

PAULA KACPRZAK, JUSTYNA WAWRZYNEK, ANGELIKA SŁOMSKA

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

ZOOPLANKTON W EKOSYSTEMACH POLARNYCH – WYZWANIA I PROGNOZY W OBLICZU ZMIAN KLIMATU

GENEZA I KONSEKWENCJE ZMIAN KLIMATU W REJONACH POLARNYCH

Zmiany klimatu, powodujące przekształcenia parametrów fizycznych i chemicznych wód morskich, mają niepodważalny wpływ na funkcjonowanie całych ekosystemów. Oceany pochłaniają 30% atmosferycznego CO₂ emitowanego od okresu Rewolucji Przemysłowej (SABINE i FEELY 2007), co powoduje znaczące zmiany w chemizmie wód morskich, a tym samym widoczne ich zakwaszanie. Podwyższone ciśnienie parcjalne CO₂ (pCO₂; ciśnienie jednostkowe danego gazu na jednostkę powierzchni) obniża pH wód i ich wysycenie węglanem wapnia (CaCO₃). Międzyrządowy Panel ds. Zmian Klimatu (IPCC 2013) podaje, iż do 2100 r. pH wód spadnie średnio o 0,13-0,42 jednostek, w zależności od scenariuszy zmian klimatu. Przewiduje się również, że poziom wysycenia CaCO₃ w oceanach będzie przebiegał coraz bliżej powierzchni, szczególnie w rejonach polarnych, gdzie zdolność buforowa jest mniejsza ze względu na wpływ wody słodkiej z topniejącego lodu morskiego (FEELY i współaut. 2004). Rejony wysokich szerokości geograficznych charakteryzują się naturalnie niską koncentracją jonów węglanowych, między innymi w związku ze zwiększoną rozpuszczalnością CO₂ i intensywnym mieszaniem wód. W rezultacie, stopień nasycenia wód morskich węglanem wapnia (CaCO₃) jest niższy w rejonach polarnych, w stosunku do umiarkowanych i niskich szerokości geograficznych. Prognozuje się, iż w wodach powierzchniowych niektórych obszarów północnych mórz polarnych wystąpi niedosycenie

aragonitem (mniej stabilna forma węglanu wapnia) (BATES i współaut. 2009). Zgodnie z aktualnym tempem emisji CO₂, szacuje się, że powierzchniowe wody Oceanu Południowego i Arktycznego oraz części subarktycznej Pacyfiku, zostaną niedosyczone aragonitem pod koniec tego wieku (FEELY i współaut. 2009). Obserwacje i badania rejonów polarnych dały początek głębszej analizie wpływu zakwaszania wód, również w rejonach tropikalnych i umiarkowanych, na funkcjonowanie zooplanktonu i jego rozmieszczenie. Gwałtowne i wysokie tempo zmian wpłynęło na intensyfikację badań, mających na celu określenie ich wpływu na procesy fizjologiczne oraz możliwości aklimatyzacyjne i adaptacyjne organizmów i całych populacji.

Okalający Antarktydę Ocean Południowy jest głównym rejonem absorbowania antropogenicznej emisji CO₂, ze względu na swoje olbrzymie rozmiary (KHATIWALA i współaut. 2009). Poniżej 60°S, średnia głębokość poziomu wysycenia aragonitem wynosi około 730 m (ORR i współaut. 2005), jednak scenariusze przewidują stopniowe jej zmniejszanie. W przypadku Oceanu Arktycznego, oprócz postępującego procesu zakwaszania wód, obserwuje się również zmniejszenie zasięgu lodu morskiego oraz zwiększone tempo produkcji pierwotnej, szczególnie w obszarach szelfowych (BATES i współaut. 2009). Procesy te redukują ciśnienie parcjalne CO₂ w wodach powierzchniowych, co powoduje utworzenie warstwy wód wymieszanej i niedosyczonej atmosferycznym CO₂. Gwałtowne zmniejszenie pokrywy lodowej w okresie letnim wydłuża ekspozycję wód na czynniki atmosferyczne

Słowa kluczowe: rejon polarny, ślimaki pelagiczne, zakwaszenie, zmiany klimatu, zooplankton

oraz powoduje pochłanianie przez warstwę powierzchniową wód więcej CO₂. Oznacza to, że topnienie pokrywy lodowej redukuje poziom nasycenia wód CaCO₃, głównie przez obniżenie pH (STEINACHER i współaut. 2009).

Ocean Światowy doświadcza obecnie wielu znaczących zmian, wśród których, prócz zmieniającej się gospodarki węglanowej, rejestruje się również ocieplanie wód morskich. W związku ze zwiększoną ilością absorbowanego ciepła przez wody oceaniczne, temperatura powierzchniowa wód Oceanu Światowego wzrasta o około 0,11°C na dekadę (IPCC 2013). Najbardziej narażone są powierzchniowe warstwy wód, przeważnie od 0 do 75 m głębokości, co powoduje powstanie wyraźnego gradientu gęstości wody morskiej, a tym samym silną stratyfikację w górnych warstwach oceanu (GRUBER 2011). Powodujący ocieplenie CO₂, przenika głębiej w północnym Atlantyku niż w północnym Pacyfiku, Oceanie Indyjskim czy w południowych częściach oceanów (BARNETT i współaut. 2005). Jednak najbardziej drastyczne ocieplenie rejestruje się w rejonach tropikalnych i polarnych (GRUBER 2011). Od lat 50. XX w. w rejonie Półwyspu Antarktycznego odnotowano największy wzrost temperatury wód powierzchniowych na półkuli południowej (TURNER i współaut. 2016). Ocieplenie to przyczyniło się m.in. do topnienia lodowców, dezintegracji pływającego lodu morskiego, czy pojawienia się obcych gatunków roślin lądowych w tym rejonie. Sugeruje się, iż ocieplenie to było procesem współlistniejącym ze zmniejszeniem warstwy ozonowej w stratosferze, lokalnym zanikaniem lodu morskiego, zwiększeniem udziału i intensywności wiatrów zachodnich, a także modyfikacją siły i lokalizacji atmosferycznej cyrkulacji pomiędzy niskimi i wysokimi szerokościami geograficznymi (TURNER i współaut. 2016). Z kolei w latach 90. XX w., średnia roczna temperatura zmniejszyła się istotnie, szczególnie w okresie australijskiego lata. Oziębienie to było prawdopodobnie konsekwencją zwiększenia intensywności wiatrów wschodnich lub wschodnio-południowych, co w rezultacie spowodowało nasilenie cyrkulacji w północnej części Morza Weddella i wzmocnienie strumienia przepływu wód z umiarkowanych szerokości geograficznych. Doniesienia te potwierdzają pogląd, iż 10-letnie zmiany temperatury w rejonie Półwyspu Antarktycznego nie wynikają głównie z działających globalnie czynników powodujących zmiany temperatury, a raczej ukazują naturalną zmienność lokalną, wynikającą z regionalnej cyrkulacji atmosferycznej (TURNER i współaut. 2016). Powierzchniowa temperatura w Morzu Weddella jest niższa o 2°C w porównaniu ze średnią wieloletnią, podczas gdy w rejonie Georgii Południowej nastąpił efekt odwrotny

