

## Załącznik II

### AUTOREFERAT

1. **Imię i nazwisko:** Rafał Bernard
2. **Posiadane dyplomy, stopnie naukowe – z podaniem nazwy, miejsca i roku uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej:**
  - magister nauk biologicznych w zakresie biologii, Wydział Biologii Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, 1991
  - doktor nauk biologicznych w zakresie biologii, Wydział Biologii Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, 1999
  - rozprawa doktorska: „Występowanie i wybrane aspekty biologii *Cercion lindenii* (Selys, 1840) (Odonata: Coenagrionidae) w Polsce
3. **Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych:**

Zatrudniony w Zakładzie Zoologii Ogólnej Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu od 1 października 1991 roku do dnia dzisiejszego (pełen etat), obecnie na stanowisku adiunkta.
4. **Wskazanie osiągnięcia wynikającego z artykułu 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.):**

TYTUŁ GŁÓWNEGO OSIĄGNIĘCIA NAUKOWEGO:

**Reliktowe występowanie wschodniopalearktycznej odonatofauny refugialnej w Europie jako efekt postglacjalnych procesów zoogeograficznych i strategii życiowych gatunków**

PUBLIKACJE SKŁADAJĄCE SIĘ NA GŁÓWNE OSIĄGNIĘCIE NAUKOWE:

1. **Bernard R.** 2002. First records of *Aeshna crenata* Hagen, 1856 in Lithuania with selected aspects of its biology (Odonata: Aeshnidae). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 202: 1-21.

2. **Bernard R.**, Wildermuth H. 2005a. *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) in Europe: a case of a vanishing relict (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 34(4): 335-378. IF 0.355, MNiSW 20.

wkład własny (R. Bernard):

pomysł i koncepcja badań i pracy; badania terenowe w Polsce, Litwie, Łotwie i Estonii; analiza i interpretacja danych własnych i przeważający udział w analizie i interpretacji innych danych z Europy i Azji; przygotowanie publikacji (w tym ujęcie i dyskusja problemu i poszczególnych zagadnień, diagnozy, interpretacje, hipotezy, wnioski); korekta pracy po recenzjach.

wkład współautora publikacji (procentowy i w postaci określenia słownego) podany jest w jego oświadczeniu w Załączniku III.

3. **Bernard R.**, Wildermuth H. 2005b. Verhaltensbeobachtungen an *Nehalennia speciosa* in Bezug auf Raum, Zeit und Wetter (Odonata: Coenagrionidae). *Libellula* 24(3/4): 129-153.

wkład własny (R. Bernard):

pomysł i koncepcja badań i pracy; badania terenowe w Polsce (w mniejszej części razem ze współautorem), Litwie, Łotwie i Estonii; analiza i interpretacja danych własnych i literaturowych; przygotowanie publikacji w wersji angielskiej (w tym ujęcie i dyskusja problemu i poszczególnych zagadnień, interpretacje, diagnozy, hipotezy, wnioski); korekta merytoryczna pracy po recenzjach.

wkład współautora publikacji (procentowy i w postaci określenia słownego) podany jest w jego oświadczeniu w Załączniku III.

4. **Bernard R.**, Kosterin O.E. 2010. Biogeographical and ecological description of the Odonata of eastern Vasyugan Plain, West Siberia, Russia. *Odonatologica* 39(1): 1-28. IF 0.355, MNiSW 20.

wkład własny (R. Bernard):

pomysł i koncepcja badań i publikacji; współudział w badaniach terenowych na Syberii; współudział w analizie i interpretacji zebranych w ich trakcie danych; przygotowanie publikacji (w tym ujęcie i dyskusja problemów badawczych i poszczególnych zagadnień, diagnozy, hipotezy, wnioski); korekta pracy po recenzjach.

wkład współautora publikacji (procentowy i w postaci określenia słownego) podany jest w jego oświadczeniu w Załączniku III.

5. **Bernard R.**, Daraż B. 2010. Relict occurrence of East Palaearctic dragonflies in northern European Russia, with first records of *Coenagrion glaciale* in Europe (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 13(1): 39-62, 1 tablica (plate). IF 0.791.

wkład własny (R. Bernard):

pomysł i koncepcja badań i pracy, badania terenowe w Rosji, analiza i interpretacja danych własnych i innych pochodzących z Europy i Azji, przygotowanie publikacji (w tym ujęcie i dyskusja problemu i poszczególnych zagadnień, koncepcja paleogeograficzna, diagnozy, hipotezy, wnioski), korekta pracy po recenzjach.

wkład współautora publikacji (procentowy i w postaci określenia słownego) podany jest w jego oświadczeniu w Załączniku III.

6. **Bernard R.**, Schmitt T. 2010. Genetic poverty of an extremely specialized wetland species, *Nehalennia speciosa*: implications for conservation (Odonata: Coenagrionidae). Bulletin of Entomological Research 100(4): 405-413. IF 1.909, MNiSW 32.

wkład własny (R. Bernard):

pomysł i koncepcja badań i pracy, zebranie materiału do badań w Polsce i na Litwie, analiza i interpretacja rezultatów badań (w tym współudział w analizie danych statystycznych), większościowy udział w przygotowaniu publikacji (w tym ujęcie i dyskusja problemu i poszczególnych zagadnień, interpretacje, diagnozy, hipotezy, wnioski), korekta pracy po recenzjach.

wkład współautora publikacji (procentowy i w postaci określenia słownego) podany jest w jego oświadczeniu w Załączniku III.

7. **Bernard R.**, Heiser M., Hochkirch A., Schmitt T. 2011. Genetic homogeneity of the Sedgling *Nehalennia speciosa* (Odonata: Coenagrionidae) indicates a single Würm glacial refugium and trans-Palaearctic postglacial expansion. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 49(4): 292-297. IF 1.384, MNiSW 32.

wkład własny (R. Bernard):

pomysł i koncepcja badań i pracy, zebranie materiału do badań w Polsce, na Litwie i na Syberii oraz zorganizowanie materiału badawczego z Dalekiego Wschodu Azji i Niemiec; przeważający udział w analizie i interpretacji rezultatów badań oraz w przygotowaniu publikacji (w tym ujęcie i dyskusja problemu i poszczególnych zagadnień, koncepcja filogeograficzna, hipotezy, wnioski), korekta pracy po recenzjach.

wkład współautorów publikacji (procentowy i w postaci określenia słownego) podany jest w ich oświadczeniach w Załączniku III.

Wszystkie poniżej przedstawione dane, wyniki analiz, ujęcia, koncepcje, hipotezy i wnioski są mojego autorstwa (lub współautorstwa z większościowym wkładem mojej pracy) i stanowią treść moich publikacji, składających się na przedkładane osiągnięcie naukowe<sup>1</sup>.

## OBIEKT BADAŃ

Gatunki ważek (Odonata) reprezentujące w Europie wschodniopalearktyczną faunę refugialną, których wspólnymi cechami są:

- postglacjalna kolonizacja Azji i Europy ze wschodniopalearktycznych refugium glacialnych;
- bardzo rozległy, transpalearktyczny (przynajmniej w przeszłości) zasięg występowania;
- obecnie już mniej lub bardziej reliktowe występowanie w Europie.

*Nehalennia speciosa* (Charpentier), *Coenagrion glaciale* (Selys) i *Coenagrion hylas* (Trybom) z rodziny łątkowatych Coenagrionidae oraz przedstawiciele rodziny żagnicowatych Aeshnidae, *Aeshna crenata* Hagen i *Aeshna serrata* Hagen.

## CELE BADAŃ:

- zdiagnozowanie i wyjaśnienie współczesnego obrazu zasięgu i stanu zachowania tych gatunków na podstawie procesów zoogeograficznych, paleogeograficznych i strategii życiowej;
- rozpoznanie występowania tych gatunków w przestrzeni i czasie, składającego się na ich obraz rozmieszczenia, historię i strategię życiową ze wskazaniem czynników kluczowych, decydujących o ich obecnym stanie zachowania.

Poniżej przedstawiam moje osiągnięcie naukowe w postaci:

- jego określenia,
- merytorycznego omówienia, z wyróżnieniem poszczególnych gatunków i aspektów,
- podsumowania, zawierającego najważniejsze wnioski (strona 24).

W części końcowej (strona 27) wyszczególniam w punktach zawartość poszczególnych publikacji.

---

<sup>1</sup> Informacje dotyczące IF oraz cytowań publikacji zamieszczone są w załączniku IV na stronie 13.

## OKREŚLENIE OSIĄGNIĘCIA

**Efektom moich studiów, realizowanych samodzielnie lub w zespole pod moim kierownictwem i z moim większościovym udziałem, jest:**

- wyjaśnienie podłoża (a po części i odkrycie samego faktu) reliktoowego występowania wschodniopalearktycznej odonatofauny refugialnej w Europie na podstawie analizy zmian i procesów zoogeograficznych oraz strategii życiowej gatunków;
- wykrycie, zdefiniowanie i scharakteryzowanie współczesnego zróżnicowania zoogeograficznego i stanu zachowania tych gatunków w relacji do ich różnej wrażliwości klimatycznej, siedliskowo-mikroklimatycznej i paleogeografii, w tym między innymi wskazanie czynników kluczowych, decydujących o stanie zachowania i reakcji (przetrwaniu lub wycofaniu się) gatunków;
- wskazanie (z uzasadnieniem) na powszechniejszą i rozleglejszą niż dotąd sądzono wczesnopostglacjalną kolonizację Europy przez reprezentantów mandżurskiego elementu fauny, a zwłaszcza grupy gatunków stenothermalnych z preferencjami do niższych temperatur wody (ang. „cold-stenothermal fauna”);
- wykrycie i interpretacja paleogeograficzna (a także w kontekście strategii życiowej) bardzo specyficznych cech genetycznych *Nehalennia speciosa* – przedstawiciela dotąd niebadanych w tym zakresie transpalearktycznych gatunków torfowiskowych związanych z południem strefy borealnej i północą umiarkowanej.

## OMÓWIENIE

### WSTĘP

Ważki (Odonata) należą do grup o szczególnie dynamicznie zmieniającym się obrazie rozmieszczenia. Z jednej strony doskonale wykorzystują powstające dogodnie uwarunkowania pogodowe, klimatyczne i siedliskowe, przemieszczając się i kolonizując nowe obszary. Z drugiej strony zasięgi i obszary występowania wielu gatunków kurczą się i ulegają fragmentacji z powodu zmian siedliskowych i klimatycznych. Niektóre ważki są więc czułymi organizmami wskaźnikowymi, informującymi o zmianach i stanie zachowania siedlisk.

W ostatnich dwóch dziesięcioleciach wiele uwagi poświęcono rozszerzaniu i dryfowi zasięgów niektórych gatunków ważek w kierunku północnym, zwłaszcza reprezentantów elementów śródziemnomorskich, pontyjskich i kaspjskich. Publikacje o nich traktujące

stanowią niemałą część także mojego dorobku badawczego (patrz omówienie moich pozostałych osiągnięć naukowych). Natomiast stosunkowo niewielka część piśmiennictwa europejskiego dotyczy tzw. gatunków wschodnich, zwłaszcza tych rzadszych, słabo reprezentowanych lub niereprezentowanych w środkowej i zachodniej Europie. Wpływ miał na to z pewnością brak ponadlokalnych specjalistów w całej wschodniej Europie. Znalazło to odzwierciedlenie w pominięciu europejskiej części Rosji w opracowaniach europejskich (np. Dijkstra i Lewington 2006<sup>2</sup>) i słabej jakości danych faunistycznych z obszarów Ukrainy, Białorusi, Litwy, Łotwy, Estonii, a także Polski, nie wspominając już o ubóstwie danych dotyczących biologii i ekologii tych gatunków. Z tego powodu strategię i historię życiową, podobnie jak i elementy zoogeografii tych gatunków, pozostawały w dużej mierze nieznane.

Studia zoogeograficzno-ekologiczne prowadzone przeze mnie w latach 1999-2011 skupiły się zwłaszcza na najmniej znanych oraz w ogóle nieznanym przedtem w Europie gatunkach reprezentujących wschodniopalearktyczną faunę refugialną, których wspólną cechami są: postglacjalna kolonizacja Azji i Europy z wschodniopalearktycznych refugium glacialnych, bardzo rozległy, transpalearktyczny (przynajmniej w przeszłości) zasięg występowania i obecnie już mniej lub bardziej reliktywne występowanie w Europie.

Badania realizowane były w każdym przypadku i aspekcie według moich koncepcji i przeze mnie (wyjąwszy techniczną część badań genetycznych, wykonanych w laboratorium specjalistycznym), częściowo przy współudziale specjalistów z Niemiec, Szwajcarii i Rosji oraz polskich amatorów-pasjonatów, pomagających w gromadzeniu danych terenowych. Badania terenowe prowadziłem w trakcie piętnastu ekspedycji badawczych – zaplanowanych pod kątem realizacji powyższych celów – na Litwie, Łotwie, w Estonii, europejskiej części Rosji, na Syberii, oraz podczas wieloletniej pracy w Polsce. Do analiz i syntetycznych ujęć wykorzystałem także wszelkie publikowane dane z Europy i Azji dotyczące interesujących mnie gatunków oraz niepublikowane wcześniej dane podstawowe, udostępnione mi przez licznych specjalistów.

## RELIKTY WSCHODNIOPALEARKTYCZNEJ FAUNY REFUGIALNEJ W EUROPIE – ANALIZA ZOOGEOGRAFICZNO-EKOLOGICZNA

1. *Coenagrion glaciale* i *Coenagrion hylas* – postglacjalne dysjunktywne relikty elementu mandżurskiego

---

<sup>2</sup> Dane bibliograficzne kilku cytowanych publikacji, innych niż własne, do których odwołanie było tu niezbędne dla porównania, podane są w spisach literatury w poszczególnych moich publikacjach.

Poszukując gatunków wschodniopalearktycznych, zorganizowałem wyprawę badawczą na Nizinę Zachodniosyberyjską, a przede wszystkim intensywne badania na wchodzącej w jej skład Nizinie Vasjuganu. Objąłem nimi zestaw typowych siedlisk zachodniosyberyjskich, nigdy przedtem niebadanych wyczerpująco (Bernard i Kosterin 2010). Wykryłem wówczas zaledwie jeden gatunek wschodniopalearktyczny, reprezentujący element mandżurski, a mianowicie rzeczną gadziogłówkę *Shaogomphus postocularis* (Selys). Rzeka Iksa, gdzie stwierdziłem występowanie tego gatunku, jest najbardziej na zachód i północ wysuniętym stanowiskiem w całym jego zasięgu występowania, jedynym położonym na równinie na zachód od Obu. Dotarł on tam, zapewne migrując wzdłuż Obu i jego dopływów z odległego o prawie 200 km głównego arealu (Bernard i Kosterin 2010).

Badania te potwierdziły więc fakt, że zachodnie granice zasięgów (lub przynajmniej zwartych trzonów zasięgów) gatunków wschodniopalearktycznych reprezentujących mandżurski element fauny, przebiegają wzdłuż Jeniseju i górnego Obu (Bernard i Kosterin 2010). Przyczynę braku tych gatunków w zachodniej Syberii należy upatrywać w zachodniosyberyjskim spektrum siedliskowym, które jest w olbrzymim stopniu zdominowane przez układy torfowiskowe i w większości nie stwarza dogodnych warunków dla ważek o innych preferencjach siedliskowych.

*Coenagrion glaciale* i *Coenagrion hylas* to gatunki wschodniopalearktyczne, których rdzeń zasięgu obejmuje przede wszystkim Daleki Wschód Rosji i przyległe obszary krajów sąsiadujących, występują one jednak na dużych obszarach wschodniej i centralnej Syberii (Bernard i Daraż 2010). Przed moimi badaniami, *C. glaciale* znany był w kierunku zachodnim po jezioro Bajkał i Angarę, a *C. hylas* po Jenisej i obszary nad górnym Obem, a dalej ku zachodowi z małej wyspy zasięgu (tj. izolaty<sup>3</sup>) w na Uralu Polarnym i równie niewielkiej na północnych pogórzach środkowych Alp. Ta ostatnia była jedynym dowodem na to, że nawet tak zdecydowanie wschodniopalearktyczne ważki mogły niegdyś dotrzeć do Europy.

