

Załącznik 2a
Do wniosku o przeprowadzenie postępowania habilitacyjnego

AUTOREFERAT

dr Anna Wysocka

Katedra Genetyki i Biosystematyki
Wydział Biologii
Uniwersytet Gdański

Gdańsk, 2018

1. Imię i nazwisko:

Anna Wysocka

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

2001 r. stopień naukowy doktora w dziedzinie nauk biologicznych, w zakresie biologii, Środowiskowe Studium Doktoranckie, Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii, Uniwersytet Gdański

Tytuł rozprawy doktorskiej: *Hybrydyzacja DNA genomowego jako metoda weryfikacji systematyki małżoraczków (Ostracoda)* (promotor: prof. dr hab. Tadeusz Sywula)

1995 r. tytuł magistra biologii w zakresie biologii ogólnej, Katedra Genetyki i Cytologii, Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii, Uniwersytet Gdański

Tytuł pracy magisterskiej: *Zróżnicowanie genetyczne populacji małżoraczka Candona neglecta Sars* (promotor: prof. dr hab. Tadeusz Sywula)

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych

2011-do chwili obecnej: starszy wykładowca, Katedra Genetyki (Katedra Genetyki i Biosystematyki), Wydział Biologii, Uniwersytet Gdański (10/2012-09/2013: roczny urlop zdrowotny)

10/2001-09/2011: adiunkt (pracownik naukowo-dydaktyczny), Katedra Genetyki i Cytologii (Katedra Genetyki), Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii, Uniwersytet Gdański (obecnie Wydział Biologii); 03/2002 – 09/2002 urlop macierzyński

07/2001-09/2001: adiunkt, Laboratorium Biologii Molekularnej i Morskiej Biotechnologii, Centrum Biologii Morza w Gdyni, Polska Akademia Nauk

03/2001-07/2001: asystent, Laboratorium Biologii Molekularnej i Morskiej Biotechnologii, Centrum Biologii Morza w Gdyni, Polska Akademia Nauk

11/2000-02/2001: biolog, Laboratorium Biologii Molekularnej i Morskiej Biotechnologii, Centrum Biologii Morza w Gdyni, Polska Akademia Nauk

10/1995-04/2001: doktorant, Katedra Genetyki i Cytologii, Środowiskowe Studium Doktoranckie, Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii, Uniwersytet Gdański

4. Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (DZ.U. nr 65, poz.595 ze zm.):

a) Tytuł osiągnięcia naukowego:

Historia ewolucyjna endemicznych gatunków pancierzowców (Crustacea, Malacostraca) ze starożytnego Jeziora Ochrydzkiego

Na osiągnięcie naukowe składa się cykl pięciu publikacji opublikowanych w latach 2008-2017 w czasopiśmie znajdujących się w bazie Journal Citation Reports.

b) Wykaz autorskich publikacji stanowiących osiągnięcie naukowe

1. **Wysocka A.**, Kostoski G., Kilikowska A., Wróbel B., Sell J. 2008. The *Proasellus* (Crustacea, Isopoda) species group, endemic to the Balkan Lake Ohrid: a case of ecological diversification? *Fundamental and Applied Limnology (Archiv für Hydrobiologie)*, 172(4): 301-313; DOI: 10.1127/1863-9135/2008/0172-0301 (IF 1,293, IF_{5-letni} 1,481; MNiSW: 20) – praca oryginalna
2. Kilikowska A.*, **Wysocka A.***, Burzyński A., Rychlińska J., Kostoski G., Sell J. 2013. Patterns of genetic differentiation and population history of endemic isopods (Asellidae) from ancient Lake Ohrid: combining allozyme and mtDNA data. *Central European Journal of Biology*, 8(9): 854-875; DOI: 10.2478/s11535-013-0204-y (IF 0,633, IF_{5-letni} 0,748; MNiSW: 20) – praca oryginalna
3. **Wysocka A.**, Grabowski M., Sworobowicz L., Burzyński A., Kilikowska A., Kostoski G., Sell J. 2013. A tale of time and depth: intralacustrine radiation in endemic *Gammarus* species flock from the ancient Lake Ohrid. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167(3): 345–359; DOI: 10.1111/j.1096-3642.2012.00878.x (IF 2,658, IF_{5-letni} 2,574; MNiSW: 40) – praca oryginalna
4. **Wysocka A.♦**, Grabowski M., Sworobowicz L., Mamos T., Burzyński A., Sell J. 2014. Origin of the Lake Ohrid gammarid species flock: ancient local phylogenetic lineage diversification. *Journal of Biogeography*, 41(9): 1758–1768; DOI:10.1111/jbi.12335 (IF 4,590, IF_{5-letni} 5,118; MNiSW: 40) – praca oryginalna
5. Grabowski M.*, **Wysocka A.*♦**, Mamos T. 2016. Molecular species delimitation methods provide new insight in taxonomy of the endemic gammarid species flock from the ancient Lake Ohrid. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181(2): 272-285; DOI: 10.1093/zoolinlean/zlw025 (IF 2,316, IF_{5-letni} 2,717; MNiSW: 40) – praca oryginalna

* autorzy równorzędni

♦ autor korespondencyjny

Sumaryczny IF: 11,49

Sumaryczny IF_{5-letni}: 12,638

Łączna liczba punktów MNiSW: 160

Impact factor (IF) i $IF_{5-letni}$ podano według Journal Citation Reports zgodnie z rokiem opublikowania pracy, za wyjątkiem pracy w poz. 5, gdzie podano ostatni dostępny IF (2015); punkty MNiSW podano według wykazu czasopism naukowych (lista A) zgodnie z rokiem opublikowania pracy.

Opis indywidualnego wkładu habilitanta w powstanie każdej z publikacji znajduje się w Załączniku nr 3 (Wykaz opublikowanych prac naukowych oraz informacja o osiągnięciach dydaktycznych, współpracy naukowej i popularyzacji nauki). Oświadczenia wszystkich współautorów określające indywidualny wkład każdego z nich w powstanie poszczególnych prac znajdują się w Załączniku nr 5.

c) **Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników**

Wymienione powyżej prace wchodzące w skład rozprawy habilitacyjnej, dalej cytowane są **pogrubioną czcionką**, zgodnie z numeracją [1-5]. Dane bibliograficzne pozostałych prac cytowanych zamieszczono w podrozdziale „Lista zacytowanej literatury”. Prace te stanowią tylko wybrane pozycje, kluczowe z punktu widzenia autoreferatu. Całość literatury znajduje się w poszczególnych pracach wchodzących w skład rozprawy habilitacyjnej.

Zarys problemu badawczego oraz cel naukowy

Wyjaśnienie przyczyn i mechanizmów procesów ewolucyjnych nie jest zadaniem prostym. Pośrednio, dlatego że nie byliśmy świadkami zmian ewolucyjnych, które miały miejsce w przeszłości, a i te zachodzące współcześnie są zwykle trudne do obserwacji, uwzględniając choćby ich powolne tempo. Niemniej jednak niektóre szczególne miejsca na Ziemi ze względu na swoją historię geologiczną mogą dostarczać nieocenionych informacji na temat przebiegu ewolucji.

Większość spośród licznych śródlądowych zbiorników wodnych naszej planety powstało w holocenie, mniej niż 12 tys. lat temu (Schön & Martens, 2004). Wyjątkiem od tej reguły jest grupa zaledwie kilkunastu jezior na świecie, zwanych starożytnymi (ang. *ancient lakes*), które nieprzerwanie istnieją, od co najmniej 100 tys. lat (Brooks, 1950; Gorthner, 1994; Martens, 1997). Za najstarsze spośród nich uznaje się jezioro Bajkał (Syberia), pochodzące z czasów przedmioceniowych, czyli sprzed 30-28 mln lat (Sherbakov, 1999; Kaygorodova et al., 2007) i jezioro Tanganika (wschodnia Afryka), którego wiek szacuje się na 9-12 mln lat (Cohen et al., 1993). Ze względu na długotrwałą izolację od zewnętrznych systemów wodnych i relatywnie stałe warunki środowiska, jeziora starożytne stanowią wyjątkowy poligon badawczy do studiowania *in situ* procesów ewolucyjnych leżących u podstaw specjacji, mechanizmów kolonizacji, adaptacji i dywersyfikacji (Brooks, 1950; Martens, 1997; Cristescu et al., 2010). Szczególnie wysoki poziom bioróżnorodności i imponująca liczba gatunków endemicznych w większości jezior starożytnych fascynuje badaczy od lat (Brooks 1950, Martens 1997; Schön & Martens, 2004). Utrzymuje się, że wyjątkowy charakter bioty tych zbiorników może wynikać z pełnionych przez nie funkcji. Z jednej strony mogą one pełnić rolę ewolucyjnych refugium, w których przetrwały gatunki reliktowe (ang. *reservoir function*), z drugiej, mogą być też miejscem lokalnej specjacji, allo-, para- czy sympatrycznej (ang. *cradle function*) (Martens, 1997; Sherbakov, 1999). Wcześniejsze analizy podkreślały znaczenie pierwszej z funkcji (np. Rossiter & Kawanabe,

2000; Sell & Spirkovski, 2004), bądź wskazywały na kombinacje obu modeli (Wilson et al., 2004). Obecnie, wraz z pojawiającymi się kolejnymi wynikami badań molekularnych, częściej wskazuje się na znaczenie specjacji wewnątrzjeziornej w ewolucji taksonów zamieszkujących jeziora starożytne (np. Marijnissen et al., 2006; Schultheiß et al., 2008; Kroll et al., 2012). Proces ten prowadzi do uformowania tzw. rojów gatunków (ang. *species flock*), czyli endemicznych, monofiletycznych grup blisko spokrewnionych taksonów, szczególnie „podatnych” na procesy specjacji (ang. *speciosity*) (Greenwood, 1984). Dwa najbardziej znane przykłady dotyczą ryb pielęgnicowatych z jezior wschodniej Afryki (np. Sturmbauer et al., 2001; Seehausen, 2006) i obunogów bajkalskich (np. Väinölä & Kamal'tynov, 1999; Macdonald et al., 2005).

Chociaż generalnie jeziora starożytne *per se* charakteryzuje się jako zbiorniki geologicznie stare, izolowane i stabilne środowiskowo, to wnikliwa analiza wskazuje, że większość z tych jezior doświadczyła momentów krytycznych w historii swego istnienia. Zarówno wydarzenia geologiczne, jak i zmiany klimatyczne mogły mieć wpływ na stabilność ich ekosystemów (Sturmbauer et al., 2001; Cristescu et al., 2010). Bez wątplenia zmiany klimatyczne stały za znacznymi i wielokrotnymi wahaniami poziomu wód (a w skrajnych przypadkach nawet wysychaniem) w afrykańskich jeziorach Tanganika, Malawi i Wiktorii (np. Sturmbauer et al., 2001; Cohen et al., 2007; Scholz et al., 2007; Stager & Johnson, 2008; Schultheiß et al., 2011; Van Bocxlaer et al., 2012) czy w jeziorze Titicaca (Lavenu, 1992; Kroll et al., 2012). W konsekwencji szacowany wiek wielu rojów gatunków może nie korelować z geologicznym wiekiem jeziora, a okresowe wysychanie może doprowadzić, jeśli nie do wyginięcia całych rojów, to co najmniej do poważnego uszczuplenia ich zasobności (np. Sturmbauer et al., 2001; Kroll et al., 2012). Także stan całkowitej izolacji w takich sytuacjach może być zaburzony poprzez wzajemne oddziaływanie bioty jezior starożytnych z gatunkami zasiedlającymi okoliczne rzeki, źródła czy jeziora satelitarne (Coulter, 1991; Kroll et al., 2012). Przykładowo, dane molekularne sugerują, że refugium dla obecnej spektakularnej różnorodności ryb pielęgnicowatych z rodzaju *Haplochromis* Hilgendorf, 1888 z Jeziora Wiktorii (po okresie drastycznego obniżenia w nim poziomu wody, 18-15 tys. lat temu) prawdopodobnie znajdowało się w pobliskim Jeziorze Kiwu (Elmer et al., 2009).

Jednym z wyjątkowych jezior starożytnych, które w czasie swego istnienia nie podlegało tak drastycznym zmianom klimatycznym i/lub geologicznym jest Jezioro Ochrydzkie, usytuowane w zachodniej części Półwyspu Bałkańskiego, na granicy dwóch państw, Macedonii i Albanii, (Mitic et al., 2002; Albrecht & Wilke, 2008). W porównaniu do innych zbiorników z tej grupy, Jezioro Ochrydzkie można uznać za unikat na skalę światową, bo od początku swego istnienia stanowiło jednolitą, niepodzieloną na baseny misę (Watzin et al., 2002; Albrecht & Wilke, 2008). Mniej drastyczne wahania poziomu wód, w porównaniu ze starożytnymi jeziorami Afryki, pozwoliły na zachowanie względnie stałych stref w jeziorze oraz źródeł przyjeziornych (Jovanovska et al., 2015; Lindhorst et al., 2015). Utrzymany w ten sposób stosunkowo stabilny ekosystem Jeziora

Ochrydzkiego miał zasadnicze znaczenie dla zachowania wyjątkowej bioróżnorodności (Stankovič, 1960; Watzin i in., 2002; Föller et al., 2015). Przykładowo, porównanie subfosylnych zgrupowań mięczaków i małżoraczków ostatniego interglacjału (eemskiego) ze zgrupowaniami współczesnymi nie wykazało istotnych różnic w składzie gatunkowym, pomimo następujących po tym okresie poważnych zmian klimatycznych i środowiskowych (Belmecheri et al., 2009; Albrecht et al., 2010).

