

ANNA PANASIUK-CHODNICKA, BARTŁOMIEJ JERZAK, JUSTYNA WAWRZYNEK

*Zakład Badań Planktonu Morskiego
Instytut Oceanografii
Uniwersytet Gdański
Al. Marszałka Piłsudskiego 46, 81-378 Gdynia
E-mail: oceapc@ug.edu.pl*

KRYL CZY SALPY – ROLA FLUKTUACJI KLIMATYCZNYCH W KSZTAŁTOWANIU SIECI TROFICZNEJ ANTARKTYCZNEGO EKOSYSTEMU

W ostatnim czasie wzrasta zainteresowanie pelagicznymi zwierzętami morskimi o bardzo uwodnionym, galaretowatym ciele. Zwierzęta „galaretowate”, o których mowa w niniejszym artykule, to organizmy zooplanktonowe, do których przede wszystkim zalicza się przedstawicieli parzydełkowców (Cnidaria), w tym głównie krążkopławów (Scypho-

zoa) i kostkomeduz (Cubozoa), żebroplawów (Ctenophora) oraz sprzągli (Thaliacea), w tym salp (Salpida). O ich masowym występowaniu w różnych rejonach oceanu światowego, w tym również w obszarach polarnych, piszą między innymi CONDON i współaut. (2012).

MASOWY ROZWÓJ ORGANIZMÓW „GALARETOWATYCH” W WODACH OCEANU ŚWIATOWEGO – GENEZA ZJAWISKA ORAZ JEGO POTENCJALNE KONSEKWENCJE EKOLOGICZNE I EKONOMICZNE

Zwierzęta „galaretowate” stanowią często bardzo znaczący składnik planktonu wielu morskich ekosystemów. Mogą one być przede wszystkim ważnym składnikiem pokarmu niektórych gatunków ryb i innych przedstawicieli morskiej fauny (HOUGHTON i współaut. 2006, PAULY i współaut. 2009). Znane są 124 gatunki ryb odżywiające się „galaretowatym” zooplanktonem, w tym 11 gatunków odżywiających się tylko takimi organizmami. Zwierzęta „galaretowate” są również spożywane przez ludzi (np. meduza krążkopława *Nemopilema nomurai*), głównie w rejonie południowo-wschodniej Azji.

Liczne i zazwyczaj skupiskowe występowanie zwierząt „galaretowatych” jest często zjawiskiem naturalnym, niezwiązanym ze skutkami działalności człowieka. Jednak rejestrowany w ostatnich dekadach, wcześniej nieobserwowany, znaczący wzrost liczebności populacji tych zwierząt w różnych częściach oceanu pozwala przypuszczać, iż przy-

czyną tego zjawiska mogą być czynniki antropogeniczne.

Wzrost zainteresowania organizmami będącymi tematem niniejszego artykułu wynika z kilku powodów. Po pierwsze, masowe występowanie meduz stułbiopławów i krążkopławów w wodach przybrzeżnych może prowadzić do zahamowania turystyki. Wiele gatunków meduz powoduje bolesne, czasem nawet śmiertelne „poparzenia”. Ponadto, ich inwazje prowadzą do niszczenia rybołówstwa. Zwierzęta te mogą zapychać i rozrywać sieci rybackie (LYNAM i współaut. 2006) oraz powodować znaczny spadek efektywności produkcji morskich hodowli, w tym farm rybnych. Meduzy parzydełkowców (Cnidaria) i żebroplawy (Ctenophora) są drapieżnikami, a w skład ich diety wchodzi często larwy ryb (MILLS 2001).

Ostatecznym i niekorzystnym dla współczesnych ekosystemów rezultatem masowego występowania zwierząt „galaretowatych”

może być przebudowa sieci troficznych, na których szczycie, zamiast kręgowców (ryb i ssaków morskich), znajdować się będą przedstawiciele innych grup zwierząt, w tym także gatunki mniej znaczące z ekonomicznego punktu widzenia.

Prowadzone w ostatnich latach badania wykazały, że do najważniejszych przyczyn obserwowanego współcześnie wzrostu roli organizmów „galaretowatych” zaliczyć można fluktuacje klimatyczne (ATTRILL i współaut. 2007), introdukcje gatunków „obcych” (GRAHAM i BAYHA 2007), eutrofizację (ARAI 2001) oraz przełowienie (LYNAM i współaut. 2006).

Badania wykazały, że ocieplenie klimatu może sprzyjać rozwojowi populacji wielu gatunków zwierząt „galaretowatych”. Wzrost temperatury wzmacnia stratyfikację wód morskich, co prowadzi do utrudnienia w odnawianiu zawartości substancji odżywczych w wodach powierzchniowych. Wody głębokie, bogate w substancje biogenne, nie mieszają się bowiem z masami wód zalegającymi wyżej. Taka sytuacja faworyzuje rozwój wiciowców, na przykład przedstawicieli bruzdnic (Dinoflagellata), które są zdolne do odbywania wędrówek pionowych do warstw wód bogatszych w substancje biogenne, natomiast nie sprzyja rozwojowi okrzemek (Bacillariophyceae) (CUSHING 1989). Wody morskie, obfitujące w wiciowce, a ubogie w okrzemki, sprzyjają rozwojowi odżywiających się planktonem zwierząt „galaretowatych”, są natomiast mniej sprzyjającym środowiskiem dla ryb i planktonowych skorupiaków (PARSONS i LALLI 2002).

Inną konsekwencją wzrostu temperatury wód, wynikającego często z zaburzeń w ich cyrkulacji, są większe tempo wzrostu meduz i podniesienie ich efektywności rozrodczej (PURCELL i współaut. 2007). W ostatnim półwieczu, w rejonie Północnego Atlantyku, okresy zwiększonej liczebności przedstawicieli „galaretowatego” planktonu były wyraźnie skorelowane z napływem w ten obszar cieplejszych mas wodnych (GIBBONS i RICHARDSON 2008).