Nowe dane z północnej Rosji europejskiej, zgromadzone przeze mnie w regionie piniejskim Archangielskiej Oblasti, znacząco zmieniły wcześniej znany, i – zdawało się – ugruntowany, obraz rozmieszczenia tych gatunków (Bernard i Daraż 2010). *C. glaciale* został po raz pierwszy stwierdzony w Europie, w odległości 3200 km od znanej dotąd zachodniej granicy zasięgu. Równocześnie w tym samym roku wykryto jego występowanie na azjatyckim przedgórzu Uralu Południowego, w odległości 1350 km od izolaty europejskiej. Zasięg występowania *C. glaciale*, dotąd uważany za zwarty i ograniczony do wschodniej Palearktyki, okazał się znacznie szerszy i dysjunktywny (Bernard i Daraż 2010). Nowo odkryty przeze mnie drugi obszar występowania *C. hylas* w Europie jawi się natomiast jako

---

<sup>3</sup> na określenie izolowanej wyspy zasięgu gatunku stosowany jest termin „izolata”, zaczerpnięty z terminologii angielskiej

brakujące ogniwo w obrazie występowania tej łątki. Znajduje się bowiem pomiędzy głównym zasięgiem azjatyckim (1950 km od niego), izolatą polarnouralską (1070 km) i izolatą alpejską (2590-2720 km) (Bernard i Daraż 2010). Warto tu zaznaczyć, że w mojej publikacji (Bernard i Daraż 2010) po raz pierwszy krytycznie przeanalizowano i przedstawiono (według obecnego stanu wiedzy) cały zasięg występowania tych gatunków<sup>4</sup>. Dokładnie opisano także i zilustrowano diagnostyczne cechy morfologiczne *C. glaciale* – gatunku dotąd mało znanego.

Obecne dysjunktywne rozmieszczenie *C. glaciale* i *C. hylas* jest konsekwencją paleoklimatycznych oscylacji. Obydwa gatunki miały z pewnością o wiele większy zasięg i obszar występowania w przeszłości, wycofały się jednak z zachodniej części swoich zasięgów, pozostawiając jedynie nieliczne izolaty (Bernard i Daraż 2010). Gatunki te są najprawdopodobniej reprezentantami elementu mandżurskiego, tzn. przetrwały ostatni okres lodowcowy w refugium mandżurskim, które stało się bazą ich postglacjalnej ekspansji terytorialnej (Lohmann 1992, Bernard i Daraż 2010). Dla tych tajgowych, stenothermalnych gatunków z preferencjami do wód chłodnych (ang. cold-stenothermal fauna) najlepsze warunki do ekspansji wystąpiły zapewne w chłodnych okresach pod koniec plejstocenu (w interstadiale bølling-allerød) i na początku holocenu. Można więc założyć, że ta ekspansja miała swoją pierwszą fazę pomiędzy 14 500 a 12 700 BP, a następnie, po fazie pewnego regresu w młodszym dryasie, mogła być kontynuowana w okresie preborealnym, pomiędzy 11 500 i 10 000 BP (Bernard i Daraż 2010).

Dotąd wydawało się, że późnoglacjalna i wczesna postglacjalna ekspansja fauny azjatyckiej miała różny zasięg u różnych gatunków ważek, w wielu przypadkach niesięgający lub ledwie sięgający Europy. Zdawał się za tym przemawiać współczesny obraz zasięgu niektórych gatunków, w tym nieobecność w Europie *C. glaciale*, *Coenagrion lanceolatum* (Selys) czy *Somatochlora graeseri* (Selys). Odkrycie izolaty *C. glaciale* w Europie (oraz ostatnio *S. graeseri* dokładnie w tym samym miejscu) zdecydowanie przemawia jednak za tym, że wczesna fala wschodnich kolonizatorów sięgnęła w większości przypadków (jeżeli nie we wszystkich) daleko w głąb Europy. Obejmowała ona również takie gatunki jak *Aeshna crenata*, *Aeshna serrata* czy *Coenagrion johanssoni* (Wallengren).

---

<sup>4</sup> W tym samym rejonie (piniejskim) wykryłem ostatnio także występowanie trzeciego, obok *C. glaciale* i *C. hylas*, gatunku z tej wschodniopalearktycznej grupy – *Somatochlora graeseri* Selys. Zachodnia granica jego zwartego zasięgu przebiega wzdłuż Jeniseju i przez basen górnego Obu aż po Ałtaj. Dalej ku zachodowi gatunek ten znany był dotąd tylko z małych i nieopisanych izolat na Uralu. Moja praca traktująca o tym gatunku w Europie i na Uralu (Bernard w druku – 2012) miała ukazać się w czasopiśmie (IF) „Odonatologica” 1 września 2012 roku, jednak z powodu opóźnienia recenzji zostanie opublikowana 1 grudnia 2012 roku. Nie dołączam więc tej pracy do osiągnięcia, ale wykorzystuję ten gatunek do wzmocnienia dowodów na reliktowe występowanie dalekowschodniej fauny refugialnej w Europie. Załączam list redaktora naczelnego czasopisma „Odonatologica”, potwierdzający akceptację pracy i datę jej opublikowania.



Według koncepcji paleogeograficznej de Lattina (1959), regres wielu gatunków szeroko rozprzestrzenionych w późnym plejstocenie i wczesnym holocenie rozpoczął się wraz ze zmianami klimatycznymi i siedliskowymi w okresie borealnym i na początku okresu atlantyckiego, tj. pomiędzy 10 000 a 8200 BP. Zdecydowanie pogłębił się następnie w holocenijskim optimum klimatycznym w okresie atlantyckim, by osiągnąć maksimum w jego późnej fazie, 6000-5500 BP. Wydaje się, że reakcja gatunków ważek przebiegała według trzech głównych scenariuszy (Bernard i Daraż 2010):

- i. pierwszego, reprezentowanego przez gatunki obecnie nieomal transpalearktyczne, ale o wyraźnie wschodniopalearktycznych nawiązaniach, wyrażających się w historii postglacjalnej i rozległym syberyjsko-dalekowschodnim rdzeniu zasięgu (*Aeshna crenata*, *Coenagrion johanssoni*); europejskie zasięgi tych gatunków przesunęły się bądź skurczyły zdecydowanie ku północy – która była najmniej dotknięta przez zmiany klimatyczne – ale zachowały relatywnie dużą powierzchnię, zwartą strukturę i połączenie z głównym zasięgiem na Syberii;
- ii. drugiego, reprezentowanego przez transpalearktyczne gatunki stenotermalne, występujące we wodach chłodnych i ściśle związane z torfowiskami, postrzegane dziś jako formy północne i górskie (*Aeshna caerulea*, *Somatochlora alpestris*); ich obszar występowania uległ rozdzieleniu na dwie części – zwartą lub słabo pofragmentowaną część borealno-arktyczną i oddzieloną od niej szeroką dysjunkcją, a do tego silnie pofragmentowaną część górsko-alpejską;
- iii. trzeciego, reprezentowanego przez wschodniopalearktyczne gatunki stenotermalne, preferujące wody chłodne (*C. glaciale*, *C. hylas* oraz odkryta ostatnio przez mnie S. *graeseri*); ich zasięg występowania skurczył się zdecydowanie w największym stopniu, gatunki te, wycofując się daleko ku wschodowi w głąb Azji, pozostały tylko w nielicznych izolatach w Europie (prawdopodobnie głównie na północnym wschodzie) oraz na Uralu i jego pogórzach; gatunki te są klasycznymi postglacjalnymi relikdami w Europie (Bernard i Daraż 2010).

W późniejszych chłodniejszych okresach, np. na początku okresu subborealnego, zasięgi niektórych spośród tych gatunków ulegały prawdopodobnie częściowej odbudowie, a w cieplejszych, jak w okresie subatlantyckim, prawdopodobnie kurczyły się ponownie. Można przypuszczać, że przebieg i zakres tych zmian były zgodne z powyższymi wzorcami, ale w przypadku gatunków trzeciego scenariusza zmiany te były zapewne najmniejsze, jeżeli w ogóle miały miejsce. Dodatkowo współczesne oddziaływanie człowieka mogło istotnie ujemnie wpływać na obszar występowania większości tych gatunków, zwłaszcza w środkowej i zachodniej Europie.

Północ europejskiej części Rosji została w mniejszym stopniu dotknięta przez holocenijskie oscylacje klimatyczne. Dzięki temu gatunki stenotermalne, preferujące wody

chłodne, miały szansę znaleźć tu – przynajmniej lokalnie – dogodne warunki do przetrwania nawet w najtrudniejszych okresach (Bernard i Daraż 2010). Jednak sam surowy klimat nie jest czynnikiem wystarczającym dla przetrwania *C. glaciale*, *C. hylas* (i nowo odkrytej *S. graeseri*). Ogólnie preferują one wody chłodne, przemarzające głęboko przez długi okres czasu lub zasilane przez zimne dopływy (także wysięki źródliskowe), dodatkowo o niskiej lub umiarkowanej trofii (Bernard i Daraż 2010 i literatura tam cytowana). Preferencje te są najbardziej wyraziste na obrzeżach zasięgu, gdzie gatunki te są jeszcze bardziej stenotopowe niż w jego rdzeniu i wymagają bardzo specyficznej kombinacji surowego klimatu oraz warunków siedliskowych i mikroklimatycznych (Bernard i Daraż 2010). Taką kombinację znalazły w okolicach Pinegi na północy europejskiej Rosji i zapewne dzięki niej przetrwały tam przez ostatnie 5000-6000 lat (przypuszczalny wiek izolaty). Tworzą ją trzy istotne elementy:

- surowy klimat, z krótkimi, ale ciepłymi okresami późnej wiosny i lata;
- w szczególnym stopniu kras – odpowiedzialny za dominujący rys siedliskowy i mikroklimatyczny tego terenu;
- chłodna, świerkowa tajga, pogłębiająca surowość warunków mikroklimatycznych, ale z drugiej strony zapewniająca osłonę przeciwwietrzną, istotną zwłaszcza dla *C. glaciale*, aktywnego w bardziej wietrzny i chłodny okresie wiosennym (Bernard i Daraż 2010).

Z punktu widzenia wymagań siedliskowych ważek (a zwłaszcza omawianych gatunków), wpływ krasu przejawia się w:

- obszerniejszym spektrum siedliskowym, niezdominowanym w takim stopniu przez wody torfowiskowe, jak w przypadku większości pozostałych obszarów północnych; taka różnorodność zapewnia dogodne warunki dla gatunków niezwiązanych z wodami torfowiskowymi;
- skonstrastowanych i lokalnie bardziej surowych warunkach mikroklimatycznych, zarówno lądowych, jak i wodnych, przejawiających się m.in. przewlekłym zaleganiem chłodnego powietrza w zagłębieniach terenu i, co szczególnie istotne, niskimi temperaturami wody;
- mineralnym dopływem przy ciągle relatywnie niskiej trofii wody (Bernard i Daraż 2010).

Jednocześnie warto podkreślić, że wszystkie stanowiska tych gatunków leżą w wąskim pasie tajgi ciągnącym się wzdłuż doliny rzeki Pinega, pomiędzy nią a stopniem wyniesionego krasowego plateau. Wskazuje to nie tylko na fakt, że w tym szczególnym układzie geomorfologicznym wykształciła się wspomniana specyficzna kombinacja, ale także na istotną rolę korytarza migracyjnego doliny dużej rzeki w kształtowaniu lokalnego rozmieszczenia tych ważek.

W rezultacie moich badań zrodziło się istotne pytanie o to, czy podobny charakter zasięgu i obraz rozmieszczenia może występować także w przypadku wschodniopalearktycznych przedstawicieli innych grup zwierząt i roślin. Oprócz ważek z pewnością były i są jeszcze w Europie także inne zwierzęta, które szeroko rozprzestrzeniły się tu w końcu plejstocenu i na początku holocenu, a następnie przeżyły głęboki regres, ograniczając swoje występowanie jedynie do małych wysp arealu, zapewniających szczególną kombinację warunków klimatycznych, mikroklimatycznych i siedliskowych. Rezultaty faunistycznych badań skoczogonków (Collembola) w rejonie piniejskim (Babenko 2008) zdają się w pełni potwierdzać te przypuszczenia, jednak w przypadku tak słabo jeszcze w Rosji zbadanej grupy należy zachować pewną ostrożność w wyciąganiu wniosków.

## 2. *Aeshna serrata* – relikwyt według pierwszego czy trzeciego scenariusza postglacjalnego?

*Aeshna serrata* występuje na dużym obszarze Palearktyki, w obrębie północnych i środkowych szerokości geograficznych, głównie w Azji, od wschodnich jej rubieży aż po Ural. Biorąc pod uwagę historię glacialną oraz postglacialną ekspansję, można tę żagnicę z dużym prawdopodobieństwem określić jako gatunek policentryczny, czyli taki, który przetrwał ostatnie zlodowacenie w wielu refugiach. Zapewne jest to jednak przede wszystkim reprezentant mongolsko-kazachskich elementów fauny (Bernard i Daraż 2010). Należałoby więc spodziewać się, że ważka ta będzie reprezentować pierwszy scenariusz historii postglacjalnej (Bernard i Daraż 2010, wyjaśnienie scenariuszy w rozdziale poświęconym *C. glaciale* i *C. hylas*). W tym ujęciu skolonizowałaby ona Europę na początku holocenu, a w późniejszych okresach jej zasięg w Europie skurczyłby się znacznie ku północy. Powinien jednak pozostać jeszcze relatywnie duży i w miarę zwarty (Bernard i Daraż 2010). Tymczasem dotąd znana była w Europie jedynie stosunkowo mała wyspa arealu tego gatunku, obejmująca fragmenty wybrzeża Bałtyku w Estonii, Finlandii i Szwecji, w tym ostatnim kraju sięgająca także po kilka jezior na śródlądziu. Taki obraz dysjunktywnego zasięgu, przedzielonego olbrzymimi, jak się wydawało, niezasiedlonymi obszarami północnej Rosji, wskazywałby na inny – trzeci scenariusz postglacjalny. W tym ujęciu *A. serrata* należałaby do dalekowschodnich gatunków wschodniopalearktycznych, które przetrwały ostatnie zlodowacenie w refugium mandżurskim i przyległych obszarach. Nie zgadzałoby się to z zoogeograficzną diagnozą tego gatunku przedstawioną powyżej (Bernard i Daraż 2010).

Odkrycie tego gatunku w regionie piniejskim na północy europejskiej części Rosji pozwoliło rozstrzygnąć ten dylemat. Rozpowszechnienie *A. serrata* na badanym obszarze wskazuje, że istnieje swego rodzaju most zasięgowy pomiędzy głównym zasięgiem na

Syberii a wokółbałtyckim obszarem występowania. Taki obraz zasięgu w Europie stanowi potwierdzenie pierwszego scenariusza, a więc i zoogeograficznej diagnozy tego gatunku (Bernard i Daraż 2010). Zasięg w północnej części Rosji jest zapewne w pewnym stopniu pofragmentowany, gdyż gatunek może tu zasiedlać tylko niektóre rodzaje wód stojących, w regionie pinieżskim te kształtowane przez zjawiska krasowe (Bernard i Daraż 2010). Zajmowane przez tę żagnicę siedliska nietorfowiskowe, z wysokimi, szuwarowymi helofitami, nie są jednak na tyle rzadkie w tej części Europy, aby ograniczyć jej występowanie tylko do krasowego regionu pinieżskiego.

