

NATALIA WARDZIAK* 

* Autor korespondencyjny / Corresponding author: natalia.wardziak@edu.uni.lodz.pl

Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska,
Uniwersytet Łódzki, ul. Stefana Banacha 12/16, 90-237 Łódź, Polska

Department of Invertebrate Zoology and Hydrobiology, Faculty of Biology and Environmental Protection,
University of Lodz, Stefana Banacha st. 12/16, 90-237 Łódź, Poland

Ekologia i biologia przekopnic (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca) – przegląd literatury

A review of the Ecology and Biology of Tadpole Shrimp (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca)

DOI: <https://doi.org/10.12775/KOSMOS.2025.033>

Abstrakt

Przekopnice zazwyczaj zasiedlają periodyczne zbiorniki wodne charakteryzujące się niestalymi warunkami fizyczno-chemicznymi, wobec których wykształciły szereg przystosowań morfologicznych oraz fizjologicznych. Notostraca słyną ze zdolności do składania jaj odpornych na ekstremalne warunki środowiska tj. wysychanie, zamarzanie czy działanie wysokiej temperatury. Ze względu na morfologiczny konserwatyzm (ang. *morphological stasis*) określane były mianem „żywych skamieniałości”, a obecnie uważa się, że są one stabilomorfami. Pomimo wielu badań przeprowadzonych w ciągu ostatnich lat, nadal nie są one w pełni poznane. Z kolei ich periodyczne występowanie utrudnia prowadzenie cyklicznych badań terenowych. Człowiek ma znaczący wpływ na występowanie tych skrzelonogów, ponieważ poprzez osuszanie czy zanieczyszczanie środowiska, prowadzi do zaniku siedlisk przekopnic. W związku z ich utratą, przekopnice są zwierzętami coraz bardziej zagrożonymi wyginięciem. Niniejszy artykuł ma na celu przedstawienie aktualnych informacji dotyczących badań nad przekopnicami oraz potencjalnych dalszych perspektyw badawczych.

Słowa kluczowe: skrzelonogi, przekopnice, zbiorniki efemeryczne, ekologia

Abstract

Notostracans usually inhabit periodic reservoirs characterised by unstable physical and chemical conditions, to which they have developed several morphological and physiological adaptations. Notostracans are known for their ability to lay eggs resistant to extreme environmental conditions (dormant eggs), i.e. drying out, freezing, or high temperatures. Due to its morphological conservatism, it has been labeled a “living fossil,” but it is now recognized as a stabilomorph. Despite many recent studies, they are still not fully understood. Moreover, their periodic occurrence makes it difficult to carry out field studies. Human activities have a significant impact on these crustaceans. In particular, drainage and pollution contribute to the decline of Notostraca habitats. As a result of habitat loss, tadpole shrimps are increasingly threatened with extinction. This article aims to provide an overview of current research on Notostraca and to outline potential future research perspectives.

Keywords: tadpole shrimp, Branchiopoda, ephemeral ponds, ecology

GROMADA SKRZELONOGI (BRANCHIOPODA)

Skrzelonogi (Branchiopoda) to gromada skorupiaków (Crustacea), związana przede wszystkim z wodami słodkimi, choć występują wśród niej gatunki zasiedlające środowiska słonowodne lub słonawe. Charakterystyczne dla tych zwierząt jest zasiedlanie zbiorników okresowo wysychających takich jak: terasy zalewowe, rowy melioracyjne czy niektóre kałuże (Gołdyn i in., 2012). W związku z wyjątkowo nieobliczalnymi warunkami środowiska, zwierzęta przyjęły różne strategie umożliwiające im przetrwanie. Są to m.in. adaptacje w postaci skróconego cyklu życiowego, rozmnażanie partenogenetyczne (występuje też płciowe lub mieszane) oraz wytwarzanie jaj odpornych na szkodliwe warunki zewnętrzne (tj. niska/wysoka temperatura, odwadnianie), z których wykluwa się stadium larwalne – pływik (*nauplius*) (Bujak, 2016). Skrzelonogi posiadają odnóży typu *phyllopodia*, których epipodity przystosowane są do wymiany gazowej – są spłaszczone oraz wypełnione hemolimfą (Dumont i Negrea, 2002). Aby zwiększyć efektywność wentylacji, zwierzęta muszą nimi stale poruszać. To właśnie od tego typu odnóży pochodzi nazwa podgromady liścionogi (Phyllopoda). Zdjęcie spod mikroskopu elektronowego pokazuje niewidoczną gołym okiem, pierzastą strukturę phyllopodiów (Ryc. 1). Zgodnie z systematyką gromady Branchiopoda podaną na stronie World Register of Marine Species (dane z dnia 25.11.2023), można

wyróżnić w jej obrębie dwie podgromady: Sarsostraca oraz Phyllopoda (liścionogi). Phyllopoda są podgromadą wyróżniającą się przede wszystkim obecnością pancerza (karapaksu). Zaliczane są do nich nadrzędy: wioślarki (Diplostraca, niegdyś określane jako Cladocera) oraz Calmanostraca, obejmujący przekopnice (Notostraca) oraz wymarłe Kazacharthra (Sun i in., 2016). Przekopnice są zwierzętami unikatowymi zarówno pod względem morfologii jak i ekologii. Ich zdolność do przetrwania w trudnych warunkach środowiskowych, związanych



Ryc. 1. Pierzaste odnóży typu phyllopodia pod mikroskopem elektronowym (Fot. N. Wardziak)

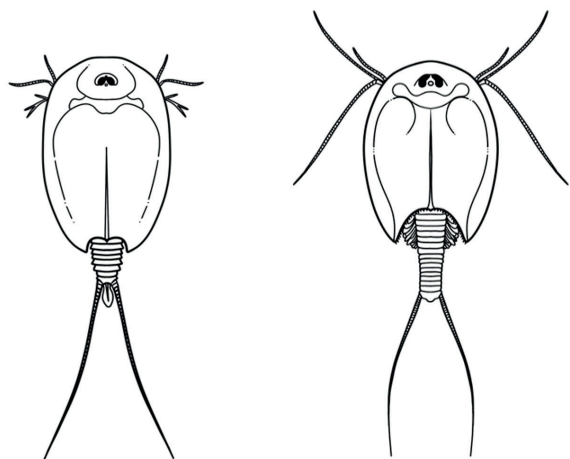
z cyklicznymi zmianami dostępności wody jest imponująca. Pomimo swojej niezwykle adaptacyjności stają się coraz bardziej narażone na wpływy antropogeniczne. W Polsce badania przekopnic są bardzo rzadkie, przez co brakuje aktualnych informacji dotyczących ich występowania w kraju. Do najważniejszych publikacji poświęconych skrzelonogom na terenie Polski można zaliczyć „Materyjały do fauny krajowych skorupiaków liścionogich (Phyllopoda)” autorstwa Zygmunta Fiszera (1885) oraz „Materiały do znajomości liścionogów właściwych (Euphyllopoda)” autorstwa Włodzimierza Zwolskiego (1956). W drugiej publikacji wymieniani są specjaliści działający przed wybuchem I wojny światowej m.in. Antoni Waga, który zapoczątkował badania nad liścionogami właściwymi w Polsce, prowadząc badania w okolicach Warszawy. Obecnie badaniami skrzelonogów zajmuje się zespół badaczy z Uniwersytetu Adama Mickiewicza w Poznaniu (Gołdyn i in., 2007, Gołdyn i Bernard, 2008). Problem w monitoringu tych bezkręgowców, zarówno w przeszłości jak i obecnie stanowi przede wszystkim periodyczność ich występowania.

