STRESZCZENIE

Archipelag Svalbard położony jest w europejskiej części Arktyki (pomiędzy 74 a 81 stopniem szerokości północnej oraz 10 a 35 stopniem długości wschodniej) między Norwegią, a biegunem północnym (Coulson 2013, Stankowski 2013). W skład archipelagu wchodzi kilkadziesiąt wysp, największa z nich to Spitsbergen. W ciągu ostatnich kilku tysięcy lat Svalbard pokryty był kilkukrotnie lądolodem (Lonne i Lysa 2005). Panuje tam typowy klimat polarny, jednak temperatury są wyraźnie wyższe niż w innych częściach Arktyki położonych na tej samej szerokości geograficznej (Przybylak i in. 2014). Z tego też powodu duże obszary Svalbardu, oprócz lodowców, pokryte są tundrą. Rzeźba terenu, ze względu na znaczny udział lodowców oraz budowę geologiczną (liczne pasma górskie) jest bardzo różnorodna, a największe wyspy archipelagu charakteryzują się występowaniem rozległych i głębokich fiordów. Do specyficznych elementów tego obszaru, oprócz obecności licznych lodowców, zaliczyć należy (a) wpływ różnych prądów morskich na klimat, (b) istnienie silnego związku pomiędzy dostawą biogenów pochodzących od kręgowców, a zgrupowaniami bezkręgowców w tundrze oraz (c) znikomy wpływ działalności człowieka na ekosystem. Archipelag Svalbard to jedno z najlepiej zbadanych miejsc w Arktyce pod kątem fauny lądowej i słodkowodnej. Obecnie z tego obszaru znanych jest ok. 1000 gatunków bezkręgowców (Coulson i in. 2014). Ponadto przez cały czas odnotowywane są kolejne gatunki, w tym nowe dla wiedzy (np. Kaczmarek i in. 2012, Gwiazdowicz i in. 2012, Kiedrowicz i in. 2016, Kolicka i in. 2016). Ze względu na obecność ośrodka uniwersyteckiego (University Centre in Svalbard) oraz sieci stacji badawczych, w których prowadzone są kompleksowe badania z różnych dziedzin, stale wzrasta międzynarodowe zainteresowanie naukowe, polityczne i przemysłowe tym obszarem. Z tego też powodu Svalbard traktowany jest jako „naturalne laboratorium" dla badań nad bezkręgowcami (Coulson 2013). Lądowe i słodkowodne ekosystemy arktyczne są zwykle uważane za ubogie pod względem różnorodności gatunkowej. Związane jest to z warunkami środowiskowymi i klimatycznymi, takimi jak niskie temperatury i ograniczona dostępność składników odżywczych, krótki okres wegetacyjny i znaczne pokrycie obszaru lodem. Jednakże, większość publikowanych badań wskazuje na to, że zarówno tundra jak i lodowce są środowiskiem życia licznych gatunków mikroskopijnych zwierząt. Najwyższe zagęszczenia i biomasa bezkręgowców zasiedlających tundrę na Svalbardzie są związane z obszarami kolonii ptaków planktonożernych (np. Zmudczyńska i in. 2012). Z kolei na lodowcach tzw. „oazami życia" dla bezkręgowców są kriokonity – czyli niewielkie zagłębienia w powierzchni lodowców wypełnione wodą (Hodson i in. 2008, Cook i in. 2015, Zawierucha i in. 2015b).

Lodowce oraz czapy lodowe pokrywają ok. 10% powierzchni naszej planety, dlatego też Międzynarodowy Panel do Spraw Zmian Klimatu (IPCC) podkreśla istotność lodowców jako ekosystemu będącego jednocześnie magazynem 70% wody słodkiej na świecie (ACIA 2006, Vaughan i in. 2013). Svalbard w 59% powierzchni pokryty jest lodowcami oraz czapami lodowymi (Hagen i in. 2003). Powierzchnia lodu jest zasiedlana przez bakterie (w większości są to sinice), glony, grzyby, pierwotniaki, ale także mikroskopijne zwierzęta (Hodson i in. 2008, Cook i in. 2015, Zawierucha i in. 2015b, Kaczmarek i in. 2016). Ze względu na charakterystyczne cechy krajobrazu i klimatu oraz unikatowe zgrupowania mikroorganizmów systemy glacjalne stanowią osobny biom (Anesio i Laybourn-Parry 2012). Pomimo długiej historii badań nad elementami biotycznymi lodowców rozpoczętych na przełomie XIX i XX wieku (Drygalski 1897) mało uwagi poświęcono zwierzętom, które pełnią funkcje konsumentów wyższego rzędu i kontrolują zagęszczenia innych organizmów w ekosystemach glacjalnych (Zawierucha i in. 2015b, Vonnahme i in. 2015). Pomimo tego, że bezkręgowce są roślinożercami jak i drapieżnikami i mogą wpływać na obieg węgla, a także przyspieszać topnienie powierzchni lodowców, stan wiedzy na temat ich różnorodności i ekologii jest niewielki (Zawierucha i in. 2015b).