### 3. *Aeshna crenata* – relik t o zawężonym spektrum siedliskowym na krawędzi zasięgu

Postglacjalna historia żagnicy syberyjskiej *Aeshna crenata* biegła, w mojej opinii, według pierwszego scenariusza (Bernard i Daraż 2010). Ten niewątpliwie polirefugialny w trakcie ostatniego zlodowacenia gatunek skolonizował po nim prawie całą północną i środkową Palearktykę. W Azji jego areal pozostał po dziś dzień niezwykle rozległy, co wskazuje na różne wschodniopalearktyczne glacialne refugia gatunku. Natomiast w Europie zasięg występowania żagnicy syberyjskiej znacznie się skurczył, do pasa biegnącego od Uralu, przez północną Rosję, po południowo-wschodnią Finlandię. W tym kontekście grupa stanowisk znaleziona przeze mnie w północno-wschodniej Litwie (Bernard 2002), jedno stanowisko wykryte w południowo-wschodniej Łotwie (Bernard 2003) i jedno znane z północno-wschodniego krańca Białorusi jawią się jako niewielkie, wyspowe, reliktowe już obszary występowania. Potwierdzeniem takiej wyspowej pozycji były bezskuteczne poszukiwania tego gatunku, prowadzone przeze mnie i lokalnych entomologów na wielu innych obszarach Litwy i Łotwy, zarówno wokół znanych stanowisk, jak i w znacznej odległości od nich. Warto zaznaczyć, że litewska wyspa arealu znajduje się w części kraju cechującej się najbardziej kontynentalnym klimatem, opisanym przez wskaźnik Chromowa – kontynentalizmu klimatu – na poziomie 80-81% (Bernard 2002).

Na wschodniopalearktyczne korzenie postglacjalne arealu żagnicy syberyjskiej wskazuje nie tylko forma i wielkość dzisiejszego zasięgu. Ich świadectwem jest też fakt zróżnicowania wybiórczości siedliskowej. Gatunek jest bowiem zdecydowanie stenotopowy na Litwie, gdzie zasiedla wyłącznie niektóre małe, śródleśne, ubogie w nutrienty zbiorniki, otoczone wąskim torfowiskiem sfagnowym, o charakterystycznie ukształtowanej strefie przybrzeżnej obfitującej w niektóre gatunki turzyc, a zwłaszcza w kępy *Carex elata* (Bernard 2002). Pozostaje stenotopowy także na północy europejskiej Rosji, choć zasiedlony zakres małych zbiorników jest tu już szerszy (Bernard i Daraż 2010). Natomiast już w zachodniej części Syberii żagnica syberyjska jest wyraźnie eurytopowa, wręcz wszechobecna: występuje we wszelkiego rodzaju wodach stojących, torfowiskowych i nietorfowiskowych, a

także we wodach wolno płynących (Bernard i Kosterin 2010). Taka przemiana generalisty w specjalistę siedliskowego pomiędzy rdzeniem a pograniczem zasięgu znana jest nie tylko u *A. crenata*, ale także u niektórych innych gatunków (Bernard 2002). Zapewne jest to przede wszystkim efekt większej wrażliwości gatunku na niektóre czynniki siedliskowe na krańcu zasięgu, w możliwych do zaakceptowania, ale nie optymalnych warunkach klimatycznych i mikroklimatycznych. Nie można jednak a priori wykluczyć także innych przyczyn, np. innego obrazu konkurencji międzygatunkowej.

Aby określić ewentualny wpływ konkurencji międzygatunkowej na zawężenie spektrum siedliskowego *A. crenata* oraz zależności pomiędzy nim a behawiorem gatunku, przeprowadzono badania na reliktowych stanowiskach litewskich i w obrębie rdzenia areálu w zachodniej Syberii (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010). Trzeba tu podkreślić, że opis aspektów wylotu oraz behawioru samców i samic, przedstawiony na bazie litewskich danych (Bernard 2002), był pierwszą tak dokładną charakterystyką tych elementów historii życiowej *A. crenata*.

Behawior *A. crenata* nie różni się znacząco w rdzeniu i na obrzeżu areálu gatunku (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010). Nic nie wskazuje także na to, aby zawężenie spektrum siedliskowego żagnicy syberyjskiej na krańcu zasięgu miało związek z konkurencją międzygatunkową. Badania nad koegzystencją wielkich żagnic z rodziny Aeshnidae pokazały bowiem, że w obu rejonach terytorialne samce *A. crenata* zachowują absolutnie dominującą pozycję nad lustrem wody i obrzeżami zbiornika (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010) – reliktowe występowanie na pograniczu areálu nie ma więc wpływu na ten element. Samce żagnicy syberyjskiej limitują, czy nawet eliminują obecność samców innych gatunków, takich jak *Aeshna juncea* (Linnaeus), *Aeshna subarctica* Walker, *Aeshna cyanea* (O.F. Müller) i *Aeshna grandis* (Linnaeus). Ta dominacja jest tym bardziej zaznaczona, im większe jest zagęszczenie samców *A. crenata*. Nie oznacza to jednak, że koegzystujące gatunki żagnic zostają całkowicie wyparte ze zbiornika, wręcz przeciwnie: kondycja ich lokalnych populacji wydaje się zupełnie dobra. Wyraźnie wskazywał na to fakt, że choć prawie nie obserwowano imagines, znajdowano liczne wylinki tych gatunków, zwłaszcza *A. juncea* i *A. subarctica* (Bernard 2002). Wy tłumaczeniem tej sytuacji okazały się formy międzygatunkowej segregacji przestrzennej i czasowej, dające możliwość współwystępowania tych potencjalnie nietolerujących się gatunków (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010). Świadczyły o niej choćby przypadki, gdy w miejsce odłowionego przeze mnie samca *A. crenata* w krótkim czasie pojawiał się terytorialny samiec *A. juncea*, *A. cyanea* lub *A. subarctica* (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010). Samce innych gatunków żagnic jawnie wykorzystywały odcinki obrzeży niepodlegające w danym momencie presji *A. crenata*.

Ten bardzo duży i bardzo agresywny gatunek związany jest przede wszystkim z lustrem wody. Terytorialne samce utrzymują terytoria nad nim, sięgając po strefę obrzeży,

jednak rzadko zalatując dalej niż 1-2 m w głąb otaczającego torfowiska (Bernard 2002). Natomiast towarzyszące terytorialne samce *A. subarctica* ograniczały się w swoim występowaniu do torfowcowych mat otaczających zbiornik, zwłaszcza do mokrych lub płytko zalanych ich fragmentów. Gdy samiec *A. subarctica* zalatywał nad roślinność obrzeży zbiornika, był natychmiast atakowany i przeganiany przez miejscowego rezydenta *A. crenata*. Co interesujące, gdy samiec tego drugiego gatunku wlatywał czasem głębiej nad maty torfowcowe, był atakowany i skutecznie przeganiany przez mniejszego samca *A. subarctica*. Występowała więc bardzo zaawansowana, choć nie całkowita segregacja przestrzenna pomiędzy tymi gatunkami (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010). Trzeba tu podkreślić, że na stanowiskach, na których nie występuje *A. crenata*, terytoria *A. subarctica* regularnie obejmują także strefę podtopionej roślinności przy i na obrzeżach zbiornika, niedostępną dla gatunku przy obecności *A. crenata*.

W przypadku pary *A. crenata* – *A. juncea* segregacja ma bardziej złożony, wielowymiarowy charakter, co bez wątpienia wiąże się z typową strefą aktywności *A. juncea*: obrzeżami zbiornika i ich torfowiskowym zapleczem. W większym (niż w przypadku *A. subarctica*) stopniu nakłada się ona ze strefą aktywności *A. crenata*. Obok formy przestrzennej, czyli zajmowania przez *A. juncea* odcinków w danym momencie nieobsadzonych przez terytorialne samce *A. crenata*, segregacja ta przyjmuje także formy czasowo-pogodowe (Bernard 2002, Bernard i Kosterin 2010). Okazało się bowiem, że w gorszych warunkach pogodowych (zachmurzenie, niższe temperatury) samce *A. crenata* nie występują nad zbiornikiem. Natomiast samce *A. juncea* wykorzystują tę nieobecność, regularnie patrolując obrzeża zbiornika, lecąc nad wodą wzdłuż linii roślinności i wypatrując samic.

#### 4. *Nehalennia speciosa* – relikty ze współczesności: perfekcyjna adaptacja w obliczu zmian

Występowanie iglicy małej *Nehalennia speciosa* – najmniejszego europejskiego gatunku ważki – ma już bez wątpienia charakter reliktowy na dużych obszarach Europy (Bernard i Wildermuth 2005a). Jednak od poprzednio omawianych gatunków ten relikty różni się swoim młodym wiekiem – tego charakteru nabył bowiem w ostatnim stuleciu – a także istotnym udziałem człowieka w historii głębokiego regresu. O ile bowiem *C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*, *A. serrata*, *A. crenata* mają charakter typowych reliktyw klimatycznych czy klimatyczno-siedliskowych (w sensie podłoża tego stanu), o tyle iglicę małą można by także nazwać – nieco przewrotnie – reliktem antropogenicznym, ponieważ także człowiek przyczynił się w niemałym stopniu do jej relikwowego charakteru (Bernard i Wildermuth 2005a).

Stan zachowania *N. speciosa* w skali kontynentu, a także będąca jego podłożem, zupełnie niezwykła jak na ważką historia i strategia życiowa, do niedawna były mało znane i w wielu aspektach nieanalizowane. Wieloletnie studia nad tym gatunkiem, które prowadziłem w Polsce, na Litwie, Łotwie, w Estonii i na Syberii, oraz analiza wszystkich dostępnych danych z Europy i Azji pozwoliły na wyjaśnienie i scharakteryzowanie związków istniejących pomiędzy jego zasięgiem występowania, historią postglacjalną, właściwościami genetycznymi, obecnym regresem, strategią i historią życiową (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b, Bernard i Schmitt 2010, Bernard i in. 2011).

Współczesny zasięg iglicy małej jest w zasadzie transpalearktyczny, gdyż rozciąga się od wschodniej Francji i Belgii aż po Japonię, z wyraźną dysjunkcją pomiędzy Niziną Zachodniosyberyjską a Dalekim Wschodem Rosji (Bernard i Wildermuth 2005a). Interpretacje takiej formy i historii zasięgu mogły więc być rozmaite, a przetrwanie ostatniego zlodowacenia w różnych ostojach, w tym także zachodniopalearktycznych, wydawało się bardzo prawdopodobne.

Badania genetyczne – prowadzone zarówno w mniejszej skali terytorialnej, jak i całego zasięgu – dowiodły jednak zupełnie innego scenariusza. *N. speciosa* okazała się bowiem gatunkiem o wyjątkowo małej w porównaniu z wieloma innymi gatunkami zwierząt różnorodności genetycznej (Bernard i Schmitt 2010, Bernard i in. 2011). Ten obraz jest nie tylko bardzo odmienny od dużej różnorodności genetycznej gatunków, które przetrwały ostatnie zlodowacenie w refugiach śródziemnomorskich czy w południowej części Ameryki Północnej. Jest także znacząco inny niż w przypadku gatunków szeroko rozprzestrzenionych w pasie tajgi, które wprawdzie mają niską różnorodność genetyczną, ale i tak istotnie wyższą niż *N. speciosa* (Bernard i in. 2011). Warto tu dodać, że rozmaite tajgowe gatunki zwierząt o olbrzymich arealach były już wcześniej badane pod względem genetycznym, natomiast *N. speciosa* to pierwszy gatunek torfowiskowy o tak rozległym zasięgu, występujący na południu strefy borealnej i na północy umiarkowanej, dla którego przeprowadzono badania genetyczne i zaproponowano koncepcję paleogeograficzną (Bernard i in. 2011).

Różnorodność genetyczna *N. speciosa* jest także wyraźnie niższa niż w przypadku dwóch innych dotąd przebadanych gatunków z rodzaju *Nehalennia*, występujących w Ameryce Północnej. Dystanse genetyczne pomiędzy tymi trzema gatunkami są dość duże. Sugeruje to, że specjacja raczej miała miejsce długo przed plejstoceniem (Bernard i in. 2011).

Zróznicowanie genetyczne pomiędzy populacjami *N. speciosa* okazało się również ekstremalnie niskie, nie można więc było określić żadnego filogeograficznego sygnału (Bernard i Schmitt 2010, Bernard i in. 2011). Także i w tym przypadku, różnice w stosunku do bardzo zróżnicowanych gatunków śródziemnomorskich czy występujących w wysokich górach Europy są bardzo duże. Ale nawet u słabo zróżnicowanych gatunków tajgowych

filogeograficzna struktura jest zauważalna, a zróżnicowanie pomiędzy populacjami większe niż w przypadku *N. speciosa* (Bernard i in. 2011). Dodać tu trzeba jeszcze, że nie odnotowano także zmienności morfologicznej *N. speciosa*, nawet pomiędzy populacjami z krańców olbrzymiego zasięgu (Bernard i in. 2011). Wszystko to wskazuje jednoznacznie, że ostatni wspólny przodek (MRCA) dla żyjących obecnie populacji *N. speciosa* musiał występować całkiem niedawno, najprawdopodobniej nie dawniej niż w trakcie ostatniego zlodowacenia (Bernard i Schmitt 2010, Bernard i in. 2011). Niesie to istotne implikacje dla rozważań biogeograficznych.

Jako że *N. speciosa* jest kladystycznie osadzona pośród amerykańskich gatunków, ten palearktyczny gatunek ma zapewne nearktyczne pochodzenie. Jego amerykański przodek być może skolonizował północno-wschodnią Azję poprzez Beringię w plejstocenie, rozpoczynając proces specjacji allopatrycznej (Bernard i in. 2011).

Niska różnorodność genetyczna gatunku i tak samo niskie zróżnicowanie pomiędzy populacjami zdecydowanie przeczą wcześniej sugerowanemu przez Belysheva i Haritonova (1981) policentryzmowi gatunku, przynajmniej podczas ostatniego zlodowacenia. Można więc z dużym prawdopodobieństwem przyjąć, że występowanie *N. speciosa* było wówczas ograniczone do jednego refugium (Bernard i in. 2011). Być może efekt wąskiego gardła podczas tego okresu refugialnego był odpowiedzialny (częściowo?) za wyjątkowe ubóstwo genetyczne gatunku. Dodatkowo jego przyczyną mogło być stosunkowo niedawne przybycie przodka współczesnej *N. speciosa* z Ameryki Północnej (Bernard i Schmitt 2010, Bernard i in. 2011).

Nie można ze stuprocentową pewnością określić lokalizacji ostoi *N. speciosa* podczas ostatniego zlodowacenia. Jednak najbardziej prawdopodobne zdaje się południe rosyjskiego Dalekiego Wschodu wraz z sąsiadującymi obszarami Chin i Korei, co mniej więcej odpowiadałoby refugium mandżurskiemu sensu de Lattin 1967 (Bernard i in. 2011). Tę hipotezę wspiera grupa argumentów podana w mojej pracy (Bernard i in. 2011):

- relatywna bliskość tego obszaru do Beringii;
- współczesny brak *N. speciosa* w innych refugiach azjatyckich (Bernard i Wildermuth 2005a);
- najprawdopodobniej niedogodne dla gatunku warunki panujące wówczas w zachodniej Palearktyce;
- fakt, wskazany przez Kosterina (2005), że polodowcowa ekspansja typowo zachodniopalearktycznych wazek dotarła nie dalej niż do zachodniej lub środkowej Syberii.

Jeżeli ta hipoteza jest zgodna z prawdą, ten filopatryczny specjalista siedliskowy o – zdawałoby się – niewielkiej zdolności dyspersyjnej (o czym niżej, w części poświęconej biologii gatunku), musiał skolonizować większość rozciągłości Palearktyki z jednego



refugium podczas krótkiego okresu polodowcowego. Można to wytłumaczyć dwoma wzajemnie niewykluczającymi się hipotezami:

- dryfu z prądami w aeroplanktonie – i dzięki temu okazyjnej długodystansowej dyspersji;
- dużego rozprzestrzenienia i zagęszczenia siedlisk iglicy małej w północnej Azji, umożliwiającego szybką kolonizację znacznych obszarów (Bernard i in. 2011).

