analizę regresji wielokrotnej rozpatruje się go łącznie ze stężeniem azotu w liściu ( $N_{mass}$ ). Tego typu analizy, oparte na danych dla liści nasłonecznionych, wskazują, że liście zimozielone, mające podwyższone LMA w stosunku do liści krótko żyjących, a także mające mniejsze stężenie całkowitego azotu w biomasie liści (m.in. w związku z wyższą zawartością tkanek mechanicznych), przejawiają też niższą  $A_{max(mass)}$ . Badania wykonane w ramach **Pracy 4** (Wyka et al.

2012) *in situ* na liściach obu typów wykazały zarówno mniejszą  $A_{max(mass)}$  jak i mniejsze ( $N_{mass}$ ) u gatunków nagozależkowych, zgodnie z trendami podawanymi przez literaturę, potwierdzając ten trend dla liści wykształconych w cieniu. Liście zimozielone miały też niższą fotosyntetyczną efektywność wykorzystania azotu (PNUE, ang. *photosynthetic nitrogen use efficiency*). Niska PNUE może być uznana za efekt uboczny dużej zawartości tkanek nieuczestniczących w fotosyntezie a zawierających N. W literaturze sugerowane są także inne przyczyny niskiej PNUE, takie jak większa zawartość N w ścianach komórkowych (Takashima et al. 2004), mniejsza aktywność rubisco (Warren i Adams 2004), słabsza penetracja światła w głąb mezofilu (Green and Kruger 2001), choć znalazły one dotychczas potwierdzenie u niewielkiej liczby gatunków i bywały poddawane w wątpliwość.

Średni poziom  $A_{max(mass)}$  u gatunków badanych w **Pracy 4** był podobny w liściach zacienionych i w liściach nasłonecznionych, odzwierciedlając dość stabilny poziom  $N_{mass}$ . Ponieważ obniżenie LMA wywołane zacienieniem było relatywnie słabsze w zimozielonych liściach gatunków nagozależkowych, potencjał fotosyntetyczny tych liści w przeliczeniu na powierzchnię  $A_{max(area)}$  także zmalał u nich w mniejszym stopniu niż w liściach gatunków okrytozależkowych. W parze z obniżoną plastycznością strukturalną liści zimozielonych idzie więc mniejsza zdolność przystosowawcza zdolności fotosyntetycznej do warunków zacienienia. Liście zimozielone utrzymują zatem kosztowny aparat fotosyntetyczny także w warunkach niskiego natężenia światła, w którym nie ma on szans być efektywnie wykorzystany. Nie jest wykluczone, że rezerwa potencjału fotosyntetycznego może np. kompensować suboptymalne warunki termiczne panujące w chłodnych porach roku (Muller et al. 2011) i przyczyniać się do poprawy bilansu energetycznego rośliny w długich okresach czasu. Byłoby to zgodne z generalnymi strategiami ekologicznymi roślin o odmiennym czasie trwania liści: podczas gdy liście krótko żyjące maksymalizują krótkoterminowe przychody z fotosyntezy, liście żyjące długo osiągają porównywalny bilans energetyczny przez wydłużenie czasu aktywności (Falster et al. 2011).

Hipoteza o zmniejszonej plastyczności fenotypowej liści zimozielonych uzyskała potwierdzenie przy porównaniach wybranych gatunków drzew okrytozależkowych o liściach opadających na zimę i nagozależkowych o liściach zimozielonych w stadium zarówno siewek jak i dojrzałych drzew (**Prace 1 i 4**). Ostatnio ogłoszono pracę, w której podobną konkluzję przedstawiono dla szerszego zestawu gatunków okrytozależkowych różniących się czasem trwania liści (Böhnke i Bruelheide 2013).

Oprócz lokalnego zróżnicowania poziomu światła powodującego strukturalne dostosowanie się liści na wczesnym etapie ich rozwoju, w trakcie życia liścia występują też zmiany w natężeniu światła wywołane np. postępującym samozacienieniem, albo – przeciwnie – odsłanianiem okapu np. wskutek wiatrołomów lub sezonowego opadu liści. W liściach już uformowanych strukturalne dostosowanie nie jest na ogół możliwe, niemniej można się spodziewać wystąpienia aklimatyzacji w zakresie właściwości fizjologicznych takich jak alokacja azotu, zawartość barwników fotosyntetycznie czynnych, ochrona przed stresem fotooksydacyjnym, właściwości plastydów, zdolność