Ptaki w ekosystemach arktycznych są łącznikiem pomiędzy bogatymi ekosystemami morskimi a ubogimi w składniki odżywcze ekosystemami lądowymi. Żywią się one w morzu i gniazdują na lądzie gdzie pozostawiają duże ilości guana, które użyźnia ubogie ekosystemy lądowe (Stempniewicz 1990, 1992). Szczególnie ważne w tym procesie są alczyki (*Alle alle* Linnaeus, 1758), które gniazdują na łagodnych zboczach górskich w głębi lądu, przez co nawożą obszar w sąsiedztwie kolonii a także tundrę między miejscem gniazdowania a morzem (Stempniewicz i in. 2007). Dla przykładu kolonia alczyków zlokalizowana w fiordzie Hornsund na Spitsbergenie dostarcza do 60 ton suchego guana na km^2 (Stempniewicz 1990, 1992). Efektem tego nawożenia jest zwiększenie różnorodności i biomasy roślin, ale także bezkręgowców (Eurola i Hakala 1977, Zmudczyńska i in. 2012). Ponadto miejsca nawożone przez ptaki pełnią funkcję żerowiska dla kręgowców takich jak renifery czy bernikle (Jakubas i in. 2008).

Obiektem moich badań są niesporczaki (Tardigrada) czyli bezkręgowce zasiedlające zarówno tundrę jak i lodowce. Tardigrada w systematyce stanowią osobny typ bezkręgowców wielkości od ok. 50 do 1200 μm. Obecnie dzielimy je na dwie gromady Heterotardigrada i Eutardigrada (Nelson i in. 2015). Do dziś opisano ok. 1200 gatunków niesporczaków (Degma i in. 2016, Vicente i Bertolani 2013). Zwierzęta te zasiedlają ekosystemy wodne i lądowe od głębin oceanów po szczyty górskie, włączając w to siedliska ekstremalne takie jak pustynie

czy powierzchnie lodowców. Na lądzie niesporczaki żyją w mszakach, porostach, glebie i ściółce, z kolei w wodzie zasiedlają głównie osady i rośliny wodne (Ramazzotti i Maucci 1983, Nelson i in. 2015). Niesporczaki to jedna z liczniejszych grup bezkręgowców zasiedlających Svalbard (Coulson i in. 2014). Zagęszczenia niesporczaków sięgają kilkuset osobników na gram suchego materiału, a przeliczając ich zagęszczenie na powierzchnię obliczaną w m^2 liczebności sięgają kilkudziesięciu tysięcy (Dastych 1988, Zawierucha i in. 2016).

