

# Kenozoiczna dyspersja płytkowodnych otwornic bentosowych

## Antarktyki

### Streszczenie

Otwornice bentosowe są jedną z powszechnie badanych grup meiobentosu. Są one szeroko rozpowszechnione w wodach całego świata, włączając Antarktykę. Otwornice, ze względu na stosunkowo dobrze poznany zapis kopalny, stanowią ważne narzędzie w badaniach paleośrodowiskowych i ewolucyjnych. Obok analizy morfologicznej, badania molekularne zwiększają wiarygodność wyróżnień taksonomicznych i otwierają nowe możliwości badawcze. W rozprawie tej wykorzystano analizy molekularne do prześledzenia biogeografii otwornic w rejonie Cieśniny Drake'a i Antarktyki Zachodniej. Zbadano strukturę populacji, demografię, a także powiązania filogenetyczne typowo antarktycznych otwornic bentosowych ze szczególnym uwzględnieniem otwornic z rodziny Cassidulinidae.

Porównano zmienność molekularną ośmiu morfogatunków otwornic bentosowych z różnych obszarów Antarktyki Zachodniej (Szetlandy Południowe, Morze Rossa i Rothera) oraz z południowej Patagonii. Dane sugerują obecny i/lub niedawny przepływ genów poprzez Cieśninę Drake'a dla gatunków otwornic *Pullenia subcarinata* i *Trifarina earlandi* oraz dla pojedynczych molekularnych operacyjnych jednostek taksonomicznych (MOTU) z rodzajów *Micrometula* i *Hippocrepinella*. Jednak, zdecydowana większość zidentyfikowanych gatunków/MOTU wykazuje izolację allopatryczną. Struktura molekularna populacji różnych taksonów, zilustrowana przez sieci haplotypów, jest bardzo zmienna i wskazuje na zróżnicowane scenariusze dyspersji. Gatunki/MOTU antarktyczne wykazały topologie gwiaździste odzwierciedlające polodowcową ekspansję demograficzną i/lub przestrzenną z ograniczonych geograficznie refugium glacialnych, które mogły znajdować się na szelfie kontynentalnym Antarktyki. Proste topologie gwiaździste np. u *Micrometula*, *Psammophaga*, *Hippocrepinella* i *Pullenia subcarinata* sugerują ekspansję z pojedynczych refugium, złożone np. u *Trifarina earlandi* i *Globocassidulina biora* z wielokrotnych refugium, gdzie mogły wykształcić się odrębne ekotypy. Analiza niedopasowań nukleotydowych oraz testy neutralności Tajima's D i Fu's F potwierdziły tę ekspansję.

Niektóre gatunki/MOTU zamieszkujące Patagonię mają skomplikowaną topologię sieci haplotypów, co sugeruje bardziej stabilną i długotrwałą ewolucję, podczas gdy inne wykazały topologie gwiazdziste, które mogły odzwierciedlać zawężenie ich przestrzeni życiowej pod wpływem zlodowaceń Ameryki Południowej. Mamy tu do czynienia z młodą zmiennością po efekcie wąskiego gardła (ang. *bottleneck*), który mógł być spowodowany przez ekspansję lądolodu i zmianę warunków środowiskowych w czasie zlodowacenia. Rekonstrukcja filogenezy metodą bayesowską, wyskalowana z użyciem zegara molekularnego, sugeruje, że izolacja między gatunkami/MOTU antarktycznymi i patagońskimi miała miejsce po granicy eocen/oligocen około 34 mln lat temu. Wiek początków izolacji antarktycznych i patagońskich przedstawicieli badanych otwornic jest zróżnicowany. U otwornic jednokomorowych Monothalamida, izolacja ta miała miejsce wyraźnie wcześniej niż wśród przedstawicieli wapiennych Rotaliida. Zdaje się to być potwierdzeniem faktu, że rozdzielenie ekosystemów po obu stronach Cieśniny Drake'a było stopniowym procesem, który rozpoczął się ponad 30 mln lat temu i w pierwszej kolejności miał wpływ na gatunki zamieszkujące siedliska najbardziej płytkowodne. Wśród form wapiennych, wiek większości dywergencji wynosił 15 mln lat temu lub później, co sugeruje, że środkowy miocen, z jego wyraźnym ochłodzeniem klimatu Antarktyki, był ważnym okresem w kształtowaniu obecnych barier biogeograficznych pomiędzy płytkowodnymi organizmami bentosowymi z Antarktyki Zachodniej i południowej Patagonii.