Taką domniemaną sytuację siedliskową doskonale obrazuje współczesny przykład Niziny Vasjuganu w zachodniej Syberii. *N. speciosa* występowała tam w każdej odwiedzanej grupie oczek torfowiskowych, a zbiorniki takie – jest ich około 800 000 – tworzą w tym regionie gigantyczny kompleks na obszarze równym 1/6 powierzchni naszego kraju (Bernard i Kosterin 2010).

Polodowcowa lub może trochę wcześniejsza ekspansja objęła także Japonię. Występujące tam dzisiaj haplotypy i cechy morfologiczne są identyczne jak w sąsiedniej Azji Kontynentalnej (Bernard i in. 2011). Warto podkreślić dla ukazania kontrastu, że japońskie populacje kilku innych gatunków ważek różnią się morfologicznie od tych z kontynentu, co wspiera hipotezę o ich dłuższej obecności w Japonii i przetrwaniu okresu lodowcowego w japońskim refugium arborealnym.

Obecne rozmieszczenie *N. speciosa* jest dysjunktywne – zaskakuje dużą luką pomiędzy Niziną Zachodniosyberyjską a prowincją amurską. Belyshev i Haritonov (1981) uznali ten obraz jako konsekwencję różnych ostoi w trakcie ostatniego zlodowacenia i polodowcowej ekspansji. Dane genetyczne zdecydowanie temu przeczą (Bernard i in. 2011). Zaproponowałem więc inny hipotetyczny scenariusz, zakładający – zgodnie z wyżej przedstawioną argumentacją – że *N. speciosa* osiągnęła zachodnią Syberię, podążając ze wschodu (Bernard i in. 2011). Przebycie wielkich obszarów wschodniej i centralnej Syberii najkrótszą, prostą drogą wydaje się prawie nieprawdopodobne, zważywszy na potężną barierę systemu wysokich łańcuchów górskich i na rzadkość dogodnych siedlisk w większej części regionu. Bardziej prawdopodobne jest to, że *N. speciosa* ominęła tę barierę. Jediną możliwą drogą byłoby w tym przypadku przejście północne, poprzez Wyżynę Środkowsyberyjską, a być może nawet przez północną Syberię. Taki scenariusz byłby możliwy tylko podczas holocenijskiego optimum klimatycznego, czyli okresu zwanego w Europie atlantyckim. Z powodu ochłodzenia klimatu, które nastąpiło później, *N. speciosa* wyginęłaby na tych obszarach wysokich szerokości geograficznych, wskutek czego powstałaby rozległa dysjunkcja (Bernard i in. 2011). Według tej hipotetycznej rekonstrukcji, dysjunkcja miałaby więc najwyżej kilka tysięcy lat (Bernard i in. 2011), co zgadzałoby się z wiekiem dysjunkcji, sugerowanym generalnie dla różnych gatunków syberyjskich przez Kosterina (2005). Po skolonizowaniu zachodniej Syberii ekspansja miała być, według tego

scenariusza, kontynuowana aż po najdalszy znany nam kres zasięgu – wschodnią Francję i Belgię (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i in. 2011).

Rezultaty badań genetycznych *N. speciosa* przyniosły pytanie bardziej ogólne: czy inne, dzisiaj transpalearktyczne, związane z torfowiskami gatunki cechują się podobną charakterystyką genetyczną i biogeograficzną? Pojedynczy przykład iglicy małej niczego nie przesądza, choćby z powodu jej bardzo specyficznej biologii (Bernard i Wildermuth 2005a). Stanowi jednak dobry punkt wyjścia do przyszłych wielkoskalowych analiz genetycznych na transkontynentalnym poziomie, których celem byłoby przetestowanie, w jakim stopniu wzorzec *N. speciosa* ma charakter ogólny, a w jakim wyjątkowy (Bernard i in. 2011).

W ostatnich 150 latach zaszły znaczące zmiany w wielkości zasięgu, częstości występowania i wielkości populacji *N. speciosa* w Europie. Szczególnie duże były one w szerokim na kilkaset do tysiąca kilometrów pasie obrzeży zasięgu, a szczególnie intensywne w drugiej połowie XX wieku i na początku bieżącego stulecia (Bernard i Wildermuth 2005a). W ich wyniku gatunek wyginął lub prawie wyginął na wielu obszarach nie tylko zachodniej i środkowej, ale także wschodniej Europy. W innych regionach liczba jego stanowisk i wielkość lokalnych populacji zdecydowanie zmalały. Bieżący stan zachowania gatunku w Europie zdiagnozowano jako regres, szczególnie głęboki prawie wszędzie na zachód i południe od linii biegnącej przez republiki nadbałtyckie, wschodnią Polskę i południową Białoruś. Iglicę małą określono mianem ginącego reliktu (Bernard i Wildermuth 2005a). Dokładne dane o występowaniu *N. speciosa* w 23 państwach Europy oraz o przebiegu i zaawansowaniu regresu gatunku w skali regionów, krajów i kontynentu przedstawiono w jednej z prac (Bernard i Wildermuth 2005a).

Przyczyn takiego stanu rzeczy należy upatrywać w wybiórczości siedliskowej i historii życiowej *N. speciosa*, które z drugiej strony jawią się jako prawdziwy sukces ewolucyjny. Iglica mała jest zdecydowanie stenotopowym gatunkiem, a jej preferencje siedliskowe stanowią podstawową część strategii życiowej, w dużej mierze będącej strategią unikania (Bernard i Wildermuth 2005a). *N. speciosa* zasiedla:

- wąską strefę specyficznej, pływającej i zalanej roślinności o charakterze torfowiska przejściowego, okalającą otwarte lustro wody niewielkich dystroficznych (oligotroficznych) zbiorników, głównie naturalnego pochodzenia;
- płytkie wody zagłębień i zalanych fragmentów torfowisk, prawie wyłącznie sfagnowych (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b).

Gatunek wymaga jednak szczególnej struktury i mikroklimatu siedliska, które jest w stanie zapewnić tylko bardzo specyficzna kombinacja wielu czynników, takich jak:

- niewielka głębokość wody;
- obfitość podwodnej roślinności (*Sphagnum* i, inne mchy, *Utricularia*, zanurzone partie helofitów);

- wynurzone, „trawnikowe”, umiarkowanie zwarte lub dość gęste formacje ściśle określonych wąskolistnych roślin, zwłaszcza turzyc (wśród nich na pierwszym miejscu *Carex limosa* i *Carex lasiocarpa*, a poza tym także *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Agrostis canina*, *Molinia caerulea* i kilku innych gatunków), z domieszką roślin szerokolistnych, rozluźniających strukturę (np. *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*);
- odpowiedniej jakości woda, o dość niskim pH, niskiej przewodności elektrolitycznej, twardości i twardości (Bernard i Wildermuth 2005a, w tej pracy szczegółowa analiza każdego elementu / czynnika siedliskowego i jego znaczenia dla gatunku).

Cała historia życia iglicy małej, od rozwoju larwalnego po wszystkie fazy aktywności imagines – żerowanie, odpoczynek, spoczynek nocny, reprodukcję – jest ściśle związana z tym specyficznym siedliskiem (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b, tam charakterystyka ekologii behawioralnej gatunku, w tym jego aktywności w czasie i przestrzeni). Tak ścisły związek imagines z roślinnością i skryty tryb życia jest jedynym takim przypadkiem wśród europejskich gatunków ważek.

Specyficzne siedlisko:

- pozwala *N. speciosa* zamknąć cały cykl rozwojowy w ciągu jednego roku w stabilnym wodnym środowisku, dając jednocześnie możliwość uniknięcia wysokiej presji drapieżniczej na larwy;
- zapewnia dogodne warunki mikroklimatyczne dla delikatnych imagines, chroniąc je przed wpływem trudnych warunków pogodowych;
- minimalizuje konkurencję imagines, zarówno międzygatunkową, jak i wewnątrzgatunkową, oraz presję drapieżniczą wobec nich (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b).

Mała głębokość wody, nierzadko żółtawo-brunatnawej barwy, sprawia, że siedlisko szybko nagrzewa się, co przyspiesza rozwój embrionalny i larwalny. Ponadto płytka woda w dużym stopniu zapobiega penetracji siedliska larwalnego przez ryby (Bernard i Wildermuth 2005a). Z drugiej strony płytkie wody łatwo wysychają przy obniżającym się lustrze wód gruntowych, np. wskutek deficytów opadowych czy działań melioracyjnych. Wysychanie siedlisk jest jedną z najczęstszych przyczyn wymierania lokalnych populacji iglicy małej (Bernard i Wildermuth 2005a). W mniejszym stopniu dotyczy to siedlisk pierwotnych (w sensie pochodzenia), gdzie pływające maty roślinne na obrzeżach zbiornika podążają za opadającym poziomem wody, a maty podtopionych mszaków na torfowisku długo zachowują pewną ilość wilgoci, wystarczającą dla przetrwania larw *N. speciosa*. Znacznie trudniejsza sytuacja panuje w siedliskach wtórnych (antropogenicznych), w tym przypadku potorfiach. Kłaczka i korzenie roślin formują tam zbity wojłok, niepodążający za opadającym poziomem wody. W rezultacie mikrosiedlisko *N. speciosa* wysycha (Bernard i Wildermuth 2005a).

Z jednej strony obfita roślinność zanurzona służy larwom jako miejsce schronienia, potęgując antydrapieżniczy efekt płytkiej wody. Stanowi także substrat dla pionowego przemieszczania się larw wzdłuż gradientu temperaturowego, a okresowo może chronić je przed suszą (Bernard i Wildermuth 2005a). Z drugiej strony bezpośredni związek z zanurzoną roślinnością może być czynnikiem ograniczającym. Wiele zbiorników bowiem jest niedogodnych dla *N. speciosa*, gdyż formacje roślinne otaczające lustro wody są wyniesione, zbite i ostro zakończone. Brakuje tam podtopionej lub zalanej strefy brzeżnej. To jeden z czynników ograniczający kolonizację licznych zbiorników i przyczyniający się do izolacji wielu populacji (Bernard i Wildermuth 2005a).

Dla imagines podstawowe znaczenie ma struktura, a dokładniej mówiąc – tekstura roślinności wynurzonej i panujący w niej mikroklimat (Bernard i Wildermuth 2005a). Roślinność ta składa się w dużej mierze z mniej lub bardziej równomiernie, „trawnikowo” rozmieszczonych wąskich łodyg i liści. Taka miniaturowa dżungla stanowi idealne miejsce życia dla delikatnych imagines, pozwalając im na funkcjonowanie w bardzo ograniczonej przestrzeni. Żerowanie wymaga jedynie lotów krótkodystansowych. To samo dotyczy aktywności reprodukcyjnych, gdyż obie płcie żyją blisko siebie w dużym zagęszczeniu. Redukcja lotu na rzecz siedzenia pozwala zaoszczędzić energię, zmniejsza więc potrzeby pokarmowe (Bernard i Wildermuth 2005a). Lot na niskiej wysokości, wśród roślin, w połączeniu z kamuflażem (barwy, kształt i postawy ciała) sprawia, że *N. speciosa* jest trudno zauważalna dla osobników własnego gatunku, innych gatunków i drapieżników. Dzięki temu spada poziom zachowań agonistycznych i zagrożenia (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b). Wąskie, w większości zielone ciało jest słabo widoczne wśród łodyg i liści turzyc. Ten kamuflaż jest szczególnie efektywny u osobników teneralnych oraz u odpoczywających i będących w spoczynku dorosłych, które trzymają ciało mniej lub bardziej równoległe do podłoża. Okręcanie się wokół źdźbła – zachowanie, podczas którego ciało jest ukryte za rośliną, a odpowiednio rozstawione oczy zachowują możliwość obserwacji zza niej, wzmacnia antydrapieżniczy efekt kamuflażu (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b). Z kolei brunatnawa barwa dojrzałych samic pozwala im niejako zniknąć wśród substratu do składania jaj, a okresowy androchromatyzm niedojrzałych samic i imitowanie przez nie samczego pokazu odstraszaającego może być interpretowane jako taktyka unikania seksualnej agresji samców (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b).

Odpowiednia tekstura roślinności – z pionowymi, mniej lub bardziej równoległymi elementami – ułatwia przemieszczanie się imagines w pionie i poziomie. Dla celów lotu wykorzystywane są zarówno miejsca o mniejszym zwarcu, jak i wszelkie szczeliny i korytarze pomiędzy roślinami, formowane przez domieszkowe gatunki szerokolistne, np. *Menyanthes trifoliata* (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b). Przy takiej

teksturze siedlisko iglicy małej jest prawie niedostępne dla innych ważek, wyjąwszy szczytowe partie roślin. Pozwala to na prowadzenie aktywności bez niepokojenia i presji drapieżniczej. Koncentracja aktywności w górnym piętrze roślinności lub w dolnym piętrze gęstszych partii chroni z kolei iglice od ataków żab, ale nie zabezpiecza od śmierci w pajęczych sieciach (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b).

Tekstura siedliska w dużej mierze warunkuje jego mikroklimat, chyba najbardziej istotny czynnik dla imagines. Opisana specyficzna roślinność chroni osobniki od wiatru i dużego nasłonecznienia, zapewnia stosunkowo wysoką wilgotność i odpowiednio zbalansowane warunki termiczne (Bernard i Wildermuth 2005a). Zrozumiałe jest więc, że zbyt luźna roślinność jest niekorzystna dla gatunku. Adaptacja do specyficznego mikroklimatu pozwala osobnikom na aktywność w relatywnie niskich temperaturach otoczenia, przy zachmurzeniu, a nawet słabym deszczu, także we wczesnych godzinach rannych, czyli w warunkach i porach niekorzystnych dla koegzystujących gatunków ważek. Oprócz segregacji przestrzennej między nimi a *N. speciosa* występuje więc także częściowa separacja czasowo-pogodowa (Bernard & Wildermuth 2005a, Bernard & Wildermuth 2005b). Z drugiej strony wrażliwość *N. speciosa* na intensywne nasłonecznienie w wysokich temperaturach oraz na wiatr prawdopodobnie ogranicza możliwości kolonizacji otwartych siedlisk i terenów (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b).

Jakość wody ma na *N. speciosa* prawdopodobnie tylko niewielki wpływ bezpośredni, natomiast bardzo istotny wpływ pośredni. Warunki hydrochemiczne bowiem w dużym stopniu determinują skład roślinności i jej teksturę (Bernard i Wildermuth 2005a). Dla przykładu: dopływ nutrientów z rolniczo użytkowanego czy wylesionego otoczenia powoduje wzrost żyzności wody i zmiany w jej kwasowości. Wywołuje to zmiany składu gatunkowego i struktury roślinności (Bernard i Wildermuth 2005a). W tym kontekście rola lasu jako strefy buforowej zwłaszcza dla małych izolowanych obiektów, nie podlega wątpliwości. Las przyczynia się także do stabilizacji warunków wodnych i służy jako wiatrochron (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Wildermuth 2005b).

Kombinacja ścisłego przywiązania do przestrzennie ograniczonego siedliska, delikatnej budowy ciała i niewielkich inklinacji do lotu wskazuje na niską zdolność dyspersyjną *N. speciosa*. Niemniej nieliczne spotkania gatunku z dala od dogodnego siedliska, a przede wszystkim zachodząca od czasu do czasu kolonizacja nowych stanowisk świadczą o tym, że dyspersja zachodzi. Główną formą jest zapewne przemieszczanie się z wiatrem, w aeroplanktonie. Natomiast aktywna dyspersja dotyczy zapewne tylko miejsc w najbliższej okolicy (Bernard i Wildermuth 2005a).

