

Załącznik nr 2

do wniosku z dnia 28 lutego 2016 roku
o przeprowadzenie postępowania habilitacyjnego

AUTOREFERAT

Marcin Zalewski

**Pozycja troficzna oraz szerokość niszy pokarmowej u biegaczowatych
(Coleoptera, Carabidae). Badania izolowanych populacji z zastosowaniem
metody izotopów trwałych azotu i węgla**

Muzeum i Instytut Zoologii

Polska Akademia Nauk

Autoreferat przedstawiający opis osiągnięcia naukowego 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.) oraz pozostałe zainteresowania i osiągnięcia naukowe.

1. Imię i Nazwisko Marcin Zalewski

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

- a) **1997** r., dyplom magistra inżyniera leśnictwa, specjalność: ekologia lasu, Wydział Leśny Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, tytuł pracy: „Krajobrazy Barguzińskiego Chrebtu nad Bajkałem”; promotor prof. dr hab. Andrzej Szujecki, współautorzy Andrzej Karczewski, Sławomir Rybacki.
- b) **2000** r., dyplom doktora nauk leśnych w zakresie biologii, Wydział Leśny Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, tytuł rozprawy: „Kolonizacja, ekstynkcja i bogactwo gatunkowe biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) na wyspach jezior mazurskich”; promotor prof. dr hab. Joanna Gliwicz.

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu

Zatrudnienie w jednostce naukowej:

1996 – młodszy specjalista, Instytut Badawczy Leśnictwa

1996 – 2000 – studia doktoranckie na Wydziale Leśnym Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

2003 – 2013 – adiunkt Centrum Badań Ekologicznych Polskiej Akademii Nauk

2014 – obecnie – specjalista, Muzeum i Instytutu Zoologii Polskiej Akademii Nauk

Zatrudnienie poza jednostkami naukowymi:

W latach **1997 1998, 2000** zaangażowany byłem jako międzynarodowy obserwator i koordynator podczas czterech powojennych wyborów w Bośni i Hercegowinie, zaś w latach **2002–2001** koordynowałem wybory w serbskiej enklawie w Kosowie w ramach misji Organizacji Bezpieczeństwa i Współpracy w Europie. Uczestniczyłem wówczas w tworzeniu dwóch parków narodowych.

Od **2011** r. jestem zatrudniony przez konsorcjum AGRECO, a następnie MWH–SA/NV wykonujących ekspertyzy dla Komisji Europejskiej.

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

Cykl czterech publikacji pod tytułem „***Pozycja troficzna oraz szerokość niszy pokarmowej u biegaczowatych (Coleoptera Carabidae). Badania izolowanych populacji z zastosowaniem metody izotopów trwałych azotu i węgla***”.

- I. Zalewski M., Dudek- Godeau D., Tiunov A., Godeau J.-F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. 2014. High niche overlap in the stable isotope space of ground beetles. *Annales Zoologici Fennici* 51: 301-312.*
- II. Zalewski M., Dudek- Godeau D., Godeau J.-F., Kujawa K., Sienkiewicz P., Tiunov A., Ulrich W. 2015. Trophic generalism at the population level in ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Canadian Entomologist* 61:1-10.*

*Oświadczenia wszystkich współautorów określające indywidualny wkład każdego z nich w powstanie poszczególnych prac znajdują się w Załączniku.5.

- III. Goncharov A.A., Zalewski M., Dudek-Dodeau D., Godeau J.-F., Sienkiewicz P., Ulrich W., Tiunov A.V. 2015. Sex-related variation in $\delta^{15}\text{N}$ values of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): a case study. *Pedobiologia* 58: 147-151.*
- IV. Zalewski M., Dudek- Godeau D., Tiunov A. V., Godeau J.-F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. 2015. Wing morphology is linked to trophic position in ground beetles. *The European Journal of Entomology* 112:810-817.*

Jako pomysłodawca projektu dotyczącego badań bezkręgowców z wykorzystaniem stabilnych izotopów byłem odpowiedzialny za sformułowanie problemów badawczych tego projektu, zaplanowanie badań terenowych, zorganizowanie współpracy z międzynarodowym zespołem ekspertów, dzięki którym możliwe było wykonanie nieprowadzonych wcześniej w Polsce tego typu analiz. Zdobyłem środki finansowe w Komitecie Badań Naukowych (grant NN 304 354538), a także pozyskałem naukowe zaufanie i wsparcie finansowe Hiroshiego Ikedy, który pokrył część wydatków projektu. Wraz z dr Dorotą Dudek i dr Jean-Francis Godeau prowadziłem badania terenowe i laboratoryjne. Wyznaczałem i zarządzałem głównymi kierunkami analiz izotopowych i wreszcie we współpracy z uczestnikami projektu przygotowałem kolejne wersje manuskryptów publikacji oraz korespondowałem z redakcjami pism naukowych. Oceniam mój wkład w powstanie pracy na ok. 70%.*

W tym miejscu chcę bardzo podziękować Eli Zalewskiej, Tadeuszowi Plewce, Pawłowi Koperskiemu i Ichiro Tayasu za pomoc techniczną, Helenie Hercman, Magdalenie Mroczkiewicz, Pawłowi Leśniakowi i Pawłowi Zawidzkiemu za rady oraz wykonanie większości analiz izotopowych. Dziękuję przede wszystkim uczestnikom projektu badań izotopowych, to dzięki ich talentom, doświadczeniu, pomysłom i krytycyzmowi możliwe jest dziś złożenie przeze mnie poniższej rozprawy habilitacyjnej.

Omówienie celu naukowego i wyników

Wprowadzenie

Chrząszcze z rodziny biegaczowatych (Carabidae) stanowią modelowy obiekt badań przyrodniczych (Thiele 1977, Lövei i Sunderland 1996, Rainio i Niemelä 2003). Zróżnicowanie strategii życiowych, wielkości ciała, diety i zdolności dyspersji, w połączeniu z filogenetyczną spójnością tej grupy chrząszczy, uczyniły z nich klasyczny obiekt badań wielu gałęzi ekologii (Kotze i inni 2011). Dla przykładu, wyniki odnoszące się do dynamiki populacji (den Boer 1981), procesu kolonizacji (Nilsson i inni 1988) czy też ukazujące znaczenie dyspersji dla struktury zespołu zwierząt (den Boer 1970) na stałe weszły do kanonu ekologii.

Choć wielokierunkowe badania nad Carabidae uczyniły z „karabidologii” dojrzałą dziedzinę wiedzy, to jednocześnie bardzo ważny aspekt życia związany z dietą tych owadów wciąż umyka poznaniu. Pomimo że preferencje pokarmowe biegaczowatych są badane już od XIX wieku (Hengeveld 1980), to wiedza dotycząca ich diety jest dalece niepełna (Kotze i inni 2011). Trudności badawcze wynikają z niewielkiego rozmiaru tych zwierząt, z ich skrytego, często nocnego bądź podziemnego trybu życia. Tym samym tradycyjne metody tj. obserwacje czy badania treści żołądków, są niewystarczające do tego, by poprawnie wnioskować o ich diecie. Pewne znaczenie może mieć też konserwatyzm uczonych, który utrudnia stosowanie bardziej nowoczesnych technik badawczych (Zalewski i inni 2012a). W konsekwencji, przyrodnicy badający biegaczowate w dużym stopniu pozostają w świecie spekulacji w zakresie tak fundamentalnych cech ekologii chrząszczy jak ich pozycja troficzna czy nisza pokarmowa. Poznanie tych charakterystyk pozwala na umiejscowienie osobnika/gatunku/zespołu gatunków w sieci troficznej, co ma kluczowe znaczenie dla zrozumienia roli, jaką pełnią w biocenozie (Coll i Guershon 2002). Wiedza ta ponadto umożliwia rozpoznanie ewentualnych gildii tworzących złożoną strukturę troficzną zespołu Carabidae. Z kolei rozpoznanie szerokości niszy pokarmowej konkretnego gatunku umożliwi zrozumienie wzorców rozmieszczenia i interakcji wewnątrz- i międzygatunkowych, co w konsekwencji może rzucić światło na zależności pomiędzy realizowaną niszą pokarmową a różnymi elementami historii życia czy płcią osobnika.