RZĄD: PRZEKOPNICE (NOTOSTRACA)

Ciało przekopnic od strony grzbietowej kształtem przypomina kijanki – stąd też ich anglojęzyczna nazwa – *tadpole shrimp* (w tłumaczeniu dosłownym – *kijanko-krewetka*). Ich ciało jest wydłużone oraz grzbietobrzusnie spłaszczone, okryte w większości elastycznym, podkowiastym karapaksem, który przyrośnięty jest do ciała w części głowowej, natomiast przy tułowiu jest on wolny (Jurasz, 2013). Grabda w pracy zbiorowej z 1985 r. podaje, że Notostraca posiadają największą, wśród skorupiaków, liczbę segmentów ciała (zwykle powyżej 50), jednak w innych źródłach zazwyczaj liczba segmentów mieści się między 26–44 (Longhurst, 1955; Dumont i Negrea, 2002). Odwłok zakończony jest furką, umiejscowioną na zakończeniu telsonu. Niekiedy pomiędzy widelkami furki, widoczna jest spłaszczona struktura o listkowatym kształcie. Jest to cecha charakterystyczna dla przekopnic rodzaju *Lepidurus*. Odnóża

oprócz prowadzenia wymiany gazowej pełnią również funkcje lokomotoryczne oraz umożliwiają przekopywanie dna w poszukiwaniu pokarmu lub w celu złożenia jaj. Pierwsza para odnóży tułowiowych, silnie wydłużona i widoczna spod karapaksu, rozdziela się na trzy części. Pełni ona funkcje czuciowe (Jura, 2005). Na głowie znajdują się: para siedzących oczu złożonych, oko naupliusowe oraz narząd grzbietowy (ang. *dorsal/nuchal organ*), który u osobników dorosłych pełni prawdopodobnie funkcję kompleksu transportującego jony, natomiast u larw odpowiada za wymianę gazową (Jurasz, 2013; Lerosey-Aubril i Meyer, 2013). U osobników dorosłych, czułki I i II pary są zredukowane, co jest wynikiem przystosowania do przydenne go trybu życia (Dzik, 2015). Wśród Notostraca wyróżniono tylko jedną rodzinę – Triopsidae, a w niej dwa rodzaje – *Triops* oraz *Lepidurus*. Różnice pomiędzy tymi rodzajami są widoczne m.in. w fenologii – *Lepidurus* występują wiosną, kiedy temperatura jest niższa i licznie powstają zbiorniki wypełnione wodą roztopową, natomiast *Triops* obecne są głównie latem, gdy temperatura wody wzrasta (Stańczykowska, 1986). Na przestrzeni ostatnich lat zidentyfikowano na świecie 19 gatunków z rodzaju *Triops* oraz 11 gatunków rodzaju *Lepidurus* (dane zgromadzone na stronie GBIF z dnia 18.12.2023). Rozpoznawanie przekopnic na poziomie gatunkowym na podstawie cech morfologicznych jest problematyczne, z powodu wysokiej plastyczności fenotypowej (Olesen i Moller, 2014). W Polsce potwierdzone jest występowanie dwóch przekopnic – *Lepidurus apus* (Linnaeus, 1758) oraz *Triops cancriformis* (Bosc, 1801). Zasadniczą różnicą, którą można dostrzec nieuzbrojonym okiem, jest obecność wspomnianego już, listkowatego wyrostka na ostatnim segmencie telsonu u osobników *L. apus*. Uważa się, że ta struktura zwiększa efektywność hydrodynamiczną, natomiast nie wydaje się pełnić funkcji obronnej tak jak początkowo przypuszczano (Fryer, 1988). Jest uznawana za prymitywną cechę, która została utracona u *Triops* na drodze ewolucji, ale niektórzy badacze dopuszczają możliwość, że cecha ta wyewoluowała ponownie u wspólnego przodka współczesnej linii *Lepidu-*

rus (Vanschoenwinkel i in., 2012). Różnice widoczne są również w długości pierwszej pary odnóży względem ciała – zazwyczaj u przekopnic rodzaju *Lepidurus* są one krótsze (Ryc. 2). Cechą umożliwiającą identyfikację niektórych gatunków jest brak drugiej pary szczęk (Vanschoenwinkel i in., 2012). W przypadku innych cech morfologicznych istnieje duża zmienność,



Ryc. 2. Przekopnice *Lepidurus* sp. (po lewej) i *Triops* sp. (po prawej), opracowanie własne.

np. w układzie kolców na telsonie, liczbie segmentów ciała i kształtu narządu grzbietowego (Vanschoenwinkel i in., 2012). Przekopnice są generalistami – mogą odżywiać się detrytusem, zgryzać tkanki roślin lub polować na mniejsze organizmy. Choć u niektórych gatunków przekopnic wykazano możliwość spożywania ikry, to ze względu na ich wysoką wrażliwość na drapieżnictwo zazwyczaj nie koegzystują one z rybami (Lakka, 2013). Wyjątek stanowią *L. arcticus* oraz *T. cancriformis*, które są obserwowane w tego typu zbiornikach (Hempel, 1963; Lakka, 2013). Uważa się, że przekopnice zasiedliły tymczasowe zbiorniki wodne w Paleozoiku (dewon – karbon), czyli w okresie, kiedy pojawiły się ryby planktonożerne (Vanschoenwinkel i in., 2012). Ciekawym zjawiskiem są masowe pojawy przekopnic na stawach hodowlanych (Hempel, 1963; właściciel stawów hodowlanych, gmina Grudziądz – inf. ustna).

CZŁOWIEK A PRZEKOPNICE

Istotny wpływ na występowanie skrzelonogów ma bezpośrednia działalność człowieka. Wraz ze wzrostem populacji ludzi wzrosło również zapotrzebowanie na produkcję rolną oraz leśną, co powoduje postępujący rozpad naturalnych siedlisk. W związku z tym maleje liczba rozlewisk i innych terenów podmokłych, mogących być środowiskiem życia dużych skrzelonogów (Sellers i in., 2017). Wiele tego typu stanowisk uległo silnemu przekształceniu lub całkowitemu zanikowi. Według niektórych danych, w Anglii w ciągu ostatnich 150 lat doszło do utraty nawet 90% stałych, jak i tymczasowych zbiorników wodnych (Schernhammer i in., 2020). Jest to niekorzystna zmiana, powodująca utratę regionalnej bioróżnorodności, która charakteryzuje te niepozornie wyglądające zbiorniki. Ludzie nie tylko osuszają tereny pod zabudowę, ale również wprowadzają zanieczyszczenia chemiczne, które mogą wpływać negatywnie na występowanie *Notostraca*, czy innych organizmów. Spływające z pól nawozy doprowadzają do eutrofizacji zbiorników, przez co skład gatunkowy zwierząt występujących w śródpolnych zbiornikach ulega zmianie. Jedynymi „korzystnymi” dla przekopnic skutkami obecności człowieka mogą być działania w postaci tworzenia nowych siedlisk np. poprzez zakładanie stawów hodowlanych, czy rozjeżdżanie polnych dróg przez pojazdy co umożliwia tworzenie się na nich kałuż i przenoszenie jaj na kołach (Waterkeyn i in., 2010). Warto podkreślić, że tworzenie sztucznych, ubogich faunistycznie zbiorników nie rekompensuje zagrożenia jakie powoduje człowiek poprzez likwidację naturalnych siedlisk. Przykładem pośredniego oddziaływania człowieka na *Notostraca* są również postępujące zmiany klimatyczne, powodujące zanik okresowych zbiorników wodnych oraz podniesienie temperatury wody. Zdaniem niektórych badaczy, ze względu na wrażliwość na zmiany w środowisku, *L. arcticus* może być wskaźnikiem zmian klimatycznych zachodzących w Arktyce (Lakka, 2013).