Ocieplanie się klimatu powoduje ponadto, że wiele gatunków tropikalnych może żyć i rozmnażać się coraz dalej na północ i na południe od obszaru swego pierwotnego zasięgu występowania. Szczególnie wyraźnie zjawisko to widoczne jest w rejonie północno-wschodniej Australii. W ciągu ostatnich 60. lat obserwuje się tam powiększanie się zasięgu występowania w kierunku południowym bardzo niebezpiecznej, również dla lu-

dzi, kostkomeduzy *Chironex fleckeri*. Wiąże się to ze zmianami cyrkulacji mas wodnych w tym rejonie, spowodowanymi przypuszczalnie zachodzącymi zmianami klimatycznymi (CAI i współaut. 2005).

Innym skutkiem zmian klimatycznych, który może powodować intensywny rozwój zwierząt „galaretowatych”, jest postępujący spadek wartości pH wód oceanicznych. Jest on efektem nadmiernej emisji CO₂ do atmosfery i jego pochłaniania przez wody morskie. Zakwaszenie oceanów powoduje większą rozpuszczalność węglanu wapnia, który wchodzi w skład ciała wielu morskich zwierząt: koralowców, mięczaków, skorupiaków i szkarłupni. Prowadzi to w konsekwencji do spadku liczebności populacji tych zwierząt i ich zastępowania przez przedstawicieli organizmów „galaretowatych” (ATTRILL i współaut. 2007).

Równie istotnym czynnikiem zwiększającym skalę omawianego zjawiska jest przełowienie wielu gatunków ryb i dużych skorupiaków, które odżywiają się tymi samymi przedstawicielami zooplanktonu, co organizmy „galaretowate” (PURCELL i ARAI 2001). Uważa się, na przykład, że przełowienie sardynek w rejonie Namibii doprowadziło do znacznego wzrostu liczebności meduzy *Chrysaora hysoscella* (LYNAM i współaut. 2006).

Dużą rolę w powiększaniu się liczebności populacji „galaretowatego” zooplanktonu odgrywa także postępujący w wielu rejonach morskich proces eutrofizacji. Wprowadzane w nadmiarze do wód substancje obfitują w azot i fosfor, ale są ubogie w krzem (RICHARDSON i współaut. 2009). Skutkuje to, z jednej strony, spadkiem liczebności okrzemek, przedstawicieli planktonu samożywne- go, którym do życia niezbędny jest krzem, z drugiej, nadmiernym rozwojem wiciowców (HARASHIMA i współaut. 2006). W rezultacie, wiciowce zaczynają odgrywać coraz większą rolę na niższych poziomach łańcucha troficznego (SOMMER i LENGFELLNER 2008). Taka sytuacja faworyzuje zwierzęta „galaretowate”, które charakteryzuje mniejsza wybiórczość pokarmowa i których dieta może zawierać całkiem małe pierwotniaki (MALEJ i współaut. 2007), w tym także bruzdnice (SULLIVAN i GIFFORD 2004). Wzrost udziału małych form fitoplanktonu wpływa natomiast niekorzystnie na skorupiaki i ryby, preferujące pokarm o większych rozmiarach, jakim są okrzemki.

Najnowsze badania wskazują, że znaczenie organizmów „galaretowatych” wzrasta również w obszarach podbiegunowych (PUR-

CELL 2003). Niesie to za sobą potencjalnie negatywne, zarysowane wyżej konsekwencje ekologiczne. W porównaniu z innymi obszarami morskimi wzrost znaczenia organizmów takich jak meduzy czy salpy w Arktyce i w Antarktyce wydaje się być jednak rezultatem zmian klimatycznych, a nie bezpośrednim skutkiem działalności człowieka.

W Morzu Beringa obserwowany był ostatnio znaczny wzrost liczebności populacji zwierząt „galaretowatych” (BRODEUR i współaut. 1999). Występujące w ostatniej dekadzie, we wschodniej części tego rejonu, bardzo ciepłe wiosny i wysokie temperatury wód powierzchniowych w czasie lata, w zasadniczy sposób wpłynęły na rozwój i przeżywalność krążkopławów, w tym głównie *Chrysaora*

melanaster (BRODEUR i współaut. 2008) oraz żebroplawów *Mertensia ovum* i *Bolinopsis infundibulum* (RASKOFF i współaut. 2005). Wzrost liczebności populacji „galaretowatego” zooplanktonu stwierdzono również w szelfowych i otwartych wodach północno-wschodniego Atlantyku (GIBBONS i RICHARDSON 2008).

Dane na temat masowego pojawiania się zwierząt „galaretowatych” w Antarktyce odnoszą się głównie do jednego ich przedstawiciela – pelagicznej sprzagli *Salpa thompsoni*. Notowany w ostatnim czasie znaczący wzrost liczebności tego gatunku zagraża stabilności funkcjonowania antarktycznego ekosystemu, dla którego gatunkiem kluczowym jest pelagiczny skorupiak *Euphausia superba* (PAKHOMOV i współaut. 2002).

PRZEBUDOWA ANTARKTYCZNEJ SIECI TROFICZNEJ JAKO EFEKT ZACHODZĄCYCH ZMIAN KLIMATYCZNYCH

Antarktyka to pod względem hydrologicznym i biologicznym region bardzo szczególny. To tutaj powstają masy wodne, które odgrywają istotną rolę w globalnym systemie cyrkulacyjnym (WALSH 1983). Dodatkowo, Ocean Południowy jest akwenem z olbrzymimi zasobami rozpuszczonych w nim gazów oraz wody słodkiej obecnej w postaci lodu. Jest swoistym inhibitorem (spowalniaczem) zachodzących zmian klimatycznych (TOMCZAK i LIEFRINK 2005).