Zagadnienia te choć ważne z punktu widzenia ekologii Carabidae, wciąż nie są systematycznie analizowane ze względu na trudności metodyczne związane z badaniem diety. Ostatnie dekady jednakże przyniosły postęp w tym zakresie. W szczególności przyczynił się do tego rozwój technik genetycznego rozpoznawania zawartości żołądków chrząszczy (Šerić Jelaska i inni 2013) oraz metod wykorzystujących przeciwciała (Harwood i inni 2001). Metody te, tak jak obserwacje czy sekcje, pokazują skład diety wyłącznie w momencie badania – nie ustalają czy połknięte zwierzęta, rośliny i martwa materia są faktycznie pokarmem przyswajanym w procesie trawienia, czy też przygodnym pokarmem nie uczestniczącym w procesach metabolicznych. W przypadku chrząszczy pozbawionych większych możliwości manipulowania pokarmem udział przypadkowego pokarmu może być duży. Metodą pozwalającą na ominięcie tych trudności i umożliwiającą poznanie zmienności diety w ujęciu między- i wewnątrzgatunkowym jest tzw. metoda stabilnych izotopów węgla i azotu (McNabb i inni 2001, Martinez del Rio i inni 2009). Stosunek izotopu ^{15}N do ^{14}N , oznaczany zwykle jako $\delta^{15}\text{N}$, wzrasta u owadów o $2.5\text{‰} \pm 1.8$ (średnia \pm jedno odchylenie standardowe) na każdy poziom troficzny (Ikeda i inni 2010). Znając więc wartość $\delta^{15}\text{N}$ zwierzęcia oraz wartość $\delta^{15}\text{N}$ materii organicznej u podstawy łańcucha troficznego tzw. *isotopic baseline* możemy ocenić jak wysoko w łańcuchu troficznym znajduje się badane zwierzę. Tymczasem stosunek izotopu ^{13}C do ^{12}C , oznaczany jako $\delta^{13}\text{C}$, pozostaje względnie stały pomiędzy piętrami troficznymi, różni natomiast zróżnicowane źródła pokarmu np. żywe rośliny i martwą materię organiczną (Hyodo i inni 2010; Potapov i inni 2013). Możliwe jest więc ustalenie czy badany chrząszcz korzysta z łańcucha troficznego zaczynającego się tkankami żywych roślin, czy może raczej wywodzącego się z martwej materii rozkładanej przez mikroorganizmy i grzyby. Tak więc zmienność wartości $\delta^{15}\text{N}$ i $\delta^{13}\text{C}$ wewnątrz gatunku wyznacza tzw. izotopową niszę pokarmową (Newsome i inni 2007; Layman i inni 2012), zaś analiza wartości $\delta^{15}\text{N}$ i $\delta^{13}\text{C}$ pozwala na ustalenie źródeł węgla w diecie i pozycji troficznej (Martinez del Rio i inni 2009). Metoda stabilnych izotopów węgla i azotu została wykorzystana w mojej pracy habilitacyjnej do zbadania czterech podstawowych zagadnień dotyczących troficznej ekologii biegaczowatych opisanych w czterech publikacjach:

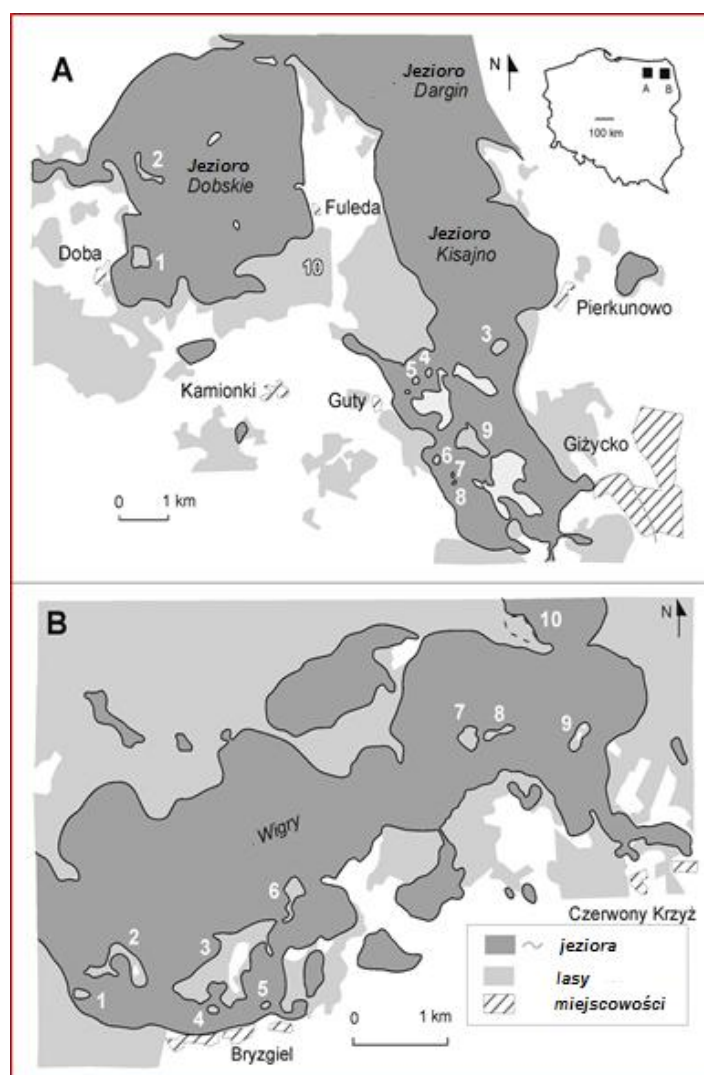
1. rozpoznanie zróżnicowania diety zespołu biegaczowatych, w tym wyróżnienia gildii pokarmowych oraz analizie podobieństwa nisz troficznych u Carabidae (Zalewski i inni 2014);
2. rozpoznanie zmienności wewnątrzgatunkowej diety w skali metapopulacji oraz próbie oceny znaczenia roli zróżnicowania siedliska w obserwowanej zmienności (Zalewski i inni 2015a);
3. analiza roli płci w wewnątrzgatunkowej zmienności diety u Carabidae (Goncharov i inni 2015);
4. analiza związku typu uskrzydlenia oraz diety na poziomie wewnątrz- i międzygatunkowym oraz konsekwencji tej relacji dla rozmieszczenia biegaczowatych skali archipelagów wysp jeziornych (Zalewski i inni 2015b).

Wyniki powyższych analiz zostały szczegółowo opisane w czterech załączonych publikacjach , których krótki opis zostanie przedstawiony poniżej.. Przedstawiony zestaw wyników jest plonem analiz izotopowych chrząszczy zebranych podczas badań terenowych na archipelagach wysp jeziora Mamry i jeziora Wigry. Metodyka badań terenowych i izotopowych, wspólna dla wszystkich publikacji, jest opisana w tekście poniżej. Badania związku pomiędzy dietą a płcią u biegaczowatych uwzględniają dodatkowo materiały zebrane i analizowane w Rosji, a metodyka tego elementu badań jest przedstawiona w publikacji Goncharov i inni (2015).

Metody

Chrząszcze, na których odłów uzyskaliśmy stosową zgodę, były łowione w czerwcu i sierpniu 2010r. na 18-stu wyspach i dwóch stanowiskach na lądzie w archipelagach wysp jeziora Mamry i jeziora Wigry (Rycina 1). Wyspy te są zróżnicowane pod względem wielkości (0,15–38,82 ha), izolacji tj. odległości od lądu (30–375 m), a także pod względem siedliskowym.

Rycina 1. Obszar badań.



W obu archipelagach dominują wyspy, których niższe partie porośnięte są olsami (zbiorowisko *Alnion glutinosae*), zaś fragmenty wysp wyżej wyniesione ponad taflę wody pokryte są zróżnicowanymi grądami (zbiorowisko *Tilio-Carpinetum betuli*).

Ponadto na trzech wigierskich wyspach znajdują się porzucone pastwiska (zbiorowisko *Arrhenatherion* i *Cynosurion*). Zbadano wszystkie siedliska, tj na każdej z badanych wysp i w każdym wyróżnionym siedlisku rozstawiono transekt dziesięciu pułapek Barbera (10 m jedna pułapka od drugiej). Pułapki były opróżniane co tydzień, a glikol etylowy służący konserwacji był wymieniany na nowy. Chrząszcze były następnie konserwowane w 96% alkoholu etylowym. Wykonany uprzednio eksperyment pokazał, że taka metoda zbioru i konserwacji materiałów nie wpływa znacząco na sygnaturę izotopową węgla i azotu chrząszczy (Zalewski i inni 2012a).

Ustalono sygnatury izotopowe dla 1156 chrząszczy z 59 gatunków, przy czym większość analiz dotyczyła 35 najliczniejszych gatunków. Chrząszcze, po wyjęciu z alkoholu, były suszone w temperaturze 60°C przez około 70 godzin, a następnie rozarte na pył. Analizy izotopowe węgla i azotu były przeprowadzone w trzech laboratoriach: większość badań wykonano w Warszawie, jednak materiały najtrudniejsze do oznaczenia pod względem sygnatur izotopowych, bądź te na których oznaczenie zabrakło środków finansowych zostały przesłane do Kioto i Moskwy. Wzajemna weryfikacja pomiarów wykazała niemal identyczne wyniki uzyskane przez 3 laboratoria. Stosunki izotopowe zostały wyrażone jako delta (δ) wyliczona na podstawie następującego wzoru:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ lub } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (R_{\text{próba}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$$

gdzie R jest relacją ciężkiego do lekkiego izotopu. Międzynarodowym standardem dla $\delta^{13}\text{C}$ jest standard otrzymany z próbki *Belemnitella americana*, pochodzący z okresu Kredy (USA), zaś dla $\delta^{15}\text{N}$ standardem jest azot atmosferyczny.

Badaniami objęto 27 powierzchni badawczych o różnych wartościach sygnału izotopowego węgla i azotu u podstawy łańcucha troficznego. Tym samym konieczne było zastosowanie korekcji o tzw. izotopową *baseline* w każdym z badanych obiektów. W tym celu na każdej z powierzchni pobrano próby ściółki (przy co drugiej pułapce) w czerwcu i sierpniu 2010r. Materiały te wysuszono i analizowano zgodnie z procedurą zastosowaną do chrząszczy. Sygnatura izotopowa baseline węgla różniła się pomiędzy transektami umiejscowionymi na opuszczonych pastwiskach, a tymi znajdującymi się w lasach; nie różniła się jednak pomiędzy wyspami (Dudek

i inni niepublik.), dlatego też średnia wartość ściółki $\delta^{13}\text{C}$ ściółki została wyliczona dla każdego z siedlisk (ols, grąd, pastwiska) i została użyta do korekcji sygnału izotopowego chrząszczy zgodnie ze wzorem:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{chrząszcza}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{wyjściowa wartość dla chrząszcza}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{średnia wartość ściółki w danym siedlisku.}}$$

Ze względu na dużą zmienność wartości $\delta^{15}\text{N}$ ściółki (średnia = -2.7, SD = 1.3, n = 135), średnie wartości $\delta^{15}\text{N}$ ściółki zostały ustalone dla każdego z transektów i użyte w celu korekcji sygnatury izotopowej chrząszcza: $\delta^{15}\text{N}_{\text{chrząszcza}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{wyjściowa wartość dla chrząszcza}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{średnia wartość ściółki na danym transekcie.}}$

Szczegółowy opis analiz izotopowych znajduje się w pracy Zalewski i inni (2014).

