

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

RYSZARD LIGOWSKI Zakład Biologii Polarnej i Oceanobiologii Uniwersytet Łódzki Banacha 12, 90-237 Łodź e-mail, ligowski@biol.uni.lodz.pl

# OKRZEMKI W MORSKIM EKOSYSTEMIE ANTARKTYKI

## WSTĘP

Glony mikroskopowe występują w wodach polarnych jako fitoplankton, glony lodu morskiego i mikrofitobentos (HORNER, SCHRADER 1982).

Najlepiej zbadanym siedliskiem jest kolumna wody zasiedlana przez fitoplankton. Wielkość produkcji pierwotnej fitoplanktonu powstającej w oceanach była określana w różny sposób, a wartości podawanych ilości znacznie się wahały. Pierwszy szacunek wielkości produkcji pierwotnej w oceanach był oparty na pomiarach metodą tlenową i wynosił 155 Gt C/rok  $(1Gt = 10^{9}t)$  (RILEY 1944). Pomiary ilości zasymilowanego dwutlenku węgla wykazywały, że produkcja oceaniczna wynosi od 12-15 Gt C/rok (Steeman-Nielsen i Jensen 1957) do 80 Gt C/rok (CEJTLIN 1983). Wykorzystanie danych uzyskanych z obserwacji satelitarnych pozwoliło na uściślenie, że rośliny planktonowe w oceanach wiążą około 45-50 Gt C w ciągu roku, co jest mniej więcej taką samą ilością, jaka powstaje w wyniku produkcji roślin lądowych (LONGHURST i współaut. 1995), chociaż biomasa fitoplanktonu w oceanach wynosi tylko około 1–2% globalnego węgla roślinnego (FALKOWSKI 1994). Produkcja pierwotna w Oceanie Antarktycznym obejmującym około 5810<sup>6</sup> km<sup>2</sup> wynosi 8,2 Gt C rok<sup>-1</sup> (LONGHURST i współaut. 1995) stanowiąc około 1/6 produkcji pierwotnej Wszechoceanu.

Zbiorowisko fitoplanktonu oceanicznego, mimo jego wielkiej produktywności, tworzy stosunkowo niewielka liczba gatunków; jest szacowana na około 5000 gatunków (TETT i BARTON 1995) lub na 3444–4375, w tym od 1365 do 1773 gatunków okrzemek (SOURNIA i współaut.

1991). Organizmy wchodzące w skład fitoplanktonu należą do trzech frakcji wielkościowych, pikoplanktonu (< 2 µm), w którym przeważają sinice, nanoplanktonu o wielkości komórek od 2 µm do 20 µm składającego się głównie z autotroficznych wiciowców, ale również okrzemek oraz mikroplanktonu zdominowanego przez okrzemki o wielkości komórek od 20 µm do 200 µm. Mikroplankton roślinny nazywany jest również fitoplanktonem sieciowym, bowiem można go złowić używając sieci planktonowych. Od początku badań fitoplanktonu Antarktyki uważano, że okrzemki są głównym producentem w Oceanie Antarktycznym. Badania przeprowadzone na początku lat osiemdziesiątych wykazały, że zawartość chlorofilu a w nanoplanktonie wynosiła około 70% (BRÖCKEL 1981, EL-SAYED 1988), a na poszczególnych stacjach niekiedy nawet 100% (LIPSKI 1985, WEBER, EL-SAYED 1987). Okazało się jednak, że nanofitoplankton dominuje zwykle w rejonach i okresach, w których zachodzi niewielka produkcja. Niestabilna kolumna wody oraz wyjadanie okrzemek przez kryla to czynniki, które tworzą warunki sprzyjające niskiemu rozwojowi ogólnego fitoplanktonu, przy dominacji nanoplanktonu nad okrzemkami (KOPCZYŃSKA 1992). Wielosezonowe dane wskazują, że okrzemki są głównym składnikiem okresowych zakwitów fitoplanktonu (CLARKE i LEAKEY 1996). Zagęszczenia barwników fotosyntetyzujących w warstwie powierzchniowej oceanu wskazują na asymetryczne rozprzestrzenienie fitoplanktonu w wodach otaczających Antarktydę mimo, że większość cech fizykochemicznych jest rozmieszczona równomiernie. Asymetria występowania

fitoplanktonu w Antarktyce jest spowodowana kierunkiem prądu wokółpolarnego i dostępnością krzemionki w wodach powierzchniowych (SULLIVAN i współaut. 1993). Spośród organizmów występujących w dużych ilościach w planktonie roślinnym Antarktyki głównie okrzemki wykorzystują krzemionkę do budowy swej ściany komórkowej. Są one więc głównym składnikiem fitoplanktonu w czasie jego intensywnego rozwoju.

Szacunki ogólnej produkcji pierwotnej zachodzącej w lodzie morskim Antarktyki wynoszą od 1–4% (ARRIGO i współaut. 1997) do 20– 30% (NAUMOV 1985) ogólnej produkcji w Antarktyce. Biocenozy sympagiczne występujące w lodzie morskim są zdominowane przez okrzemki, w których zawarte jest około 80% węgla organicznego obecnego w lodzie morskim (GAR-RISON i współaut. 1986).

Ilość biomasy i produkcji roślinnej w siedliskach bentosowych jest dotąd nieokreślona. W sublitoralu produkcja pierwotna fitomikrobentosu zasiedlonego wyłącznie przez okrzemki jest zbliżona do produkcji zachodzącej w pelagialu (GILBERT 1991a), albo ją przewyższa (DAYTON i współaut. 1986).

Ogólny bilans krzemionki potwierdza, że okrzemki tworzą około 75% produkcji pierwotnej w Oceanie Antarktycznym (Tréguer i współaut. 1995). Okrzemki, oprócz dominującego udziału w produkcji, mają również wielkie znaczenie jako gatunki indykatorowe. Jako jedyna grupa spośród producentów mogą być rozpoznane do poziomu gatunkowego i policzone w różnych zbiorowiskach z na tyle wystarczającą dokładnością, aby można było je porównać (GARRISON i współaut. 1986). Dlatego okrzemki wykorzystywane są jako wskaźniki historii geologicznej Antarktyki (Zielinski i Gersonde 1997), jak i aktualnie istniejących łańcuchów troficznych w Oceanie Antarktycznym (LIGOwsкi 1993a).

## CO TO SĄ OKRZEMKI?

Okrzemki (Bacillariophyta) są roślinami mikroskopijnej wielkości i osiągają wymiary od  $2 \ \mu m$  do ponad 2 mm. Z tego powodu dopiero wynalezienie mikroskopu umożliwiło ich odkrycie, a rozwój mikroskopii ich dokładniejsze poznanie. Zależność była wzajemna, bo skorupki okrzemek używane były jako obiekty do testowania jakości obiektywów mikroskopowych.

Prawdopodobnie już Leeuvenhoek widział okrzemki, ale pierwsze udokumentowane stwierdzenie ich występowania nastąpiło na początku XVIII wieku. Nieznany z nazwiska odkrywca zauważył w prostym mikroskopie i narysował przyczepiony do rzęsy wodnej organizm, który przypomina gatunek okrzemki Tabellaria flocculosa Roth (Kützing) (Round i współaut. 1990). Początkowo jednokomórkowe, ruchliwe okrzemki zaliczano do królestwa zwierząt (Bory 1822). Dopiero w pracy KÜTZINGA (1844) wszystkie formy okrzemek zostały uznane za rośliny. W wieku XIX, wraz z rozwojem mikroskopu świetlnego, następował postęp w klasyfikacji okrzemek. Był to wiek wielkich wypraw eksploracyjnych, w czasie których zbierano kolekcje okrzemek z całego świata. Jako jedne z pierwszych zostały opracowane zbiory pochodzące z Antarktyki. EHRENBERG (1844) opisał okrzemki lodu morskiego, a CASTRACANE (1886) okrzemki planktonowe.