Podsumowując, *N. speciosa* jest morfologicznie i etologicznie zaadaptowana do siedlisk o małej objętości przestrzennej, z wszechobecnymi przeszkodami dla lotu i wilgotnym mikroklimatem (Bernard & Wildermuth 2005b). Strategia życiowa gatunku pozwala

mu na perfekcyjne wykorzystanie bardzo specyficznej niszy przy minimalnej międzygatunkowej konkurencji, wewnątrzgatunkowej agresji i presji drapieżniczej. Daje więc duże możliwości oszczędności energii (Bernard i Wildermuth 2005a). Jednocześnie stanowi też pewnego rodzaju ślepą uliczkę. Zamieszkiwana nisza siedliskowa jest bowiem bardzo wąska, a nawet nieznaczne zmiany w siedlisku pociągają za sobą ryzyko lokalnego wyginięcia gatunku, z przyczyn zarówno naturalnych (ekstremalne sytuacje pogodowe, zmiany klimatu), jak i antropogenicznych (odwodnienie terenu, wylesienie) (Bernard i Wildermuth 2005a).

Badania dowiodły, że na różnorodność genetyczną *N. speciosa* nie mają wpływu ani różnice w charakterze siedliska, ani jego powierzchnia, ani struktura (stopień fragmentacji / izolacji). Brak wpływu parametrów siedliskowych na strukturę genetyczną różni iglicę małą od wielu innych specjalistów siedliskowych (Bernard i Schmitt 2010). Poza tym, w odróżnieniu od wielu innych znanych przykładów, izolacja i niska różnorodność genetyczna nie wpływają na wielkość lokalnych populacji *N. speciosa*, które często są bardzo duże (Bernard i Schmitt 2010, Bernard i Wildermuth 2005a). Zważywszy, że populacyjna struktura genetyczna prawie nie różniła się pomiędzy wszystkimi badanymi populacjami (niskie wartości FST, małe dystanse genetyczne), *N. speciosa* zdaje się posiadać jakąś genetyczną preadaptację do przetrwania w naturalnie silnie pofragmentowanym siedlisku, na prawie całkowicie izolowanych i nierzadko małych obszarowo stanowiskach przez długi okres (Bernard i Schmitt 2010). Niska genetyczna różnorodność gatunku jako całości może jednak korespondować z niską ekologiczną plastycznością iglicy małej, nie pozwalając osobnikom na przetrwanie zmian warunków siedliskowych zachodzących wskutek oddziaływania człowieka, ekstremalnych sytuacji pogodowych czy zmian klimatu (Bernard i Schmitt 2010).

Wszystko wskazuje więc na to, że regres *N. speciosa* w środkowej i zachodniej Europie nie wynika z genetycznego zubożenia populacji (Bernard i Schmitt 2010). Co więcej, fragmentacja i izolacja siedlisk nie są raczej głównym czynnikiem sprawczym tego regresu (choć wpływają z pewnością na zmniejszenie możliwości rekolonizacyjnych). W świetle przedstawionych ustaleń jako kluczowa dla przetrwania gatunku na dużych obszarach Europy jawi się przede wszystkim jakość siedliska (Bernard i Wildermuth 2005a, Bernard i Schmitt 2010). W polityce ochrony gatunku działania dotyczące siedliska powinny być priorytetowe. Wysiłki należy jednak skupić na populacjach, których wymarcie z przyczyn stochastycznych, nie antropogenicznych jest mało prawdopodobne. Taka orientacja wynika nie tylko z dużego prawdopodobieństwa ich zachowania, ale także z faktu wyjątkowo małego zróżnicowania genetycznego pomiędzy populacjami. Trudno w nim bowiem wyróżnić jakieś odmienne jednostki o znaczeniu ewolucyjnym (ESU) i jednostki zarządzania (MU), przynajmniej w środkowej Europie (Bernard i Schmitt 2010). Z tego powodu skupianie się na

ginących ESU, tak często istotne w przypadku innych gatunków, tu nie ma żadnego uzasadnienia.

Jednorodność genetyczna może także ułatwić ewentualną reintrodukcję lub zasilanie stanu populacji. Silna fragmentacja i izolacja wielu siedlisk ogranicza możliwości dyspersji. Prawdopodobne jest więc, że wiele potencjalnych siedlisk nie zostanie osiągniętych przez gatunek lub że gatunek wyginie, a stanowisko nie zostanie zrekolonizowane pomimo odtworzonej dobrej jakości siedliska. W takich sytuacjach można by rozważyć – z dużą ostrożnością – przeniesienie pewnej liczby osobników z populacji o bardzo dużej liczebności na niezajęte stanowisko. Struktura genetyczna gatunku nie stanowi żadnego przeciwwskazania dla takich środków ochronnych, a populacje, z których pobrano by osobniki, nie musiałyby wcale znajdować się w sąsiedztwie potencjalnego nowego stanowiska.

## PODSUMOWANIE

Poniższe treści i wnioski są bardzo zwięzłe i syntetycznie ujęte. Szczegóły dotyczące zoogeografii, paleogeografii, strategii życiowej, wybiórczości siedliskowej, genetyki i stanu zachowania gatunków przedstawiam na poprzedzających stronach (w omówieniu), a w najszerzej wersji w publikacjach.

1. W dynamicznym obrazie odonatofauny Europy zwraca uwagę grupa gatunków reliktowych, które przeszły w okresie postglacjalnym najpierw fazę rozległej transkontynentalnej ekspansji a następnie regresu. Ich wspólną cechą jest wschodniopalearktyczne pochodzenie postglacjalne i rozległy eurazjatycki (przynajmniej w przeszłości) zasięg. W grupie tej badaniami objęto klasyczne przykłady: *Nehalennia speciosa*, *Coenagrion glaciale*, *Coenagrion hylas*, *Somatochlora graeseri*, *Aeshna crenata* i *Aeshna serrata*.
2. Gatunki te różnią się swoją historią glacialną. Niektóre z nich przetrwały ostatnie zlodowacenie najprawdopodobniej w jednym refugium, wszystko wskazuje na to, że mandżurskim (*C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*, *N. speciosa*). Inne są policentryczne i przetrwały ostatnie zlodowacenie w przynajmniej kilku wschodniopalearktycznych refugiach (*A. crenata*, *A. serrata*).
3. Różnią się także swoją historią postglacjalną, w tym okresem ekspansji i formowania rozległego zasięgu. W przypadku większości z nich ekspansja, która dotarła do Europy, przebiegała już u schyłku plejstocenu i na początku holocenu. Natomiast w przypadku *N. speciosa* rekonstrukcja paleogeograficzna (przeprowadzona na podstawie analizy współczesnego zasięgu, struktury genetycznej i ekologii gatunku) wskazuje na okres holocenijskiego optimum klimatycznego jako czas ekspansji i dotarcia gatunku do Europy. Te różnice w czasie ekspansji, związane również z charakterem klimatu w danym okresie, znajdują odzwierciedlenie we współczesnym rozmiarze i kształcie zasięgu: gatunki najszerzej rozprzestrzenione w okresach chłodnych (*C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*) cechuje dziś znacznie skurczony zasięg występowania w Europie, gdy zasięg *N. speciosa* ciągle zachował w miarę pełną transpalearktyczną postać, tyle że pofragmentowaną.
4. Nie ulega wątpliwości, że gatunki wschodniopalearktycznej fauny refugialnej skolonizowały w wyniku ekspansji dużą część Europy, uzyskując transpalearktyczną postać zasięgu. Co więcej, reprezentacja tych gatunków – jak pokazały moje badania – musiała być znacznie szersza, niż dotąd sądzono a ich zasięgi znacznie rozleglejsze. Spostrzeżenie to dotyczy zwłaszcza mandżurskiej grupy gatunków stenothermalnych z preferencjami do niższych temperatur wody (*C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*), do której doskonale stosuje się angielski termin „cold-stenothermal fauna”. Jestem przekonany, że przedstawiciele mandżurskiego elementu fauny, nie tylko wśród ważek, powszechnie



- skolonizowali Europę na przełomie plejstocenu i holocenu, a dzisiaj albo w niej nie występują, albo ostali się w nielicznych wyspach areálu – izolatach, jak zdaje się, zachowanych głównie na obszarze północnej części Rosji europejskiej.
5. Regres omawianych gatunków w Europie nastąpił w różnych okresach, według odmiennych scenariuszy, co wiązało się ze zróżnicowaną wrażliwością klimatyczną i mikroklimatyczną gatunków. W przypadku przedstawicieli grupy dalekowschodniej, preferującej niższe temperatury (*C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*), regres był najwcześniejszy i zdecydowanie największy. Ich zasięgi uległy zdecydowanemu wycofaniu daleko na wschód. Świadectwem ich wcześniejszej obecności są tylko małe i rzadkie wyspy areálu – izolaty, w których gatunek przetrwał dzięki bardzo specyficznej kombinacji klimatyczno-mikroklimatyczno-siedliskowej (w badanym rejonie północnej Rosji kształtowanej w dużej mierze przez kras). Zasięgi gatunków polirefugialnych, należących do wczesnej fali kolonizatorów Europy (*A. crenata*, *A. serrata*), także uległy znacznemu przesunięciu i skurczeniu w kierunku północnym, zachowały jednak dużą powierzchnię, relatywną ciągłość i kontakt z syberyjskim rdzeniem areálu. Najpóźniej, bo praktycznie dopiero współcześnie, doszło do regresu *N. speciosa*, a duży udział w nim miał człowiek. W przypadku tego gatunku regres przejawiał się w znacznym skurczeniu zwartej rdzenia zasięgu i silnej fragmentacji jego bardzo szerokiego brzeżnego pasa.
  6. Wspólną cechą omawianych gatunków jest znaczna wrażliwość na czynniki klimatyczne. Jednak różne elementy klimatu odgrywają podstawową rolę u poszczególnych gatunków. W przypadku grupy dalekowschodniej, preferującej niższe temperatury (*C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*), najistotniejsza w spowodowaniu regresu była z pewnością zmieniająca się termika a w przypadku *A. crenata* i *A. serrata* – najprawdopodobniej zmniejszający się kontynentalizm klimatu. Natomiast u *N. speciosa* pewną rolę w regresie mogły odegrać deficyty opadowe związane ze zmianami klimatycznymi.
  7. Mówiąc o przyczynach regresu, nie można jednak rozpatrywać wrażliwości klimatycznej w oderwaniu od innej cechy wspólnej wszystkich omawianych gatunków: zaawansowanej specjalizacji siedliskowej tudzież siedliskowo-mikroklimatycznej. Specjalizacja ta może być wpisana w strategię życiową gatunku, decydując o wszystkich elementach historii życia i stanie zachowania gatunku w obrębie całego zasięgu (*N. speciosa*). Może występować w pewnym stopniu w obrębie całego zasięgu, ale uzyskiwać bardziej zaawansowaną postać w wyspach izolatach na krańcu zasięgu (*C. glaciale*, *C. hylas*, *S. graeseri*). Może wreszcie wykształcać się jedynie w brzeżnych reliktowych partiach zasięgu gatunku, podczas gdy w rdzeniu zasięgu jest on zdecydowanie eurytopowy (*A. crenata*). Niewątpliwie ta przemiana generalisty siedliskowego z rdzenia areálu w specjalistę na krańcu zasięgu jest efektem większej

- wrażliwości gatunku na czynniki siedliskowe w możliwej do zaakceptowania, ale nie optymalnej sytuacji klimatycznej.
8. Reliktowy charakter gatunku czy zawężenie zasiedlanego spektrum siedliskowego nie wiąże się w badanych przypadkach z ewentualną konkurencją czy drapieżnictwem ze strony współwystępujących gatunków ważek. Strategia życiowa *N. speciosa*, której podstawą jest realizacja wszystkich faz życiowych i form aktywności w obrębie bardzo specyficznej roślinności – w daleko posuniętej separacji przestrzennej od innych gatunków ważek – jest doskonałym zabezpieczeniem przed ich negatywnym wpływem. Natomiast *A. crenata* zachowuje swoją absolutnie dominującą pozycję w zgrupowaniu ważek z rodziny Aeschnidae w każdym położeniu w obrębie zasięgu. Ze względu na tą dominację wykształciły się specyficzne formy daleko posuniętej segregacji przestrzennej i czasowo-pogodowej w tym zgrupowaniu.
  9. Szczególnym gatunkiem reliktowym jest *N. speciosa*. Stanowi on przykład: a) wręcz modelowej, perfekcyjnej adaptacji do warunków niezwykłego jak na ważki siedliska – o małej objętości przestrzennej, z wszechobecnymi przeszkodami dla lotu i wilgotnym mikroklimatem, b) oraz bardzo wyspecjalizowanej strategii życiowej, której priorytetami są unikanie zachowań agonistycznych i presji drapieżniczej oraz oszczędność energii. Strategia ta w warunkach stabilnych jawi się jako sukces ewolucyjny gatunku, natomiast w obliczu zmian siedliskowych przyczynia się do jego wymarcia, ponieważ zasiedlana nisza jest bardzo wąska. W tej sytuacji nawet niewielkie zmiany siedliskowe, zarówno z przyczyn naturalnych (ekstremalne sytuacje pogodowe, zmiany klimatyczne), jak i antropogenicznych, mogą spowodować lokalne wyginięcie gatunku, a przy powszechnym występowaniu – jak w ostatnim stuleciu – jego głęboki regres na dużym obszarze.
  10. *N. speciosa* odznacza się jednak specyficznymi genetycznymi właściwościami: bardzo małą różnorodnością genetyczną gatunku i równie małym zróżnicowaniem genetycznym pomiędzy populacjami. Na małą różnorodność genetyczną nie mają wpływu ani parametry siedliskowe, ani lokalizacja populacji, a z kolei mała różnorodność genetyczna nie ma wpływu na wielkość lokalnej populacji. Iglica mała zdaje się posiadać genetyczną preadaptację do przetrwania w naturalnie silnie pofragmentowanym siedlisku, na prawie całkowicie izolowanych stanowiskach, przez długi okres, pod warunkiem zachowania odpowiedniej jakości siedliska. Z drugiej strony mała różnorodność genetyczna może korespondować z małą plastycznością ekologiczną gatunku, objawiająca się wobec zmian siedliskowych. Ma to szczególne znaczenie przy zmianach wielkoskalowych, których sprawcą jest człowiek, zwłaszcza w ostatnim stuleciu.

## PROBLEMATYKA POSZCZEGÓLNYCH PRAC

1. Bernard R. 2002. First records of *Aeshna crenata* Hagen, 1856 in Lithuania with selected aspects of its biology (Odonata: Aeshnidae). *Opuscula zoologica fluminensia* 202: 1-21.

W pracy:

- i. przedstawiono podstawowe dane dotyczące odkrycia i stanowisk *Aeshna crenata* na Litwie;
- ii. dane o rozmieszczeniu na Litwie zaprezentowano na tle europejskiego zasięgu gatunku;
- iii. szczegółowo scharakteryzowano siedlisko gatunku na Litwie na tle wybiórczości siedliskowej gatunku w innych częściach zasięgu;
- iv. po raz pierwszy szczegółowo scharakteryzowano niektóre aspekty wylotu gatunku oraz behavior imagines;
- v. przedstawiono pierwsze materiały i wnioski dotyczące segregacji w czasie i przestrzeni pomiędzy koegzystującymi gatunkami z rodziny Aeshnidae.

2. Bernard R., Wildermuth H. 2005a. *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) in Europe: a case of a vanishing relict (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 34(4): 335-378. IF 0.355, MNiSW 20.

