

AUTOREFERAT

MACIEJ PABIJAN

Jednostka organizacyjna wyznaczona do przeprowadzenia postępowania habilitacyjnego:

Wydział Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego,
ul. Gronostajowa 7, 30-387, Kraków

Spis Treści

I. Informacje o wykształceniu i przebiegu zatrudnienia	2
II. Tytuł osiągnięcia naukowego	2
III. Dorobek naukowy	3
• Dorobek naukowy zdobyty przed uzyskaniem doktoratu	3
• Dorobek naukowy zdobyty po doktoracie	
○ Dorobek wchodzący w skład osiągnięcia naukowego	4
○ Problematyka badawcza opisywana w cyklu publikacji „Czynniki kształtujące zmienność genetyczną plazów w czasie i przestrzeni” stanowiących osiągnięcie naukowe zgłoszone do postępowania habilitacyjnego	6
○ Prace naukowe po doktoracie nie wliczane do osiągnięcia naukowego zgłaszanego do postępowania habilitacyjnego	13

I. Informacje o wykształceniu i przebiegu zatrudnienia

Wykształcenie

- 09.2002 – 06.2007: **Studia doktoranckie, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Jagielloński, Kraków, Polska**
Tytuł pracy doktorskiej: „Patterns of mtDNA sequence divergence in *Bombina* lineages”, (praca napisana w języku angielskim).
Promotor pracy: Prof. dr hab. Jacek M. Szymura
- 10.1997 – 05.2002: **Studia magisterskie, Wydział Biologii i Nauk o Ziemi, Uniwersytet Mikołaja Kopernika w Toruniu, Polska**
Tytuł pracy magisterskiej: „Herpetofauna Nadgoplańskiego Parku Tysiąclecia”.
Promotor pracy: dr hab. Andrzej Przystalski

Zatrudnienie

- **od 01.02.2009 – stan obecny:** adiunkt w Zakładzie Anatomii Porównawczej Instytutu Zoologii, Uniwersytet Jagielloński
 - bezpłatny urlop naukowy w okresie 01.03.2013 – 31.08.2015
 - bezpłatny urlop naukowy w okresie 01.11.2009 – 31.01.2012
- **01.03.2013 – 31.08.2015:** asystent naukowy z doktoratem (postdok) w Instytucie Nauk o Środowisku, Uniwersytet Jagielloński, w ramach projektu NCN MAESTRO przyznanego dr hab. Wiesławowi Babikowi
- **01.11.2009 – 31.01.2012:** stypendium postdoktorskie Fundacji Aleksandra von Humboldta w Instytucie Zoologii Uniwersytetu Technicznego w Brunshwiku, Niemcy, pod kierunkiem Prof. Miguela Vences
- **01.10.2005 – 31.01.2009:** asystent w Zakładzie Anatomii Porównawczej Instytutu Zoologii, Uniwersytet Jagielloński

II. Tytuł osiągnięcia naukowego

Czynniki kształtujące zmienność genetyczną płazów w czasie i przestrzeni.

III. Dorobek naukowy

Dorobek naukowy zdobyty przed uzyskaniem doktoratu

Zainteresowanie biologią i przyrodą, a zwłaszcza historią naturalną płazów i gadów (herpetologią) towarzyszyło mi od najmłodszych lat. Aktywny udział w badaniach herpetologicznych – początkowo faunistycznych - rozpocząłem na studiach magisterskich pod kierunkiem dr hab. A. Przystalskiego, dokonując inwentaryzacji herpetologicznej rozległych terenów bagiennych nad jeziorem Gopło (Pabijan & Przystalski, 2003; *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*). W tym czasie nawiązałem współpracę z niestety nieżyjącym już prof. dr hab. Leszkiem Bergerem (Polska Akademia Nauk w Poznaniu), który zaraził mnie swoim entuzjazmem do niezwykłej biologii reprodukcyjnej żab zielonych z rodzaju *Pelophylax*, w szczególności do hybrydogenetycznego mieszańca *P. esculentus*. Z tej współpracy powstały dwie publikacje w czasopiśmie herpetologicznych – jedna przed doktoratem (Pabijan et al., 2004, *Herpetozoa*) i druga po doktoracie (Czarniewska et al., 2011, *Amphibia-Reptilia*), obie dotyczyły obserwacji fenotypowych (osobników dorosłych i jaj) u żab zielonych. Na ostatnich latach studiów magisterskich znalazłem się pod wpływem lektury *Zarysu Mechanizmów Ewolucji* pod redakcją prof. H. Krzanowskiej et al. (2002), i *Historii Zwierząt Kręgowych* prof. H. Szarskiego (1998) oraz kilku pozycji autorstwa R. Dawkinsa. Książki te zainicjowały moje zainteresowanie biologią ewolucyjną, a zwłaszcza jej częścią analizującą przyczyny i konsekwencje zmienności organizmów na poziomie fenotypu i genotypu.

Działalność naukowo-badawczą kontynuowałem na studiach doktoranckich na Uniwersytecie Jagiellońskim, pod kierunkiem prof. dra hab. Jacka M. Szymury. Profesor nauczył mnie podstaw pracy w laboratorium ekologii molekularnej, w tym technik elektroforezy enzymów i DNA, namnażania genomowego DNA za pomocą PCR, i sekwencjonowania metodą Sangera. Na drugim roku studiów doktoranckich otrzymałem na drodze konkursu stypendium Marie Curie Predoctoral Training Position na Uniwersytecie w Barcelonie, w Hiszpanii. Pod kierunkiem prof. Montserrat Aguadé w Zakładzie Genetyki podnosiłem kwalifikacje w laboratorium genetycznym oraz w zakresie analiz dotyczących wykrywania zmian adaptatywnych na poziomie sekwencji DNA u *Drosophila*.

Umiejętności analityczne zdobyte w Barcelonie znalazły bezpośrednie zastosowanie podczas przygotowywania mojej pracy doktorskiej, która dotyczyła analizy porównawczej genomów mitochondrialnych u kumaków (*Bombina* sp.). Uzyskałem kompletne sekwencje genomów mitochondrialnych siedmiu różnych linii mitochondrialnych europejskich kumaków: *Bombina bombina* i *B. variegata*. Wykonałem anotację wszystkich genów (13 genów kodujących białka, 2

geny rRNA oraz 22 cząsteczki tRNA) i sekwencji regulatorowych. Opisałem miejsca konserwatywne, ewolucyjnie stabilne, na które najpewniej działał dobór oczyszczający. Opisałem również odcinki zmienne, szybko ewoluujące, na które mógł działać w przeszłości dobór pozytywny. W kilku genach wykryłem substytucje DNA powodujące zmianę aminokwasów na inne o odmiennych właściwościach biochemicznych (tzw. podstawienia radykalne). W pracy postulowałem, że niektóre substytucje nukleotydów w mtDNA mogą uczestniczyć w genetycznych niezgodnościach typu Dobzhansky-Muller u mieszańców kumaków (*B. bombina* x *B. variegata*) w naturalnych strefach mieszańcowych tych gatunków. Na badania te uzyskałem grant promotorski z KBN, pracę doktorską napisałem w języku angielskim i obroniłem 20 listopada 2007 r. (dyplom otrzymałem w maju 2008 r.). Wyniki z pracy doktorskiej zostały przedstawione na dwóch kongresach międzynarodowych oraz opublikowane w *Journal of Molecular Evolution* (Pabijan et al., 2008).

