

Autoreferat

1. Imię i Nazwisko

Mateusz Ciechanowski

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe – z podaniem podmiotu nadającego stopień, roku ich uzyskania oraz tytułu rozprawy doktorskiej:

09.12.2005 – **stopień doktora nauk biologicznych w zakresie Biologii** na Wydziale Biologii, Geografii i Oceanologii, Uniwersytet Gdański; Rozprawa doktorska pt. „*Struktura przestrzenna zespołu i dynamika aktywności nietoperzy (Chiroptera) w krajobrazie leśno-rolniczym północnej Polski*”; promotor w przewodzie doktorskim: prof. dr hab. Lech Stempniewicz (Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców UG).

29.06.2000 – **stopień magistra biologii** na Wydziale Biologii, Geografii i Oceanologii Uniwersytetu Gdańskiego. Praca magisterska pt. „*Nietoperze (Chiroptera) Puszczy Darżlubskiej – skład gatunkowy, wybrane aspekty ekologii i biometria*”, promotor: prof. dr hab. Bronisław W. Wołoszyn (Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN).

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych:

15.01.2006 – obecnie: **adiunkt**; Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców, Wydział Biologii, Uniwersytet Gdański

28.10.2004 – 30.01.2006: **asystent**, Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców, Wydział Biologii, Uniwersytet Gdański

4. Omówienie osiągnięć, o których mowa w art. 219 ust. 1 pkt. 2 ustawy z dnia 20 lipca 2018 r. Prawo o szkolnictwie wyższym i nauce (Dz. U. z 2020 r. poz. 85 z późn. zm.).

Preferencje siedliskowe nietoperzy w mozaikowym, przekształconym antropogenicznie krajobrazie

Wstęp i hipotezy

Wzorce wykorzystania przestrzeni i preferencje siedliskowe zwierząt znajdują się w centrum zainteresowania trzech głównych teorii i koncepcji w ekologii. Pierwszą z nich jest teoria optymalnego żerowania (*optimal foraging theory*), próbująca przewidzieć zachowanie

zwierząt w trakcie zdobywania pokarmu. Mimo, że znaczna część hipotez wyjaśniających rozmieszczenie organizmów jest wywodzona właśnie z niej, jej użyteczność jako programu badawczego uzależniona jest od sześciu założeń (np. Pyke 1984), mówiących o tym, że: 1) dostosowanie osobnika uzależnione jest od zachowania podczas żerowania, 2) zachowanie żerowskie jest przynajmniej częściowo odziedziczalne, genetycznie lub kulturowo, 3) zależność między zachowaniem żerowskim a dostosowaniem jest znana i możliwa do skwantyfikowania, 4) ewolucja żerowania nie jest uniemożliwiana przez ograniczenia genetyczne, 5) ewolucja żerowania podlega ograniczeniom funkcjonalnym, które mogą być realistycznie ocenione, 6) zachowania żerowskie ewoluują szybciej, niż tempo z jakim zachodzą zmiany wpływających na nie czynników. Empiryczne testy założeń oryginalnej teorii należą zwykle do czterech ogólnych kategorii, a więc rodzaju pokarmu (składu diety), wyboru płatu siedliska (*habitat patch*), czasu, po jakim osobnik opuszcza dany płat, oraz częstości przemieszczeń między płatami. Wyróżniana niekiedy piąta kategoria testów dotyczy żerowania w miejscu centralnym, a więc sytuacji, w której zwierzę wykorzystuje funkcjonalne centrum swojego areału osobniczego, np. gniazdo, norę lub kolonię, z którego wyrusza na żerowiska i do którego wraca z przynajmniej częścią zebranego pokarmu (Pyke 1984). Drugim filarem współczesnej analizy wybiórczości siedliskowej jest koncepcja rozmieszczenia idealnie swobodnego (Fretwell i Lucas 1970), przewidująca takie rozmieszczenie zwierząt w gradiencie dostępnych zasobów, które przyjmuje wzorzec optymalny dla każdego osobnika, nie uwzględniając jednak jego modyfikacji przez inne czynniki, np. ryzyko drapieżnicze. Model ten opiera się o cztery podstawowe założenia, upraszczające znacznie obserwowane w przyrodzie scenariusze: 1) każdy osobnik potrafi precyzyjnie szacować zasoby, wybierając płaty najbardziej w nie obfitujące, co pozwala na maksymalizację dostosowania, 2) każdy osobnik może swobodnie przemieszczać się między płatami siedlisk, nie ponosząc żadnych wydatków energetycznych, 3) każdy osobnik ma takie same zdolności konkurencyjne, jak inne osobniki, 4) w żadnym płacie obfitość i dostępność zasobów nie ulega zmianie, a więc ich produkcja równoważy eksploatację (Maszczyk 2008). Trzecim elementem, umożliwiającym umieszczenie badań nad selekcją siedlisk w szerszych ramach teoretycznych, jest teoria niszy ekologicznej (Grinnell 1917, Hutchinson 1957), umiejscawiająca populacje w przestrzeni opisywanej przez zasoby i warunki, kształtujące zakres tolerancji ekologicznej gatunku (Holt 2009). Z teorii tej wywodzą się koncepcje podziału zasobów, umożliwiającego koegzystencję wielu różnych gatunków w tych samych ekosystemach (historia rozwoju koncepcji i jej obecny stan przedstawił Pocheville 2015). Ponieważ zarówno czynniki naturalne, jak i działalność człowieka, prowadzą do powstania

mozaikowego krajobrazu złożonego z płatów siedlisk, różniących się atrakcyjnością dla dokonujących wyboru osobników, wszystkie trzy powyższe koncepcje są coraz częściej rozpatrywane na tle powiązań krajobrazowych między sąsiadującymi ze sobą ekosystemami (Hanson i in. 1995). Badania nad preferencjami siedliskowymi zwierząt i wykorzystaniem przez nie przestrzeni są potrzebne jednak nie tylko jako przykładowe modele, pozwalające testować teoretyczne koncepcje ekologiczne, ale również – jako studia przypadków – uzupełniające wiedzę z zakresu biologii poszczególnych gatunków, w stopniu niezbędnym dla skutecznego planowania ich ochrony.

Większość kręgowców lądowych o dużych zdolnościach lokomotorycznych i dużych areałach osobniczych, wykorzystuje, w mozaikowym krajobrazie, szereg różnych typów siedlisk na tym samym etapie cyklu życiowego, zwłaszcza, jeśli są generalistami pokarmowymi. Taką strategię wykorzystania zasobów przejawiają zwłaszcza duże ssaki drapieżne (Gurarie i in. 2011) i kopytne (Allen i in. 2014), a także niektóre zwierzęta obdarzone zdolnością aktywnego lotu, jak nietoperze (Mackie i Racey 2007) i ptaki, szczególnie szponiaste (Real i in. 2016) oraz aeroentomofagi (Boynton i in. 2020). Ponieważ poszczególne siedliska różnią się strukturą przestrzenną i produktywnością, przebywanie w ich obrębie może zwiększać lub zmniejszać dostosowanie osobnika, niezależnie od tego, czy rozpatrujemy atrakcyjność danego siedliska jako źródła pokarmu (żerowiska), wody lub niezbędnych minerałów, jako schronienia zapewniającego korzystny bilans termiczny, ukrycie przed drapieżnikami lub miejsce rozrodu, wreszcie jako korytarza zapewniającego swobodne, bezpieczne i optymalne energetycznie przemieszczanie się między płatami siedlisk pełniącymi wcześniej wymienione funkcje. Dlatego, nawet najbardziej oportunistyczne gatunki o dużych możliwościach lokomotorycznych, wykazują wyraźne preferencje siedliskowe w mozaikowym krajobrazie, intensywniej wykorzystując bardziej atrakcyjne płaty siedlisk, unikając zaś innych (Sunde i in. 2014). Preferencje te mogą być jednak modyfikowane na skutek konkurencji międzygatunkowej (Reif i in. 2018), szczególnie w obrębie zgrupowań (w rozumieniu *assemblage*), w których skład wchodzi większa liczba gatunków morfologicznie podobnych (Katzner i in. 2003), co uniemożliwia interpretację danych o zachowaniach przestrzennych wyłącznie w świetle optymalizacji żerowania, bilansu termicznego czy ograniczania ryzyka drapieżniczego. W biomach leśnych fragmentacja siedlisk, a więc i mozaikowość krajobrazu, znacząco wzrosła wraz z ekspansją rolnictwa, a co za tym idzie i stałego osadnictwa, skutkującego wzrostem zagęszczenia infrastruktury (Bogaert i in. 2014). Konsekwencją tego procesu był spadek dostępnej powierzchni i łączności siedlisk optymalnych. Wiedza o preferencjach siedliskowych poszczególnych

gatunków należy więc dziś do kluczowych elementów niezbędnych we współczesnym planowaniu ochrony przyrody. Tymczasem, dla większości współczesnych gatunków ptaków i ssaków wciąż brakuje podstawowych informacji na temat preferencji siedliskowych i pokarmowych, czy związanych z ich wykorzystaniem zachowań przestrzennych (IUCN 2021).

Preferencje siedliskowe zwierząt o dużej mobilności mogą ulegać silnym zmianom w cyklu rocznym (Rehnus i in. 2013), co pozwala na dopasowanie ich do aktualnych potrzeb energetycznych, zwykle wymuszanych statusem rozrodczym osobnika (Unterthiner i in. 2011), ale też etapem wędrówki sezonowej, zwłaszcza w przypadku długodystansowych migrantów (Lerche-Jørgensen i in. 2019). Dlatego wyniki ekstrapolacji wzorców preferencji siedliskowych i pokarmowych z okresu rozrodu na inne okresy fenologiczne mogą być obciążone dużym błędem, a ustalenie pełnego obrazu wykorzystania zasobów przez dany gatunek wymaga badań obejmujących szersze okna czasowe lub wręcz pełen cykl roczny.

Nietoperze (Chiroptera) zajmują wyjątkową pozycję, wśród drobnych ssaków, ze względu na duże areale osobnicze, w stosunku do rozmiarów ciała (Robinson i Stebbings 1997, Davidson-Watts i in. 2006, Mackie i Racey 2007, Flaquer i in. 2009). Zdolność do aktywnego lotu odpowiada za tę cechę tylko częściowo – areale osobnicze wielu gatunków nietoperzy w okresie rozrodu przewyższają wielokrotnie areale osobnicze drobnych ptaków wróblowych o podobnych rozmiarach w sezonie lęgowym (Whitaker i Warkentin 2010). Są one natomiast porównywalne do arealów osobniczych znacznie większych kręgowców, takich jak duże ssaki drapieżne (Kusak i in. 2005, Okarma i in. 2007), czy ptaki szponiaste (Singh i in. 2015). W konsekwencji, nietoperze w ciągu doby mogą wykorzystywać cały szereg siedlisk o odmiennych funkcjach – kryjówek dziennych, żerowisk, wodopojów, kryjówek nocnych i korytarzy umożliwiających przemieszczanie się nimi w ciemnej części doby (Lesiński 2006, Dietz i in. 2009). Zdolność do szybkiego przemieszczania się między różnymi płacami siedlisk umożliwia im też porównanie zasobności wielu z nich w relatywnie krótkim czasie, zbliżając je do spełnienia teoretycznych założeń teorii optymalnego żerowania.

Silne przywiązanie karmiących samic nietoperzy do kolonii rozrodczych, zajmujących kryjówkiienne, w których młode pozostają na noc, powoduje, że spełniają one założenia modelu żerowania w miejscu centralnym (czas spędzony na polowaniu w danym płacie jest dodatnio skorelowany z odległością od kryjówki), nawet jeśli nie przynoszą żadnej części złowionych ofiar do schronienia, lecz wracają tam, aby nakarmić młode mlekiem (Daniel i in. 2008). Ponieważ ciężarne samice, a nawet samce niektórych gatunków, również żyją w koloniach, okupujących przez dłuższy czas te same kryjówkiienne, do których wracają

niemal codziennie (Henry i in. 2002, Safi i in. 2007), założenia modelu żerowania w miejscu centralnym mogą być spełnione również w ich przypadku. Ponieważ potrzeby energetyczne u samic tych ssaków istotnie wzrastają w kluczowych etapach cyklu rozrodczego – ciążą i karmieniem młodych (Kunz 1974, Racey i Speakman 1987), można oczekiwać, że również wykorzystanie przestrzeni i preferencje siedliskowe ulegają zmianom, aby sprostać rosącemu zapotrzebowaniu na energię. Przesłanką wskazującą na taką możliwość są znaczące różnice w wielkości arealów osobniczych i preferencjach siedliskowych między: 1) samcami i samicami nietoperzy w okresie rozrodczym (Safi i in. 2007), a także 2) między samicami biorącymi i niebiorącymi udział w rozrodzie (Mackie i Racey 2007). Jeśli użytkowane siedliska pełnią funkcję żerowisk, skutkiem takich zmian może być również zmiana w składzie pokarmu, co może pełnić ważną funkcję przystosowawczą – wzrostu udziału ofiar korzystniejszych energetycznie. Ponieważ część gatunków nietoperzy odbywa długodystansowe wędrówki sezonowe, mogą podczas tych migracji pojawiać się na terenach, gdzie struktura krajobrazu i kompozycja siedlisk są odmienne od spotykanych w letnim areale występowania. W konsekwencji, preferencje siedliskowe i wykorzystanie przestrzeni przez te ssaki może ulegać również znaczącym zmianom, między sezonem rozrodczym, a okresem wędrówek. Różnice w preferencjach siedliskowych i pokarmowych między kluczowymi okresami fenologicznymi dla wielu gatunków europejskich nietoperzy pozostają jednak nierozpoznane. Co więcej, nawet dostępne dotąd dane na temat tych elementów biologii gatunków, zebrane w zachodniej części Europy nie mogą być w prosty sposób ekstrapolowane na warunki środkowej i wschodniej części kontynentu, głównie ze względu na:

- 1) znacznie mniejszy stopień antropogenicznego przekształcenia krajobrazu;
- 2) odmienne warunki klimatyczne (silniejszy kontynentalizm);
- 3) odmienną strukturę krajobrazu, szczególnie na pojezierzach młodoglacjalnych o znacznie większej jeziorności, czego przejawem są np. różnice w składzie pokarmu borowca wielkiego *Nyctalus noctula* między Wielką Brytanią (dominacja owadów lądowych; Jones 1995) a krajami nadbałtyckimi (dominacja owadów wodnych; Rydell i Petersons 1998);
- 4) bardziej złożone zależności konkurencyjne; np. parze morfologicznie podobnych gatunków *Pipistrellus pipistrellus* i *P. pygmaeus*, w Europie Środkowej towarzyszy znacznie liczniejszy *P. nathusii*, tymczasem większość badań na temat rozdziału zasobów między tymi dwoma pierwszymi taksonami prowadzono dotąd

na Wyspach Brytyjskich (Vaughan i in. 1997a; Russ i Montgomery 2002; Davidson-Watts i in. 2006; Nichols i Racey 2006; Sattler i in. 2007), gdzie trzeci gatunek do niedawna nie przystępował nawet do rozrodu.

Również rola różnych czynników kształtujących mozaikę siedlisk wykazuje duże zróżnicowanie regionalne, ale też zmienność w czasie. Większość dotychczasowych prac wskazuje na znaczenie działalności człowieka jako głównej przyczyny zróżnicowania struktury krajobrazu użytkowanego przez nietoperze. Jednak w Europie środkowej i wschodniej istotną rolę odgrywać mogą również inne czynniki, do których, przynajmniej lokalnie, należeć może np. ekspansja bobra *Castor fiber*, gatunku zwornikowego i inżyniera środowiska znacząco modyfikującego współużytkowane z nietoperzami środowisko (Rosell i in. 2005).

Podstawą niniejszej rozprawy habilitacyjnej jest cykl pięciu publikacji w recenzowanych, międzynarodowych czasopismach naukowych, omówionych poniżej. Celem rozprawy jest ustalenie preferencji siedliskowych nietoperzy w mozaikowym, przekształconym przez człowieka krajobrazie, w specyficznym, środkowoeuropejskim kontekście, z uwzględnieniem wpływu czynników sezonowych. Podstawową metodą stosowaną w badaniach nad wykorzystywaniem siedlisk przez nietoperze owadożerne w różnych typach krajobrazu jest dziś detekcja ultradźwięków. Jednak ograniczenie się wyłącznie do niej skutkuje wyłączeniem z analiz szeregu gatunków, których sygnały echolokacyjne pozostają trudne lub niemożliwe do rozpoznania (Vaughan i in. 1997b, Walters i in. 2012), stąd konieczność uzupełnienia badań technikami radiotelemetrycznymi.

W mojej rozprawie postawiłem następującą, główną hipotezę badawczą: wykorzystanie przez nietoperze siedlisk w mozaikowym, przekształconym przez człowieka krajobrazie nie jest wyłącznie odzwierciedleniem ich struktury przestrzennej, ale pozostaje zjawiskiem bardziej złożonym, w nie mniejszym stopniu uzależnionym od dostępności pokarmu, etapu cyklu życiowego, obecności innych, morfologicznie podobnych gatunków w obrębie zgrupowania i wpływu modyfikujących roślinność gatunków zwornikowych. W jej obrębie sformułowałem następujące hipotezy częściowe:

1. Najważniejszymi zerowiskami środkowoeuropejskich nietoperzy owadożernych są lasy liściaste oraz zbiorniki i ciek wodne, a więc siedliska uważane za charakteryzujące się największą dostępnością potencjalnych ofiar (praca 1).

2. Morfologicznie podobne gatunki nietoperzy z rodzaju *Pipistrellus* wykazują wzorce rozdziału zasobów, przejawiające się selekcją różnych siedlisk i niski poziom zachodzenia nisz (praca 1).
3. Gatunki nietoperzy specjalizujące się w chwytaniu owadów znad powierzchni wody, wybierają zbiorniki i ciekę o najwyższej trofii lub odpowiadające swoją powierzchnią i strukturą potrzebom specyficznej dla gatunku taktyki żerowania (praca 2).
4. Wykorzystanie siedlisk jako żerowisk przez nietoperze owadożerne zmienia się w ciągu sezonu, odzwierciedlając odmienne potrzeby energetyczne na poszczególnych etapach ich cyklu rocznego i/lub dostępność określonych taksonów ofiar (praca 2 i 3).
5. W strefie klimatu umiarkowanego, wykorzystanie siedlisk i struktur krajobrazowych unikanych przez nietoperze wiosną i wczesnym latem (okres ciąży i laktacji) może wzrastać istotnie późnym latem, w związku z pojawianiem się osobników odbywających migracje sezonowe lub uczestniczących w dyspersji po okresie rozrodczym (praca 4).
6. Aktywność bobra europejskiego, prowadząca do istotnej modyfikacji siedlisk, głównie przereźnięcia drzewostanu i tworzenia rozlewisk, zwiększa atrakcyjność dolin małych cieków jako żerowisk nietoperzy (praca 5).

Prace wchodzące w skład osiągnięcia – założenia, metodyka, wyniki i ich dyskusja

1. **Ciechanowski M.** 2015. Habitat preferences of bats in anthropogenically altered, mosaic landscapes of northern Poland. *European Journal of Wildlife Research* 61(3): 415-428.

Występujące w strefie klimatu umiarkowanego nietoperze owadożerne są przykładem zwierząt wielosiedliskowych – w trakcie swojego cyklu życiowego wykorzystują szereg różnych siedlisk, pełniących funkcję kryjówek dziennych, miejsc rozrodu, zimowisk, szlaków przelotowych, wodopojów i żerowisk. Mimo znacznej plastyczności w wyborze kryjówek i żerowisk, jak również szerokiego spektrum diety (Vaughan 1997), ssaki te, podczas swojej nocnej aktywności, preferują jednak określone kategorie siedlisk (Vaughan i in. 1997a), w tym struktury pojawiające się dopiero po silnym przekształceniu krajobrazu przez człowieka, np. aleje i szpalery drzew (Verboom i Huitema 1997). Nietoperze wybierają płaty krajobrazu różniące się sposobem użytkowania gruntów, stopniem modyfikacji antropogenicznej, roślinnością, geomorfologią i geologią podłoża – czynnikami determinującymi produktywność ekosystemu i liczebność potencjalnych ofiar (Threfall i in. 2012a, b). Celem

pierwszej prezentowanej pracy było ustalenie preferencji siedliskowych nietoperzy w zróżnicowanych krajobrazach pojezierzy i pobrzeży Pomorza Gdańskiego.

