

MAGDALENA BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ

*Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: magdab@biol.uni.lodz.pl*

RODEM Z GŁĘBIN – RÓŻNORODNOŚĆ I POCHODZENIE ANTARKTYCZNYCH KLESZCZUG

WSTĘP

Tanaidacea to skorupiaki zamieszkujące rozmaite siedliska morskiego dna, od strefy pływów wszystkich stref klimatycznych po największe głębiny rowów oceanicznych. Ich polskie nazwy: kleszczugi lub odsiężnice, nawiązują do masywnych, często bardzo dużych szczypiec, w które zaopatrzona jest druga para odnóży tułowiowych (Ryc. 1). Tanaidacea mają zazwyczaj smukłe ciało i rzadko

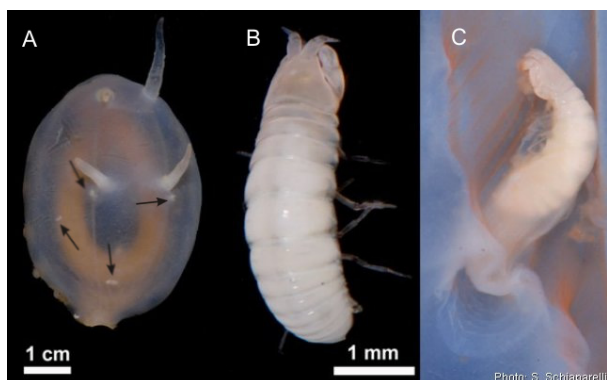
osiągają długość przekraczającą kilkanaście milimetrów. Największy, występujący w najgłębszej części abysalu środkowego Pacyfiku *Gigantapseudes maximus* dorasta do 120 mm długości.

Tanaidacea zasiedlają różnorodne habitaty, w tym rafy koralowe, zimne wysięki metanowe, góry podwodne i rzeczne estuaria. Ponieważ żyją zagrzebane w osadach, ich rozmieszczenie często uzależnione jest od obecności drobnoziarnistych osadów (JAŻDŻEWSKI i współaut. 1986, BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ i współaut. 2012). Tanaidacea są również spotykane na żywych i martwych koralowcach, na matkach glonów porastających skaliste dno, w szczelinach pancerza żółwi morskich, na skórze manatów (MORALES-VELA i współaut. 2008), a także w oskulach gąbek (BAMBER i BIRD 1997) i w jamie gębowej wieloszczetów z rodziny Terebellidae (SU-



Ryc. 1. Różnorodność Tanaidacea.

A – *Australotanaeis* sp. (rodzina Tanaidae); B – samica i C – samiec *Nototanaeis antarcticus* (Nototanaidae); D, J, L – samiec i I – samica *Leptochelia* (Leptocheliidae); E – *Pseudowhiteleggia* sp. (Whiteleggiidae); F – przedstawiciel nowego dla nauki rodzaju i gatunku z rodziny Apsseudidae; G – *Synapseudes* sp. (Metapseudidae); H – *Neotanaeis* sp. (Neotanaidae); K – *Collettea* sp. (Colletteidae); M – *Paranarthrura* sp. (Agathotanaidae); N – *Cryptocopoi-*



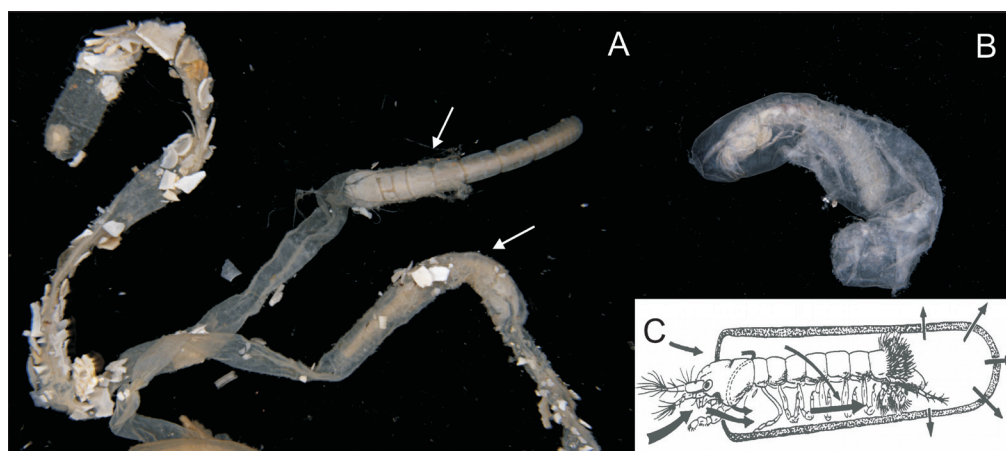
Ryc. 2. Pasożytnicza kleszczuga *Exspina typica* (B) oraz jej gospodarz – strzykwa *Protelpidia murrayi* (A). Strzałkami zaznaczono osobniki *E. typica*. C – *E. typica* w wydrążonym korytarzu w powłokach ciała strzykwy (ALVARO i współaut. 2011).

ÁREZ-MORALES i współaut. 2011). Tylko jeden gatunek, *Exspina typica* (Ryc. 2), aktywnie drążący korytarze w powłokach ciała głębokowodnych strzykw, zaliczany jest do endopasożytów (ALVARO i współaut. 2011).

W przeważającej większości Tanaidacea są organizmami wolnożyjącymi, chociaż mało ruchliwymi. Tylko nieliczne, tropikalne gatunki są dobrymi pływakami. Przedstawiciele z podrzędu Tanaidomorpha budują rurki (Ryc. 3), wewnątrz których spędzają większą część życia (JOHNSON i ATTRAMADAL 1982a). Rurki konstruowane są przy użyciu wydzieliny gruczołów przednich zlokalizowanych w pierwszym segmencie tułowia i bywają inkrustowane różnymi cząstkami mineralnymi lub organicznymi. Rurki budo-

wane przez Tanaidacea są zazwyczaj na tyle charakterystyczne, że mogą być używane do identyfikacji gatunkowej ich właściciela (HASSACK i HOLDICH 1987). Obserwacje żywych kleszczug pozwalają sądzić, że w zasadzie nie opuszczają one budowanych przez siebie rurek, chociaż mogą się z nich częściowo wysuwać, by efektywniej penetrować obszar w bezpośrednim sąsiedztwie swego schronienia.

