

Szkoła Doktorska Nauk Ścisłych i Przyrodniczych
Uniwersytetu Łódzkiego

Marta Rudna

**Zapis gwałtownych zmian klimatycznych
przełomu plejstocenu i holocenu w szczątkach
fauny Cladocera zdeponowanych w osadach
jeziornych i torfowiskowych**

Record of rapid climatic changes during the turn of the Pleistocene
and Holocene in the remains of Cladocera fauna deposited in
lacustrine and peatland sediments

Praca doktorska wykonana
pod kierunkiem promotora
prof. dr hab. Jacka Forysiaka
oraz promotora pomocniczego
dr Marty Wojewódki-Przybył
w Katedrze Geologii i Geomorfologii
Wydziału Nauk Geograficznych

Łódź 2025

Podziękowania

Składam serdeczne podziękowania moim promotorom, prof. Jackowi Forysiakowi oraz dr Marcie Wojewódce-Przybył, za opiekę naukową, cenne wskazówki, wsparcie i motywację na każdym etapie mojej pracy. Dziękuję za cierpliwość, poświęcony czas i stworzenie warunków, które pozwoliły mi rozwijać się naukowo.

Słowa szczególnej wdzięczności kieruję do dr hab. Edyty Zawiszy, prof. ING PAN za wprowadzenie mnie w świat Cladocera i czuwanie nad moim rozwojem w tym kierunku oraz prof. dr hab. Krystynie Szeroczyńskiej, jednej z prekursorów badań nad subfosalną fauną Cladocera w Polsce, za dzielenie się doświadczeniem i inspirację.

Dziękuję wszystkim pracownikom Katedry Geologii i Geomorfologii, w której miałam zaszczyt realizować swoją pracę doktorską. Szczególne podziękowania kieruję do dr hab. Joanny Petery-Zganiacz, prof. UŁ za udostępnienie rdzeni osadów, które stanowiły podstawę moich badań. Dziękuję także mgr Joannie Szymczak za pomoc przy pokonywaniu trudności z formalnościami związanymi z realizacją grantu.

Dziękuję także moim współpracownikom z Katedry Geografii Fizycznej, w której obecnie pracuję, za życzliwość, szczególnie dziękuję kierownikowi dr hab. Zbigniewowi Rdzanemu, prof. UŁ za zrozumienie i wsparcie na każdym kroku w łączeniu realizacji doktoratu i pracy dydaktycznej.

Jestem wdzięczna prof. dr hab. inż. Krystynie Mileckiej oraz dr Milenie Obremskiej za przeprowadzenie analizy palinologicznej oraz dr. hab. Danielowi Okupnemu, prof. US za wykonanie analiz geochemicznych, które wzbogaciły moją pracę o cenne dane.

Pragnę również podziękować dr Dorocie Brzozowicz, dr Wiktorowi Piechowi, dr Małgorzacie Frydrych oraz dr Patrycji Grzyś za konstruktywne porady i wsparcie z doktoranckiej perspektywy, które pomogły mi pokonywać kolejne etapy pracy nad rozprawą.

Z całego serca dziękuję mojej Mamie, Tacie i Bratu za nieocenione wsparcie, wiarę w moje możliwości i pomoc w pokonywaniu przeciwności. Bez Waszej siły i motywacji ten sukces nie byłby możliwy.

Dziękuję również moim przyjaciołom, którzy byli przy mnie dodając otuchy i pomagając mi zachować równowagę między pracą, a codziennym życiem.

Dziękuję serdecznie wszystkim, którzy w jakikolwiek sposób przyczynili się do powstania tej rozprawy.

Spis treści

1. Streszczenie	4
2. Abstract.....	6
3. Wstęp	8
3.1. Zmiany klimatyczne i środowiskowe na przełomie plejstocenu i holocenu.....	8
3.2. Cladocera – biologia i ich potencjał paleolimnologiczny	11
3.3 Obszar badań.....	14
3.4 Cele rozprawy doktorskiej	20
3.5. Zakres rozprawy doktorskiej	21
4. Wyniki.....	25
4.1. Streszczenie artykułu 1.....	25
4.2. Streszczenie artykułu 2.....	27
4.3. Streszczenie artykułu 3.....	34
4.4. Artykuł 3.....	40
5. Zróżnicowanie warunków siedliskowych dla subfosylnej fauny Cladocera w torfowiskach Żabieniec i Ługi - analiza porównawcza	66
5.1. Przejście ze starszego dryasu do allerødu	66
5.2. Przejście z allerød do młodszego dryasu	70
5.3. Przejście z młodszego dryasu do holocenu	71
6. Podsumowanie.....	74
7. Bibliografia	76
8. Załączniki.....	80

Prace wchodzące w skład rozprawy doktorskiej:

1. Rudna M., Forysiak J. 2023. Osady biogeniczne torfowisk regionu łódzkiego jako materiał do badań kopalnych Cladocera. Acta Geographica Lodziensia 113: 157-173. <https://doi.org/10.26485/AGL/2023/113/10>
2. Rudna M., Wojewódka-Przybył M., Forysiak J., Milecka K., Okupny D. 2023. Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition. Water 15(2): 348. <https://doi.org/10.3390/w15020348>
3. Rudna M., Wojewódka-Przybył M., Forysiak J., Obremaska M., Zawisza E. Habitat transformations under abrupt climate changes at the Late Glacial\Holocene transition, as told by Cladocera. Artykuł złożony do Geological Quarterly, marzec 2025.

1. Streszczenie

Współczesne zmiany klimatu wywierają istotny wpływ na funkcjonowanie ekosystemów lądowych, wodnych i bagiennych, prowadząc do głębokich przekształceń ich struktury, dynamiki oraz interakcji biotyczno-abiotycznych. Zagadnienie to stanowi obecnie jedno z centralnych pól badawczych w zakresie nauk o Ziemi i środowisku. Jednym z najbardziej widocznych przejawów tych procesów jest globalne ocieplenie, które skutkuje zmianami warunków siedliskowych w takich środowiskach jak lasy, łąki, rzeki, jeziora i torfowiska. W konsekwencji dochodzi do przesunięć w składzie gatunkowym oraz reorganizacji strukturalnej tych ekosystemów. Reakcje organizmów, zarówno roślinnych, jak i zwierzęcych, są silnie zróżnicowane i uzależnione od specyfiki poszczególnych siedlisk, a także od tempa i skali zachodzących zmian środowiskowych.

Niniejsza rozprawa koncentruje się na analizie gwałtownych zmian klimatycznych zachodzących na przełomie plejstocenu i holocenu oraz ich wpływu na funkcjonowanie ekosystemów wodnych. Zakres badań obejmował dwa stanowiska zlokalizowane w Polsce Centralnej – torfowiska Żabieniec i Ługi. Stanowisko Żabieniec to torfowisko położone na wysoczyźnie polodowcowej, natomiast torfowisko Ługi znajduje się w dolinie rzecznej. W celu rekonstrukcji zmian zachodzących w analizowanym okresie w obu kopalnych zbiornikach zastosowano analizę subfosylnych szczątków wioślarek (*Cladocera*), datowania radiowęglowe oraz analizy: palinologiczną i statystyczną, a dla stanowiska Żabieniec także analizę geochemiczną.

Dotychczasowe badania subfosylnej fauny *Cladocera* w regionie łódzkim koncentrowały się głównie na analizie osadów jeziornych i torfowiskowych, prowadzonych z relatywnie niską rozdzielczością – próbki pobierano punktowo, w odstępach co 4–10 cm. Takie podejście skutkuje otrzymaniem niepełnego obrazu zmian środowiskowych i nie pozwala na uchwycenie ciągłości zachodzących zmian środowiskowych. Dodatkowo, wcześniejsze analizy nie prezentowały szczegółowo przejść klimatycznych między stadiami i interstadiami, co stanowiło impuls do przeprowadzenia badań o wyższej rozdzielczości. W celu uzyskania bardziej precyzyjnego obrazu dynamiki zmian w badanych zbiornikach, zastosowano wysoką rozdzielczość poboru próbek – co 1 cm. W przypadku stanowiska Żabieniec odpowiada to interwałowi czasowemu wynoszącemu około 10-20 lat.

Analizy paleolimnologiczne wykonane na obu stanowiskach ujawniły istotne różnice w dynamice zmian ekosystemowych, które wynikały nie tylko z globalnych zmian klimatycznych, ale również z lokalnych uwarunkowań hydrologicznych i geomorfologicznych. Przeprowadzone badania pozwoliły na precyzyjne określenie zmian środowiskowych w przedziałach czasowych odpowiadających okresom gwałtownych przemian klimatycznych i środowiskowych późnego plejstocenu i holocenu. Stanowi to istotny wkład w rekonstrukcję paleoklimatyczną regionu i podkreśla wartość torfowisk jako geoarchiwów zmian klimatycznych i ekologicznych.

2. Abstract

Contemporary climate change has a significant impact on the functioning of terrestrial, aquatic, and wetland ecosystems, leading to profound transformations in their structure, dynamics, and biotic–abiotic interactions. This issue currently represents one of the central research areas within the field of Earth and environmental sciences. One of the most evident manifestations of these processes is global warming, which alters habitat conditions in environments such as forests, grasslands, rivers, lakes, and peatlands. As a result, shifts in species composition and structural reorganization of these ecosystems are observed. The responses of both plant and animal organisms to these changes are highly variable and depend on the specific characteristics of individual habitats, as well as on the rate and magnitude of the ongoing environmental transformations.

This dissertation focuses on the analysis of abrupt climatic changes during the Late Pleistocene-Holocene transition and their influence on the functioning of aquatic ecosystems. The research encompassed two study sites located in Central Poland: the Żabieniec and Ługi peatlands. The Żabieniec site is a peatland situated on a glacial upland, while the Ługi peatland is located in a river valley. In order to reconstruct the environmental changes occurring during the studied period within these paleo waterbodies, several methods were applied: subfossil Cladocera analysis, radiocarbon dating, palynological, statistical analyses, and, in the case of Żabieniec site, geochemical analyses as well.

Previous studies of subfossil Cladocera fauna in the Łódź region have primarily focused on lacustrine and peatland sediments, usually carried out with relatively low resolution—samples were typically collected at intervals of 4–10 cm. Such an approach yields a fragmented picture of environmental changes, and fails to capture the continuity and detailed dynamics of past transformations. Moreover, earlier studies often did not account in detail for transitional climatic phases between stadials and interstadials, which provided the impetus for conducting higher-resolution research. To obtain a more precise reconstruction of ecosystem dynamics in the studied basins, high-resolution sampling was employed—every 1 cm. At the Żabieniec site, this corresponds to a temporal resolution of approximately 10–20 years. A comparable temporal resolution was achieved for the Ługi peatland, although in this case, the sediment core exhibits greater variability in sedimentation rate.

Paleolimnological analyses conducted at both sites revealed significant differences in the ecosystem dynamics, which were shaped not only by global climate change but also by local hydrological and geomorphological conditions. The research results enabled the precise identification of environmental changes within time intervals corresponding to periods of rapid climatic and ecological transformation during the Late Pleistocene and Holocene. This constitutes a valuable contribution to the paleoclimatic reconstruction of the region and highlights the importance of peatlands as geoarchives of climatic and ecological changes.

3. Wstęp

3.1. Zmiany klimatyczne i środowiskowe na przełomie plejstocenu i holocenu

Okres przełomu plejstocenu i holocenu był czasem gwałtownych zmian klimatycznych, które miały znaczący wpływ na funkcjonowanie ekosystemów wodnych i lądowych. Stratygraficzny układ schyłku vistulianu (glaciału) wciąż jest przedmiotem dyskusji (por. Jary, Marks 2024). W niniejszej pracy doktorskiej przyjęty został najczęściej stosowany schemat, nawiązujący do podziałów zaproponowanych przez Mangeruda i in. (1974), Hoeka (1997) oraz Rasmussena i in. (2014). W najstarszym dryasie na Niżu Środkowoeuropejskim panowały surowe warunki klimatyczne, z niskimi temperaturami i ograniczoną produkcją biologiczną, co prowadziło do niskiej różnorodności ekosystemów (Wasylikowa 1964). Po okresie zimna nastąpiło ocieplenie związane z interstadią *bølling*, które sprzyjało rozwojowi roślinności i wzrostowi aktywności biologicznej. W starszym dryasie ponownie nastąpiło ochłodzenie, które ograniczyło rozwój ekosystemów, zarówno wodnych, jak i lądowych. W okresie *allerødu*, charakteryzującym się ponownym wzrostem temperatury, nastąpił dalszy rozwój roślinności oraz wzrost różnorodności biologicznej. Młodszy dryas, będący ostatnim okresem ochłodzenia przed holocenem, również stanowił fazę z ograniczonym rozwojem wspomnianych ekosystemów (Wasylikowa 1964). Z początkiem holocenu – około 11,7 tys. lat temu (Rasmussen i in. 2014; Marks 2016) nastąpiło gwałtowne ocieplenie, które sprzyjało intensywnemu rozwojowi roślinności lądowej oraz wodnej, a także organizmów wodnych.

Torfowiska i jeziora stanowią cenne geoarchiwa, w których procesy akumulacji torfów i osadów jeziornych umożliwiają długotrwałe przechowywanie informacji o zmianach środowiskowych zachodzących zarówno w obrębie zbiornika, jak i w jego otoczeniu (Tobolski 2000; Forysiak 2012). Torfowiska charakteryzują się dużym zróżnicowaniem geomorfologicznym, zarówno pod względem form, w jakich występują, jak i ich otoczenia, oraz różnorodnymi sposobami zasilania wodami, co czyni je idealnymi obiektami badań paleoekologicznych i paleogeograficznych. W osadach torfowisk gromadzą się szczątki roślinne i zwierzęce organizmów, które w nich żyły, co pozwala na ich analizy mające na celu rekonstrukcję dawnych warunków klimatycznych oraz środowiskowych. Stanowiska o niezaburzonym zapisie zmian klimatycznych sięgających późnego plejstocenu są rzadkością, ponieważ zapis stratygraficzny często ulega zakłóceniom wskutek przesuszania warstw

torfowych, ich degradacji, pożarów, redepozycji osadów lub działalności człowieka, związanej z wydobyciem torfu, albo zagospodarowaniem łąkowym lub leśnym (Forysiak 2012, 2013). W regionie łódzkim torfowiska zajmują niewielki odsetek obszaru (około 2%), a miąższość osadów biogenicznych jest zróżnicowana. Średnia miąższość torfu na torfowiskach niskich w Polsce wynosi około 1,40 m, na torfowiskach wysokich 2,46 m, a na torfowiskach przejściowych 1,66 m (Tobolski 2000). Torfowisko Żabieniec, gdzie łączna miąższość osadów biogenicznych przekracza 12 metrów, stanowi wyjątkowy obiekt badawczy w skali Polski. Na obszarach staroglacjalnych tego typu formy występują sporadycznie, można je znaleźć w północno-wschodniej Polsce oraz na obszarze Białorusi czy Rosji (Forysiak 2012). Dostarczają one cennych danych do analiz paleoekologicznych i rekonstrukcji warunków środowiskowych i klimatycznych w przeszłości (Twardy i in. 2010; Forysiak 2013).

Badania wielowzkaźnikowe (multiproxy), polegające na wykorzystaniu różnych rodzajów danych (tzw. proxy), stają się coraz powszechniej stosowanym podejściem metodycznym, wdrażanym w celu uzyskania pełniejszego i bardziej precyzyjnego obrazu przeszłych zmian klimatycznych i środowiskowych. W ramach tych badań analizowane są dane geologiczne i geomorfologiczne oraz wyniki badań paleoekologicznych, takich jak analiza palinologiczna, makroszcątki roślinne, okrzemki, ameby skorupkowe, Chironomidae oraz Cladocera (Berglund, Ralska-Jasiewiczowa 1986, Szerocńska 1998, Twardy i in. 2010). Reakcje organizmów na zmiany środowiskowe, w tym tempo adaptacji i reakcji na zmiany klimatyczne, są również kluczowe, aby zrozumieć, jak różne grupy organizmów reagowały na zachodzące zmiany oraz w jakim tempie te zmiany miały miejsce.

W aktualnych badaniach paleoekologicznych ostatniego przejścia z okresu glacjału do interglacjału (od początku późnego wistulianu do końca starszego holocenu) wykonywane są analizy szczątków różnych organizmów, w tym wioślarek (Pawłowski 2010, Petera-Zganiacz i in. 2015, Słowiński i in. 2016, Płóciennik i in. 2022). Jednakże analizy te dotyczą często rdzeni o gęstości poboru próbek od 4 do 10 cm, co ogranicza możliwość uzyskania pełnego obrazu zmian środowiskowych. Zastosowanie wysokiej rozdzielczości opróbowania rdzeni osadów biogenicznych jest niezbędne do uzyskania bardziej dokładnych i precyzyjniejszych wyników zmienności gatunkowej w obrębie zespołów organizmów, a także do uchwycenia wczesnych sygnałów nadchodzących zmian, co stanowi jedno z głównych celów przedstawionych badań.

Zrozumienie zmienności społeczności organizmów wodnych i odpowiedzi na gwałtowne zmiany klimatyczne, szczególnie w kontekście dynamiki przełomu plejstocenu i holocenu, może stanowić pomocne narzędzie w interpretacjach zapisu starszych zmian środowiskowych i klimatycznych. Ponadto pozwala na prognozowanie przyszłych skutków ocieplenia klimatycznego oraz ocenę odporności ekosystemów wodnych na zmieniające się warunki środowiskowe i klimatyczne.

3.2. Cladocera – biologia i ich potencjał paleolimnologiczny

Wioślarki (Cladocera) stanowią ważną grupę drobnych skorupiaków wodnych, należących do stawonogów (Arthropoda), w obrębie królestwa zwierząt. Rozmiary tych organizmów mieszczą się w przedziale od 0,2 do 1,8 mm, jednak większość gatunków nie osiąga 1 mm. Dotychczas opisano ponad 700 gatunków wioślarek (Błędzki, Rybak 2016), podzielonych na cztery rzędy: Haplopoda, Anomopoda, Onychopoda i Ctenopoda.

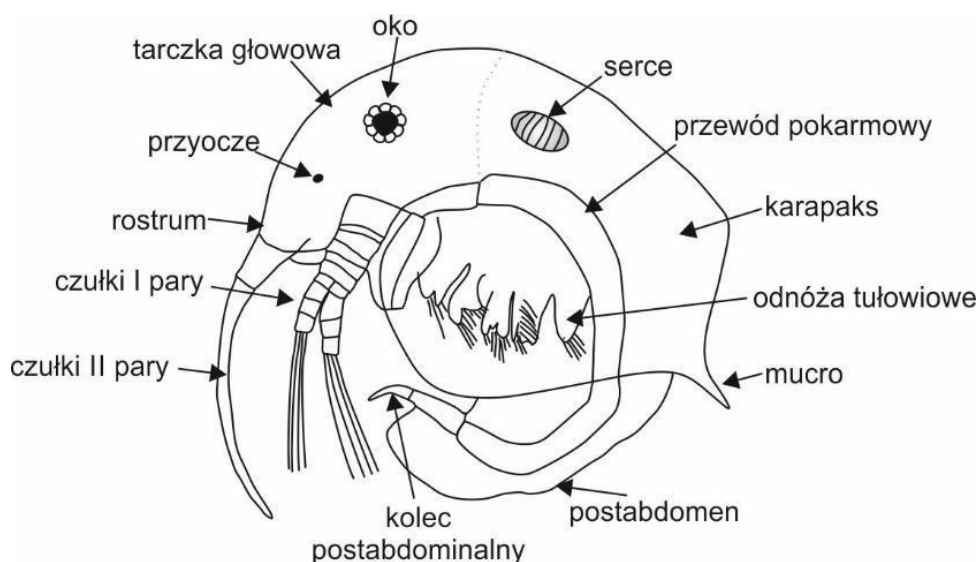
Wioślarki zasiedlają różnorodne środowiska wodne – od dużych jezior po niewielkie zbiorniki okresowe, takie jak kałuże. Większość gatunków występuje w wodach słodkich, a jedynie nieliczne są słonowodne. Wioślarki zasiedlają zarówno strefę pelagiczną (otwartej wody), litoralną (przybrzeżną) jak i przydenną. Ponadto, Cladocera wykazują różnorodne strategie pokarmowe – większość gatunków to filtratory, które odżywiają się glonami, detrytusem, substancjami humusowymi lub bakteriami, natomiast niektóre prowadzą drapieżny tryb życia (Korhola, Rautio 2001). Ciało wioślarek jest przezroczyste, jednak w warunkach niedoboru tlenu w wodzie zwiększa się stężenie hemoglobiny w ich organizmie, co prowadzi do zabarwienia na czerwono. Na kolor ciała wpływa także rodzaj spożywanego pokarmu – glony nadają mu odcień zielony, detrytus i substancje humusowe powodują czerwono-brązowe zabarwienie, natomiast detrytus planktonowy oraz bakterie sprawiają, że staje się szare. Ciało Cladocera jest bocznie spłaszczone i składa się z głowy, tułowia i odwłoku, a całość pokrywa chitynowy pancerz, tworzący szkielet zewnętrzny. Główne elementy pancerza to tarczka głowowa, dwuklapowy karapaks oraz postabdomen zakończony kolcami postabdominalnymi (Rys. 1). W obrębie głowy znajdują się dwie pary czułków – pierwsza para jest krótka i pełni funkcję czuciową (Rybak 1993), natomiast druga - większa, odpowiada za poruszanie i umożliwia charakterystyczne skokowe ruchy w wodzie (Rys. 1). W centralnej części głowy występuje ruchliwe oko, a u niektórych gatunków dodatkowo także przyocze (Rybak 1993; Rybak, Błędzki 2010). Na tułowiu znajdują się odnóża w liczbie od czterech do sześciu par, które służą głównie do pobierania pokarmu poprzez filtrację lub zdrapywanie cząstek organicznych (Rybak, Błędzki 2010). Często na powierzchni pancerza widoczne są specyficzne ornamentacje, które stanowią istotną cechę diagnostyczną, szczególnie w badaniach subfosylnych szczątków.

Wioślarki wyróżniają się krótkim cyklem życiowym, trwającym od 40 do 85 dni, co w połączeniu z możliwością rozmnażania zarówno partenogenetycznego (dzieworództwo), jak i płciowego (Rybak, Błędzki 2010), pozwala im szybko reagować na zmiany warunków środowiskowych. Ich liczebność i skład gatunkowy w danym zbiorniku wodnym zależą od szeregu czynników biotycznych i abiotycznych, takich jak morfometria akwenu, temperatura wody, dostępność pokarmu oraz presja drapieżników. Jeśli warunki środowiskowe ulegają pogorszeniu, to z części jaj partenogenetycznych wylęgają się samce. Wówczas następuje rozmnażanie płciowe, a samice wytwarzają zapłodnione jaja przetrwalnikowe, tzw. efipia. Jaja te opadają na dno zbiornika lub unoszą się na powierzchni wody. W ten sposób jaja przeczekują okres niekorzystnych warunków panujących w zbiorniku i rozwijają się dopiero, gdy te ulegną poprawie. Rozrodczość Cladocera szacuje się na około 35 – 55 jaj w jednym miocie, które wytwarzane mogą być co 3 – 4 dni (Rybak, Błędzki 2010). Gatunki planktonowe, zwłaszcza te należące do Daphniidae, stanowią główny składnik pożywienia dla ryb, co wpływa na dynamikę ich populacji. Z kolei wśród gatunków litoralnych, takich jak przedstawiciele rodziny Chydoridae, obserwuje się wysoką wrażliwość na zmiany parametrów fizykochemicznych wody, w tym na stan troficzny, przewodność elektrolityczną oraz zasolenie (De Eyto i in. 2003). Wpływ tych czynników ujawnia się przede wszystkim w liczebności poszczególnych gatunków, co sprawia, że Cladocera są powszechnie wykorzystywane jako bioindykatory stanu środowiska wodnego.

Typowym zachowaniem wioślarek pelagicznych są pionowe migracje dobowe, które zależą od natężenia światła. Jest to mechanizm obronny, pozwalający uniknąć drapieżników. W ciągu dnia osobniki bytują w ciemnych, głębokich strefach zbiorników, gdzie są mniej widoczne, natomiast w nocy migrują ku powierzchni, aby żerować w bogatych w pokarm wodach (Rybak, Błędzki 2010). Cladocera mogą również wykonywać migracje poziome, przemieszczając się ze strefy otwartej toni wodnej do strefy przybrzeżnej i odwrotnie. Migracje te spowodowane są zróżnicowaną ilością składników odżywczych w poszczególnych strefach zbiornika wodnego, migracje te typowe są na przykład dla gatunku *Chydorus sphaericus* czy *Bosmina longirostris*.

Chityna, z której zbudowany jest szkielet zewnętrzny Cladocera, jest bardzo trwałym materiałem (polisacharyd). Po obumarciu zwierzęcia chitynowe elementy jego pancerzyka (tarczka głowowa, karapaks, postabdomen i ephippia) opadają na dno i zostają pogrzebane

w osadach dennych. Następnie, dzięki pobraniu osadu jeziornego lub torfowego, odpowiedniej obróbce laboratoryjnej oraz analizie mikroskopowej, możliwa jest identyfikacja gatunków na podstawie ich szczątków (Rybak, Błędzki 2010). Rodzaj utworów, w jakich zdeponowane są szczątki wioślarek ma wpływ na stopień ich zachowania, a co za tym idzie na możliwości ich mikroskopowej identyfikacji. Interpretacja danych dotyczących subfosylnych Cladocera opiera się głównie na ocenie zmienności całego zespołu gatunków oraz analizie gatunków wskaźnikowych (Korhola, Rautio 2001). Skład gatunkowy fauny Cladocera oraz ich liczebność dostarczają cennych informacji na temat zmian klimatycznych, jakości wody oraz procesu eutrofizacji, odgrywając istotną rolę w ochronie i zarządzaniu zasobami wodnymi. Te niewielkie zwierzęta są szczególnie wrażliwe na zmienność takich czynników środowiskowych jak poziom wody (Korhola i in. 2005), pH (Locke, Sprules 2000), stan trofii (Szeroczyńska 1991) i temperatura (Lotter i in. 1997). W kontekście globalnych zmian środowiskowych wynikających zarówno ze zmian klimatu, jak i presji antropogenicznej, badania subfosylnych szczątków Cladocera są niezwykle cenne. Umożliwiają one na ocenę długoterminowych trendów w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych oraz analizę wpływu działalności człowieka na ich stan.



Rys. 1 Schemat budowy Cladocera na przykładzie osobnika z rodzaju Bosmina.
(Wojewódka, 2020)

3.3 Obszar badań

W podziale fizycznogeograficznym Polski według Solona (2018) badany obszar położony jest w megaregionie Europy Zachodniej – Pozaalpejskiej Europy Środkowej, w prowincji Nizy Środkowoeuropejskiego, podprowincji Nizin Środkowopolskich. Stanowisko Żabieniec zlokalizowane jest w obrębie makroregionu Wzniesień Południowomazowieckich, w mezoregionie Wzniesienia Łódzkie. Torfowisko Ługi położone jest w makroregionie Niziny Południowowielkopolskiej, w mezoregionie Wysoczyzny Łaskiej.

Według podziału administracyjnego Polski obszar badań zlokalizowany jest w Polsce centralnej, w województwie łódzkim (Rys. 2). Torfowisko Żabieniec położone jest w powiecie brzezińskim, gminie Brzeziny we wsi Bielanki. Natomiast torfowisko Ługi zlokalizowane jest w powiecie zduńskowolskim, w gminie Szadek, w odległości około 7 km na północny-wschód od miasta Warta.

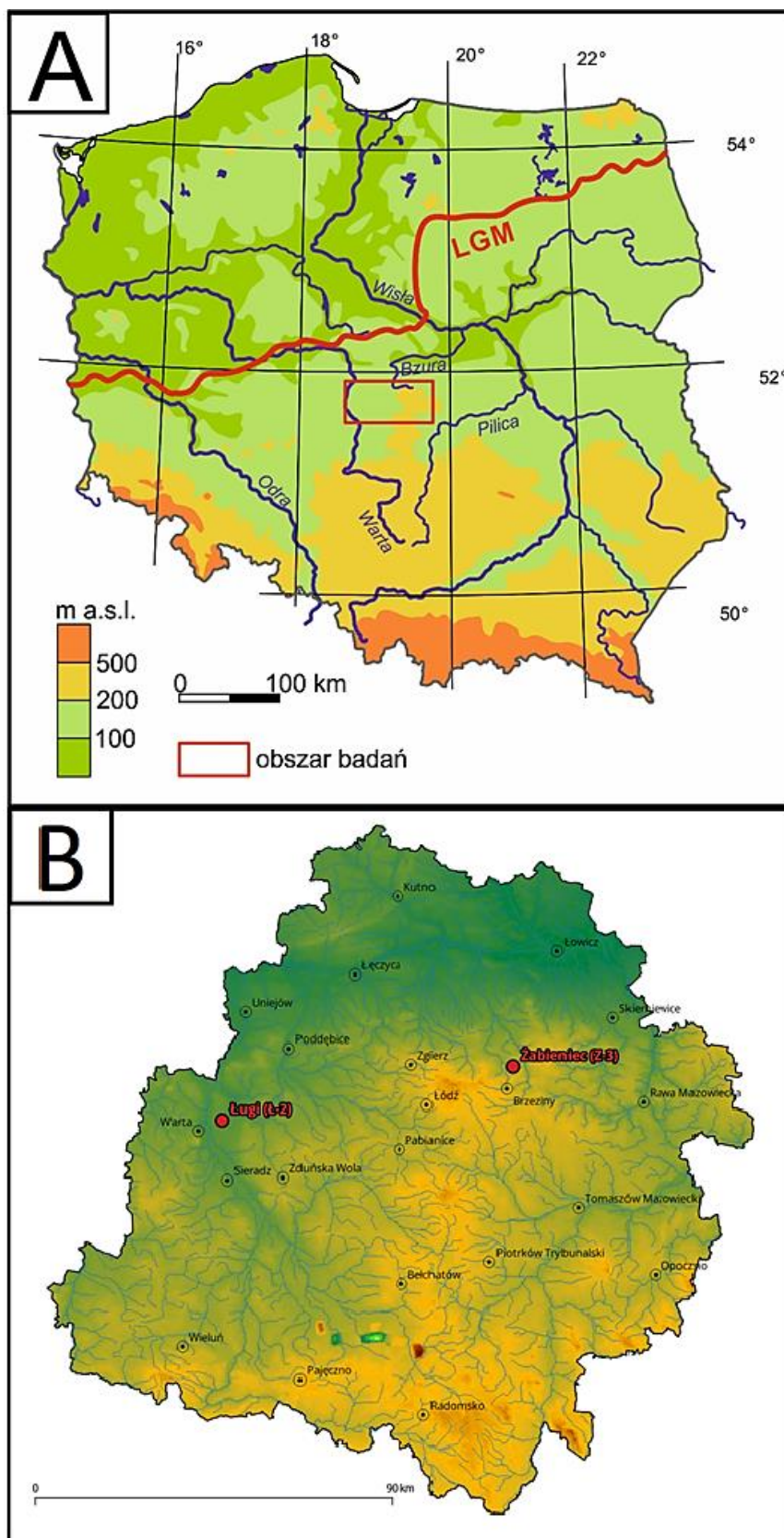
Oba stanowiska badawcze zlokalizowane są na obszarze nizinnym. Torfowisko Żabieniec (Fot. 3) leży na wysokości 181 m n.p.m., natomiast torfowisko Ługi (Fot. 4) jako obiekt wydłużony, o zróżnicowanej morfologii, leży na wysokości 124-127 m n.p.m. Miejsca poboru rdzeni zlokalizowane są w punktach o współrzędnych geograficznych: stanowisko Żabieniec $\varphi=51^{\circ}51'01''$ N, $\lambda=19^{\circ}46'38''$ E, stanowisko Ługi $\varphi=51^{\circ}43'52,8''$ N, $\lambda=18^{\circ}42'45,8''$ E. Przykładowe zdjęcie rdzenia pobranego na stanowisku Żabieniec przedstawiono na Fot. 1, natomiast dla stanowiska Ługi — na Fot. 2.



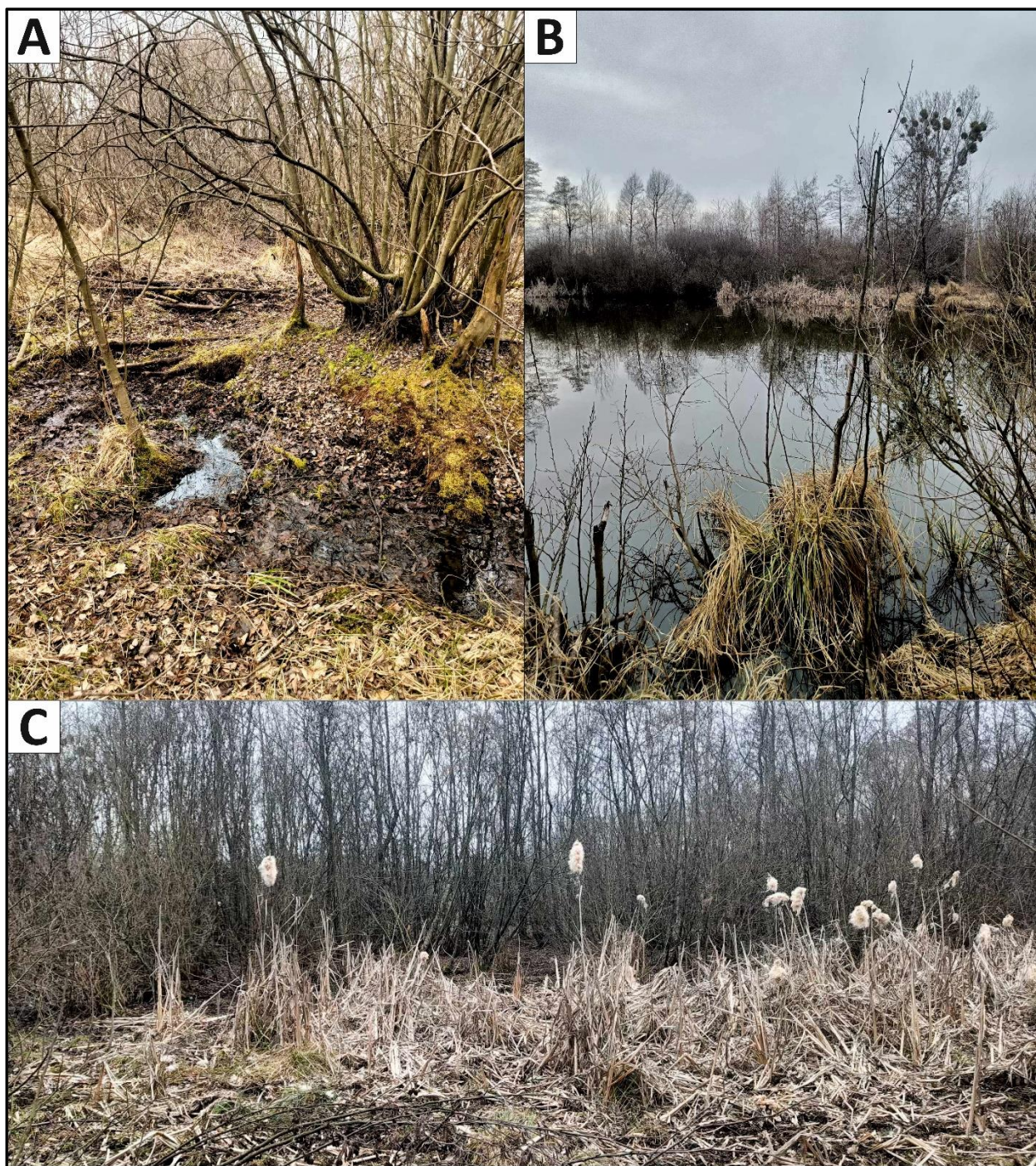
Fot. 1. Fragment rdzenia pobranego ze stanowiska Żabieniec (Z-3) z przedziału głębokości 680 -790 cm.



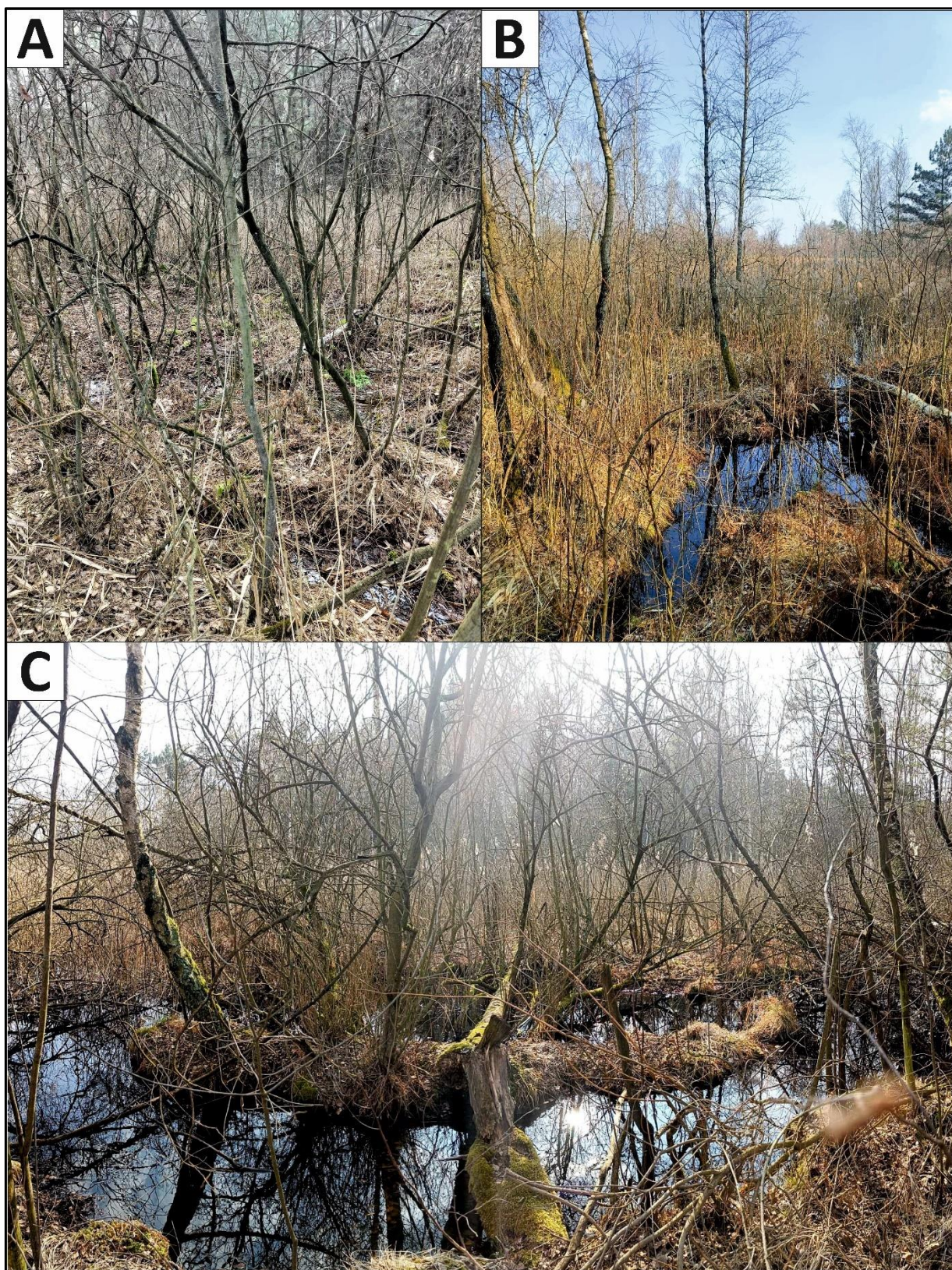
Fot. 2. Fragment rdzenia pobranego ze stanowiska Ługi (Ł-2) z przedziału głębokości 270-330 cm.



Rys. 2. A- Lokalizacja obszaru badań na terenie Polski (LGM - maksymalny zasięg ostatniego zlodowacenia wg Marksa 2012, ang. Last Glacial Maximum). B- Lokalizacja poboru rdzeni Z-3 i Ł-2 na obrazie NMT województwa łódzkiego.



Fot. 3. Torfowisko Żabieniec stan na marzec 2025 (fot. M. Rudna), A – brzeżna część torfowiska, B – zbiornik potorfowy w południowej części torfowiska, C – trzcinowisko w środkowej części.



Fot. 4. Torfowisko Ługi stan na marzec 2025 (fot. M. Rudna), A – zarośla wierzby w nieeksploatowanej części torfowiska, B, C – zarastające zbiorniki potorfowe.

Klimat badanego obszaru cechuje się przejściowym charakterem, objawiającym się dużą zmiennością warunków atmosferycznych w skali rocznej. Województwo łódzkie leży w strefie przejściowej między klimatem morskim a kontynentalnym (Wibig, Radziun 2019). Roczna suma opadów w regionie wynosi przeciętnie 550–600 mm, przy czym najwyższe wartości notowane są w okresie letnim, zwłaszcza w czerwcu i lipcu. Jak zauważyli Kłysik i Fortuniak (1992), rozkład opadów nie jest równomierny i zależy m.in. od ukształtowania terenu oraz stopnia urbanizacji. Intensywność opadów może ulegać lokalnym wahaniom w zależności od czynników geograficznych i antropogenicznych (Kłysik 2001). Okresowe deficyty opadów wpływają na zmiany warunków hydrologicznych, obejmujące także torfowiska (Wibig, Radziun 2019). Na obszarze województwa łódzkiego dominują wiatry zachodnie i północno-zachodnie, które przynoszą wilgotne masy powietrza znad Atlantyku (Kłysik 1993). Z danych przedstawionych przez Kłysika (2001) wynika, że średnia roczna temperatura powietrza w Łodzi oscyluje w granicach 8,0–8,5°C. Najniższe wartości temperatur notowane są w styczniu (średnia miesięczna około -1,5°C), natomiast najwyższe średnie temperatury przypadają na lipiec, osiągając około 18,0°C. Podstawczyńska (2010) podaje nieco niższe wartości średniej rocznej temperatury powietrza w Łodzi (7,8°C), co może wynikać z innego zakresu czasowego analizowanych danych w porównaniu do wyników przedstawionych przez Kłysika (2001). Znaczna różnica między sezonem zimowym, a letnim jest charakterystyczna dla obszarów klimatu przejściowego (Kłysik 1993). Dane pomiarowe temperatury powietrza wskazują na wyraźną tendencję wzrostową w ostatnich dekadach (Kłysik 2001; Podstawczyńska 2010).

Badania nad strukturą roślinności torfowiska Żabieniec, przeprowadzone w latach 2007 i 2008 oraz zestawione z danymi z lat 1994–1995, wykazały, że większość wcześniej notowanych gatunków chronionych i zagrożonych utrzymała się na tym obszarze. Jednocześnie pojawiły się trzy nowe gatunki inwazyjne, które wcześniej nie były odnotowane (Michalska-Hejduk, Kopec 2010). W północnej części torfowiska zaobserwowano ekspansję roślinności wodnej i szuwarowej, co doprowadziło do zmniejszenia jego powierzchni i wyraźnego przesuszenia (Petera-Zganiacz i in. 2022). Zauważono także, iż dalsze obniżanie poziomu wód i zmiana sposobu zasilania torfowiska mogą prowadzić do jego degradacji (Michalska-Hejduk, Kopec 2010). Torfowisko planowano objąć ochroną rezerwatową, jednak do dziś nie została wprowadzona dla niego żadna forma ochrony.

W pierwszej połowie XX wieku torfowisko Ługi zostało silnie przekształcone w wyniku osuszenia (Forysiak 2013), w efekcie czego na jego powierzchni utworzyły się liczne zagłębienia potorfowe (Forysiak 2012). Współczesna roślinność torfowiska Ługi obejmuje zbiorowiska turzycowe i szuwarowe, a teren badań porośnięty jest lasem bagiennym (olsem) i łożowiskami, rozwijającymi się na glebach torfowych. Dominującym gatunkiem są olsza czarna i wierzb szara, a w mniejszych ilościach występują także drzewostany olchy czarnej i sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris*) (Woziwoda, Michalska-Hejduk 2008). Ponadto, na obrzeżach torfowiska występują skupienia brzozy (*Betula*) oraz jesionu (*Fraxinus*) (Mielczarek 2019), natomiast w jego bliskim otoczeniu znajdują się łąki oraz pola uprawne. Obszar ten został objęty ochroną w ramach sieci Natura 2000 ze względu na bogatą faunę ptaków lęgowych. Występują tu również rośliny objęte ochroną gatunkową, takie jak bagno zwyczajne (*Ledum palustre*) i rosziczka okrągłolistna (*Drosera rotundifolia*) (Mielczarek 2019).

Torfowiska Żabieniec i Ługi wykazują odmienne cechy środowiskowe wynikające z ich położenia i warunków hydrologicznych. Oba obiekty można uznać za torfowiska limnogeniczne (Tobolski 2000), jednak proces wypełniania pierwotnych mis jeziornych przebiegał w różnym tempie. Torfowisko Żabieniec charakteryzuje się większą stabilnością hydrologiczną ze względu na zasilanie topogeniczno-ombrogeniczne (stabilne sumy opadów rocznych w ostatnich kilkudziesięciu latach); jego przekształcenie w torfowisko nastąpiło w okresie subborealnym (Forysiak 2012). Z kolei Ługi, jako torfowisko dolinne, było bardziej narażone na zmiany hydrologiczne i proces osuszania, co przyspieszyło lądowanie już na początku holocenu (Forysiak 2012). Współczesne zmiany klimatyczne oraz działalność człowieka mogą przyczyniać się do dalszej degradacji tych ekosystemów, co podkreśla potrzebę ich aktywnej ochrony, a także kontynuowania badań i monitorowania zachodzących zmian środowiskowych.

3.4 Cele rozprawy doktorskiej

Główną tezę prezentowanej pracy doktorskiej jest założenie, że szczątki subfosalnych wioślarek stanowią cenne narzędzie do rekonstrukcji gwałtownych zmian warunków klimatycznych w okresie przejścia z późnego glaciału (vistulianu) do holocenu, oraz do analizy wpływu tych zmian na funkcjonowanie i przekształcenie siedlisk jeziorno-bagiennych.

Szczegółowymi celami niniejszej rozprawy są:

1. ustalenie, w jaki sposób zmiany klimatyczne, w tym przejścia od warunków zimnych do ciepłych (i na odwrót) wpłynęły na skład gatunkowy fauny Cladocera w zbiornikach o różnym statusie troficznym, zlokalizowanych na obszarze ekstraglacialnym wobec lądolodu ostatniego zlodowacenia, z udokumentowanymi warunkami peryglacialnymi;
2. analiza zależności między zmianami klimatycznymi i środowiskowymi, a dynamiką środowisk wodnych oraz składem gatunkowym fauny Cladocera; zbadanie zmian w składzie i liczebności wioślarek, jako odpowiedzi na zmiany poziomu wody, trofii, pH oraz temperatury wody;
3. ocena słuszności założenia, że do przeprowadzenia szczegółowej analizy okresów charakteryzujących się wyraźnymi zmianami klimatycznymi późnego glaciału (vistulianu) i holocenu konieczny jest pobór prób o wysokiej rozdzielczości oraz tego, w jakim stopniu takie podejście może wpłynąć na modyfikację dotychczasowych interpretacji klimatycznych i środowiskowych.

Zastosowanie wysokorozdzielczych analiz Cladocera w prezentowanych pracach ma na celu wypełnienie luki w badaniach paleolimnologicznych, o takiej rozdzielczości, dotyczących zmian klimatycznych w okresie późnego glaciału (vistulianu) i początku holocenu. Szczególną uwagę poświęcono dynamice rozwoju wybranych siedlisk jeziorno-torfowiskowych w regionie łódzkim oraz ich wpływowi na skład i strukturę fauny Cladocera.

3.5. Zakres rozprawy doktorskiej

W skład mojej rozprawy doktorskiej wchodzi następujące publikacje:

1. Rudna M., Forysiak J. 2023. Osady biogeniczne torfowisk regionu łódzkiego jako materiał do badań kopalnych Cladocera. *Acta Geographica Lodziensia* 113: 157-173. <https://doi.org/10.26485/AGL/2023/113/10>
2. Rudna M., Wojewódka-Przybył M., Forysiak J., Milecka K., Okupny D. 2023. Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition. *Water* 15(2): 348. <https://doi.org/10.3390/w15020348>
3. Rudna M., Wojewódka-Przybył M., Forysiak J., Obremska M., Zawisza E. Habitat transformations under abrupt climate changes at the Late Glacial\Holocene transition, as told by Cladocera. Artykuł złożony do *Geological Quarterly*, marzec 2025.

Podstawą wyżej wymienionych publikacji jest szczegółowa analiza subfosylnej fauny Cladocera, przeprowadzona na próbkach z rdzeni osadów pochodzących ze stanowisk Żabieniec i Ługi. W obu rdzeniach występują osady jeziorne i torfowiskowe, z których wyselekcjonowano fragmenty profili odpowiadające wspomnianym na wstępie okresom intensywnych zmian klimatycznych i środowiskowych. Rozdzielczość opróbowania wynikała z charakteru materiału, próbki pobierano zasadniczo w rozdzielczości 1 cm. W przypadku rdzenia osadów ze stanowiska Ługi (Ł-2), w miejscach, gdzie ilość materiału była niewystarczająca, rozdzielczość została zmniejszona i analizowano warstwy osadów co 2-4 cm.