Badania przeprowadzono na Pomorzu Gdańskim (według definicji Markowskiego i Bulińskiego 2004), w obrębie 69 wylosowanych kwadratów siatki UTM 10×10 km (z łącznej puli 347 kwadratów). W każdym z nich przeprowadzono wieczorną rejestrację sygnałów echolokacyjnych z zastosowaniem detektora ultradźwięków na transekcie liniowym. Każdy transekt podzielono na odcinki przypisane do jednej z 36 wyróżnionych klas siedlisk. Zarejestrowane sygnały echolokacyjne identyfikowano, w miarę możliwości, do poziomu gatunku, z pomocą programu bioakustycznego BatSound 3.31. Liczba zarejestrowanych przelotów nietoperzy w każdym siedlisku (wykorzystanie) porównano z proporcją tego siedliska w całkowitej, łącznej długości wszystkich transektów (dostępnością). Selekcję siedlisk przetestowano w oparciu o statystykę Z , z poprawką Bonferroniego (Byers i in. 1984). Szerokość niszy siedliskowej dla każdego gatunku obliczono za pomocą wzoru Levina, zaś zachodzenie na siebie nisz między gatunkami za pomocą wskaźnika Pianki (Poślusznny i in. 2007).

Łącznie zarejestrowano 4063 przeloty nietoperzy (sekwencje sygnałów echolokacyjnych), należących do co najmniej 14 gatunków. Najliczniejszymi gatunkami okazały się: karlik malutki *Pipistrellus pipistrellus*, karlik większy *P. nathusii*, borowiec wielki *Nyctalus noctula*, mroczek późny *Eptesicus serotinus*, przedstawiciele rodzaju nocek *Myotis* (zaklasyfikowani jako nocki rude *M. daubentonii* w 91 przypadkach) i karlik drobny *P. pygmaeus*. Te sześć taksonów, każdy reprezentowany przez więcej niż 190 przelotów, poddano dalszej analizie. Większość z nich to generaliści, chwytający ofiary w powietrzu, w sąsiedztwie roślinności, lub (borowiec wielki) na dużej wysokości i z dala od przeszkód, tylko nocek rudy jest specjalistą, zbierającym ofiary z powierzchni wody (Dietz i in. 2009). Rozmieszczenie przelotów wśród kategorii siedlisk było skrajnie nierównomierne, różniąc się od wzorca oczekiwanego w przypadku wykorzystania zgodnie z dostępnością. Nietoperze preferowały wyłącznie wody, unikały natomiast m. in. lasów mieszanych i ich skrajów, lasów iglastych i dróg przez nie, terenów otwartych oraz zabudowy podmiejskiej. Większość siedlisk (w tym leśnych) było wykorzystywane zgodnie z dostępnością.

Poszczególne gatunki różniły się preferencjami siedliskowymi. Mroczek późny okazał się taksonem eurytopowym i synantropijnym, preferując, jako jedyny gatunek, zabudowę wiejską. Preferował również drogi w lasach iglastych i bezleśne wydmy nadmorskie, unikał zaś terenów otwartych, alei i szpalerów drzew, dróg przez lasy liściaste. Pozostałe siedliska, nawet (jako jedyny gatunek) wody, wykorzystywał zgodnie z dostępnością. Borowiec wielki

silnie selekcjonował jedynie zbiorniki i ciekły wodne. Unikał lasów mieszanych, pól uprawnych, śródpolnych linii drzew i krzewów oraz dróg przez lasy iglaste. Większość siedlisk, nawet tereny zabudowane, łąki i pastwiska, była przez niego wykorzystywana zgodnie z dostępnością, dzięki czemu gatunek ten cechował się najszerszą niszą siedliskową ze wszystkich badanych gatunków. Wszystkie trzy gatunki karlików wykazywały znacznie węższe nisze siedliskowe, w porównaniu z dwoma pierwszymi taksonami. Najbardziej eurytopowym z nich okazał się karlik malutki. Preferował on nie tylko – jako jedyny analizowany nietoperz – aleje i szpalery drzew, ale też wody, unikał natomiast wszystkich terenów otwartych, lasów mieszanych i iglastych, dróg przez te ostatnie i zabudowy podmiejskiej, ale nie wsi. Najrzadszy przedstawiciel rodzaju, karlik drobny, użytkował nieco węższą niszę, silnie preferując wody stojące i drogi w lasach liściastych, natomiast ciekły wodne i wsie wykorzystywał zgodnie z dostępnością. Drugi pod względem częstości występowania w regionie nietoperz, karlik większy, zajmował najwęższą niszę w obrębie rodzaju *Pipistrellus*, silnie preferując jedynie wody, unikając terenów otwartych oraz biegnących przez nie linii drzew i krzewów, skrajów lasów mieszanych, wsi i przedmieść. Nocki (reprezentowane głównie przez nocka rudego) okazały się najbardziej stenotopowym taksonem – preferowały wszystkie typy wód, unikając większości siedlisk leśnych, pól uprawnych, śródpolnych linii drzew oraz zabudowy wiejskiej.

Większość analizowanych gatunków wykazywała silne zachodzenie nisz siedliskowych między sobą (wartości indeksu Pianki 0,72-0,93, średnio 0,84). Wyjątkiem był mroczek późny, którego nisza zachodziła w znacznie niższym stopniu na nisze innych gatunków, niż u jakiegokolwiek innego taksonu (średnio 0,62, zakres 0,38-0,76, z nockami i borowcem wielkim wyznaczającymi wartości skrajne). Wśród morfologicznie podobnych gatunków karlików, zachodzenie nisz między karlikiem drobnym a większym było znacznie wyższe (0,92), niż między nimi dwoma a karlikiem malutkim (odpowiednio 0,78 i 0,77).

Badania wykazały, że w polodowcowych krajobrazach nizinnej części Europy Środkowej, jedynymi siedliskami silnie preferowanymi przez nietoperze analizowane jako grupa, były zbiorniki wód stojących i płynących – są one kluczowymi zasobami i miejscem koncentracji tych ssaków w krajobrazie (Ciechanowski 2002). Wiele innych badań potwierdza wyjątkową rolę wód i siedlisk wodno-błotnych dla nietoperzy w strefie umiarkowanej Holarctyki (np. Vaughan i in. 1997a, Menzel i in. 2005, Vindigni i in. 2009), co zwykle wiązane jest z wysoką liczebnością owadów latających, zwłaszcza tych przechodzących swój rozwój larwalny w wodzie (Fukui i in. 2009). Znaczenie wód dla nietoperzy na pojezierzach północnej Polski wydaje się wyższe niż w zachodniej Europie

(Walsh i Harris 1996, Russ i Montgomery 2002), prawdopodobnie w wyniku znacznie wyższej jeziorności (Lehner i Döll 2004). Natomiast, wbrew oczekiwaniom, nie wykazano żadnej wyraźnej preferencji w stosunku do lasów, w tym liściastych; niektóre kategorie siedlisk w grupie „leśnej” były wręcz unikane. Hipoteza 1 została więc potwierdzona tylko częściowo. Badania wielkoskalowe zwykle ujawniają selekcję przez nietoperze płatów krajobrazu o wyższej lesistości, zwłaszcza zdominowanych przez drzewostany liściaste, ale niekiedy również iglaste (Ekman i de Jong 1996; Walsh i Harris 1996; Russ i Montgomery 2002; Mehr i in. 2011). Wszystkie te prace nie uwzględniają jednak lokalnego zróżnicowania struktury przestrzennej w obrębie płatu lasu, nie odróżniając wnętrza zwartego drzewostanu od luk i dróg leśnych. Rola tych ostatnich została potwierdzona w niniejszej pracy, choć wcześniejsze badania dostarczały sprzecznych wyników (Hein i in. 2009, Loeb i O’Keefe 2006), podobnie jak w przypadku skrajów lasu (Russ i Montgomery 2002 oraz Cel’uch i Kropil 2008 vs. Vaughan i in. 1997a oraz niniejsza praca). Wnętrze zwartych, startych, wielowarstwowych lasów o zamkniętym okapie może dostarczać wielu gatunkom nietoperzy licznych kryjówek (Kunz i Lumsden 2004, Ruczyński i Bogdanowicz 2004, 2008), ale nie żerowisk. Konkluzję tę potwierdza Thomas (1988), który odnotował względnie wysoką liczbę przelotów wewnątrz zwartego, starego drzewostanu, ale tylko w ciągu 15 minut po zachodzie słońca, przy minimalnej zaledwie liczbie ataków na zdobycz. Jedynie gatunki o wyjątkowo zwrotnym locie, np. zbierające ofiary z liści drzew, jak niektóre nocki i gacki *Plecotus* spp. mogą żerować w takich lasach przez całą noc (Jung i in. 2012). Tereny otwarte są uważane za silnie unikane przez nietoperze (Walsh i Harris 1996, Russ i Montgomery 2002), co potwierdzono również w niniejszej pracy – zjawiska tego nie tłumaczy ani dostępność pokarmu, ani ograniczenia orientacji w przestrzeni, a przynajmniej niektóre gatunki mogą z łatwością przelatywać nad polami i łąkami (Ekman i de Jong 1996). Prawdopodobnie za unikanie tych siedlisk przez nietoperze odpowiada przede wszystkim ryzyko drapieżnicze. Unikanie lądowych siedlisk otwartych wydaje się być specyficzne dla okresu ciąży i laktacji i nie może być rozszerzane na okres długodystansowych migracji sezonowych. W tym okresie nietoperze przelatują nawet nad otwartym morzem (Ahlén i in. 2009), pojawiają się też regularnie w innych, nieatrakcyjnych w okresie rozrodu siedliskach (praca nr 4, Ciechanowski i in. 2016), mało prawdopodobne jest więc, żeby nie pokonywały wówczas np. rozległych pól uprawnych.

Preferencje siedliskowe poszczególnych gatunków w dużym stopniu potwierdzają dotychczasowy stan wiedzy z innych części Europy, udało się jednak wykryć kilka ich specyficznych cech, nieodnotowanych dotychczas w literaturze. Wbrew wcześniejszym

pracom (Lesiński i in. 2000, Bartonička i Zukał 2003), mroczek późny okazał się jedynym gatunkiem nie preferującym zbiorników i cieków wodnych. Również selekcja pastwisk i lasów (Robinson i Stebbings 1997) została potwierdzona tylko częściowo – na Pomorzu gatunek ten preferował drogi w drzewostanach iglastych. Wyjątkowo silny związek tego gatunku z terenami zabudowanymi może być wyjaśniony wykorzystywaniem przez niego budynków jako jedynych kryjówek (Dietz i in. 2009). Zaskakująca jest pozycja karlika malutkiego jako jedynego gatunku specjalizującego się w wykorzystaniu śródpolnych alei i szpalerów drzew, a także wąska nisza siedliskowa karlika większego, specjalizującego się w polowaniu nad wodami i to przy braku jakichkolwiek adaptacji morfologicznych, wskazujących na taką preferencję. To ostatnie potwierdziło wcześniejsze badania diety, zdominowanej przez muchówki z rodziny ochotkowatych Chironomidae (Vaughan 1997). Analiza preferencji siedliskowych rzadszych gatunków nocków nie była możliwa z uwagi na znaczne podobieństwo sygnałów echolokacyjnych między poszczególnymi przedstawicielami tego rodzaju (Vaughan i in. 1997b, Walters i in. 2012) – do realizacji tego celu niezbędne było zastosowanie radiotelemetrii (praca nr 2, Ciechanowski i in. 2017).

Silne zachodzenie nisz siedliskowych między najliczniejszymi gatunkami nietoperzy (zbiorniki wodne preferowane w pięciu z sześciu przypadków) rodzi pytanie o znaczenie konkurencji międzygatunkowej w organizacji zgrupowania nietoperzy. Część z tych gatunków korzysta jednak z odmiennej taktyki żerowania (Findley 1995) i żeruje w innych mikrosiedliskach, definiowanych przez wysokość nad ziemią lub powierzchnią wody i odległość od roślinności (Baagøe 1987). Jedyną grupą, co do której można by oczekiwać, że konkurują o pokarm, są morfologicznie podobne gatunki karlików. Jednak większość wcześniejszych badań nad wykorzystaniem siedlisk przez dwa bliźniacze, sympatrycznie występujące taksony, karlika malutkiego i drobnego, nie przypomina typowego wzorca podziału zasobów, ale szeroką niszę u pierwszego z nich i specjalizację u tego drugiego, przy czym najbardziej preferowane siedliska są takie same (Vaughan i in. 1997a, Davidson-Watts i in. 2006, Sattler i in. 2007).

Niniejsza praca, jako pierwsza, analizuje szczegółowo preferencje siedliskowe wszystkich trzech współwystępujących w północnej i środkowej Europie przedstawicieli rodzaju *Pipistrellus*. Umożliwia to ich porównanie, co było do niedawna niemożliwe w badaniach realizowanych w zachodniej części kontynentu, z uwagi na zbyt niski udział karlika większego w zgrupowaniu. Porównania te sugerują, że podział zasobów między karlikiem malutkim i dwoma pozostałymi gatunkami rzeczywiście może być oparty o częściowe różnice w preferencjach siedliskowych, co potwierdza hipotezę nr 2, zaskakującą

jest jednak silne zachodzenie nisz między karlikiem drobnym a większym. W tym ostatnim przypadku, podział zasobów może wynikać z dużych różnic w rozmiarach ciała (Dietz i in. 2009: długość piątego palca: karlik większy 41-48 mm, karlik drobny 33-40 mm) i częstotliwości sygnałów echolokacyjnych (Skiba 2003: częstotliwość przy najwyższej amplitudzie dźwięku u karlika większego 37-41 kHz, karlika drobnego 50-60 kHz). Prawdopodobnie skutkuje to różnicami w rozmiarach chwytanych ofiar; karlik malutki zajmuje wartości pośrednie między dwoma pozostałymi taksonami (piąty palec 37-41 mm, częstotliwość 42-51 kHz). Większe podobieństwo ekologiczne między *P. pygmaeus* i *P. nathusii*, niż między którymkolwiek z nich a *P. pipistrellus* wykazano już w odniesieniu do wykorzystania przez nie mikrosiedlisk leśnych (Jung i in. 2012).

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na: zaplanowaniu koncepcji manuskryptu, przeprowadzeniu wszystkich prac terenowych, przeglądzie i wyborze literatury, przeprowadzeniu wszystkich analiz bioakustycznych i statystycznych, interpretacji wyników badań, napisaniu manuskryptu wraz z przygotowaniem rysunków oraz końcowej edycji tekstu. Praca została sfinansowana z grantu Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego Rzeczypospolitej Polskiej N N304 131036 „Preferencje siedliskowe nietoperzy w mozaikowych krajobrazach pobrzeży i pojezierzy Polski Północnej” i grantu na badania własne Uniwersytetu Gdańskiego BW1440-5-0369-8 „Preferencje siedliskowe nietoperzy w strefie pobrzeży i pojezierzy Polski Północnej”.

2. **Ciechanowski M.**, Zapart A., Kokurewicz T., Rusiński M., Lazarus M. 2017. Habitat selection of the pond bat (*Myotis dasycneme*) during pregnancy and lactation in northern Poland. *Journal of Mammalogy* 98(1): 232-245.

Nocek łydkowłosy *Myotis dasycneme* jest zagrożonym wymarciem, stenotopowym gatunkiem nietoperza z rodziny mroczkowatych Vespertilionidae, uważanym za ściśle związany z pewnymi typami siedlisk wodno-błotnych. Jego rozmieszczenie wydaje się skrajnie plamowe, z dużymi zagęszczeniami populacji ograniczonymi jedynie do rozproszonych centrów rozrodu (Ciechanowski i in. 2007; Horáček i Hanák 1989). Gatunek ten jest wyspecjalizowany w zbieraniu owadów i innych bezkręgowców z powierzchni wody (*water-surface forager, trawling bat* – Fenton i Bogdanowicz 2002). Dotychczas uważano, że specyficzna strategia łowiecka – szybki, względnie prostoliniowy lot nisko nad wodą (Britton

i in. 1997) ogranicza jego żerowanie do dużych jezior, stawów, wolno płynących, nizinnych rzek, kanałów i starorzeczy (Horáček i Hanák 1989, Boonman et al. 1995; Verboom et al. 1999). Mimo wysokiego statusu ochronnego (Ciechanowski 2012) jego biologia i ekologia są zaskakująco słabo poznane. Co więcej, większość badań dotyczących nocka łydkowłosego poza okresem hibernacji była przeprowadzona w silnie przekształconym antropogenicznie, głównie rolniczym, krajobrazie zachodniej Europy (Britton i in. 1997; Boonman i in. 1995; Verboom i in. 1999; Van de Sijpe i in. 2004; Van De Sijpe i Holsbeek 2007). Tymczasem, ten stenotopowy gatunek o wyspecjalizowanej taktyce żerowania, stanowi idealny model do przetestowania hipotezy o wpływie parametrów strukturalnych (powierzchni – w przypadku jezior, szerokości – w przypadku rzek) i trofii zbiorników wodnych na preferencje siedliskowe, w szczególności metodą radiotelemetrii. Zarazem, podobnie jak każdy inny nietoperz owadożerny w naszej strefie klimatycznej, umożliwia przetestowanie hipotezy o wpływie etapu cyklu rozrodczego na zachowania przestrzenne i preferencje siedliskowe, poprzez porównanie tych parametrów między okresami ciąży i laktacji (karmieniem młodych). Wcześniejsze badania bioenergetyczne wskazują, że produkcja mleka istotnie zwiększa zapotrzebowanie energetyczne samic nietoperzy owadożernych w porównaniu z okresem ciąży (Kunz 1974). Na ten wzrost wymagań energetycznych zwierzęta te mogą reagować: 1) zmianami składu pokarmu w kierunku zwiększenia udziału łatwiej dostępnych i bardziej kalorycznych owadów (Jones 1995), 2) zmianami aktywności łowieckiej oraz dynamiki i czasu wylotu z kryjówki dziennej (Swift 1980, Maier 1992), 3) zmianami wykorzystania przestrzeni, przejawiającymi się mniejszymi dystansami pokonywanymi w okresie laktacji (Henry i in. 2002; Lučan i Radil 2010). W niniejszej pracy zająłem się trzecią z wymienionych reakcji (zmianami wykorzystania przestrzeni i siedlisk), interpretując je również w oparciu o wcześniejsze badania nad pierwszą z nich, tj. zmianami składu pokarmu (praca nr 3, Ciechanowski i Zapart 2012). Są to pierwsze badania nad preferencjami siedliskowymi tego gatunku w okresie nocnej aktywności.

Badania przeprowadzono w północnej Polsce (Bory Tucholskie) w trzech zaledwie ośmiu znanych w kraju kryjówkach kolonii rozrodczych nocka łydkowłosego. Wszystkie, objęte badaniami kryjówki zlokalizowane były między warstwami dachu budynków mieszkalnych. Wylatujące wieczorem ze schronienia samice zaopatrzone w nadajniki radiotelemetryczne. Łącznie oznakowano w ten sposób 19 ciężarnych i 19 karmiących samic, a następnie śledzono je od zmierzchu do świtu za pomocą odbiorników radiowych zaopatrzonych w anteny kierunkowe. Większość lokalizacji ustalano, próbując maksymalnie zbliżyć się do żerującego osobnika (*homing-in on animal*) i rejestrując pozycję za pomocą

odbiornika GPS, tylko w niektórych przypadkach udawało się wykorzystać triangulację, o ile tego samego osobnika z nadajnikiem namierzyły równocześnie dwa zespoły. Dostępność siedlisk ustalono w oparciu o analizę GIS map topograficznych, zaś przynależność jezior do poszczególnych typów troficznych (eutroficzne, mezotroficzne, oligotroficzne i dystroficzne) za pomocą fitoindykacji – każdy z omawianych typów charakteryzuje specyficzna roślinność. Selekcję siedlisk przetestowano w oparciu o statystykę Z, z poprawką Bonferroniego (Byers i in. 1984).

Ciężarne samice nocka łydkowłosego pokonywały istotnie większe dystanse między kryjówkami a żerowiskami (mediana 11 379 m), niż samice karmiące (mediana 2914 m). W okresie ciąży odwiedzały one cały łańcuch żerowisk (zwykle jezior) i spędzały tylko krótki czas (mniej niż 10 minut) na każdym z nich. Indywidualna trasa, wyznaczona jako suma prostych, łączących poszczególne namiary, mogła osiągnąć nawet 54 km, a samica wracała do kryjówki dopiero przed świtem. Podczas laktacji, większość samic nocka łydkowłosego odwiedzała tylko 1-2 główne żerowiska, żerując tam przez około 2 godziny i wracając do kolonii 1-2 razy w ciągu nocy, aby nakarmić pozostawione tam młode.