- odnotowano ocieplenie wód o 2°C (BRIERLEY i KINGSFORD 2009). W przypadku Cieśniny Drake'a pomiary temperatury w okresie 30 lat dały zaskakujące wyniki: warstwy wód poniżej 700 m ociepliły się w tym okresie o 0,6°C, podczas gdy w tym samym czasie wody powierzchniowe ochłodziły się o 2,1°C. Jednocześnie, nawiązując do modeli zmian klimatu, wysycenie wód oceanicznych tlenem może spaść nawet o 1-7% w następnych 100 latach (KEELING i współaut. 2010). Opisane wyżej zjawiska mogą mieć niebywały wpływ na fizjologię, procesy życiowe organizmów zmienneocięplnych, a zwłaszcza żyjących w rejonach polarnych (SEIBEL 2011, MAAS i współaut. 2012).

Prognozy zmian w pelagicznych ekosystemach, szczególnie polarnych, zakładają bardzo poważne konsekwencje dla zasiedlających je organizmów. Rosnąca temperatura jest jednym z najważniejszych czynników modyfikujących rozmieszczenie gatunków i zasięgi ich występowania, jak również zaburzających okres wzmoczonej produkcji pierwotnej. Co więcej, wpływa to również na procesy fizjologiczne, reprodukcyjne i ontogenezę organizmów. Pod wpływem niekorzystnych warunków środowiska liczebność grup reprezentujących niższe poziomy troficzne (np. kryl antarktyczny) spada, a co za tym idzie, konsumenci wyższych rzędów (np. pingwiny Adeli) są reprezentowani przez mniejszą liczbę osobników (BRIERLEY i KINGSFORD 2009). Szczególnie w Arktyce, zmniejszająca się w ostatnich kilkudziesięciu latach pokrywa lodu morskiego powoduje zanikanie habitatów i zagrożenie dla niektórych gatunków, takich jak foki czy niedźwiedzie polarne (BRIERLEY i KINGSFORD 2009). Ekosystem Antarktyki również znajduje się pod wpływem działania nadmiaru CO₂, powodującego stopniowe zakwaszenie wód. Na funkcjonowanie Oceanu Południowego wpływa również eksploatacja zasobów naturalnych czy pojawianie się gatunków inwazyjnych. Postępujące w tym rejonie zakwaszenie negatywnie wpływa na organizmy posiadające wapienny szkielet, jak również może utrudniać rozwój i rozmnażanie kryla. Ocieplające się wody Antarktyki powodują, że w sieci troficznej swój udział coraz częściej mają gatunki inwazyjne, takie jak kraby, które jako drapieżniki o dużym potencjale reprodukcyjnym, mogą zaburzyć funkcjonowanie populacji gatunków rodzimych (CHOWN i współaut. 2015). Również poważnym problemem, będącym jednak konsekwencją wspomnianych procesów, zdaje się być cienie ogromnych gór lodowych w rejonie Antarktyki. Morze Rossa, zlokalizowane na szelfie kontynentalnym Antarktyki, jest jednym z najbardziej produktywnych rejonów Oceanu Południowego. Morze

to, z licznymi obszarami wolnymi od lodu morskiego, znajdującymi się zwykle w jego centrum, jest niezwykle cennym miejscem, gdzie w okresie wiosennym pojawiają się intensywne zakwity fitoplanktonu (ARRIGO i współaut. 2002). W wyniku tak wysokiej produktywności, Morze Rossa jest rejonem różnorodnym ze względu na liczne populacje należące do wyższych poziomów troficznych, takich jak ssaki morskie czy ptaki. W istocie, 25% populacji pingwina cesarskiego i 30% populacji pingwina Adeli tworzy kolonie właśnie w obszarze Morza Rossa. Podczas prowadzonych w latach 2000-2001 badań ujawniono, że góry lodowe o większej powierzchni przyczyniły się do istotnego opóźnienia zakwitu fitoplanktonu i zredukowały proces produkcji pierwotnej o 95% (ARRIGO i współaut. 2002). Modyfikacje dynamiki produkcji pierwotnej, spowodowane m. in. tworzeniem barier przez dryfujące góry lodowe, które uniemożliwiają wycofanie się z danego obszaru lodu morskiego, mogą wpływać na cały ekosystem pelagialu Morza Rossa. Często, ze względu na różne wymagania gatunków fitoplanktonu względem światła czy dostępnych substancji odżywczych, następuje istotna zmiana w strukturze całego zespołu. Jedne gatunki zastępowane są innymi, mniej wymagającymi, co wpływa na wyższe poziomy troficzne. Należące do zooplanktonu widłonogi (cykl życiowy niektórych gatunków jak np. *Calanus hyperboreus* przekracza 4 lata (HIRCHE 1997)) i kryl (długość życia *Euphausia superba* wynosi min. 5 lat) (PAKHOV 2011), zużywają zapasy w postaci tłuszczów zgromadzonych z poprzedniego sezonu, aby złożyć jaja podczas zakwitu fitoplanktonu. Jego opóźnienie spowoduje zmniejszenie źródła pokarmu dla młodocianych osobników należących do zooplanktonu, lub przesunięcie reprodukcji, co może skutkować uszczupleniem zasobów tłuszczowych niezbędnych do wylęgu jaj. Wszystkie wspomniane sytuacje mogą w efekcie przyczynić się do zaburzeń w procesie rozmnażania m.in. pingwinów i narażenie ich młodych na stres związany z mniejszą dostępnością pokarmu (ARRIGO i współaut. 2002). Ze względu na przebudowę sieci troficznej i mniejsze zagęszczenia kryla stanowiącego główne źródło pożywienia tych ptaków, śmiertelność młodych osobników jest wyższa. Co więcej, w wyniku intensywniejszych poszukiwań pokarmu przez dorosłe osobniki i konieczności pokonywania coraz większych odległości w celu poszukiwania pożywienia, struktura populacji ulega przekształceniom (POLOCZANSKA i współaut. 2016).