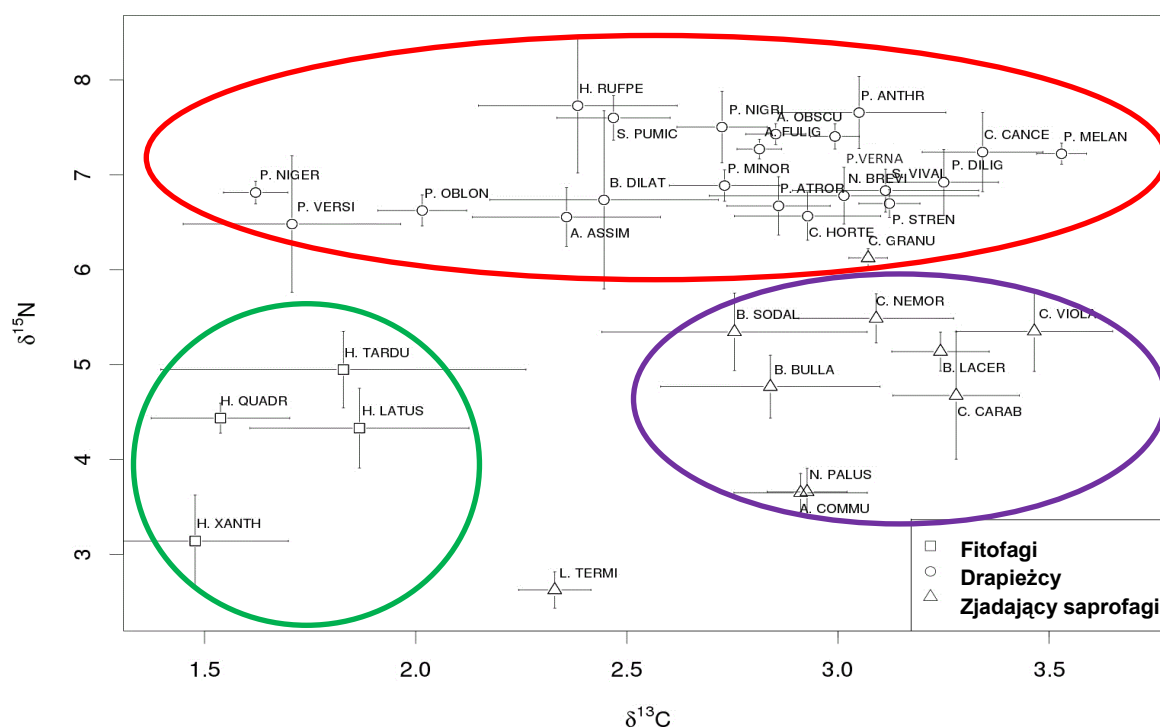
Omówienie głównych osiągnięć habilitacji

I. Zalewski M., Dudek– Godeau D., Tiunov A., Godeau J.–F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. 2014. High niche overlap in the stable isotope space of ground beetles. *Annales Zoologici Fennici* 51: 301–312.

Sposób, w jaki gatunki dzielą zasoby w ramach jednego poziomu troficznego, jak i pomiędzy poziomami określa ich pozycję w łańcuchu pokarmowym (Pimm 2002). Klasyczne teorie wyjaśniające podział nisz ekologicznych (Sugihara 1981) i konkurencji międzygatunkowej (Diamond 1975), a także modelowanie struktury sieci troficznej (np. Alesina i inni. 2008), koncentrują się na gatunkach i współzależności między nimi. W ten sposób ignorują znaczenie wewnątrzgatunkowej zmienności pozycji troficznej (Chase i Leibold 2003, Violle i inni 2012), mającej zasadnicze znaczenie dla zrozumienia interakcji zwierząt i struktury troficznej całego zespołu gatunków (Nakazawa i inni 2010). Przedstawiana praca analizuje strukturę troficzną zespołu uwzględniając zróżnicowanie pozycji troficznej zarówno na poziomie wewnątrz- jak i międzygatunkowym, a metoda stabilnych izotopów umożliwia nieznanego wcześniej wgląd w relacje troficzne (McNabb i inni 2001, Martinez del Rio i inni 2009). Zastosowanie takiej metody zaowocowało

unikalnym zobrazowaniem złożonej struktury troficznej zespołu biegaczowatych (Rycina 2).

Rycina 2. Średnie wartości $\delta^{13}\text{C}$ lub $\delta^{15}\text{N}$ 35 gatunków biegaczowatych. Słupki błędów oznaczają błąd standardowy. Trzy gildie pokarmowe są oznaczone elipsami.



Rycina 2 pokazuje izotopowe nisze pokarmowe 35 gatunków biegaczowatych, które grupują się w trzy gildie pokarmowe. Pierwszą tworzą gatunki z rodzaju *Harpalus* o niskich sygnaturach $\delta^{15}\text{N}$ i $\delta^{13}\text{C}$ wskazujące, że gatunki tworzące gildię są roślinożerne. Drugą gildię, dominującą pod względem liczby gatunków i liczebności, budują generalistyczni drapieżcy znajdujący się na najwyższych poziomach troficznych zespołu ($\delta^{15}\text{N} > 6.0\text{‰}$), korzystający z pokarmu pochodzącego z bardzo różnych źródeł węgla (szeroki zakres wartości $\delta^{13}\text{C}$). Wysokie sygnatury $\delta^{15}\text{N}$ szeregu gatunków uprawniają do możliwości kanibalizmu i drapieżnictwa pomiędzy Carabidae. I wreszcie trzecią grupę, nie rozpoznawaną we wcześniejszych badaniach, stanowią gatunki o niskich wartościach $\delta^{15}\text{N}$ i jednocześnie o podwyższonych sygnaturach $\delta^{13}\text{C}$. Taka kompozycja izotopów sugeruje, że są to gatunki korzystające z łańcucha troficznego, u którego początku są mikroorganizmy

oraz grzyby rozkładające martwą materię organiczną (Hyodo i inni 2010, Potapov i inni 2013), i gildia ta została nazwana gildią saprofagożerców. Warto tu zauważyć, że 66% wszystkich gatunków cechuje sygnatura $\delta^{13}\text{C}$ powyżej 2,5 ‰, co wskazuje, że większość biegaczowatych użytkuje głównie łańcuch pokarmowy pochodzący z rozkładu martwej materii, nie zaś roślin żywych. To spostrzeżenie może mieć znaczenie przy rozważaniach znaczenia biegaczowatych w biologicznej kontroli liczebności „szkodników” roślin uprawnych.

Wyróżnienie gatunków roślinożernych i drapieżnych jest zgodne z ogólną wiedzą o diecie Carabidae (Thiele 1977, Ribera i inni 1999), jednakże analiza skali zmienności sygnałów izotopowych poszczególnych gatunków ukazuje ten podział w całej złożoności troficznych relacji. Widać przede wszystkim wielką zmienność pozycji troficznej poszczególnych gatunków - 89% gatunków użytkuje dwa piętra troficzne, a 8% gatunków obecnych jest na nawet 3 piętrach troficznych. Szereg gatunków korzysta także ze zróżnicowanych źródeł węgla. Równoległa analiza pozycji troficznej gatunku i jej zmienności pozwala więc zauważyć, że osobniki z tego samego gatunku mogą należeć do różnych gildii pokarmowych np. 17% osobników biegacza gajowego (*Carabus nemoralis*) zostało zaklasyfikowanych do gildii generalistycznych drapieżców, 28% do roślinożerców, a 56% odżywiało się saprofitami (zjawisku generalizmu troficznego u Carabidae jest poświęcona kolejna praca będącej elementem habilitacji; Zalewski i inni 2015a). W konsekwencji bardzo zróżnicowanej diety poszczególnych gatunków obserwujemy zjawisko nakładania się na siebie izotopowych nisz pokarmowych. Jedynie u części gatunków z rodzaju *Pterostichus* oraz w ramach gildii saprofagożerców obserwujemy istotną segregację nisz pokarmowych. Na wynik ten warto patrzeć w świetle wciąż żywej debaty nad rolą konkurencji o pokarm w kształtowaniu życia biegaczowatych (Niemelä 1993, Kotze i inni 2011).

Podsumowując, omówione badania pokazują złożoną strukturę troficzną zespołu biegaczowatych: można wyróżnić trzy częściowo nakładające się gildie pokarmowe. Co istotne, osobniki tego samego gatunku mogą być przedstawicielami różnych gildii. W konsekwencji obserwujemy powszechne nakładanie się nisz pokarmowych, co zdaje się sugerować znikome znaczenie międzygatunkowej konkurencji o pokarm

u większości gatunków. Opisane powyżej złożone relacje troficzne mogą obrazować podobne relacje u innych grup zwierząt wykorzystujących zróżnicowaną dietę.