Ekosystem antarktyczny zaliczany jest do bardzo starych i mających długą historię geologiczną (KNOX i LOWRY 1977). Obecny układ cyrkulacyjny i zasięgi mas wodnych ustabilizowały się przed około dwudziestoma milionami lat (KNOX 2007). Do najważniejszych procesów kształtujących współczesny obraz Antarktyki zalicza się powstanie około 22 mln lat temu Frontu Polarnego, jednej z najbardziej spektakularnych biologicznych barier zwanej też Strefą Antarktycznej Konwergencji (KNOX 2007).

Specyficzny reżim hydrologiczny Oceanu Południowego wpływa w zasadniczy sposób na jego zasoby, w tym na skład i liczebność organizmów zooplanktonowych oraz na ich strategię życiową (SCHALK 1990). Wody otaczające kontynent Antarktydy należą do szczególnie wysoko produktywnych (KNOX 2007). Efektem jest obfitość i gatunkowe bogactwo biocenozy Oceanu Południowego (SWADLING i współaut. 2010).

W ostatnich latach pojawia się coraz więcej informacji dotyczących globalnych zmian

klimatu (IPCC 2007). Rejony polarne charakteryzuje wysoka złożoność procesów hydrologicznych. W efekcie, nawet niewielkie zachwiania równowagi w obrębie jednego z czynników fizycznych bądź chemicznych, generują zakłócenia w funkcjonowaniu całego ekosystemu antarktycznego. Antarktyka Zachodnia należy do obszarów o najwyższym tempie zmian klimatycznych (VAUGHAN i współaut. 2003). Średnia temperatura powietrza w rejonie Półwyspu Antarktycznego wzrosła w ciągu ostatnich 50 lat o około 2–3°C (STARK 1994). Zmiany te mają istotny wpływ na dynamikę procesów deglacjacyjnych (topnienia lodu), w tym przede wszystkim na powierzchnię i zasięg lodu (SMITH i STAMMERJOHN 2001).

Następstwem opisanych wyżej zjawisk są zmiany w produkcji pierwotnej (PRÉZELIN i współaut. 2000), które z kolei wywołują zmiany na wyższych poziomach krótkich łańcuchów pokarmowych. Kluczowym gatunkiem sieci troficznej Oceanu Południowego jest kryl *Euphausia superba* (Ryc. 1) (MOLINE i współaut. 2004), tworzący w pelagialu Oceanu Południowego olbrzymie ławice (Ryc. 2), których występowanie związane jest ze specyficznymi masami wodnymi, jak również z zasięgiem i powierzchnią pokrywy lodowej (PAKHOMOV i współaut. 2002). Kryl jest głównym składnikiem pokarmu wielu gatunków antarktycznych ptaków i ssaków. Do konsumentów kryla należą pingwiny Adeli (*Pygoscelis adeliae*), pingwiny antarktyczne (*Pygoscelis*



Ryc. 1. Kryl antarktyczny – *Euphausia superba* (średnia długość ciała 6 cm).

antarctica), pingwiny białobrewy (*Pygoscelis papua*) oraz albatrosy i petrele (EVERSON i współaut. 2000). Odżywiają się nim również uchatki antarktyczne (*Arctocephalus gazella*), foki Rossa (*Ommatophoca rossi*), foki Weddella (*Leptonychotes weddelli*), lamparty morskie (*Hydrurga leptonyx*) oraz największe ssaki – wieloryby (EVERSON 2000). Kryl, ze względu na masowe występowanie (WIEDEMANN i współaut. 2011), jest dla jego konsumentów podstawowym źródłem energii oraz biologicznie istotnych makro- i mikroelementów. Wykazano np., że na 100% wszystkich związków żelaza skumulowanego w antarktycznych organizmach pelagicznych, aż 24% znajduje się w tkankach kryla (NICOL i współaut. 2010).

Rozmnażanie kryla przypada na czas antarktycznego lata, kiedy w toni wodnej występuje najwięcej okrzemek – podstawowego składnika jego diety. Wzrost liczebności okrzemek w omawianym okresie jest rezultatem nie tylko intensywnych zakwitów tego



Ryc. 2. Ławica kryla antarktycznego.

przedstawiciela planktonu w toni wodnej, ale również rezultatem uwalniania do wody okrzemek rosnących masowo na spodniej stronie topniejącego latem morskiego lodu (WIKTOR i współaut. 1997). Efektywność reprodukcyjna kryla jest więc uzależniona w dużym stopniu od występowania i zasięgu pokrywy lodowej. Opisany przykład wskazuje, że lód morski odgrywa ważną rolę w kształtowaniu procesów ekologicznych zachodzących w Oceanie Południowym, również poprzez wpływ na rytm procesów życiowych organizmów znajdujących się na różnych poziomach antarktycznej piramidy troficznej (MOLINE i współaut. 2004).

Zachodnia Antarktyka należy do najszybciej ocieplających się rejonów na Ziemi (VAUGHAN i współaut. 2003). Intensywne i coraz częściej występujące w tym rejonie ciepłe wiatry wpływają na wcześniejsze topnienie wiosną i opóźniony przyrost lodu morskiego z początkiem zimy, co skutkuje zmniejszaniem się jego powierzchni w ciągu roku (STAMMERJOHN i współaut. 2008). Powoduje to wcześniejsze przystępowanie kryla do rozrodu i wcześniejsze pojawianie się jego stadiów młodocianych (MASSOM i STAMMERJOHN 2010). Kolejne stadia larwalne kryla, *nauplius*, *calyptopis* i *furcilia*, do prawidłowego i szybkiego rozwoju potrzebują obecności pokrywy lodowej, ponieważ w trakcie pierwszych kilku lat swojego życia odżywiają się związanymi z lodem i rosnącymi na jego spodniej stronie okrzemkami (głównie *Thalassiosira antarctica*) (HABERMAN i współaut. 2003). Zatem, znaczny ubytek lodu morskiego może wpływać bardzo niekorzystnie na wzrost i rozwój juvenilnych postaci *E. superba* i w efekcie powodować spadek liczebności całej jego populacji.