Oligotroficzne Jezioro Ochrydzkie położone jest w kotlinie na wysokości 693 m n.p.m. i otoczone górami wznoszącymi się do 2300 m n.p.m. (Masyw Galičica i Masyw Mokra) (np. Albrecht & Wilke, 2008). Uznawane jest za najstarsze jezioro w Europie (Albrecht & Wilke, 2008), chociaż dokładny wiek oraz szczegóły jego genezy pozostają sprawą dyskusyjną. Najbardziej prawdopodobna hipoteza *de novo* sugeruje ukształtowanie Jeziora Ochrydzkiego w tektonicznym zapadlisku (tzw. polje) z wód źródeł i rzek (Matzinger et al., 2006; Albrecht & Wilke 2008). W oparciu o dane geologiczne przyjmuje się, że stało się to pomiędzy 5-2 mln lat temu (Albrecht i Wilke 2008), podczas gdy analizy zegara molekularnego wykonane dla szeregu rojów gatunków zawężają czas do przełomu pliocenu i plejstocenu, ok. 3-1,5 mln lat temu (np. Albrecht et al., 2006; Sušnik et al., 2006; Wilke et al., 2009; Trajanovski et al., 2010). Najnowsze wyniki analiz rdzeni osadów uzyskane w ramach projektu SCOPSCO (ang. *Scientific Collaboration on Past Speciation Conditions in Lake Ohrid*) wskazują, że jezioro w formie zbiornika głębokowodnego istnieje od co najmniej 1,3 mln lat (Wagner et al., 2014; Wagner et al., 2017), natomiast najstarsze sekwencje osadów jeziora szacuje się metodami pośrednimi na ok. 2 mln lat (Jovanovska et al., 2015; Lindhorst et al., 2015). We wczesnym okresie istnienia Jezioro Ochrydzkie było prawdopodobnie częścią rozległego systemu jezior zwanych Dessaret (Stankovič, 1960). Ze względu na krasowy charakter regionu i możliwy transport wody z położonego wyżej (849 m n.p.m.) drugiego pozostałego po tym okresie Jeziora Prespa, zlewnia Jeziora Ochrydzkiego stanowi niewątpliwie wyjątkowy ekosystem (Watzin i in. 2002).

Z powierzchnią 358 km², pojemnością 55 km³ i maksymalną głębokością 293 m, Jezioro Ochrydzkie uznawane jest za jedno z najmniejszych z jezior starożytnych na świecie (Matzinger et al., 2006; Lindhorst et al., 2015). Niemniej jednak, uwzględniając powierzchnię jeziora, charakteryzuje się najwyższym wskaźnikiem endemizmu (36%) spośród nich (Albrecht i Wilke 2008). Do tej pory opisano blisko 350 gatunków endemicznych, z czego co najmniej 188 to zwierzęta (Albrecht & Wilke, 2008; Pešič, 2015; Stocchino et al., 2013; Hauffe et al., 2015; Stelbrink et al., 2016). Podobnie jak inne zbiorniki tego typu, Jezioro Ochrydzkie stanowi refugium dla starych linii ewolucyjnych (Sell & Spirkovski, 2004) i miejsce specjacji wewnątrzjeziornej (Albrecht & Wilke 2008). Jednak w przeciwieństwie do starożytnych jezior afrykańskich, w których znane roje gatunków formowane są przede wszystkim przez kręgowce, w zbiorniku ochrydzkim (jak i w Bajkale) notuje się w większości autochtoniczne roje gatunków bezkręgowców (Albrecht & Wilke 2008). Najbardziej znane przykłady reprezentują ślimaki z rodzaju *Ancylus* (Albrecht et al., 2006), z podrodziny Pyrgulinae (Wilke et al.,

2007), pijawki z rodzaju *Dina* (Trajanovski et al., 2010) i skorupiaki z gromady Malacostraca [1; 3; 4; 5].

Jeziro Ochrydzkie ze swoją imponującą różnorodnością biologiczną jest obecnie w centrum zainteresowania naukowców, chociaż jeszcze do niedawna pozostawało niedoceniane i niedostatecznie poznane. Bez wątpienia miała na to również wpływ niestabilność geopolityczna w rejonie Bałkanów w latach 90. XX wieku, która spowodowała, że cały region był stosunkowo rzadko odwiedzany, również przez karcynologów. Zespół Katedry Genetyki i Cytologii (obecnie Katedra Genetyki i Biosystematyki) UG, pod kierownictwem prof. dr. hab. Tadeusza Sywuli, w 2001 roku, jako jeden z pierwszych zespołów badawczych rozpoczął oficjalną międzynarodową współpracę naukową z Instytutem Hydrobiologii w Ochrydzie (Macedonia). Konsekwencją tej trwającej do dzisiaj kooperacji jest cykl prac skoncentrowanych na badaniu zróżnicowania fauny i przebiegu procesów ewolucyjnych w Jeziorze Ochrydzkim (np. Sywula et al., 2003; Sell & Spirkovski, 2004; Sywula et al., 2006; 1; 3; 4; 5). Po uzyskaniu stopnia doktora nauk biologicznych, w 2004 roku rozpoczęłam badania nad zróżnicowaniem genetycznym ochrydzkich przedstawicieli pancierzowców (Crustacea: Malacostraca) należących do dwu słabo poznanych wówczas rzędów: równonogów (Isopoda) i obunogów (Amphipoda). Dla obu grup na podstawie zestawu morfologicznych cech diagnostycznych wykazywano szczególnie wysoki poziom endemizmu; dla Isopoda ok. 75%, dla Amphipoda - 90% (Karaman, 1953; Stankovič 1960; patrz: Albrecht & Wilke, 2008). Warto w tym miejscu podkreślić, że powyższe dane pochodzą z będących wciąż w użyciu monografii, w niektórych przypadkach wiekowych (np. Karaman 1929, 1931, 1953; Karaman i Pinkster 1977a, b, 1987), w których jednak ze względu na podkreślane podobieństwo morfologiczne opisanych gatunków, nie można wykluczyć pojawienia się nieścisłości w kwestii ich liczby.

Zgodnie z powyższą wiedzą ochrydzkie równonogi stanowią cztery gatunki z rodziny Asellidae. Trzy z nich to endemity należące do rodzaju *Proasellus* Dudich, 1925: *P. remyi* (Monod, 1932), *P. arnautovici* (Remy, 1932) i *P. gjorgjevici* Karaman, 1933, czwarty, to gatunek szeroko rozpowszechniony w Europie, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758). Wczesne analizy taksonomiczne (Karaman, 1953; Stankovič 1960) podkreślały istnienie w obrębie poszczególnych gatunków endemicznych zróżnicowanych morfologicznie form/podgatunków (zgodnie Międzynarodowym Kodeksem Nomenklatury Zoologicznej traktowanych dalej jako podgatunki) o różnych preferencjach ekologicznych, związanych ze strefami wertykalnymi jeziora: litoralu (<20 m głębokości), sublitoralu (20-50 m) i profundalu (>50 m głębokości). W obrębie *P. arnautovici* wyróżniano litoralny podgatunek *P. arnautovici arnautovici* (Remy, 1932) i sublitoralno-profundalny *P. arnautovici elongatus* (Karaman, 1953), dla *P. gjorgjevici* - litoralny *P. gjorgjevici litoralis* Karaman, 1933 i sublitoralno-profundalny *P. gjorgjevici typicus* Karaman, 1933, natomiast dla *P. remyi* - litoralny *P. remyi remyi* (Monod, 1932), sublitoralny *P. remyi acutangulus* (Karaman, 1953) i profundalny *P. remyi nudus* (Karaman, 1953). Taksony związane ze strefą litoralu preferują dno piaszczysto-

kamieniste i występują na kamieniach, plechach ramienic, najczęściej *Chara ceratophylla* Wallroth 1815 i muszlach racicznic, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Z tymi ostatnimi związane są zasadniczo też gatunki sublitoralne, preferujące dno piaszczysto-muliste. Taksony zamieszkujące strefę profundalu żyją na podłożu mulistym bogatym w detrytus. Podgatunek *P. remyi remyi* zamieszkuje także Źródła Św. Nauma, zasilające jezioro na jego południowym brzegu.

W przypadku obunogów, Jezioro Ochrydzkie i przybrzeżne źródła zamieszkują endemiczne gatunki należące do trzech rodzajów reprezentujących trzy różne rodziny (Karaman, 1977): *Synurella* Wrześniowski, 1877 (rodzina Crangonyctidae Bousfield, 1973), *Niphargus* Schiodte, 1849 (Niphargidae Bousfield, 1977) i *Gammarus* Fabricius, 1775 (Gammaridae Leach, 1814). W obrębie ostatniego rodzaju wyróżniano najwięcej, bo aż siedem gatunków jeziornych, nazywanych tradycyjnie kompleksem *Gammarus ochridensis*, dla podkreślenia ich podobieństwa morfologicznego i potencjalnych bliskich relacji filogenetycznych (Karaman, 1977; Karaman & Pinkster, 1987). Nieliczne dane literaturowe sugerują, że podobnie jak u ochrydzkich gatunków *Proasellus*, wydaje się, że i gatunki kompleksu *G. ochridensis* wykazują pewne charakterystyczne preferencje ekologiczne zgodne z gradientem głębokości (Karaman, 1977; Salemaa & Kamal'tynov, 1994). Gatunki *G. ochridensis* (Schäferna, 1926) i *G. salemaai* G. Karaman, 1985 związane są ze strefą litoralu i żyją między trzcinami i pod kamieniami. W tej samej strefie występuje *G. parechiniformis* G. Karaman, 1977, jednak spotykany jest wśród wodnych mchów i roślin otaczających źródlika litoralne, a także w przybrzeżnych źródłach. Wszystkie trzy gatunki okazjonalnie można znaleźć w strefie sublitoralu. Gatunek *G. lychnidensis* Schellenberg, 1943 zamieszkuje głębsze partie jeziora, ale występuje też w strefie litoralnej. Z głębszymi strefami jeziora związane są również *G. stankokaramani* G. Karaman, 1976, *G. solidus* G. Karaman, 1977 i *G. macedonicus* G. Karaman, 1976. Na podstawie cech morfologicznych, wszystkie taksony kompleksu *G. ochridensis* zostały włączone do grupy gatunków wspólnie określanych mianem „*balcanicus*”, jednej z trzech, obok grup „*pulex*” i „*roeseli*”, sztucznie wyodrębnianych dla szeroko rozpowszechnionego w Palearktyce i bogatego w gatunki rodzaju *Gammarus* (Karaman & Pinkster 1977a, b, 1987). Oprócz gatunków jeziornych, w krasowych strumieniach zasilających jezioro występuje endemiczny *Gammarus sketi* G. Karaman, 1989 (Karaman 1989). Rodzaj *Gammarus* reprezentują również gatunki o szerszym, europejskim zasięgu, *G. roeseli* Gervais, 1835, spotykany w litoralu jeziora, w izolowanych od jeziora źródłiskach i wodach płynących, oraz *G. balcanicus* Schäferna, 1922, znajdujący w okolicznych źródłach i małych strumieniach (Karaman & Pinkster, 1977b, 1987).

Biorąc pod uwagę sugerowany wysoki poziom endemizmu skorupiaków z rodzajów *Gammarus* i *Proasellus* oraz fakt, że jako jedne z nielicznych grup zasiedlają one wszystkie strefy jeziora wzdłuż gradientu batymetrycznego oraz okoliczne źródła, zwierzęta te mogą stanowić idealny model do badania podstaw procesu specjacji w unikatowym ekosystemie Jeziora Ochrydzkiego. Sprzyjać temu

mogą, słaba zdolność dyspersji i ograniczony do określonych nisz zasięg występowania tych skorupiaków (Cohen & Johnston, 1987).

Aby określić potencjalne źródła pochodzenia współczesnej fauny Jeziora Ochrydzkiego, uzyskać wgląd w procesy różnicowania się taksonów oraz oszacować czas głównych wydarzeń ewolucyjnych prowadzących do nadzwyczajnej bioróżnorodności i endemizmu w rejonie jeziora, w pracach, które składają się na dorobek habilitacyjny i dotyczą obunogów z rodzaju *Gammarus* i równonogów z rodzaju *Proasellus* skupiłam się na następujących celach szczegółowych:

- weryfikacji statusu taksonomicznego gatunków, opartego o morfologiczne cechy diagnostyczne [prace: 1, 2, 3, 5];
- określeniu relacji filogenetycznych pomiędzy poszczególnymi taksonami występującymi w jeziorze i w jego okolicach [prace: 1, 2, 3];
- określeniu wieku poszczególnych taksonów i wzoru ich różnicowania się w jeziorze [prace: 1, 2, 3, 4];
- rozstrzygnięciu czy endemiczne równonogi i obunogi formują autochtoniczne roje gatunków [prace: 1, 2, 3];
- ustaleniu źródeł pochodzenia endemicznej fauny Jeziora Ochrydzkiego w kontekście paleobiogeograficznym na przykładzie roju gatunków z rodzaju *Gammarus* [praca: 4];
- opisu nowych dla nauki gatunków Amphipoda w oparciu o cechy morfologiczne i/lub molekularne [praca: 5].