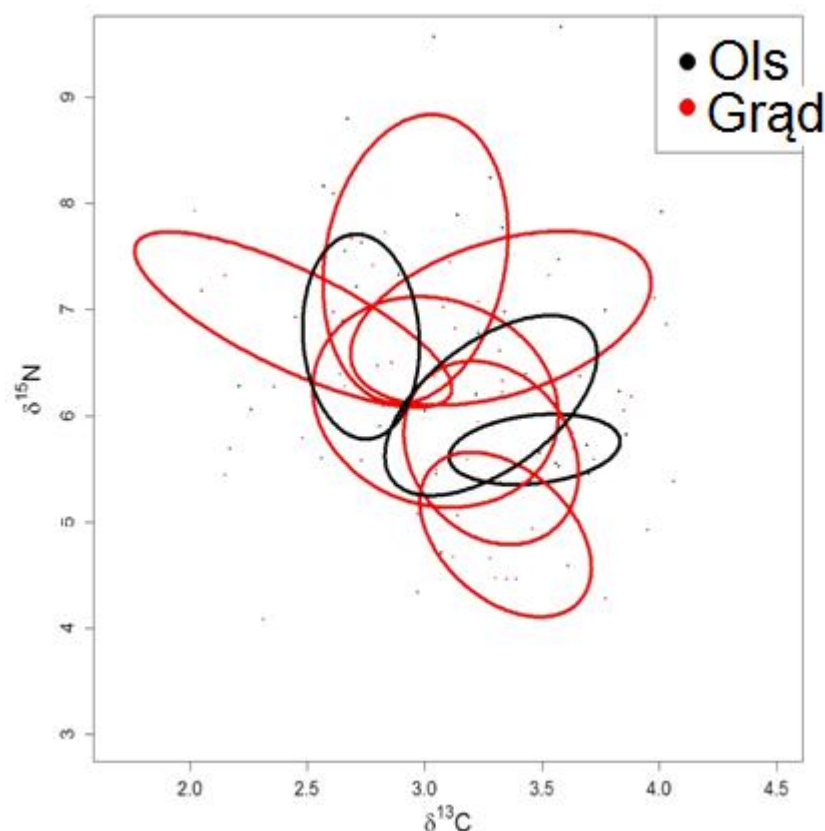
II. Zalewski M., Dudek– Godeau D., Godeau J.–F., Kujawa K., Sienkiewicz P., Tiunov A., Ulrich W. 2015. Trophic generalism at the population level in ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Canadian Entomologist* 61:1–10.

Wewnątrz-gatunkowa zmienność diety wydaje się być powszechnym zjawiskiem wśród bezkręgowych drapieżców, przy czym znaczenie tego faktu dla zrozumienia funkcjonowania i stabilności sieci troficznej zostało docenione dopiero całkiem niedawno (Coll i Guershon 2002, Lundgren 2009). Takie zróżnicowanie diety może oznaczać poszukiwanie pokarmu przez osobniki tego samego gatunku na różnych poziomach troficznych, a także użytkowanie różnych pokarmów na tym samym poziomie troficznym. Chrząszcze z rodziny biegaczowatych mogą być znakomitym przykładem zwierząt wykazujących się wewnątrz- gatunkową zmiennością diety zarówno wzdłuż, jak i w poprzek łańcuchów troficznych (Hengeveld 1980, Lundgren 2009, Zalewski i inni 2014). Dla przykładu amplituda sygnatury izotopowej $\delta^{15}\text{N}$ różnych osobników szykonia czarnego (*Pterostichus niger*) wynosi 8.52‰, wskazując, że różne osobniki odżywiają się na co najmniej trzech piętrach troficznych (Zalewski i inni 2014). Przyczyny tak wielkiej zmienności upodobań pokarmowych pozostają jednak nieznanne. Obok lokalnych adaptacji, czy wynikających z konkurencji przesunięć niszy pokarmowej, bardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem może być troficzny oportunizm, tj. wykorzystywanie dostępnych lokalnie zasobów przez osobniki mające zdolność odżywiania się bardzo różnymi typami pokarmu. W takim przypadku, w zróżnicowanym pod względem siedliskowym krajobrazie, osobniki napotykać w różnych siedliskach różne ofiary i oportunistycznie korzystają z lokalnych zasobów, w wyniku czego szerokość niszy pokarmowej staje się funkcją zróżnicowania siedliskowego krajobrazu. Krajobraz archipelagów wysp jeziornych północno-wschodniej Polski jest różnicowany i stwarza okazję zbadania wpływu zróżnicowania siedliska na dietę biegaczowatych w skali regionalnej. Dominującymi siedliskami tego obszaru są siedliska olsów (*Alnion glutinosae*) koncentrujące się na

nżej położonych fragmentach wysp, oraz grądy (*Tilio-Carpinetum betuli*), które wytworzyły się na wzniesionych częściach wysp. Siedliska te są zasadniczo różne pod względem uwilgotnienia, żyzności gleby, oświetlenia, a w konsekwencji porastających je zespołów roślinnych (Zalewski 2000). Pomimo tych różnic, siedem pospolitych gatunków biegaczowatych jest spotykanych w obu kontrastujących siedliskach (Zalewski i inni 2012b), i one też stały się obiektem szczegółowej analizy związku siedliska i szerokości niszy pokarmowej. W przeprowadzonych analizach siedlisko było traktowane jako kategoria (ols/grąd) oraz charakteryzowane przez pomierzone za pomocą Metody Liczb Wskaźnikowych Ellenberga (Ellenberg i inni 1992) cechy siedliska, jak np. uwilgotnienie gleby czy oświetlenie runa. Obok sygnatur $\delta^{15}\text{N}$ i $\delta^{13}\text{C}$ wykorzystano miarę szerokości pokarmowej niszy izotopowej (Standard Ellipse Area, SEA) zaproponowanej przez Jacksona i innych (2011). SEA pozwala na ocenę szerokości niszy izotopowej uwzględniając korekcję na zróżnicowaną wielkość próby w różnych siedliskach i uznana jest za najlepsze dostępne przybliżenie szerokości niszy izotopowej.

Przeprowadzona analiza pokazała, że osobniki pochodzące z różnych wysp znacząco różnią się wartościami $\delta^{15}\text{N}$, i innymi słowy populacje tego samego gatunku na różnych wyspach grają wyraźnie inne troficzne role. W przeciwieństwie do wyspy, wpływ rodzaju siedliska na pozycję troficzną ($\delta^{15}\text{N}$) był mniej wyraźny, choć wciąż istotny u większości gatunków. W odniesieniu do $\delta^{13}\text{C}$, wpływ siedliska i wyspy był mniej znaczący, jednakże wyniki wskazują na wykorzystywanie różnych łańcuchów troficznych przez różne populacje tych samych gatunków. Różnice pod względem sytuacji troficznej pomiędzy poszczególnymi populacjami tego samego gatunku dobrze ilustruje Rycina 3.

Rycina 3. Izotopowe nisze pokarmowe poszczególnych populacji u biegacza granulowanego (*Carabus granulatus*).



Zobrazowane nisze izotopowe pokazują złożoną strukturę troficzną metapopulacji biegacza granulowanego. Jak widać dieta poszczególnych populacji różniła się zasadniczo, tj. niektóre z nich składały się z drapieżników wysokich rzędów, u szczytu epigeicznego łańcucha spasilania, inne zaś z osobników żywiących się zwierzętami, a być może grzybami wykorzystującymi martwą materię. Wiele populacji znajdowało się pomiędzy tymi ekstremami, a podobne różnice widoczne pomiędzy populacjami zasiedlającymi wyspy obu jezior były obserwowane także u pozostałych gatunków. Analiza korelacji pomiędzy zmiennością siedliskową wyspy, a zmiennością sygnałów izotopowych w populacji wskazała, że populacje bardziej zróżnicowane pod względem diety zamieszkują wyspy bardziej zmienne pod względem fizycznych cech siedliska np. pH gleby czy zawartości w niej materii organicznej. Tak więc szerokość niszy pokarmowej była determinowana zróżnicowaniem siedliskowym krajobrazu. Wyjaśnieniem tej zróżnicowanej w skali regionalnej niszy ekologicznej

wyduje się być plastyczność osobników i oportunistyczne wykorzystywanie dostępnego pokarmu. W takiej sytuacji nawet nieduże różnice w dostępnych zasobach mogą skutkować obserwowanymi znaczącymi różnicami w diecie sąsiadujących populacji. Te różnice w diecie wskazują też na różne role tego samego gatunku w różnych biocenozach. Skoro ten sam gatunek, w zależności od miejsca, może być drapieżny bądź np. saprofagożerny, rola biegaczowatych w kontroli szkodników upraw (Thies i inni 2011), czy też w rozkładzie materii organicznej będzie zróżnicowana w przestrzeni. Podobne zjawisko pełnienia różnych funkcji w biocenozie obserwowano wcześniej u niektórych gatunków mrówek (Gibb i Cunningham 2011) oraz wodnych ślimaków (Eastwood i inni 2007). Podsumowując warto zauważyć, że o ile generalizm troficzny u biegaczowaty jest znany od lat (Thiele 1977), o tyle wykrycie złożonej z "pokarmowych subpopulacji" regionalnej niszy pokarmowej gatunku jest niespodzianką. Co więcej, w przypadku zachowujących się oportunistycznie osobników szerokość niszy pokarmowej kształtowana jest różnorodnością siedlisk krajobrazu. Wyniki te pozwalają na spojrzenie na zjawisko generalizmu troficznego na nowo. Jednocześnie nierozpoznane pozostaje zróżnicowanie diety pomiędzy osobnikami pochodzącymi z tej samej populacji. Możliwym źródłem takich różnic poświęcone są dwie kolejne prace składające się na rozprawę habilitacyjną.

III. Goncharov A.A., Zalewski M., Dudek–Dodeau D., Godeau J.–F., Sienkiewicz P., Ulrich W., Tiunov A.V. 2015. Sex–related variation in $\delta^{15}\text{N}$ values of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): a case study. *Pedobiologia* 58: 147–151.