W pracy:

- i. przedstawiono, krytycznie zanalizowano i zinterpretowano wszystkie dane (publikowane i niepublikowane, historyczne i współczesne, dotyczące występowania gatunku w 23 krajach Europy – uzyskując syntetyczny obraz całego zasięgu europejskiego – oraz dodatkowo osiągalne dane z 5 krajów Azji;
- ii. przeprowadzono szczegółową analizę siedliska gatunku pod względem jego położenia, otoczenia, rozmiaru, właściwości fizyczno-chemicznych, struktury i składu gatunkowego roślinności, mikroklimatu, zwracając uwagę na czynniki kluczowe dla gatunku;
- iii. scharakteryzowano podstawowe elementy składowe biologii i historii życiowej gatunku: fenologię, wylot, przywiązanie do miejsca występowania i dyspersję, wzorce aktywności i wpływ warunków pogodowych na aktywność, behavior, pokarm, presję drapieżców;
- iv. zwrócono szczególną uwagę na związki czynników siedliskowych i elementów siedliska z ekologią behawioralną i historią życiową gatunku, na tej podstawie scharakteryzowano jego strategię życiową;

- v. przedstawiono zmiany w charakterze i wielkości zasięgu, w zajęтым obszarze i liczebności populacji gatunku w Europie pomiędzy rokiem 1850 a 2000, na tej podstawie zdiagnozowano bieżący stan zachowania gatunku w skali kontynentu, definiując go jako regres, a gatunek jako zanikający relikw;
  - vi. na podstawie dokładnej analizy wskazano na wybiórczość siedliskową i historię życiową z jednej strony jako modelowy przykład adaptacji i sukcesu ewolucyjnego, a z drugiej jako przyczynę regresu w zmieniającym się siedlisku;
  - vii. przedstawiono zagrożenia dla gatunku, naturalne i antropogeniczne;
  - viii. zaproponowano politykę ochrony gatunku, charakteryzując potrzeby i kierunki działań w zakresie badań, działań skupionych na siedlisku i działań skupionych na gatunku.
3. Bernard R., Wildermuth H. 2005b. Verhaltensbeobachtungen an *Nehalennia speciosa* in Bezug auf Raum, Zeit und Wetter (Odonata: Coenagrionidae). *Libellula* 24(3/4): 129-153.
- W pracy:
- i. przedstawiono i zinterpretowano dane dotyczące behawioru i aktywności gatunku;
  - ii. dokładnie omówiono i zilustrowano wszystkie elementy zachowań rozrodczych i niezwiązanych z rozrodem;
  - iii. zlokalizowano przejawy zachowań w różnych wymiarach przestrzeni;
  - iv. scharakteryzowano przebieg dziennej aktywności gatunku i powiązano go z warunkami pogodowymi;
  - v. przedyskutowano powyższe aspekty w świetle danych odnoszących się do innych gatunków;
  - vi. powyższe elementy przedstawiono w kontekście historii życiowej i strategii życiowej gatunku.
4. Bernard R., Kosterin O.E. 2010. Biogeographical and ecological description of the Odonata of eastern Vasyugan Plain, West Siberia, Russia. *Odonatologica* 39(1): 1-28. IF 0.355, MNiSW 20.
- W pracy:
- i. szczegółowo pod względem zoogeograficznym i ekologicznym scharakteryzowano odonatofaunę wschodniej części Niziny Wasjuganu, wchodzącej w skład Niziny Zachodniosyberyjskiej (pierwsze tak szczegółowe opracowanie z tajgowej strefy zachodniej Syberii); zwrócono uwagę na zmiany

w obrazie zasięgów i preferencji siedliskowych szeregu gatunków, jakie te dane przyniosły; dla celów omawianego osiągnięcia naukowego ważne były tu dane porównawcze z rdzenia zasięgu, dotyczące rozpowszechnienia, wybiórczości siedliskowej i behawioru *Nehalennia speciosa* i *Aeshna crenata*;

- ii. poruszono i zinterpretowano kwestię prawie całkowitego braku w zachodniej Syberii wschodniopalearktycznych gatunków związanych z dalekowschodnimi ostojami glacialnymi – potwierdzono w ten sposób domniemane wcześniej istnienie rozległej dysjunkcji w obrazie zasięgu niektórych spośród tych gatunków oraz przebieg zachodniej granicy zasięgu innych reprezentantów tej grupy (wzdłuż wschodnich obrzeży niziny); miało to istotne znaczenie dla późniejszego właściwego zobrazowania i interpretacji zasięgów takich gatunków jak *Coenagrion glaciale* czy *Coenagrion hylas*;
- iii. wyczerpująco przedstawiono zagadnienia segregacji przestrzennej i czasowo-pogodowej w zgrupowaniu koegzystujących gatunków z rodziny Aeshnidae – wnioski te ściśle wiązały się z danymi pozyskanymi wcześniej na Litwie;
- iv. zawarto także szczegóły dotyczące cech morfologicznych niektórych gatunków – istotne dla rozpoznania zmienności gatunkowej i właściwego określenia cech diagnostycznych.

5. Bernard R., Daraż B. 2010. Relict occurrence of East Palaearctic dragonflies in northern European Russia, with first records of *Coenagrion glaciale* in Europe (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 13(1): 39-62, 1 tablica (plate). IF 0.791.

W pracy:

- i. przedstawiono podstawowe dane dotyczące odkrytego stanowiska *C. glaciale* w Europie i drugiej izolaty *C. hylas* w Europie;
- ii. po raz pierwszy dokładnie przeanalizowano i przedstawiono zasięg występowania *C. glaciale* i *C. hylas*, z uwzględnieniem nowego obrazu ich dysjunktywnego rozmieszczenia;
- iii. przedstawiono paleogeograficzną koncepcję – scenariusz kolonizacji Europy, a następnie kształtowania się zasięgów dysjunktywnych gatunków wschodniopalearktycznych pochodzących z refugium mandżurskiego; ukazano ten scenariusz jako jeden z trzech scenariuszy reakcji gatunków szeroko rozprzestrzenionych w okresie preborealnym na zmiany, które nastąpiły w okresie borealnym i atlantyckim; dla scenariuszy podano zoogeograficzne diagnozy i przykłady gatunków;

- iv. zawarto siedliskowo-klimatyczne uzasadnienie przetrwania izolaty *C. glaciale* i *C. hylas* w północnej Rosji przez 5000-6000 lat na tle analizy wymagań gatunków (fauna stenotermalna o preferencjach w kierunku wód chłodnych, specyfika kombinacji uwarunkowań klimatycznych i mikrosiedliskowych w obrębie wyspy areału, kształtowana przez jej geograficzne położenie, a zwłaszcza przez zdecydowany wpływ krasu);
- v. zamieszczono dokładne opisy i ilustracje diagnostycznych cech *C. glaciale*, gatunku dotąd bardzo mało znanego;
- vi. przedstawiono podstawowe dane dotyczące odkrycia nieznanego wcześniej obszaru występowania *A. serrata* w Europie – na tej podstawie zaproponowano nową wizję tego zasięgu, weryfikując scenariusz jego powstania; podkreślono wpływ lokalnych warunków klimatycznych i siedliskowych, kształtowanych przez kras, na występowanie gatunku;
- vii. zasugerowano znacznie powszechniejszą i rozleglejszą niż dotąd sądzono postglacjalną kolonizację Europy przez faunę wschodniopalearktyczną z dalekowschodnich rubieży Eurazji.

6. Bernard R., Schmitt T. 2010. Genetic poverty of an extremely specialized wetland species, *Nehalennia speciosa*: implications for conservation (Odonata: Coenagrionidae). *Bulletin of Entomological Research* 100(4): 405-413. IF 1.909, MNiSW 32.

W pracy:

- i. przedstawiono szczegółowe dane dotyczące różnorodności genetycznej *N. speciosa* i zróżnicowania genetycznego pomiędzy populacjami we wschodniej części środkowej Europy (Polska, Litwa);
- ii. przeanalizowano wpływ różnych parametrów siedliskowych (rodzaju, wielkości, struktury siedliska, jego fragmentacji / izolacji) na strukturę genetyczną populacji, podkreślając jego całkowity brak;
- iii. przeanalizowano wpływ położenia stanowiska (rdzeń zasięgu, obrzeże zasięgu, izolowana wyspa areału) na strukturę genetyczną populacji, podkreślając jego brak;
- iv. zwrócono uwagę na brak wpływu wyjątkowo niskiej różnorodności genetycznej na wielkość lokalnych populacji;
- v. kierując się niskim zróżnicowaniem genetycznym wysunięto hipotezę istnienia szczególnej genetycznej preadaptacji do długotrwałego bytowania gatunku w warunkach fragmentacji siedliska i izolacji;

- vi. wskazano na możliwość związku niskiej różnorodności genetycznej z małą plastycznością ekologiczną, a przez to z brakiem odporności na zmiany siedliskowe, i z silnymi tendencjami regresywnymi przy ich wystąpieniu;
- vii. opierając się na danych genetycznych, określono populacje genetyczne z omawianego obszaru jako reprezentujące jedną jednostkę o znaczeniu ewolucyjnym (Evolutionary Significant Unit ESU) i jedną (co najwyżej dwie) jednostkę zarządzania (Management Unit MU);
- viii. kierując się powyższymi wnioskami, przedstawiono priorytety, jakie powinny występować w polityce ochrony tego gatunku oraz możliwości zastosowania form i środków ochrony, jakie daje tak niska różnorodność genetyczna i małe zróżnicowanie pomiędzy populacjami.

7. Bernard R., Heiser M., Hochkirch A., Schmitt T. 2011. Genetic homogeneity of the Sedgling *Nehalennia speciosa* (Odonata: Coenagrionidae) indicates a single Würm glacial refugium and trans-Palaeartic postglacial expansion. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49(4): 292-297. IF 1.384, MNiSW 32.

W pracy:

- i. przedstawiono i zinterpretowano dane dotyczące różnorodności genetycznej gatunku i zróżnicowania genetycznego pomiędzy populacjami w skali jego całego eurazjatyckiego, transpalearktycznego zasięgu: był to pierwszy gatunek torfowiskowy o tak rozległym zasięgu, występujący na południu strefy borealnej i na północy umiarkowanej, który został poddany takiej analizie;
- ii. podkreślono wyjątkowo małe wartości zarówno różnorodności genetycznej w skali całego arealu, jak i zróżnicowania genetycznego pomiędzy populacjami, porównując je do danych dotyczących innych grup i gatunków zwierząt, w tym innych gatunków należących do rodzaju *Nehalennia*;
- iii. zwrócono uwagę na brak jakiegokolwiek sygnału filogeograficznego i struktury filogeograficznej gatunku;
- iv. na podstawie analizy wyników badań zaprezentowano koncepcję dotyczącą niedawnego istnienia ostatniego wspólnego przodka (MRCA) i przetrwania ostatniego zlodowacenia w jednym refugium glacialnym, zdaniem autorów najprawdopodobniej w dalekowschodnim refugium mandżurskim;
- v. przedstawiono paleogeograficzną koncepcję olbrzymiego zasięgu *N. speciosa* – hipotetyczną rekonstrukcję jego powstania: wiek, szlaki ekspansji, sugestie wyjaśniające, jak w tak krótkim okresie gatunek o małych zdolnościach dyspersyjnych mógł zasiedlić tak ogromny obszar; krytycznie zweryfikowano przy tym i zmieniono istniejącą dotąd koncepcję rozległej dysjunkcji zasięgowej.

## 5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

Poniżej przedstawione dane, wyniki analiz, ujęcia, koncepcje, hipotezy i wnioski są mojego autorstwa (lub współautorstwa, najczęściej z przeważającym wkładem mojej pracy) i stanowią treść moich publikacji, składających się na przedkładane osiągnięcia naukowe<sup>5</sup>.

Wśród moich pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych, zaprezentowanych w 64 publikacjach, wyraźnie rysują się trzy nurty dotyczące ważek, czwarty – nietoperzy oraz piąty, dotyczący innych grup zwierząt:

- A. pierwszy: prezentujący i analizujący zmiany w obrazie występowania tzw. południowych gatunków ważek w środkowej i wschodniej Europie na skutek zmian klimatycznych;
- B. drugi: syntetyzujący, analizujący i interpretujący dane o występowaniu, wybiórczości siedliskowej i historii życiowej gatunków ważek w skali krajów i regionów;
- C. trzeci: związany z oceną stanu zachowania gatunków ważek, zarówno z jej teoretycznymi podstawami i metodyką, jak i z jej rezultatami w skali kraju oraz kontynentu;
- D. czwarty: obejmujący problematykę zimowania nietoperzy;
- E. piąty: dotyczący innych grup zwierząt wodnych – mięczaków i skorupiaków.

### **A. Zmiany zasięgów i częstości występowania „gatunków południowych” związane ze zmianami klimatycznymi**

Pod mało precyzyjnym, ale często używanym (bo praktycznym) terminem „gatunki południowe” rozumie się przede wszystkim przedstawicieli różnych śródziemnomorskich elementów fauny (ogólno-śródziemnomorskiego, atlantycko-śródziemnomorskiego, pontyjsko-śródziemnomorskiego), czyli gatunki, które przetrwały ostatnie zlodowacenie we wskazanych refugiach. Należą do nich także gatunki pontyjsko-kaspijskie oraz te o zasięgu w przewadze afrotropikalnym czy paleotropikalnym.

Począwszy od końca lat osiemdziesiątych lub początku dziewięćdziesiątych XX wieku odnotowuje się wyraźne, gwałtowne (biorąc pod uwagę ich tempo) zmiany w obrazie rozmieszczenia tych gatunków, mające charakter ekspansji. Warto tu zaznaczyć, że byłem pierwszym europejskim badaczem, który zwrócił uwagę na te zmiany, wygłaszając referat na

---

<sup>5</sup> Określenie wkładu własnego (R. Bernard) w poszczególne publikacje wymienione w tym rozdziale podałem w załączniku IV na stronach 4-11.

Informacje o cytowaniach publikacji zamieszczone są w załączniku IV, na stronach 13-16.



XII Międzynarodowym Sympozjum Odonatologicznym w Osace (w Japonii) w 1993 roku, i proponując w nim powstanie międzynarodowego programu dla śledzenia tych zmian (Bernard 1993 w spisie referatów). Zmianom tym poświęciłem wiele anglojęzycznych publikacji z Polski i Litwy (Bernard i Samoląg 1994; Bernard i Musiał 1995; Bernard 1997; Bernard i Samoląg 1997; Bernard i Samoląg 2000; Bernard, Buczyński i Tończyk 2002; Bernard i Ivinskis 2004; Bernard 2005; Bernard, Ivinskis i Daraż 2008). Dotychczasowe zmiany podsumowałem w „Atlasie rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce” (Bernard i in. 2009), na mapach i w diagnozach gatunkowych oraz w rozdziale „Gatunki w regresie i ekspansji”.

Zmiany te obejmują przede wszystkim rozszerzenie zasięgu występowania w kierunku północnym oraz zdecydowany wzrost częstości występowania. Klasycznym przykładem jest grupa gatunków wybitnie termofilnych: *Crocothemis erythraea* (Brullé), *Aeshna affinis* (Vander Linden), *Orthetrum albistylum* (Selys), *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe), dla których najważniejsze są wysokie temperatury i duże nasłonecznienie w okresach późnowiosennym i letnim.

Szafranka czerwona *C. erythraea* była do roku 1990 zaledwie kilka razy stwierdzona w Polsce i dopiero dane z roku 1989 wskazywały na jej rodzime występowanie (Bernard i Samoląg 2000; Bernard i in. 2009). W ciągu 20 lat skolonizowała szerokim frontem południową i środkową Polskę, a jej rodzime występowanie potwierdzono już po środkową Wielkopolską i środkowe Podlasie (Bernard i in. 2009).