Rosnące gwałtownie zainteresowanie wpływem zakwaszania wód oceanicznych na ekosystemy morskie spowodowało pojawienie

się bardzo licznych doniesień związanych z odpowiedziami organizmów na te procesy. Badania udowodniły, że większa śmiertelność po ekspozycji na wody o niższym pH dotyczyła głównie koralowców, mięczaków i szkarłupni, podczas gdy zahamowanie procesu kalcyfikacji wystąpiło u koralowców, kokolitoforów i mięczaków (od 22 do 39%) (KROEKER i współaut. 2013). Badania te dowodzą złożoności problemu i ujawniają szeroki wpływ zakwaszenia na różnorodność organizmów morskich. Co więcej, niektóre z grup, takie jak skorupiaki, ryby, trawy morskie czy okrzemki, nie wykazują negatywnych odpowiedzi w odniesieniu do procesów fizjologicznych (np. wzrost), pod wpływem zakwaszania wód, a często nawet czerpią pewne korzyści, np. zwiększając tempo wzrostu (trawy morskie), powodujące ekspansję na nowe tereny. Przypuszcza się, że bardziej ruchliwe organizmy takie jak skorupiaki czy ryby mogą być mniej wrażliwe na zakwaszanie wód, podczas gdy niektóre osiadłe algi czy okrzemki mogą czerpać wspomniane korzyści z obniżonego pH wód. Co więcej, rozpatrując wpływ zmian klimatu na dany organizm należy uwzględnić również jego wrażliwość w poszczególnych stadiach rozwoju. W przypadku wielu z nich, jak np. mięczaki czy szkarłupnie, larwy i osobniki młodociane mają zdecydowanie mniejszą tolerancję na zmieniające się warunki środowiska (KROEKER i współaut. 2013).

Zachodzące zmiany klimatu mają również istotny wpływ na konsumentów wyższych rzędów, jak np. ptaki morskie. Mniejszy sukces reprodukcyjny zaobserwowany został u północnoatlantyckich gatunków ptaków m. in. fulmarów, burzyków północnych czy mew trójpalczastych. Jest to głównie wynik przekształceń sieci troficznej powodowanych ociepleniem wód, a co za tym idzie utrudnionej dostępności pokarmu. Z powodu ocieplających się wód, zmniejsza się również liczebność organizmów zimnolubnych, natomiast organizmy ciepłolubne są notowane coraz częściej. Dotyczy to między innymi występujących na skalistym wybrzeżu pąkli zimnolubnych z gatunku *Semibalanus balanoides*, które zastępowane są przez ciepłolubny gatunek z rodzaju *Chthamalus*. Według prognoz, *S. balanoides* wyginie całkowicie w tym rejonie najpóźniej do 2050 r. (POLOCZANSKA i współaut. 2016).

FUNKCJONOWANIE ORGANIZMÓW ZOOPLANKTONOWYCH W OBLICZU PROCESU ZAKWASZENIA I OCIEPLENIA WÓD

W ostatnich latach zainteresowanie problematyką zmian klimatu, szczególnie w

rejonach polarnych, istotnie wzrosło. Konsekwencją tego stały się coraz liczniejsze badania całych zespołów organizmów zooplanktonowych, które, znajdując się na niższym poziomie troficznym, dają niemal natychmiastowy sygnał w przypadku zachodzących w ekosystemie przekształceń. Badania dotyczące wpływu zakwaszania wód na funkcjonowanie organizmów morskich ujawniły, że w przypadku wielu grup takie procesy jak przeżywalność, wzrost, kalcyfikacja, rozwój ontogenetyczny, a także liczebność zostały istotnie zredukowane (POLOCZANSKA i współaut. 2016). Co więcej, okazuje się, że większa wrażliwość organizmów na zakwaszenie ujawnia się przy jednoczesnym współwystępowaniu podwyższonej temperatury w danym rejonie. Wiele grup organizmów zooplanktonowych doświadcza skutków tych zmian, czego konsekwencją jest między innymi przesuwanie zasięgów występowania zwierząt i migracje do rejonów bardziej sprzyjających ich prawidłowemu funkcjonowaniu i rozwojowi. Wymienione sposoby radzenia sobie ze stresem wynikają zwykle z preferencji ekologicznych i stenotermiczności, natomiast duże liczebności czy swobodne unoszenie się w toni wodnej umożliwiają zooplanktonowi dużo szybszą reakcję na niekorzystne warunki, w porównaniu z np. organizmami osiadłymi (POLOCZANSKA i współaut. 2016). Tak więc, ich rozmieszczenie przestrzenne uzależnione jest w dużej mierze od parametrów otaczającego środowiska. Ma to swoje odzwierciedlenie w kształtowaniu sieci troficznej; gatunki tolerujące wyższe temperatury wód charakteryzują się mniejszymi rozmiarami ciała, w stosunku do przebywających w wodach zimnych, między innymi ze względu na różną gęstość wód. Jednocześnie, ze względu na ekstremalne warunki panujące w rejonach polarnych, organizmy zooplanktonowe zmuszone są do gromadzenia dużych ilości substancji zapasowych jakimi są cenne kwasy tłuszczowe. W związku z tym, obserwowana w ostatnich latach ekspansja borealnego gatunku widłonoga *Calanus finmarchicus* w rejonach wysokiej Arktyki, wraz z jednoczesnym zmniejszeniem liczebności arktycznego *Calanus glacialis*, prowadzi do zmniejszenia kaloryczności pożywienia dla ptaków morskich, szczególnie alczków, ponieważ *C. glacialis* jest niezwykle cennym źródłem pokarmu (wyższa w porównaniu do *C. finmarchicus* zawartość związków przyswajalnych) (SCOTT i współaut. 2000, WEYDMANN i współaut. 2012). BEAUGRAND i KIRBY (2010) dostrzegli również negatywną korelację pomiędzy prawdopodobieństwem wystąpienia dorsza w Morzu Północnym a różnorodnością gatunkową widłonogów. Narybek dorsza ma szansę