fotosyntetyczna. Wykorzystując siewki cisa (*Taxus baccata* L.) uprawiane w pojemnikach przy trzech poziomach natężenia światła, w **Pracy 2 (Wyka et al. 2008)** dokonano porównań zdolności aklimatyzacyjnej liści ubiegłorocznych, wykształconych w jednorodnych warunkach średniego natężenia światła i liści bieżącego rocznika, które wykształciły się w zróżnicowanych warunkach świetlnych. W liściach bieżącego rocznika odnotowano typowe dostosowanie cech budowy anatomicznej do poziomu światła, w liści poprzedniego rocznika nie odnotowano natomiast zmian anatomicznych. Wyjątkiem od reguły było zwiększenie parametru *LMA* liści ubiegłorocznych w średnim i silnym świetle, co sugerowało akumulację biomasy (prawdopodobnie w ścianach komórkowych lub spichrzowych przedziałach komórek) bez zmian grubości poszczególnych tkanek. W liściach ubiegłorocznych obserwowano także ubytek chlorofilu i karotenoidów w pełnym słońcu, natomiast brak było dowodów dodatkowej akumulacji chlorofilu w silnym cieniu. Nastąpiło także zróżnicowanie stężenia azotu w biomasie - w warunkach zacienienia nastąpiła wzmożona akumulacja azotu nawet w ubiegłorocznych liściach. Jak się wydaje, mógł to być nie tyle efekt aklimatyzacji co gromadzenia tego pierwiastka wskutek zahamowania wzrostu spowodowanego niedoborem węglowodanów. Różnice w *LMA* ani stężeniu azotu nie przełożyły się u cisa na istotne zróżnicowanie szybkości fotosyntezy wyrażonej na powierzchnię liścia ani w liściach ubiegłorocznych ani tych z bieżącego rocznika. Bardzo jednorodne były też wskaźniki fluorescencji -  $\Phi_{PSII}$  (wydajność fotoukładu II na świetle) i wygaszanie fotochemiczne *qP* (ang. *photochemical quenching*). W silnym zacienieniu wystąpiła natomiast w liściach ubiegłorocznych wzmożona zdolność do niefotochemicznego wygaszania (ang. *non-photochemical quenching*, *NPQ*) fluorescencji chlorofilu, przejawiająca jednak mniejsze zróżnicowanie niż w liściach bieżącego rocznika. O skuteczności tego i innych mechanizmów anty-fotooksydacyjnych świadczy mniejszy stopień fotoinhibicji w liściach ubiegłorocznych niż w tegorocznych po wyeksponowaniu roślin dostosowanych do cienia na pełne światło. Można więc stwierdzić, że w danych warunkach eksperymentalnych zdolności aklimatyzacyjne starszych liści do pełnego nasłonecznienia były minimalne i sprowadzały się do obniżenia zawartości barwników i niewielkiego zwiększenia *LMA*, niezwiązanego ze wzrostem tkanek. Jednak mimo 4 miesięcznego okresu aklimatyzacji zarówno do silnego cienia jak i do pełnego nasłonecznienia liście te utrzymały zarówno zdolność fotosyntetyczną jak i odporność na stres fotooksydacyjny. Jak pokazuje późniejsza literatura, taka konserwatywna reakcja nie jest powszechna wśród innych gatunków o długo żyjących liściach (np. Reich et al. 2009). Zagadnienie aklimatyzacji fotosyntetycznej liści dojrzałych budzi w każdym razie duże zainteresowanie ze względu na jego znaczenie w modelowaniu produktywności fotosyntetycznej roślinności.

Gatunki zimozielone, utrzymując listowie w okresie zimy, gdy pozostałe gatunki są bezlistne wykorzystują okresy o sprzyjającej temperaturze do fotosyntezy. Warunkiem skutecznej eksploatacji tej dodatkowej „niszy czasowej” ciągnącej się od jesieni do wiosny jest uchronienie funkcjonalności aparatu fotosyntetycznego przed m.in. stresem fotooksydacyjnym związanym z panowaniem niskich

temperatur. Elementem strategii ochronnej jest mechanizm termicznego rozpraszania energii, oparty na obecności deepoksydowanych ksantofili i zapobiegający wzbudzeniom fotoukładu II. O ile w komfortowych warunkach termicznych mechanizm ten wzbudzany jest przez silne oświetlenie a resetowany w ciemności, to w niskich temperaturach jest on indukowany w sposób stosunkowo trwały i nie ulega relaksacji w ciemności (Adams et al. 2004). W **Pracy 3** (Robakowski i Wyka 2009) badano sezonowy przebieg potencjalnej wydajności fotochemicznej fotoukładu II (parametr  $F_v/F_m$ ) w liściach bieżącego rocznika u cisów przystosowanych do trzech poziomów natężenia światła (jak opisano w **Pracy 2**). Pomiarów dokonywano od listopada do maja. Rośliny rosnące w pełnym nasłonecznieniu wykazały silne obniżenie wskaźnika  $F_v/F_m$  w najchłodniejszym okresie zimy a poziom  $F_v/F_m$  był skorelowany z uśrednioną minimalną temperaturą panującą w ciągu 5 dni przed pomiarem. W liściach z drzewek zacienionych takie obniżenie praktycznie nie wystąpiło, zaś u drzewek uprawianych przy średnim poziomie zacienienia przyjmowało wartości pośrednie. Warto zauważyć, że całkowity stopień obniżenia  $F_v/F_m$  u cisów w zimie był znacznie większy niż latem po ekspozycji na pełne światło cisów (**Praca 3**) a także świerków i jodeł (**Praca 1**) zaaklimatyzowanych do cienia. Ten odwracalny mechanizm ochronny umożliwia utrzymanie funkcjonalnych liści przez okres zimy w warunkach silnego nasłonecznienia kosztem czasowo obniżonej sprawności funkcjonowania fotosyntetycznego transportu elektronów, także w okresie wczesno-wiosennym. Liście roślin zacienionych nie ulegały zimowej inhibicji transportu elektronów, lecz ich intensywność fotosyntezy była niewątpliwie ograniczona przez dostęp światła także w okresach o sprzyjających temperaturach.

Podsumowując, w omawianym zestawie prac wykazana została istotnie mniejsza plastyczność fenotypowa cech strukturalnych w odpowiedzi na światło u liści zimozielonych drzewiastych gatunków nagozalążkowych w porównaniu z liśćmi opadającymi na zimę gatunków okrytozalążkowych. Konserwatywny charakter miała też aklimatyzacja fotosyntetyczna liści zimozielonych, zarówno następująca w czasie rozwoju liści jak i (zwłaszcza) liści wcześniej uformowanych. Jedną z cech charakterystycznych liści zimozielonych była też mała podatność na stres fotooksydacyjny w okresie letnim i silna, indukowana przez światło ochrona w okresie zimowym. Wyniki te wymagają obecnie sprawdzenia na szerszym zestawie gatunków, uwzględniającym replikację filogenetyczną.