Od 2003 roku współpracuję z dr hab. Wiesławem Babikiem (Instytut Nauk o Środowisku, UJ) nad zagadnieniami związanymi z genetyką populacyjną, filogeografią i filogenezą traszek z rodzajów *Lissotriton*, *Ichthyosaura* i *Triturus*. W tym celu stosowaliśmy różne markery molekularne: allozymy, mikrosatelity, fragmenty mtDNA oraz geny kompleksu zgodności tkankowej (MHC); brałem udział w badaniach laboratoryjnych oraz w analizach i interpretacji uzyskanych wyników. Określiiliśmy strukturę genetyczną oraz stopień przepływu genów pomiędzy populacjami traszki górskiej (*Ichthyosaura alpestris*), wyodrębniając trzy linie ewolucyjne zamieszkujące Sudety, Karpaty i Góry Świętokrzyskie, zasługujące na ochronę ze względu na swoją odmienność genetyczną (Pabijan et al., 2005, *Conservation Genetics*; Pabijan & Babik, 2006, *Molecular Ecology*). Ważnym aspektem wspólnych prac nad zmiennością MHC u traszek jest związek tych genów z odpowiedzią immunologiczną płazów. Układ odpornościowy płazów jest słabo poznany, choć jest to grupa zwierząt zanikająca w szybkim tempie na całym świecie, a jedną z najważniejszych przyczyn wymierania są choroby zakaźne. Nasze wyniki nad zmiennością MHC u traszek górskich i grzebieniastych potwierdziły rolę doboru naturalnego w tworzeniu zmienności allelicznej genów MHC. Co ważniejsze, wskazały na szczególną rolę dryfu genetycznego kształtującego zasoby i wzorce zmienności MHC w przestrzeni. Badania te zaowocowały dwiema publikacjami w *Molecular Ecology* (Babik et al., 2008; 2009). Badania rozpoczęliśmy jeszcze w trakcie mojego doktoratu, prace ukazały się w druku po obronie doktoratu.

Dorobek naukowy zdobyty po doktoracie:

Dorobek wchodzący w skład osiągnięcia naukowego.

IF podano według danych z roku publikacji. Punkty MNiSW podano według danych z roku 2015. Gwiazdką (*) oznaczyłem publikacje, w których jestem autorem korespondencyjnym. W załączniku nr 4 podano liczbę cytacji prac wchodzących w skład osiągnięcia naukowego oraz mój udział w realizacji prac. Rezygnacja z chronologicznego porządku w poniższym spisie wynika z kolejności, w których prace są omówione w rozdziale o problematyce badawczej osiągnięcia naukowego (poniżej).

1. **Pabijan M***, Crottini A., Reckwell D., Irisarri I., Hauswaldt JS., Vences M. 2012. A multigene species tree for Western Mediterranean painted frogs (*Discoglossus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64: 690–696.

IF = 4.066; MNiSW = 30 pkt;

2. **Pabijan M***, Wandycz A., Hofman S., Węcek K, Piwczyński M., Szymura J.M. 2013. Complete mitochondrial genomes resolve phylogenetic relationships within *Bombina* (Anura: Bombinatoridae) *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 69: 63-74.

IF = 4.018; MNiSW = 30 pkt;

3. **Pabijan, M***, Zieliński, P., Dudek, K., Chloupek, M., Sotiropoulos, K., Liana, M., Babik, W. 2015. The dissection of a Pleistocene refugium: phylogeography of the smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, in the Balkans. *Journal of Biogeography*, 42: 671-683

IF = 4.59; MNiSW = 40 pkt;

4. **Pabijan M***, Wollenberg K., Vences M. 2012. Small body size increases the regional differentiation of populations of tropical mantellid frogs (Anura: Mantellidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 2310–2324.

IF = 3.479; MNiSW = 30 pkt;

5. Rodríguez A., Börner M., **Pabijan M.**, Gehara M., Haddad C.F., Vences M. 2015. Genetic divergence in tropical anurans: deeper phylogeographic structure in forest specialists and in topographically complex regions. *Evolutionary Ecology*, 29: 765-785.

IF = 2.517; MNiSW = 20 pkt;

6. **Pabijan M***, Brown J.L., Chan L.M., Rakotondravony H.A., Raselimanana A.P., Yoder A.D., Glaw F., Vences M. 2015. Phylogeography of the arid-adapted Malagasy bullfrog, *Laliostoma labrosum*, influenced by past connectivity and habitat stability. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 92: 11-24.

IF = 3.92; MNiSW = 30 pkt;

Razem: IF = 22.59; MNiSW = 180 pkt

Problematyka badawcza opisywana w cyklu publikacji „Czynniki kształtujące zmienność genetyczną płazów w czasie i przestrzeni” stanowiących osiągnięcie naukowe zgłoszone do postępowania habilitacyjnego.

Problematyka badawcza opisana w ramach osiągnięcia naukowego pt. „Czynniki kształtujące zmienność genetyczną płazów w czasie i przestrzeni” jest kontynuacją moich zainteresowań dotyczących zmienności geograficznej i specjacji u płazów. Wykorzystuję nowe koncepcje teoretyczne i w dużym stopniu nowe sposoby analizy danych genetycznych. W czasie moich studiów doktoranckich miał miejsce intensywny wzrost zainteresowania specjacją i praktycznym wyróżnianiem gatunków (delimitacją) w oparciu o analizy wielogenowe. Do ważniejszych prac koncepcyjnych zaliczam opublikowanie ujednoczonej koncepcji gatunku (*unified species concept*; de Quieroz, 2007), która definiuje gatunki jako segmenty odrębnie ewoluujących linii metapopulacyjnych. Koncepcja ta wywarła duży wpływ na metody delimitacji gatunku, stając się fundamentem taksonomii zintegrowanej (*integrative taxonomy*; Dayrat, 2005). Kolejne istotne postępy dotyczą nowego podejścia do rekonstrukcji pokrewieństw gatunków na podstawie genealogii wielu genów (*multispecies coalescent*, Degnan & Rosenberg, 2009), a także usprawnienia techniczne w datowaniu drzew genów i gatunków. Te i inne metody zastosowałem w celu wyjaśnienia kilku podstawowych pytań z zakresu biogeografii i ekologii ewolucyjnej: (1) jakie czynniki historyczno-środowiskowe ukształtowały współczesną różnorodność płazów oraz (2) czy cechy ekologiczne i morfologiczne gatunków mogą wpływać na ich strukturę genetyczną i tempo specjacji. W próbie odpowiedzi na te pytania sięgam do rejestru demografii historycznej zawartej w genomie mitochondrialnym i jądrowym, do informacji w zapisie kopalnym oraz szeroko rozumianej ekologii badanych gatunków. W osiągnięciu naukowym znajdują się wstępne opracowania filogeograficzne dla kilkudziesięciu gatunków płazów strefy umiarkowanej i podzwrotnikowej; dla rodzajów *Bombina*, *Discoglossus*, *Laliostoma* i *Lissotriton* przedstawiam szczegółowe analizy zmienności genetycznej w czasie i przestrzeni.