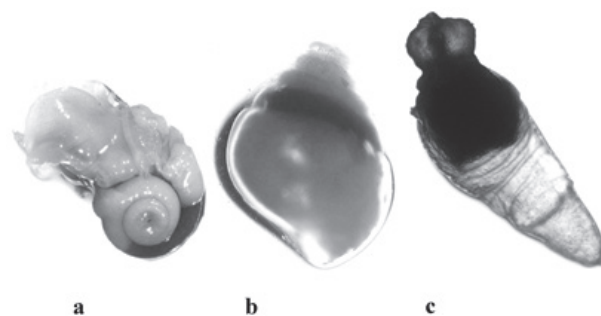
przetrwąć, jeśli w jego diecie oprócz małego gatunku widłonoga *Pseudocalanus* spp., znajdują się przede wszystkim większe gatunki jak *Calanus finmarchicus*.

Podobnie jak w przypadku konsumentów wyższych rzędów, organizmy zooplanktonowe również doświadczają zmian związanych z ociepleniem wód. Najczęstsza odpowiedź na przekształcenia w strukturze mas wodnych, to przesuwanie granic występowania danych gatunków. W Oceanie Południowym, zasięg i okres występowania lodu morskiego, podobnie jak temperatura, mają wpływ na przebieg produkcji pierwotnej. Badania wskazują na potencjalne zagrożenie dla sieci troficznych wynikające ze zmiany w dystrybucji producentów takich jak kokolitofory, okrzemki czy też mniejsze pikocyjanobakterie z rodzaju *Synechococcus* i *Prochlorococcus*. Ze względu na pełnienie ważnych funkcji (np. dostarczanie azotu do atmosfery, wiązanie krzemu, bardziej efektywne pobieranie substancji odżywczych przez pikoplankton) w obiegu nutrientów w środowisku, istotne jest monitorowanie ich zasięgu i zagęszczenia (DUTKIEWICZ i współaut. 2015). Zwiększony ładunek CO₂, dostarczany do wód morskich wraz z ich eutrofizacją, powodują istotne fluktuacje w liczebności fitoplanktonu. Zmieniające się parametry wód mają wpływ również na dominujące gatunki producentów, co może skutkować przekształceniem struktury gatunkowej fitożerców. Wraz z wyższym pH, liczebność osobników różnych gatunków zooplanktonu może ulec zmniejszeniu, co oznacza mniejszą efektywność żerowania na fitoplanktonie. Odpowiedzią niektórych gatunków wiciowców na większą kwasowość wód jest zaburzenie ich migracji pionowej, a tym samym np. wzrost śmiertelności żerujących na nich widłonogów. Zmieniona produkcja pierwotna, zaburzona przez lokalne warunki fizyko-chemiczne, może potęgować występowanie zjawisk takich jak masowe zakwity toksycznych gatunków fitoplanktonu i powiększanie stref beztlenowych, co bezpośrednio przekłada się na zmniejszenie zasobów ryb poławianych komercyjnie (FLYNN i współaut. 2015). Liczne symulacje pokazują, że zakwaszenie oceanów może mieć bardzo różny wpływ na fizjologię organizmów morskich, natomiast różnice w ich wielkości, aktywności metabolicznej czy tempie wzrostu zależą będą raczej od czynników panujących w bezpośrednim otoczeniu organizmu (FLYNN i współaut. 2012). W południowo-zachodniej części Atlantyku liczebność kryla znacznie spadła (lata 1926-2003), podczas gdy ciepłolubne gatunki salp stały się w tych latach liczniejsze. Występowanie dużych zagęszczeń kryla jest uzależnione od sezonowego zakwitów fitoplanktonu i gatunków

podlodowych, szczególnie podczas sezonu letniego. Oba te źródła pokarmu ograniczają swoją liczebność w odpowiedzi na ocieplenie otaczających wód i zmniejszający się zasięg lodu (POLOCZANSKA i współaut. 2016). Obserwacje liczebności organizmów zooplanktonowych stanowią „system wczesnego ostrzeżenia” dla ewentualnych zmian zasięgów występowania gatunków w skali globalnej. Lokalne zmiany habitatów zaobserwowano do tej pory w różnych rejonach świata np.: południowo-wschodniej części wybrzeża Afryki, północno-zachodnim Pacyfiku, w północnej Zatoce Meksykańskiej i południowo-wschodniej Australii, co stanowi dowód na zmiany granic występowania danego gatunku w mniejszej skali. Najszybsze tempo zmian zaobserwowano w północno-wschodnim Atlantyku. W związku z ociepleniem, około 108 gatunków ciepłolubnych widłonogów przesunęło granice swojego występowania w kierunku bieguna północnego w tempie około 231,6 km na dekadę, z jednoczesnym spadkiem liczebności organizmów zimnolubnych (POLOCZANSKA i współaut. 2016)