POLA RYŻOWE

Pola ryżowe są specyficznymi uprawami, w których dochodzi do cyklicznych zmian warunków hydrologicznych. Stanowią idealne warunki do rozwoju jaj przekopnic (Tindall i Fothergill, 2012). Niekiedy dochodzi do masowego pojawu tych bezkręgowców, wskutek czego notowane są straty w produkcji ryżu. Brak jednak dokładnych statystyk, ukazujących pełną skalę problemu (Naganawa, 2020). Oprócz mechanicznych uszkodzeń młodych roślin (powstałych poprzez zgryzanie rozwijających się organów), w wyniku intensywnego poszukiwania pokarmu dochodzi do wykopywania siewek oraz mętnienia wody, co prowadzi do ograniczonej dostępności światła (Tindall i Fothergill, 2012). Powoduje to ograniczenie intensywności fotosyntezy, która odgrywa kluczową rolę zwłaszcza przy wzmożonym wzroście młodych roślin. Przedstawiciele gatunku *Triops longicaudatus* (LeConte, 1846) dominują na polach ryżowych znajdujących się w Kalifornii, Missoury, północno-wschodniej części stanu Arkansas (Tindall i Fothergill, 2012) oraz w Japonii (Crossland, 1965). Natomiast w Europie za szkodnika pól ryżowych uważa się gatunek *T. cancriformis* (Crossland, 1965). Zależnie od metody siania, siewki są bardziej lub mniej narażone na żerowanie przekopnic. Gdy wysiew zachodzi metodą „na sucho” umożliwiające jest kiełkowanie oraz wzrost ryżu, bez potrzeby wcześniejszego zalewania pól (Tindall i Fothergill, 2012). Dzięki temu, w następnym etapie, gdy rośliny zostaną przykryte taflą wody, ich system korzeniowy jest na tyle dobrze wykształcony, że sadzonki nie będą łatwo wykopywane przez dorosłe przekopnice (Tindall i in., 2009). Natomiast przy wykorzystaniu metody „na mokro”, istnieje większe ryzyko wykożeniania (ang. *uprooting*), ponieważ korzenie są słabo rozwinięte na etapie, gdy przekopnice osiągają większe rozmiary i intensywnie żerują (Tindall i Fothergill, 2012). Paradoksalnie, występowanie przekopnic na polach ryżowych może przynieść korzystne dla człowieka skutki. Przez niektórych badaczy określane są jako „*Biological control agent against mosquito-*

es”, ponieważ cechuje je szybkie dojrzewanie, wysoka zdolność reprodukcyjna oraz drapieżnictwo, między innymi na larwach komarów (Su i in., 2014). Przekopnice są w związku z tym zdolne do zmniejszenia populacji komarów poprzez pożeranie larw lub fizyczne zaburzenia powierzchni wody, co utrudnia składanie jaj przez dorosłe owady (Fry-O'Brien i Mulla, 1996). Przeprowadzone sekcje układu pokarmowego wykazują, że Notostraca w zależności od wielkości ciała, żywią się pokarmem różnego pochodzenia. Mniejsze osobniki są głównie detrytusozercami, natomiast u większych okazów zaobserwowano przejawy drapieżnictwa (Boix i in., 2006).

ZAGROŻENIA I OCHRONA

Przekopnice jako zwierzęta charakterystyczne dla periodycznych zbiorników wodnych, są narażone na utratę siedlisk do życia i rozrodu. Z tego powodu skuteczna ochrona przekopnic wymaga objęcia ochroną stanowisk mogących potencjalnie być miejscami ich występowania. W Polsce pod ochroną częściową znajduje się *T. cancriformis* (Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 16 grudnia 2016 r. w sprawie ochrony gatunkowej zwierząt). W paragrafie dziesiątym tego dokumentu zawarto kilka sposobów ochrony, m.in.: inwentaryzowanie, monitorowanie stanowisk i siedlisk, ustalanie i zabezpieczanie ostoi przed zagrożeniami zewnętrznymi. Brakuje jednak informacji, dotyczącej wpisania tego gatunku na czerwoną listę. Natomiast na stronie IUCN Red List of Threatened Species (stan na dzień 22.06.2024 r.) znajdują się 4 gatunki – *Triops emeritensis* (Korn i Perez-Boite, 2010), *Triops gadensis* (Korn i García-de-Lomas, 2010), *Triops baeticus* (Korn, 2010), *Triops vicentinus* (Korn, Machado, Cristo i Cancela da Fonseca, 2010), *Lepidurus packardii* (Simon, 1886). *T. emeritensis* posiada status CR (*Critically endangered*) z kolei pozostałe gatunki – EN (*Endangered*). Są to gatunki stwierdzone na terenie Hiszpanii oraz Portugalii. Żaden z tych gatunków nie został odnotowany w Polsce. Wyszukiwanie stanowisk, które potencjalnie mogłyby zostać objęte ochroną oraz gromadzenie danych

dotyczących rozmieszczenia przekopnic mogłoby się odbywać przy wykorzystaniu nauki obywatelskiej np. poprzez wprowadzanie obserwacji wraz z danymi lokalizacyjnymi poprzez portal iNaturalist. Umożliwiłoby to określenie lokalizacji, które mogłyby okazać się pomocne w prowadzeniu monitoringu przekopnic w Polsce. Najlepiej poznane stanowiska przekopnic znajdują się w okolicach Poznania (ze względu na badania prowadzone przez zespół badaczy z UAM). Użytkownicy iNaturalist odnotowywali obecność przekopnic w okolicy Biebrzańskiego Parku Narodowego. Zarejestrowanych jest tam siedem lokalizacji, wszystkie z nich dotyczyły *L. apus*. Ze względu na sezonowość występowania osobników dorosłych w zbiornikach, obecne w osadach cysty mogą również być wykorzystywane do poszukiwań nowych stanowisk występowania skrzelonogów (Czyż i in., 2016). Metoda ta służy głównie uzupełnieniu dotychczas zebranych danych, ale przy opracowaniu odpowiedniego dla danego regionu klucza, może być przydatna w identyfikowaniu danych gatunków skrzelonogów (Czyż i in., 2016). W Austrii przeprowadzono badania na gatunkach przekopnic, rodzimych również dla Polski. Schernhammer i in. (2020) przedstawili jak duży wpływ na występowanie skrzelonogów, w tym przekopnic, ma rolnictwo. Przypuszczano, że stosowanie sztucznych nawozów w środowisku może zwiększać zawartość metali ciężkich oraz fosforu, które hamują wyłęg *L. apus* (Schernhammer i in., 2020). Autorzy zwrócili również uwagę na to, że kolonizacja nowych stanowisk przez przekopnice może być losowa. Wynika to z faktu, że do zwiększenia zasięgu występowania potrzebują wektora, umożliwiającego przeniesienie jaj na inne stanowiska (może być nim wiatr, zwierzęta oraz człowiek). Wyjaśniałoby to, dlaczego w opisanym doświadczeniu *T. cancriformis* nie skolonizował okolicznych, optymalnych do życia terenów.

HODOWLA

Z racji swojego nietypowego, „prehistorycznego” wyglądu, przekopnice stały się obiektem zainteresowania świata akwarystycznego. W ciągu ostatnich lat powstały zestawy eduka-

cyjno-hodowlane przeznaczone dla dzieci, zawierające zbiornik hodowlany, a także woreczki z jajami oraz pokarmem. Zazwyczaj w takich zestawach załącza się jaja *Triops*, jednak na opakowaniach brakuje dokładnych informacji dotyczących gatunku. Ponadto często widnieją tam mylące fotografie, przedstawiające przedstawicieli zarówno rodzajów *Triops* i *Lepidurus*, jak i skrzypłocza *Limulus* (nie będącego nawet skorupiakiem, a szczękoczułkowcem). Poniżej zamieszczono fotografie zwierząt, których rozwój obserwowano podczas prowadzenia amatorskiej hodowli (Ryc. 3 i Ryc. 4). Dużą popularnością na rynku akwariowym cieszą się gatunki: *T. longicaudatus* oraz *T. australiensis* (Spencer et Hall, 1895) o różnych odmianach barwnych. Takie zainteresowanie może nieść za sobą skutki w postaci niekontrolowanej in-



Ryc. 3. *Triops* sp. wyhodowany z jaj zakupionych przez Internet (fot. N. Wardziak)