Okrzemki (Bacillariophyta) są roślinami jednokomórkowymi, wolnożyjącymi, jak i przyczepionymi do podłoża. Łacińska nazwa okrzemek została wyprowadzona od pierwszego rodzaju *Bacillaria* opisanego przez Gmelina w 1791 roku (ROUND i współaut. 1990). Okrzemki charakteryzują się wieloma cechami, które pozwalają im zasiedlanie różnych siedlisk we wszystkich typach zbiorników wodnych, zarówno słodkowodnych, jak i morskich oraz w glebie i na wilgotnych skałach. Tylko wyjątkowo duże zasolenie wody lub jej wysoka temperatura uniemożliwia zasiedlanie naturalnych zbiorników wodnych przez okrzemki.

Rozmnażające się płciowo okrzemki są w stadium wegetatywnym diplontami (HOECK i współaut. 1995). Ściana komórkowa okrzemek składa się warstwy organicznej oraz z uwodnionej w różnym stopniu krzemionki (SiO<sub>2</sub>) i ma kształt okrągłej (Centricae) lub wydłużonej (Pennatae) skorupki składającej się z nieco większego wieczka (epitheca) oraz mniejszego denka (hypotheca). U wielu rodzajów należących do Pennatae występują szczeliny będące miejscem styku protoplastu z otoczeniem. Okrzemki, w których występuje szczelina, mają zdolność do przyczepiania się do stałego podłoża, a nawet pełzania po nim. Mogą też wędrować przez mniej stały substrat, jak muł lub piasek. Jest to jedyna możliwość samodzielnego poruszania się okrzemek, ponieważ wegetatywne komórki okrzemek są pozbawione wici. Jedyne wici i to nietypowe, bo o układzie mikrotubuli 9+0, spotykane są tylko u ruchliwych gamet męskich. Chloroplasty mają barwę żółtą lub żółto-brunatną, ponieważ obecny w nich chlorofil a i c jest maskowany przez brązowy barwnik fukoksantynę; występują też —  $\beta$ -karoten, diatoksantyna i diadinoksantyna. W małych ilościach są spotykane również inne barwniki (HOECK i współaut. 1995). Mają one różne spektra pochłaniania światła, co umożliwia okrzemkom prawie równomierne wykorzystywanie światła o długości fali od 400 nm do niemal 700 nm (TANADA 1951), czyli z całego zakresu promieniowania fotosyntetycznie czynnego. Materiałami zapasowymi są: wielocukier chryzolaminaryna i tłuszcz występujący w postaci kropel. Duża zawartość białek i tłuszczów w okrzemkach powoduje, że są one wysokoenergetycznym pokarmem dla roślinożerców, a ich wartość kaloryczna wynosi 525 kal/100g (BARASHKOV 1972). Wysoka zawartość tłuszczów jest cecha szczególnie ważną dla okrzemek planktonowych.

Gęstość cytoplazmy komórek fitoplanktonu wynosząca od 1,03 do 1,10 g cm<sup>-3</sup> jest z reguły większa od gęstości wody morskiej, której ciężar właściwy wynosi od 1,021 do 1,028 g cm<sup>-3</sup>. Większość składników organizmów występujących w planktonie jest cięższa od cytoplazmy, na przykład białka mają ciężar właściwy około 1,3 g cm<sup>-3</sup>, weglowodany około 1,5 g cm<sup>-3</sup>, a kwasy nukleinowe około 1,7 g cm<sup>-3</sup> (WALSHBY i REYNOLDS 1980). Wyjątkowo ciężkie są mineralne składniki ściany komórkowej; uwodniona krzemionka występująca u okrzemek ma ciężar właściwy od 2,5 do 3 g cm $^{-3}$ . Tylko wodniczki gazowe występujące u sinic (około 0,12 g cm<sup>-3</sup>) i tłuszcze (najmniej  $0,86 \text{ g cm}^{-3}$ ) są składnikami lżejszymi od wody. Okrzemki mogą posiadać wobec tego większy ciężar właściwy (aż do 1,3 g cm<sup>-3</sup>) niż inne organizmy planktonowe (SOMMER 1994). Tłuszcze u okrzemek występują w ilości od 10% do 40% suchej masy. Taka zawartość tłuszczów może wpływać na zmniejszenie ciężaru właściwego komórek o około 3,5%, co jednak z reguły nie wystarcza do uzyskania przez okrzemki ciężaru właściwego mniejszego niż woda morska (SMAYDA 1970, WALSBY i REYNOLDS 1980). Jednak występowanie znacznych ilości tłuszczu wewnątrz komórek okrzemek zmniejsza ich ciężar właściwy i wiele gatunków, mimo braku organelli lokomotorycznych i posiadania ciężkiej ściany krzemionkowej, może się utrzymywać w toni dzięki ruchom konwekcyjnym wody. Komórki występujące w wodzie morskiej mogą regulować prędkość opadania również przez regulację jonową, która poprzez zwiększenie udziału Na<sup>+</sup> i K<sup>+</sup>, a zmniejszenie Ca<sup>2+</sup> i Mg<sup>2+</sup> umożliwia okrzemkom zmniejszanie ciężaru właściwego (ANDE-RSON i SWEENEY 1978). Gatunek Anaulus birostratus w ciągu dnia występuje w planktonie lub neustonie, a w nocy żyje na piaszczystym dnie

(TALBOT i współaut. 1990). Warstwa krzemionkowa w ścianie komórkowej okrzemek jest delikatna i ma grubość od 0,08 µm (REIMANN i współaut. 1966) do 2,25 µm (Diatomovye Vodorosli SSSR 1974). Okrzemki żyjące w planktonie morskim zawierają znacznie mniej ciężkiej krzemionkowej ściany komórkowej niż okrzemki żyjące w bentosie (CONLEY i współaut. 1989). Redukcja zawartości krzemionki jest adaptacją pewnych gatunków do życia w wodach oceanicznych, w których występują braki rozpuszczonej krzemionki (CONLEY i współaut. 1990). Część okrzemek planktonowych, mimo obciążenia krzemionkową ścianą, może posiadać niemal neutralną pływalność, na przykład Thalassiosira weissflogii (RICHARDSON i CULLEN 1995) lub nawet pozytywną pływalność, jak na przykład pewne gatunki z rodzajów Asterionella, Anaulus, Ditylum, Ethmodiscus i Rhizosolenia (TALBOT i współaut. 1990, FISHER i HARRISON 1996). Występujące w pelagialu oceanicznym niektóre gatunki z rodzajów Rhizosolenia i Ethmodiscus mogą podnosić się w wodzie z szybkością 7–8 m  $h^{-1}$  (MOORE i VILLAREAL 1996a). Cecha ta umożliwia im pobieranie azotu w głębszych warstwach i wynoszenie go do strefy eufotycznej (MOORE i VILLAREAL 1996b, JOSEPH i współaut. 1997).

