

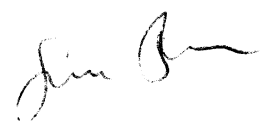
Załącznik nr 3

Autoreferat

Dr inż. Szymon Śniegula

Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk
al. Adama Mickiewicza 33
31-120 Kraków

Kraków, 2019



1. Imię i nazwisko

Szymon Śniegula

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

2015: doktorat nauk biologicznych, Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk

Tytuł „*Compensating developmental rate in dragonflies and damselflies (Odonata) as a response to photoperiod along a latitudinal gradient*”

Praca z wyróżnieniem

Promotor: Prof. Frank Johansson (Uniwersytet w Uppsala, Szwecja)

2009: magister biologii, Uniwersytet w Umeå, Szwecja

Tytuł „*Correlation between photoperiod and development rate in the damselfly *Lestes sponsa* (HANSEMANN): A compensating mechanism across latitudes?*”

Promotor: Prof. Frank Johansson

2007: magister inżynier, Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny w Szczecinie

Tytuł „*Ważki (Odonata) jako takson środowiska przyrodniczego gminy Borne Sulinowo*”

Promotor: Prof. dr hab. Alicja Dańczak

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych/ artystycznych.

VI 2015 – obecnie: zatrudnienie na stanowisku adiunkta w Instytucie Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk, Kraków

VIII 2015 – II 2016: staż naukowy, *Laboratory of Aquatic Ecology, Evolution and Conservation*, Katolicki Uniwersytet w Leuven, Belgia

VIII 2012: zatrudnienie na stanowisku asystenta naukowego w Instytucie Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk, Kraków

2013 – 2014: staż naukowy w postaci czterech wizyt trwających min. miesiąc, *Evolutionary Biology Centre*, Uniwersytet w Uppsala, Szwecja

I 2011 – II 2011: staż naukowy, *Department of Ecology and Environmental Science*, Uniwersytet w Umeå, Szwecja

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. 2016 r. poz. 882 ze zm. w Dz. U. z 2016 r. poz. 1311.):

Na osiągnięcie naukowe pt. „Wybrane aspekty ekologii ewolucyjnej ważki pałątki pospolitej (*Lestes sponsa*) w gradiencie środowiskowym” składa się pięć publikacji. Łączny *impact factor*, zgodny z rokiem publikacji wynosił 15.859. Łączna liczba punktów MNiSW wynosiła 175. Oświadczenia współautorów publikacji zawarte są w Załączniku 5.

a) (autor/autorzy, tytuł/tytuły publikacji, rok wydania, nazwa wydawnictwa),

1. **Śniegula S**, Gołąb MJ & Johansson F 2016 A large-scale latitudinal pattern of life-history traits in a strictly univoltine damselfly. *Ecological Entomology* 41: 459-472. (IF: 1,687, Pkt MNiSW: 40)

Swój wkład w powstanie pracy oceniam na **80%**. Stworzyłem całościową koncepcję badań, zaplanowałem eksperyment i przeprowadziłem całość badań laboratoryjnych. Wykonałem wszystkie analizy i napisałem manuskrypt

2. **Śniegula S**, Gołąb MJ & Johansson F 2016 Time constraint effects on phenology and life history synchrony in a damselfly along a latitudinal gradient. *Oikos* 125: 414-423. (IF: 3,586, Pkt MNiSW: 35)

Swój wkład w powstanie pracy oceniam na **80%**. Stworzyłem całościową koncepcję badań, zaplanowałem eksperyment i przeprowadziłem całość badań laboratoryjnych. Wykonałem wszystkie analizy i napisałem manuskrypt.

3. **Śniegula S**, Gołąb MJ, Drobnik SM & Johansson F 2016 Seasonal time constraints reduce genetic variation in life-history traits along a latitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 85: 187-198. (IF: 4,827, Pkt MNiSW: 45)

Swój wkład w powstanie pracy oceniam na **70%**. Stworzyłem całościową koncepcję badań, zaplanowałem eksperyment i przeprowadziłem całość badań laboratoryjnych. Wykonałem część analiz i napisałem manuskrypt.

4. **Śniegula S**, Gołąb MJ, Drobnik SM, Johansson F 2018 The genetic variance but not the genetic co-variance of life history traits changes towards the north in a time-constrained insect. *Journal of Evolutionary Biology* 31: 853-865. (IF: 2,538, Pkt MNiSW: 25)

Swój wkład w powstanie pracy oceniam na **70%**. Stworzyłem całościową koncepcję badań, zaplanowałem eksperyment i przeprowadziłem całość badań laboratoryjnych. Wykonałem część analiz i napisałem manuskrypt.

5. **Śniegula S**, Gołąb MJ & Johansson F 2017 Cannibalism and activity rate in larval damselflies increase along a latitudinal gradient as a consequence of time constraints. *BMC Evolutionary Biology* 17: 167. (IF: 3,221, Pkt MNiSW)

Swój wkład w powstanie pracy oceniam na **75%**. Stworzyłem całościową koncepcję badań, zaplanowałem eksperyment i przeprowadziłem całość badań laboratoryjnych. Wykonałem wszystkie analizy i napisałem manuskrypt.

b) omówienie celu naukowego/artystycznego ww. pracy/prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania.

Gatunki euroazjatyckie o szerokim zasięgu geograficznym podlegają wpływowi południowo-północnego gradientu, który charakteryzuje się stopniowym obniżeniem temperatur oraz skracaniem sezonu wegetacyjnego. Wiele organizmów wyewoluowało przystosowawcze cechy, które umożliwiają życie nawet w ekstremalnych warunkach środowiskowych na północy kontynentu. Tymczasem silny dobór na cechy powinien prowadzić do obniżenia lub nawet zaniku zmienności genetycznej wraz ze wzrostem szerokości geograficznej, czyli zmniejszania potencjału ewolucyjnego (Stearns 1992), co może być poważnym ograniczeniem ewolucyjnym dla tych populacji (Eckert et al. 2008).

