

Filogeografia i genomika populacji borealnych morskich makrobezkręgowców kolonizujących Wysoką Arktykę

W kilku ostatnich badaniach odnotowano zjawisko "atlantyfikacji" Wysokiej Arktyki. Zmiana lokalnych ekosystemów morskich w kierunku bardziej umiarkowanych warunków środowiskowych oraz pojawienie się lub rozszerzenie zasięgu gatunków subarktyczno-borealnych na wyższych szerokościach geograficznych jest złożonym zjawiskiem, wywołanym głównie przez ocieplający się klimat. Proces ten wpływa na organizmy należące do różnych taksonów, a także reprezentujące różne poziomy troficzne.

Obszarem, na którym skupia się moja rozprawa jest Svalbard. Archipelag ten leży na północ od kontynentalnej Europy, w połowie drogi między Norwegią a biegunem północnym. Archipelag charakteryzuje się dużym gradientem temperatur między zachodnim i wschodnim wybrzeżem, ponieważ obszary te są pod wpływem odpowiednio ciepłych i zimnych prądów oceanicznych. Obecnie Svalbard doświadcza najszybszego wzrostu temperatury i największej utraty lodu morskiego w arktycznej strefie okołobiegunowej. Tylko w ciągu ostatnich dziesięcioleci trwałość pokrywy lodowej wzdłuż wybrzeży skróciła się z ponad pięciu miesięcy do mniej niż jednego miesiąca w ciągu roku. W niedawnej historii Ziemi było jednak kilka okresów, kiedy Arktyka i Svalbard były nawet cieplejsze niż obecnie. Na przykład, podczas plejstocenijskich wahań klimatycznych gatunki morskie w północnym Atlantyku rozszerzały i kurczyły swoje zasięgi występowania zgodnie ze zmianami temperatury. Podczas ostatniego maksimum zlodowacenia (LGM), obszary szelfowe w Arktyce były pokryte rozległymi, grubymi pokrywami lodowymi, które znacznie zmniejszyły tempo produkcji biologicznej, tworząc w ten sposób warunki nieodpowiednie do utrzymania bogatych zespołów organizmów żywych. Koniec LGM i następujący po nim okres deglacjacji stanowiły okazję dla gatunków, które przetrwały w refugiach glacialnych, do ponownego zdobycia nie zamieszkaną wcześniej części Arktyki. Holocenijskie optimum termiczne (HTO), które rozpoczęło się około 11 000 lat p.n.e., charakteryzowało się silnym wpływem Atlantyku na zachodnie wybrzeża Svalbardu. Chociaż wpływ Atlantyku osłabł na pewien czas po 5000 BP, w czasie kolejnych słabszych epizodów ochłodzenia klimatu, to procesy rekolonizacyjne trwały od tego czasu i wydają się dziś wzmacniać ze względu na obecne warunki klimatyczne.

Wcześniejsze zmiany klimatyczne mogły działać w podobny sposób jak obecne. Mianowicie, rosnąca temperatura powietrza i zwiększony napływ ciepłych wód Atlantyku to dwa główne czynniki wywołujące dynamiczne zmiany w regionie Arktyki. Późniejsza utrata lodu morskiego jest częściowo procesem samoistnym - konsekwencją zmian temperatury. Zmniejszone tworzenie się lodu zimą jest spowodowane ociepleniem powierzchniowej warstwy morza (ogrzewanie z atmosfery), a także ciepłem przenoszonym od dołu przez wody Atlantyku. Ponadto zanik lodu morskiego i następujący po nim wzrost turbulencji wody prowadzą do osłabienia naturalnej stratyfikacji warstw wody o różnej temperaturze i zasoleniu. Ocieplający efekt napływu wód atlantyckich będzie się zatem dalej nasilał. Zwiększona dostępność światła i zmniejszone obciążenie lodem ułatwiają rozprzestrzenianie się makroglonów wzdłuż wybrzeży. Warunki te mogą sprzyjać ekspansji gatunków strefy pływowej, związanych z siedliskami brzegowymi. Arktyczne przybrzeżne zbiorowiska morskie zmieniają się zarówno pod względem struktury, jak i funkcji, w tym zmian produkcji pierwotnej, a także cykli biogeochemicznych. Nowo pojawiające się organizmy mogą znacznie łatwiej przystosować się do tak zmienionego środowiska, podczas gdy wcześniej zamieszkujące je gatunki mogą doświadczać załamania populacji, zanikania lub kurczenia swojego zasięgu. Zmiany temperatury wody wpływają na jej gęstość i nasycenie tlenem. Parametry te wpływają na tempo metabolizmu, cykle życiowe, rozmnażanie i ostatecznie na rozmieszczenie organizmów morskich. Cieplejsze i łagodniejsze warunki klimatyczne mogą

zatem sprzyjać gatunkom borealnym w rozszerzeniu ich zasięgu występowania na północ do Wysokiej Arktyki.

W pierwszym artykule składającym się na moją rozprawę, dokonano szczegółowego przeglądu ekologicznych i biogeograficznych aspektów zjawiska atlantyfikacji. Głównym obszarem zainteresowania jest tu europejska część Arktyki, a dokładniej pięć obszarów Wielkiego Ekosystemu Morskiego (LME- Large Marine Ecosystem). Opracowanie zostało podzielone na podrozdziały opisujące procesy związane z atlantyfikacją od najniższego poziomu troficznego (producenci pierwotni) do najwyższego (największe drapieżniki). W celu obszernego podsumowania stanu wiedzy na temat wpływu atlantyfikacji na arktyczną/borealną faunę i florę, dokonaliśmy przeglądu 73 publikacji dotyczących ekosystemów morskich w badanych regionach. Ponadto, w przeglądzie omówiono rolę dryfujących śmieci (makroplastiku) i ich potencjału w zakresie wspomaganie rozprzestrzeniania się fauny i flory morskiej oraz ułatwiania atlantyfikacji. Zakwestionowano koncepcję współczesnej, wspomaganej przez człowieka atlantyfikacji argumentując, że może być ona powtarzającą się zmianą, a wielu obecnych kolonizatorów to w rzeczywistości gatunki neo-natywne powracające na obszary, które zamieszkiwały podczas poprzednich, chłodniejszych cykli klimatycznych.