W związku z zaburzeniami gospodarki węglanowej, wynikającymi z postępującego zakwaszenia oceanu, wiele organizmów planktonowych odczuwa negatywne skutki tych zmian. Należą do nich głównie organizmy, których tkanki są zbudowane częściowo z węglanu wapnia, takie jak pelagiczne otwornice z gatunku *Globigerina bulloides* czy kokolitofory, jak np. *Emiliania huxleyi*. Organizmy te w dużym stopniu odpowiadają za obieg węgla i jego transport do głębszych stref oceanicznych, a w końcu zdeponowanie związków węgla na dnie. W związku z tym, jeśli ich liczebność zmaleje, szczególnie w wysokich szerokościach geograficznych, gdzie są one zwykle liczne (np. subarktyczna część Pacyfiku), transport węgla organicznego w głębokie partie wód z pewnością zostanie zaburzony (SCHIEBEL, 2002). WEYDMANN i współaut. (2012) zaobserwowali, że mimo iż CO₂ powodujący zakwaszenie wód, nie wpłynął istotnie na produkcję jaj u widłonoga *Calanus glacialis*, to jednak spowodował opóźnienie wylęgu potomstwa. Badania GARZKE i współaut. (2016) sugerują również, że populacje niektórych gatunków widłonogów, np. *Paracalanus* sp., *Pseudocalanus* sp., *Oithona* sp. czy *Acartia* sp., mogą być bardziej narażone na działanie wyższej temperatury otaczających wód niż na postępujące zakwaszenie, natomiast niższe pH może modyfikować w sposób antagonistyczny lub synergistyczny wpływ temperatury na ich organizmy. Antagonistyczne działanie obu procesów było niekorzystne dla stadiów młodocianych widłonogów. Liczebność tych stadiów (naupliusów i kopepoditów),

jak i dorosłych osobników, a także długość głowotułowia zdecydowanie zmniejszyła się pod wpływem wyższej temperatury, podczas gdy obniżone pH często redukowało jej negatywne działanie. Również skład kwasów tłuszczowych zmieniał się wraz z ociepleniem wód (GARZKE i współaut. 2016). Dzięki przeprowadzonym badaniom wiadomo, że nawet w obrębie jednego gatunku mamy do czynienia z różnymi odpowiedziami, szczególnie dotyczy to licznych stadiów rozwojowych. W przypadku widłonoga *Acartia tonsa*, najwrażliwsze na podwyższone wartości pCO₂ były naupliusy (wczesne stadium rozwojowe widłonoga), natomiast, co ciekawe, jaja, kopepodity (starsze stadia młodociane) oraz dorosłe samce i samice były w dobrej kondycji nawet po wpływie bardzo wysokich wartości pCO₂ (powyżej 3000 µatm). Równie narażone na działanie obniżonego pH i fluktuacje temperatury są ślimaki skrzydłonogie (Pteropoda), które przystosowały się do pelagicznego trybu życia, przekształcając nogę w pterygopodia (skrzydełka) (Ryc. 1). Badania Pteropoda obejmują zazwyczaj dwa rzędy: posiadające muszlę Thecosomata i tzw. nagie Gymnosomata. Organizmy te mają swych przedstawicieli we wszystkich rejonach oceanu światowego, jednak kilkanaście gatunków masowo występuje również w rejonach polarnych (VAN DER SPOEL 1967, 1976). Organizmy te charakteryzują się wysoką wrażliwością na nawet niewielkie zmiany temperatury czy zaburzenia chemizmu wód. Ślimaki skrzydłonogie stanowią ważną grupę organizmów w pelagialu wszystkich oceanów, będąc istotnym ogniwem polarnych i subpolarnych sieci troficznych. Zazwyczaj tworzą zgrupowania, które są źródłem pokarmu dla waleni, ptaków morskich i różnych gatunków ryb, w tym także poławianych komercyjnie (CONOVER i LALLI 1972, LARSON i HARBISON 1989). W północnym Atlantyku głównymi organizmami żerującymi na Pteropoda z rodzaju *Limacina*, są między



Ryc. 1 Ślimaki skrzydłonogie występujące w rejonie Arktyki a – *Limacina helicina*, b – *Limacina retroversa*, c – *Clione limacina*

innymi śledź, makrela czy młodociane formy dorsza i karmazyna (LEBOUR 1932, BAINBRIDGE i MCKAY 1968). Co więcej, HARDY (1924) oszacował, że *Limacina retroversa* stanowiła około 2,2% rocznego źródła pokarmu dla śledzia w Morzu Północnym, natomiast ITO (1964) odnotował, że dla łosia pacyficznego głównym składnikiem diety jest gatunek *L. helicina*. Doniesienia te potwierdzają również FABRY i współaut. (2008), którzy zaobserwowali ślimaki w diecie młodocianego łosia pacyficznego z udziałem powyżej 60%. W Oceanie Południowym Thecosomata są zjadane przez różne grupy należące do zooplanktonu, takie jak Gymnosomata, salpy czy kryl. Natomiast *Euphausia superba*, obunogi, głowonogi, stanowią pokarm dla ryb pelagicznych i demersalnych oraz ptaków morskich (HOPKINS i TORRES 1989, HUNT i współaut. 2008, LANCRAFT i współaut. 1991). Niezwykle ważną rolę zwierzęta te pełnią również w cyklach biogeochemicznych. Ślimaki przyczyniają się do znacznej sekwestracji węgla (wychwycenie oraz zdeponowanie) jako konsument fitoplanktonu, ale również poprzez tworzenie pelet fekalnych, muszli czy sieci śluzowych (NOJI i współaut. 1997, TSURUMI i współaut. 2005, HUNT i współaut. 2008, MANNO i współaut. 2010). Zmiany w gospodarce węglanowej oceanów stanowią wyzwanie dla Pteropoda, ze względu na wytwarzane przez nie muszle. Są one zbudowane z aragonitu, mniej stabilnej formy węglanu wapnia, który jest o około 50% bardziej rozpuszczalny w wodzie morskiej niż kalcyt (MUCCI 1983). Liczebność populacji gatunków z rodzaju *Limacina* zdecydowanie zmniejszyła się w wodach północnego Pacyfiku, w okolicy Wyspy Vancouver (MACKAS i GALBRAITH 2012), oraz w północnym Atlantyku (BEAUGRAND i współaut. 2013). Opisana sytuacja miała związek nie tylko z zakwaszeniem wód, ale również z innymi czynnikami stresowymi, takimi jak wzrost temperatury wód (BEAUGRAND i współaut. 2013). Z kolei w Morzu Północnym BEARE i współaut. (2013) odnotowali długoterminowy spadek liczebności Pteropoda, będący wynikiem wzajemnego oddziaływania wielu czynników środowiskowych, takich jak: temperatura, występowanie składników odżywczych i obecność drapieżników. Jak podają autorzy, obniżone pH w mniejszym stopniu wpłynęło na występowanie omawianej grupy zwierząt, jednak zaznaczają konieczność ciągłego monitorowania zakwaszenia wód i gospodarki węglanowej tego rejonu. Co więcej, nie wszędzie populacje Pteropoda ulegają wpływom zmieniającego się klimatu. Thecosomata, zasiedlające wody w pobliżu Półwyspu Antarktycznego, nie wykazywały długoterminowych spadków liczebności (LOEB i SANTORA