Głównymi żerowiskami nocka łydkowłosego były jeziora, rzeki, kanały i stawy rybne. Podczas ciąży, samice żerowały głównie nad jeziorami, zaś tylko wyjątkowo nad rzekami, wykorzystując oba te siedliska zgodnie z dostępnością. Jedynie stawy rybne były preferowane w tym okresie. Natomiast karmiące samice wykazywały silną preferencję w odniesieniu do rzek i kanałów (żerując przez dłuższy czas nad ich względnie krótkimi – poniżej 1 km – odcinkami), unikały natomiast jezior. Poszczególne typy troficzne jezior były wykorzystywane nierównomiernie. Ciężarne samice preferowały jeziora eutroficzne, unikały zaś mezotroficznych, natomiast samice karmiące preferowały jeziora mezotroficzne, unikając eutroficznych. Zbiorniki dystroficzne i oligotroficzne, zwykle o niewielkiej powierzchni, wykorzystywane były zgodnie z dostępnością w obu tych okresach.

Istotne zmiany w wykorzystaniu przestrzeni między okresem ciąży i karmienia młodych wydają się pokrywać z gwałtownym wzrostem w zapotrzebowaniu na energię po porodzie (Kunz 1974), który skutkuje koniecznością reorganizacji całego budżetu energetycznego organizmu samicy nietoperza (Racey i Speakman 1987). Pozwala to przyjąć hipotezę cząstkową nr 4. Niższe zapotrzebowanie na energię we wczesnej ciąży pozwala na wykorzystanie jej na dłuższe i dalsze przeloty w ciągu nocy, związane z odwiedzaniem szeregu żerowisk, co z kolei wymuszone jest niższą dostępnością pokarmu na wiosnę. Ciężarne samice mogą pozwolić sobie na spędzenie poza kryjówką całej nocy, bez konieczności powrotu do kolonii przed świtem (Murray i Kurta 2004). Dostępność pokarmu

jest prawdopodobnie znacznie wyższa latem, żerujące nietoperze mogą więc stale wykorzystywać mniejsze płyty siedlisk, położone bliżej schronienia dziennego (Henry i in. 2002), oszczędzając w ten sposób energię niezbędną do produkcji mleka (Racey i Speakman 1987). Co więcej, karmiące samice zmuszone są korzystać z żerowisk położonych znacznie bliżej kolonii, ponieważ muszą wracać do niej, aby karmić młode (Henry i in. 2002, Murray i Kurta 2004). Obserwowana redukcja pokonywanego dystansu (74%) między tymi dwoma okresami fenologicznymi jest znacznie większa, niż obserwowana u innego nietoperza chwytającego owady znad powierzchni wody, nocka amerykańskiego *Myotis lucifugus* (35%, Henry i in. 2002), prawdopodobnie ze względu na większe rozmiary ciała i obciążenie jednostkowe skrzydeł (*wing loading*) u nocka łydkowłosego, co skutkuje wyższymi kosztami energetycznymi lotu.

Obserwowany wzorzec wykorzystania siedlisk, z dominacją zbiorników wodnych, potwierdza ogólną wiedzę na temat taktyki żerowania badanego gatunku (Britton i in. 1997). Zaskakująca okazała się jednak przesunięcie znacznej części aktywności samic nocka łydkowłosego z jezior w okresie ciąży na wąskie, szybko płynące rzeki i kanały w okresie laktacji, oraz z jezior eutroficzných na mezotroficzne w tym samym czasie. Hipotezę nr 3 należy zatem przyjąć tylko częściowo. Wiosną, gdy biomasa owadów rojących się nad wodami jest prawdopodobnie niska, ciężarne samice są zmuszone aktywnie wyszukiwać najbardziej produktywne płyty siedlisk – albo jeziora eutroficzne, albo też ich sztuczne odpowiedniki, takie jak stawy rybne. Z kolei karmiące samice mogą maksymalizować swój zysk energetyczny, wybierając większe owady i w konsekwencji uzyskując większą porcję energii, chwytając pojedynczą ofiarę. Potwierdzeniem tej zmiany strategii żerowania może być, stwierdzona we wcześniejszych badaniach, zmiana składu pokarmu z muchówek ochotkowatych (Chironomidae), zwykle niewielkich i dominujących w wodach eutroficzných, na znacznie większe chruściki (Trichoptera), typowe nie tylko dla rzek o wartkim nurcie, ale też jezior o niższej zawartości biogenów, np. mezotroficzných (praca nr 3, Ciechanowski i Zapart 2012). Przesunięcie to pozostawało niewyjaśnione, dopóki badania radiotelemetryczne nie wykazały istotnych zmian w selekcji siedlisk. W podobny sposób analiza preferencji siedliskowych oparta o detekcję sygnałów echolokacyjnych karlika większego (praca nr 1, Ciechanowski 2015) umożliwiła interpretację wcześniejszych badań nad składem pokarmu tego gatunku (Vaughan 1997).

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na: udziale w zaplanowaniu koncepcji badań, zaplanowaniu koncepcji manuskryptu, udziale w badaniach terenowych, przeglądzie i

wyborze literatury, przeprowadzeniu testów statystycznych, interpretacji wyników badań, napisaniu manuskryptu, udziale w przygotowaniu części rycin, oraz ostatecznej edycji tekstu.

3. **Ciechanowski M.**, Zapart A. 2012. The diet of the pond bat *Myotis dasycneme* and its seasonal variation in a forested lakeland of northern Poland. *Acta Chiropterologica* 14(1): 73-79.

Wbrew wcześniejszym poglądom Safiego i Kertha (2004), szerokość niszy pokarmowej wydaje się istotnie wpływać na ryzyko wymarcia u nietoperzy owadożernych (Boyles i Storm 2007). Badania nad składem pokarmu mogą więc stanowić ważne narzędzie w ocenie potencjalnych zagrożeń (Arlettaz i in. 2000) i – prawdopodobnie – planowaniu ochrony. Jednak, z powodu ograniczonego zasięgu geograficznego i/lub niewielkiej liczebności wielu zagrożonych gatunków nietoperzy, dieta większości z nich jest słabo poznana, czego przejawem są niewielkie wielkości prób i pokrycie geograficzne (np. Vaughan 1997). Tymczasem skład pokarmu stanowi jeden z kluczowych elementów niszy ekologicznej zwierząt i pozwala na interpretację danych o preferencjach siedliskowych poszczególnych gatunków uzyskanych innymi metodami (Chattarjee i Basu 2018).

Jednym z gatunków nietoperzy o najslabiej poznanej składzie pokarmu w europejskiej strefie klimatu umiarkowanego jest nocek łydkowłosy *Myotis dasycneme*. Gatunek zagrożony wymarciem w Polsce (EN), bliski zagrożenia w Europie i na świecie (NT), jest uzależniony od zbiorników i cieków wodnych jako żerowisk. Poluje zwykle około 30 (10-60) cm nad powierzchnią wody, chwytając ofiary w powietrzu (*aerial hawking*) używając błon skrzydłowych lub zbierając je z samej wody (*trawling, gaffing*) za pomocą błony ogonowej lub stóp (Britton i in. 1997). Stan poznania jego składu pokarmu wypada szczególnie słabo na tle innych europejskich nietoperzy (Beck 1995, Vaughan 1997). Do czasu ukazania się niniejszej pracy, opublikowano dwa artykuły na temat jego diety – z Holandii (Britton i in. 1997) i Niemiec (Sommer i Sommer 1997). W obu tych pracach przeanalizowano zaledwie 50 odchodów, wielkość próby była więc bardzo ograniczona i tylko badania niemieckie dostarczyły jakichkolwiek danych na temat zmian sezonowych (Sommer i Sommer 1997). Nie było dostępnych żadnych danych dla tego gatunku ze środkowej i wschodniej Europy, a więc głównej części jego zasięgu geograficznego. Chemiczne zanieczyszczenia wód są niekiedy uważane za istotne zagrożenie dla nocka łydkowłosego, zaś czystość wód może wpływać na wykorzystywanie przez niego różnych

siedlisk (Van de Sijpe i in. 2004), co udokumentowano u innego gatunku chwytającego ofiary z powierzchni wody, nocka długopalcego *Myotis capaccinii* (Biscardi i in. 2007). Główny element pokarmu nocka łydkowłosego, muchówki z rodziny ochotkowatych, są często skażone metalami ciężkimi, polichlorowanymi bifenylami czy policyklicznymi węglowodorami aromatycznymi. Ich stężenie w tkankach owadożerców rośnie wzdłuż łańcucha pokarmowego, akumulując się w ciałach nietoperzy - konsumentów II lub III rzędu, jak wykazano na przykładzie samego nocka łydkowłosego (Reinhold i in. 1999). Kryjówki kolonii rozrodczych tego gatunku w zachodniej Europie są często zlokalizowane w intensywnie użytkowanym krajobrazie rolniczym, z siecią kanałów i rzek. Z tego względu dane na temat jego ekologii, w tym nader skąpe informacje dotyczące składu pokarmu, mają niewielkie zastosowanie dla zrozumienia ekologii nietoperzy z innych populacji, np. z terenu Polski czy krajów nadbałtyckich, zasiedlających młode, polodowcowe, zalesione pojezierza z jeziorami mezotroficznymi. Dieta nietoperzy w tych dwóch różnych typach krajobrazu może różnić się istotnie, jak wykazali Rydell i Petersons (1998) dla borowca wielkiego *Nyctalus noctula*. Celem pracy było poznanie składu pokarmu nocka łydkowłosego i jego zmian sezonowych na terenie Polski.

Badania przeprowadzono w kolonii rozrodczej nocka łydkowłosego na strychu leśniczówki w Lubni na Pojezierzu Pomorskim (Bory Tucholskie). Kryjówkę odwiedzano 24 razy między kwietniem a wrześniem 2006 roku. Za każdym razem zbierano odchody nietoperzy spod otworów wylotowych ze schronienia. Łącznie zebrano 20 prób, łącznie obejmujących 1725 odchodów, co stanowiło w momencie publikacji największy materiał dotyczący pokarmu nocka łydkowłosego, jaki kiedykolwiek przeanalizowano. Zawartość odchodów badano pod binokulem, a szczątki bezkręgowców oznaczano do poziomu rodziny lub rzędu. Obliczano frekwencję (F%) dla każdego taksonu i próbki, jako liczbę odchodów z danym taksonem, w stosunku do liczby wszystkich odchodów (Flavin i in. 2001). W przypadku motyli, frekwencję obliczano wyłącznie w oparciu o odchody zawierające odnóża lub aparaty gębowe, a nie jedynie łuski, ponieważ te ostatnie mogą pozostawać w przewodzie pokarmowym jeszcze długo po zjedzeniu owada (Shiel i in. 1997). Szczątki ofiar były zbyt rozdrobnione, aby zastosować procent objętości (V%) lub liczbę osobników (Whitaker 1988) jako miarę udziału poszczególnych kategorii ofiar, przynajmniej w czasie dostępnym na analizę tak dużej próby odchodów.

Najczęstszymi ofiarami nocków łydkowłosych były muchówki Diptera, zaś tylko nieznacznie mniej liczne okazały się chruściki Trichoptera. Najczęstszą kategorią ofiar wśród muchówek były ochotkowate Chironomidae, zarówno imagines, jak i poczwarki. Wśród

chruścików udało się oznaczyć przedstawicieli rodziny Hydropsychidae. Innym relatywnie częstym taksonem ofiar okazały się chrząszcze Coleoptera. Frekwencja sieciarek Neuroptera z rodziny życiorkowatych Hemerobiidae i motyli nocnych (ciem) Lepidoptera osiągnęła zbliżony poziom w przypadku obu taksonów. Pajęczaki (wyłączając roztocze pasożytujące na nietoperzach) były zjadane nieco częściej – większość z nich należała do pająków Araneae i kosarzy Opiliones, natomiast zaleszczotki Pseudoscorpionida były znalezione tylko raz. Pozostałe taksony (jętki Ephemeroptera, mszyce Aphididae, 3 rodziny błonkówek Hymenoptera) były znalezione w 1,9% odchodów.

Frekwencja (F%) poszczególnych taksonów wahała się w ciągu sezonu. Najwyższe wartości F% dla ochotkowatych i chruścików wynosiły odpowiednio 88% i 86%, zaś najniższe – 38% i 29%. Do 30 lipca wartości F% obu tych taksonów były ze sobą ujemnie skorelowane. Począwszy od końca maja frekwencja chruścików rosła, zastępując ochotkowate w roli najważniejszego pokarmu przez większą część okresu laktacji (24 czerwca – 15 lipca). Wysoką frekwencję pajęczaków (z wyłączeniem ektopasożytów) odnotowano 1 maja (22,4%), zaś motyli – 21 lipca (12%), natomiast frekwencja chrząszczy wahała się między 10% a 33%. Frekwencje imagines i poczwerek ochotkowatych były ze sobą istotnie skorelowane.

Możliwość bezpośredniego porównania naszych wyników z wcześniejszymi pracami jest mocno ograniczona z uwagi na stosowane w nich inne miary względnego udziału poszczególnych taksonów (Holandia – procent objętości, Britton i in. 1997; Niemcy – procent fragmentów ofiar należących do danego taksonu, Sommer i Sommer 1997). Jednak wszystkie trzy wskaźniki (w tym stosowana przez nas frekwencja) pozwalają ujawnić znaczenie głównych kategorii ofiar, zaś polskie dane, uzyskane w oparciu o największą, kiedykolwiek zebraną próbę dla nocka łydkowłosego, potwierdzają wnioski dwóch wcześniejszych prac, wykazujące zgodność z taktyką żerowania tego gatunku. Dwa najczęstsze taksony – ochotkowate i chruściki – odbywają swój rozwój larwalny w wodzie, zaś po przeobrażeniu roją się nad powierzchnią zbiorników wodnych, tj. siedlisk wykorzystywanych przez nocki łydkowłose jako podstawowe żerowiska (praca nr 2, Ciechanowski i in. 2017). Ochotkowate okazały się najczęstszym elementem pokarmu omawianego gatunku w niemal wszystkich publikacjach, zarówno opartych o metody morfologiczne, jak i molekularne (Britton i in. 1997, Sommer i Sommer 1997, Krüger i in. 2012, 2013), za wyjątkiem nietypowego przypadku pracy -rosyjskiej (Smirnov i Vekhnik 2014). Wykazaliśmy znacznie większą frekwencję poczwerek ochotkowatych niż podawana w innych pracach wyróżniających stadia rozwojowe tej rodziny (Britton i in. 1997, Krüger i in. 2012, 2013), jednak ich regularne

występowanie w pokarmie nocka łydkowłosego jest odzwierciedleniem taktyki łowieckiej gatunku, a więc zdolności do chwytania ofiar zarówno w powietrzu, jak i z powierzchni wody (Britton i in. 1997). Ponieważ frekwencje imagines i poczwerek są ze sobą skorelowane, oba stadia rozwojowe muszą być zbierane podczas tych samych wydarzeń w cyklu rozwojowym ofiar, tj. zsynchronizowanych wylotów kolejnych generacji u poszczególnych gatunków ochotek; poczwarki wypływają wtedy na powierzchnię zbiornika, po czym są opuszczane przez dorosłe owady, rojące się następnie nad taflą wody (Tokeshi 1995). Rosnąca popularność molekularnych metod analizy diety (Krüger i in. 2013) pozwala na zaklasyfikowanie ofiar do jednostek systematycznych niższej rangi (gatunków i rodzajów), wyklucza jednak ustalenie stadiów rozwojowych chwytanych bezkręgowców.

Na uwagę zasługuje stwierdzona w naszej pracy wysoka frekwencja chruścików, porównywalna z uzyskaną dla ochotkowatych. We wcześniejszych pracach znaczenie tego taksonu w pokarmie nocka łydkowłosego było niskie lub umiarkowane (Britton i in. 1997, Sommer i Sommer 1997). W późniejszym materiale z północnych Niemiec chruściki były jednak drugą kategorią ofiar pod względem częstości (Krüger i in. 2012, 2013), zaś nad Wołgą w europejskiej części Rosji – najważniejszym elementem pokarmu (Smirnov i Vekhnik 2014). W ponad połowie próbek znaleźliśmy przedstawicieli rodziny wodosówkowatych Hydropsychidae, związanych przede wszystkim z wodami płynącymi jako miejscem rozwoju (Higler i Tolkamp 1982). Negatywna korelacja między frekwencjami chruścików i ochotkowatych wskazuje, że oba te taksony zastępują się nawzajem na pozycji najważniejszej kategorii ofiar w ciągu sezonu. Okres najwyższej frekwencji chruścików w pokarmie nocka łydkowłosego przypada na okres laktacji u samic tego gatunku (Dietz i in. 2009). Ponieważ chruściki osiągają większe rozmiary ciała, niż ochotkowate, są znacznie korzystniejszymi ofiarami, zaspokajającymi bardzo wysokie zapotrzebowanie na energię karmiących samic tego gatunku (Racey i Speakman 1987), co potwierdza hipotezę nr 4. Otwartym pytaniem pozostawało, czy laktacja nocka łydkowłosego pokrywa się ze szczytem liczebności i zagęszczenia chruścików, a więc, czy fenologia rozrodu gatunku stanowi adaptację do sezonowych zmian dostępności pokarmu a nietoperze oportunistycznie wykorzystują dostępne zasoby, czy też aktywnie wybierają one większe ofiary, kiedy znacznie liczniejsze ochotkowate przestają zaspokajać ich potrzeby energetyczne? Śródziemnomorski nocek długopalcy *Myotis capaccinii* preferuje większe ofiary, w porównaniu do dostępności różnych klas wielkości (Almenar i in. 2008). Dopiero nasze badania radiotelemetryczne na tej samej populacji nocka łydkowłosego wykazały, że omawiany gatunek optymalizuje zysk energetyczny podczas polowania za pomocą odmiennej

strategii – zmieniając żerowiska w okresie laktacji, przenosząc się w dużym stopniu z jezior nad rzeki, a więc z siedlisk zdominowanych przez ochotkowate do siedlisk będących głównym miejscem rozwoju reofilnych chruścików z rodziny wodosówkowatych (praca nr 2, Ciechanowski i in. 2017).

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na: zaplanowaniu koncepcji manuskryptu, przeglądzie i wyborze literatury, przeprowadzeniu wszystkich analiz statystycznych, interpretacji wyników badań, napisaniu manuskryptu wraz z przygotowaniem rycin, oraz końcowej edycji tekstu.

4. **Ciechanowski M.**, Jakusz-Gostomska A., Żmihorski M. 2016. Empty in summer, crowded during migration? Structure of assemblage, distribution pattern and habitat use by bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in a narrow, marine peninsula. *Mammal Research* 61(1): 45-55.

Wiosną i jesienią, podczas sezonowych wędrówek między miejscami letniego i zimowego występowania, niektóre nietoperze strefy klimatu umiarkowanego mogą pokonywać znaczne odległości, niekiedy przekraczające 1900 km (Fleming i Eby 2004). Nawet wielkie, otwarte powierzchnie wód nie stanowią skutecznej bariery dla niektórych wędrujących lub biorących udział w dyspersji osobników (Baagøe 2001). Migrujący na długie dystanse, karlik większy *Pipistrellus nathusii*, mroczak posrebrzany *Vespertilio murinus* i borowiec wielki *Nyctalus noctula*) opuszczają jesienią Skandynawię i przelatują nad Bałtykiem z południowych krańców Szwecji (Alhén 1997). Karlik większy, lecący z prędkością około 20 km/h może osiągnąć polskie wybrzeże po około 9 godzinach (Alhén 1997), zużywając 8% zasobów tłuszczu (Hedenström 2009). W ten sposób nawet siedliska skrajnie nieatrakcyjne dla nietoperzy w okresie rozrodu mogą pełnić ważną rolę w pozostałych etapach cyklu rocznego.

