

**„Taksonomia i ekologia małżoraczek (Crustacea, Ostracoda) wód okresowo wysychających półpustynnych obszarów południowej Afryki”
mgr Agata Szwarc**

Słodkowodne małżoraczki (Ostracoda) to pospolite mikroskopijne skorupiaki (zwykle o długości od 0,5 do 3,5 mm), które odróżniają się od innych gromad zatartą segmentacją ciała oraz występowaniem dwuklapowego wapiennego karapaksu obejmującego całe ciało. Bezkęgowce te występują prawie we wszystkich siedliskach wodnych, takich jak źródła, strumienie, rzeki, jeziora, tereny podmokłe, sztucznie stworzone przez człowieka zbiorniki wodne każdej wielkości, wody trwałe i okresowo wysychające, o odczynie od lekko kwaśnego do silnie zasadowego, a także wody podziemne czy nawet środowiska ziemnowodne. Udowodniono, że występowanie poszczególnych gatunków i wielogatunkowych zgrupowań małżoraczek w wodach śródlądowych jest kontrolowane przez szereg czynników abiotycznych (np. temperatura wody, typ osadów dennych, geologia zlewni, głębokość i wielkość zbiorników wodnych czy chemizm wód) i biotycznych (np. typ roślinności). Małżoraczki są również jednymi z najważniejszych mikroskamieniałości wykorzystywanych w paleolimnologii, ponieważ ich zwapnione dwuklapowe pancerze często dobrze zachowują się w czwartorzędowych i starszych osadach, umożliwiając rekonstrukcję przeszłych zmian środowiskowych (Smith i in. 2015).

Teren niniejszych badań obejmował półpustynne obszary Botswany oraz Prowincji Północno-Zachodniej Republiki Południowej Afryki. Botswana to kraj śródlądowy z dominującym ciepłym, półpustynnym klimatem i nieprzewidywalnymi opadami deszczu, gdzie częste okresy suszy oraz nadmierny wypas zwierząt i erozja gleby dodatkowo przyspieszają pustynnienie kraju. Północny wschód kraju jest nieco bardziej wilgotny niż południowy zachód, gdzie wysokie wskaźniki ewapotranspiracji zwiększają suchość środowiska. Jedynymi stałymi terenami podmokłymi są systemy rzek Okavango i Chobe na północy (Hughes i Hughes 1992). Prowincja Północno-Zachodnia RPA to w głównej mierze rolniczy obszar o dość skąpych i nieregularnych opadach oraz wysokich temperaturach o dużych miesięcznych i dziennych wahaniami (Kabanda 2015). Na terenach półpustynnych większość zbiorników i cieków wodnych ma charakter okresowy. Są to głównie małe, zasolone zbiorniki czasowo wypełniane wodą deszczową, tymczasowe rzeki oraz sztucznie stworzone rezerwuary wody.

Środowiska wód okresowo wysychających charakteryzują się występowaniem mniej lub bardziej regularnie powtarzającej się fazy suchej o różnej długości, co czyni je jednymi

z najbardziej nieprzewidywalnych i pozornie nieodpowiednich do życia ekosystemów na świecie. Pomimo tego, że takie środowiska wodne stanowią znaczną część światowego krajobrazu i mają ogromne znaczenie dla zachowania różnorodności biologicznej, są one w dużym stopniu zagrożone globalnymi zmianami klimatycznymi i negatywnymi wpływami antropogenicznymi. Jednym z typów wód okresowych są zbiorniki endoreiczne (bezodpływowe), które ze względu na brak naturalnego odpływu są w głównej mierze uzależnione od wody opadowej spływającej z bezpośredniej zlewni. W wyniku wysokiego stopnia parowania charakteryzują się one często relatywnie dużym stężeniem soli w podłożu i w wodzie (Henri i in. 2014). Bezkręgowce żyjące w wodach okresowych, narażone głównie na wysychanie oraz zmiany składu chemicznego wody, wykazują szereg specyficznych strategii życiowych i ciekawych przystosowań do tych trudnych warunków środowiskowych (Williams 2006).

Celem niniejszych badań było: a) rozpoznanie faunistyczne z opisem gatunków nowych dla nauki, b) określenie składu gatunkowego i struktury dominacyjnej zgrupowań oraz

c) zbadanie wpływu czynników środowiskowych na występowanie małżoraczków (Ostracoda) w różnych typach wód okresowo wysychających półpustynnych obszarów południowej Afryki. Fauna Ostracoda tego regionu w dalszym ciągu jest niewystarczająco dobrze poznana. Dysponujemy wyłącznie przyczynkowymi doniesieniami faunistycznymi oraz nielicznymi pracami taksonomicznymi, natomiast prawie nic nie wiadomo o uwarunkowaniach środowiskowych występowania małżoraczków w tej części Afryki.