Jedną z podstawowych cech różnicujących osobniki jest płeć (Charnov 1993). Międzyplciowe różnice w wymaganiach pokarmowych są dobrze znane u różnych zwierząt, w tym owadów. Klasycznym przykładem mogą być komarowate i bąkowate u których samice są krwiopijne, zaś samce roślinożerne. W przypadku epigeicznych chrząszczy takich jak biegaczowate, jak dotąd niewiele było wiadomo na temat różnic diety pomiędzy płciami. Jednocześnie znane są pewne behawioralne i morfologiczne różnice, które mogą wpływać zarówno na zróżnicowane zapotrzebowanie pokarmowe, jak i możliwości zdobywania pokarmu u obu płci. Dla przykładu, samce

są bardziej ruchliwe (Szyszko i inni 2004), pokonują dłuższe dystanse (Łagisz i inni 2010), a trasy ich wędrówek są bardziej kręte niż samic (Negro i inni 2008). Generalnie większa ruchliwość samców skutkować może ich większymi zdolnościami łowieckimi i w konsekwencji wyższym poziomem troficznym niżli u samic. Co więcej, ze względu na produkcję jaj, dieta samic może się różnić od diety samców (Mair i Port, 2001). W tym kontekście można spodziewać się, że skład pokarmu samic może różnić się w okresie produkcji jaj i po nim.

W omawianych badaniach wykorzystano zarówno dane o sygnałach izotopowych ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$) chrząszczy złowionych na wyspach jezior północnej Polski (Zalewski i inni 2014), ale także odłowionych w lasach centralnej Rosji. Skład gatunkowy obu zespołów biegaczowatych był zbliżony, a rozszerzenie badań o odległe populacje pozwoliło na uchwycenie pewnej uniwersalności obserwowanych wzorców.

Łącznie analizom poddano 583 samic i 519 samców spośród 27 gatunków chrząszczy (23 gatunków z Polski i 10 gatunków z Rosji, w tym siedem gatunków wspólnych dla obu regionów). Proporcja płci u większości gatunków wynosiła 1:1, co sugeruje zbliżoną ruchliwość samców i samic. Wartości $\delta^{13}\text{C}$ nie różniły się znacząco pomiędzy samicami i samcami, natomiast wartości $\delta^{15}\text{N}$ u samców były średnio wyższe o 0,5 promila w porównaniu do $\delta^{15}\text{N}$ samic. Prawidłowość ta nie dotyczyła wszystkich gatunków, u 20 spośród 27 gatunków samce charakteryzowały się istotnie wyższym poziomem troficznym niż ich partnerki. Między płciowe różnice ujawniły się szczególnie silnie u gatunków, których samice były wysoce drapieżne ($\delta^{15}\text{N} > 5.3\text{‰}$), tj. głównie u gatunków z rodzaju *Carabus* i *Pterostichus*. Co więcej, u gatunków składających jaja wiosną, różnice pomiędzy płciami były wyraźnie większe przed momentem składania jaj niżli po ich złożeniu.

Badania polskich i rosyjskich populacji biegaczowatych pokazały, że samce większości gatunków cechują wyższe wartości $\delta^{15}\text{N}$ niżli u samic. Wartość $\delta^{15}\text{N}$ jest zwykle interpretowana jako miara poziomu troficznego (McNabb i inni 2001, Martinez del Rio i inni 2009), tak więc można sądzić że obserwowana różnica wskazuje na pewne subtelne różnice w sposobach zdobywania pokarmu pomiędzy płciami. Jednocześnie, u niektórych gatunków omawiana różnica była uzależniona od tego czy osobniki były złowione przed, czy też po okresie produkcji i składania jaj.

Wskazywać to może, że samice odmiennie alokują zasoby (aminokwasy) w rozwój gonad i produkcję jaj w okresie rozrodczym i po nim.

Ujawnione różnice w wartościach $\delta^{15}\text{N}$ pomiędzy płciami pokazują, jak różnice międzyosobnicze kształtują szerokość niszy izotopowej u biegaczowatych. W kolejnej pracy uwaga została skierowana na inny ważny czynnik związany ze zróżnicowaniem osobniczym diety u Carabidae, na morfologię skrzydeł.

IV. Zalewski M., Dudek– Godeau D., Tiunov A. V., Godeau J.–F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. 2015. Wing morphology is linked to trophic position in ground beetles. *The European Journal of Entomology* 112: 810–817.

Zdobywanie pożywienia, rozród, unikanie niebezpieczeństw i niemal wszystkie pozostałe czynności życiowe większości zwierząt wiążą się ze zdolnością do ruchu (Bullock i inni 2002). Wykształcenie aparatu ruchu, a także sam ruch są bardzo kosztowne energetycznie, w konsekwencji ruchliwość wpływa na pozostałe elementy historii życia poprzez sieć ewolucyjnych kompromisów (Roff 1990). Ruchliwość decyduje wreszcie o zdolnościach do kolonizacji nowych siedlisk i jest cechą bardzo zróżnicowaną pomiędzy gatunkami, a także wewnątrz poszczególnych gatunków (Begon i inni 2005). Skoro ruch wiąże się z dużymi nakładami energetycznymi, należy oczekiwać że zwierzęta bardziej ruchliwe muszą wykorzystywać bogatsze w energię źródła pokarmu, niżli zwierzęta bardziej osiadłe. Co więcej gatunki potrafiące przemieszczać się dalej, stykają się z bardziej zróżnicowanymi źródłami pokarmu, stąd różnorodność diety winna być funkcją ruchliwości zwierząt. W konsekwencji poziom troficzny i szerokość niszy pokarmowej winny być skorelowane z ruchliwością, co powinno być widoczne przy porównaniu zróżnicowanych pod względem ruchliwości osobników tego samego gatunku, jak i pomiędzy gatunkami o różnej ruchliwości. Biegaczowate stwarzają unikalną okazję testowania tych nie weryfikowanych wcześniej hipotez. Carabidae cechują się bowiem bardzo dużą zmiennością pod względem ruchliwości, która jest funkcją morfologii skrzydeł (Den Boer i inni 1980). Gatunki Carabidae można sklasyfikować na podstawie morfologii skrzydeł na: uskrzydłone, bezskrzydłe i gatunki dymorficzne pod względem uskrzydlenia (Den Boer 1980). Dane o sygnaturach izotopowych węgla i azotu

chrząszczy wskazujące dietę chrząszczy w połączeniu z informacjami o morfologii, skrzydeł stwarzają wyjątkową okazję poznania relacji pomiędzy ruchliwością i dietą. W szczególności zaś można oczekiwać, że osobniki i gatunki uskrzydłone, a więc te o większych potrzebach energetycznych, odżywiać się będą obfitymi w energię pokarmami p. bogatymi w tłuszcze. Lipidy cechują się obniżonymi wartościami sygnatur izotopu węgla (Post i inni, 2007, Tarroux i inni, 2010), dlatego chrząszcze bardziej ruchliwe powinny cechować się obniżonymi wartościami $\delta^{13}\text{C}$. Skoro bardziej mobilne chrząszcze mają szanse napotkać bardziej różnorodny pokarm, szerokość niszy izotopowej powinna być u nich większa niż u mniej ruchliwych pobratymców. Zróżnicowana morfologia skrzydeł u biegaczowatych umożliwiły testowanie tych przewidywań zarówno w ujęciu między-, jak i wewnątrzgatunkowym. Zdolność do dyspersji i w konsekwencji do kolonizacji nowych siedlisk pozostaje związana nierozdzielnie z mobilnością gatunków, przy czym u biegaczowatych gatunki uskrzydłone, bezskrzydłe i dymorficzne charakteryzują się bardzo różnym sukcesem kolonizacji (Zalewski i inni 2012b). Ostatnie lata przyniosły próby połączenia dwóch fundamentalnych modeli konstytuujących współczesną ekologię: teorii biogeografii wysp oraz modeli ekologii sieci troficznych celem lepszego opisu procesu kolonizacji (Holt 2010, Gravel i inni 2011). Te próby zaowocowały modelami, z których ma wynikać ujemna korelacja poziomu troficznego gatunku oraz jego rozmieszczenia na wyspach, co ma być pochodną związku zagęszczenia populacji i pozycji troficznej. Podobnie sugeruje się, że gatunki o szerszych niszach pokarmowych będą częściej występowały na wyspach znajdując niemal na każdej z nich dostępny pokarm, w przeciwieństwie do gatunków wyspecjalizowanych. Badania pozycji troficznej i izotopowej niszy pokarmowej u biegaczowatych zamieszkujących wyspy jezior północno-wschodniej Polski umożliwiają pierwszą całościową próbę weryfikacji przewidywań Troficznej Teorii Biogeografii Wysp (Holt 2010, Gravel i inni 2011).