Dane dotyczące wykorzystania siedlisk nadmorskich, a także aktywności nietoperzy na wybrzeżach i nad samym morzem są jednak bardzo skąpe (Walsh i Harris 1996, Wermundsen i Sivonen 2008). Najwyższy poziom aktywności w tych siedliskach obserwuje się właśnie podczas wiosennych i jesiennych migracji, zwłaszcza w miejscach, gdzie wąskie pasy lądu, takie jak mierzeje, stają się korytarzami migracyjnymi (Jarzembowski 2003), zaś sięgające daleko w morze półwyspy pełnią rolę punktów startowych przed przelotem nad

rozległymi powierzchniami wód (Dzal i in. 2009, McGuire i in. 2012). Migrujące nietoperze mogą zatem sezonowo wzbogacać faunę, zarówno takich półwyspów, jak i mniejszych wysp, które poza sezonem wędrówek są często ubogie w gatunki i charakteryzuje je niskie zagęszczenie populacji, jak ma to miejsce w przypadku karlików większych regularnie odwiedzających duńską wyspę Bornholm na jesieni (Baagøe 2001). Niekiedy odwiedzają one nawet wyspy całkowicie pozbawione miejscowych nietoperzy (Cryan i Brown 2007, Petersen i in. 2014). To, co ogranicza obecność nietoperzy na izolowanych, niewielkich wyspach i półwyspach w sezonie rozrodczym, to niewielka powierzchnia lądu, niska lesistość, brak kryjówek oraz niska różnorodność i liczebność ofiar – owadów. Dlatego, na najmniejszych wyspach często brak jest kolonii rozrodczych (z uwagi na wysokie potrzeby energetyczne karmiących samic – patrz: praca nr 1) i osiedlają się tam jedynie dorosłe samce (Johansson i De Jong 1996). Bogactwo gatunkowe, jak i liczebność nietoperzy rosną wraz z powierzchnią wysp, maleją zaś wraz z odległością od lądu, zgodnie z przewidywaniami klasycznej teorii biogeografii wysp (Ahlén 1983). Zarówno małe wyspy morskie, jak i wąskie, wysunięte w morze półwyspy, mogą być traktowane jako przykłady płatów krajobrazu o ograniczonych możliwościach dostępu i dyspersji dla nietoperzy, otoczonych przez rozległe obszary niekorzystnych siedlisk, choć w przypadku wysp poziom izolacji jest znacznie większy.

Aby przetestować hipotezę nr 4 prowadzono badania na Półwyspie Helskim, długiej na 34 km i szerokiej na 0,15-3 km piaszczystej mierzei o przebiegu NW-SE, oddzielającej Zatokę Pucką od otwartego Bałtyku. Większość danych o rozmieszczeniu i aktywności nietoperzy zebrano w oparciu o wieczorną rejestrację sygnałów echolokacyjnych za pomocą detektorów ultradźwięków na transektach liniowych, w latach 2007-2008. Transekty te rozmieszczono równomiernie od nasady do końca Półwyspu, tak aby ustalić wpływ odległości od potencjalnego źródła dyspersji na obecność nietoperzy. Każdy sezon badań podzielono na dwa okresy fenologiczne, wyznaczone przez etapy cyklu życiowego nietoperzy: 1) późną ciążę, karmienie i usamodzielnienie młodych (od połowy czerwca do początku sierpnia), 2) dyspersję kolonii rozrodczych, jesienną migrację i gody (sierpień-wrzesień, do początku października). Aby ustalić wpływ czynników innych niż okres fenologiczny i odległość od nasady półwyspu na aktywność nietoperzy, pozyskano dane pogodowe ze stacji meteorologicznej w mieście Hel oraz podzielono transekty na odcinki, zaklasyfikowane do 8 kategorii siedlisk. Informacje uzupełniono wynikami kontroli kryjówek dziennych, oraz danymi o osobnikach złowionych przypadkowo na wiosennym punkcie obrączkowania ptaków w Kuźnicy oraz znalezionych przez mieszkańców na terenach zabudowanych.

W ciągu dwóch sezonów zarejestrowano 129 obserwacji detektorowych sześciu gatunków nietoperzy: mroczka późnego *Eptesicus serotinus*, karlika większego *Pipistrellus nathusii*, karlika malutkiego *P. pipistrellus*, karlika drobnego *P. pygmaeus*, borowca wielkiego *Nyctalus noctula* i nieoznaczonego nocka *Myotis* sp.. Późnym latem i jesienią stwierdzono ponad trzykrotnie większą aktywność nietoperzy (98 obserwacji, zdominowanych przez wędrownego karlika większego), niż wczesnym latem (zaledwie 31 obserwacji, głównie osiadłych mroczków późnych i karlików malutkich). Poza obserwacjami detektorowymi przeprowadzonymi w tej pracy, zaledwie 10 stwierdzeń nietoperzy uzyskano kiedykolwiek wcześniej z Półwyspu Helskiego do dnia publikacji, wśród nich odnotowano tylko dwie, efemeryczne kolonie rozrodcze, a także pojedyncze osobniki dwóch kolejnych gatunków – mroczaka posrebrzanego *Vespertilio murinus* (wiosną) i nocka Natterera *Myotis nattereri* (jesienią).

Wczesnym latem nie stwierdzono istotnej statystycznie korelacji między liczbą obserwowanych nietoperzy i odległością od nasady Półwyspu – nieliczne odnotowane osobniki były losowo równomiernie wzdłuż całej mierzei. Korelację taką stwierdzono natomiast późnym latem. Zastosowane uogólnione addytywne modele mieszane (GAMM) wykazały, że rozmieszczenie aktywności nietoperzy było nierównomierne w przestrzeni i zmienne w czasie. Ich występowanie różniło się między siedliskami, przez które przebiegały transekty – najwięcej rejestrowano ich w lasach liściastych i iglastych, najmniej zaś na brzegach morskich i w portach. Temperatura powietrza pozytywnie wpływała na aktywność nietoperzy (jej wzrost o 1° zwiększał prawdopodobieństwo ich stwierdzenia o 37%), w przeciwieństwie do prędkości wiatru. Liczebność nietoperzy rosła w ciągu sezonu (od wiosny do jesieni), ale ten wzrost uzależniony był od odległości od nasady Półwyspu (wysoce istotna interakcja między tym ostatnim parametrem, a numerem dnia w roku). Na transektach położonych w dystalnej części Półwyspu (powyżej 20 km od nasady), prawdopodobieństwo wystąpienia obserwacji było raczej stabilne i wynosiło mniej niż 0,1. Na transektach położonych w proksymalnej części Półwyspu (poniżej 10 km od nasady) prawdopodobieństwo wystąpienia obserwacji było niskie na początku sezonu, ale po 220-240 dniu (połowa sierpnia) gwałtownie wzrastało, przekraczając 0,8 na jesieni (początek października). Liczba obserwacji była istotnie uzależniona od kierunku wiatru – więcej nietoperzy niż oczekiwano, pojawiało się przy wiatrach zachodnich, mniej zaś, niż oczekiwano przy wiatrach południowych.

Zgrupowanie nietoperzy zasiedlających Półwysep Helski w okresie ciąży i karmienia młodych wydaje się być bardzo ubogie pod względem jakościowym i ilościowym. Hipotezę

tę wspiera względnie niska liczba obserwacji tych ssaków (31 obserwacji w ciągu 36 wieczorów) i niemal całkowity brak nietoperzy na większości transektów wczesnym latem (mediana aktywności 0,0 przelotów/transekt). Dla porównania, w mozaikowych krajobrazach pozostałej części Pomorza, podczas 69 wieczorów w czerwcu-lipcu zarejestrowano 4063 przeloty nietoperzy, odpowiadające z grubsza obserwacjom w niniejszej pracy, przy bardzo podobnej metodyce nagrań (Ciechanowski 2015, praca nr 1). Przyczyną tak niskiego zagęszczenia i liczebności nietoperzy na Półwyspie w tym okresie mogą być 1) silne, porywiste wiatry i gwałtowne zmiany pogody, powodujące niską przewidywalność bazy pokarmowej, a nawet utrudniające przemieszczanie się między kryjówkami, 2) ubóstwo potencjalnych kryjówek dziennych, wynikające z niewielkiej liczby dziupli w porastających wydmy borach sosnowych, z powodu niewielkiej wysokości i piersznicy drzew, a także modernizacji budynków na potrzeby rozwijającej się branży turystycznej, 3) niemal całkowity brak zbiorników wody słodkiej, będących zwykle najczęściej odwiedzanymi żerowiskami (Walsh i Harris 1996, Russ i Montgomery 2002, praca nr 1 – Ciechanowski 2015), co ogranicza dostępność ofiar, ale skutkuje również niedostępnością wodopojów, kluczowych dla utrzymania populacji (Adams i in. 2003, Adams i Thibault 2006). Należy przypuścić, że obserwowane w czerwcu-lipcu osobniki były w większości samotnymi samcami lub dorosłymi samicami nie biorącymi udziału w rozrodzie, podobnie jak sugerowali Johansson i De Jong (1996) dla najmniejszych wysp na skandynawskich jeziorach. Kolonie rozrodcze, formowane przez ciężarne, a następnie karmiące samice, wymagają obfitej, łatwo dostępnej bazy pokarmowej (Racey i Speakman 1987), dlatego zajmują one kryjówki położone jak najbliżej optymalnych żerowisk (Dietz i in. 2006). Półwysep Helski należy uznać za strukturę geograficzną nieatrakcyjną dla nietoperzy w okresie rozrodu.

Potwierdziliśmy hipotezę nr 5, wykazując wzrost znaczenia nieatrakcyjnych dla nietoperzy siedlisk i elementów krajobrazu w okresie migracji sezonowych i jesiennej dyspersji. Losowe rozmieszczenie nielicznych osobników, jakie wykorzystywały Półwysep wczesnym latem, przy braku jakichkolwiek, większych koncentracji żerujących nietoperzy, typowych dla sąsiedztwa kolonii rozrodczych (Dietz i in. 2006), sugeruje brak permanentnych, rozmnażających się populacji tych ssaków. Istotna, negatywna korelacja między aktywnością nietoperzy a odległością od nasady Półwyspu wskazuje, że mierzeja nie pełni funkcji korytarza podczas wędrówek jesiennych, mimo, że w okresie tym dominującym gatunkiem jest więc karlik większy, będący długodystansowym migrantem (Petersons 2004). Wzrost aktywności w tym okresie spowodowany musi być więc głównie, o ile nie wyłącznie, przez dyspersję osobników po rozpadzie lokalnych kolonii rozrodczych „na stałym lądzie”, z

których tylko nieliczne docierają do końcowego odcinka Półwyspu. Niektóre cyple i półwyspy mogą, co prawda, rzeczywiście pełnić funkcję przystanków i korytarzy dla migrujących nietoperzy, jednak ich orientacja względem wybrzeża pokrywa się z kierunkiem wędrówki (Dzal i in. 2009, McGuire i in. 2012). Można oczekiwać, że Półwysep Helski jest intensywniej wykorzystywany przez nietoperze podczas migracji wiosennej, kiedy migrują one wzdłuż wybrzeża z zachodu na wschód, podobnie jak ptaki powracające z zimowisk (Busse 1976). Nie możemy jednak wykluczyć, że część osobników migrujących wzdłuż wybrzeża jesienią, może trafiać na Półwysep przypadkowo, znoszona silnymi wiatrami od lądu, podobnie, jak ma to miejsce z karlikami większymi na platformach wiertniczych na Morzu Północnym (Boshamer i Bekker 2008). Przewaga obserwacji nietoperzy na Półwyspie podczas wiatrów zachodnich (od lądu), wydaje się wspierać to przypuszczenie. Mierzeja Wiślana, inny odcinek polskiego wybrzeża, o podobnym pochodzeniu i morfologii, reprezentuje odmienną sytuację. Biegnie ona wzdłuż osi NE-SW i dlatego pełni funkcję korytarza migracyjnego, przede wszystkim dla karlika większego, którego liczebność wielokrotnie wzrasta w sierpniu i wrześniu (Jarzembowski 2003).

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na: zaplanowaniu koncepcji manuskryptu, udziale w poborze prób, przeglądzie i wyborze literatury, interpretacji wyników badań, napisaniu manuskryptu oraz końcowej edycji tekstu.

5. **Ciechanowski M.**, Kubic W., Rynkiewicz A., Zwolicki A. 2011. Reintroduction of beavers *Castor fiber* may improve habitat quality for vespertilionid bats foraging in small river valleys. *European Journal of Wildlife Research* 57: 737-747.

Nietoperze owadożerne w mozaikowym, przekształconym przez człowieka krajobrazie, uzależnione są od obecności ograniczonych powierzchniowo płatów siedlisk (praca nr 1, Ciechanowski 2015), silnie preferowanych ze względu na dostępność pokarmu lub korzystną lokomotorycznie i sensorycznie strukturę przestrzenną. Często koncentrują swoją aktywność łowiecką w dolinach rzek, obfitujących w owady odbywające swój rozwój w wodzie (Fukui i in. 2006). Siedliska wodno-błotne i zbiorniki wodne utrzymują zwykle największą różnorodność gatunkową i zagęszczenie żerujących nietoperzy (Rydell i in. 1994, Walsh i Harris 1996, Vaughan i in. 1997a, Grindal i in. 1999, Russ i Montgomery 2002, Ellison i in. 2005, Menzel i in. 2005a, Ciechanowski 2015), a w pokarmie wielu gatunków

dominują owady o wodnym stadium larwalnym (Vaughan 1997, Rydell i Petersons 1998, praca nr 3 – Ciechanowski i Zapart 2012). Jednak przystosowanie nietoperzy do określonej taktyki łowieckiej skutkuje poważnymi ograniczeniami w możliwości wykorzystania określonych typów siedlisk, nawet jeśli siedliska te są wyjątkowo zasobne w pokarm. Nietoperze chwytające ofiary w powietrzu (*aerial hawkers*) mogą polować tylko w większej odległości od przeszkód, np. koron drzew (Baagøe 1987, Jones 1995, Kalko 1995). Dlatego ich żerowanie może nie być efektywne w gęstych drzewostanach, a ich aktywność jest negatywnie skorelowana z zagęszczeniem drzew (Erickson i West 2003), nawet jeśli unikają one terenów otwartych (praca nr 1, Ciechanowski 2015). Niektóre gatunki, takie jak nocek rudy, przystosowane do chwytania owadów tuż nad powierzchnią wody, a nawet zbierania ich z samej tafli zbiornika (*water-surface foragers, trawling bats*, Jones i Rayner 1989, Todd i Waters 2007), korzystają z efektu zwierciadła akustycznego (Siemers i in. 2005). Nie mogą jednak wykrywać ofiar, jeśli powierzchnia wody pokryta jest zmarszczkami i wirami, co dzieje się często na płytkich i wąskich strumieniach (Mackey i Barcklay 1989, Rydell i in. 1999), albo też jest pokryta roślinnością pływającą (Boonman i in. 1998, Ciechanowski i in. 2007). Nietoperze wykazują wyraźne preferencje w odniesieniu do mikrosiedlisk, uzależnione właśnie od taktyki żerowania. W lasach, gatunki chwytające owady w powietrzu polują głównie w lukach w okapie drzewostanu, na polanach i w strefach ekotonowych (Kusch i in. 2004) lub też w korytarzach tworzonych przez potoki i ścieżki (Lloyd i in. 2006). Niektóre gatunki wybierają spokojne odcinki rzek, unikają zaś tych o szybkim nurcie (Warren i in. 2000).

W przekształcaniu struktury siedlisk i tworzeniu atrakcyjnych dla nietoperzy mikrosiedlisk mogą brać udział różne gatunki zwornikowe (*keystone species*), będące zarazem inżynierami ekosystemu (*ecosystem engineers*). Jednym z takich gatunków jest kornik drukarz *Ips typographus*, którego gradacje prowadzą do rozluźnienia okapu boru świerkowego i stworzenia optymalnych żerowisk dla mopka *Barbastella barbastellus* (Kortmann i in. 2017). Innymi gatunkami pełniącymi taką funkcję mogą okazać się bobry – europejski *Castor fiber* i kanadyjski *C. canadensis* (Brazier i in. 2020). Budowane przez nie tamy zmniejszają prędkość nurtu i tworzą rozlewiska poza pierwotnym korytem cieku (Rosell i in. 2005), zaś selektywne ścinanie drzew (Zwolicki 2005) tworzy luki w okapie drzewostanu i redukuje zagęszczenie podszytu, a więc pionowych przeszkód. Wszystkie te modyfikacje mogą zwiększać atrakcyjność dolin rzecznych dla nietoperzy, ponieważ ich rozmieszczenie wzdłuż rzek i strumieni uzależnione jest właśnie od przestrzennej struktury roślinności (Warren i in. 2000, Downs i Racey 2006), fizycznej charakterystyki nurtu (Rydell i in. 1999,

Warren i in. 2000) i czystości wody (Vaughan i in. 1996, Biscardi i in. 2007, Kalcounis-Rueppel i in. 2007), a więc cech środowiska, o których wiadomo, że są modyfikowane przez bobry. Ich rola jako gatunków zwornikowych dla wielu różnych zespołów flory i fauny jest dobrze udokumentowana (Rosell i in. 2005), nie było jednak żadnych danych o ich wpływie na atrakcyjność żerowisk dla nietoperzy, których obecność w zmodyfikowanych przez bobry siedliskach była wzmiankowana jedynie marginalnie (Francl i in. 2004, Brooks i Fords 2005, Menzel i in. 2001). Dopiero po ukazaniu się naszej publikacji (Ciechanowski i in. 2011) pojawiła się praca testująca hipotezę o większym znaczeniu stawów bobrowych dla nietoperzy w Finlandii (Nummi i in. 2011). Celem niniejszej pracy było porównanie aktywności nietoperzy owadożernych między odcinkami małych, zalesionych dolin rzecznych przekształconymi i nieprzekształconymi przez bobra europejskiego.

Badania przeprowadzono w dwóch zalesionych dolinach małych cieków w Borach Tucholskich (okolice Osieka, w pobliżu wsi Stara Rzeka – 1 i Suchobrzeźnica – 2). Bobry w Borach Tucholskich były reintrodukowane w 1971 roku i od tego czasu skolonizowały spontanicznie cały region. W każdej z dolin wyznaczono transekt liniowy, biegnący wzdłuż koryta strumienia, aby rejestrować sygnały echolokacyjne nietoperzy. Każdy z transektów podzielono na odcinki przekształcone przez bobry (zalewy, luki w drzewostanie i ich kombinacje), oraz odcinki wolne od takich przekształceń. Aktywność nietoperzy i ich przynależność gatunkową rejestrowano za pomocą szerokopasmowego detektora ultradźwięków w okresie od wiosny do wczesnej jesieni.

Łącznie, na obu transektach, zarejestrowano 7 gatunków nietoperzy: nocka rudego *Myotis daubentonii*, mroczka późnego *Eptesicus serotinus*, karlika malutkiego *Pipistrellus pipistrellus*, karlika drobnego *P. pygmaeus*, karlika większego *P. nathusii*, borowca wielkiego *Nyctalus noctula* i gacka brunatnego *Plecotus auritus*. Zagęszczenie przelotów nietoperzy było istotnie większe na stanowisku 1, zarówno w przypadku wszystkich taksonów łącznie, jak i większości pojedynczych gatunków, za wyjątkiemnocków, które bardziej aktywne okazały się na stanowisku 2. Liczba przelotów wszystkich gatunków łącznie była również istotnie wyższa na odcinkach obu dolin zmodyfikowanych przez bobry, podobnie jak liczba przelotów czterech gatunków (3 karliki, borowiec wielki) na stanowisku 1. Najwyższą aktywność nietoperzy na tym ostatnim stanowisku zarejestrowano w zalanym lesie z lukami w okapie drzewostanu. Istotnie mniej przelotów zarejestrowano w niezalanim lesie z lukami i w zwartym, nienaruszonym drzewostanie. Zalane łąki były wykorzystywane istotnie częściej niż niezalane. Identyczne lub zbliżone różnice wykazano dla poszczególnych gatunków

karlików, w przeciwieństwie do borowca wielkiego, u którego najwyższą aktywność odnotowano właśnie nad zalanymi łąkami.

Potwierdziliśmy częściowo hipotezę nr 5 – gatunek zwornikowy, taki jak bóbr europejski, wpływający na strukturę przestrzenną i produktywność siedlisk, może, poprzez swoją aktywność, zmieniać potencjalną atrakcyjność siedlisk jako żerowisk dla nietoperzy, a zatem wpływać na liczebność i rozmieszczenie polujących osobników. Wpływ ten udało się jednak wykazać tylko w odniesieniu do gatunków chwytających ofiary wyłącznie w powietrzu (karliki, borowiec wielki), ale nie tych zbierających owady z powierzchni wody (nocek rudy).