## 5. OMÓWIENIE POZOSTAŁYCH OSIĄGNIĘĆ NAUKOWO-BADAWCZYCH

W latach 1993-1999 przebywałem w Stanach Zjednoczonych, gdzie na Wydziale Biologii Uniwersytetu Stanu Missouri w Columbi pod kierunkiem dr C. Galen wykonałem pracę doktorską na temat „*Growth, reproduction and resource storage in an alpine herbaceous plant, Oxytropis sericea*”, do której badania terenowe przeprowadziłem w ekosystemie wysokogórskiej tundry na obszarze Gór Skalistych. Jej główna teza polegała na wykazaniu istnienia w organach spichrzowych ostrołódki *O. sericea* nadmiernych zapasów węglowodanów, w znacznej części niewykorzystywanych w normalnym cyklu fenologicznym a częściowo mobilizowanych w sytuacji głodu węglowodanowego. Wynik ten został opublikowany przed uzyskaniem przeze mnie stopnia doktora w pracy, która jest dziś najwyżej cytowana w moim dorobku (Wyka 1999). W r. 1999 powróciłem do Polski i zostałem zatrudniony na stanowisku adiunkta w Zakładzie Botaniki Ogólnej Instytutu Biologii Eksperymentalnej na Wydziale Biologii Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu. Moim pierwszym przedsięwzięciem stało się wydanie pozostałych, nieopublikowanych wcześniej wyników pracy doktorskiej. Powstały wówczas trzy artykuły. W pierwszym z nich wskazywałem, że gromadzeniu węglowodanów sprzyja ograniczenie wzrostu rośliny spowodowane deficytem nutrientów, co było zgodne z kontrowersyjną wówczas tzw. hipotezą akumulacji węglowodanów (ang. *accumulation vs. storage*) sformułowaną przez S. Chapina (Wyka 2000). W kolejnych pracach pokazałem istnienie konfliktu (ang. *trade-off*) między kwitnieniem a stanem zapasów w korzeniach i pędach podziemnych (przejściowego w przypadku węglowodanów a trwałego w przypadku azotu i fosforu; Wyka i Galen 2000), przy czym w przypadku węglowodanów do uzupełnienia poziomu zapasów w roślinach mogła przyczyniać się fotosynteza prowadzona przez organy rozmnażania - pąki, kwiaty i owoce (Wyka 2001).

Zagadnienia alokacji zasobów i konfliktów funkcjonalnych jako ograniczników doboru naturalnego były powracającym motywem w innych pracach, podejmowanych przez mnie także po doktoracie. W czasie studiów doktoranckich zapoznałem się z technikami pomiaru wymiany gazowej, które stały się moją pasją, na równi z problemami badawczymi, w rozwiązywaniu których je stosowałem. W kolejnych latach podejmowałem także zagadnienia słabiej związane z głównym nurtem moich zainteresowań naukowych.

### MIKROROZMNAŻANIE

Po powrocie z USA zostałem członkiem zespołu badawczego kierowanego wówczas przez prof. dr. hab. M. Zenktelera. Ponieważ jednym z głównych kierunków badawczych Zakładu są kultury *in vitro*

i do nich dostosowana jest też infrastruktura Zakładu, zrealizowałem tam, wspólnie ze znajdującymi się pod moją opieką magistrantami, cykl badań dotyczących wykorzystania organów rozmnażania roślin sukulentowych jako eksplantatów do inicjacji kultur. Asumptem do takich badań było zapotrzebowanie ze strony Ogrodu Botanicznego UAM, jednak oprócz praktycznych efektów uzyskaliśmy interesujące obrazy histologiczne regeneracji, wskazujące np. na powstawanie pąków przybyszowych w pachwinach okwiatu kaktusów (tj. miejscach homologicznych z pachwinami liści, Wyka et al. 2006, 2009). Zaskakujące i różnorodne efekty rewersji do stanu wegetatywnego uzyskano w kwiatach Crassulaceae, u których w pachwinach członów okwiatu tworzyły się pąki wegetatywne, a poza tym u różnych gatunków obserwowano powstawanie przybyszowych pręcików i owocolistków (Wyka et al., w przygotowaniu; Wyka i Pacanowska 2009). Nowatorskim wynikiem było także uzyskanie rewersji we fragmentach cefalium – wyspecjalizowanej i morfologicznie oraz fizjologicznie przeobrażonej części pędu tworzącej kwiaty u *Melocactus matanzanus* Leon. (Wyka 2007). Ogółem udało się uzyskać regenerację roślin u ponad 20 gatunków sukulentów reprezentujących 6 rodzin, co pokazało powszechną podatność organów rozmnażania płciowego tych roślin na rewersję do stanu wegetatywnego.

#### **AUTOGENNE OSCYLACJE CAM**

Ze względu na zainteresowanie biologią sukulentów nawiązałem kontakt z prof. U. Lüttge z Politechniki w Darmstadt, u którego w latach 2001-2003 odbyłem łącznie niemal 9 miesięczny staż, finansowany przez Fundację A. Humboldta. Zajmowałem się wówczas badaniem okołodobowego rytmu wymiany gazowej u *Kalanchoë daigremontiana* Hamet et Perrier, jednej z roślin modelowych w studiach nad metabolizmem kwasowym gruboszowatych. Rytm okołodobowy poboru CO<sub>2</sub> u tego gatunku, utrzymujący się w ciągłym oświetleniu, był wówczas obiektem modelowania matematycznego przy udziale zespołu fizyków teoretycznych, moja zaś rola polegała na wygenerowaniu przewidywań modelu i ich eksperymentalnym przetestowaniu. Model ten postulował, że cykl akumulacji i uwalniania jabłczanu z wakuoli, powodujący zmiany potencjału osmotycznego soku wakuolarnego, objętości wakuoli i płynności tonoplastu stanowi wystarczający mechanizm do generowania oscylacji okołodobowych tempa poboru CO<sub>2</sub> w warunkach ciągłego oświetlenia. Był on alternatywą dla standardowego modelu opartego na kontroli oscylacji przez zegar oparty na rytmie ekspresji genów. Stosując techniki pomiaru wymiany gazowej i fluorescencji chlorofilu *a*, dowiodłem nieadekwatności modelu opartego na magazynowaniu jabłczanu ze względu na wykryty przez mnie przeważający udział karboksylacji typu C3 w poborze CO<sub>2</sub> i brak rytmu stężenia jabłczanu w warunkach ciągłego oświetlenia oraz brak wpływu zakłóceń w dostawie CO<sub>2</sub> na fazę rytmu (Wyka i Lüttge 2003; Wyka et al. 2004). Analizując rytmikę fluorescencji chlorofilu *a* przy zablokowanych

szparkach wykazałem z kolei autonomiczność mezofilu, tj. jego niezależność od ruchów szparek, w generowaniu rytmu poboru CO<sub>2</sub> (Wyka et al. 2005). Wyniki te pozwoliły odrzucić hipotezy o roli biofizycznego oscylatora, funkcjonującego w oparciu o zmiany płynności błony tonoplastowej pod wpływem zmian zawartości jableczanu oraz, alternatywną, o dominującym rytmie przewodnictwa szparkowego w generowaniu oscylacji poboru CO<sub>2</sub>.

