

TAKSONOMIA OCHOTKOWATYCH Z PLEMENIA TANYTARSINI (DIPTERA: CHIRONOMIDAE) EOCEŃSKIEGO BURSZTYNU BAŁTYCKIEGO

Marta Zakrzewska

Niniejszą rozprawę stanowi zbiór publikacji wyników badań nad najstarszymi znanymi muchówkami z plemienia Tanytarsini, zachowanymi w postaci inkluzji w bursztynie, w aspekcie ich taksonomii i możliwych kierunków ewolucji trwającej od co najmniej 50 milionów lat. Tanytarsini to jedno z największych plemion rodziny Chironomidae - wyjątkowo różnorodnej grupy owadów o ogromnym znaczeniu w strukturach ekosystemów wodnych, w bioindykacji, również w ujęciu badań paleoekologicznych. Prezentowana poniżej wiedza na temat eoceńskich Tanytarsini umożliwiła zbadanie ich związków z fauną współczesną, tym samym dając podsta wę do rozważań na temat podziału systematycznego i filogenezy, a także biogeografii oraz ewolucji różnorodności fauny tego plemienia.

Zbadane okazy Tanytarsini są częścią trzech bogatych kolekcji: Muzeum Inkluzji w Bursztynie Uniwersytetu Gdańskiego [4], zbiorów państwa Hoffeins zdeklarowanych do depozytu w Niemieckim Instytucie Entomologicznym Senckenberg [2, 5, 6] (obie kolekcje oparte na inkluzjach w bursztynie pochodzącym ze złóż regionu Zatoki Gdańskiej), a także kolekcji Instytutu Zoologii Narodowej Akademii Nauk Ukrainy [1, 3] (inkluzje w bursztynie pozyskanym ze złóż regionu Rovno). W myśl obecnie przyjmowanej koncepcji dotyczącej pochodzenia bursztynu, dla materiału pozyskanego w obu regionach przyjęto wspólną nazwę „bursztyń bałtycki”. Po wstępnej ocenie, wybrane bryłki zostały ręcznie przycięte, oszlifowane i wypolerowane celem uzyskania jak najwyższej przejrzystości. Umożliwiło to obserwacje w powiększeniu do 400×, wykonanie pomiarów oraz ilustrowanych opisów struktur diagnostycznych, w większości przypadków mieszczących się w zakresie kilkudziesięciu mikrometrów. Łącznie zbadalam niemal 1600 inkluzji Chironomidae, spośród których ponad 100 okazów należało do Tanytarsini, w tym 68 wystarczająco dobrze zachowanych – opisanych i/lub oznaczonych do gatunku.

Rozprawa obejmuje opisy taksonów w zdecydowanej większości wcześniej nieznanych. Przeprowadzone badania wyłoniły trzy nowe fosylne rodzaje: *Archistempellina*, *Corneliola* i *Eonandeva*, oparte łącznie na opisach sześciu nowych gatunków. Kolejnych

10 nowych gatunków należy do *Caladomyia* i *Rheotanytarsus*, rodzajów dotychczas znanych wyłącznie z gatunków współczesnych, a także *Stempellinella* i *Tanytarsus*. W efekcie przeprowadzonych badań lista Tanytarsini z bursztynu bałtyckiego objęła 8 rodzajów z 20 gatunkami - wszystkie ujęte w rozprawie i kluczach do oznaczania.

†***Archistempellina* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Archistempellina bifurca* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Archistempellina falcifera* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Archistempellina perkovskyi* Gilka et Zakrzewska, 2014**

Caladomyia Säwedal, 1981

†***Caladomyia szadziewskii* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Corneliola* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Corneliola avia* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Eonandeva* Gilka et Zakrzewska, 2015**

†***Eonandeva helva* Gilka et Zakrzewska, 2015**

†***Eonandeva latistyla* Gilka et Zakrzewska, 2015**

Rheotanytarsus Thienemann et Bause, 1913

†***Rheotanytarsus alliciens* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Rheotanytarsus hoffeinsorum* Gilka, Zakrzewska et Krzemiński, 2016**

Stempellina Thienemann et Bause, 1913

† *Stempellina exigua* Seredusz et Wichard, 2007

Stempellinella Brundin, 1947

†*Stempellinella bicorna* Seredusz et Wichard, 2007

†***Stempellinella electra* Gilka et Zakrzewska, 2015**

†***Stempellinella fibra* Gilka, Zakrzewska et Krzemiński, 2016**

†***Stempellinella ivanovae* Gilka et Zakrzewska, 2014**

Tanytarsus van der Wulp, 1874

†***Tanytarsus congregabilis* Gilka et Zakrzewska, 2013**

†***Tanytarsus crocota* Gilka, Zakrzewska et Krzemiński, 2016**

†*Tanytarsus fereci* Gilka, 2011

†***Tanytarsus glaesarius* Gilka et Zakrzewska, 2015**

†***Tanytarsus protogregarius* Gilka et Zakrzewska, 2015**

†*Tanytarsus serafini* Gilka, 2010

Z uwagi na istotną pozycję w rozważaniach nad filogenezą plemienia, w rozprawie uwzględniłam również jedyny znany fosylny gatunek z rodzaju *Nandeva*, opisany z eoceńskiego bursztynu Fushun z północnych Chin.