Analizie subfosylnej fauny Cladocera w rdzeniu osadów jeziornych pobranych ze stanowiska Żabieniec poddano materiał z trzech przedziałów głębokości: 940-970 cm (starszy dryas/allerød), 895-925 (allerød/młodszy dryas) cm oraz 765-799 cm (młodszy dryas/holocen). Łącznie objęto badaniami 94 cm osadu, z którego pozyskano 96 próbek. W przypadku stanowiska Ługi analizą subfosylnej fauny Cladocera objęto cztery przedziały głębokości: 327-310 cm (najstarszy dryas/bølling), 300-270 cm (bølling/starszy dryas/allerød), 245-230 cm (allerød/młodszy dryas), 210-160 cm (młodszy dryas/holocen - boreał), co łącznie dało 112 cm osadu i również 96 próbek. W opracowaniu Rudna i inni (złożona do druku, *Geological Quarterly*) uwzględniono ponadto dwa dodatkowe odcinki rdzenia z głębokości 327-310 cm oraz 300-280 cm, dla których analizę fauny Cladocera wykonała dr hab. Edyta Zawisza, prof. Instytutu Nauk Geologicznych, Polskiej Akademii Nauk

w Warszawie. Nie zostały one uwzględnione w analizie porównawczej zawartej w rozdziale 4.4. ze względu na brak możliwości wydzielenia odpowiadających im chronologicznie odcinków rdzenia Z-3 dla przejść: najstarszy dryas/bølling oraz bølling/starszy dryas. Powodem był brak analizy palinologicznej dla spągowej części tego rdzenia, a zatem brak ustalonej, jednoznacznej pozycji stratygraficznej oraz wiarygodnych danych do modelu wiek-głębokość na tym odcinku.

Badania rozpoczęto od szczegółowej analizy literatury naukowej oraz kartograficznych źródeł informacji, co umożliwiło dogłębne zapoznanie się z tematem badawczym oraz charakterystyką obszaru badań. Kolejnym etapem było rozpoznanie terenowe, które obejmowało dokumentowanie miejsc poboru za pomocą fotografii oraz przeprowadzenie szczegółowego rozpoznania lokalnych uwarunkowań geologiczno-geomorfologicznych. Rdzenie osadów biogenicznych z torfowisk Żabieniec i Ługi zostały pobrane w ramach projektu kierowanego przez dr hab. Joannę Petera-Zganiacz, prof. UŁ.

Pobrane rdzenie poddano opróbowaniu w celu przeprowadzenia analiz paleoekologicznych (Cladocera, palinologia) w wysokiej rozdzielczość oraz datowania radiowęglowego. Zlecone analizy palinologiczne oraz datowania ^{14}C , pozwoliły na precyzyjne określenie chronostratygrafii osadów. Analizę palinologiczną dla rdzenia Z-3 wykonała prof. dr hab. inż. Krystyna Milecka z Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu, natomiast analizę geochemiczną dla tego rdzenia wykonał dr hab. Daniel Okupny, prof. US z Uniwersytetu Szczecińskiego. Rdzeń Ł-2 został przeanalizowany pod kątem palinologicznym przez dr Milenę Obremską z Instytutu Nauk Geologicznych Polskiej Akademii Nauk w Warszawie. Datowania radiowęglowe dla stanowiska Żabieniec wykonano w Laboratorium Radiowęglowym w Gliwicach (GdA) oraz Analytic Testing Laboratory (Beta) w USA. Datowania radiowęglowe dla stanowiska Ługi (rdzeń Ł-2) wykonano w Laboratorium Radiowęglowym w Gliwicach (GdA), Laboratorium Datowań Bezwzględnych w Krakowie (MKL). Wyniki tych analiz stanowiły podstawę do wyodrębnienia fragmentów rdzeni, które następnie poddano analizie fauny Cladocera. Ze względu na to, że datowania wykonane dla stanowiska Ługi wykazują znaczne rozbieżności (Tab. 1), nie mogły one stanowić podstawy do opracowania modelu wiek-głębokość, ani posłużyć do wytypowania właściwych fragmentów rdzenia Ł-2 do analizy subfossylnej fauny Cladocera. W związku z tym wybór próbek do analizy wioślarek oparto na wynikach analizy palinologicznej.

Analizę subfossylnej fauny Cladocera rozpoczęto od standardowej preparatyki próbek osadów w laboratorium, po czym przystąpiono do szczegółowej analizy mikroskopowej, przy użyciu mikroskopu biologicznego (Mikroskop Delta Optical Genetic Pro Bino) stosując powiększenia x100, x200, x400. Identyfikację gatunków przeprowadzono na podstawie: Szeroczyńska i Sarmaja-Korjonen (2007), Sinev (2020) oraz Van Damme i Dumont (2008). Uzyskane wyniki przedstawiono w formie diagramów procentowej zawartości poszczególnych taksonów Cladocera, które zostały sporządzone przy użyciu oprogramowania C2 (Juggins 2007). Kolejny etap analizy danych obejmował zastosowanie metod statystycznych umożliwiających ich szczegółową interpretację. Aby określić przejścia między poszczególnymi fazami w zapisie Cladocera dla rdzenia Z-3 (Żabieniec), zastosowano hierarchiczną analizę skupień (HCA) przy użyciu oprogramowania Paleontological Statistics (PAST) w wersji 4.03. Do oceny podobieństwa zbiorowisk fauny Cladocera między próbkami zastosowano indeks Braya-Curtisa. Pozostałe analizy statystyczne, takie jak analiza korespondencji (DCA – *Detrended Correspondence Analysis*; Hill, Gauch 1980), analiza głównych składowych (PCA – *Principal Component Analysis*) oraz analiza redundancji (RDA – *Redundancy Analysis*) przeprowadzono w środowisku R (R Core Team 2020) korzystając z pakietów: factoextra (Kassambara, Mundt 2020), FactoMinerR (Husson i in. 2024) i vegan (Oksanen i in. 2015) oraz funkcji: PCA, fviz_pca_var, decorana, rda i ordiR2step.

Ostatni etap prac obejmował rekonstrukcję dawnych warunków środowiskowych dla analizowanych stanowisk. Zestawienie oraz szczegółowa analiza zgromadzonych danych umożliwiły sformułowanie wniosków dotyczących zmian środowiskowych, jakie zachodziły w obrębie badanych stanowisk.

Ostatecznie, przetwarzanie wyników, ich synteza oraz interpretacja stanowiły podstawę do opracowania publikacji naukowych, które kompleksowo podsumowały przeprowadzone badania i przyczyniły się do wzbogacenia wiedzy na temat okresów intensywnych zmian klimatycznych i środowiskowych badanego obszaru w okresie przejścia z późnego plejstocenu do holocenu. W Polsce liczba torfowisk, w których zachowała się ciągłość akumulacji osadów biogenicznych, jest niewielka. Wynika to z ograniczonego udziału mokradeł w regionie (stanowiących około 2% powierzchni) oraz ich złego stanu zachowania (Żurek 1987; Rudna, Forysiak 2023). Podkreśla to szczególne znaczenie badań prowadzonych na stanowiskach zawierających pełny zapis zmian środowiskowych, sięgający późnego plejstocenu.

Tab. 1. Datowania radiowęglowe ze stanowiska Ługi (rdzeń Ł-2). AMS - Accelerator Mass Spectrometry.

Nr laboratoryjny	symbol rdzenia, głębokość	datowanie konwencjonalne	Wiek (cal BP; 95,4%)	Metoda, rodzaj osadu
GdA-5684	Ł-2, 175 cm	9855± 60	11022-11256	AMS, makroszczątki
MKL-A6799	Ł-2, 181 cm	7523±31	8403-8306	AMS, gytia
GdA-5685	Ł-2, 196 cm	9455± 60	10659-10844	AMS, makroszczątki
MKL-A6800	Ł-2, 246 cm	11851±34	13787-13606	AMS, gytia
GdA-6451	Ł-2, 252 cm	12820± 60	15030-15310	AMS, makroszczątki
MKL-A6801	Ł-2, 277 cm	13252±37	16060-15761	AMS, gytia
MKL-4567	Ł-2, 286 cm	11623±35	13367-13589	AMS, gytia
MKL-4566	Ł-2, 302 cm	11792±38	13763 – 13585	AMS, gytia
MKL-A6802	Ł-2, 315 cm	13677±37	16694-16360	AMS, gytia

4. Wyniki

4.1. Streszczenie artykułu 1.

„Osady biogeniczne torfowisk regionu łódzkiego jako materiał do badań kopalnych Cladocera”

Pierwszy artykuł z cyklu publikacji wchodzących w skład niniejszej pracy doktorskiej poświęcony jest analizie osadów biogenicznych torfowisk regionu łódzkiego jako odpowiedniego materiału do badań subfosylnej fauny Cladocera. W publikacji omówiono genezę oraz cechy geomorfologiczne wybranych torfowisk, a także dokonano oceny ich przydatności do rekonstrukcji paleośrodowiskowych. Uwzględniono również dotychczasowe wyniki badań subfosylnej fauny Cladocera w osadach biogenicznych badanych torfowisk.

Artykuł obejmuje przegląd kilkunastu torfowisk regionu łódzkiego, pod kątem przydatności wykonanych analiz subfosylnych szczątków Cladocera. Analizie poddane zostały profile z następujących stanowisk: Żabieniec, Ługi, Kopanicha, Korzeń, Ner-Zawada, Bęczkowice, Wilczków, Świerczyna oraz Pawłowa. W artykule podkreślono, że w dotychczasowych badaniach stosowano zróżnicowaną rozdzielczość poboru próbek (głównie 4-10 cm), co znacznie utrudnia porównywanie wyników między stanowiskami. Pomimo stosunkowo dobrego rozpoznania torfowisk regionu łódzkiego pod kątem składu gatunkowego wioślarek i dynamiki zmian w obrębie zespołów Cladocera, rozdzielczość większości profili jest zbyt niska, by umożliwić analizę krótkotrwałych zmian warunków środowiskowych i reakcji organizmów na te zmiany. Wykazano, że zastosowanie wysokiej rozdzielczości (pobór próbek co 1 cm) pozwoliłoby na dokładniejsze odwzorowanie zmian siedliskowych i uzyskanie bardziej szczegółowych danych paleoekologicznych.

Przeprowadzona analiza porównawcza powyższych stanowisk wykazała istotne różnice w strukturze fauny Cladocera, uzależnione od warunków geomorfologicznych i hydrologicznych. Brak jednorodności w przebiegu zmian siedliskowych w obrębie torfowisk sugeruje, że globalne zmiany klimatyczne nie były głównym czynnikiem wpływającym na zanik otwartej toni wodnej i postępujące zarastanie zbiorników. Znacznie większe znaczenie mogły mieć lokalne zmiany hydrologiczne i procesy geomorfologiczne — rzeczne, eoliczne czy stokowe — wpływające na poziom zwierciadła wód gruntowych. Różnice w zasiedleniu

mokradeł przez Cladocera wynikały przede wszystkim z odmiennych sposobów zasilania wodami. W torfowiskach zasilanych wodami gruntowymi (jak Ner-Zawada, Świerczyna, Pawłowa) obecność gatunków zimnolubnych wynikała z zasilania wodami gruntowymi (charakteryzowały się niższymi temperaturami). Z kolei w zbiorniku Żabieniec, gdzie dominowało zasilanie wodami opadowymi, których temperatury mogły być wyższe, co sprzyjało innym zespołom gatunkowym. Istotną rolę odgrywały również warunki geologiczne zlewni, mogące wpływać na skład chemiczny wody i tym samym modyfikować strukturę zespołów Cladocera.

W artykule podkreślono, że w celu oddzielenia wpływu zmian klimatycznych od lokalnych przekształceń warunków siedliskowych, konieczne są szczegółowe analizy fauny Cladocera uwzględniające zarówno wiek osadów, jak i przebieg zmian klimatycznych w regionie. Konieczne jest uwzględnienie wyników innych analiz paleośrodowiskowych np. palinologicznych, geochemicznych czy badań innych zespołów bezkręgowców lub glonów, które umożliwią bardziej kompleksową interpretację danych. Porównanie zmienności składu gatunkowego Cladocera z różnych stanowisk pozwoli nie tylko zrozumieć reakcje tych organizmów na zmiany klimatyczne i środowiskowe, lecz także stworzyć modele zmian charakterystycznych dla regionu łódzkiego, analogiczne do już istniejących modeli opartych na danych palinologicznych i analizach subfosylnych Chironomidae.

Mój udział w przygotowaniu tej publikacji obejmował:

1. zebranie i analizę danych literaturowych dotyczących torfowisk regionu łódzkiego;
2. przestudiowanie przeprowadzonych na poszczególnych stanowiskach analiz subfosylnej fauny Cladocera;
3. ocenę jakości i przydatności dostępnych danych do celów porównawczych i rekonstrukcji paleośrodowiskowych;
4. przygotowanie przeglądowego zestawienia stanowisk wraz z ich charakterystyką geomorfologiczną i hydrologiczną;
5. opracowanie części interpretacyjnej dotyczącej wpływu lokalnych warunków środowiskowych na skład zespołów Cladocera;
6. redakcję tekstu.

Opublikowany artykuł z czasopisma *Acta Geographica Lodziensia* stanowi załącznik 1.

4.2. Streszczenie artykułu 2.

„Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition”

Drugi artykuł wchodzący w skład rozprawy doktorskiej poświęcony jest analizie subfosylnej fauny w Cladocera w osadach torfowiska Żabieniec, zlokalizowanego w centralnej Polsce. Badania oparto na wysokiej rozdzielczości analizie zespołów wioślarek (pobór próbek co 1 cm), co pozwoliło na szczegółowe uchwycenie zmian w składzie gatunkowym w krótkich przedziałach czasowych. Do analiz wytypowano odcinki rdzenia Z-3, odpowiadające przejściom między fazami zimnymi a ciepłymi i na odwrót, określonymi na podstawie datowań radiowęglowych oraz analizy pyłkowej. W celu kompleksowego zrekonstruowania zmian paleośrodowiskowych, oprócz datowania radiowęglowego (C^{14}) i analizy palinologicznej, badania fauny Cladocera zostały uzupełnione o analizy geochemiczne oraz zastosowanie metod statystyki wielowymiarowej. Dzięki temu możliwa była wieloaspektowa interpretacja dynamiki środowiska w kontekście zmian klimatycznych.

Dzięki zastosowaniu analiz o wysokiej rozdzielczości możliwa była szczegółowa rekonstrukcja reakcji fauny Cladocera na zmiany klimatyczne oraz wykazanie, że niektóre gatunki pojawiły się w osadach wcześniej, niż sugerowały badania przeprowadzone z niższą rozdzielczością (4-10 cm). Tak szczegółowa analiza pozwoliła na prześledzenie zmian liczebności gatunków wioślarek w krótkich przedziałach czasowych. W okresie przejścia między późnym glaciałem (starszy dryas) a holocenem obserwowane zmiany dotyczyły przede wszystkim wahań udziału taksonów litoralnych i planktonowych, liczby efipii oraz zróżnicowania składu gatunkowego – od dominacji taksonów z grupy tzw. „gatunków arktycznych” do gatunków preferujących wyższe temperatury wody. Zmiany te były ściśle związane z wahaniami temperatury oraz procesami zachodzącymi w zlewni, wpływającymi m.in. na odczyn (pH) wód. Przykładowo, wyniki analizy PCA i RDA wykazały, że taksony takie jak *Bosmina* spp., *Sida crystallina* i *Alonella excisa* były istotnie powiązane z wyższymi temperaturami wody.

W trakcie przejścia ze starszego dryasu do allerrødu, pomimo braku jednoznacznych dowodów na zmiany klimatyczne w zapisie palinologicznym, zaobserwowano wyraźne zmiany

w strukturze zespołów Cladocera, wskazujące na zachodzące w zbiorniku zmiany warunków siedliskowych. Pod koniec starszego dryasu panowały niekorzystne warunki umożliwiające występowanie gatunków odpornych na niskie temperatury, takich jak: *Chydorus sphaericus*, *Alonella nana* i *Acroperus harpae*. Z kolei przejście do allerødu wiązało się ze stopniową poprawą warunków termicznych, które były bardziej sprzyjające dla rozwoju różnorodnych zespołów Cladocera (liczba gatunków w tym czasie wzrosła z 9 do 12). Przejście z allerødu do młodszego dryasu przyniosło spadek liczebności Cladocera, wzrost liczby efipiów i dominację gatunków tolerujących bardziej surowe warunki, co wskazuje na pogorszenie warunków abiotycznych, związane z ochłodzeniem klimatu. Zmiana warunków klimatycznych towarzysząca przejściu z młodszego dryasu do wczesnego holocenu wiązała się z poprawą warunków termicznych, co przełożyło się na wzrost liczby gatunków. Równocześnie obserwowany wzrost poziomu wody wskazuje na zmiany hydrologiczne, które przyczyniły się do poprawy warunków pelagicznych i umożliwiły ekspansję gatunków planktonowych.

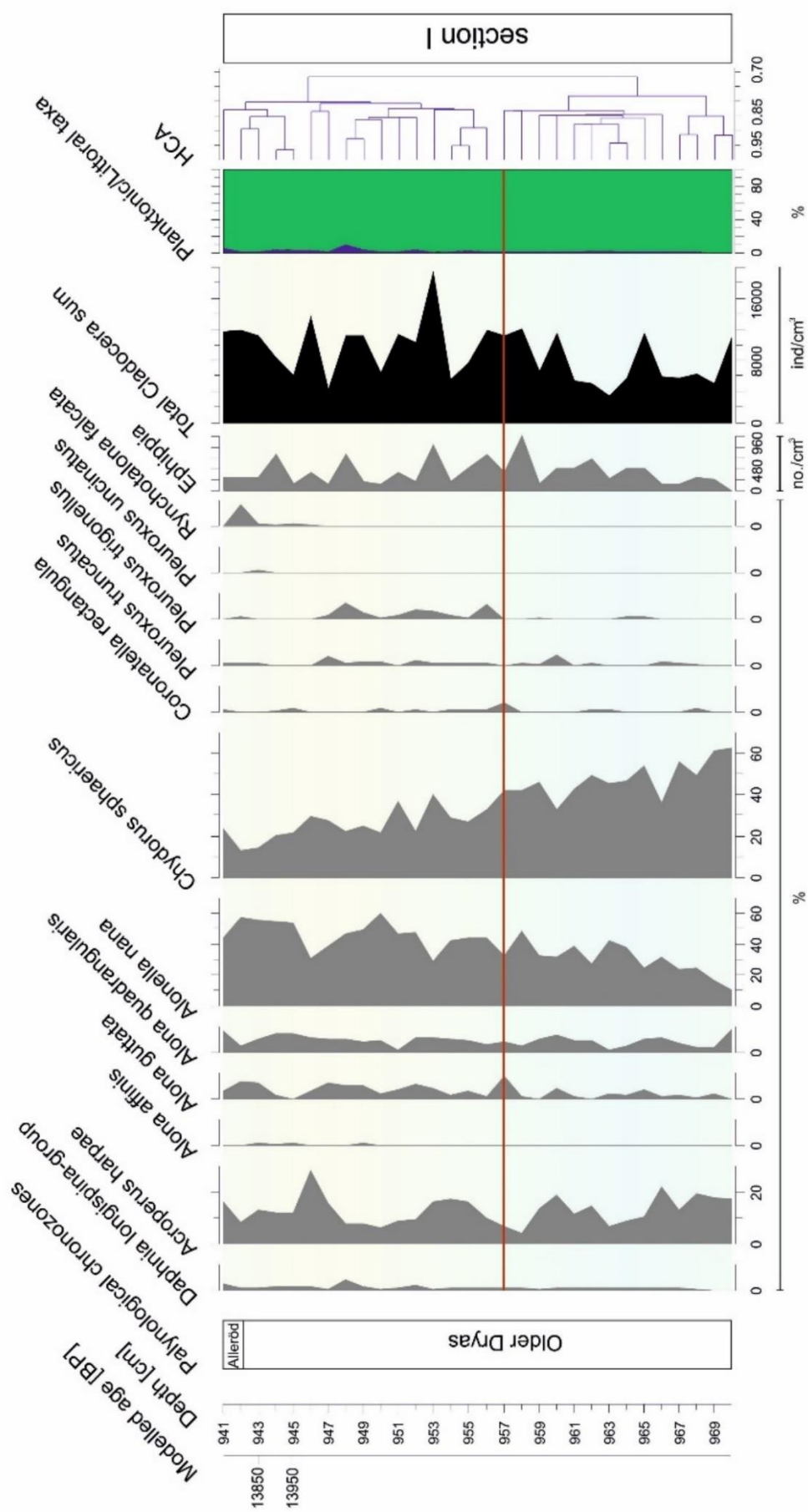
Zastosowanie wysokiej rozdzielczości analiz osadów torfowiska Żabieniec pozwoliło na identyfikację krótkotrwałych zmian klimatycznych i ekologicznych, które mogły nie zostać zaobserwowane w badaniach prowadzonych z niższą rozdzielczością (4-10 cm). Rekonstrukcja paleośrodowiska wskazuje, że zespoły Cladocera wykazywały szczególną wrażliwość na zmiany temperatury i pH wody, kształtowane przez procesy zachodzące w zlewni. Badania przeprowadzone w wysokiej rozdzielczości pozwoliły na szczegółowe odwzorowanie stopniowych zmian w składzie gatunkowym Cladocera na przełomie starszego dryasu i allerødu, a także wykrycie obecności *Pleuroxus trigonellus* i rzadkiego gatunku *Rhynchotalona falcata*. Ponadto, w rdzeniu Z-3 gatunki planktonowe z rodziny Bosminidae pojawiły się już pod koniec młodszego dryasu, podczas gdy w rdzeniu Z-2, analizowanym w niższej rozdzielczości, ich pojawienie odnotowano dopiero w holocenie. Zaobserwowane różnice podkreślają kluczowe znaczenie wysokiej rozdzielczości analiz dla precyzyjnej rekonstrukcji zmian środowiskowych. Uzyskane wyniki dostarczają cennych informacji na temat reakcji ekosystemów wodnych na nagłe zmiany klimatyczne w przeszłości, a także mogą stanowić podstawę do prognozowania potencjalnych skutków współczesnych zmian klimatycznych na zbiorniki wodne, jako siedliska życia wielu bezkręgowców.

Mój udział w przygotowaniu tej publikacji obejmował:

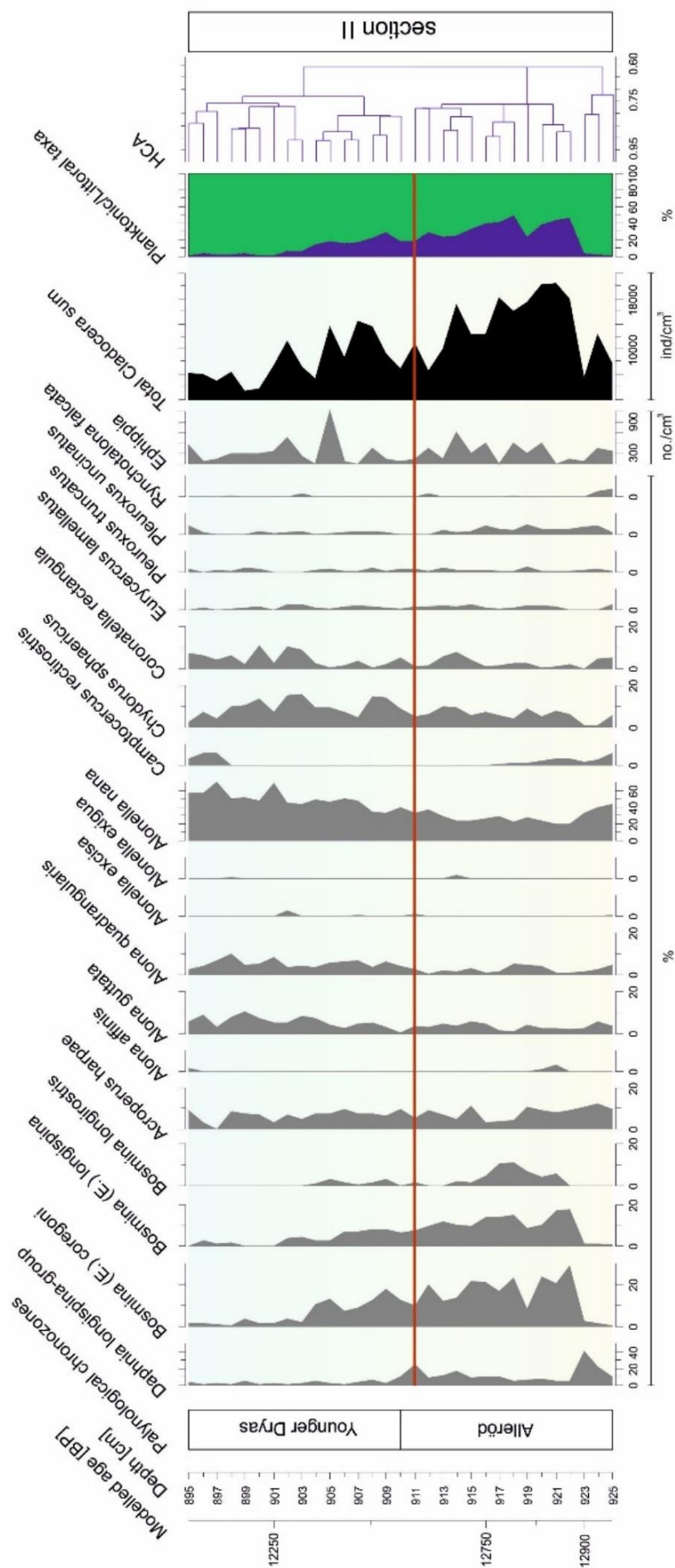
1. zebranie i analizę danych literaturowych;
2. przygotowanie osadów rdzenia Z-3 do poszczególnych analiz i datowań, w tym do analizy subfosylnej fauny Cladocera;
3. wykonanie analizy subfosylnych Cladocera dla wytypowanych odcinków rdzenia;
4. wykonanie diagramów i obróbkę graficzną wyników analizy subfosylnych Cladocera;
5. analizy statystyczne i ich interpretacja (we współpracy z M. Wojewódką-Przybył);
6. kompilację zebranych danych, opracowanie tekstu obejmującego interpretację uzyskanych wyników;
7. redakcję tekstu.

W związku z pracami nad artykułem dotyczącym stanowiska Ługi – ostatni z serii artykułów wchodzących w skład rozprawy doktorskiej – zaszła konieczność wprowadzenia korekty do wcześniej opublikowanych diagramów Cladocera dla torfowiska Żabieniec. Powodem była możliwość mylnej interpretacji ich treści, sugerującej próbę wydzielenia jednostek stratygraficznych wyłącznie na podstawie subfosylnej fauny Cladocera, co nie było intencją autorów. W związku z powyższym poniżej przedstawiono poprawione wersje diagramów (Rys. 3-5) opublikowanych pierwotnie w artykule *“Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition”*, a także dodatkowy, zbiorczy diagram (Rys. 6), mający na celu ujednolicenie formy prezentacji danych w całej serii publikacji.

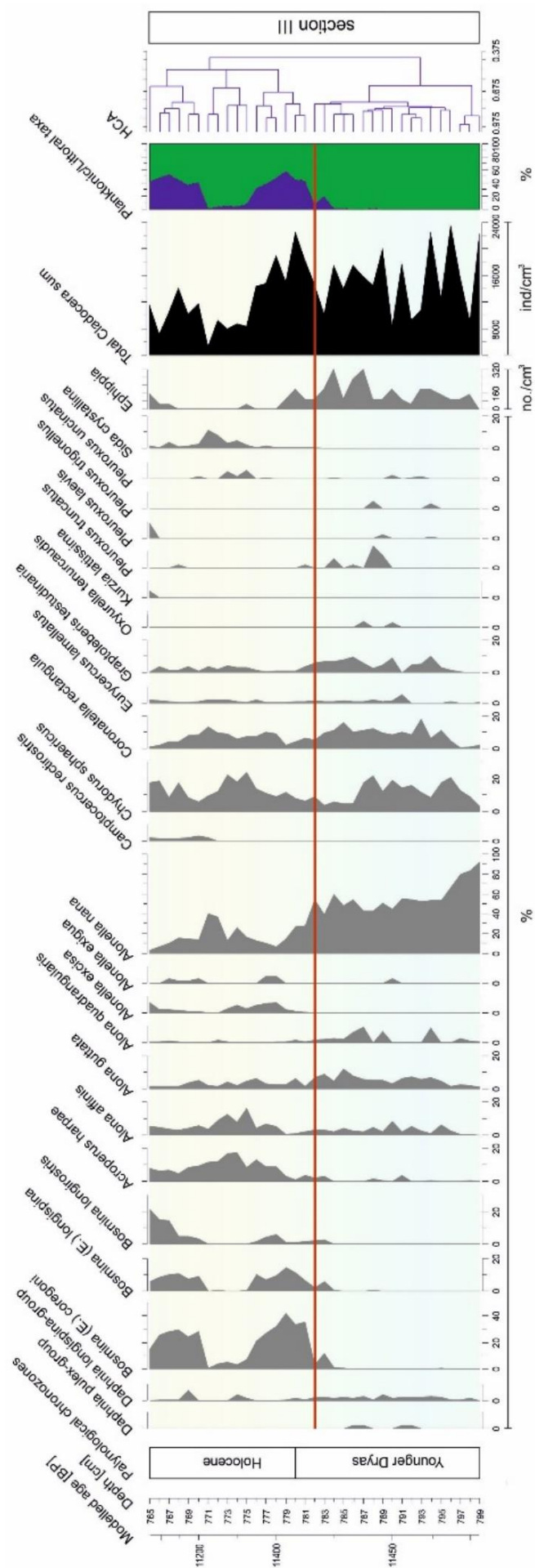
Opublikowany artykuł z czasopisma *Water* stanowi załącznik 2.



Rys. 3. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia Z-3 wyznaczonych dla przejścia starszy dryas/allerød. Użyte skróty: HCA - wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³); no./cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. number/cm³).



Rys. 4. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia Z-3 wyznaczonych dla przejścia Alleröd/młodszy dryas. Użyte skróty: HCA- wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³); no./cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. number/cm³).



Rys. 5. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia Z-3 wyznaczonych dla przejścia młodszy dryas/holocen. Użyte skróty: HCA- wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³); no./cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. number/cm³).

4.3. Streszczenie artykułu 3.

„Habitat transformations under abrupt climate changes at the Late Glacial\Holocene transition, as told by Cladocera”

Artykuł prezentuje wyniki wysokorozdzielczej analizy subfosylnych Cladocera przeprowadzonej dla osadów pobranych z torfowiska Ługi, zlokalizowanego w nieczynnej dolinie należącej do systemu dolinnego rzeki Warty w centralnej Polsce. Dzięki zastosowaniu analizy pyłkowej możliwe było wyznaczenie granic pomiędzy chłodnymi fazami i ciepłymi interfazami klimatycznymi późnego vistulianu, co pozwoliło na precyzyjne powiązanie zmian w składzie gatunkowym Cladocera ze zmianami klimatycznymi zachodzącymi na przełomie plejstocenu (od najstarszego dryasu) i holocenu. W badaniach rdzenia Ł-2 zastosowano identyczne podejście metodyczne jak w przypadku rdzenia Z-3 z torfowiska Żabieniec – pobór próbek osadów z rozdzielczością 1 cm. W miejscach, gdzie ilość materiału była niewystarczająca zastosowano niższą rozdzielczość opróbowania.

Głównym celem artykułu była rekonstrukcja zmian środowiskowych i klimatycznych towarzyszących przejściom klimatycznym: z najstarszego dryasu do bølling, z bølling przez starszy dryas do allerødu, z allerødu do młodszego dryasu oraz z młodszego dryasu do holocenu. Wyniki analizy Cladocera wskazują, że pod koniec najstarszego dryasu jezioro miało charakter płytkowodny i cechowało się niekorzystnymi warunkami dla rozwoju fauny wioślarek. W okresie bølling zaobserwowano wzrost różnorodności gatunkowej Cladocera oraz podniesienie poziomu wody, co sprzyjało rozwojowi form planktonowych. Okres bølling-allerød charakteryzował się postępującym ociepleniem oraz przekształceniami środowiska, które zostały zakłócone ochłodzeniem w czasie starszego dryasu. Ten krótkotrwały okres pogorszenia warunków termicznych przejawiał się gwałtownym spadkiem liczebności Cladocera oraz zmianą w strukturze dominujących taksonów. Pod koniec allerødu nastąpił ponowny spadek poziomu wody, który mógł wynikać z obniżenia poziomu wód gruntowych. W okresie młodszego dryasu warunki siedliskowe uległy pogorszeniu, co znalazło odzwierciedlenie w spadku różnorodności gatunkowej Cladocera oraz zmianie struktury zespołów – nastąpiła ekspansja form litoralnych. Przejście z młodszego dryasu do preboreału (początek holocenu) nie zostało zarejestrowane w analizowanym materiale ze względu na obecność hiatusu w osadach, co może sugerować przerwę w sedymentacji. W osadach

holocenu (okres borealny) stwierdzono poprawę warunków środowiskowych, dalszy wzrost temperatury wody oraz stabilizację hydrologiczną zbiornika. Chociaż zmiany środowiskowe zapisane w torfowisku Ługi miały charakter lokalny, były one zgodne z ogólnymi trendami klimatycznymi obserwowanymi w skali regionalnej.

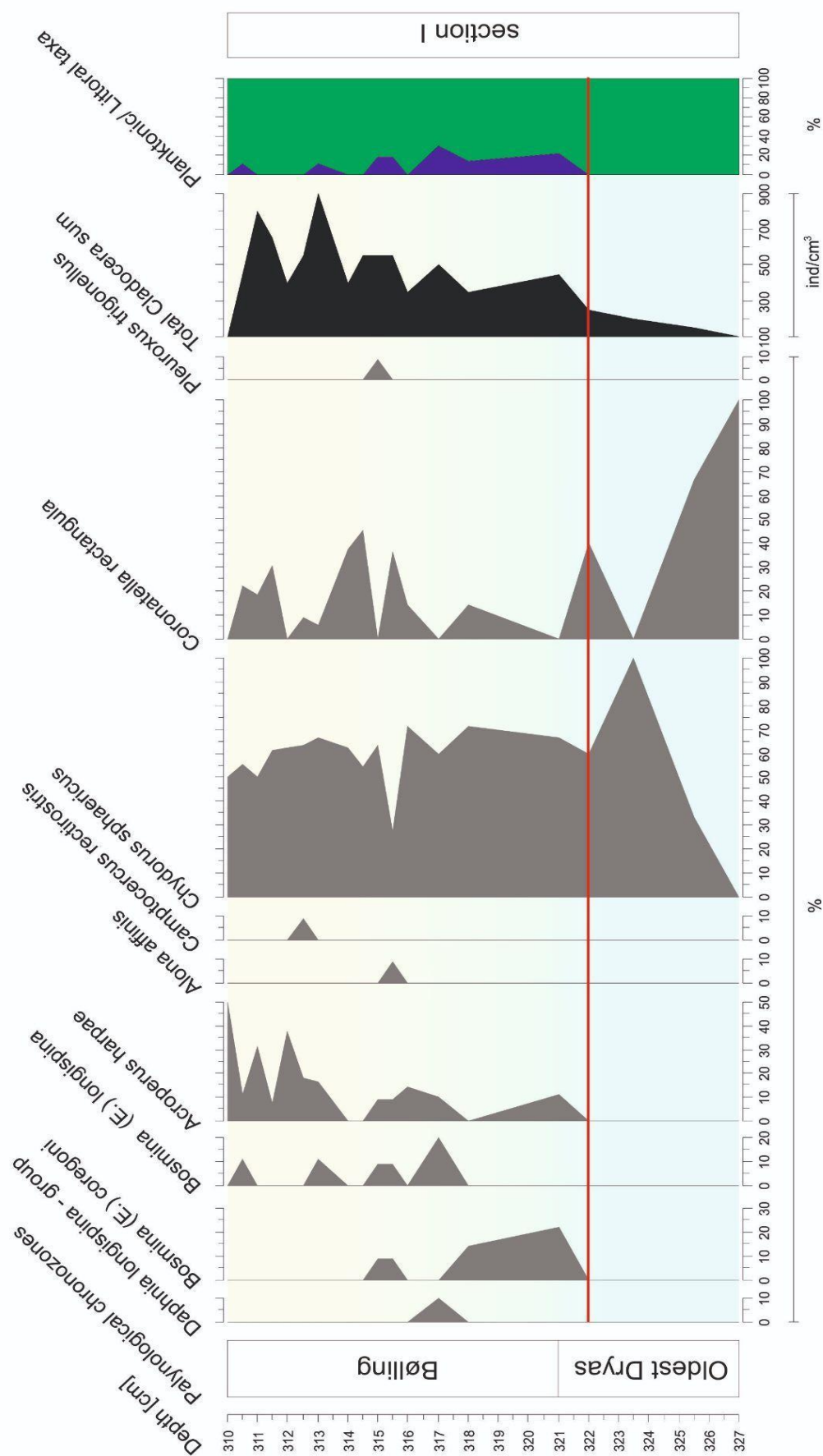
Porównanie rdzeni Ł-1 (analiza co 4-10 cm) i Ł-2 wskazuje na inny przebieg zmian środowiskowych. Częściowo obserwowane rozbieżności mogą wynikać z różnic w rozdzielczości analiz – rdzeń Ł-1 charakteryzował się niższą rozdzielczością w porównaniu do Ł-2, a także z lokalnych uwarunkowań siedliskowych. Wyniki te podkreślają lokalny charakter przemian środowiskowych i znaczenie analiz prowadzonych z wysoką rozdzielczością, które umożliwiają dokładniejsze uchwycenie dynamiki tych zmian. Reakcje organizmów wodnych na zmiany klimatyczne mogą być zróżnicowane i zależą od wielu czynników, między innymi: dostępności składników odżywczych, konkurencji, zmian poziomu wody, odczynu wody lub zmian w strukturze roślinności. Dlatego też nie zawsze obserwuje się oczekiwane reakcje w odpowiedzi na ocieplenie lub ochłodzenie klimatu. Zrozumienie reakcji organizmów na zmiany środowiskowe jest kluczowe dla lepszego zrozumienia złożoności ich odpowiedzi na zmiany klimatyczne oraz dla prognozowania przyszłych przemian w ekosystemach wodnych.

Mój udział w przygotowaniu tej publikacji obejmował:

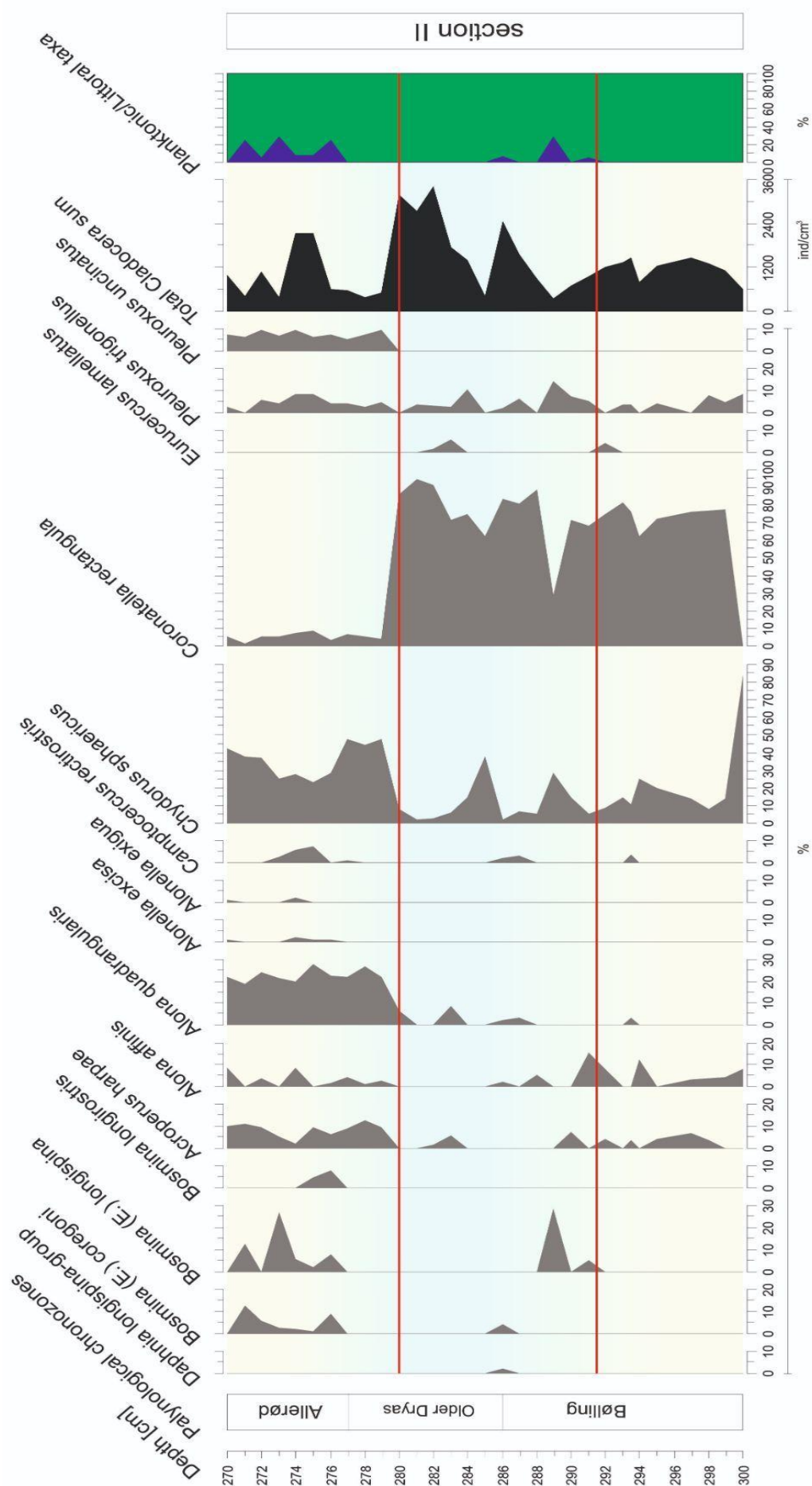
1. zebranie i analizę danych literaturowych;
2. przygotowanie osadów rdzenia Ł-2 do poszczególnych analiz i datowań, w tym do analizy subfosylnej fauny Cladocera;
3. wykonanie analizy subfosylnej Cladocera dla wytypowanych odcinków rdzenia;
4. wykonanie diagramów i obróbkę graficzną wyników analizy subfosylnej Cladocera;
5. analizy statystyczne i ich interpretacja (we współpracy z M. Wojewódką-Przybył);
6. kompilację zebranych danych, opracowanie tekstu obejmującego interpretację uzyskanych wyników analizy subfosylnej szczątków Cladocera.

Celem ujednolicenia formy prezentacji danych w całej serii publikacji do rozprawy dodane zostały także szczegółowe diagramy dla wszystkich przejść klimatycznych (Rys. 7-10).

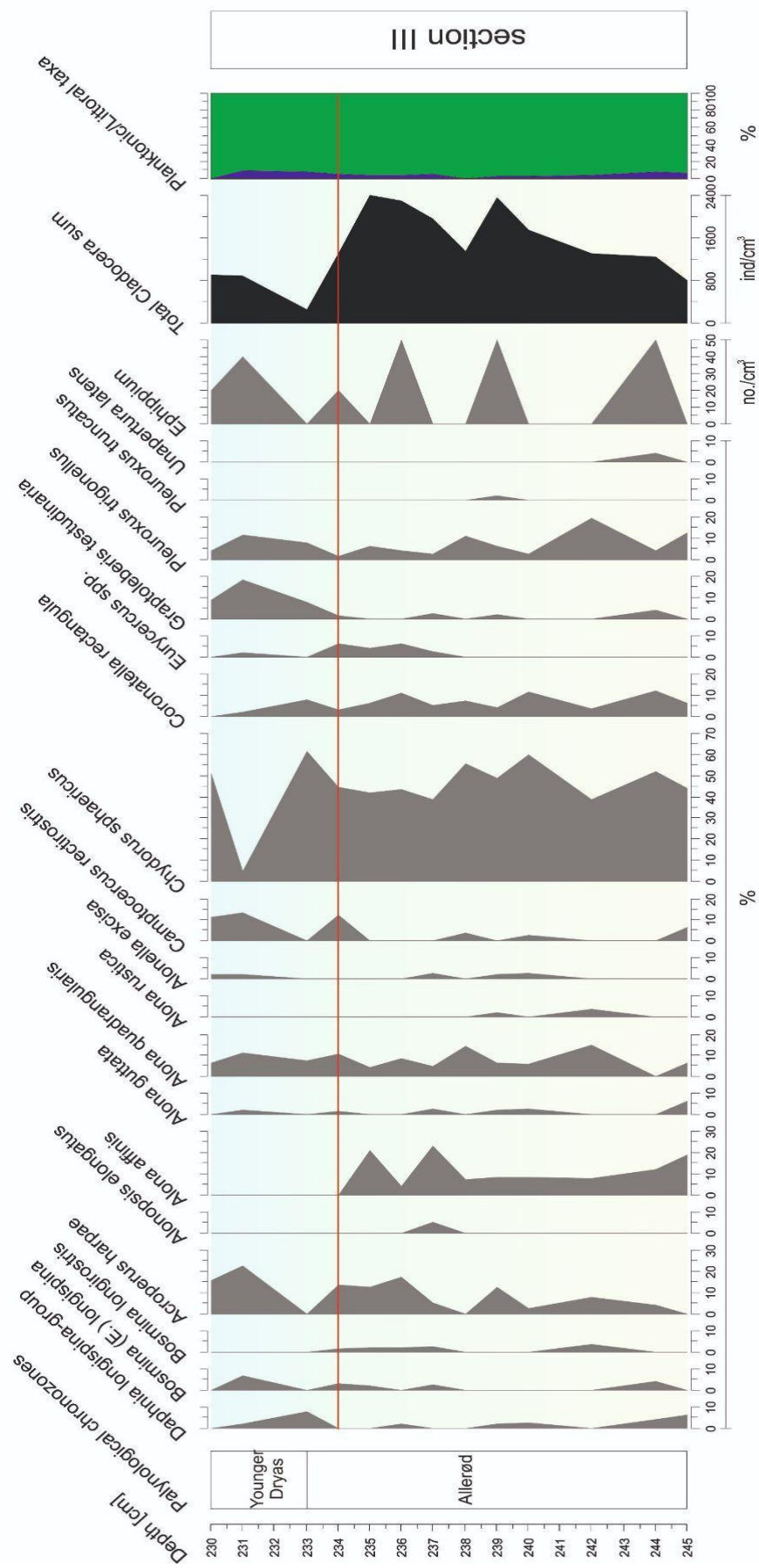
Wersja artykułu przesłana do redakcji czasopisma Geological Quarterly stanowi podrozdział 4.4., a zaświadczenie o złożeniu i statusie artykułu znajduje się w załączniku 3.



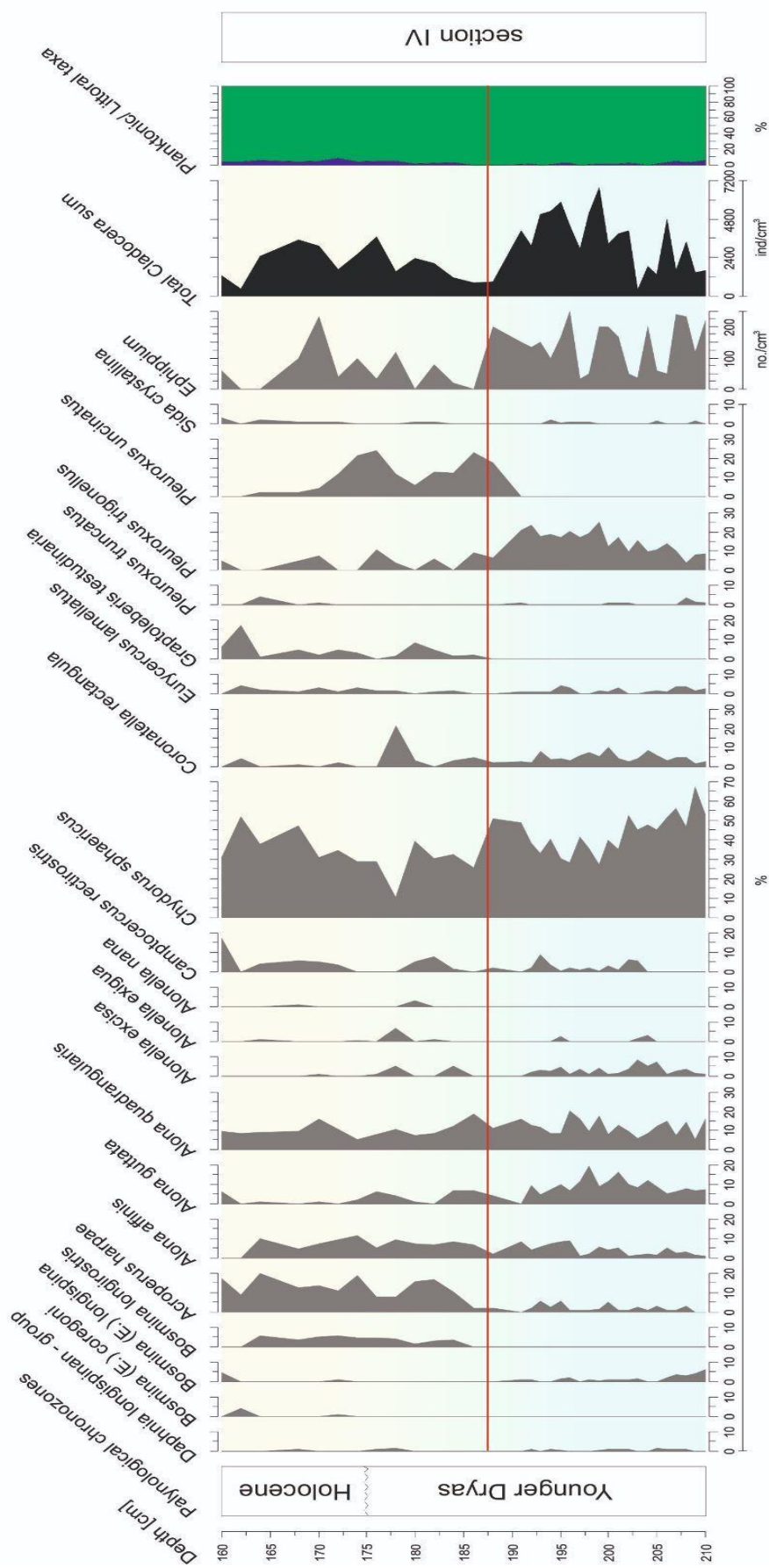
Rys. 7. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia ł-2 wyznaczonych dla przejścia najstarszy dryas/bølling. Użyte skróty: HCA- wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³).



Rys. 8. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia ł-2 wyznaczonych dla przejścia bølling/starszy dryas/allerød. Użyte skróty: HCA- wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³).