W pierwszej pracy wchodzącej w skład osiągnięcia naukowego (Pabijan et. al., 2012, *Molecular Phylogenetics and Evolution*) dokonuję rewizji systematycznej rodzaju *Discoglossus*. Jest to bardzo stara grupa płazów bezogonowych, której obecne rozmieszczenie koncentruje się na

wyspach jak i wokół Morza Śródziemnego. W tej pracy korzystaliśmy z modelu koalescencji wielogatunkowej stosowany w programie *BEAST (Heled & Drummond, 2010). Model ten umożliwia jednoczesną estymację genealogii dla wielu markerów zagnieżdżonych we wspólnym drzewie gatunków (*species tree*) wraz z oszacowaniem ważnych parametrów genetyczno-populacyjnych (takich jak efektywne wielkości populacji współczesnych i ancestralnych). Analizowałem zmienność w 7 genach jądrowych i 4 mitochondrialnych uzyskanych z 5 gatunków rodzaju *Discoglossus* (łącznie 17 osobników). **Uzyskane drzewo gatunków wyjaśniło pozycję systematyczną poszczególnych taksonów**, która wcześniej była kwestią sporną. Otrzymane drzewo gatunków nie było jednak w pełni rozwiązane – otrzymaliśmy politomię u podstawy kładu złożonego z 4 taksonów, którą zinterpretowaliśmy jako skutek synchronicznego rozejścia się populacji ancestralnych 4 linii ewolucyjnych *Discoglossus* w wyniku wielkoskalowych wydarzeń środowiskowych. Na podstawie biogeografii zachodniej Palearktyki, nielicznych skamieniałości tej grupy płazów oraz uzyskanych pokrewieństw filogenetycznych, zasugerowaliśmy dwa alternatywne scenariusze historyczne: (i) specjacji na skutek ostatecznej fragmentacji masywów orogenezy hercyńskiej w późnym Oligocenie i wczesnym Miocenie, lub (ii) specjacji na skutek ruchów tektonicznych w środkowym i późnym Miocenie (m.in. rozejście Kalabrii i Sardynii) wraz z towarzyszącym kryzysem messyńskim. Postawione hipotezy oczekują na weryfikację metodami datowania molekularnego wspartymi nowymi fosyliami.

Datowanie molekularne było głównym tematem **drugiej pracy wchodzącej w skład osiągnięcia naukowego** (Pabijan et. al., 2013, *Molecular Phylogenetics and Evolution*). W tej pracy skorzystałem ze stosunkowo licznych skamieniałości dostępnych dla kumaków (*Bombina*) w celu uzyskania kalibracji użytecznych w datowaniu molekularnym dla tej grupy płazów. W naszej pracy wykorzystaliśmy metodę uwzględniającą nierówne tempo zegara molekularnego (*relaxed molecular clock*). Zastosowaliśmy kombinację rozkładów kalibracyjnych na węzłach w obrębie kładu *Bombina* i bezpośrednio na korzeniu drzewa (na przodku *Bombina* i *Discoglossus*); rozwiązania te są dostępne w pakiecie programów BEAST (Drummond & Rambaut, 2007). Rozkłady kalibracyjne oparto na fosyliach o wysokiej jakości – były one względnie kompletne i pochodziły ze skał lub osadów o dość pewnej stratygrafii. Stosowanie rozkładów zamiast punktów kalibracyjnych jako priory w datowaniu Bayesowskim jest postępowaniem uwzględniającym niepewności w określaniu wieku skamieniałości, przez co wyniki tracą na pozornej precyzji ale stają się bardziej wiarygodne z punktu widzenia niedoskonałości zapisu kopalnego. Wykorzystałem łącznie 18 genomów mitochondrialnych (wyrównanie 15 360 par zasad) z czego 7 nowych genomów mtDNA zsekwencjonowaliśmy dla potrzeb tej pracy. **Uzyskaliśmy chronogram o pełnym poparciu statystycznym, obrazujący rozejście się głównych linii mtDNA kumaków** począwszy od

najstarszego podziału *Bombina* i *Grobina* (podrodzaj obejmujący duże kumaki z południowo-wschodniej Azji) już w późnym Oligocenie lub wczesnym Miocenie, a skończywszy na powstaniu młodych linii filogeograficznych w obrębie europejskich przedstawicieli. Na podstawie uzyskanych wyników zaproponowaliśmy scenariusze historyczne związane z ruchami tektonicznymi i zmianami klimatu, które mogły wpłynąć na specjacje w tej grupie płazów. Ponadto, dokonaliśmy ponownej analizy zbioru sekwencji 2 loci jądrowych i 3 genów mtDNA dla kumaków z podrodzaju *Grobina* uzyskanych 4 lata wcześniej przez innych autorów (Zheng i in. 2009). Wykazaliśmy, że kumaki dalekowschodnie *B. fortinuptialis*, *B. lichuanensis* oraz *B. microdeladigitora* najpewniej należą do izolowanych populacji tego samego gatunku – wniosek ten był zupełnie odmienny od konkluzji Zhenga et al. (2009). Warto zaznaczyć, że oprócz wniosków biogeograficznych i konsekwencji taksonomicznych dla *Bombina*, nasze analizy datowania molekularnego zostały wykorzystane w pracy metodologicznej wprowadzającej nowe modyfikacje algorytmów w programie BEAST2, które pozwalają na bardziej efektywne wykorzystanie wielu rozkładów kalibracyjnych jako priorów w jednej analizie Bayesowskiej (Heled & Drummond, 2015).

Temat datowania molekularnego kontynuowałem w **trzeciej pracy wchodzącej w skład osiągnięcia naukowego** (Pabijan et. al., 2015, *Journal of Biogeography*). Jest to praca skupiająca się na analizie filogeograficznej traszki zwyczajnej *Lissotriton vulgaris* z populacji bałkańskich. W tej pracy usystematyzowaliśmy i zinterpretowaliśmy najważniejsze skamieniałości dla rodzaju *Lissotriton* (Appendix S2 w Pabijan et al. 2015, *Journal of Biogeography*); najstarsze z nich to szczątki pochodzące ze skał z późnego Oligocenu, liczniej występują w Miocenie z wielu europejskich stanowisk. Wykazaliśmy, że wszystkie linie filogeograficzne znane dla traszki zwyczajnej powstały najwcześniej w Pliocenie i wywodzą się od przodka zamieszkującego Azję Mniejszą i/lub zbrocza Kaukazu. To z kolei sugeruje, że **ancestralne (miocieńskie) populacje traszki zwyczajnej występujące na terenie Europy najpewniej wymarły bez pozostawienia śladu w genomie mitochondrialnym**, a Europę objęła fala kolonizacji z południowego wschodu w trakcie zmian klimatycznych zachodzących w Pliocenie/Plejstocenie. Potwierdzeniem tej tezy było opisanie 7 współcześnie występujących lecz filogenetycznie starych linii mitochondrialnych na Bałkanach, z czego tylko jedna skolonizowała rozległy zasięg tego gatunku w Europie zachodniej i północnej (w Karpatach i Europie środkowej występuje kilka kolejnych linii filogeograficznych powstałych po rozejściu się głównych linii bałkańskich). Rozmieszczenie głównych linii filogeograficznych na Bałkanach jest parapatryczne: pomimo dość gęstego próbkowania, syntopiczne występowanie 2 linii mtDNA (tj. u traszek złowionych w tym samym zbiorniku wodnym) zaobserwowano tylko w 4% wszystkich populacji na Bałkanach. Dla porównania, w Europie środkowej 20% wszystkich przebadanych populacji zawiera 2 lub więcej linii mtDNA.