Co najmniej dwa główne czynniki mogą wyjaśnić wyższą aktywność nietoperzy na odcinkach dolin poddanych przekształceniom siedlisk przez bobry. Pierwszym z nich, bardziej oczywistym, jest tamowanie nurtu cieków i piętrzenie poziomu wody, co prowadzi do zalewania wcześniejszych siedlisk lądowych. Wszystkie cztery gatunki, które wykazały istotnie wyższą aktywność na odcinkach przekształconych przez bobry (karlik większy, karlik malutki, karlik drobny, borowiec wielki) preferują zbiorniki wodne jako miejsca nocnej aktywności (praca nr 1, Ciechanowski 2015). Ponieważ bobry zwiększają zasięg siedlisk wodno-błotnych, dostarczają tym nietoperzom rozległych obszarów, gdzie liczebność ofiar jest znacznie wyższa, niż nad płytkimi i wąskimi strumieniami. Co więcej, biomasa rozwijających się w wodzie ochotkowatych, istotnych ofiar karlików i borowców (Vaughan i in. 1997), wzrasta w dolinie cieków po budowie tamy bobrowej, przynajmniej w pierwszych kilku latach (Nummi 1989). Równoległe przeprowadzone i opublikowane nieco później badania w lasach borealnych Finlandii wykazały zresztą, że nie tylko sam fakt powstania zbiornika wodnego, ale również związek jego genezy z aktywnością budowlaną bobrów, ma wpływ na atrakcyjność żerowiska dla nietoperzy – zarówno aktywność tych ostatnich, jak i biomasa owadów była wielokrotnie wyższa nad stawami bobrowymi, niż nad zbiornikami kontrolnymi (Nummi i in. 2011). Drugi czynnik jest związany z istotną redukcją zagęszczenia przeszkód, związanych z wysoką roślinnością, w szczególności drzewostanem, a stanowiących poważne ograniczenie dla nietoperzy chwytających ofiary w powietrzu. Co prawda lasy, zwłaszcza liściaste, są uważane za jedne z najsilniej preferowanych siedlisk przez nietoperze (Walsh i Harris 1996, Russ i Montgomery 2002), jednak w strefie młodoglacjalnych pojezierzy Europy Środkowej większość z nich jest wykorzystywana zaledwie zgodnie z dostępnością lub wręcz unikana (praca nr 1, Ciechanowski 2015). Gatunki chwytające ofiary w powietrzu unikają zwykle wewnętrznych partii zwartego drzewostanu (Rachwald 1992, Lloyd i in. 2006), zaś ich aktywność jest negatywnie skorelowana z

obszarem zwartego okapu (Kusch i in. 2004). W lasach gospodarczych nietoperze te wykorzystują chętnie zręby (Patriquin i Barclay 2003, Węgiel i in. 2019), zaś w lasach naturalnych luki powstałe dzięki obumieraniu starych drzew, wiatrołomom, gradacjom roślinożernych owadów i patogenicznym grzybów (Weiskittel i Hix 2003, Worrall i in. 2005). Cięcia w drzewostanie, będące skutkiem żerowania bobrów mogą pełnić zbliżoną funkcję.

W oparciu o uzyskane dane nie jest możliwe ustalenie, który z omawianych dwóch skutków aktywności bobrów w dolinach małych cieków silniej wpływa na owadożerne nietoperze, co więcej, wyniki wskazują na możliwość ich addytywnego oddziaływania. Przejawem tego jest wyższa aktywność większości gatunków w lesie poddanym zalewaniu i cięciom, niż w lesie objętym jedynie cięciami. Zalewy mogą również działać jako czynnik niezależny od cięć, czego przejawem jest wyższa aktywność wszystkich czterech gatunków nietoperzy nad zalaną częścią łąki, niż w jej części poza zasięgiem zalewu. Różnica ta jest szczególnie ważna w przypadku borowca wielkiego, gatunku przystosowanego do polowania na otwartej przestrzeni, cechującego się szybkim, ale mało zwrotnym lotem na dużej wysokości i z dala od przeszkód (Baagøe 1987, Jones 1995). Prawdopodobnie wykorzystuje on więc chętniej rozległe łąki, poddane jedynie wpływowi tam bobrowych. Karliki natomiast, jako gatunki o zwrotnym locie (Baagøe 1987, Kalko 1995), mogą preferować zalane lasy i luki po wyciętych przez bobry drzewach, ponieważ ich aktywność jest zwykle najwyższa w bezpośrednim sąsiedztwie np. linii drzew i stopniowo spada wraz z odległością od nich (Downs i Racey 2006).

Nie udało się wykazać znaczenia budowy tam i piętrzenia cieku dla nietoperzy zbierających owady z powierzchni wody, takich jak nocek rudy, które mogłyby korzystać z efektu zwierciadła akustycznego tworzonego przez spokojną taflę zbiornika. Aktywnośćnocków była minimalna na stanowisku 1, jednak wszystkie stawy bobrowe na tym transekcje były całkowicie porośnięte pleustofitami, reprezentowanymi przez rzęsy (Lemnaceae). Roślinność tego typu, poprzez generowanie licznych ech uniemożliwia detekcję ofiar u nocka rudego (Boonman i in. 1998), nawet przy wysokiej biomase owadów w takich miejscach (Ciechanowski i in. 2007). Na stanowisku 2, znacznie większa prędkość nurtu niemal całkowicie eliminowała rzęsę, dzięki czemu aktywnośćnocków była znacznie wyższa.

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na współdziałaniu w zaplanowaniu koncepcji manuskryptu, przeszkoleniu współautorów w metodyce wykorzystanej następnie w pracach terenowych, współdziałaniu w analizach bioakustycznych, interpretacji wyników badań,

napisaniu manuskryptu oraz końcowej edycji tekstu. Praca została sfinansowana z grantu na badania własne Uniwersytetu Gdańskiego BW /1440-5-0230-5 „*Wpływ aktywności żerowiskowej i budowlanej bobra *Castor fiber* na przestrzenne rozmieszczenie nietoperzy *Chiroptera* w dolinach małych cieków*”.

Podsumowanie

W pracach składających się na osiągnięcie habilitacyjne przeanalizowałem wpływ zróżnicowania siedlisk w krajobrazach przekształconych antropogenicznie na wykorzystanie przestrzeni przez nietoperze. Analizy te obejmowały różne skale przestrzenne (Pomorze Gdańskie, Półwysep Helski, areał jednej kolonii rozrodczej, dolina lokalnego cieku), różne poziomy organizacji biologicznej (wielogatunkowe zgrupowanie, populacja lokalna, indywidualnie znakowane osobniki), oraz różne okresy fenologiczne (ciąża, karmienie młodych, wędrówka jesienna). Aby przetestować postawione hipotezy zastosowałem różne metody badawcze – detekcję i rejestrację ultradźwięków, radiotelemetrię, analizę składu pokarmu w oparciu o morfologiczną identyfikację szczątków ofiar w odchodach nietoperzy, systemy informacji geograficznych (GIS). Zastosowanie analizy pokarmowej (praca nr 2, Ciechanowski i Zapart 2012), choć bezpośrednio niedostarczającej informacji o rozmieszczeniu, pozwoliło na interpretację wyników późniejszych badań radiotelemetrycznych (praca nr 3, Ciechanowski i in. 2017). Wyniki badań przedstawione w publikacjach składających się na Osiągnięcie Naukowe umożliwiły potwierdzenie głównej hipotezy badawczej. Wykazały również znaczące różnice w wykorzystaniu siedlisk przez populacje i zgrupowania nietoperzy Europy Środkowej, zdominowanej przez krajobrazy młodoglacjalne w porównaniu z silnie przekształconymi przez człowieka krajobrazami zachodniej części kontynentu. Udało się również potwierdzić większość hipotez cząstkowych:

1. Najważniejszymi żerowiskami większości środkowoeuropejskich nietoperzy owadożernych, przynajmniej gatunków chwytających owady w powietrzu, są zbiorniki i cieki wodne. Od grupy tej odstaje silnie jedynie mroczek późny, dla którego najważniejszymi miejscami żerowania są tereny zabudowane (wsie) i drogi w lasach iglastych. Niektóre gatunki, prócz wód, preferują niektóre siedliska lądowe, jak aleje i szpalery drzew na terenach otwartych (karlik malutki) czy drogi w lasach liściastych (karlik drobny). Większość siedlisk leśnych jest jednak wykorzystywana zgodnie z dostępnością lub wręcz unikana, co różni zgrupowania nietoperzy w północnej Polsce od badanych dotychczas w Europie zachodniej.

2. Preferencje siedliskowe morfologicznie podobnych, sympatrycznych gatunków nietoperzy z rodzaju *Pipistrellus* są elementem uzupełniającego mechanizmu podziału nisz. Świadczy o tym bardzo silne zachodzenie nisz między dwoma skrajnie różniącymi się rozmiarami ciała karlikiem drobnym i większym, znacznie mniejsze zaś – między nimi dwoma, a pośrednich rozmiarów karlikiem malutkim. Gatunki odleglejsze morfometrycznie (i bioakustycznie) dysponują większymi możliwościami podziału nisz w oparciu o wykorzystanie różnej wielkości ofiar czy polowanie w różnych odległościach od przeszkód.
3. Nocek łydkowłosy, jako przedstawiciel nietoperzy specjalizujących się w chwytaniu owadów znad powierzchni wody, wykazuje wzorzec preferencji siedliskowych tylko częściowo zgodny z oczekiwaniami. W maju żeruje głównie nad rozległymi jeziorami eutroficznymi, a więc siedliskami najbardziej produktywnymi i optymalnymi dla gatunku poruszającego się szybkim i niezbyt zwrotnym lotem, przystosowanego do polowania nad dużymi zbiornikami wodnymi. W czerwcu jednak, preferuje wąskie, wartko płynące rzeki i (wśród jezior) zbiorniki mezotroficzne, a więc o znacznie niższej produktywności.
4. Sezonowe zmiany w wykorzystaniu siedlisk przez nietoperze owadożerne uzależnione są od potrzeb energetycznych, ale też od dostępności określonych taksonów ofiar. Ciężarne samice nocka łydkowłosego polują przez całą noc, odwiedzając wiele żerowisk, położonych zwykle kilkanaście kilometrów od kryjówki, i żywiąc się drobnymi muchówkami z rodziny ochotkowatych, związanymi głównie z jeziorami eutroficznymi, a więc głównymi żerowiskami w tym okresie. Z kolei karmiące samice wracają w ciągu nocy do kryjówki, wykorzystując 1-2 żerowiska, położone zwykle niecałe 3 km od kolonii i żywiąc się dużymi chruścikami, związanymi głównie z preferowanymi w tym okresie rzekami i jeziorami mezotroficznymi. Przesunięcia te wynikają zarówno ze wzrostu potrzeb energetycznych na tym etapie cyklu życiowego, jak i konieczności karmienia młodych w środkowej części nocy.
5. Wykorzystanie struktur krajobrazowych unikanych przez nietoperze w okresie ciąży i laktacji, wzrasta istotnie po okresie rozrodu. Jest to związane z ich dyspersją i/lub migracjami niektórych gatunków., Zmienia się również wzorzec wykorzystania przez nie tych struktur. Przykładem dokumentującym to zjawisko są sezonowe zmiany aktywności i rozmieszczenia nietoperzy na Półwyspie Helskim. W okresie ciąży i laktacji aktywność nietoperzy jest tam bardzo niska, a żerujące osobniki rozmieszczone równomiernie. Późnym latem i jesienią aktywność nietoperzy

wielokrotnie wzrasta, powstaje też wyraźny gradient ich zagęszczenia, z maksymalnymi wartościami u jego nasady i stopniowym spadkiem ku końcowi Półwyspu.

6. Znaczenie określonych siedlisk w mozaikowym krajobrazie może ulegać modyfikacji na skutek działalności gatunków zwornikowych. Przykładem tej zależności są skutki aktywności bobra europejskiego – głównie przerzedzenie drzewostanu w wyniku cięć i tworzenie rozlewisk poprzez tamowanie małych cieków. Procesy te zwiększają atrakcyjność dolin małych cieków jako żerowisk nietoperzy, jednak w sposób tylko częściowo zgodny z oczekiwaniami. Przekształcenia spowodowane przez bobry doprowadziły do wzrostu aktywności nietoperzy z gatunków chwytających owady w powietrzu (*aerial hawkers*), natomiast nie zareagowały na nie gatunki zbierające ofiary z powierzchni wody (*trawling bats*). Prawdopodobną przyczyną było obfite występowanie pleustofitów, porastających tafle zbiorników uniemożliwiające nietoperzom detekcję ofiar.

Heterogeniczne w przestrzeni i zmieniające się w czasie rozmieszczenie nietoperzy jest kształtowane przez cały szereg czynników środowiskowych i biotycznych, takich jak warunki pogodowe, dostępność pokarmu, ryzyko drapieżnicze czy możliwość detekcji ofiar, co wykazano wcześniej w skali lokalnej (Ciechanowski i in. 2007). Te same czynniki prawdopodobnie odpowiadają za identyczną zmienność w większych skalach przestrzennych, choć śledzenie ich wpływu na aktywność i rozmieszczenie nietoperzy jest wówczas znacznie trudniejsze. Nawet jednak rozpoznanie samych wzorców rozmieszczenia, preferencji siedliskowych i ich sezonowych zmian dostarcza ważnych narzędzi ochrony tych ssaków (Razgour i in. 2011, Amorim i in. 2018). Wzorce takie, w przypadku gatunków o dużych zasięgach geograficznych, wykazują jednak często duże zróżnicowanie regionalne (Fabianek i in. 2015), które powinno być uwzględnione w opracowywanych lokalnie wskazaniach ochronnych. Uzyskany przeze mnie obraz wykorzystania i selekcji siedlisk przez nietoperze w młodoglacjalnych krajobrazach środkowoeuropejskich nizin po raz pierwszy umożliwia właśnie opracowanie takich, sprofilowanych dla potrzeb regionalnych, wskazówek, bez konieczności opierania się na danych z zachodniej, fizjograficznie odmiennej części kontynentu.

Literatura

- Adams R., Pedersen S. C., Thibault K. M., Jadin J., Petru B. 2003. Calcium as a limiting resource to insectivorous bats: can water holes provide a supplemental mineral source? *Journal of Zoology* 260: 189–194.

- Adams R. A., Thibault K. M. 2006. Temporal resource partitioning by bats at water holes. *Journal of Zoology* 270: 466–472.
- Ahlén I. 1983. The bat fauna of some isolated islands of Scandinavia. *Oikos* 41: 352–358
- Ahlén I. 1997. Migratory behaviour of bats at south Swedish coasts. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 375–380
- Ahlén I., Baagøe H. J., Bach L. 2009. Behaviour of Scandinavian bats during migration and foraging at sea. *Journal of Mammalogy* 90:1318-1323.
- Allen A. M., Månsson J., Jarnemo A., Bunnfeld N. 2014. The impacts of landscape structure on the winter movements and habitat selection of female red deer. *European Journal of Wildlife Research* 60(3):411-421.
- Almenar D., Aihartzza J., Goiti U., Salsamendi E., Garin I. 2008. Diet and prey selection in the trawling long-fingered bat. *Journal of Zoology* 274: 340-348.
- Amorim F., Jorge I., Beja P., Rebelo H. 2018. Following the water? Landscape-scale temporal changes in bat spatial distribution in relation to Mediterranean summer drought. *Ecology and evolution* 8(11): 5801–5814.
- Arlettaz R., Godat S., Meyer H. 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55-60.
- Baagøe H. J. 1987. The Scandinavian bat fauna: adaptive wing morphology, and free flight in the field. [W:] Fenton M. B., Racey P. A., Rayner J. M. V. (red.) *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom: 57-74.
- Baagøe H. J. 2001. Danish bats (Mammalia: Chiroptera): Atlas and analysis of distribution, occurrence and abundance. *Steenstrupia* 26: 1–117.
- Bartonička T., Zukal J. 2003. Flight activity and habitat use of four bat species in a small town revealed by bat detectors. *Folia Zoologica* 52: 155-166.
- Beck A. 1995. Faecal analyses of European bat species. *Myotis* 32-33: 109-119.
- Biscardi S., Russo D., Casciani V., Cesarini D., Mei M., Boitani L. 2007. Foraging requirements of the endangered long-fingered bat: the influence of micro-habitat structure, water quality and prey type. *Journal of Zoology* 273: 372-381.
- Bogaert J., Vranken I., André M. 2014. Anthropogenic Effects in Landscapes: Historical Context and Spatial Pattern. [W:] S.-K. Hong i in. (red.). *Biocultural Landscapes*. Springer Science+Business Media Dordrecht: 89-112.
- Boonman A. M., Boonman M., Bretschneider F., van de Grind W. A. 1998. Prey detection in trawling insectivorous bats: duckweed affects hunting behaviour in Daubenton's bat, *Myotis daubentonii*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 44: 99-107.
- Boonman A. M., Limpens H. J. G. A., Yerboom B. 1995. The influence of landscape elements on the echolocation of the pond bat *Myotis dasycneme*. *Le Rhinolophe* 11: 39-40.
- Boshamer J. P. C., Bekker J. P. 2008. Nathusius' pipistrelles (*Pipistrellus nathusii*) and other species of bats on offshore platforms in the Dutch sector of the North Sea. *Lutra* 51:17–36
- Boyles J. G., Storm J. J. 2007. The Perils of Picky Eating: Dietary Breadth Is Related to Extinction Risk in Insectivorous Bats. *PLoS ONE* 2(7): e672.
- Boynton C., Mahony N., Williams D. T. 2020. Barn Swallow (*Hirundo rustica*) fledglings use crop habitat more frequently in relation to its availability than pasture and other habitat types. *The Condor* 122(2): 1-14.
- Brazier R. E., Puttock A., Graham H. A., Auster R. E., Davies K. H., Brown C. M. L. 2020. Beaver: Nature's ecosystem engineers. *WIREs Water* 8: e1494.
- Britton A. R. C., Jones G., Rayner J. M. V., Boonman A. M., Verboom B. 1997. Flight performance, echolocation and foraging behaviour in pond bats, *Myotis dasycneme* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology, London* 241: 503-522.
- Brooks R. T., Ford W. M. 2005. Bat activity in a forest landscape of Central Massachusetts. *Northeast Naturalist* 12: 447-462.
- Byers R., Steinhorst R. K., Krausman P. R. 1984. Clarification of a Technique for Analysis of Utilization-Availability Data. *Journal of Wildlife Management* 48: 1050-1053.
- Cel'uch M., Kropil R. 2008. Bats in a Carpathian beech-oak forest (Central Europe): habitat use, foraging assemblages and activity patterns. *Folia Zoologica* 57: 358-372.
- Chattarjee S., Basu P. 2018. Food preferences determine habitat selection at multiple scales: implications for bird conservation in tropical forests. *Animal Conservation* 21: 332-342.
- Ciechanowski M. 2002. Community structure and activity of bats (Chiroptera) over different water bodies. *Mammalian Biology* 67: 276-285.
- Ciechanowski M., Zajac T., Biłas A., Dunajski R. 2007. Spatiotemporal variation in activity of bat species differing in hunting tactics: effects of weather, moonlight, food abundance, and structural clutter. *Canadian Journal of Zoology* 85: 1249-1263.