2013). Pteropoda mają możliwość przesuwania zasięgów występowania w rejonny bardziej sprzyjające ich prawidłowemu funkcjonowaniu. Jednak dużo trudniejsze wydaje się określenie, jak zdarzenia te mogą wyglądać w rzeczywistości. Niektóre badania donoszą, że zasięgi występowania Pteropoda w Oceanie Południowym będą przesuwały się w kierunku północnym, a więc w obszary wód zakwaszonych w mniejszym stopniu (HUNT i współaut. 2008, COMEAU i współaut. 2012). Z drugiej jednak strony, ze względu na wąskie wymagania termiczne, migracja w kierunku północnym może być utrudniona lub wręcz niemożliwa (FABRY i współaut. 2008). BUSCH i współaut. (2015) w Cieśninie Fram (Arktyka), podczas czteroletnich badań, zaobserwowali znaczne przesunięcie zasięgu borealnego gatunku *Limacina retroversa* w kierunku północnym, a więc tym samym zastępowanie zimnolubnego gatunku *Limacina helicina*. Zdaje się to potwierdzać obserwowaną w ostatnich latach dominację borealnych gatunków subarktycznych w rejonach Arktyki wysokiej.

W związku z powyższym, chcąc poznać odpowiedzi organizmów na zmiany zachodzące w środowisku morskim, należy zwrócić uwagę na wiele złożonych aspektów. Niezbędna wydaje się analiza procesów na poziomie gatunkowym, jak również ekosystemowym. Ze względu na różną wrażliwość poszczególnych stadiów rozwojowych na modyfikacje parametrów fizyko-chemicznych, a także zaburzenia procesów fizjologicznych (opóźnienie rozrodu lub wylęgu młodych, degradacja elementów wapiennych szkieletu, stres oksydacyjny), jak również zmiany zasięgów występowania czy liczebności, powodują, że prowadzone badania i monitoring powinny mieć charakter kompleksowy.

Streszczenie

Od czasu Rewolucji Przemysłowej Ocean Światowy doświadcza gwałtownych zmian związanych przede wszystkim z ociepleniem wód, ale również zjawisk temu towarzyszących jak zakwaszenie spowodowane nadmiernym absorbowaniem atmosferycznego CO₂. Istotnym jest, iż przekształcenia w ekosystemach pelagialu zachodzą nie tylko w rejonach polarnych, ale również w innych rejonach świata. Wynika to z globalnie działającej cyrkulacji atmosferycznej, której oddziaływanie obserwowane jest w całym Oceanie Światowym. Zarówno w Arktyce jak i Antarktyce, zmniejszający się zasięg lodu morskiego i cienienie lodowców mają wpływ na przebieg produkcji pierwotnej, a co za tym idzie, na funkcjonowanie wyższych poziomów troficznych, zaczynając od zooplanktonu a kończąc na ssakach morskich. Obserwacje zmian klimatu, najbardziej widoczne w ekosystemach polarnych, spowodowały wzrost zainteresowania biologów morskich reakcją organizmów morskich na zachodzące procesy, szczególnie zooplanktonu. Ich znaczenie w sieci troficznej oraz zwykle zawężone zakresy tolerancji na czynniki abiotyczne i biotyczne powodują, że są one kluczo-

wym elementem monitoringu ekosystemowego. Skutkiem przemian środowiska jest, między innymi, przesuwanie zasięgów występowania wielu gatunków, szczególnie bytujących w rejonach polarnych, ale również liczne odpowiedzi organizmów reagujących na stopniowe zakwaszanie oceanów. Najbardziej narażone będą organizmy których tkanki zbudowane są częściowo z CaCO₃ jak otwornice, kokolitofory, szkarłupnie czy ślimaki pelagiczne, ale również te które są stenobiontyczne jak polarne gatunki widłonogów czy krył antarktyczny, stanowiące główny element łańcucha troficznego. W niniejszym artykule przedyskutowano konsekwencje procesów takich jak ocieplenie wód oraz ich zakwaszenie dla licznych organizmów morskich oraz ich potencjalne reakcje na negatywne bodźce. Liczne badania pokazują, iż niewielki nawet spadek pH wód morskich i podwyższenie ich temperatury, powodują zaburzenia fizjologii zamieszkujących je organizmów, a także zmiany zasięgów ich występowania czy liczebności.