Taki obraz jest zgodny z obecnością kilku izolowanych refugium plejstoceńskich traszki zwyczajnej na Bałkanach, pomiędzy którymi brak było wymiany mtDNA. **Zatem „refugium” bałkańskie składało się z kilku pomniejszych ostoi, w których przetrwały niezależne linie mtDNA traszki zwyczajnej.** Wynik ten wskazuje, że koncepcja *refugia-within-refugia* wysunięta dla półwyspu iberyjskiego (Gómez & Lunt, 2007) również dotyczy innych regionów Palearktyki. Choć praca ta nie miała formalnych konsekwencji taksonomicznych, wykazaliśmy w niej, że podgatunki traszki zwyczajnej na Bałkanach (wyznaczone na podstawie morfologii) nie posiadają diagnostycznych (monofiletycznych) linii mtDNA – jest to temat obecnie przez nas eksplorowany.

W 2009 r. wygrałem konkurs na stypendium postdoktorskie Fundacji Aleksandra von Humboldta w Instytucie Zoologii na Technicznym Uniwersytecie w Brunszwiku w Niemczech. Badania prowadziłem pod kierunkiem Prof. Miguela Vencesa, a projekt badawczy, na który uzyskaliśmy finansowanie z fundacji, dotyczył wpływu czynników środowiskowych i cech historii życiowych na strukturę genetyczną płazów i gadów Madagaskaru (*“Influence of landscape features and life histories on genetic structure and species diversification in a Malagasy herpetofauna”*). Stypendium to uległo przedłużeniu na skutek 6-tygodniowego wyjazdu terenowego po zbiór prób do badań na Madagaskar, oraz w wyniku otrzymania 2-miesięcznego stypendium na intensywną naukę języka niemieckiego w Instytucie Goethego w Berlinie. W związku z tym wróciłem do Polski w styczniu 2012 r.

Na stypendium postdoktorskim w Niemczech rozpocząłem szeroko zakrojone badania nad filogeografią płazów tropikalnych zamieszkujących Madagaskar. W przeciwieństwie do organizmów strefy umiarkowanej, geograficzne rozmieszczenie zmienności genetycznej oraz historia płazów tropikalnych jest słabo poznana. Liczba gatunków płazów Madagaskaru jest bardzo wysoka (>300 opisanych gatunków, dla porównania w Polsce jest 18 gatunków, w Europie ok. 75 gatunków), charakteryzuje się 100% endemicznością na poziomie gatunku i niekiedy wysoką regionalną mikroendemicznością – np. wśród płazów nie brakuje gatunków o zasięgu geograficznym mniejszym niż 10 000 km². Interesowały mnie czynniki i procesy, które determinują ową wysoką bioróżnorodność. Do tego zagadnienia podszedłem zakładając, że procesy kształtujące zmienność w obrębie gatunku mają wpływ również na procesy makroewolucyjne, dotyczące powstawania gatunków i ich wzajemnych relacji (Vellend & Geber, 2005). **W czwartej pracy wchodzącej w skład osiągnięcia naukowego** (Pabijan et. al., 2012, *Journal of Evolutionary Biology*) porównałem strukturę genetyczną 40 gatunków żab (z rodziny Mantellidae) z lasów deszczowych wschodniego Madagaskaru. Celem tej pracy było sprawdzenie czy cechy biologii gatunków (wielkość ciała, tekstura skóry, system rozrodu, wybór mikrosiedliska oraz wielkość zasięgu geograficznego) mogą wpływać na zróżnicowanie genetyczne pomiędzy populacjami i tym

samym wywierać wpływ na tempo specjacji (alopatrycznej) żab z rodziny Mantellidae. Próbkę dla wszystkich gatunków zostały pobrane z tych samych miejsc (po 2 populacje na gatunek, z parku narodowego Ranomafana i położony o 250 km na północ park narodowy Andasibe-Mantadia) – takie próbkowanie umożliwiło kontrolowanie wpływu geografii. Uzyskaliśmy sekwencje z genu 16S rRNA (mtDNA) dla 1030 osobników. Za pomocą kilkunastu modeli regresji wieloczynnikowej, ustaliliśmy cechy, które najlepiej tłumaczą zakres zmienności genetycznej obserwowanej pomiędzy i w obrębie gatunków. Pomimo, iż wszystkie nasze zmienne objaśniające mogły potencjalnie wpływać na różnicowanie się gatunków, jedynie wielkość ciała w sposób znaczący korelowała ze zróżnicowaniem międzypopulacyjnym (d_{xy}). Ujemna korelacja wielkości ciała z dywergencją międzypopulacyjną wskazuje, że populacje żab o niewielkich rozmiarach ciała, należące do tego samego gatunku, są genetycznie izolowane, natomiast populacje żab o dużych rozmiarach ciała są bardziej podobne genetycznie, niekiedy dzieląc te same haplotypy. Różnice w dywergencji były duże – wartości d_{xy} dla populacji gatunków małych (maksymalnie 11%) były 10-100 razy wyższe niż pomiędzy populacjami gatunków dużych. Preferowana przez nas interpretacja (przedstawiliśmy kilka alternatywnych wyjaśnień) dotyczy związku pomiędzy wielkością ciała a mobilnością płazów – gatunki duże są bardziej mobilne niż gatunki małe. Zdolności dyspersyjne wynikające z wielkości ciała z kolei różnicują tempo przepływu genów pomiędzy populacjami gatunków. Zakładając, że dywersyfikacja zachodzi najczęściej na drodze specjacji alopatrycznej u żab z rodziny Mantellidae, nasze wyniki wskazują, że **tempo specjacji gatunków o niewielkich rozmiarach ciała jest szybsze niż gatunków dużych**. Praca ta łączy procesy genetyczno-populacyjne zachodzące u organizmów żyjących z prawidłowościami makroewolucyjnymi – w tym przypadku z tendencją do większej liczby gatunków w liniach fyletycznych mantellidów o małych i średnich rozmiarach ciała. Nasze podejście, polegające na próbkowaniu wielu gatunków z tych samych stanowisk w celu kontrolowania wpływu geografii na rzecz ekologii badanych gatunków, zostało nazwane „ekofilogeografią” (Paz et al., 2015).