Okrzemki rozmnażają się głównie przez podział, który w korzystnych warunkach może zachodzić od 0,5 do 6 razy w ciągu doby. Po podziale protoplastu do komórek potomnych dobudowywana jest mniejsza część skorupki. Prowadzi to do zmniejszania wielkości komórek w populacji. Maksymalne dla danego gatunku wymiary są odtwarzane dzięki rozmnażaniu płciowemu, w wyniku którego powstaje auksospora dobudowująca skorupkę o dużych rozmiarach. Duża szybkość podziału umożliwia okrzemkom, w optymalnych dla nich warunkach, tworzenie zakwitów. Niekorzystne warunki, jak wysychanie czy zamarzanie, okrzemki mogą przetrwać w postaci wegetatywnej. Okrzemki planktonowe występujące w Antarktyce, mogą przeżywać bez światła prawdopodobnie z powodu niskiej temperatury, od 4 do 9 miesięcy nie tworząc spor przetrwalnych (PE-TERS i THOMAS 1996). Okrzemki planktonowe w morzach umiarkowanych przeżywają w ciemności znacznie krócej (PETERS 1996). Wytrzymałość okrzemek na niekorzystne dla rozwoju warunki umożliwia ich transport w statkowych wodach balastowych (HALLEGRAEFF 1993). Sprzyja to między innymi rozprzestrzenianiu gatunków okrzemek tworzących szkodliwe dla zwierząt zakwity. Do grupy tej należą głównie gatunki z rodzaju Nitzschia.

Biologia okrzemek, szczególnie planktonowych, różni się od biologii innych grup autotrofów (ROUND i współaut. 1990). Okrzemki nie zużywają energii do regulacji zawartości wody w wodniczkach tętniących. Mają zdolność do aktywnego pobierania krzemionki i wiązania jej w wysoko zorganizowane związki w czasie krótkiej fazy cyklu komórkowego. W okrzemkach występuje zestaw barwników pochłaniający dochodzące światło w odrębny sposób, niż ma to miejsce w konkurencyjnych grupach autotrofów. Własności te dają okrzemkom ekologiczną przewagę nad innymi grupami w zasiedlaniu siedlisk.

Okrzemki umieszczane były jako klasa Bacillariophyceae w gromadzie Chrysophyta (PASCHER 1914), Chromophyta (FOTT 1971), a aktualnie Heterokontophyta (HOECK i współaut. 1995). Niekiedy wyróżniana jest oddzielna gromada Bacillariophyta (CHAPMAN i CHAPMAN 1975). Współczesny system okrzemek oparty jest na badaniach w mikroskopie elektronowym i uwzględnia większą liczbę cech niż u innych jądrowych. W wyniku nowych danych część taksonów znika, natomiast w ich miejsce jest opisywana coraz większa liczba nowych gatunków i rodzajów, co doprowadziło do gruntownych zmian w systematyce okrzemek. Liczba opisanych rodzajów okrzemek wynosi ponad 250; liczbę znanych gatunków szacuje się od 10000 do 12000 (HASLE i SYVERTSEN 1996, POULIN i WILLIAMS 1998), a ogólną ich ilość szacuje się do 100 000 (ROUND i CRAWFORD 1990), a nawet do 10 000 000 (!) gatunków (POULIN i WILLIAMS 1998).

Okrzemki należące do Centricae są ewolucyjnie grupą starszą i bardziej prymitywną, o czym świadczy symetria promienista i brak szczeliny. Gatunki z grupy Centricae występowały prawdopodobnie już w jurze i wczesnej kredzie (GERSONDE i HARWOOD 1990). Pierwsze znaleziska Pennatae pozbawione szczelin datuja się na późna kredę, a najdoskonalsze ewolucyjnie okrzemki ze szczeliną umożliwiającą im ruch pojawiły się w środkowym eocenie (MEDLIN i współaut. 1993). Krzemionkowe skorupki okrzemek zachowuja się w osadach stosunkowo dobrze. Często też ich identyfikacja gatunkowa jest możliwa po zachowanym tylko fragmencie skorupki. Okrzemki są bardzo ważnym elementem flory kopalnej, według którego można określić geologiczne dzieje Ziemi. Występowały one obficie w dawnych epokach geologicznych, a ich pozostałości w postaci krzemionkowych skorupek tworzą pokłady ziemi okrzemkowej o miąższości sięgającej kilkudziesięciu metrów.

### WARUNKI ŻYCIA OKRZEMEK W OCEANIE ANTARKTYCZNYM

Za Ocean Antarktyczny uważa się ocean leżący wokół Antarktydy nie ograniczony z zewnatrz kontynentem. Granice morskie wyznaczone sa zgodnie z frontami hydrologicznymi lub wzdłuż równoleżników (MAJEWSKI 1992). W pierwszym przypadku granice są zgodne z Konwergencją Antarktyczną, a tak ograniczona powierzchnia Oceanu Antarktycznego wynosi 38 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>, co stanowi około 10% Wszechoceanu (CARMACK 1990). Traktat Antarktyczny wyznacza granice Antarktyki na równoleżniku 60°S, natomiast program ONZ do spraw Wyżywienia i Rolnictwa na równoleżniku 45ºS. Jest to największy jednolity morski ekosystem na Ziemi (TRANTER 1982) charakteryzujący się szczególnymi cechami. Jest oceanem półzamkniętym, ograniczonym kontynentem od południa i bez widocznych granic geograficznych od północy, ale z zaznaczoną, szczególnie wyraźnie w warstwach powierzchniowych, granicą utworzoną przez Konwergencję Antarktyczną. Jest ekosystemem starym; główne kierunki cyrkulacji i rozmieszczenie mas wodnych istnieją od co najmniej 20 milionów lat (KNOX 1994).

W porównaniu z morzami w innych strefach, w Oceanie Antarktycznym zachodzą dodatkowe zjawiska wpływające na rozwój producentów pierwotnych: obecność lodu morskiego wraz z jego sezonowymi wahaniami zasięgu, znaczne różnice natężenia światła od ciemności w okresie zimy do ciągłego oświetlenia w okresie lata oraz wpływ Prądu Okołobiegunowego łączącego przez transport biogenów i planktonu Ocean Antarktyczny w jedną całość. Z wielu czynników mogących wpływać na rozwój producentów, w Antarktyce za najważniejsze uważa się: dostępność makro- i mikronutrientów, promieniowanie słoneczne, temperaturę, stabilność kolumny wody i wyjadanie przez zooplankton (EL-SAYED 1988, KNOX 1994).

#### CZYNNIKI ABIOTYCZNE

### Makronutrienty

W Antarktyce zachodzą zjawiska cyrkulacji powierzchniowej (wiatrowej) i głębinowej (termohalinowej) wywierające zasadniczy wpływ na cyrkulację wód Wszechoceanu i zasobność w makronutrienty wód Oceanu Antarktycznego.

Cyrkulacja powierzchniowa powstaje w wyniku działalności wiatru. Wiatry wschodnie wywołane przez masy polarnego powietrza spływające z kopuły lodowej Antarktydy wzbudzają przy brzegach kontynentu niewielki prąd powierzchniowy zwany Dryfem Wiatrów Wschodnich, który płynie w kierunku zachodnim (Ryc. 1). Głównym prądem przebiegającym wokół Antarktydy jest Antarktyczny Prad Okołobiegunowy, którego powierzchniowa część nosi nazwę Dryfu Wiatrów Zachodnich. Jest to prad wywołany przez liczne cyrkulujące niże i silne wiatry zachodnie. Antarktyczny Prąd Okołobiegunowy zawiera 22% powierzchniowej wody oceanów, jest zatem największym prądem powierzchniowym we Wszechoceanie i jedynym niosącym wody między trzema oceanami. Prąd ten niesie około 200× $10^6 \ \mathrm{m}^3$ wody ze średnią prędkością około 0,5 km<sup>h-1</sup>. Między Dryfem Wiatrów Wschodnich i Dryfem Wiatrów Zachodnim występuje strefa Dywergencji Antarktycznej, w której, w wyniku niskiego ciśnienia atmosferycznego i braku piknokliny, następuje wynoszenie na powierzchnię wód wgłębnych. Północną granicę Antarktyki stanowi Konwergencja Antarktyczna, gdzie zimne wody powierzchniowe zapadają się pod cieplejsze wody strefy subtropikalnej.

