

ABSTRACT

The deep sea is the least understood ecosystem on Earth; for centuries it has been considered an azoic zone characterized by low temperature, high pressure, lack of light, and food deprivation. However, regardless of such harsh environmental conditions, the deep oceanic floor hosts an immensely diverse fauna including rare and uncommon species. The small invertebrates inhabiting the deep seafloor are considered a valuable component of the benthic ecosystems. Moreover, it is emphasised that knowledge about their diversity, biology and evolutionary history is essential for explaining the mechanisms that shape this diversity, and for assessing the resilience of ecosystems to natural and anthropogenic disturbances. These tasks are among the most urgent ones addressed by modern science, especially in view of pressures on the deep-sea ecosystems resulting from, *i.e.*, effects of accelerating climate change and the planned deep-sea mining.

The Typhlotanaidae constitute a diverse family of small deep-sea peracarids classified with the order Tanaidacea. The family is considered an important component of the oceanic macrobenthic community, currently known to consist of 124 formally described species representing 14 genera. The family is characterised by the presence of three-articulated antennae and the lack of eyes, but also by the clinging apparatus at the last three pairs on pereopods, which is considered a unique morphological adaptation to facilitate the animal's movement inside the tube. The lack of eyes in the Typhlotanaidae might be explained by their deep-sea origin, although some typhlotanuids are present at shallow depths at high latitudes. The systematic and evolutionary history of the Typhlotanaidae is poorly understood; its monophyly has been questioned several times.

The central goal of this dissertation was to explore the diversity and evolutionary history of the Typhlotanaidae based on the collection of a total of 11,179 specimens extracted from historical collections stored in several natural history museums, including the National Museum of Natural History (Paris, France), the Perlan Museum (Reykjavik, Iceland), the Natural History Museum (London, UK), the Natural History Museum of Denmark (Copenhagen, Denmark), the Museum of Comparative Zoology at Harvard University (Cambridge, USA), and Museums Victoria (Melbourne, Australia) as well as from

collections obtained during a series of most recent deep-sea expeditions, e.g., DIVA, IceDIVA, KuramBio, SokhoBio, IceAGE and JPIO.

The research aimed at preparing the dissertation resulted in the description of 26 species new to science. Moreover, 15 new genera were erected and three new subfamilies and three new families were proposed and one subfamily was re-established. As a result, the number of the recent Paratanaoidea increased from 846 to 869 (by 3%), the number of deep-sea families increasing from 19 to 22 (by 16%). DNA extraction was possible only from samples supplied by the most recent collections, fixed and preserved in ethanol. Amplification of three molecular markers (COI, H3 and 18S) yielded a total of 159 sequences. This resulted in an increase of the number of sequences available in GenBank from 24 to 183. Analysis of the genetic data used showed that, contrary to earlier assumptions, the Typhlotanidae do not form a joint phylogenetic lineage with Leptognathiidae and Nototanaidae. Moreover, it was demonstrated that the genera with a three-articulated antennule and without prickly tubercles in the clinging apparatus of pereopods 4–6 do not represent a common evolutionary lineage. Instead, *Meromonakantha*, *Paratyphlotanais* and *Hamatipeda* form separate clades, at the level of families, in the superfamily Paratanaoidea, while *Typhlamia* is now recognised as belonging to a new subfamily. Results of the molecular analyses allowed to conclude that the Typhlotanidae with relatively short bodies ('stout-bodied' forms; body ≤ 6.0 L:W) form a natural evolutionary lineage, unlike the 'slender-bodied' forms. The relatively long-bodied typhlotanids ('slender-bodied' forms) are represented in each clade now delineated as new subfamilies. Based on the results obtained, it is concluded that the taxa with a rounded edge of the first pereonite (an example from the COI, H3 and 18S trees), most likely represent a monophyletic clade.