Badaniami molekularnymi objęto w sumie 171 osobników rodzaju *Gammarus* i 48 z rodzaju *Proasellus* z odpowiednio 91 i 23 lokalizacji w Jeziorze Ochrydzkim, w źródłach zasilających jezioro i okolicznych strumieniach [1, 2, 3, 4]. W ujęciu paleobiogeograficznym w badaniach uwzględniono dodatkowo 12 innych taksonów reprezentujących rodzaj *Gammarus* oraz przedstawicieli rodzajów *Echinogammarus* Stebbing, 1899 i *Laurogammarus* G. Karaman, 1984 pochodzących w sumie z 70 lokalizacji rozmieszczonych w rejonie Półwyspu Bałkańskiego [4].

Założone cele realizowałam przy wykorzystaniu szerokiego wachlarza metod i umiejętności zdobytych w trakcie drogi naukowej, poczynając od prac terenowych przy poborze materiału, identyfikacji gatunków na podstawie cech morfologicznych, poprzez zaprojektowanie i przeprowadzenie badań molekularnych tj. analizy zmienności sekwencji dwóch markerów mitochondrialnych (mtDNA): *cox 1*¹, 16S rDNA² i jednego, konserwatywnego markera jądrowego, 28S rDNA³, oraz analizy zmienności ośmiu loci allozymatycznych. Uzyskane dane analizowałam metodami bioinformatycznymi, w tym przeprowadziłam badanie struktury genetycznej populacji,

¹ podjednostka I oksydazy cytochromu c

² podjednostka 16S rybosomalnego RNA

³ podjednostka 28S rybosomalnego RNA

analizę filogenetyczną, analizę sieci powiązań, datowanie z wykorzystaniem zegara molekularnego czy wyznaczanie granic gatunków metodami opartymi o wzorce DNA (ang. *molecular species delimitation methods*). Sekwencje *cox 1* i *16S rDNA* uzyskane dla obunogów w ramach podejścia *DNA barcoding*, metody szeroko wykorzystywanej w ocenie tzw. ukrytej różnorodności (ang. *cryptic/hidden diversity*) wielu gatunków zwierząt, włączone zostały do międzynarodowego projektu Barcode of Life Data System (BOLD, <http://boldsystem.org>).

Wyniki badań

Poniżej przedstawiono zwięzły opis moich wyników badań opublikowanych w cyklu pięciu prac przedłożonych do oceny w ramach osiągnięcia naukowego.

Status taksonomiczny i relacje filogenetyczne pomiędzy endemicznymi gatunkami rodzajów Gammarus i Proasellus z Jeziora Ochrydzkiego i jego okolic

Uzyskany w moich badaniach obraz relacji filogenetycznych pomiędzy endemitami rodzajów *Gammarus* i *Proasellus* częściowo tylko znajduje odbicie w obecnej morfologicznej klasyfikacji obu grup [1, 2, 3, 5]. Część gatunków zdefiniowanych w oparciu o diagnostyczne cechy morfologiczne (morfogatunków) nie formuje grup monofiletycznych, ukazując tym samym brak zgodności danych morfologicznych z molekularnymi [1, 2, 3, 5].

Analizy filogenetyczne sekwencji mtDNA (*cox 1/16S rDNA*) endemitów z rodzaju *Gammarus* wyróżniły osiem kładów [3]. Siedem z nich odpowiada taksonom jeziornym, ósmą linię stanowi nieobecny w samym jeziorze gatunek siostrzany, *G. sketi*, pochodzący ze źródeł zasilających jezioro na południowych i wschodnich jego brzegach. Notowany dystans genetyczny (D_{TN})⁴ pomiędzy poszczególnymi liniami jeziornymi mieści się w zakresie 0,04-0,08, a pomiędzy nimi a *G. sketi* jest na poziomie 0,08-0,10 [3].

Spośród gatunków endemicznych cztery, tj. *G. sketi*, *G. solidus*, *G. salemaai* i *G. macedonicus*, są dobrze rozróżnialne zarówno pod względem morfologicznym, jak i genetycznym, reprezentując odrębne i starsze linie [3]. Należy jednak podkreślić, że w przypadku ostatniego taksonu trudno o wiarygodne wnioskowanie, ponieważ spośród tysięcy kielży z rodzaju *Gammarus* uzyskanych w kolejnych latach pracy w terenie, tylko jeden osobnik reprezentował ten, jak się wydaje, wyjątkowo rzadki gatunek. Oprócz kładów odpowiadających opisanym gatunkom w analizach wyodrębniono również linie filogenetyczne, reprezentujące potencjalnie nowe taksony: *Gammarus* sp. 1 i *Gammarus* sp. 2 [3, 5].

W przypadku pozostałych gatunków kompleksu: *G. ochridensis*, *G. lychnidensis*, *G. parechiniformis* i *G. stankokaramani* relacje filogenetyczne pomiędzy nimi pozostają nierozstrzygnięte. Morfogatunki te stanowią grupę blisko spokrewnionych haplotypów (wzorców

⁴dystans genetyczny szacowany przy użyciu modelu Tamura-Nei

DNA) i żaden z nich nie tworzy linii monofiletycznych [3]. Osobniki przypisane na podstawie cech morfologicznych do różnych taksonów zarówno dzielą wspólne haplotypy, jak i posiadają te charakterystyczne tylko dla siebie. Wyjątkiem jest *G. ochridensis*, dla którego nie wyodrębniono ani jednego unikatowego haplotypu. Z drugiej strony, jeden haplotyp okazał się być wspólny dla 49 osobników reprezentujących aż trzy różne morfogatunki: *G. lychnidensis*, *G. ochridensis* i *G. parechiniformis* [3]. W zgodzie z tym obrazem pozostaje wykazywany generalnie brak znaczących barier w przepływie genów pomiędzy tymi taksonami [3]. Warto tu podkreślić, że o ile w przypadku *G. ochridensis* i *G. parechiniformis* notuje się wyraźne różnice morfologiczne, to już dla *G. ochridensis* i *G. lychnidensis* sprawa nie jest tak oczywista [3, 5]. Dodatkowo, ten ostatni gatunek oprócz tego, że grupuje się z osobnikami *G. stankokaramani*, tworzy też osobną linię filogenetyczną [3]. Sytuacja ta może wynikać z braku dobrze zdefiniowanych cech diagnostycznych.

Także w przypadku endemitów z rodzaju *Proasellus* topologia drzewa filogenetycznego sekwencji mtDNA (cox 1) oraz wyniki analiz 4 loci allozymatycznych (*Adh*⁵, *Ldh*⁶, *Pgm*⁷, *Pgi*⁸) nie odpowiadają obecnej morfologicznej klasyfikacji grupy, szczególnie ze względu na brak potwierdzonej monofiletyczności *P. remyi nudus* i pozostałych podgatunków *P. remyi* oraz *P. arnautovici arnautovici* i *P. arnautovici elongatus* [1, 2]. Wydaje się, że historia ewolucyjna ochrydzkich endemicznych równonogów przebiegała nieco inaczej niż w przypadku obunogów [1, 2]. W jej toku wyodrębniły się dwie monofiletyczne grupy, odległe genetycznie od siebie ($D_{HKY}^9 \sim 0,15$) [1, 2]. W obrębie pierwszej (G1), jeziorne linie *P. remyi* (*P. remyi remyi*, *P. remyi acutangulus*, *P. remyi* indet.) stanowią kład siostrzany do *P. remyi remyi* ze źródeł Św. Nauma i razem grupują się z *P. arnautovici arnautovici* (D_{HKY} pomiędzy taksonami: 0,02-0,04). Wykazywany pod nazwą *P. remyi* indet. takson odpowiada osobnikom związanym z profundalem jeziora, które trudno na podstawie morfologii jednoznacznie przypisać do któregoś ze znanych podgatunków *P. remyi* [2]. Jednak, pomimo różnic w morfologii dzieli on wspólny haplotyp z osobnikami z sublitoralnego podgatunku *P. remyi acutangulus* [2]. Drugą grupę (G2) formują dwa klady, pierwszy z podkladami *P. remyi nudus* i *P. arnautovici elongatus* ($D_{HKY} = 0,026$), drugi z haplotypami *P. gjorgjevici typicus* i *P. gjorgjevici litoralis* ($D_{HKY} = 0,017$). Wyniki analiz wskazują na wyraźne ograniczenia w przepływie genów pomiędzy taksonami dwóch głównych grup i swobodniejszy przepływ, a nawet brak ograniczeń w ich obrębie (np. dla jeziornego *P. remyi*) [2]. W przeciwieństwie do sytuacji obserwowanej u endemicznych kielży, każda z populacji posiada charakterystyczne dla siebie, unikatowe haplotypy (wyj.: wspólny haplotyp *P. remyi acutangulus* i *P. remyi* indet.).

⁵ dehydrogenaza alkoholowa

⁶ dehydrogenaza mleczanowa

⁷ fosfoglukomutaza

⁸ izomeraza glukozy-6-fosforanowa

⁹ dystans genetyczny szacowany przy użyciu modelu Hasegawa-Kishino-Yano

Najbardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem obserwowanej niezgodności danych morfologicznych z molekularnymi mogą być zjawiska ancestralnego polimorfizmu, któremu towarzyszy niekompletne sortowanie linii u młodych jeszcze taksonów i/lub powtarzające się zdarzenia hybrydyzacji i introgresji [1, 2, 3]. Na udział tych samych procesów również wskazuje Trajanovski et al. (2010) w odniesieniu do ochrydzkich endemicznych pijawek z rodzaju *Dina*. Pierwszy proces może tłumaczyć chociażby obecność „głębokowodnych” haplotypów u taksonów płytkowodnych i *vice versa*. Zajście drugiego procesu, hybrydyzacji, może prowadzić do powstania nowych gatunków, zwłaszcza gdy mieszańce są allopoliploidami. Nie wykluczają tego też wyniki analiz kariotypu gatunków z kompleksu *G. ochridensis*, gdzie wykazano istotne różnice w liczbie chromosomów, nie tylko pomiędzy poszczególnymi gatunkami kompleksu, ale również w stosunku do typowej dla palearktycznych przedstawicieli rodzaju liczby chromosomów $n = 26$ (Salemaa, 1985; Salemaa & Kamal'tynov, 1994). W przypadku *G. ochridensis*, *G. parechiniformis*, *G. stankokaramani* i *G. solidus*, liczbę chromosomów szacuje się na $n = 25$, dla *G. macedonicus* $n = 21$, *G. salemaai* $n = 12$ i *G. lychnidensis* $n = 34$. Natura tego zjawiska pozostaje niejasna, można jedynie stawiać hipotezę, że proces specjacji mógł być indukowany właśnie zjawiskiem auto- lub allopoliploidyzacji i potencjalnej redukcji liczby chromosomów [3, 5]. Podobnego wytłumaczenia nie można jednak zastosować w przypadku ochrydzkich endemitów z rodzaju *Proasellus*. Przeprowadzone analizy kariotypu poszczególnych gatunków nie wykazały różnic w liczbie chromosomów, $n = 11$ (Salemaa, 1985; Salemaa & Kamal'tynov, 1994). Wartość ta jest charakterystyczna również dla części innych europejskich gatunków z tego rodzaju (Salemaa, 1985; Salemaa & Kamal'tynov, 1994), chociaż różna od liczby chromosomów $n = 6$ u *Proasellus coxalis* (Dollfus, 1892), gatunku uznawanego przez niektórych autorów za najbliższego krewnego jeziornych endemitów ochrydzkich (Karaman, 1953).

Innym wytłumaczeniem obserwowanej niezgodności danych molekularnych i morfologicznych może być „przeszacowanie” liczby gatunków (Funk & Omland, 2003) [2, 5]. W przypadku endemitów z rodzaju *Gammarus* zasugerowane zjawisko może wynikać z morfologicznego polimorfizmu związanego z występowaniem kielży w różnych siedliskach wzdłuż gradientu batymetrycznego albo być odzwierciedleniem formy sezonowej osobnika [5]. Nie byłaby to sytuacja odosobniona, z podobnymi przypadkami spotkano się u innych przedstawicieli rodzaju *Gammarus* czy *Echinogammarus* [5].

Proces różnicowania się taksonów w Jeziorze Ochrydzkim w czasie i przestrzeni

Uzyskanie wglądu w podstawy procesu różnicowania się taksonów jest jednym z poważniejszych wyzwań badania procesów specjacji. Wydaje się, że proces radiacji ochrydzkich endemitów z rodzaju *Gammarus* i *Proasellus* był związany z wahaniami poziomu wód w jeziorze, prawdopodobnej konsekwencji wpływu oscylacyjnych zmian klimatycznych, jakie dotknęły Ziemię w okresie plejstocenu [3].