Cassidulinidae należą do jednych z bardziej charakterystycznych antarktycznych otwornic bentosowych z rzędu Rotaliida. W dysertacji opracowano dane genetyczne dla rodzajów *Cassidulinoides*, *Globocassidulina* i *Ehrenbergina*. Celem tej części pracy była weryfikacja, na podstawie danych molekularnych, wyróżnień taksonomicznych stosowanych dla tych otwornic bentosowych zamieszkujących Antarktykę. Obecne badania pokazały, że w rodzaju *Cassidulinoides* odnotowano większą, niż dotychczas przypuszczano, liczbę gatunków. W strukturze sieci haplotypów gatunku *C. parkerianus* s. l. odnotowano odrębne zgrupowania sekwencji z Zatoki Admiralicji i z Morza Rossa, co wskazuje na obecność dwóch wyraźnie odmiennych jednostek taksonomicznych o nie zachodzących na siebie zasięgach geograficznych. Takie ograniczenie rozprzestrzenienia geograficznego w porównaniu z wokół-antarktycznym rozprzestrzenieniem innych, licznych otwornic antarktycznych wydaje się wskazywać na możliwość wąskiej specjalizacji ekologicznej u antarktycznych gatunków z rodzaju *Cassidulinoides*.

W przypadku rodzaju *Globocassidulina* potwierdzona została prawidłowość wyróżnienia gatunków *G. biora* i *G. subglobosa*. *Globocassidulina biora* jak i *G. subglobosa* są od dawna ugruntowanymi w literaturze gatunkami, ale ich odrębność genetyczna została dobrze udokumentowana dopiero w niniejszej pracy. Niemniej, zarówno ich zasięg geograficzny jak i morfologia skorupki zazębiają się. Oba gatunki z rodzaju *Globocassidulina* cechuje duże zróżnicowanie genetyczne, które idzie w parze z szerokim rozprzestrzenieniem geograficznym. Może to świadczyć o ich szerokiej tolerancji ekologicznej. Struktura sieci haplotypów gatunku *Ehrenbergina glabra* wydają się być bardzo prosta, niestety w tym przypadku trudno jest o bardziej dokładne obserwacje, ze względu na ograniczoną ilość danych.

Rekonstrukcja filogenezy metodą bayesowską wykazała, że *Ehrenbergina glabra* jest bliżej spokrewniona z rodzajem *Cassidulinoides* niż *Globocassidulina*, co znajduje także odzwierciedlenie w podobieństwie morfologii ich skorupki, rozwiniętych i dwuseryjnych w późniejszych etapach ontogenezy. Zróżnicowanie form antarktycznych w rodzajach *Globocassidulina* i *Cassidulinoides* nastąpiło po rozdzieleniu patagońskich i antarktycznych linii ewolucyjnych około 15-17 mln lat temu, czyli po środkowym miocenie, który był jednym z głównych etapów pogłębiania izolacji termalnej Antarktyki i rozwoju jej zlodowacenia. Zgrupowanie poza antarktycznych otwornic z rodzajów *Cassidulina* i *Globocassidulina* w obrębie osobnego kladu może sugerować polifiletyczny charakter rodzaju *Globocassidulina*, zdefiniowanego obecnie na podstawie morfologii skorupki. Obok blisko spokrewnionych filogenetycznie gatunków z rodzaju *Globocassidulina* z półkuli południowej (patagońskich i antarktycznych) występują także taksony zaliczane również na podstawie morfologii skorupki do *Globocassidulina*, ale bliżej spokrewnione z formami z rodzaju *Cassidulina* występującymi na półkuli północnej.

*Aucta Majda*

## Summary

Benthic foraminifera, which are widespread in the waters around the world (including Antarctica), are one of the most studied meiobenthic groups. They have well recognized fossil record and are an important tool in paleoenvironmental and evolutionary research. Next to the morphological analysis, molecular research increases the credibility of taxonomic distinctions and opens up new research opportunities. This dissertation uses molecular analyzes to track the biogeography of foraminifers in the Drake Passage and West Antarctica and examine the population structure and demography, as well as phylogenetic relationships typical of Antarctic benthic foraminifera, with particular emphasis on foraminifera from the Cassidulinidae family.