All the studied taxa from the NW Pacific, N Atlantic and SE Australia showed relatively narrow geographic distributions, each restricted to a specific area, basin or marine region. Distribution of the typhlotanid fauna may be related to topography of the ocean floor. A seamount ridge, oriented perpendicularly to the main axis of the Kuril-Kamchatka Trench, seemed to influence the distribution of typhlotanid species, grouping 67.5% of all individuals of *Typhlamia genesis*. For six out of 15 'stout-bodied' forms recorded in the N Atlantic, a clear split could be drawn between the fauna of the N and S of the Greenland-Iceland-Faroe (GIF) axis. Environmental variables analysed in the N Atlantic pointed

to depth and temperature as important controls on the spatial distribution. Non-parametric correlation analysis showed the abundance of *Typhlamia genesis* to be the lowest at stations with higher concentrations of silica, calcium, and strontium, the highest abundances being recorded in areas rich in manganese and potassium. *Starkus sirene* was abundant in places rich in organic carbon, and *Baratheonus roberti* revealed no significant correlation with the environmental variables recorded.

A first attempt was made to calibrate a phylogenetic tree for the Tanaidacea to constrain the Typhlotanaidae age. Results suggest that the family Typhlotanaidae evolved about 15.4–5.6 Mya and confirm earlier assumption that the deep-sea paratanaoids might be evolutionary young.

STRESZCZENIE

Głębiny oceaniczne są uznawane za najslabiej poznany ekosystem Ziemi i z uwagi na niską temperaturę, wysokie ciśnienie, brak światła i niedobór pożywienia przez wieki uważane były za strefę azoiczną. Ekosystemy dna oceanicznego zamieszkiwane są przez niezwykle różnorodną faunę reprezentowaną przez rzadkie i endemiczne gatunki. Małe bezkręgowce są uważane za ważny element głębokowodnych ekosystemów bentosowych, a wiedza o ich różnorodności, biologii i historii ewolucyjnej jest kluczowa dla wyjaśnienia mechanizmów kształtujących tę różnorodność, a także w ocenach odporności ekosystemów na zaburzenia naturalne i antropogeniczne. Poznanie tej różnorodności i wspomnianych mechanizmów ewolucyjnych należą do kluczowych zadań stawianych współczesnej nauce, szczególnie w świetle pogłębiającej się presji jakiej doświadczają ekosystemy głębokowodne wskutek przyspieszających zmian klimatycznych i planowanego górnictwa głębinowego.

Typhlotanidae to zróżnicowana głębinowa rodzina małych toboraków (Peracarida) zaliczana do rzędu kleszczugowców (Tanaidacea). Typhlotanidae są bardzo różnorodnym i ważnym elementem makrobentosu dna oceanicznego, reprezentowanym przez 124 formalnie opisane gatunki klasyfikowane do 14 rodzajów. Rodzina charakteryzuje się obecnością trójczłonowych czułków i brakiem oczu, a także aparatem czepnym na ostatnich trzech parach pereopodów, który uważany jest za unikalne przystosowanie morfologiczne ułatwiające poruszanie się zwierzęcia wewnątrz rurki. Brak oczu u Typhlotanidae można tłumaczyć raczej głębinowym pochodzeniem, choć niektóre Typhlotanidae występują na płytkich głębokościach w wysokich szerokościach geograficznych. Systematyka i filogeneza Typhlotanidae praktycznie nigdy nie stanowiła przedmiotu badań, a jej monofiletyczność była kilkakrotnie kwestionowana.

Nadrzędnym celem niniejszej rozprawy doktorskiej była ocena różnorodności i zbadanie historii ewolucyjnej Typhlotanidae na podstawie kolekcji 11 179 osobników pochodzących z historycznych kolekcji zdeponowanych w kilku muzeach historii naturalnej, tj: National Museum of Natural History (Paryż, Francja), Perlan Museum (Reykjavik, Islandia), Natural History Museum (Londyn, Wielka Brytania), Natural History Museum of Denmark (Kopenhaga, Dania), Museum of Comparative Zoology w Harvard University (Cambridge, USA), Museums Victoria (Melbourne, Australia), a także zebranych w trakcie

kilku wypraw głębokowodnych, np.: DIVA, IceDIVA, KuramBio, SokhoBio, IceAGE i JPIO.