Ryc. 4. *Triops* sp. w domowej hodowli (fot. N. Wardziak)

rodukcji. Zwłaszcza ze względu na fakt, że jaja przekopnic są niewielkich rozmiarów i mogą zostać uwolnione do środowiska wraz z wodą lub podłożem akwariowym. Możliwe, że na ten moment inwazje obcych gatunków przekopnic są mało prawdopodobne, ale ze względu na postępujące ocieplenie klimatu mogą stać się realne w niedalekiej przyszłości. Główny problem mogłyby stanowić jaja zdeponowane w ziemi, które są zdolne do wyklucia po wielu latach (Rogacki i Brysiewicz, 2021). Zgodnie z tymi przesłankami prawdopodobnym scenariuszem jest zastąpienie rodzimych dla Polski gatunków przekopnic, gatunkami hodowanymi, których optimum temperaturowe będzie pokrywało się z temperaturą wody w środowisku. Możliwe, że przez jakiś czas gatunki będą współwystępować. Zakładając, że takie tymczasowe zbiorniki będą istniały przez odpowiednio długi czas, ponieważ ze względu na niewielką objętość wody oraz małą głębokość, są niezwykle podatne na osuszanie i akumulację zanieczyszczeń (Mabidi i in., 2016). Przekopnice wykorzystywane są również w doświadczeniach laboratoryjnych ze względu na krótki cykl życiowy (szybki rozwój zarodkowy oraz larwalny), intensywne zachowania lokomotoryczne (kopanie, aktywne pływanie), łatwość w utrzymaniu oraz monitorowaniu hodowli. Takie cechy czynią je odpowiednimi kandydatami na model eksperymentalny np. w ekotoksykologii (głównie do oceny wpływu wodnych zanieczyszczeń) (Pereira i in., 2024). Wykonano kilka badań toksykologicznych na przekopnicach, głównie w celu zapobiegania ich rozprzestrzeniania się na polach ryżowych i tym samym szkodom jakie mogą wywoływać (Pereira i in., 2024). Co ciekawe, przeprowadzono badania pod kątem emisji sygnałów akustycznych na przekopnicach *T. cancriformis* oraz *L. apus lubbocki* (Brauer, 1873) (Buscaino i in., 2021).

PRZYSTOSOWANIA DO PERIODYCZNOŚCI ZBIORNIKÓW WODNYCH

Badacze proponują różne modele rozmnażania dla gatunków Notostraca na całym świecie. Uważa się, że rozmnażanie u tych zwierząt jest

skomplikowane i zróżnicowane między różnymi populacjami (Olesen i Moller, 2014). U przekopnic rzadko notuje się samce, zazwyczaj panuje dominacja samic (Dumont i Negrea, 2002). W populacjach, w których nie ma samców, prawdopodobnie zachodzi zjawisko partenogenezy lub hermafrodytyzmu, ponieważ samice mimo braku obecności samców są w stanie składać zdolne do wyklucia jaja (Horn i Cowley, 2016). W niektórych populacjach liczebność samców względem samic wynosi do 26% – w takich przypadkach podejrzewa się, że kojarzenie zachodzi w sposób mieszany obejmując samozaopłodnienie oraz zapłodnienie krzyżowe (Horn i Cowley, 2016). Niekiedy w populacjach przekopnic spotykana jest rzadka w królestwie roślin i zwierząt strategia – androdioecja (ang. *androdioecy*) – czyli współobecność samców oraz hermafrodytów (Mathers i in., 2013). Zjawisko to może ewoluować w dwojaki sposób: w wyniku inwazji samców do populacji składających się głównie z hermafrodytów lub poprzez zastąpienie samic przez hermafrodytyczne osobniki w populacjach rozdzielnopłciowych (Mathers i in., 2013). Dodatkowo autorzy donoszą, iż taksony hermafrodytyczne i partenogenetyczne występują na znacznie wyższych szerokościach geograficznych, niż gatunki rozdzielnopłciowe, co sugeruje, że sukces kolonizacyjny przekopnic wynika ze zróżnicowanych strategii rozrodczych. W swoich badaniach potwierdzili także, że elastyczność strategii rozrodczych dotyczy wszystkich Notostraca, a nie wyłącznie *T. cancriformis*. Dojrzałość płciową osiągają szybko – w przypadku *T. cancriformis* hodowanej w temperaturze 30°C nawet po siedmiu dniach od zalania jaj wodą (Pereira i in., 2024). Jaja produkowane przez samice są przetrzymywane w kieszeniach wykształconych na odnóżach 11. pary, a następnie – po krótkim czasie – uwalniane są do podłoża (Olesen i Moller, 2014). Nauplii przekopnic obu rodzajów po wykluciu mogą być zabarwione karotenoidami, co zależy od stanu samicy – gdy jest dobrze odżywiona składa jaja wybarwione, natomiast głodująca – składa jaja blade, słabo wybarwione (Longhurst, 1955). Możliwe, że karotenoidy poprzez łączenie się z białkami stresu chronią embrion przed szko-

dliwym działaniem oksydantów (Dumont i Negrea, 2002). Świeżo wyklute larwy pływają głównie w toni wodnej, natomiast starsze częściej znajdują się bliżej dna (obserwacje na podstawie własnej hodowli) (Ryc. 6). W cyklu rozwojowym tych bezkręgowców zachodzi anamorfoza (Grabda, 1985; Olesen, 2018). Polega ona na stopniowym wydłużaniu ciała poprzez rozwijanie nowego segmentu wraz z zachodzeniem kolejnych linień. Na nowopowstałych metamerach powstają również odpowiadające im odnóży (Grabda, 1985; Olesen i Moller, 2014). Jest to prymitywny typ rozwoju larwy, wyróżniający Notostraca spośród innych Branchiopoda (Olesen, 2018). Na podstawie obecności szczęk pierwszej i drugiej pary można wyróżnić dwa stadia pływików – metanauplius I oraz metanauplius II (Grabda, 1985). Wraz z rozwojem larwy zmienia się jej sposób pływania – w początkowym stadium wykorzystuje głównie przydatki głowowe, natomiast juvenilne formy głównie posługują się dalszymi przydatkami ciała (Olesen, 2018). Lakka (2013) wykazała, że w lekko zasolonej wodzie (1‰) *L. arcticus* zmienia strategię reprodukcyjną – niewielkie zasolenie w znaczącym stopniu przyspiesza proces linienia, dzięki czemu przekopnice szybciej osiągają większe rozmiary ciała. W efekcie umożliwia to składanie większej liczby dużych jaj, których larwy będą miały większe szanse na przeżycie. Nawet mniejsze osobniki zasiedlające tymczasowe zbiorniki o niskim zasoleniu wody wykazywały wzmoczoną produktywność jaj. Natomiast u *T. cancriformis* występuje *bet-hedging*, czyli strategia, w której dochodzi do nierównoczesnego wyklucia się jaj (larwy nie wykluwają się w jednym hydroperyodzie) (Sellers i in., 2017). Takie przystosowanie pozwala na minimalizację ewentualnych strat potomstwa, gdy sprzyjające warunki trwają za krótko, aby móc ukończyć cykl życiowy. Jaja również są odpowiednio przystosowane do zmiennych warunków środowiska. Niekiedy określane są jako cysty – w stadium diapauzy zawierają gastrulę osłoniętą grubą warstwą ochronną, zwaną także warstwą pęcherzykową (Fryer, 1988; Dumont i Negrea, 2002). Jest to stadium rozwoju zarodkowego, w którym dochodzi do for-



Ryc. 5. Osobnik *Triops* sp. z jajami w wyspecjalizowanych kieszeniach (fot. N. Wardziak)



Ryc. 6. Pływik przekopnicy (fot. N. Wardziak)