Rys. 9. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia ł-2 wyznaczonych dla przejścia allerød/młodszy dryas. Użyte skróty: HCA- wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³); no./cm³ – liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. number/cm³).



Rys. 10. Diagram procentowego udziału i sumy osobników Cladocera w osadach rdzenia ł-2 wyznaczonych dla przejścia młodszego dryasu/holocenu. Użyte skróty: HCA- wyniki analizy klastrowej (ang. Hierarchical Cluster Analysis); ind/cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. individuals/cm³); no./cm³ - liczba osobników w 1 cm³ osadów (ang. number/cm³).

4.4. Artykuł 3

Habitat transformations under abrupt climate changes at the Late Glacial/Holocene transition, as told by Cladocera

Marta RUDNA^{1,2,*}, Marta WOJEWÓDKA-PRZYBYŁ³, Jacek FORYSIAK⁴, Milena OBREMSKA³ and Edyta ZAWISZA³

¹University of Lodz, Doctoral School of Exact and Natural Sciences, Banacha 12/16, 90-237 Łódź, Poland

²University of Lodz, Faculty of Geographical Sciences, Department of Physical Geography, Prezydenta Gabriela Narutowicza 88, 90-139 Łódź, Poland; ORCID: 0000-0002-6772-9723

³Institute of Geological Sciences Polish Academy of Sciences, Twarda 51/55, 00-818 Warszawa, Poland; ORCID: 0000-0002-2880-3185 [M.W-P.]; 0000-0002-3465-1894 [M.O]; 0000-0002-1330-608X [E.Z]

⁴University of Lodz, Faculty of Geographical Sciences, Department of Geology and Geomorphology, Prezydenta Gabriela Narutowicza 88, 90-139 Łódź, Poland; ORCID: 0000-0002-0084-4436

* Corresponding author, e-mail: marta.rudna@geo.uni.lodz.pl

Abstract

This study presents the results of a high-resolution subfossil Cladocera analysis conducted at the Ługi site in Poland, a peatland ecosystem that developed within a former lake in the Warta River valley. The research focused on core sections corresponding to periods of rapid climatic change during the Late Glacial-to-Holocene transition, enabling detailed observation of environmental transformations. Palynological analysis facilitated the determination of boundaries between cold and warm periods. The Cladocera analysis revealed that, during the end of Oldest Dryas, the lake was shallow with conditions unfavorable for Cladocera development. At the onset of the Bølling period, warming led to increased species diversity and a rise in water levels within the lake. Following the warming and ecological changes of the Bølling-Allerød period was characterized by continued progressive warming interrupted by the Older Dryas cooling event that was marked by a sharp decline in Cladocera species. The end of the Allerød period was marked by a decline in lake water levels, followed by the onset of the Younger Dryas, which brought a notable cooling trend. The Younger Dryas/Holocene transition was not captured due to a hiatus in sediment deposition. Data from the sediment section corresponding to the Holocene (Boreal period) revealed improved habitat conditions and a warming of the waters. The analyses and interpretations undertaken are aimed at comparing the record of rapid climatic changes recorded in Cladocera remains and demonstrating differences in their course in basins that differ from one another in habitat features

1. Introduction

As lake ecosystems adapt to changes in climatic conditions, they undergo alterations in their physical, chemical and biological characteristics (Adrian et al., 2009). These climatic shifts impact lake levels and the duration of water retention, which in turn lead to alterations in littoral habitats, sediment distribution, water chemistry and nutrient availability (Battarbee, 2000; De Senerpont Domis et al., 2013). As a result, the aquatic biota community, including fish, invertebrates and plant communities, undergo significant changes. Species compositions may shift as certain organisms adapt to new conditions and others decline or migrate. These changes can also lead to the introduction of invasive species, disruption of food webs, and alterations in reproductive cycles, ultimately impacting biodiversity and ecosystem stability.

Aquatic biota respond to climate change in various ways, which can lead to altered growth rates, shifts in species composition, and changes in abundance. The response, however, is both species-specific and influenced by their trophic position (Sweetman et al., 2008; Adrian et al., 2009). For instance, changes in abundance often differ between species (Adrian et al., 2009). The study found that, while some plankton species responded to warming by changing their populations, others remained stable. This suggests that these species may be more resilient to climate change or influenced by other ecological factors affecting their abundance and distribution. A notable shift was observed in diatom communities, transitioning from benthic (bottom-dwelling) to planktonic (free-floating) species. Similar changes were seen in invertebrate communities, such as chironomids, which increased in abundance and diversity in response to warming (Smol et al., 2005). Rising temperatures accelerate phytoplankton growth and promote the development of cyanobacteria, giving them a competitive edge over other phytoplankton groups. Temperature shifts and physical mixing further enhance the competitive advantage of smaller diatom cells, like those from the genus *Cyclotella* (Winder and Sommer, 2012). Additionally, as the climate warms, zooplankton species preferring colder, oligotrophic waters are being replaced by those adapted to warmer, nutrient-rich environments. Zooplankton also adapt to these changing conditions by adjusting their body size (Rizo et al., 2019).

Reorganizations of phyto- and zooplankton communities can have cascading ecosystem effects influencing its functions. Studying the responses of phytoplankton and zooplankton to environmental changes driven by past climate shifts provides valuable insights into the adaptive mechanisms of these organisms. Understanding these reactions not only aids in reconstructing historical climate changes but also enhances our ability to predict the future impacts of global warming on modern aquatic ecosystems. The organisms most studied in the context of past environmental changes include diatoms, chironomids and cladocerans, and their responses seem to vary significantly to different factors.

In this study we concentrate on analysis of subfossil Cladocera remains, as these respond rapidly to climatic events, making them valuable indicators of past and present environmental changes and allowing us to understand the timing and magnitude of rapid climate events. Moreover, as primary consumers, they play an important role linking primary producers to higher trophic levels; thus, changes in Cladocera populations can have cascading effects on the entire freshwater ecosystem.

In the past, the last most intensive climate shift occurred during the transition from the Pleistocene to the Holocene, ~11,700 years ago. As the transition into the Holocene began, temperatures started to rise, leading to rapid warming and the subsequent melting of glaciers, with a general increase in summer temperatures of 5–6 °C in Europe over a few centuries (Heiri et al., 2014). However, the climate shift from the Late Glacial to the Holocene was not gradual; on the contrary it was marked by several rapid climate phases occurring on millennial to centennial scales, among others Allerød and Younger Dryas. During these phases, environmental upheavals occurred, leading to significant reorganisation of both terrestrial and aquatic biota. However, the intensity and impact of these phases varied both across different regions and between the phases themselves. The fastest and most pronounced biotic shift is usually related to the Oldest Dryas/Bølling transition (~14 700 years BP; Brooks and Heiri, 2013) and the Younger Dryas/Holocene transition (~11700 years BP; Engels et al., 2024) that is regarded as a palaeo analogue of current climate changes (Stivrins et al., 2016).

In this study, we focused on four distinct sections of the sediment profile obtained from the Ługi peatland in central Poland, specifically at depths of 327–310 cm (phase Oldest Dryas/Bølling), 300–270 cm (phase Bølling/Older Dryas/Allerød), 245–230 cm (phase Allerød/Younger Dryas), and 210–160 cm (phase Younger Dryas-Holocene). These sections were carefully selected under the assumption that they capture periods of rapid climatic and environmental change. Our research centered on analyzing subfossil Cladocera remains, complemented by palynological analyses. While the latter were primarily employed for stratigraphic purposes, the primary aim of the study was to deepen our understanding of how Cladocera assemblages in central Poland responded to the rapid climate changes during the cold-warm phases of the Late Glacial to the Holocene transition.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Ługi peatland is located in the Warta valley system in the north of the Sieradz Basin (central Poland). The lake basin formed as a result of the cutting off of a section of the Warta valley at the end of the Last (Vistulian) Glaciation due to strong erosive tendencies after the Poznan Phase of the LGM. The Ługi wetland consists of two parts, but only in the western one lacustrine accumulation was found (Forysiak, 2012). The western part of the wetland covers ~28 ha, and the total thickness of biogenic sediments reaches 3.3 m (Ł-2; Rudna and Forysiak, 2023).

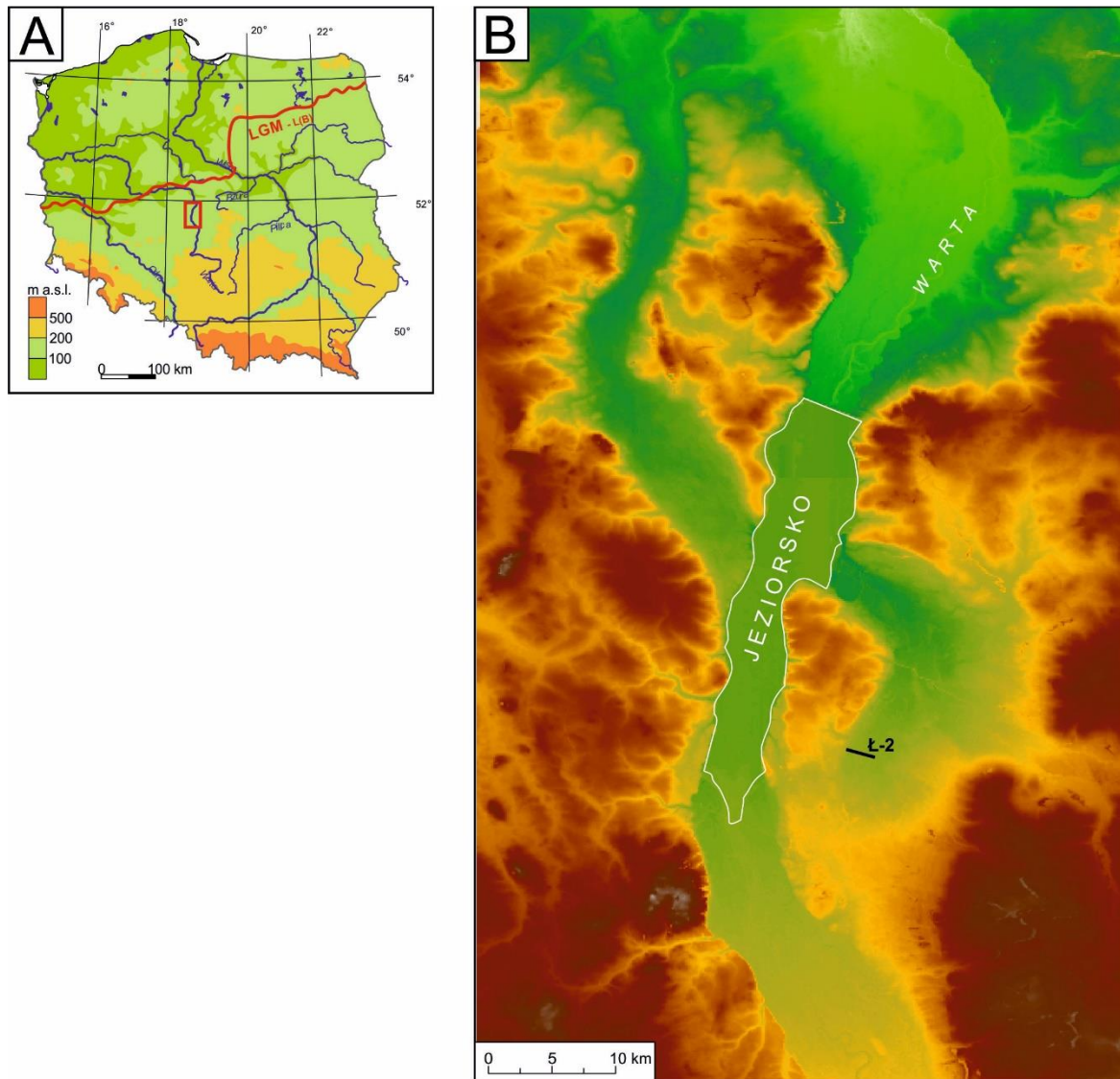


Fig. 1: A) Locality of the study site and regional glacial limit (after Marks, 2012): Weichselian Glaciation: LGM - L(B) - Leszno (Brandenburg) Phase, B) Digital Elevation Model of the middle course of the Warta River system (after Forsyia et al., 2023).

2.2. Coring and subsampling

The biogenic sediments of the Ługi peatland were initially studied as part of geological mapping efforts (Klatkova and Załoba, 1992). Subsequent lithological investigations via soundings identified peat and gyttja deposits exceeding 2.5 meters in thickness at the center of the form. The first Ługi core (Ł-1) was collected, and samples were analyzed for dating and preliminary palaeoecological assessment (Forsyia, 2012). Detailed analyses of sediments from Ł-1—including pollen, Cladocera, Chironomidae, and geochemical studies—revealed that the accumulation of biogenic sediments began during the Oldest Dryas (Forsyia et al., 2023). This sequence provided insights into environmental changes during the Late Glacial and early Holocene.

In this study, we focus on the second core (Ł-2), which was collected after further reconnaissance in the central part of the wetland, ~15 metres northwest of the Ł-1 profile. The Ł-2 core features a sediment profile about 335 cm thick with a slightly different stratigraphic sequence compared to the core Ł-1. The lithology of the Ł-2 predominantly consists of various types of gyttja, with sands confined to the basal section of the profile. From 350–334 cm, the sediment is composed of variably grained sand containing organic matter, transitioning to sand mixed with organic mud between 334–327 cm. Above this layer, the profile is dominated by gyttja types in the following sequence: coarse-detrital gyttja with sandy admixtures from 327–323 cm, detrital-calcareous gyttja from 323–312 cm, calcareous gyttja from 312–255 cm, calcareous-detrital gyttja from 255–178, and reed peat from 178 upwards cm.

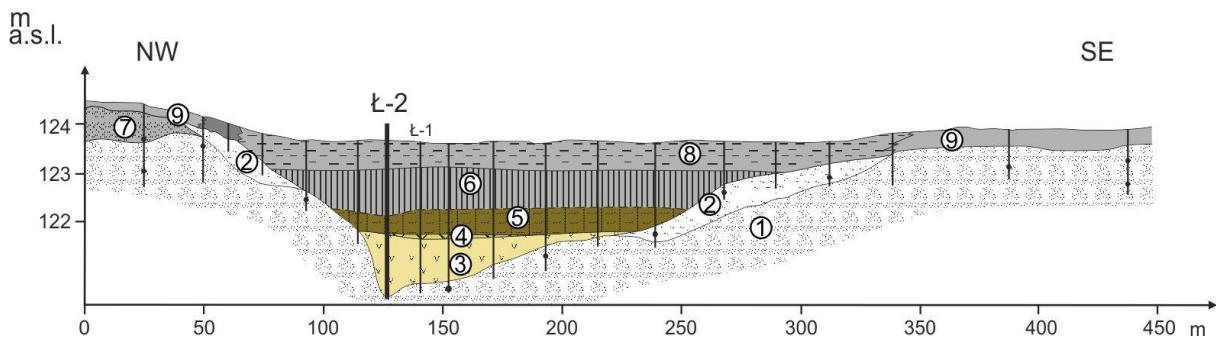


Fig. 2. Geological cross-section of the Ługi peatland, indicating the location of the Ł-1 and Ł-2 profile. The section includes distinct layers characterized by varying sediment types, as follows: 1 – vari-grained sand, 2 – sand with biogenic matter, 3 – detrital-calcareous gyttja, 4 – detrital gyttja, 5 – calcareous-detrital gyttja, 6 – reed peat, 7 – aeolian sand, 8 – sedge peat with muck, 9 – soil.

2.3. Palynological analysis

Pollen samples, each 1 cm³ in volume, were taken at 1 cm resolution for analysis and prepared following the standard chemical procedure described by Berglund and Ralska-Jasiewiczowa (1986). As a marker to determine the concentration of palynomorphs in the sediment, 1 tablet of *Lycopodium* (Stockmarr, 1971) was added. The pollen was analysed using a microscope at 400× and 1000× magnification and recognised based on the available literature (Moore et al., 1991; Beug, 2004). The calculation sum consisted of pollen grains of trees and shrubs (arboreal pollen AP) and terrestrial herbaceous plants (non-arboreal pollen NAP). Pollen and spores of aquatic and local telmatic plants were excluded from the calculation sum. The results are presented as a simplified percentage diagram, Palynological analysis was instrumental in identifying sediment profile zones associated with the climatic phases, including the Oldest Dryas/Bølling, Bølling/Older Dryas/Allerød, Allerød/Younger Dryas, and the Younger Dryas-Holocene boundary.

2.4. Cladocera analysis

The analysis of subfossil Cladocera fauna was conducted on core sections representing warm and cold phases during the transition from the Late Glacial to the interglacial period (Holocene). The research involved the analysis from four sections of core Ł-2 (327–310 cm: Oldest Dryas/Bølling; 300–270 cm: Bølling/Older Dryas/Allerød; 245–230 cm: Allerød/Younger Dryas; 210–160 cm: Younger Dryas-Holocene boundary), which, according to pollen analysis results, align with key climatic shifts between cold and warm periods during the transition from the Late Glacial to the Holocene. The sampling resolution primarily ranged from 0.5 to 1 cm. However, in layers where the material for analysis was insufficient, it was necessary to reduce the resolution to 2–4 cm. Samples were prepared according to the standard methodology by Frey (1986), which involves boiling 1 cm³ of fresh sediment in 10% KOH. The residue was rinsed through a 38-µm sieve, transferred to test tubes, and filled up with distilled water to 10 ml. The final solution was stained with safranin and a 100-µL volume slide was prepared. For each sample, one to five slides were analysed, and at least 100 individuals were counted (Kurek et al., 2010). All Cladocera remains were counted: headshields, shells, postabdomens, postabdominal claws, and ephippia, using a biological microscope with magnifications of 100×, 200×, and 400×. Species identification was carried out following Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen (2007), Sinev (2020) and Van Damme and Dumont (2008). The results of subfossil Cladocera analysis for four sediment sections are presented in a percentage diagram, including the ratio of planktonic to littoral taxa. The diagram was plotted using the C2 software (Juggins, 2007). The variability in total abundance, species composition, and individual frequency enabled the identification of distinct periods with different environmental conditions within analysed sediment sections.

Cladocera data were further analyzed using detrended correspondence analysis (DCA; Hill and Gauch, 1980) to summarize environmental changes. Rare species contributing less than 5% were excluded. The analysis was performed in the R statistical software environment (R Core Team, 2020) using the vegan package (Oksanen et al., 2015).

3. Results

3.1. Pollen record

The results of the palynological analysis are briefly summarised in Table 1 and illustrated in a simplified diagram in Figure 3. The boundaries between the identified subunits reflect the transitions between cold and warm phases during the Late Glacial to Holocene transition, including the Oldest Dryas/Bølling, Bølling/Older Dryas/Allerød, Allerød/Younger Dryas phases, and Younger Dryas-Holocene boundary.

Table 1. Pollen chronozones (with a short description of the vegetation cover) in relation to Cladocera section

Cladocera core section	Chronozones	Vegetation	Environmental conditions
Sec. I 310–327 cm	327 cm Oldest Dryas	An open, treeless landscape was dominated by herbaceous and shrubby, light-demanding plant communities, such as <i>Helianthemum</i> , <i>Dryas octopetala</i> , <i>Saxifraga</i> species, and <i>Gypsophila repens</i> -type. The higher vegetation layer was mainly composed of sea buckthorn shrubs (<i>Hippophae rhamnoides</i>), with juniper (<i>Juniperus</i>) also present. Moist habitats are occupied by shrub communities featuring <i>Betula nana</i> and <i>Salix</i> . Widespread sedge meadows (Cyperaceae) have developed.	Cold
	322 cm		
Sec. II 270–300 cm	Bølling 285 cm	The vegetation cover has changed with the appearance of sparse pioneer trees such as <i>Betula</i> and <i>Pinus</i> . The proportion of shrubby vegetation, including juniper and buckthorn, has declined, while the open landscape with light-demanding herbaceous communities remained dominant.	improving conditions (warming)
	Older Dryas 277 cm	There have been slight changes to the vegetation. The proportion of pine has decreased, the presence of juniper bushes has increased again, and buckthorn has also reappeared.	deterioration of conditions (cooling)
	Allerød 235 cm	The area dominated by herbaceous plant communities has decreased, (decline of NAP). The presence of juniper shrubland has diminished, replaced by the developing open birch-pine woodlands. There has been a decline in the proportion of plant communities composed by <i>Betula nana</i> , <i>Salix</i> , and Cyperaceae, which are typically associated with wetland habitats."	improving conditions (warming)
Sec. III 230–245 cm			
Sec. IV 165–210 cm	Younger Dryas 175 cm	The proportion of pine has decreased, whilst the presence of juniper bushes has increased again. Herbaceous light-demanding species reappear. Open landscape with abundant juniper shrubs and shade-intolerant herbaceous vegetation communities (e.g., <i>Helianthemum</i> , <i>Saxifraga</i> sp). Large proportion of mire with <i>Betula nana</i> , <i>Sphagnum</i> and Cyperaceae were marked.	deterioration of conditions (cooling)
	Holocene	There has been a marked change in the vegetation cover, with the appearance of mesophilous trees and the development of forests".	improving conditions (warming)

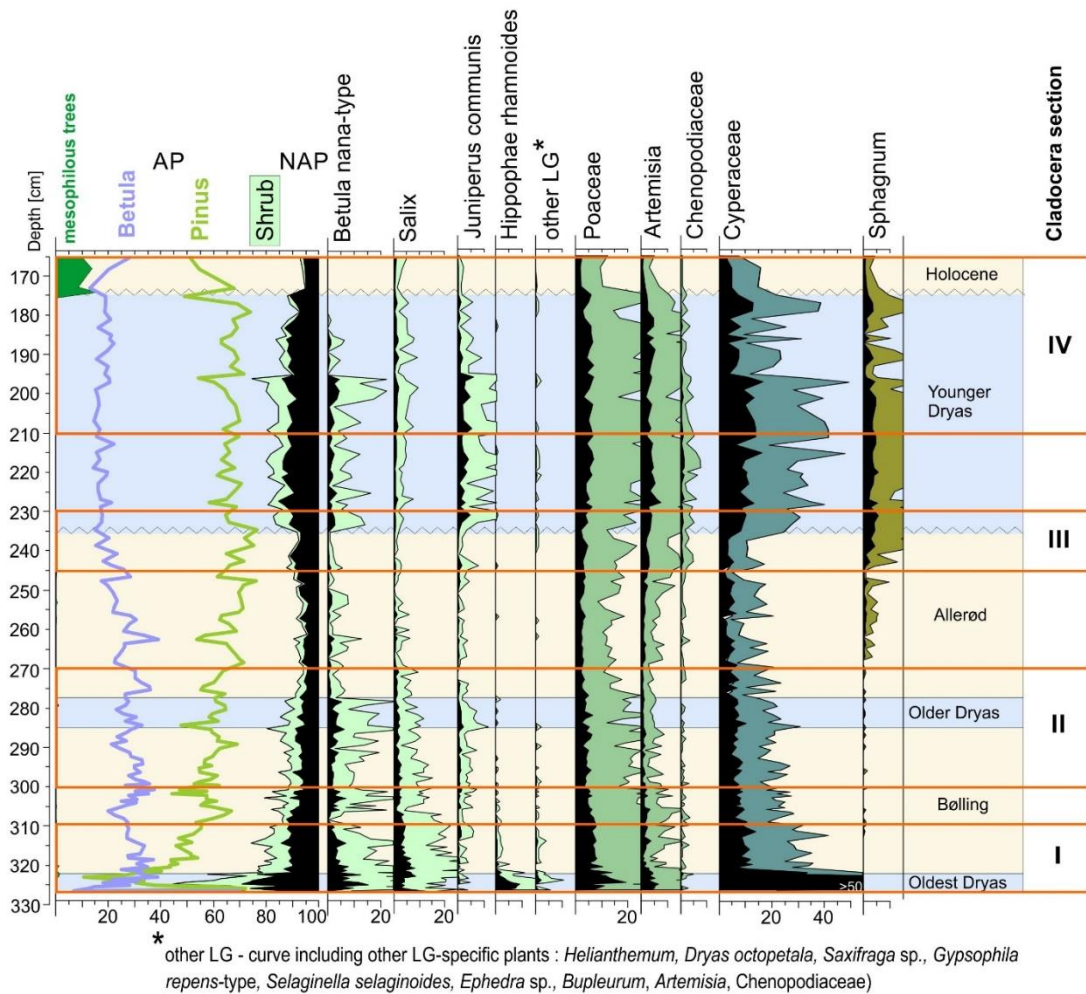


Fig. 3. Percentage pollen diagram - selected taxa.

3.3. Subfossil Cladocera assemblages

The results of the subfossil Cladocera analysis are visualized in Figure 4. A total of 23 species were identified, with Cladocera belonging to four families—Daphnidae, Bosminidae, Chydoridae, Sididae. Chydorids dominated the cladoceran assemblages throughout the sediment sequence, with littoral Cladocera predominantly represented by taxa such as *Chydorus sphaericus* and *Coronatella rectangula*. Across the four sections where Cladocera fauna was analyzed, their total abundance ranged from 100 individuals per cubic centimeter (ind./cm³) to 6750 ind./cm³.

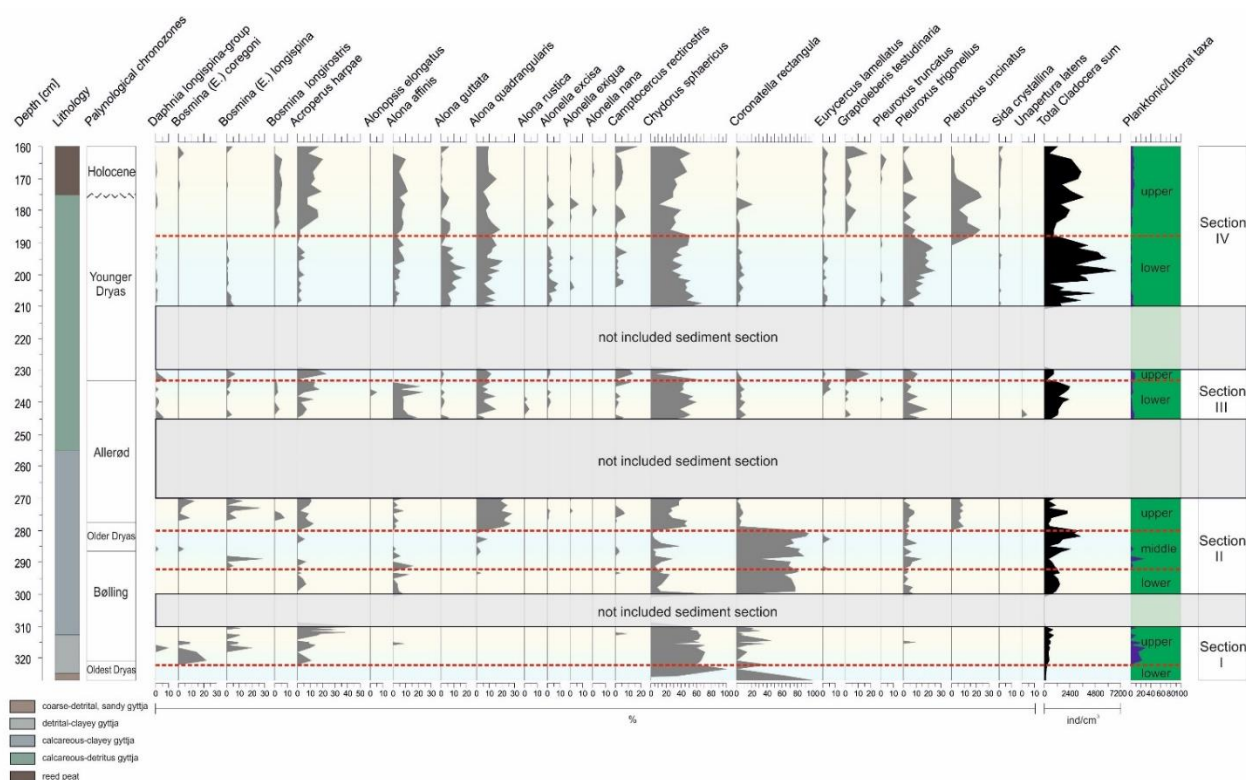


Fig. 4. Diagram of percentage composition and the total sum of Cladocera specimens in sediment sections analysed for the core L-2.

Section I (327-310 cm; Oldest Dryas-Bølling transition)

The total abundance of Cladocera ranged from 100 ind./cm³ at ~327 cm depth to 900 ind./cm³ at ~313 cm depth. In this section of the core, very few taxa appeared. However, two distinct periods with different Cladocera assemblages can be distinguished. The Oldest Dryas to the Bølling phase (section I), is characterized by a gradual increase in the total abundance of Cladocera.

At the lower portion of the section, corresponding to the Oldest Dryas, the assemblage is dominated by the littoral species *Coronatella rectangula* and the pioneer species *Chydorus sphaericus*. Initially, *C. rectangula* is the sole species, but its proportion significantly declines as *Ch. sphaericus* becomes more dominant. Upper part of section I (Bølling beginning) is still characterized by the domination of *Ch. sphaericus* and *C. rectangula* but planktonic species from the families Bosminidae and Daphnidae begin to appear. The first planktonic species to emerge is *B. (E.) coregoni*, followed by *Daphnia longispina* and *Bosmina (E.) longispina*. At a depth of ~315 cm, *B. (E.) longispina* and *B. (E.) coregoni* co-occur, but then disappear. Subsequently, *B. (E.) longispina* reappears periodically in small numbers. Moreover, this part of the section is marked by a gradual increase in the share of *A. harpae*, which reached 37.5% at a depth of 312 cm, where it co-occurred exclusively with *Ch. sphaericus* (62.5%).

Section II (300–270 cm; Bølling/Older Dryas/Allerød transition)

In this core section, fifteen Cladocera species were identified, belonging to three families: Daphnidae, Bosminidae and Chydoridae. The total abundance of Cladocera ranged from 350 ind./cm³ at 289 cm depth to 3400 ind./cm³ at 282 cm depth with increasing trend toward the upper portion of this core section.

In the lower part of core section II, corresponding to the end of the Bølling period, the total abundance of Cladocera ranged from 350 to 1450 ind./cm³, with littoral species dominating the assemblage. *Ch. sphaericus* was the most abundant species in the bottom layer, accounting for up to 83% of the assemblage at a depth of 300 cm. This dominance was later partially replaced by *C. rectangulara*, which peaked at 81% at a depth of 293 cm.

Cladocera assemblages at the middle part of the section remained dominated by *C. rectangulara* with its share ranging from 62% to 94%. At that time, also planktonic species reappeared (a depth of 286 cm), collectively accounting for just over 6% of the population, including species such as the *D. longispina* group and *B. (E.) coregoni*. The presence of *A. affinis* and *A. harpae* declined, with these species being recorded only occasionally, while the abundance of *Alona quadrangularis* increased, with this species appearing regularly in this section of the sediment profile.

In the upper part of section II, corresponding to the onset of the Allerød period, a significant increase in Cladocera species diversity was recorded. The initial phase of this period was marked by a decrease in total Cladocera abundance to 395 ind./cm³ at a depth of 278 cm, accompanied by a reduction in the proportion of *C. rectangulara* to 3–8%. At a depth of 279 cm, *Ch. sphaericus* accounted for 48% of the assemblage, while *A. quadrangularis* comprised 22%. Moreover, *A. harpae*, *A. affinis*, and *P. uncinatus* were also present. From a depth of approximately 275 cm, total Cladocera abundance increased, reaching 2150 ind./cm³. At a depth of 273 cm, planktonic species *B. (E.) coregoni*, *B. (E.) longispina*, and *B. longirostris* were recorded, with relative abundances ranging from 5% to 29%. Littoral species *A. excisa*, *A. exigua*, and *C. rectirostris* were also identified at this part of the core.

Section III (245–230 cm; Allerød/Younger Dryas transition)

Eighteen species of Cladocera were identified from three families: Daphnidae, Bosminidae and Chydoridae. The total abundance of Cladocera ranged from 260 ind./cm³ at a depth of 233 cm to 2400 ind./cm³ at a depth of 235 cm. Between six and thirteen species of Cladocera were recorded in the lower part of section III. Littoral species dominated, with their share ranging from 92% to 100%. The most abundant species were *Ch. sphaericus*, which accounted for up to 56% at a depth of 238 cm, followed by *C. rectangulara*, *A. affinis* and *P. trigonellus*.

During the period corresponding to the upper part of section III, total Cladocera abundance experienced a sharp decline to 260 ind./cm³ (a depth of 233 cm). Littoral species continued to dominate, accounting for over 90% of the assemblage, with *Ch. sphaericus* being the most prevalent. Key changes in the Cladocera assemblage included the disappearance of *A. affinis* and a gradual increase in *A. harpae*.

Section IV (210–160 cm; Younger Dryas-Holocene boundary)

For this sediment section, twenty species of Cladocera were identified, belonging to four families: Daphnidae, Bosminidae, Chydoridae and Sididae. The total abundance of Cladocera ranged from 355 ind./cm³ at a depth of 203 cm to 6750 ind./cm³ at a depth of 199 cm. In the core layers corresponding to the Younger Dryas period (lower part of section IV), the share of planktonic species reached a maximum of 6% at a depth of 210 cm. Littoral species still dominated, accounting for between 94% and even up to 100% of the total abundance. The number of species ranged between 8 and 14. Among them, *Ch. sphaericus* was the most abundant, reaching 67% at a depth of 209 cm and 27% at a depth of 199 cm, followed by *P. trigonellus* (up to ~25%), *Pleuroxus uncinatus* (up to ~23%) and *A. quadrangularis* (up to ~20%).

According to the results of the palynological analysis, the Younger Dryas/Preboreal transition could not be captured due to a sedimentary hiatus. The upper part of section IV corresponds to the Boreal period. In this part of section IV, the Cladocera assemblage remained dominated by littoral species, comprising from 92% to 100%, with the number of species varying between 7 and 20. The total abundance of Cladocera varied from 460 to 3700 ind./cm³. The period corresponding to this part of the core was characterised by a decline in the proportion of *Ch. sphaericus* to as low as ~10%, accompanied by an increase in the proportions of *C. rectangula* (up to ~21%), *P. uncinatus* (up to ~24%) and *A. quadrangularis* (up to ~16%).

In the ordination of samples, the lengths of DCA Axes 1 and 2 measured 2.4 and 1.99 standard deviations (SD), respectively. Together, these two axes explained 67% of the total variation in the dataset, with Axis 1 accounting for 46% and Axis 2 contributing 21% (Fig. 5). The DCA plot for taxa (Fig. 5A) indicated that *C. rectangula* had the highest positive score on Axis 1, while *P. uncinatus*, *G. testudinaria* and *B. longirostris* had the lowest (negative) score. On Axis 2, *B.(E.) coregoni*, *A. harpae*, *B.(E.) longispina*, and *G. testudinaria* exhibited the highest scores, whereas *A. exigua*, *A. excisa* and *A. guttata* had the lowest (negative) score. The DCA results for the samples (Fig. 5B) revealed a clear differentiation between the analyzed sections of the lake sediment core, highlighting distinct shifts in Cladocera communities across the studied sections. The DCA results indicate a significant differentiation among the samples, with the end of Younger Dryas and Allerød appearing to be the most closely related. The most significant shift was observed during the Oldest Dryas-Bølling transition and Bølling/Older Dryas/Allerød (Fig. 5C).

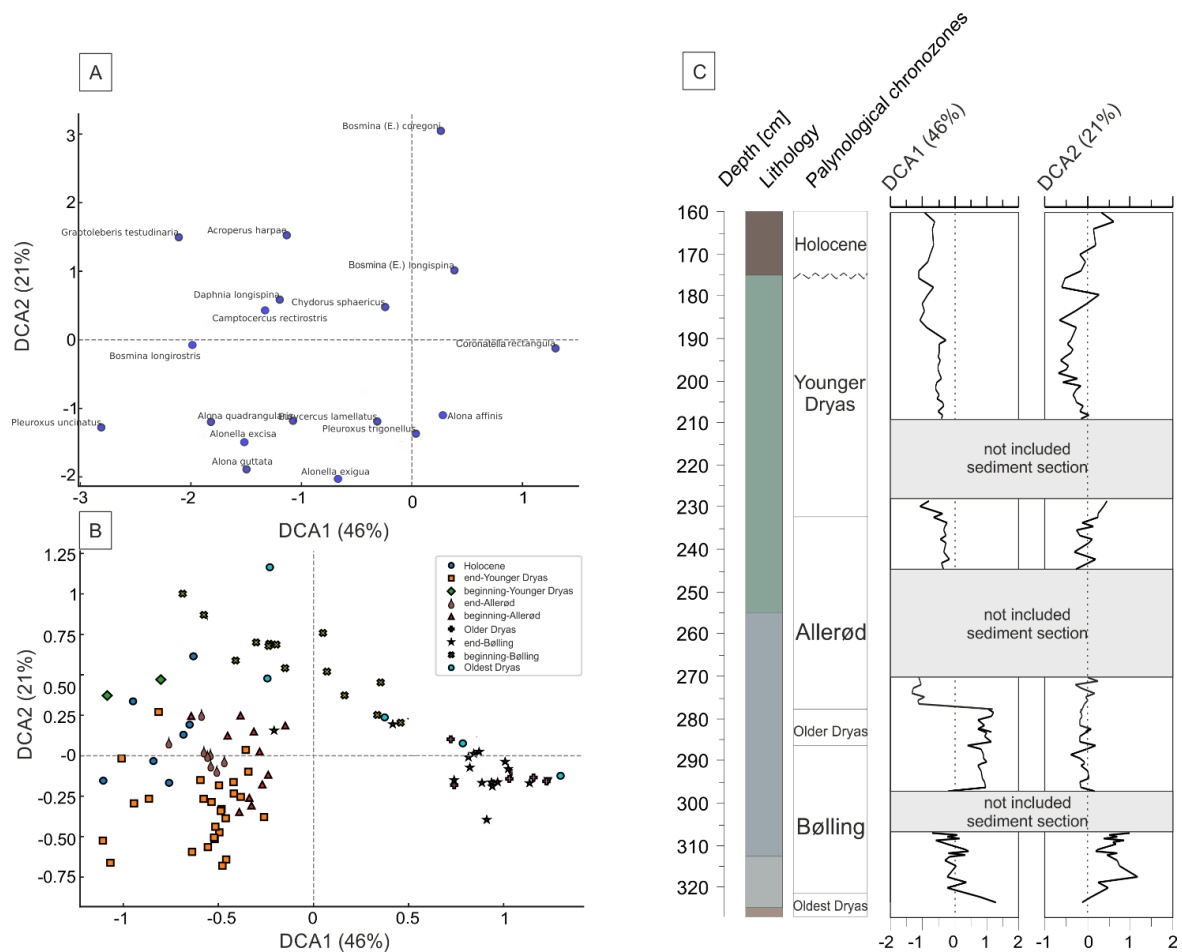


Fig. 5 Detrended Correspondence Analysis (DCA) of cladoceran assemblages from sediment section Ł-2: A) Ordination of cladoceran species, illustrating their distribution along DCA axes; B) Ordination of sediment samples, showing compositional differences among palynological chronozones; C) Variation in sample scores along depth for DCA Axis 1 and Axis 2, highlighting shifts in assemblage composition over time.

4. Discussion

The Cladocera record from the Ługi palaeolake illustrates how climate indirectly influenced their assemblages. The dynamics of Cladocera during the Late Glacial/Holocene transition, as revealed by DCA results, were primarily driven by two key factors. The highest positive values on DCA axis 1 are associated with *C. rectangula*, a littoral species commonly found among macrophytes and capable of tolerating a wide range of temperatures and trophic conditions (Błędzki and Rybak, 2016). However, this taxon typically thrives in calcium-rich waters, suggesting that DCA axis 1 (Fig. 5A) likely reflects calcium concentration in the water column and habitat availability. Higher values on this axis indicate elevated Ca levels and a more limited macrophyte structure, likely due to the small size of the lake. DCA Axis 2 is primarily positively associated with *B. (E.) coregoni*, *B. (E.) longispina*, *A. harpae*, and *G. testudinaria*, while it shows a negative relationship with *A. exiguua*, *A. excisa* and *A. guttata* (Fig. 5A). Axis 2 appears to be linked to water pH and transparency, likely as an indirect consequence of

temperature fluctuations, hydrological changes, and terrestrialization. More negative values correspond to lower pH levels and reduced water transparency, reflecting increased organic matter accumulation and shifts in aquatic ecosystem dynamics (Fig. 5B and C).

The extent of change within the Cladocera assemblages as response to above factors was closely tied to the intensity of environmental fluctuations, with more pronounced changes leading to greater alterations in species composition and abundance. This highlights Cladocera's adaptability as well as their vulnerability to rapid environmental shifts.

4.1. Environmental changes in response to rapid climate shifts during the Late Glacial/Holocene transition from subfossil Cladocera perspective

Oldest Dryas/Bølling transition (section I)

At the end of the Oldest Dryas period, Cladocera species indicative of high nutrient content, such as *Ch. sphaericus* and *C. rectangula* (Szeroczyńska, 1985), were dominant. However, *Ch. sphaericus* is a eurytopic species, highly resilient, and often dominant in challenging conditions, while *C. rectangula* can adapt in both oligotrophic and eutrophic waters, typically associated with macrophytes (Błędzki and Rybak, 2016). The low abundance of these species and lack of other taxa, therefore, suggests rather limited nutrient availability and unfavourable conditions for Cladocera fauna development. DCA analysis (Fig. 5C) revealed that this period was characterized by higher pH levels, likely slightly alkaline, as supported by chironomid analysis (Forysiak et al., 2023). We infer that, during this period, the Ługi lake was a shallow waterbody maybe with some macrophyte presence, but its surface area was limited, restricting habitat availability. A limited number of species and their low abundance may have resulted from harsh environmental conditions, driven by prolonged ice cover and limited food availability. As the Bølling period approached, warming led to improved edaphic conditions, as evidenced by pollen data, which in turn facilitated the appearance of additional Cladocera species. However, despite the overall warming, conditions remained relatively cold. The presence of *A. harpae*, an "arctic species," alongside *Ch. sphaericus* indicates persistent cold conditions, while the low species diversity suggests that the environment was still unfavorable. This may be due to the feeding of the paleolake by cold groundwater. This is further supported by the presence of *D. longispina*, a species characteristic of cold waters (Szeroczyńska and Zawisza, 2011). These unfavorable conditions are also reflected in the overall low trophic state of the ecosystem, as suggested by the presence of taxa favoring low nutrient content, such as *B. (E.) longispina* (Zawiska, 2021) and *B. (E.) coregoni* (Miotk-Szpiganowicz and Niska, 2008).

At the beginning of the Bølling period, the first planktonic taxa (*B. (E.) coregoni* and *B. (E.) longispina*) appeared, indicating an increase in water depth, likely driven by rising moisture availability (Naughton et al., 2023). Moreover, their presence may also suggest a prolonged open-water season, potentially due to a shorter ice cover duration. However, the environmental conditions during the onset of the Bølling period appear to have been unstable, particularly in terms of temperature and water levels, leading to abrupt disruptions in Cladocera assemblage. Shortly after the environmental conditions

improved, the water body reverted to an earlier state observed at the beginning of the studied section, where *Ch. sphaericus* and *C. rectangula* once again dominated.

An initial warming phase was followed by a period of cooling, as evidenced by the Cladocera record, which shows the reappearance of *B. (E.) longispina* and *A. harpae*. Shortly thereafter, *B. (E.) longispina* disappears, while the proportion of *A. harpae* declines, coinciding with the emergence of *Camptocercus rectirostris*—a species favoring warmer and clearer waters (Szeroczyńska and Zawisza, 2011).

Bølling/Older Dryas/Allerød transition (section II)

During the Bølling/Older Dryas/Allerød transition, the thermophilic species *P. trigonellus* was present throughout the entire sediment section, indicating higher water temperatures compared to the early Bølling period. However, the co-occurrence of *P. trigonellus* with *A. affinis* and *A. harpae*—species from the “arctic species” group (Whiteside, 1970)—suggests rather a moderately cool climate. Similar to the Oldest Dryas/Bølling transition (section I), there was a noticeable dominance of species appearing rather in shallow waters, such as *Ch. sphaericus* and *C. rectangula*.

Initially, *Ch. sphaericus* dominated, but as the boundary between the Bølling and Older Dryas approached, it was quickly replaced by *C. rectangula*. This shift in dominance may be linked to changes in water chemistry, as reflected by DCA1 and DCA2. *C. rectangula* thrives in calcium-rich environments, and a decline in calcium levels could have contributed to the decrease in its population (Shapiera et al, 2011). This interpretation is further supported by the increased CaCO₃ content in sediments from the Ł-1 core, as reported by Forsyia et al. (2023) during the Bølling-Allerød interstadial. This increase in Ca content has been attributed to changes in water supply, driven by a higher influx of groundwater. Such conditions created a favorable environment for the development of *C. rectangula*, which competed with *Ch. sphaericus*.

The shallow-water nature of the waterbody is further confirmed by the absence of planktonic species up to a core depth of 291 cm. At this depth, *B. (E.) longispina* reappears, suggesting a rise in water levels, likely due to reduced evaporation in a drier climate. This period coincides with a decline in total Cladocera abundance (~350 ind./cm³), which is associated with the onset of short-term cooling linked to the Older Dryas. Evidence of this temperature drop is reflected in pollen records as an increased presence of juniper shrubs. The response of Cladocera has been recorded slightly earlier than that of vegetation, due to their high sensitivity and rapid adaptability to environmental changes. After a short-term cooling period related to Older Dryas, environmental conditions gradually improved, as indicated by the Cladocera record. This warming trend is reflected in the emergence of *Alona quadrangularis* and *C. rectirostris*, species that favor higher water temperatures (Szeroczyńska, 1985; Szeroczyńska and Zawisza, 2007). Concurrently, the total abundance of Cladocera increased (the middle part of section II), suggesting enhanced ecosystem productivity. Additionally, the improved thermal regime promoted the growth of aquatic vegetation, creating favorable habitats for *Eurycercus lamellatus*, which thrives in plant-rich environments (Zawisza and Cedro, 2012).

Further improvement in edaphic conditions was associated with the onset of the Allerød period (upper part of section II). The appearance of thermophilic species such as *A. quadrangularis* and *P. uncinatus*, clearly indicates higher water temperatures and, consequently, a warming climate (Szeroczyńska and Zawisza, 2007). The dominance of *Ch. sphaericus*, coupled with a significant increase in the share of *A. quadrangularis*, suggests a rise in trophic levels within the water body (Błędzki and Rybak, 2016; Zawiska, 2021). The decline in *C. rectangula*, a species sensitive to acidification (Sandøy and Nilssen, 1986), may indicate a decrease in water alkalinity. Additionally, the presence of *A. excisa* and *A. exigua*, which prefer lower pH conditions, further supports this interpretation (Szeroczyńska and Zawisza, 2007). The occurrence of planktonic species suggests the development of a pelagic zone and a slight deepening of the water body. The significant presence of *A. quadrangularis* and *A. harpae* indicates well-developed submerged vegetation (Szeroczyńska and Zawisza, 2007), reflecting relatively stable conditions in the littoral zone of the lake.

Allerød/Younger Dryas transition (section III)

The Allerød/Younger Dryas transition was a period of abrupt climate change that caused significant shifts in both terrestrial and aquatic ecosystems. At the Ługi record, progressive cooling was indicated by a decline in the proportions of *Pinus*, *Betula nana*, *Salix*, and *Cyperaceae*, alongside a rising prevalence of juniper bushes.

The Cladocera record suggests that the late Allerød period was characterized by low water levels at the Ługi site, as evidenced by the dominance of littoral species and a minimal presence of planktonic species. This indicates that habitat conditions were likely shallow, with limited open water zones, favoring species adapted to littoral and benthic environments. The presence of species typically found in both oligo-mesotrophic and eutrophic waters, along with higher total Cladocera abundance indicates that the water body was likely mesotrophic during that period. Higher lake productivity is also evidenced by geochemical indices and an increased organic matter content, as observed in a previously analyzed core from Ługi (Forysiak et al., 2023).

The presence of thermophilic species from genus *Pleuroxus* coupled with the cold-tolerant *Eurycercus* spp. (Niska and Mirosław-Grabowska, 2015), suggests a moderately warm climate. The warm climate may also have favoured the occurrence of *A. guttata*, and *A. quadrangularis* (Harmsworth, 1968; Szeroczyńska and Zawisza, 2007; Harmsworth, 1968). The presence of the latter species may also be related to the increased availability of resources, particularly food (Zawiska, 2021; Szeroczyńska, 1985).

At the transition to the Younger Dryas (section III, upper part), there was a slight increase in the proportion of planktonic species such as *D. longispina-group* and *B. (E.) longispina*. This shift likely indicates an expansion of the open water zone, possibly driven by a rise in water levels. A similar scenario of increased water levels has been observed at other sites, likely driven by reduced evaporation (Starkel et al., 1998; Gałka et al., 2014).

The evidence of cooling is reflected by a decrease in the proportions of *P. trigonellus* and *A. quadrangularis* (Szeroczyńska and Zawisza, 2007; Rybak and Błędzki, 2010), accompanied by a

concurrent increase in *A. harpae* (Whiteside, 1970; Szeroczyńska and Zawisza, 2011), suggesting a shift in ecological conditions favoring species better adapted to cooler environments.

At the beginning of the Younger Dryas, an increase in the proportion of species associated with aquatic vegetation, such as *G. testudinaria* and *C. rectirostris* (Fryer, 1968; Rybak and Błędzki, 2010; Zawisza and Cedro, 2012), becomes evident. The growing density of aquatic vegetation within the ecosystem may have created more diverse and stable microhabitats, promoting the colonisation of these species. Moreover, the expansion of vegetation could have positively influenced water quality, for instance, by enhancing oxygenation, which in turn may have facilitated the appearance of *B. (E.) longispina*. At the onset of the Younger Dryas, a slight decrease in trophic levels may have occurred, indicated by a reduced presence of *C. rectangula* (Rybak and Błędzki, 2010) and a lower total Cladocera sum. However, this decline in trophic state was likely minor, as species characteristic of oligotrophic to eutrophic waters remained present.

Younger Dryas-Holocene boundary (section IV)

Palynological data indicate the presence of a stratigraphic gap in the upper part of section IV. The sediment profile Ł-2 contains a hiatus. The samples classified as Holocene correspond rather to the Boreal period, with the Pre-Boreal period absent probably.