W wyniku realizacji rozprawy opisano 26 nowych gatunków, a także utworzono 15 nowych rodzajów, trzy nowe podrodziny, trzy nowe rodziny i redefiniowano jedną podrodzinę. W wyniku prezentowanych badań liczba Paratanaoidea zwiększyła się z 846 do 872 (wzrost o 3%), a liczba głębokowodnych rodzin Tanaidacea z 19 do 22 (wzrost o 16%). Ekstrakcja DNA była możliwa tylko w przypadku prób pochodzących z najnowszych kolekcji, utrwalonych i konserwowanych w etanolu. Amplifikacja trzech markerów molekularnych (COI, H3 i 18S) pozwoliła na uzyskanie 159 sekwencji i zwiększenie liczby sekwencji dostępnych w GenBanku z 24 do 183. Analiza wykorzystanych danych genetycznych wykazała, że wbrew wcześniejszym przypuszczeniom Typhlotanidae nie tworzą wspólnej linii filogenetycznej z Leptognathiidae i Nototanidae. Ponadto wykazano, że rodzaje z trójczłonowym czułkiem pierwszej pary i pozbawione 'prickly tubercles' w aparacie czepnym pereopodów 4–6 nie reprezentują wspólnej linii ewolucyjnej. Trzy rodzaje: *Meromonakantha*, *Paratyphlotanais* i *Hamatipeda*, tworzą odrębne kłady na poziomie rodziny w nadrodzinie Paratanaoidea, a *Typhlamia* jest obecnie uznawana za nową podrodzinę. Wyniki analizy molekularnej doprowadziły do wniosku, że Typhlotanidae o stosunkowo krótkim ciele (formy "stout-bodied"; ciało $\leq 6,0$ L:W) tworzą naturalną linię ewolucyjną, w przeciwieństwie do form 'slender-bodied'. Typhlotanidae o stosunkowo długich ciałach (formy 'slender-bodied') są reprezentowane w każdym z kładów wydzielonych obecnie jako nowe podrodziny. Na podstawie uzyskanych wyników można zakładać, że taksony o zaokrąglonych krawędziach pierwszego pereonitu (z drzewa COI, H3 i 18S), również reprezentują monofiletyczny kład.

Celem niniejszej rozprawy doktorskiej było poznanie historii ewolucyjnej rodziny Typhlotanidae i ocena jej różnorodności biologicznej. Była to pierwsza próba zbadania ewolucji tej głębokowodnej rodziny oraz pierwsza dla podrzędu Tanaidomorpha z wykorzystaniem markerów molekularnych. Obiektem badań były Typhlotanidae (Tanaidacea: Peracarida), które stanowią bardzo różnorodną rodzinę skorupiaków bentosowych.

Wszystkie badane taksony pochodzące z NW Pacifiku, N Atlantyku i SE Australii charakteryzowało stosunkowo wąskie rozmieszczenie geograficzne ograniczone do określonego obszaru, basenu lub regionu. Wykazano, że topografia dna oceanicznego może

wpływać na rozmieszczenie fauny Typhlotanidae. Grzbiet podmorski usytuowany prostopadle do głównej osi Rowu Kurylskiego Kamczatki, prawdopodobnie ogranicza rozmieszczenie gatunków Typhlotanidae (67.5% wszystkich osobników *Typhlamia genesis* występowało tylko z jednej strony grzbietu). W przypadku sześciu z 15 gatunków 'stout-bodied' odnotowanych w N Atlantyku, zaobserwowano wyraźny podział pomiędzy fauną występującą na północy i południu od grzbietu Grenlandia-Islandia-Faroe (GIF). Analizowane zmienne środowiskowe w północnym Atlantyku, pozwalają sądzić, że temperatura jest kluczową zmienną decydującą o rozmieszczeniu przestrzennym badanych Typhlotanidae. Analiza korelacji nieparametrycznej wykazała, że liczebność *Typhlamia genesis* była najniższa na stacjach o wyższej zawartości krzemionki, wapnia i strontu, natomiast najwyższa w obszarach bogatych w mangan i potas. *Starkus sirene* występował licznie w miejscach zasobnych w węgiel organiczny, a *Baratheonus roberti* nie wykazał istotnych korelacji z badanymi zmiennymi środowiskowymi.

Podjęto pierwszą próbę kalibracji drzewa filogenetycznego dla Tanaidacea w celu określenia wieku rodziny Typhlotanidae. Wyniki badań pozwalają sądzić, że rodzina Typhlotanidae wyewoluowała około 15.4–5.6 Mya i potwierdzają wcześniejsze przypuszczenia, że głębinowe Paratanidae są relatywnie młodą filogenetycznie grupą.