#### **AKLIMATYZACJA LIŚCI DO WARUNKÓW ŚWIETLNYCH**

Od początku pracy w ZBO podtrzymywałem też kierunek badań ekofizjologicznych, możliwy dzięki współpracy z dr. P. Robakowskim z Wydz. Leśnego Akademii Rolniczej w Poznaniu (obecnie Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu) a od r. 2008 także z prof. dr. hab. J. Oleksynem z Instytutu Dendrologii PAN w Kórniku, którzy udostępnili analizatory gazowe i podjęli wspólne projekty badawcze.

- Pierwszym z projektów realizowanych wspólnie z dr. Robakowskim była ocena wpływu warunków świetlnych stwarzanych przez okap na udatność odnowień jodły pospolitej, jednego z najbardziej tolerancyjnych na zacinienie gatunków drzew leśnych. Prace te były wykonywane w Karkonoskim Parku Narodowym na zlecenie tamtejszych leśników. W badaniach wykorzystywano analizy przyrostów w połączeniu z terenowymi pomiarami fluorescencji i poboru CO<sub>2</sub>. Wynikiem tych prac były jednoznaczne praktyczne zalecenia wysadzania jodeł odnawianych podokapowo w bardziej świetlistych drzewostanach ze względu na ich dużą tolerancję na światło obrazkowe i jego sprawne wykorzystywanie w fotosyntezie, oraz ogólnie stymulujący wpływ światła na przyrosty pędów (Robakowski i Wyka 2003; Robakowski et al. 2004a,b; Robakowski i Wyka 2004). Badania i obserwacje terenowe nad regeneracją jodeł były początkiem mojego głębszego zainteresowania przystosowaniami adaptacyjnymi i aklimatyzacją roślin do różnych poziomów światła. Obserwując odnowienia leśne w głębokim cieniu karkonoskich buczyn, zwróciłem uwagę na współwystępowanie podrostu zimozielonych jodeł i buków, mających liście sezonowe. Podjęte w tym kierunku dalsze badania stały się podstawą stworzenia cyklu publikacji omówionych w punkcie 4 niniejszego Autoreferatu.
- W r. 2011 uczestniczyłem w badaniach zdolności przystosowawczych do warunków świetlnych u rzadkich karkonoskich skalnic (*Saxifraga nivalis* i *Saxifraga moschata* subsp. *basaltica*) wprowadzanych do siedlisk na terenie Karkonoskiego Parku Narodowego. Analizy fluorymetryczne pozwoliły na poznanie sposobu podziału energii świetlnej absorbowanej przez liście w pełnym słońcu i przy dwóch poziomach zacinienia. Aklimatyzacja do cienia

powodowała względne obniżenie wykorzystania energii w reakcjach fotochemicznych i wzrost zdolności do rozpraszania energii pochłoniętej przez chlorofil w postaci ciepła (NPQ, ang. *nonphotochemical quenching*), co sugerowało wzmożone wykorzystywanie NPQ jako mechanizmu ochronnego w warunkach zacienienia (Robakowski et al. 2013).

- W tym bloku zagadnień mieści się też projekt badawczy, dotyczący zdolności przystosowawczych liści jawora *Acer pseudoplatanus* do zmian poziomu światła. Badania prowadzono na doniczkowanych siewkach jawora uprawianych przez sezon wegetacyjny przy 9 różnych natężeniach światła (od 1,3 do 100% pełnego nasłonecznienia). Obserwowano liniowe zależności między natężeniem światła a parametrem LMA, miąższością mezofilu i wysokością komórek palisadowych podczas gdy zdolność fotosyntetyczna zwiększała się tylko do pewnego progu natężenia światła. Należy podkreślić, że, o ile związek między natężeniem światła a budową mezofilu znany jest od lat, to badania pozwalające ocenić „efekt dawki” światła (ang. *dose-response*) są rzadkie i nigdy nie uwzględniały tak dużej liczby poziomów światła jak w moim doświadczeniu. Najistotniejszym wynikiem tej pracy było jednak wystąpienie w dojrzałych liściach przystosowanych do silnego zacienienia silnego dostosowania strukturalnego (tj. wydłużenia komórek miękiszu palisadowego, pogrubienia liści i wzrostu LMA) po ich nagłej ekspozycji na pełne światło pod koniec lata. Jest to ogromnie interesująca, nietypowa reakcja, udokumentowana dotychczas w literaturze tylko u 3 innych gatunków. Wyniki były prezentowane w r. 2013 na Zjeździe Polskiego Towarzystwa Botanicznego w Olsztynie (Wyka et al. 2013a) i są obecnie przygotowywane do publikacji w czasopiśmie. Używając roślin jawora wraz z magistrantką p. P. Sroką podjąłem także próbę odpowiedzi na pytanie, czy warunki świetlne panujące w czasie tworzenia się pąków, wpływają na fenotyp liści, które z nich się rozwijają. Na podstawie pomiarów strukturalno-anatomicznych zawiązków liściowych i dojrzałych liści mogę stwierdzić, że u jawora brak jest dowodów na tego typu „pamięć pąków”, postulowaną przez niektórych badaczy (Uemura et al. 2000).