Materiał do niniejszych badań został pobrany z 39 stanowisk reprezentujących niemal wyłącznie różne środowiska wód okresowo wysychających w Botswanie oraz Prowincji Północno-Zachodniej RPA. Łącznie zebrano 32 328 osobników małżoraczków należących do 42 różnych gatunków oraz 2 518 osobników innych makro- i meiobezkręgowców z 28 rodzin, z czego zdecydowaną większość (95%) stanowiły owady należące do sześciu rzędów (chrząszcze, jętki, motyle, muchówki, pluskwiaki i ważki).

W obrębie całego oznaczonego materiału pięć gatunków pozostawionych w otwartej nomenklaturze (*Hemicypris* sp., *Ilyocypris* sp., dwa różne gatunki *Limnocythere* sp. i *Pseudocandona* sp.) to najprawdopodobniej gatunki nowe dla nauki i wymagają szczegółowego opisu, tak jak zostało to wykonane w przypadku partenogenetycznie rozmnażających się *Sarscypridopsis harundineti* Szwarc i in., 2021, *Potamocypris meissneri* Szwarc i in., 2021 oraz opisanego w manuskrypcie przygotowanym do druku *Pseudocypris* sp. Pierwszy z nich został zebrany na ośmiu stanowiskach z obszarów zalewowych na

obrzeżach delty Okawango w północnej Botswanie. Osobniki należące do tego gatunku zostały oznaczone do typowo południowoafrykańskiego rodzaju *Sarscypridopsis* na podstawie kształtu silnie zredukowanych widełek ogonowych oraz obejmowania lewej skorupki przez prawą w części brzusznej. Wśród innych przedstawicieli rodzaju nowy gatunek wyróżnia się głównie charakterystycznym kształtem karapaksu, który jest bardziej zaokrąglony i mniejszymi rozmiarami. *Potamocypris meissneri* został opisany na podstawie osobników znalezionych tylko w jednym niewielkim i okresowo wysychającym zbiorniku endoreicznym w Prowincji Północno-Zachodniej RPA. Swoistymi cechami tego gatunku są okazała ornamentacja skorupek, które pokryte są długimi szczecinami sensorycznymi wystającymi ze stożkowatych porów oraz obecność szerokiego kołnierza na przedniej i tylnej części lewej skorupki. Szczegółowa analiza cech diagnostycznych wszystkich gatunków należących do rodzaju *Potamocypris* znanych z południowej Afryki umożliwiła sporządzenie klucza do ich oznaczania. Kolejnym nowym dla nauki gatunkiem znalezionym w badanym materiale jest *Pseudocypris* sp. Szwarc i Namiotko (w przygotowaniu) opisany z czterech zbiorników okresowo wysychających w Prowincji Północno-Zachodniej RPA. Osobniki należące do rodzaju *Pseudocypris* są dość łatwo rozpoznawalne na podstawie niemal płaskiej brzusznej części skorupek oraz charakterystycznych bocznych skrzydlatych wyrostków w brzusznej połowie skorupek występujących u prawie wszystkich przedstawicieli. Ze względu na dosyć skąpe oryginalne opisy odnoży (tzw. części miękkich), większość gatunków tego rodzaju jest rozróżniana na podstawie cech karapaksu oraz szczegółów morfologii narządów kopulacyjnych samców. *Pseudocypris* sp. charakteryzuje się występowaniem licznych i wydatnych kolców na skorupce oraz relatywnie szerokimi bocznymi wyrostkami skorupki, a ponadto ma gatunkowo specyficzne kształty narządów kopulacyjnych oraz narządów chwytanych samców. Wszystkie nowo opisane gatunki zostały w szczególności sposób zilustrowane, zarówno poprzez zrobienie zdjęć skorupki przy użyciu skaningowego mikroskopu elektronowego, jak i wykonanie rysunków wszystkich odnoży i narządów płciowych.

Całkowite bogactwo gatunkowe współczesnych oraz fosylowych (występujących jedynie w postaci wapiennych skorupki zachowanych w osadach od późnego plejstocenu do holocenu) małżoraczków Botswany zostało oszacowane na podstawie własnego materiału obejmującego 29 gatunków z 19 stanowisk oraz danych literaturowych zaczerpniętych z 15 publikacji dotyczących kolejnych 12 stanowisk. Dane te posłużyły do opracowania listy gatunków

z informacjami dotyczącymi położenia geograficznego i charakterystyki ekologicznej