- Ciechanowski M. 2012. Nocek łydkowłosy *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). [W:] Makomaska-Juchiewicz M., Baran P. (red.), Monitoring gatunków zwierząt: przewodnik metodyczny, cz. 3, Biblioteka Monitoringu Środowiska, Główny Inspektorat Ochrony Środowiska, Warszawa: 667-700.
- Ciechanowski, M., K. Sachanowicz, and T. Kokurewicz. 2007. Rare or underestimated? – The distribution and abundance of the pond bat (*Myotis dasycneme*) in Poland. *Lutra* 50: 107-134.
- Cryan P. M., Brown A. C. 2007. Migration of bats past a remote island offers clues towards the problem of bat fatalities at wind turbines. *Biological Conservation* 139: 1-11.
- Daniel S., Korine C., Pinshow B. 2008. Central-place foraging in nursing, arthropod-gleaning bats. *Canadian Journal of Zoology* 86(7): 623-626.
- Davidson-Watts I., Walls S., Jones G. 2006. Differential habitat selection by *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus* identifies distinct conservation needs for cryptic species of echolocating bats. *Biological Conservation* 133: 118-127.
- Dietz C., Helversen O., Nill D. 2009. *Bats of Britain, Europe and Northeastern Africa* A&C Black, London.
- Downs N. C., Racey P. A. 2006. The use by bats of habitat features in mixed farmland in Scotland. *Acta Chiropterologica* 8: 169-185.
- Dzal Y., Hooton L. A., Clare E. L., Fenton M. B. 2009. Bat activity and genetic diversity at Long Point, Ontario, an important bird stopover site. *Acta Chiropterologica* 11: 307-315.
- Ekman M., de Jong J. 1996. Local patterns of distribution and resource utilization of four species (*Myotis brandti*, *Eptesicus nilssonii*, *Plecotus auritus* and *Pipistrellus pipistrellus*) in patchy and continuous environments. *Journal of Zoology* 238: 571-580.
- Ellison L. E., Everette A. L., Bogan M. A. 2005. Examining patterns of bat activity in Bandelier National Monument, New Mexico, by using walking point transects. *Southwest Naturalist* 50: 197-208.
- Erickson J., West S. 2003. Association of bats with local structure and landscape features of forested stands in western Oregon and Washington. *Biological Conservation* 109: 95-102.
- Fabianek F., Simard M. A., Desrochers A. 2015. Exploring Regional Variation in Roost Selection by Bats: Evidence from a Meta-Analysis. *PLOS ONE* 10(9): e0139126.
- Fenton M. B., Bogdanowicz W. 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1004-1013.
- Findley J. 1995. *Bats. A community perspective*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom 1: 1-167.
- Flaquer C., Puig-Montserrat X., Goiti U., Vidal F., Curcó A., Russo D. 2009. Habitat selection in *Nathusius' pipistrelle* (*Pipistrellus nathusii*): the importance of wetlands. *Acta Chiropterologica* 11: 149-155.
- Flavin D. A., Biggane S. S., Shiel C. B., Smiddy P., Fairley J. S. 2001. Analysis of the diet of Daubenton's bat *Myotis daubentonii* in Ireland. *Acta Theriologica* 46: 43-52.
- Fleming T., Eby P. 2004. *Ecology of Bat Migration*. [W:] Kunz T., Fenton M. B. (red.). *Bat Ecology*, The University of Chicago Press, Chicago and London: 156-208.
- Francl K., Ford W. M., Castleberry S. B. 2004. Bat activity in Central Appalachian Wetlands. *Georgia Journal of Science* 62: 87-94.
- Fretwell S. D., Lucas H. L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Fukui D., Murakami M., Nakano S., Aoi T. 2006. Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology* 75: 1252-1258.
- Grindal S. D., Morissette J. L., Brigham R. M. 1999. Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology* 77: 972-977.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34 (4): 427-433.
- Gurarie E., Suutarinen J., Kojola I., Ovaskainen O. 2011. Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests. *Oecologia* 165(4): 891-903.
- Hanson L., Fahrig L., Merriam G. 1995 (red.). *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer Science+Business Media Dordrecht.
- Hedenström A. 2009. Optimal migration theories in bats. *Journal of Mammalogy* 90:1298-1309.
- Hein C. D., Castleberry S. B., Miller K. V. 2009. Site-occupancy of bats in relation to forest corridors. *Forest Ecology and Management* 257: 1200-1207.
- Henry M., Thomas D. W., Vaudry R., Carrier M. 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 83: 767-774.
- Higler L. W. G., Tolkamp H. H. 1983. Hydropsychidae as bio-indicators. *Environmental Monitoring and Assessment* 3: 331-341.
- Holt R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19659-19665.

- Horáček I., Hanák V. 1989. Distributional status of *Myotis dasycneme*. [W:] Hanák V., Horáček I., Gaisler J. (red.). European bat research 1987. Charles University Press, Praha, Czechoslovakia: 565-590
- Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22 (2): 415-427.
- IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Jarzemowski T. 2003. Migration of the Nathusius' pipistrelle *Pipistrellus nathusii* (Vespertilionidae) along the Vistula Split. Acta Theriologica 48:301-308.
- Johansson M., De Jong J. 1996. Bat species diversity in a lake archipelago in central Sweden. Biodiversity Conservation 5: 1221-1229
- Jones G. 1995. Flight performance, echolocation and foraging behavior in noctule bat *Nyctalus noctula*. Journal of Zoology 237:303-312.
- Jones G., Rayner J. M. V. 1988. Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's Bats *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae). Journal of Zoology 215: 113-132.
- Jung K., Kaiser S., Böhm S., Nieschulze J., Kalko E. K. V. 2012. Moving in three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. Journal of Applied Ecology 49: 523-531.
- Kalcounis-Rueppell M. C., Payne V. H., Huff S. R., Boyko A. L. 2007. Effects of wastewater treatment plant effluent on bat foraging ecology in an urban stream system. Biological Conservation 138: 120-130.
- Kalko E. M. V. 1995. Insect pursuit, prey capture and echolocation in pipistrelle bats (Microchiroptera). Animal Behaviour 50: 861-880.
- Katzner T. E., Bragin E. A., Knick S. T., Smith A. T. 2003. Coexistence in a multispecies assemblage of eagles in Central Asia. The Condor 105: 538-551.
- Kortmann M., Hurst J., Brinkmann R., Heurich M., Silveyra González R., Müller J., Thorn S. 2017. Beauty and the beast: how a bat utilizes forests shaped by outbreaks of an insect pest. Animal Conservation 21: 21-30.
- Krüger F., Clare E. L., Greif S., Siemers B. M., Symondson W. O. C., Sommer R. S. 2013. An integrative approach to detect subtle trophic niche differentiation in the sympatric trawling bat species *Myotis dasycneme* and *Myotis daubentonii*. Molecular Ecology 23: 3657-3671.
- Krüger F., Harms I., Fichtner A., Wolz I., Sommer R. S. 2012. High Trophic Similarity in the Sympatric North European Trawling Bat Species *Myotis daubentonii* and *Myotis dasycneme*. Acta Chiropterologica 14(2): 347-356.
- Kunz T. H., Lumsden L. F. 2004. Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. [W:] Kunz T., Fenton M. B. (red.). Bat Ecology. The University of Chicago Press, Chicago and London: 3-89
- Kunz T. H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). Ecology 55: 693-711.
- Kusak J., Majić Skrbinišek A., Huber D. 2005. Home ranges, movements, and activity of wolves (*Canis lupus*) in the Dalmatian part of Dinarids, Croatia. European Journal of Wildlife Research 51: 254-262
- Kusch J., Weber C., Idelberger S., Koob T. 2004. Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. Folia Zoologica 53: 113-128.
- Lehner B., Döll P. 2004. Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands. Journal of Hydrology 296: 1-22.
- Lerche-Jørgensen M., Mallord J. W., Willemoes M., Orsman C. J., Roberts J. T., Skeen R. Q., Eskildsen D. P., Salewski V., Tøttrup A. P., Thorup K. 2019. Spatial behavior and habitat use in widely separated breeding and wintering distributions across three species of long-distance migrant *Phylloscopus* warblers. Ecology and Evolution 9(11): 6492-6500.
- Lesiński G., Fuszara E., Kowalski M. 2000. Foraging areas and relative density of bats (Chiroptera) in differently human transformed landscapes. Zeitschrift für Säugetierkunde 65:129-137.
- Lesiński G. 2006. Wpływ antropogenicznych przekształceń krajobrazu na strukturę i funkcjonowanie zespołów nietoperzy w Polsce. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Lloyd A., Law B., Goldingay R. 2006. Bat activity on riparian zones and upper slopes in Australian timber production forests and the effectiveness of riparian buffers. Biological Conservation 129: 207-220.
- Loeb S. C., O'Keefe J. M. 2006. Habitat use by forest bats in South Carolina in relation to local, stand, and landscape characteristics. Wildlife Management 70: 1210-1218.
- Lučan R., Radil J. 2010. Variability of foraging and roosting activities in adult females of Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*) in different seasons. Biologia 65: 1072-1080.
- Mackie I., Racey P. A. 2007. Habitat use varies with reproductive state in noctule bats (*Nyctalus noctula*): Implications for conservation. Biological Conservation 140: 70-77.
- Maier C. 1992. Activity patterns of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in Oxfordshire. Journal of Zoology (London) 228: 69-80.

- Markowski R., Buliński M. 2004. Endangered and threatened vascular plants of Gdańskie Pomerania. *Acta Bot Cassubica Monographiae* 1:5-75.
- Maszczyk P. 2008. Koncepcja rozmieszczenia idealnie swobodnego: czy tylko zasoby? *Wiadomości Ekologiczne* 54: 113-141.
- McGuire L. P., Guglielmo C. G., Mackenzie S. A., Taylor P. D. 2012. Migratory stopover in the long-distance migrant silver-haired bat, *Lasionycteris noctivagans*. *Journal of Animal Ecology* 81:377-385.
- Mehr M., Brandl R., Horthorn T., Dziocck F., Förster B., Müller J. 2011. Land use is more important than climate for species richness and composition of bat assemblages on a regional scale. *Mammalian Biology* 76: 451-460.
- Menzel J. M., Menzel M. A., Kilgo J. C., Ford W. M., Edwards J. W., McCracken G. F. 2005. Effect of habitat and foraging height on bat activity in the coastal plain of South Carolina. *Journal of Wildlife Management* 69: 235-245.
- Menzel M. A., Carter T. C., Ford W. M., Chapman B. R. 2001. Tree-roost characteristics of subadult and female evening bats (*Nycticeius humeralis*) in the Upper Coastal Plain of South Carolina. *American Midland Naturalist* 145: 112-119.
- Murray S. W., Kurta A. 2004. Nocturnal activity of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalis*). *Journal of Zoology* 262: 197-206.
- Navinder J. Singh, Moss E., Hipkiss T., Ecke F., Dettki H., Sandström P., Bloom P., Kidd J., Thomas S., Hörmfeldt B. 2015. Habitat selection by adult Golden Eagles *Aquila chrysaetos* during the breeding season and implications for wind farm establishment. *Bird Study* 63: 233-240.
- Nichols B., Racey P. A. 2006. Habitat selection as a mechanism of resource partitioning in two cryptic bat species *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus*. *Ecography* 29: 697-708.
- Nummi P. 1989. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. *Annales Zoologici Fennici* 26: 43-52.
- Nummi P., Kattainen S., Ulander P., Hahtola A. 2011. Bats benefit from beavers: a facilitative link between aquatic and terrestrial food webs. *Biodiversity and Conservation* 20: 851-859.
- Okarma H., Śniezko S., Śmietana S. 2007. Home ranges of eurasian lynx *Lynx lynx* in the Polish Carpathian Mountains. *Wildlife Biology* 13(4): 481-487.
- Patriquin K. J., Barclay R. M. R. 2003. Foraging by bats in cleared, thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology* 40: 646-657.
- Petersen A., Jensen J.-K., Jenkins P., Bloch D., Ingimarsson F. 2014. A Review of the Occurrence of Bats (Chiroptera) on Islands in the North East Atlantic and on North Sea Installations. *Acta Chiropterologica* 16:169-195
- Petersons G. 2004. Seasonal migrations of north-eastern populations of Nathusius' bat *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera). *Myotis* 41-42:29-56
- Pocheville A. 2015. The Ecological Niche: History and Recent Controversies. [W:] T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein (red.). *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Springer Science+Business Media, Dordrecht.
- Posłuszny M., Pilot M., Goszczyński J., Gralak B. 2007. Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Annales Zoologici Fennici* 44:269-284.
- Pyke G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Racey P. A., Speakman J. R. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symposia of the Zoological Society of London* 57: 107-125.
- Rachwald A. 1992. Habitat preference and activity of the noctule bat *Nyctalus noctula* in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriologica* 37: 413-422.
- Razgour O., Hanmer J., Jones G. 2011. Using multi-scale modelling to predict habitat suitability for species of conservation concern: The grey long-eared bat as a case study. *Biological Conservation* 144: 2922-2930.
- Real J., Bosch R., Tintó A., Hernandez-Matias A. 2016. Identifying key habitats for the conservation of Bonelli's Eagle *Aquila fasciata* using radio-tracking. *Ibis* 158: 556-568.
- Rehnus M., Marconi L., Hackländer K., Filli F. 2013. Seasonal changes in habitat use and feeding strategy of the mountain hare (*Lepus timidus*) in the Central Alps. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy* 24(2):161-165.
- Reif J., Reifová R., Skoracka A., Kuczyński L. 2018. Competition-driven niche segregation on a landscape scale: Evidence for escaping from syntopy towards allotopy in two coexisting sibling passerine species. *Journal of Animal Ecology* 87: 774-789.

- Reinhold J. O., Hendriks A. J., Slager L. K., Ohm M. 1999. Transfer of microcontaminants from sediment to chironomids, and the risk for the Pond bat *Myotis dasycneme* (Chiroptera) preying on them. *Aquatic Ecology* 33: 363-376.
- Robinson M. F., Stebbings R. E. 1997. Home range and habitat use by the serotine bat, *Eptesicus serotinus*, in England. *Journal of Zoology* 243: 117-136.
- Rosell F., Bozsér O., Collen P., Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* 35: 248-276.
- Ruczyński I., Bogdanowicz W. 2008. Summer roost selection by tree-dwelling bats *Nyctalus noctula* and *N. leisleri*: a multi-scale analysis. *Journal of Mammalogy* 89 : 942-951.
- Ruczyński I., Bogdanowicz W. 2005. Roost Cavity Selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Białowieża Primeval Forest, Eastern Poland , *Journal of Mammalogy* 86: 921-930
- Russ J. M., Montgomery W. I. 2002. Habitat associations of bats in Northern Ireland: implications for conservation. *Biological Conservation* 108: 49-58.
- Rydell J., Bushby A., Cosgrove C. C., Racey P. A. 1994. Habitat use by bats along rivers in north east Scotland. *Folia Zoologica* 43: 417-424.
- Rydell J., Miller L. A., Jensen M. F. 1999. Echolocation constraints of Daubenton's bat foraging over water. *Functional Ecology* 13: 247-255.
- Rydell J., Petersons G. 1998. The diet of the Noctule bat *Nyctalus noctula* in Latvia. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 63:79-83.
- Safi K., König B., Kerth G. 2007. Sex differences in population genetics, home range size and habitat use of the parti-colored bat (*Vespertilio murinus*, Linnaeus 1758) in Switzerland and their consequences for conservation. *Biological Conservation* 137: 28-36.
- Safi K., Kerth G. 2004. A comparative analysis of specialization and extinction risk in temperate-zone bats. *Conservation Biology* 18: 1293-1303.
- Sattler T., Bontadina F., Hirzel A. H., Arlettaz R. 2007. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology* 44: 1188-1199.
- Shiel C., McAney C., Sullivan C., Fairley J. 1997. Identification of Arthropod Fragments in Bat Droppings. An Occasional Publication of the Mammal Society No. 17, London.
- Siemers B. M., Baur E., Schnitzler H. U. 2005. Acoustic mirror effect increases prey detection distance in trawling bats. *Naturwissenschaften* 92: 272–276
- Smirnov D. G., Vekhnik V. P. 2014. Ecology of nutrition and differentiation of the trophic niches of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in floodplain ecosystems of the Samara Bend. *Biology Bulletin* 41(1): 60-70.
- Sommer R., Sommer S. 1997. Ergebnisse zur Kotanalyse bei Teichfledermäusen, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). *Myotis* 35: 103-107.
- Sunde P., Throup K., Jacobsen L. B., Rahbek C. 2014. Weather Conditions Drive Dynamic Habitat Selection in a Generalist Predator. *PLoS ONE* 9(2): e88221.
- Swift S. M. 1980. Activity patterns of Pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in north-east Scotland. *Journal of Zoology (London)* 190: 285-295.
- Thomas D. W. 1988. The distribution of bats in different ages of Douglas-fir forest. *Journal of Wildlife Management* 52: 619-626.
- Threfall C. G., Law B., Banks P. B. 2012a. Influence of landscape structure and human modifications on insect biomass and bat foraging activity in an urban landscape. *PLoS One* 7:e38800. doi:10.1371/journal.pone.0038800.
- Threfall C. G., Law B., Banks P. B. 2012b. Sensitivity of insectivorous bats to urbanization: Implications for suburban conservation planning. *Biological Conservation* 146: 41-52.
- Todd V. L. G., Waters D. A. 2007. Strategy-switching in the gaffing bat. *Journal of Zoology* 273: 106-113.
- Tokeshi M. 1995. Life cycles and population dynamics. [W:] Armitage P. D., Cranston P. S., Pinder L. C. V. (red.). *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London: 225-268.
- Unterthiner S., Ferretti F., Rossi L., Lovari S. 2012. Sexual and seasonal differences of space use in Alpine chamois. *Ethology, Ecology and Evolution* 24: 257-274.
- Van De Sijpe M., Holsbeek L. 2007. Hunting strategy and tympanate moth predation by the pond bat (*Myotis dasycneme*). *Lutra* 50: 91-106.
- Van de Sijpe M., Vandendriessche B., Voet P., Vandenberghe J., Duyck J., Naeyaert E., Manhaeve M., Martens E. 2004. Summer distribution of the pond bat *Myotis dasycneme* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the west of Flanders (Belgium) with regard to water quality. *Mammalia* 68: 377-386.
- Vaughan N. 1997. The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Review* 27:77-94.

- Vaughan N., Jones G., Harris S. 1997a. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broad-band acoustic method. *Journal of Applied Ecology* 34: 716-730.
- Vaughan N., Jones G., Harris S. 1997b. Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters. *Bioacoustics* 7: 189-207.
- Verboom B., Huitema H. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology* 12: 117-125.
- Verboom B., Boonman A. M., Limpens H. J. G. A. 1999. Acoustic perception of landscape elements by the pond bat (*Myotis dasycneme*). *Journal of Zoology (London)* 246: 59-66.
- Vindigni M. A., Morris A. D., Miller D. A., Kalcounis-Rueppell M. C. 2009. Use of modified water sources by bats in a managed pine landscape. *Forest Ecology and Management* 258: 2056-2061.
- Walsh A. L., Harris S. 1996. Foraging habitat preferences of vespertilionid bats in Britain. *Journal of Applied Ecology* 33: 508-518.
- Walters C. L., Freeman R., Collen A., Dietz C., Brock Fenton M., Jones G., Obrist M. K., Puechmaille S. J., Sattler T., Siemers B. M., Parsons S., Jones K. E. 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats. *Journal of Applied Ecology* 49: 1064-1074.
- Warren R. D., Waters D. A., Altringham J. D., Bullock D. J. 2000. The distribution of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) and pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) (Vespertilionidae) in relation to small-scale variation in riverine habitat. *Biological Conservation* 92: 85-91.
- Węgiel A., Grzywiński W., Ciechanowski M., Jaros R., Kalcounis-Rüppel M., Kmiecik A., Kmiecik P., Węgiel J. 2019. The foraging activity of bats in managed pine forests of different ages. *European Journal of Forest Research* 138: 383-396.
- Weiskittel A. R., Hix D. M. 2003. Canopy gap characteristics of an oak-beech-maple old-growth forest in Northeastern Ohio. *Ohio Journal of Science* 103: 111-115.
- Wermundsen T., Sivonen Y. 2008. Foraging habitats of bats in southern Finland. *Acta Theriologica* 53: 229-240.
- Whitaker D. M., Warkentin I. C. 2010. Spatial Ecology of Migratory Passerines on Temperate and Boreal Forest Breeding Grounds. *The Auk* 127: 471-484.
- Whitaker J. O. Jr. 1988. Food Habits Analysis of Insectivorous Bats. [W:] Kunz T.H. (red.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. and London: 171-189.
- Worrall J. J., Lee T. D., Harrington T. C. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology* 93: 178-190.
- Zwolicki A. 2005. European Beaver *Castor fiber* – a keystone species for the river valley ecosystems. *Ecological Questions* 6: 106-109.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

Pozostałe osiągnięcia naukowe

Począwszy od studiów magisterskich na kierunku Biologia na Wydziale Biologii, Geografii i Oceanologii Uniwersytetu Gdańskiego w latach 1995-2000, moje zainteresowania naukowe koncentrowały się wokół ekologii i biogeografii nietoperzy, choć część prac dotyczyła też drobnych ssaków naziemnych – gryzoni i owadożernych. Już w okresie studiów ukazały się moje pierwsze notatki faunistyczne dotyczące fauny drobnych ssaków Trójmiejskiego Parku Krajobrazowego w *Przeglądzie Przyrodniczym* (Ciechanowski 1998) i zimowania nietoperzy w *Przeglądzie Zoologicznym* (Ciechanowski i Jarzembowski 1999). Od pierwszego roku studiów (1995) zaangażowałem się w prace Studenckiego Koła Chiropterologicznego i powiązanego z nim Akademickiego Koła Chiropterologicznego Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody „Salamandra” w Gdańsku, uczestnicząc w realizowanym od 1989 roku do dziś, wieloletnim programie monitoringu liczebności nietoperzy zimujących w obiektach podziemnych Pomorza Gdańskiego (obecnie jestem jego

koordynatorem). Owocem tego programu była kolejna publikacja, której jestem współautorem, prezentująca jego wstępne wyniki, na łamach *Studia Chiropterologica* (Jarzembowski i in. 2000).