Tanaidacea, podobnie jak skorupiaki obunogie, równonogie, pośródkki i lasonogi, należą do grupy torboraków (Peracarida). Samice tych torboraków, z płytek wyrastających u podstawy odnóży tułowiowych, tworzą w okresie rozrodu komorę lęgową. Wiedza o biologii rozrodu Tanaidacea jest niedostateczna i została w pełni opisana tylko dla dwóch gatunków: *Heterotanais oerstedii* (BÜCKLERAMIREZ 1965, JAŻDZEWSKI 1969) i *Tanais dulongi* (JOHNSON i ATTRAMADAL 1982b). Po zapłodnieniu samiec opuszcza rurkę samicy, która następnie zostaje przez nią zamknięta wydzieliną gruczołów przednich. Zapłodnione jaja uwalniane są do komory lęgowej i przetrzymywane tam, aż do momentu powstania stadium juwenilnego, określanego mianem *manca* (JOHNSON i ATTRAMADAL 1982b). Stadium to pokrojem ciała przypomina osobnika dorosłego, jednak posiada nie w pełni rozwinięty ostatni segment tułowiowy. *Manca* opuszcza komorę lęgową i przez kilka dni pozostaje wewnątrz rurki samicy, a następnie wydostaje się na zewnątrz przez otwory wydrążone w jej ścianie. Młody osobnik buduje własną rurkę w sąsiedztwie rurki samicy (JOHNSON i ATTRAMADAL 1982b). Takie zachowania rozrodcze oraz ograniczone moż-



Ryc. 3. Typy rurek Tanaidacea.

A – rodzina Leptochelidae; B – Colletteidae; C – schemat cyrkulacji wody w rurce Tanaidacea (wg JOHNSON i ATTRAMADAL 1982a).

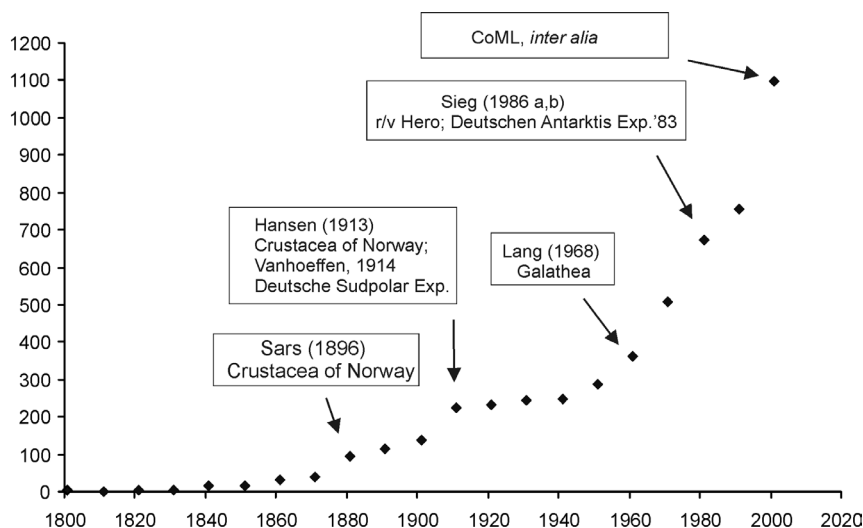
liwości rozprzestrzeniania, zarówno osobnika dorosłego, jak juwenilnego, a także brak w cyklu życiowym larwy planktonicznej sprawa-

wiają, że Tanaidacea mają ograniczone możliwości dyspersji.

NIEDOSZACOWANA RÓŻNORODNOŚĆ

Od czasu opisanego przez Vivianiego pierwszego gatunku Tanaidacea w 1805 r., niemal do końca ubiegłego stulecia kleszczugi opisywano jako grupę niezbyt różnorodną i o marginalnym wpływie na charakter zbiorowisk bentosowych. Takie tezy kontrastowały z pionierskimi pracami SARSA (1899) i HANSENA (1913), które donosiły o zaskakującej różnorodności gatunkowej tych zwierząt w Północnym Atlantyku. Obecnie znanych jest ponad 1200 gatunków Tanaidacea (Ryc. 4), chociaż z rozmaitych oszacowań wynika, że faktyczna liczba gatunków tych

jako nowe dla nauki (BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ i współaut. 2012). Badania bentosu prowadzone poniżej dolnej granicy szelfu kontynentalnego potwierdzają słabe rozpoznanie Tanaidacea oraz ich zaskakującą różnorodność w głębszych strefach oceanu. Na stoku kontynentalnym wschodniej części Cieśniny Bassa (południowo-wschodnia Australia), w 33 próbach pobranych dragą, znaleziono 104 gatunki kleszczug. Podobnie wysoką różnorodność odnotowano wzdłuż zachodniego wybrzeża Australii, gdzie Tanaidacea okazały się być najbardziej różnorodną grupą skoru-



Ryc. 4. Liczba gatunków Tanaidacea opisana w poszczególnych dekadach z zaznaczeniem prac i programów badawczych, które znacząco poszerzyły wiedzę o ich różnorodności biologicznej (wg BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ i współaut. 2012).

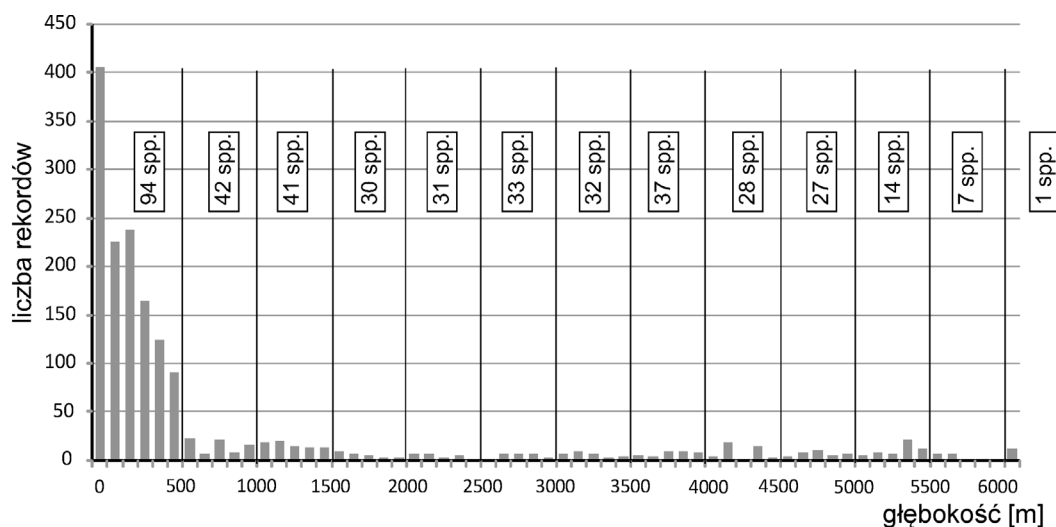
skorupiaków we Wszechocenie może być o rząd wielkości większa (APPELTANS i współaut. 2012, 2013). W ostatniej tylko dekadzie opisano ponad 400 gatunków Tanaidacea i wiadomo, że drugie tyle jest zidentyfikowanych (choć formalnie jeszcze nieopisanych)

piaków, a w 200 czerpaczach pobranych z głębokości między 50 a 1000 m stwierdzono 292 gatunki reprezentujące ten rząd, z których żaden nie był wcześniej znany nauce (Poore i współaut., dane niepubl.).