stanowisk. Większość dotychczasowych badań skupiała się na północnej części kraju, podczas gdy nasze zbiory dostarczyły danych z południa i wschodu. Łącznie w Botswanie stwierdzono występowanie 54 gatunków Ostracoda (45 współczesnych i dziewięć fosylnych) należących do 22 rodzajów z pięciu rodzin, z czego prawie 76% to przedstawiciele rodziny Cyprididae, czego można się było spodziewać, ponieważ gatunki należące do tej rodziny produkują jaja przetrwalne, które pozwalają im przetrwać wyschnięcie zbiornika oraz pasywnie pokonywać przestrzeń między izolowanymi od siebie systemami wodnymi. Najbardziej pospolitymi gatunkami w wodach Botswany były *S. harundineti* występujący na niemal 29% zbadanych stanowisk oraz *Heterocypris oblonga* (Sars, 1924) i *Potamocypris mastigophora* (Methuen, 1910), które zostały znalezione na 21% stanowisk. Na zróżnicowanie taksonomiczne botswańskiej fauny składają się zarówno kosmopolityczne gatunki o szerokim występowaniu geograficznym, np. *Cypridopsis vidua* (O.F. Müller, 1776) i *Heterocypris incongruens* (Ramdohr, 1808), jak i trzy endemiczne, ograniczone do niewielkich obszarów – *Amphibolocypris arida* Jocqué & Martens, 2010, *S. harundineti* i *Sclerocypris exserta makarikarensis* Martens, 1988. Dziewięć spośród zebranych przez nas gatunków okazało się nowymi dla Botswany. W porównaniu z całkowitym bogactwem gatunkowym Botswany (różnorodność gamma = 54 gatunki) liczebność gatunków na poszczególnych stanowiskach (różnorodność alfa) była relatywnie niska i wahała się od 1 do 12 gatunków, przy średniej równej 3,3. Estymacja całkowitej liczby gatunków na podstawie zebranych danych przy użyciu wskaźnika Chao2 ujawniła, że całkowite obserwowane bogactwo gatunkowe współczesnych Ostracoda stanowiło tylko 65% szacowanego bogactwa gatunkowego. Stanowiska poboru prób znajdowały się w obrębie trzech słodkowodnych ekoregionów, ang. *Freshwater Ecoregions of the World* (Okavango, Kalahari i Zambezan Lowveld). Na podstawie analizy podobieństw ANOSIM (ang. *Analysis of similarity*) wykazano istotne różnice w składzie gatunkowym zgrupowań Ostracoda pomiędzy ekoregionami. Występowanie gatunków *S. harundineti* i *H. oblonga* w głównej mierze wpłynęło na zróżnicowanie pomiędzy ekoregionami Okavango i Zambezan Lowveld oraz pomiędzy Okavango i Kalahari. Podobne wyniki uzyskano po zastosowaniu permutacyjnej analizy dyspersji wielowymiarowych PERMDISP (ang. *Permutational analysis of multivariate dispersions*) do oceny różnic w różnorodności beta pomiędzy porównywanymi ekoregionami.

W Prowincji Północno-Zachodniej RPA z 20 stanowisk opisanych pod względem środowiskowym (typ zbiornika, chemizm wód, pokrycie makrofitami, rodzaj podłoża oraz wykorzystanie zlewni) zebrano 28 088 osobników należących do 16 gatunków, z czego 13

nigdy wcześniej nie było notowanych w tej prowincji. Najbardziej liczni byli przedstawiciele rodziny Cyprididae (13 gatunków, 81% całkowitego bogactwa gatunkowego) oraz podrodziny Cypridopsinae z 8 gatunkami stanowiącymi 50% całego materiału, co odpowiada składowi gatunkowemu odnotowanemu w faunie małżoraczków Botswany oraz w faunie innych lepiej poznanych prowincji RPA (Martens i in. 1998; Namiotko i in. 2023). Najczęściej występującymi gatunkami były *Heterocypris giesbrechti* (G.W. Müller, 1898) i *Plesiocypridopsis newtoni* (Brady & Robertson, 1870) (13 stanowisk, 65% wszystkich) oraz *P. mastigophora* (11 stanowisk, 55%), natomiast aż siedem gatunków zostało znalezionych tylko na pojedynczych stanowiskach. Różnorodność alfa podczas obu zbiorów wahała się od 1 do 5 gatunków na stanowisku, ze średnią równą 3,6.

Naturalne zbiorniki wodne, z których zebrano próby w Prowincji Północno-Zachodniej RPA reprezentowały trzy główne typy wód endoreicznych (ang. *pans*): trawiaste, otwarte i zasolone (de Klerk i in. 2016). Na podstawie analizy SIMPER (ang. *Similarity Percentage*) stwierdzono, że zgrupowania małżoraczków występujące w różnych typach wód w większym stopniu różnią się strukturą dominacji niż składem gatunkowym. Zasolone zbiorniki endoreiczne zostały zdominowane przez *H. giesbrechti* oraz *P. newtoni*, które wraz z *P. mastigophora* były najliczniejsze również w zbiornikach trawiastych. Ten ostatni gatunek miał najwyższy udział także w zgrupowaniach małżoraczków otwartych zbiorników endoreicznych.