The late Younger Dryas was characterised by a low overall sum of Cladocera. The number of species was slightly higher than at the beginning of the Younger Dryas (upper part of section III) suggesting more favourable conditions. The proportion of planktonic species (*D. longispina* group and *B. (E.) longispina*) remained low, suggesting a lack of significant fluctuations in water levels. Higher share of *A. excisa* and *A. guttata*, along with the appearance of *A. exigua*. All three species are resistant to low pH (Zawiska, 2021), which, combined with DCA results, suggests a subtle decrease in water pH, likely connected to the development of peatlands along the lake shore.

Just before the Holocene boundary, there is a notable increase in *B. (E.) longirostris*, along with a gradual rise in *A. harpae* and *A. affinis*. Additionally, *P. uncinatus* appears for the first time, signaling a warming trend. Boreal period in this profile is characterized by increase in the total Cladocera sum, indicating improved living conditions for a greater number of cladocerans. This growth likely resulted from an increased availability of resources such as food and habitats. The emergence of *C. rectirostris*, the increasing presence of *G. testudinaria*, and the reappearance of the thermophilic species *S. crystallina* (Rybak and Błędzki, 2010) further suggest a significant rise in water temperature (Szeroczyńska and Zawisza, 2007). The structure of Cladocera assemblages also indicates the expansion of vegetation, facilitating the development of macrophyte-associated taxa, including *C. rectirostris* (Rybak and Błędzki, 2010).

4.2. Intra-site comparison of Cladocera assemblages in Ługi peatland: core analysis perspectives

A previous analysis of Cladocera from the Ługi site was conducted on core Ł-1, with a resolution ranging from 10 cm (Pawłowski, 2017) to 5 cm (Forysiak et al., 2023). The analysis of subfossil Cladocera remains in cores Ł-1 and Ł-2 revealed small differences in species composition and the dynamics of

taxa in response to changing environmental conditions. These differences result mainly only from variations in analytical resolution but also from local depositional and hydrological conditions in different parts of the waterbody. However, these differences did not significantly affect the interpretation of environmental and climatic conditions.

Higher-resolution analysis in Ł-2 allowed for the identification of more taxa, including *Unapertura latens*, *Alonopsis elongatus*, *Alona rustica*, and *A. quadrangularis*, which were absent in Ł-1. Planktonic species also appeared earlier and persisted longer in Ł-2, particularly during the Bølling and Younger Dryas, while they remained scarce in Ł-1. These differences may be linked to variations in macrophyte structures and hydrological conditions in different parts of the waterbody.

Disparities in Cladocera population dynamics suggest that environmental changes were not uniform across the site.

In Ł-2, the transition from the Oldest Dryas to the Bølling was marked by unstable conditions, while in Ł-1, these changes were less clearly reflected in the Cladocera record.

Notable differences in sediment composition between the two cores during the Oldest Dryas sections reflect variations in depositional conditions. In core Ł-2, finer, carbonate-rich sediments formed under higher water levels with low energy, which is reflected in the Cladocera record. The absence of planktonic taxa in this core corresponds to the deposition of coarser particles, whereas the presence of finer sediments aligns with Cladocera evidence indicating a deepening of the water. In contrast, core Ł-1 did not exhibit these patterns, with a persistent lack of planktonic taxa suggesting different hydrological conditions where there is lack of planktonic taxa.

The response of Cladocera to the transition to Allerød/Younger Dryas also varied. Previous lower-resolution studies suggested that this period was characterized by an increase in littoral and eutrophic species, including *B. longirostris*, pointing to higher trophic levels. However, higher-resolution data from Ł-2 showed a decline in both species abundance and frequency at the onset of the Younger Dryas, contrasting with the more gradual changes observed in Ł-1. Additionally, *G. testudinaria* was significantly more abundant in Ł-2 throughout the Younger Dryas, whereas it appeared in Ł-1 only just before the transition (Pawłowski, 2017; Forysiak et al., 2023).

Key differences between low- and high-resolution analyses include the disappearance of *A. affinis*, which was consistently present in the Ł-1 core sediments but disappeared in Ł-2, suggesting localized variations in environmental conditions during this period. Previous studies indicate that the late Younger Dryas was marked by the absence of plankton species, a decline in Cladocera populations, and deteriorating conditions for their development.

The results from the Ł-2 core suggest that the end of the Younger Dryas provided relatively favourable conditions for Cladocera development, as not only planktonic species were present, but also other species not previously recorded during this period. Additional differences include the presence of the stenothermal species *S. crystallina* in Ł-2 during the Younger Dryas, a species absent in Ł-1.

Meanwhile, *A. excisa* persisted throughout this period in Ł-2 but disappeared in Ł-1 before the transition to the Holocene.

The continued presence of *A. quadrangularis* in Ł-2, despite its absence in Ł-1, further emphasizes differences in ecological conditions between the two cores.

The observed discrepancies likely result from a combination of analytical resolution, site-specific environmental conditions, and sedimentological differences.

4.3. Reaction of aquatic biota to climate-induced changes of environment during Late Glacial/Holocene transition in Poland

Many organisms are recognised for their sensitivity to the abrupt climate changes related to the Late Glacial/Holocene. Aquatic organisms such as diatoms, chironomids and ostracods, similar to cladocerans, exhibit clear responses to changes in temperature, precipitation and nutrient availability.

The cold phases of the Late Glacial are usually characterised by a limited species diversity and abundance; however, they may differ in the intensity of responses depending on the magnitude of cooling. These periods, similar to those findings in the Cladocera record, are characterised by the dominance of species that tolerate lower temperatures. For instance, Forysiak et al. (2023) found a domination of cold to temperate adapted taxa in the chironomid assemblage, e.g., cold-stenothermal *Corynocera ambigua*, with a low frequency of taxa preferring warmer waters in another core from the Ługi fen during the end of the Oldest Dryas. Additionally, the species compositions suggest oligo- to mesotrophic waters. The *C. ambigua* also dominated at another site in central Poland (Plóciennik et al., 2020). Interestingly, in contrast to the Cladocera records, the chironomid records indicate that the end of the Oldest Dryas was marked by a higher total abundance of individuals compared to the Holocene, suggesting the influence of an additional environmental factor acting as a limiting constraint. Another biological response to this cooling event was observed in the Niechorze waterbody in northern Poland, where the diatom community displayed a species-poor composition dominated by littoral *Fragilaria*, indicative of oligo-mesotrophic conditions (Marciniak, 1981). At the same site, cladocerans were represented only by *Ch. sphaericus*, indicating very harsh conditions (Szeroczyńska, 1985). This minor variation from our record is likely due to differences in the distance to the ice-sheet boundary (Mirosław-Grabowska and Zawisza, 2018).

The Late Glacial period included additional cold intervals, such as the Older Dryas and Younger Dryas. The Older Dryas, a brief event that interrupted the Bølling–Allerød interstadial, is rarely evident in palaeorecords due to its short duration (Bennike, 2004). However, when it is recorded, it typically shows a dominance of cold-tolerant taxa. In various cladoceran records, *Ch. sphaericus* often dominates, especially during the Older Dryas, but often other “arctic” taxa are present, e.g., *A. harpae* and *A. affinis* (Szeroczyńska, 1985). However, species richness during this period can sometimes be notably high in some sites, probably because they are located more southwards, which resulted in a milder climate (Pawłowski, 2010; Rudna et al., 2023). Data from Ł-2, however, indicate a poor cladoceran fauna, which aligns with most records.

During the Younger Dryas, cladoceran assemblages were once again marked by low species richness, with cold-tolerant species prevailing under unstable environmental conditions (Szeroczyńska, 1985; Antczak-Orlewska et al., 2021; Rudna et al., 2023). As water temperatures dropped, cladocerans adopted survival strategies, such as producing resting eggs (ephippia), which allowed them to endure harsher conditions (Szeroczyńska and Zawisza, 2011). A similar pattern was observed in chironomid and ostracod assemblages. For example, within chironomids, species such as *Microtendipes pedellus*-type, *Micropsectra*, and *Tanytarsus lugens*-type are frequently identified in paleorecords as dominant, reflecting their adaptation to colder, nutrient-poor environments (Kulesza et al., 2008; de Mendoza et al., 2024). Within ostracods such as *Candona candida* and *Fabaeformiscandona protzi* can be prevalent, as these species are well-suited to the colder, shallow water conditions characteristic of glacial periods (Kulesza et al., 2008). Additional evidence of cooling conditions can be found in diatom records, marked by the dominance of small-sized species such as *Staurosira* and *Staurosirella* (Galka et al., 2015),

Three distinct warming periods are associated with the Late Glacial/Holocene transition: the Bølling, the Allerød and the Early Holocene. While the Bølling period is seldom addressed, the Allerød and Early Holocene have been extensively examined and discussed in the literature. The Allerød interstadial shows a two-phase pattern with the varying proportions of cold- and warm-adapted species. Such a situation has been recorded both in cladoceran and chironomid records (Szeroczyńska, 1985). The colder stage of this period was characterised by the presence of chironomid indicators of cooler summer conditions and high chironomid abundance and diversity (Antczak-Orlewska et al., 2021). Higher temperature during the late Allerød is reflected by replacement of cold-tolerant chironomids species by those characteristic of temperate climates, e.g., *Polypedilum* spp., *Chironomus plumosus*-type (Kulesza et al., 2008; Antczak-Orlewska et al., 2021).

Furthermore, it is often anticipated that warming will boost primary productivity by promoting faster photosynthesis and longer growing seasons. However, this outcome is not guaranteed, as evidenced by diatom records from the late Allerød period, which indicate that warming did not always lead to increased productivity during that time (Müller, 2021). The impact of warming on productivity can be influenced by various factors, including nutrient availability, which may help explain the signals observed in the records by Müller (2021). Another possible explanation could be a shift in the algal community, where other algae groups not analysed in this study became dominant.

During the Younger Dryas, cladoceran, chironomid, and ostracod records indicate a pronounced response to the fluctuating climate conditions. This period is recognised as climatically biphasic, with an initial phase of intense cooling followed by a gradual transition towards warmer conditions. The shifts in biota reflect these variations, as cold-adapted species, such as *Corynocera ambigua* in chironomids and *Candona candida* in ostracods, dominated the earlier part of the Younger Dryas, indicating harsh, nutrient-poor environments. However, later assemblages reveal an increase in species richness and diversity, suggesting a gradual amelioration of conditions. This pattern aligns with findings from multiple paleorecords, which document alternating phases of stability and environmental stress, shaping aquatic ecosystems in response to climatic shifts (Płóciennik et al., 2020; Rudna et al., 2023).

The boundary between the Younger Dryas to the Holocene is often the period of the most pronounced biota shift (Płóciennik et al., 2020; Müller, 2021; Rudna et al., 2023). In cladoceran records, the onset of the Holocene is typically characterised by a pronounced change in species structure, a sudden rise in both species diversity and specimen abundance, and the appearance of stenothermic species.

It is worth noting that climate change is also evidenced by changes in wind patterns, which in turn impact various environmental factors, including water circulation. This shift is documented in palaeorecords, showing a decline in species that thrived in clear, stratified waters and an increase in those adapted to more turbulent conditions, as observed in both cladoceran and diatom assemblages (Słowiński, 2017).

5. Conclusions

The study of Cladocera assemblages from the Oldest Dryas to the Holocene illustrates how fluctuations in climate, particularly during key transitional periods, played a crucial role in shaping biodiversity and abundance, driven by changes in water depth, chemistry, temperature and nutrient availability.

- Oldest Dryas/Bølling transition: the Oldest Dryas period was cold and nutrient-poor, limiting species diversity. As the Bølling period approached, water depth increased slightly, but conditions remained cold, with species like *A. harpae* indicating persistent cold water and low nutrient levels.
- During the Bølling/Older Dryas/Allerød transition, warming was indicated by *P. trigonellus*, though coexisting cold-adapted species suggested a moderately cool climate. A shift from *Ch. sphaericus* to *C. rectangula* reflected changing water chemistry, while after short-term cooling, Cladocera abundance and aquatic vegetation increased. The onset of the Allerød period led to improved edaphic conditions, higher water temperatures, increased trophic levels, and changes in species composition, indicating a warming climate, decreased water alkalinity, and the development of a pelagic zone with well-established submerged vegetation.
- Allerød/Younger Dryas transition: The late Allerød was characterized by low water levels, favouring littoral species. As the Younger Dryas began, a cooling was indicated by a shift towards planktonic species and cold-tolerant species. Increased vegetation provided stable habitats.
- Younger Dryas- Holocene boundary: The late Younger Dryas had low Cladocera abundance, but conditions improved towards its end with rising temperatures and more diverse vegetation. Thermophilic species reappeared, signalling warmer water and better living conditions for Cladocera.

Cladocera analysis from the Ługi site revealed some differences between cores Ł-1 and Ł-2, influenced by analytical resolution and local hydrological conditions. Higher-resolution data from Ł-2 identified more taxa, showed earlier planktonic species appearances, and indicated stronger environmental shifts, particularly during the Younger Dryas. These findings highlight the localized nature of environmental

changes and emphasize the importance of high-resolution analysis in capturing species dynamics more accurately.

The response of biota to climate changes is diverse and depends on many factors, such as nutrient availability, ecosystem structure changes and regional environmental conditions. This is why we do not always observe the expected signals in response to warming or cooling events. For example, despite the rise in temperatures during the late Allerød, as noted in diatom studies, there was no increase in productivity (Müller, 2021). This could be due to limited nutrient availability or a shift in the algal community, where other groups of algae not analysed in the study may have become dominant. Therefore, understanding the reactions of organisms to environmental changes is crucial for better comprehending the complexity of their responses to climate change and predicting future ecological processes.

References

- Adrian, R., O'Reilly, C. M., Zagarese, H., Baines, S. B., Hessen, D. O., Keller, W., Livingstone, D. M., Sommaruga, R., Straile, D., Van Donk, E., Weyhenmeyer, G. E., Winder M., 2009.** Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and oceanography*, **54**: 2283–2297. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283
- Antczak-Orlewska, O., Okupny, D., Pawłowski, D., Kotrys, B., Krąpiec, M., Luoto, T. P., Peyron, O., Plóciennik, M., Stachowicz-Rybka, R., Wacnik, A., Szmańda, J.B., Szychowska-Krąpiec, E., Kittel, P. 2023.** The environmental history of the oxbow in the Łuciąża River valley—Study on the specific microclimate during Allerød and Younger Dryas in central Poland. *Quaternary International*, **644**: 178-195. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.08.011>
- Battarbee, R.W. 2000.** Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews*, **19**: 107–124. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00057-8](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00057-8)
- Bennike, O., Sarmaja-Korjonen, K., Seppänen, A. 2004.** Reinvestigation of the Classic Late-Glacial Bølling Sø Sequence, Denmark: Chronology, Macrofossils, Cladocera and Chydorid Ehippia. *Journal of Quaternary Science*, **19**: 465–478. <https://doi.org/10.1002/jqs.852>
- Berglund, B.E., Ralska-Jasiewiczowa, M., 1986.** Pollen analysis and pollen diagrams. In: *Hand book of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology* (eds. B.E., Berglund, M., Ralska-Jasiewiczowa): 455–484. Wiley and Sons Ltd., Chichester.
- Beug, H.-J. 2004.** Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Błędzki, L., Rybak, J.I. 2016.** Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) Key to Species Identification, with Notes on Ecology, Distribution, Methods and Introduction to Data Analysis. Springer International Publishing: Cham, Switzerland.

- Brooks, S.J., Heiri, O., 2013.** Response of chironomid assemblages to environmental change during the early Late-glacial at Gerzensee, Switzerland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **391**: 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.10.022>
- de Mendoza, G., Kotrys, B., Plóciennik, M., Sydor, P., Okupny, D., 2024.** Common chironomids drive the biodiversity–temperature relationship during the Younger Dryas-Holocene transition in a southern Baltic coastal lake. *Hydrobiologia*, **851**: 503–525. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05337-w>
- De Senerpont Domis, L.N., Elser, J.J., Gsell, A.S., Huszar, V.L.M., Ibelings, B.W., Jeppesen, E., Kosten, S., Mooij, W.M., Roland, F., Sommer, U., Van Donk, E., Winder, M., Lürling, M.F., 2013.** Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*, **58**: 463–482. <https://doi.org/10.1111/fwb.12053>
- Forysiak, J. 2005.** Rozwój doliny Warty między Burzeninem i Dobrowem po zlodowaceniu warty. *Acta Geographica Lodziensia*, **90**: 116.
- Engels, S., Lane, C. S., Hoek, W. Z., Baneschi, I., Bouwman, A., Brogan, E., Ramsey, C. B., Collins, J., de Bruijn, R., Haliuc, A., Heiri, O., Hubay, K., Jones, G., Jones, V., Laug, A., Merkt, J., Muschitiello, F., Müller, M., Peters, T., Peterse, F., Pueschel, A., Staff, R.A., ter Schure, A., Turner, F., van den Bos, V., Wagner-Cremer, F. 2024.** Biodiversity responses to Lateglacial climate change in the subdecadally-resolved record of Lake Hämelsee (Germany). *Quaternary Science Reviews*, **331**: 108634 <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2024.108634>
- Forysiak, J. 2012.** Zapis zmian środowiska przyrodniczego późnego vistulianu i holocenu w osadach torfowisk regionu łódzkiego. *Acta Geographica Lodziensia*, **99**: 164.
- Forysiak, J., Okupny, D., Obremaska, M., Antczak-Orlewska, O., Plóciennik, M., Pawłowski, D., Baradyn, D., Kotrys, B., Luoto, T.P., Nevalainen, L., Borówka, R. K., 2023.** Changes in habitat conditions in a Late Glacial fluvio-genic lake in response to climatic fluctuations (Warta River valley, central Poland). *Geological Quarterly*, **67**: 1. <http://dx.doi.org/10.7306/gq.1672>
- Frey, D.G., 1986.** Cladocera Analysis. In: *Hand book of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology* (eds. B.E., Berglund and M., Ralska- Jasiewiczowa): 667–692. Wiley and Sons Ltd., Chichester.
- Fryer, G. 1968.** Evolution and Adaptive Radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A Study in Comparative Functional Morphology and Ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **254**: 221–385. <https://doi.org/10.1098/rstb.1968.0017>
- Gałka, M., Tobolski, K., Bubak, I., 2015.** Late Glacial and Early Holocene lake level fluctuations in NE Poland tracked by macro-fossil, pollen and diatom records. *Quaternary International*, **388**: 23–38. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.03.009>
- Grimm, E.C., 1992.** TILIA/TILIA graph. Version 1.2. Illinois State Museum.

- Harmsworth, R.V., 1968.** The developmental history of Blelham Tarn (England) as shown by animal microfossils, with special reference to the Cladocera. *Ecological Monographs*, **38**: 223–241. <https://doi.org/10.2307/1942429>
- Heiri, O., Brooks, S.J., Renssen, H., Bedford, A., Hazekamp, M., Ilyashuk, B., Jeffers, E.S., Lang, B., Kirilova, E., Kuiper, S., Millet, L., Samartin, S., Toth, M., Verbruggen, F., Watson, J.E., van Asch, N., Lammertsma, E., Amon, L., Birks, H.H., Birks, H.J.B., Mortensen, M.F., Hoek, W.Z., Magyari, E., Sobrino, C.M., Seppä, H., Tinner, W., Tonkov, S., Veski, S., Lotter, A.F., 2014.** Validation of climate model-inferred regional temperature change for late-glacial Nature Communications, **5**: 4914. <https://doi.org/10.1038/ncomms5914>
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980.** Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique: *Vegetatio*, **42**: 41–58. <https://doi.org/10.1007/BF00048870>
- Juggins, S., 2007.** C2 Version 1.5: Software for Ecological and Palaeoecological Data Analysis and Visualisation. Available online: <https://eprints.ncl.ac.uk> (accessed on 24 August 2024).
- Klatkova, H., Załoba, M., 1992.** Objasnienia do Szczegółowej mapy geologicznej Polski 1:50 000, arkusz Warta. Państwowy Instytut Geologiczny, Warszawa.
- Kulesza, P., Suchora M., Pidek, I., Dobrowolski, R., Alexandrowicz, W., 2008.** “Late Glacial and Holocene evolution of the Lake Słone geosystem (the Chełm Hills) (in Polish with English summary). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **363–364**: 79–98. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.016>
- Kurek, J., Korosi, J.B., Jeziorski, A., Smol, J.P., 2010.** Establishing Reliable Minimum Count Sizes for Cladoceran Subfossils Sampled from Lake Sediments. *Journal of Paleolimnology*, **44**: 603–612. <https://doi.org/10.1007/s10933-010-9440-6>
- Marciniak, B., 1981.** Late-Glacial diatom phases in western Pomerania. *Acta Geologica Polonica*, **31**: 127–138.
- Marks, L., 2012.** Timing of the Late Vistulian (Weichselian) glacial phases in Poland. *Quaternary Science Reviews*, **44**: 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.08.008>
- Mirosław-Grabowska, J., Zawisza, E., 2018.** Reaction of the lake environment to the Holocene warming depending on the distance to the maximum extent of the Vistulian ice sheet. *Catena*, **171**: 494–504. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.07.033>
- Miotk-Szpiganowicz, G., Niska, M., 2008.** Ewolucja środowiska w rymie jeziora Jasień w obrazie palinologicznym i zmian fauny Cladocera. *Landform Analysis*, **7**: 102–112.
- Moore, P., Webb, J., Collinson, M., 1991.** *Pollen Analysis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Müller, D., Tjallingii, R., Plóciennik, M., Luoto, T.P., Kotrys, B., Plessen, B., Ramisch, A., Schwab, M.J., Błaszkiwicz, M., Słowiński, M., Brauer, A., 2021.** New Insights into Lake Responses to Rapid

Climate Change: The Younger Dryas in Lake Gościąg, Central Poland. *Boreas*, **50**: 535–555. <https://doi.org/10.1111/bor.12499>

Naughton, F., Sánchez-Goñi, M.-F., Landais, A., Rodrigues, T., Vazquez Riveiros N., Toucanne, S. 2023. The Bølling-Allerød Interstadial. In: *European Glacial Land-scapes: Last Deglaciation* (eds. Palacios, D., Hughes, P.D., García-Ruiz, J.M., Andrés, N.): 45–50. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91899-2.00015-2>

Niska, M., Mirosław-Grabowska, J., 2015. Eemian environmental changes recorded in lake deposits from Rzecino (NW Poland): Cladocera, isotopic and selected geochemical data. *Journal of Paleolimnology*, **53**: 89–105. <https://doi.org/10.1007/s10933-014-9810-6>

Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.2-0. Available online: <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan> (accessed on 20 January 2025)

Pawłowski, D., 2010. Analiza Cladocera z torfowiska Żabieniec. In: *Torfowisko Żabieniec: Warunki Naturalne, Rozwój i Zapis Zmian Paleoekologicznych w Jego Osadach* (eds. J., Twardy, S., Żurek, J., Forysiak): 129-139. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań.

Pawłowski, D., 2017. The usefulness of subfossil Cladocera remains in Younger Dryas climatic reconstructions in central Poland. *Acta Geologica Polonica*, **67**: 567–584. <https://doi.org/10.1515/agp-2017-0026>

Płóciennik, M., Pawłowski, D., Vilizzi, L., Antczak-Orlewska, O., 2020. From oxbow to mire: Chironomidae and Cladocera as habitat palaeoindicators. *Hydrobiologia*, **847**: 3257-3275. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04327-6>

Rizo, E.Z., Xu, S., Tang, Q., Papa, R.D.S., Dumont, H.J., Qian, S.S., Han, B.P., 2019. A global analysis of cladoceran body size and its variation linking to habitat, distribution and taxonomy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **187**: 1119-1130. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz053>

R Core Team., 2020. European Environment Agency. Available online: <https://www.r-project.org/index.html> (accessed on 20 January 2025)

Rybak, J.I., Błędzki, L.A., 2010. *Słodkowodne Skorupiaki Planktonowe. Klucz Do Oznaczania Gatunków*. Warsaw University Press: Warsaw.

Rudna, M., Forysiak, J., 2024. Osady biogeniczne torfowisk regionu łódzkiego jako materiał do badań kopalnych Cladocera. *Acta Geographica Lodziensia*, **113**: 157–173.

Rudna, M., Wojewódka-Przybył, M., Forysiak, J., Milecka, K., Okupny, D., 2023. Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition. *Water*, **15**: 348. <https://doi.org/10.3390/w15020348>

Sandøy, S., Nilssen, J.P., 1986. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use in paleolimnology. *Hydrobiologia*, **143**: 277–286. <https://doi.org/10.1007/BF00026671>

Shapiera, M., Jeziorski, A., Yan, N.D., Smol, J.P., 2011. Calcium content of littoral Cladocera in three softwater lakes of the Canadian Shield. *Hydrobiologia*, **678**: 77–83 <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0824-z>

Sinev, A.Y., 2020. Re-evaluation of the genus *Biapertura* Smirnov, 1971 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae), *Zootaxa*, **4885**: 301-335.

Słowiński, M., Zawiska, I., Ott, F., Noryśkiewicz, A.M., Plessen, B., Apolinarska, K., Rządkiwicz, M., Michczyńska, D.J., Wulf, S., Skubała, P., Kordowski, J., Błaszkiwicz, M., Brauer, A., 2017. Differential proxy responses to late Allerød and early Younger Dryas climatic change recorded in varved sediments of the Trzechowskie palaeolake in Northern Poland, *Quaternary Science Reviews*, **158**: 94-106. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.01.005>

Smol, J.P., Wolfe, A.P., Birks, H.J., Douglas, M.S., Jones, V.J., Korhola, A., Pienitz, R., Rühland, K., Sorvari, S., Antoniades, D., Brooks, S.J., Fallu, M.A., Hughes, M., Keatley, B.E., Laing, T.E., Michelutti, N., Nazarova, L., Nyman, M., Paterson, A.M., Perren, B., Quinlan, R., Rautio, M., Saulnier-Talbot, E., Siitonen, S., Solovieva, N., Weckström, J., 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *Proc Natl Acad Sci U S A*, **102**: 4397-402. <https://doi.org/10.1073/pnas.050024510>

Starkel, L., Pazdur, A., Pazdur, M.F., Wicik, B., Więckowski, K., 1998. Lake-level changes and palaeohydrological reconstructions during the Holocene. In: *Lake Gosciaz, Central Poland. A Monographic Study* (eds. Ralska-Jasiewiczowa, M., Goslar, T., Madeyska, T., Starkel, L.): 225-229 Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.

Stivirins, N., Soininen, J., Amon, L., Fontana, S.L., Gryguc, G., Heikkilä, M., Heiri, O., Kisielienė, D., Reitalu, T., Stančikaitė, M., Veski, S., Seppä, H., 2016. Biotic turnover rates during the Pleistocene-Holocene transition, *Quaternary Science Reviews*, **151**: 100-110. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.09.008>

Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in ab so lute pollen analysis. *Pollen Spores*, **13**: 615–621.

Szeroczyńska, K., 1985. Cladocera jako wskaźnik ekologiczny w późnoczwartorzędowych osadach jeziornych Polski Północnej. *Acta Palaeontologica Polonica*, **30**: 3–69.

Szeroczyńska, K. Sarmaja-Korjonen, K., 2007. Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe. *Towarzystwo Przyjaciół Dolnej Wisły. Friends of the Lower Vistula Society*, Poznań, Poland.

Szeroczyńska, K., Zawisza, E., 2007. Paleolimnologia—Historia rozwoju jezior w Polsce w świetle badań fauny wioślarek. *Studia Limnologica Telmatologica*, **1**: 51–60.

- Szeroczyńska, K., Zawisza, E., 2011.** Records of the 8200 cal BP cold event reflected in the composition of subfossil Cladocera in the sediments of three lakes in Poland. *Quaternary International*, **233**: 185-193. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.07.007>
- Sweetman, J. N., LaFace, E., Rühland, K.M., Smol, J.P., 2008.** Evaluating the Response of Cladocera to Recent Environmental Changes in Lakes from the Central Canadian Arctic Treeline Region. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **40**: 584–91. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(06-118\)\[SWEETMAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(06-118)[SWEETMAN]2.0.CO;2)
- Van Damme K., Dumont, H. J., 2008.** Further division of *Alona* Baird, 1843: separation and position of *Coronatella* Dybowski & Grochowski and *Ovalona* gen. n. (Crustacea: Cladocera). *Zootaxa*, **1960**: 1–44.
- Winder M., Sommer, U., 2012.** Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, **698**: 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>
- Whiteside, M.C., 1970.** Danish Chydorid Cladocera: Modern ecology and core studies. *Ecological Monographs. Ecological Society of America*, **40**: 79–118. <https://doi.org/10.2307/1942442>
- Zawiska, I., 2021.** Wioślarki. In: *Mikroprzeszłość. Badania Specjalistyczne w Archeologii* (eds. Kurzawska, A., Sobkowiak-Tabaka, I.): 115–128. Wydział Archeologii UAM, Poznań.
- Zawisza, E., Cedro, B., 2012.** Subfossil Cladocera (Crustacea) fauna from sediments of Samowo drainage paleochannels (core T28). In: *Póznoglacjalne i holocenyńskie przemiany środowiska przyrodniczego zarejestrowane w osadach profile T28 z okolic Mrzeżyna na podstawie badań wielodyscyplinarnych*. Ed: B., Cedro. Wydawnictwo Zapol. 89-10

5. Zróżnicowanie warunków siedliskowych dla subfosylnej fauny Cladocera w torfowiskach Żabieniec i Ługi - analiza porównawcza

Torfowiska Żabieniec i Ługi, mimo względnie bliskiego położenia, różnią się pod względem usytuowania geomorfologicznego oraz warunków hydrologicznych, co mogło wpływać na zróżnicowane reakcje tych ekosystemów na zmiany klimatyczne. Torfowisko Żabieniec znajduje się na wysokości 181 m n.p.m. i jest otoczone pagórkami morenowymi. Osady w jego zlewni bezpośredniej są bardziej zróżnicowane, a materiał denudacyjny dostarczany do paleojeziora charakteryzuje się większą różnorodnością chemiczną (Borówka, Tomkowiak 2010; Petera-Zganiacz i in. 2022). Żabieniec to zbiornik śródwysoczyzny, zasilany głównie przez lokalne, płytkie wody gruntowe oraz przez wody opadowe, co sprawia, że jego zasilanie ma charakter topogeniczno-ombrogeniczny (Żurek 1991, Tobolski 2000). Torfowisko Ługi położone jest w obrębie rozległej doliny rzecznej. Osady w jego bezpośredniej zlewni to głównie piaski rzeczne i eoliczne, co ograniczało możliwość dostawy mikroelementów do zbiornika. Ze względu na położenie w dolinie, torfowisko Ługi miało dogodne warunki do wymiany wód oraz zasilania wodami gruntowymi, przy minimalnym udziale wód rzecznych, co sprawia, że zasilanie ma charakter soligeniczny (Tobolski 2000). Zróżnicowanie warunków geomorfologicznych i hydrologicznych pomiędzy Żabieńcem a Ługami znajduje również odzwierciedlenie w strukturze zespołów organizmów wodnych. Badanie składu gatunkowego Cladocera na obu stanowiskach umożliwiło lepsze poznanie lokalnych czynników środowiskowych, w tym wpływu sposobu zasilania i związanej z nim chemii wód, oraz ich roli w kształtowaniu odpowiedzi organizmów na zmieniające się warunki klimatyczne.

5.1. Przejście ze starszego dryasu do allerødu

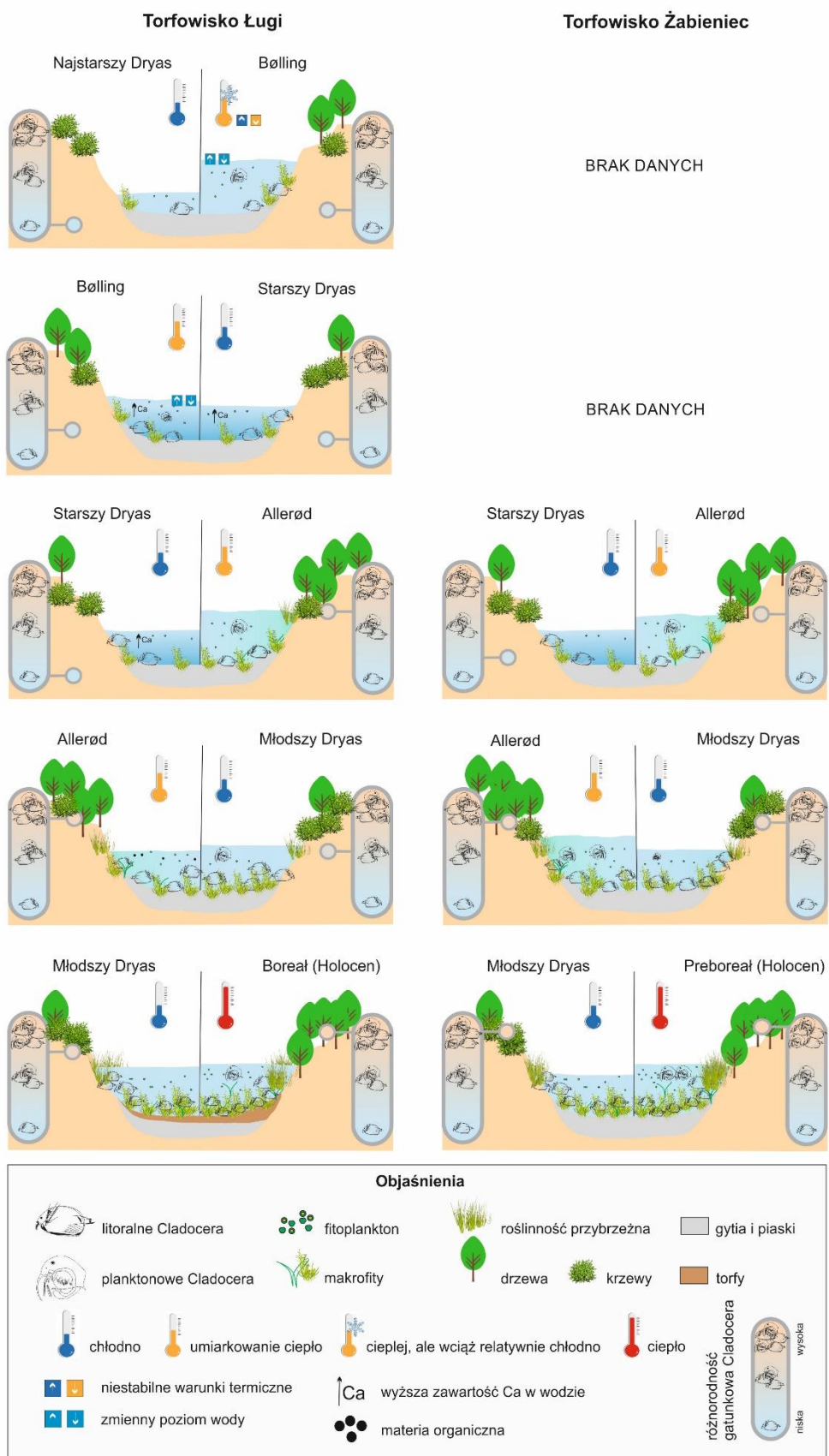
Przejście ze starszego dryasu do allerødu charakteryzuje się wyraźnymi zmianami w składzie fauny Cladocera badanych osadów, przy czym zróżnicowanie to zależy od stanowiska. Reakcja Cladocera na ocieplenie w allerødzie nastąpiła szybciej w stosunku do zapisu palinologicznego na obu stanowiskach. Zmiany w bogactwie gatunkowym i liczebności Cladocera w zapisie kopalnym stanowiska Żabieniec były jednak mniej dynamiczne i bardziej stopniowe. W stanowisku Ługi zmiany środowiskowe związane z ociepleniem klimatu były bardziej wyraźne, co znalazło odzwierciedlenie w zapisie sukcesji

Cladocera - objawiało się gwałtowniejszym wzrostem liczby gatunków, a także pojawieniem się gatunków planktonowych na początku allerødu (Rys. 11). Na obu stanowiskach liczba gatunków Cladocera w starszym dryasie była stosunkowo niska - 9 gatunków Żabieniec i 6 gatunków Ługi. Wraz z ocieplaniem się klimatu związanego z allerødem różnorodność gatunkowa wzrosła, jednak tempo zmian różniło się między stanowiskami (Rys. 11). W torfowisku Żabieniec liczba gatunków zwiększyła się z 9 do 12, podczas gdy w stanowisku Ługi się podwoiła, rosnąc z 6 do 13. Na obu stanowiskach w tym okresie dominował *Chydorus sphaericus*. Drugi dominujący gatunek był jednak różny w zależności od lokalizacji: na stanowisku Żabieniec była to *Alonella nana*, natomiast na stanowisku Ługi – *Coronatella rectangula* (starszy dryas) i *Alona quadrangularis* (allerød). Skład fauny Cladocera na obu stanowiskach charakteryzował się obecnością osobników przynależnych do następujących taksonów: *Daphnia longispina-group*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Alona quadrangularis*, *Pleuroxus trigonellus* oraz *Pleuroxus uncinatus*.

Zanotowano również kilka różnic w składzie gatunkowym. Do gatunków występujących tylko w osadach torfowiska Żabieniec zdeponowanych w tym okresie należały: *Alona guttata*, *Alonella nana*, *Pleuroxus truncatus* i *Rynchotalona falcata*. Gatunki *A. nana* i *R. falcata* preferują czystsze, dobrze natlenione zbiorniki (Duigan 1992, Suchora 2012), co wskazuje na lepszą jakość wody i mniejsze wahania poziomu wód w porównaniu do stanowiska Ługi. Wśród gatunków zidentyfikowanych wyłącznie w osadach torfowiska Ługi odnotowano: *Bosmina (E.) coregoni*, *Bosmina (E.) longispina*, *Bosmina longirostris*, *Alonella excisa*, *Alonella exigua*, *Camptocercus rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*. Obecność gatunków planktonowych z rodziny Bosminidae wskazuje na wyższy poziom wody w tej lokalizacji (Szeroczyńska 1985). Ponadto, znaczący udział gatunków typowych dla wód eutroficznych (*Alona quadrangularis*) (Szeroczyńska, Gąsiorowski 2002), sugeruje wyższy poziom trofii niż w zbiorniku Żabieniec, co sprzyjało rozwojowi roślinności wodnej. Z kolei, zapis sukcesji Cladocera na torfowisku Żabieniec, wskazuje na stabilny i prawdopodobnie niższy poziom wód oraz mniejszą żyzność wód. Zmiany środowiskowe w obrębie zbiornika Żabieniec związane z przejściem ze starszego dryasu do allerødu miały łagodniejszy charakter, co sprzyjało powolnym i sukcesywnym przemianom składu gatunkowego fauny Cladocera. W przeciwieństwie do tego, na stanowisku Ługi zmiany te miały bardziej gwałtowny przebieg, co znalazło odzwierciedlenie w zmiennym

udziale gatunków planktonowych oraz intensywniejszym rozwoju gatunków ciepłolubnych i żyjących w asocjacji z roślinnością wodną.

Wspomniane różnice są najprawdopodobniej wynikiem większych wahań poziomu wody i bardziej zróżnicowanych warunków siedliskowych w obrębie zbiornika Ługi w porównaniu do Żabieńca. Może na to wpływać położenie geomorfologiczne obu stanowisk. Większa dynamika zmian na stanowisku Ługi w tym okresie może być związana z jego położeniem w obrębie doliny rzecznej oraz silniejszym wpływem płytkich wód gruntowych. Z kolei torfowisko Żabieniec, zlokalizowane na wysoczyźnie, było mniej wrażliwe na zmiany poziomu wód gruntowych, co mogło prowadzić do wolniejszych zmian poziomu wody w jeziorze (Rys. 11). Dodatkowo, w podłożu doliny Warty proces wycofywania wieloletniej zmarzliny mógł zachodzić szybciej niż na obszarze wysoczyznowym, otaczającym stanowisko Żabieniec, gdzie przy mniejszym wpływie wód gruntowych zmarzlina mogła utrzymywać się dłużej. Podsumowując, reakcja fauny Cladocera na przejście z okresu starszego dryasu do alleroðu wskazuje na różnice w dynamice zmian klimatycznych i środowiskowych między badanymi zbiornikami. W Żabieńcu, gdzie warunki ekologiczne, były bardziej stabilne, zmiany w składzie gatunkowym fauny Cladocera miały łagodniejszy przebieg. Z kolei na stanowisku Ługi, charakteryzującym się większą zmiennością warunków hydrologicznych, obserwowano większą dynamikę zmian w różnorodności gatunkowej.



Rys. 11. Schemat zmian zachodzących w obrębie badanych zbiorników.

5.2. Przejście z allerød do młodszego dryasu

Reakcja wioślarek na zmiany warunków siedliskowych związanych z przejściem z allerødu do młodszego dryasu, zaznacza się na obu stanowiskach wcześniej niż zmiany w roślinności uchwycone w obrazie palinologicznym.

W osadach ze stanowiska Żabieniec w tym czasie zidentyfikowanych zostało 18 gatunków Cladocera. Na stanowisku Ługi u schyłku allerødu również rozpoznano 18 gatunków wioślarek, jednak ich liczba spadła do 12 bezpośrednio po nadejściu ochłodzenia związanego z młodszym dryasem. Utrzymująca się wysoka różnorodność gatunkowa w Żabieńcu może wskazywać na większą stabilność ekosystemu w porównaniu do Ługów, być może dzięki stabilniejszym warunkom hydrologicznym. Z kolei spadek liczby gatunków w Ługach może wskazywać na większą wrażliwość tego ekosystemu na ochłodzenie.

Gatunkiem dominującym w faunie Cladocera w zbiorniku Ługi pozostawał *Chydorus sphaericus*, podczas gdy w Żabieńcu odnotowano wzrost udziału *Alonella nana*. Może to wskazywać na niższe pH wód w tym czasie w Żabieńcu, aniżeli w Ługach.

Wśród podobieństw między stanowiskami należy wymienić obecność osobników Cladocera należących do następujących taksonów: *Daphnia longispina*-group, *Bosmina* (E.) *longispina*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Alona guttata*, *Alona quadrangularis*, *Alonella excisa*, *Camptocercus rectirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Coronatella rectangula*, *Eurycercus lamellatus* oraz *Pleuroxus truncatus*. Jednocześnie na obu stanowiskach występowały także gatunki unikalne, charakterystyczne wyłącznie dla jednego z nich. Do gatunków występujących tylko w torfowisku Żabieniec należały: *Bosmina* (E.) *coregoni*, *Alonella exigua*, *Alonella nana*, *Pleuroxus uncinatus* i *Rynchotalona falcata*. Taki skład gatunkowy może być efektem nieco wyższej trofii oraz niższego pH wody, a także obecności stref z bogato rozwiniętą roślinnością wodną.

Z kolei w osadach pobranych ze stanowiska Ługi zidentyfikowano: *Alonopsis elongatus*, *Alona rustica*, *Graptoleberis testudinaria* oraz *Pleuroxus trigonellus*. Skład ten wraz z gatunkami dominującymi wskazuje, że wody w tym czasie mogły mieć bardziej neutralny odczyn, niższą żyzność niż wody w zbiorniku Żabieniec, a także większy udział stref płytkowodnych co wpływało na różnorodność siedlisk. U schyłku fazy allerød poziom wody zbiornika Żabieniec był wyższy, niż w Ługach (Rys. 11), o czym świadczy wysoki udział gatunków planktonowych. Wysoka liczebność Cladocera wskazuje, że warunki dla ich rozwoju

w tym czasie były korzystniejsze w Żabieńcu. Spadek udziału gatunków planktonowych w Żabieńcu na początku młodszego dryasu sugeruje ograniczenie pelagialu i poszerzenie strefy litoralnej. Choć, wahania poziomu wody były znaczące, w allerødzie zbiornik pozostawał głębszy, co wpływało na odporność ekosystemu na zmiany klimatyczne i sprzyjało dłuższemu utrzymaniu korzystnych warunków dla planktonowych Cladocera. Z kolei zbiornik Ługi cały czas był stosunkowo płytki i miał wyższy status troficzny (Rys. 11). Świadczyć to może o potencjalnym wypłycaaniu i szybciej postępującemu lądowieniu (zarastaniu lustra wody).

W trakcie przejścia do młodszego dryasu na stanowisku Ługi nastąpił niewielki wzrost udziału gatunków planktonowych, co wskazuje na rozszerzanie się strefy otwartej wody. Jednocześnie zwiększyła się gęstość roślinności wodnej, czemu towarzyszył spadek trofii wód w zbiorniku. Skromna reprezentacja form planktonowych wskazuje jednak, że jego głębokość była wciąż niewielka. Oba stanowiska wykazują podobny przebieg przejścia – w allerødzie klimat był cieplejszy z korzystniejszymi warunkami dla rozwoju wioślarek, natomiast w młodszym dryasie nastąpiło wypłycaanie zbiorników. Główna różnica między nimi polega na tym, że Żabieniec na początku allerødu był głębszym zbiornikiem o wyższej trofii, podczas gdy zbiornik Ługi był płytszy i miał niższą trofię. W Żabieńcu proces zarastania zbiornika postępował wolniej, natomiast w zbiorniku Ługi, ze względu na niższy poziom wód, roślinność przybrzeżna rozwinęła się silniej. Mimo podobnego kierunku zmian, obejmujących spłycaenie zbiornika i spadek temperatury wody w młodszym dryasie, stanowiska różnią się skalą i tempem tych procesów (Rys. 11). Żabieniec, dzięki początkowo większej głębokości i wyższej trofii, dłużej zachował charakter jeziorny, podczas gdy Ługi, jako płytszy zbiornik, już zaczął przekształcać się w torfowisko.

5.3. Przejście z młodszego dryasu do holocenu

Przejście do holocenu (do okresu preborealnego) charakteryzuje się ponownym wzrostem temperatury i ekspansją ciepłolubnych Cladocera (Rys. 11). Stanowisko Żabieniec jest modelowym przykładem reakcji Cladocera na ocieplenie związane z przejściem z młodszego dryasu do holocenu. Natomiast sytuacja zbiornika Ługi jest skomplikowana, gdyż dane palinologiczne wskazują na hiatus, który uniemożliwia poprawne zidentyfikowanie przejścia. Próbkę zaklasyfikowaną w rdzeniu Ł-2 jako holocenię należą do okresu borealnego, sugerując brak zapisu okresu preborealnego.

W stanowisku Żabieniec schyłek młodszego dryasu charakteryzował się występowaniem 17 gatunków Cladocera, natomiast w przejściu do okresu preborealnego ich liczba wzrosła do 21. W stanowisku Ługi w tym czasie odnotowano 15 gatunków Cladocera, natomiast w okresie borealnym ich liczba wynosiła już 20. Mimo, iż na obu stanowiskach widoczny jest wzrost liczby taksonów Cladocera w czasie przejścia z młodszego dryasu do holocenu, to porównywanie tego okresu między stanowiskami jest niemożliwe ze względu na wspomnianą już lukę sedymentacyjną.

Brak gatunków planktonowych w osadach ze stanowiska Żabieniec wskazuje na spadek poziomu wody. Występują gatunki związane z roślinnością wodną oraz zimnotolerancyjne, co sprawia, że schyłek młodszego dryasu w Żabieńcu charakteryzował się niekorzystnymi warunkami dla rozwoju wioślarek. Wraz z nadejściem wczesnego holocenu warunki życia Cladocera poprawiły się ze względu na wzrost temperatury wody, na co wskazuje pojawienie się gatunków stenotermicznych. Nastąpił także wzrost poziomu wody w zbiorniku, co sugeruje gwałtowną ekspansję gatunków planktonowych. Zwiększona obecność filtratorów w Żabieńcu może sugerować poprawę jakości wód i większą dostępność materii organicznej.

Schyłek młodszego dryasu na stanowisku Ługi charakteryzował się niską ogólną sumą osobników Cladocera. Natomiast w odróżnieniu do stanowiska Żabieniec koniec młodszego dryasu w Ługach zaznaczył się obecnością form planktonowych, dużym wahaniami w obrębie frekwencji osobników Cladocera, co sugeruje wahania poziomu wód w tym czasie.

Porównanie dwóch przejść z faz chłodnych do cieplejszych – ze starszego dryasu do allerødu oraz z młodszego dryasu do holocenu – pozwala dostrzec interesujące różnice w sposobie, w jaki środowiska torfowiskowe reagowały na zmiany klimatyczne. Choć przejście z młodszego dryasu do holocenu cechowało się silniejszym wzrostem temperatur, jego zapis w strukturze zespołów Cladocera okazał się zaskakująco łagodny. Odwrotnie niż można by przypuszczać, to właśnie starsze z ociepleń – przejście do allerødu – mimo że termicznie mniej intensywne, przyniosło wyraźniejszy skok różnorodności gatunkowej i bardziej dynamiczne zmiany siedliskowe, zwłaszcza w torfowisku Ługi. W obu przypadkach ocieplenie skutkowało wzrostem liczby taksonów i pojawieniem się form ciepłolubnych oraz planktonowych, jednak różniło się tempo i intensywność tych przemian. W allerødzie fauna wioślarek reagowała szybko, a skład gatunkowy ulegał istotnym przekształceniom, co

odzwierciedlało dynamiczną odpowiedź ekosystemów na poprawę warunków termicznych. Z kolei przejście do holocenu, szczególnie dobrze uchwycone w stanowisku Żabieniec, przebiegało bardziej stopniowo – sukcesja gatunkowa sugerowała raczej stabilizację lub powolny rozwój, niż gwałtowne zmiany. W torfowisku Ługi, mimo luk sedymentacyjnych, także widoczny był wzrost liczby gatunków, choć nie tak wyraźny jak podczas wcześniejszego przejścia w ocieplenie.

Zestawiając oba ocieplenia, można stwierdzić, że dynamika odpowiedzi ekosystemów nie zawsze jest bezpośrednio proporcjonalna do skali zmian klimatycznych. Kluczowe okazują się lokalne uwarunkowania środowiskowe – morfologia zbiornika, sposób zasilania wodą, głębokość zbiornika czy parametry dostarczanych osadów – które modulują tempo i kierunek zmian w strukturze biocenoz. Starsze z przejść, choć łagodniejsze termicznie, ujawniło większą podatność ekosystemów na reorganizację fauny, natomiast przejście do holocenu odznaczało się większą stabilnością, być może wynikającą z wcześniejszego przekształcenia środowisk wodnych i ich większej odporności na dalsze zmiany.