LITERATURA

- ARRIGO K. R., VAN DIJKEN G. L., AINLEY D. G., FAHNESTOCK M. A., MARKUS T., 2002. *Ecological impact of a large Antarctic iceberg*. Geophys. Res. Lett. 29, doi.org/10.1029/2001GL014160.
- BAINBRIDGE V., MCKAY B. J., 1968. *The feeding of cod and redfish larvae*. Int. Comm. NW Atlantic Fish. Spec. Publ. 7, 187-217.
- BARNETT T. P., PIERCE D. W., ACHUTARAO K. M., GLECKER P. J., SANTER B. D., GREGORY J. M., WASHINGTON W. M., 2005. *Penetration of human - induced warming into world's oceans*. Science 309, 284-287.
- BATES N. R., MATHIS J. T., COOPER L. W., 2009. *Ocean acidification and biologically induced seasonality of carbonate mineral saturation states in the western Arctic Ocean*. J. Geophys. Res. 114, C11007.
- BEARE D., MCQUATTERS-GOLLOP A., VAN DER HAMMEN T., MACHIELS M., TEOH S. J., HALL-SPENCER J. M., 2013. *Long-term trends in calcifying plankton and pH in the North Sea*. PLoS One 8.
- BEAUGRAND G., KIRBY R. R., 2010. *Spatial changes in the sensitivity of Atlantic cod to climate-driven effects in the plankton*. Clim. Res. 41, 15-19.
- BEAUGRAND G., MCQUATTERS-GOLLOP A., EDWARDS M., GOBERVILLE E., 2013. *Long-term responses of North Atlantic calcifying plankton to climate change*. Nat. Clim. Change 3, 263-267.
- BRIERLEY A. S., KINGSFORD M. J., 2009. *Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems*. Curr. Biol. 19, R602-R614.
- BUSCH D. S., MAHER M., THIBODEAU P., MCELHANY P., 2014. *Shell condition and survival of Puget sound pteropods are impaired by ocean acidification conditions*. PLoS One 9.
- CHOWN S. L., CLARKE A., FRASER C. I., CARY S. C., MOON K. L., MCGEOCH M. A., 2015. *The changing form of Antarctic biodiversity*. Nature 522, 431-438.
- COMEAU S., GATUSSO J.-P., NISUMAA A.-M., ORR J., 2012. *Impact of aragonite saturation state changes on migratory pteropods*. Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci. 279, 732-738.
- CONOVER R. J., LALLI C. M., 1972. *Feeding and growth in Clione limacina (Phipps), a pteropod mollusk*. J. Exp. Marine Biol. Ecol. 9, 279-302.
- DUTKIEWICZ S., MORRIS J. J., FOLLOWS M. J., SCOTT J., LEVITAN O., DYHRMAN S. T., BERMAN-FRANK I., 2015. *Impact of ocean acidification on the structure of future phytoplankton communities*. Nat. Clim. Change 5, 1002-1006.
- FABRY V. J., SEIBEL B. A., FEELY R. A., ORR C. J., 2008. *Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem process*. ICES J. Marine Sci. 65, 414-432.
- FEELY R. A., SABINE C. L., KITACK L., BERELSON W., KLEYPAS J., FABRY V. J., MILLERO F. J., 2004. *Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans*. Science 305, 362-366.
- FEELY R. A., ORR J., FABRY V. J., KLEYPAS J. A., SABINE C. L., LANGDON C., 2009. *Present and future changes in seawater chemistry due to ocean acidification*. [W:] Carbon sequestration and its role in the global carbon cycle. MCPHERSON B. J., SUNDQUIST E. T. (red.). Geophys. Monogr. Ser. 83. American Geophysical Union, Washington, DC.
- FLYNN K. J., BLACKFORD J. C., BAIRD M. E., RAVEN J. A., CLARKE D. R., BEARDALL J., BROWNLEE C., FABIAN H., WHEELER G. L., 2012. *Changes in the pH in the exterior surface of plankton with ocean acidification*. Nat. Clim. Change 2, 510-513.
- FLYNN K. J., CLARK D. R., MITRA A., FABIAN H., HANSEN P. J., GLIBERT P. M., WHEELER G. L., STOECKER D. K., BLACKFORD J. C., BROWNLEE C., 2015. *Ocean acidification with (de) eutrophication will alter future phytoplankton growth and succession*. Proc. Royal Soc. B 282, 20142604.
- GARZKE J., HANSEN T., ISMAR S. M. H., SOMMER U., 2016. *Combined effects of ocean warming and acidification on copepod abundance, body size and fatty acid content*. PLoS One 11, e0155952.
- GRUBER N., 2011. *Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change*. Phil. Transact. Royal Soc. A 369, 1980-1996.
- HARDY A. C., 1924. *The herring in relation to its animate environment. Part I. The food and feeding habits of the herring with special reference to the East Coast of England*. Fishery Investment, London 2, 1-53.
- HIRCHE H.-J., 1997. *Life cycle of the copepod Calanus hyperboreus in the Greenland Sea*. Mar. Biol. 128, 607-618.
- HOPKINS T. L., TORRES J. J., 1989. *Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea*. Deep Sea Res. A. Oceanogr. Res. Pap. 36, 543-560.
- HUNT B. P. V., PAKHOMOV E. A., HOSIE G. W., SIEGEL V., WARD P., BERNARD K., 2008. *Pteropods in the southern ocean ecosystems*. Progr. Oceanography 78, 193-221.
- IPCC, 2013. *Climate change 2013: the physical science basis*. [W:] Contribution of Working Group 1 to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. MIDGLEY P. M. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ITO, J., 1964. *Food and feeding habit of Pacific salmon (genus Oncorhynchus) in their oceanic life*. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Lab. Res. 29, 85-97.
- KEELING R. F., KORTZINGER A., GRUBER N., 2010. *Ocean deoxygenation in a warming world*. Annual Review of Marine Science 2: 199-229.
- KHATIWALA, S., PRIMEAU F., HALL T., 2009. *Reconstruction of the history of anthropogenic*