Kurczenie się obszaru i czasu trwania pokrywy lodowej ma również znaczenie w kształtowaniu liczebności innego gatunku Euphausiacea – występującego w rejonie Antarktyki kryla „podlodowego” *Euphausia crystallorophias*. Gatunek ten może zastępować *E. superba* w łańcuchu troficznym między innymi w przybrzeżnych, szelfowych wodach Antarktyki (PAKHOMOV i współaut. 1998), a jego biologia jest jeszcze ściślej związana z występowaniem lodu. Uważa się np., że *E. crystallorophias* jest w stanie skonsumować 55 do 90% biomasy lokalnego fitoplanktonu powstającego w rejonach topnienia lodu.

Przypuszczalnym efektem obserwowanych w Antarktyce zmian klimatycznych, któ-

rych rezultatem jest między innymi zmniejszanie się powierzchni antarktycznego lodu morskiego i wydłużanie się przerwy między topnieniem lodu wiosennego a przyrastaniem lodu zimowego, może być redukcja liczebności populacji kryla (ATKINSON i współaut. 2004). Taki trend, obserwowany zarówno w Zachodniej, jak i Wschodniej Antarktyce (NICOL i współaut. 2000), jest rejestrowany od lat 70. ubiegłego wieku.

W rejonach przybrzeżnych Antarktyki degradacyjny wpływ na wielkość populacji kryla (oprócz ubytku lodu morskiego) odgrywa również intensyfikacja spływu podlodowcowego, zmieniającego niektóre właściwości wód szelfowych (zasolenie, zmętnienie). Nie pozostaje to bez wpływu na strukturę, rozwój i sukcesę fitoplanktonu (KOPCZYŃSKA 2008), będącego pokarmem kryla.

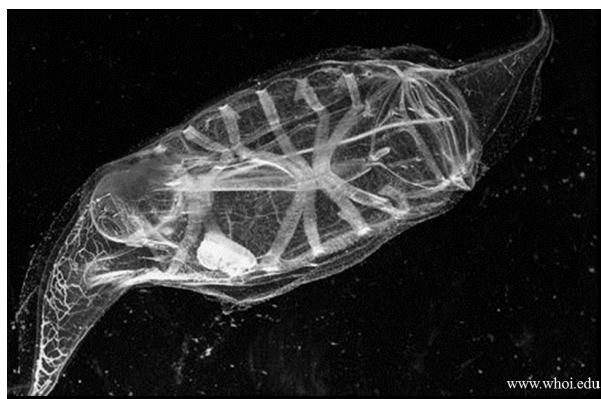
Obserwacje fitoplanktonu prowadzone w Zatoce Admiralicji (Zachodnia Antarktyka) w ciągu dwóch okresów badawczych wskazują na zmniejszanie się udziału okrzemek (podstawowego pokarmu *E. superba*) w zespołach fitoplanktonowych, z 43-69% w latach 1996-98 do mniej niż 5% w latach 2003-2005 (KOPCZYŃSKA 2008). Także maksymalne koncentracje okrzemek w 2004 r. były 5 razy mniejsze od koncentracji notowanych w 1998 r. Warto podkreślić, że w niektórych miesiącach wiosennych stwierdzano całkowity ich brak w zebranych próbach fitoplanktonu (KOPCZYŃSKA 2008). Wykazanie, iż jest to stały trend, a sam proces postępuje, wymaga dalszych badań. Jednak obserwowane zmiany w strukturze fitoplanktonu innych rejonów Antarktyki potwierdzają możliwość modyfikacji ekosystemu, które mogą negatywnie wpłynąć na liczebność i funkcjonowanie roślinożerców, takich jak kryl antarktyczny, dla którego głównym składnikiem pokarmu są okrzemki (LIGOWSKI 1993). Zgodnie z przewidywanymi scenariuszami, w efekcie zmian klimatycznych okrzemki będą prawdopodobnie zastępowane mniejszymi wiciowcami należącymi do typu kryptofitów, lepiej znoszącymi wyższą temperaturę, obniżone zasolenie i zwiększone zmętnienie wód (MOLINE i współaut. 2004). Kryl jest gatunkiem, którego cechuje duża wybiórczość pokarmowa, a wydajność pobierania przez niego pokarmu składającego się głównie z małych wiciowców, np. kryptofitów mniejszych niż 20 μm , jest znacznie mniejsza niż wydajność łowienia organizmów większych, takich jak okrzemki (KOPCZYŃSKA 1992). Dlatego przewidywane zmiany w strukturze fitoplankto-

nu mogą negatywnie wpływać na rozwój populacji tego skorupiaka.