TANAIDACEA OCEANU POŁUDNIOWEGO

Początki badań antarktycznych Tanaidacea sięgają końca XIX w. Z kolekcji bentosowych zebranych w trakcie pionierskich wypraw SMS „Gazelle” i HMS „Challenger” dwaj badacze: Theophil Studer i Frank Evers Beddard zidentyfikowali pierwsze Tanaidacea, wówczas uznawane jeszcze za rodzinę

skorupiaków równonogich (Isopoda) (STUDER 1884; BEDDARD 1886a, b). Nie licząc jednej pracy VANHÖFFENA (1914), odnotowującej 12 gatunków kleszczug z miejsca opisywanego jako „Stacja Gaussa” w Antarktyce Wschodniej, oraz jednej pracy STEHENSENA (1947), donoszącej o 10 gatunkach kleszczug



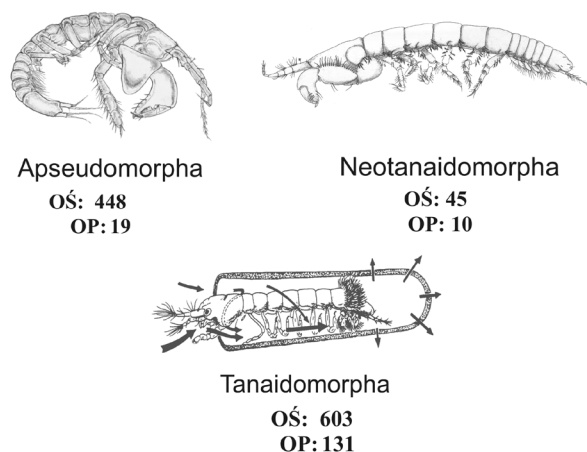
Ryc. 5. Liczba stanowisk Tanaidacea w Oceanie Południowym i liczba gatunków odnotowana w poszczególnych przedziałach głębokości.

z rejonu Sztetlandów Południowych, Tanaidacea Oceanu Południowego pozostawały poza kręgiem zainteresowań badaczy przez kilka dekad. Dopiero kilkadziesiąt lat później ukazały się dwie publikacje SHIINO (1970, 1978) i dwie monografie SIEGA (1986a, b), które podwoiły liczbę gatunków tych skorupiaków znanych wówczas z antarktycznego szelfu. Prace te, podobnie jak kilka innych publikacji z dziedziny taksonomii i ekologii, obejmowały badaniami głównie Antarktykę Zachodnią i Subantarktykę. Antarktyka Wschodnia długo pozostawała obszarem znikomej aktywności naukowej biologów i pozostaje do tej pory „niezapisaną kartą” wiedzy o Tanaidacea Oceanu Południowego. Wyjątkiem są badania wykonane w trakcie wyprawy RV *Italica* wzdłuż wschodniego wybrzeża Morza Rossa. W materiałach tych odnotowano 40 gatunków Tanaidacea, z których jedna czwarta okazała się być nieznaną nauce (Błażewicz-Paszkowycz i Siciński, dane niepubl.). Fauna Tanaidacea szelfu antarktycznego, chociaż wciąż niedostatecznie poznana, była dużo intensywniej badana niż ta poniżej jego dolnej granicy. Ponieważ liczba obserwacji Tanaidacea odnotowanych w głębszych partiach oceanu jest niewspółmiernie mała w stosunku do liczby gatunków stwierdzonych poniżej 500 m, można oczekiwać, że różnorodność Tanaidacea w tej części oceanu może być szczególnie wysoka (Ryc. 5).

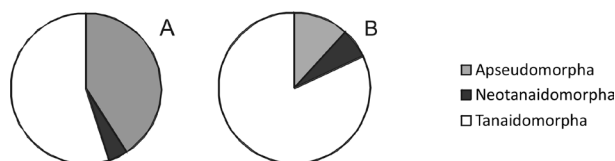
Fauna Tanaidacea Oceanu Południowego reprezentowana jest przez 160 gatunków, należących do 20 rodzin klasyfikowanych do trzech podrzędów: Apeudomorpha, Neota-

naidomorpha i Tanaidomorpha. Udział procentowy poszczególnych podrzędów we Wszechoceanie prezentuje się odmiennie od tego w Oceanie Południowym (Ryc. 6). Naj-

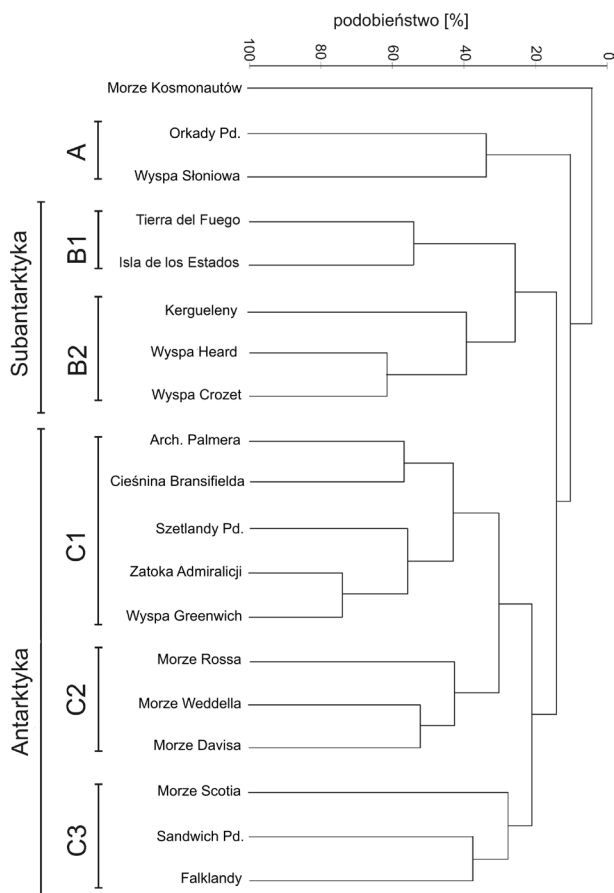
Udział poszczególnych podrzędów Tanaidacea w faunie Oceanu Światowego (OŚ) i Oceanu Południowego (OP)



Procentowy udział poszczególnych podrzędów Tanaidacea w faunie Oceanu Światowego (A) i Oceanu Południowego (B)



Ryc. 6. Udział liczbowy i procentowy przedstawicieli trzech podrzędów Tanaidacea w Oceanie Światowym i w Oceanie Południowym.