W piątej pracy wchodzącej w skład osiągnięcia naukowego (Rodríguez et. al., 2015, *Evolutionary Ecology*) postawiliśmy hipotezę, że różnice w strukturze filogeograficznej płazów tropikalnych mogą być wynikiem zmienności w kluczowych cechach ekologicznych. Zakres taksonomiczny omawianej pracy był znacznie szerszy niż w typowych opracowaniach filogeografii porównawczej, obejmując 39 gatunków z 10 rodzin pochodzących z Ameryki Środkowej, Brazylii, Kuby i Madagaskaru. Wybraliśmy gatunki o względnie dużych zasięgach (wykluczając gatunki mikroendemiczne), dla których dostępne były próbki populacyjne reprezentatywne dla całego zasięgu. Uzyskaliśmy sekwencje fragmentu genu cyt b (mtDNA) dla 2680 osobników, z czego średnio na gatunek przypadało 66 sekwencji z 13 stanowisk. Wybraliśmy 5 cech: wielkość ciała,

makrosiedlisko, mikrosiedlisko, miejsce rozrodu, oraz zróżnicowanie klimatu jak i stopień zróżnicowania topograficznego w obrębie całych zasięgów poszczególnych gatunków. Wartości średniej dywergencji pomiędzy populacjami w obrębie gatunku różniły się nawet 100-krotnie, co świadczy o znacznym zróżnicowaniu w strukturze filogeograficznej pomiędzy gatunkami. Model najbardziej pasujący do danych wyjaśnił 53% zmienności w strukturze filogeograficznej pomiędzy gatunkami i wskazał, że największy wpływ wywarło makrosiedlisko (zmienna kategoryczna o dwóch poziomach: siedlisko leśne/siedlisko bezleśne), a w drugiej kolejności złożoność topograficzna. Wykazaliśmy, iż gatunki zamieszkujące lasy tropikalne na terenie górzystym są bardziej zróżnicowane genetycznie niż gatunki zamieszkujące tereny bezleśne i nizinne (sawanny, obszary wylesione przez człowieka). **Wyniki te wskazują, że tempo specjacji płazów bezogonowych (zakładając dominację specjacji allopatrycznej) w górskich lasach deszczowych może być wyższe niż u gatunków zamieszkujących tereny bezleśne o mało zróżnicowanym krajobrazie.** Naszym zdaniem, większa dywergencja międzypopulacyjna płazów lasów tropikalnych wynika z ich mniejszej mobilności w porównaniu do gatunków z terenów otwartych. U gatunków leśnych, mniejsza mobilność może być warunkowana: (i) większą filopatrią w związku z względną stałością miejsc rozrodu, (ii) większą wybiórczością co do warunków rozrodu (np. silnie zacienionej ściółki, leśnych strumieni) oraz (iii) mniejszej odporności na amplitudy temperatury i wilgotności. Mniejsza odporność na warunki atmosferyczne może ograniczyć migrację w siedlisku leśnym pofragmentowanym na skutek zmian klimatycznych i/lub antropogenicznych. Miejsca rozrodu płazów (zbiorniki wodne, kałuże, strumienie) na terenach bezleśnych o ciepłym klimacie często mają charakter tymczasowy i ich umiejscowienie jest mało przewidywalne. U płazów z terenów bezleśnych, dobór naturalny mógł działać w kierunku zmniejszenia filopatrii i wybiórczości co do miejsc rozrodu oraz wzmożenia wytrzymałości na skrajności klimatyczne. Taka presja selekcyjna mogła się przyczynić do zwiększenia zdolności i skłonności do dyspersji, zwiększając tym samym podobieństwa genetyczne pomiędzy populacjami. **Nasze wyniki wskazują, że interakcja pomiędzy makrosiedliskiem organizmu a cechami biologii determinującymi dyspersję może w znaczący sposób wpływać na zmienność genetyczną w obrębie gatunku, i tym samym na tempo specjacji allopatrycznej.** Ta konkluzja jest zbieżna z obserwacją bardzo wysokiej bioróżnorodności górskich lasów tropikalnych i ich rolą jako centrów specjacji („species pumps”). Badania te angażowały naukowców z kilku państw i zostały sfinansowane przez Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG).

Ostatnia praca wchodząca w skład osiągnięcia naukowego (Pabijan et. al., 2015, *Molecular Phylogenetics and Evolution*), oparta na wielogenowej (4 geny mtDNA, 3 geny jądrowe) analizie filogeograficznej madagaskarskiej żaby *Laliostoma labrosum*, jest przykładem ilustrującym

ogólne zasady omówione w pracach nr 4 i 5 dorobku habilitacyjnego. Jest to płaz bezogonowy o szerokim zasięgu (zachodnia część Madagaskaru), którego dywergencja genetyczna pomiędzy populacjami odległymi od siebie nawet o 1400 km jest stosunkowo niewielka (1.1% w genie 16S rRNA). Nasze badania filogeograficzne wykazały, iż **wysoki poziom przepływu genów pomiędzy populacjami *L. labrosum* przeciwdziała różnicowaniu się populacji, a dywergencja powstała na skutek historycznej fragmentacji zasięgu w refugiach plejstoceniowych uległa częściowemu zatarciu w wyniku ekspansji przestrzennej i demograficznej.** Gatunek ten wykazuje szereg cech (morfologicznych i ekologicznych) zgodnych z przewidywaniami (prace nr 4 i 5) dla taksonów o dużych zdolnościach dyspersyjnych. Nasza praca jest także jedną z nielicznych ukazujących demografię historyczną kręgowca w perspektywie zmian klimatycznych krainy etiopskiej (afrotropikalnej). Klimat zachodniego Madagaskaru w Plejstocenie charakteryzował się na przemian występującymi okresami suchymi i wilgotnymi, które były w dużym stopniu zsynchronizowane ze zmianami zachodzącymi na półkuli północnej. **Wykazaliśmy, iż główne linie mitochondrialne *L. labrosum* przetrwały zmiany klimatyczne Plejstocenu przynajmniej w 5 osobnych refugiach położonych wzdłuż zachodniego wybrzeża Madagaskaru.** Modelowaliśmy niszę ekologiczną tego gatunku na podstawie jego współczesnego rozmieszczenia i następnie rzutowaliśmy potencjalny zasięg *L. labrosum* w przeszłość, w oparciu o dostępne modele klimatyczne dla 6, 21 i 120 tysięcy lat temu. Zademonstrowaliśmy, iż pod względem wymagań ekologicznych tego gatunku, środowisko w zachodniej części wyspy (a zwłaszcza wzdłuż południowo-zachodniego wybrzeża) było odpowiednie i dość stabilne przynajmniej od 120 tysięcy lat, co z kolei sugeruje, że dostępność siedliska *nie było* głównym czynnikiem determinującym występowanie tego gatunku w refugiach. Uzyskaliśmy natomiast silną pozytywną korelację pomiędzy ancestralnymi zasięgami linii filogeograficznych a łącznością przestrzenną populacji. Analizę łączności przestrzennej (*spatial connectivity analysis*) zapożyczyliśmy z warsztatu genetyki krajobrazu (*least cost paths*). Jest to metoda określająca kierunek i siłę dyspersji organizmu w krajobrazie, zmodyfikowana odpowiednio dla naszych potrzeb: zastosowaliśmy stabilność niszy *L. laliostoma* w czasie jako warstwę oporowo-środowiskową (*friction layer*). Silna zbieżność przestrzenna pomiędzy ancestralnymi zasięgami linii filogeograficznych a łącznością między-populacyjną z okresu ostatnich 120 tysięcy lat sugeruje, iż **procesy demograficzne polegające na utrzymaniu migracji pomiędzy populacjami zadecydowały o przetrwaniu *L. labrosum* w obrębie refugium.**

Prace naukowe po doktoracie nie wliczane do osiągnięcia naukowego zgłaszanego do postępowania habilitacyjnego