Wyznaczeniu ram czasowych procesów ewolucyjnych w jeziorach starożytnych towarzyszy istotne pytanie: czy rozpoczęły się one jeszcze przed powstaniem zbiornika, wraz z jego początkiem, czy po jego uformowaniu? Przeprowadzone analizy zegara molekularnego *cox 1* sugerują, że rozejście się linii *G. sketi* ze źródeł Św. Nauma i jeziornych endemitów z rodzaju *Gammarus* miało miejsce około 7-5 mln lat temu [3]. Najbardziej prawdopodobny scenariusz zakłada, że radiacja gatunków zamieszkujących jezioro (bądź zbiornik będący jego prekursorem) przebiegała w co najmniej w dwóch etapach. Starsze linie, reprezentowane przez *G. salemaai*, *G. solidus*, *G. macedonicus* oraz linie reprezentujące potencjalnie nowe taksony odróżnicowały się ok. 3-2 mln lat temu [3], a więc w czasie sugerowanego okresu powstania jeziora (Albrecht & Wilke, 2008). Natomiast radiacja młodszych taksonów, *G. ochridensis*, *G. parechiniformis*, *G. lychnidensis* i *G. stankokaramani* miała miejsce mniej niż 1 mln lat temu i mogła być związana z notowanymi wówczas wahaniami poziomu wód w jeziorze (Lindhorst et al., 2010).

Dla endemicznych gatunków rodzaju *Proasellus* ostatniego wspólnego przodka datuje się na ok. 7 mln lat temu, chociaż właściwa radiacja dwóch głównych linii rozpoczęła się dużo później [1]. W przypadku linii G1 grupującej taksony *P. remyi* i *P. arnautovici arnautovici* szacuje się ją na ok. 1,9-1,5 mln lat temu, a linii G2: *P. remyi nudus* i *P. arnautovici elongatus* oraz *P. gjorgjevici* na ok. 2,8-2,3 mln lat. Zakładając szacowany czas powstania jeziora i w tym wypadku możemy domniemywać wewnątrzjeziorną radiację całej grupy *Proasellus*. Alternatywna hipoteza zakładająca niezależne kolonizacje jeziora przez dwie odrębne linie wydaje się mniej prawdopodobna uwzględniając chociażby podobieństwo morfologiczne wszystkich podgatunków *P. remyi*. Wydaje się, że istnienie zespołów gatunków u ochrydzkich ślimaków z rodzaju *Valvata* może wynikać z niezależnych wydarzeń kolonizacyjnych (Hauswald et al., 2008). W przypadku dwu linii *P. remyi remyi*, jeziornej i źródlanej, ich rozejście się miało miejsce ok. 1 mln lat temu [1].

Poważnym wyzwaniem jest ustalenie podstaw dywersyfikacji w ujęciu przestrzennym. Obraz obserwowanego przestrzennego rozmieszczenia pionowego gatunków z rodzaju *Gammarus* i grup haplotypów w ich obrębie sugeruje, że ich różnicowanie się mogło być konsekwencją radiacji adaptatywnej wzdłuż gradientu głębokości [3]. W oparciu o analizy sieci haplotypów można zaobserwować wzór zmienności genetycznej, w którym wspólne haplotypy mają osobniki zasiedlające sąsiednie strefy jeziora: litoralu i sublitoralu oraz sublitoralu i profundalu. Nie zaobserwowano jednak haplotypów wspólnych dla wszystkich stref jeziora, ani dzielonych przez osobniki zamieszkujące najpłytszą i najgłębszą strefę. Radiacja w tym przypadku mogła wynikać z kolonizacji niezasiedlonego dna na różnych głębokościach, ale nie można wykluczyć, że związana była z powtarzającymi się wahaniami poziomu wód w jeziorze w okresie plejstocenu (Lindhorst et al., 2010). Zgodnie z literaturą, za procesem różnicowania się rojów gatunków ryb pielęgnicowatych jezior afrykańskich stały właśnie fluktuacje poziomu wód (np. Sturmbauer & Meyer 1992, Sturmbauer et al., 1997; Rüber et al., 1998; Nagl et al., 2000). Jako że w Jeziorze Ochrydzkim wahania wód były

nieporównywalnie mniejsze (maks. poziom niższy o ok. 60 m; Lindhorst et al., 2010), najsilniej oddziaływały one na populacje zamieszkujące strefę litoralu (Rossiter, 1995; Koblmüller et al., 2008). O tym zjawisku może świadczyć najmniejsze w strefie litoralnej zróżnicowanie haplotypowe dla endemicznych gatunków z rodzaju *Gammarus* [3]. Być może obniżający się poziom wód zmuszał organizmy zamieszkujące płytsze strefy do przemieszczania się głębiej. Jednocześnie wydaje się, że to właśnie zmiana poziomu wód stała się przyczyną powstania bariery horyzontalnej dla populacji zamieszkujących południowe źródła zasilające jezioro. Mogły one być czasowo odseparowane, stanowiąc rezerwar dla specjacji allopatrycznej (Albrecht & Wilke, 2008). Scenariusz ten potwierdza wykazywana dla niektórych gatunków kielży (*G. parechiniformis* i *G. salemaai*) obecność dwóch odrębnych linii, jeziornej i grupującej osobniki zamieszkujące źródła zasilające jezioro na jego południowych brzegach (Św. Naum, Drilon) [3]. Także osobniki *P. remyi remyi* pochodzące ze źródeł Św. Nauma, chociaż morfologicznie identyczne ze swoimi odpowiednikami jeziornymi, to jednak różnią się genetycznie ($D_{HKY} = 0,02$) [1, 2]. Podobny obraz, w którym bariery horyzontalne promują allopatryczną specjację wykazał Albrecht et al. (2006) w odniesieniu do ślimaków z rodzaju *Ancylus* i Sywula et al. (2006) dla wirków z rodzaju *Dendrocoelum*.

Analiza sieci haplotypów rodzaju *Proasellus* wyodrębnia dwie wyraźnie różne grupy haplotypów, tożsame z tymi wykazywanymi w analizach filogenetycznych (G1 i G2) [2]. Pierwsza (G1) łączy haplotypy taksonów występujących w litoralu i sublitoralu jeziora, w drugiej (G2) dominują te z sublitoralu i profundalu. Ponieważ poszczególne taksony związane są z odpowiednimi strefami jeziora, wydaje się, że i tutaj radiacja mogła wynikać z kolonizacji niezasiedlonych siedlisk na różnych głębokościach [2]. Niemniej jednak pomimo wyraźnego morfologicznego zróżnicowania i ograniczonej możliwości dyspersji, nie udało się wyraźnie potwierdzić wpływu barier wertykalnych (biotycznych i abiotycznych, opisanych w pracach 1, 2) w jeziorze na występowanie *P. remyi* czy *P. gjorgjevici* [2]. Nie można jednak tego zjawiska wykluczyć w przypadku głębokowodnych populacji *P. remyi nudus* i *P. arnautovici elongatus*, pomiędzy którymi przepływ genów jest wyraźnie ograniczony [2]. Występowanie barier w przepływie genów w skali mikrogeograficznej i rolę pionowej strefowości środowiska we wzorach specjacji zanotowano również dla ochrydzkich ślimaków z podrodziny Pyrgulinae (Schreiber et al., 2012). Natomiast, rozpatrując możliwe kierunki dywersyfikacji, obraz sieci haplotypów *Proasellus* nie jest rozstrzygający i sugeruje dwa alternatywne scenariusze [2]. Pierwszy wskazuje na populacje płytkowodne jako wyjściowe, natomiast drugi - na te z głębszych partii jeziora. Pierwszy scenariusz pozostaje w zgodzie się z poglądami Karamana (1953), Stankoviča (1960) i tymi obecnie wskazywanymi przez Trajanovskiego et al. (2010) dla ochrydzkich gatunków z rodzaju *Dina*. Drugi wariant nie wyklucza udziału w tym procesie źródeł podziemnych, za czym przemawia np. obecność cech troglomorficzných u osobników z populacji głębokowodnych.

Ochrydzkie endemity z rodzajów Gammarus i Proasellus jako przykłady autochtonicznych rojów gatunków

Analizy filogenetyczne oraz oszacowane czasów głównych wydarzeń ewolucyjnych przy wykorzystaniu zegara molekularnego wskazują, że endemiczne gatunki z rodzaju *Gammarus* z Jeziora Ochrydzkiego stanowią grupę monofiletyczną, powstałą prawdopodobnie na drodze szybkiej specjacji wewnątrzjeziornej [3]. W szerszym ujęciu, jeziorne endemity wraz z *G. sketi* również formują grupę monofiletyczną, której ewolucja prawdopodobnie przebiegała w basenie Jeziora Ochrydzkiego [3, 4].

W przypadku endemicznych równonogów z rodzaju *Proasellus* monofiletyczność całej grupy w prezentowanych pracach nie została ostatecznie potwierdzona ze względu na analizowany zestaw danych [1, 2]. Warto podkreślić, że w szeroko zakrojonym geograficznie poborze prób w rejonie Jeziora Ochrydzkiego nie zidentyfikowano żadnych innych słodkowodnych przedstawicieli rodzaju *Proasellus*, jedynie populacje *A. aquaticus*. Jednak, przy okazji badań nad procesami różnicowania się gatunków równonogów z nadrodziny Aselloidea z wód podziemnych (Morvan et al., 2013; Eme et al., 2014), uzyskano dodatkowo szeroką bazę danych sekwencji *cox 1* europejskich przedstawicieli rodzaju *Proasellus*, która pozwoliła mi przeprowadzić uzupełniającą analizę filogenetyczną (dane niepublikowane). Wyniki potwierdzają monofiletyczność całej grupy endemicznych ośliczek z Jeziora Ochrydzkiego i jego okolic. Według tych nowych danych, grupa ochrydzka tworzy odrębny kład w obszernej grupie gatunków nazwanej *Proasellus-Ibero-Aquitanian sensu* Morvan et al. (2013). Tak więc zarówno endemiczne gatunki kielży, jak i ośliczek doliny ochrydzkiej spełniają kryteria wyznaczone dla roju gatunków (Greenwood, 1984), tym bardziej, że w świetle definicji Schön & Martensa (2004), rój może być uformowany przez nawet 3-4 blisko spokrewnione gatunki, których bezpośredni przodek nie musi być endemiczny dla jeziora [1, 2, 3]. Warto jednak zaznaczyć, że w przypadku roju gatunków z rodzaju *Gammarus* mamy do czynienia z jednym z największych opisanych do tej pory dla Jeziora Ochrydzkiego [3, 4].

Pochodzenie fauny endemicznej Jeziora Ochrydzkiego na przykładzie roju gatunków z rodzaju Gammarus: kontekst paleobiogeograficzny

W porównaniu do innych grup zwierząt tworzących poznane roje gatunków Jeziora Ochrydzkiego, rodzaj *Gammarus* z blisko 30 gatunkami zamieszkałymi w rejonie Półwyspu Bałkańskiego stanowi najbardziej zróżnicowaną grupę (Karaman & Pinkster, 1977a, b; 1987). Z tego powodu, można go traktować jako model w badaniach nie tylko nad pochodzeniem ochrydzkiej fauny endemicznej, ale także, w szerszym kontekście, nad ewolucją bałkańskich przedstawicieli tego rodzaju [4]. Zgodnie z wynikami moich badań bałkańskie gatunki rodzaju *Gammarus* formują monofiletyczny kład, dobrze wyróżnialny od innych rodzajów, *Echinogammarus* i *Laurogammarus* [4]. Niemniej jednak w jego obrębie, za wyjątkiem nielicznych dobrze wyróżnionych gatunków, obserwuje się znaczący brak zgodności danych morfologicznych z molekularnymi, szczególnie zauważalny dla

grupy osobników określanych na podstawie cech morfologicznych jako *Gammarus balcanicus* [4]. Analizy z użyciem zegara molekularnego wskazują, że kład genetycznie zróżnicowanych linii *G. balcanicus* (wg Mamos i in., 2016, stanowiących nawet potencjalnie odrębne gatunki) oddzielił się od kładu reprezentującego inne bałkańskie taksony rodzaju *Gammarus* w późnym oligocenie (ok. 23,5 mln lat temu) [4]. Wraz z kontynentalizacją tego rejonu Europy i wypiętrzaniem się Dynarydów, Bałkanidów, Rodopów i Hellenidów między ok. 18-9 mln lat temu, doszło do dywersyfikacji w obrębie morfogatunku *G. balcanicus* [4]. O tym jak silnym procesom dywersyfikacji podlegały taksony na tak ograniczonym geograficznie obszarze może świadczyć przykład dwóch genetycznie odległych od siebie taksonów w obrębie *G. cf. balcanicus*, zamieszkujących jedno niewielkie górskie źródło w okolicach Jeziora Ochrydzkiego, dla których czas rozejścia się linii na podstawie analiz zegara molekularnego oszacowano na ok. 4 mln lat. Z jednej ze starych linii z rejonu Hellenidów wywodzą się ochrydzkie endemiczne kielże [4]. Linia ta skolonizowała obszar obecnych Gór Dynarskich z północnej części wczesnych Bałkanów podczas regresji Oceanu Tetydy/Morza Paratetydy i różnicowała się przez ostatnie 18 mln lat wypiętrzania się Dynarydów (orogeneza alpejska) [4]. Wydaje się, że ochrydzki rój kielży pochodzi z linii zamieszkującej w przeszłości zlewnię lokalnego neogeńskiego systemu jezior zwanych Dessaret, którego pozostałością jest Jezioro Ochrydzkie. Natomiast najbliższych jego krewnych można poszukiwać wśród endemicznej fauny zamieszkującej pobliski Masyw Galičica i zlewnię rzek północno-zachodniej Grecji [4]. Inne blisko spokrewnione taksony związane są z system rzek Vardar i Črni Drim w Macedonii i Albanii. Wyniki przedstawionych badań uprawniają do jednej z hipotez dotyczącej pochodzenia fauny ochrydzkiej, mówiącej o jej bliskich związkach z fauną zachodniobałkańską [4].