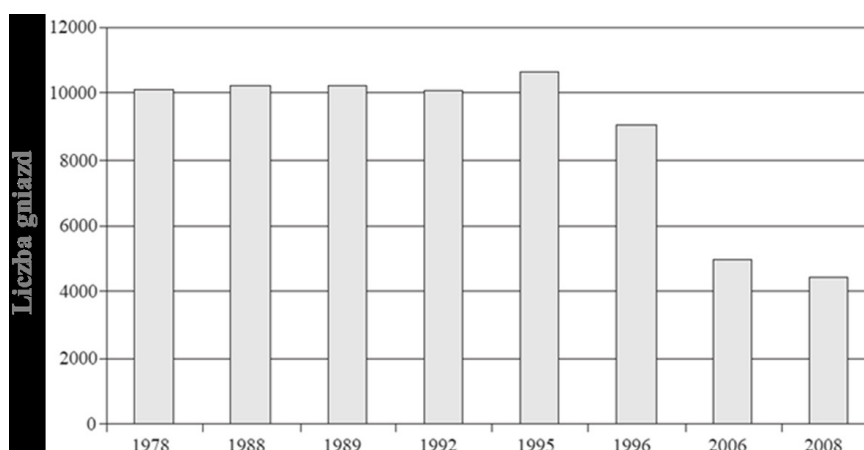
Typowym efektem masowego występowania zwierząt „galaretowatych” w różnych obszarach wszechoceanu jest wspomniana przebudowa sieci troficznych, przejawiająca się spadkiem liczebności ryb i skorupiaków na korzyść planktonu zdominowanego przez meduzy lub/i salpy. Najbardziej znaczącym rezultatem tego zjawiska w Antarktyce jest zmniejszanie się wielkości populacji kryla *E. superba* – kluczowego w tym rejonie elementu łańcucha pokarmowego i zastępowanie go przez osłonice *Salpa thompsoni* (Ryc. 3). *S. thompsoni* to gatunek typowy dla otwartych wód Antarktyki, związany z cieplejszymi masami wodnymi (KAWAGUCHI i współaut. 2004). W ostatnim czasie obserwuje się jednak wyraźne przesunięcie zasięgu występowania tej osłonicy w kierunku południowym, bliżej kontynentu Antarktydy, gdzie wcześniej nie tworzyła dużych skupisk (KAWAGUCHI i współaut. 2004).

W rezultacie zmieniających się abiotycznych i biotycznych właściwości środowiska morskiego Antarktyki (w tym zmian w strukturze zespołów fitoplanktonu) salpy stają się dla kryla znaczącą konkurencją. Cechuje je bowiem zdolność do żerowania na cząstkach pokarmu o bardzo szerokim zakresie wielkości, od bakterii po okrzemki (NISHIKAWA i współaut. 1995). Salpy charakteryzuje ponadto wysokie tempo rozmnażania i wzrostu, dzięki czemu mogą one tworzyć skupiska na tyle liczne, by bezpośrednio konkurować z innymi organizmami (np. z krylem) w zdobywaniu pokarmu (NISHIKAWA i współaut. 1995).

Chociaż ekologia i biologia salp jest wciąż zbyt słabo poznana, to pojawiają się hipotezy dotyczące wydzielania przez nie



Ryc. 3. Pelagiczna osłonica *Salpa thompsoni* (średnia długość ciała 5–6 cm).



Ryc. 4. Liczba gniazd pingwinów Adeli (*Pygoscelis adeliae*) w latach 1978–2008 w rejonie Wyspy Króla Jerzego (Antarktyka Zachodnia).

metabolitów, oddziałujących negatywnie na procesy życiowe kryla, i w rezultacie na wielkość oraz strukturę jego populacji (PAKHOMOV i współaut. 2002). Chwilowo jednak brak ostatecznego potwierdzenia tych przypuszczeń, ponieważ obserwowano również współwystępowanie kolonii salp i skupisk kryla w tym samym rejonie. Wydaje się jednak, że w dłuższym czasie koegzystencja tych dwóch gatunków jest niemożliwa. Prognozy na następne dekady wskazują, iż nasilający się trend wzrostu temperatury, zmniejszanie się wielkości pokrywy lodowej, a co za tym idzie wzrost liczebności niewielkich wiciowców (MOLINE i współaut. 2004), będzie powodować sukcesywne zwiększanie się populacji *S. thompsoni*, przy jednoczesnym spadku liczebności kryla.

Ponieważ kryl jest podstawą diety większości przedstawicieli wyższych poziomów piramidy troficznej, zmiany w liczebności tego gatunku będą najprawdopodobniej skutkować spadkiem wielkości populacji wielu gatunków pingwinów i ssaków płetwonogich. Zasoby kryla w Antarktyce szacuje się na około 170 do 380 milionów ton (FLORES i współaut. 2012), z czego około 150 milionów ton jest przypuszczalnie konsumowane przez ptaki, płetwonogie ssaki i wieloryby (WIEDENMANN i współaut. 2011). Przedstawiciele większości płetwonogich są w stanie uzupełnić dietę rybami lub kałamarnicami, ale dla wielorybów i pingwinów (np. pingwinów Adeli) kryl stanowi ponad 70% i więcej całkowitej masy ich pokarmu, podczas gdy salpy nie są preferowanym elementem diety tych zwierząt (TIERNEY i współaut. 2008).

Ekologiczny skutek masowego występowania „galaretowatej” salpy w Antarktyce już jest widoczny. W Zachodniej Antarktyce zanotowano ostatnio znaczny spadek liczebno-

ści pingwinów Adeli i pingwinów antarktycznych (KORCZAK-ABSHIRE i współaut. 2012). W rejonie Wyspy Króla Jerzego (Szetlandy Południowe, Zachodnia Antarktyka), w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat liczebność populacji obu tych gatunków zmniejszyła się niemal o połowę (Rys. 4) (CARLINI i współaut. 2009, KORCZAK i CHWEDORZEWSKA 2010, KORCZAK-ABSHIRE i współaut. 2012). Wzrosła natomiast w tym rejonie liczebność pingwinów białobrewych (CARLINI i współaut. 2009). Jedną z prawdopodobnych przyczyn zjawiska są odmienne wymagania pokarmowe trzech omawianych gatunków. Pingwiny białobrewe odżywiają się głównie rybami, a kryl stanowi uzupełniający element ich diety (PÜTZ i współaut. 2001), natomiast dieta pingwinów Adeli i pingwinów antarktycznych składa się w zasadniczym stopniu (wagowo nawet do 99%) z kryla (TRIVELPIECE i współaut. 1990, LYNNEs i współaut. 2004). Dane dotyczące niektórych gatunków fok wskazują, że kryl może stanowić nawet ponad 60% ich diety (CASAUX i współaut. 2003). Dlatego spadek liczebności kryla może powodować, podobnie jak w przypadku pingwinów, redukcję liczebności populacji morskich ssaków Antarktyki.