- CO concentrations in the ocean. *Nature* 462, 346-349.
- KROEKER K. J., KORDAS R. L., CRIM R., HENDRIKS I. E., RAMAJO L., SINGH G. S., DUARTE C. M., GATUSSO J. P., 2013. *Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming*. *Global Change Biol.* 19, 1884-1896.
- LANCRAFT T. M., HOPKINS T. L., TORRES J. J., DONNELLY J., 1991. *Oceanic micronektonic/macrozooplanktonic community structure and feeding in ice covered Antarctic waters during the winter (AMERIEZ 1988)*. *Polar Biol.* 11, 157-167.
- LARSON R. J., HARBISON G. R., 1989. *Source and fate of lipids in polar gelatinous zooplankton*. *Arctic* 42, 339-346.
- LEBOUR M. V., 1932. *Limacina retroversa in Plymouth Waters*. *J. Marine Biol. Ass. United Kingdom* 18, 123-126.
- LOEB V. J., SANTORA J. A., 2013. *Pteropods and climate off the Antarctic Peninsula*. *Progr. Oceanography* 116, 31-48.
- MAAS A. E., WISHNER K. F., SEIBEL B. A., 2012. *Metabolic suppression in the thecosomatous pteropods as an effect of low temperature and hypoxia in the eastern tropical North Pacific*. *Marine Biol.* 159, 1955-1967.
- MACKAS D. L., GALBRAITH M. D., 2012. *Pteropod time - series from the NE Pacific*. *ICES J. Marine Sci.* 69, 448-459.
- MANNO C., TIRELLI V., ACCORNERO A., FONDA UMANI S., 2010. *Importance of the contribution of Limacina helicina faecal pellets to the carbon pump in Terra Nova Bay (Antarctica)*. *J. Plankt. Res.* 32, 145-152.
- MUCCI A., 1983. *The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures and one atmosphere total pressure*. *Am. J. Sci.* 283, 780-799.
- NOJI T. T., BATHMANN U. V., VON BODUNGEN B., VOSS M., ANTIA A., KRUMBHOLZ M., KLEIN B., PEEKEN I., NOJI C. I.-M., REY F., 1997. *Clearance of picoplankton - sized particles and formation of rapidly sinking aggregates by the pteropod, Limacina retroversa*. *J. Plankton Res.* 19, 863-875.
- ORR C. J., FABRY V. J., AUMONT O., BOPP L., DONEY S. C., FEELY R. A., GNANADESIKAN A., GRUBER N., ISHIDA A., JOOS F., KEY R. M., LINDSAY K., MAIER-REIMER E., MATEAR R., MONFRAY P., MOUCHET A., NAJJAR R. G., PLATTNER G.-K., RODGERS K. B., SABINE C. L., SARMIENTO J. L., SCHLITZER R., SLATER R. D., TOTTERDELL I. J., WEIRIG M.-F., YAMANAKA Y., YOOL A., 2005. *Anthropogenic ocean acidification over twenty-first century and its impact on calcifying organisms*. *Nature* 437, 681-686.
- PAKHOMOV E. A., 2011. *Demography and life cycle of Antarctic krill, Euphausia superba, in the Indian sector of the Southern Ocean: long-term comparison between coastal and open-ocean regions*. *Canad. J. Fish. Aqu. Sci.* 57, 68-90.
- POLOCZANSKA E. S., BURROWS M. T., BROWN C. J., MOLINOS J. G., HALPERN B. S., HOEGH-GULDBERG O., KAPPEL C. V., MOORE P. J., RICHARDSON A. J., SCHOEMAN D. S., SYDEMAN W. J., 2016. *Responses of marine organisms to climate change across oceans*. *Front. Marine Sci.* 3, 62.
- SABINE C. L., FEELY R. A., 2007. *The oceanic sink for carbon dioxide*. [W:] *Greenhouse Gas Sinks*. SMITH K. (red.). CABI Publishing, Oxfordshire, UK, 31-49.
- SEIBEL B. A., 2011. *Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones*. *J. Exp. Biol.* 214, 326-336.
- SCHIEBEL R., 2002. *Planktonic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget*. *Global Biogeochem. Cycles* 16, doi.org/10.1029/2001GB001459.
- SCOTT C. L., KWASNIEWSKI S., FALK-PETERSEN S., SARGENT J. R., 2000. *Lipids and life strategies of Calanus finmarchicus, Calanus glacialis, and Calanus hyperboreus in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard*. *Polar Biol.* 23, 510-516.
- STEINACHER M., JOOS F., FROLICHER T. L., PLATTNER G.-K., DONEY S. C., 2009. *Imminent ocean acidification in the Arctic projected with the NCAR global climate carbon cycle - climate model*. *Biogeosciences* 6, 515-533.
- TSURUMI M., MACKAS D. L., WHITNEY F. A., DIBACCO C., GALBRAITH M. D., WONG C. S., 2005. *Pteropods, eddies, carbon flux, and climate variability in the Alaska Gyre*. *Deep Sea Res. Part II*, 52, 1037-1053.
- TURNER J., HUA L., WHITE I., KING C. J., PHILLIPS T., HOSKING S. J., BRACEGIRDLE J. T., MARSHALL J. G., MULVANEY R., PRANAB D., 2016. *Absence of 21st century warming on Antarctic Peninsula consistent with natural variability*. *Nature* 535, 411-415.
- VAN DER SPOEL S., 1967. *Euthecosomata a group with remarkable developmental stages (Gastropoda, Pteropoda)*. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- VAN DER SPOEL S., 1976. *Pseudotheosomata, Gymnosomata and Heteropoda*. Bohn, Scheltema & Holkema, Amsterdam.
- WEYDMANN A., SØREIDE J. E., KWASNIEWSKI S., WIDDICOMBE S., 2012. *Influence of CO₂-induced acidification on the reproduction of a key Arctic copepod Calanus glacialis*. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* 428, 3- 42.

KOSMOS Vol. 67, 4, 749–757, 2018

PAULA KACPRZAK, JUSTYNA WAWRZYNEK, ANGELIKA SŁOMSKA

Department of Marine Plankton Research, Institute of Oceanography, University of Gdańsk, 46 Marszałka Piłsudskiego Al., 81-378 Gdynia, E-mail: paula.kacprzak@phdstud.ug.edu.pl

ZOOPLANKTON IN POLAR REGIONS – CHALLENGES AND FORECASTS IN THE FACE OF CLIMATE CHANGES

Summary

Since the beginning of the Industrial Revolution the world ocean is experiencing rapid changes like warming and accompanying events e.g. acidification of water masses due to absorption of atmospheric CO₂. The most important fact is that modifications of pelagic ecosystems take place not only in the polar regions, but also in other regions of the world. This is the result of global atmospheric circulation which provides processes visible in the whole World Ocean. In the Arctic Ocean as well as in the Antarctic region, depletion of the extent of sea ice and iceberg calving have crucial impact on dynamics of primary production and, in consequence, functioning of higher trophic levels, from zooplankton to sea mammals. Observations of climate changes, most visible in the polar regions, brought about among marine biologists particular interest in responses of marine organisms, especially zooplankton, to these processes. The important role played by zooplankton in the food web and narrow ranges of tolerance thereof to abiotic and biotic factors makes these organisms the key element of ecosystem monitoring. Environmental modifications affected by ocean acidification result inter alia in changes of species distribution ranges, especially in the polar regions. The most vulnerable are not only organisms built partially of CaCO₃ e.g. foraminifers, coccolithophors, echinoderms and pelagic snails, but also stenobiotic ones like polar species of copepods and Antarctic krill, the main elements of pelagic food chain. In this article, we discuss ecological consequences of these processes.

Key words: acidification, climate changes, polar regions, pteropods, zooplankton