Badania przedstawione w rozprawie dostarczają cennych informacji na temat adaptacji fauny Cladocera do zmieniających się warunków klimatycznych i ekologicznych, a także pozwalają na lepsze zrozumienie procesów zachodzących w ekosystemach wodnych w okresie późnego glacjału i wczesnego holocenu. Dają także możliwość zaobserwowania zmian, które mogą być reakcją na zachodzące lokalnie przekształcenia w zlewni kopalnych zbiorników jeziornych.

6. Podsumowanie

Przeprowadzone badania osadów torfowiskowych i jeziornych ze stanowisk Żabieniec i Ługi dostarczyły cennych informacji dotyczących zmian środowiskowych oraz reakcji fauny Cladocera na gwałtowne zmiany klimatyczne zachodzące na przełomie plejstocenu i holocenu. Zastosowanie wysokiej rozdzielczości analiz umożliwiło precyzyjne uchwycenie dynamiki zmian składu fauny Cladocera, a także rekonstrukcję zmian trofii, odczynu, temperatury i poziomu wód w odpowiedzi na przeobrażenia środowiskowe. Zmienność występowania gatunków planktonowych, z rodzin Daphnidae i Bosminidae, pozwoliła na wnioskowanie o zmianach poziomu wody w badanych zbiornikach. Obecność gatunków typowych dla wód eutroficznych, jak *Alona quadrangularis*, wskazywała na zmiany w trofii wód. Z kolei gatunki, które występują wśród roślinności wodnej, na przykład *Eurycercus lamellatus*, umożliwiały ocenę stopnia porośnięcia zbiornika. Występowanie gatunków związanych z cieplejszymi wodami, z grupy *Pleuroxus*, świadczyło o zmianie temperatury wód, natomiast pojawienie się gatunków tolerujących niskie pH, jak *Allonella excisa* i *Alonella exigua*, dostarczały informacji o zmianach w odczynie wód.

Przeprowadzone analizy mikroskopowe wykazały obecność 25 gatunków Cladocera w osadach torfowiska Żabieniec, przy czym ich maksymalna frekwencja osiągnęła 23 600 os./cm³ u schyłku młodszego dryasu. W stanowisku Ługi zidentyfikowano natomiast 23 gatunki, a maksymalna frekwencja wyniosła 6 700 os./cm³ i była notowana w podobnym okresie. Obserwowany wzrost liczebności wioślarek pod koniec młodszego dryasu jest zgodny z tendencjami odnotowanymi również na innych stanowiskach w Polsce (Szeroczyńska, Zawisza 2007).

Analiza porównawcza rdzenia Ł-2 (Ługi), charakteryzującego się wyższą rozdzielczością stratygraficzną, ujawniła większą różnorodność taksonomiczną Cladocera w porównaniu do wcześniejszych badań prowadzonych na materiale o niższej rozdzielczości. W profilu Ł-2 odnotowano występowanie gatunków wcześniej niezarejestrowanych, takich jak *Unapertura latens*, *Alonopsis elongatus*, *Alona rustica* i *Alona quadrangularis*. Gatunki planktoniczne pojawiły się wcześniej i były obecne dłużej w zbiorniku, szczególnie w okresach bølling i młodszego dryasu. Dane pozyskane z rdzenia Ł-2 sugerują, że u schyłku młodszego dryasu panowały korzystne warunki dla rozwoju ł Cladocera – obecne były zarówno gatunki

planktonowe, jak i formy wcześniej nieodnotowane w osadach torfowiska, na przykład stenotermiczna *S. crystallina*. Warto podkreślić, że szczątki *Alona quadrangularis* były niemal nieprzerwanie obecne w osadach przez cały analizowany okres.

Analiza rdzenia osadów Z-3 (Żabieniec) w wyższej rozdzielczości ujawniła wcześniejsze pojawienie się *Pleuroxus trigonellus*, sięgające początków alleröd. Dodatkowo zidentyfikowano rzadki gatunek *Rynchotalona falcata*, którego obecność w osadach sugeruje długotrwałe, choć nieliczne populacje lub epizodyczne pojawianie się w warunkach szczególnie sprzyjających. We wcześniejszych badaniach jego występowanie miało charakter wyłącznie sporadyczny. Wyższa rozdzielczość analiza pozwoliła także zarejestrować wcześniejsze pojawienie się w młodszym dryasie rzadkiego gatunku *Oxyurella tenuicaudis* oraz identyfikację *Pleuroxus laevis*, który nie został zarejestrowany we wcześniejszym opracowaniu.

Reakcja Cladocera na zmiany środowiskowe, zarejestrowana na obu stanowiskach, następowała wcześniej niż zmiany widoczne w zapisie pyłkowym, co podkreśla ich wartość jako wskaźnika paleoklimatycznego. Szybkie tempo reakcji, krótki cykl życiowy oraz wysoka wrażliwość na zmiany środowiskowe sprawiają, że Cladocera są jednym z najczulszych biowskaźników. W przeciwieństwie do nich przekształcenia szaty roślinnej zachodzą wolniej i wymagają dłuższego czasu. Dlatego analiza fauny Cladocera stanowi cenne uzupełnienie rekonstrukcji paleoklimatycznych opartych na analizach pyłkowych, umożliwiając bardziej precyzyjne śledzenie tempa oraz charakteru zmian środowiskowych.

Zastosowanie wysokorozdzielczych analiz w niniejszych badaniach umożliwiło bardziej szczegółową rekonstrukcję zmian klimatycznych późnego glacjału (vistulianu) i holocenu. Pobór jednocentymetrowych odcinków rdzeni i ich analiza pozwoliła na uzyskanie ciągłego obrazu szczątków wioślarek w analizowanych odcinkach. Prezentowane wyniki wzbogacają wiedzę na temat dynamiki ekosystemów wodnych w okresach gwałtownych przemian środowiskowych, ukazując reakcję fauny Cladocera na zmiany klimatyczne, oraz dostarczają nowych danych do paleoklimatycznych rekonstrukcji dla regionu łódzkiego, wypełniając istotną lukę w dotychczasowych badaniach.

7. Bibliografia

- Berglund B.E., Ralska-Jasiewiczowa M., 1986. Pollen Analysis and Pollen Diagrams. W: Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology, Berglund B.E. (red.). The Blackburn Press: Caldwell, NJ, USA, 455–484.
- Błędzki L.A., Rybak J.I., 2016. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe. Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) key to species identification. Springer.
- Borówka R.K., Tomkowiak J., 2010. Skład chemiczny osadów z profile torfowiska Żabieniec. W: Torfowisko Żabieniec: Warunki naturalne, rozwój i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach. Twardy J., Żurek S., Forysiak J. (red.). Bogucki Wydawnictwo Naukowe: Poznań, 163–172.
- De Eyto E., Irvine K., García-Criado F., Gyllström M., Jeppensen E., Kornijow R., Moss B., 2003. The distribution of chydorids (Branchiopoda, Anomopoda) in European shallow lakes and its application to ecological quality monitoring. *Archiv für Hydrobiologie* 156: 181–202.
- Duigan C. A., 1992. The ecology and distribution of the littoral freshwater Chydoridae (Branchiopoda, Anomopoda) of Ireland, with taxonomic comments on some species. *Hydrobiologia* 241: 1–70.
- Forysiak J., 2012. Zapis zmian środowiska przyrodniczego późnego vistulianu i holocenu w osadach torfowisk regionu łódzkiego. *Acta Geographica Lodziensia*, 99.
- Forysiak J., 2013. Jeziorna przeszłość torfowisk regionu łódzkiego. *Acta Universitatis Lodziensis. Folia Geographica Physica*, 12: 3-15.
- Hill M.O., Gauch H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique: *Vegetatio*, 42: 41-58.
- Hoek W.Z., 1997. Late-Glacial and early Holocene climatic events and chronology of vegetation development in the Netherlands. *Vegetation Hist. Archaeobot.*, 6, 197–213.
- Husson F., Josse J., Le S., Mazet J. 2024. Package 'FactoMineR'. <http://factominer.free.fr>
- Jary Z., Marks L. 2024. Stratygrafia późnego glaciału w Europie Środkowej. W: Margielewski W., Stachowicz-Rybka R. (red.) I Kongres Polskiej Unii Czwartorzędu. Polqua 2024. Czwartorzęd Karpat Zachodnich: od morfogenezy po zapis w osadach, Kraków, 2–6 września 2024. Zeszyt abstraktów. POLQUA & Instytut Botaniki im. W. Szafera Polskiej Akademii Nauk, Kraków.
- Juggins S., 2007. C2 Version 1.5: Software for Ecological and Palaeoecological Data Analysis and Visualisation. Available online: <https://eprints.ncl.ac.uk> (accessed on 24 August 2024).
- Kassambara A., Mundt F., 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses (R package version 1.0.7). <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kłysik K. 2001. Warunki klimatyczne. W: S. Liszewski (red.) Funkcja regionalna Łodzi i jej rola w kształtowaniu województwa. Zarys monografii województwa łódzkiego. ŁTN, Łódź: 68-81.

Kłysik K., 1993. Główne cechy klimatu. W: S. Pączka (red.) Środowisko geograficzne Polski Środkowej. Wydawnictwo UŁ, Łódź: 109-134

Kłysik K., Fortuniak K., 1992. Przestrzenne zróżnicowanie największych opadów dobowych i sum miesięcznych na obszarze środkowej Polski. *Folia Scientiae Scientiarum Lublinensis, Geographia*, 33: 51-65.

Korhola A., Rautio M., 2001. Cladocera and other Branchiopod crustaceans. W: Smol J.P., Birks J.B., Last W.M. (red.) *Tracking environmental change using lake sediments, Zoological indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 5–41.

Korhola A., Tikkanen M., Weckström J., 2005. Quantification of Holocene Lake-Level Changes in Finnish Lapland Using a Cladocera–Lake Depth Transfer Model. *Journal of Paleolimnology*, 34: 175-190.

Locke A., Sprules W.G., 2000. Effects of Acidic PH and Phytoplankton on Survival and Condition of *Bosmina Longirostris* and *Daphnia Pulex*. *Hydrobiologia*, 437: 187-196.

Lotter A.F., Birks H.J.B., Hofmann W., Marchetto A., 1997. Modern Diatom, Cladocera, Chironomid and Chrysophyte Cyst Assemblages as Quantitative Indicators for the Reconstruction of Past Environmental Conditions in the Alps. I. Climate. *Journal of Paleolimnology*, 18: 395-420.

Mangerud J., Andersen S.T., Berglund B.E., Donner J.J., 1974. Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas* 3, 109–128.

Marks L. 2016. Zmiany klimatu w holocenie. *Przegląd Geologiczny*, 64: 59-65.

Marks L., 2012. Timing of the Late Vistulian (Weichselian) glacial phases in Poland. *Quaternary Science Reviews*, 44: 81–88.

Michalska-Hejduk D., Kopeć D., 2010. Szata roślinna torfowiska Żabieniec – stan obecny i dynamika. W: *Torfowisko Żabieniec – warunki naturalne, rozwój i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach*. Twardy J., Żurek S., Forysiak J. (red.) Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 75–88.

Mielczarek M. 2019. Środowisko przyrodnicze torfowisk Józefka i Ługi (Kotlina Sieradzka) i ich przemiany zapisane w obrazie kopalnych organizmów Cladocera.

Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.2-0. Available online: <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan> (accessed on 20 January 2025)

Pawłowski D., 2010. Analiza Cladocera z torfowiska Żabieniec. W: *Torfowisko Żabieniec: Warunki naturalne, rozwój i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach*. Twardy J., Żurek S., Forysiak J. (red.) Bogucki Wydawnictwo Naukowe: Poznań, 129–139.

Petera-Zganiacz J., Dzieduszyńska D., Milecka K., Okupny D., Słowiński M., Michczyńska D., Forysiak J., Twardy J., 2022. Climate and Abiotic Landscape Controls of Younger Dryas Environmental Variability Based on a Terrestrial Archive (the Żabieniec Mire, Central Poland). *Catena*, 219: 106611

Petera-Zganiacz J., Dzieduszyńska D., Twardy J., Pawłowski D., Płóciennik M., Lutyńska M., Kittel P., 2015. Younger Dryas flood events. A case study from the middle Warta River Valley (Central Poland). *Quaternary International*, 386: 55-69.

Płóciennik M., Zawiska I., Rzodkiewicz M., Noryśkiewicz A., Słowiński M., Müller D., Brauer A., Antczak-Orlewska O., Kramkowski M., Peyron O., Nevalainen L., Luoto T., Kotrys B., Seppä H., Bidaurreta J., Rudna M., Mielczarek M., Zawisza E., Janowska E., Błaszczewicz M., 2022. Climatic and hydrological variability as a driver of the Lake Gościąg biota during the Younger Dryas. *Catena*, 212.

Podstawczyńska A. 2010. Temperatura powietrza i opady atmosferyczne w regionie łódzkim w ostatnim stuleciu. W: Torfowisko Żabieniec: warunki naturalne i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach, Twardy J., Żurek S., Forysiak J. (red.). Bogucki Wydawnictwo Naukowe, 63-74.

R Core Team., 2020. European Environment Agency. Available online: <https://www.r-project.org/index.html> (accessed on 20 January 2025)

Rasmussen S.O., Bigler M., Blockley S.P., Blunier Th., Buchardt S.L., Clausen H.B. i in., 2014. A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy. *Quaternary Science Reviews* 106, 14–28.

Rudna M., Forysiak J., 2023. Osady biogeniczne torfowisk regionu łódzkiego jako materiał do badań kopalnych Cladocera. *Acta Geographica Lodziensia*, 113: 157–173.

Rybak J.I., 1993. Przegląd słodkowodnych zwierząt bezkręgowych Athropoda, Crustacea, Cladocera. Warszawa, Wyd. Państwowa Inspekcja Ochrony Środowiska.

Rybak J.I., Błędzki L.A., 2010. Słodkowodne skorupiaki planktonowe. Klucz do oznaczania gatunków. Warszawa, Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego.

Sinev A.Y., 2020. Re-evaluation of the genus *Biapertura* Smirnov, 1971 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae), *Zootaxa*, 4885: 301-335.

Słowiński M., Marcisz K., Płóciennik M., Obremska M., Pawłowski D., Okupny D., Słowińska S., Borówka R., Kittel P., Forysiak J., Michczyńska D., Lamentowicz M., 2016. Drought as a stress driver of ecological changes in peatland—a palaeoecological study of peatland development between 3500BCE and 200BCE in central Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 461: 272–291.

Solon J., 2018. Physico-geographical mesoregions of Poland: Verification and adjustment of boundaries on the basis of contemporary spatial data. *Geographia Polonica*, 91: 143-170.

Suchora M. 2012. Late-Glacial cladoceran succession in three lakes of the Chełm Hills Region (Łęczna-Włodawa Lake Group, SE Poland). *Studia Quaternaria*, 29: 9–21.

Szeroczyńska K., 1985. Cladocera jako wskaźnik ekologiczny w późnoczwartorzędowych osadach jeziornych Polski Północnej. *Acta Palaeontologica Polonica*, 30: 3–69.

- Szeroczyńska K., 1991. Impact of Prehistoric Settlements on the Cladocera in the Sediments of Lakes Suszek, Błędowo and Skrzetuszewskie. W: V. Kořínek, D.G. Frey (red.) *Biology of Cladocera*. Springer: 105-114.
- Szeroczyńska K., 1998. Cladocera analysis in the Late-Glacial sediments of the Lake Gościąż. W: Lake Gościąż, Central Poland. A monographic study. M. Ralska-Jasiewiczowa, L. Starkel (red.). Instytut Botaniki PAN im. W. Szafera, Kraków.
- Szeroczyńska K., Gąsiorowski M., 2002. Palaeohydrological aspect of transformation of lakes into peat bogs during middle holocene on the basis of cladocera analysis in the northern Poland. *Studia Quaternaria*, 19: 55-60.
- Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K., 2007. Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe. Towarzystwo Przyjaciół Dolnej Wisły. Friends of the Lower Vistula Society, Poznań, Poland.
- Szeroczyńska K., Zawisza, E., 2007. Paleolimnologia—Historia rozwoju jezior w Polsce w świetle badań fauny wioślarek. *Studia Limnologica Telmatologica*, 1: 51–60.
- Tobolski K., 2000. Przewodnik do oznaczania torfów i osadów jeziornych. PWN, Warszawa.
- Twardy J., Żurek S., Forysiak J., 2010. Torfowisko Żabieniec: Warunki naturalne, rozwój i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach. Bogucki Wyd. Naukowe, Poznań.
- Van Damme K., Dumont H. J., 2008. Further division of *Alona* Baird, 1843: separation and posion of *Coronatella* Dybowski & Grochowski and *Ovalona* gen. n. (Crustacea: Cladocera). *Zootaxa*, 1960: 1–44.
- Wasylikowa K., 1964. Roślinność i klimat późnego glacjału w środkowej Polsce na podstawie badań w Witowie koło Łęczycy. *Biuletyn Peryglacjalny*, 13: 261-417.
- Wibig J., Radziun W., 2019. Opady atmosferyczne w województwie łódzkim w latach 1961-2015. *Acta Geographica Lodziensia*, 109: 29 – 47.
- Wojewódka, 2020. Różnorodność gatunkowa subfosylnej fauny Cladocera w osadach jeziornych Ameryki Centralnej i ich wykorzystanie w badaniach paleolimnologicznych.
- Woziwoda B., Michalska-Hejduk D., 2008. Badania szaty roślinnej obszarów leśno-torfowiskowych w sąsiedztwie zbiornika retencyjnego „Jezioro” w dolinie rzeki Warty. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej*, 10: 140–148.
- Żurek S., 1987. Złóża torfowe Polski na tle stref torfowych Europy. *Dokumentacja Geograficzna*, 4: 1-84.
- Żurek S., 1991. Geomorfologia Pradoliny Biebrzy. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych*, 372: 29-62.

8. Załączniki

Spis załączników:

- Zał. 1 Artykuł „Osady biogeniczne torfowisk regionu łódzkiego jako materiał do badań kopalnych Cladocera”.
- Zał. 2 Artykuł „Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition”.
- Zał. 3 Zaświadczenie z czasopisma Geological Quarterly.

OSADY BIOGENICZNE TORFOWISK REGIONU ŁÓDZKIEGO JAKO MATERIAŁ DO BADAŃ KOPALNYCH CLADOCERA

Biogenic sediments of peatlands in the Łódź region
as material for research on fossil Cladocera

MARTA RUDNA¹ , JACEK FORYSIAK² 

Zarys treści. Artykuł przedstawia zróżnicowanie genezy i cech geomorfologicznych form zajętych przez torfowiska regionu łódzkiego oraz zmienną litologię osadów wypełniających ich misy. Podjęto ocenę przydatności osadów biogenicznych zdeponowanych w takich formach do analiz paleoekologicznych. W ramach przeglądu dotychczasowych badań przedyskutowane zostały walory i słabości analizy szczątków kopalnych wioślarek, a także zakres takich analiz w okresie ostatnich kilkunastu lat i ich znaczenie dla rekonstrukcji paleogeograficznych zmian w późnym wistulianie i holocenie. Innymi istotnymi celami syntezy jest przedstawienie znaczenia badań o wysokiej rozdzielczości opróbowania osadów i ocena zasadności ich wykonywania.

Słowa kluczowe: osady jeziorne, torf, warunki siedliskowe, wioślarki, rekonstrukcje paleoekologiczne, środkowa Polska

Abstract. This paper shows the origin and geomorphological diversity of peatlands in the Łódź region and the variable lithology of the sediments filling their depressions. The suitability of biogenic sediments deposited in such forms for paleoecological analyzes was assessed. A review of previous research highlights analyzes of cladoceran fossil remains. The content indicates the scope of such analyzes over the last dozen or so years and their importance for the reconstruction of paleogeographic changes in the Late Vistulian and Holocene. Other important goals of the synthesis are to indicate the importance of high-resolution studies and to assess the validity of their performance.

Key words: lacustrine deposits, peat, habitat conditions, cladocerans, paleoecological reconstructions, central Poland

Wprowadzenie

Torfowiska w regionie łódzkim do końca XX wieku rzadko stanowiły obiekt badań paleogeograficznych i paleobotanicznych, nakierowanych na analizy osadów biogenicznych i rekonstrukcje paleośrodowiskowe. W tamtym okresie zaledwie kilka z takich obiektów przebadano metodami paleobotanicznymi, między innymi: Bartochów (Krauzlis 1974), Napoleonów (Balwierz 1980); Dolina Świętojanki (Goździk, Konecka-Betley

1992). W najlepiej rozpoznanym paleobotanicznie stanowisku regionu – Witów (Wasylikowa 1964) badane profile osadów nie pochodzą z torfowiska, ale z podłoża niewielkiej wydmy, przyległej do mokradła Silne Bagno, z którego profil palinologiczny opublikowany został znacznie później (Wasylikowa 2011). Taki stan badań torfowisk regionu wynikał ze stosunkowo niewielkiego odsetka mokradeł w regionie (zdaniem Żurka (1987) było to około 2% powierzchni terenu), ale znacznie ważniejszą przyczyną jest bardzo zły stan ich zachowania. Przeprowadzone szczegółowe prace

¹ Uniwersytet Łódzki, Szkoła Doktorska Nauk Ścisłych i Przyrodniczych, Wydział Nauk Geograficznych, Katedra Geografii Fizycznej, ul. Narutowicza 88, 90-139 Łódź; e-mail: marta.rudna@geo.uni.lodz.pl, ORCID: 0000-0002-6772-9723

² Uniwersytet Łódzki, Wydział Nauk Geograficznych, Katedra Geologii i Geomorfologii, ul. Narutowicza 88, 90-139 Łódź; e-mail: jacek.forysiak@geo.uni.lodz.pl, ORCID: 0000-0002-0084-4436

na kilkudziesięciu stanowiskach, gdzie procesy torfotwórcze nadal funkcjonowały, wykazały brak torfowisk, których stosunki wodne, złoża osadów biogenicznych czy pokrywa roślinna, są zachowane w stanie naturalnym (Forysiak 2012). Problemem w analizach paleoekologicznych w regionie jest niemal brak profili, gdzie jest zachowany zapis ciągłości akumulacji biogenicznej do współczesności. Do nielicznych takich obiektów zaliczyć można torfowisko Żabieniec (Twardy i in. 2010). Analizy osadów holocenu, a zwłaszcza młodszego holocenu, w profilach torfowisk z regionu łódzkiego utrudnia lub wręcz uniemożliwia silny rozkład przypowierzchniowych warstw torfu, często objętych już murszeniem, albo wręcz wyeksploatowanych. Jednak długotrwały rozwój wypełniania mis torfowisk w regionie – sięgający nawet schyłku plenivistulianu (Forysiak 2012) – powoduje, że profile utworów biogenicznych bardzo dobrze nadają się do analiz paleoekologicznych późnego vistulianu i starszego holocenu.

Wśród przebadanych ponad trzydziestu torfowisk regionu zdecydowana większość ma charakter limnogeniczny (Forysiak 2012), czyli proces torfotwórczy rozpoczął się w zbiornikach, gdzie występowały jeziora podlegające zatorfieniu (Tobolski 2000). Takie zmiany na ogół miały miejsce w holocenie, ale w kilku stanowiskach rozpoczęcie akumulacji torfu dokonało się już u schyłku późnego vistulianu (Forysiak 2012).

Bardzo ważną cechą mis torfowisk regionu łódzkiego jest duże zróżnicowanie genezy form geomorfologicznych i ich cech morfologicznych; wyróżnionych zostało kilkanaście typów, w których akumulacja osadów biogenicznych mogła rozpocząć się w późnym vistulianie i trwać stabilnie nawet przez kilkanaście tysięcy lat, lub dopiero w holocenie, po pojawieniu się odpowiednich warunków do zabagnienia (Forysiak 2012). Poza warunkami klimatycznymi, geologicznymi oraz biologicznymi to zróżnicowanie genezy i cech geomorfologicznych wpływa na odmienne sposoby zasilania wodami (różny chemizm i reżim zasilania) określonych obiektów (Charmann 2002; Rydin, Jeglum 2005). To przekłada się na cechy siedliskowe jezior czy torfowisk, które w takich misach funkcjonują, oraz różnice w składzie gatunkowym roślin i fauny żyjącej w tych ekosystemach (Stańczykowska 1986; Tobolski 2000).

Analizą objęto kopalne wioślarki (*Cladocera*), które są jednym ze składników planktonu jezior i dobrze funkcjonujących torfowisk. Organizmy te mają bardzo ważne znaczenie wskaźnikowe w badaniach kopalnych szczątków odkładanych w osadach biogenicznych i są ważnym źród-

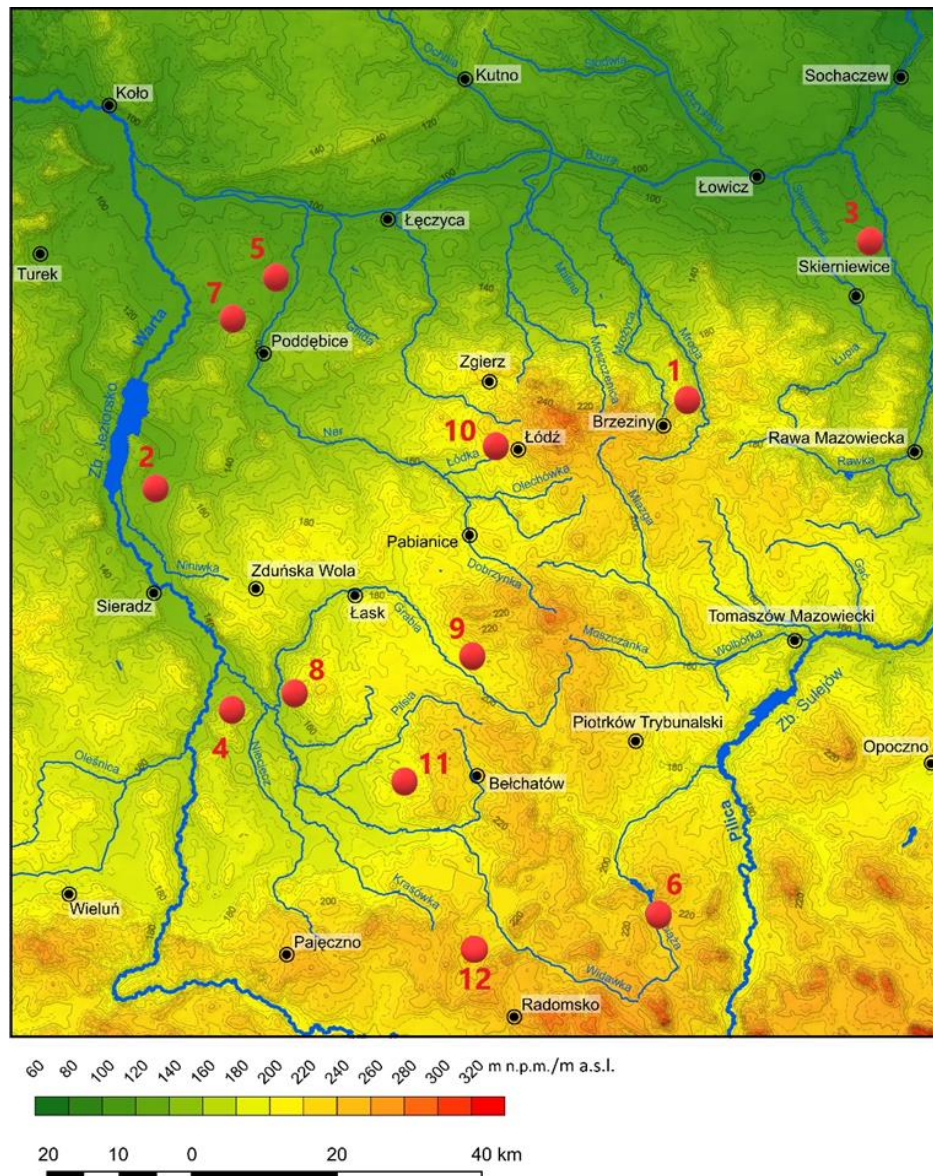
łem danych do tworzenia rekonstrukcji paleośrodowiskowych późnego czwartorzędu, ponieważ ich wymagania ekologiczne nie zmieniły się co najmniej od ostatniego zlodowacenia (Szeroczyńska 1998, 2002). Te małe skorupiaki są wrażliwe na takie czynniki środowiskowe jak zmiany: głębokości wody (Korhola i in. 2005), pH (Locke i in. 2000), trofii (Szeroczyńska 1991) i temperatury (Lotter i in. 1997). W związku z tym szczątki subfossylnej fauny wioślarek mogą dostarczać informacji o długoterminowych zmianach środowiskowych. Analiza subfossylnych szczątków *Cladocera* sprawdza się bardzo dobrze w analizach paleośrodowiskowych, co potwierdzają liczne badania prowadzone na całym świecie. Pierwszą analizę kopalnych *Cladocera* w osadach torfowisk regionu łódzkiego wykonał Pawłowski (2010) dla profilu Żabieniec. W kolejnych latach opracowanych zostało kilkanaście profili dla innych obiektów (tab. 1), dzięki czemu badania kopalnych wioślarek są wraz z analizami palinologiczną i geochemii osadów najczęściej wykonywanymi analizami paleoekologicznymi dla profili biogenicznych regionu.

Porównywanie wyników analiz kopalnych wioślarek w stanowiskach z regionu łódzkiego pozwoli określić, czy w osadach zdeponowanych w tym samym czasie – a więc zbliżonych w skali regionu warunkach klimatycznych – ale w zbiornikach o innych cechach siedliskowych, żyły podobne lub inne taksony *Cladocera*. W odniesieniu do współczesnych badań zgrupowań wioślarek takie zróżnicowanie gatunkowe w odniesieniu do różnic w cechach siedliskowych jezior i torfowisk jest sprawą oczywistą (Szeroczyńska 1991; Lotter i in. 1997; Locke i in. 2000; Korhola i in. 2005). Uznano, że obiekty o różnej genezie i cechach geomorfologicznych, a także odmiennej paleogeografii, dadzą możliwość porównania różnic w zapisie składu gatunkowego szczątków wioślarek w takich obiektach.

Zebrano najważniejsze informacje dotyczące większości z dotychczas opracowanych i opublikowanych diagramów kopalnych wioślarek z różnych torfowisk regionu (rys. 1; tab.1). Jednak porównywanie ich wyników przysparza znacznych problemów. Okolicznością sprzyjającą porównaniom jest fakt, że większość cytowanych analiz wykonał Pawłowski (między innymi: Pawłowski 2010; Pawłowski i in. 2010, 2012, 2015, 2016). Jednak istotny problem stanowi zmienna rozdzielczość poboru próbek w badanych profilach, zwłaszcza w odniesieniu do odstępu czasu w ich akumulacji, co powoduje, że charakterystyczne fazy klimatyczne są w przypadku niektórych rdze-

ni wydzielane na podstawie pojedynczych próbek. Analizowane stanowiska mają na ogół wykonaną analizę palinologiczną, która jest podstawą do stratygraficznego usytuowania badanych profili. Wątpliwości co do wieku poszczególnych LPAZ często są rozstrzygane dzięki datowaniom radiowęglowym, jednak ich ilość w poszczególnych profilach także jest niewystarczająca (por. Forysiak 2012). Trudno więc na takim materiale podejmować próby precyzyjnego synchronizowania lokalnych faz Cladocera pomiędzy stanowiskami o ustalonych różnicach siedliskowych.

Prezentowany artykuł ma na celu przedstawienie zakresu wykonanych dotychczas analiz kopalnych wioślarek z profili holocenów i późnowistulianów na torfowiskach w regionie łódzkim oraz wskazanie potrzeby podjęcia analizy Cladocera o wysokiej rozdzielczości opróbowania osadów dla wybranych stanowisk, dających możliwości większej precyzji rekonstrukcji paleoekologicznych, ale też oceny zasadności wykonywania takich oznaczeń. Analizy kopalnych wioślarek o wysokiej, jednocentymetrowej rozdzielczości opróbowania rozpoczęte zostały dla dwóch stano-



Rys. 1. Lokalizacja badanych torfowisk na tle ukształtowania rzeźby regionu łódzkiego.
1 – Żabieniec, 2 – Ługi, 3 – Kopanicha, 4 – Korzeń, 5 – Ner-Zawada, 6 – Bęczkowice, 7 – Wilczków, 8 – Świerczyna,
9 – Pawłowa, 10 – Rąbień, 11 – Podwódka, 12 – Woźniki

The location of the studied peatlands against the background of the relief of the Łódź region

Tabela 1

Podstawowe dane na temat cech morfologicznych i litologicznych torfowisk regionu łódzkiego, posiadających wyniki analiz kopalnych wioślarek i dane o zakresie badań wioślarek

Basic data on morphological features of peat bogs in the Łódź region, with results of fossil Cladocera analyses and data on the extent of Cladocera research

Torfowisko/ Peatland	Położenie, typ, powierzchnia/ Location, type, area	Rodzaj i wiek osadów biogenicznych/ Type of biogenic sediment and age	Zakres analizy Cladocera/ Scope of the analysis	Rozdzielczość próbek/ Sample resolution	Publikacje/ Publications
Żabieniec	wysoczyznowe; przejęciowe; 2,5 ha	gytia: 1260–380 cm; torfy: 380 – 0 cm; późny vistulian i holocen	1610–30 cm	4–10 cm	Pawłowski 2010, Pawłowski 2012, Pawłowski 2017,
Ługi	dolinne, w nieczynnym odcinku doliny rzecznej; niskie; 28 ha	gytia: 300–140 cm; torfy: 140–0 cm; późny vistulian i holocen	150 cm	5–10 cm	Forysiak i in. 2023, Pawłowski 2017
Kopanicha	dolinne, w odciętych fragmentach doliny Rawki; niskie; 72 ha	torf; od okresu atlantyckiego do subatlantyckiego	0–380 cm; szczątki od 350 cm	5 cm	Pawłowski i in. 2012
Korzeń	dolinne, w odciętych korycie Widawki; niskie; 9,3 ha	gytia: 85–178 cm; torf niski: 178–110 cm; torf przejściowy: 110–0 cm	90–200 cm	5–10 cm	Pawłowski 2012, Pawłowski 2017
Ner-Zawada	dolinne, w basenie powodziowym na terasie doliny Neru; niskie; 6 ha	torf niski: 470–390 cm; gytia: 390–220 cm; torf niski: 220–0 cm	475 cm	10 cm	Forysiak i in. 2010
Bęczkowice	dolinne, dno doliny Luciąży; niskie; 202 ha	gytia: 275–290 cm; torf zielny i mszysty: 275–30 cm	290 cm	10 cm	Płóciennik i in. 2021, Forysiak 2012
Wilczków	dolinne, w nieczynnym od- cinku doliny rzecznej; niskie; 296 ha	torf: 450–0 cm; późny vistulian i holocen	450 cm	5 cm	Płóciennik i in. 2015, Forysiak 2012
Świerczyna	dolinne, starorzecze i basen powodziowy w dolinie Grabi; niskie; 26,1 ha	gytia, torf; późny vistulian i holocen	340 cm	4 cm	Pawłowski i in. 2015
Pawłowa	dolinne, w obrębie równiny zalewowej; niskie; 7,7 ha.	gytia, torf; późny vistulian i holocen	450 cm	4 cm	Pawłowski i in. 2016
Rąbień	wysoczyznowe, w obniżeniu śródwymowym; przejściowe; 42,5 ha	gytia: 620–220 cm; torfy 220–0 cm; późny vistulian i holocen	65–250 cm	4–10 cm	Słowiński i in. 2016, Pawłowski 2017
Podwódka	dolinne, w dnie rozległej kotliny; przejściowe; 65 ha	torf: 450–0 cm; późny vistulian i holocen	0–450 cm	10 cm	Dominićzak (niepublikowane)

wisk, Żabieniec i Ługi, dla których analizy Cladocera już zostały wcześniej wykonane (między innymi Pawłowski 2010; Forysiak i in. 2023) i są ujęte przedstawionych zestawieniach (tab. 1; rys. 2). Wybór tych profili uzasadnia dobra jakość materiału geologicznego, stosunkowo rozbudowane fragmenty rdzeni odłożone w wybranym do analizy okresie, ale także różne cechy geomorfologiczne i siedliskowe obu stanowisk. Te wysokorozdzielcze oznaczenia dla obu stanowisk obejmują tylko wyselekcjonowane odcinki rdzeni badawczych, odpowiadające stratygraficznie charakterystycznym i dobrze zdefiniowanym zmianom klimatycznym w późnym vistulianie i przejściu do holocenu. Wstępne wyniki analizy ze stanowiska Żabieniec zostały już opublikowane (Rudna i in. 2023), a dalsze są w opracowaniu. W prezentowanej pracy autorzy skupiają się na przedstawieniu warunków geomorfologicznych i geologicznych torfowisk, podejmując próbę uzasadnienia wyboru stanowisk Żabieniec i Ługi, jako reprezentatywnych obiektów do realizacji analiz kopalnych Cladocera. Natomiast interpretacje wielowskaźnikowych badań osadów torfowisk ujęte są w już opublikowanych pracach (między innymi: Forysiak i in. 2010, 2023; Pawłowski 2010; Pawłowski i in. 2010, 2012, 2015, 2016; Płóciennik 2015, 2021) lub są w trakcie opracowywania.

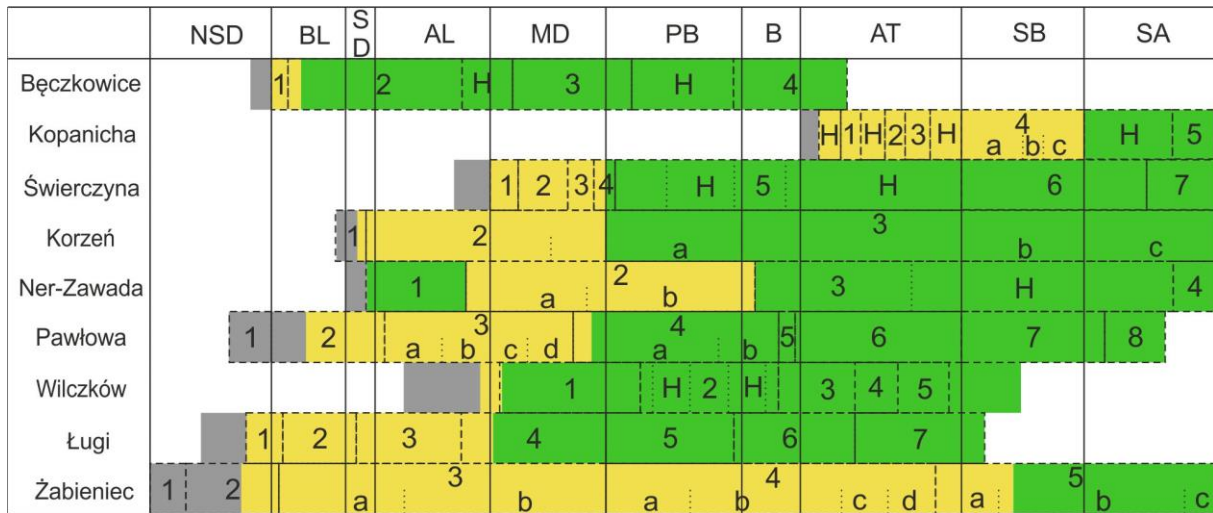
Cechy geomorfologiczne, litologiczne i paleohydrologiczne torfowisk

Wśród przeanalizowanych torfowisk w regionie najbardziej liczne są torfowiska dolinne, które jednocześnie zajmują największą powierzchnię (Forysiak 2012). Rozwinięte są w dolinach rzecznych, kształtowanych współcześnie przez procesy fluwialne, ale funkcjonują także w dolinach, które są wyłączone z systemu rzeczno (Forysiak 2012). W pierwszej grupie znajdują się niewielkie torfowiska, powstałe w starorzeczach, często podlegające jeszcze silnym wpływom procesów rzecznych, jak i większe obiekty zajmujące na przykład część dna dolinnego albo całą jego szerokość. Przykładem takiego torfowiska jest mokradło w Bęczkowicach, jedno z największych torfowisk regionu (tab. 1). W analizowanym rdzeniu dominują torfy, osady jeziorne złożone są jedynie w ich podłożu, i to tylko w przegłębieniach zatorfionego dna doliny (Forysiak 2012; Płóciennik i in. 2021). Obiekt ten ma charakter torfowiska niskiego, z wydajnym zasilaniem soligenicznym.

Jednak torfy w takich stanowiskach są w znacznym stopniu rozłożone, zaś analizy makroszczątków zwierzęcych, między innymi wioślarek, w ich profilach wykazują bardzo zły stan zachowania szczątków, utrudniający rekonstrukcję warunków siedliskowych (Płóciennik i in. 2021). Wśród omawianej grupy torfowisk dominują mokradła położone w obrębie den dolin, w basenach powodziowych, i zajmują często fragmenty starorzeczy. Funkcjonują one dzięki zasilaniu wodami topogenicznymi lub soligenicznymi, choć wysoki poziom lustra wody w tych torfowiskach jest uzależniony od poziomu wód rzecznych. Do tej grupy należą: torfowisko Kopanicha w dolinie Rawki, Korzeń w dolinie Widawki, Świerczyna w dolinie Grabi oraz torfowisko Bartochów w dolinie Warty. W badanych profilach tych torfowisk dominują torfy niskie o różnej miąższości i składzie gatunkowym, ale spągowe części tworzą różne rodzaje gytii (Forysiak 2012), potwierdzając znaczenie lokalnych uwarunkowań dla rozpoczęcia akumulacji utworów biogenicznych i transformacji siedlisk jeziornych w bagienne.

W dużej reprezentacji torfowisk dolinnych bardzo ważne są torfowiska powstałe w dolinach wyłączonych z systemów rzecznych. Mogą być to fragmenty dolin odciętych przez procesy rzeczne, jak w przypadku torfowiska Ługi. Zajmuje ono część dna doliny, z przegłębieniami po korytach rzecznych (Forysiak 2012), opuszczonych przez Wartę na przełomie plenivistulianu i późnego vistulianu (Forysiak i in. 2023). Spągową część wypełnienia biogenicznego stanowią gytie, potwierdzające późnovistuliański etap jeziorny w tym zagłębieniu. Innym przykładem jest torfowisko Wilczków rozwinięte w dolinie stanowiącej element systemu pradoliny warszawko-berlińskiej. Dolina ta została na początku późnego vistulianu porzucona przez przepływ wód rzecznych Neru, ale dzięki wydajnemu zasilaniu gruntowemu uległa zatorfieniu już w allerødzie (Forysiak 2012; Płóciennik i in. 2015).

Torfowiska o położeniu wysoczyznowym mają również zróżnicowaną genezę form morfologicznych, w których występują (Forysiak 2012). Niewiele jest przykładów obiektów, które powstały w bezodpływowych zbiornikach o polodowcowej genezie, a więc uwarunkowanych przebiegiem procesów glacialnych lub fluwioglacialnych, ponieważ zbiorniki takie, obecne w krajobrazie postwarciańskim (Klatkova 1990; Roman 2017), uległy niemal zupełnemu zanikowi w okresie vistulianu. Udokumentowano jednak kilka takich zbiorników, które zachowały się dzięki sprzyjają-



Rys. 2. Zestawienie faz i subfaz rozwojowych wioślarek w rdzeniach osadów biogenicznych wybranych torfowisk regionu łódzkiego, na tle faz klimatycznych późnego wistulianu i holocenu (NSD – najstarszy dryas, BL – bølling, SD – starszy dryas, AL – allerød, MD – młodszy dryas, PB – okres preborealny, B – okres borealny, AT – okres atlantycki, SB – okres subborealny, SA – okres subatlantycki). Kolorami zaznaczono podstawowe rodzaje badanych osadów: szary – piaski lub mułki z materiałem organicznym, żółty – gytie, zielony – torfy. Litera H oznacza hiatus w profilu

Summary of development phases of Cladocera in biogenic sediment cores of selected peatlands of the Łódź region, on the background of climatic phases of the Late Vistulian and Holocene (NSD – the Oldest Dryas, BL – Bølling, SD – Older Dryas, AL – Allerød, MD – Younger Dryas, PB – Preboreal, B – Borea, AT – Atlantic, SB – Subboreal, SA – Subatlantic). Colours indicate basic types of sediments studied: grey – sands or silts with organic material, yellow – gyttja, green – peat. The letter H stands for hiatus in profile

temu przebiegowi procesów peryglacjalnych i termokrasowych, oferując obecnie bardzo cenny materiał biogeniczny do badań. Jednym z takich obiektów jest misa torfowiska Żabieniec, gdzie wypełnienie osadami biogenicznymi ma około 12 m, obejmując czas od końca górnego plenivistulianu do współczesności. Tempo ich akumulacji było dość wyrównane, co daje możliwość wykonania reprezentatywnych analiz paleoekologicznych dla całego profilu (Twardy i in. 2010; Forysiak 2012). Zlewnia bezpośrednia i otoczenie tego torfowiska nie podlegało dynamicznym procesom geomorfologicznym, nawet w surowszych warunkach klimatycznych (Peters-Zganiacz i in. 2022), co także daje pewność niewielkiego wpływu czynników morfogenetycznych działających w zlewni zbiornika na siedliska funkcjonującego tam jeziora i torfowiska.

Ważną grupę stanowią torfowiska zajmujące kopalne obniżenia w rozległych, słabo drenowanych dolinach o poligenicznych założeniach, w których powstaniu znaczącą rolę odegrał etap formowania w warunkach peryglacjalnych. Takie obiekty udokumentowane zostały przede wszystkim w obrębie Kotliny Szczercowskiej, ale także w pradolinie warszawsko-berlińskiej. Obniżenia

dolinne sięgać mogą swoją genezą schyłku zlodowacenia warty, kiedy formowany był system odwodnienia przedpola lądolodu. Następnie, już przed albo w czasie interglacjalu eemskiego, zostały one wyłączone z systemu rzeczno-jeziornego, na przykład Napoleonów (Goździk 1974; Forysiak 2012) czy dolina Świętojanki (Goździk, Konecka-Betley 1992), a w warunkach klimatu peryglacjalnego w wistulianie stały się basenami dla sedimentacji osadów mineralnych, mineralno-organicznych, a w sprzyjających warunkach także lodu. W wyniku ocieplenia w późnym wistulianie i wytopieniu zagrzebanych warstw lodu, a następnie osiadania złożonego wcześniej zestawu warstw, obniżenia takie dały możliwość akumulacji utworów biogenicznych – jeziornych lub torfów (Goździk, Konecka-Betley 1992; Forysiak 2012). Przykładami takich obiektów mogą być Woźniki i Podwódka (Domińczak niepublikowane).

Torfowiska regionu łódzkiego oraz misy ich zagłębień wykazują duże zróżnicowanie warunków geomorfologicznych, były one kształtowane przez wiele procesów rzeźbotwórczych, w zróżnicowanych warunkach litologicznych. To w dużym stopniu wpłynęło na warunki hydrogeologiczne

kopalnych jezior i mokradeł, a także na powstanie odpowiednich warunków do funkcjonowania siedlisk roślinnych i życia organizmów zwierzęcych, co dzięki trwałemu procesowi akumulacji biogenicznej dało możliwość badania zapisu paleoekologicznego w nich zawartego.

Zapis zmian składu gatunkowego kopalnych wioślarek w wybranych torfowiskach regionu

W analizowanych opracowaniach paleoekologicznych dla większości stanowisk badania kopalnych wioślarek realizowane były zgodnie z powszechnie przyjętą, standardową metodyką (Frey 1986; por. Pawłowski 2010; Pawłowski i in. 2010, 2012, 2015, 2016). Obejmuje ona gotowanie 1 cm³ osadu w 10% roztworze KOH, następnie mieszanie próbek na mieszadle magnetycznym oraz przepłukiwanie na sicie. Opcjonalnie, jeśli próba zawiera węglany, stosuje się roztwór kwasu solnego. Pozyskany w ten sposób materiał przenoszony jest do próbek i barwiony safraniną, a z tak przygotowanych próbek wykonuje się preparaty (0,1 cm³) i poddaje analizie mikroskopowej, stosując powiększenia x100, x200, x400. Identyfikację gatunków Cladocera opierano głównie na kluczu do oznaczania Cladocera według Szeroczyńskiej i Saemaja-Korjonen (2007). Współautorka niniejszej publikacji stosuje taką samą metodykę, z jedyną różnicą, polegającą na użyciu w preparacie sit o innych wielkościach oczek – 38 µm, natomiast Pawłowski używał sit o wielkości oczek 50 µm (na przykład: Pawłowski 2010; Pawłowski i in. 2010, 2012, 2015, 2016). Kolejną różnicą jest oczywiście stosowanie innej rozdzielczości poboru próbek w prowadzonych analizach. W podjętych na nowo analizach stosuje się rozdzielczość 1 cm, natomiast w opracowaniach Pawłowskiego stosowana jest zmienna rozdzielczość od 4 cm do kilkunastu cm (tab. 1). Niejednokrotnie rozdzielczość poboru prób również różni się w obrębie jednego profilu, co prawdopodobnie wynikało z ograniczonej dostępności lub jakości materiału czy też z priorytetów danego opracowania.