Ostatnim ogniwem łańcucha pokarmowego morskiego ekosystemu Oceanu Południowego są wieloryby. Przewiduje się, że ich populacje (zdziesiątkowane już w okresie rozkwitu wielorybnictwa w XX w.) nie zdołają się nigdy odbudować bez podstawy żywieniowej, jaką jest antarktyczny kryl (WIEDENMANN i współaut. 2011). Zmiana stosunków ilościowej dominacji w zespołach pelagicznych na korzyść salp może w istotny sposób ograniczyć możliwości rozwoju tych wielkich morskich ssaków.

Działalność człowieka jest istotnym czynnikiem generującym zmiany we właściwościach elementów abiotycznych i biotycznych siedlisk morskich. W wyniku tych zmian, jak się przypuszcza, ma miejsce zjawisko masowego pojawiania się w wielu rejonach oceanu światowego zwierząt „galaretowatych”. W większości wód oceanicznych trend ten skutkuje spadkiem udziału dominujących ilościowo ryb, na korzyść planktonowych zwierząt „galaretowatych”, w tym głównie przydełkowców i żebroplawów. Obserwowana reakcja ekosystemu antarktycznego wydaje się być podobna i polega na wzroście liczeb-

ności „galaretowatego” przedstawiciela zooplanktonu, osłonicy *Salpa thompsoni*, przy jednoczesnym spadku liczebności skorupiaków, przede wszystkim kryla *Euphausia superba*. Prognozowanym efektem zachodzących w tym rejonie zmian może być istotne przekształcenie antarktycznego ekosystemu, z redukcją liczebności typowych jego przedstawicieli: pingwinów i niektórych innych gatunków ptaków oraz fok i wielorybów. Konsekwencją będą istotne zmiany w przepływie materii i energii w obrębie całego ekosystemu.

KRYL CZY SALPY – ROLA FLUKTUACJI KLIMATYCZNYCH W KSZTAŁTOWANIU SIECI TROFICZNEJ ANTARKTYCZNEGO EKOSYSTEMU

Streszczenie

Obserwacje masowego pojawiania się organizmów o galaretowatym, bardzo uwodnionym ciele, w różnych rejonach oceanu światowego, w tym również w obszarach polarnych, spowodowało duży wzrost zainteresowania oceanobiologów tą grupą zwierząt. W artykule dyskutowane są między innymi przyczyny oraz potencjalne konsekwencje ekologiczne i ekonomiczne tego zjawiska. Prawdopodobnym czynnikiem powodującym tak gwałtowny rozwój tych zwierząt, zwłaszcza w Antarktyce, są zmiany klimatyczne, z globalnym ociepleniem na czele. Przewiduje się, że w wyniku masowego rozwoju planktonu

„galaretowatego” dojdzie do przebudowy antarktycznej pelagicznej sieci troficznej. Dotychczasowi roślinożercy (skorupiaki i ryby) zostaną zastąpieni przez zwierzęta „galaretowate” – w tym m.in. salpy. Organizmy te cechuje bowiem większa elastyczność ekologiczna.

Omawiany proces zachodzący obecnie w Oceanie Południowym będzie miał zapewne niekorzystny wpływ na funkcjonowanie konsumentów wyższych rzędów – takich jak pingwiny, płetwonogię i walenie.

KRILL OR SALPS – THE ROLE OF CLIMATE CHANGES IN SHAPING ANTARCTIC TROPHIC FOOD WEB

Summary

As a result of observed mass occurrence of gelatinous organisms in different regions of the world ocean, including polar regions, marine biologists focused in their studies on this group of animals. The article presents potential ecological and economic consequences of the phenomenon of mass occurrence of gelatinous organisms in various parts of the world. In the Southern Ocean the most likely reason for the rapid development of jellyfish or salps is climate change, in particular the warming effect. The

expected result of the mass occurrence of gelatinous zooplankton would be an alteration of the Antarctic pelagic food web, namely dominant existing herbivore – krill would be replaced by gelatinous salps, which are characterized by greater ecological flexibility. This phenomenon in the Southern Ocean region would have a negative impact on the functioning of top consumers – penguins, pinnipeds and cetaceans.

LITERATURA

- ARAI M. N., 2001. *Pelagic coelenterates and eutrophication: a review*. Hydrobiologia 451, 69–87.
- ATKINSON A., SIEGEL V., PAKHOMOV E. A., ROTHERY P., 2004. *Longterm decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean*. Nature 43, 100–103.
- ATTRILL M. J., WRIGHT J., EDWARDS M., 2007. *Climate-related increases in jellyfish frequency suggest a more gelatinous future for the North Sea*. Limnol. Oceanogr. 52, 480–485.
- BRODEUR R. D., MILLS C. E., OVERLAND J. E., WALTERS G. E., SCHUMACHER J. D., 1999. *Substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change*. Fisheries Oceanogr. 8, 296–306.
- BRODEUR R. D., DECKER M. B., CIANNELLI L., PURCELL J. E., BOND N. A., STABENO P. J., ACUNA E., HUNT JR., G. L., 2008. *The rise and fall of jellyfish in the Bering Sea in relation to climate regime shifts*. Progr. Oceanogr. 77, 103–111.