Ryc. 7. Podobieństwa zoogeograficzne między wybranymi obszarami Antarktyki na podstawie analizy fauny Tanaidacea (wg BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ w druku).

starszy filogenetycznie podrząd Apseudomorpha jest w Antarktyce reprezentowany przez 19 gatunków, prawdopodobnie młodszy od niego filogenetycznie podrząd Neotanaidomorpha – przez 10 gatunków, a najmłodszy i najbardziej różnorodny filogenetycznie podrząd Tanaidomorpha jest reprezentowany najliczniej (127 gatunków). Pośród 19 antarktycznych przedstawicieli Apseudomorpha, aż 15 to gatunki głębokowodne, które nigdy nie zostały odnotowane płycej niż 1000 m (BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ, w druku).

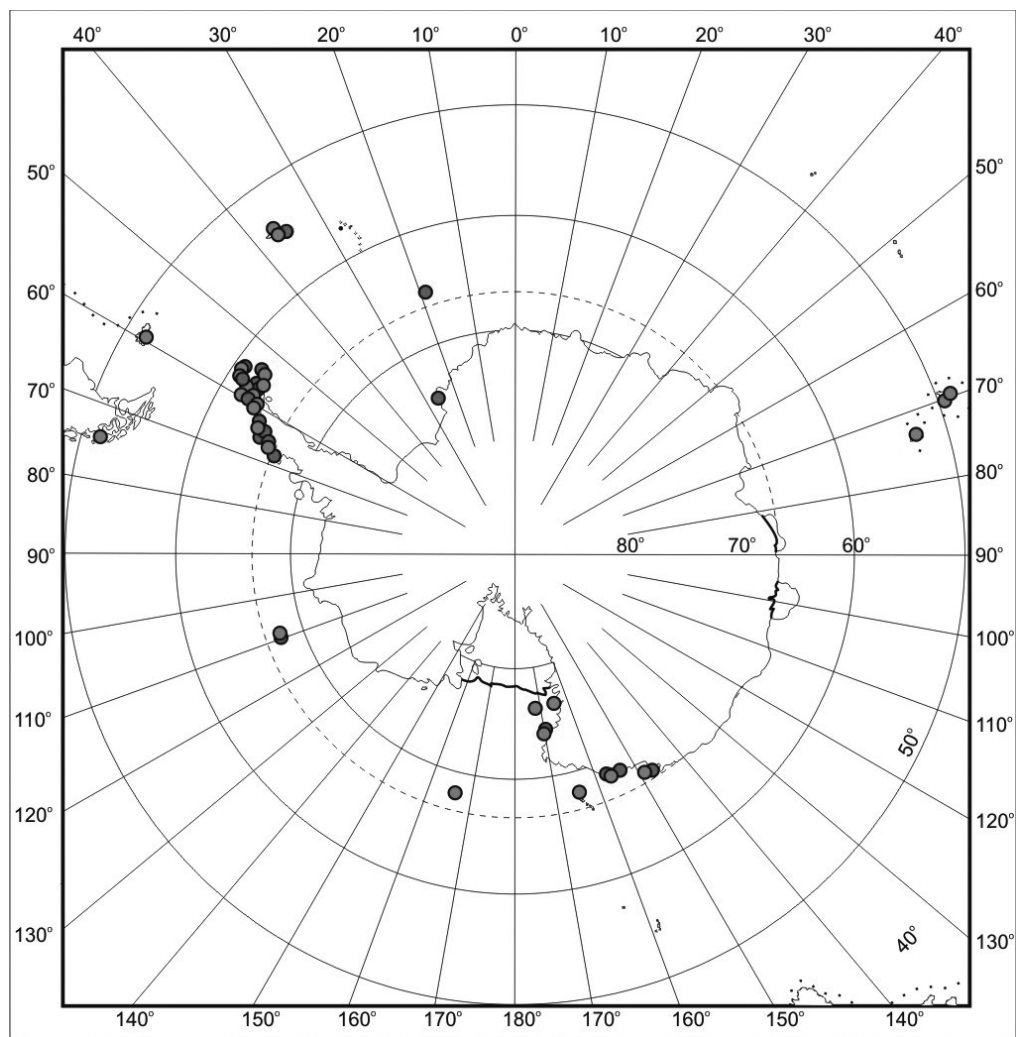
RODEM Z GŁĘBIN

Antarktyda, oddzielona od Afryki, Ameryki Południowej, Australii i Półwyspu Indyjskiego jeszcze w początkach mezozoiku, tworzyła z nimi jeden ląd Gondwany, a w mezozoiku i paleogenie przemieszczała się w kierunku bieguna południowego. Dryf konty-

Najbardziej różnorodna w Oceanie Południowym nadrodzina Paratanaoidea reprezentowana jest przez 15 rodzin i 57 rodzajów. Dziewięć rodzajów i 12 gatunków (22%) antarktycznych Paratanaoidea, to endemity. Zaobserwowano, że znacząca część pozostałych rodzajów Paratanaoidea, to typowe taksony głębokowodne, których przedstawiciele, poza Antarktyką, nigdy nie byli spotykani na szelfie oraz rodzaje o szerokim zasięgu batymetrycznym, które poza granicami Oceanu Południowego stwierdzano zarówno na szelfie, jak i poniżej jego dolnej granicy. Tylko cztery antarktyczne rodzaje z nadrodziny Paratanaoidea są typowymi taksonami płytkowodnymi i, poza Antarktyką, znane są z głębokości mniejszej niż 200 m.

Efektom analizy biogeograficznej wykonanej na podstawie rozmieszczenia Tanaidacea na szelfie antarktycznym (Ryc. 7) jest wyraźne oddzielenie Subantarktyki (kład B1 i B2) od Antarktyki (kład C) (BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ w druku). Podkreślany przez wielu autorów podział Antarktyki na część wschodnią i zachodnią (HEDGPETH 1970, KNOX i LOWRY 1977, DE BROYER i JAŻDZEWSKI 1993), w analizie biogeograficznej Tanaidacea znajduje częściowe tylko uzasadnienie. Chociaż rejony Antarktyki Zachodniej (C1) i Antarktyki Wschodniej (C2) grupują się w wyraźnie odrębne kładki, to wynik taki należy traktować z pewną ostrożnością. Wykorzystane w analizie obszary Antarktyki Zachodniej, to zazwyczaj obszary o ograniczonej powierzchni (np. powierzchnia Zatoki Admiralicji wynosi 122 km²) i zasięgu batymetrycznym (np. dane z Greenwich Island pochodzą z głębokości od 44 do 347 m) (SHIINO 1970), podczas gdy w kładzie C2 zgrupowane są bez wyjątku duże i głębokie baseny oceaniczne. Mimo takich zastrzeżeń Morze Scotia znalazło się w osobnym kładzie (C3), razem z Południowymi Sandwiczami i Falklandami, sugerując jego odmienność od pozostałych obszarów Antarktyki.