Wśród towarzyszących małżoraczkom funkcjonalnych grup troficznych (ang. *functional feeding groups* FFG) makrobezkręgowców (Merritt i in. 2017) najliczniejsi okazali się drapieżcy oraz zbieracze, stanowiące odpowiednio 63% i 25% całkowitej liczebności makrobezkręgowców. Te dwie grupy w największym stopniu tłumaczyły zróżnicowanie analizowanych stanowisk w analizie głównych składowych PCA (ang. *Principal component analysis*), przy czym wektory udziału drapieżców i zbieraczy były skierowane przeciwnie w stosunku do gradientu reprezentowanego przez pierwszą oś ordynacyjną tłumaczącą 86% całkowitej zmienności. Podobne wyniki uzyskano w analizie PCA wykonanej na podstawie abundancji taksonów, w której pierwsza oś tłumacząca 35% zmienności była pozytywnie skorelowana z wysokim udziałem drapieżnych pluskwiaków z rodziny wioślakowatych (Corixidae) i negatywnie z udziałem larw ochotkowatych (Chironomidae), przedstawicielami zbieraczy.

Typ zbiornika endoreicznego, konduktywność wody oraz wskaźniki dla stanowisk w gradiencie pierwszej osi przestrzeni ordynacyjnej PCA wykonanej na podstawie FFG (PC1

FFG) zostały zidentyfikowane w modelowaniu liniowym opartym na miarach dystansowych DistLM (ang. *Distance based Linear Modeling*) jako statystycznie istotne zmienne wyjaśniające skład i strukturę dominacyjną badanych zgrupowań małżoraczków, przy czym w najlepszym modelu wg *Akaike Information Criterion* znalazły się tylko dwie zmienne: konduktywność i PC1 FFG. Wizualizację modelu przeprowadzono za pomocą analizy redundancji opartej na miarach dystansowych dbRDA (ang. *distance based Redundancy Analysis*), w której pierwsza oś była dodatnio skorelowana z przewodnością elektryczną wody a ujemnie z osią PC1 FFG i w głównej mierze wyraźnie oddzielała zasolone zbiorniki endoreiczne o wysokich wartościach konduktywności i większym udziale drapieźnych makrobezkręgowców od pozostałych dwóch typów zbiorników endoreicznych, rozdzielonych w mniejszym stopniu. Różnice w składzie gatunkowym i strukturze dominacyjnej zgrupowań małżoraczków poszczególnych typów wód endoreicznych okazały się istotne statystycznie w wieloczynnikowej permutacyjnej analizie wariacji PERMANOVA. Zgrupowania z zasolonych zbiorników, zdominowane przez *H. giesbrechti* i *P. newtoni*, korelują z wysokim udziałem drapieźnych bezkręgowców, natomiast *P. mastigophora* zasiedlający głównie zbiorniki otwarte występuje w większej mierze wraz ze zbieraczami. Wyniki te mogą wskazywać, iż na strukturę zgrupowań małżoraczków wód endoreicznych południowej Afryki może mieć bezpośredni wpływ specyficzna selektywność drapieźnika i wrażliwość ofiary, a także, że czynniki biotyczne mogą być ważniejsze w kształtowaniu zgrupowań Ostracoda, niż wcześniej sądzono.

Podsumowanie

1. Z 39 stanowisk reprezentujących okresowo wysychające systemy wodne w półpustynnych obszarach Botswany i Prowincji Północno-Zachodniej RPA zebrano łącznie 32 328 osobników małżoraczków należących do 42 różnych gatunków.
2. Opisano trzy nowe dla nauki gatunki słodkowodnych małżoraczków z południowej Afryki.
3. Zebrano wszystkie dostępne dane (własne i historyczne) dotyczące występowania Ostracoda w Botswanie i wykazano istotne różnice w składzie gatunkowym zgrupowań pomiędzy trzema słodkowodnymi ekoregionami w tym kraju.
4. Stwierdzono, że zgrupowania małżoraczków występujące w różnych typach wód endoreicznych Prowincji Północno-Zachodniej RPA w większym stopniu różnią się

strukturą dominacji niż składem gatunkowym, a największy wpływ na strukturę zgrupowań mają chemizm wód (konduktywność elektryczna) oraz czynniki biotyczne (udziały towarzyszących małżoraczkom makrobezkręgowców, zarówno drapieżnych, jak i zbieraczy).