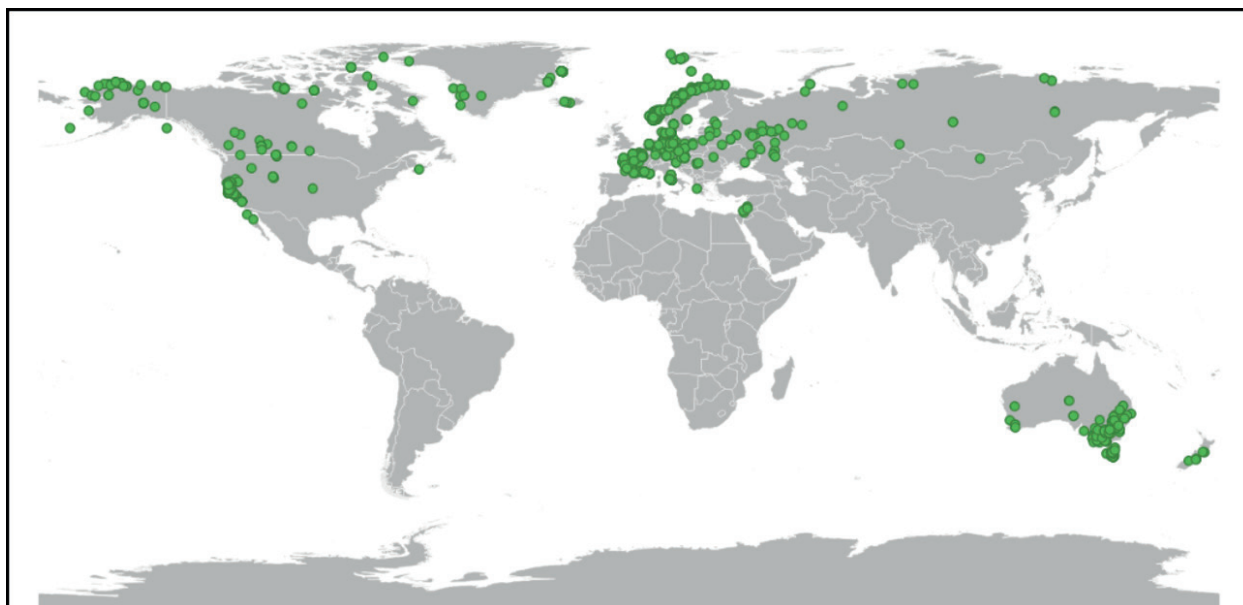
mowania się listków zarodkowych, z których następnie powstają określone tkanki i narządy. Dzięki takiej budowie, jaja są odporne na wysychanie i działanie niskich lub wysokich temperatur. Sprawdzane były również pod kątem odporności na rozpuszczalniki chemiczne takie jak aceton, n-butanol czy ksylol, które nie pokonywały błony zarodkowej (Dumont i Negrea, 2002). Przekopnice mogą składać jaja bezpośrednio w podłożu, jak i wśród rosnących w skupiskach roślin wodnych (Hempel, 1963). Natomiast u *T. granarius* występuje zja-

wisko składania jaj w pakietach, przy czym ponad 80% jaj przyklejonych jest do żwiru, znajdującego się na dnie zbiornika, w którym żyją (Fryer, 1988). Jaja *L. arcticus* pokryte są lepłą substancją, co umożliwia przenoszenie ich przez ptaki, żerujące na osobnikach dorosłych (Lakka, 2013). Mogą być również przenoszone przez ssaki (np. karibu) (Vanschoenwinkel i in., 2012). Ponadto, jaja tego gatunku posiadają znacznie cieńszą warstwę pęcherzykową, otaczającą dwie, praktycznie bezbarwne błony – jest to przykład dywergencji odzwierciedlającej duże różnice pomiędzy środowiskami, w których żyje *L. arcticus*, a jego krewnymi, preferującymi cieplejsze wody (Fryer, 1988). Również może to wynikać z częstego występowania tego gatunku w stałych zbiornikach wodnych (Fryer, 1988). Hempel (1963) podaje, że niektórzy badacze uważali, że *T. cancriformis* wytwarza dwa rodzaje jaj – te złożone przez generację wiosenną (przełom maja/czerwca) oraz generację letnią (koniec lipca do końca sierpnia). Dodaje również, że istnieli przeciwnicy tego poglądu, mówiący, że są to jednakowe jaja, które do rozwoju wymagają wyłącznie optymalnych warunków tlenowych, jednak to nie potwierdziło się w jej doświadczeniu. W płytkich zbiornikach przekopnic łatwo mogą stać się ofiarami większych zwierząt (np. ryby, ptaki). W związku z tym, oprócz przystosowań cyklu rozrodczego, dochodzi również do mimetyzmu w postaci homochromii. W przypadku przekopnicy *L. arcticus* wykazano obecność wielu rodzajów umaszczenia ciała – jednolite (np. odcienie brązu, czerni lub żółci), marmurkowe (np. ciemnobrązowe, pomarańczowe, zielonobrązowe) oraz mieszane (marmurkowo-jednolite) (Lakka, 2013). Tak zróżnicowane umaszczenie umożliwia kamuflaż na stanowiskach o różnych podłożach (np. podłoże mszyste lub gliniaste). Daje również ochronę przed szkodliwym działaniem promieni UV (Lakka, 2013).

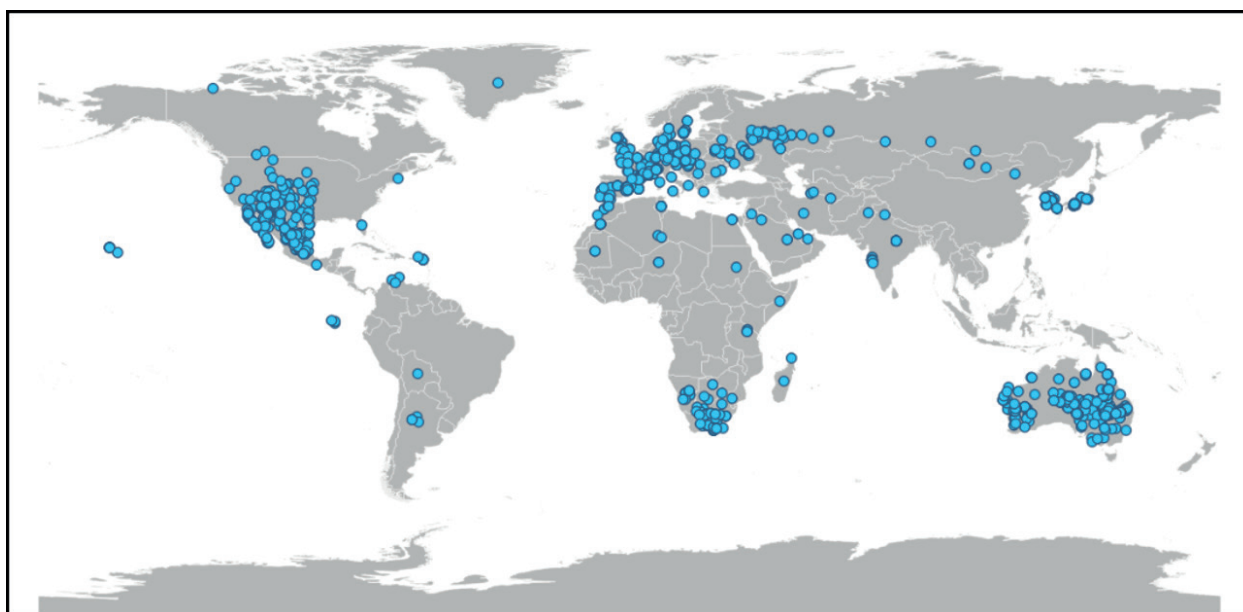
ROZMIESZCZENIE WSPÓŁCZESNYCH GATUNKÓW PRZEKOPNIC

W dostępnej literaturze podawane są różne informacje dotyczące liczby gatunków, na-

tomiast w wielu z nich nie napisano dokładnej liczby, ze względu na wysoką plastyczność morfologiczną przekopnic oraz możliwość istnienia gatunków kryptycznych (Olesen i Moller, 2014; Wagner i in., 2017). Popularnym współcześnie rozwiązaniem jest molekularne oznaczanie gatunków, poprzez barkoding DNA. Polega on na wykorzystywaniu specyficznych sekwencji genów mitochondrialnych np. genu kodującego podjednostkę I oksydazy cytochromu c (w skrócie COI). Niekiedy w celu otrzymania genetycznego „kodu kreskowego” (ang. *barcode*) wykorzystuje się m.in. geny mitochondrialne 12S oraz 16S (Mathers i in., 2013; Copilaş-Ciocianu i in., 2022). Identyfikacja osobników jest możliwa poprzez porównywanie wyników z danymi wprowadzonymi do biblioteki referencyjnej. Dzięki temu rozwiązaniu istnieje możliwość zweryfikowania poprawności oznaczenia morfologicznego przekopnic. Kolejną z metod molekularnych stosowanych m.in. do monitoringu bioróżnorodności wód Europy jest wykorzystanie środowiskowego DNA (ang. *Environmental DNA*; eDNA) (Sellers i in., 2017). Metoda ta może mieć zastosowanie również w przypadku badań przekopnic, ze względu na ich nieregularny pojaw i trudności w obserwacji. Sellers i in. (2017) wykorzystali barkoding DNA do oceny żywotności cyst znajdujących się w tzw. banku jaj w osadzie dennym. Opracowana przez nich metoda molekularna polega na amplifikacji mtDNA jaj za pomocą starterów specyficznych dla gatunku. Na podstawie danych pobranych z bazy GBIF (dostęp 18.12.2023) sporządzono w programie QGIS mapy obrazujące rozmieszczenie przekopnic obydwu rodzajów – *Lepidurus* (Ryc. 7) oraz *Triops* (Ryc. 8). Zauważyć można, że *Lepidurus* występują głównie w zimniejszych regionach (wysokie szerokości geograficzne), natomiast *Triops* obserwowane są w regionach cieplejszych (por. Vanschoenwinkel i in., 2012). Przykładowo, w Australii *L. apus* zajmuje bardziej wilgotne i chłodniejsze regiony kontynentu, natomiast *T. australiensis* jest bardziej powszechny na obszarach suchych i gorących (Fryer 1988). Vanschoenwinkel i in. (2012) wyróżnili cztery główne linie rodowe *Triops*: (*T. granarius*, *T. australiensis*, *T. cancriformis*