Nowe spojrzenie na taksonomię ochrydzkich endemicznych gatunków kielży

Podejście *DNA barcoding* wykorzystuje krótkie, standaryzowane fragmenty DNA do opisu bioróżnorodności, nie tylko poprzez identyfikację znanych już gatunków, ale i przez poszukiwanie ukrytej różnorodności (Hebert i in., 2003). Ponieważ w obrębie roju gatunków z rodzaju *Gammarus* kwestionowano zgodność danych morfologicznych i molekularnych oraz wskazywano na istnienie potencjalnie nowych taksonów [3], uznałam że rój ten może stanowić idealny model do zweryfikowania stosowanej obecnie taksonomii za pomocą nowych narzędzi w postaci molekularnych metod wyznaczania granic gatunku (ang. *molecular species delimitation methods*) i wykrywania zjawiska kryptyczności [opis metod: 5]. Analizy reprezentatywnego zestawu sekwencji *cox 1* (odcinek stosowany w podejściu *DNA barcoding* u zwierząt) i *16S rRNA*, przeprowadzone pięcioma metodami, wykazały, że jedynie w przypadku starszych linii reprezentujących gatunki *G. sketi*, *G. macedonicus* i *G. solidus* mamy do czynienia z dobrze wyróżnianymi morfologicznie i genetycznie taksonami [5]. Jednakże już dla innego, równie starego taksonu, *G. salemaii*, wykryto wyraźny sygnały ukrytej różnorodności [5]. Takson ten opisany został na podstawie osobników ze strefy litoralnej jeziora

(Karaman 1985; Karaman i Pinkster, 1987). W moich analizach wyodrębniono dla niego dwie molekularne operacyjne jednostki taksonomiczne MOTU (ang. *Molecular Operational Taxonomic Unit*) [5]. Obok uznanej za materiał typowy linii litoralnej *G. salemaai*, wykazano istnienie innego kryptycznego taksonu z niewielkiego źródła zasilającego jezioro na południowych jego brzegach (dalej: *Gammarus cryptoparechiniformis* sp. nov.) [5]. Inną wyraźną i starszą linię reprezentują osobniki szeroko rozpowszechnionego w strefie sublitoralnej taksonu określanego w pracy 3 jako *G.* sp.1 (dalej: *Gammarus sywulai* sp. nov.). Jednak najbardziej znaczący brak zgodności danych molekularnych i morfologicznych obserwowano w grupie najmłodszych taksonów, efektu radiacji sprzed mniej niż 1 mln lat [3, 5]. Spośród nich dla *G. parechiniformis* wyodrębniono trzy MOTU [5]. Jedna z nich obejmuje osobniki pochodzące z *locus typicus* w południowych źródłach Św. Nauma. Druga, wcześniej określana jako *G.* sp.2 [3], reprezentuje jedynie trzy osobniki, ale pochodzące z odległych północnych i południowych części jeziora (dalej: *Gammarus cryptoparechiniformis* sp. nov.). Trzecia linia grupuje również inne morfogatunki: *G. ochridensis* i *G. lychnidensis*. Niestety, w przypadku szeregu wyodrębnionych linii jeziornych, reprezentujących wspomniane wyżej taksony i *G. stankokaramani*, trudno jest przeprowadzić wnioskowanie, ponieważ nie jest jasne, która z tych linii reprezentuje materiał typowy.

Chociaż obecność gatunków kryptycznych obecnie często notuje się dla wielu grup zwierząt, także wśród ochrydzkich rojów gatunków mięczaków z rodzajów *Pisidium* (Schultheiß et al., 2008), *Valvata* (Hauswald, et al., 2008) i *Radix* (Albrecht et al., 2008) czy pijawek *Dina* (Trajanovski et al., 2010), to odkryte w ten sposób nowe taksony często pozostają formalnie nieopisane, co w żaden sposób nie systematyzuje nowej wiedzy. W pracy 5, idąc za przykładem propozycji Jörger & Schrödl (2013), po raz pierwszy wykorzystano diagnostyczne cechy molekularne w postaci znaczących substytucji nukleotydowych sekwencji DNA [opis procedury: 5] do formalnego opisu nowych gatunków z Jeziora Ochrydzkiego [5]. Deskrypcję taksonu określonego jako *G. sywulai* sp. nov. przeprowadzono zarówno w sposób klasyczny, wyznaczając diagnostyczne cechy morfologiczne, jak i przy wykorzystaniu diagnostycznych znaczników molekularnych. Jednak w przypadku kryptycznych taksonów *G. cryptoparechiniformis* sp. nov. i *G. cryptosalemaai* sp. nov. opisu gatunków dokonano wyłącznie na podstawie diagnostycznych cech molekularnych [5]. W opracowanym nowym kluczu do identyfikacji endemicznych gatunków *Gammarus* z Jeziora Ochrydzkiego uwzględniono zarówno diagnostyczne cechy morfologiczne, jak i znaczniki molekularne. Holotypy i paratypy (z próbkami DNA) zdeponowano w Muzeum i Instytucie Zoologii PAN. Sekwencje *cox 1* i *16S rRNA*, a także wszelkie inne konieczne informacje dotyczące projektu, zdeponowane zostały w międzynarodowej bazie Barcode of Life Data Systems www.boldsystems.org).

Podsumowanie:

Od 1979 roku Jezioro Ochrydzkie znajduje się na liście Światowego Dziedzictwa UNESCO. Z każdym rokiem poszerza się też grono osób zainteresowanych badaniem jego wyjątkowego charakteru. Niestety eutrofizacja wód Jeziora Ochrydzkiego w połączeniu z narastającym oddziaływaniem antropogenicznym stanowi poważny problem i zagraża subtelnej równowadze całego ekosystemu jeziora. Dopóki nie dokonamy realnej oceny bogactwa fauny endemicznej, nie zrozumiemy procesów ewolucyjnych, jakie towarzyszą jej tworzeniu, nie będziemy mieli narzędzi do zarządzania zasobami bioróżnorodności kryjącymi się w tym, czy każdym innym jeziorze starożytnym. Prace naukowe, które składają się na niniejszy dorobek habilitacyjny wpisują się w te działania.

Podsumowując, główne wnioski płynące z moich badań nad ochrydzką endemiczną fauną to:

- endemiczne taksony z rodzajów *Gammarus* i *Proasellus* formują autochtoniczne roje gatunków powstałe w wyniku radiacji wewnątrzjeziornej;
- endemiczna fauna jeziora wywodzi się prawdopodobnie z zachodniobałkańskiego systemu neogeńskich paleojezior i najbardziej związana jest z endemiczną fauną okolic jeziora;
- datowanie głównych wydarzeń ewolucyjnych zachodzących w Jeziorze Ochrydzkim wpisuje się w scenariusz przedstawiany przez innych badaczy;
- wykazywane relacje filogenetyczne w obrębie rojów gatunków nie w pełni znajdują odbicie na poziomie fenotypowym, prawdopodobnie wskutek procesów niekompletnego sortowania linii i/lub hybrydyzacji;
- jednocześnie wskazuje się na obecność nowych endemicznych taksonów, w tym gatunków kryptycznych;
- weryfikację taksonomii opartej o diagnostyczne cechy morfologiczne można przeprowadzić za pomocą molekularnych metod wyznaczania granic gatunku;
- opisywanie nowych gatunków może być przeprowadzane przy wykorzystaniu diagnostycznych cech molekularnych.

Za główne osiągnięcie przeprowadzonych badań uważam mój wkład w poszerzenie wiedzy na temat procesów ewolucyjnych, które prowadzą do powstania nadzwyczajnie wysokiej bioróżnorodności i poziomu endemizmu w jeziorach starożytnych.

Powstałe publikacje wchodzące w zakres osiągnięcia naukowego zawierają wyniki badań, których realizacja objęta była finansowaniem grantu badawczego MNiSW Nr 3 P04F 076 23 i

projektu Wydziału Biologii UG nr UG Nr 1030-5-0227-4 [prace: **1, 2**] oraz grantu badawczego własnego NCN Nr N N303 581 839 [prace: **3, 4, 5**]. Wyniki prezentowałem wspólnie ze współautorami na 11 konferencjach międzynarodowych [referaty (3); postery (8)] oraz 3 krajowych konferencjach [referaty (1), postery (2)].

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo – badawczych (artystycznych).

Cytowane poniżej prace oznaczone **pogrubioną czcionką** stanowią inne osiągnięcia naukowo-badawcze autora i zamieszczone są w podrozdziale „Lista zacytowanej literatury”.

Od czasów studiów fascynuje mnie różnorodność biologiczna świata, a szczególnie badanie genetycznych podstaw jej przejawów w obrębie różnych grup zwierząt, szczególnie tych bezkręgowych. Na początku mojej pracy badawczej, zainspirowana sugestiami promotora, prof. dr hab. Tadeusza Sywuli, w pracy magisterskiej skupiłam się na analizie zróżnicowania genetycznego populacji słodkowodnego gatunku małżoraczka, *Candona neglecta* G.O. Sars, 1887. Jego występowanie notuje się w skrajnie odmiennych środowiskach: w stałych/okresowo wysychających małych zbiornikach wodnych, w profundalu postglacjalnych jezior, czy nieoczekiwanie, w głębokich partiach Zatoki Gdańskiej. Analiza zmienności allozymatycznej białek wykazała podobieństwo genetyczne głębokowodnych populacji z Zatoki Gdańskiej i jezior, równocześnie wskazując na odrębność genetyczną izolowanych populacji drobnozbiornikowych, prawdopodobnie wynikającą z działania efektu założyciela. Wiele wskazuje na to, że obserwowany obraz zróżnicowania genetycznego może być konsekwencją udziału ptaków wodnych w rozprzestrzenianiu *C. neglecta*. Wyniki pracy magisterskiej zostały opublikowane w czasopiśmie indeksowanym w JCR (**Wysocka et al., 2000**).

W trakcie przygotowywania pracy magisterskiej po raz pierwszy zetknęłam się z pracą w terenie przy poborze materiału do badań. Od tej pory niemal każdy projekt badawczy, w którym uczestniczyłam wiązał się z tego typu aktywnością. Według mnie, prace terenowe są jednymi z istotniejszych elementów warsztatu badacza, a właściwy dobór stanowisk i metod zebrania materiału warunkują wiarygodność uzyskiwanych wyników.

Podczas wyprawy terenowej mającej na celu pobór prób koniecznych do przygotowywania mojej pracy magisterskiej, w ramach współpracy z prof. dr. hab. Tadeuszem Namiotko (Katedra Genetyki i Cytologii, UG), pozyskano również sekwencje osadów z profundalu jezior północno-wschodniej Polski do oceny składu gatunkowego subfosylnych zgrupowań małżoraczek. W analizach wyodrębniono trzy takie zgrupowania, a ich skład gatunkowy korelował z warunkami troficznymi w analizowanych zbiornikach wodnych (**Namiotko et al., 2012**).

Bezpośrednio po ukończeniu studiów magisterskich zostałam uczestnikiem Środowiskowego Studium Doktoranckiego na Wydziale Biologii, Geografii i Oceanologii, UG. Pracę doktorską pt.