## **WŁAŚCIWOŚCI EKOFIZJOLOGICZNE LIŚCI ZIMOZIELONYCH**

Problematyka różnicowania funkcjonalnego między liśćmi zimozielonymi a opadającymi na zimę, będąca przedmiotem osiągnięcia badawczego opisanego w p. 4 Autoreferatu, była też tematem grantu MNiSW „*Anatomia funkcjonalna i ekofizjologia liści zimozielonych u roślin drzewiastych strefy umiarkowanej*” (2009-2013), którym kierowałem. Celem badań było stwierdzenie, czy, i wskutek jakich mechanizmów, zimozielona forma liści wiąże się z obniżoną wydajnością fotosyntetyczną. Poddano tu ocenie dwie główne hipotezy badawcze: (1) że zwiększona grubość ścian komórek

mezofilu u gatunków zimozielonych w porównaniu z gatunkami zrzucającymi liście na zimę powoduje większe opory dla dyfuzji CO<sub>2</sub> z przestworów międzykomórkowych do chloroplastów (Field and Mooney 1986; Hassiotou et al. 2010) i (2) że cechy strukturalne liści liści zimozielonych powodują zwiększony stopień samozacienienia mezofilu w porównaniu z liśćmi żyjącymi jeden sezon (Green and Kruger 2001). Badałem też hipotezy dotyczące alokacji zasobów w skali całej rośliny u gatunków obu grup stosując klasyczną analizę wzrostu i alokacji. Obiektami badawczymi były gatunki roślin okrytozalążkowych klimatu umiarkowanego. Zastosowałem układ porównawczy uwzględniający pokrewieństwa filogenetyczne, wybierając do badań 8 gatunków o liściach zimozielonych i do każdego dobierając gatunek pokrewny, zrzucający liście na zimę. Badania prowadziłem w Arboretum SGGW w Rogowie oraz w Instytucie Dendrologii PAN w Kórniku. W badaniach wykorzystywałem sprzężone pomiary wymiany gazowej i fluorescencji, oraz ilościowe analizy anatomiczne. Główne osiągnięcia badawcze w ramach grantu są następujące:

- Wykazanie, że liście zimozielone gatunków strefy umiarkowanej na ogół nie przejawiają typowego skleromorfizmu, mają obfite przestwory międzykomórkowe a efekt wzmocnienia mechanicznego można przypisać nieco większej grubości blaszki, pogrubionej kutykuli, grubszym ścianom komórek epidermalnych. Należy zauważyć, że w badanym zestawie gatunków spektrum cech anatomicznych liści zimozielonych w dużym stopniu nakłada się ze spektrum cech liści opadających na zimę.
- Cechą liści zimozielonych o potencjalnie dużych konsekwencjach dla fotosyntezy jest pogrubienie ścian komórek mezofilu. Może ono powodować zwiększenie oporów dla dyfuzji CO<sub>2</sub> z przestworów międzykomórkowych do chloroplastów w porównaniu z liśćmi opadającymi na zimę. W badanym zestawie gatunków zwiększenie oporów dyfuzyjnych obserwowano jednak tylko w przypadku gatunków zimozielonych o najgrubszych ścianach.
- Analizując kształt krzywych odpowiedzi fotosyntezy na światło, nie stwierdzono istotnego zróżnicowania między typami liści pod względem współczynnika określającym wypukłość krzywej, który charakteryzuje skuteczność penetracji światła w głąb mezofilu. Wbrew hipotezie sformułowanej przez Greena i Krugera (2001), większa grubość blaszek liści zimozielonych i ich struktura nie przełożyła się więc na samozacienianie się mezofilu. Wykryto natomiast korelację między zawartością barwników fotosyntetycznych a stopniem samozacienienia mezofilu w grupie gatunków zimozielonych.
- Nie stwierdzono systematycznych różnic między gatunkami reprezentującymi oba typy funkcjonalne we względnej szybkości wzrostu ani alokacji biomasy lub azotu między częściami podziemnymi i nadziemnymi. Wykazano natomiast obniżoną zawartość węglowodanów zapasowych u gatunków zimozielonych. Jest to interesujący aspekt ich strategii ekologicznej,

związany przypuszczalnie z faktem utrzymywania aktywnych fotosyntetycznie liści w czasie wiosennego rozwoju pąków. Dostawy niezbędnych węglowodanów z bieżącej fotosyntezy mogą wówczas zastąpić ich mobilizację z tkanek spichrzowych w łodygach i korzeniach.

Wyniki te były prezentowane w formie posteru (Wyka et al. 2013b) i referatu (Wyka et al. 2013c). Pierwsza z publikacji powstałych na bazie wyników grantowych (Wyka i Oleksyn 2014) została przyjęta do druku w czasopiśmie *Dendrobiology*. Kolejne są w przygotowaniu.

## ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA CECH ANATOMICZNO-FUNKCJONALNYCH LIŚCI JĘCZMIENIA

Rozwój technik cyfrowej rejestracji i obróbki obrazów mikroskopowych umożliwia coraz szersze stosowanie ilościowych danych anatomicznych w różnych dziedzinach badań nad roślinami. W r. 2009 nawiązałem współpracę z zespołem prof. dr hab. Marii Surmy, w ramach której we współpracy z dr. Anetą Kuczyńską wykonałem analizy anatomiczne półkarłowego mutantu jęczmienia *denso*, wykazując drobnienie szeregu typów komórek u mutantu, potencjalnie wyjaśniające mniejsze rozmiary roślin (Kuczyńska i Wyka 2011).

Obserwacje i pomiary anatomiczne stanowią też główny element zadania, którym kieruję w ramach grantu „*Narzędzia biotechnologiczne służące otrzymaniu zbóż odpornych na suszę*”. Grant ten jest realizowany przez konsorcjum szeregu instytucji naukowo-badawczych i firm hodowlano-nasiennych POLAPGEN w ramach programu Innowacyjna Gospodarka (2009-2014). Zespoły badawcze zaangażowane w projekcie oceniają różnorodne cechy badanych genotypów. Zgodnie z tytułem zadania „*Anatomiczne podstawy odporności jęczmienia na suszę*” dokonałem pomiarów anatomicznych liści w 200 liniach typu *single seed descent* oraz 8 odmianach ustalonych o zróżnicowanej odporności na suszę. Próby liści pobierane były z doświadczeń wazonowych przeprowadzonych w Instytucie Genetyki Roślin PAN w Poznaniu. W doświadczeniach tych badano zróżnicowanie między genotypami pod względem charakterystyk plonowania, struktury i fizjologii oraz ich reakcje na suszę aplikowaną w różnych stadiach rozwojowych. Z dotychczasowych analiz wynika, że liście wytworzone przez rośliny, które doznały suszy, wykazują dostosowanie szeregu cech, generalnie polegające na zmniejszeniu rozmiarów różnorodnych struktur - typów komórek lub tkanek. O ile większość tych zmian można wyjaśnić bezpośrednio zmniejszeniem powierzchni blaszek liściowych, to niektóre, zwłaszcza związanych z transportem wody (jak większe zagęszczenie szparek, mniejsze pola przekroju ksylemu i średnice naczyń) mają charakter wyraźnie adaptacyjny, bowiem stopień ich zmniejszenia jest większy niż wynika to z redukcji powierzchni blaszki, zaś konsekwencje funkcjonalne są przewidywalne i korzystne dla roślin doświadczających suszy. Wyniki te były dotychczas dwukrotnie prezentowane w trakcie warsztatów Projektu POLAPGEN (Wyka i

Bagniewska-Zadworna 2012, 2013) a publikacja jest w przygotowaniu. Obecnie w Instytucie Genetyki PAN realizowane są zbiorcze analizy cech w powiązaniu z konstrukcją map genetycznych.