W klimacie umiarkowanym, zewnętrzne czynniki abiotyczne takie jak temperatura i długość dnia są dla wielu organizmów kluczowymi bodźcami środowiskowymi. Odpowiednie reakcje na bodźce pozwalają im przygotować się i przetrwać niesprzyjające warunki czy też zoptymalizować tempo rozwoju, co ma szczególne znaczenie na północy, gdzie występuje stosunkowo krótki sezon wegetacyjny. Tymczasem szybki rozwój i wzrost może nieść koszty fizjologiczne oraz te, wynikające z błędów rozwojowych, spowodowanych podwyższonym metabolizmem. Mogą na to nałożyć się również dodatkowe ograniczenia środowiskowe, mające źródło na przykład w interakcjach między- oraz wewnątrzgatunkowych. Czynniki te mogą stanowić dodatkowe przeszkody w adaptacji do suboptymalnych warunków panujących na wysokich szerokościach geograficznych.

Dotychczas przeprowadzono dużo badań w gradientach ekologicznych ale zazwyczaj nie brano pod uwagę aspektu sezonowej regulacji rozwoju organizmu przy odpowiedzi na kluczowe sygnały środowiskowe, takie jak zmienna w czasie sezonu temperatura i fotoperiod. Tymczasem według mnie nie powinno się ekstrapolować wniosków z tak otrzymanych wyników na zjawiska zachodzące w naturze, ponieważ w naturalnym środowisku organizmy żywe doświadczają zmiennych, a nie stałych warunków życia czy też sygnałów środowiskowych. Mam tu w szczególności na uwadze badania skupiające się na pomiarach średnich wartości ważnych cech odpowiedzialnych za dostosowanie, jak też oszacowań potencjału ewolucyjnego tych cech. Wyniki otrzymane z eksperymentu hodowlanego na osobnikach pochodzących z pojedynczej populacji, przeprowadzone w warunkach znacznie odbiegających od panujących w naturze, mogą być niewystarczające dla oceny przystosowania zwierząt (osobników, populacji, gatunku) do warunków życia.

W swoich badaniach do rozprawy doktorskiej skupiałem się głównie na wpływie fotoperiodu (długości dnia) na cechy historii życiowych. Dowiodłem, że w naturze oraz w hodowli symulującej naturalne zmiany fotoperiodu, czynnik ten ma istotne znaczenie w regulacji tempa wzrostu i rozwoju, przekładających się z kolei na zmiany fenologiczne. Jednak dla pełniejszego zrozumienia odpowiedzi organizmu na zmiany w środowisku, konieczne jest wzięcie pod uwagę innych, istotnych czynników, oddziałujących na zwierzęta. Dlatego też kontynuując swoje badania rozbudowałem założenia eksperymentalne o (1) dodatkowy czynnik abiotyczny (temperaturę) i (2) biotyczny (interakcje wewnątrz populacji) oraz (3) równoległą hodowlę w warunkach *common-garden* (hodowla w ujednoliconych warunkach) oraz symulujących naturalne zmiany termo-foperiodu. Poszerzyłem również



obszar badań, tak aby obejmował centrum oraz północny i południowy skraj zasięgu organizmów. W mojej ocenie takie wieloaspektowe podejście daje spore szanse na rzetelne oszacowania zjawisk zachodzących w naturze, a nawet podejmowania prób przewidywania skutków zmian klimatycznych.

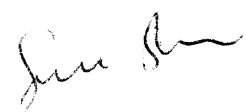
Osiągnięcie naukowe, które przedstawiam w autoreferacie, dotyczy przystosowań i potencjałów ewolucyjnych organizmów pochodzących z różnych szerokości geograficznych, charakteryzujących się różnymi warunkami życia. Celem moich badań było sprawdzenie czy ograniczenia czasowe związane z długością sezonu wegetacyjnego wpływają na zmienność cech historii życiowych oraz interakcje organizmów w populacjach wzdłuż gradientu szerokości geograficznej w Europie. Organizmy z najbardziej ograniczonych sezonowo populacji powinny doświadczać silnej selekcji na wymienione cechy dlatego drugim celem było sprawdzenie, czy te populacje mają obniżony potencjał ewolucyjny. Ważnym elementem moich badań było hodowanie badanych organizmów w temperaturach i fotoperiodach symulujących te, doświadczane w warunkach naturalnych oraz równolegle przeprowadzenie eksperymentów w warunkach *common-garden*. Celem tego podejścia było skonfrontowanie ewentualnych różnic, wynikających ze słabości obu metod (Pigliucci 2001). Dodam, że eksperymenty *common-garden* są powszechnie stosowane jako główna metoda badania przystosowań organizmów z różnych populacji. Według mojej wiedzy nikt do tej pory nie kwestionował tych uogólnień. Tymczasem ja, kładąc nacisk na uwzględnienie zmienności czynników środowiskowych oraz zbiór materiału z odległych geograficznie, często obejmujących skraj zasięgu populacji, miałem możliwość wyciągania rzetelnych wniosków w odniesieniu do całego taksonu. W mojej ocenie takie podejście jest szczególnie istotne, jeśli otrzymane wyniki mają służyć przewidywaniu skutków globalnego ocieplenia. Zmiany klimatyczne mogą przebiegać z innym nasileniem w obszarach odległych geograficznie, a i zdolności przystosowawcze zwierząt są często odmienne, zależnie regionu pochodzenia populacji.