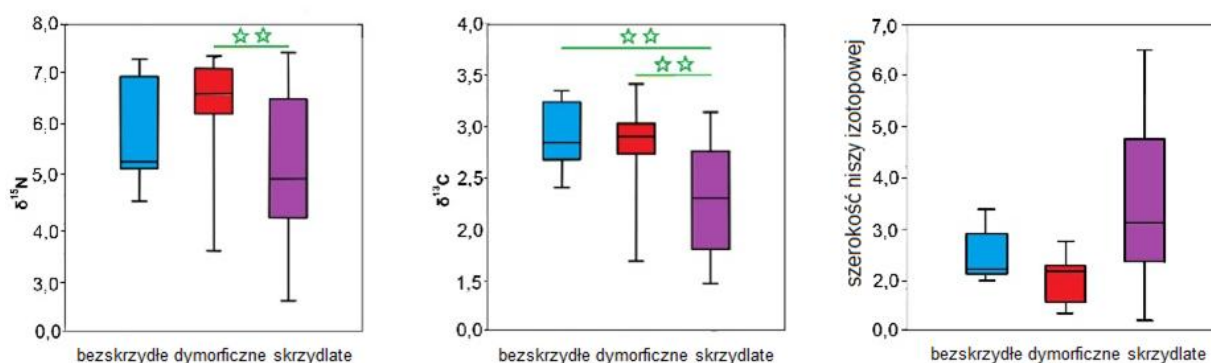
Badania dotyczyły 16 gatunków uskrzydłonych, 11 dymorficznych pod względem uskrzydlenia i 8 bezskrzydłych. Ze względu na wielkość próby niektóre analizy dotyczące gatunków dymorficznych były ograniczone do mniejszej liczby gatunków. Przeprowadzone analizy pokazały częściowo spójny z przewidywaniami obraz związków pozycji troficznej i szerokości niszy pokarmowej z morfologią skrzydeł

u Carabidae. Tak jak przewidywano, osobniki uskrzydłone u dymorficznych gatunków cechowały się szerszą izotopową niszą pokarmową niżli osobniki bezskrzydłe. Można sądzić, że jest to skutkiem odnajdywania bardziej różnorodnej diety przez osobniki bardziej ruchliwe.

Podobną prawidłowość obserwowano przy porównaniach międzygatunkowych (Rycina 4), choć tym razem różnice nie były istotne statystycznie. Porównania międzygatunkowe wskazują natomiast na obniżoną wartość $\delta^{13}\text{C}$ u gatunków uskrzydłonych w porównaniu z dwoma pozostałymi grupami gatunków. Wynik ten sugeruje, że gatunki uskrzydłone, o prawdopodobnie wyższych potrzebach energetycznych, odżywiają się pokarmem bogatym w tłuszcze. Również porównanie wartości $\delta^{13}\text{C}$ u *Pterostichus melanarius*, jedyne gatunku dimorficznego cechującego się różnicą w wartości $\delta^{13}\text{C}$, wskazuje, że osobniki uskrzydłone odżywiają się pokarmem zasobnym w lipidy.

Rycina 4. Porównanie wartości $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ oraz szerokości niszy izotopowej u trzech grup chrząszczy, tj. gatunków bezskrzydłych, gatunków dymorficznych oraz uskrzydłonych.

Wykres wskazuje mediany, 25-75% kwartyle oraz wartości minimalne i maksymalne; gwiazdki wskazują istotność różnicy $P < 0.01$; Tukey *post hoc*.



Jednocześnie część wyników jest trudna do interpretacji, bądź przeczy przewidywaniom Troficznej Teorii Biogeografii Wysp (Holt 2010, Gravel i inni 2011). I tak, wbrew oczekiwaniom, gatunki ze szczytu epigeicznego łańcucha troficznego są najbardziej skuteczne w kolonizacji wysp. Ponadto okazuje się, że gatunki o szerokiej izotopowej niszy pokarmowej nie są bardziej skuteczne w kolonizacji

wysp niżli gatunki wyspecjalizowane. Najwyraźniej proponowane modele nie opisują właściwie uwarunkowań rozmieszczenia biegaczowatych na wyspach jeziornych.

Podsumowując, układ badawczy tworzony przez zgrupowanie biegaczowatych reprezentujące pełne spektrum strategii dyspersji u chrząszczy, których pozycja troficzna i nisza pokarmowa zostały ocenione z pomocą metody stabilnych izotopów, pozwolił opisać jak dotąd nie badaną relację pomiędzy mobilnością a dietą u bezkręgowców.

Konkluzje

Przedstawione badania rzucają nowe światło na sytuację troficzną biegaczowatych, odkrywając tylko częściowo zrozumiały świat relacji pokarmowych badanych chrząszczy. To nowe spojrzenie było możliwe dzięki zastosowaniu metody stabilnych izotopów węgla i azotu do badań niszy pokarmowej wyspowych populacji 35 gatunków chrząszczy.

Do najistotniejszych osiągnięć należy zaliczyć: opisanie struktury troficznej zespołu biegaczowatych z trzema częściowo nakładającymi się gildiami troficznymi, których przedstawiciele odżywiają się na różnych piętrach troficznych i korzystają z wyraźnie różnych źródeł węgla (Zalewski i inni 2014). Zwrócono uwagę na znaczenie łańcucha troficznego biorącego swój początek w martwej materii, którego reprezentanci stanowią większość badanych gatunków. W tym kontekście na uwagę zasługuje wyróżnienie gildii saprofagożerców, która wcześniej umykała uwadze badaczy. Wprawdzie już wcześniejsze badania pokazywały znaczący generalizm troficzny biegaczowatych, ale przedstawione analizy pokazały w sposób systematyczny i na dużym zespole gatunków skalę tego zróżnicowania: znacząca część gatunków odżywia się na dwóch, a nawet trzech piętrach troficznych. Konsekwencją tak zróżnicowanej diety u poszczególnych gatunków jest nakładanie się izotopowych nisz pokarmowych i jedynie u rodzaju *Pterostichus* wykryto unikanie się nisz pokarmowych gatunków. Znaczenie tego wyniku może być interpretowane w kontekście wciąż żywej dyskusji nad znaczeniem konkurencji o pokarm w kształtowaniu zachowań Carabidae (Niemelä 1993, Shibuya i inni 2011).

Wcześniejsze badania diety biegaczowatych niemal zawsze koncentrowały się na jednej lub dwóch populacjach. Prezentowany projekt badań diety chrząszczy

dotyczył populacji rozmieszczonych na 18 wyspach i dwóch powierzchniach lądowych. Pozwoliło to na nowe spojrzenie na zagadnienie generalizmu troficznego (Zalewski i inni 2015a). Choć wybrane do analiz gatunki były znane ze swej generalistycznej diety, to skala różnic diety pomiędzy różnymi populacjami okazała się być nieoczekiwana. To dzięki badaniom w skali metapopulacji możliwe było pokazanie, że chrząszczom zamieszkującym różne siedliska przychodzi korzystać z bardzo różnych zasobów i pełnić różne funkcje w lokalnych biocenozach. Konsekwencją tego zróżnicowania jest zaskakująco szeroka nisza pokarmowa badanych biegaczowatych obserwowana w skali regionalnej.

U źródła szerokości niszy pokarmowej gatunku leży zmienność diety poszczególnych osobników. Przyczyn takiej osobniczej zmienności może być wiele, lecz w swoich badaniach skoncentrowałem się na tych dobrze mierzalnych cechach, które w uzasadniony sposób można wiązać z wymaganiami pokarmowymi osobników. Fundamentalną cechą różnicującą osobniki jest płeć. Badania polskich i rosyjskich populacji 27 gatunków pokazały, że samce generalnie cechuje podwyższona wartość sygnatury izotopowej azotu. Ta różnica może wskazywać subtelny różnicę w preferencjach pokarmowych obu płci. Z drugiej strony wyniki wskazujące na związek okresu rozwoju produkcji jaj z wartością $\delta^{15}\text{N}$ u samic sugerują możliwość bardziej złożonych procesów metabolicznych decydujących o sygnaturze izotopowej organizmu, aniżeli tylko wynikających z procesu odżywiania. Obok płci, również obecność skrzydeł różnicuje sygnatury izotopowe osobników gatunków dymorficznych (Zalewski i inni 2015b). Osobniki uskrzydłone cechują się szerszą izotopową niszą pokarmową niż gatunki pozbawione skrzydeł, co wynikać może z większego prawdopodobieństwa napotkania zróżnicowanej diety przez bardziej ruchliwe osobniki. Wyniki te pokazują, że indywidualne cechy zwierzęcia jak płeć czy morfologia skrzydeł determinują jego dietę, co w konsekwencji skutkuje szerokością niszy pokarmowej populacji.

Zróżnicowanie cech chrząszczy związane jest także ze zróżnicowaniem diety na poziomie międzygatunkowym. Gatunki uskrzydłone różniły się od gatunków bezskrzydłych i dymorficznych pod względem sygnatury $\delta^{13}\text{C}$, co można interpretować wykorzystywaniem przez gatunki uskrzydłone wysokoenergetycznej diety bogatej w tłuszcze.

Zaprezentowane w rozprawie habilitacyjnej badania pokazują, że proponowane hipotezy dotyczące sytuacji troficznej zwierząt nie zawsze w spójny sposób przewidują wzorce obserwowane w przyrodzie. W szczególności zaś przewidywania niedawno zaproponowanej Troficznej Teorii Biogeografii Wysp, mającej ambicje unifikacji teorii ekologicznych (Holt 2010, Gravel i inni 2011), kontrastują z uzyskanymi wynikami. Przedstawione analizy, będące na dobrą sprawę pierwszą szerszą próbą empirycznej weryfikacji teorii, winny być impulsem do jej istotnego udoskonalenia.

Przedstawione publikacje (Zalewski i inni 2014, Zalewski i inni 2015ab, Goncharov i inni 2015) stanowiące jednolity cykl tematyczny, wzbogacają wiedzę o ekologii biegaczowatych, a zwłaszcza o naturze ich generalizmu pokarmowego oraz związkach diety i cech historii życia.