Badania niesporczaków na Svalbardzie mają długą historię i sięgają początku XX wieku (Scourfield 1897). Jednakże, pomimo wielu lat badań, wiedza na temat fauny Tardigrada tej części Arktyki wciąż jest niewielka. Większość prac nad różnorodnością Tardigrada Svalbardu dotyczy tylko największej wyspy archipelagu – Spitsbergenu (np. Węglarska 1965, Dastych 1985, Tumanov 2007). Fauna większości pozostałych wysp jest bardzo słabo poznana lub wręcz całkowicie niezbadana, a i sam Spitsbergen, jak pokazują najnowsze prace, zbadany jest bardzo nierównomiernie (np. Kaczmarek i in. 2012). Wiele gatunków wciąż wymaga formalnego potwierdzenia statusu taksonomicznego, inne wymagają redeskrypcji (Zawierucha i in. 2013). W rejonach polarnych niesporczaki wraz z wrotkami oraz nicieniami są głównymi elementami fauny (Porazińska i in. 2002, Sohlenius i Boström 2008). Pomimo ważnej funkcji niesporczaków w ekosystemach polarnych (np. Sohlenius i Boström 2008, Vonnahme i in. 2015), wiedza na temat ich ekologii jest wciąż znikoma. W przeszłości jedyne kompleksowe badania nad niesporczakami prowadzone były przez Dastycha (1985). W części faunistycznej opisał on nowy podgatunek *Mesobiotus harmsworthi obscurus* (Dastych, 1985). Natomiast w części ekologicznej wykazał że różne gatunki niesporczaków występują na podłożu o różnej zawartości węgla. Dodatkowo opisał on zależność pomiędzy wysokością n.p.m., a różnorodnością gatunkową niesporczaków (Dastych 1985). Jednakże w świetle nowych badań okazuje się, że wpływ na rozmieszczenie i różnorodność Tardigrada w Arktyce mogą mieć także ptaki gniazdujące na górskich zboczach (Zawierucha i in. 2015c). Dostarczają one znaczną ilość guana do ekosystemów tundrowych, tym samym użyźniając glebę i wpływając pozytywnie na rośliny, czyli siedlisko dla bezkręgowców (Zmudczyńska i in. 2008, 2009, 2012). Badania pokazują, że niesporczaki w sąsiedztwie kolonii ptaków są istotnie większe od niesporczaków zasiedlających obszary będące poza bezpośrednim wpływem kolonii. Jest to związane prawdopodobnie z lepszą bazą pokarmową w postaci większej biomasy roślin (Zawierucha i in. 2015a). Niestety wciąż brak jest informacji na temat wpływu zróżnicowania siedliska na Tardigrada, które może mieć

istotny związek z ich różnorodnością i liczebnością. Tundra na Svalbardzie wydaje się najlepszym miejscem do takich badań ze względu na różnorodność flory – setki gatunków mchów i porostów (Eurola i Hakala 1977, Øvstedal i in. 2011).

Jak dotąd nie poświęcono szczególnej uwagi niesporczakom zasiedlającym kriokonity Svalbardu (Zawierucha i in. 2015b). O Tardigrada wspominano w dwóch pracach bez szczegółowych analiz morfologicznych, zagęszczeń czy opisu ich funkcji (Dastych 1985, De Smet i Van Rompu 1994). Jedyne badania ekologiczne uwzględniające zwierzęta w kriokonitach arktycznych przeprowadził Vonnahme i in. (2015), jednakże autorzy w swoich badaniach nie uwzględnili morfologii badanych kriokonitów, zagęszczeń i różnorodności niesporczaków tym samym ich miejsca w sieciach troficznych ekosystemów glacjalnych.
W związku z poważnymi lukami w wiedzy na temat niesporczaków archipelagu Svalbard, ale też generalnie całego rejonu arktycznego, **główne cele mojej rozprawy doktorskiej to:**
- zbadanie różnorodności gatunkowej niesporczaków w ekosystemach tundrowych i glacjalnych,
- porównanie fauny Tardigrada tundry i lodowców,
- przetestowanie hipotezy, że morfologia oraz położenie kriokonitów wpływają na zagęszczenia Tardigrada,
- przetestowanie hipotezy, że guano z kolonii ptaków planktonożernych wpływa na zagęszczenie i różnorodność niesporczaków w tundrze,
- ocena wpływu zróżnicowania siedliska na zagęszczenie i różnorodność niesporczaków w porostach.