„Hybrydyzacja DNA genomowego jako metoda weryfikacji systematyki małżoraczków (Ostracoda)” realizowałam pod kierunkiem prof. dr hab. Tadeusza Sywuli. Badaniami objęto przedstawicieli starych linii, prawdopodobnie rozdzielonych jeszcze w miocenie i reprezentujących w rzędzie Podocopida Sars, 1866 nadrodziny: Darwinuloidea Brady & Norman, 1889, Cytheroidea Baird, 1850 i Cypridoidea Baird, 1845. Praca ta była dla mnie sporym wyzwaniem, nie tylko warsztatowym. Brakowało doniesień na temat wykorzystania DNA w analizach tej grupy organizmów (do dzisiaj są one stosunkowo ubogie). Metodę hybrydyzacji DNA genomowego stosowano jako alternatywę dla analizy sekwencji wybranych fragmentów materiału genetycznego. Z bardzo dobrym skutkiem wykorzystano ją jako narzędzia taksonomicznego u kilku grup kręgowców i bezkręgowców. Ze względu jednak na ograniczoną dostępność materiału genetycznego u małżoraczków w porównaniu do wcześniej badanych organizmów, konieczne były znaczne modyfikacje metody i zaprojektowanie szeregu, weryfikowanych pod kątem przydatności, doświadczeń, od etapu wypracowania procedury izolacji DNA, poprzez jego rozdział na kolumnie ze złożem w celu uzyskania frakcji unikalnego DNA i znakowanie radioaktywnie/nieradioaktywnie sond molekularnych, po ustalenie warunków hybrydyzacji. Dzięki uprzejmości prof. dr hab. Grzegorza Węgrzyna i dr Grażyny Konopy, część badań laboratoryjnych realizowano w Katedrze Biologii Molekularnej UG. Ostatecznie zastosowaną techniką była hybrydyzacja DNA typu „slot-blot” z użyciem sondy znakowanej nieradioaktywnie z frakcji unikalnego DNA, która wskazała zarówno na istnienie zgodności z taksonomią morfologiczną tej grupy (np. w obrębie rodziny Cyprididae Baird, 1845), jak i nieściśłości (np. w obrębie rodziny Candonidae Kaufmann, 1900) wymagające weryfikacji niezależnymi metodami (**Wysocka et al., 2006**). Obecnie powróciłam do tych badań i w świetle moich najnowszych danych pochodzących tym razem z analizy sekwencji odcinków *cox 1* i *28S rRNA*, w obrębie podrodziny Candoninae Kaufmann, 1900 potwierdzono istnienie szeregu niezgodności z obecnie przyjętą taksonomią (A. Wysocka, dane niepublikowane; częściowe finansowanie z grantu **UG Nr L155-5-0100-9**; główny wykonawca). Badania realizowane w ramach pracy doktorskiej były finansowane z grantu promotorskiego **KBN Nr 6P04C 057 17**, a sama praca została wyróżniona przez Radę Wydziału Biologii Uniwersytetu Gdańskiego.

W latach 2000-2001 związana byłam z Laboratorium Biologii Molekularnej i Morskiej Biotechnologii, Centrum Biologii Morza w Gdyni (PAN). Praca w nowym zespole była dla mnie nieocenionym doświadczeniem. Wykonując bieżące prace badawcze Instytutu, poszerzałam swoje umiejętności warsztatowe, także w odniesieniu do organizmów prokariotycznych.

Po zatrudnieniu na etacie adiunkta w macierzystej jednostce, Katedrze Genetyki i Cytologii UG i przerwie związanej z urlopem macierzyńskim, pod koniec 2002 roku zaangażowałam się w rozpoczynający się projekt badania zróżnicowania fauny i przebiegu procesów ewolucyjnych w Jeziorze Ochrydzkim. W ten sposób zaczęła się moja trwająca do dnia dzisiejszego międzynarodowa współpraca z Instytutem Hydrobiologii w Ochrydzie (Macedonia) i równocześnie inspirująca

przygoda naukowa. Niestety, zaraz na początku tej drogi, w 2004 roku, podczas mojej pierwszej wyprawy terenowej w rejon jeziora, w Macedonii zginął tragicznie mój mentor i opiekun naukowy, prof. dr hab. Tadeusz Sywula. Zdarzenie to miało poważny wpływ na przebieg mojej pracy naukowej i spowodowało, że musiałam dalej kierować nią samodzielnie.

W pierwszych latach prowadziłam badania dotyczące endemicznej fauny równonogów (badania własne **UG Nr 1030-05-0227-4**; kierownik projektu), z których wstępne wnioski zamieszczono w pracach: **Wysocka & Kilikowska (2004)** i **Kilikowska et al., (2006)**. Podsumowaniem tych badań są publikacje wchodzące w skład prezentowanego tutaj osiągnięcia naukowego [1, 2]. W tym samym czasie uczestniczyłam w projekcie dotyczącym badania relacji filogenetycznych pomiędzy endemicznymi gatunkami wyplawków z Jeziora Ochrydzkiego. W celu poszerzenia warsztatu w zakresie badań molekularnych tej grupy, w 2004 roku odbyłam krótkoterminowy staż naukowy w laboratorium prof. Marty Riutort z Departamento de Genética (Universitat de Barcelona), zajmującej się od lat filogenezą płazińców. Staż został sfinansowany z funduszy programu badawczego UE, Centre of Biosafety Research and Molecular Biomedicine (grant celowy **UG Nr 1030-5-03-94**). Analizy zmienności allozymatycznej białek wykazały m.in., że ochrydzka populacja wyplawka *Dendrocoelum lacteum* (Müller, 1774) jest genetycznie bliższa endemicznemu gatunkowi, *D. adenodactylosum* Ørsted, 1844 z jeziora niż jego konspecyficznym populacjom z Europy Centralnej, sugerując tym samym potrzebę rozważenia rewizji pozycji taksonomicznej populacji ochrydzkiej (**Sywula et al., 2006**).

Od 2008 roku w kręgu moich zainteresowań znalazła się kolejna grupa ochrydzkich endemitów, obunogi z rodzaju *Gammarus*. W tym samym roku odbyłam krótkoterminowy staż naukowy w Instytucie Hydrobiologii w Ochrydzie, podczas którego we współpracy z dr Lyubomirem Kendrov (Department of General and Applied Hydrobiology, University of Sofia) zaznajamiałam się morfologiczną identyfikacją endemicznych gatunków kielży z Jeziora Ochrydzkiego, jak się okazało, trudnej grupy ze względu na wykazywane bliskie pokrewieństwo części taksonów i notowane zjawisko krytyczności [3, 4, 5]. Przełomowym momentem prowadzenia tych prac była rozpoczęta w 2009 roku i trwająca do dzisiaj owocna współpraca z dr hab. Michałem Grabowskim, prof. Uniwersytetu Łódzkiego, z Katedry Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii. Wykorzystując wyniki moich pilotażowych badań nad endemiczną grupą kielży z rodzaju *Gammarus* przygotowałam projekt grantowy, który w 2010 roku uzyskał finansowanie (**NCN Nr N N303 581 839**, kierownik projektu). Wyniki uzyskane podczas jego realizacji wchodzą w skład prezentowanego tutaj osiągnięcia naukowego [3, 4, 5].

W latach 2004-2015, podczas realizacji projektów dotyczących ochrydzkiej fauny, brałam udział w sześciu ekspedycjach naukowych w rejon Jeziora Ochrydzkiego i na Półwysep Bałkański. Dwóch z nich byłam organizatorem i kierownikiem. Utrzymuje też ścisłe kontakty Instytutem Hydrobiologii w Ochrydzie, dzięki czemu moja przygoda z unikatową fauną jeziora trwa dalej.

Obecnie kontynuuję badania dotyczące endemicznych obunogów z rodzajów *Synurella* Wrześniowski, 1877 i *Niphargus* Schiødte, 1847. Obszerny materiał tej grupy pozyskano przy okazji poboru kielży z rodzaju *Gammarus* Jeziora Ochrydzkiego. Na początek, wykorzystując podejście *DNA barcoding* zajęłam się weryfikacją statusu taksonomicznego reprezentantów obu rodzajów (dane niepublikowane).

W latach przygotowywania rozprawy habilitacyjnej prace nad endemiczną fauną Jeziora Ochrydzkiego nie były jedynymi projektami badawczymi, nad którymi pracowałam. We współpracy z dr hab. Iwoną Głazewską (Katedra Taksonomii Roślin i Ochrony Przyrody, UG) podjęłam się badania populacji polskich koni arabskich, jednej z najstarszej i najważniejszej populacji arabsów na świecie. Głównym celem tych prac była weryfikacja pochodzenia założycielek wybranych żeńskich linii polskich koni arabskich na podstawie analizy odcinka D-loop mtDNA. Uzyskane wyniki wskazywały na znaczące podobieństwo genetyczne badanych linii żeńskich do linii wywodzących się od klaczy uznawanych za czystej krwi arabskiej. Wnioski z tych badań zostały opublikowane w prestiżowym czasopiśmie międzynarodowym (**Głazewska et al., 2007**).

Współpraca z dr Lechem Krzysztofiakiem z Wigierskiego Parku Narodowego w latach 2007-2008 miała na celu ocenę zróżnicowania genetycznego polskich populacji dwóch bliźniaczych gatunków mrówek, *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) i *Lasius platythorax* Seifert, 1991 oraz w przypadku tego ostatniego, potwierdzenia statusu taksonomicznego w randze gatunku. Analizy prowadziłam w oparciu o analizę sekwencji dwóch odcinków mtDNA (cox 1, 16S rRNA) oraz analizę zmienności czterech *loci* genowych kodujących białka enzymatyczne (*Pgi*, *Pgm*, ¹⁰*Idh*, *Mdh*¹¹). Projekt był finansowany z badań własnych (UG Nr 1410-5-0114-7; kierownik projektu) i zakończył się publikacją w międzynarodowym czasopiśmie (**Wysocka et al., 2011**).

W latach 2008-2009 we współpracy z dr Lechem Bucholzem (Świętokrzyski Park Narodowy) realizowałam projekt, który miał na celu określić status taksonomiczny znajdujących w naturze osobników wykazujących pośrednie cechy morfologiczne pomiędzy typowymi reprezentantami dwóch gatunków chrząszczy: *Athous vittatus* (Fabricius, 1792) i *A. haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801) na podstawie analizy sekwencji odcinków mtDNA cox 1 i 16S rRNA, jądrowego *ITS1/ITS2* oraz analizy zmienności genów jądrowych kodujących białka enzymatyczne (*Idh*, *Pgi*, *Mdh*, *Pgd*¹², *Pgm*¹³ oraz *Me*¹⁴). W pracy **Wysocka et al., (2011)** wykazano m.in., że w przypadku osobników o cechach pośrednich mamy do czynienia ze zjawiskiem plastyczności fenotypowej będącej odpowiedzią na warunki środowiska, podważając tym samym hipotezę o istnieniu grupy osobników

¹⁰ dehydrogenaza izocytrynianu

¹¹ dehydrogenazy jabłczanowa

¹² dehydrogenaza fosfoglukonianowa

¹³ fosfoglukomutazy

¹⁴ dekarboksylowana dehydrogenaza jabłczanowa

będących mieszańcami międzygatunkowymi. Projekt był finansowany z badań własnych (UG Nr 1410-5-0394-8; kierownik projektu).

We współpracy z prof. dr hab. Tadeuszem Namiotko (Katedra Genetyki i Biosystematyki, UG) zajęłam się badaniem zgodności pomiędzy poziomem zróżnicowania morfologicznego a dywergencją molekularną kręgu form stygobiontycznego gatunku małżoraczka *Pseudocandona eremita* s.l. (Vejdovský) (Candoninae) z wód podziemnych Rumunii. Wyniki analiz wskazały, że dla większości badanych populacji *P. eremita* s.l. niewielkim odmiennościom morfologicznym towarzyszy słaba dywergencja molekularna, sugerując, że *P. eremita* to zróżnicowany morfologicznie takson gatunkowy. Z drugiej strony, sporadyczne występowanie wśród badanych osobników form wysoce odmiennych zarówno morfologicznie, jak i genetycznie nie wyklucza, że tradycyjnie zdefiniowany krąg form *P. eremita* s.l. jest w rzeczywistości kompleksem różnych (częściowo sympatrycznych) gatunków. Projekt był finansowany z badań własnych (UG Nr L155-5-0100-9; główny wykonawca) i obecnie przygotowana jest praca obejmująca wyniki tych badań.

Kolejnym krokiem współpracy z prof. dr hab. Namiotko stała się weryfikacja, opartej o cechy morfologiczne, taksonomii całej podrodziny Candoninae Kaufmann, 1900 metodami molekularnymi z wykorzystaniem markerów mtDNA (cox 1 i 16S rRNA) i jądrowego (28S rDNA). W realizowanym obecnie projekcie uwzględniono przedstawicieli 9 z 13 rodzajów tej podrodziny, charakterystycznych dla rejonu Europy. Publikacja prezentująca pierwsze wyniki badań i wskazująca na brak monofiletyczności w stosunku do części rodzajów, a tym samym na wymóg rewizji taksonomicznej Candoninae, została wysłana do druku.

Od 2010 roku w kręgu moich zainteresowań znalazł się szeroko rozpowszechniony w Europie, słodkowodny skorupiak, ośliczka pospolita *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758). Początkowo badania zakładały analizę wewnątrzgatunkowej zmienności genetycznej polskich populacji tego gatunku. Projekt był finansowany z badań własnych (UG L155-5-0423-0; kierownik projektu). Pierwsze wyniki, prezentowane w przygotowanej pod moim kierunkiem pracy magisterskiej Pani Lidii Sworobowicz, wykazały zaskakująco wysoki, jak na ograniczony zasięg, poziom zróżnicowania genetycznego i stały się inspiracją do poszerzenia badań o kolejne europejskie populacje i ujęcia tematu pod kątem filogeograficznym. Uzyskane wyniki, opublikowane w prestiżowym czasopiśmie międzynarodowym (Sworobowicz et al., 2015), wskazały, że *A. aquaticus* jest kompleksem genetycznie odległych linii, z czego jedna, najszerzej reprezentowana w rejonie postglacjalnym Europy odpowiada nominatywnemu podgatunkowi *A. aquaticus aquaticus*, a pozostałe, o wąskich zasięgach występowania w rejonie południowej Europy, mają prawdopodobnie przedplejstocenijskie początki. Wyniki nie wykluczają istnienia potencjalnych gatunków kryptycznych w obrębie szeroko rozumianego gatunku *A. aquaticus*. Publikacja ta wchodzi w skład rozprawy doktorskiej Pani mgr Lidii Sworobowicz pt. „Filogeografia ośliczki pospolitej *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 (Crustacea, Ispopda) w Europie”, pracy, której jestem promotorem pomocniczym. Obecnie finalizowana jest

kolejna publikacja wskazująca m.in., że kolonizacja obszarów postglacjalnej Europy przez ośliczkę pospolitą miała miejsce z proglaclajnego systemu jezior, stanowiących sieć (mikro)refugiów, w których, co zaskakujące, organizm ten przetrwał okres maksimum ostatniego zlodowacenia (ang. *Last Glacial Maximum*). Praca zostanie przedłożona do recenzji najbliższym okresie.