Ryc. 7. Rozmieszczenie przekopnic rodzaju *Lepidurus* na podstawie bazy GBiF



Ryc. 8. Rozmieszczenie przekopnic rodzaju *Triops* na podstawie bazy GBiF

-*mauritanicus*, *T. longicaudatus-newberryi*), które prawdopodobnie powstały na skutek ograniczenia przepływu genów między populacjami. Linie te są ograniczone do różnych regionów biogeograficznych. Dodatkowo wyróżnili piątą linię odpowiadającą populacji *Triops* sp. znalezionej w zasolonym jeziorze Carey w Zachodniej Australii. *T. granarius* występuje głównie w krainie etiopskiej, Indiach oraz środkowo-wschodniej Azji (Grabda, 1985). Vanschoenwinkel i in.

(2012) przedstawili wyniki swoich badań molekularnych, w których sugerują, że *T. granarius* składa się z różnych linii, w tym kladu południowoafrykańskiego, namibijskiego, północnoafrykańskiego i japońskiego. Z kolei *T. australiensis* obejmuje kilka monofiletycznych grup oraz endemicznych haplotypów, charakterystycznych dla konkretnych stanowisk (np. zbiorniki na podłożach kamienistych oraz gliniaste kałuże) (Vanschoenwinkel i in., 2012). Podani badacze uwa-

zają, że kład *T. australiensis* z pewnością posiada gatunki kryptyczne, m.in. z tego względu, że pomiędzy populacjami zasiedlającymi różne podłoża wykazano duże różnice genetyczne. Dzięki zgromadzonym danym molekularnym, mogli określić, kiedy doszło do dywergencji *T. cancriformis* i *T. mauritanicus* (Ghigi, 1921). Stwierdzono, że prawdopodobny wpływ na rozdzielenie się tych gatunków miał Kryzys messyński (ang. *Messinian salinity crisis*), podczas którego doszło do niemal całkowitego wyschnięcia Morza Śródziemnego. Zjawisko to miało miejsce na przełomie miocenu, od 5 do 6 mln lat temu (Vanschoenwinkel i in., 2012). Kład *T. cancriformis* jest określony jako typowo europejski, jednak obejmuje on również populację japońską, posiadającą dużą liczbę blisko spokrewnionych haplotypów (Vanschoenwinkel i in., 2012). Według zespołu Vanschoenwinkela, niska różnorodność haplotypowa i nukleotydowa na tak szerokim terytorium występowania, może świadczyć o postglacjalnej kolonizacji tego obszaru. Autorzy podają również informację, iż w chłodniejszych okresach populacje europejskie *T. cancriformis* ograniczone były do refugium znajdujących się na południu od pokrywy lodowej o czym świadczy jego paleoarktyczny zasięg występowania. Krainę nearktyczną zasiedlają przekopnice *T. longicaudatus-newberryi* (Vanschoenwinkel i in., 2012). Kład ten jest uważany za typowy dla obu Ameryk, choć znaleziono osobniki *T. longicaudatus* w Japonii. Przypuszcza się, że zostały one zawleczone przez człowieka. W przypadku Branchiopoda, średnie różnice sekwencji wynoszące 7–10% w COI oraz 4–5% w 12S zazwyczaj są uznawane za wskaźnik różnicowania na poziomie gatunkowym (Vanschoenwinkel i in., 2012). Natomiast, ponieważ *T. newberryi* różnił się zaledwie o 0,0–5,2% w COI i 1,0% w 12S od *T. longicaudatus* możliwe jest, że badane zwierzęta należą do jednego gatunku. Takie wyniki są sygnałem do przeprowadzenia rewizji taksonomicznej wśród rodzaju *Triops*.

ZAPIS KOPALNY NOTOSTRACA

Niektóre Branchiopoda, szczególnie te posiadające pancerz, dobrze utrwalają się w zapi-

sie kopalnym, dzięki czemu możliwe jest prześledzenie poszczególnych etapów dywergencji, prowadzącej do powstania nowych grup (Sun i in., 2016). Najstarszym znanym nauce przedstawicielem skrzelonogów jest morski skorupiak – *Rehbachella kinnekullensis* (Muller, 1983). Odnalezione skamieniałości tego gatunku, pochodzą z kambru. Charakteryzował się niewielkimi rozmiarami ciała oraz budową przypominającą współcześnie żyjące skrzelonogi. Głównymi argumentami przemawiającymi za zaklasyfikowaniem tego gatunku do gromady Branchiopoda było podobieństwo budowy aparatu gębowego naupliusa oraz charakterystyczna budowa odnóży (Walossek, 1993). Został on uznany za prawdopodobnego przodka Anostraca (Negrea i in., 1999). Z kolei *Castacolli wilsonae*, odkryty w Rhynie Chert (datowany na około 411 milionów lat temu) uważany jest za wspólnego przodka Calmanostraca, do których oprócz Notostraca zaliczany jest wymarły rząd Kazacharthra (Novojilov, 1957) (Sun i in., 2016) występujący w triasie (Werneburg i Schneider, 2022). W niektórych źródłach zamieszczona jest informacja, że ten rząd znany był jedynie z jury, choć prawdopodobne jest, że występował od dewonu (Dumont i Negrea, 2002). Wagner i in. (2019) podają, że skamieniałości tych zwierząt ograniczone są do okresu triasowego, a być może i jurajskiego. Kazacharthra z Notostraca łączą cechy morfologiczne takie jak: małe i nierozgałęzione czułki II pary, morfologia żuwaczek, obecność pancerza oraz kieszeni jajowych na odnóżach 11. pary (Lagebro i in., 2015). Różnią się jednak morfologią karapaksu – u Kazacharthra jest on bardziej spłaszczony i szerszy (Wagner i in., 2019). Rodzaj *Triops* wywodzi się prawdopodobnie z permu (299–252 mln lat temu) (Dumont i Negrea, 2002). Natomiast rozdzielenie linii *Triops* i *Lepidurus* od siebie oszacowano na ok. 250 mln lat temu (Mathers i in., 2013). Najwcześniejszym, znanym przedstawicielem Notostraca jest *Strudops goldenbergi* – gatunek kopalny pochodzący z górnodewońskich formacji Bois-des-Mouches w Belgii (Lagebro i in., 2015). Takie stwierdzenie wynika z tego, że zespół Lagebro (2015) traktuje gatunki ko-

palne razem ze współczesnymi przedstawicielami *Triops* i *Lepidurus* jako „Notostraca”, do czego niektórzy badacze są nastawieni sceptycznie (Wagner i in., 2019). Lagebro i in. (2015) zbadali 12 okazów, spośród których często znajdowano osobniki wraz z treścią pokarmową, co daje pewność, że były to żywe zwierzęta, a nie ich egzuwia. Ważnym odkryciem jest też *Notostraca oleseni* (Wagner i in., 2019). Jest jedną z skamieniałości Calmanostraca pochodzących z formacji Yixian odkrytych na terytorium Chin (dolna kreda, 125–121 milionów lat temu) (Wagner i in., 2019). Organizm został utrwalony od strony brzusznej, w taki sposób, że kształt karapaksu jest dobrze widoczny. Przede wszystkim wyróżnia się duży (względem reszty ciała) oraz zaokrąglony pancerz (stosunek szerokości do długości wynosi 1,05) (Wagner i in., 2019). Jego kształt zbliżony jest do kształtu pancerza *Strudops goldenbergi*, jednak istnieją pomiędzy nimi niewielkie różnice. Podobieństwo wyglądu tych utrwalonych w zapisie kopalnym zwierząt do współcześnie żyjących przekopnic świadczy o konsekwentnym przystosowaniu ich budowy ciała do przydatnego trybu życia.