mentu na południe oznaczał stopniowe zmiany w jego klimacie. Spadek temperatury o 7–9°C w eocenie i we wczesnym oligocenie (CLARKE i CRAME 2010) był jedynie przejściowym etapem scenariusza prowadzącego do całkowitego pokrycia Antarktydy grubą cza-



Ryc. 8. Występowanie *N. antarcticus* (ciemny) i *N. dimorphus* (jasny) w Antarktyce (wg BŁĄŻEWICZ-PASZKOWYCZ w druku).

pą lodową. Pełne zlodowacenie Antarktydy w miocenie (BARRETT 1999, ARONSON i BLAKE 2001) wiązało się z powstaniem potężnego, zimnego prądu oceanicznego wskutek otwarcia się Cieśniny Drake'a. Prąd ten, zwany Antarktycznym Prądem Okołobiegunowym, swobodnie opływa kontynent Antarktydy izolując go fizycznie i termicznie od reszty świata. Północna granica Prądu Cyrkumantarktycznego, znana jako Front Polarny, uznawana jest za umowną granicę Oceanu Południowego oraz ważną i dobrze zdefiniowaną barierę biologiczną i zoogeograficzną.

Narastające ochłodzenie i zlodowacenie Antarktydy stały się bezpośrednimi czynnikami selekcyjnymi gondwańskiej fauny ewoluującej w płytkich wodach morskich strefy klimatu umiarkowanego (CRAME 2004) lub w chłodnych wodach jej południowego krańca (CLARKE i CRAME 2010). Niska temperatu-

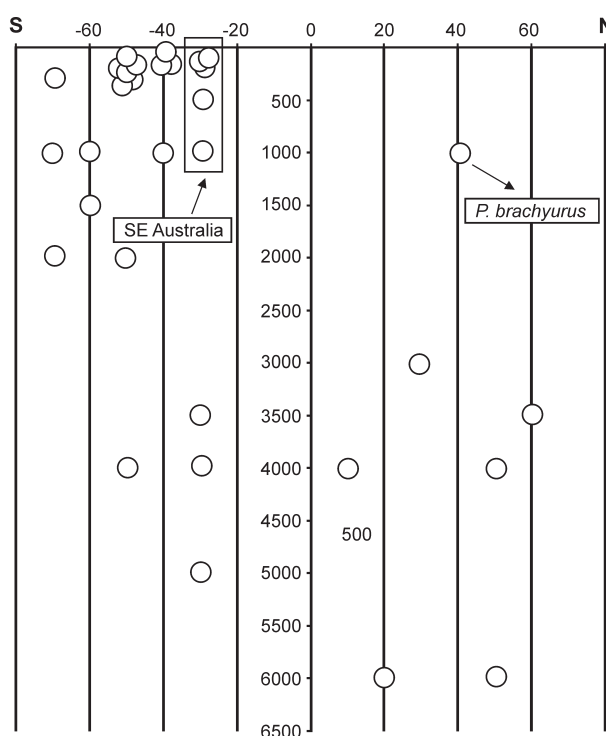
ra regulująca gospodarkę jonową, głównie magnezową (FREDERICH i współaut. 2001), była czynnikiem selekcyjnym organizmów o wysokiej aktywności metabolicznej (CLARK i CRAME 2010), w tym dużych drapieżników: rekinów, rawek, licznych skorupiaków dziesięcionogich i wielu grup ryb kostnoszkieletowych (ARONSON i BLAKE 2001). Ograniczona presja drapieżników w wodach Oceanu Południowego jest uznawana za kluczowy czynnik decydujący o swoistym charakterze zgrupowań bentosu antarktycznego (ARONSON i BLAKE 2001).

Niektórzy badacze procesów ewolucyjnych w Antarktyce są zdania, że na charakter zgrupowań fauny bentosu antarktycznego wpłynęło nie tylko „wypadanie” niektórych grup taksonomicznych, ale dużo bardziej prozaiczne zmiany (THATJE i współaut. 2005). Powiększająca się masa lodowców

szelfowych ograniczyła obszar szelfu niszcząc większość jego habitatów, a cały kontynent Antarktydy, pod naporem narastającej kopuły lodowej, uległ znacznemu obniżeniu. Skutki tego zjawiska obserwowane są w dzisiejszym Oceanie Południowym, którego szelf, określany mianem „szelfu pogrążonego”, sięga w niektórych miejscach 1000 m głębokości. Ta obniżona, dolna granica szelfu, zdaniem BREYA i współaut. (1996), umożliwiła taksonom z „potencjałem” eurybatycznym (organizmy przystosowane do dużych różnic ciśnień) kolonizację głębszych, wolnych od lodu, obszarów tej strefy.

Dane geologiczne i geofizyczne wskazują, że nawet w najchłodniejszych okresach glacialnych na szelfie antarktycznym istniały wolne od lodu obszary określane mianem „glacialnych refugium”. THATJE i współaut. (2005) dowodzą, że refugia te dawały faunie płytkowodnej szansę przetrwania maksimum glacialnych, a w przypadku organizmów o ograniczonej zdolności dyspersji, specjacja w takich izolowanych obszarach mogła przebiegać ze szczególną intensywnością i prowadzić do pojawiania się gatunków kryptycznych (HELD 2003). Tanaidacea żyjące wewnątrz rurek i pozbawione planktonicznej larwy dobrze wpisują się w taki model. W świetle tak sformułowanej hipotezy *Noto-tanais dimorphus* (Ryc. 8), obecny w wielu znacząco oddalonych od siebie obszarach Antarktyki, w rzeczywistości mógłby być kompleksem gatunków kryptycznych, a nie szeroko rozmieszczonym taksonem Antarktyki i Subantarktyki (BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ w druku).

Inny scenariusz zakłada, że gondwańskie odsięźnice nie przetrwały oligocenu, a współczesna fauna płytkowodnych Tanaidacea pochodzi od form głębokowodnych (SIEG 1992). Zjawisko to określane mianem emergencji można obserwować w licznych grupach bezkręgowców morskich (RAUPACH i współaut. 2009). Przykładem emergencji w faunie Tanaidacea jest rodzaj *Peraeospinosus*, reprezentowany w faunie światowej przez trzynaście gatunków. Zdecydowana większość z nich, to formy głębokowodne, występujące głównie poniżej głębokości 2500 w Pacyfiku, w Oceanie Indyjskim i w południo-



Ryc. 9. Obecność przedstawicieli rodzaju *Peraeospinosus* w gradiencie głębokości i szerokości geograficznej (wg BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ w druku).

wym Atlantyku. Jednym obszarem, w którym przedstawiciele rodzaju *Peraeospinosus* stwierdzono na głębokości mniejszej niż 200 m (na szelfie), jest australijska Cieśnina Bassa i Antarktyka (Ryc. 9).