Życiorys i omówienie pozostałych osiągnięć naukowych

Od czasów dzieciństwa byłem zafascynowany przyrodą; przemierzałem z ojcem Tatry, wędkowałem i budowałem chatownie próbując fotografować wówczas jeszcze rzadkie bobry i wydry. Konsekwencją tych zainteresowań był wybór klasy o profilu biologiczno-chemicznym liceum H. Kołłątaja w Warszawie, a następnie rozpoczęcie studiów na Wydziale Leśnym SGGW, gdzie poszukiwanie kontaktu z dziką przyrodą doprowadziło do rozpoczęcia mojej wieloletniej przygody z Syberią. Poczynając od pierwszego roku studiów zorganizowałem i poprowadziłem 9 studenckich wypraw na Ural i nad Bajkał. Tam też skonkretyzowała się chęć odkrywania prawideł przyrody; od trzeciego roku studiów wraz z kolegami prowadziliśmy badania fauny i flory dzikiego brzegu jeziora Bajkał. Plonem tych młodzieńczych badań stała się praca magisterska „Krajobrazy Barguzińskiego Chrebtu nad Bajkałem” wykonana pod kierunkiem prof. Andrzeja Szujeckiego. Radość zajmowania się nauką sprawiła, że po zakończeniu studiów oczywistym wyborem stało się podjęcie studiów doktoranckich. Miałem wyjątkowo dużo szczęścia bowiem moim promotorem została prof. Joanna Gliwicz, która wsparła mój pomysł badań nad zespołami biegaczowatych na wyspach jezior północno-wschodniej Polski, a studia doktoranckie stały się okresem bodaj największego rozwoju intelektualnego i prawdziwej fascynacji nauką. Badania biegaczowatych na wyspach jeziorowych, na które uzyskałem samodzielny grant Komitetu Badań Naukowych, zakończyłem rozprawą „Kolonizacja, ekstynkcja i bogactwo gatunkowe biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) na wyspach jezior mazurskich”. Wraz z zakończeniem studiów doktoranckich postanowiłem poznać życie poza nauką i zaangażowałem się w proces budowy społeczeństwa obywatelskiego na zniszczonych wojną Bałkanach w ramach misji Organizacji Bezpieczeństwa i Współpracy w Europie. Te trzy lata pracy w społecznościach doświadczonych wojną domową oraz nasze mniej i bardziej udane próby pomocy znacząco poszerzyły moje spojrzenie na świat. Jednocześnie tęskniłem do ekologii i gdy w 2003 roku, na gruzach Instytutu Ekologii, powstawało Centrum Badań Ekologicznych PAN podjąłem pracę w nowej jednostce. Wróciłem też wówczas do mojej pasji badawczej ekologii wysp. Tematyka ta stała się głównym

nurtem moich zainteresowań naukowych, które badam na przykładzie różnorodnych grup bezkręgowców i którą to tematykę kontynuuję do dziś.

Chrząszcze z rodziny biegaczowatych zamieszkujące archipelag wysp jeziora Mamry stały się wyjątkowo wdzięcznym obiektem tych prac. Dzięki zróżnicowaniu strategii dyspersji zarówno pomiędzy gatunkami, jak i w ramach gatunków dymorficznych możliwe było wniknięcie w procesy kolonizacji wysp i wymierania populacji. Z kolei dzięki pomiarom warunków siedliskowych możliwe było poznanie czynników kształtujących różnorodność gatunkową izolowanych zespołów zwierząt. Publikacje Zalewskiego i Ulricha (2006) oraz Ulricha i Zalewskiego (2006) pokazały kluczowe znaczenie zróżnicowania zdolności do dyspersji w kształtowaniu struktury zespołu gatunków: gatunki dyspersyjne tworzą losowe zespoły w przeciwieństwie do gatunków bezskrzydłych, zaś gatunki dymorficzne lokują się pomiędzy tymi ekstremami. Prace poświęcone tzw. dryfowi ekologicznemu podkreśliły znaczenie losowości w kształtowaniu zespołów gatunków i były głosem podważającym znaczenie postulowanej konkurencji międzygatunkowej oraz roli siedliska w kształtowaniu rozmieszczenia Carabidae na wyspach (Ulrich i Zalewski 2007, Zalewski i Ulrich 2010). Badania, o których mowa zarysowały dość jednoznaczny obraz czynników decydujących o rozmieszczeniu i bogactwie gatunkowym Carabidae idący wbrew klasycznym interpretacjom wzorców rozmieszczenia gatunków na wyspach. W naszej ostatniej pracy poświęconej zagadnieniu, dzięki zastosowaniu nowego podejścia do danych środowiskowych i odnosząc się do własnych i cudzych badań zaprezentowaliśmy bardziej zniuansowany obraz świata biegaczowatych zamieszkujących wyspy (Zalewski i inni 2012b). Gatunki skrzydlate, bezskrzydłe i dymorficzne zasadniczo różnią się pod względem zdolności do kolonizacji wysp, tj. docierania do wysp i tworzenia na nich trwałych populacji. W konsekwencji relacje gatunków z innymi gatunkami oraz siedliskiem mogą być zasadniczo różne u gatunków o różnej morfologii skrzydeł. Przedstawione wzorce mogą być odmienne na lądzie, gdzie presja selekcyjna zdolności do dyspersji jest wyraźnie odmienna niżli w archipelagu wysp (Zalewski 2004).

Kontynuacją badań nad ekologią wysp była seria prac poświęcona bogatemu w gatunki zespołowi pająków zamieszkujących dwa archipelagi wysp w północno-

wschodniej Polsce. W badaniach tych zajmowaliśmy się współwystępowaniem gatunków na wyspach (Ulrich i inni 2009, 2010) oraz relacją liczba gatunków – wielkość wyspy (Ulrich i inni 2013). W szczególności pokazaliśmy, że wzorce współwystępowania gatunków mogą być czułymi wskaźnikami zakłóceń antropogenicznych i ostrzegać o nadchodzącym poważniejszym zagrożeniu dla zespołu gatunków. Elementem programu badań nad ekologią bezkręgowców środowisk wyspowych była analiza rozmieszczenia wijów w archipelagu wysp jeziora Mamry (Wytwer i Zalewski 2006), w której pokazaliśmy po raz pierwszy dla tej grupy zwierząt, jak ważna jest powierzchnia płatu siedliska dla trwałości populacji. Zwieńczeniem prac nad ekologią wysp były analizy współwystępowania wszystkich zwierząt bezkręgowych oraz roślin (1109 gatunków) stwierdzonych w archipelagu wysp na Morzu Białym (Ulrich i inni 2012). Praca wskazuje na rolę zakłóceń w kształtowaniu zespołów gatunków w krajobrazie dalekiej Północy. Problemowi zakłóceń antropogenicznych w kształtowaniu zespołów gatunków poświęcone były prace nad nekrofagicznymi chrząszczami (Ulrich i inni 2007, 2008). Nasze badania pokazały, że teorie dotyczące między innymi zmian różnorodności gatunkowej i wielkości ciała w gradiencie urbanizacji nie znajdują potwierdzenia w przypadku badanego bogatego w gatunki zespołu owadów. Podobnie nasze analizy relacji wielkości ciała i liczebności u Carabidae (Zalewski i Ulrich 2008) kwestionują uniwersalność negatywnej korelacji obu charakterystyk leżących u podstawy Teorii Metabolicznej. Ważnym elementem prac nad ekologią wysp była kwestia źródeł rzadkości i pospolitości gatunków w krajobrazie. Problem ten był poruszony w oddzielnej analizie rozmieszczenia stoniek i biedronek w Polsce, w której wykazaliśmy, iż różnice rzadkości występowania gatunków obserwowane w dużej skali przestrzennej mogą wynikać z różnic obserwowanych na poziomie komórkowym (Zalewski i Ciurzycki 2010).

Przedstawione powyżej zagadnienia odnoszą się do rozmieszczenia gatunków w przestrzeni. Badając różnorodne grupy bezkręgowców oraz roślin pokazałem znaczenie cech historii życia oraz czynników środowiskowych dla występowania gatunków w środowiskach wyspowych i kształtowaniu struktury zespołów gatunków. Na marginesie głównych zainteresowań publikowałem także pojedyncze prace z

innych dziedzin. Dla przykładu w pracy Zalewski i inni (2009) przedstawiliśmy możliwości optymalizowania planowania obszarów chronionych, tj. uzyskania maksymalnego efektu przyrodniczego przy najmniejszej zaangażowanej powierzchni. Było to echo moich trzyletnich i niestety nieudanych prób uzyskania grantu umożliwiającego zaimplementowanie w Polsce najnowszych światowych osiągnięć w zakresie ochrony przyrody w szczególnym momencie tworzenia sieci Natura 2000. Obecnie planuję połączenie moich doświadczeń naukowych i doświadczeń w zakresie czynnej ochrony przyrody (patrz Załącznik 4).

Cytowana literatura

Allesina S., Alonso D., Pascual M. 2008. A general model for food web structure. *Science* 320: 658–661.

Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. Oxford: Blackwell Publishing.

Bullock J.M., Kenward R.E., Hails R. 2002: Dispersal ecology. Oxford: Blackwell Science.

Charnov Eric L. 1993. Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Vol. 6. Oxford University Press, USA.

Chase J. M. & Leibold M. A. 2003. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. University of Chicago Press, Chicago.

Coll M., Guershon M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology* 47: 267–297.

Den Boer P.J. 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4: 1–28.

Den Boer P. J. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39–53.

Den Boer P.J., Van Huizen T.H.P., Den Boer–Daanje W., Den Bieman C.F.M. 1980. Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process. *Entomologia Generalis* 6: 107–134.

Diamond J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody M. L., Diamond J. M. (ed.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Harvard. pp: 342–444.

Eastwood M.M., Donahue M.J., Fowler A.E. 2007. Reconstructing past biological invasions: niche shifts in response to invasive predators and competitors. *Biological Invasions* 9: 397–407.

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.

Gibb H., Cunningham S.A. 2011. Habitat contrasts reveal a shift in the trophic position of ant assemblages. *Journal of Animal Ecology* 80: 119–127.

Goncharov A.A., Zalewski M., Dudek–Dodeau D., Godeau J.–F., Sienkiewicz P., Ulrich W., Tiunov A.V. 2015. Sex–related variation in $\delta^{15}\text{N}$ values of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): a case study. *Pedobiologia* 58: 147–151.