Eight morphospecies of benthic foraminifera from various areas of West Antarctica (South Shetland Islands, Ross and Rother Sea) and from southern Patagonia were genetically compared. The data suggest current and/or recent gene flow through the Drake Passage for the *Pullenia subcarinata* and *Trifarina earlandi* and for single molecular operational taxonomic units (MOTU) of *Micrometula* and *Hippocrepinella*. However, the vast majority of identified foraminifera species/MOTUs exhibits allopatric isolation. The molecular structure of the population of different taxa, illustrated by the haplotypes, shows high variability and suggest different dispersion scenarios. Antarctic species/MOTUs have shown radial topologies that reflect post-glacial expansion for geographically limited refugia that may have been located on the continental shelf of Antarctica. Simple star-like topologies, for example in *Micrometula*, *Psammophaga*, *Hippocrepinella* and *Pullenia subcarinata*, suggest expansion from a single refugium while for *Trifarina earlandi* and *Globocassidulina bora* from multiple refugia resulting and possible in the formation of separate ecotypes. The analysis of mismatch distribution and tests of neutrality support these expansion events.

In Patagonia, some species/MOTUs showed reticulate topologies suggesting a more stable and long-lasting evolution, while others showed radial topologies that could reflect the decrease of their living areas due to the influence of the South American glaciation. We are dealing here with a young dispersal after the bottleneck effect, which could have been caused either by glacier expansion or environmental changes during glacial periods. The reconstruction of Bayesian phylogenesis, calibrated by the molecular clock method, suggests

that the isolation between Antarctic and Patagonian species/MOTUs took place after the Eocene/Oligocene boundary about 34 million years ago. The age of the onset of the isolation of Antarctic from Patagonian populations varies among studied species. In single-chamber foraminifers Monothalamida this isolation took place earlier than among the representatives of the calcareous Rotaliida. This confirms the gradual separation of ecosystems on both sides of the Drake Passage that started over 30 million years ago and first affected the species that inhabit the most shallow-water habitats. Among the forms with calcareous tests, the ages of these divergences was 15 million years ago or younger, suggesting that the Middle Miocene with its cooling of Antarctica was an important period of shaping recent biogeographic barriers between shallow-water benthic organisms from West Antarctica and southern Patagonia.

Cassidulinidae are one of the most characteristic Antarctic Rotaliid benthic foraminifera. The genetic studies were carried on genera *Cassidulinoides*, *Globocassidulina* and *Ehrenbergina*. The aim of this part of dissertation was to verify taxonomic distinctions used for these benthic foraminifera inhabiting Antarctica using molecular approach. The results have identified more species in the genus *Cassidulinoides* than have been recognized so far. Moreover in the structure of haplotypes network for the *Cassidulinoides parkerianus* s. l., separate sequence assemblies from the Admiralty Bay and the Ross Sea were recorded indicating the presence of two clearly distinct taxonomic units with non-overlapping geographic ranges. This shows an ecological niche specialization in Antarctic genus *Cassidulinoides*.

In the genus *Globocassidulina*, *G. bitor* and *G. subglobosa* are long-established species in the literature, however, their genetic autonomy has been documented only in this work. Nevertheless, both their geographical range and the morphology of the shells overlap. Furthermore, both species show large genetic diversity, which correlates with wide geographical range. It may indicate a broad ecological tolerance. The structure of the haplotypes of the *Ehrenbergina glabra* characterized species seems to be very simple, but unfortunately, in this case, it is difficult to make more accurate observations due to the limited amount of data.

The Bayesian phylogenetic reconstruction showed that *Ehrenbergina glabra* is more closely related to the genus *Cassidulinoides* than *Globocassidulina*, which is also reflected in the similarities of their shell morphology, bi-serially uncoiling in the later ontogenetic stages.

The diversification of Antarctic forms within the genus *Globocassidulina* and *Cassidulinoides* occurred after the separation of Patagonian and Antarctic evolutionary lineages about 15-17 million years ago, i.e. after the Middle Miocene, which was one of the main stages of progressive thermal insulation of the Antarctic and the development of its continental glaciation. The grouping of non-Antarctic foraminifera from the *Cassidulina* and *Globocassidulina* species within a separate/single clade may suggest a polyphyletic nature of the genus *Globocassidulina*, which is currently defined based of shell morphology. Together with a number of closely phylogenetically related species from the southern hemisphere (Patagonian and Antarctic), some taxa showing analogous test morphology but more closely related to representatives of genus *Cassidulina* from the northern hemisphere are also included in the genus *Globocassidulina*.

*Aucta Majda*