W pierwszej części pracy doktorskiej przedstawiam opis nowego dla wiedzy gatunku niesporczaka – *Isohypsibius karenae*. W dwóch próbach mchów zebranych z tundry na Spitsbergenie znalazłem 5 gatunków niesporczaków, w tym jeden nowy dla nauki. Łącznie z próbek wyizolowałem i spreparowałem 32 okazy oraz 9 wylinek należących do nowego taksonu. Opis morfologiczny uzupełniłem o dane morfometryczne dla 33 cech zmierzonych w zakresie od 1 do 15 osobników. Łącznie wykonałem 270 pomiarów, które zostały wykorzystane także w diagnozie różnicującej. Nowy gatunek różni się od innych opisanych do tej pory podobnych gatunków z rodzaju *Isohypsibius* Thulin, 1928 kombinacją następujących cech: obecnością retikularnej rzeźby na kutikuli oraz kutykularnych barów pod pazurami na trzech pierwszych parach odnóży, wzrastającą długością makroplakoidów w gardzieli (1<2<3), innym ułożeniem ząbków w gardzieli, a także szerszą i dłuższą rurką gardzielową. Opis taksonu zwiększa liczbę znanych gatunków z rodzaju *Isohypsibius* na Svalbardzie do 13. Jednak podkreślam także w pracy, że stare opisy, opierające się o analizy

okazów na sprzęcie optycznym niskiej jakości, wymagają rewizji i potwierdzenia statusu taksonomicznego notowanych dotychczas gatunków w rodzaju *Isohypsibius*. W świetle opisu nowych, morfologicznie podobnych rodzajów (np. *Doryphoribius* Pilato, 1969, *Thulinius* Bertolani, 2003, czy *Pseudobiotus* Nelson, 1980) cechy definiujące wyższe taksony takie jak lamina brzuszna czy obecność i liczba lamelli, ze względu na brak odpowiednich narzędzi mikroskopowych mogły zostać pominięte w starych opisach gatunków przyporządkowanych do rodzaju *Isohypsibius*.

W drugiej części pracy przedstawiam wyniki analiz 28 prób mchów, porostów oraz gleby zebranych z wysp Nordaustlandet, Edgeøya i Prins Karls Forland. Z prób wyizolowałem 324 okazy, 15 wylinek oraz 132 jaja niesporczaków. Na wyspie Nordaustlandet niesporczaki zostały zbadane po raz pierwszy i odnotowałem tam pięć gatunków Tardigrada. Ponadto w analizowanym materiale znalazłem osiem nowych gatunków dla wyspy Edgeøya oraz cztery dla Prins Karls Forland. Najczęściej występującymi gatunkami w próbkach były: *Testechiniscus spitsbergensis* (Scourfield, 1897), *Mesobiotus harmsworthi harmsworthi* (Murray, 1907), i *Macrobiotus islandicus islandicus* Richters, 1904. Rozdział drugi ma także charakter kwerendy na temat niesporczaków w Archipelagu Svalbard. W pracy tej podsumowałem dotychczasową wiedzę (30 publikacji) na temat Tardigrada Svalbardu i przygotowałem zestawienie gatunków dla 11 dotychczas zbadanych wysp z komentarzami na temat ich obecnego statusu taksonomicznego. W pracy podkreśliłem fakt, że stare informacje na temat przedstawicieli grup gatunków takich jak m.in. grupa *hufelandi*, grupa *dujardini* i grupa *convergens* ze względu na rewizje taksonomiczne wymagają ponownego potwierdzenia. Liczba poprawnie oznaczonych gatunków niesporczaków na Svalbardzie wynosi 85, w tym pięć gatunków endemicznych: *Bryodelphax parvuspolaris* Kaczmarek i in. 2012, *Isohypsibius ceciliae* Pilato et Binda, 1987, *I. coulsoni* Kaczmarek i in. 2012, *I. karenae* Zawierucha, 2013, i *Tenuibiotus voronkovi* (Tumanov, 2007).

Część trzecia to integratywna redeskrypcja gatunku *Tenuibiotus voronkovi* (Tumanov, 2007) przy użyciu metod taksonomii klasycznej opartej na opisie morfologicznym i morfometrycznym, ale także przy użyciu metod biologii molekularnej. Głównym celem pracy było zbadanie zmienności morfometrycznej i molekularnej gatunku oraz jego ponowny opis. *Tenuibiotus voronkovi* oryginalnie został opisany na podstawie materiału obejmującego dwa osobniki i 5 jaj. Jednakże analizowane okazy miały uszkodzone tylne części ciała. Ponadto autor opisu oryginalnego nie uwzględnił istotnych taksonomicznie pomiarów cech