Lecicha południowa *O. brunneum* jest gatunkiem nomadycznym, o zmiennym zasięgu i częstości występowania. W okresie historycznym zasięg nomadyczny tego gatunku obejmował zapewne cały kraj, ale gatunek był bardzo rzadki i przeżywał polską zimę tylko na bardzo nielicznych, najkorzystniejszych pod względem mikroklimatycznym stanowiskach (Bernard i in. 2009). W ostatnich dwóch dekadach zdecydowanie wzrosła częstość jego występowania. Wystarczy przypomnieć, że w okolicach Poznania stwierdzałem go od 1994 roku w każdym roku poszukiwań, i to często w dużej liczebności, a w roku 1995 zaobserwowałem tam prawdziwą inwazję gatunku (Bernard i in. 2009). W pierwszych latach nowego tysiąclecia odkryłem jego występowanie już na Litwie, gdzie spotykany był aż po północną część kraju (Bernard i Ivinskis 2004).

Żagnica południowa *Aeshna affinis* jest także gatunkiem nomadycznym, a w niektórych latach inwazyjnym (Bernard i Samoląg 1994, Bernard i Samoląg 1997, Bernard i in. 2009). Do roku 1990 znana była z bardzo nielicznych stanowisk, głównie na południu kraju, a tylko na jednym stanowisku potwierdzono jej rodzime występowanie. Zapewne większość stanowisk była rezultatem inwazyjnych nalotów w najkorzystniejszych latach (Bernard i Samoląg 1994; Bernard i in. 2009). Po 20 latach wyraźnego trendu wzrostowego zasięg autochtonicznego występowania przesunął się o co najmniej 350 km na północ.

Bardzo wzrosła także liczba stwierdzeń, z których wiele dotyczy już rodzimych, lokalnych populacji (Bernard i Samoląg 1997; Bernard, Buczyński i Tończyk 2002; Bernard i in. 2009). Kilka lat temu stwierdziłem ten gatunek po raz pierwszy na Litwie, w jej środkowo-wschodniej części (Bernard 2005).

Zasięg i częstość występowania dwóch kolejnych gatunków nomadycznych – *Sympetrum fonscolombii* i *Anax ephippiger* – są wybitnie zmienne. Ważki te bowiem nie przeżywają zimy w polskich warunkach (Bernard i Musiał 1995, Bernard i in. 2009). Przy odpowiedniej pogodzie przylatują wiosną lub wczesnym latem z ciepłymi prądami powietrznymi z południa (*A. ephippiger* aż z Afryki!) i przystępują do rozrodu w dogodnych siedliskach. Jeżeli uda im się zakończyć stosunkowo krótki rozwój larwalny przed ochłodzeniem jesiennym, w końcu lata lub jesienią wylatuje ich drugie (a pierwsze rodzime) pokolenie, którego los nie jest znany (Bernard i in. 2009). Wszystkie stwierdzenia husarza wędrownego *A. ephippiger* w Polsce pochodzą właśnie z ostatnich dwóch dekad. Po raz pierwszy odkryto jego obecność w roku 1992, ale największa liczba rekordów pochodzi z moich badań w roku 1995 (Bernard i Musiał 1995), kiedy to wielka inwazja tego gatunku objęła całą Europę. Wtedy także odnotowałem udany rozwój larwalny i wylot rodzimego pokolenia najbardziej na północ w całym zasięgu gatunku (Bernard i Musiał 1995). Do dziś nie stwierdzono pomyślnie zakończonego rozwoju larwalnego husarza wędrownego na wyższej szerokości geograficznej.

Zasięgi i częstość występowania ważek będących obecnie w ekspansji mają z całą pewnością fluktuacyjny charakter, odzwierciedlający wahania klimatyczne. W największym stopniu objawia się to właśnie u gatunków nomadycznych i wybitnie termofilnych – typowych klimatycznych zwycięzców (ang. climate change winners). W okresach ocieplenia granice ich zasięgów przesuwają się w kierunku północnym, a częstość występowania w środkowej i północnej Europie wzrasta. W chłodniejszych fazach granice zasięgów cofają się ku południowi, a gatunki te stają się w tej części kontynentu rzadsze lub nieobecne. Wystarczające dla tego rodzaju zmian są nawet krótkie wahnięcia klimatyczne, a w przypadku nomadów – nawet pojedyncze lata z korzystnymi warunkami pogodowymi (Bernard i Samoląg 1997; Bernard i in. 2009). Jako pierwszy specjalista w Europie sugerowałem występowanie takich fluktuacyjnego rytmu w referacie przedstawionym na XIV Międzynarodowym Sympozjum Odonatologicznym w Mariborze (w Słowenii) w roku 1997 (Bernard 1997 w spisie referatów). Także mojego autorstwa jest termin „gatunek nomadyczny”, trafnie oddający strategię życiową tych ważkowych wagabundów.

W strategii życiowej gatunków nomadycznych kluczowa jest umiejętność wykorzystania nadarzającej się okazji – zaistniałych warunków do migracji i kolonizacji. Jak pokazały moje badania nad dwoma nomadami, *A. ephippiger* i *A. affinis*, gatunki te zasiedlają wody płytkie, bardzo ciepłe i szybko się nagrzewające, astatyczne lub nawet

okresowe (Bernard i Musiał 1995; Bernard i Samoląg 1994; Bernard i Samoląg 1997). Dzięki temu ich rozwój larwalny jest wyjątkowo szybki. Pozwala to imagines kolejnego pokolenia wylecieć, zanim zbiornik wyschnie. Gatunki te jednak różnią się historią życiową, związane są bowiem z obszarami o nieco innej charakterystyce klimatyczno-siedliskowej. *A. ephippiger*, który optimum siedliskowe znajduje w Sahelu subsaharyjskim, a porę suchą przeżywa w stadium imago, nie występuje diapauza w rozwoju jaj ani larw. Pozwala to temu gatunkowi wyprowadzić kolejne pokolenie po przylocie, w tym samym sezonie, w ciągu zaledwie dwóch, a w środkowej Europie trzech miesięcy lata (Bernard i Musiał 1995). Natomiast *A. affinis* znosi jaja latem w wilgotny muł wysychającego zbiornika, mając w strategię wpisana późnoletnio-jesienno-zimową diapauzę w rozwoju jaj (Bernard i Samoląg 1997). Wskazuje to na wyraźnie eurazjatycki, kontynentalny charakter historii życiowej gatunku.

Różnice w strategii życiowej w stosunku do gatunków wód stałych i głębszych obrazują moje badania nad wylotem całej populacji *A. affinis*, a następnie pojawem *A. mixta* Latreille na jednym ze stanowisk w środkowej Polsce (Bernard i Samoląg 1997). Pozycja startowa osobnika po zimie (jajo) była taka sama u obu gatunków w tym samym miejscu. Ale rozwój larwalny *A. affinis* był o wiele szybszy niż *A. mixta*. Gatunki te z pewnością mają inny termalny współczynnik rozwoju osobniczego, różnie więc reagują na wzrost temperatury (Bernard i Samoląg 1997). W rezultacie wylot *A. affinis* rozpoczął się 35 dni przed wylotem *A. mixta*, a skończył 14 dni przed nim. Dodatkowo wylot *A. affinis* był silnie zsynchronizowany. Źródłem tej synchronizacji był zapewne mechanizm najniższych temperatur progowych, warunkujących wejście w ostatnie stadium larwalne i rozpoczęcie metamorfozy. Istnienie takiego mechanizmu synchronizującego wylot rozproszonej rozwojowo populacji nie dziwi w przypadku gatunku wód okresowych, wysychających nierzadko już w połowie lata (Bernard i Samoląg 1997).

- Bernard R., Samoląg J. 1994. *Aeshna affinis* (Vander Linden, 1820) in Poland (Odonata: Aeshnidae). Opuscula Zoologica Fluminensia 117: 1-7.
- Bernard R., Musiał J. 1995. Observations of an abundant occurrence of *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) in western Poland in 1995 (Odonata: Aeshnidae). Opuscula Zoologica Fluminensia 138: 1-9.
- Bernard R., Samoląg J. 1997. Analysis of the emergence of *Aeshna affinis* Vander Linden, 1823 in the vicinity of Poznań, western Poland (Odonata: Aeshnidae). Opuscula Zoologica Fluminensia 153: 1-12.
- Bernard R. 1997. An extremely late record of *Sympetrum fonscolombei* (Sé!.) in Poland (Anisoptera: Libellulidae). Notulae Odonatologicae 4(10): 159-160.
- Bernard R., Samoląg J. 2000. An interesting record of *Crocothemis erythraea* (Brullé) in midwestern Poland (Anisoptera: Libellulidae). Notulae Odonatologicae 5(5): 64-65.
- Bernard R., Buczyński P., Tończyk G. 2002. Present state, threats and conservation of dragonflies (Odonata) in Poland. Nature Conservation, Kraków, 59: 53-71.
- Bernard R., Ivinskis P. 2004. *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837), a new dragonfly species in Lithuania (Odonata: Libellulidae). Acta Zoologica Lituanica 14(3): 31-36.

- Bernard R. 2005. First record of *Aeshna affinis* Vander Linden, 1820 in Lithuania (Anisoptera: Aeshnidae) and corrective notes on the Lithuanian Odonata checklist. *Notulae Odonatologicae* 6(6): 53-55.
- Bernard R., Ivinskis P., Daraž B. 2008. *Lestes barbarus* (Fabricius), a forgotten species in the fauna of Lithuania (Zygoptera: Lestidae). *Notulae Odonatologicae* 7(1): 1-4.
- Bernard R., Buczyński P., Tończyk G., Wendzonka J. 2009. A distribution atlas of dragonflies (Odonata) in Poland. Atlas rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań. 256 pp.

referaty:

- Bernard R. 1993. Analysis of species composition and distribution of dragonflies in Poland: selected Mediterranean species. The Twelfth International Symposium of Odonatology, Osaka, Japan, August 1-11, 1993, Abstracts of papers: 3.
- Bernard R. 1997. An analysis of pulsating occurrence of some allochthonous species of Anisoptera in the northern part of central Europe. Abstracts of papers and posters presented at the XIV. International Symposium of Odonatology, Maribor, Slovenia, July 12-23, 1997: 6.

## **B. Synteza, analiza i interpretacja danych dotyczących występowania, wybiórczości siedliskowej i historii życiowej gatunków w skali krajowej**

Dopóki dane z Polski były rozproszone w licznych pozycjach literatury oraz w niepublikowanej postaci, dopóty były one w dużej części niedostępne dla specjalistów zagranicznych i bardzo trudne do wykorzystania we wszelkich przedsięwzięciach krajowych. W tym sensie przygotowanie i opublikowanie dwujęzycznej monografii (z równorzędnymi tekstami angielskim i polskim) – „Atlasu rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce” (Bernard, Buczyński, Tończyk, Wendzonka 2009) było prawdziwym przełomem w odonatologii polskiej. Obecnie jest to najczęściej cytowana pozycja w polskich publikacjach, używana także we wszelkiego rodzaju ekspertyzach i ocenach. Atlas spotkał się także z dużym uznaniem za granicą, w serwisie abstraktowym czasopisma (IF) „Odonatologica” – Odonatological Abstracts nr 17892, *Odonatologica* 2010: 39(2), s.177 – został on uznany za najlepszą tego rodzaju publikację w Europie. Napisano tam:

„This is by far the most perfect Atlas of a European region yet published. It is based not solely on the assessment of (published and unpublished) historical and recent records but, above all, on thorough analytical work, which resulted in a significant contribution to our understanding of the European odon. biogeography”.

W przedsięwzięciu tym byłem inicjatorem, współautorem koncepcji i głównym koordynatorem – kierownikiem grantu realizowanego w latach 2005-2009 (projekt nr 2P04C 129 29) i finansowanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego. Pełniłem także nadzór merytoryczny, byłem autorem części danych (własnych, z literatury i muzealnych) i analiz oraz współautorem wszystkich części składowych monografii (równorzędnym lub wiodącym) i głównym redaktorem książki.

„Atlas” obejmuje wszystkie dane o rozmieszczeniu ważek w Polsce, publikowane i niepublikowane dostarczone przez autorów i 240 współpracowników. Prezentowane są one

w podziale na dane historyczne (z lat 1825-1990) i współczesne (od roku 1991), a przyjęty podział odzwierciedla okres zarówno większej aktywności odonatologów polskich, jak i wyraźnych zmian klimatycznych, datowany od początku lat dziewięćdziesiątych XX wieku. Część pierwszą tego opracowania stanowią rozdziały prezentujące tło geograficzne kraju, zarys historii badań odonatologicznych w Polsce oraz – bardzo szczegółowo – materiał i metody zbierania danych, ich analizy i prezentacji. Rozmieszczenie każdego z 73 gatunków ważek w Polsce przedstawione jest w kolejnej części „Atlasu” na dwóch mapach – mapie UTM i na rysowanej mapie interpretacyjnej. Mapy interpretacyjne uwzględniają odmienne aspekty dla różnych gatunków, takie jak zmiany w obrazie zasięgów, strefy zasięgów o różnej częstości występowania, zasięgi nomadyczne etc. Całości prezentacji gatunku dopełnia diagnoza oraz interpretacja jego rozprzestrzenienia i rozpowszechnienia w kraju (według ściśle określonych skal), zmian w obrazie zasięgu, a także wybiórczości siedliskowej. Na trzecią część „Atlasu” – zbiorczą, analityczno-interpretacyjną składają się: zoogeograficzna charakterystyka odonatonofauny, omówienie gatunków znajdujących się w regresie i ekspansji oraz nowa „Czerwona lista ważek Polski 2009” wraz z jej interpretacją i implikacjami, przygotowana ściśle według kryteriów IUCN. Ostatnią część książki stanowi dokładny wykaz źródeł, w tym bibliografia odonatologiczna Polski.

W nurcie krytycznej analizy i syntezy danych krajowych mieszczą się także moje publikacje prezentujące, analizujące i interpretujące w skali kraju:

- i. rozmieszczenie, wybiórczość siedliskową i historię życia *Erythromma* (= *Cercion*) *lindenii* (Selys), na krańcu zasięgu w oderwaniu od głównego areалу; ten przedstawiciel atlantycko-śródziemnomorskiego elementu fauny, relikw holoceniowego optimum klimatycznego, stenotopowy gatunek jeziorny związany z otwartym lustrem wody, został odkryty przeze mnie w Polsce i wyczerpująco scharakteryzowany na podstawie znalezionych przeze mnie 30 stanowisk i populacji. Są to prawie wszystkie – z wyjątkiem jednego później odkrytego – znane dotąd stanowiska tego gatunku w Polsce (Bernard 1993; Bernard 1995; Bernard 2000);
- ii. specyficzną formę i charakter zasięgu, wybiórczość siedliskową i historię życia *Cordulegaster boltonii* (Donovan) – dużej ważki związanej ze śródleśnymi strumieniami i niewielkimi rzeczkami (Bernard 2000b);
- iii. rozmieszczenie, wybiórczość siedliskową, historię życia i stan zachowania *Nehalennia speciosa* – gatunku w skali kontynentu stanowiącego przedmiot mojego głównego osiągnięcia, ale scharakteryzowanego dogłębnie także w skali krajów: Polski (Bernard 1998; Bernard i Buczyński 2008; Bernard i Daraż 2008) i Łotwy (Kalniņš, **Bernard** i Miķelsone 2011);
- iv. wyspowe występowanie, wybiórczość siedliskową i aktywność w przestrzeni *Coenagrion johanssoni* (Wallengren) na Litwie – na krańcu zasięgu tego trans-

palearktycznego gatunku o wschodnio-palearktycznych korzeniach postglacjalnych (Bernard i Samoląg 2002);

- v. wyspowe występowanie *Aeshna subarctica* Walker i *Sympetrum pedemontanum* (O.F. Müller in Allioni) na obszarach niżowych Polski, w przypadku pierwszego gatunku wraz z interpretacją siedliskowo-antropogenicznego podłoża tego stanu.