Cyrkulacja głębinowa jest spowodowana różnicami w temperaturze i zasoleniu poszczególnych warstw wody, dlatego nosi nazwę cyrkulacji termohalinowej. Średnia temperatura powierzchniowej wody oceanicznej wynosi 17,4°C, podczas gdy średnia temperatura całości wód oceanicznych wynosi 3,8°C. Warstwa ciepłej wody powierzchniowej rozciąga się na oceanie w niskich i umiarkowanych szerokościach geograficznych i tu, na głębokości 100– 500 metrów, następuje znaczny spadek tempe-

ratury. Chemicznie czysta woda ma największy ciężar właściwy przy temperaturze 3,98°C, dlatego w zbiornikach wody słodkiej przy dnie zalega woda o tej właśnie temperaturze, a w warstwach bliższych powierzchni w naszym klimacie może występować, w zależności od pory roku, woda o niższej lub wyższej temperaturze. Natomiast ciężar właściwy wody morskiej zwiększa się wraz ze zmniejszaniem jej temperatury aż do punktu zamarzania. W przypadku zalegania w warstwach powierzchniowych wody ciepłej, w oceanie na pewnej głębokości zachodzi nagła zmiana temperatury – termoklina. Stwarza ona, wraz z obserwowanym skokiem w zasoleniu — halokliną, nagłą zmianę gęstości między lżejszą wodą powierzchniową i cięższą w głębszych warstwach – piknoklinę, utrudniającą pionowe mieszanie się wody. Piknoklina oddziela bogate w biogeny wody głębszych warstw od warstwy naświetlonej – eufotycznej, gdzie biogeny mogłyby być wykorzystywane przez rośliny. Jest to przyczyną małej produktywności wód tropikalnych otwartego oceanu. W rejonach występowania silnej piknokliny biogeny w strefie eufotycznej pochodzą głównie z remineralizacji i są wykorzystywane głównie w "produkcji regenerowanej" (SOMMER 1994).

Natomiast w rejonach polarnych pionowe różnice temepratury i zasolenia są małe, co powoduje, że piknoklina jest bardzo mała lub nie występuje. Umożliwia to pionowe przemieszczania się mas wodnych w całym słupie wody.

W Morzu Weddella, położonym w Atlantyckim Sektorze Antarktyki, powstaje, w wyniku mieszania się wody okołobiegunowej i wody szelfowej, najgęstsza woda we Wszechoceanie zwana Antarktyczną Wodą Przydenną (Ryc. 2). Ma ona temperaturę  $-1,9^{\circ}$ C i zasolenie 34,6%, co daje jej gęstość 1,0279 g cm<sup>3</sup>. Spływa ona w



Ryc. 1. Cyrkulacja powierzchniowa w Oceanie Antarktycznym.

dół szelfu kontynentalnego Antarktyki i płynie przy dnie Oceanu Atlantyckiego. Ślady tych mas wodnych można zidentyfikować aż na 40°N, co oznacza, że woda ta, zachowując swoje podstawowe parametry fizyczne, przepływa około 12000 km. Antarktyczna Woda Przydenna przepływa również do oceanów Indyjskiego i Spokojnego. Większość wód przydennych w oceanie światowym pochodzi z rejonów polarnych Atlantyku, głównie z Morza Weddella (THURMAN 1982). Powierzchniowe wody strefy antarktycznej zapadają się w strefie konwergencji antarktycznej tworząc Antarktyczna Wodę Pośrednią charakteryzującą się temperaturą około 2°C, zasoleniem 33,8% i rdzeniem na głębokości 900 metrów. Woda ta dociera do 20<sup>°</sup>N. Między masami wodnymi tworzacymi się w Antarktyce w kierunku południowym przepływa Północnoatlantycka Woda Głębinowa o temperaturze 2–3°C i zasoleniu 34,7% z rdzeniem na głębokości 2200 metrów. Woda ta formuje się na południe od Grenlandii i przepływa w głębinach około 12000 kilometrów, aby przedostać się na powierzchnię w rejonie Antarktyki. Okres cyrkulacji wody głębinowej szacowany jest na 500-1500 lat (SCHÖPF 1987) lub 600 lat (TOGGWEILER 1994). Przez ten okres masy tej wody znajdowały się w strefie afotycznej, co jest powodem wysokiego stężenia biogenów i małej ilości rozpuszczonego tlenu. Dopływ tej wody zapewnia dostatek soli odżywczych w warstwie eufotycznej Oceanu Antarktycznego i rzadko zdarza się w nim wyczerpanie makronutrientów w wyniku procesów fotosyntezy. Większość produkcji w tych rejonach jest "nową produkcją" wykorzystującą dopływ biogenów z warstw leżących poniżej strefy eufotycznej i powodującą z kolei duży opad osadów.

Cyrkulacja głębinowa powoduje, że w Oceanie Antarktycznym ilość dostępnych makronutrientów przewyższa zapotrzebowanie fitoplanktonu w otwartym oceanie (HART 1942, HOLM-HANSEN i współaut. 1977, EL-SAYED 1988) nawet w okresie jego maksymalnego rozwoju (JACQUES 1989).

## Mikronutrienty

Za główny pierwiastek śladowy limitujący rozwój fitoplanktonu w niektórych rejonach oceanu światowego (MARTIN i FITZWATER 1988) i również w Antarktyce uważa się żelazo (MARTIN i współaut. 1990, HOLM-HANSEN i współaut. 1994). W eksperymencie polegającym na dodawaniu żelaza do wód otwartego oceanu uzyskano od 3 do 40-krotne zwiększenie biomasy fitoplanktonu (MARTIN i współaut. 1994, FALKOWSKI 1995). Dało to podstawy do twierdzenia, że przez nawożenie żelazem niektórych rejonów oceanów, można uzyskać na tyle znaczny wzrost pochłaniania CO<sub>2</sub> przez fitoplankton (biologiczna pompa), że będzie on w stanie obniżyć zawartość dwutlenku węgla w atmosferze i zredukować wpływ ocieplenia globalnego. Również badania terenowe (HOLM-HANSEN i współaut. 1994) dowodza, że żelazo jako czynnik limitujący może być odpowiedzialny za Antarktyczny paradoks, to znaczy za występującą w Oceanie Antarktycznym stosunkowo niewielką produkcję w stosunku do występujących w obfitości biogenów.

## Zjawiska lodowe

Masy wodne Oceanu Antarktycznego w znacznym stopniu są modyfikowane przez zachodzące tu zjawiska lodowe (PATTERSON i SIEVERS 1980).



Ryc. 2. Cyrkulacja głębinowa w Oceanie Antarktycznym.

Na przeważających obszarach Antarktydy i otaczających ją wysp powstają lodowce poprzez akumulację śniegu. Spływają one w kierunku morza i ich fragmenty odrywają się tworząc słodkowodne, wielkie, długie niekiedy do ponad stu kilometrów góry lodowe. Przeciętna długość gór lodowych wynosi około 0,5 kilometra, a ich wysokość waha się od 28 do 50 metrów (ZAKRZEwski 1982). Szacuje się, że jednocześnie na Oceanie Antarktycznym znajduje się ponad 200000 gór lodowych o ogólnej objętości ponad 2000 km<sup>3</sup>. Dryfują one po oceanie średnio przez 10 lat, z reguły do rejonu Antarktycznej Konwergencji, topiąc się w północnych rejonach Oceanu Antarktycznego (Foster 1984). Topiąc się powodują wysładzanie wody powierzchniowej sprzyjające stabilizacji warstwy eufotycznej kolumny wody i w konsekwencji stwarzają korzystne warunki do rozwoju fitoplanktonu.