Niezależnie od badań przedstawionych w cyklu tematycznym osiągnięcia naukowego, moje zainteresowania na temat szeroko pojętej **struktury genetycznej płazów** zaowocowały współpracą z licznymi naukowcami nad zmiennością genetyczną płazów: u rzekotek hiszpańskich (Barth et al., 2011, *Amphibia-Reptilia*), żab brunatnych zachodniej Palearktyki (Vences et al., 2013, *Molecular Phylogenetics and Evolution*), receptorami TLR u traszek (Babik et al., 2015, *Genome Biology and Evolution*), a także madagaskarskich żab z rodzaju *Heterixalus* (Gehring et al., 2012, *Molecular Phylogenetics and Evolution*). W tej ostatniej zadaliśmy pytanie, w jakim stopniu bariery geograficzne w postaci dużych rzek i wysokich pasm górskich ograniczają przepływ genów między populacjami żab z rodzaju *Heterixalus* i tym samym stanowią potencjalny czynnik wyzwalający specjację allopatryczną. Wykazaliśmy, iż jedynie największa rzeka Madagaskaru (Mangoro), i wyłącznie w swoim dolnym biegu, ogranicza przepływ genów pomiędzy populacjami tych niewielkich żab. Było to dość zaskakujące, iż wiadomo było z wcześniejszych badań nad lemurami i chrząszczami, że zarówno rzeki jak i pasma górskie tworzą znaczące bariery dla przepływu genów i poniekąd wyznaczają granice zasięgów gatunków siostrzanych. Obecnie kontynuuję współpracę z prof. M. Vencesem nad filogeografią dwóch kompleksów gatunków płazów na Madagaskarze.

Badania nad **mitogenomiką płazów** kontynuuję po dzień dzisiejszy we współpracy z dr S. Hofmanem z Instytutu Zoologii UJ na monofiletycznej grupie żab zielonych zachodniej Palearktyki (*Pelophylax* sp.) zawierającej obecnie 16-17 gatunków. Na te badania zdobyliśmy dwa granty badawcze (MNiSW oraz NCN) a wyniki opublikowaliśmy w 3 pracach (Hofman et al., 2012, *Gene*; Hofman et al., 2014, *Mitochondrial DNA*; Hofman et al., 2015, *Mitochondrial DNA*). Badania te początkowo były porównawcze, następną fazą przewiduje wykorzystanie historii geologicznej basenu Morza Śródziemnego do wykalibrowania tempa ewolucji mtDNA i określenia czasu powstania głównych linii mtDNA (i w przybliżeniu gatunków) żab zielonych zachodniej Palearktyki.

Moje zainteresowania procesami kształtującymi zmienność genetyczną i specjację u płazów z czasem objęły również bardziej praktyczny wymiar, czyli konsekwencje taksonomiczne.

Taksonomią zająłem się po powrocie z wyprawy badawczej na Madagaskar, a „szkolenie” w tym zakresie uzyskałem pod kierunkiem doświadczonych taksonomów z Niemiec (M. Vences, Brunshwik; F. Glaw, Monachium; J. Köhler, Darmstadt). W wyznaczaniu nowych gatunków stosowaliśmy się do zaleceń taksonomii zintegrowanej (*integrative taxonomy*), która traktuje gatunki jako hipotezy podlegające weryfikacji. Odrębność gatunkową ustala się na podstawie

zbieżności przynajmniej kilku niezależnych cech organizmu - w przypadku płazów są to z reguły cechy morfologiczne, bioakustyczne, ekologiczne oraz genealogie oparte na zmienności mtDNA i jądrowego DNA. Bazując na materiale zebranym na Madagaskarze, uczestniczyłem w opracowaniach dla 8 gatunków żab i jednego kameleona nowych dla nauki (Gehring et al., 2010, *Salamandra*; Vences et al. 2010, *African Journal of Herpetology*; Köhler et al., 2011, *Salamandra*; Pabijan et al., 2011, *Zootaxa*; Lehtinen et al., 2012, *Copeia*; Köhler et al., 2015, *Zootaxa*).

Współczesna filogenetyka wchodzi w erę genomową, w której w celu wyjaśnienia pokrewieństw pomiędzy taksonami korzysta się z co najmniej kilkudziesięciu niezależnych loci jądrowych reprezentatywnych dla genomu. Ponadto, współczesne metody delimitacji gatunków opierają się na wielogenowych analizach, zgodnych z duchem ujednoczonej koncepcji gatunku de Quieroz'a (2007). Duża ilość danych genetycznych stosowanych w nowych odsłonach **filogenomiki i delimitacji gatunków**, wymagają od badacza całkowicie odmiennego warsztatu bioinformatycznego i nowych narzędzi analitycznych. Podstawowe umiejętności w tym zakresie zdobyłem jako postdok w grupie dr hab. W. Babika (Instytutu Nauk o Środowisku, UJ) w latach 2013-2015. W tym czasie uzyskałem sekwencje kilkudziesięciu loci jądrowych dla dużej liczby (>100) traszek (*Lissotriton* sp.) korzystając z jednej z metod sekwencjonowania nowej generacji (NGS, *next generation sequencing*). Nauczyłem się podstawowych technik analitycznych stosowanych w delimitacji i filogenetyki wielogenowej; jedną z nich (analizę konkordancji) zademonstrowałem w pracy o traszkach z rodzaju *Triturus* (Wielstra et al., 2014, *PLoS ONE*). Uzyskane wyniki dla rodzaju *Lissotriton* przedstawiłem na 3 konferencjach międzynarodowych w 2015r., a praca jest przygotowywana do druku. W przyszłości planuję rozszerzenie swoich umiejętności w tym zakresie i zastosowanie nowych technik wielogenowych do rozwikłania historii i taksonomii żab zielonych (*Pelophylax* sp.) oraz kilku kompleksów gatunków tropikalnych.

Na koniec chciałbym wspomnieć o moich zainteresowaniach w **faunistyce** i rejestrowaniu liczebności osobników populacji w czasie (**monitoring populacyjny**). Uważam, iż poznanie rozmieszczenia organizmów to podstawa do zrozumienia ich biologii i historii ewolucyjnej, a monitoring liczby populacji w skali regionalnej oraz liczby osobników w skali lokalnej (np. jednej populacji) jest konieczny w opracowywaniu strategii ochrony bioróżnorodności. Biorę czynny udział w zbieraniu danych o rozmieszczeniu płazów i gadów w Polsce, co udokumentowałem (po doktoracie) w publikacjach o charakterze faunistycznym (Pabijan et al., 2009 *Herpetology Notes*; Bonk & Pabijan, 2010, *North-Western Journal of Zoology*; Bonk et al. 2011, *Chrońmy Przyrodę Ojczyzny*; Bonk et al., 2012, *Herpetology Notes*; Kaczmarski et al., 2015, *Chrońmy Przyrodę Ojczyzny*; Sadza et al., 2015, w druku). Warto podkreślić, iż współautorami wszystkich publikacji to studenci lub absolwenci UJ i innych uczelni, których miałem przyjemność wprowadzić w metodykę