Wiodącym dla analiz kopalnych wioślarek w regionie jest profil Żabieniec. Analizą Cladocera objęty został cały rdzeń osadów Z-2 o miąższości 16 metrów, obejmujący wiekowo okres od końca górnego plenivistulianu do współczesności (rys. 2). Próbkę pobierano z rozdzielczością 10 cm i na podstawie zmienności składu gatunkowego i frekwencji Cladocera wydzielonych zostało pięć

faz rozwoju zbiornika (Pawłowski 2010). Zidentyfikowano 29 gatunków należących do pięciu rodzin (Bosminidae, Daphnidae, Sididae, Chydoridae). Faza I to inicjalny okres rozwoju zbiornika, gdzie początkowo dominowały gatunki litoralne (na przykład: *Chydorus sphaericus*, *Coronatella rectangula*, *Alona affinis*, *Acroperus harpae*), a pod koniec fazy wzrósł udział gatunków planktonowych. Faza I korelowana jest z górnym plenivistulianem i starszą częścią najstarszego dryasu. Faza II charakteryzowała się bujnym rozwojem wioślarek przy dominacji form planktonowych głównie z rodziny Bosminidae; faza ta korelowana jest z początkiem późnego glacjału. Faza III wyróżnia się dużymi zmianami w udziale form planktonowych oraz litoralnych, początkowo zauważalna była znacząca redukcja udziału gatunków planktonowych i dominacja gatunku *Chydorus sphaericus*. W drugiej części fazy III nastąpił stopniowy wzrost udziału gatunków planktonowych, a pod koniec tej fazy nastąpił ogólny spadek ilości gatunków oraz frekwencji Cladocera. Fazę III związane ze straszym dryasem, allerødem i młodszym dryasem. Faza IV reprezentuje okres największego zróżnicowania form wioślarek. Charakteryzuje się początkowym wzrostem udziału form planktonowych, a następnie przewagą form litoralnych. W fazie tej, związanej z wczesnym i środkowym holocenem, zauważalny jest także ogólny spadek ilości gatunków wioślarek. Faza V to okres związany z pogarszającymi się warunkami dla rozwoju Cladocera, cechuje się ona dominacją gatunków litoralnych, następnie spadkiem liczebności osobników i gatunków, aż wreszcie zupełnym zanikiem występowania Cladocera. W ostatniej podfazie fazy V pojawiają się nielicznie reprezentowane gatunki, takie jak: *Alona guttata*, *Alonella exigua*, *Alonella excisa*, *Chydorus sphaericus* oraz *Bosmina longirostris* (Pawłowski 2010); faza ta korelowana jest z okresami subborealnym i subatlantyckim.

Spośród torfowisk położonych w dolinach do bliższej prezentacji wybrano kilka. Dla torfowiska Ługi przeanalizowany został rdzeń Ł-1 (o długości 300 cm) z rozdzielczością 5 cm obejmujący wiekowo okres od najstarszego dryasu do środkowego holocenu (Forysiak i in. 2023). Wyznaczonych zostało siedem faz rozwoju Cladocera (LCAZ). Wyróżniono szczątki 20 gatunków Cladocera należących do czterech rodzin: Bosminidae, Daphniidae, Sididae i Chydoridae. Inicjalna faza (LCAZ I) rozwoju zbiornika miała miejsce w najstarszym dryasie, gdzie dominował *Chydorus sphaericus*. Faza LCAZ II to okres stopnio-

wego wzrostu liczby gatunków Cladocera, wśród których nadal dominowały gatunki litoralne; faza ta prawdopodobnie związana jest z bøllingiem (Forysiak i in. 2023). Zbiornik posiadał strefę otwartej toni wodnej, na co wskazuje obecność planktonicznych gatunków z rodziny Daphniidae. Faza III (LCAZ III) związana jest ze znaczącym wzrostem ilości gatunków i frekwencji Cladocera, dominują gatunki litoralne, natomiast gatunki planktonowe zanikają. Na początku fazy obecne są gatunki preferujące cieplejsze wody, następnie zanikają one i dominantami stają się gatunki dobrze znoszące stres środowiskowy, takie jak *Alona affinis* i *Chydorus sphaericus*. Owe zmiany mogą sugerować zimny okres jakim jest starszy dryas, a następnie przejście w allerød (pod koniec fazy III), gdyż widoczny jest wzrost liczebności Cladocera i pojawiają się ponownie gatunki ciepłolubne. Faza LCAZ IV odpowiada wiekowo przejściu z allerødu w młodszy dryas, gdzie widoczny jest znaczący wzrost frekwencji osobników Cladocera oraz pojawiają się gatunki planktoniczne z rodziny Bosminidae i Daphniidae. W końcowym etapie fazy IV frekwencja osobników Cladocera spada, co wskazuje na mniej korzystne warunki środowiskowe. Faza V (LCAZ V) korelowana jest z przejściem z młodszego dryasu w holocen. Początek holocenu charakteryzuje się wciąż dość wysoką frekwencją wioślarek. Wzrasta frekwencja gatunków litoralnych oraz nadal występują gatunki planktonowe. W fazie LCAZ VI warunki dla rozwoju Cladocera stają się niekorzystne, obecne są gatunki tolerujące niskie pH i wysoką gęstość makrofytów. W fazie LCAZ VII występuje najniższa frekwencja gatunków Cladocera, sporadycznie pojawiają się gatunki takie jak: *Alona affinis*, *Alona guttata* i *Chydorus sphaericus*.

Na torfowisku Kopanicha pobrano rdzeń Kop-1, zaś do analizy subfosylnej fauny Cladocera wykorzystano odcinek o miąższości 380 cm, wiekowo odpowiadający okresom od atlantyckiego do subatlantyckiego (Pawłowski 2012). Próbkę do analizy pobrano z rozdzielczością 5 cm. Zidentyfikowanych zostało 15 gatunków wioślarek, należących do trzech rodzin (Bosminidae, Chydoridae i Sididae). Wydzielonych zostało pięć faz rozwoju Cladocera, które rozdzielają warstwy, gdzie wioślarki nie występowały. Wioślarki nie występowały w spągowej warstwie rdzenia (380–350 cm), co prawdopodobnie spowodowane było ciągłym wpływem wód rzeki Rawka (Pawłowski 2012). Faza I (KI I) to etap kolonizacji zbiornika przez wioślarki, zbiornik był wtedy bardzo płytki i dominowały w nim gatunki litoralne. Warunki dla rozwoju Cladocera były bardzo korzystne, wy-

stępowała duża różnorodność gatunkowa i wysoka, jak na inicjalną fazę zbiornika, frekwencja osobników. Faza KI II korelowana jest z etapem zarastania starorzecza, dominują w niej gatunki związane z roślinnością oraz tolerujące niższe pH. Zbiornik w tym czasie był bardzo płytki i funkcjonował tylko przez krótki czas (Pawłowski 2012). Ponowne pojawienie się wioślarek nastąpiło w fazie KI III. Występowały wówczas gatunki litoralne, najbardziej odporne na niekorzystne warunki i gatunki z grupy Pleuroxus, czyli sugerujące ciepłe warunki klimatyczne. W początkowej fazie IV (KI IV) przypadającej na początek okresu subborealnego ponownie pojawiły się wioślarki, co związane było prawdopodobnie z wyższym poziomem wód gruntowych zasilających zbiornik (Pawłowski 2012). Występuje tu najwyższa frekwencja osobników wioślarek w całym profilu. Ponowne pojawienie się wioślarek w fazie KI V korelowane jest z okresem subatlantyckim. Występowały tu trzy gatunki wioślarek żyjących wśród roślinności i tolerujących niskie pH.

Torfowisko Korzeń wykazuje podobne warunki geomorfologiczne jak Kopanicha. Profil osadów z tego stanowiska (Kr-1) datowany jest na późny vistulian i górny holocen. Analizie poddany został rdzeń osadów o długości 200 cm, zaś próbki do analizy Cladocera pobrane zostały w rozdzielczości 5 cm. Zidentyfikowanych zostało 16 gatunków Cladocera, trzy rodziny (Bosminidae, Chydoridae i Sididae), a zmienność składu gatunkowego i frekwencji osobników pozwoliły na wydzielenie IV faz rozwoju wioślarek. W spągowej części rdzenia nie występowały szczątki Cladocera, pojawiają się one na głębokości około 195 cm. Faza I (Kr I) charakteryzuje się występowaniem sześciu gatunków, w tym jednego planktonicznego. Wiekowo odpowiada przejściu z bøllingu w starszy dryas. W następnej fazie – Kr II pojawia się dziesięć gatunków, a wśród nich największą rolę odgrywają gatunki litoralne. Faza ta podzielona jest na trzy podfazy (Kr II a, b, c). Podfaza Kr II a rozpoczyna się w starszym dryasie i kończy na początku młodszego dryasu. Natomiast podfazy Kr II a i b korelowane są z młodszym dryasem, dominują tu gatunki zimnolubne, takie jak *Chydorus sphaericus*, *Alona affinis* i *Eurycercus lamellatus*. Na początku holocenu (faza Kr III) doszło do zróżnicowania składu oraz frekwencji występowania wioślarek, występowały wyłącznie gatunki litoralne. W fazie Kr IV nastąpił spadek ilości gatunków Cladocera, a wiodącą rolę odgrywają gatunki litoralne, zaś dominantem jest *Alonella excisa*. Od głębokości 45 cm wioślarki zanikają (Forysiak 2012).

W dolnym odcinku doliny rzeki Ner funkcjonuje kilka mokradeł. Do analiz pobrano profil opisany jako Ner-Zawada (NZ-1) o miąższości 475 cm, a utwory biogeniczne deponowane były od Allerødu do Holocenu, co doprecyzowane zostało dzięki analizie palinologicznej (Forysiak i in. 2009; Forysiak 2012). Rdzeń poddany został analizie Cladocera, dzięki której wyróżniono cztery fazy rozwoju zbiornika. Rozpoznane zostały 23 gatunki Cladocera, należące do czterech rodzin (Daphniidae, Bosminidae, Chydoridae i Sididae). W inicjalnej fazie (I) rozwoju zbiornika przypadającej na Allerød występowało jedynie kilka gatunków litoralnych, a gatunki planktonowe występowały sporadycznie. Był to okres niekorzystnych warunków dla rozwoju wioślarek. Faza II charakteryzuje się znaczącą poprawą warunków dla rozwoju Cladocera. Przypada ona na schyłek Allerødu i przejście z młodszego dryasu w preboreał. Rozpoznano 19 gatunków wioślarek, dominowały gatunki planktonowe. Zbiornik w tym czasie był stosunkowo płytki, lecz miał dobrze wykształconą strefę litoralną. Na początku fazy III następuje spadek udziału gatunków planktonowych i wzrost udziału gatunków litoralnych. Taka zmiana sugeruje spadek poziomu wody w zbiorniku i niekorzystne warunki dla rozwoju wioślarek. W ostatniej fazie (IV) zidentyfikowany został tylko *Chydorus sphaericus*, który charakteryzuje się wysoką odpornością na zmiany środowiskowe (Fryer 1968). Prawdopodobnie w tym czasie nastąpiła wzmożona aktywność człowieka związana z eksploatacją torfu i osuszaniem okolicznych terenów.

Ważnym przykładem wśród badanych torfowisk jest rozległe mokradło Bęczkowice. W jego środkowej części pobrany został rdzeń osadów biogenicznych (BE-1), wiekowo obejmujący okres od Bøllingu do Holocenu. Analizie kopalnych Cladocera poddany został odcinek od 80 cm do 300 cm, próbki pobrane zostały z rozdzielczością 10 cm (Płóciennik i in. 2021). Zidentyfikowanych zostało 11 gatunków wioślarek należących do rodziny Chydoridae. Wyznaczone zostały cztery fazy rozwoju zbiornika. Faza I (CL 1) charakteryzuje się niską różnorodnością Cladocera i dominacją eurytopowego gatunku – *Chydorus sphaericus* (Rybak, Błędzki 2010). Wskazuje to na niekorzystne warunki dla rozwoju zooplanktonu (Płóciennik i in. 2021). W fazie CL 2 wzrasta liczba występujących gatunków wioślarek, co można łączyć z rozwojem roślinności, co z kolei pozwoliło na rozwój gatunków związanych z makrofitami (Płóciennik i in. 2021). Faza III (CL 3) odznacza się systematycznym

spadkiem liczebności gatunków Cladocera, dominantami są *Alona affinis* oraz *Chydorus sphaericus*. Spadek różnorodności gatunkowej może być korelowany z obniżeniem poziomu wody i fazami dostarczania osadów do torfowiska (Pawłowski i in. 2015a, b; 2016). W fazie CL 4 występują tylko dwa gatunki, które dominowały w fazie wcześniejszej (*Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*). Niska różnorodność i frekwencja Cladocera sugeruje niekorzystne warunki, do czego prawdopodobnie przyczyniło się okresowe osuszanie torfowiska (Płóciennik i in. 2021).

Torfowisko Wilczków powstało w dolinie odciętej od aktywnego systemu rzecznej Neru i Warty, a o jego rozwoju decydowało zasilenie wodami gruntowymi (Forysiak 2012). Profil WIL-1 o miąższości 500 cm wiekowo odpowiada okresowi od Allerødu do subatlantyku. Do analizy Cladocera próbki pobrano z rozdzielczością 5 cm. Wyróżnione zostały cztery etapy rozwoju zbiornika. Faza (X1) związana jest z występowaniem form litoralnych. Występują tu głównie gatunki związane z roślinnością wodną (*Camptocercus rectirostris*) i odporne na niekorzystne warunki, takie jak pH do 3,9 (Rybak, Błędzki 2010) (*Eurycercus lamellatus*) oraz niskie temperatury (*Acroperus harpae*). Frekwencja osobników w tej fazie jest największa w całym profilu i miała miejsce sedimentacja torfu mszystego oraz turzycowo-mszystego w Allerødzie i przejściu z młodszego dryasu w Holocen. Kolejny etap (Y1) powiązany jest ze zmianą warunków ekologicznych na torfowisku na początku Holocenu. Frekwencja wioślarek znacznie spada, a w próbkach z głębokości 380–310 cm oraz 290–260 cm zanikają one całkowicie, co wskazuje na spadek poziomu wody w mokradle. Kolejny etap (Y2) wiązany jest z Holocenem, charakteryzował się stosunkowym wzrostem liczebności wioślarek. Pojawiły się gatunki związane z roślinnością wodną, ale poziom wody w takim lokalnym zbiorniku nadal pozostawał niski. Kolejny etap rozwoju (X2), powiązany z przejściem z okresu atlantyckiego do subborealnego, zaznaczył się wzrostem frekwencji i różnorodności gatunkowej Cladocera, nastąpił wzrost poziomu wody w mokradle i zapanowały w tym czasie optymalne warunki dla rozwoju wioślarek (Płóciennik i in. 2015).

Kolejne przykładowe profile prezentują badania wykonane w torfowiskach doliny Grabi. W położonym w dolnym jej odcinku torfowisku Świerczyna analizą Cladocera objęty został rdzeń o miąższości 340 cm, wiekowo obejmujący młodszy dryas i wczesny Holocen. Wyznaczonych zo-

stało siedem faz rozwoju wioślarek, zaś próbki pobierane były z rozdzielczością 4 cm (Pawłowski i in. 2015). Zidentyfikowanych zostało 13 gatunków Cladocera, należących do trzech rodzin: Bosminidae, Daphnidae i Chydoridae. Na głębokości 340–330 cm nie występowały szczątki Cladocera. Faza I (CL 1) charakteryzuje się dominacją gatunków pelagicznych (70%). Wśród gatunków litoralnych dominują gatunki z grupy *arctic species*, wszystko to wskazuje na wysoki poziom wody w zbiorniku, a także zimne warunki wodne. W fazie CL 2 następuje wzrost udziału taksonów litoralnych, a także wahania liczebności gatunków planktonowych, które spowodowane były najprawdopodobniej zmianami poziomu wody w zbiorniku. Faza CL 3 charakteryzuje się wzrostem występowania gatunków związanych z makrofitami/osadami. Dominują gatunki takie jak: *Chydorus sphaericus* i *Alona affinis* oraz *Acroperus harpae*. Występowanie gatunków planktonowych waha się od 0% do 40%, co dowodzi zmian poziomu wody oraz jej niski poziom. W fazie CL 4 następuje spadek frekwencji Cladocera. Podzielona została na dwie podstrefy, gdzie początkowo występowały formy pelagiczne, świadczące o występowaniu strefy otwartej wody, następne próbki świadczą o tym, że poziom wody mógł sukcesywnie się obniżać i przyspieszyć zarastanie powierzchni jeziora, na co wskazuje dominacja gatunków litoralnych. W fazie V (CL 5) następuje tymczasowy wzrost poziomu wody w torfowisku, o czym świadczy między innymi występowanie gatunków *Pleuroxus*, *Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus uncinatus* oraz *Alona guttata*. Faza ta charakteryzuje się naprzemiennym zanikiem i pojawianiem się gatunków Cladocera. Faza VI (CL 6) charakteryzuje się gwałtownym wzrostem frekwencji i różnorodności gatunkowej wioślarek. Pojawiają się także gatunki planktonowe z rodziny Bosminidae. Obecność taksonów takich jak *Alonella excisa*, *Alona guttata* wskazuje na niskie pH. W ostatniej fazie – CL 7 frekwencja wioślarek spada, a także następuje czasowy zanik występowania Cladocera. Występują gatunki litoralne, odporne na niekorzystne warunki, a także niskie pH (*Alonella excisa*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus*).

Torfowisko Pawłowa leży w dość rozległym basenowatym obniżeniu w źródłowym odcinku Grabi. Uzyskany tam rdzeń osadów o miąższości 450 cm wiekowo obejmował okres od najstarszego dryasu do subatlantyku i opróbowany został z 4-centymetrową rozdzielczością. Zidentyfikowanych zostało 20 gatunków Cladocera, należących do czterech rodzin: Bosminidae, Daphniidae,

Sididae oraz Chydoridae. Na podstawie zmienności składu gatunkowego i frekwencji wioślarek wyznaczono osiem faz rozwoju. Faza I (CL 1) korelowana z najstarszym dryasem lub nawet późnym plenivistulianem (Pawłowski 2016) charakteryzowała się niską frekwencją i różnorodnością gatunkową, dominowały w niej taksony związane z makrofitami i osadami dennymi, a gatunki pelagiczne reprezentowane były jedynie przez *Bosmina coregoni*. Faza CL 2 to czas wzmożonego rozwoju liczebności i ilości gatunków Cladocera. Wiekowo odpowiada przejściu z bøllingu w starszy dryas oraz początkowi allerødu. Faza III (CL 3) podzielona została na cztery podfazy (a, b, c, d). Obejmuje wiekowo przejście z młodszego dryasu w allerød. Charakteryzuje się dalszym wzrostem rozwoju wioślarek w zbiorniku, zaś udział gatunków pelagicznych waha się od 0% do 40%, co wskazuje na fluktuacje w poziomie wody w zbiorniku. CL 4 obejmuje schyłek młodszego dryasu oraz przejście z preboreału w boreał. Faza ta podzielona jest na dwie podfazy (a, b). Występują wahania we frekwencji i w różnorodności gatunkowej wioślarek; gatunki planktoniczne występują w zakresie 0–10%, zanika także występowanie *Daphnia pulex*. Faza V (CL 5) to znaczący spadek frekwencji i liczby gatunków Cladocera do 500 osobników/cm³ oraz dwóch dominujących gatunków: *Alona affinis* oraz *Chydorus sphaericus*. Faza ta korelowana jest ze schyłkiem boreału. CL 6 odpowiada wiekowo okresowi atlantykemu, odznacza się dalszą dominacją *Alona affinis* oraz *Chydorus sphaericus* oraz sporadycznym występowaniem trzech gatunków: *Alonella excisa*, *Alona guttata* i *Coronatella rectangula*. W fazie VII (CL 7) występował tylko *Chydorus sphaericus*, natomiast w fazie VIII (CL 8) pojawiają się gatunki związane z makrofitami. Obie te fazy odpowiadają wiekowo okresowi subborealnemu i subatlantyckiemu.

Dyskusja

Położenie analizowanych torfowisk w środkowej Polsce w pasie rzeźby terenu formowanej od czasu ostatniego na tym terenie lądolodu (podczas zimnego piętra warty – zlodowacenia odry; Turkowska 2006) mogłoby sugerować zbliżone warunki kształtowania mis torfowisk. Jednak analiza tych obiektów wykazała znaczne rozbieżności w ich morfogenezie (Forysiak 2012). Zróżnicowane warunki geomorfologiczne przedstawionych torfowisk regionu łódzkiego wynikają przede wszystkim z odmiennego przebiegu zdarzeń geomorfo-

logicznych i paleogeograficznych. To powoduje, że zróżnicowane parametry morfologiczne oraz litologiczne mis torfowisk i ich zlewni wpłynęły na odmienne warunki siedliskowe w wielu analizowanych stanowiskach. Wśród zbadanych mokradel znajdują się zarówno torfowiska limnogeniczne, jak i paludyfikacyjne. Badane torfowiska cechują się dobrym zapisem zmian w późnym wistulianie i początku holocenu. Jednak wyraźniejsze zróżnicowanie warunków zasilania w holoceńskie, skutkujące często brakiem ciągłości akumulacji utworów biogenicznych, jak też zły stan zachowania górnych odcinków badanych rdzeni, wpłynęły na ograniczenie podjętej analizy do wspomnianego powyżej przedziału czasu.

Początek późnego wistulianu, który w regionie łódzkim utożsamiany jest z najstarszym dryasem (Dzieduszyńska, Forysiak 2018), udokumentowano w kilku stanowiskach regionu, ale analizami kopalnych wioślarek objęto osady zdeponowane w tym czasie w profilach w Żabieńcu, Rąbieniu, Ługach i Pawłowej. Najlepiej rozbudowany jest profil z Żabieńca zawierający około 2 m osadów jeziornych przypisanych do pierwszej i drugiej fazy rozwoju wioślarek, zaś wśród szczątków dominują gatunki litoralne, ale okresowo suma gatunków planktonicznych sięga 40% (Pawłowski 2010). Należy jednak wziąć pod uwagę, że w tym profilu spąg osadów zaliczonych do fazy I zalega na głębokości prawie 13 m od dzisiejszej powierzchni torfowiska, a jednocześnie można przyjmować taką właśnie lub zbliżoną maksymalną głębokość jeziora. W profilu Ługi powstała wówczas inicjalna warstwa osadów jeziornych, a w wyróżnionej fazie I *Cladocera* dominował *Chydorus sphaericus* (Forysiak i in. 2023). Jednak ówczesny zbiornik mógł mieć maksymalnie około 3 m głębokości, co z pewnością miało wpływ na możliwość zasiedlenia przez gatunki litoralne. W osadach jeziornych w stanowisku Pawłowa ze schyłku najstarszego dryasu stwierdzono kilka gatunków wioślarek (Pawłowski i in. 2016), jednak zbiornik jeziorny mógł być tam głębszy niż w Ługach.

W bøllingu, w wyniku wyraźnego ocieplenia, w środkowej Polsce degradacji podlegała wieloletnia zmarzlina (Goździk, Konecka-Betley 1992; Manikowska 1995), przyczyniając się do odtworzenia zasilania gruntowego, dającego dobre warunki dla funkcjonowania jezior i rozwoju torfowisk, zwłaszcza w dolinach rzecznych (Forysiak 2012). Duża aktywność procesów rzecznych, prowadzących do rozcinania den dolinnych i rozwój systemu meandrowego, stwarzała z kolei możli-

wości powstawania nowych obniżień jako base-nów sedymentacji osadów biogenicznych. Okres ocieplenia bølling stanowił czas pełniejszego rozwoju organizmów zasiedlających zbiorniki jeziorne i mokradła, siedliska te były kolonizowane także przez nowe gatunki wioślarek. W kilku wspomnianych wyżej stanowiskach doszło do wyraźnego wzrostu liczebności gatunków i stwierdzonych osobników. W Żabieńcu kończyła się już wówczas faza II ich rozwoju, z dominacją gatunków planktonicznych, a wyróżniona następna faza IIIa wskazuje znaczący wzrost frekwencji form litoralnych (Pawłowski 2010). W stanowisku Pawłowa, gdzie ten okres zaliczono również do drugiej fazy rozwoju wioślarek, zapisany jest on w cienkiej warstwie gytii i dominują w niej gatunki związane z makrofitami, podobnie jak w starszej fazie (Pawłowski i in. 2016). W Ługach z bøllingiem związana jest także druga faza rozwoju wioślarek, z dominacją gatunków planktonowych. W kolejnych stanowiskach w tym czasie rozpoczyna się akumulacja osadów jeziornych, tak jak w stanowisku Ner-Zawada, gdzie w inicjalnej fazie rozwoju wioślarek występowało kilka gatunków litoralnych, zaś gatunki planktonowe pojawiały się sporadycznie (Forysiak i in. 2010). W stanowisku Bęczkowice także zaczyna się akumulacja biogeniczna, ale związana jest ona z zabagnieniem rozległego dna doliny Luciąży, gdzie warunki dla rozwoju wioślarek nie były zbyt korzystne (Płóciennik i in. 2021). Tak przedstawione przykłady stanowisk wykazują, że w zbliżonych warunkach klimatycznych o odmiennym składzie gatunkowym wioślarek w tych profilach decydowały lokalne warunki siedliskowe, zależne od czynników, które wpłynęły na cechy geomorfologiczne omawianych zbiorników, ale także sposób zasilania i parametry hydrologiczne ówczesnych jezior i torfowisk.

Ochłodzenie starszego dryasu udokumentowane jest w regionie łódzkim zarówno w osadach jeziorno-torfowiskowych, jak i eolicznych (Forysiak 2012). W dotychczas opracowanych profilach wioślarek nie wyróżnia się ono w sposób znaczący, co wynikać może z krótkiego czasu trwania tej fazy paleoklimatycznej i na ogół cienkich warstw osadów wówczas odłożonych. W profilach o niskiej rozdzielczości udokumentowanie takich krótkotrwałych zmian klimatycznych jest praktycznie niemożliwe. Jedynie stosunkowa wysoka rozdzielczość analizy, tak jak w profilu Pawłowa, pozwala wykazać wpływ ochłodzenia na skład gatunkowy wioślarek (Pawłowski i in. 2016). Aby jednak wykazać, czy ta krótkotrwała

faza chłodna miała odbicie w składzie gatunkowym wioślarek i jak wyglądała sekwencja wkraczania lub zaniku poszczególnych gatunków, niezbędne są badania o jeszcze większej, najlepiej jednocentymetrowej rozdzielczości, takie jak podjęto dla nowego rdzenia ze stanowiska Żabieniec (Rudna i in. 2023).

Ocieplenie podczas allerødu w wielu profilach analiz kopalnych wioślarek zaliczane jest generalnie do stosunkowo długotrwałych faz zasiedlania i ich obecności w zbiornikach. Odcinek tego ocieplenia łączony jest wspólnie z wcześniejszym okresem, tak jak w stanowisku Żabieniec, gdzie w obrębie fazy III ujęto sekwencję trwającą powyżej 3000 lat (Pawłowski 2010). Podobnie jest w stanowisku Ługi, gdzie faza trzecia obejmuje starszy dryas i allerød, ale w stanowisku Korzeń połączona jest wraz z kolejnym ochłodzeniem – młodszego dryasu (Pawłowski 2012). W profilu Ner-Zawada inicjalna faza rozwoju *Cladocera* w całości mieści się w allerødzie (Forysiak i in. 2010). W części z wymienionych stanowisk jest to podyktowane rzeczywiście niewielką odrębnością zapisu allerødu, lecz może to jednak wynikać także z braku możliwości precyzyjniejszego wskazania przejść między ciepłym allerødem i chłodniejszymi okresami, które ogranicza zbyt mała rozdzielczość badań. Problem ten częściowo rozwiązany jest przez wydzielanie podfaz. W profilu Żabieniec wyraźny, ale krótkotrwały wzrost udziału gatunków planktonicznych, gdzie umieszczono granicę między podfazą IIIa i IIIb może wskazywać pozycję starszego dryasu i początku allerødu (Pawłowski 2010). Jednak brak wystarczającej precyzji datowania nie daje możliwości dokładniejszego odniesienia tego epizodu do schematu stratygraficznego; może to być jednak także efekt zmian wilgotnościowych w tym właśnie czasie. W profilu Pawłowa przejście z allerødu w młodszy dryas jest bardzo wyraźnie zaznaczone zanikiem wcześniej dokumentowanych gatunków i niemal pełną dominacją *Coronatella rectangulata* (Pawłowski i in. 2018).

Ochłodzenie młodszego dryasu wyraźnie zapisane jest na stanowisku Żabieniec, gdzie następuje gwałtowny spadek frekwencji i ilości gatunków *Cladocera*. Dominują gatunki litoralne i zimnotolerancyjne (*Alonella nana*, *Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*). W trakcie młodszego dryasu na stanowisku Ługi nastąpiło przekształcenie w torfowisko, co widoczne jest w składzie gatunkowym wioślarek. Skład gatunkowy na obu stanowiskach jest dość podobny. Natomiast torfowisko Korzeń w tym czasie charakteryzuje się w swojej inicjalnej fazie rozwoju znacznie niższym bogac-

stwem gatunkowym, jednak również pojawiają się zarówno gatunki planktonowe, jak i litoralne, które zdecydowanie dominują. W przeciwieństwie do stanowisk Ługi i Żabieniec przejście od zapisu późnego vistulianu do holocenu w torfowisku Korzeń odznacza się zanikiem gatunków planktonowych i występowaniem tylko kilku gatunków litoralnych, głównie odpornych na niekorzystne warunki środowiskowe.

Przejście z młodszego dryasu w holocen jest wyraźnie zaznaczone w większości stanowisk. W torfowisku Żabieniec objawia się ona szybkim wzrostem liczby gatunków i form planktonicznych oraz pojawieniem się form ciepłolubnych. Przejście to podobnie wygląda w torfowisku Ługi. Jest to tendencja szeroko opisywana na wielu stanowiskach w całej Polsce (Szeroczyńska, Zawisza 2007; Pawłowski 2010). W przeciwieństwie do stanowisk Ługi i Żabieniec przejście w holocen w torfowisku Korzeń odznacza się zanikiem gatunków planktonowych i występowaniem tylko kilku gatunków litoralnych, głównie odpornych na niekorzystne warunki środowiskowe.

Brak synchroniczności zmian siedliskowych w misach torfowisk sugeruje, że globalne zmiany klimatyczne nie były decydującym czynnikiem dla zaniku otwartej toni wody w jeziorach i wkraczania zbiorowisk telmatycznych. Ważniejszą rolę odgrywać mogły lokalne zmiany hydrologiczne – wydajności i reżimu zasilania tych pierwotnych jezior, ale też procesy geomorfologiczne – głównie rzeczne, ale też eoliczne czy stokowe, które wpływały na zmiany położenia poziomów wodonośnych, zasilających zbiorniki. Współczesne różnice klimatyczne, a prawdopodobnie także w późnym vistulanie na obszarze obejmującym badane torfowiska, są i były na tyle nieznaczne, że nie mogą uzasadnić tak wyraźnych różnic w zasiedleniu mokradeł przez *Cladocera*. Wobec tego wynikać muszą one z różnic siedliskowych, a te mogły być spowodowane przez różne drogi zasilania wodami. W mokradłach gdzie było możliwe zasilanie wodami gruntowymi, na przykład Ner-Zawada, Świerczyna czy Pawłowa, uzasadniony jest udział gatunków zimnolubnych, gdyż wody gruntowe cechowały się relatywnie niższymi temperaturami. A z kolei zbiornik jeziorny, który znajdował się w późnym vistulanie w Żabieńcu, miał prawdopodobnie głównie zasilanie opadowe, więc i temperatury wody mogły być relatywnie wyższe w tym samym czasie niż w innych obiektach, zwłaszcza w sezonach letnich. Innym elementem, którego wpływ na warunki siedliskowe także mógł być istotny, są warunki geologiczne zlewni mokradeł. Przejawiać

się one mogły w nieco innym składzie chemicznym materiału mineralnego, jaki dostawał się wraz z wodą do mis mokradeł i modyfikował warunki siedliskowe (Okupny 2023). Z kolei cechy geomorfologiczne obszaru mokradeł i ich otoczenia wpływać mogły nie tylko na warunki zasilania wodnego, także jego stabilność i możliwości akumulacji materiału biogenicznego, ale też aktywność procesów morfologicznych, zwłaszcza w chłodniejszych fazach późnego vistulianu. To wpływało na wielkość i rozkład materiału mineralnego, jaki doprowadzany był do obniżen przez procesy stokowe, eoliczne lub rzeczne.

Wobec powyżej sformułowanych stwierdzeń uznać należy, że jedynie wysokorozdzielcze analizy Cladocera i ich precyzyjne odniesienie do wieku osadów, a następnie do rekonstruowanych na danym terenie zmian klimatycznych, da możliwość oddzielenia przejawów fluktuacji klimatycznych (termicznych i opadowych) od zmian lokalnych warunków siedliskowych dla wioślarek. Niezbędne jest także wykonanie analizy palinologicznej osadów w podobnej rozdzielczości, dającej możliwości precyzyjnego odnoszenia się do zmian szaty roślinnej. Zastosowanie również innych analiz paleoekologicznych z pewnością umożliwi wielowskaźnikowe interpretacje. Porównanie rekonstrukcji składu gatunkowego Cladocera ze stanowisk o odmiennych cechach geomorfologicznych, geologicznych i siedliskowych pozwoli udokumentować różne reakcje zbiorowisk wioślarek żyjących w tych samych warunkach klimatycznych, zwłaszcza w okresach gwałtownych zmian klimatycznych (termiczno-wilgotnościowych), kiedy te regionalne zmiany mają takie same tendencje i zakresy. Dzięki takiemu podejściu możliwe będzie także stworzenie precyzyjnych modeli zmian w składzie gatunkowym Cladocera, które rozwijały się w różnych siedliskach, a także znalezienie prawidłowości w składzie gatunkowym wioślarek, które są charakterystyczne dla danego obszaru – w tym przypadku regionu łódzkiego. Takie modele istnieją dla analiz palinologicznych i kopalnych Chironomidae i zostały zastosowane dla stanowisk z regionu łódzkiego (na przykład Płóciennik i in. 2015, 2021), dlatego wydaje się właściwe podjęcie takich prób dla kopalnych Cladocera.

Wnioski

Torfowiska regionu łódzkiego wykazują znaczne zróżnicowanie genetyczne kopalnych obniżen w jakich powstały. Wynika to głównie z różnic w rodzaju i przebiegu procesów geomorfologicznych jakie je uformowały, ale też różnego rozwoju paleogeograficznego tych miejsc. Dominują torfowiska położone w dolinach, choć wśród nich także zaznacza się zróżnicowanie pod względem wielkości, miąższości osadów biogenicznych i przebiegu procesów zabagniania. Znacznie mniej jest mokradeł położonych w obrębie wysoczyzn, a ich misy mogły być kształtowane pierwotnie przez procesy lodowcowe, a następnie modyfikowane zarówno przez procesy peryglacjalne, jak i stokowe czy eoliczne.

Zróżnicowanie geomorfologiczne i geologiczne badanych mokradeł, wpływając na różne warunki wilgotnościowe i sposoby zasilania mis torfowisk wodami, kształtowały warunki siedliskowe określające możliwości zasiedlania paleojezior i mokradeł przez organizmy roślinne i zwierzęce.

Osady biogeniczne w torfowiskach regionu łódzkiego reprezentowane są przez gytie i torfy o różnych rodzajach i miąższości warstw. Najstarsze warstwy sięgają przełomu plenivistulianu i późnego vistulianu, następne reprezentują kolejne fazy klimatyczne późnego vistulianu oraz holocenu do współczesności. Jednak formowanie różnych typów gytii, jako efekt funkcjonowania jezior, transformacja jezior w torfowiska czy powstawanie różnych typów torfów nie było synchroniczne w badanych stanowiskach. Wynikało to bowiem przede wszystkim z różnych warunków siedliskowych i geomorfologicznych, a w minimalnym stopniu ze zmian klimatycznych.

Wymienione warunki wpływały na zasiedlanie mokradeł i paleojezior przez organizmy zwierzęce, między innymi wioślarki, których szczątki były analizowane w prezentowanych stanowiskach regionu łódzkiego. Stwierdzono znaczne zróżnicowanie składu gatunkowego, jak i liczebności osobników w badanych rdzeniach osadów. Wyróżnione w poszczególnych profilach fazy rozwojowe zgrupowań Cladocera wykazują silne związki z lokalnymi warunkami siedliskowymi, zaś stosowane w paleoekologii vistulianu i holocenu fazy klimatyczne nie znajdują klarownego odbicia w stratygrafii kopalnych wioślarek.

Region łódzki pod względem rozpoznania historii zasiedlenia i zmienności gatunkowej wioślarek można uznać za dobrze rozpoznany. Jednak pomimo tego, rozdzielczość opracowanych profili jest w większości stanowisk zbyt niska, aby móc wnioskować o krótkotrwałych zmianach warunków czy szybkości reakcji tych organizmów na zmiany środowiskowe, w tym także na zmiany klimatyczne.

Istnieje uzasadniona potrzeba wykonywania dalszych analiz kopalnych Cladocera, zarówno w obrębie już badanych obiektów, jak i na nowo rozpoznawanych stanowiskach osadów biogenicznych, ale w wysokiej rozdzielczości, z zastosowaniem pełnego opróbowania rdzeni osadów. To pozwoli na uchwycenie całości obrazu zmian frekwencji i gatunków wioślarek i przełożyć się na większe możliwości interpretacyjne takich wyników, pozwalających na szersze zastosowanie analiz Cladocera w tworzeniu modeli zmian paleoekologicznych. Podjęta próba takiego podejścia metodycznego dla profilu Żabieniec umożliwiła precyzyjne odtworzenie zmian siedliskowych w odcinkach wyraźnych zmian klimatycznych w późnym wistulianie oraz na przełomie młodszego dryasu i holocenu.

Literatura

- Balwierz Z. 1980. Analiza palinologiczna późnoglacialnych i holocenijskich osadów z torfowiska w Napoleonowie. *Acta Universitatis Lodzensis* 22(2): 151-157.
- Charmann D. 2002. Peatlands and environmental change. John Wiley and Sons.
- Dzieduszyńska D., Forysiak J. 2018. Chronostratigraphy of the Late Vistulian in Central Poland and the correlation with Vistulian glacial phases. *Studia Quaternaria* 36(2): 137-145.
- Forysiak J. 2012. Zapis zmian środowiska przyrodniczego późnego wistulianu i holocenu w osadach torfowisk regionu łódzkiego. *Acta Geographica Lodziensia* 99.
- Forysiak J., Obremska M., Pawłowski D., Kittel P. 2010. Late Vistulian and Holocene changes in the Ner river valley in light of geological and palaeoecological data from the Ner-Zawada peatland. *Geologija* 52(1-4): 25-33.
- Forysiak J., Okupny D., Obremska M., Antczak-Orlewska O., Płóciennik M., Pawłowski D., Baradyn D., Kotrys B., Luoto T.P., Nevalainen L., Borówka R.K. 2023. Changes in habitat conditions in a Late Glacial fluvio-genic lake in response to climatic fluctuations (Warta River valley, central Poland). *Geological Quarterly* 67: 1.
- Fryer G. 1968. Evolution and Adaptive Radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A Study in Comparative Functional Morphology and Ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 254(795): 221-382.
- Goździk J. 1974. Osady pełni würmu w zagłębieniu jeziornym w Napoleonowie. Pierwsze krajowe sympozjum paleolimnologiczne we Włocławku. Streszczenia referatów i komunikatów, Warszawa.
- Goździk J., Konecka-Betley K. 1992. Późnovistuliańskie utwory węglanowe w zagłębieniach bezodpływowych rejonu kopalni Bełchatów. Część I. Geneza i stratygrafia. *Roczniki Gleboznawcze* 43(3-4): 103-112.
- Klatkowska H. 1990. Występowanie eemskich osadów organicznych i uwagi o paleomorfologii środkowej Polski u schyłku warty i podczas eemu. *Acta Geographica Lodziensia* 61: 8-18.
- Korhola A., Tikkanen M., Weckström J. 2005. Quantification of Holocene Lake-Level Changes in Finnish Lapland Using a Cladocera-Lake Depth Transfer Model. *Journal of Paleolimnology* 34: 175-190.
- Krauzlis K. 1975. Wpływ młodoczwartorzędowych ruchów tektonicznych na morfologię i budowę wewnętrzną tarasów środkowej Warty. I Krajowe Sympozjum „Współczesne i neotektoniczne ruchy skorupy ziemskiej w Polsce”, Warszawa: 239-253.
- Locke A., Sprules W.G. 2000. Effects of Acidic PH and Phytoplankton on Survival and Condition of *Bosmina Longirostris* and *Daphnia Pulex*. *Hydrobiologia* 437: 187-196.
- Lotter A.F., Birks H.J.B., Hofmann W., Marchetto A. 1997. Modern Diatom, Cladocera, Chironomid and Chrysophyte Cyst Assemblages as Quantitative Indicators for the Reconstruction of Past Environmental Conditions in the Alps. I. Climate. *Journal of Paleolimnology* 18: 395-420.
- Manikowska B. 1995. Aeolian activity differentiation in the area of Poland during the period 20-8 ka BP. *Biuletyn Peryglacjalny* 34: 125-165.
- Okupny D. 2023. Geochemical characteristics of Late Glacial and Holocene biogenic sediments in central Poland and implications for reconstructing the palaeoenvironment. *Acta Geographica Lodziensia* 113: 47-76.

- Pawłowski D. 2010. Analiza Cladocera z torfowiska Żabieniec. W: J. Twardy, S. Żurek, J. Forysiak (red.) *Torfowisko Żabieniec: Warunki naturalne, rozwój i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach*. Bogucki Wyd. Naukowe, Poznań: 129-139.
- Pawłowski D., Kloss M., Obremska M., Szymanowski M., Żurek S. 2012. Evolution of small valley mire in central Poland as a result of hydroclimatic oscillations. *Geochronometria* 39: 133-148.
- Pawłowski D., Kowalewski G., Milecka K., Płóciennik M., Woszczyk M., Zieliński T., Okupny D., Włodarski W., Forysiak J. 2015. A reconstruction of the palaeohydrological conditions of a flood-plain: a multi-proxy study from the Grabia River valley mire, central Poland. *Boreas* 44(3): 543-562.
- Pawłowski D., Borówka R.K., Kowalewski G.A., Luoto T.P., Milecka K., Nevalainen L., Zieliński T. 2016. Late Weichselian and Holocene record of the paleoenvironmental changes in a small river valley in Central Poland. *Quaternary Science Reviews* 135: 24-40.
- Petera-Zganiacz J., Dzieduszyńska D., Milecka K., Okupny D., Słowiński M., Michczyńska D., Forysiak J., Twardy J. 2022. Climate and abiotic landscape controls of Younger Dryas environmental variability based on a terrestrial archive (the Żabieniec mire, Central Poland). *Catena* 219.
- Płóciennik M., Kruk A., Forysiak J., Pawłowski D., Mianowicz K., Elias S., Borówka R.K., Kloss M., Obremska M., Coope R., Krąpiec M., Kittel P., Żurek S. 2015. Fen ecosystem responses to water-level fluctuations during the early and middle Holocene in central Europe: a case study from Wilczków, Poland. *Boreas* 44: 721-740.
- Płóciennik M., Jakiel A., Forysiak J., Kittel P., Płaza D.K., Okupny D., Pawłowski D., Obremska M., Brooks S.J., Kotrys B., Luoto T.P. 2021. Multi-proxy inferred hydroclimatic conditions at Bęczkowice fen (central Poland); the influence of fluvial processes and human activity in the stone age. *Acta Geographica Lodziensia* 111: 135-157.
- Roman M. 2016. Pojezierze eemskie: uwagi o genezie i zaniku jezior polodowcowych centralnej Polski. *Acta Geographica Lodziensia* 105: 11-25.
- Rudna M., Wojewódka-Przybył M., Forysiak J., Milecka K., Okupny D. 2023. Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition. *Water* 15(2): 348.
- Rybak J.I., Błędzki L.A. 2010. Słodkowodne Skorupiaki Planktonowe. Klucz Do Oznaczenia Gatunków. Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Rydin H., Jeglum J. 2006. The biology of peatlands. Oxford University Press, Oxford, Nowy Jork.
- Stańczykowska A. 1979. Zwierzęta bezkręgowie naszych wód. WSiP, Warszawa.
- Szeroczyńska K. 1991. Impact of Prehistoric Settlements on the Cladocera in the Sediments of Lakes Suszek, Błędowo, and Skrzetuszewskie. W: V. Kořínek, D.G. Frey (red.) *Biology of Cladocera*. Springer: 105-114.
- Szeroczyńska K. 1998. Wioślarki (Cladocera, Crustacea) jako źródło informacji w badaniach osadów jeziornych. *Studia Limnologica et Telmatologica* 112: 9-28.
- Szeroczyńska K. 2002. Human impact on lakes recorded in the remains of Cladocera (Crustacea). *Quaternary International* 95-96: 165-174.
- Szeroczyńska K., Zawisza E. 2007. Paleolimnologia – historia rozwoju jezior w Polsce w świetle badań fauny wioślarek. *Studia Limnologica et Telmatologica* 1(1): 51-60.
- Tobolski K. 2000. Przewodnik do oznaczania torfów i osadów jeziornych. PWN, Warszawa.
- Turkowska K. 2006. Geomorfologia regionu łódzkiego. Wyd. Uniwersytetu Łódzkiego.
- Twardy J., Żurek S., Forysiak J. 2010. Torfowisko Żabieniec: Warunki naturalne, rozwój i zapis zmian paleoekologicznych w jego osadach; Bogucki Wyd. Naukowe, Poznań.
- Wasylikowa K., 1964. Roślinność i klimat późnego glacjału w środkowej Polsce na podstawie badań w Witowie koło Łęczycy. *Biuletyn Peryglacjalny* 13: 261-417.
- Wasylikowa K. 2011. Wiek osadów spągowych torfowiska Silne Bagno koło Witowa w świetle analizy pyłkowej. Warsztaty Naukowe „Torfowiska w krajobrazie przekształconym – funkcjonowanie i ochrona”. Wawrzekowizna, 1–3 czerwca 2011: 93-94.
- Żurek S. 1987. Złoże torfowe Polski na tle stref torfowych Europy. *Dokumentacja Geograficzna* 4: 1-84.

Summary

Until the end of the 20th century, peatlands in the Łódź region had rarely been the subject of palaeogeographical and palaeobotanical research focused on the analysis of biogenic sediments and palaeoenvironmental reconstructions. This state of research on the region's peatlands resulted from the relatively small percentage of wetlands in the region; according to Żurek (1987), this was about 2% of the area, but a much more important reason is the very poor state of preservation of the wetlands. The long-term development of filling peatlands depressions in the region, dating back even to the end of the Plenivistulian, makes the profiles of biogenic formations very well suited to palaeoecological analyses of the Late Vistulian and Holocene (Forysiak 2012).

Among the more than thirty peatlands in the region examined, the vast majority are limnogenic in nature (Forysiak 2012), and peat formation generally occurred in the Holocene, but at several sites peat accumulation began already at the end of the Late Vistulian. The lack of synchronicity of habitat changes in peatlands suggests that global climate changes were not a decisive determinant of the entry of telmatic communities. Rather, a more important role can be attributed to local hydrological changes and geomorphological processes that influenced changes in the position of aquifers supplying these wetlands. A very important feature of the peatlands depressions in the Łódź region is their great diversity of geomorphological forms. This translates into the habitat characteristics of lakes or peatlands that function in such depressions and differences in the species composition of plants and fauna living in these ecosystems (Tobolski 2000).

One of the components of the plankton of lakes and well-functioning wetlands are cladocerans (Cladocera), which also have a very important value as indicator species and are an important source of data for creating paleoenvironmental reconstructions of the Late Quaternary. The first analysis of fossil Cladocera in peatlands in the Łódź region was performed by Pawłowski (2010) for the Żabieniec profile. In the following years, several dozen profiles were developed for other objects (Table 1), thanks to which studies of fossil Cladocera, together with palynological analyses and characteristics of sediment geochemistry, are the most frequently performed pa-

laeoecological analyses for biogenic profiles of the region.

Among the analysed peatlands in the region, the most numerous are valley peatlands, which also occupy the largest area. They are developed in river valleys currently being shaped by fluvial processes, but they also function in valleys that are excluded from the river system. Peatlands located on uplands also occur within morphological forms of diverse origins (Forysiak 2012). There are few examples of modern wetlands that were created in undrained basins of post-glacial origin.

The diverse morphological and lithological parameters of peatlands depressions and their catchments resulted in differences in habitat conditions among many of the analysed sites. This means that the examined wetlands include both limnogenic and paludifying peatland. The majority of peatlands in their depressions contain bottom sequences (Forysiak 2012). The beginning of the Late Vistulian, which in the Łódź region is identified with the Oldest Dryas (Dzieduszyńska, Forysiak 2018), was documented at several localities in the region, but the analyses of fossil Cladocera covered sediments deposited at that time in the profiles in Żabieniec, Rąbień, Ługi and Pawłowa. The best developed profile is from Żabieniec and contains ~2 m of lake sediments.

The Bølling warming period was a time of more complete development of biogenic accumulation basins, both in lake basins of the studied sites and in paludification peatlands, and these habitats were colonised by Cladocera. In several of the above-mentioned sites, there was a significant increase in the number of species and individuals recorded. The cooling of the Older Dryas does not stand out significantly in the cladoceran profiles (Pawłowski *et al.* 2016), which may be due to the short duration of this palaeoclimatic phase and the generally thin layers of sediments deposited at that time. The warming of the Allerød in the analysed fossil profiles of cladocerans is generally attributed to relatively long phases of colonisation of basins (Fig. 2), numerous species and quantity represented.

The cooling of the Younger Dryas is clearly recorded at the Żabieniec site, where there is a sharp decline in the frequency and number of Cladocera species. Littoral and cold-tolerant species dominate. During the Younger Dryas, the Ługi site was transformed into a peat bog, which is visible in the species composition of its Cladocera. Unlike the Ługi and Żabieniec sites, the transition to the Holocene in the Korzeń peatland is characterised by the disappearance

of planktonic species and the occurrence of only a few littoral species, mainly those resistant to unfavourable environmental conditions.

The transition from the Younger Dryas to the Holocene is clearly marked in most sites. In the Żabieniec peatbog, it is manifested by a rapid increase in the number of planktonic species and forms and the appearance of thermophilic forms. A similar situation pertains in the Ługi

peatland. This is a tendency widely described at many sites throughout Poland (Szeroczyńska, Zawisza 2007; Pawłowski 2010). In contrast to the sites of Ługi and Żabieniec, the transition to the Holocene at Korzeń is characterised by the disappearance of planktonic species and the occurrence of only a few littoral species, mainly those resistant to unfavourable environmental conditions.