Drugim zjawiskiem lodowym jest tworzenie się na powierzchni oceanu lodu morskiego. Lód ten powstaje w Antarktyce przy temperaturze wody morskiej -1,8°C. Lód morski zawiera wewnątrz kryształów solankę, co powoduje, że świeżo powstały lód ma zasolenie około 10%. Zasolenie rocznego lodu morskiego zmniejsza się do 4-8%. Pokrywa on w czasie zimy około 20 mln km<sup>2</sup> oceanu; w okresie lata pokrywa lodu morskiego zmniejsza się do 4 mln km<sup>2</sup>. W Antarktyce 80% lodu morskiego to lód jednoroczny (Squire 1990). Lód morski ma niewielką grubość. Lód jednoroczny w Morzu Weddella ma grubość od 0,4 do 1 m (LANGE i współaut. 1989); tylko lód wieloletni może osiągać grubość do 4 metrów (MAYKUT 1985). Chociaż lód morski stanowi 2/3 pokrywy lodowej na ziemi, to zawiera zaledwie 0,1% jego objętości (MAYKUT 1985). Lód ten, topiąc się na wiosnę na powierzchni 16 mln km<sup>2</sup> wytwarza w górnej warstwie oceanu soczewki wysłodzonej wody, do której przedostają się organizmy uwolnione z lodu morskiego.

### Światło

Światło jest głównym czynnikiem limitującym rozwój fitoplanktonu. Inne czynniki abiotyczne, zasolenie, temperatura i nutrienty są bowiem w Antarktyce niemal stałe (KIRST i WIENCKE 1995). Zależność między rozwojem fitoplanktonu a dopływem energii świetlnej jest wyraźna zarówno w otwartym oceanie (HOLM-HANSEN i współaut. 1977, HOEPFFNER 1984), jak i w strefie przybrzeżnej (WHITAKER 1982, CLARKE i współaut. 1988). W Oceanie Antarktycznym zachodzi wyjątkowo duża sezonowa różnica w dostępie światła.

# Temperatura

Temperatura wód w warstwie eufotycznej otwartego Oceanu Antarktycznego waha się od około –1,9°C do około +5°C w rejonie Konwergencji Antarktycznej (PRIDDLE 1990). Sezonowe zmiany temperatury sa bardzo małe. Przy brzegu Antarktydy na szerokości 77°52'S średnia temperatura roczna była niemal stała i wynosiła –1,8°C z wahaniami w ciągu roku sięgającymi 0,2°C (LITTLEPAGE 1965), a w akwenie położonym bardziej na północ (62°10'S) od –1,76°C do 1,76°C (LIPSKI 1987). Gatunki wchodzące w skład fitoplanktonu tych wód wydają się być obligatoryjnymi psychrofilami rozwijającymi się w niskiej temperaturze i wykazującymi nagły spadek rozwoju w temperaturze powyżej 10°C. Temperatura ogranicza rozwój fitoplanktonu prawdopodobnie wtedy, gdy intensywność światła osiąga punkt wysycenia przy dostatku biogenów (NEORI i HOLM-HANSEN 1982, TILZER i współaut. 1986, FIALA i ORIOL 1990). Od 10% do 15% intensywności światła padającego na powierzchnię wody wystarcza do wysycenia komórek światłem. Tak duże promieniowanie występuje do 10-20 metrów głębokości i w tej warstwie czynnikiem limitującym rozwój fitoplanktonu może być temperatura.

## Głębokość strefy eufotycznej

Głębokość strefy eufotycznej w Antarktyce może być szczególnie duża w otwartym oceanie, gdzie mniejszy jest wpływ cząstek nieorganicznych spływających do morza wraz z wodą z topiącego się lodowca. Stabilność kolumny wody decyduje o możliwości przebywania komórek fitoplanktonu w strefie eufotycznej, której miąższość może sięgać do 95 metrów (PRIDDLE i współaut. 1986). Pojedyncze komórki fitoplanktonowe opadają z szybkością od 0,1 do 10 metrów na dzień (WHITAKER 1982, JACQUES i HOEPFFNER 1984, JOHNSON i SMITH 1986). Szybkość opadania zależy od wielkości organizmów, na przykład komórki o wielkości 50 µm opadają z szybkością 12  $\mu$ m s<sup>-1</sup>, czyli 1 m w ciągu doby, a komórki o średnicy 10 µm opadają z szybkością zaledwie 3 µm s<sup>-1</sup>. W Morzu Wed-della, przy średniej szybkości opadania pojedynczych komórek około 0,9 m w ciągu dnia, od 8% do 12% dziennej produkcji opada poniżej strefy eufotycznej (JOHNSON i SMITH 1986). Okrzemki mogą niekiedy występować w agregacjach osiągających średnice do kilku centymetrów; takie skupienia opadają znacznie szybciej, od 43 do 95 m w ciągu dnia (GERSONDE i WEFER 1987). Okrzemki wymagają do swego rozwoju większej stabilności kolumny wody niż nanoplanktonowe wiciowce (KOPCZYŃSKA 1992). W czasie kilku polskich wypraw antarktycznych w Antarktyce Zachodniej, stwierdzono zależność rozwoju fitoplanktonu sieciowego, w którym dominują okrzemki, od pionowego mieszania się wód (WI-TEK i współaut. 1980). Zwiększona stabilność wód może być również spowodowana przez mniej wysłodzoną wodę powstałą z topiącego się lodu (SMITH i NELSON 1986).

#### CZYNNIK BIOTYCZNY

Wyjadanie producentów przez roślinożerców jest najważniejszym czynnikiem biotycznym powodującym usuwanie fitoplanktonu ze strefy eufotycznej. Odwrotną zależność między obfitością fitoplanktonu a ilością zooplanktonu, składającego się głównie z kryla, wykazano w wielu regionach Antarktyki (HARDY i GUNTHER 1935, WITEK i współaut. 1982, URIBE 1982, HOLM-HANSEN i HUNTLEY 1984, NAST i GIESKES 1986). Szacuje się, że kryl zjada 3–5% (PRIDDLE i współaut. 1986) lub 1% dziennej produkcji fitoplanktonu (GODLEWSKA i RAKUSA-SUSZCZE-WSKI 1988). Zawierające niekiedy chlorofil resztki okrzemek w cząstkach fekalnych kryla opadają z szybkością od 50 do 800 metrów w ciągu dnia (CADÉE i współaut. 1992) i docierają poza strefę eufotyczną znacznie szybciej, niż komórki pojedyncze.

Badania oceanograficzne prowadzono początkowo głównie w otwartym oceanie w okresie letnim oraz, w oparciu o stacje badawcze, w rejonie przybrzeżnym. Dane z tych wypraw wskazywały, że Ocean Antarktyczny to akwen o dużej produktywności (KNOX 1970, EL-SAYED 1988). Okazało się jednak, że średnia biomasa fitoplanktonu otwartych wód Oceanu Antarktycznego jest zbliżona do wód oligotroficznych Wszechoceanu (PRIDDLE i współaut. 1986) i wynosi około 0,5 mg chl. a m<sup>-3</sup> (FUKUCHI 1980). Zawartość makronutrientów w Oceanie Antarktycznym powinna pozwalać na znacznie większy biomasę fitoplanktonu szacowaną na 10-50 mg chl.  $a m^{-3}$  (Sakshaug i Holm-Hansen 1986). Taki paradoks wysokiej zawartości nutrientów biogenów i małej produkcji zachodzi w ponad 10% Wszechoceanu i, poza Oceanem Antarktycznym, występuje również w subarktycznej i równikowej części Oceanu Spokojnego (WELLS 1994).