morfologicznych. W pracy uzupełniam opis gatunku opierając swoje analizy o oryginalny paratyp wypożyczony z kolekcji autora gatunku, a także osobnikach i jajach znalezionych na wyspach: Spitsbergen, Nordaustlandet oraz Edgeøya. Opis taksonu uzupełniłem o informacje morfologiczne na temat obecności oczu, budowy pazurków na IV parze odnóży, wcięciu w drugim makroplakoidzie oraz różnicach w wielkości wypustek jaj. Dodatkowo uzupełniłem opis o dane morfometryczne dla: szerokości rurki gardzielowej, długości laminy brzusznej, pazurów na odnóżach I i II pary, długości wypustek, długości podstawy wypustki oraz dystansu między wypustkami jaj. Łącznie uzupełniłem opis o dane morfometryczne dla 33 cech zmierzonych w zakresie od 13 do 27 osobników oraz 5 cech zmierzonych w zakresie od 3 do 53 na jajach. Porównanie pomiarów długości ciała okazów zebranych w gradiencie szerokości geograficznej między wyspami (Edgeøya i Nordaustlandet) nie wykazało różnic. Znaleziono jednak istotne różnice między szerokością bazy wypustek na jajach oraz odległością pomiędzy wypustkami. Dane molekularne obejmowały cztery uniwersalnie używane markery molekularne w integratywnej taksonomii niesporczaków: COI mRNA, ITS rRNA, 28S rRNA w domenie D1-D3 oraz dodatkowy 18S rRNA. DNA wyizolowano z trzech dorosłych osobników oraz jednego jajka. W obrębie: 28S rRNA znaleziono dwa haplotypy, w COI i ITS po trzy haplotypy. Niski dystans genetyczny między haplotypami w obrębie COI i ITS (<3%) wskazuje, że wszystkie sekwencje należą do jednego gatunku. Dodatkowo przeanalizowałem opisy oraz fotografie gatunku *T. willardi* (Pilato, 1977) z pracy Dastycha (1985) oraz oryginalne fotografie okazów typowych tego gatunku (otrzymanych dzięki uprzejmości profesora Giovanni Pilato, Uniwersytet w Katanii, Włochy) oraz fotografie osobników z innych części Arktyki (otrzymanych dzięki uprzejmości profesora Reinhardta Kristensena, Muzeum Historii Naturalnej w Kopenhadze, Dania). Pozwoliło to wykazać, że gatunek *T. willardi* został błędnie oznaczony przez Dastycha (1985) i jest to w rzeczywistości *T. voronkovi*, który może mieć znacznie szerszy zasięg w Arktyce niż dotychczas sądzono. Budowa jaj niesporczaków jest uznawana za kluczową cechę taksonomiczną. Wyniki mojej pracy pokazują, że jaja należące do jednego gatunku mogą różnić się morfologicznie i morfometrycznie (może to być efekt zmienności lub metod utrwalenia) dlatego też w opisach powinno się analizować jak największą liczbę jaj do zbadania ich zmienności wewnątrzgatunkowej. Dodatkowo pokazałem, że pomimo różnic w budowie pazurków między rodzajem *Tenuibiotus* Pilato et Lisi, 2011 a rodzajami *Macrobiotus* C.A.S. Schultze, 1834 i *Paramacrobiotus* Guidetti, Schill, Bertolani, Dandekar et Wolf, 2009, na poziomie molekularnym rodzaj *Tenuibiotus* powinien być klasyfikowany w obrębie rodziny Macrobiotidae.