- CAI W., SHI G., COWAN T., BI D., RIBBE J., 2005. *The response of the Southern Annular Mode, the East Australian Current, and the southern mid-latitude ocean circulation to global warming*. Geophys. Res. Lett. 32, L23706.
- CARLINI A. R., CORIA N. R., SANTOS M. M., NEGRETE J., JUARES M. A., DANERI G. A., 2009. *Responses of Pygoscelis adeliae and P. papua populations to environmental changes at Isla 25 de Mayo (King George Island)*. Polar Biol. 32, 1427–1433.
- CASAUX R., BARONI A., RAMON A., 2003. *Diet of Antarctic fur seals Arctocephalus gazella at the Danco Coast, Antarctic Peninsula*. Polar Biol. 26, 49–54.
- CONDON H. E., DUARTE C. M., PITT K. A., ROBINSON K. L., LUCAS C. H., SUTHERLAND K. R., MIANZAN H. W., BOGEBERG M., PURCELL J. E., DECKER M. B., UYE S., MADIN L. P., BRODEUR R. D., HADDOCK S. H. D., MALEJ A., PARRY G. D., ERIKSEN E., QUI ONES J., ACHA M., HARVEY M., ARTHUR J. M., GRAHAM W. M., 2012. *Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA doi: 10.1073/pnas.1210920110.
- CUSHING D. H., 1989. *A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified*. J. Plankt. Res. 11, 1–13.
- EVERSON I., 2000. *Krill. Biology, Ecology and Fisheries*. Blackwell Science, Oxford.
- FLORES H., VAN FRANKEK J. A., SIEGEL V., HARALDSON M., STRASS V., MEESTERS E. H., BATHMANN U., WOLFF W. J., 2012. *The association of Antarctic krill Euphausia superba with the under-ice habitat*. PLOS One 7, e31775.
- GIBBONS M. J., RICHARDSON A. J., 2008. *Patterns of pelagic cnidarian abundance in the North Atlantic*. Hydrobiologia 616, 51–65.
- GRAHAM W. M., BAYHA K. M., 2007. *Biological invasions by marine jellyfish*. [W:] *Biological invasions*. NENTWIG W. (red.) Ecol. Stud. (Springer Verlag) 193, 239–256.
- HABERMAN K. L., QUETIN L. B., ROSS R. M., 2003. *Diet of the Antarctic krill (Euphausia superba Dana): I. Comparisons of grazing on Phaeocystis antarctica (Karsten) and Thalassiosira antarctica (Comber)*. J. Exp. Marine Biol. Ecol. 283, 79–95.
- HARASHIMA A., KIMOTO T., WAKABAYASHI T., TOSHIYASU T., 2006. *Verification of the silica deficiency hypothesis based on biogeochemical trends in the aquatic continuum of Lake Biwa – Yodo River – Seto Inland Sea, Japan*. Ambio 35, 36–42.
- HOUGHTON J. D. R., DOYLE T. K., WILSON M. W., DAVENPORT J., HAYS G. C., 2006. *Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment*. Ecology 87, 1967–1972.
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007, Synthesis Report. A contribution of working groups i, ii, and iii to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. PACHAURI R. K., REISINGER A. (red.) IPCC, Geneva, Switzerland.
- KAWAGUCHI S., SIEGEL V., LITVINOV F., LOEB V., WATKINS J., 2004. *Salp distribution and size composition in the Atlantic sector of the Southern Ocean*. Deep-Sea Res. II 51, 1369–1381.
- KNOX G. A., 2007. *Biology of the Southern Ocean*. CRC, Boca Raton.
- KNOX G. A., LOWRY J. K., 1977. *A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Pole Ocean, with special reference to the Amphipoda and Polychaeta*. Polar Oceans, Arctic Institute of North America, Calgary, 423–462.
- KOPCZYŃSKA E. E., 1992. *Dominance of microflagellates over diatoms in the Antarctic areas of deep vertical mixing and krill concentrations*. J. Plankton Res. 14, 1031–1054.
- KOPCZYŃSKA E. E., 2008. *Phytoplankton variability in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands: six years of monitoring*. Polish Polar Res. 29, 117–139.
- KORCZAK M., CHWEDORZEWSKA K. J., 2010. *Human impact upon the environment in the vicinity of Arctowski Station, King George Island, Antarctica*. Polish Polar Res. 31, 45–60.
- KORCZAK-ABSHIRE M., CHWEDORZEWSKA K. J., WĄSOWICZ P., BEDNAREK P. T., 2012. *Genetic structure of declining chinstrap penguin (Pygoscelis antarcticus) populations from South Shetland Islands (Antarctica)*. Polar Biol. 35, 1681–1689.
- LIGOWSKI R., 1993. *Morskie okrzemki (Bacillariophyceae) w ekosystemie Antarktyki ich znaczenie jako wskaźnika źródła pokarmu dla kryla (Euphausia superba Dana)*. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź.
- LYNAM C. P., GIBBONS M. J., AXELSEN B. E., SPARKS C. A. J., COETZEE J., HEYWOOD B. G., BRIERLEY A. S., 2006. *Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem*. Curr. Biol. 16, 492–493.
- LYNNES A. S., REID K., CROXALL J. P., 2004. *Diet and reproductive success of Adélie and chinstrap penguins: linking response of predators to prey population dynamics*. Polar Biol. 27, 544–554.
- MALEJ A., TURK V., LUČIĆ D., BENOVIĆ A., 2007. *Direct and indirect trophic interactions of Aurelia sp (Scyphozoa) in a stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea)*. Marine Biol. 151, 827–841.
- MASSOM R. A., STAMMERJOHN S. E., 2010. *Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications*. Polar Sci. 4, 149–186.
- MILLS C. E., 2001. *Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions?* Hydrobiologia 451, 55–68.
- MOLINE M. A., CLAUSTRE H., FRAZER T. K., SCHOFIELD O., VERNET M., 2004. *Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend*. Global Change Biol. 10, 1973–1980.
- NICOL S., CONSTABLE A., PAULY T., 2000. *Estimates of circumpolar Antarctic krill abundance based on recent acoustic density measurements*. CCAMLR Sci. 7, 87–99.
- NICOL S., BOWIE A., JARMA S., LANNUZEL D., MEINERS K., VAN DER MERWE P., 2010. *Southern Ocean iron fertilization by baleen whales and Antarctic krill*. Fish Fisher. 11, 203–209.
- NISHIKAWA J., NAGANOBU M., ICHII T., ISHII H., TERAZAKI M., KAWAGUCHI K., 1995. *Distribution of salps near the South Shetland Islands during austral summer, 1990–1991 with special reference to krill distribution*. Polar Biol. 15, 31–39.
- PAKHOMOV E. A., PERISSINOTTO R., FRONEMAN P. W., 1998. *Abundance and trophodynamics of Euphausia crystallorophias in the shelf region of the Lazarev Sea during austral spring and summer*. J. Marine Syst. 17, 313–324.
- PAKHOMOV E. A., FRONEMAN P. W., PERISSINOTTO R., 2002. *Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux*. Deep-Sea Res. II 49, 1881–1907.
- PARSONS T. R., LALLI C. M., 2002. *Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes*. Mer (Paris) 40, 111–121.
- PAULY D., GRAHAM W., LIBRALATO S., MORISSETTE L., PALOMARES M. L. D., 2009. *Jellyfish in ecosystems, online databases and ecosystem models*. Hydrobiologia 616, 67–85.
- PRÉZELIN B. B., HOFMANN E. E., MENGELT C., KLINCK J. M., 2000. *The linkage between upper circumpolar deep water (UCDW) and phytoplankton as-*