Wciąż otwartym pozostaje pytanie, czy *Peraeospinosus* pochodzi od form głębokowodnych, które pod koniec epoki kredowej kolonizowały szelf leżącej w obrębie koła podbiegunowego południowej Australii i szelf oddzielającej się od Gondwany Antarktyki, czy odwrotnie – zimnolubni przedstawiciele szelfu południowej Australii i Antarktyki kolonizowali głębiny oceaniczne. Bez danych molekularnych trudno jednoznacznie rozstrzygnąć taką wątpliwość, ale brak oczu u wszystkich znanych przedstawicieli *Peraeospinosus*, nawet tych obecnych na szelfie, przemawiałyby za ich ewolucją w strefie ograniczonego światła i za jego głębokowodnym rodowodem.

PLYTKOWODNY RODOWÓD

Tanaidacea Oceanu Południowego wyróżnia zaskakująco wysoki odsetek form

pozbawionych oczu. Na 95 gatunków stwierdzonych na szelfie w tej części świata

ta, zaledwie 16%, to formy posiadające w pełni rozwinięty narząd wzroku. Większość z nich reprezentuje stary filogenetycznie podrząd Apseudomorpha i relatywnie stare filogenetycznie rodziny (np. Tanaidae) znane z Subantarktyki tj. z Wysp Kerguelena i z Regionu Magellana. Natomiast na południe od 60°S tylko cztery gatunki Tanaidacea (*Nototanais antarcticus*, *N. dimorphus*, *Paratanais oculatus* i *Allotanais hirsutus*) posiadają dobrze rozwinięte oczy, a obecność narządu wzroku pozwala sądzić, że ich radiacja przebiegała w płytkich strefach oceanu.

Nototanais antarcticus i *N. dimorphus* należą do ważnych elementów wielu zespołów bentosu antarktycznego (LOWRY 1975, SICIŃSKI i współaut. 2012) i mają podobne upodobania siedliskowe, choć *N. antarcticus* preferuje mniejsze głębokości i muliste podłoże, podczas gdy *N. dimorphus* spotykany jest także na głębokościach większych, w osadach zawierających domieszkę żwiru i piasku (Błażewicz-Paszkowycz i Siciński, dane niepubl.). Ponadto *N. antarcticus* jest typowym gatunkiem antarktycznym, którego zasięg nie wykracza poza granicę Frontu

Polarnego, podczas gdy *N. dimorphus* wielokrotnie stwierdzany był w Subantarktyce (Region Magellana, Wyspy Kerguelena) (BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ w druku). Ograniczony jedynie do Antarktyki i Subantarktyki zasięg *Nototanais* sugeruje, że jest to takson zimnolubny (wyraźnie preferujący niskie temperatury), a jego dobrze rozwinięte oczy wskazują na płytkowodny rodowód. W świetle takich danych można sądzić, że *Nototanais* reprezentuje nieliczne Tanaidacea, które mogły zasiedlać strefy chłodnych wód południowej Gondwany, i które przetrwały okres zlodowacenia Antarktydy w refugiach szelfowych.

Pozostałe dwa gatunki z dobrze wykształconym narządem wzroku (*Paratanais oculatus* i *Allotanais hirsutus*), to jedyni przedstawiciele szelfu antarktycznego reprezentujący rodzaje i rodziny typowe dla strefy klimatu tropikalnego, subtropikalnego i umiarkowanego (Paratanaidae i Tanaidae). Obecność elementu tropikalnego poniżej 55°S pozwala twierdzić, że gatunki te są relikdami gondwańskimi przystosowanymi do życia w strefie polarnej klimatu antarktycznego lub taksonami, które skolonizowały szelf antarktyczny z Subantarktyki.

PODSUMOWANIE

Wiedza o różnorodności kleszczug w Oceanie Południowym, w świetle analiz morfologicznych, zoogeograficznych oraz pierwszych doniesień z dziedziny biologii molekularnej, pozwala na postawienie hipotez wyjaśniających ich pochodzenie na szelfie antarktycznym. Rozpad Gondwany i reorganizacja kontynentów w trzeciorzędzie, miały fundamentalny wpływ na rozmieszczenie i kierunek prądów morskich, a w konsekwencji na stopniowe ochładzanie się klimatu. Powstanie Prądu Cyrkumantarktycznego opasującego Antarktydę przyczyniło się do jej głębokiego i permanentnego zlodowacenia oraz do jej fizycznej izolacji od reszty świata.

Fauna Tanaidacea, ewoluująca w ciepłych, mezozoicznych morzach, nie przetrwała tak ukierunkowanych zmian klimatycznych, podobnie jak wiele innych grup zwierzęcych w tym rekinów, licznych skorupiaków dziesięcionogich i rawek. We współczesnej faunie tej części świata zupełnie brakuje przedstawicieli większości rodzin ze starego filogenetycznie podrzędu Apseudomorpha (Metapseudidae, Kalliapseudidae, Paratanaidae), które w pozostałych częściach Wszechoce-

anu stanowią trzon płytkowodnych zespołów morskich. Najdalej wysunięte na południe stanowiska przedstawicieli tych rodzin odnotowane zostały w najbardziej południowych krańcach Ameryki Południowej, a pozostali przedstawiciele Apseudomorpha, głównie z rodziny Apseudidae, reprezentują faunę głębokowodną lub od niej się wywodzą (brak oczu).

Trzon fauny Tanaidacea (82% gatunków) szelfu Oceanu Południowego stanowi młody filogenetycznie podrząd Tanaidomorpha z rodzajami, które w innych częściach świata zasiedlają strefy poniżej dolnej granicy szelfu (<200m), a taksony typowe dla szelfu strefy tropikalnej lub umiarkowanej w Antarktyce (Tanaidae, Leptocheliidae i Paratanaidae) odznaczają się skrajnym ubóstwem. Obecność w Antarktyce rodzajów głębokowodnych i ubóstwo typowych form płytkowodnych przemawia za tezą, że mezozoiczna fauna tego obszaru nie przetrwała okresu zlodowacenia w trzeciorzędzie, a dzisiejsze Tanaidacea Oceanu Południowego wywodzą się od form głębokowodnych, kolonizujących szelfowy ekosystem Antarktyki w eocenie i w oli-

gocenie. Co do głębokowodnego rodowodu większości Tanaidacea nie należy mieć wątpliwości. Brak oczu większości jego przedstawicieli uzasadnia taką tezę, chociaż dyskusji można poddać czas tych ewolucyjnych wydarzeń. Obecność na szelfie i stoku kontynentalnym południowo-wschodniej Australii taksonów typowych dla głębin oceanicznych

(np. *Peraeospinosus*, *Hamatipeda*) wskazuje, że kolonizacja szelfu antarktycznego i australijskiego przez formy głębokowodne mogła przebiegać jednocześnie. Najbardziej odpowiednim do takich wydarzeń okresem mógł być późny paleogen i wczesny eocen, gdy nie w pełni oddzielone południowa Australia i Antarktyda leżały w obrębie koła polarnego.

