

Piotr Bałazy

Tytuł rozprawy: *“Factors controlling biodiversity on hard, mobile substrate in the shallow Arctic sublittoral”*

Pomimo znacznego zainteresowania tematyką bioróżnorodności w ostatnim ćwierćwieczu, identyfikacja czynników, które ją kontrolują jest ciągle uważana za jedno z głównych wyzwań współczesnej ekologii. W morskich obszarach o ograniczonym dostępie brak jest ciągle podstawowych danych i weryfikacji teorii nie koniecznie odpowiadających lądowym paradygmatom. Dlatego też, pomimo niewątpliwych postępów ostatniej dekady, nadal bardzo trudne jest przedstawienie pełnego obrazu tego co generuje i utrzymuje morską bioróżnorodność, szczególnie w rejonach polarnych.

Morza arktyczne są w dużej mierze płytkie i muliste gdzie twardego dna jest stosunkowo niewiele. Taka homogenizacja środowiska jest jedną z przyczyn małej liczby gatunków. Obecność nawet małego skrawka twardej powierzchni może w znacznym stopniu zwiększyć lokalną bioróżnorodność. W związku z tym muszle Gastropoda wykorzystywane przez kraby pustelniki (Paguroidea) są uważane za ważne źródło twardego mobilnego podłoża w tych rejonach. Sugeruje się, że oprócz dostarczania twardego podłoża w miejscach gdzie go zazwyczaj nie ma, lub jest w ograniczonej dostępności (np. na miękkim dnie), charakteryzują się one dodatkowo szeregiem korzystnych dla epibiontów (tj. organizmów żyjących na powierzchni innego żywego organizmu) cech. Korzystając z tego organizmy poroślowe często tworzą bogate i różnorodne zbiorowiska. Badania wykazały, że pustelniki są dobrymi przykładami tzw. inżynierów środowiska, a więc organizmów które modyfikują i tworzą siedliska dla innych.

Jednak do tej pory nie wiadomo czy jest to globalny wzór czy tylko zjawisko o charakterze lokalnym? Zdecydowana większość ww. ustaleń pochodzi z rejonów tropikalnych i umiarkowanych. Prawie nic nie wiadomo o ekologii krabów pustelników i związanych z nimi zbiorowiskach epibiontów na granicy ich występowania, a więc w Arktyce i Ameryce Południowej. Co więcej, nie tylko w rejonach polarnych, ale również w skali światowej, czynniki i procesy wpływające na bioróżnorodność organizmów powiązanych z krabami pustelnikami pozostają słabo zbadane. Odnosi się to również do większości skorupiaków. Muszle wykorzystywane przez pustelniki są klasycznym przykładem twardego mobilnego podłoża dlatego z powodzeniem mogą być wykorzystywane jako model, a czynniki, które wpływają na bioróżnorodność porastających ich zgrupowań można łatwo ekstrapolować na całe twarde mobilne podłoże. Ich rozpoznanie ma niebagatelne znaczenie dla zrozumienia czynników kontrolujących bioróżnorodność w systemach przybrzeżnych.

Główne cele pracy to:

- (1) dostarczenie podstawowych danych na temat krabów pustelników, jako źródła twardego mobilnego podłoża w Arktyce, w tym na temat ich bogactwa gatunkowego, rozmieszczenia, preferencji siedliskowych i różnorodności wykorzystywanych muszli Gastropoda
- (2) porównanie zbiorowisk epifauny występujących na muszlach zamieszkałych przez kraby pustelniki ze zbiorowiskami porastającymi inne twarde podłoża w celu ustalenia, czy muszle krabów pustelników tworzą unikalne podłoże dla bioróżnorodności
- (3) identyfikacja mechanizmów kontrolujących bioróżnorodność epifauny – opisanie roli takich czynników jak: lokalizacja, głębokość, własności gospodarza (gatunek i płeć) i podłoża (gatunek muszli Gastropoda, heterogeniczność i biogeniczność podłoża) czy dostępna powierzchnia w kształtowaniu zbiorowisk epifauny na twardym mobilnym podłożu

- (4) ocena roli lokalnej puli gatunkowej i rekrutacji rocznej form juvenilnych w tworzeniu tych zbiorowisk
- (5) określenie zmienności międzyletniej zbiorowisk epifauny na twardym mobilnym podłożu (w okresie pięciu lat)

Materiał do badań (kraby pustelniki, żywe ślimaki, kamienie) zbierano w Północnej Norwegii (69° N) i wysokiej Arktyce, w tym na Ławicy Svalbardzkiej na Morzu Barentsa (75° N) i w wodach przybrzeżnych największej wyspy Archipelagu Svalbard – Spitsbergenu (76–80° N). Prace te prowadzono zarówno podczas rejsów R/V Oceania, jak i lądowych ekspedycji organizowanych przez IO PAN w latach 1979–2011. W zależności od głębokości i typu dna stosowano różne metodologie poboru próbek. Próbki ilościowe z głębszego sublitoralu (głębokość > 30 m) pobierano przy użyciu czerpaczki van Veen'a i małych czerpaczki typu PONAR. Dane jakościowe pochodzą z drag i z nagrań kamery video opuszczanej bezpośrednio ze pokładu Oceanii. W płytszych rejonach (< 20 m), gdzie praca statku byłaby utrudniona a ww. narzędzia miałyby ograniczoną sprawność (np. twarde dno), próbki pobierano z wykorzystaniem technik nurkowania. Materiał konserwowano 4 % formaliną buforowaną wodą morską. W laboratorium określano gatunek, płeć, rozmiar, mokrą masę kraba a także obecność pasożytów i epibiontów porastających kraba. Identyfikowano gatunki Gastropoda, do których należały muszle zasiedlone przez kraby. Zewnętrzną powierzchnię muszli, jak i powierzchnię kamieni skrupulatnie szacowano. Wszystkie organizmy zwierzęce, większe niż 1 mm i bezpośrednio przytwierdzone do danego podłoża (muszli, kamieni), oznaczano do najniższego możliwego poziomu taksonomicznego – zazwyczaj do gatunku. Liczbę osobników liczono, a każdy organizm kolonijny traktowano w dalszych analizach jako jednego osobnika. Dodatkowo w celu dokładniejszego określenia roli substratu w kształtowaniu zbiorowisk epifauny przeprowadzono eksperyment z trzema typami podłoża (pustymi muszlami z rodzaju *Buccinum*; sztucznymi muszlami rzeźbionymi w granicie tak aby przypominały kształtem, rozmiarem i teksturą muszle naturalnie występującego w miejscach badań ślimaka *Buccinum undatum*; i kamieniami). Dziesięć substratów z każdego typu montowano na metalowym stelażu. Tak przygotowane zestawy eksperymentalne zatopiono w czterech miejscach (dwóch na Spitsbergenie i dwóch w Północnej Norwegii) na dwóch głębokościach (6 i 12 m). Po roku zestawy wydobyto i wszystkie substraty poddano takiej samej analizie jak zebrane in situ muszle krabów czy ślimaków. Dla każdego podłoża określono jego dokładną powierzchnię, liczbę gatunków epifauny, ich liczebność oraz indeks bioróżnorodności H' Shannona-Wienera. Analizy statystyczne oprócz podstawowych statystyk opisowych obejmowały, między innymi, jednoczynnikowe testy parametryczne (ANOVA, test post-hoc Tukeya) i nieparametryczne (Kruskala-Wallisa, Manna-Whitneya) oraz techniki wielowymiarowe (nMDS, ANOSIM, SIMPER, PERMANOVA). Posługiwano się przy tym programami DIVER, STATISTICA v. 10, PRIMER v. 6 i PERMANOVA+.

Stwierdzono bardzo małe bogactwo gatunkowe krabów pustelników na ich północnej granicy występowania – zaledwie dwa gatunki (*Pagurus bernhardus* i *P. pubescens*). Spośród nich na Svalbardzie występował tylko *P. pubescens*. Biorąc jednak pod uwagę pozycję krabów w łańcuchu troficznym oraz ich dużą liczebność należy stwierdzić, że stanowią one niewątpliwie ważny komponent biocenozy płytkowodnej strefy przybrzeżnej Arktyki. Porównania z wcześniej raportowanymi danymi wskazują na ich rosnące znaczenie w badanych rejonach. Większość pustelników występowała na głębokościach od 5 do 150 m, przede wszystkim w centralnych i zewnętrznych basenach fiordowych, najprawdopodobniej w rezultacie silnego gradientu sedymentacji, który przebiega wzdłuż osi fiordu od wewnętrznych zatok przyłodowcowych w kierunku ujścia. Pustelniki występowały częściej na twardym niż na miękkim dnie. Pomimo tego, że *P. pubescens* używał podobnej liczby

muszli we wszystkich badanych rejonach (zazwyczaj większej niż *P. bernhardus*), to różnice w strukturze gatunkowej i względnej liczebności Gastropoda pomiędzy Svalbardem a Północną Norwegią były wyraźne.

Badania potwierdziły, że kraby pustelniki są ważniejsze dla lokalnej bioróżnorodności niż by to mogło wynikać z samej powierzchni substratu, który zapewniają. Podtrzymują one nie tylko większą liczbę gatunków epifauny, ale w zdecydowanej większości również większą liczbę osobników w porównaniu do innych, podobnych pod względem poziomu heterogeniczności i powierzchni, podłoży. Ich silniejszy wpływ jest spodziewany jednak raczej na miękkim dnie, gdzie są często jedynymi źródłami twardego mobilnego podłoża. Obserwowana tendencja wyższej bioróżnorodności nie jest wynikiem symbiozy ponieważ poza jednym wyjątkiem (wieloszczetem *Bushiella evoluta*) gatunki występujące wyłącznie na muszlach krabów nie były notowane. Jest to raczej efekt wielu pozytywnych cech kraba, które oddziałują pozytywnie na epifaunę. Pośród nich mobilność wydaje się być najbardziej istotna, ponieważ implikuje wiele innych pośrednich efektów.

Spośród badanych czynników to lokalne warunki środowiskowe i lokalna pula gatunkowa mają największy wpływ na zbiorowiska epifauny występujące na twardym mobilnym podłożu. Oczywiście ich znaczenie mocno zależy od skali przestrzennej w jakiej je rozpatrujemy – z chwilą kiedy badane miejsca znajdują się blisko siebie i warunki są zbliżone, inne czynniki zyskują na znaczeniu (jak np. głębokość czy typ podłoża). Głębokość jest następnym w kolejności czynnikiem który również silnie wpływa na epifaunę, ale, podobnie jak w przypadku lokalizacji, jest to w dużym stopniu wypadkowa kilku innych czynników, które zmieniają się wraz z głębokością, a nie bezpośredni wpływ jej samej. Te czynniki to między innymi temperatura, zasolenie, spływ słodkiej wody, falowanie czy stwierdzona podczas tych badań obecność makrofitobentosu. Kolejnym pod względem ważności czynnikiem jest gatunek gospodarza. Nie stwierdzono natomiast zależności między płcią gospodarza ani u *P. bernhardus* ani u *P. pubescens*, choć literatura takiego przypadku nie wykluczała. W zależności od regionu powierzchnia muszli/podłoża lub muszla/podłoże były najmniej istotne. Różne cechy substratu tj. heterogeniczność powierzchni czy biomineralogia zaczynały odgrywać rolę dopiero w mikroskali – skali osiadających larw i ich preferencji.

Badania pokazały silniejszy wpływ lokalnej puli gatunkowej na zgrupowania epifauny na Spitsbergenie niż w Północnej Norwegii. Wydaje się, że te różnice pomiędzy miejscami są wynikiem różnego poziomu zaburzeń (ang. disturbance) w badanych rejonach. W bardziej zaburzonych środowiskach, jak wysoka Arktyka, często niszczone zgrupowania są zdecydowanie częściej re-kolonizowane przez nowe osobniki pochodzące bezpośrednio z sąsiednich obszarów. W bardziej umiarkowanych środowiskach czynniki fizyczne są uznawane za mniej ważne w regulowaniu zbiorowisk, epifauna jest więc bardziej stabilna i nie zależy w takim samym stopniu od otaczającej lokalnej puli gatunkowej.

Pięcioletnie analizy wykazały brak większych różnic w strukturze zgrupowań epifauny porastającej twarde mobilne podłoże, co może być wywołane brakiem silnego czynnika powodującego zmiany, szerokimi adaptacjami do zmieniającego się środowiska dominujących gatunków lub zbyt krótkim okresem obserwacji. Po raz kolejny potwierdzono również, że obserwowane trendy czasowe mogą się różnić w zależności od skali i rozdzielczości z jaką je badamy.

Praca jest źródłem podstawowych informacji na temat twardego mobilnego podłoża i czynników kształtujących zgrupowania epifauny je porastających. Stanowi dobry punkt wyjścia do badań porównawczych nie tylko w Arktyce ale i w innych rejonach geograficznych.