Zagadnienie poszukiwania ukrytej różnorodności, jednak tym razem w odniesieniu do kluczowego dla ekosystemów rzek w Europie i szeroko rozpowszechnionego gatunku obunoga, *Gammarus fossarum* (Koch, 1836) było realizowane w ramach wielośrodkowej międzynarodowej współpracy. W przedsięwzięciu tym zajmowałam się analizą molekularną populacji tego gatunku z jezior alpejskich. Obecna baza danych obejmuje blisko 500 lokalizacji w Europie i niemal 5000 sekwencji *cox1*. Szeroka analiza zjawiska krytyczności u modelowego gatunku *G. fossarum* jest w fazie przygotowywania manuskryptu.

W latach 2010-2015 byłam wykonawcą realizowanego w macierzystej jednostce projektu dotyczącego struktury genetycznej populacji skójki gruboskorupowej *Unio crassus* Philipsson, 1788, w aspekcie ochrony tego ginącego gatunku (MNiSW Nr N N304 363 638, kierownik projektu Jerzy Sell). W przygotowaniu do druku jest także pierwsza z cyklu prac, których jestem współautorem, dotycząca korelacji pomiędzy zmienności genetyczną skójki a jej rozmieszczeniem geograficznym związanym z występowaniem w określonym zlewisku rzeczonym.

Od 2015 roku jestem głównym wykonawcą i koordynatorem zadania w projekcie pt. „Neogeńskie i czwartorzędowe wahania poziomu morza a pochodzenie epigeicznej słodkowodnej fauny pancierzowców (Malacostraca) regionu peryadriatyckiego, kierowanego przez dr hab. Michała Grabowskiego, prof. UŁ (Katedra Zoologii Bezkregowców i Hydrobiologii Uniwersytetu Łódzkiego) i realizowanym w ramach międzynarodowej wielośrodkowej współpracy naukowej. W ramach tego projektu zajmuję się analizami molekularnymi dotyczącymi gatunków równonogów, w tym *A. aquaticus* i obunogów, w tym *G. roeseli*. Jedną z pierwszych prac, której jestem współautorem, jest rozdział w książce dotyczy fauny unikatowego zbiornika wodnego, Jeziora Szkoderskiego (Czarnogóra) (Grabowski et al. 2018).

W ramach projektu uczestniczyłam w dwóch ekspedycjach naukowych związanych z poborem materiału z rejonu Serbii, Macedonii, Grecji (2015) oraz Włoch i Austrii (2016).

Pobocznym tematem moich naukowych zainteresowań, pośrednio wynikający z moim doświadczeń życiowych, jest aspekt dziedziczenia dysleksji rozwojowej i jej współwystępowania z zespołem hiperkinetycznym. Wynikiem współpracy z dr hab. Małgorzatą Lipowską (Instytut Psychologii, Wydział Nauk Społecznych Uniwersytet Gdański) są dwie prace przeglądowe (Wysocka et al., 2010; Wysocka & Lipowska, 2010) i jedna praca oryginalna (Lipowska et al., 2011).

Podsumowanie dotychczasowych osiągnięć naukowych i dydaktycznych

(szczegółowy opis zawarto w załączniku 3a)

Badania prowadziłam w ramach 9 krajowych projektów badawczych. Wyniki badań stanowiły podstawę 20 prac naukowych, z czego 13 zostało opublikowanych w czasopiśmie indeksowanych przez JCR np. *Journal of Biogeography*, *Freshwater Biology*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, *Fundamental and Applied Limnology*, *Genetics Selection Evolution*, *Insectes Sociaux*, *Central European Journal of Biology*. Sumaryczny *impact factor* uzyskany dla tych publikacji wynosi 19,73 zgodnie z rokiem opublikowania i 24,96 biorąc pod uwagę 5-letni *impact factor*. Publikacje te były cytowane 92 razy włączając autocytaowania, a mój indeks Hirsha wynosi 6 według Web of Science. Sumaryczna liczba punktów MNiSW za rok ich opublikowania wynosi 410

Byłam autorem lub współautorem 24 prezentacji na konferencjach międzynarodowych i 19 krajowych. Recenzowałam 4 artykuły, z czego 3 dla czasopism naukowych indeksowanych w JCR.

Uczestniczyłam w 7 ekspedycjach naukowych na Półwysep Bałkański i Apeniński i licznych krajowych badaniach terenowych.

Byłam promotorem 27 prac magisterskich i 5 licencjackich. Sprawowałam opiekę nad 2 pracami magisterskimi, 6 pracami licencjackimi. Od stycznia 2015 r. jestem promotorem pomocniczym w pracy doktorskiej. W czasie mojego zatrudnienia na Wydziale Biologii UG, prowadziłam zajęcia w ramach 12 przedmiotów na kierunkach: biologia, biologia medyczna, biotechnologia, neurobiopsychologia, psychologia. Aktywnie uczestniczyłam w szeregu akcji popularyzujących naukę w ramach np. Bałtyckiego Festiwalu Nauki, Poznaj pracę biologa, Zaproś naukowca do szkoły, Uniwersalna Strefa Nauki, Noc biologów. Od 2004 roku prowadzę zajęcia dla uczniów szkół podstawowych i ponadpodstawowych.

Lista zacytowanej literatury:

- Albrecht C, Vogel H, Hauffe T, Wilke T (2010) Sediment core fossils in ancient Lake Ohrid: testing for faunal change since the Last Interglacial. *Biogeosciences* 7: 3435-3446.
- Albrecht C, Trajanovski S, Kuhn K, Streit B, Wilke T (2006) Rapid evolution of an ancient lake species flock: freshwater limpets (Gastropoda: Ancyliidae) in the Balkan Lake Ohrid. *Organisms Diversity and Evolution* 6: 294-307.
- Albrecht C, Wilke T (2008) Ancient Lake Ohrid: biodiversity and evolution. *Hydrobiologia* 615: 103-140.
- Albrecht C, Wolff C, Glöer P, Wilke T (2008) Concurrent evolution of ancient sister lakes and sister species: the freshwater gastropod genus *Radix* in lakes Ohrid and Prespa. *Hydrobiologia* 615: 157-167.
- Belmecheri S, Namiotko T, Robert C, von Grafenstein U, Danielopol DL (2009) Climate controlled ostracod preservation in Lake Ohrid (Albania, Macedonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 277: 236-245.
- Brooks JL (1950) Speciation in ancient lakes. *The Quarterly Review of Biology* 25: 131-176.
- Cohen A, Johnston MR (1987) Speciation in brooding and poorly dispersing lacustrine organisms. *PALAIOS* 2: 426-435.
- Cohen AS, Soreghan MJ, Scholz CA (1993) Estimating the age formation of lakes: an example from Lake Tanganyika, East African Rift system. *Geology* 21: 511-514.
- Cohen AS, Stone JR, Beuning KRM, Park LE, Reinthal PN, Dettman D, Scholz CA, Johnson TC, King JW, Talbot MR, Brown ET, Ivory SJ (2007) Ecological Consequences of Early Late-Pleistocene Megadroughts in Tropical Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 16422-16427.

- Coulter GW (1991) Lake Tanganyika and its life. British Museum (Natural History), London & Oxford University Press, Oxford & New York.
- Cristescu ME, Adamowicz SJ, Vaillant JJ, Haffner DG (2010) Ancient lakes revisited: from the ecology to the genetics of speciation. *Molecular Ecology* 19: 4837–4851.
- Elmer KR, Reggio C, Wirth T, Verheyen E, Salzburger W, Meyer A (2009) Pleistocene desiccation in East Africa bottlenecked but did not extirpate the adaptive radiation of Lake Victoria haplochromine cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 13404–13409.
- Eme D, Malard F, Konecny-Dupre L, Lefébure T, Douady C J (2013) Bayesian phylogeographic inferences reveal contrasting colonization dynamics among European groundwater isopods. *Molecular Ecology* 22: 5685–5699.
- Föllner K, Stelbrink B, Hauffe T, Albrecht C, Wilke T (2015) Constant diversification rates of endemic gastropods in ancient Lake Ohrid: ecosystem resilience likely buffers environmental fluctuations. *Biogeosciences* 12: 7209–7222.
- Funk DJ, Omland KE (2003) Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 397–423.
- Głazewska I, Wysocka A, Gralak B, Prus R, Sell J (2007) A new view on dam lines in Polish Arabian horses based on mtDNA analysis. *Genetics Selection Evolution* 39: 609–619.
- Gorthner A (1994) What is an ancient lake? W: Martens K, Coulter G, Goddeeris B, red. *Speciation in ancient lakes*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche.
- Greenwood PH (1984) What is a species flock? W: Echelle AA, Kornfield I, red. *Evolution of fish species flocks*. Orono: University of Maine at Orono, 13–19.
- Hauffe T, Albrecht C, Wilke T (2015) Gastropod diversification and community structuring processes in ancient Lake Ohrid: a metacommunity speciation perspective. *Biogeosciences Discussion*: 16081–16103.
- Hauswald, A-K, C Albrecht, T Wilke (2008) Testing two contrasting evolutionary patterns in ancient lakes: Species flock vs. species scatter in valvatinid gastropods of Lake Ohrid. *Hydrobiologia* 615: 169–179.
- Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 313–321.
- Jörger K, Schrödl M. 2013. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Frontiers in Zoology* 10: 1–27.
- Jovanovska E, Cvetkoska A, Hauffe T, Levkov Z, Wagner B, Sulpizio R, Francke A, Albrecht C, Wilke T (2015) Differential resilience of ancient sister lakes Ohrid and Prespa to environmental disturbances during the Late Pleistocene. *Biogeosciences Discussions*, 12: 16049–16079.
- Karaman SL (1929) Beitrag zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslaviens II. *Glasnik Zemaljskog muzeja u Bosni i Hercegovini* 41: 83–100.
- Karaman SL (1931) Beitrag zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslaviens, sowie einiger Arten aus Griechenland. *Prirodoslovne Razprave, Prirodoslovna sekcija Muzejskega društva za Slovenijo* 1: 31–66.
- Karaman SL (1953) Die Aselliden des Ohridsees. – *Periodicum Biologorum Societas Scientiarum Naturalium Croatica Ser. II/B* 4–6: 46–76.
- Karaman GS (1977) Contribution to the knowledge of the Amphipoda 77. *Gammarus ochridensis* Schaf. species complex of Ohrid Lake. *Glasnik Odjeljenja Prirodnih Nauka, Crnogorska Akademija Nauka i Umjetnosti* 2: 49–89.
- Karaman GS (1989) New species of the family Gammaridae from Ohrid Lake basin, *Gammarus sketi*, n. sp., with emphasis on the subterranean members of genus *Gammarus* Fabr. (Contribution to the knowledge of the Amphipoda 191). *Glasnik Odjeljenja prirodnih nauka, Crnogorska akademijanauka i umjetnosti* 7: 53–71.
- Karaman G, Pinkster S (1977a) Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea–Amphipoda). Part I. *Gammarus pulex* group and related species. *Bijdragen tot de Dierkunde* 47: 1–97.
- Karaman G, Pinkster S (1977b) Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea–Amphipoda). Part II. *Gammarus roeseli* group and related species. *Bijdragen tot de Dierkunde* 47: 165–196.
- Karaman G, Pinkster S (1987) Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea–Amphipoda). Part III. *Gammarus balcanicus*-group and related species. *Bijdragen tot de Dierkunde* 57: 207–260.
- Kaygorodova IA, Sherbakov D, Martin PJ (2007) Molecular phylogeny of Baikalian Lumbriculidae (Oligochaeta): Evidence for recent explosive speciation. *Comparative Cytogenetics* 1(1): 71–84.
- Kilikowska A, Wysocka A, Sell J, Ziętara M, Sywula T (2006) Notes on genetic differentiation within the endemic *Proasellus* species group from Lake Ohrid (Balkan Peninsula). *Biological Letters* 43: 21–32.
- Kobl Müller S, Sefc KM, Sturmbauer C (2008) The Lake Tanganyika cichlid species assemblage: recent advances in molecular phylogenetics. *Hydrobiologia* 615: 5–20.