RODEM Z GŁĘBIN – RÓŻNORODNOŚĆ I POCHODZENIE ANTARKTYCZNYCH KLESZCZUG

Streszczenie

Tanaidacea, to drobne, kilkumilimetrowe skorupiaki zamieszkujące wszystkie niemal siedliska dna morskiego. Obecnie znanych jest ponad 1200 gatunków Tanaidacea, ale uważa się, że prawdziwa liczba gatunków tych skorupiaków w Oceanie Światowym może być o rząd wielkości większa. Tanaidacea Oceanu Południowego reprezentowane są przez 160 gatunków klasyfikowanych w 66 rodzajach, 20 rodzinach i trzech podrzędach. Wyraźna przewaga pozabawionych oczu i młodych filogenetycznie przedstawicieli kleszczug na szelfie antarktycznym wskazuje

na ich głębokowodne pochodzenie. Zakłada się, że postępujące ochłodzenie klimatu w trzeciorzędzie doprowadziło do wyginięcia ciepłolubnej fauny mezozoicznej, a wolne szelfowe nisze ekologicznie były zajmowane na drodze emergencji przez psychrofilne i eurybatyczne taksony głębokowodne. Podobieństwo fauny szelfu południowej Australii i Antarktydy sugeruje, że taki proces mógł zaistnieć w późnym paleocenie i wczesnym eocenie, gdy oba kontynenty nie były w pełni oddzielone i oba leżały w obrębie koła polarnego.

FROM THE DEPTH: DIVERSITY AND ORIGIN OF THE ANTARCTIC TANAIDACEA

Summary

Tanaidacea, are small, few millimetres long crustaceans inhabiting almost all marine benthic habitats. Currently, there are known over 1200 species of tanaids, but it is assumed that the number in the World Ocean might be one order of magnitude higher. Tanaidacea in the Southern Ocean are represented by 160 species classified to 66 genera and 20 families and three suborders. Clear domination of eyeless and phylogenetically young representatives of Tanaidacea on Antarctic shelf indicate

for its deep-sea origin. It is supposed that Tertiary glaciations of the Antarctic is responsible for the extinction of Mesozoic fauna. The vacant niches were occupied by psychrophilic and eurybathic deep-sea taxa due to the phenomenon of an emergence. The similarity of fauna on Australian and Antarctic shelves indicates that that process might take a place in Palaeocene or Eocene, when both continents were not fully separated and both laid within the polar circle.

LITERATURA

- ALVARO M. C., BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ M., DAVEY N., SCHIAPARELLI S., 2011. *Skin-digging tanaids: the unusual parasitic behavior of Exspina typica in Antarctic waters and worldwide deep basins*. Ant. Sci. 23, 343–348.
- APPELTANS W., BOUCHET P., BOXSHALL G. A., FAUCHALD K., GORDON D. P., HOEKSEMA B. W., POORE G. C. B., VAN SOEST R. W. M., STÖHR S., WALTER T. C., COSTELLO M. J. (red.), 2013. *World Register of Marine Species*; <http://www.marinespecies.org> on 2013-08-10.
- APPELTANS W., AHYONG S. T., ANDERSON G., ANGEL M. V., ARTOIS T., BAILLY N., BAMBER R., BARBER A., BARTSCH I., BERTA A., BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ M., BOCK P., BOXSHALL G., BOYKO C. B., BRANDÃO S. N., BRAY R. A., BRUCE N.L., CAIRNS S. D., CHAN T.-Y., CHAN L., COLLINS A. G., CRIBB T., CURINI-GALLETTI M. i współaut., 2012. *The magnitude of global marine biodiversity*. Current Biol. 22, 2189–2202.
- ARONSON R. B., BLAKE D. B., 2001. *Global Climate Change and the Origin of Modern Benthic Communities in Antarctica*. Amer. Zool. 41, 27–39.
- BAMBER R. N., BIRD G., 1997. *Peracarid crustaceans from Cape d'Aguilar and Hong Kong, III. Tanaidacea: Tanaidomorpha*. [W:] *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China IV*. MORTON B. (red.). Proc. Eighth Intern. Marine Biol. Workshop, 2-20 April 1995. Hong Kong, Hong Kong University Press, 103–142.
- BARRETT P. J., 1999. *Antarctic climate history over the last 100 million years*. Terra Ant. 3, 53–72.
- BEDDARD F. E., 1886a. *Preliminary notice of the Isopoda collected during the voyage of H.M.S. Challenger*. Part III. Proc. Zool. Soc. London 26, 97–122.
- BEDDARD F. E., 1886b. *Report on the Isopoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876*. Challenger Reports, Zool. 17, 1–178.
- BŁAŻEWICZ-PASZKOWYCZ M. (w druku). *Tanaidacea*. [W:] *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*.