KONTROWERSJE WOKÓŁ POJĘCIA „ŻYWA SKAMIENIAŁOŚĆ”

Definicja przyjęta przez PWN mówi, że żywa skamieniałość to gatunek organizmu relikтового żyjący w obecnych czasach, należący do wymarłych grup systematycznych (stan na 02.06.2024). Jest ona mało precyzyjna, przez co unika się stosowania tego pojęcia w najnowszych publikacjach naukowych. Według niektórych badaczy, szczególnie nieprawidłowe jest stosowanie tego pojęcia wobec przekopnic ze względu na fakt, że zostały zaobserwowane znaczące różnice morfologiczne w porównaniu z okazami kopalnymi (posiadającymi odpowiednio udokumentowane dane dotyczące rozwoju) (Wagner i in., 2017). Z drugiej strony pojęcie „żywa skamieniałość”, pomimo swojej kontrowersyjności, nadal pojawia się w nagłówkach nowszych artykułów, prawdopodobnie w celu przyciągnięcia uwagi potencjalnego czytelnika (np. Buscaino i in., 2021). Poprawność za-

stosowania tego pojęcia w dużej mierze zależy od przyjętej przez autora tekstu definicji. Pierwotnie sformułowana przez Darwina definicja, że „żywa skamieniałość” może odnosić się do taksonu należącego do grupy o długiej historii ewolucyjnej, który zachował wiele prymitywnych cech i ma niewielu współczesnych krewnych (Vanschoenwinkel i in., 2012). Przy przyjęciu tej definicji, można uznać przedstawicieli Notostraca za „żywe skamieniałości”. Vanschoenwinkel i in. (2012) wykazali, że pomimo podobieństwa współczesnych gatunków do skamieniałości datowanych na ok. 250 mln lat temu, dane molekularne nie potwierdziły przedmezoicznej radiacji. Współczesne gatunki według nich uległy radiacji stosunkowo niedawno, prawdopodobnie w kenozoiku (trwa od 66 mln lat temu), a ich podobieństwo do gatunków fosylowych wynika z wysokokonserwatywnej ogólnej morfologii. W związku z brakiem odpowiedniego nazewnictwa, Kin i Błażejowski (2014) zaproponowali określanie tego typu zwierząt mianem „stabilomorfów”. Nowy termin określa organizmy zachowujące względną stabilność morfologiczną w czasie i przestrzeni, których status taksonomiczny nie przekracza poziomu rodzaju, a dodatkowo, odnosi się wyłącznie do rodzajów, które przetrwały co najmniej jedno z masowych wymierań. Występujący na Ziemi od 237 mln lat *T. cancriformis* przetrwał dwa masowe wymierania – triasowe (ok. 200 mln lat temu) oraz kredowe (ok. 65,5 mln lat temu) (Kin i Błażejowski, 2014; Wagner i in., 2017), w związku z czym można nazwać ten gatunek stabilomorfem.

OŚWIADCZENIA AUTORÓW

Oświadczam, że jestem jedynym autorem powyższego artykułu. Publikacja powstała bez wsparcia finansowego.

BIBLIOGRAFIA

Boix D., Sala J., Gascón S., Brucet S., 2006. Predation in a temporary pond with special attention to the trophic role of *Triops cancriformis* (Crustacea: Branchiopoda: No-

- tostraca). *Hydrobiologia* 571. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0259-0>
- Bujak G., 2016. Tempo rozwoju cyst, stadiów larwalnych i dorosłych przekopnicy właściwej [*Triops cancriformis* (Bosc, 1801)] w warunkach hodowli laboratoryjnej. *Acta Juvenum* 1.
- Buscaino G., Ceraulo M., Canale D.E., Papale E., Marrone F., 2021. First evidence of underwater sounds emitted by the living fossils *Lepidurus lubbocki* and *Triops cancriformis* (Branchiopoda: Notostraca). *Aquatic Biology* 30. <https://doi.org/10.3354/AB00744>
- Copilaș-Ciocianu D., Rewicz T., Sands A.F., Palatov D., Marin I., Arbačiauskas K., Audzijonyte A., 2022. A DNA barcode reference library for endemic Ponto-Caspian amphipods. *Scientific Reports* 12, 11332. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-15442-w>
- Crossland N.O., 1965. Pest status and control of the tadpole shrimp, *Triops* (Apus) granarius, and of the snail, *Lanistes ovum* in Swaziland rice fields. *Journal of Applied Ecology* 2, 1. <https://doi.org/10.2307/2401697>
- Czyż M.J., Woliński P., Goldyn B., 2016. Cyst morphology of large branchiopod crustaceans (Anostraca, Notostraca, Laevicaudata, Spinicaudata) in western Poland. *Biological Letters* 53, 2. <https://doi.org/10.1515/biolet-2017-0006>
- Dumont H.J., Negrea S.V., 2002. Introduction to the class Branchiopoda. Backhuys Publishers.
- Dzik J., 2015. *Zoologia. Różnorodność i pokrewieństwa zwierząt*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego.
- Fischer Z., 1885. *Materyjały do fauny krajowych skorupiaków liścionogich (Phyllopoda)*, w: *Pamiętnik Fizyograficzny*. Chałubiński T., Aleksandrowicz J., Deike K., Dudrewicz L., Dziewulski E., Jurkiewicz K., Kramsztyk S., Ślósarski A., Trejdosiewicz J., Walecki A., Wrześniowski A., Znatowicz B. (Red.). Warszawa, s. 195–201.
- Fryer G., 1988. Studies on the Functional Morphology and Biology of the Notostraca (Crustacea: Branchiopoda). Royal Society 321, 1203. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0091>
- Fry-O'Brien L.L., Mulla M.S., 1996. Optimal conditions for rearing the tadpole shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae), a biological control agent against mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* 12, 3.
- Goldyn B., Bernard R., Czyż M.J., Jankowiak A., 2012. Diversity and conservation status of large branchiopods (Crustacea) in ponds of western Poland. *Limnologica* 42, 4. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.08.006>
- Goldyn B., Bernard R. 2008. Preliminary data on the distribution and phenology of *Eubranchipus grubii* (Dybowski 1860) (Crustacea: Anostraca) in the Wielkopolska region. *Annales UMCS, Sectio C*, 63 (2): 23–29. <https://doi.org/10.2478/v10067-008-0015-0>
- Goldyn B., Konwerski Sz., Błoszyk J. 2007. Large branchiopods (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) of small, astatic waterbodies in the environs of Poznań (Wielkopolska Region, Western Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 36, Suppl. 4: 21–28.
- Grabda E., 1985. *Gromada: Crustacea – skorupiaki w: Zoologia. Bezkręgowce*. Grabda E. (Red.). Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, s. 155–191.
- Guimarães, Laura, António Paulo Carvalho, Pedro Ribeiro, Cláudia Teixeira, Nuno Silva, André Pereira, João Amorim, Luís Oliveira, 2024. Sensitivity of *Triops longicaudatus* Locomotor Behaviour to Detect Short Low-Level Exposure to Pollutants. *Water* 16, no. 1: 126. <https://doi.org/10.3390/w16010126>
- Hempel J., 1963. Obserwacje biologiczne nad przekopnicą *Triops cancriformis* (Bosc) w warunkach naturalnych i w hodowli. *Annales Zoologici* 20, 18.
- Horn R.L., Cowley D.E., 2016. Self-fertilization and the role of males in populations of tadpole shrimp (branchiopoda: Notostraca: Triops). *Journal of Heredity* 107, 518–526. <https://doi.org/10.1093/jhered/esw040>