Przystępując do realizacji pracy magisterskiej, nawiązałem współpracę z Prof. Bronisławem W. Wołoszynem z Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, który został jej promotorem. W pracy magisterskiej zajmowałem się zarówno faunistyką (pierwszą inwentaryzacją chiropterofauny najdalej na północ wysuniętego, zwarteo kompleksu leśnego w Polsce – Puszczy Darżlubskiej), preferencjami siedliskowymi, zasiedleniem skrzynek dla nietoperzy, a nawet strukturą socjalną i biometrią wybranych gatunków, w szczególności zagadnieniem dymorfizmu płciowego. Wykorzystałem w niej szereg metod badawczych, przede wszystkim odłowy nietoperzy w sieci, detekcję ultradźwięków i kontrolę kryjówek dziennych. Owocem tych badań (1998-1999) była moja pierwsza publikacja z Listy Filadelfijskiej, wydrukowana na łamach *Mammalian Biology*, dotycząca wykorzystania przez nietoperze różnych typów zbiorników wodnych (Ciechanowski 2002), a także dwie inne – analizujące wielkość grup godowych karlika większego *Pipistrellus nathusii*, również na łamach *Mammalian Biology* (Ciechanowski i Jarzembowski 2004) oraz porównujące zasiedlenie skrzynek dla nietoperzy w trzech różnych typach drzewostanu, na łamach *Folia Zoologica* (Ciechanowski 2005). Cykl publikacji opartych o materiały zebrane podczas realizacji pracy magisterskiej zamyka opracowanie na temat chiropterofauny Puszczy Darżlubskiej w czasopiśmie *Nietoperze* (Ciechanowski 2003), oraz artykuł o dynamice struktury płciowej karlików większych w szwajcarskim czasopiśmie chiropterologicznym *Le Rhinolophe* (Ciechanowski i Jarzembowski 2009).

Tematem mojej rozprawy doktorskiej, wykonywanej pod kierunkiem Prof. Lecha Stempniewicza, były struktura zgrupowania nietoperzy, przestrzenne i czasowe różnicowanie ich aktywności oraz czynniki kształtujące jej dynamikę, realizowałem ją na skraju Puszczy Darżlubskiej, a więc w okolicy objętej wcześniej badaniami na potrzeby pracy magisterskiej. Wykorzystałem w niej szerokopasmową rejestrację ultradźwięków, ich analizę bioakustyczną, pomiary warunków meteorologicznych, odłowy nietoperzy w sieci oraz odłowy owadów w pułapki lepowe jako metodę oceny bazy pokarmowej, w jej ramach kierowałem czteroosobowym zespołem magistrantów. Prace terenowe prowadziłem w latach 2001-2004, w dwóch ostatnich sezonach były one finansowane z grantu promotorskiego 3 PO4F 065 24 „Organizacja przestrzenna zespołu i dynamika aktywności nietoperzy (*Chiroptera*) w krajobrazie leśno-rolniczym” pod kierunkiem Prof. Lecha Stempniewicza, którego byłem głównym wykonawcą. Do analizy wyników, oprócz statystyk

jednoczynnikowych, wykorzystałem również krokową regresję wielokrotną oraz analizy redundancji (RDA). Bezpośrednim skutkiem tych badań były trzy publikacje w czasopismach indeksowanych w Journal Citation Reports. Najważniejsza z nich i jak dotąd najlepiej cytowana z moich prac (82 cytowania wg bazy Web of Science, 160 wg Google Scholar), wydrukowana na łamach *Canadian Journal of Zoology*, analizuje wpływ warunków pogodowych, faz księżyca, fenologii roślinności wodnej i dostępności ofiar na przestrzenno-czasowe zróżnicowanie aktywności współwystępujących siedmiu gatunków nietoperzy (Ciechanowski i in. 2007). Najciekawszymi jej ustaleniami było odkrycie u nocka rudego zjawiska unikania światła księżycowego (*lunar phobia*), czego istnieniu zaprzeczano dotąd u nietoperzy owadożernych strefy umiarkowanej. Do ważnych ustaleń tej publikacji należy również zaliczyć zupełnie inny zestaw czynników wpływających na aktywność nietoperzy chwytających ofiary w powietrzu, takich jak karliki, borowce i mroczyki (temperatura powietrza, biomasa owadów), niż na aktywność nocka rudego (światło księżyca, pokrycie powierzchni wody roślinnością, mgła) oraz wykrycie bardzo wysokiej aktywności łowieckiej tego ostatniego przy ujemnych temperaturach. Kolejny artykuł, na łamach *Acta Theriologica*, oparty o wyniki badań w ramach pracy doktorskiej, zaprezentował wzorce sezonowych zmian aktywności tych samych siedmiu gatunków w aspekcie porównawczym na tle dostępnej wiedzy o fenologii ich rozrodu i zachowaniach wędrówkowych (Ciechanowski i in. 2010). Trzeci, opublikowany w *Mammalia*, ujawnia dobowe zmiany w wykorzystaniu siedlisk u karlika większego, będące prawdopodobnie adaptacją antydrapieżniczą (Ciechanowski i in. 2009). Cykl publikacji opartych o dane zebrane w ramach pracy doktorskiej zamyka notatka o dziennym żerowaniu nocka Natterera (Ciechanowski i Anikowska 2007). W 2002 roku otrzymałem dotację Fundacji na Rzecz Nauki Polskiej, która umożliwiła mi pierwszy wyjazd na konferencję międzynarodową (IX European Bat Research Symposium) do Hawru we Francji, gdzie zaprezentowałem wstępne wyniki rozprawy doktorskiej (poster), zaś w 2007, dzięki wsparciu finansowemu Jego Magnificencji Rektora Uniwersytetu Gdańskiego zaprezentowałem ostateczne wyniki tego projektu, w postaci referatu, na XIV International Bat Research Conference w Meridzie w Meksyku.

W 2004 zostałem zatrudniony jako asystent w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców na Uniwersytecie Gdańskim, a następnie po uzyskaniu stopnia doktora w 2005, zostałem zatrudniony w 2007 na stanowisku adiunkta. Niedługo po tym, w 2008, nawiązałem współpracę z dr-em Christianem Voigtem i dr Aną Popa-Lisseanu z Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research w Berlinie, celem uczestnictwa w paneuropejskim projekcie śledzenia migracji nietoperzy za pomocą analizy proporcji stabilnych izotopów w sierści tych ssaków.

Owoce tej współpracy są trzy publikacje – na łamach *PLoS One* (Popa-Lisseanu i in. 2012), *Biodiversity and Conservation* (Voigt i in. 2014) oraz *Proceedings of the Royal Society Series B* (Lehnert i in. 2018). Spośród łącznie kilkunastu autorów tych prac z całej Europy byłem jednym z zaledwie dwóch reprezentantów Polski. W 2012 roku zostałem zaproszony przez dr Andrzeja Węglę z Wydziału Leśnego Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu do współpracy przy opracowaniu koncepcji i metodyki badań projektu „Występowanie nietoperzy w lasach w zależności od wieku, struktury przestrzennej i składu gatunkowego drzewostanów” (praca nr 27/2012 zlecona przez Generalną Dyрекcyję Lasów Państwowych w Warszawie), wykonywałem również wstępną analizę statystyczną danych zebranych w ramach tego projektu, a w konsekwencji zostałem współautorem dwóch publikacji omawiających część jego wyników – na łamach *Sylwana* (Węgiel i in. 2016) i *European Journal of Forest Research* (Węgiel i in. 2019). We współpracy z dr-em Konradem Sachanowiczem (wówczas Muzeum i Instytut Zoologii PAN) oraz prof. Piotrem Tryjanowskim i dr. hab. Jakubem Kosickim (Uniwersytet Adama Mickiewicza) przygotowałem również analizę zasięgu zimowania karlika większego w Europie, nietoperza odbywającego długodystansowe wędrówki i hibernującego w słabo izolowanych kryjówkach, do niedawna niemal wyłącznie w zachodniej i południowej części kontynentu. W oparciu o modelowanie przestrzenne wszystkich dostępnych stwierdzeń zimowych, udało się wykazać istotny wzrost częstości przypadków hibernacji tego gatunku w Europie Środkowej, w tym na terenie Polski i powiązać go z ociepleniem klimatu, jak również wykorzystaniem miejskich wysp cieplnych. Artykuł na ten temat opublikowaliśmy na łamach *Mammalia* (Sachanowicz i in. 2019), podobnie jak wcześniejszą notatkę o pierwszym przypadku zimowania karlika większego w Polsce (Sachanowicz i Ciechanowski 2006).

Od 2003 roku, we współpracy z dr. Konradem Sachanowiczem oraz dr. Aleksandrem Rachwaldem (Instytut Badawczy Leśnictwa) i dr-em Michałem Piskorskim (Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej) prowadziłem badania chiropterofauny Albanii, jednego z najslabiej poznanych, pod względem występowania nietoperzy, krajów Europy. W ramach tej eksploracji zorganizowaliśmy 8 wypraw naukowych, podczas których prowadziliśmy odłowy nietoperzy w sieci, rejestrację ultradźwięków i kontrolę potencjalnych kryjówek dziennych na terenie całego kraju, również w trudno dostępnych rejonach górskich jego północnej części, skąd nie zebrano wcześniej żadnych danych faunistycznych; te ostatnie gromadziliśmy również na terenie sąsiednich krajów byłej Jugosławii. Dzięki nim zostałem współautorem pięciu artykułów prezentujących pierwsze stwierdzenia 11 gatunków nietoperzy dla Albanii oraz pierwsze stwierdzenia 2 gatunków dla Czarnogóry oraz Bośni i Hercegowiny, na łamach

czasopism *Journal of Natural History*, *Acta Chiropterologica*, *Mammalia* i *Lynx* (Ciechanowski i in. 2005, Niemann i in. 2007, Sachanowicz i in. 2006, Sachanowicz i Ciechanowski 2006, Sachanowicz i in. 2016). Całość zebranego materiału na temat chiropterofauny Albanii, wraz z analizą wcześniejszych danych literaturowych, opublikowaliśmy w monografii „*Bats of Albania*” nakładem Bogucki Wydawnictwo Naukowe (Sachanowicz i Ciechanowski 2019). Pokłosiem wypraw albańskich był również bogaty materiał ektopasożytów nietoperzy, będący przedmiotem kolejnej publikacji, przygotowanej we współpracy z dr-em Jánem Krištofikiem z Instytutu Zoologii Słowackiej Akademii Nauk, na łamach *Journal of Natural History* (Sachanowicz i in. 2014), a także obserwacje ornitologiczne i dane na temat występowania popielicy *Glis glis*, będące przedmiotem osobnych publikacji w czasopismach *Acrocephalus* (Sachanowicz i in. 2008) oraz *Acta Zoologica Bulgarica* (Ciechanowski i Sachanowicz 2014).

W niektórych pracach wykorzystywałem również metody molekularne, czego owocem jest publikacja o zróżnicowaniu regionu kontrolnego mitochondrialnego DNA u karlika większego w Polsce (Jarzembowski i in. 2004). W 2006 roku kierowałem również projektem BW 1440-5-0321-6 „*Opracowanie skutecznej i taniej metody oznaczania morfologicznie podobnych gatunków nietoperzy z rodzaju *Pipistrellus* za pomocą analizy restrykcyjnej DNA mitochondrialnego*” (we współpracy z Anną Białą, z ówczesnej Katedry Genetyki UG). Opracowaliśmy wówczas tańszą metodę determinacji wszystkich gatunków karlików w kontynentalnej części Europy (k. większy, k. drobny, k. malutki, oraz dwie populacje k. średniego *Pipistrellus kuhlii*, stanowiące być może dwa odrębne, allopatryczne gatunki).

Wykonując ekspertyzy przyrodnicze na potrzeby planów ochrony i ocen oddziaływania na środowisko różnych inwestycji, prowadząc interwencje związane z ochroną nietoperzy, uczestnicząc w programach monitoringu fauny, wreszcie organizując obozy terenowe dla członków Studenckiego Koła Chiropterologicznego, starałem się, aby zebrane podczas takich prac dane faunistyczne były stopniowo publikowane. Dzięki temu zostałem autorem lub współautorem kompleksowych opracowań chiropterofauny 9 parków krajobrazowych i 1 parku narodowego, opublikowanych na łamach czasopism *Myotis*, *Nietoperze* oraz *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* (Ciechanowski i in. 2000, Sachanowicz i in. 2001, Ciechanowski i in. 2002, Ciechanowski i Duriasz 2005, Ciechanowski i in. 2006a, 2006b, 2008), a także w postaci rozdziałów w monografiach (Wojciechowski i Ciechanowski 2007, Bidziński i in. 2020, Ciechanowski 2020). W oparciu o mniejsze porcje materiału i pojedyncze rekordy opublikowałem również 20 krótkich notatek

omawiających stwierdzenia rzadkich i nowych dla Pomorza Gdańskiego gatunków nietoperzy, uzupełnienia do chiropterofauny zbadanych już obszarów chronionych, a także obserwacje nietypowych kryjówek letnich i zimowych, ukazujące się na łamach czasopism *Nietoperze*, *Studia Chiropterologica* i *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* (Ciechanowski 2001, Ciechanowski i Przesmycka 2001, Ciechanowski i Sachanowicz 2003a, 2003b, Ciechanowski i Szkudlarek 2003, Ciechanowski i in. 2003, Ciechanowski i in. 2004, Sachanowicz i in. 2004, Ciechanowski i in. 2005, Ciechanowski 2008a, 2008b, 2008c, Narczyński i Ciechanowski 2008, Zapart i in. 2008, Ciechanowski i Przesmycka 2009, Ciechanowski i Sadowska 2010, Ciechanowski i in. 2011a, 2011b, Ciechanowski 2013, Ciechanowski i in. 2013). Wieloletni monitoring nietoperzy na terenie obszaru Natura 2000 „Twierdza Wisłoujście” pozwolił na analizę wieloletniej i sezonowej dynamiki liczebności populacji i składu gatunkowego tych ssaków, a także wpływu na nie prac remontowych i ochrony czynnej; artykuł na ten temat ukazał się na łamach czasopisma *Lynx* (Ciechanowski i in. 2006). Zarówno gromadzenie własnej bazy danych faunistycznych, jak i szeroka współpraca z chiropterologami w całym kraju, umożliwiła mi współautorstwo kilku syntez, takich jak podsumowanie wiedzy o zimowaniu borowca wielkiego, karlika malutkiego i drobnego w Polsce na łamach *Nietoperzy* (Wojtaszyn i in. 2004, Łupicki i in. 2007), o statusie i rozmieszczeniu nocka łydkowłosego w Polsce na łamach holenderskiego czasopisma *Lutra* (Ciechanowski i in. 2007), wreszcie o statusie i wzorcach rozmieszczenia wszystkich przedstawicieli krajowej chiropterofauny na łamach czeskiego czasopisma *Vespertilio* (Sachanowicz i in. 2006). Kontynuacją tego nurtu jest mój udział w projekcie „Atlasu ssaków Polski” pod kierownictwem prof. Henryka Okarmy i prof. Wiesława Bogdanowicza, w którym przygotowywałem bazy danych i mapy rozmieszczenia pięciu gatunków nietoperzy, tj. nocka dużego *Myotis myotis*, nocka Bechsteina *M. bechsteinii*, nocka łydkowłosego, mroczka pozłocistego *Eptesicus nilssonii* i karlika większego¹. Korzystając z okazji, stwarzanej przez odłowy nietoperzy, biorę też udział w kompleksowych badaniach parazytologicznych, obejmujących ekto-, mezo- i endopasożyty, co umożliwiło mi dotąd współautorstwo czterech kolejnych publikacji (Izdebska i in. 2009, Sachanowicz i in. 2017, Mierzyński i in. 2018, Cierocka i in. 2022). W tej ostatniej pracy, na łamach czasopisma *Animals*, opisaliśmy nowy dla nauki gatunek roztocza z rodziny nużeńcowatych *Demodex pusillus* Izdebska, Cierocka, Rolbiecki et Ciechanowski, 2022, z martwych nietoperzy zebranych podczas jednej z interwencji na Pomorzu 16 lat wcześniej.

¹ <https://www.iop.krakow.pl/Ssaki/gatunki>

Wykonywanie ekspertyz przyrodniczych, zwłaszcza inwentaryzacji teriofauny, pozwoliło mi również na opublikowanie pewnej liczby prac o zasięgu lokalnym bądź regionalnym, np. dotyczących rozmieszczenia drobnych ssaków naziemnych – gryzoni i owadożernych, wydrukowanych na łamach *Przeglądu Przyrodniczego i Badań Fizjograficznych nad Polską Zachodnią Seria C* (Ciechanowski 2001a, 2001b), ale też, we współpracy z dr-em Janem Cichockim i dr Agnieszką Ważną z Uniwersytetu Zielonogórskiego, obszernej syntezy na temat struktury zgrupowań drobnych ssaków zasiedlających torfowiska wysokie i przejściowe w Polsce i czynników ją kształtujących, w czasopiśmie *Biological Letters* (Ciechanowski i in. 2012). Dzięki realizacji takich zadań opublikowałem również, jako autor lub współautor, wyniki kompleksowych inwentaryzacji całej fauny ssaków dla wybranych rezerwatów przyrody, na łamach *Chrońmy Przyrodę Ojczystą, Parków Narodowych i Rezerwatów Przyrody, Acta Botanica Cassubica* i recenzowanych monografii (Ciechanowski i in. 2003, Ciechanowski 2004, Ciechanowski 2009, Ciechanowski i Antczak 2011, Ciechanowski 2012a, Wikar i Ciechanowski 2019), wśród których wyróżnia się podsumowanie wieloletnich badań nad teriofauną rezerwatu przyrody „Jezioro Drużno”, gdzie od lat 70. XX w. zlokalizowana jest stacja terenowa naszej Katedry (Ciechanowski i in. 2013). Wreszcie moje zaangażowanie jako koordynatora dużych, interdyscyplinarnych zespołów obejmujących przyrodników różnych specjalności zaowocowało redakcją monografii trzech rezerwatów przyrody na Pomorzu Gdańskim, wspólnie z Prof. Jackiem Herbichem i Prof. Wiesławem Fałtynowiczem (Ciechanowski i in. 2004, Herbich i Ciechanowski 2009), współautorstwa kilku artykułów na temat kompleksowej waloryzacji faunistycznej cennych przyrodniczo obszarów regionu (Ciechanowski i in. 2001a, 2001b), a także propozycją delimitacji nowych obszarów chronionych na terenie Trójmiejskiego Obszaru Metropolitalnego (Buliński i in. 2006).

Kilkakrotnie zostałem zaproszony do napisania rozdziałów w podręcznikach i poradnikach, stanowiących syntezy aktualnego stanu wiedzy, niezbędne w dydaktyce akademickiej, praktyce ochrony przyrody, a nawet pełniące funkcję materiału referencyjnego, ułatwiającego pracę naukową. Pierwszymi z nich były rozdziały na temat nocka Bechsteina i nocka łydkowłosego w „*Poradnikach ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000*”, przygotowane na zlecenie Ministerstwa Środowiska (Ciechanowski i Kokurewicz 2004, Ciechanowski i Piksa 2004). Następnie opracowałem metodyki krajowego monitoringu tych gatunków, które zostały wykorzystane w przewodnikach metodycznych, opublikowanych przez Główny Inspektorat Ochrony Środowiska (Ciechanowski 2012b, 2012c). Wspólnie z Prof. Wiesławem Bogdanowiczem przygotowałem charakterystykę krajowej teriofauny, wraz

z wykazem gatunków ssaków do IV tomu „*Fauny Polski*”, wydawnictwa Muzeum i Instytutu Zoologii PAN w Warszawie (Ciechanowski i Bogdanowicz 2014). Wreszcie, na prośbę Prof. Czesława Błaszaka z Uniwersytetu Adama Mickiewicza w Poznaniu, napisałem rozdział o nietoperzach, syntezujący wiedzę na temat ich morfologii, anatomii, ekologii, etologii, ewolucji i systematyki, do trzeciej części trzeciego tomu „*Zoologii*”, wydanego przez PWN podstawowego podręcznika akademickiego do nauki tego przedmiotu w naszym kraju (Ciechanowski 2020).