# WYSTĘPOWANIE OKRZEMEK W RÓŻNYCH SIEDLISKACH

#### KOLUMNA WODY

Najlepiej poznaną biocenozą, w której występują producenci, jest plankton - zbiorowisko organizmów unoszonych w toni wodnej. Fitoplankton występuje głównie w epipelagialu, powierzchniowej warstwie oceanu, do której dociera światło w ilości wystarczającej do wytworzenia produkcji pierwotnej. Fitoplankton od dawna uważany jest za główne źródło produkcji pierwotnej w Antarktyce, stanowiąc podstawę morskich i lądowych łańcuchów troficznych. Spośród istniejących w fitoplanktonie głównych frakcji wielkościowych, pikoplankton zawierał średnio 40% ogólnego chlorofilu a w fitoplanktonie z Zachodniej Antarktyki i 15% w sektorze indyjskim (WEBER i EL-SAYED 1987). We frakcji tej dominują Cyanobacteria (sinice) z rzędu Chroococcales należące do rodzaju Synechococcus. Występowanie tych organizmów w morzach znane było już na początku XX wieku, ale dopiero niedawno stwierdzono, że mogą one występować w dużych ilościach i być znaczącym składnikiem pokarmu dla mikroheterotrofów (ITURIAGA i MITCHELL 1986). Duża zawartość czerwonego barwnika — fikoerytryny pozwala tym komórkom absorbować światło w głębszej

strefie warstwy eufotycznej, do której docierają głównie promienie niebiesko-zielone (WOOD 1985). Występowanie pikoplanktonu w Antarktyce jest jednak mniejsze niż w wodach cieplejszych (MARCHANT i współaut. 1987) i wynosiło w Morzu Rossa zwykle poniżej 100 komórek w cm<sup>-3</sup> (ANDREOLI i współaut. 1993). W skład nanoplanktonu (fitoplanktonu butlowego) wchodzą małe okrzemki, haptofity (Prymnesiophyceae), kryptomonadowce (Cryptomonadales) i inne samożywne wiciowce oraz kokolitowce (Coccolitophorales). Średni udział tej frakcji wielkościowej w tworzeniu chlorofilu a obliczony na podstawie wielu badań wynosi 66% (Knox 1994). Piko- i nanoplankton przeważają w czasie słabego rozwoju fitoplanktonu. Główny udział w produkcji pierwotnej w kolumnie wody



Ryc. 3. *Proboscia alata* (fragment) — okrzemka (Centricae) dominująca w fitoplanktonie. SEM (skaningowy mikroskop elektronowy, pow. 1300×).

ma mikroplankton, w Antarktyce zdominowany przez okrzemki; występuje tu ponad 100 gatunków Bacillariophyta; mniej licznie (kilkanaście gatunków) występują dinofity (Dinophyceae), między innymi bruzdnice, pojedyncze haptofity oraz jeden gatunek wiciowca krzemionkowego (Silicoflagellatae) (EL-SAYED 1985). Polskie badania wykazały między innymi, jakie warunki środowiskowe warunkowały dominację najczęściej i najliczniej występujących w fitoplanktonie w rejonie Polskiej Stacji Antarktycznej im. H. Arctowskiego okrzemek, Chaetoceros atlanticus, Ch. criophilus, Ch. dichaeta, Ch. neglectus, Ch. socialis, Ch. tortissimus, Corethron criophilum, Nitzschia spp., Fragilariopsis spp., Proboscia alata (Ryc. 3), Rhizosolenia antennata f. semispina i Thalassiosira antarctica (KOPCZYŃ-SKA 1993, KOPCZYŃSKA I LIGOWSKI 1982, 1985, LIGOWSKI 1986, 1988, LIGOWSKI i KOPCZYŃSKA 1991).

Główna biomasa fitoplanktonu w Antarktyce występuje na głębokościach 50–70 metrów (EL-SAYED i JITTS 1973), a jego maksymalna aktywność fotosyntetyczna zachodzi przy 10– 50% intensywności padającego światła, co odpowiada 100–500  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (BODUNGEN i współaut. 1986).

### LÓD MORSKI

Wciąż mało znanym siedliskiem dla biocenoz jest lód morski. Biocenozy związane z lodem morskim określano aż dwudziestoma różnymi terminami (HORNER i współaut. 1988). W celu standaryzacji używanych terminów Scientific Committee on Ocean Research do określenia organizmów występujących z lodem zaleca używanie nazwy "sympagiczne", analogicznie do określeń "planktonowe", czy "bentosowe" (HOR-NER i współaut. 1992).

Okrzemki sympagiczne rozwijają się nieraz masowo wewnątrz i na powierzchni lodu morskiego (Ryc. 4). Gdy woda w górnych warstwach oceanu osiągnie punkt zamarzania, tworzą się tam kilkumilimetrowej wielkości struktury lodu w postaci igieł, dysków i gwiazd zwane zawiesiną kryształków lodu (frazil ice). Zawiesina ta unosi się ku górze i zagęszczając się w ten sposób, tworzy na powierzchni wody warstwę o grubości od 1 do 10 centymetrów (MAYKUT 1985). Sposób dalszego rozwoju lodu morskiego zależy od warunków hydrologicznych. Gdy nie ma wiatru i fal, a tak najczęściej zdarza się tylko w pobliżu brzegów, warstwa lodu rozwija się w postaci struktury kolumnowej, w której kryształy lodu są jednolicie zorientowane i ułożone głównie pionowo (SQUIRE 1990). Pod wpływem wiatru i fal tworzą się krążki lodowe o średnicy

od 0,3 do 3 metrów, lub śryż, gdzie kryształy lodu są zorientowane przypadkowo (GARRISON i współaut. 1986). Proces ten przebiega w Oceanie Antarktycznym z szybkością około 5,75 km<sup>2</sup> na minutę (STEVENS 1995). Tworzenie i topienie się lodu morskiego zachodzi w rejonach polarnych corocznie na powierzchni około 24 mln km<sup>2</sup>, czyli niemal 7% powierzchni oceanów (COMISO i ZWALLY 1984).