Article

Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition

Marta Rudna ^{1,2,*} , Marta Wojewódka-Przybył ³ , Jacek Forysiak ² , Krystyna Milecka ⁴ 
and Daniel Okupny ⁵ 

¹ Doctoral School of Exact and Natural Sciences, University of Lodz, Banacha 12/16, 90-237 Łódź, Poland

² Department of Geology and Geomorphology, Faculty of Geographical Sciences, University of Lodz, Prezydenta Gabriela Narutowicza 88, 90-139 Łódź, Poland

³ Institute of Geological Sciences Polish Academy of Sciences, Twarda 51/55, 00-818 Warsaw, Poland

⁴ Faculty of Geographical and Geological Sciences, Institute of Geoecology and Geoinformation, Adam Mickiewicz University, Bogumiła Krygowskiego 10, 61-680 Poznań, Poland

⁵ Institute of Marine and Environmental Sciences, University of Szczecin, Mickiewicza 18, 70-383 Szczecin, Poland

* Correspondence: marta.rudna@edu.uni.lodz.pl

Abstract: This article aims to trace in detail the periods of rapid changes during the Late Glacial period based on a subfossil Cladocera analysis and a palynological, geochemical, and statistical analysis. At the end of the Older Dryas, the water level in the reservoir was low, with quite cold waters and inconvenient conditions for developing Cladocera-dominated cold-tolerant species. The beginning of the Alleröd is marked by increasing vegetation density and a rising water temperature, with favorable conditions for developing rare species. At its end, there was a large diversity of species, along with the quite deep and rather mesotrophic nature of the water body. The beginning of the Younger Dryas is a shift back to conditions similar to those noticed during the Older Dryas. The shift to Holocene is manifested by a rapid increase in the number of species and abundance of planktonic forms that appeared before the Holocene onset. The high resolution of the research (1 cm sampling) allowed us to set up more precisely the boundaries between the stadials and interstadials of the Late Glacial and to find some species which were found in the sediment earlier than in previous studies.

Keywords: subfossil Cladocera; high resolution; geochemistry; Late Glacial; Older Dryas/Alleröd transition; Alleröd/Younger Dryas transition; Younger Dryas/Holocene transition; Żabieniec mire



Citation: Rudna, M.; Wojewódka-Przybył, M.; Forysiak, J.; Milecka, K.; Okupny, D. Cladocera Responses to the Climate-Forced Abrupt Environmental Changes Related to the Late Glacial/Holocene Transition. *Water* **2023**, *15*, 348. <https://doi.org/10.3390/w15020348>

Academic Editor: Marina Marcella Manca

Received: 29 November 2022

Revised: 30 December 2022

Accepted: 11 January 2023

Published: 14 January 2023



Copyright: © 2023 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

One of Earth science's most discussed research topics is contemporary climate change and related environmental transformations. Global warming, for instance, affects aquatic plants and animals, forcing complex cause–effects chains [1] and altering their habitat. The response of organisms to climate-induced changes is highly variable and, by this, less predictable than physical or chemical environmental parameters. Although substantial progress has been made in understanding aquatic biota responses to climate-related environmental changes, high-resolution and long-term records (e.g., lake sediment cores) are still needed. For instance, the outcomes of a paleolimnological analysis allow us to recognize and reproduce changes in climatic and environmental conditions over past geological periods.

The youngest period in geological history (Quaternary) has been punctuated by the glacial–interglacial cycles. According to Milankovic's theory, these cycles last about 100,000 years, and about 90,000 fall on glaciation [2]. Glacial intervals, however, are heterogeneous, and paleoclimatic records may distinguish phases of warmer and colder conditions.

In Poland, the Last Glacial Maximum (LGM) occurred about 21–20 ka BP years ago [3] and has been archived in many paleorecords. In the Łódź region (Central Poland), for instance, the LGM was identified in sediment profiles spanning the period from the Middle Weichselian to the Kamion Phase—corresponding to the Epe Phase in Denmark [4,5]. The transition from the Late Glacial (the youngest part of the last glaciation) to the Early Holocene ranged from about 17,000 to about 8200 years ago and was marked by abrupt climate fluctuations, manifested by alternating cold (stadials) and warm (interstadials) periods [5–9]. These rapid climatic alterations were related to the transitions between Oldest Dryas/Bölling, Bölling/Older Dryas, Older Dryas/Alleröd, Alleröd/Younger Dryas, and Younger Dryas/Early Holocene, and they varied in their amplitude. Consequently, the course of climate changes over the shift from the Late Glacial to the Holocene was very complicated, as evidenced in ice-core or palynological records [10,11]. This is particularly well seen in Greenland's ice cores, for which oxygen isotope analyses were performed. The constructed oxygen curves are considered to reflect global (thermal) climate changes [12]. It is noteworthy that the last glacial–interglacial climate variability also had numerous environmental consequences for inland waters, encompassing their abiotic and biotic factors. Cold–dry stages, for instance, induced the lake level to drop, leading to the rearrangement of biota structure (often simplifying it), with the domination of cold-tolerant species. In contrast, warmer stages promoted more species-rich biota assemblages [13–17].

The time intervals of a highly dynamic climate, such as those reported during the Late Glacial/Holocene transition, are especially interesting because they may constitute a model of current and potential future climate changes and address the questions about the origins of environmental changes during past climate events. Therefore, analyzing past climate oscillations may help us (1) to understand and explain the causes of the current changes occurring in nature, (2) to distinguish between natural appearing climate changes and human-induced ones, (3) to answer the question of whether past climate modifications are analogous to current ones, and (4) to understand in depth and determine ecosystems resilience and resistance to climate-induced environmental disturbances. Such knowledge is crucial for predicting future changes in freshwater ecosystems forced by climate warming and mitigating their negative consequences. A high-resolution sampling of sediment cores can provide detailed information on the course of environmental changes during climate events [18]. Such an approach seems particularly important for paleorecords spanning the Late Glacial/Holocene transition [16]. Unfortunately, previous analyses often involved point sampling of sediment cores at a resolution of 4 to 10 cm, which does not display the continuity of changes, meaning that the reconstructed picture is incomplete. In such an approach, the difference in age between successive samples can be even 100 or 200 years. Such resolution is insufficient in the case of abrupt climate changes, such as during the Late Glacial/Holocene transition. For instance, transitions from cold to warm conditions last much shorter; for example, the climate shift during the transition between Oldest Dryas and Bölling lasted only a few years [10]. The newest research of the sediments of the Lake Gościąg based on microfacies, isotope analysis, and paleoclimatic reconstructions showed that the temperature reduction at the beginning of the Younger Dryas lasted 180 years, while the final warming lasted only 70 years [19]. Consequently, rapid climate changes may push freshwater ecosystems into a new mode. It acts on the biota structure, productivity, and function of water bodies. Therefore, palaeoecological studies of the last transition from a glacial to an interglacial have analyzed various fossil organisms.

One of the most abundant and diverse aquatic groups—and, thus, one of the most useful to infer the past climate and environmental conditions—is Cladocera, also called water fleas [20]. These microcrustaceans inhabit almost all types of freshwater ecosystems in pelagic and littoral zones and react quickly to environmental changes. Because their chitinous exoskeletons are usually well preserved in sediments, they are valuable proxies for reconstruction purposes [21]. These tiny animals are susceptible to such environmental factors as water depth [22], pH [23], trophic state [24], and temperature [25]. Consequently, water fleas' subfossil remains can track long-term environmental changes. The analysis of

subfossil Cladocera remains works very well in paleoclimatic and paleoecological studies, as proved by numerous research conducted worldwide. For instance, in Central Poland, such studies were undertaken for the sites Koźmin Las [26], Żabieniec [27], Rąbień [28], and Ner-Zawada [29] and revealed a significant alteration within Cladocera fauna that was both directly and indirectly related to climate variability.

This article presents new high-resolution data from the Żabieniec mire (Central Poland) obtained within the revisited study. An analysis was performed at the 1 cm resolution for the newly collected core. Re-examining scientifically important study sites at a higher resolution and/or using new methods is becoming a more common approach for providing new data and/or more accurate results (e.g., Lake Gościąg [19]).

Herein, we focused on the three sections of the 12 m long profile (from depth 940 to 970 cm, 895 to 925 cm, and 765 to 799 cm), assuming that they correspond to periods of rapid climatic and environmental changes. The central part of the research constituted analyses of subfossil Cladocera remains at the 10–20-year resolution (sampling every 1 cm). A subfossil Cladocera analysis was supplemented with a palynological and geochemical analysis and statistical techniques. An appropriate numerical analysis allowed us to track the relationship between environmental factors and Cladocera data during the Alleröd/Younger Dryas and Younger Dryas/Holocene transitions. This approach is novel, contrary to the previous study of the Żabieniec site.

The study's objectives were (1) to examine the role of local habitat conditions in shaping species composition and its succession during rapid climate changes and (2) to provide precise and high-resolution data on how lake and peatland basins responded to the rapid climate changes during the Late Glacial/Holocene transition. The last reason for undertaking the research was (3) to verify whether the sampling density would provide more accurate information on the nature of changes within the reservoir and its surroundings compared to studies in the lower resolution.

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

Żabieniec mire is located in Central Poland (Figure 1), within a glaciogenic landscape, and was created in the melt-out basin, about the kettle-hole shape [30,31]. The depression of the mire is located in the central part of the melt-out area, where over a dozen small buried depressions were documented [30]. Glacial and glaciofluvial hills surround this area, with slopes reaching nearby the bog. There is a watershed between the Mrożyca river and the Mroga river basins. The lithology of bog-buried depression is well-known [30,32]. The lower part of the filling is lake deposits: sand with slit and gyttja layers. The upper section is peat, and lacustrine sedimentation started in the early Late Weichselian. Previous research has shown that Cladocera remains were present in the sediment from the end of the Plenivistulian to Holocene [15].

In mire depression, biogenic sediments of all the Late Glacial and Holocene were deposited, with continuous accumulation. Lacustrine deposits accumulated up to the middle of the Subboreal period [9], and the following were deposited peat layers [31].

Żabieniec mire is in the middle of a closed denudational system that was active during the Late Glacial, including the Younger Dryas. Intensified mechanical denudation processes were predominantly active, combined with wind operation [33,34]. Long primarily sandy and silty slopes of glacial forms surrounding the depression were subject to denudation. The material resultant in this process formed covers in lower parts of slopes and became part of the lacustrine filling-silt, and occasionally very fine sand, as a mineral admixture in gyttja, filled the Żabieniec kettle-hole.

2.2. Coring and Subsampling

The deposits of Żabieniec mire in the coring spot Z-2 (Figure 1) consist of sequences of peat (0–380 cm) and gyttja (380–1240 cm), so the general thickness of biogenic deposits is about 12.4 m [33]. The core (Z-3) from the central part of the mire was collected by using

a Więckowski piston corer in 2018, and, afterward, it was divided and subsampled in a laboratory into 1 cm slices for proxy analyses.

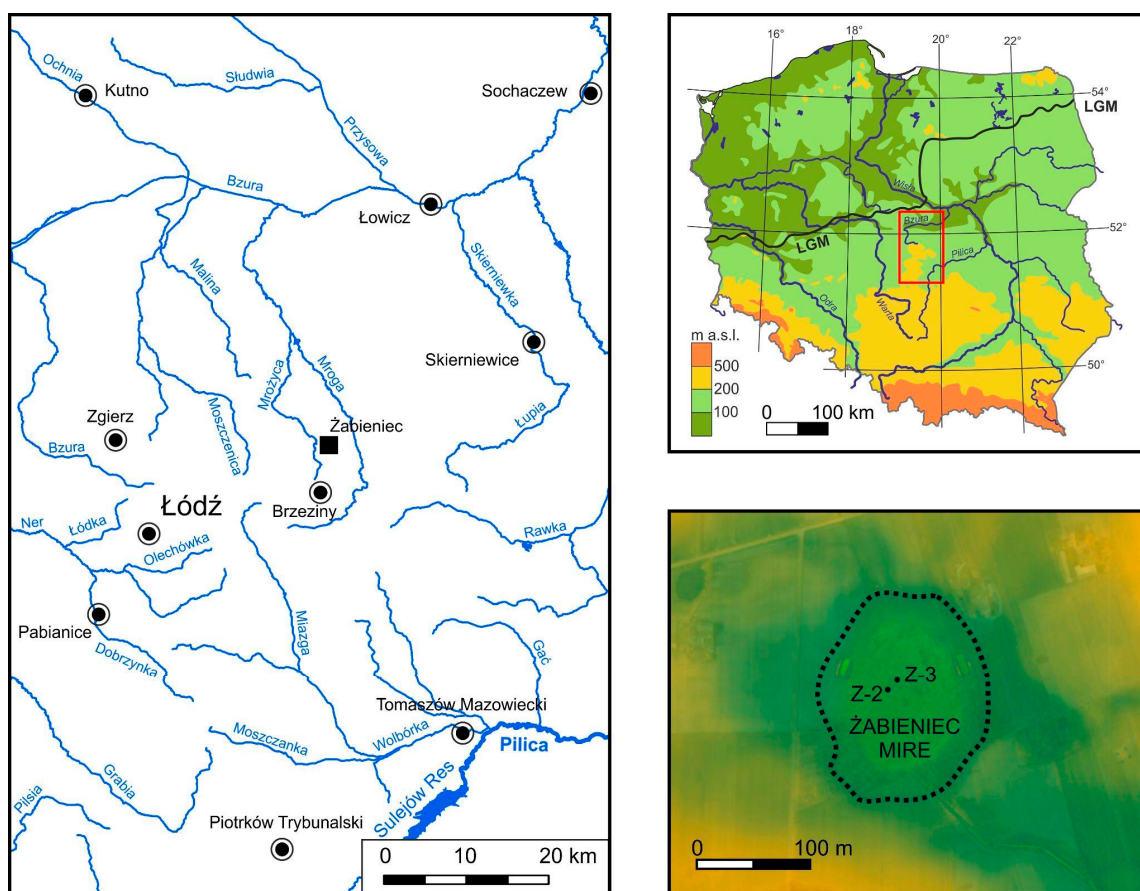


Figure 1. Locality of the study site (Żabieniec mire).

2.3. Geochronology

The Żabieniec sediment core chronology was established based on ^{14}C AMS in the Gliwice Radiocarbon Laboratory (GdA) and the Analytic Testing Laboratory (Beta). Age determinations were carried out on twelve samples, including eleven macroremains of terrestrial plants and one sample of pollen extract. Conventional radiocarbon dates were calibrated by using OxCal 4.2.2 [35] and the IntCal20 calibration curve [36]. A detailed methodological approach was presented in the paper of Petera-Zganiacz et al. [32].

2.4. Cladocera Analysis

A subfossil Cladocera analysis was performed for the three sediment sections (765–799 cm, 895–925 cm, and 940–970 cm), with a resolution of 1 cm (overall 96 samples). Samples were prepared according to the standard methodology of Frey [20]. In total, 1 cm^3 of fresh sediments was deflocculated in hot 10% KOH. The residue was washed through a $38\text{ }\mu\text{m}$ sieve, and the volume was topped up to 10 mL with distilled water. The final solution was dyed with safranin, and one-to-five slides (0.1 cm^3 each) were analyzed by using a biological microscope for each sample at $100\times$, $200\times$, and $400\times$ magnification. All Cladocera remains were counted: headshields, shells, postabdomens, postabdominal claws, and ephippia. A minimum of 100 individuals were counted in each sample [37]. Ephippia were not included in the total Cladocera sum. Species identification was made by following Szeroczyńska and Sarmaja-Korjonen [38]. The results are presented on the total frequency and relative species abundance diagrams, including the ratio of planktonic and littoral cladoceran taxa, and were plotted by using C2 graphics software [39].

2.5. Geochemical Analysis

The geochemical analysis procedure for the core section corresponding to the Alleröd/Younger Dryas and Younger Dryas/Holocene transitions was described in detail in the most recent paper of Petera-Zganiacz et al. [32]. For the sediment sequence spanning the Older Dryas/Alleröd transition, only the bulk sediment elemental composition was measured at the 2 cm resolution to determine total carbon (TC), total nitrogen (TN), and total sulfur (TS). TC, TN, and TS were determined by using a VarioMax CNS elemental analyzer. The TOC content was calculated by subtracting TIC (as a results $0.27 \cdot \text{LOI}_{925}$) from TC [40]. Furthermore, the organic matter and calcium carbonate (CaCO_3) content were determined by thermogravimetric loss-on-ignition (LOI) analyses, at 550 °C and 925 °C, respectively [41].

2.6. Palynological Analysis

For the pollen analysis, 1 cm³ of sediment was taken at a 2–4 cm resolution. Samples were prepared according to the standard procedure [42], as described in detail in the paper of Petera-Zganiacz et al. [32].

2.7. Statistical Analysis

A Hierarchical Cluster Analysis (HCA), using Paleontological Statistics (PAST) software version 4.03, was performed to define the border between interstadial and stadial phases in the Cladocera record. The Bray–Curtis index was used to measure the similarity of the abundance distribution of communities. The remaining numerical analysis (DCA, PCA, and RDA) was performed by using R software (packages: factoextra, FactoMinerR, and vegan; functions: PCA, fviz_pca_var, decorana, rda, ordiR2step) [43]. Geochemical data were standardized by using the z-score method. The Shapiro–Wilk test was run to test the normality of geochemical and lithological indices (grain size) and displayed the non-normal distribution of some parameters. The Detrended Correspondence Analysis run on the cladoceran data (z-scored Cladocera abundance; rare species with relative abundance < 5% and single occurring were excluded) displayed a short gradient length (<2) [44]. Therefore, the Principal Component Analysis (PCA; correlation matrix) was used to identify the main changes in the cladoceran assemblages. Data were further synthesized by using the redundancy analysis (RDA) on the standardized dataset. The analysis was run for the sediment section spanning the Alleröd/Younger Dryas and Younger Dryas/Holocene transitions. Grain size, organic matter, mineral matter, and terrigenous silica contents, together with geochemical indicators (Na, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, and Zn), were used as the explanatory variables in RDA. These sediment characteristics were broadly described in a paper by Petera-Zganiacz et al. [32].

3. Results

3.1. Chronology

Radiocarbon dating displayed the Z-3 core span the entire Holocene and a section of the Late Glacial. The lowermost sediment layer dated (943–944 cm) was deposited ca. $13,886 \pm 82$ modeled cal years BP (Supplementary Table S1). The age-depth model developed for the Z-3 core by Petera-Zganiacz et al. [32] was adapted herein (Figure 2). The palynology biostratigraphy is in agreement with the results of the ¹⁴C dating. Stratigraphy of the older sediments (below 945 cm) was determined based on pollen data and correlation with the Z-2 core [15,27,31,45]. Based on the geochronology, three sections of the sediment sequence were selected for further proxy analysis.

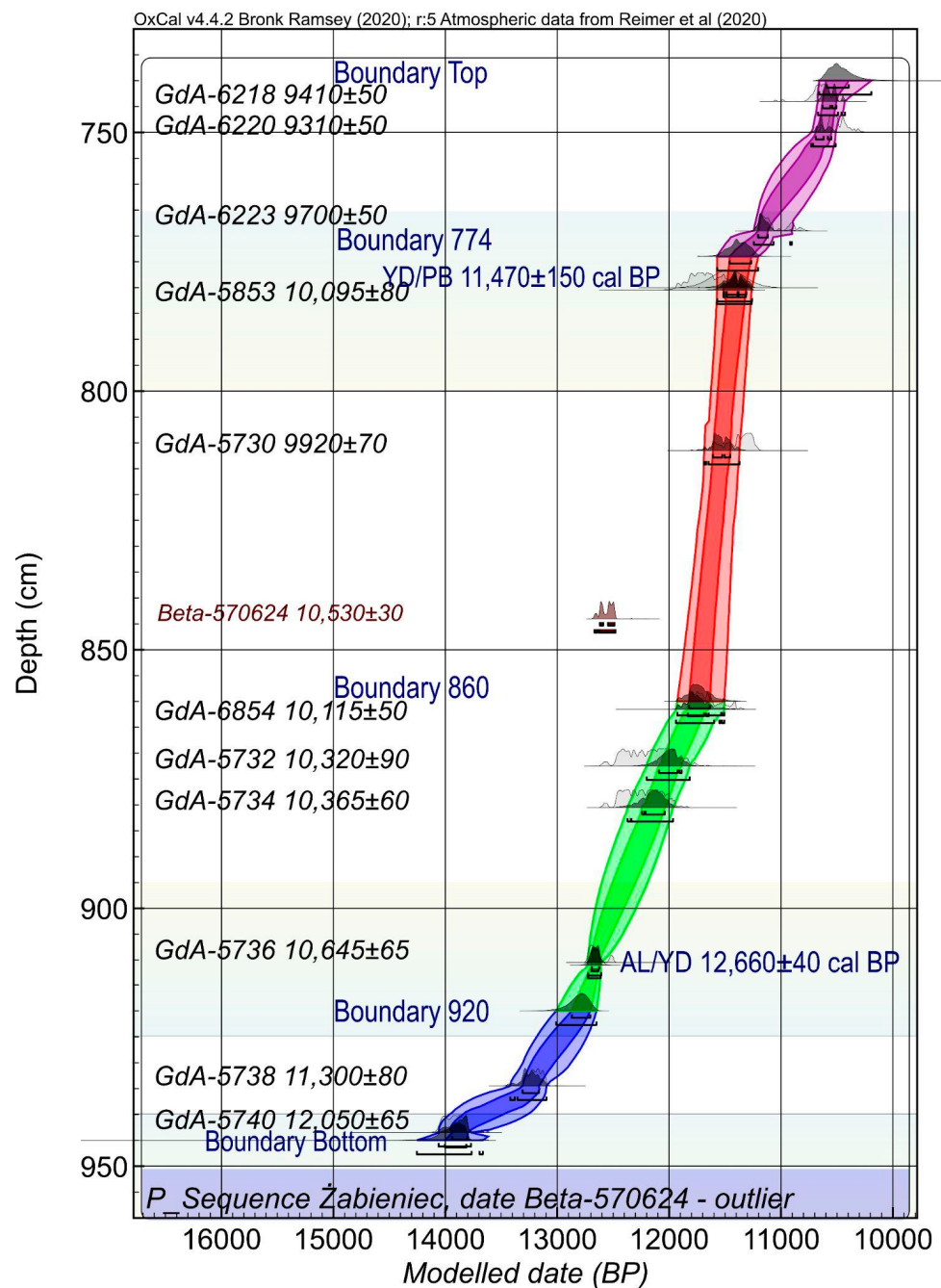


Figure 2. Age–depth model established for sediment sequence of Żabieniec mire (followed Petera-Zganiacz et al. [32]). Light blue boxes mark the studied sediment sections [36].

3.2. Subfossil Cladocera Assemblages

A total of twenty-five Cladocera species were recorded in the Żabieniec sediment profile. These belong to four families: *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae*, and *Sididae*.

- Older Dryas/Alleröd transition (970–940 cm)

The cladoceran-inferred biostratigraphic boundary between the Older Dryas and Alleröd was established at the point (957 cm depth) of the significant shift in the Cladocera assemblage and HCA (Figure 3). Nine Cladocera species were identified at the end of the Older Dryas. Subsequently, diversity increased up to twelve taxa, together with the onset of the Alleröd. Over this transition period, the total Cladocera abundance varied from 3433 ind/cm³ (963 cm depth) to 19,500 ind/cm³ (953 cm depth), with slightly higher

values reported for the Alleröd interstadial. Planktonic cladocerans were poorly represented (*Daphnia longipina* group), and littoral taxa dominated the Cladocera assemblage. In particular, *Chydorus sphaericus* and *Alonella nana* occurred throughout this section of the sediment profile and had, on average, 47.8% and 30.5% contributions to cladoceran assemblage, respectively. A consistent decrease of *Ch. sphaericus* and a gradually increasing share of *A. nana* were observed. *Acroperus harpae*, *Alona quadrangularis*, and *Alona guttata* were also largely encountered. Moreover, on average, a higher number of ephippia was recorded compared to the following sediment layers.

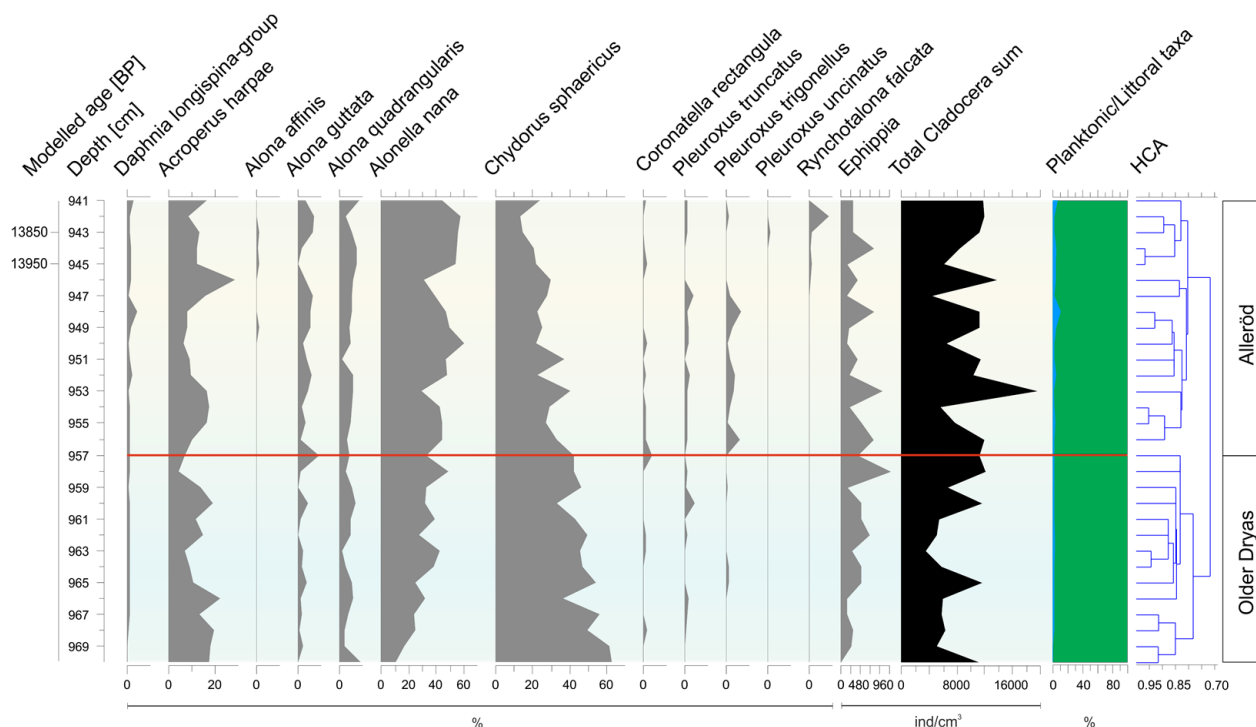


Figure 3. Diagram of percentage composition and the total sum of Cladocera specimens in sediments of the core Z-3 determined for Older Dryas/Alleröd transition. HCA: Hierarchical Cluster Analysis.

- Alleröd/Younger Dryas transition (895–925 cm)

The cladoceran-inferred biostratigraphic boundary between the Alleröd and Younger Dryas was defined at a depth of 911 cm (Figure 4). The total number of cladoceran species identified was eighteen. The highest Cladocera concentration was recorded at a depth of 921 cm (20400 ind/cm³), whereas the lowest abundance was noted at a depth of 899 cm (3433 ind/cm³). A clear decreasing trend was observed in the cladoceran abundance from interstadial to stadial. Initially, the assemblage of limnetic species increased significantly and constituted 41% of cladoceran fauna (end of the Alleröd). *Eubosmina* taxa contributed the most to the assemblage of planktonic species. Subsequently, the share of planktonic taxa decreased (up to 14%) and generated a drop in the total Cladocera concentration. Amongst the littoral cladocerans, *A. nana* dominated with a relative abundance of up to 70%, whereas the contribution of *Ch. sphaericus* was significantly lower in comparison to that during the Older Dryas/Alleröd transition (up to 16%).

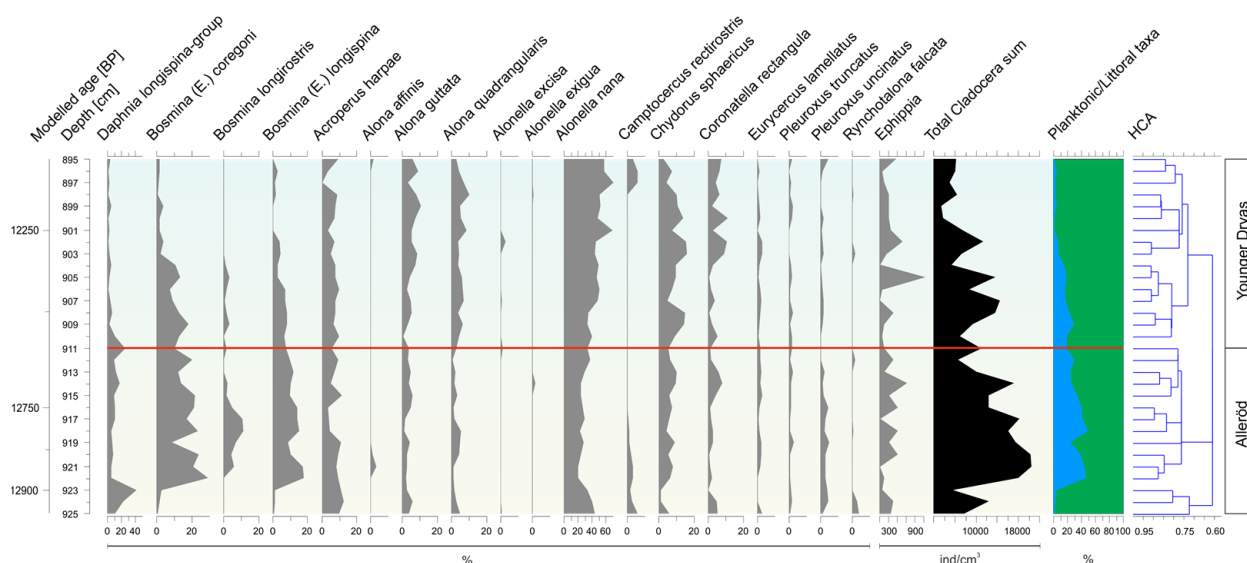


Figure 4. Diagram of percentage composition and the total sum of Cladocera specimens in sediments of the core Z-3 determined for Alleröd/Younger Dryas transition. HCA: Hierarchical Cluster Analysis.

- Younger Dryas/Holocene transition (799–765 cm)

The cladoceran-inferred biostratigraphic boundary between the Younger Dryas and the Holocene was set at a depth of 782 cm based on visible changes in the Cladocera assemblages and HCA (Figure 5). Total abundance of Cladocera varied from 5250 ind/cm³ (771 cm depth) up to 23,600 ind/cm³ (796 cm depth). The section of the core associated with the end of the Younger Dryas was dominated by littoral species with a share of up to 98%, whereas the total number of species was equal to 19. *A. nana* and *Ch. sphaericus* predominated, with 58% and 13%, on average, respectively. At the onset of the Holocene, the share of planktonic species increased to 32%, on average, and some species reappeared (*Alonella excisa*, *Camptocercus rectirostris*, and *Sida crystallina*). The average contribution of *A. nana* dropped to 21% in favor of *Bosmina (E.) coregoni* (20%). Within this period, the share of *Ch. sphaericus* remained at 13%. At the same time, the share of the remaining single species did not exceed 10%, and ehippia were rarely encountered.

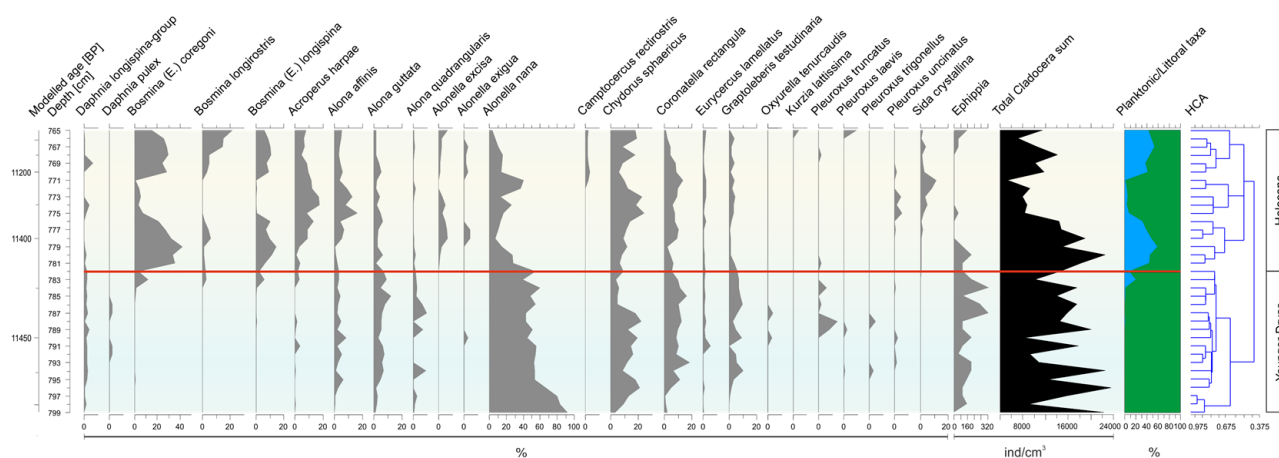


Figure 5. Diagram of percentage composition and the total sum of Cladocera specimens in sediments of the core Z-3 determined for Younger Dryas/Holocene transition. HCA: Hierarchical Cluster Analysis.

3.3. Geochemistry

The results of the geochemical analysis obtained for the Alleröd/Younger Dryas and Younger Dryas/Holocene transitions have already been described in the studies of Petera-Zganiacz et al. [32] and, therefore, are not discussed in detail herein. It is noteworthy that this recently published work [32] described three lithogeochemical facies (mineral, organic, and mineral–organic) for the sediment section of the Z-3 core spanning the entire Younger Dryas and shortly the pre- and post-periods. The sediments are carbonate free and dominated by silt fraction. The admixture of sand (up to 33%) significantly increased in the deposit of the Younger Dryas/Holocene transition. Moreover, the relatively high Ca, Mg, and Fe content (up to 6, 4, and 13 mg/g) characterizes the Alleröd/Younger Dryas transition. The early Holocene deposits are outstanding due to their high Zn content (up to 170 µg/g) and organic matter.

The new geochemical data were acquired for the sediment sequence section corresponding to the Older Dryas/Alleröd transition. The TOC and TN, together with the S content, display an increasing trend toward the upper part of this section (Figure 6). The TOC/N atomic ratio exhibited a slight fluctuation between 14.45 and 16.94, with lower values at the middle section of the Older Dryas/Alleröd transition, and did not differ significantly from the values reported for sediments corresponding to the Alleröd/Younger Dryas and Younger Dryas/Holocene.

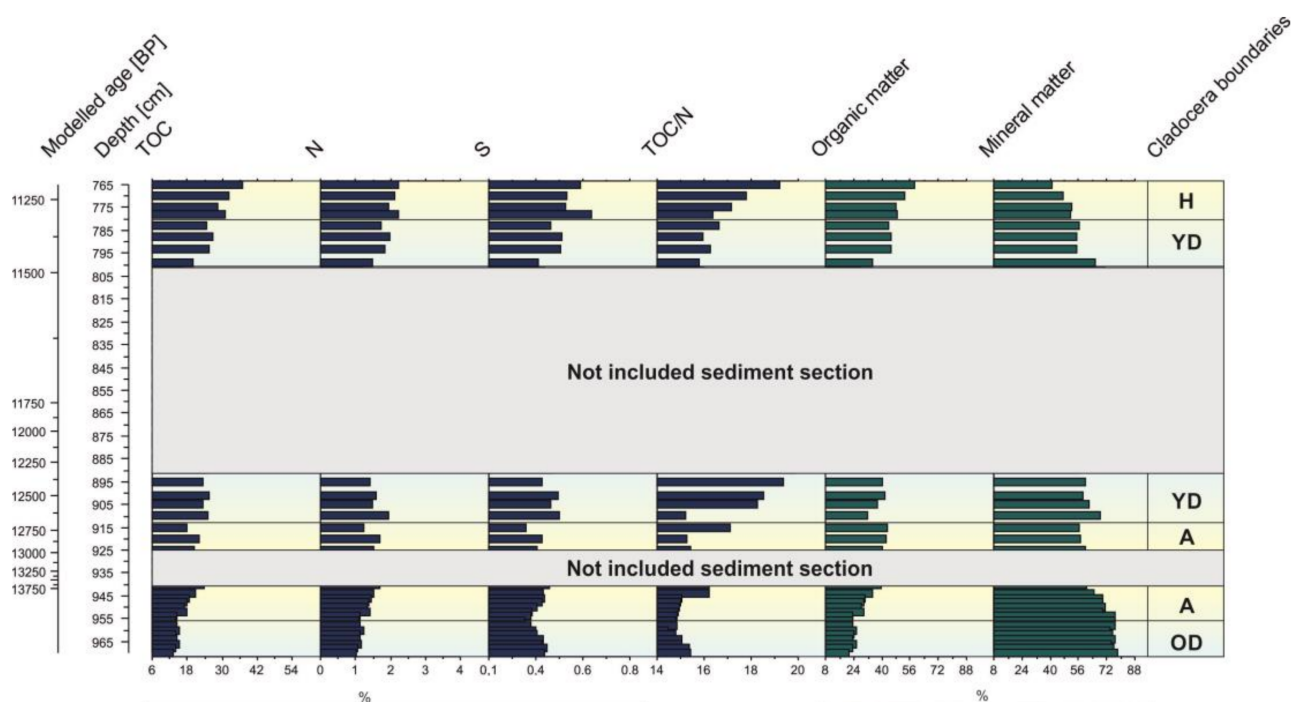


Figure 6. Basic geochemical parameters determined for the core Z-3. Abbreviations: OD = Older Dryas, A = Alleröd; YD = Younger Dryas; H = Holocene.

3.4. Pollen Record

The border Older Dryas/Alleröd is not very clear. The proportion of AP/NAP does not change very much, and the AP (trees and shrubs) value increases only slightly. The clear change is visible in proportions of *Betula* (decrease, 31% to 20%) and *Pinus* (increase, 54% to 67%), meaning increasing forestation. At the same time, the *Poaceae* and *Ranunculus* type curves decrease as evidence of the shrinking open areas (Figure 7). The curve of the “cold” species *Betula nana* type is changeable but decreases at the beginning of the Alleröd. *Juniperus*, a species typical for cold periods of the Late Glacial, is decreasing also. There is high content of *Pediastrum* in the end of the Older Dryas (exceeding 200% of calculation sum), and it decrease at the beginning of the Alleröd.

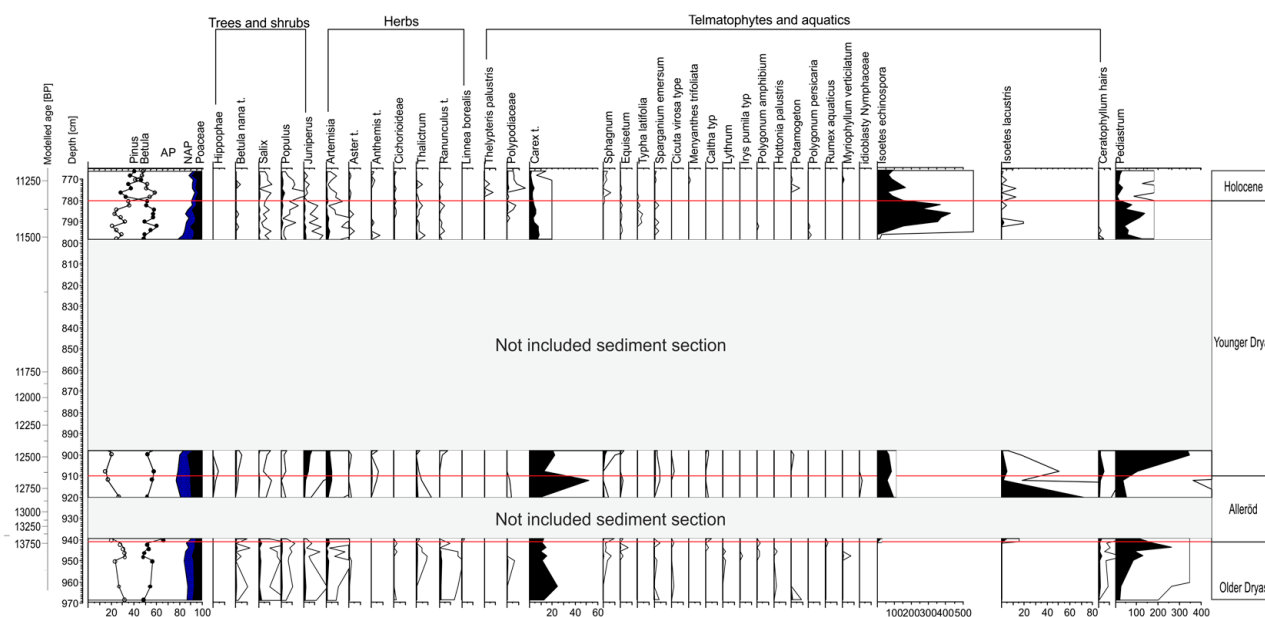


Figure 7. Percentage pollen diagram determined for selected sediment sections of Z-3 core.

At the border Alleröd/Younger Dryas, the *Pinus* curve decreases (58% to 53%), and the *Betula* one increases (15% to 21%), meaning shrinking of the forest area. The *Juniperus* curve increases clearly (up to 7%). Species typical for cold periods appear: *Betula nana*, growing contemporary at subarctic regions; and *Hippophae rhamnoides*, a light-demanding plant of open areas. *Carex* type pollen and *Isoetes* spores decrease clearly (Figure 7). The *Pediastrum* curve increases up to over 300%.

The border Alleröd/Holocene is determined by very profound changes in pollen-type content. *Pinus* decreases (52% to 34%) and *Betula* increases (36% to 55%) exactly at the turn of Al/H (Figure 7). There is also a decrease of *Juniperus* (to 0.4%) and NAP (*Poaceae*, *Artemisia* in it). At the end of the Alleröd, the pollen of *Typha latifolia* and a lot of spores of *Isoetes echinospora* were found. The *Pediastrum* curve decreases at the beginning of the Holocene.

3.5. Numerical Analysis

The first two PCA axes of the cladoceran assemblages accounted for 56.6% of the variation within the dataset, with Axes 1 and 2 accounting for 35.9% and 21% of the variation, respectively (Figure 8). The PCA biplot displays arrows representing the scores of the fifteen taxa that mostly contribute to newly created components (i.e., Axes 1 and 2). The highest quality of representation by Axis 1 has *Bosmina* spp. and numbers of ephippia, whereas *G. testudinaria*, *A. harpae*, and *A. affinis* contributed the most to PC2 (Supplementary Figure S1). *A. excisa* and *S. crystallina*, heat-demanding species, are strongly positively associated with PC1. The negative PC1-sample scores reflect cold-tolerant taxa (*Ch. Sphaericus* and *A. quadrangularis*) and ephippia, indicators of deteriorated environmental conditions. Therefore, PC1 likely represents changes related to the water-temperature gradient due to climate changes. Low PC2-sample scores correspond to *A. guttata*, *G. testudinaria*, and *C. rectangula*, representing catchment processes and vegetation development that, in turn, could affect the water pH (alkalinity).

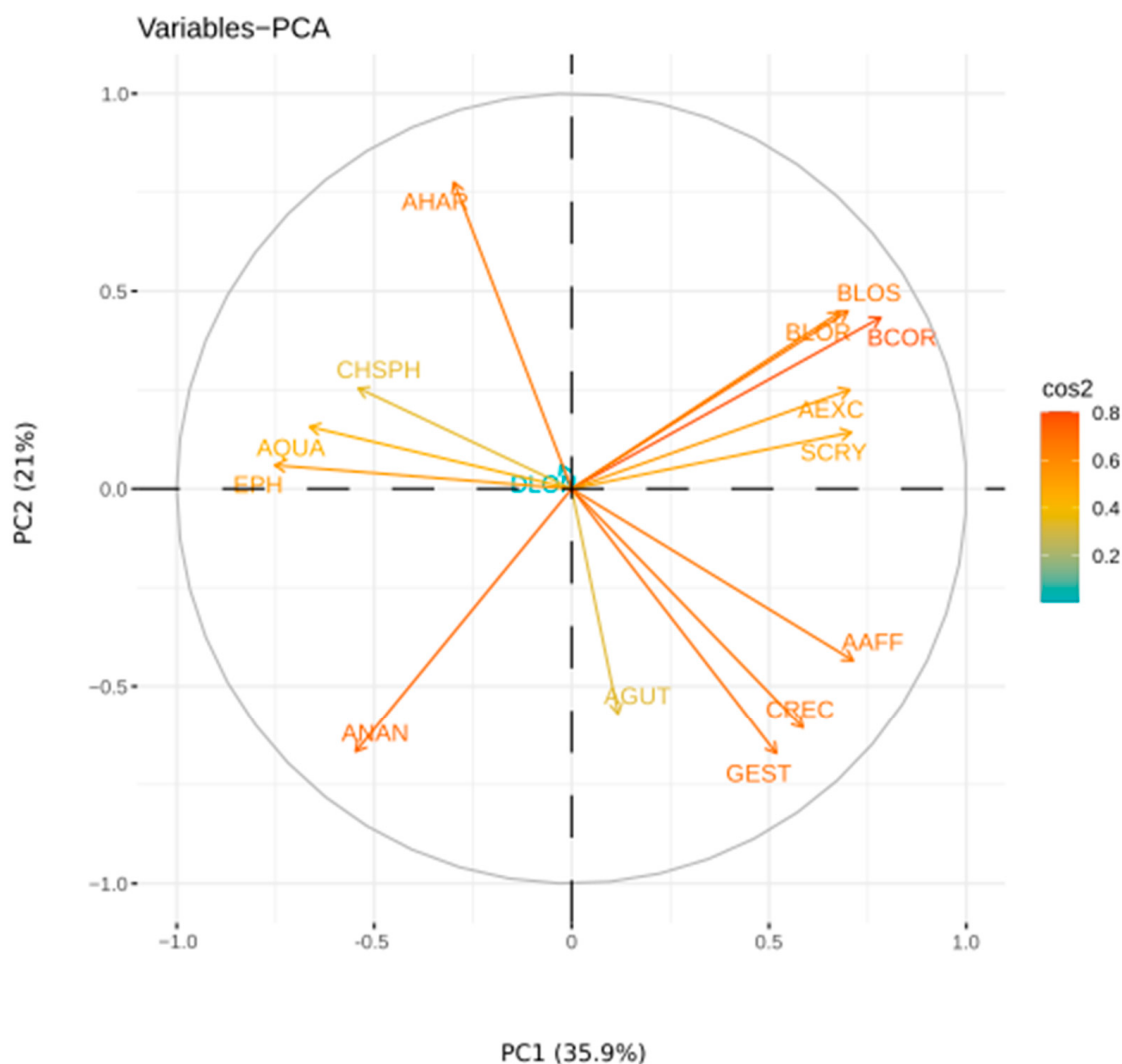


Figure 8. Principal Component Analysis (PCA; correlation matrix) Axes 1 and 2 of key cladoceran species. Variable (taxon) names: DLON = *Daphnia longispina* group; BCOR = *Bosmina* (E.) *coregoni*; BLOR = *Bosmina longirostris*; BLOS = *Bosmina* (E.) *longispina*; AAF = *Alona affinis*; AHAR = *Acroperus harpae*; AGUT = *Alona guttata*; AQUA = *Alona quadrangularis*; AEXC = *Alonella excisa*; ANAN = *Alonella nana*; CREC = *Coronatella rectangula*; CHSPH = *Chydorus sphaericus*; GEST = *Graptoleberis testudinaria*; SCRL = *Sida crystallina*; and EPH = ephippia.

The RDA with the forward selection of environmental variables indicates that only three factors (organic matter, Zn, and sand) are statistically significant (Figure 9). The combined effect of the first two canonical axes explains 46.8% of the variance in the cladoceran assemblage at the transition to the Younger Dryas and further to the Holocene. Interestingly, the RDA model shows a higher similarity between the beginning of the Younger Dryas and the end of the Alleröd, so both of these periods link lower organic matter and share of sand fraction. All three arrows may represent a combination of climate change and catchment processes affecting water chemistry. The first axis, correlated with Zn, represents a gradient of water pH with more alkaline (right) to more acid water (left), so the Zn mobility at the sediment–water interface depends on the water pH and redox conditions [46]. Sand and organic matter (OM) arrows reflect intensity of morphogenetic processes (positive values = intensification) and accumulation of organic matter [32]. The latter parameter may be a function of vegetation development and/or trophic state related to the development of peatlands near the Żabieniec site. The positive values of OM (Figure 9) indicate a higher

trophy state. The high trophic level of the lake waters is also represented by the content of biophilic elements, such as S (about 0.5%) and N (often above 1%).