Organizmem wykorzystanym w moich badaniach była ważka pałątka pospolita *Lestes sponsa*. Jest to gatunek bardzo dobrze nadający się do weryfikowania postawionych pytań badawczych, gdyż charakteryzuje się szerokim zasięgiem geograficznym i obligatoryjnie jednorocznym cyklem życiowym (jednoroczny woltynizm) co nie zakłóca pomiarów wartości cech, które mogą być faworyzowane przez selekcję u organizmów zmieniających woltynizm wraz z długością sezonu wegetacyjnego. Pałątka zimuje w stadium jaja, larwy klują się na wiosnę, a *imagines* wylatują na początku lata (Johansson et al. 2010).

Poniżej przedstawiam szczegółowe hipotezy badawcze oraz omawiam główne wyniki moich badań z pięciu publikacji, składających się na prezentowane osiągnięcie naukowe.

1. **Śniegula S, Gołąb MJ & Johansson F 2016** A large-scale latitudinal pattern of life-history traits in a strictly univoltine damselfly. *Ecological Entomology* 41: 459-472.

Pierwsza z postawionych hipotez mówiła, że organizmy będą charakteryzować się ujemną zależnością wielkości osobników i szerokości geograficznej – im wyżej na północ, tym



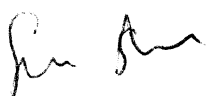
mniejsze rozmiary. Przewidziałem również, że geograficzna różnica rozmiarów będzie zauważalna we wszystkich stadiach rozwojowych organizmu o złożonym cyklu życiowym: jaju, larwie i *imagines* oraz, jako skutek selekcji na wielkość ciała, będzie miała silne podłoże genetyczne. W celu weryfikacji tych założeń najpierw zebrałem pomiary wielkości *imagines* ważki *Lestes sponsa* z kilkunastu populacji europejskich, w gradiencie północno-południowym, pomiędzy 67°N a 43°N. Następnie sprawdziłem podłoże środowiskowe i genetyczne cechy, przeprowadzając eksperyment laboratoryjny, w czasie którego hodowałem w rodzimych i ujednoliconych (*common-garden*) temperaturach i fotoperiodach osobniki pochodzące ze skrajnych północnych i południowych populacji oraz z centrum zasięgu *L. sponsa*. Warto podkreślić, że zastosowałem tutaj zestawienie i porównanie wyników zebranych w terenie oraz z hodowli laboratoryjnej. Jest to podejście niezmiernie rzadko spotykane w literaturze naukowej, dające jednak możliwość skonfrontowania ewentualnych różnic czy błędów, generowanych przez obie metody (Pigliucci 2001).

Osobniki doskonale zebrane w warunkach naturalnych wykazały ujemną liniową zależność pomiędzy wielkością ciała i szerokością geograficzną. Przemieszczając się z północy na południe Europy, ważki osiągały coraz większe rozmiary. Taki sam trend obserwowałem u osobników hodowanych w warunkach rodzimych i *common-garden*, co potwierdziło silne podłoże genetyczne wartości badanej cechy u osobników z różnych populacji. W przeciwieństwie do przewidywań, jaja pochodzące z północy były największe. To sugeruje, że inwestycja w mniej liczne, lecz największe jaja na północy może istotnie poprawiać przetrwanie długich i surowych zim.

Przedstawione wyniki mają szersze znaczenie dla ekologii ewolucyjnej organizmów zmiennocieplnych żyjących w klimacie umiarkowanym. Pokazują one, że rozmiary organizmów są ściśle uzależnione od regionu pochodzenia populacji i doświadczanych warunków życia oraz historii ewolucyjnych tej cechy. Wielkość osobników nie zawsze musi korelować z gradientem środowiskowym, w różnych stadiach rozwojowych u organizmów o złożonym cyklu życiowym.

2. **Śnieguła S**, Gołąb MJ & Johansson F 2016 Time constraint effects on phenology and life history synchrony in a damselfly along a latitudinal gradient. *Oikos* 125: 414-423.

Kolejne zagadnienie dotyczyło synchronizacji zjawisk fenologicznych w gradiencie szerokości geograficznej. Zgodnie z przewidywaniami teoretycznymi (Gotthard 2001), postawiłem hipotezę, że pałtuki pospolite zasiedlające północne regiony Europy mają bardziej synchroniczne klucie i wylot niż osobniki z, odpowiednio, centrum i południa kontynentu. Synchroniczność tych dwóch procesów prowadzi do ujednolicenia również terminów kopulacji i rozrodu, co powinno być faworyzowane przez dobór na obszarach z krótkim sezonem wegetacyjnym. Ponieważ u owadów żyjących na obszarach umiarkowanych cechy historii życiowych są silnie regulowane przez temperaturę i długość dnia/fotoperiod (bodźce środowiskowe) (Bradshaw and Holzapfel 2007; Angilletta 2009), uwzględniłem je również w eksperymentach.



Materiał do badań zebrałem z północnych (67°N), centralnych (54°N) i południowych (43°N) populacji *L. sponsa*. Pozyskane od samic jaja inkubowałem w trzech szafach klimatycznych, w których zaprogramowałem temperatury i fotoperiody (termo-fotoperiod) odpowiednie dla miejsca pochodzenia ważek. W czwartej szafie hodowałem wszystkie populacje w stałej temperaturze i fotoperiodzie (*common-garden*).

Zgodnie z przewidywaniami, pałatki pospolite hodowane w rodzimych termo-fotoperiodach wykazały dodatnią korelację synchronizacji zjawisk fenologicznych i szerokości geograficznej. W przeciwieństwie do osobników z obszarów południowej Europy, te z północy kłuły się i wylatywały najbardziej równocześnie. Potwierdziłem tym samym, że północne czynniki środowiskowe faworyzują synchronizację opisywanych zjawisk. Co ciekawe, *L. sponsa* hodowane w warunkach *common-garden*, a więc *de facto* obcych, charakteryzowały się odwrotnym trendem. Klucie ważek z północy było tym razem najbardziej rozciągnięte w czasie.