- semblages on the west Antarctic Peninsula continental shelf. *J. Marine Res.* 58, 165–202.
- PURCELL J. E., 2003. Predation on zooplankton by large jellyfish, *Aurelia labiata*, *Cyanea capillata* and *Aequorea aequorea*, in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecol. Prog. Ser.* 246, 137–152.
- PURCELL J. E., ARAI M. N., 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* 451, 27–44.
- PURCELL J. E., UYE S.-I., LO W.-T., 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecol. Prog. Ser.* 350, 153–174.
- PÜTZ K., INGHAM R. J., SMITH J. G., CROXALL J. P., 2001. Population trends, breeding success and diet composition of gentoo *Pygoscelispapua*, magellanic *Spheniscus magellanicus* and rockhopper *Eudyptes chrysocome* penguins in the Falkland Islands. *Polar Biol.* 24, 793–807.
- RASKOFF K. A., PURCELL J. E., HOPCROFT R. R., 2005. Gelatinous zooplankton of the Arctic Ocean: in situ observations under the ice. *Polar Biol.* 28, 207–217.
- RICHARDSON A. J., BAKUN A., HAYS G. C., GIBBONS M. J., 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evol.* 24, 312–322.
- SCHALK P. H., 1990. Biological activity in the Antarctic zooplankton community. *Polar Biol.* 10, 405–411.
- SMITH R. C., STAMMERJOHN S. E., 2001. Variations of surface air temperature and sea ice extent in the Western Antarctic Peninsula (WAP) region. *Ann. Glaciol.* 33, 493–500.
- SOMMER U., LENGFELLNER K., 2008. Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. *Global Change Biol.* 14, 1199–1208.
- STARK P., 1994. Climate warming in the central Antarctic Peninsula Area. *Weather* 49, 215–220.
- STAMMERJOHN S. E., MARTINSON D. G., SMITH R. C., ISN-NUZZI R. A., 2008. Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. *Deep Sea Research Part II* 55, 2041–2058.
- SULLIVAN L. J., GIFFORD D. J., 2004. Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (*Ctenophora, Lobata*). *J. Plankton Res.* 26, 417–431.
- SWADLING K. M., KAWAGUCHI S., HOSIE G. W., 2010. Antarctic mesozooplankton community structure during BROKE-West (300E-800E), January-February 2006. *Deep-Sea Research II*, doi:10.1016/j.dsr2.2008.10.041.
- TIERNEY M., NICHOLS P. D., WHEATLEY K. E., HINDELL M. A., 2008. Blood fatty acids indicate inter- and intra-annual variation in the diet of Adéliepenguins: Comparison with stomach content and stable isotope analysis. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* 367, 65–74.
- TOMCZAK M., LIEFRINK S., 2005. Interannual variations of water mass volumes in the Southern Ocean. *J. Atmosph. Ocean Sci.* 10, 31–42.
- TRIVELPIECE W. Z., TRIVELPIECE S. G., GEUPEL G., KJELMYR J., VOLKMA N. J., 1990. Adélie and Chinstrap Penguins: their potential as monitors of the Southern Ocean marine ecosystem. [W:] *Antarctic ecosystems ecological change and conservation*. KERRY K., HEMPEL G. (red.). Berlin: Springer, 191–202.
- VAUGHAN D. G., MARSHALL G. J., CONNOLLEY W. M., PARKINSON C. L., MULVANEY R., HODGSON D. A., KING J. C., PUDSEY J. C., TURNER J., 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climate Change* 60, 243–274.
- WALSH J. E., 1983. The role of sea ice in climatic variability: Theories and evidence. *Atmos.Ocean* 21, 229–242.
- WIEDENMANN J., CRESSWELL K. A., GOLDBOGEN J., POTVIN J., MANGELB M., 2011. Exploring the effects of reductions in krill biomass in the Southern Ocean on blue whales using a state-dependent foraging model. *Ecol. Model.* 222, 3366–3379.
- WIKTOR K., WĘSŁAWSKI J. M., ŻMIJEWSKA M. I., 1997. *Biogeografia morza*. Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego.