Streszczenie po polsku

W ostatnich dekadach rejon Arktyki Europejskiej doświadczał zjawiska znacznie szybszego ocieplenia w porównaniu z resztą globu, znanego pod pojęciem amplifikacji polarnej (arktycznej), napędzanej w dużej mierze przez zanik lodu morskiego i wynikające z tego zmniejszenie albedo powierzchni. Według raportów IPCC z 2021 i 2022 roku postępująca degradacja kriosfery prowadzi do istotnych zmian strukturalnych i funkcjonalnych w ekosystemach. Zarówno wzrost temperatury powietrza, jak i intensyfikacja napływu relatywnie ciepłych i słonych wód atlantyckich (tzw. proces atlantyfikacji) kształtują morskie ekosystemy Arktyki, wpływając na transport mas wodnych, procesy mieszania oraz tworzenie się stref frontalnych. To z kolei przekłada się na zmiany lokalne, regionalne i wielkoskalowe w strefie otwartych wód oceanicznych, szelfów oraz fiordów. Ponadto postępujący zanik lodu morskiego i skrócenie okresu jego występowania wpływają bezpośrednio na produkcję pierwotną oraz stratyfikację wód. Zaburza to synchronizację funkcjonowania organizmów pomiędzy strefą biotyczną a abiotyczną – od produkcji pierwotnej, przez sprzężenie pelagiczno-bentosowe, aż po struktury całych sieci troficznych.

Przedmiotem niniejszej pracy jest meroplankton, tworzony w dużej mierze przez pelagiczne larwy morskich bezkręgowców bentosowych. Stanowią one tymczasowy element zooplanktonu, przebywający w toni wodnej wyłącznie podczas wczesnego etapu swojego cyklu życiowego. Czas trwania tej fazy pelagicznej waha się od kilku godzin do nawet kilku miesięcy. W tym czasie larwy napotykają szereg niekorzystnych warunków środowiskowych (m.in. wahania fizykochemiczne, zmienność prądów wodnych, są narażone na presję drapieżniczą czy zmienną dostępność pokarmu), które wpływają na ich przeżywalność, prawidłowy rozwój, sukces osiedlania się na dnie oraz zdolność do kolonizacji nowych rejonów.

Meroplankton odgrywa kluczową rolę w środowisku morskim łącząc ekosystemy pelagiczne i bentosowe (proces ten znany jest jako sprzężenie pelagiczno-bentosowe). Jest ważnym elementem sieci troficznej, gdzie stanowi pokarm dla drapieżnego zooplanktonu czy młodocianych stadiów ryb, a także aktywnie uczestniczy w obiegu węgla i materii organicznej poprzez konsumpcję fitoplanktonu oraz udział w pętli mikrobiologicznej. Ze względu na krótki cykl życiowy oraz wysoką wrażliwość na zmiany środowiskowe (w tym wahania temperatury, zasolenia czy dynamikę produkcji pierwotnej), przeżywalność larw i ich dopływ bezpośrednio kształtują sukces rekrutacji i przyszłą strukturę dorosłych populacji bentosowych. W konsekwencji meroplankton pełni funkcję czułego wskaźnika pozwalającego na

wykrywanie zarówno gwałtownych zaburzeń, jak i długoterminowych przekształceń ekosystemu, dostarczając cennych informacji o kierunkach zmian w arktycznym środowisku morskim w dobie postępującego globalnego ocieplenia.

Jednak aby ocenić pełny potencjał wykorzystania meroplanktonu jako indykatora zmian w ekosystemach arktycznych, należy powrócić do podstaw jego identyfikacji oraz zrozumienia zasad oceny jego różnorodności. Dotychczasowe metody oznaczania oparte na tradycyjnej analizie mikroskopowej ograniczały się w większości do kategoryzacji na wyższych poziomach taksonomicznych (klasy, rzędy, rzadziej rodziny). Wiele prac zooplanktonowych traktuje meroplankton zbiorczo lub analizuje wyłącznie najliczniej występujące taksony (np. weligery Bivalvia, larwy Echinodermata czy Cirripedia), podczas gdy pozostałe taksony zalicza się wraz z rzadszymi przedstawicielami holoplanktonu do kategorii "inne". Przy takim podejściu traci się kluczowe informacje o składzie taksonomicznym, a tym samym o potencjalnym wpływie meroplanktonu na środowisko, czy jego udziale w obiegu węgla. Rozwiązaniem tych ograniczeń jest rozwój metod molekularnych, takich jak barkodowanie DNA (analiza pojedynczych osobników) oraz metabarkodowanie DNA (analiza całych zbiorowisk), które pozwalają poznać rzeczywisty skład taksonomiczny meroplanktonu. Niemniej jednak każda z tych metod posiada swoje limity: tradycyjne podejście morfologiczne pozwala uzyskać precyzyjne dane o liczebności w środowisku oraz strukturze populacyjnej i stadiach rozwojowych (np. pływik, cypris, weliger, żywik, megalopa), lecz brakuje mu rozdzielczości taksonomicznej. Z kolei metody molekularne dostarczają szczegółowych informacji taksonomicznych, często pozwalające na identyfikację nawet do poziomu gatunku, lecz nie pozwalają na rozróżnienie stadiów rozwojowych ani oszacowanie dokładnej liczebności osobników.

Celem niniejszej rozprawy doktorskiej była zatem ocena zmienności, rozmieszczenia przestrzennego oraz struktury zbiorowisk meroplanktonu w Arktyce Europejskiej. Badania koncentrowały się na kluczowym gradiencie środowiskowym, obejmującym obszar Prądu Zachodniospitsbergeńskiego po fiord Kongsfjorden (Svalbard). Dzięki zastosowaniu podejścia łączącego klasyczną identyfikacje morfologiczną z metabarkodingiem DNA, w pracy oceniono, w jaki sposób integracja różnych metod badawczych wpływa na poprawę rozdzielczości analiz oraz jakości wnioskowania. Praca składa się z czterech głównych rozdziałów badawczych, w których wykazano, że komplementarne zastosowanie obu tych narzędzi metodologicznych pozwala na precyzyjniejsze weryfikowanie hipotez, wnioskowanie oraz pełne wykorzystanie meroplanktonu jako wskaźnika zmian środowiskowych.

W **Rozdziale II** na potrzeby badań opracowano autorski atlas pelagicznych larw wraz z dokumentacją fotograficzną, który stanowił podstawę referencyjną dla konsekwentnego oznaczania materiału w **Rozdziałach IV** i **V**. Atlas ten, będący główną podstawą metodologiczną całej pracy, zapewnia ciągłość taksonomiczną na wszystkich etapach analizy, w których wspólnym punktem wyjścia są badania morfologiczne.

Aby zgłębić ogólną strukturę meroplanktonu oraz jej zmienność przestrzenno-czasową w Arktyce Europejskiej, w **Rozdziale III** przeprowadzono wielkoskalową i wieloletnią analizę zbiorowisk meroplanktonu w rejonie oddziaływania Prądu Zachodniospitsbergeńskiego, transportującego relatywnie ciepłe i bardziej słone wody atlantyckie (proces atlantyfikacji), które mogą nanosić larwy pochodzenia borealnego w wysokie szerokości geograficzne. Wykorzystując 16-letni szereg czasowy (2001-2016), zbadano zmienność przestrzenną i czasową zespołów meroplanktonu w warstwie pelagicznej (głównie 200-0 m). Uwzględniając podział stacji badawczych na rejon szelfu, głównego strumienia wody atlantyckiej oraz wód otwartych, potwierdzono, że struktura zbiorowisk meroplanktonu w rejonie Prądu Zachodniospitsbergeńskiego była kształtowana przede wszystkim przez właściwości napływających wód atlantyckich oraz strefy przestrzenne od szelfu w stronę otwartych wód oceanicznych, a nie przez gradient szerokości geograficznej z południa na północ. Strefa przejścia między szelfem a wodami otwartymi stanowiła przy tym istotniejszą barierę ekologiczną niż sam dystans geograficzny, podczas gdy główny strumień Prądu Zachodniospitsbergeńskiego pełnił funkcję strefy tranzytowej sprzyjającej rozprzestrzenianiu się larw. Warto podkreślić, że ogólne fazy termiczne (lata ciepłe vs zimne) nie wyjaśniały zmienności badanych zbiorowisk, jednak meroplankton wykazywał silną reakcję na specyficzne ekstrema hydrograficzne. Lata chłodniejsze (np. 2010) sprzyjały wyższej różnorodności taksonomicznej oraz szczytom liczebności niektórych grup (np. cypridy Cirripedia), podczas gdy w latach ciepłych (np. 2006) odnotowano znaczny spadek bogactwa taksonomicznego w całym 16-letnim okresie badań. Wskazuje to, że postępujące ocieplenie prowadzi do spadku liczby taksonów w puli larwalnej, gdzie wyższa temperatura i napływ wód atlantyckich spowodują faworyzację zaledwie kilka dominujących grup (w latach ciepłych weligery Bivalvia osiągały do 70% udziału w wodach otwartych i głównym strumieniu prądu), wypierając bardziej zróżnicowane zbiorowiska meroplanktonu. Uzyskane wyniki wskazują, że meroplankton może służyć jako wrażliwy wskaźnik wczesnego ostrzegania przed zmianami w ekosystemie, reagując spadkiem różnorodności znacznie szybciej niż długowieczne populacje dorosłego bentosu. W konsekwencji dalsze ocieplenie może osłabić sprzężenie pelagiczno-bentosowe poprzez przesunięcie składu zespołów larwalnych w kierunku

zbiorowisk bardziej odpornych na zmiany temperatury i mniej zróżnicowanych, co doprowadzi do zmiany przepływu energii między pelagialem a bentosem.

W dalszej części pracy, w **Rozdziale IV** przeprowadzono badania nad wpływem wybranej zmiennej środowiskowej na kształtowanie się zbiorowisk meroplanktonu w kolumnie wody, oceniając rolę halokliny jako fizycznej bariery środowiskowej dla migracji larw. Istotnym wynikiem tej pracy było zbadanie wpływu halokliny na pionowe rozmieszczenie meroplanktonu w odniesieniu do zmiennych środowiskowych w Arktyce Europejskiej (na przykładzie Transektu Kongsfjorden). Potwierdzono hipotezę, że silny pionowy gradient zasolenia (haloklina) stanowi barierę fizyczną kształtującą zespoły larwalne organizmów bentosowych, o czym świadczyły istotne różnice w składzie taksonomicznym i strukturze zespołów powyżej i poniżej tej warstwy. Poszczególne taksony i morfotypy larw wykazywały preferencje do konkretnych warstw wody, co prawdopodobnie wynika z ich odmiennej tolerancji na zasolenie oraz dynamikę mieszania mas wodnych. W środowisku fiordowym obecność halokliny ograniczała pionową migrację, sprzyjając zatrzymywaniu (retencji) części larw wewnątrz fiordu. Z kolei na szelfie, gdzie stratyfikacja była słabsza, a warunki bardziej dynamiczne, ułatwione było rozprzestrzenianie się larw i ich wymiana z wodami sąsiednimi. Ponadto wzdłuż transektu zaobserwowano różnice w dominacji głównych grup organizmów, gdzie cieplejsze i mniej dynamiczne warunki w fiordzie sprzyjały większej różnorodności larw Polychaeta (które preferowały stabilne głębsze wody poniżej halokliny), podczas gdy bardziej dynamiczne warunki na szelfie Zachodniego Spitsbergenu sprzyjały dominacji larw Echinodermata (powyżej halokliny). Zaobserwowane różnice w pionowym rozmieszczeniu głównych grup taksonomicznych względem halokliny wskazywały, że stratyfikacja wód wywołana różnicami zasolenia (odpowiadające za około 30% całkowitej zmienności meroplanktonu), była istotnym czynnikiem kształtującym zbiorowiska meroplanktonu. Niektóre taksony występowały w określonych warstwach, co świadczyło o ich zróżnicowanej tolerancji lub odmiennych strategiach adaptacyjnych w zakresie zasolenia i turbulencji. Oprócz larw Echinodermata, powyżej halokliny obecne były larwy Cirripedia, podczas gdy larwy Bivalvia, gromadziły się głównie poniżej halokliny na stacji wewnątrz fiordu, będącej pod wpływem lodowca. Odnotowano również przestrzenne zróżnicowanie wzdłuż badanego gradientu: Bryozoa występowały wyłącznie w pobliżu lodowca, Gastropoda i Decapoda obserwowano wyłącznie wewnątrz fiordu, a Ascidiacea obecne były na otwartym szelfie, co wskazuje na wyraźne różnice w tolerancji ekologicznej oraz strategiach retencji w kontekście gradientów zasolenia i turbulencji. Podsumowując, systemach fiordowych obecność halokliny może prowadzić do zatrzymywania niektórych larw w obrębie fiordu,

z kolei bardziej dynamiczne środowisko szelfowe (o słabszej stratyfikacji wód) ułatwia ich rozprzestrzenianie i wymianę z sąsiednimi masami wód.

W **Rozdziale V,** zastosowano podejście multidyscyplinarne w celu zobrazowania struktury meroplanktonu w rejonie północno-wschodniego szelfu atlantyckiego. Wykazano, że komplementarność tradycyjnego podejścia morfologicznego oraz nowoczesnych metod molekularnych (metabarkodowania DNA z użyciem dwóch fragmentów markerowych: regionu V1-V2 genu 18S rRNA "18S" i genu podjednostki I oksydazy cytochromu c "*cox1*") jest kluczowa w ocenie struktury i różnorodności meroplanktonu na szelfie północno-wschodniego Atlantyku. Potwierdzono, że tradycyjna analiza mikroskopowa jest niezastąpiona do określania stadiów rozwojowych larw (np. żywik, megalopa, cypris, weliger) i analizy struktury wiekowej populacji, podczas gdy metabarkodowanie DNA ujawnia ukrytą różnorodność taksonomiczną (pozwalając na identyfikację aż do poziomu rodzaju i gatunku), co jest szczególnie istotne dla trudnych do oznaczania morfologicznie larw Bivalvia czy Gastropoda. Ponadto zastosowanie dwóch markerów pokazało ich odmienne i uzupełniające się właściwości analityczne w uchwyceniu zmienności meroplanktonu: jądrowy fragment regionu V1-V2 genu 18S rRNA skutecznie odzwierciedlał wielkoskalowe zmiany w strukturze zespołów meroplanktonu powiązane z różnymi masami wodnymi, podczas gdy mitochondrialny marker *cox1* zapewniał wyższą rozdzielczość taksonomiczną, będąc bardziej wrażliwym na mikroskalowe, specyficzne dla poszczególnych stacji przesunięcia w składzie larw. Połączenie tych metod pozwoliło precyzyjnie zmapować różnorodność meroplanktonu i wykazać, że rejon Wybrzeża Norweskiego (NC) oraz Morza Barentsa (BS) stanowią główne "hotspoty" bogactwa taksonomicznego na szelfie północno-wschodniego Atlantyku, podczas gdy w strefie wód atlantyckich (AW) oraz u zachodnich wybrzeży Spitsbergenu (WS) różnorodność ta wyraźnie spada. Wykazano także, że to zasolenie i temperatura są głównymi czynnikami środowiskowymi kształtującymi te wzorce przestrzenne.

Podsumowując, spójna analiza przestrzennej i czasowej zmienności różnorodności meroplanktonu Arktyki przeprowadzona w niniejszej pracy potwierdza, że larwy bentosowych bezkręgowców są niezwykle wrażliwym indykatorem zmian zachodzących w środowisku morskim. Wykazana komplementarność klasycznych metod morfologicznych i nowoczesnych narzędzi molekularnych stanowi z kolei solidne podejście metodologiczne. Ponadto opracowano atlas larw, wzbogacony o dokumentację fotograficzną, który posłużył jako kluczowe źródło odniesienia przy spójnej identyfikacji materiału w ramach niniejszej pracy, a jednocześnie stanowi trwały punkt odniesienia dla przyszłych badań taksonomicznych. Wykorzystanie metabarkodowania DNA pozwala na ujawnienie dotychczas ukrytej

różnorodności taksonomicznej meroplanktonu, co w połączeniu z tradycyjną analizą stadiów rozwojowych podnosi rozdzielczość taksonomiczną na wysoki poziom. Takie podejście nie tylko umożliwia lepsze zrozumienie relacji pelagiczno-bentosowych, ale przede wszystkim stwarza solidny fundament pod precyzyjniejsze stawianie hipotez badawczych oraz bardziej trafną interpretację wyników i wnioskowanie w przyszłych pracach nad meroplanktonem. Ponadto pozwoli to na utworzenie komplementarnego standardu analiz meroplanktonu do długoterminowego monitorowania zmian w ekosystemach arktycznych i subarktycznych pod wpływem obserwowanego globalnego ocieplenia.