Podsumowując, wykazałem tutaj najsilniejszą selekcję na synchronizację zjawisk fenologicznych u ważek z obszarów o ograniczeniach związanych z krótkim sezonem oraz suboptymalnymi temperaturami. Natomiast rozbieżność wyników otrzymanych w warunkach *common-garden* oraz warunkach rodzimych pokazała obecność plastyczności fenotypowej cech odpowiedzialnych za dostosowanie, co może dawać przewagę przy bezpośredniej odpowiedzi organizmów na nagłe zmiany w środowisku, na przykład przyspieszoną wiosnę na skutek globalnego ocieplenia

3. **Śniegula S**, Gołąb MJ, Drobnik SM & Johansson F 2016 Seasonal time constraints reduce genetic variation in life-history traits along a latitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 85: 187-198.

Do tej pory przestawiłem wyniki badań, w których skupiałem się na pomiarach cech fenotypowych, bez uwzględnienia poziomu zmienności genetycznej badanych cech. Wiadomo, że istnienie takiej zmienności jest kluczem do powstawania zmian ewolucyjnych (Stearns 1992), czyli pozwala określić potencjał ewolucyjny. Zgodnie z tym, co wykazałem dotychczas, populacje tego samego gatunku mogą różnić się wartościami cech fenotypowych zależnie od warunków środowiskowych panujących w miejscu ich występowania oraz różnic na poziomie genetycznym. Podobnie też poziom potencjału ewolucyjnego może kształtować się odmiennie, zależnie od regionu, gdzie populacje mają różne liczebności, inny przepływ genów czy też doświadczają różnych warunków środowiska (Eckert et al. 2008). W trzeciej części mojej pracy założyłem, że populacje z północy powinny charakteryzować się najmniejszą zmiennością genetyczną cech historii życiowych, gdyż ze względu na specyficzne warunki środowiska podlegają one intensywnej selekcji, mają najmniej liczne populacje i niski przepływ genów. Przeanalizowałem zmienność genetyczną m.in. tempa wzrostu larw *Lestes sponsa* z północy, centrum i południa Europy. Cecha ta u owadów determinuje wielkość w czasie wylotu i w okresie rozrodu więc jest ściśle powiązana z dostosowaniem. Analizy bazowały na danych z eksperymentu laboratoryjnego, gdzie

analogicznie do poprzednich prac, hodowałem ważki w warunkach rodzimych oraz *common-garden*.

Wyniki podtrzymały moją hipotezę. Ważki z północy, hodowane w rodzimych temperaturach i fotoperiodach, cechowały się najmniejszą zmiennością genetyczną tempa wzrostu w porównaniu do owadów z centrum i południa Europy. Najszybszy wzrost larw z północy potwierdził istnienie silnej selekcji na tą cechę i zarazem najbardziej ograniczony potencjału ewolucyjny cechy odpowiedzialnej za dostosowanie. Tymczasem, gdy osobniki doświadczyły obcych warunków życia (*common-garden*) wyniki odbiegały od opisanego trendu.

Podsumowując, ta część badań nasuwa wniosek, że aktualny potencjał ewolucyjny ważnych cech powiązanych z dostosowaniem jest zależny od gradientu warunków życia, wpływającego z kolei na różne historie ewolucyjne badanej populacji. Natomiast w celu przeprowadzania predykcji zmian ewolucyjnych i ewentualnego przystosowania się owadów do zmian klimatu, ważne jest analizowanie szerokiego wachlarza warunków środowiskowych, jakich mogą doświadczać w przyszłości organizmy, z uwzględnieniem tych żyjących w centrum i na skraju zasięgu gatunku.

4. **Śniegula S**, Gołąb MJ, Drobnik SM, Johansson F 2018 The genetic variance but not the genetic co-variance of life history traits changes towards the north in a time-constrained insect. *Journal of Evolutionary Biology* 31: 853-865.

Ważnym zagadnieniem związanym ze zmiennością cech, są ich wzajemne powiązania, czyli występowanie selekcji skorelowanej i korelacji genetycznej. Gdy cechy są powiązane funkcjonalnie, oba zjawiska mogą skutkować wyższym dostosowaniem (Futuyma 2013). Na przykład, rozmiar samicy owada dodatnio koreluje z liczbą wydanego potomstwa (Honěk 1993). Trzeba zaznaczyć, że zmiana środowiska życia może istotnie oddziaływać na siłę korelacji genetycznej (Wood and Brodie 2015), co z kolei może znacząco wpłynąć na potencjał ewolucyjny pojedynczych cech. Wiedząc, że populacje północne *Lestes sponsa* doświadczają najsilniejszej selekcji cech historii życiowych (artykuł 3), postawiłem kolejną hipotezę, że u populacji wysokich szerokości geograficznych cechy te będą najsilniej skorelowane genetycznie: czym później wykluje się larwa, tym krócej będzie się ona rozwijać i tym szybciej będzie rosła; czym szybciej będzie rosła larwa, tym krótszy będzie jej rozwój. Przewidziałem również, że zmiana środowiska życia istotnie wpłynie na korelacje genetyczną cech.

W hodowli w warunkach symulujących te w naturze, wszystkie populacje wykazały silną dodatnią zależność genetyczną terminu klucia się i tempa wzrostu, ujemną zależność terminu klucia się i długości rozwoju oraz ujemną zależność tempa wzrostu i długości rozwoju larw. W przeciwieństwie do przewidywań, brak było różnic w sile korelacji cech pomiędzy odległymi populacjami. Wytłumaczyłem to tym, że mierzone cechy są ze sobą funkcjonalnie ściśle powiązane. Rozerwanie tych zależności genetycznych mogłoby być zbyt kosztowne dla dostosowania osobników ze wszystkich populacji. Na przykład, pewne układy

nieskorelowanych terminów klucia się i długości rozwoju larw do momentu wylotu, mogłyby skutkować zbyt dużą rozbieżnością dat wylotu i rozrodu, a przez to utrudnionym znalezieniem partnera i mniejszym sukcesem rozrodczym. Kolejne wyniki pokazały, że jaja i larwy doświadczające stałej temperatury i fotoperiodu (*common-garden*) wykazały odmienny trend korelacji genetycznych. To z jednej strony świadczy o istotnym wpływie warunków środowiskowych na ekspresję korelacji cech odpowiedzialnych za dostosowanie. A z drugiej pokazuje słabość eksperymentów, opartych wyłącznie na hodowli w warunkach *common-garden*. Jak pokazują moje wyniki, wnioski wyciągane na podstawie takich eksperymentów mogą znaczenie być obarczone sporymi błędami.

Podsumowując tę część pracy, pokazałem, że siła i kierunek selekcji na korelacje genetyczne kluczowych cech historii życiowych są zbliżone u odległych geograficznie populacji. Wykazałem również, że nagła zmiana środowiska, np. szybki wzrost temperatury, może przyczynić się do rozerwania korelacji, czyli niezależnej zmiany wartości cech, które w warunkach rodzimych są silnie powiązane genetycznie.

5. **Śniegula S**, Gołąb MJ & Johansson F 2017 Cannibalism and activity rate in larval damselflies increase along a latitudinal gradient as a consequence of time constraints. *BMC Evolutionary Biology* 17: 167.

Do tej pory przedstawiłem wyniki badań, w których czynnikami regulującymi rozwój organizmów były dwie fizyczne (abiotyczne) determinanty: temperatura i fotoperiod. Tymczasem aby dopełnić obraz interakcji organizm-środowisko, konieczne jest wzięcie pod uwagę istnienia innych, biotycznych, stresogennych czynników. Jednym z nich jest np. drapieżnictwo wewnątrzgatunkowe – kanibalizm. Gatunki wykazujące zachowania kanibalistyczne i doświadczające ograniczeń czasowych, związanych z długością sezonu wegetacyjnego, powinny wykazywać zwiększone zapotrzebowanie na zasoby – w tym przypadku również ofiary tego samego gatunku. Kanibalizm umożliwia zdobycie optymalnego pokarmu i równocześnie zmniejsza liczbę konkurentów do pozostałych zasobów (Elgar and Crespi 1992). Ostatnia hipoteza, prezentowanego osiągnięcia naukowego, brzmiała zatem: larwy *L. sponsa* z północnej Europy, hodowane w rodzimym termo-fotoperiodzie, zjadają większą liczbę pobratymców w porównaniu do osobników z centrum i południa kontynentu. Dodatkowo, w celu kontrolowania wpływu temperatury i fotoperiodu, eksperyment był równolegle prowadzony w warunkach *common-garden* dla osobników ze wszystkich regionów.

Otrzymane wyniki pozwoliły na podtrzymanie pierwszej hipotezy: pałatki z południa, centrum i północy Europy wykazały dodatnią liniową zależność kanibalizmu od szerokości geograficznej. Drapieżnictwo na pobratymcach było najintensywniejsze u osobników z północy, co jest z pewnością cechą przystosowawczą, która pozwala kompensować krótki sezon wegetacyjny poprzez pozyskiwanie większej ilości zasobów pokarmowych. To z kolei daje możliwość przyspieszenia tempa rozwoju oraz wylotu i osiągnięcia dojrzałości płciowej *imagines*. Okazało się również, że opisywana zależność jest w dużym stopniu regulowana abiotycznymi czynnikami środowiskowymi. Wyniki drugiego eksperymentu, w warunkach

common-garden, pokazały, że korelacja między szerokością geograficzną i natężeniem kanibalizmu nie była liniowa. W tym przypadku północne i południowe osobniki nie różniły się od siebie ilością zjedzonych pobratymców, przewyższały znacząco larwy z centrum.

Podsumowując, powyższe badania dowiodły, że w populacjach żyjących na obszarach z krótkim sezonem wegetacyjnym działa selekcja na osobniki agresywne w stosunku do współwystępujących ofiar tego samego gatunku. Pokazałem też, że termo-fotoperiod jest istotnym bodźcem środowiskowym informującym o długości sezonu wegetacyjnego, a przez to wpływającym na nasilenie kanibalizmu. Te wyniki wnoszą informacje istotne dla zrozumienia mechanizmów regulujących dynamikę populacji drapieżników oraz przyczyn występowania różnic w kanibalizmie między odległymi populacjami.

Literatura

- Angilletta MJ (2009) *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, New York, USA.
- Bradshaw W, Holzapfel C (2007) Evolution of animal photoperiodism. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:1–25.
- Eckert CG, Samis KE, Loughheed SC (2008) Genetic variation across species geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Mol Ecol* 17:1170–1188.
- Elgar MA, Crespi BJ (eds) (1992) *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*, 1st Edition edition. OUP Oxford, Oxford, England.
- Futuyma D (2013) *Evolution*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts, USA.
- Gotthard K (2001) Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: *Environment and animal development: genes, life histories and plasticity*. Bios Scientific Publisher Limited, Oxford, UK, pp 287–303.
- Honěk A (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66:483–492.
- Johansson F, Sniegula S, Brodin T (2010) Emergence patterns and latitudinal adaptations in development time of Odonata in north Sweden and Poland. *Odonatologica* 39:97–106.
- Pigliucci M (2001) *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*, First Edition. The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, USA.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York, USA.
- Wood CW, Brodie ED (2015) Environmental effects on the structure of the G-matrix. *Evolution* 69:2927–2940.



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

5.1 Okres przed doktoratem

W okresie przed doktoratem moje zainteresowania skupiały się głównie wokół faunistyki ważek zasiedlających obszary Pomorza Zachodniego (P23-25 i P30) i południowych rejonów Polski (P20-22). W pracach szczegółowo przedstawiłem skład gatunkowy tego rzędu owadów zasiedlających cenne biotopy zlokalizowane na terenie byłego poligonu radzieckiego Borne Sulinowo i jego okolic. Warto podkreślić, że na opisywanych stanowiskach notowałem po raz pierwszy liczne gatunki chronione prawnie i znajdujące się na Czerwonej Liście ważek Polski, co świadczy o wysokiej naturalności tych biotopów. Na przykład, na jednym stanowisku obserwowałem przynajmniej kilkutysięczną (i prawdopodobnie najliczniejszą w tej części kontynentu) populację najmniejszej europejskiej ważki iglicy małej (*Nehalennia speciosa*), która, oprócz wyżej wymienionej kategorii ochroniarskiej, jako jedyny bezkręgowiec krajowy jest chroniona strefowo (P30). Byłem również włączony w badania związane z występowaniem i charakterystyką siedlisk chronionego gatunku straszki syberyjskiej (*Sympecma paedisca*) i straszki pospolitej (*S. fusca*) w starorzeczach górnej Wisły (P21) i ważek Pienińskiego Parku Narodowego (P20). Oprócz tego, brałem udział w przygotowaniu notatki faunistycznej przedstawiającej nowe stanowiska rzeczno-gatunku szklarki górskiej *Cordulegaster bidentata* – ważki występującej na terenach górskich, wrażliwej na zmiany antropogeniczne.

Ponadto mam w swoim dorobku zbiór i opis danych faunistycznych dla ważek Kanady (P29) i Szwecji (P26-28). I tak, w północno-zachodniej Kanadzie (terytorium Yukon) odnotowałem nowe stanowisko holarktycznego gatunku *Somatochlora sahlbergi*, który w Ameryce Północnej zasiedla rejony na północ od 64°N (P29) i jest prawdopodobnie wrażliwy na globalne zmiany klimatu. Natomiast w północnej Szwecji (64°N) odkryłem populacje dwóch gatunków, *Coenagrion pulchellum* i *Somatochlora flavomaculata*, co tym samym, uzupełniło wiedzę o ich zasięgu geograficznym i przesunęło go o kilkaset kilometrów na północ (P27).

W czasie studiów magisterskich w Szwecji na Uniwersytecie w Umeå, podjąłem badania przystosowań organizmów zmiennocieplnych do warunków panujących na wysokich szerokościach geograficznych Europy. Dane zebrane w terenie jak i w czasie eksperymentu laboratoryjnego pozwoliły mi w 2009 roku napisać pracę magisterską i ją obronić na wspomnianym wyżej uniwersytecie.

Dalsze badania, z wykorzystaniem kilku gatunków ważek, różniących się strategiami życiowymi (m.in. różne długości rozwoju larwalnego, terminu klucia się czy też różnice w przechodzeniu procesu diapauzy zimowej) dały początek mojej pracy nad doktoratem, który przygotowywałem z wolnej stopy w Instytucie Ochrony Przyrody PAN w Krakowie. Dane do rozprawy doktorskiej zbierałem w naturalnych warunkach z dwóch regionów Europy: Szwecja oraz Polska. Głównym celem pracy doktorskiej było sprawdzenie wpływu pojedynczego czynnika abiotycznego: długości dnia (fotoperiodu) na cechy ściśle powiązane z dostosowaniem. Wyniki z kilku eksperymentów laboratoryjnych i terenowych podtrzymały



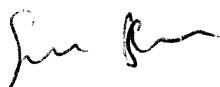
dwie główne hipotezy zawarte w doktoracie: (1) właściwy dla danej szerokości geograficznej fotoperiod jest istotnym sygnałem regulującym cechy historii życiowych organizmów o złożonym cyklu życiowym (P13, P15, P17-19 i P12 nie zawarta w doktoracie) oraz (2) obecna jest zmienność przeciwgradientowa (*counter-gradient variation*), pozwalająca organizmom żyjącym w bardziej lub mniej korzystnych warunkach utrzymać zbliżoną wartość danej cechy (P12, P17 i P18). Dodam, że część opisywanych badań było prowadzone w ramach grantu finansowanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego (MNiSW) (P13, P15 i P17) oraz *Worldwide Dragonfly Association* (P12). Byłem kierownikiem obu projektów.

Odpowiedź na niekorzystne zmiany w środowisku życia owada może też mieć charakter behawioralny, ponieważ z reguły pierwszą i najszybszą reakcją zwierzęcia na modyfikacje w otoczeniu jest zmiana zachowania. Część moich badań dotyczyła właśnie tego aspektu. W przypadku organizmów bardzo mobilnych i ruchliwych jakimi są ważki, badanie zachowań w obliczu zmian środowiskowych jest warunkiem koniecznym do uzyskania pełnego obrazu przyszłych skutków globalnego ocieplenia. Dlatego w tej części moich badań zajmowałem się korelacjami między różnymi zachowaniami oraz zmiennością behawioru rozrodczego w odpowiedzi na zmiany środowiska. Część prac na ważkach z rodzaju *Calopteryx* została opublikowana przed doktoratem (P14 i P16). Byłem współwykonawcą grantu finansowanego przez MNiSW (nr grantu N N304 294537).

5.2 Okres po doktoracie

Po publicznej obronie pracy doktorskiej, kontynuowałem swoją pracę naukową w Instytucie Ochrony Przyrody PAN w Krakowie na stanowisku adiunkta. Nadal angażowałem się w zespołowe badania cech historii życiowych owadów pochodzących z odległych geograficznie regionów Europy. Pokazałem, że śmiertelność larw pałatki pospolitej (*Lestes sponsa*) jest ściśle związana z tempem rozwoju: czym krótszy rozwój (i szybszy wzrost), tym większa śmiertelność (P7). Przyspieszony rozwój wydaje się być adaptatywny w populacjach doświadczających ograniczeń związanych z długością sezonu wegetacyjnego. Dotyczy to również różnic wewnątrz populacji. Osobniki, które klują się później w sezonie - mają mniej czasu na zakończenie rozwoju larwalnego, wylot i wydanie potomstwa przed końcem sezonu. Tymczasem, powyższe wyniki pokazały, że istnieje kompromis ewolucyjny między tempem rozwoju i przeżywalnością, co w skrajnych przypadkach może prowadzić do całkowitego spadku dostosowania.

W czasie pobytu na stażu naukowym w Katolickim Uniwersytecie w Leuven w Belgii, sprawdzałem czy i jaki wpływ na cechy historii życiowych oraz fizjologicznych pałatki pospolitej z północy i centrum Europy mają dodatkowe stresory: fale gorąca oraz obecność pestycydu (P5). Zatem oprócz ograniczeń czasowych, ważki były eksponowane na czynniki antropogeniczne. Analizowałem (1) wpływ ekspozycji jaj na wysokie temperatury na późniejszy rozwój cech historii życiowych larw i *imagines* oraz (2) wpływ obecności pestycydu w środowisku życia larwy na cechy historii życiowych, zawartość tłuszczu i masę mięśni u *imagines*. Potwierdziło się moje założenie dotyczące odroczonego w czasie wpływu



stresorów środowiskowych (temperatura, zanieczyszczenia antropogeniczne) na cechy mierzone w kolejnych stadiach rozwojowych (ang. *carry-over effects*). I tak, fala gorąca działająca na jaja negatywnie wpływała na zawartość tłuszczu u *imagines* z centrum zasięgu. Obecność pestycydu w stadium larwy, spowolniła tempo wzrostu oraz obniżyła zawartość tłuszczu i masę mięśni *imagines*. Natomiast ekspozycja na fale gorąca łącznie z obecnością pestycydu (synergia) nie wzmocniła dodatkowo negatywnego wpływu na którąkolwiek z mierzonych cech. Wreszcie, osobniki pochodzące z północy, pomimo szybszego tempa wzrostu, nie wykazały większej wrażliwości na aplikowane stresory. W jednym przypadku było nawet odwrotnie: w przeciwieństwie do ważek z centrum zasięgu, te z północy eksponowane na fale gorąca w stadium jaja, inwestowały tyle samo w budowę mięśni i tłuszczu w stadium larwy i *imagines* co osobniki kontrolne. Podsumowując, pokazałem, że sprawdzanie wpływu czynników stresogennych na organizmy o złożonym cyklu życiowym musi uwzględniać badanie wszystkich stadiów, aby pokazać ogólny wpływ tych czynników na dostosowanie gatunku. Dowiodłem również, że możliwy jest brak dodatkowej interakcji między różnymi czynnikami stresogennymi na mierzone cechy. I wreszcie, wpływ stresorów może być zależny od regionu pochodzenia badanej populacji, ale nie zawsze w przewidywanym kierunku.

O ile cechy historii życiowych oraz fizjologicznych są bezpośrednio i pośrednio odpowiedzialne za dostosowanie, cechy morfologiczne mogą mieć również pośredni wpływ na sukces rozrodczy. Do takich należą m.in. narządy kopulacyjne. Moje kolejne zespołowe badania pozwoliły zweryfikować hipotezę mówiącą, że u samców owadów z populacji doświadczających krótkiego sezonu wegetacyjnego, narządy te powinny charakteryzować się większymi rozmiarami w odniesieniu do ogólnej wielkości ciała, niż u osobników z populacji żyjących na obszarach o umiarkowanym lub niskim stresie czasowym (P6). Ponieważ u ważek samica może odmówić dokończenia kopulacji, większa inwestycja w rozmiary narządów kopulacyjnych samca może pomóc mu nakłonić samicę do większej receptywności. Do tych badań wykorzystane były pałatki pospolite *L. sponsa* zebrane w północnej, środkowej i południowej części Europy. Samce mają na końcu odwłoka rodzaj szczypców analnych, służących do przytrzymywania samic i stymulowania ich do wyrażenia zgody na kopulację. Wykazałem, że osobniki z dalekiej północy mają najdłuższe szczypcy w stosunku do całkowitej wielkości ważek. Wynik ten, podtrzymując główną hipotezę, pozwolił wytłumaczyć dlaczego na terenach w okolicy koła podbiegunowego, obserwuje się najwięcej kopulacji u *L. sponsa* w porównaniu z innymi regionami (P6).

W dalszych projektach związanych z pracą zawodową, byłem włączony w badania behawioru rozrodczego świtezianek *Calopteryx*. Wraz z grupą badawczą, dowiedliśmy, że zachowania świtezianki błyszczącej *C. splendens* związane z obroną terytorium zależą nie tylko od jakości płatu siedliska, ale też od interakcji z pobratymcami/sąsiadami. Dodatkowo pokazaliśmy, że zmiana środowiskowa, wynikająca np. z częstszych powodzi, może w różnym stopniu wpływać na zachowania samców, zależnie od ich statusu socjalnego, a przez to potencjalnie obniżać sukces osobników, które przed zmianą środowiskową dużo zainwestowały w obronę terytorium (P8). Praca powstała dzięki finansowaniu z grantu MNiSW, nr N N304 294537, gdzie byłem oficjalnym współwykonawcą.