Publikacje uszeregowano tematycznie:

- Bernard R. 1993. *Cercion lindenii* (Selys), a new species for the fauna of Poland (Zygoptera: Coenagrionidae). *Notulae Odonatologicae* 4(2): 21-23.
- Bernard R. 1995. Wstępne dane o rozmieszczeniu i ekologii *Cercion lindenii* (Selys, 1840) (Odonata, Coenagrionidae) w Polsce. *Wiadomości Entomologiczne*, 14(1): 11-19.
- Bernard R. 2000a. On the occurrence of *Cercion lindenii* (Selys, 1840) in Poland (Odonata: Coenagrionidae). *Opuscula Zoologica Fluminensia* 177: 1-11.
- Bernard R. 2000b. Stan wiedzy o występowaniu i biologii *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) w Polsce (Odonata: Cordulegastridae). *Rocznik Naukowy Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody „Salamandra”, Poznań*, 4: 55-87.
- Bernard R. 1998. Stan wiedzy o rozmieszczeniu i ekologii *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) (Odonata: Coenagrionidae) w Polsce. *Rocznik Naukowy Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody „Salamandra”, Poznań*, 2: 67-93.
- Bernard R., Buczyński P. 2008. Stan zachowania i wybiórczość siedliskowa iglicy małej *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) w Polsce. *Odonatrix* 4(2): 43-60.
- Bernard R., Daraż B. 2008. Stan i siedlisko peryferyjnej, izolowanej populacji iglicy małej *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) w południowo-wschodniej Polsce (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatrix* 4(1): 12-19.
- Kalniņš M., Bernard R., Miķelsone I. 2011. Protected aquatic insects of Latvia – *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) (Odonata: Coenagrionidae). *Latvijas Entomologs* 50: 41-54.
- Bernard R., Samoląg J. 2002. *Coenagrion johanssoni* (Wallengren) in Lithuania (Zygoptera: Coenagrionidae). *Notulae Odonatologicae* 5(10): 117-120.
- Bernard R., Łabędzki A. 1993. Występowanie *Sympetrum pedemontanum* (Allioni, 1766) Odonata, Libellulidae) na niżu polskim. *Wiadomości Entomologiczne*, 12 (3): 163-171.
- Bernard R., Tończyk G. 2011. Wyspowe występowanie żagnicy torfowcowej *Aeshna subarctica* Walker, 1908 na Nizinach Środkowopolskich i Sasko-Łużyckich. *Odonatrix* 7(1): 1-13.

### C. Ocena stanu zachowania gatunków

Intensywna antropopresja i zmiany klimatyczne przyniosły w wieku XX i na początku XXI duże negatywne zmiany w zasięgu występowania i liczebności populacji wielu gatunków ważek (Bernard, Buczyński i Tończyk 2002; Bernard i in. 2009). Jednocześnie ważki stały się często stosowanym narzędziem do oceny jakości i kondycji siedlisk i biocenoz wodnych, co znalazło swoje odzwierciedlenie choćby w ich reprezentacji wśród gatunków załączników II i IV Dyrektywy Siedliskowej czy gatunków objętych ochroną prawną w Polsce. W tej sytuacji podstawowego znaczenia nabrała prawidłowa ocena stanu zachowania gatunku na danym obszarze, czy to w skali lokalnej, czy krajowej, a nawet kontynentalnej.

Moje badania i analizy koncentrowały się na czterech wymiarach tej oceny:

- i. metodyce, a w tym na teoretycznym jej podłożu i praktycznej realizacji;
- ii. diagnozie stanu zachowania danych gatunków;
- iii. podłożu stwierdzonego stanu (historii i strategii życiowej gatunku w obliczu zmian);
- iv. przełożeniu określonej oceny na politykę ochrony danego gatunku.

W skali Europy lub Eurazji:

- i. brałem udział – jako jeden z pięciu wybranych specjalistów europejskich, reprezentujących wszystkie części kontynentu – w desygnacji, ocenie i opracowaniu tzw. gatunków krytycznych (Sahlén, **Bernard**, Cordero Rivera, Ketelaar i Suhling 2004); tym mianem objęto nie tylko gatunki zagrożone, ale także endemity, gatunki tworzące specyfikę fauny danego obszaru i gatunki wyjątkowo mało znane;
- ii. w 2009 roku jako jeden z wybranych jedenastu ekspertów europejskich i członek Species Survival Commission IUCN współtworzyłem European Red List Workshop IUCN – 19-26 kwietnia 2009 w Loulé (w Portugalii), poświęcony ważkom Europy. Rezultatem tego spotkania oraz późniejszych prac indywidualnych i zespołowych była ocena stanu zachowania wszystkich 137 europejskich gatunków ważek według metodyki IUCN, a także opublikowanie wyczerpującej czerwonej listy ważek Europy (Kalkman, Boudot, **Bernard**, Conze, De Knijf, Dyatlova, Ferreira, Jović, Ott, Riservato i Sahlén 2010); lista ta zweryfikowała i zdecydowanie zmieniła dotychczasową wizję zagrożonej odonatofauny Europy, przenosząc ciężar z niektórych niezagrożonych lub zagrożonych w niewielkim stopniu gatunków „dyrektywowych” na gatunki autentycznie ginące;
- iii. opracowałem ocenę stanu zachowania *Nehalennia speciosa* w skali całego zasięgu dla Światowej czerwonej listy IUCN; funkcjonuje ona jako część tej listy na prawach publikacji internetowej (Bernard i Wildermuth 2006).

W skali kraju:

- i. przedstawiłem stan zachowania odonatofauny Polski, podłożę i przebieg zmian zachodzących w poszczególnych typach siedlisk i związanej z nimi odonatofaunie oraz zagrożenia dla poszczególnych gatunków i ich grup (Bernard, Buczyński i Tończyk 2002);
- ii. na podstawie analizy stanu zachowania gatunków przygotowałem czerwoną listę ważek Polski, w pierwszej wersji wchodzącą w skład „Czerwonej listy zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce” pod redakcją Prof. Z. Głowacińskiego (Bernard i in. 2002), w drugiej, znacznie zmienionej wersji zawartą w „Atlasie rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce” (Bernard i in. 2009);

- iii. przygotowałem opracowania dwóch gatunków, *Nehalennia speciosa* i *Cordulegaster boltonii*, do „Polskiej czerwonej księgi zwierząt” (Bernard 2004a; Bernard 2004b);
- iv. w „Poradnikach ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręczniku metodycznym”, wydanym przez Ministerstwo Środowiska, opracowałem trzy gatunki ważek zakwalifikowane do II załącznika Dyrektywy Siedliskowej (Bernard 2004c; Bernard 2004d; Bernard 2004e); opracowania te zawierają diagnozy stanu zachowania danych gatunków w kraju i analizę podłoża tego stanu, wraz z zagrożeniami i proponowanymi środkami ochrony;
- v. na zlecenie Głównego Inspektoratu Ochrony Środowiska i Instytutu Ochrony Przyrody PAN przygotowałem i testowałem koncepcję metodyczną monitoringu tych trzech gatunków ważek, byłem krajowym koordynatorem pierwszego etapu ogólnopolskiego monitoringu tych gatunków (dokładne tytuły i dane ekspertyz podane są w spisie pozycji dorobku naukowo-badawczego); opracowałem także 3 rozdziały poświęcone trzepli zielonej *Ophiogomphus cecilia*, zalotce większej *Leucorrhinia pectoralis* i łątce ozdobnej *Coenagrion ornatum* w dwóch tomach wydawnictwa zwanego „Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny” wydanych przez GIOŚ w ramach Biblioteki Monitoringu Środowiska (Bernard 2010; Bernard 2012; Bernard i Michalczyk 2012); wszystkie te pozycje zawierają szczegółowe koncepcje monitoringu wraz z charakterystyką gatunku, metodyką postępowania, jej merytorycznym uzasadnieniem i zasadami interpretacji wyników;
- vi. w ramach ekspertyz zleconych przez Główny Inspektorat Ochrony Środowiska i Instytut Ochrony Przyrody PAN przygotowałem raporty do Komisji Europejskiej dotyczące stanu zachowania 5 gatunków ważek w regionie biogeograficznym alpejskim Polski (*Coenagrion ornatum*, *Leucorrhinia albifrons*, *Leucorrhinia pectoralis*, *Ophiogomphus cecilia*, *Sympecma paedisca*) i 8 gatunków ważek w regionie biogeograficznym kontynentalnym Polski (*Leucorrhinia albifrons*, *Leucorrhinia caudalis*, *Leucorrhinia pectoralis*, *Ophiogomphus cecilia*, *Sympecma paedisca*, *Gomphus flavipes*, *Aeshna viridis*, *Coenagrion ornatum*); dokładne dane dotyczące ekspertyz podałem w spisie pozycji dorobku naukowo-badawczego;
- vii. w ramach ekspertyzy na zlecenie Departamentu Ochrony Przyrody Ministerstwa Środowiska „Ochrona gatunkowa – ocena obowiązujących list gatunków objętych ochroną prawną oraz propozycja ich modyfikacji” pod redakcją A. Kepela i S. Janyszka, przygotowałem ekspertyzę dotyczącą ważek; ekspertyza ta zawierała m. in. nową propozycję listy chronionych gatunków ważek wraz z uzasadnieniem oraz propozycję ochrony strefowej dla iglicy małej *Nehalennia speciosa* (dane dotyczące ekspertyzy podałem w spisie dorobku naukowo-badawczego); propozycja ta została przyjęta i do dziś obowiązuje, a problemy związane z ochroną strefową jednego



bezkręgowca, który jest nią objęty w Polsce, omówiłem w publikacji „Strefy ochronne dla iglicy małej *Nehalennia speciosa* – wizja, prawo i problemy” (Bernard 2005).

Na początku podano 3 publikacje międzynarodowe, dalej – krajowe:

- Sahlén G., **Bernard R.**, Cordero Rivera A., Ketelaar R., Suhling F. 2004. Critical species of Odonata in Europe. [w:] Clausnitzer V., Jödicke R. (red), Guardians of the watershed. Global status of dragonflies: critical species, threat and conservation. International Journal of Odonatology 7(2): 385-398.
- Kalkman V.J., Boudot J.-P., **Bernard R.**, Conze K.-J., De Knijf G., Dyatlova E., Ferreira S., Jović M., Ott J., Riservato E., Sahlén G. 2010. European Red List of dragonflies. IUCN & Publications Office of the European Union, Luxembourg. VIII + 28 pp.
- Bernard R., Wildermuth H. 2006. *Nehalennia speciosa*. In: IUCN 2012. 2012 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucn.redlist.org>.
- Bernard R., Buczyński P., Tończyk G. 2002. Present state, threats and conservation of dragonflies (Odonata) in Poland. Nature Conservation, Kraków, 59: 53-71.
- Bernard R., Buczyński P., Łabędzki A., Tończyk G. 2002. Odonata Ważki. [w:] Głowaciński Z. (red.), Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce, Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków: 125-127.
- Bernard R. 2004a. *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840), iglica mała. [w:] Z. Głowaciński, J. Nowacki [red.], Polska czerwona księga zwierząt, Bezkręgowce, Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków & Akademia Rolnicza im. A. Cieszkowskiego, Poznań: 54-55.
- Bernard R. 2004b. *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807), szklarnik leśny. [w:] Z. Głowaciński, J. Nowacki [red.], Polska czerwona księga zwierząt, Bezkręgowce, Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków & Akademia Rolnicza im. A. Cieszkowskiego, Poznań: 56-57.
- Bernard R. 2004c. *Coenagrion ornatum* (Sélys, 1850), Łątka ozdobna. [w:] Adamski P., Bartel R., Bereszyński A., Kepel A., Witkowski Z. [red.], Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny, tom 6, Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 25-29.
- Bernard R. 2004d. *Ophiogomphus cecilia* (Geoffroy in Fourcroy, 1785), Trzepla zielona. [w:] Adamski P., Bartel R., Bereszyński A., Kepel A., Witkowski Z. [red.], Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny, tom 6, Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 30-34.
- Bernard R. 2004e. *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825), Zalotka większa. [w:] Adamski P., Bartel R., Bereszyński A., Kepel A., Witkowski Z. [red.], Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny, tom 6, Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 35-38.
- Bernard R. 2005. Strefy ochronne dla iglicy małej *Nehalennia speciosa* – wizja, prawo i problemy. Odonatrix 1(2): 21-24.
- Bernard R. 2010. Trzepla zielona *Ophiogomphus cecilia* (Geoffroy in Fourcroy, 1785). [w:] Makomaska-Juchiewicz M. (red), Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny. Część pierwsza. Biblioteka Monitoringu Środowiska, GIOŚ, Warszawa: 32-58.

#### D. Problematyka związana z zimowaniem nietoperzy

Obok ważek przedmiotem moich badań były także nietoperze, którym poświęciłem 17 publikacji, zwłaszcza interesowały mnie różne aspekty ich zimowania. Za najistotniejsze swoje osiągnięcia w dziedzinie chiropterologii uważam:

- i. pierwsze w Europie badania dotyczące zimowania nietoperzy w studniach; przyniosły one analizę wybiórczości różnych gatunków nietoperzy względem wiejskich typów kryjówek zimowych oraz ukazały nieznanne dotąd znaczenie studni jako jednego z podstawowych rodzajów hibernacula; wyniki te zostały wpięrow zaprezentowane na

VII Europejskim Sympozjum Badań Nietoperzy w Veldhoven (w Holandii), a następnie opublikowane w europejskim specjalistycznym czasopiśmie „Myotis” w Bonn (Bernard, Gawlak i Kepel 1998);

- ii. analizę dynamiki liczebności i struktury dominacji jednego z największych w Polsce zimowego zgrupowania nietoperzy w Strzalinach, zarówno w ujęciu sezonowym w trakcie okresu hibernacji (Bernard, Głazaczow i Samoląg 1991), jak i wieloletnim (Bernard, Głazaczow i Samoląg 1991; Bernard i Samoląg 2002a);
- iii. istotny przyczynek do znajomości długości życia nietoperzy w Polsce na podstawie danych z obrączkowania nietoperzy (Bernard i Samoląg 2002b).

Bernard R., Głazaczow A., Samoląg J. 1991. Overwintering bat colony in Strzalin (North-Western Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia* 34(2): 453-461.

Bernard R., Gawlak A., Kepel A. 1998. The importance of village wells for hibernating bats on the example of a village in north-western Poland. *Myotis* 36: 25-30.

Bernard R., Samoląg J. 2002a. Dekady Spisu Nietoperzy 1993-1999 w Strzalinach (północno-zachodnia Polska). *Nietoperze*, Wrocław, 3(1): 17-25.

Bernard R., Samoląg J. 2002b. Przyczynek do znajomości długości życia nietoperzy w Polsce. *Nietoperze*, Wrocław, 3(2): 290-293.

## E. Inne grupy zwierząt wodnych

Pojedyncze publikacje mojego autorstwa dotyczyły także:

- i. wodnych ślimaków, a dokładniej prawie nieznanego (wówczas) w Polsce gatunku *Ferrissia wautieri* i jego interesującej charakterystyki ekologicznej (Bernard 1994);
- ii. rozmieszczenia i fenologii dziwogłówki wiosennej *Eubbranchipus grubii* (Gołdyn i Bernard 2009).

Bernard R. 1994. New localities of the freshwater limpet *Ferrissia wautieri* (Mirolli, 1960) (Gastropoda: Basommatophora: Ancyliidae) in Poland. *Mitteilungen der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft* 53: 19-21.

Gołdyn B., **Bernard R.** 2009 (2008). Preliminary data on the distribution and phenology of *Eubbranchipus grubii* (Dybowski, 1860) (Crustacea: Anostraca) in the Wielkopolska Region. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Lublin, C*, 63 (2): 23-29.

Druga publikacja stanowi jeden z rezultatów grantu (2007-2010), w którym byłem wykonawcą, projektu MNiSW nr N N304 3400 33: „Biologia, ekologia i rozmieszczenie zadychry pospolitej (*Branchipus schaefferi* Fish.) w Wielkopolsce na tle zgrupowań bezkręgowców wysychających zbiorników wodnych”.



dr Rafał Bernard