faunistyki i monitoringu. Do moich najważniejszych osiągnięć w tej dziedzinie zaliczam badania kwantyfikujące zanik płazów w ciągu ostatnich 25 lat w Niece Nidziańskiej i w dolinie Wisły (Bonk & Pabijan, 2010, *North-Western Journal of Zoology*; grant na te badania uzyskałem z IUCN/SSC Amphibian Specialist Group). Wyniki wskazują na istotny regres przynajmniej 4 gatunków płazów i na ogólne zubożenie różnorodności gatunkowej o 2.2 gatunków na stanowisko rozrodcze. Są to pierwsze dla Polski wyniki obrazujące tendencje demograficzne płazów na tak dużą skalę. Inne osiągnięcie to opracowanie metodyki monitoringu dla traszki grzebieniastej w latach 2007-2008 (GIOŚ, Monitoring Gatunków i Siedlisk Przyrodniczych). Efektem tej pracy jest rozdział w *Przewodniku Metodycznym* dla traszki grzebieniastej (Pabijan, 2010), w którym szczegółowo opisałem proponowane przeze mnie metody inwentaryzacji, odłowu, monitoringu i oceny przydatności siedliska. To opracowanie stworzyło podwaliny do przyszłego monitoringu 16 gatunków płazów w Polsce (Monitoring Gatunków w latach 2009-2011). Kolejna faza monitoringu krajowych płazów, w której będę uczestniczył jako koordynator krajowy, przypada na lata 2016-2018. Płazy są niezwykle wrażliwe na zmiany środowiskowe i w konsekwencji są zanikającą w skali globalnej grupą kręgowców. Wraz z prof. M. Ogielską (Uniwersytet Wrocławski), napisałem pracę przeglądową (Pabijan & Ogielska, w druku), w której podsumowaliśmy doniesienia empiryczne na temat zaniku płazów na terenie Polski w XX i XXI w., wskazując również na obecne zagrożenia i najważniejsze działania ochroniarskie. Praca ta jest rozdziałem w wielotomowym dziele *Amphibian Biology* pod redakcją prof. H. Heatwole (North Carolina State University, USA). Jestem również autorem lub współautorem opisów do 6 gatunków w drugiej edycji Atlasu Płazów i Gadów Polski, mającym się ukazać w 2016 lub 2017.

Podsumowując, moja dotychczasowa działalność naukowa koncentrowała się na opisywaniu i interpretacji ogólnie pojętej zmienności genetycznej i morfologicznej płazów. W tym celu stosowałem warsztat genetyki populacyjnej, filogeografii i filogenetyki, w późniejszych latach przechodząc stopniowo do analiz wielogenowych z użyciem sekwencyjnych markerów DNA jądrowego. Interesują mnie czynniki zewnętrzne wpływające na specjację i makroewolucję, w tym czynniki historyczne determinujące przeszłość ewolucyjną i biogeografię różnych grup płazów. Badałem w jaki sposób kluczowe cechy morfologiczne i ekologiczne mogą kształtować zmienność genetyczną w obrębie gatunków. Moje zainteresowania systematyką przełożyły się również na prace taksonomiczne, w tym uczestnictwo w dokumentacji nowych gatunków płazów i gadów Madagaskaru. Innym kierunkiem, aktywnie przeze mnie eksplorowanym, jest rozmieszczenie i monitoring populacji płazów w Polsce. Na dorobek mój składa się 28 prac z listy SCI, 9 prac spoza

listy oraz 2 rozdziały w książkach. Całkowita liczba cytacji tych prac to 224 (Web of Science), a index Hirscha wynosi 9 (Web of Science).

Zajęcia dydaktyczne z Zoologii - Kręgowce (ćwiczenia oraz zajęcia terenowe) prowadzę od 2004 r. (z przerwami na 2 urlopy naukowe wynikające z otrzymania stażów postdoktorskich, łącznie 5 lat). Konwersatorium z ewolucjonizmu prowadziłem w 2012 i 2015r. Byłem promotorem 1 pracy magisterskiej, 2 prac licencjackich, i opiekunem pomocniczym (merytorycznym) 3 prac magisterskich. Jestem opiekunem Sekcji Herpetologicznej Koła Przyrodników Studentów Uniwersytetu Jagiellońskiego w ramach inwentaryzacji i monitoringu herpetologicznego Tatrzańskiego Parku Narodowego. Wygłosiłem 1 wykład popularno-naukowy dla młodzieży w Krakowie, napisałem 2 prace popularno -naukowe i jestem współautorem czterech plakatów popularyzujących herpetofaunę Madagaskaru: Snakes of Ranomafana National Park, Frogs of Ranomafana National Park, Lizards of Ranomafana National Park, Chameleons of Ranomafana National Park. Plakaty te (w angielskiej i francuskiej wersji językowej), o silnym przesłaniu ochroniarskim, zawierają zdjęcia kilkudziesięciu najpospolitszych przedstawicieli herpetofauny i zostały rozpropagowane w wioskach otaczających Park Narodowy Ranomafana na Madagaskarze.

Data: 17.12.2015r.

Podpis habilitanta:



Bibliografia

- Babik W., Pabijan M., Radwan J. 2008. Contrasting patterns of variation in MHC loci in the Alpine newt. *Molecular Ecology*, 17: 2339–2355.
- Babik W., Pabijan M., Arntzen P., Cogalniceanu D., Durka W., Radwan J. 2009. Long-term survival of an urodele amphibian despite depleted MHC variation. *Molecular Ecology*, 18: 769–781.
- Babik W., Dudek K., Fijarczyk A., Pabijan M., Stuglik M., Szkotak R., Zieliński P. 2015. Constraint and adaptation in newt Toll-like receptor genes. *Genome Biology and Evolution*, 7: 81–95.
- Barth A., Galán P., Donaire D., González de la Vega J.P., Pabijan M., Vences M. 2011. Mitochondrial uniformity in populations of the treefrog *Hyla molleri* across the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia*, 32: 557–564.
- Bonk M., Pabijan M. 2010. Changes in a regional batrachofauna in south-central Poland over a 25 year period. *North-Western Journal of Zoology*, 6: 225–244.
- Bonk M., Bury S., Pabijan M. 2011. Nowe stanowiska gniewosza plamistego (*Coronella austriaca* Laurenti, 1768) w Polsce południowej. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 67: 474–478.
- Bonk M., Bury S., Hofman S., Szymura J.M., Pabijan M. 2012. A reassessment of the northeastern distribution of *Rana dalmatina* (Bonaparte, 1840). *Herpetology Notes*, 5: 345–354.
- Czarniewska E., Rybacki M., Pabijan M., Berger L. 2011. Large eggs and ploidy of green frog populations in Central Europe. *Amphibia-Reptilia*, 32: 149–158.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407–415.
- Degnan J.H., Rosenberg N.A. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology & Evolution*, 24: 332–340.
- de Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879–886.
- Drummond A.J., Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 214.
- Gehring P.-S., Pabijan M., Ratsoavina F.M., Köhler J., Vences M., Glaw F. 2010. A Tarzan yell for conservation: a new chameleon, *Calumma tarzan* sp. n., proposed as a flagship species for the creation of new nature reserves in Madagascar. *Salamandra*, 46: 167–179.
- Gehring P.-S., Pabijan M., Randrianirina J.E., Glaw F., Vences M. 2012. The influence of riverine barriers on phylogeographic patterns of Malagasy reed frogs (*Heterixalus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64: 618–632.
- Gómez A., Lunt D.H. 2007. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: *Phylogeography of southern European refugia* (ed. S.Weiss & N. Ferrand), pp. 155–188. Springer, Dordrecht.
- Heled J., Drummond A.J. 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 570–580.
- Heled J., Drummond A.J. 2015. Calibrated birth–death phylogenetic time-tree priors for Bayesian inference. *Systematic Biology*, 64: 369–383.
- Hofman S., Pabijan M., Dziewulska-Szwajkowska D., Szymura J.M. 2012. Mitochondrial genome organization and divergence in hybridizing central European waterfrogs of the *Pelophylax esculentus* complex (Anura, Ranidae). *Gene*, 491: 71–80.
- Hofman S., Pabijan M., Osikowski A., Szymura J.M. 2014. Complete mitochondrial genome of the Greek marsh frog *Pelophylax cretensis* (Anura, Ranidae). *Mitochondrial DNA*, (0), 1–2.
- Hofman S., Pabijan M., Osikowski A., Litvinchuk S.N., Szymura J.M. 2015. Phylogenetic relationships among four new complete mitogenome sequences of *Pelophylax* (Amphibia: Anura) from the Balkans and Cyprus. *Mitochondrial DNA*, DOI:10.3109/19401736.2015.1025266.
- Kaczmarzski M., Kolenda K., Pabijan, M. 2015. Nowe stanowisko gniewosza plamistego *Coronella austriaca* na Ziemi Kłodzkiej. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 71: 71-76.
- Köhler J., Glaw F., Gehring P.-S., Pabijan M., Rosa G.M., Andreone F., Vences M. 2011. Two new bright-eyed treefrogs of the genus *Boophis* from Madagascar. *Salamandra*, 47: 207–221.
- Köhler J., Glaw F., Pabijan M., Vences M. 2015. Integrative taxonomic revision of mantellid frogs of the genus *Aglyptodactylus* (Anura: Mantellidae). *Zootaxa*, 4006: 401–438.
- Krzanowska H., Łomnicki A., Rafiński J., Szarski H., Szymura J.M. 2002. *Zarys Mechanizmów Ewolucji*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