Eksperymenty prowadzone najbardziej aktualnie, dotyczyły biotycznych czynników kształtujących liczebność i dynamikę populacji. I tak, wyniki eksperymentu prowadzonego na trzech blisko spokrewnionych filogenetycznie ważkach równoskrzydłych z rodziny łątkowatych (*Zygoptera*, *Coenagrionidae*) dowiodły, że jeżeli w środowisku życia jaj i larw obecny jest zapach drapieżnika (tzw. kairomony), w tym przypadku okonia, może dochodzić u nich do zmian w ważnych cechach powiązanych z dostosowaniem (P2). Co ciekawe, w przypadku przeżywalności jaj oraz terminu klucia larw, reakcja na obecność kairomonów była inna u każdego z badanych gatunków ważek (potencjalnych ofiar okonia). Oprócz tego, osobniki eksponowane na zapach ryb przez krótki czas na początku rozwoju larwalnego (wczesne stadia), wykazały obniżone tempo wzrostu w późniejszych stadiach, mimo braku dalszego eksponowania na kairomony. Wyniki te pokazały, że sama obecność drapieżnika w środowisku, przez krótki czas, może mieć kolosalny wpływ na liczebność i dynamikę potencjalnych ofiar, nawet przy braku fizycznego kontaktu drapieżnik-ofiara. Kolejnym wnioskiem nasuwającym się z tej pracy, jest to, iż badanie wpływu kairomonów wyłącznie na jedno stadium rozwojowe organizmu o złożonym cyklu życiowym, może być niewystarczające do wyciągania wniosków o faktycznym wpływie obecności drapieżnika na dynamikę populacji danego gatunku (P2).

W ramach grantu Opus, finansowanego przez Narodowe Centrum Nauki (NCN), rozpocząłem badania interakcji wewnątrz- i międzygatunkowych ważek występujących w tych samych biotopach. Analizowałem interakcje między stadiami bytującymi w wodzie (jaja i larwy) oraz lądowymi *imagines*, gatunków różniących się historiami życiowymi oraz tempem poszerzania zasięgu na północ, w wyniku globalnych zmian klimatu. Badania trwają, do tej pory udało mi się pokazać, że wewnątrzgatunkowe interakcje larw pałatki *L. sponsa*, różniących się rozmiarami (skutek przesunięć w fenologii), mogą istotnie wpłynąć na ekspresję szeregu cech odpowiedzialnych za dostosowanie osobników (P1), co z kolei może mieć znaczący wpływ na dynamikę populacji.

5.3 Plany na przyszłość

W najbliższym czasie będę kontynuował badania w ramach aktualnie realizowanego grantu Opus, finansowanego przez NCN. Skupię się na wpływie biotycznych i abiotycznych czynników na liczebność i dynamikę populacji gatunków, które przesuwały swój zasięg na północ Europy oraz tych, które są rodzime na tych obszarach. W szczególności będę sprawdzał czy i jak silny wpływ mają interakcje wewnątrz- i międzygatunkowe na rozmieszczenie i zagęszczenie organizmów w populacjach zasiedlających północny skraj zasięgu. Dodatkowo będę sprawdzał reakcje badanych owadów na poziomie fizjologicznym. Innymi słowy, będę dociekał jakie mechanizmy regulują liczebność i stan populacji organizmów zajmujących ważne miejsce troficzne w ekosystemach wodno-lądowych. Wyniki będzie można wykorzystać dla potrzeb ochrony gatunków o podobnych wymaganiach siedliskowych i cyklach życiowych.

Planuję również kontynuację badań behawioru rozrodczego świtezianek *C. splendens*. W kolejnych obserwacjach, wraz z zespołem badawczym skupię się na badaniach frapującego

zagadnienia osobowości zwierząt. Indywidualne różnice profili behawioralnych zwierząt są znane i notowane nawet u niższych grup taksonomicznych. Równocześnie też stałość zachowań może wydawać się często maladaptatywna w stosunku do pełnej plastyczności zachowań. Dlatego też wyjaśnianie mechanizmów wpływających na istnienie osobowości zwierząt stanowi ważny wkład do ekologii behawioralnej. Może też mieć istotne znaczenie dla przewidywania wpływu zmian klimatycznych na migracje. Tylko osobniki o odpowiednich zestawach cech behawioralnych (np. bardziej aktywne i agresywne) są zdolne do eksplorowania nowych terenów i ich zasiedlania.

W najbliższym czasie będę również włączony w realizację międzynarodowego grantu naukowego finansowanego przez Szwedzką Radę Badawczą (*Vetenskapsrådet*), którego głównym celem jest sprawdzanie potencjału ewolucyjnego owadów bardzo wrażliwych na globalne zmiany klimatu. Oprócz klasycznych analiz zmienności genetycznej kluczowych cech historii życiowych, będziemy analizować również tzw. ukrytą zmienność genetyczną (ang. *cryptic genetic variation*), która ujawnia się tylko wtedy, gdy organizmy są eksponowane na nagłe, nieprzewidywalne zmiany w środowisku (np. fale gorąca). Wyniki z tych eksperymentów będą mieć kluczowe znaczenie dla predykcji reakcji na poziomie osobnika, populacji i nawet ekosystemu na zakłócenia w środowisku.

W czasie realizacji wyżej opisanych badań będę poszerzać swój warsztat analityczny, np. programowanie w środowisku R, czy też doskonalić umiejętność analizy cech fizjologicznych badanych organizmów. W konsekwencji spodziewam się być autorem i współautorem prac publikowanych w wiodących czasopismach naukowych, jak również planuję szeroko popularyzować wyniki swoich badań.