W części czwartej zajmuję się fauną niesporczaków zasiedlających kriokonity. Głównym celem pracy było opisanie morfologii, różnorodności i rozmieszczenia niesporczaków oraz określenia ich funkcji w sieciach troficznych na lodowcach. W pracy tej sprawdzałem także czy ekosystemy glacjalne są zasiedlane przez unikatowe gatunki Tardigrada. Materiał do badań obejmował 33 próby osadów z kriokonitów z sześciu lodowców zlokalizowanych na Spitsbergenie. W 25 próbach znaleziono niesporczaki należące do pięciu taksonów, są to: *Hypsibius dujardini* (Doyère, 1840), *Hypsibius* sp. A, *Isohypsibius* sp. A., *Pilatobius recamieri* (Richters, 1911) i jeden przedstawiciel rodziny Ramazzottiidae. *Hypsibius dujardini* oraz *P. recamieri* to gatunki notowane wcześniej z mszaków, porostów oraz zbiorników wodnych w arktycznej tundrze. Pozostałe taksony to gatunki jak dotąd stwierdzone tylko w kriokonitach. *Hypsibius* sp. A, *Isohypsibius* sp. A i przedstawiciel rodziny Ramazzottiidae to taksony nowe dla wiedzy, jednakże ze względu na stare i niekompletne opisy podobnych gatunków w przeszłości zdecydowałem się nie opisywać znalezionych okazów jako nowych. Pozwoliło to uniknąć formułowania niepełnej diagnozy różnicującej, tym samym kumulowania nieścisłości w taksonomii Tardigrada. W celu ułatwienia rozpoznawania w przyszłości gatunków z lodowców arktycznych, umieściłem w pracy ich diagnozy morfologiczne, uwagi na temat statusu taksonomicznego i podobieństw do innych gatunków, a także zdjęcia. W analizach porównawczych wykorzystałem wcześniej opublikowaną literaturę na temat niesporczaków z arktycznych kriokonitów (Dastych 1985, Grongaard i in. 1999) oraz materiał z kriokonitów z Grenlandii zdeponowany w Muzeum Historii Naturalnej w Kopenhadze. Dodatkowo posłużyłem się okazami zdeponowanymi w mojej kolekcji (wyniki prac opublikowano w Kaczmarek i in. 2012, Zawierucha i in. 2013, 2015c, 2016). Porównanie okazów wyraźnie wskazuje, że *Hypsibius* sp. A, *Isohypsibius* sp. A i przedstawiciel rodziny Ramazzottiidae to taksony zasiedlające wyłącznie kriokonity. W dyskusji podkreśliłem także fakt, że gatunek „*Hypsibius* ? *arcticus*" notowany przez Dastycha (1985) z kriokonitów na Spitsbergenie to gatunek opisany przeze mnie jako *Hypsibius* sp. A, który nie powinien być mylony z gatunkiem *H. arcticus* ze względu na inną strategię składania jaj (jaja składane w wylince, a nie bezpośrednio do środowiska). Opierając się o budowę aparatu gębowo-gardzielowego (Guil i Sanchez-Moreno 2013) wykazałem, że okazy znajdowane w kriokonitach są przedstawicielami grup niesporczaków roślinożernych i bakteriożernych. Biorąc pod uwagę, że (a) znalazłem niesporczaki w większości analizowanych próbek, (b) tworzą one unikatowe zgrupowania i (c) są konsumentami najwyższego rzędu w kriokoniatch, mogę uznać, że są stałym i charakterystycznym elementem glacjalnego biomu. Ponadto pokazałem w pracy, że występowanie niesporczaków

na lodowcach może mieć związek z koncentracją kationów takich jak Mg^{2+}, K^{+} i Ca^{2+}. Niniejszy rozdział podkreśla, że pomimo ekstremalnych warunków panujących na powierzchni lodowców, są one dogodnym siedliskiem dla mikroskopijnych zwierząt. Obecność unikatowych dla kriokonitów niesporczaków wyraźnie wskazuje, że są one charakterystycznymi siedliskami z innymi ich zgrupowaniami niż w tundrze. Ponadto zwierzęta te pełnią ważną funkcję jako konsumenci najwyższego rzędu w kriokonitach, tym samym niesporczaki mogą wpływać na obieg materii i konkurować o zasoby z pierwotniakami czy wrotkami.