#### **ALOKACJA BIOMASY I NUTRIENTÓW U PNĄCZY**

We współpracy z zespołem prof. dr hab. Jacka Oleksyna podjąłem ostatnio badania nad klasycznym, choć zaniedbanym przez botaników zagadnieniem alokacji biomasy u pnączy. Inspiracją stała się hipoteza sformułowana przez C. Darwina (1865), głosząca iż ewolucja roślin pnących umożliwiła im zmniejszenie nakładów na tworzenie łodyg i „przekierowanie” tak uwolnionych zasobów na tworzenie liści. Hipoteza ta została *de facto* przyjęta w botanice jako aksjomat, mimo prawie zupełnego braku rzeczywistych danych dotyczących alokacji zasobów u dojrzałych pnączy w porównaniu z roślinami o sztywnych pędach i podobnej masie. Gruntowny przegląd literatury ujawnił wprawdzie dane dotyczące stosunków alokacyjnych lian w obrębie części nadziemnych, ale jasne jest że problem wymaga badań z uwzględnieniem masy całych roślin. Wyniki przeglądu literatury i meta-analiz wybranych cech zostały niedawno opublikowane (Wyka et al. 2013d). Zespół nasz uzyskał grant NCN „*Alokacja biomasy i składników pokarmowych oraz wybrane cechy strukturalno-funkcjonalne u pnączy drzewiastych strefy umiarkowanej z perspektywy ich przystosowań i ograniczeń ewolucyjnych*” (2012-2015), którego jestem kierownikiem. Założone zostało kilkuletnie doświadczenie wazonowe z wykorzystaniem 4 par gatunków złożonych z drzewiastego pnącza i spokrewnionego z nim gatunku krzewu. W ramach grantu badane są także inne różnice ekofizjologiczne i strukturalne między pnączami drzewiastymi i formami o sztywnych pędach.

#### **INNE PROJEKTY W TRAKCIE REALIZACJI**

- Wraz z członkami konsorcjum DENDRONET (prof. dr hab. J. Oleksyn, prof. dr hab. A. Boratyński, dr hab. P. Robakowski) i partnerami z Hiszpanii (prof. Angel Romo i wsp.) wzięłem udział w dwóch wyprawach naukowych do Maroka w l. 2011 i 2012, zbierając próby liści reprezentatywnych gatunków przeznaczone do badań nad charakterystyką spektrum kardynalnych cech ekofizjologicznych (parametr LMA, wielkości blaszek liściowych, zawartości nutrientów i związków obronnych) roślin klimatu suchego gorącego, w tym rejonów pustynnych. Po zakończeniu analizy cech i publikacji wyników, dane zostaną przekazane do globalnej bazy danych TRY zawierającej wartości cech fenotypowych roślin. Obecnie rejon Afryki Północno Zachodniej jest szczególnie słabo reprezentowany w ekofizjologicznych bazach danych.

- Jestem obecnie głównym wykonawcą grantu NCN „*Geograficzne trendy zmienności cech funkcjonalnych sosny zwyczajnej w Europie w kontekście zmian klimatycznych i procesów ekologicznych*” (2012-2017), kierowanego przez prof. dr hab. J. Oleksyna. W ramach grantu realizuję zadania dotyczące analiz anatomicznych igieł sosen pochodzących z populacji o zróżnicowanym położeniu geograficznym zwracając uwagę na cechy o wyraźnym znaczeniu funkcjonalnym, mogące sprzyjać tolerancji igieł na długie okresy niskich temperatur i wydłużonemu czasowi trwania igieł na pędzie (do 11 lat na północnych skrajach zasięgu). Ponadto badane są wtórne zmiany cech anatomicznych towarzyszące starzeniu się igieł.
- Zostałem także wykonawcą w grantie „*AtDeg2 - białko chloroplastowe o podwójnej aktywności: proteazy i białka opiekuńczego*” (2014-2017) kierowanym przez prof. dr hab. Grzegorza Jackowskiego, w ramach którego odpowiadam za charakterystykę fotosyntetyczną liści badanych genotypów w oparciu o dane uzyskiwane technikami pomiaru wymiany gazowej (analiza krzywych odpowiedzi fotosyntezy na światło i na wewnątrz-tkankowe stężenie CO<sub>2</sub>).

#### PODSUMOWANIE DZIAŁALNOŚCI NAUKOWEJ

Łącznie po doktoracie opublikowałem 22 prace naukowe, w tym: 15 w czasopismach z bazy JCR, 4 w czasopismach spoza bazy JCR oraz trzy rozdziały w książkach lub monografiach. Łączna liczba cytowań wg. bazy Web of Science na dzień 5 V 2014 wynosi **160** (**144** bez autocytowań), łączny *impact factor* **27,82**, suma punktów MNiSW **530** a indeks Hirscha **7**.

Ponadto opublikowałem 5 artykułów popularno-naukowych, wygłosiłem 9 komunikatów na konferencjach (w tym 2 na zaproszenie), 5 referatów na zaproszenie instytucji lub towarzystw naukowych, przedstawiłem 17 posterów. Zrecenzowałem 40 prac naukowych i 2 wnioski grantowe. Jako członek Zarządu współorganizowałem 52. Zjazd Polskiego Towarzystwa Botanicznego w Poznaniu (2001) i byłem członkiem Komitetu Organizacyjnego XII Ogólnopolskiej Konferencji Kultur In Vitro i Biotechnologii Roślin w Poznaniu (2009) oraz współredaktorem materiałów konferencyjnych. Jestem członkiem International Organization for Succulent Plant Study oraz Polskiego Towarzystwa Botanicznego, w którym w l. 2003-07 pełniłem funkcję sekretarza Oddziału Poznańskiego.