Nandeva Wiedenbrug, Reiss *et* Fittkau, 1998

†*Nandeva pudens* Gilka, Zakrzewska, Baranov, Wang *et* Stebner, 2016

W myśl obecnie przyjętej koncepcji podziału systematycznego, eoceńskie Tanytarsini reprezentują rodzaje zaliczane do obu znanych współcześnie podplemion: Tanytarsina (*Caladomyia*, *Rheotanytarsus* i *Tanytarsus*) i Zavreliina (*Stempellina*, *Stempellinella* oraz prawdopodobnie *Corneliola* i *Archistempellina*).

W bursztynie bałtyckim podplemię Tanytarsina jest reprezentowane przede wszystkim przez rodzaj *Tanytarsus*, w części z gatunkami należącymi do grup notowanych współcześnie i skupiających formy limnofilne: *Tanytarsus congregabilis* (grupa *lugens*) [1], *Tanytarsus fereci* (grupa *mendax*) [6], *Tanytarsus protogregarius* (grupa *gregarius*) [4]. Wyjątkowa budowa *Tanytarsus crocota* [6], a także kombinacja cech *Tanytarsus glaesarius* [4], nawiązujących do tych znanych w grupach *chinyensis*, *eminulus* i *mendax*, uniemożliwiają włączenie powyższych gatunków do którejkolwiek znanej grupy i niewykluczone, że w toku dalszych badań wskażą konieczność wyodrębnienia grup nowych. Interesującą pozycję w rodzaju zajmuje *Tanytarsus serafini*, stanowiący monotypową, wymarłą grupę, prawdopodobnie najbliższą grupom *mendax* i *eminulus* [1, 4, 6]. Rodzajem odnotowanym po raz pierwszy w eocenie jest *Rheotanytarsus* z dwoma gatunkami. *Rheotanytarsus alliciens* [1] i *Rheotanytarsus hoffeinsorum* [6] łączą cechy charakterystyczne dla współczesnych przedstawicieli rodzaju z cechami interpretowanymi jako plezjomorfie, wskazującymi na wyraźne relacje z grupą ancestralną z udziałem *Tanytarsus*. Preferencje siedliskowe zdecydowanej większości współczesnych *Rheotanytarsus* pozwalają przypuszczać, że eoceńskie gatunki również zasiedlały wody bieżące. Trzecim rodzajem z podplemienia Tanytarsina odnotowanym w bursztynie bałtyckim jest *Caladomyia* z jedynym znanym fosylnym gatunkiem *Caladomyia szadziewskii*, którego budowa wskazuje na bliskie pokrewieństwo z *Tanytarsus* [2].

Podplemię Zavreliina w bursztynie bałtyckim jest reprezentowane przez co najmniej dwa rodzaje: *Stempellina* (1 gatunek) oraz *Stempellinella* (4 gatunki). Trzy gatunki opisane w pracach stanowiących niniejszą rozprawę to *Stempellinella electra* [4], *Stempellinella fibra* [6] i *Stempellinella ivanovae* [3] - każdy posiadający unikalne cechy umożliwiające

interpretację niektórych trendów ewolucyjnych istotnych w formułowaniu związków między taksonami Zavreliina i innymi Tanytarsini. Istotną pozycję w rozumieniu powiązań filogenetycznych w podplemieniu Zavreliina i plemienu Tanytarsini zajmują także *Corneliola* i *Archistempellina*. Wstępna analiza przeprowadzona na podstawie matrycy cech wszystkich znanych rodzajów Tanytarsini pasuje monotypowy rodzaj *Corneliola* w podplemieniu Zavreliina i wskazuje na bliskie relacje ze współczesnym rodzajem *Constempellina* [1]. *Archistempellina* z trzema gatunkami: *Archistempellina bifurca*, *Archistempellina falcifera* oraz *Archistempellina perkovskyi*, poza unikalną dla rodzaju kombinacją cech oka, czułka i skrzydła, prezentuje relatywnie prostą budowę struktur aparatu kopulacyjnego (hypopygium). Pierwotny plan budowy przydatków (wolselli) hypopygium wskazuje na bliskie relacje *Archistempellina* z rodzajem *Stempellina*. Co ciekawe, ich budowa nawiązuje również do homologicznych struktur w siostrzanym plemienu Chironomini. W tym przypadku pozycja *Archistempellina* jako grupy siostrzanej zarówno względem wszystkich Zavreliina jak i większości rodzajów Tanytarsini jest prawdopodobna [1, 3].