W części piątej zbadałem zależność pomiędzy powierzchnią, głębokością i położeniem kriokonitów nad poziomem morza, a zagęszczeniami niesporczaków. W analizach wykorzystałem 38 prób osadów z kriokonitów z czterech lodowców zlokalizowanych na Spitsbergenie. Średnia (±SD): powierzchnia kriokonitów wynosiła 1287,21±2400,8 cm^2, głębokość 10,8±11,2 cm, położenie na wysokości 172,6±109,66 m. n.p.m. i zagęszczenie niesporczaków 24,9±33,0 osobników na gram mokrego osadu. Zagęszczenia niesporczaków osiągały maksymalne wartości dochodzące do 168 osobników/cm^3, 82 osobników/cm^2, 326 osobników/g^{-1} mokrej masy osadu i 624 osobniki/g^{-1} suchej masy osadu. W próbkach zidentyfikowałem pięć taksonów, są to: *Hypsibius dujardini, Hypsibius* sp. A*, Isohypsibius* sp. A*., Pilatobius recamieri* i jednego przedstawiciela rodziny Ramazzottiidae. Obliczony dla zmiennych model nie wyjaśnia zmienności zagęszczeń niesporczaków w kriokonitach. Wyniki pracy pokazują, że podstawowe założenia biogeograficzne mówiące, że wraz z wzrastającą powierzchnią obszaru wzrasta liczba gatunków i osobników danego taksonu (np. MacArthur i Wilson 1967, Root 1973) nie sprawdzają się w przypadku kriokonitów. Główną przyczyną braku zależności między zagęszczeniami Tardigrada a powierzchnią, głębokością i położeniem zbiorników wodnych na lodowcach w rejonach arktycznych może być ich charakterystyka. Te zlokalizowane w Arktyce są zwykle otwarte – bez powierzchniowej warstwy lodu. Intensywne topnienie lodowców w Arktyce wpływa na mieszanie osadów wewnątrz zbiornika i zaburzanie tego siedliska. Dodatkowo dochodzi tam do wypłukiwania osadów z dna kriokonitów (Mueller i in. 2001). Wszystkie te czynniki mogą mieć istotny wpływ na otrzymane wyniki. Jednakże pomimo zaburzeń spowodowanych intensywnym topnieniem niesporczaki zasiedlają arktyczne kriokonity w wyższych zagęszczeniach niż te na lodowcach w Antarktyce. Podsumowując, głównymi czynnikami, które mogą wpływać na zagęszczenia niesporczaków na lodowcach arktycznych jest wypłukiwanie osadów, ale mogą to być także kształt kriokonitów oraz ilość dostępnych składników odżywczych.

W części szóstej zbadałem zależność między kolonią ptaków planktonożernych *A. alle*, a niesporczakami zasiedlającymi tundrę. W pracy testuję następujące hipotezy badawcze:

H_1 Zagęszczenia niesporczaków są wyższe w obszarach nawożonych przez ptaki,

H_2 Skład gatunkowy niesporczaków różni się między obszarami nawożonymi i nie nawożonymi przez ptaki.

W celu przetestowania powyższych hipotez wyznaczyłem dwa transekty (każdy długości 1 km.) biegnące od brzegu morza do zboczy górskich w fiordzie Hornsund na Spitsbergenie. Transekt główny znajdował się pod bezpośrednim wpływem guana z kolonii alczyków, z kolei kontrolny zlokalizowany został poza wpływem kolonii i przelotu ptaków. W każdym transekcie co 100 metrów wyznaczyłem poprzeczny subtransekt, w którym zbierałem pięć próbek oddalonych od siebie o 5 metrów. Łącznie zebrałem 160 próbek mchów, porostów oraz próbek mieszanych – mchy i porosty (po 80 próbek w każdym transekcie). W sumie z badanych próbek wyizolowałem 1990 osobników należących do 32 taksonów z czego 25 oznaczyłem do poziomu gatunku. Zagęszczenie niesporczaków w transekcie głównym było istotnie wyższe od zagęszczenia w próbie kontrolnej. Znalazłem także różnice w zagęszczeniach między rodzajami próbek. Największa liczebność niesporczaków znaleziona została w próbkach mchów, niższa w próbkach mieszanych (mchy/porosty) i najniższa w porostach. Istotna statystycznie różnica w zagęszczeniach stwierdzona została pomiędzy mchami i porostami. Nie znalazłem istotnych różnic między różnorodnością gatunkową w badanych transektach. Analizy statystyczne wykazały także, że zmienne: transekt (czyli nawożenie lub jego brak) i rodzaj próbek (mchy, mchy/porosty, porosty) wyjaśniają istotne 16,2% zmienności w zgrupowaniach Tardigrada. Zmienna „transekt" wyjaśnia także zmienność w składzie gatunkowym niesporczaków. Z kolei rodzaj próbek nie wpływa istotnie na zgrupowania Tardigrada (mchy, mchy/porosty, porosty). Najczęściej występującym gatunkiem w próbkach był *P. recamieri* znaleziony w 35 próbkach w transekcie głównym i w 6 próbkach w kontrolnym. Gatunki wyraźnie związane z obszarem nawożonym to: *Isohypsibius elegans* Binda et Pilato, 1971, *Macrobiotus crenulatus* Richters, 1904 i *P. recamieri*. Gatunki silnie związane z transektem kontrolnym to: *Echiniscus granulatus* (Doyère, 1840), *Hypsibius convergens* (Urbanowicz,1925), *H. pallidus* Thulin, 1911 i *Testechiniscus spitsbergensis* (Scourfield, 1897). W analizowanym materiale znalazłem także cztery taksony nowe dla fauny Archipelagu Svalbard: *Microhypsibius bertolanii* Kristensen, 1982, *M.* cf. *formosus*, *Ramazzottiius* cf. *rupeus* i *Isohypsibius* cf. *reticulatus.* Niniejszy rozdział prezentuje pierwsze badania pokazujące pozytywny wpływ dostawy guana z kolonii