Wśród innych osiągnięć naukowo-badawczych należy wymienić współorganizację przez mnie środowiskowego konsorcjum ekofizjologicznego DENDRONET, integrującego badaczy z Uniwersytetu im. A. Mickiewicza, Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu i Instytutu Dendrologii PAN w Kórniku. W ostatnich miesiącach rozbudowało ono znacząco zaplecze badawcze dokonując, dzięki dotacji z Funduszu Nauki i Technologii Polskiej, zakupów nowoczesnego sprzętu do badań



terenowych i umożliwiła obecnie prowadzenie zintegrowanych badań nad fotosyntezą i stosunkami wodnymi roślin. Realizowane dotychczas granty pozwoliły także na znaczną modernizację techniczną sprzętu i aparatury do badań strukturalno-mikroskopowych w Zakładzie Botaniki Ogólnej. Jestem też organizatorem i kierownikiem Wydziałowej Pracowni Fitotronowej na Wydziale Biologii UAM, która udostępnia powierzchnię uprawową do prowadzenia doświadczeń nad roślinami w kontrolowanych warunkach. Za osiągnięcia naukowe otrzymałem w r. 2007 i 2009 nagrodę Rektora UAM III stopnia a za organizację Pracowni Fitotronowej - nagrodę Dziekana Wydziału Biologii UAM w r. 2011.

Podsumowując swą aktywność naukową po doktoracie mogę stwierdzić, że mimo licznych pobocznych wątków, wynikających z zainteresowań własnych lub koniunktury, ogniskuje się ona na badaniu przystosowań strukturalno-anatomicznych liści do warunków siedliskowych lub strategii życiowej rośliny (sukulenty, liście zimozielone, liście heliofilne i skotofilne) oraz konsekwencji tych przystosowań dla głównej funkcji liścia, jaką jest fotosynteza. W ostatnich latach udało mi się wraz ze współpracownikami zbudować warsztat badawczy, który umożliwia prowadzenie różnorodnych prac z zakresu ekofizjologii i anatomii funkcjonalnej roślin.

## 6. PIŚMIENNICTWO

Adams W.W. III, Zarter C.R., Ebbert V., Demmig-Adams B. 2004. Photoprotective strategies of overwintering evergreens. *BioScience* 54: 41-49.

Bazzaz F.A., Carlson R.W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.

Böhnke M., Bruelheide H. 2013. How do evergreen and deciduous trees respond to shade? Tolerance and plasticity of subtropical tree and shrub species of South-East China. *Environmental and Experimental Botany* 87: 179-190.

Darwin C. 1865. *On the movements and habits of climbing plants*. London: Longman, Green, Longman, Roberts & Green and Williams & Norgate.

Falster D.S., Reich P.B., Ellsworth D.S., Wright I.J., Westoby M., Oleksyn J., Lee T.D. 2011. Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodland species. *New Phytologist* 193: 409-419.

Field C., Mooney H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the Economy of Form and Function*. Givnish T.J. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-55.

Green D.S., Kruger E.L. 2001. Light-mediated constraints on leaf function correlate with leaf structure among deciduous and evergreen tree species. *Tree Physiology* 21: 1341-1346.

Hassiotou F., Ludwig M., Renton M., Veneklaas E.J., Evans J.R. 2010. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: how does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *Journal of Experimental Botany* 61: 3015-3028.

Jordan G.J., Dillon R.A., Weston P.H. 2005. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany* 92: 789-796.

- Kuczyńska A., Wyka T. 2011. The effect of the denso dwarfing gene on morpho-anatomical characters in barley recombinant inbred lines. *Breeding Science* 61: 275-280.
- Miyazawa S., Satomi S., Terashima I. 1998. Slow leaf development of evergreen broad-leaved tree species in Japanese warm temperate forests. *Annals of Botany* 82: 859-869.
- Miyazawa Y., Kikuzawa K. 2005. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest. *New Phytologist* 165: 857-866.
- Muller O., Hirose T., Werger M.J.A., Hikosaka K. 2011. Optimal use of leaf nitrogen explains seasonal changes in leaf nitrogen content of an understory evergreen shrub. *Annals of Botany* 108: 529-536.
- Reich, P.B., Falster D.S., Ellsworth D.S., Wright I.J., Westoby M., Oleksyn J., Lee T.D. 2009. Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die? *New Phytologist* 183: 153-166.
- Robakowski P., Dworzycki K., Kroczek M., Wyka T. 2013 Morphological acclimation to light and partitioning of energy absorbed by leaves in *Saxifraga nivalis* and *Saxifraga moschata* subsp. *basaltica*. *Opera Concorsica* 50/S: 113-122.
- Robakowski P., Wyka T. 2003. Acclimation of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings to irradiance conditions under canopies of different tree species in Sudety Mts. (Southern Poland). *Polish Journal of Ecology* 51: 323-337.
- Robakowski P., Wyka T. 2009. Winter photoinhibition in needles of *Taxus baccata* seedlings acclimated to different light levels. *Photosynthetica* 47: 527-535.
- Robakowski P., Wyka T. 2004. Down-regulation of PS II in needles of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings growing under the canopy of European larch and Norway spruce. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 496: 421-431.
- Robakowski P., Wyka T., Samardakiewicz S., Kierzkowski D. 2004a. Growth, photosynthesis and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. *Forest Ecology and Management* 201: 211-227.
- Robakowski P., Wyka T., Samardakiewicz S., Modrzyński J., Kierzkowski D. 2004b. Przystosowanie sadzonek jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) do warunków świetlnych panujących pod okapem różnych gatunków drzew w Karkonoskim Parku Narodowym. W: Barzdajn W. (red.) Jodła pospolita (*Abies alba* Mill.) w Karkonoskim Parku Narodowym, str. 129-152. Wydawnictwo Acarus, Poznań.
- Rozendaal D.M.A., Hurtado V.H., Poorter L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.
- Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. *Flora* 104: 225-295.
- Takashima T., Hikosaka K., Hirose T. 2004. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment* 27: 1047-1054.
- Terashima I., Miyazawa S.-I., Hanba Y.T. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research* 114: 93-105.
- Uemura A., Ishida A., Nakano T., Terashima I., Tanabe H., Matsumoto Y. 2000. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20: 945-951.