- DE BROYER C., KOUUBI P., GRIFFITHS H., DANIS B., DAVID B i współaut. (red.). Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
- BŁĄŻEWICZ-PASZKOWYCZ M., BAMBER R. N., ANDERSON, G., 2012. *Diversity of Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) in the world's oceans – How far have we come?* PLoS ONE 7 (4), e33068. doi:10.1371/journal.pone.0033068.
- BREY T., DAHM C., GORNY M., KLAGES M., STILLE, M., ARNTZ W. E., 1996. *Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy?* *Ant. Sci.* 8, 36.
- BÜCKLE-RAMIREZ L. F., 1965. *Untersuchungen über die Biologie von Heterotanais oerstedii Krøyer (Crustacea, Tanaidacea)*. *Zeit. Morph. Ökolog. Tier.* 55, 714–782.
- CLARKE A., CRAME J. A., 2010. *Effects of capability for dispersal on the evolution of diversity in Antarctic benthos*. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 365, 3655–3666.
- CRAME J.A., 2004. *Pattern and process in marine biogeography: a view from the poles*. [W:] *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*. LOMOLINO, M.V., HEANEY, L.R. (red.). Sunderland, MA, Sinauer Association, 271–291.
- DE BROYER C., JAŹDŹEWSKI K., 1993. *Contribution to the marine biodiversity inventory. A checklist of the Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean*. Documents de Travail de l'I. R. Sc. N. B. 73, 1–154.
- FREDERICH M., SARTORIS F. J., PÖRTNER H. O., 2001. *Distribution patterns of decapod crustaceans in polar areas: a result of magnesium regulation?* *Polar Biol.* 24, 719–723.
- HANSEN H. J., 1913. *Crustacea, Malacostraca*. II. IV. The Order Tanaidacea. Danish Ingolf Exped. 3, 1–145.
- HASSACK E., HOLDICH D. M., 1987. *The tubicolous habit amongst the Tanaidacea (Crustacea, Peracarida) with particular reference to deep-sea species*. *Zool. Scr.* 16, 223–233.
- HEDGPETH J. W., 1970. *Marine biogeography of the Antarctic regions*. [W:] *Antarctic ecology*, vol. 1. HOLDGATE M. W. (red.). Academic Press, New York, NY, 97–104.
- HELD C., 2003. *Molecular evidence for cryptic speciation within the widespread Antarctic crustacean Ceratoserolis trilobitoides (Crustacea, Isopoda)*. [W:] *Antarctic Biology in a Global Context*. HUISKES A. H. L., GIESKES W. W. C., ROZEMA J., SCHORNO R. M. L., VAN DER VIES S. M., WOLFF W. J. (red.). Backhuys Publishers, Leiden, 135–139.
- JAŹDŹEWSKI K., 1969. *Biology of two hermaphroditic Crustacea, Cyathura carinata (Krøyer) (Isopoda) and Heterotanais oerstedii (Krøyer) (Tanaidacea) in waters of the Polish Baltic Sea*. *Zool. Pol.* 19, 5–25.
- JAŹDŹEWSKI K., JURASZ W., KITTEL W., PRESLER E., PRESLER P., SICIŃSKI J., 1986. *Abundance and biomass estimates of the benthic fauna in Admiralty Bay, King George Island South Shetland Islands*. *Polar Biol.* 6, 5–16.
- JOHNSON S. B., ATTRAMADAL Y. G., 1982a. *A functional-morphological model of Tanais cavolinii Milne-Edwards (Crustacea, Tanaidacea) adapted to a tubicolous life-strategy*. *Sarsia* 67, 29–42.
- JOHNSON S. B., ATTRAMADAL Y. G., 1982b. *Reproductive behaviour and larval development of Tanais cavolinii (Crustacea: Tanaidacea)*. *Mar. Biol.* 71, 11–16.
- KNOX G. A., LOWRY J. K., 1977. *A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Polar Ocean with special reference to the Amphipoda and the Polychaeta*. [W:] *Polar oceans*. Dunbar M. J. (red.). Calgary, Arctic Institute of North America, 423–462.
- LOWRY J. K., 1975. *Soft bottom macrobenthic community of Arthur Harbor, Antarctica*. *Ant. Res. Ser. Biol. Ant. Seas* V 23, 1–19.
- MORALES-VELA B., SUAREZ-MORALES E., PADILLA-SALDIVAR J., HEARD R. W., 2008. *The tanaid Hexapleomera robusta (Crustacea: Peracarida) from the Caribbean manatee, with comments on other crustacean epibionts*. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 88, 591–596.
- RAUPACH M. J., MAYER CH., MALYUTINA M., WÄGELE J.-W., 2009. *Multiple origins of deep-sea Asellota (Crustacea: Isopoda) from shallow waters revealed by molecular data*. *Proc. Roy. Soc. B* 276, 799–808.
- SARS G. O., 1899. *Isopoda. An Account of the Crustacea of Norway* 2, 1–270 (tablice 1–48).
- SHIINO S. M., 1970. *Paratanaidae collected in Chile Bay, Greenwich Island by the XXII Chilean Antarctic Expedition, with an Absceus from Porvenir Point, Tierra del Fuego Island*. *Inst. Antarct. Chileno (Ser. Cient.)* 1, 77–122.
- SHIINO S. M., 1978. *Tanaidacea collected by French Scientists on board the survey ship "Marion-Dufresne" in the regions around the Kerguelen Islands and other subantarctic islands in 1972, '74, '75, '76*. *Sci. Rep. Shima Marineland* 5, 1–122.
- SICIŃSKI J., PABIS K., JAŹDŹEWSKI K., KONOPACKA A., BŁĄŻEWICZ-PASZKOWYCZ M., 2012. *Macrozoobenthos of two Antarctic glacial coves: a comparison with non-disturbed bottom areas*. *Polar Biol.* 35, 355–367.
- SIEG J., 1986a. *Crustacea Tanaidacea of the Antarctic and the Subantarctic. 1. On material collected at Tierra del Fuego, Isla de los Estados, and the west coast of the Antarctic Peninsula*. [W:] *Antarctic Research Series*. KORNIKER L. S. (red.). Washington, D.C., American Geophysical Union 45, 1–180.
- SIEG J., 1986b. *Tanaidacea (Crustacea) von der Antarktis und Subantarktis. II. Tanaidacea gesammelt von Dr. J.W. Wägele während der Deutschen Antarktis Expedition 1983*. *Mitt. Zool. Mus. Uni. Kiel* 2 (4), 1–80.
- SIEG J., 1992. *On the origin and age of the Antarctic tanaidacean fauna*. [W:] *Oceanografía en Antártica*. GALLARDO V. A., FERRETTI O., MOYANO H. I. (red.). Concepción, Centro Eula, 421–429.
- STEPHENSEN K., 1947. *Tanaidacea, Isopoda, Amphipoda, and Pycnogonida. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions, 1927-1928 et seq.* Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, No. 27. I Komm. Hos Jacob Dybwad, Oslo, 1–90.
- STUDER T., 1884. *Isopoden, gesammelt während der Reise S.M.S. Gazelle um die Erde, 1874–76*. *Abh. Königl. Ak. Wiss. Berlin* 1883, 1–28.
- SUÁREZ-MORALES E., LONDOÑO-MESA M., HEARD R. W., 2011. *Discovery of a new genus of tanaidacean (Crustacea: Tanaidacea: Mirandotanaidae) found associated with a deep-sea terebellid polychaete*. *Contribut. Zool.* 80, 157–167.
- THATJE S., HILLENBRAND C.-D., LARTER R., 2005. *On the origin of Antarctic marine benthic community structure*. *Trends Ecol. Evol.* 20, 534–540.
- VANHÖFFEN E., 1914. *Die Isopoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903*. *Dt. Sudpol-Exped.* 15 (Zool. 7), 447–598.