alczyków na liczebność Tardigrada. Kolonia alczyków może mieć wpływ pośredni na niesporczaki – ptaki produkują guano i użyźniają obszary w sąsiedztwie kolonii przez co jest tam większa biomasa roślin, które z kolei są siedliskiem dla Tardigrada. Jest to istotne, ponieważ w obszarach nawożonych jest więcej mszaków, w których jak pokazuję w badaniach, zagęszczenia niesporczaków są wyższe. Wyniki opisane w tym rozdziale podkreślają istotność użyźniania tundry przez ptaki i konieczność uwzględniania czynnika jakim jest guano ptaków w badaniach nad różnorodnością i wzorcami rozmieszczenia bezkręgowców w Arktyce.

W części siódmej oceniałem różnorodność oraz zagęszczenia niesporczaków w porostach z archipelagu Svalbard. W pracy testuje dwie hipotezy:

H1 *zróżnicowanie siedliska na przykładzie składu gatunkowego porostów w próbie wpływa na różnorodność gatunkową i zagęszczenia niesporczaków,*

H2 *w porostach z obszarów znajdujących się pod wpływem kolonii ptaków zagęszczenia niesporczaków są wyższe niż w porostach występujących poza koloniami.*

Do analiz wykorzystałem 45 próbek porostów zebranych z wysp: Spitsbergen, Nordaustlandet, Prins Karls Forland, Danskøya, Fuglesongen, Phippsøya i Parrøya. W dwunastu próbkach oznaczono więcej niż jeden gatunek porostu (do pięciu gatunków w próbce). W sumie z 26 próbek wyizolowałem 321 okazów niesporczaków należących do 23 taksonów (17 zidentyfikowanych do poziomu gatunku). W niniejszym rozdziale stwierdziłem po raz pierwszy niesporczaki na wyspach Danskøya, Fuglesongen, Phippsøya i Parrøya. Najczęściej występującymi gatunkami w próbkach były *Hypsibius pallidus* Thulin, 1911 (obecny w 9 próbkach), *Diphascon pingue pingue* (Marcus, 1936) (obecny w czterech próbkach), i *Adropion prorsirostre* (Thulin, 1928) (obecny w czterech próbkach). Najwyższe zagęszczenie niesporczaków na 10 g. suchej masy próbki wynosiło 720 okazów i zostało stwierdzone w próbce złożonej z dwóch gatunków porostów: *Cladonia arbuscula* i *Cladonia rangiferina*. Zagęszczenie niesporczaków i ich różnorodność gatunkowa nie były istotnie skorelowane z różnorodnością porostów w próbce. Zagęszczenia niesporczaków w porostach zebranych z obszarów pod wpływem guana z kolonii ptaków nie były istotnie wyższe od tych zebranych z obszarów poza wpływem kolonii. Biorąc pod uwagę wyniki na temat zagęszczeń opublikowane w poprzednich moich pracach, zagęszczenia niesporczaków są istotnie wyższe w mchach niż w porostach. Najwyższe zagęszczenia niesporczaków zostały znalezione w próbkach porostów nie posiadających kory, która może być czynnikiem ograniczającym dostęp do glonów czyli pokarmu dla roślinożernych Tardigrada.