- Jura C., 2005. Gromada skrzelonogi – Branchiopoda w: *Bezkęgowce. Podstawy morfologii funkcjonalnej, systematyki i filogenezy*. Jura C. (Red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 435–442.
- Jurasz W., 2013. Gromada: Skrzelonogi (Branchiopoda) w: *Zoologia. Stawonogi*. Tom 2, część 1. Szczękoczułkopodobne, Skorupia-ki, Błaszak Cz. (Red.). Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 264–270.
- Kin A., Błażejowski B., 2014. The Horseshoe Crab of the Genus *Limulus*: Living Fossil or Stabilomorph? *PLoS ONE* 9, 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108036>
- Lagebro L., Gueriau P., Hegna T.A., Rabet N., Butler A.D., Budd G.E., 2015. The oldest notostracan (Upper Devonian Strud locality, Belgium). *Palaeontology* 58, 3. <https://doi.org/10.1111/pala.12155>
- Lakka H.-K., 2013. The ecology of a freshwater crustacean: *Lepidurus arcticus* (Branchiopoda; Notostraca) in a High Arctic region. University Of Helsinki Department Of Environmental Sciences (praca magisterska), 1–151.
- Lerosey-Aubril R., Meyer R., 2013. The sensory dorsal organs of crustaceans. *Biological Reviews* 88, 2. <https://doi.org/10.1111/brv.12011>
- Longhurst A.R., 1955. A review of the Notostraca. *The Zoological Society of London* 125, 1. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1955.tb00621.x>
- Mabidi A., Bird M.S., Perissinotto R., Christopher Rogers D., 2016. Ecology and distribution of large branchiopods (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca, Notostraca, Laevicaudata, Spinicaudata) of the Eastern Cape Karoo, South Africa. *ZooKeys* 618, 9212. <https://doi.org/10.3897/zookeys.618.9212>
- Mathers T.C., Hammond R.L., Jenner R.A., Zierold T., Hänfling B., Gómez A., 2013. High lability of sexual system over 250 million years of evolution in morphologically conservative tadpole shrimps. *BMC Evolutionary Biology* 13, 30. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-30>
- Naganagwa H., 2020. Invasive Alien Species Triops (Branchiopoda: Notostraca) in Japan and its Ecological and Economic Impact. *Reviews in Agricultural Science* 8. https://doi.org/10.7831/ras.8.0_138
- Negrea S., Botnariuc N., Dumont H.J., 1999. Phylogeny, evolution and classification of the Branchiopoda (Crustacea). *Hydrobiologia* 412. <https://doi.org/10.1023/a:1003894207100>
- Olesen J., 2018. Crustacean Life Cycles – Developmental Strategies and Environmental Adaptations w: *The Natural History of the Crustacea: Life Histories*, Wellborn G.A. Thiel M. (red.). Oxford University Press, Oksford, s. 1–34. <https://doi.org/10.1093/oso/9780190620271.003.0001>
- Olesen J., Moller O.S., 2014. Notostraca w: *Atlas of Crustacean Larvae*, Martin J.W., Olesen J., Hoeg J.T. (red.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, s. 40–47.
- Pereira A.C., Saraiva A., Oliva-Teles L., Guimarães L., Carvalho A.P., 2024. Ecotoxicological Effects of Potassium Dichromate on the Tadpole Shrimp *Triops longicaudatus*. *Animals* 14, 3. <https://doi.org/10.3390/ani14030358>
- Rogacki M., Brysiewicz A., 2021. Tadpole Shrimps – A General Review of the Little Known Crustaceans of Ephemeral Waterbodies. *Research in Ecology* 3, 2. <https://doi.org/10.30564/re.v3i2.2910>
- Schernhammer T., Wessely J., Eder E., Straka U., Essl F., 2020. Modelling the distribution of large branchiopods (Crustacea: Notostraca, Anostraca & Spinicaudata) for predicting occurrences in poorly sampled regions. *Global Ecology and Conservation* 23. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01083>
- Sellers G.S., Griffin L.R., Hänfling B., Gómez A., 2017. A new molecular diagnostic tool for surveying and monitoring triops cancriformis populations. *PeerJ* 5, 3228. <https://doi.org/10.7717/peerj.3228>
- Stańczykowska A., 1986. *Zwierzęta bezkręgowce naszych wód*. WSIP Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.

- Sun X. Y., Xia X., Yang Q., 2016. Dating the origin of the major lineages of Branchiopoda. *Palaeoworld* 25, 2. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2015.02.003>
- Tindall K.V., Fothergill K., Minson W., Otis B., 2009. A New Pest of Rice in Missouri: Range Expansion of *Triops longicaudatus* (Crustacea: Notostraca: Triopsidae) into the Northern Mississippi river alluvial plains. *Florida Entomologist* 92, 3. <https://doi.org/10.1653/024.092.0314>
- Tindall K.V., Fothergill K., 2012. A Review of a New Pest of Rice, Tadpole Shrimp (Notostraca: Triopsidae), in the Midsouthern United States and a winter Scouting Method of rice fields for Preplanting Detection. *Journal of Integrated Pest Management* 3, 3. <https://doi.org/10.1603/IPM12001>
- Vanschoenwinkel B., Pinceel T., Vanhove M.P.M., Denis C., Jocque M., Timms B.V., Brendonck L., 2012. Toward a global phylogeny of the „Living Fossil” Crustacean order of the Notostraca. *PLoS ONE* 7, 4. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034998>
- Wagner P., Haug J.T., Sell J., Haug C., 2017. Ontogenetic sequence comparison of extant and fossil tadpole shrimps: no support for the “living fossil” concept. *PalZ* 91. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0370-8>
- Wagner P., Haug J., Carolin H., 2019. A new calmanostracan crustacean species from the Cretaceous Yixian Formation and a simple approach for differentiating fossil tadpole shrimps and their relatives. *Zoological Letters* 5, 20. <https://doi.org/10.1186/s40851-019-0136-0>
- Walossek D., 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Lethaia* 26, 4. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1993.tb01537.x>
- Waterkeyn A., Vanschoenwinkel B., Elsen S., Anton-Pardo M., Grillas P., Brendonck L., 2010. Unintentional dispersal of aquatic invertebrates via footwear and motor vehicles in a Mediterranean wetland area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20, 5. <https://doi.org/10.1002/aqc.1122>
- Werneburg Ralf, Schneider Joerg W., 2022. New branchiopod crustaceans from the late Carboniferous and early Permian of the Thuringian Forest Basin, Germany, with a review of Permian notostracans from the Lodève basin, France. *Semana* 37.
- Zwolski W., 1885. *Materyjały do fauny krajowych skorupiaków liścionogich (Phyllopoda)*. *Pamiętnik Fizyograficzny*.
- AKTY PRAWNE
- Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 16 grudnia 2016 r. w sprawie ochrony gatunkowej zwierząt (Dz.U. 2016 poz. 2183).
- ŹRÓDŁA INTERNETOWE
- GBIF, 2023. GBIF.org <https://doi.org/10.15468/dl.8cpqcp> (dostęp 18.12.2023).
- GBIF, 2023. GBIF.org <https://doi.org/10.15468/dl.as44t3> (dostęp 18.12.2023).
- World Register of Marine Species, 2023. <https://marinespecies.org/aphia.php?p=tax-details&id=1803> (dostęp 25.11.2023)
- BoldSystems, 2024. [https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxon my&query=notostraca&taxon=notostraca](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxon%20my&query=notostraca&taxon=notostraca) (dostęp 02.06.2024).
- Encyklopedia PWN, 2024. <https://encyklopedia.pwn.pl/haslo/zywe-skamienialosci;4003368> (dostęp 02.06.2024).
- IUCN Red List of Threatened Species, 2024. <https://www.iucnredlist.org/search?query=Tadpole%20Shrimps&searchType=species> (dostęp 22.06.2024).
- ISAP – Internetowy System Aktów Prawnych, 2024. <https://isap.sejm.gov.pl/isap.nsf/Doc-Details.xsp?id=WDU20160002183> (dostęp 23.06.2024).