W czasie szybkiego tworzenia się lód nieselektywnie zagęszcza komórki glonów wychwyconych z wody (CLARKE i ACKLEY 1984). Proces ten zachodzi przez tworzenie się lodu na komórkach (ACKLEY 1982) lub przyleganie komórek do kryształków lodu (GARRISON i współaut. 1983). Lód nie zagęszcza wszystkich cząstek organicznych obecnych w wodzie morskiej, fizyczne zagęszczanie nie dotyczy na przykład bakterii (GROSSMANN i DIECKMANN 1994). Eksperymentalnie stwierdzono, że fizyczna koncentracja komórek glonów w czasie tworzenia się lodu morskiego jest 2-4-krotne (GARRISON i współaut. 1989). W naturalnych warunkach lód zagęszcza komórki planktonu średnio 5-krotnie (Ligowski 1991) lub nawet 8-krotnie, przy maksymalnym zagęszczeniu 50-krotnym (GARRISON i współaut. 1983). Na zwiększenie intensywności koncentracji cząstek wpływają prądy morskie (GARRI-SON i współaut. 1989, KLÖSER 1990) i falowanie morza (ACKLEY i współaut. 1987, SHEN i ACKER-MANN 1988). W eksperymentach wykazano nawet, że brak prądów i falowania uniemożliwia zagęszczanie komórek glonów przez nowopowstający lód morski (WEISSENBERGER 1992). Świeżo utworzony lód morski zawiera między kryształkami solankę (WEEKS i ACKLEY 1982), której zasolenie wewnątrz młodego lodu jest zbliżone do występującego w wodzie morskiej (MAYKUT 1985). Wzrasta ono niezależnie od zasolenia wody morskiej aż do 150‰ (SQUIRE 1990). Wysokie stężenie soli powoduje, że nie zamarza ona przy niskich temperaturach. Solanki lodu morskiego w Morzu Weddella miały w okresie zimy, przy zasoleniu od 34 do 106‰, temperaturę od –1,9°C do –6,7°C (GLEITZ i współaut. 1995).

W paku lodowym, występującym głównie na otwartym oceanie, przeważają okrzemki występujące w solankach wewnątrz lodu morskiego, natomiast w stałym lodzie tworzącym się przy lądzie, okrzemki porastają kryształki lodu od spodu. Okrzemki występujące w śródlodowej solance paku morskiego znajdują niekiedy optymalne warunki rozwoju i rozmnażają się z szybkością od 0,05 do 1,33 podziału w ciągu dnia (LIGOWSKI 1993a) i tworzą zakwity zabarwiające lód morski na kolor żółtobrązowy. W lodzie morskim zagęszczenie komórek jest kilku-



Ryc. 4. Zbiorowiska sympagiczne w lodzie morskim.

setkrotnie większe od obserwowanego w wodzie wokół lodu (BUNT 1963, FUKUSHIMA i MEGURO 1962, BUJNICKIJ 1974). Spotykano zagęszczenia komórek w lodzie 2000 razy większe (PALMISANO i SULLIVAN 1983), a nawet 2500 razy większe niż w otaczającej wodzie (LIGOWSKI 1987).

Z lodem morskim związanych jest szereg zbiorowisk, których występowanie zależy od położenia organizmów w paku lodowym i lodzie stałym. Zbiorowiska związane z powierzchnią lodu morskiego powstają, gdy woda morska przedostaje się do miejsca styku śniegu i powierzchni lodu zarówno w lodzie dryfującym (ME-GURO 1962, GARRISON i BUCK 1989b), jak i stałym (McConville i WetherBee 1983). Zbiorowisko to występuje również w trakcie nawarstwiania i zatapiania kier lodowych (SMETACEK i współaut. 1990). Zbiorowiska te zawierają od 43 (CLARKE i ACKLEY 1984) do 670 mg chlorofilu  $a \le 1 \text{ m}^{-3}$  (MEGURO 1962). Jest kilka gatunków charakterystycznych tylko dla tego zbiorowiska. Są to, należący do Prymnesiophyceae

gatunek Phaeocystis pouchetii i okrzemki Nitzschia lineata, Thalassiosira gracilis, Fragilariopsis obliquecostata i F. ritscheri (GARRISON 1991).

Wewnątrz kolumny lodu występują dwa rodzaje zbiorowisk środkowych. Pierwsze z nich, to zbiorowisko wstęgowe, mogące powstawać zarówno w lodzie dryfującym (CLARKE i ACKLEY 1984) jak i stałym (Hoshiai 1977, Watanabe i SATOH 1987), gdy na spodniej części warstwy lodu, w której występują organizmy, tworzą się kolejne warstwy lodu. Drugie zbiorowsko rozwija się w solankowych kanałach wewnątrz lodu głównie na wiosnę (McConville i WetherBee 1983). Zbiorowiska te zawierają stosunkowo niewielką ilość chlorofilu a, od 3,8 mg do 77 mg w 1 m<sup>3</sup> lodu (Clarke i Ackley 1984, Garrison w GARRISON i współaut. 1986). Gatunkami charakterystycznymi tylko dla tego zbiorowiska są okrzemki Nitzschia neglecta i Pseudonitzschia subcurvata, wiele jest natomiast gatunków wspólnych dla zbiorowisk powierzchniowych i środkowych, na przykład osiągające największe zagęszczenia w lodzie morskim *Fragilariopsis cylindrus* i *F. curta* (Ryc. 5) (GARRISON 1991).

W okresie wiosennym kry lodowe ulegają rozpadowi i powstaje gruz lodowy zanurzony niemal całkowicie w wodzie. Wewnętrze zbiorowiska sympagiczne, które znalazły się pod większym wpływem infiltrującej wody i są poddawane intensywnemu falowaniu wykazują, przy niezmienionym składzie gatunkowym, znacznie wiekszą biomasę osiągającą do 474 mg chlorofilu a w 1 m<sup>3</sup> i do 470 tysięcy komórek w 1 cm<sup>3</sup> (LIGOWSKI i współaut. 1988, LIGOWSKI 1991).

Najbardziej produktywne, występujące tylko w lodzie stałym, są dwa zbiorowiska związane z dolną warstwą lodu. Pierwsze z nich występuje wewnątrz dolnej, około dwudziestocentymetrowej warstwy lodu (BUNT 1963, McCon-VILLE i WETHERBEE 1983, GROSSI i współaut. 1987). Drugie, zbiorowisko podlodowe, obrasta dolną powierzchnię lodu tworząc długie do kilkudziesięciu centymetrów gęste nici (McConvil-LE I WETHERBEE 1983, GROSSI I współaut. 1987, WATANABE 1988). Zbiorowiska te zawierają od 656 mg (PALMISANO i SULLIVAN 1983) do 5320 mg chlorofilu  $a \le 1 \text{ m}^3$  (Hoshiai 1981). Dominują w tych zbiorowiskach okrzemki bentosowe występujące również na innych substratach. Spód lodu jest dla nich jednym z możliwych do zasiedlenia podłoży. Z tego powodu zbiorowisko to bywa określane jako odwrócony bentos. Gatunkami okrzemek rozwijającymi się masowo tylko w tym zbiorowisku są Amphiprora kufferathii, Berkeleya rutilans, B. adeliae, Nitzschia stellata, Pinnularia quadratarea var. constricta (GAR-RISON 1991).

Ostatni typ zbiorowiska sympagicznego powstaje w lodzie brzegowym i lepie śnieżnej pozostających pod wpływem wody morskiej w czasie przypływu i pod działaniem fal morskich (WHITAKER 1977). W skład tego zbiorowiska wchodzi niemal wyłącznie okrzemka *Navicula glaciei* (WHITAKER 1977, KREBS 1983, LIGOWSKI 1993a) tworząca biomasę od 21,2 do 3991 mg chlorofilu a w 1 m<sup>3</sup> (KREBS 1983).



Ryc. 5. *Fragilariopsis curta* — okrzemka (Pennatae) dominująca w lodzie morskim. SEM, pow. 5200×.