Moje badania nad nietoperzami oraz działalność publikacyjna związana z tą tematyką miały wpływ na zaproszenie mnie do recenzowania artykułów naukowych w międzynarodowych czasopismach: *Global Change Biology* (1), *Canadian Journal of Zoology* (1), *Annales Zoologici Fennici* (1), *European Journal of Wildlife Research* (1), *Acta Chiropterologica* (12), *Mammal Research* (1), *Acta Theriologica* (1), *Mammalia* (2), *Acta Zoologica Lithuanica* (1), *Central European Journal of Zoology* (1), *Biologia Bratysława* (1), *Restoration Ecology* (1), *Polish Journal of Ecology* (2), dla których wykonałem łącznie 27 recenzji. Wykonałem również 26 recenzji artykułów naukowych dla czasopism o zasięgu krajowym i regionalnym: *Animal Science* (1), *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* (8), *Forest Research Papers* (1), *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* (2), *Przegląd Przyrodniczy* (5), *Przyroda Sudetów Zachodnich* (4), *Roczniki Bieszczadzkie* (1), *Studia i Materiały CEPL w Rogowie* (1), *Zoologica Poloniae* (1), recenzowana monografia (2). W latach 2018-2020 byłem redaktorem z uprawnieniami do decydowania o przyjmowaniu prac do druku w czasopiśmie *Mammal Research*, wydawanego przez Springera oraz Instytut Biologii Ssaków PAN. W latach 2004-2012 byłem również członkiem rady redakcyjnej czasopisma *Nietoperze*, wydawanego przez Polskie Towarzystwo Przyjaciół Przyrody „pro Natura”, wykonałem dla niego również 46 recenzji składanych do druku artykułów. Recenzowałem również studencki projekt badawczo-konserwatorski dla międzynarodowej organizacji pozarządowej *Bat Conservation International*.

Informacja o wykazywaniu się istotną aktywnością naukową realizowaną w więcej niż jednej uczelni, instytucji naukowej lub instytucji kultury, w szczególności zagranicznej, oraz inne formy aktywności badawczej prowadzone za granicą

Moja aktywność naukowa w innych instytucjach miała ścisły związek z charakterem prowadzonych badań, szczególnie terenowych, związanych z udziałem w wyprawach naukowych. Umożliwiło to zebranie materiałów z odległych od Polski, a nawet Palearktyki,

regionów geograficznych, a także uzyskanie nowych umiejętności, wykorzystywanych następnie w pracy naukowej i dydaktycznej w macierzystej uczelni.

W dniach 19.07-14.08.2009r. pracowałem jako wolontariusz na pokładzie statku badawczego s/y OCEANIA, należącego do Instytutu Oceanologii Polskiej Akademii Nauk w Sopocie. Trasa rejsu przebiegała wzdłuż wybrzeży Spitzbergenu Zachodniego. Zadaniem moim było prowadzenie (co 2h) liczeń ptaków morskich, a także wstępne opracowanie wyników tych liczeń, wraz z ich analizą statystyczną.

W dniach 28.03.2015-15.03.2015r. uczestniczyłem jako wolontariusz w badaniach terenowych National Museums of Kenya i Karatina University, Nairobi, Kenia (kierownik projektu dr Paul Webala), realizowanych na terenie kenijskich parków narodowych Kakamega, Mount Elgon, Lake Elementaita i Kisumu, a także w ich bezpośrednich okolicach. Zadaniem moimi były: prowadzenie odłowów nietoperzy w sieci, wykonywanie pomiarów biometrycznych, kontrola kryjówek dziennych, przede wszystkim zaś przeprowadzenie szkolenia kenijskich naukowców i studentów w zakresie metod bioakustycznych (rejestracji, detekcji i analizy ultradźwięków).

W 2006 roku przebywałem na Uniwersytecie Pedagogicznym w Charkowie (zespół Prof. Antona Vlaschenko), w celu pozyskania próbek do badań genetycznych karlika średniego. W trakcie wyjazdu uczestniczyłem w odłowach nietoperzy na terenie Charkowa i w Parku Narodowym „Gomolsha Forest”.

W 2012 roku, na zaproszenie dr Gunarsa Petersonsa i dr Jurgisa Šuby, przebywałem na Wydziale Biologii Uniwersytetu Łotwy w Rydze, gdzie wygłosiłem wykład na temat ekologii nietoperzy, pt. *„From sensory ecology and wing shape to maps and landscape: habitat use by European bats”*. Przedstawił on część wyników mojej rozprawy habilitacyjnej na tle dotychczasowej wiedzy z zakresu ekomorfologii nietoperzy.

W latach 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2010, 2011 i 2012 współorganizowałem (wraz z Konradem Sachanowiczem – kolejno Instytut Biologii Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu oraz Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Aleksandrem Rachwaldem – Instytut Badawczy Leśnictwa, oraz Michałem Piskorskim – Instytut Nauk Biologicznych Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej w Lublinie) cykl wypraw badawczych do Albanii, mających na celu przeprowadzenie możliwie kompletnej inwentaryzacji chiropterofauny tego kraju. Ich rezultaty, w tym powstałe na ich bazie publikacje, omówiono w rozdziale „Pozostałe osiągnięcia naukowe”. Moim zadaniem podczas wyjazdu było prowadzenie odłowów nietoperzy w sieci, rejestracja ich sygnałów echolokacyjnych i godowych,

pobieranie próbek tkanek do badań genetycznych oraz gromadzenie danych geolokalizacyjnych.

W marcu 2019 roku i lutym 2020 roku współorganizowałem (wraz z Zuzanną Wikar i Martą Szurlej) dwie wyprawy do Sibundoy w Kolumbii, we współpracy z Fundacją „Biodiversitatis” i Wydziałem Biologii Uniwersytetu Łódzkiego. Celem ich była wstępna inwentaryzacja nietoperzy w płacie wilgotnego lasu andyjskiego, wykupionego przez Fundację celem objęcia ochroną jako rezerwat przyrody i miejsce lokalizacji przyszłej pierwszej polskiej stacji badawczej w strefie tropikalnej. Moim zadaniem podczas wypraw były odłowy nietoperzy w sieci, rejestracja ich sygnałów echolokacyjnych, wykonywanie pomiarów biometrycznych i pobieranie próbek tkanek do badań genetycznych. Dodatkowo prowadziłem wstępną inwentaryzację awifauny rezerwatu, obsługiwałem fotopułapki i zbierałem próbki podłoża do badań niesporczaków (Tardigrada) dla Prof. Łukasza Kaczmarka z Uniwersytetu Adama Mickiewicza w Poznaniu.

Osiągnięcia dydaktyczne, popularyzatorskie i organizatorskie

Zajęcia dydaktyczne na Uniwersytecie Gdańskim prowadzę od 2001 roku, na początku w ramach studium doktoranckiego, od 2004 na stanowisku asystenta, a następnie od 2006 na stanowisku adiunkta. Łącznie prowadziłem **21** różnych przedmiotów (średnio 210 godzin na rok), w tym dziewięć wykładów, na kierunkach: Biologia, Przyroda, Waloryzacja i Ochrona Obszarów Przyrodniczych oraz Ochrona Zasobów Przyrodniczych (Wydział Biologii), Bioinformatyka (Wydział Matematyki, Fizyki i Informatyki), Ochrona Środowiska (Wydział Chemii), Geografia (Wydział Geografii) oraz Kryminologia i Biologia Sądowa (Wydział Prawa i Administracji), zarówno na poziomie studiów licencjackich, magisterskich, jak i podyplomowych. Obejmują one swoim zakresem ekologię, zwłaszcza ekologię zwierząt, systematykę, diagnostykę terenową, biogeografię, ochronę przyrody i różnorodności biologicznej. Od 2009 roku prowadzę autorski przedmiot do wyboru pt. „*Biologia i ekologia nietoperzy*”, w trakcie którego studenci mają możliwość zapoznać się ze szczegółami ewolucji, anatomii i morfologii, bioakustyki, ekologii, etologii, systematyki, metod badań, zagrożeń i ochrony drugiego pod względem liczby gatunków rzędu ssaków na świecie. Szczególną uwagę przywiązuję do zajęć terenowych, uważając je za kluczowe w nauczaniu dyscyplin przyrodniczych, zarówno podstawowych, jak i stosowanych; aż dziewięć prowadzonych przeze mnie przedmiotów obejmowało w swoim programie właśnie ćwiczenia w terenie. Powierzono mi również opiekę nad kolekcją okazów kręgowców Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców UG.

Łącznie byłem promotorem 26 prac magisterskich i 15 licencjatów na kierunkach Biologia, Ochrona Środowiska i Przyroda. Obecnie sprawuję opiekę naukową nad dwójką doktorantów na Uniwersytecie Gdańskim, których badania dotyczą molekularnej identyfikacji ofiar u gatunków nietoperzy zbierających stawonogi z roślinności (*foliage gleaners*) oraz morfologicznych indykatorów rozdziału nisz u bliźniaczych gatunków z rodzaju *Myotis*. Od 2005 roku jestem również opiekunem Studenckiego Koła Naukowego Chiropterologicznego na Wydziale Biologii Uniwersytetu Gdańskiego (w latach 1997-2000, w czasie studiów magisterskich, byłem przewodniczącym tego samego Koła). W ramach tej opieki, zorganizowałem i prowadziłem 23 chiropterologiczne obozy naukowo-szkoleniowe dla studentów, oraz przeprowadziłem prelekcje poświęcone przyrodzie Meksyku, Kostaryki i Kenii, oparte o moje doświadczenia z podróży do tych krajów. W latach 2013-2014 doprowadziłem do konserwacji, uporządkowania i skatalogowania zbiorów zoologicznych Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców UG, które są obecnie wykorzystywane do m. in. celów dydaktycznych.

Od 1997 roku zajmowałem się realizacją, a później również koordynacją projektów dotyczących ekspertyz przyrodniczych – dokumentacji projektowych, planów ochrony i zadań ochronnych dla obszarów przyrodniczo cennych (rezerwatów przyrody, parków krajobrazowych, obszarów Natura 2000, użytków ekologicznych, zespołów przyrodniczo-krajobrazowych), raportów monitoringu gatunków, a także ocen oddziaływania na środowisko różnych inwestycji. Efektem tych działań jest autorstwo lub współautorstwo co najmniej 128 opracowań i raportów, dotyczących głównie ssaków, zwłaszcza nietoperzy, ale też (we współpracy z innymi specjalistami) kompleksowej waloryzacji przyrodniczej, które były wykonywane na zlecenie m.in. Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Gdańsku i Olsztynie, Generalnej Dyrekcji Dróg Krajowych i Autostrad, Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych w Gdańsku, PGE Polskiej Grupy Energetycznej, Pomorskiej Kolei Metropolitalnej, Parku Kultury i Wypoczynku „Grodzisko” (dziś „Hewelanium”), Wydziałów Środowiska Urzędów Miasta Gdańska, Sopotu i Gdyni, Urzędu Morskiego, Trójmiejskiego Parku Krajobrazowego, a także licznych inwestorów prywatnych i zatrudnione przez nie firmy konsultingowe (głównie z branży energetyki wiatrowej). Na zlecenie Instytutu Ochrony Przyrody PAN, realizując zadanie Generalnego Inspektora Ochrony Środowiska, trzykrotnie (2011, 2016 i 2021) pełniłem funkcję krajowego koordynatora monitoringu nocka łydkowłosego i nocka Bechsteina, którego metodykę wcześniej opracowałem na zlecenie tej samej instytucji (metodyka ta obowiązuje w Polsce do dziś). Na zlecenie Generalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska, wspólnie z dr-em Andrzejem Kepelem, przygotowałem również projekt

wytycznych do realizacji monitoringu przed- i porealizacyjnego dla raportów oddziaływania farm wiatrowych na nietoperze.

Od początku studiów angażuję się w działalność społeczną na rzecz ochrony przyrody i różnorodności biologicznej, głównie w ramach Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody „Salamandra”, którego członkiem jestem od 1996 roku, zaś od 2021 roku zasiadam w jego Radzie Programowej. Obecnie pełnię funkcję przewodniczącego Akademickiego Koła Chiropterologicznego PTO „Salamandra” w Gdańsku. Część działań realizowałem również pod egidą Klubu Przyrodników. W ramach prac pierwszej z wymienionych organizacji, od wielu lat prowadzę interwencje związane z ochroną nietoperzy na terenach zabudowanych. Kilkakrotnie kierowałem również projektami związanymi z ochroną nietoperzy na Pomorzu Gdańskim, finansowanymi m. in. przez Program Małych Grantów Globalnego Funduszu Środowiska Narodów Zjednoczonych (GEF/SGP – lata 2007-2008), a także Wojewódzki Fundusz Ochrony Środowiska i Gospodarki Wodnej w Gdańsku. We współpracy z miastem Sopot i Regionalną Dyrekcją Ochrony Środowiska doprowadziłem do utworzenia 8 obszarów chronionych w randze użytku ekologicznego. Koordynowałem także (we współpracy z PTO „Salamandra” oraz Stowarzyszeniem Ochrony Sów) gromadzenie dokumentacji naukowej i prawnej na potrzeby społecznego sprzeciwu wobec budowy drogi powiatowej Wejherowo-Celbowo przez obszar Natura 2000 Puszcza Darżłubska. Przez wiele lat byłem członkiem Komisji Faunistycznej przy Porozumieniu o Ochronie Nietoperzy w Polsce (weryfikującej dokonane przez amatorów obserwacje rzadkich, trudnych do rozpoznania gatunków), oraz Komisji Kwalifikacyjnej Licencji Chiropterologicznych przy tej samej organizacji (prowadzącej egzaminy potwierdzające kwalifikacje szkoleń chiropterologów-amatorów). Od 2005 roku zasiadam w Regionalnej Radzie Ochrony Przyrody, organie doradczym Regionalnego Dyrektora Ochrony Środowiska w Gdańsku, od 2012 – w Radzie Pomorskiego Zespołu Parków Krajobrazowych, od 2014 – w Radzie Naukowo-Społecznej Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Lasy Oliwsko-Darżłubskie”.

Moja działalność w zakresie rozpowszechniania wiedzy i popularyzowania nauki obejmuje głównie tematykę nietoperzy i – szerzej – problemów ochrony przyrody i różnorodności biologicznej. Jestem współautorem książki „*Nietoperze Polski*” (wspólnie z Konradem Sachanowiczem i z rysunkami Tomasza Cofty), która ukazała się w 2005 roku nakładem wydawnictwa MULTICO i doczekała się drugiego wydania w 2008. Przez wiele lat był to najpopularniejszy przewodnik do rozpoznawania krajowych gatunków nietoperzy i najczęściej wykorzystywane, popularne źródło wiedzy na temat ich biologii. Jestem również współautorem treści trzech popularnych przewodników po walorach przyrodniczych Miasta

Sopotu i Trójmiejskiego Parku Krajobrazowego, trzech broszur edukacyjnych o cennych przyrodniczo zakątkach Sopotu i Gdyni, a także szeregu tablic edukacyjnych o tej tematyce, rozmieszczonych na terenie całego Trójmiasta. Napisałem także co najmniej kilkanaście artykułów i newsów do *Biuletynu Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody „Salamandra”*, oraz jego następcy – *Magazynu Przyrodniczego „Salamandra”*; w tym ostatnim prowadzę obecnie stałą kolumnę pt. „*Skróty ze świata nauki*”. W latach 2003-2015 prowadziłem wycieczki poświęcone obserwacjom nietoperzy i bioakustyce, skierowane do mieszkańców Trójmiasta, w ramach kolejnych trzynastu Bałtyckich Festiwali Nauki, pt. „*Nocni łowcy*” i „*Spacer z nietoperzami*”. Czterokrotnie współprowadziłem imprezę edukacyjną pn. „*BioBlitz*”, organizowaną przez Instytut Oceanologii PAN w Sopocie, której celem jest poznanie różnorodności biologicznej wybranego obszaru w jak najkrótszym czasie i przekazanie wiedzy o niej lokalnej społeczności. Uczestniczyłem w realizowanym przez Wydział Biologii programie „*Zaproś naukowca do szkoły*”, w ramach którego prezentowałem w liceach województwa pomorskiego prelekcje poświęcone trzem tematom – biologii i ochronie nietoperzy, postępom taksonomii ssaków, w tym odkryciom nowych gatunków w ostatnich latach, oraz roli martwego drewna dla różnorodności biologicznej i funkcjonowania ekosystemu leśnego. Pierwszy z wymienionych tematów był również wielokrotnie przedmiotem prelekcji w trójmiejskich szkołach, jakie prowadziłem w ramach kolejnych projektów ochrony nietoperzy na Pomorzu, finansowanych ze środków WFOŚiGW w Gdańsku. Na zaproszenie Tucholskiego Parku Krajobrazowego, dwukrotnie prowadziłem również warsztaty poświęcone ochronie nietoperzy, połączone z zajęciami terenowymi, m. in. dla nauczycieli. Prowadziłem również warsztaty o takiej samej tematyce dla pracowników Słowińskiego Parku Narodowego. Na zlecenie Centrum Informacji i Edukacji Ekologicznej w Gdańsku w latach 2020-2021 współprowadziłem również trzy prelekcje on-line pt. „*Bałagan w lesie? Martwe drewno a różnorodność biologiczna*”, „*Mruczka zagłada. Czy koty domowe zagrażają dzikiej przyrodzie?*” oraz „*W Andy po... nietoperze. Przyrodniczo-fotograficzna podróż do Kolumbii*”. W 2009 roku Telewizja Polska nakręciła ze mną odcinek serialu przyrodniczo-edukacyjnego „*Dzika Polska*” pt. „*Studnia pełna nietoperzy*” poświęcony m. in. zimowym liczeniom nietoperzy w Parku Krajobrazowym „*Dolina Słupi*”. W 2016 roku, na kanale TVP3 wyemitowany został z kolei pierwszy odcinek serialu „*Misja Natura*” pt. „*Kurze Grzędy*”, w którym prezentuję walory przyrodnicze jednego z rezerwatów torfowiskowych Pomorza, objętych koordynowaną przeze mnie, interdyscyplinarną inwentaryzacją faunistyczną. Wielokrotnie udzielałem również wywiadów poświęconych nietoperzom, a w

szczególności ich ochronie, na antenie Radia Gdańsk i Telewizji Gdańsk, a także na łamach „Gazety Wyborczej Trójmiasto” i „Dziennika Bałtyckiego”.

PODSUMOWANIE

Podsumowując, w skład mojego dorobku naukowego wchodzi **26 oryginalnych, recenzowanych prac** opublikowanych w języku angielskim (z czego 21 po uzyskaniu stopnia naukowego doktora), w czasopismach indeksowanych przez Journal Citation Report (2020) oraz **88 recenzowanych publikacji spoza powyższej Listy** (1 monografia w języku angielskim, redakcja 1 monografii w języku polskim, 27 rozdziałów w monografiach w języku polskim, 6 artykułów w języku angielskim w czasopismach indeksowanych przez Master Journal List, 3 artykuły w języku angielskim w pozostałych czasopismach, 1 artykuł w języku angielskim w materiałach pokonferencyjnych, 47 artykułów w języku polskim), z czego 51 po uzyskaniu stopnia naukowego doktora. Jestem także współautorem **128 raportów i inwentaryzacji przyrodniczych**, w większości których występowałem jako koordynator prac. Mój **indeks Hirscha** według bazy SCOPUS wynosi **11** (według bazy Web of Science - **10**), a moje prace były **cytowane 394** razy (373 bez autocytowań). Sumaryczny **Impact Factor** powyższych publikacji, według listy Journal Citation Reports (JCR), zgodnie z rokiem opublikowania wynosi **32,351**, zaś **Source Normalized Impact Paper** (SNIP) wynosi **19,081**. Według Google Scholar, wszystkie moje prace były **cytowane 1147** razy, **indeks Hirscha** wynosi **15**, zaś **i10-indeks** – **23**. Sumaryczna liczba punktów zgodnie z wytycznymi Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego wymienionych publikacji, zgodnie z rokiem opublikowania wynosi: **981** (bez prac opublikowanych w latach 2019-2022 – **691**), zaś wg nowej punktacji (obowiązującej po 2019 roku) – **2435**.

Wyniki swoich badań prezentowałem na licznych konferencjach i sympozjach, będąc autorem lub współautorem **85 referatów lub posterów**. Byłem również **kierownikiem 1 projektu naukowego Narodowego Centrum Nauki**, głównym wykonawcą kolejnego, oraz kierownikiem trzech projektów finansowanych ze środków Uniwersytetu Gdańskiego, przeznaczonych na Badania Własne. Byłem także opiekunem naukowym **26 prac magisterskich i 15 licencjatów** oraz sprawowałem opiekę naukową nad trójką doktorantów. Jestem również wieloletnim członkiem Regionalnej Rady Ochrony Przyrody.



(podpis wnioskodawcy)