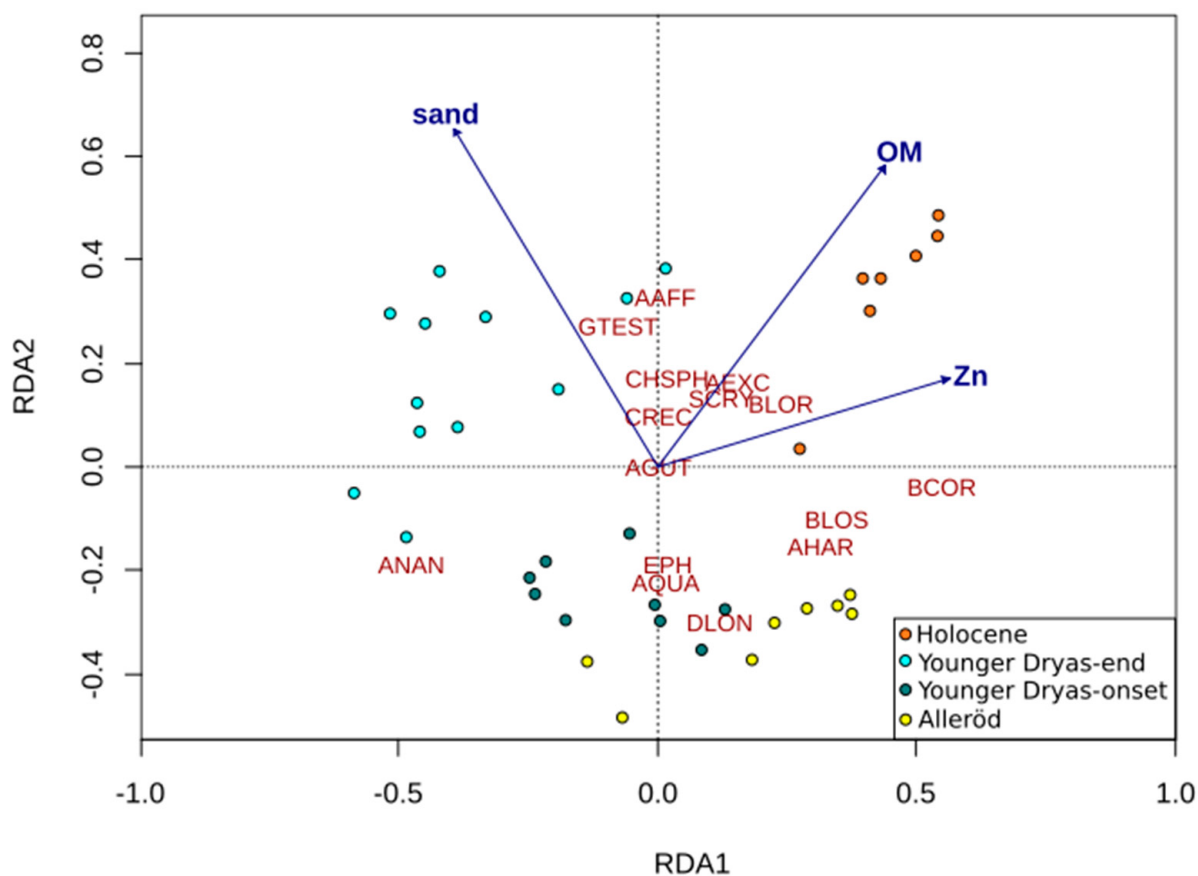


Figure 9. Redundancy analysis (RDA) biplot on forward-selected environmental variables, showing the distribution of sediment samples and key cladoceran species. RDA was performed for the Alleröd/Younger Dryas and Younger/Dryas/Holocene transitions. Black arrows indicate the scores of the environmental variable. Colored points indicate locations of sediment samples. Variable (taxon) names: DLON = *Daphnia longispina* group; BCOR = *Bosmina* (E.) *coregoni*; BLOR = *Bosmina longirostris*; BLOS = *Bosmina* (E.) *longispina*; AAF = *Alona affinis*; AHAR = *Acroperus harpae*; AGUT = *Alona guttata*; AQUA = *Alona quadrangularis*; AEXC = *Alonella excisa*; ANAN = *Alonella nana*; CREC = *Coronatella rectangula*; CHSPH = *Chydorus sphaericus*; GEST = *Graptoleberis testudinaria*; SCRL = *Sida crystallina*; and EPH = ephippia.

4. Discussion

The transition between the Late Pleistocene and Holocene was the period of the profound global transformation of aquatic ecosystems due to climate alteration, especially regarding temperature. The consequences of these were changes in the physicochemical properties of water bodies, thus affecting biota structure. High-resolution paleoecological data, thus, provide valuable information about the long-term ecological impact of climate fluctuation.

The herein reported cladoceran dynamics during the Late Glacial/Holocene transition were manifested mainly in the changes in the share of littoral and planktonic taxa, the changes in ephippia concentrations, and the shift from assemblage dominated by cold-tolerant taxa to more diverse species assemblage with warmth-preferring taxa. The results show that the cladoceran assemblage changes were mainly mediated by climate variation, especially temperature and catchment (vegetation) processes affecting the water pH. This interpretation is displayed in the PCA and RDA results. The positive correlation of *Bosmina*

spp., *S. crystallina*, and *A. excisa* with PC1 indicates their relationship with a higher water temperature. The position of *Bosmina* spp. and *A. affinis* on the PCA biplot, however, reflects the influence of the water pH on their appearance at a similar level as the water temperature. Both factors also affected the abundance of *A. nana*, with its higher share being during colder periods with a lower water pH.

4.1. Environment Alteration during the Rapid Climate Changes Related to LGM/Holocene Transition

4.1.1. Older Dryas/Alleröd Transition

The Older Dryas is not always clearly distinguished in stratigraphic schemes [47], as it was a short-lasting period of cooling; therefore, it may be challenging to catch it in the paleorecords. The herein used high-resolution approach, however, should enable us to capture even short-term changes wherein the Older Dryas was characterized by the development of birch forests in the reservoir's surroundings, followed by a reduction in open areas, as indicated by a decrease in the share of *Artemisia* and *Ranunculus* types. The Older Dryas/Alleröd boundary in the pollen record was established ca. 13,706 modeled cal BP (941 cm), which gives several centuries of shift relative to cladoceran signals (before 13,947 modeled cal BP; 957 cm). Thus, the main reason for the discrepancy between cladoceran and pollen records may be the gentle nature of this transition and the small magnitude of short-term changes. It is noteworthy that the cladoceran signals were not clearly marked then, and it was possible to define the Older Dryas/Alleröd boundary by using statistical techniques. Likewise, there is no pollen evidence of significant climate change. The fluctuating share of pine and birch may reflect unstable environmental conditions at that time.

In the Cladocera record, the end of Older Dryas was characterized by the dominance of littoral species from the *Chydoridae* family, which, together with the absence of planktonic taxa, indicates a low water level in the Żabieniec waterbody [48]. The dominant species at that time was *Ch. sphaericus*, which, when it occurs as one of the dominant species, is considered an indicator of high eutrophy [49]. On the other hand, this species is eurytopic, highly adaptive, and often a pioneer in lakes [50]. *Ch. sphaericus* has been found to dominate the cladoceran assemblages during cold intervals with a too-harsh climate for other taxa. Therefore, the predominance of *Ch. sphaericus*, together with other taxa from the group of so-called "arctic species", such as *A. harpae* and *A. affinis* [50–52], indicates rather cold and unfavorable conditions for Cladocera development. This is further supported by relatively low species diversity and a fairly large number of resting eggs (ephippia). They are produced in response to environmental deterioration, e.g., a rapid decrease in water temperature [53], and by this, they are useful as indicators of stress conditions. Consequently, there is a visible decrease in the share of *Ch. sphaericus* in favor of *A. nana* during the transition to the Alleröd. It seems, therefore, that *Ch. sphaericus* was outcompeted by *A. nana*. The latter species is associated with the macrophyte (e.g., *Potamogeton* and *Chara*) in the littoral zone [50]. Regarding the PCA, the significant share of *A. nana* and *A. guttata*, which are species tolerating a pH as low as ca. four and preferring oligosaprobic waters [54], may indicate a slightly acidic character of the water [49]. The appearance of the thermophilic *Pleuroxus trigonellus* and *Pleuroxus uncinatus* also points to increasing vegetation density and rising water temperature [54,55]. There is a lack of clear evidence for climate warming in the pollen record, but the slightly lower flux of *Salix* may suggest higher temperatures. Furthermore, the decline in the total number of ephippia (associated with low values of PC1), together with the increase in the total sum of Cladocera, further supports the amelioration of environmental conditions in the Żabieniec waterbody and more favorable conditions for Cladocera assemblage development. At the same time, the water level is still low, as suggested by the lack of planktonic taxa, but the trophy state could slightly increase. The higher nutrient content is signalized by the appearance of *Pediastrum* and the high trophic index of Fe/Ca that was noted in the previously studied core, Z-2 [45]. However, the high values of the latter index were explained by the birch

influx [45], whereas the presence of *Pediastrum* may also be climate-mediated. For instance, Rundgren [56] found a high concentration of *Pediastrum* during mild periods. Additionally, turbidity due to the intensification of erosion processes may alter water transparency and limit light penetration, thus directly influencing aquatic plants [57]. The gradual decrease of mineral matter content in the Z-3 core toward Alleröd, therefore, allows us to assume the increasing water transparency (lower turbidity), which contributed to the aquatic vegetation flourishing, is realistic, and it may explain the higher *Pediastrum* content. However, lower mechanical erosion at the onset of the Alleröd contradicts the geochemical analysis from the Z-2, which points to lower catchment erosion, as indicated by Na+K+M/Ca [45]. However, these analyses were performed at a 5 cm resolution and represent rather a long-term scale of changes than the short-term alteration we are focused on herein. Furthermore, the theory about a slightly higher trophic state cannot be excluded certainly, but its significant increase is debatable. Higher Cladocera abundance may result from improved temperature and food availability due to higher input of nutrients. The latter hypothesis is supported by slightly higher values of N and TOC in the sediments. The high TOC/N indicates that the organic matter is a mixture of aquatic and terrestrial biomass. Therefore, higher TOC/N at the beginning of the Alleröd, contrary to the end of the Older Dryas, may suggest a more substantial contribution of carbon produced by vascular plants (higher input of terrestrial organic matter after Meyers and Teranes [58]). On the other hand, a significantly higher proportion of TOC and, in turn, higher TOC/N may result from climatic shifts toward slightly higher humidity. This change triggers the enhancement of allochthonous carbon transportation [59]. There is no additional evidence for that theory; therefore, higher organic matter results likely from higher vegetation density inside the lake and on its edge.

The cladoceran reaction to a general cooling in the Older Dryas is widely described in the literature [51,60–62], and our results do not differ significantly from the previous findings. The species composition of cladocerans in the sediments of lakes in Northern and Central Poland was dominated mainly by a few cold-tolerant taxa (e.g., *Ch. sphaericus*, *A. harpae*, *A. nana*, and *A. affinis*) [15,27], and the number of individuals was relatively low. Similar observations come from mountain lakes in Romania [14] and the Czech Republic [63]. In some lakes of the Łęczna-Włodawa Lake District (Southeast Poland), there were noted planktonic taxa (*Bosminidae*, *Daphnidae*), suggesting deeper initial water levels, contrary to Żabieniec and other northern located sites [16]. Furthermore, species diversity is higher toward the southeast position of waterbodies in Poland. The relatively diverse Cladocera assemblage in the Żabieniec site was explained by Pawłowski [27] as being the result of the warmer microclimate in this part of Poland. Another factor that should be considered is the distance from the ice-sheet limit [64].

4.1.2. Alleröd/Younger Dryas Transition

The end of the Alleröd, contrary to its onset, was marked by large species diversity (18 species), higher total Cladocera sum, and a low number of ephippia. All of this proves that there were favorable conditions for the development of Cladocera. The fauna of the Cladocera is dominated by plankton species, especially from the *Bosminidae* family, indicating relatively deep-water conditions and presumably higher habitat availability, allowing for the flourishing of Cladocera assemblage. The coexistence of species characteristic of oligo-mesotrophic and eutrophic waters and the high share of *Bosmina coregoni* suggest a rather mesotrophic nature of the water body at that time. Thermophilic species such as *Pleuroxus* and *Camptocerus rectirostris* at the end of Alleröd, along with the cold-tolerant *Eurycerus lamellatus* [65], point to a moderately warm climate. In the transition to the Younger Dryas, the total number of Cladocera decreased, the number of ephippia increased, and cold-tolerant species such as *Chydorus sphaericus* and *Alonella nana* became dominant. All of the above suggests the deterioration of abiotic conditions and a shift back to conditions similar to those noted during the Older Dryas. The temperature drop is also reflected in the pollen record by the higher share of *Juniperus* and *Betula nana*, as well as a lower share of *Thalictrum*, which prefers warmer climatic conditions. As a consequence of climate

change, longer ice covering of the lake likely implied oxygen depletion, as indicated by Fe/S [32], which, in turn, affected cladoceran abundance [66]. At the same time, the share of planktonic species significantly declines to reflect a decrease in the water level, which contradicts the water level fluctuation reconstructed by Forysiak [67]. The pollen record also gives an opposite signal—the deepening of the lake that manifests itself in the higher share of *Pediastrum* and appearance of *Potamogeton* with the drop in the *Carex* type and *Polypodiaceae*. An alternative scenario is lowering the water level and/or shrinking the lake surface area and increasing nutrient input. The rise in the concentration of *Pediastrum* and *Potamogeton*, together with the drop in *Isoetes lacustris*, was driven by the shift toward a higher trophic state [68]. A lower water volume could trigger higher nutrient content; however, a more likely factor could enhance catchment erosion, especially since the previous water-level reconstruction suggests an increase at that time [67]. Lower forest density and the domination of open plant communities caused an increase in the supply of mineral matter and catchment-derived nutrients [69]. The *Hippophae* curve signalizes extending open areas, whereas geochemical indices reflect increasing weathered material [32]. Furthermore, considering that the Żabieniec reservoir is a kettle-hole with a narrow littoral zone, it may be assumed that a drop in the water level and/or shrinking of the lake surface area caused a decrease of habitat availability (limited moist habitats). Such environmental transformation could lead to a lowering of the concentration of *Carex* type and *Polypodiaceae*. On the other side, the geochemical indices (TOC/N, Na, Fe, Zn, K, and Mg) and the presence of *Sphagnum* suggest an expansion of peatlands on the lake shore [32]. The higher share of *A. guttata* and *A. nana* indicates a subtle decrease in the water pH, supporting the peatland development near the lake. Considering all the above, we hypothesize that both transformations within cladoceran and pollen assemblages resulted from lateral changes in vegetation type on the lake edge and in the ratio of littoral/open water open zones. Because of the steep wall of the kettle hole, increasing the water level could extend littoral/benthic habitats and increase the littoral taxa's share, whereas the drop in the absolute number of planktonic *Bosminidae* likely resulted from a temperature decrease, as suggested by Pawłowski [15] and supported by PC1. Our theory, however, needs to be further tested by using other biological proxies. It cannot be excluded that the discrepancy between cladoceran and pollen signals is a consequence of the time lag in their reaction; the Younger Dryas was a period of rapid, short-lasting climate changes and uniform environmental conditions [62].

Cladocera species' composition at the Żabieniec site at the end of the Alleröd does not differ significantly from other Polish records [51,62,70–73]. *G. testudinaria* was reported from other Polish sites, contrary to our cladoceran record. The literature shows that cladoceran response to climate changes at the onset of the Younger Dryas varies and depends on the geographic location and depth of the reservoir [55]. Mainly, a decline in planktonic forms in favor of littoral and cold-tolerant species was observed [26,60,74], and this coincides with our findings. The herein-reported water pH decrease was a broader tendency, as expressed in the cladoceran records in Poland [16] and Romania [14], and it would result from the prolonged ice cover.

4.1.3. Younger Dryas/Early Holocene Transition

The absence of planktonic species such as *Bosmina coregoni*, *Bosmina longirostris*, and *Bosmina longispina* at the end of the Younger Dryas indicates the relatively shallow water conditions [51] or harsher climatic conditions. The significant share of a highly specialized species such as *Graptoleberis testudinaria* indicates a well-developed plant cover. The species (*Pleuroxus* group, *C. rectirostris*) preferring warmer water conditions have almost disappeared. The increased number of ephippia, again, and low species diversity testify to the deterioration of climatic and environmental conditions unfavorable for the development of Cladocera. Along with the onset of the Early Holocene, the living conditions of Cladocera improved due to the increase in water temperature, as suggested by the appearance of the stenothermic species *S. crystallina* [54]. The improvement of thermal conditions is also

confirmed by the withdrawal of tundra species, the development of pine forests, and the appearance of *Typha latifolia* [32]. Planktonic species from the *Bosminidae* group reappeared and became dominant, indicating that the water level rose [26]. A palynological analysis suggests that the lake's depth was 3–4 m [32]. However, this hydrological condition seems unstable, as reflected by the variable share of planktonic taxa. *Typha latifolia* also signals water-level fluctuation. The water pH presumably increased, and this is indicated by a lower share of acid-tolerant species, such as *A. nana* and *A. guttata* [55]. Moreover, a drop in the share of *G. testudinaria* in favor of *A. harpae* was observed. Both species are often associated with aquatic vegetation [54], and such a shift within Cladocera assemblage may result from altering macrophytes' structure and/or the expansion of habitats associated with the sandy bottom. *A. harpae* also willingly inhabits such substratum [54], even at great depths. At that time, the sandy fraction constituted a relatively high proportion of sediments, whereas the pollen record suggests the development of shallow-water communities, i.e., rushes, *Sparganium emersum* type, *Typha latifolia*. A low curve of the *Sphagnum* appears, reflecting, once again, the development of a peat bog nearby.

An abrupt increase in the number of species and specimens along with the Holocene onset has been broadly reported from Polish lakes, e.g., the lakes Ostrowite, Gościąg, Imiołki, and Przedni Staw [62]. The general trend displayed low cladoceran abundance at the end of the Younger Dryas and a rapid increase in the share of planktonic taxa from *Bosminidae* family, heat-demanding species, and those indicating improvement of environmental conditions at the beginning of the Holocene [16,26,48,55,74,75]. The cladoceran pattern reported at the Żabieniec site fits very well with this general tendency observed in most sites. Similar immediate cladoceran responses to Holocene climate warming were reported from Norway [76], or Denmark [47], and seem to have taken place regardless of the geographical location [55].

Cladocera remains from the Late Glacial have been documented from several study sites (Rabień and Ner-Zawada) [28,29]. These studies, however, include an analysis at lower resolutions (4–10 cm) and/or represent different environmental conditions. For instance, the site of Koźmin-Las is located in a vast river valley [26]. The aforementioned studies [26,28,29] were performed at the 4–10 cm resolution and documented from 9 to 23 species in the entire cores, whereas the Cladocera analysis with 1 cm resolution for the Żabieniec site displayed higher diversity (up to 25 species).

4.2. Comparison of Low-Resolution and High-Resolution Cladocera Analysis

The lower-resolution analysis of sediment cores may miss some signals during the abrupt climate changes of the Late Glacial/Holocene transition because of sediment compaction, a relatively low sedimentation rate, and the often high dynamic of biota assemblages [16]. Previous Cladocera analyses for the Żabieniec site (core Z-2) were performed at the resolution 4–10 cm [15,27,77]. The lower-resolution data show that the Older Dryas was characterized by low total Cladocera abundance (1300/cm³) and was dominated by species that were resistant to changing ecological conditions [27]; this partially agrees with our findings. However, data from the core Z-2, manifested the relatively fast withdrawal of *Ch. sphaericus* from the lake at the end of the Older Dryas. Our data displayed the Older Dryas/Alleröd transition as gradual. Both cladoceran and pollen records from the Z-3 core show a small amplitude of environmental changes and a lack of strong signals of transformation. Together with the Alleröd warming, thermophilic species appeared, which is consistent in both cores. The higher-resolution analysis of the Z-3 core allowed us to detect the earlier presence of *P. trigonellus*, since the Alleröd onset. Moreover, new data detected the presence of the rare species *R. falcata*, which was probably in the lake for a long time in low numbers or appearing sporadically under favorable conditions. That species was not documented in samples analyzed at a 5 cm resolution from the Z-2 core [15], whereas a 4 cm resolution analysis performed by the same author [77] shows the occasionally appearance of *R. falcata*. The previous data and newly provided information indicate the essential role of the high-resolution analysis in biogeographical studies.

The Alleröd ending is manifested by the rapid drop in the share of planktonic taxa and the disappearance of *E. lamellatus* in the lower-resolution Cladocera record. Data from the Z-3 core indicate the gradual character of the aforementioned changes in cladoceran assemblage. The subsequent Younger Dryas cooling is archived in the Z-2 core as a period of abrupt environmental changes reflected by the significant drop in the number of Cladocera species (up to five) and total Cladocera abundance. Species-richness in the Z-2, however, was relatively high at the very beginning of the Younger Dryas. When comparing cladoceran records, according to this, they seem not to differ significantly. A slight discrepancy is observed in the number of species that is higher in the Z-3 core (ca. 18), and some differences in the species compositions are documented. *R. falcata* previously reported from the Z-3 core appeared again at the end of the Alleröd and the onset of Younger Dryas. It is noteworthy that Pawłowski [15] identified two species, *Kurzia lattissima* and *Leydigia leydigi*, at the Alleröd/Younger Dryas transition in contrast to our data. It seems that these taxa were reported only in one sample in meager amounts. This discrepancy may suggest that these taxa were occasionally present. Thus, it seems that even with the high-resolution analysis, we may not be able to catch all taxa if we study (1) remains only from one core site and (2) there is a limited volume of the sediment sample. On the other hand, the herein analyzed sediment sequence may not overlap the Z-2 sequence for which *K. lattissima* and *L. leydigi* were reported. This explanation cannot be excluded, as we cannot correlate both cores perfectly.

The shift to Holocene seems to be similarly recorded in both cores and manifested by a rapid increase in the number of species and planktonic forms [15]. However, there are a few differences visible. The Z-3 data indicate the appearance of *Bosmina* species already at the very end of Younger Dryas, whereas in the Z-2 core, they were noted for younger sediment layers. A similar time lag is likely related to *S. crystallina*, *A. excisa*, *A. harpae*, and *A. exigua*. However, this inconsistency may result from diverging between cores in depth established for the Younger Dryas/Holocene boundary. The lower-resolution analysis did not establish boundaries precisely. Subsequently, the higher-resolution analysis allowed us to note the earlier appearance of a rare species, *O. tenuicaudis*, and reported the presence of another rare taxon, *P. laevis*. The latter species has not been found in the Z-2 core at all.

5. Conclusions

The sediment record of Żabieniec mire indicates that the cladoceran assemblage responded sensitively mainly to temperature and, secondarily, to water chemistry (water pH and/or alkalinity) mediated by catchment processes. The high-resolution cladoceran data provide information about the nature of climate-induced environmental transformation during the transition from the Late Glacial to the Holocene. The Older Dryas/Alleröd transition had the gentlest character, reflected in the unclear signals of changes in cladoceran and pollen records. The Older Dryas cooling is reflected by the dominance of so-called “arctic species”. A substantial increase of *A. nana* at the onset of Alleröd probably resulted from the water pH. The predominance of *A. nana* suggests persisting moderately cold conditions compared to the end of Alleröd. However, climatic and environmental conditions had been ameliorated slightly, as displayed by cladoceran and pollen records. The Alleröd end was characterized by a moderately warm climate and mesotrophic water with a higher pH. There was discrepancy between cladoceran and pollen records regarding water-level changes. The Younger Dryas beginning brought deterioration of climate conditions (temperature drop), affecting Cladocera assemblages and the water pH drop, allowing *A. nana* to dominate again. The onset of the Younger Dryas and the end of the Alleröd in terms of cladoceran assemblage and environmental conditions seem similar, as shown by the RDA model. The change in the structure of Cladocera was especially pronounced during the transition from the Younger Dryas to the Holocene, indicating the most profound and abrupt environmental alteration. The Holocene beginning was distinguished by a higher water temperature and likely trophy, with an increasing water pH and extension of plant cover. Both Cladocera and pollen signaled unstable hydrological conditions.

The higher resolution of the paleolimnological analysis provides us with more accurate information on reservoir development and local environmental changes, leading to a better understanding of the climate effect. Thanks to the high resolution of the sampling, it was possible to capture differences in species composition and Cladocera frequency during specific periods of climate oscillation and identify species that were not found at all or reported at other phases (later) in lower-resolution research. Thus, high-resolution analyses are essential for biogeographic studies of short periods.

Supplementary Materials: The following supporting information can be downloaded at <https://www.mdpi.com/article/10.3390/w15020348/s1>. Figure S1: Diagrams of the quality representation for species on the PC1 (A) and PC2 (B). A high value of cos2 indicates a good representation. Table S1: Results of radiocarbon dating together with calibrated and modeled ages.

Author Contributions: Conceptualization, M.R., M.W.-P. and J.F.; methodology, M.R., M.W.-P., K.M. and D.O.; investigation, M.R., M.W.-P., J.F., K.M. and D.O.; writing—original draft, M.R. and M.W.-P.; writing—review and editing J.F., K.M. and D.O.; visualization, M.R., M.W.-P., K.M. and D.O.; supervision, J.F. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by the National Science Centre in Poland from the funds conferred for research project UMO-2016/21/B/ST10/02451 and statutory resources of the University of Lodz.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: Not applicable.

Acknowledgments: The authors would like to express their thanks to hab. Joanna Petera-Zganiacz for providing material for research and hab. inż. Danuta J. Michczyńska for sharing the age-depth model.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

- Shurin, J.B.; Clasen, J.L.; Greig, H.S.; Kratina, P.; Thompson, P.L. Warming Shifts Top-down and Bottom-up Control of Pond Food Web Structure and Function. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **2012**, *367*, 3008–3017. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
- Kozarski, S. Paleogeografia Polski w wistulianie. In *Geografia Polski Środowisko przyrodnicze*; Starkel, L., Ed.; Wydawnictwo Naukowe PWN: Warszawa, Poland, 1991; p. 80.
- Marks, L. Last Glacial Maximum in Poland. *Quat. Sci. Rev.* **2002**, *21*, 103–110. [\[CrossRef\]](#)
- Kolstrup, E. Climate and Stratigraphy in Northwestern Europe between 30,000 B.P. and 13,000 B.P. with Special Reference to the Netherlands. *Mededelingen Rijk Geologische Dienst.* **1980**, *32*, 181–253.
- Dzieduszyńska, D.A.; Forysiak, J. Chronostratigraphy of the Late Vistulian in Central Poland and the Correlation with Vistulian Glacial Phases. *Stud. Quat.* **2019**, *36*, 126385. [\[CrossRef\]](#)
- Wasylikowa, K. Vegetation and Climate of the Late-Glacial in Central Poland Based on Investigations Made at Witów near Łęczyca. *Biul. Peryglac.* **1964**, *13*, 261–417.
- Walanus, A.; Nalepka, D. Calibration of Mangerud's Boundaries. *Radiocarbon* **2010**, *52*, 1639–1644. [\[CrossRef\]](#)
- Marks, L. Timing of the Late Vistulian (Weichselian) Glacial Phases in Poland. *Quat. Sci. Rev.* **2012**, *44*, 81–88. [\[CrossRef\]](#)
- Starkel, L.; Michczyńska, D.J.; Krapiec, M.; Margielewski, W.; Nalepka, D.; Pazdur, A. Progress in the Holocene Chrono-Climatostratigraphy of Polish Territory. *Geochronometria* **2013**, *40*, 1–21. [\[CrossRef\]](#)
- Rasmussen, S.O.; Bigler, M.; Blockley, S.P.; Blunier, T.; Buchardt, S.L.; Clausen, H.B.; Cvijanovic, I.; Dahl-Jensen, D.; Johnsen, S.J.; Fischer, H.; et al. A Stratigraphic Framework for Abrupt Climatic Changes during the Last Glacial Period Based on Three Synchronized Greenland Ice-Core Records: Refining and Extending the INTIMATE Event Stratigraphy. *Quat. Sci. Rev.* **2014**, *106*, 14–28. [\[CrossRef\]](#)
- Helmens, K.F. The Last Interglacial–Glacial Cycle (MIS 5–2) Re-Examined Based on Long Proxy Records from Central and Northern Europe. *Quat. Sci. Rev.* **2014**, *86*, 115–143. [\[CrossRef\]](#)
- Gkinis, V.; Vinther, B.M.; Popp, T.J.; Quistgaard, T.; Faber, A.-K.; Holme, C.T.; Jensen, C.-M.; Lanzky, M.; Lütt, A.-M.; Mandrakis, V.; et al. A 120,000-Year Long Climate Record from a NW-Greenland Deep Ice Core at Ultra-High Resolution. *Sci. Data* **2021**, *8*, 141. [\[CrossRef\]](#)
- Kattel, G.R.; Augustinus, P.C. Cladoceran-Inferred Environmental Change during the LGM to Holocene Transition from Onepoto Maar Paleolake, Auckland, New Zealand. *N. Z. J. Geol. Geophys.* **2010**, *53*, 31–42. [\[CrossRef\]](#)

14. Korponai, J.; Magyari, E.K.; Buczkó, K.; Iepure, S.; Namiotko, T.; Czako, D.; Kövér, C.; Braun, M. Cladocera Response to Late Glacial to Early Holocene Climate Change in a South Carpathian Mountain Lake. *Hydrobiologia* **2011**, *676*, 223. [\[CrossRef\]](#)
15. Pawłowski, D. Early Development of Late Vistulian (Weichselian) Lacustrine Sediments in the Żabieniec Swamp (Central Poland). *Geochronometria* **2012**, *39*, 197–211. [\[CrossRef\]](#)
16. Suchora, M. Late-Glacial Cladoceran Succession in Three Lakes of the Chełm Hills Region (Łęczna-Włodawa Lake Group, SE Poland). *Stud. Quat.* **2013**, *29*, 9–21.
17. Nováková, K.; van Hardenbroek, M.; van der Knaap, W.O. Response of Subfossil Cladocera in Gerzensee (Swiss Plateau) to Early Late Glacial Environmental Change. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **2013**, *391*, 84–89. [\[CrossRef\]](#)
18. Ralska-Jasiewiczowa, M.; Goslar, T.; Róžański, K.; Wacnik, A.; Czernik, J.; Chróst, L. Very Fast Environmental Changes at the Pleistocene/Holocene Boundary, Recorded in Laminated Sediments of Lake Gościż, Poland. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **2003**, *193*, 225–247. [\[CrossRef\]](#)
19. Müller, D.; Tjallingii, R.; Płóciennik, M.; Luoto, T.P.; Kotrys, B.; Plessen, B.; Ramisch, A.; Schwab, M.J.; Błaskiewicz, M.; Słowiński, M.; et al. New Insights into Lake Responses to Rapid Climate Change: The Younger Dryas in Lake Gościż, Central Poland. *Boreas* **2021**, *50*, 535–555. [\[CrossRef\]](#)
20. Frey, D.G. Cladocera Analysis. In *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*; Berglund, B.E., Ed.; The Blackburn Press: Caldwell, NJ, USA, 1986; pp. 667–692. ISBN 0471906913.
21. Korhola, A.; Rautio, M. Cladocera and Other Branchiopod Crustaceans. In *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Volume 4: Zoological Indicators*; Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.M., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2001; pp. 5–41. ISBN 978-0-306-47671-6.
22. Korhola, A.; Tikkanen, M.; Weckström, J. Quantification of Holocene Lake-Level Changes in Finnish Lapland Using a Cladocera–Lake Depth Transfer Model. *J. Paleolimnol.* **2005**, *34*, 175–190. [\[CrossRef\]](#)
23. Locke, A.; Sprules, W.G. Effects of Acidic PH and Phytoplankton on Survival and Condition of *Bosmina Longirostris* and *Daphnia Pulex*. *Hydrobiologia* **2000**, *437*, 187–196. [\[CrossRef\]](#)
24. Szeroczyńska, K. Impact of Prehistoric Settlements on the Cladocera in the Sediments of Lakes Suszek, Błędowo, and Skrzetuszewske. In *Biology of Cladocera*; Kořínek, V., Frey, D.G., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 1991; pp. 105–114. ISBN 9789048141012.
25. Lotter, A.F.; Birks, H.J.B.; Hofmann, W.; Marchetto, A. Modern Diatom, Cladocera, Chironomid, and Chrysophyte Cyst Assemblages as Quantitative Indicators for the Reconstruction of Past Environmental Conditions in the Alps. I. Climate. *J. Paleolimnol.* **1997**, *18*, 395–420. [\[CrossRef\]](#)
26. Pawłowski, D. Warunki ekologiczne rozwoju późnovistuliańskiego zbiornika Koźmin Las w świetle analizy Cladocera. *Acta Geogr. Lodz.* **2014**, *102*, 65–70.
27. Pawłowski, D. Analiza Cladocera z torfowiska Żabieniec. In *Torfowisko Żabieniec: Warunki Naturalne, Rozwój i Zapis Zmian Paleoeologicznych w Jego Osadach*; Twardy, J., Żurek, S., Forsyia, J., Eds.; Bogucki Wydawnictwo Naukowe: Poznań, Poland, 2010; pp. 129–139.
28. Słowiński, M.; Marcisz, K.; Płóciennik, M.; Obremska, M.; Pawłowski, D.; Okupny, D.; Słowińska, S.; Borówka, R.; Kittel, P.; Forsyia, J.; et al. Drought as a Stress Driver of Ecological Changes in Peatland—A Palaeoecological Study of Peatland Development between 3500 BCE and 200 BCE in Central Poland. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **2016**, *461*, 272–291. [\[CrossRef\]](#)
29. Forsyia, J.; Obremska, M.; Pawłowski, D.; Kittel, P. Late Vistulian and Holocene Changes in the Ner River Valley in Light of Geological and Palaeoecological Data from the Ner-Zawada Peatland. *Geologija* **2010**, *52*, 25–33. [\[CrossRef\]](#)
30. Twardy, J.; Żurek, S.; Forsyia, J. *Torfowisko Żabieniec: Warunki Naturalne, Rozwój i Zapis Zmian Paleoeologicznych w Jego Osadach*; Bogucki Wydawnictwo Naukowe: Poznań, Poland, 2010.
31. Lamentowicz, M.; Balwierz, Z.; Forsyia, J.; Płóciennik, M.; Kittel, P.; Kloss, M.; Twardy, J.; Żurek, S.; Pawlyta, J. Multiproxy Study of Anthropogenic and Climatic Changes in the Last Two Millennia from a Small Mire in Central Poland. In *Palaeolimnological Proxies as Tools of Environmental Reconstruction in Fresh Water*; Buczkó, K., Korponai, J., Padisák, J., Starratt, S.W., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2009; pp. 213–230. ISBN 9789048133864.
32. Petera-Zganiacz, J.; Dzieduszyńska, D.A.; Milecka, K.; Okupny, D.; Słowiński, M.; Michczyńska, D.J.; Forsyia, J.; Twardy, J. Climate and Abiotic Landscape Controls of Younger Dryas Environmental Variability Based on a Terrestrial Archive (the Żabieniec Mire, Central Poland). *CATENA* **2022**, *219*, 106611. [\[CrossRef\]](#)
33. Forsyia, J.; Twardy, J. Budowa Geologiczna i Paleogeografia Torfowiska Żabieniec i Jego Otoczenia. In *Torfowisko Żabieniec: Warunki Naturalne, Rozwój i Zapis Zmian Paleoeologicznych w Jego Osadach*; Twardy, J., Żurek, S., Forsyia, J., Eds.; Bogucki Wydawnictwo Naukowe: Poznań, Poland, 2010; pp. 17–42.
34. Majecka, A.; Balwierz, Z.; Forsyia, J.; Twardy, J. Eemian and Vistulian (Weichselian) Development of the Meltout Depression on the Watershed between the Mroga and Mrożyca Rivers (Central Poland) Based on Lithological and Pollen Analysis. *Quat. Int.* **2018**, *467*, 79–95. [\[CrossRef\]](#)
35. Bronk Ramsey, C. Deposition Models for Chronological Records. *Quat. Sci. Rev.* **2008**, *27*, 42–60. [\[CrossRef\]](#)
36. Reimer, P.J.; Austin, W.E.N.; Bard, E.; Bayliss, A.; Blackwell, P.G.; Bronk Ramsey, C.; Butzin, M.; Cheng, H.; Edwards, R.L.; Friedrich, M.; et al. The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 Cal KBP). *Radiocarbon* **2020**, *62*, 725–757. [\[CrossRef\]](#)

37. Kurek, J.; Korosi, J.B.; Jeziorski, A.; Smol, J.P. Establishing Reliable Minimum Count Sizes for Cladoceran Subfossils Sampled from Lake Sediments. *J. Paleolimnol.* **2010**, *44*, 603–612. [\[CrossRef\]](#)
38. Szeroczyńska, K. *Sarmaja-Korjonen Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe—Towarzystwo Przyjaciół Dolnej Wisły; Friends of the Lower Vistula Society*; Poznań, Poland, 2007.
39. Juggins, S. C2 Version 1.5: Software for Ecological and Palaeoecological Data Analysis and Visualisation. 2007. Available online: <https://eprints.ncl.ac.uk> (accessed on 24 November 2022).
40. Bengtsson, L.; Enell, M. Chemical Analysis. In *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*; Berglund, B.E., Ed.; John Wiley and Sons: Chichester, UK, 1986.
41. Heiri, O.; Lotter, A.F.; Lemcke, G. Loss on Ignition as a Method for Estimating Organic and Carbonate Content in Sediments: Reproducibility and Comparability of Results. *J. Paleolimnol.* **2001**, *25*, 101–110. [\[CrossRef\]](#)
42. Berglund, B.E.; Ralska-Jasiewiczowa, M. Pollen Analysis and Pollen Diagrams. In *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*; Berglund, B.E., Ed.; The Blackburn Press: Caldwell, NJ, USA, 1986; pp. 455–484.
43. R Core Team. European Environment Agency. 2020. Available online: <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/oxygen-consuming-substances-in-rivers/r-development-core-team-2006> (accessed on 24 November 2022).
44. Ter Braak, C.J.F.; Smilauer, P. *Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination*; Version 5.0; Microcomputer Power: Ithaca, NY, USA, 2012.
45. Okupny, D.; Borówka, R.K.; Forsytek, J.; Twardy, J.; Kloss, M.; Żurek, S. The Relationship between the Chemical Composition and Lithology of Late Glacial and Holocene Biogenic Deposits of the Żabieniec Mire (Central Poland). *Geol. Q.* **2021**, *65*, 1579. [\[CrossRef\]](#)
46. Azouzi, R.; Charef, A.; Hamzaoui, A.H. Assessment of Effect of PH, Temperature and Organic Matter on Zinc Mobility in a Hydromorphic Soil. *Environ. Earth Sci.* **2015**, *74*, 2967–2980. [\[CrossRef\]](#)
47. Bennike, O.; Sarmaja-Korjonen, K.; Seppänen, A. Reinvestigation of the Classic Late-Glacial Bølling Sø Sequence, Denmark: Chronology, Macrofossils, Cladocera and Chydorid Ehippia. *J. Quat. Sci.* **2004**, *19*, 465–478. [\[CrossRef\]](#)
48. Szeroczyńska, K. Cladocera Analysis in the Late-Glacial Sediments of Lake Gościąg. In *Lake Gościąg, Central Poland. A Monographic Study*; Ralska-Jasiewiczowa, M., Starkel, L., Eds.; Library of the W. Szafer Institute of Botany PAS: Kraków, Poland, 1998; pp. 148–158. ISBN 9788385444640.
49. Zawiska, I. Wioślarki. In *Mikroprzeszłość. Badania Specjalistyczne w Archeologii*; Kurzawska, A., Sobkowiak-Tabaka, I., Eds.; Wydział Archeologii UAM: Poznań, Poland, 2021; pp. 115–128.
50. Błędzki, L.; Rybak, J.I. *Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) Key to Species Identification, with Notes on Ecology, Distribution, Methods and Introduction to Data Analysis*; Springer International Publishing: Cham, Switzerland, 2016; ISBN 9783319298702.
51. Szeroczyńska, K. Cladocera jako wskaźnik ekologiczny w późnoczwartorzędowych osadach jeziornych Polski Północnej. *Acta Palaeontol. Pol.* **1985**, *30*, 3–69.
52. Harmsworth, R.V. The Developmental History of Blelham Tarn (England) as Shown by Animal Microfossils, with Special Reference to the Cladocera. *Ecol. Monogr.* **1968**, *38*, 223–241. [\[CrossRef\]](#)
53. Szeroczyńska, K.; Zawisza, E. Records of the 8200calBP Cold Event Reflected in the Composition of Subfossil Cladocera in the Sediments of Three Lakes in Poland. *Quat. Int.* **2011**, *233*, 185–193. [\[CrossRef\]](#)
54. Rybak, J.I.; Błędzki, L.A. *Słodkowodne Skorupiaki Planktonowe. Klucz Do Oznaczania Gatunków*; Warsaw University Press: Warsaw, Poland, 2010; ISBN 9788323511632.
55. Szeroczyńska, K.; Zawisza, E. Paleolimnologia—Historia rozwoju jezior w Polsce w świetle badań fauny wioślarek. *Stud. Limnol. Telmatologica* **2007**, *1*, 51–60.
56. Rundgren, S. Earthworms and Soil Remediation: Liming of Acidic Coniferous Forest Soils in Southern Sweden. *Pedobiologia* **1994**, *38*, 519–529.
57. Sarmaja-Korjonen, K.; Seppänen, A.; Bennike, O. Pediatrum Algae from the Classic Late Glacial Bølling Sø Site, Denmark: Response of Aquatic Biota to Climate Change. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **2006**, *138*, 95–107. [\[CrossRef\]](#)
58. Meyers, P.A.; Teranes, J.L. Sediment Organic Matter. In *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2001; pp. 239–269.
59. Rosén, P.; Hammarlund, D. Effects of Climate, Fire and Vegetation Development on Holocene Changes in Total Organic Carbon Concentration in Three Boreal Forest Lakes in Northern Sweden. *Biogeosciences* **2007**, *4*, 975–984. [\[CrossRef\]](#)
60. Szeroczyńska, K. Wioślarki (Cladocera, Crustacea) jako źródło informacji w badaniach osadów jeziornych. *Stud. Geol. Pol.* **1998**, *112*, 9–28.
61. Szeroczyńska, K. Cladoceran Succession in Lakes and Peat Bogs of Łęczna-Włodawa Lake District. *Limnol. Rev.* **2003**, *3*, 235–242.
62. Szeroczyńska, K. The Significance of Subfossil Cladocera in Stratigraphy of Late Glacial and Holocene. *Stud. Quat.* **2006**, *23*, 37–45.
63. Pražáková, M.; Veselý, J.; Fott, J.; Majer, V.; Kopáček, J. The Long-Term Succession of Cladoceran Fauna and Palaeoclimate Forcing: A 14,600-Year Record from Plešné Lake, the Bohemian Forest. *Biologia* **2006**, *61*, S387–S399. [\[CrossRef\]](#)
64. Mirosław-Grabowska, J.; Zawisza, E. Reaction of the Lake Environment to the Holocene Warming Depending on the Distance to the Maximum Extent of the Vistulian Ice Sheet. *CATENA* **2018**, *171*, 494–504. [\[CrossRef\]](#)

65. Niska, M.; Mirosław-Grabowska, J. Eemian Environmental Changes Recorded in Lake Deposits from Rzecino (NW Poland): Cladocera, Isotopic and Selected Geochemical Data. *J. Paleolimnol.* **2015**, *53*, 89–105. [\[CrossRef\]](#)
66. Milecka, K.; Kowalewski, G.; Szeroczyńska, K. Climate-Related Changes during the Late Glacial and Early Holocene in Northern Poland, as Derived from the Sediments of Lake Sierzywk. *Hydrobiologia* **2011**, *676*, 187. [\[CrossRef\]](#)
67. Forysiak, J. Zapis zmian środowiska przyrodniczego późnego wistulianu i holocenu w osadach torfowisk regionu łódzkiego. *Acta Geogr. Lodz.* **2012**, *99*, 1–163.
68. Fajer, M.; Waga, J.M.; Rzetala, M.; Szymczyk, A.; Nita, M.; Machowski, R.; Rzetala, M.A.; Ruman, M. The Late Vistulian and Holocene Evolution of Jezioro Lake: A Record of Environmental Change in Southern Poland Found in Deposits and Landforms. *J. Paleolimnol.* **2012**, *48*, 651–667. [\[CrossRef\]](#)
69. Ramrath, A.; Nowaczyk, N.R.; Negendank, J.F.W. Sedimentological Evidence for Environmental Changes since 34,000 Years BP from Lago Di Mezzano, Central Italy. *J. Paleolimnol.* **1999**, *21*, 423–435. [\[CrossRef\]](#)
70. Goslar, T.; Kuc, T.; Ralska-Jasiewiczowa, M.; Różański, K.; Arnold, M.; Bard, E.; van Geel, B.; Pazdur, M.; Szeroczyńska, K.; Wicik, B.; et al. High-Resolution Lacustrine Record of the Late Glacial/Holocene Transition in Central Europe. *Quat. Sci. Rev.* **1993**, *12*, 287–294. [\[CrossRef\]](#)
71. Szeroczyńska, K. Cladocera w Osadach Jeziora Biskupińskiego. In *Zarys Zmian Środowiska Geograficznego Okolic Biskupina pod Wplywem Czynnیکów Naturalnych i Antropogenicznych w Póznym Glacjale i Holocenie*; O.W. Turpress: Toruń, Poland, 1995; pp. 181–198.
72. Bińka, K.; Cieśła, A.; Lacka, B.; Marciniak, B.; Madeyska, T.; Szeroczyńska, K.; Więckowski, K. Lake Evolution during the Last 12 000 Years: Błędowo Lake (Central Poland). *Stud. Geol. Pol.* **1991**, *10*, 100.
73. Polcyn, I. Analiza Kopalnych Wioślarek. In *Paleoekologiczne Studium Póznoglacjalnych Osadów Jeziora Lednica w Imiolkach*; Tobolski, K., Ed.; Lednicki Park Krajobrazowy: Poznań, Poland, 1998; pp. 51–54.
74. Milecka, K.; Szeroczynska, K. Changes in Macrophytic Flora and Planktonic Organisms in Lake Ostrowite, Poland, as a Response to Climatic and Trophic Fluctuations. *Holocene* **2005**, *15*, 74–84. [\[CrossRef\]](#)
75. Zawisza, E.; Szeroczyńska, K. The Development History of Wigry Lake as Shown by Subfossil Cladocera. *Geochronometria* **2007**, *27*, 67–74. [\[CrossRef\]](#)
76. Duigan, C.A.; Birks, H.H. The Late-Glacial and Early-Holocene Palaeoecology of Cladoceran Microfossil Assemblages at Kråkenes, Western Norway, with a Quantitative Reconstruction of Temperature Changes. *J. Paleolimnol.* **2000**, *23*, 67–76. [\[CrossRef\]](#)
77. Pawłowski, D. The Usefulness of Subfossil Cladocera Remains in Younger Dryas Climatic Reconstructions in Central Poland. *Acta Geol. Pol.* **2017**, *67*, 567–584. [\[CrossRef\]](#)

Disclaimer/Publisher's Note: The statements, opinions and data contained in all publications are solely those of the individual author(s) and contributor(s) and not of MDPI and/or the editor(s). MDPI and/or the editor(s) disclaim responsibility for any injury to people or property resulting from any ideas, methods, instructions or products referred to in the content.

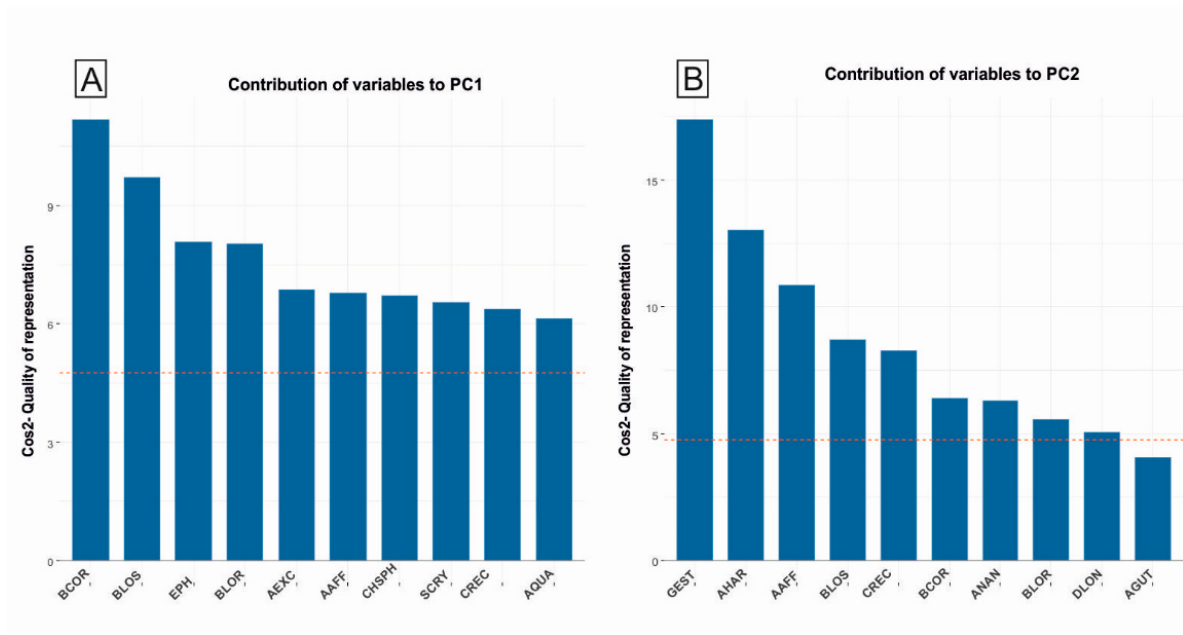


Figure 1. Diagrams of the quality representation for species on the PC1 (A) and PC2 (B). A high value of cos2 indicates a good representation..

Table 1. Results of radiocarbon dating together with calibrated and modeled ages.

No.	Lab. code	Depth cm	¹⁴ C age BP	¹⁴ C unc.	Calibration results 68.3% = conf. int cal BP	Modelled 68.3% = conf. int (μ ± σ) cal BP
1	GdA-6218	744	9,410	50	10,700– 10,575	11,630– 11,506 (10,563±58)
2	GdA-6220	750	9,310	50	11,580– 10,419	10,688– 10,550 10,621±54
3	GdA-6223	769	9,700	50	11,205– 10,895	11,205– 11,117 11,148±65
4	GdA-5853	780–781	10,095	80	11,821– 11,404	11,523– 11,326 11,438±96
5	GdA-5853	811–812	9,920	70	11,600– 11,236	11,607– 11,455 11,531±73
6	Beta-570624	844	10,530	30	12,618– 12,488	
7	GdA-5854	861–862	10,115	50	11,825– 11,507	11,875– 11,655 11,766±90
8	GdA-5732	872–873	10,320	90	12,453– 11,942	12,099– 11,890 12,010±98

9	GdA-5734	880–881	10,365	60	12,461– 12,049	12,251– 12,041 12,156±102
10	GdA-5736	910–911	10,645	65	12,722– 12,623	12,691– 12,626 12,662±32
11	GdA-5738	934–935	11,300	80	13,291– 13,116	13,307– 13,163 13,237±75
12	GdA-5740	943–944	12,050	65	14,030– 13,809	13,941– 13,796 13,886±82

Dr Wojciech Granoszewski

Zastępca Redaktora Naczelnego

Geological Quarterly

Państwowy Instytut Geologiczny - Państwowy Instytut Badawczy

Ul. Rakowiecka 4, 00-975 Warszawa

Zaświadczenie

Niniejszym zaświadczam, że artykuł pt. „*Habitat transformations under abrupt climate changes at the Late Glacial/Holocene transition, as told by Cladocera*”, którego autorami są: Marta RUDNA, Marta WOJEWÓDKA-PRZYBYŁ, Jacek FORYSIAK, Milena OBREMSKA i Edyta ZAWISZA został złożony do redakcji Geological Quarterly i obecnie znajduje się na etapie recenzji „peer review”.

21 III 2025 r.


Wojciech Granoszewski