- Valladares F., Martinez-Ferri E., Balaguer L., Perez-Coroma E., Manrique E. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy. *New Phytologist* 148: 79-91.
- Valladares F., Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237-257.
- Villar R., Merino J. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213-226.
- Villar R., Ruiz-Robledo J., Uberta J.R., Poorter H. 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany* 100: 1969-1980.
- Warren C.R., Adams M.A. 2004. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science* 9: 270-274.
- Wright I.J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., Falser D.S., Garnier E., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee W., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Villar R., Warton D.I., Westoby M. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166: 485-496.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly-D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Wyka T. 1999. Carbohydrate storage and use in an alpine population of the perennial herb, *Oxytropis sericea*. *Oecologia* 120: 198-208.
- Wyka T. 2000. Effect of nutrients on growth rate on carbohydrate storage in *Oxytropis sericea*: a test of the carbon accumulation hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* 161: 381-386.
- Wyka T. 2001. CO<sub>2</sub> uptake by reproductive organs of *Oxytropis sericea* (Fabaceae): alleviating the costs of reproduction. *Biological Bulletin of Poznań (Biological Letters)* 38: 79-85.
- Wyka T. 2007. In vitro reversion of cephalial tissue to vegetative growth in *Melocactus matanzanus* Leon. *Haseltonia* 14: 185-188.
- Wyka T., Bagniewska-Zadworna A. 2012. Morfo-anatomiczne różnice odmianowe liści jęczmienia oraz modyfikacje pod wpływem suszy. Referat. Warsztaty naukowe projektu „Narzędzia biotechnologiczne służące do otrzymywania zbóż o zwiększonej odporności na suszę” organizowane przez konsorcjum POLAPGEN. Puławy, 10-11 V 2012.
- Wyka T., Bagniewska-Zadworna A. 2013. Zróżnicowanie budowy anatomicznej liści odmian i linii jęczmienia w reakcji na stres suszy. Referat. Warsztaty naukowe projektu „Narzędzia biotechnologiczne służące do otrzymywania zbóż o zwiększonej odporności na suszę” organizowane przez konsorcjum POLAPGEN. Kraków, 25-26 III 2013.
- Wyka T., Galen C. 2000. Current and future costs of reproduction in *Oxytropis sericea*, a perennial plant from the Colorado Rocky Mountains, USA. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 32: 438-448.
- Wyka T., Lüttge U. 2003. Contribution of C<sub>3</sub> carboxylation to the circadian rhythm of carbon dioxide uptake in a Crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë daigremontiana*. *Journal of Experimental Botany* 54: 1471-1479.

- Wyka T.P., Oleksyn J., Żytkowiak R., Karolewski P., Jagodziński A.M., Reich P.B. 2012. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species. *Oecologia* 170:11-24.
- Wyka T., Oleksyn J., Żytkowiak R., Robakowski P. 2013a. Dostosowanie strukturalne liści jawora (*Acer pseudoplatanus*) do poziomu światła. Poster. 56. Zjazd Polskiego Towarzystwa Botanicznego. Olsztyn, 24-30 VI 2013, str. 489-490.
- Wyka T., Pacanowska D. 2009. Adventitious organogenesis of carpels, stamens and vegetative shoots from floral buds of *Tacitus bellus* and *Echeveria laui* (Crassulaceae) cultured in vitro. Poster at 1st Research and Teaching Conference, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University in Poznań, May 21-23, 2009.
- Wyka T., Oleksyn J. 2014. Photosynthetic ecophysiology of evergreen leaves in the woody angiosperms – a review. *Dendrobiology*, w druku.
- Wyka T., Żytkowiak R., Oleksyn J. 2013b. Budowa anatomiczna liści zimozielonych drzew i krzewów i jej konsekwencje dla fotosyntezy. Poster. Konferencja naukowa „Biologia i ekologia roślin drzewiastych”. Kórnik-Poznań, 21-23 X 2013, str. 282-283
- Wyka T.P., Bohn A., Duarte H.M., Kaiser F., Lüttge U. 2004. Perturbations of malate accumulation and the endogenous rhythms of gas exchange in the Crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë daigremontiana*: testing the tonoplast as oscillator model. *Planta* 219: 705-713.
- Wyka T.P., Duarte H.M., Lüttge U.E. 2005. Redundancy of stomatal control for the circadian photosynthetic rhythm in *Kalanchoë daigremontiana* Hamet et Perrier. *Plant Biology* 7: 176-181.
- Wyka T.P., Hamerska M., Wróblewska M. 2006. Organogenesis of vegetative shoots from in vitro cultured flower buds of *Mammillaria albicoma* (Cactaceae). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 87: 27-32.
- Wyka T.P., Karolewski P., Żytkowiak R., Oleksyn J. 2013c. Anatomia funkcjonalna i ekofizjologia liści zimozielonych u roślin drzewiastych strefy umiarkowanej. Referat. 56. Zjazd Polskiego Towarzystwa Botanicznego. Olsztyn, 24-30 VI 2013, str. 185-186.
- Wyka T.P., Oleksyn J. 2014. Photosynthetic ecophysiology of evergreen leaves in the woody angiosperms - a review. *Dendrobiology*, praca przyjęta do druku.
- Wyka T.P., Oleksyn J.O., Karolewski P., Schnitzer S.S. 2013d. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany* 112: 1667-1681.
- Wyka T., Robakowski P., Żytkowiak R. 2007. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology* 27: 1293-1306.
- Wyka T., Robakowski P., Żytkowiak R. 2008. Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynthesis Research* 95: 87-99.
- Wyka T.P., Wróblewska M., Hamerska M. 2009. Use of cactus flowers as explants for micropropagation. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 84: 454-458.

Tomasz Wyka  
Poznań, 5 V 2014