Gravel D., Massol F., Canard E., Mouillot D., Mouquet N. 2011: Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters* 14: 1010–1016.

Harwood J. D., Phillips S. W., Sunderland K. D., Symondson W. O. C. 2001. Secondary predation: quantification of food chain errors in an aphid–spider–carabid system using monoclonal antibodies. *Molecular Ecology* 10(8): 2049–2057.

Hengeveld R. 1980. Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Netherlands Journal of Zoology* 30: 564–584.

Holt R.D. 2010. Towards a trophic island biogeography: reflections on the interface of island biogeography and food web ecology. [W: Losos J.B., Ricklefs R.E red. *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press.] Princeton, 143–185.

Hyodo F., Kohzu A., Tayasu I. 2010. Linking aboveground and belowground food webs through carbon and nitrogen stable isotope analyses. *Ecological Research* 25: 745–756.

Ikeda H., Kubota K., Kagawa A., Sota T. 2010. Diverse diet compositions among harpaline ground beetle species revealed by mixing model analyses of stable isotope ratios. *Ecological Entomology* 35: 307–316.

Jackson A.L., Inger R., Parnell A., Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595–602.

Kotze J.D., Brandmayr P., Casale A., Dauffy–Richard E., Dekoninck W., Koivula M.J., Lövei, G.L., Mossakowski D., Noordijk J., Paarmann W., Pizzolotto, R., Saska P., Schwerk A., Serrano J., Szyszko J., Taboada A., Turin H., Venn S., Vermeulen R., Zetto T. 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe—from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *Zookeys* 100: 55–148.

Łagisz M., Wolff K., Sanderson R. A., Laskowski R. 2010. Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: evidence for sex–biased dispersal. *Journal of Insect Science* 10.

Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag–Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Rosenblatt A.E., Vaudo J.J., Yeager L.A., Post D.M. & Bearhop S. 2012: Applying stable isotopes to examine food–web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87: 545–562.

Lövei G. L., Sunderland K. D. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology* 41(1): 231–256.

Lundgren J.G. 2009. Relationships of Natural Enemies and Non–prey Foods. Springer International, Dordrecht, The Netherlands.

Mair J., Port G. R. 2001. Predation on the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey. *Agricultural and Forest Entomology* 3: 169–174.

Martinez del Rio C., Wolf N., Carleton S.A. Gannes L.Z. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84: 91–111.

McNabb D.M., Halaj J. Wise D.H. 2001. Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: a stable isotope analysis. *Pedobiologia* 45: 289–297.

Nakazawa, T., Sakai, Y., Hsieh, C–H., Koitabashi, T., Tayasu, I., Yamamura, N. & Okuda, N. 2010: Is the Relationship between Body Size and Trophic Niche Position Time–Invariant in a Predatory Fish? First Stable Isotope Evidence. *PLoS ONE* 5(2): e9120.

Negro M., Casale A., Migliore L., Palestini C., Rolando A. 2008. Habitat use and movement patterns in the endangered ground beetle species, *Carabus olympiae* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology* 105: 105–112.

Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S. Phillips D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 429–436.

Niemelä J. 1993: Interspecific competition in ground–beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? *Oikos* 66: 325–335.

Nilsson S. G., Bengtsson J., As S. 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology*: 685–704.

Pimm S. L. 2002: Food webs. University of Chicago Press.

Post D.M., Layman C.A., Arrington D.A., Takimoto G., Quattrochi J., Montana C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179–189.

- Potapov A.M., Semenina E.E., Kurakov A.V. Tiunov A.V. 2013. Strong $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and weak $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotopic fractionation in an experimental detrital foodweb (litter–fungi–collembolans). *Ecological Research* 28: 1069–1079.
- Rainio J., Niemelä J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity & Conservation* 12(3): 487–506.
- Ribera I., Foster G.N., Downie I.S., McCracken D.I., Abernethy V.J. 1999. A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici* 36: 21–37.
- Roff D.A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40: 1009–1020.
- Šerić Jelaska L., Vaughan I., Brown D. Symondson W.O.C. 2013. What do carabids have for dinner?—revealing the menu list using molecular analyses. In: Carabids and man—can we live with(out) each other? Book of Abstracts with Conference Programme. XVIth European Carabidologists Meeting, Prague, Czech Republic, 22–27 September 2013. Edited by Saska P., Knapp M., Honěk A., Martinková Z..
- Shibuya S., Kubota K., Ohsawa M., Kikvidze Z. 2011. Assembly rules for ground beetle communities: What determines community structure, environmental factors or competition?. *European Journal of Entomology* 108(3): 453–459.
- Sugihara G. 1981. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* 116: 770–787.
- Szyszko J., Gryuntal S., Schwerk A., 2004. Differences in locomotory activity between male and female *Carabus hortensis* (Coleoptera: Carabidae) in a pine forest and a beech forest in relation to feeding state. *Environmental Entomology* 33: 1442–1446.
- Tarroux A., Ehrich D., Lecomte N., Jardine T.D., Bêty J., Berteaux D. 2010. Sensitivity of stable isotope mixing models to variation in isotopic ratios: evaluating consequences of lipid extraction. *Methods in Ecology and Evolution* 1(3): 231–241.

Thiele H.U. 1977. Carabid Beetles in their Environments. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Thies C., Haenke S., Scherber C., Bengtsson J., Bommarco R., Clement L.W., Ceryngier P., Dennis C., Emmerson M., Gagic V., Hawro V., Liira J., Weisser W.W., Winqvist C., Tscharrntke T. 2011. The relationship between agricultural intensification and biological control—experimental tests across Europe. *Ecological Applications* 21: 2187–2196.

Ulrich W., Zalewski M. 2006. Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114: 338–348.

Ulrich W., Zalewski M. 2007. Are ground beetles neutral? *Basic Applied Ecology* 8: 411–420.

Ulrich W., Zalewski M., Komosiński K. 2007. Diversity of carrion visiting beetles at rural and urban sites. *Community Ecology* 8: 171–181.

Ulrich W., Komosiński K, Zalewski M. 2008. Body size and biomass distributions of carrion attending beetles: Do cities host smaller species? *Ecological Research* 23: 241–248.

Ulrich W., Hajdamowicz I., Zalewski M., Stańska M., Ciurzycki W., Tykarski P. 2010. Species assortment or habitat filtering: a case study of spider communities on lake islands. *Ecological Research* 25: 375–381.

Ulrich W., Zalewski M., Hajdamowicz I., Stańska M., Ciurzycki W., Tykarski P. 2010. Tourism disassembles patterns of co-occurrence and weakens responses to environmental conditions of spider communities on small lake islands. *Community Ecology* 11: 5–12.

Ulrich W., Zalewski M., Uvarov A. V. 2012. Spatial distribution and species co-occurrence in soil invertebrate and plant communities on northern taiga islands. *Annales Zoologici Fennici* 49: 161–173.

Ulrich W., Zalewski M., Hajdamowicz I., Stańska M., Ciurzycki W., Tykarski P. 2013. Towards a general species–time–area–sampling effort relationship. *Polish Journal of Ecology* 61.2: 197–205.

Violle C., Enquist B. J., McGill B. J., Jiang L., Albert C. H., Hulshof C., Jung V., Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 1–9.

Wytwer J., Zalewski, M. 2005. The role of island size and isolation in diversity of Myriapoda. *Peckiana* 4: 195–208.

Zalewski M. 2000. Kolonizacja, ekstynkcja i bogactwo gatunkowe biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) na wyspach jezior mazurskich. Rozprawa doktorska SGGW.

Zalewski M. 2004. Do smaller islands host younger populations? A case study on metapopulations of three carabid species. *Journal of Biogeography* 31: 1139–1148.

Zalewski M., Ulrich W. 2006. Dispersal as a key element of community structure: The case of ground beetles on lake islands. *Diversity and Distribution* 12: 767– 775.

Zalewski M., Ulrich W. 2008. Local and regional interspecific abundance–body weight relationships of ground beetles. *Ecological Questions* 9: 21–24.

Zalewski M., Referowska–Chodak E., Dudek. D. 2009. Projekt optymalizacji sieci obszarów chronionych w Lasach Państwowych. SIP 2: 226–234. Zalewski M., Ulrich W. 2010. Island colonization of Carabidae: neutrality or habitat choice. *Israel Journal of Ecology and Evolution*. 55: 253–262.

Zalewski M., Ciurzycki W. 2010. Does genome size explain rarity in beetles? The case from Coccinellidae and Chrysomelidae families. *Polish Journal of Ecology* 58: 565–572.

Zalewski M., Dudek D., Godeau J.–F., Maruszkiewicz M. 2012. Stable isotopic research on ground beetles. Review of methods. *Baltic Journal of Coleopterology* 12: 91–98.

Zalewski M., Sienkiewicz P., Kujawa K., Hajdamowicz I., Ulrich W. 2012: Ground beetles on islands: on the effects of habitat and dispersal. *Annales Zoologici Fennici* 49: 139–151.

Zalewski M., Dudek– Godeau D., Tiunov A., Godeau J.–F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. 2014. High niche overlap in the stable isotope space of ground beetles. *Annales Zoologici Fennici* 51: 301–312.

Zalewski M., Dudek– Godeau D., Godeau J.–F., Kujawa K., Sienkiewicz P., Tiunov A., Ulrich W. 2015. Trophic generalism at the population level in ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Entomologist* 61:1–10.

Zalewski M., Dudek– Godeau D., Tiunov A. V., Godeau J.–F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. 2015. Wing morphology is linked to trophic position in ground beetles. *European Journal of Entomology* 112: 810–817.



podpis