- Lehtinen M., Glaw F., Andreone F., Pabijan M., Vences M. 2012. A new species of putatively pond breeding frog of the genus *Guibemantis* from south-eastern Madagascar. *Copeia*, 2012 (4): 648–662.
- Pabijan M. 2010. Traszka grzebieniasta *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768). W: Makomaska-Juchiewicz M. (red.) *Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny. Część pierwsza*. Główny Inspektorat Ochrony Środowiska, Warszawa.
- Pabijan M., Przystalski A. 2003. Występowanie płazów i gadów w Nadgoplańskim Parku Tysiąclecia. *Parki narodowe i Rezerваты Przyrody*, 22: 593–603.
- Pabijan M., Babik W. 2006. Genetic structure in northeastern populations of the Alpine newt *Triturus alpestris*: evidence for post-Pleistocene differentiation. *Molecular Ecology*, 15, 2397–2407.
- Pabijan M., Ogielska M. Conservation and declines of amphibians in Poland. w: H. Heatwole, J.W. Wilkinson (eds) *Amphibian Biology. Status of Conservation and Decline of Amphibians: Eastern Hemisphere*. Pelagic Publishing [w druku]
- Pabijan M., Czarniewska E., and Berger L. 2004. Amelanistic phenotypes in Western Palearctic water frogs from Poland. *Herpetozoa*, 17: 127–134.
- Pabijan M., Babik W., Rafiński J. 2005. Conservation units in northeastern populations of the Alpine newt (*Triturus alpestris*). *Conservation Genetics*, 6: 307–312.
- Pabijan M., Spolsky C., Uzzell T., Szymura J.M. 2008. Comparative analysis of mitochondrial genomes in *Bombina* (Anura; Bombinatoridae). *Journal of Molecular Evolution*, 67: 246–256.
- Pabijan M., Rożej E., Bonk M. 2009. An isolated locality of the alpine newt (*Mesotriton alpestris* Laurenti, 1768) in central Poland. *Herpetology Notes*, 2: 23–26.
- Pabijan M., Gehring P.-S., Köhler J., Glaw F., Vences M. 2011. A new microendemic frog species of the genus *Blommersia* (Anura: Mantellidae) from the east coast of Madagascar. *Zootaxa*, 2978: 34–50.
- Pabijan M., Crottini A., Reckwell D., Irisarri I., Hauswaldt J.S., Vences M. 2012. A multigene species tree for Western Mediterranean painted frogs (*Discoglossus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64: 690–696.
- Pabijan M., Wollenberg K., Vences M. 2012. Small body size increases the regional differentiation of populations of tropical mantellid frogs (Anura: Mantellidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 2310–2324.
- Pabijan M., Wandycz A., Hofman S., Węcek K., Piwczyński M., Szymura J.M. 2013. Complete mitochondrial genomes resolve phylogenetic relationships within *Bombina* (Anura: Bombinatoridae) *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 69: 63–74.
- Pabijan M., Brown J.L., Chan L.M., Rakotondravony H.A., Raselimanana A.P., Yoder A.D., Glaw F., Vences M. 2015. Phylogeography of the arid-adapted Malagasy bullfrog, *Laliostoma labrosum*, influenced by past connectivity and habitat stability. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 92: 11–24.
- Pabijan M., Zieliński P., Dudek K., Chloupek M., Sotiropoulos K., Liana M., Babik W. 2015. The dissection of a Pleistocene refugium: phylogeography of the smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, in the Balkans. *Journal of Biogeography*, 42: 671–683
- Paz A., Ibáñez R., Lips K.R., Crawford A.J. 2015. Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: a trait-based phylogeographic approach. *Molecular Ecology*, 24: 3723–3737.
- Rodríguez A., Börner M., Pabijan M., Gehara M., Haddad C.F., Vences M. 2015. Genetic divergence in tropical anurans: deeper phylogeographic structure in forest specialists and in topographically complex regions. *Evolutionary Ecology*, 29: 765–785.
- Sadza I., Oleś W., Zajac B., Bury S., Żuwała K., Pabijan M. 2015. Aktualne rozmieszczenie płazów na terenie Tatrzańskiego Parku Narodowego na tle badań prowadzonych w drugiej połowie XX wieku. w: *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego a Człowiek. Tom II Nauki Biologiczne*. Wydawnictwa Tatrzańskiego Parku Narodowego, Zakopane, ISBN: 978-83-941445-5-5 [w druku].
- Szarski H. 1998. *Historia Zwierząt Kręgowych*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Vellend M., Geber M.A. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8: 767–781.
- Vences M., Köhler J., Pabijan M., Glaw F. 2010. Two syntopic and microendemic new frogs of the genus *Blommersia* from the east coast of Madagascar. *African Journal of Herpetology*, 59: 133–156.
- Vences M., Hauswaldt J.S., Steinfartz S., Rupp O., Goessmann A., Künzel S., Orozco-terWengel P., Vieites D.R., Nieto-Roman S., Haas S., Laugsch C., Gehara M., Bruchmann S., Pabijan M., Ludewig A.-K., Rudert D., Angelini C., Borkin L.J., Crochet P.-A., Crottini A., Dubois A., Ficetola G.F., Galán P., Geniez P., Hachtel M., Jovanovic O., Litvinchuk S.N., Lymberakis P., Ohler A., Smirnov, N.A. 2013. Radically different phylogeographies and patterns

of genetic variation in two European brown frogs, genus *Rana*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68: 657–670.

Wielstra B., Arntzen J.W., van der Gaag K.J., Pabijan M., Babik W. 2014. Data concatenation, Bayesian concordance and coalescent-based analyses of the species tree for the rapid radiation of *Triturus* newts. *PLoS ONE*, 9(10): e111011.

Zheng Y., Fu J., Li S., 2009. Toward understanding the distribution of Laurasian frogs: a test of Savage's biogeographical hypothesis using the genus *Bombina*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 70–83.