Kluczową pozycję w filogenezie Tanytarsini zajmuje rodzaj *Eonandeva*, włączony na podstawie dwóch gatunków. *Eonandeva helva* i *Eonandeva latistyla*, mimo nietypowej, wyjątkowo prostej budowy hypopygium zaliczono do Tanytarsini w oparciu o kompletny zestaw cech skrzydła typowych dla plemienia [5]. Pozycję tego rodzaju w układzie powiązań filogenetycznych rozważano w zestawieniu z siostrzanym rodzajem *Nandeva*, z jedynym znanym fosylnym gatunkiem *Nandeva pudens* opisanym z chińskiego bursztynu Fushun (wczesny eocen, 50-53Ma) [7]. Oba rodzaje stanowią prawdopodobną wspólną grupę sięgającą punktu odejścia linii Tanytarsini od pozostałych plemion podrodziny Chironominae, tj. Pseudochironomini lub Chironomini. Związki filogenetyczne pomiędzy *Nandeva*, *Eonandeva* oraz pozostałymi Tanytarsini pozostają kwestią otwartą, zwłaszcza w świetle niejasnej pozycji systematycznej *Nandeva*, dotychczas włączanego do każdego z trzech plemion podrodziny Chironominae. Zakładając, że oba rodzaje – *Nandeva* i *Eonandeva* - należą do Tanytarsini lub stanowią grupę/grupy siostrzane tego plemienia, dopuszcza się co najmniej trzy możliwe koncepcje: 1) *Eonandeva* jako wymarła grupa siostrzana Tanytarsini, z włączeniem *Nandeva* do tego plemienia; 2) *Eonandeva* + *Nandeva* jako grupa siostrzana wobec pozostałych/większości rodzajów, włączona do plemienia Tanytarsini; 3) *Eonandeva* + *Nandeva* jako grupa siostrzana Tanytarsini, wyłączona z plemienia. Ostatnia koncepcja wiązałaby się jednak z koniecznością zweryfikowania diagnozy Tanytarsini opartej na cechach skrzydła, a także diagnoz pozostałych plemion podrodziny Chironominae [7].

Szczegółowe analizy cech morfologicznych poznanych taksonów w zestawieniu z potencjalnie najbliższymi spokrewnionymi przedstawicielami notowanymi współcześnie pozwoliły na zdefiniowanie lub zredefiniowanie ich stanu w kontekście możliwych trendów przekształceń. Interpretacje stanu cech czułka [1, 3, 4, 6], skrzydła [1, 5, 7], hypopygium [1-7] oraz proporcji nóg [4], a także homologii niektórych struktur [1-3] zaprezentowano pod kątem ich wykorzystania w analizie filogenetycznej. Przeprowadzenie planowanej analizy wymaga jednak uzupełnienia bazy wyników/cech w oparciu o badania co najmniej kilku kolejnych, nadal nie opisanych taksonów z bursztynów eoceńskich pochodzących spoza regionu bałtyckiego [prace w przygotowaniu].

Poruszane w rozprawie aspekty biogeografii wyraźnie wskazują na odmienny od współczesnego obraz rozmieszczenia Tanytarsini w eocenie. Dowodzą tego zarówno stwierdzenia *Caladomyia* w bursztynie bałtyckim [2] - rodzaju współcześnie notowanego w regionie neotropikalnym, jak również *Nandeva* w bursztynie z północnych Chin - rodzaju obecnie znanego z neotropiku i Australii [7]. Pozostałe rodzaje Tanytarsini odnotowane w eoceńskim bursztynie bałtyckim i występujące obecnie mają zasięg kosmopolityczny.

Porównanie różnorodności fauny i analiza możliwego tempa specjacji na podstawie wyników badań kopalnych Tanytarsini pozyskanych na przestrzeni ostatnich kilku lat, w zestawieniu z fauną współczesną badaną od ponad 200 lat, może mieć jedynie charakter poglądowy. Co więcej, dotyczy ono obszarów podlegających przekształceniom na przestrzeni kilkudziesięciu milionów lat. Zestawienie takie wskazuje na znaczne dysproporcje: 8 rodzajów i 20 gatunków znanych z bursztynu bałtyckiego na 16 rodzajów i 190 gatunków współczesnych notowanych w Europie [6]. Gatunkami stwierdzonymi we wszystkich zbadanych kolekcjach, w tym w bursztynie pozyskiwanym ze złóż ukraińskich są *Corneliola avia* i *Tanytarsus serafini* - uznane za liczebne i/lub częste. Gatunkami pojawiającymi się często, lecz w postaci pojedynczych, co najwyżej dwóch okazów (syninkluzje) były *Tanytarsus glaesarius* i *Tanytarsus protogregarius*. Na tle zbadanych zbiorów bursztynu, kolekcja państwa Hoffeins odznaczała się najwyższą różnorodnością, gdyż stwierdzono tu łącznie 12 gatunków z 7 rodzajów. Uzyskane dane dowodzą zaawansowanych procesów specjacji Tanytarsini zachodzących na obszarze kształtującego się lądu tej części świata już w eocenie [6].