Drugi rozdział rozprawy doktorskiej skupia się na porównaniu historycznej biogeografii trzech borealnych makrobezkręgowców, na które potencjalny wpływ mogły mieć procesy atlantyfikacji. Wybrane gatunki to kielż *Gammarus* o rozwoju bezpośrednim i średniej zdolności do przemieszczania się, ślimak *Littorina saxatilis* o rozwoju bezpośrednim i słabej zdolności do przemieszczania się oraz pąkl *Semibalanus balanoides*, żyjąca w sposób osiadły jako osobnik dorosły ale posiadająca pelagiczną larwę o dużych możliwościach dyspersji. Badania koncentrują się na północnym Atlantyku i Arktyce, wykorzystując dużą liczbę kodów kreskowych DNA publicznie dostępnych w Barcode of Life Datasystems oraz nowo wygenerowane sekwencjami DNA. Nasze analizy, zgodnie z oczekiwaniami, ujawniły różne poziomy struktury populacji: silniejsze dla dwóch gatunków o rozwoju bezpośrednim, a mało wyrażone dla gatunku z larwą pelagiczną. Po zbadaniu populacji na Svalbardzie odkryliśmy, że wszystkie trzy gatunki wykazały sygnały ekspansji populacji na tym obszarze. Dalsze badania wykazały, że we wszystkich przypadkach ekspansja populacji miała najprawdopodobniej miejsce po zakończeniu LGM, ale na tyle dawno, że nie można jej uznać za wynik współczesnej atlantyfikacji. W związku z tym, na podstawie naszych wyników doszliśmy do wniosku, że badane gatunki bezkręgowców borealne rozszerzyły swoje populacje w Arktyce, prawdopodobnie podczas jednego z wcześniejszych epizodów ocieplenia.

Chociaż dane z kodów kreskowych DNA są nadal szeroko stosowane w badaniach genetycznych populacji, w przypadku gatunków o szerokim zasięgu geograficznym i wysokim potencjale dyspersyjnym (jaki posiada wiele organizmów morskich), wykorzystanie większej liczby markerów prowadzi do otrzymania wyników o wyższej rozdzielczości. Wraz z wykładniczo rosnącą dostępnością i jakością technik sekwencjonowania nowej generacji, liczba badań genomicznych populacji (w których można przeprowadzić analizę kilkuset, a nawet milionów sekwencji markerowych) wzrosła.

Trzeci rozdział rozprawy zawiera wysokorozdzielcze analizy genomiczne populacji pąkl (wąsonoga) *Semibalanus balanoides*. Wykorzystaliśmy dane z sekwencjonowania całego genomu o niskim pokryciu, aby rozstrzygnąć między dwiema alternatywnymi hipotezami dotyczącymi pochodzenia populacji tego gatunku na Svalbardzie: (1) populacje *S. balanoides* na Svalbardzie są wynikiem współczesnej atlantyfikacji Arktyki lub (2) dywergencja populacji Svalbardu od populacji źródłowej miała miejsce pod koniec ostatniego maksimum glacialnego. Nasze wyniki ujawniły obecność silnej, uwarunkowanej geograficznie struktury populacji gatunku w badanym regionie, z osobnikami ze Svalbardu i wysp Bjornoya

tworzącymi odrębną jednostkę demograficzną, najbardziej spokrewnioną z populacjami skandynawskimi i brytyjskimi. Wyliczono indeksy neutralności, aby znaleźć dowody na to, czy wystąpił niedawno efekt "bottleneck" (po którym nastąpił dryf genetyczny), co mogłoby wyjaśnić odrębność populacji arktycznej w sposób zgodny z hipotezą wpływu współczesnej atlantyfikacji. Oprócz tego, że w statystykach nie znaleziono sygnałów epizodu "bottleneck", wyniki rekonstrukcji demograficznej potwierdziły, że dywergencja populacji zamieszkującej Svalbard od populacji europejskich wystąpiła podczas wcześniejszego ciepłego epizodu, a mianowicie podczas holocenijskiego optimum termicznego.

Wyniki mojej rozprawy doktorskiej skłaniają do spojrzenia na współczesne procesy atlantyfikacji z innej perspektywy. Przeważająca większość literatury omawia to zjawisko w ramach współczesnych zmian klimatu wywołanych przez człowieka, które zapoczątkowane zostały podczas rewolucji przemysłowej i od tego czasu gwałtownie się nasilają. Choć badanie i zrozumienie tych współczesnych procesów i ich wpływu na ekosystemy Arktyki jest rzeczywiście kluczowe, równie cenne jest zidentyfikowanie potencjalnie powtarzających się globalnych trendów, jeśli chodzi o fluktuacje zasięgów geograficznych gatunków morskich. Dynamika opisana w drugim i trzecim rozdziale rozprawy potwierdza hipotezę zaproponowaną w pierwszym rozdziale, dotyczącą obecności wielu epizodów atlantyfikacji w ciągu ostatniego interglacjału, a potencjalnie nawet przed LGM. Ponieważ ekosystemy arktyczne są uważane za młode pod względem ewolucyjnym (w porównaniu np. z ekosystemami antarktycznymi), nie można nie doceniać znaczenia tych procesów w ich kształtowaniu.