- Kroll O, Hershler R, Albrecht C, Terrazas EM, Apaza R, Fuentealba C, Wolff C, Wilke T (2012) The endemic gastropod fauna of Lake Titicaca: correlation between molecular evolution and hydrographic history. *Ecology and Evolution*, 2: 1517–1530.
- Lavenu A (1992) Formation and geological evolution. W: Lake Titicaca: A Synthesis of Limnological Knowledge. Dejoux C, Iltis A, red. Dordrecht: Kluwer.
- Lindhorst K, Krastel S, Reicherter K, Stipp M, Wagner B, Schwenk T (2015) Sedimentary and tectonic evolution of Lake Ohrid (Macedonia/Albania), *Basin Research*, 27: 84–101.
- Lindhorst K, Vogel H, Krastel S, Wagner B, Hilgers A, Zander A, Schwenk T, Wessels M, Daut G (2010) Stratigraphic analysis of lake level fluctuations in Lake Ohrid: an integration of high resolution hydro-acoustic data and sediment cores. *Biogeosciences* 7: 3531–3548.
- Lipowska M, Czaplewska E, Wysocka A (2011) Visuospatial deficits of dyslexic children. *Medical Science Monitor* 17: 216–221.
- Macdonald III KS, Yampolsky L, Duffy JE (2005) Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 323–343.
- Mamos T, Wattier R, Burzński A, Grabowski M (2016) The legacy of a vanished sea: a high level of diversification within a European freshwater amphipod species complex driven by 15 My of Paratethys regression. *Molecular Ecology* 3: 795–810.
- Marijnissen SAE, Michel EE, Daniels SR, Erpenbeck D, Menken SBJ, Schram FR (2006) Molecular evidence for recent divergence of Lake Tanganyika endemic crabs (Decapoda: Platythelphusidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 628–634.
- Martens K (1997) Speciation in ancient lakes (review). *Trends in Ecology and Evolution* 12: 177–182.
- Matzinger A, Jordanoski M, Veljanoska-Sarafiloska E, Sturm M, Muller B, Wüest A (2006) Is Lake Prespa jeopardizing the ecosystem of ancient Lake Ohrid? *Hydrobiologia* 553: 89–109.
- Mitic V, Kostoski G., Guseska D., Patceva S. (2002) Limnological investigations of Lake Ohrid. Hydrobiological Institute, Vol.1&2, Ohrid.
- Morvan C, Malard F, Paradis E, Lefébure T, Konecny-Dupré L, Douady C (2013) Timetree of aselloidea reveals species diversification dynamics in groundwater. *Systematic Biology* 62: 512–522.
- Nagl S, Tichy H, Mayer WE, Takezaki N, Takahata N, Klein J (2000) The origin and age of haplochromine fishes in Lake Victoria, East Africa. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 267: 1059–1061.
- Namiotko T, Namiotko L, Wysocka A (2012) Distribution of subfossil ostracod assemblages (Crustacea: Ostracoda) in lacustrine profundal sediments of North-eastern Poland. *Revue de Micropaleontologie* 54: 17–27.
- Pešić V (2015) A new species of the water mite genus *Hygrobatas* Koch, 1837 (Acari: Hydrachnidia: Hygrobatidae) from the ancient Lake Ohrid, *Zootaxa* 3926: 287–295.
- Rossiter A (1995) The cichlid fish assemblages of Lake Tanganyika: ecology, behaviour and evolution of its species flock. *Advances in Ecological Research* 26: 187–252.
- Rossiter A, Kawanabe H, red. (2000) Ancient Lakes: Biodiversity, Ecology and Evolution. *Advances in Ecological Research*, Vol. 31. San Diego: Academic Press.
- Rüber L, Verheyen E, Sturmbauer C, Meyer A (1998) Lake level fluctuations and speciation in rock-dwelling cichlid fish in Lake Tanganyika, East Africa. W: Grant, P, red. *Evolution on Islands*. Oxford: Oxford University Press.
- Salemaa H, Kamal'tynov RM (1994) The chromosome numbers of endemic Amphipoda and Isopoda – an evolutionary paradox in the ancient lakes Ohrid and Baikal. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie, Beiheft* 44: 247–256.
- Salemaa, H (1985) Karyological studies in *Gammarus* and *Asellus* species from Lake Ohrid. Hydrobiological Station Ohrid, Edition jubilaire 1, 245–254.
- Scholz CA, Johnson TC, Cohen AS, King JW, Peck JA, Overpeck JT, Talbot MR, Brown ET, Kalindekafe L, Amoako PYO, Lyons RP, Shanahan TM, Castaneda IS, Heil CW, Forman SL, McHargue LR, Beuning KR, Gomez J, Pierson J (2007) East African megadroughts between 135 and 75 thousand years ago and bearing on early-modern human origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 16416–21.
- Schön I, Martens K. 2004. Adaptive, pre-adaptive and nonadaptive components of radiations in ancient lakes: a review. *Organisms Diversity and Evolution* 4: 137–156.
- Schreiber K, Hauffe T, Albrecht C, Wilke T (2012) The role of barriers and gradients in differentiation processes of pyrgulinid microgastropods of Lake Ohrid. *Hydrobiologia* 682: 61–73.
- Schultheiß R, Albrecht C, Bößneck U, Wilke T (2008) The neglected side of speciation in ancient lakes: phylogeography of an inconspicuous mollusc taxon in lakes Ohrid and Prespa. *Hydrobiologia* 615: 141–156.
- Schultheiß R, Wilke T, Jørgensen A, Albrecht C (2011) The birth of an endemic species flock: demographic history of the *Bellamyia* group (Gastropoda, Viviparidae) in Lake Malawi. *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 130–143.

- Seehausen O. 2006. African cichlid fish: A model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1987–98.
- Sell J, Spirkovski Z (2004) Mitochondrial DNA differentiation between two forms of trout *Salmo letnica*, endemic to the Balkan Lake Ohrid, reflects their reproductive isolation. *Molecular Ecology*, 13: 3633-3644.
- Sherbakov DY (1999). Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 92–95.
- Stankovič S (1960) The Balkan Lake Ohrid and its living world. *Monographiae Biologicae*, Vol. 9. Den Haag: Uitgeverij Dr.W. Junk.
- Stocchino GA, Sluys R, Deri P, Manconi R (2013) Integrative taxonomy of a new species of planarian from the Lake Ohrid basin, including an analysis of biogeographical patterns in freshwater triclads from the Ohrid region (Platyhelminthes, Tricladida, DugesIIDae), *Zookeys* 313: 25–43.
- Stager JC, Johnson TC (2008) The late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and the origin of its endemic biota. *Hydrobiologia* 596: 5-16.
- Stelbrink B., Shirokaya AA, Föller K, Wilke T, Albrecht C (2016) Origin and diversification of Lake Ohrid's endemic acroloxid limpets: the role of geography and ecology. *BMC Evolutionary Biology*. doi 10.1186/s12862-016-0826-6
- Sturmbauer C, Baric S, Salzburg W, Rüber L, Verheyen E (2001) Lake level fluctuations synchronize genetic divergences of cichlid fishes in African lakes. *Molecular Biology and Evolution* 18: 144–154.
- Sturmbauer C, Meyer A (1992) Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature* 358: 578-581.
- Sturmbauer C, Verheyen E, Rüber L, Meyer A (1997) Phylogeographic patterns in populations of cichlid fishes from rock habitats in Lake Tanganyika. W: Kocher TD & Stepien C, red. *Molecular Phylogeny of Fishes*. San Diego: Academic Press.
- Sušnik S, Knizhin I, Snoj A, Weiss S (2006) Genetic and morphological characterization of a Lake Ohrid endemic, *Salmo (Acantholingua) ohridanus* with a comparison to sympatric *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 68 (Suppl. A): 2–23.
- Sworobowicz L, Grabowski M, Mamos T, Burzyński A, Kilikowska A, Sell J, Wysocka A (2015) Revisiting COI phylogeography of *Asellus aquaticus* in Europe: insight into cryptic diversity and spatiotemporal diversification. *Freshwater Biology* 60: 1824–1840.
- Sywula T, Krstanovski Z, Biala A, Wysocka A, Kilikowska A, Sell J (2006) Phylogenetic position of *Dendrocoelum lacteum* (Tricladida) from the Balkan Lake Ohrid evidenced by allozyme data. *Biochemical Systematics and Ecology*, 34: 212-218.
- Sywula T, Krstanovski Z, Tasevska O, Sell J, Kretowicz T (2003) Genetic differences among several species of Tricladida from the relict Lake Ohrid as revealed by enzyme electrophoresis. *Folia Biologica (Kraków)*, 51: 105-109.
- Trajanovski S, Albrecht C, Schreiber K, Schultheiß R, Stadler T, Benke M, Wilke T (2010) Testing the spatial and temporal framework of speciation in an ancient lake species flock: the leech genus *Dina* (Hirudinea: Erpobdellidae) in Lake Ohrid. *Biogeosciences* 7: 3387–3402.
- Väinölä R, Kamal'tynov RM (1999) Species diversity and speciation in the endemic amphipods of Lake Baikal: molecular evidence. *Crustaceana* 72: 945–956.
- Van Bocxlaer B, Schultheiß R, Plisnier P-D, Albrecht C (2012) Does the decline of gastropods in deep water herald ecosystem change in Lakes Malawi and Tanganyika? *Freshwater Biology* 57: 1733–1744.
- Wagner B, Wilke T, Francke A, Albrecht C, Baumgarten H, Bertini A, Combourieu-Nebout N, Cvetkoska A, D'Addabbo M, Donders TH, Föller K, Giaccio B, Grazhdani A, T Hauffe, J Holtvoeth, S Joannin, E Jovanovska, J Just, K Kouli, A Koutsodendris, S Krastel, JH Lacey, N Leicher, MJ Leng, Z Levkov, K Lindhorst, A Masi, AM Mercuri, SNomade, N Nowaczyk, K Panagiotopoulos, O Peyron, JM Reed, E Regattieri, L Sadori, L Sagnotti, B Stelbrink, R Sulpizio., S Tofilovska, P Torri, H Vogel, T Wagner, F Wagner-Cremer, GA Wolff, T Wonik, G Zanchetta, XS Zhang (2017) The environmental and evolutionary history of Lake Ohrid (FYROM/Albania): interim results from the SCOPSCO deep drilling project. *Biogeosciences* 14: 2033–2054.
- Wagner B, Wilke T, Krastel S, Zanchetta G, Sulpizio R, Reicherter K, Leng MJ, Grazhdani A, Trajanovski S, Francke A, Lindhorst K, Levkov Z, Cvetkoska A, Reed JM, Zhang X, Lacey JH, Wonik T, Baumgarten H, Vogel H (2014) The SCOPSCO drilling project recovers more than 1.2 million years of history from Lake Ohrid, *Scientific Drilling* 17: 19–29.
- Watzin MC, Puka V, Naumoski TB, red. (2002) Lake Ohrid and its watershed, state of the environment report. Lake Ohrid Conservation Project. Tirana, Albania and Ohrid, Macedonia.
- Wilke T, Albrecht C, Anistratenko VV, Sahin SK, Yildirim MZ (2007) Testing biogeographical hypotheses in space and time: faunal relationships of the putative ancient Lake Egirdir in Asia Minor. *Journal of Biogeography* 34: 1807–1821.

- Wilke T, Schultheiß R, Albrecht C (2009) As time goes by: A simple fool's guide to molecular clock approaches in invertebrates. *American Malacological Bulletin* 27: 25-45.
- Wilson AB, Glaubrecht M, Meyer A (2004) Ancient lakes as evolutionary reservoirs: Evidence from the thalassoid gastropods of Lake Tanganyika. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 271: 529-536.
- Wysocka A, Kilikowska A (2004) Dywergencja molekularna ośliczek (Isopoda, Asselidae) z Jeziora Ochrydzkiego (Macedonia). W: Namiotko T., Sywula T. Bioróżnorodność środowisk dna zbiorników wodnych. BEL Studio, Gdańsk – Warszawa: 98-100
- Wysocka A, Konopa G, Węgrzyn G, Wróbel B (2006) Genomic DNA hybridization as an attempt to evaluate phylogenetic relationships of Ostracoda. *Crustaceana* 11: 1309-1322.
- Wysocka A, Krzysztofiak L, Krzysztofiak A, Żołnierkiewicz O, Ojdowska E, Sell J (2011) Low genetic diversity in Polish populations of sibling ant species: *Lasius niger* (L.) and *Lasius platythorax* Seifert (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 58: 191-195.
- Wysocka A, Kaczmarczyk A, Buchholz L, Sell J (2011) Morphologically intermediate form between *Athous haemorrhoidalis* and *A. vittatus* (Coleoptera: Elateridae): a case of hybridization? *Annales Zoologici (Warszawa)* 61(4): 629-635.
- Wysocka A, Lipowska M (2010) Genetyczne podłoże współwystępowania ADHD i dysleksji rozwojowej. *Psychiatria i Psychologia Kliniczna* 10: 189-194.
- Wysocka A, Lipowska M, Kilikowska A (2010) Genetics in solving dyslexia puzzles: the overview. *Acta Neuropsychologica* 8: 315-331.
- Wysocka A, Sell J., Sywula T. 2000. Genetic variability in natural populations of eurytopic ostracod *Candona neglecta* Sars. *Zoological Science*, 17(1): 55-59.

Anna Wysocka