W lodzie morskim, oprócz okrzemek (Bacillariophyta), występują przedstawiciele szeregu innych grup autotrofów, sinice (Cyanobacteria), dinofity (Dinophyceae), euglenowe (Euglenophyceae), złotowiciowce (Chrysophyceae), haptofity (Prymnesiophyceae), kryptofitowe (Cryptophyceae), prazinofity (Prasinophyceae) i zielenice (Chlorophyceae) (HORNER 1985a). Spośród ogólnej liczby 260 taksonów należących do wymienionych powyżej klas aż 236 należało do okrzemek (HORNER 1985b). Zestawienie to obejmuje również, zidentyfikowane w dawnych pracach taksony, które okazały się synonimami. GARRI-SON (1991) zestawił listę okrzemek z lodu morskiego Antarktyki zawierającą 115 taksonów zidentyfikowanych w ostatnich latach. W całorocznych badaniach lodu morskiego w Szetlandach Południowych LIGOWSKI (1993a) stwierdził obecność 161 taksonów. Wśród dominujących okrzemek przeważają te, które należą do grupy Pennatae. Szczególnie obficie spotykane są bardzo małe okrzemki z rodzaju Fragilariopsis – F. cylindrus i F. curta, wykazujące większą tolerancję na temperaturę i zasolenie, niż pozostałe gatunki (BARTSCH 1989).

Okrzemki stanowią większość biomasy zbiorowiska sympagicznego. GARRISON i współaut. (1986) określili udział węgla w każdej grupie auto– i heterotrofów występujących w antarktycznym lodzie dryfującym. Z ogólnej ilości 460 mg C w 1 m<sup>3</sup> lodu około 80% tworzyły okrzemki, około 10% inne autotrofy, a po kilka procent bakterie i organizmy heterotroficzne.

Intensywny rozwój autotrofów, głównie okrzemek, występuje bardzo nieregularnie, zarówno w lodzie przybrzeżnym (LIGOWSKI 1993a), jak i na otwartym oceanie (BUJNICKIJ 1968). Zakwity okrzemek mogą rozciągać się na przestrzeni wielu kilometrów, ale spotyka się też znaczne różnice w zasiedleniu pojedynczych kier lodowych. Zasięg zbiorowiska sympagicznego nie jest wystarczająco wyjaśniony, dlatego trudno oszacować ogólną biomasę, jak i produkcję glonów w lodzie Antarktyki (HOSHIAI 1991). BURKHOLDER i MANDELLI (1965) oceniali, że zakwit okrzemek występuje w około 1/8 części lodu morskiego wokół Antarktyki. Roczną produkcję w lodzie morskim HOLM-HANSEN i współaut. (1977) oraz HOLM-HANSEN i HUNTLEY (1984) szacowali na 4–9% rocznej produkcji otwartych wód antarktycznych. W Morzu Weddella w końcu zimy, od sierpnia do października, w rejonach pokrytych przez dryfujący lód, od 10 do 30% ogólnego chlorofilu występuje wewnątrz lodu (MARRA i BOARMAN 1984). Ogólną produkcję glonów sympagicznych w Morzu Weddella ACKLEY i współaut. (1979) określili na 21% ogólnej produkcji. ZWALLY i współaut. (1983) podali,

że w okresie wczesnej wiosny w Antarktyce produkcja w lodzie morskim stanowi od 33 do 100% ogólnej produkcji. NAUMOW (1985) uważał, że produkcja flory lodowej stanowi 20–30% fitoplanktonu. Ostatnie szacunki wskazują, że produkcja ta jest mniejsza i nie osiąga 10% produkcji fitoplanktonu rejonów pokrytych lodem morskim i wynosi od 1 do 4% ogólnej produkcji w Oceanie Antarktycznym (ARRIGO i współaut. 1997).

Porównanie wielu danych o terminie zakwitów okrzemek w lodzie morskim Antarktyki (Li-GOWSKI 1993a) wykazało, że zachodzą one na szerokościach 60–62°S w okresie zimy i wczesnej wiosny, na szerokościach około 66°S jesienią, zimą i wiosną, a na szerokościach 68–78°S tylko w okresie letnim. Dane te potwierdzają, że temperatura jest jednym z głównych czynników limitujących rozwój flory sympagicznej.

Rola produkcji zachodzącej w lodzie morskim polega głównie na tym, że zachodzi ona w okresie, gdy w Antarktyce występuje bardzo mało fitoplanktonu. Okrzemki lodu morskiego są źródłem pokarmu dla skorupiaków, na przykład Paramoera walkeri (Amphipoda) (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1972), Gondogeneia antarctica (Amphipoda) (RICHARDSON i WHITAKER 1979), czy Paralabidocera antarctica (Copepoda) (Hos-HIAI i współaut. 1987). Okazało się również, że okrzemki te są jednym ze źródeł pokarmu dla kryla (Euphausia superba), kluczowego bezkręgowca w morskim ekosystemie Antarktyki.

Corocznie w Oceanie Antarktycznym powstaje i topi się lód morski na powierzchni 16 mln km<sup>2</sup>, a na około 1/3 tej powierzchni zachodzi zjawisko zakwitu fitoplanktonu przy krawędzi topiącego się lodu morskiego (LEGEN-DRE i współaut. 1992). Zjawisko to jest ograniczone przestrzennie do pasa o szerokości około 250 kilometrów, a czasowo do około 60 dni (SMITH i NELSON 1986). Lód morski, topiąc się w okresie wiosny i lata z szybkością 500 kilome-



Ryc. 6. *Coconeis costata* — okrzemka (Pennatae) dominująca w bentosie. SEM, pow. 2370×.

trów w ciągu miesiąca, (Comiso i Zwally 1984) wytwarza soczewkę wysłodzonej wody o zmniejszonej gęstości (NELSON i współaut. 1987). Występujące w niej intensywne zakwity fitoplanktonu stanowią od 33 do 40% ogólnej produkcji Oceanu Antarktycznego (SMITH i NELSON 1986, SAVIDGE i współaut. 1996). Intensywność zakwitu tego zbiorowiska zależy od stopnia rozwoju lodu morskiego, a różnica pomiędzy poszczególnymi latami może sięgać do 50% (SULLIVAN i współaut. 1988). Fitoplankton w czasie tych zakwitów jest zdominowany przez okrzemki (GARRISON i BUCK 1985, FRYXELL i KENDRICK 1988, Smith i Nelson 1985, Kang i Fryxell 1991, LIGOWSKI i współaut. 1992). Część badań wskazuje, że rozwijające się w tym zbiorowisku okrzemki pochodzą ze zbiorowiska sympagicznego uwolnionego z lodu w czasie jego topienia (GARRISON i współaut. 1985, WILSON i współaut. 1986), część, że jest to odrębne zbiorowisko planktonowe (MCCONVILLE i współaut. 1985, LIGOWSKI i współaut. 1992).

#### ZBIOROWISKA BENTOSOWE

Oryginalne pojęcie bentosu, użytego przez HAECKELA (1890) dotyczyło organizmów związanych z dnem morskim. Określenie bentosu zostało rozszerzone na wszystkie organizmy występujące w miejscach styku wody i stałego podłoża (ROUND 1971). Zatem biocenoza okrzemkowego bentosu zasiedla takie siedliska, jak skały (epiliton), ziarna piasku (epipsammon), powierzchnia osadów (epipelon), wnętrze osadów (endopelon), powierzchnia roślin (epifiton), wnętrze roślin (endofiton), powierzchnia zwierząt (epizoon) i wnętrze zwierząt (endozoon).

#### Litoral

W litoralu na rozwój glonów epilitycznych i epipsammonowych wywierają wpływ lokalne zmiany warunków abiotycznych mogące ulegać zmianom w ciągu kilku godzin. Temperatura wody może się wahać od  $-1,6^{\circ}$ C do  $15^{\circ}$ C (NIKO-LAEV 1980). Zasolenie może się zmieniać przez wpływ wody z topiącego się lodowca oraz lodu morskiego. W czasie odpływu tworzą się zbiorniki, w których powstaje wysokoproduktywna biocenoza (PINCKNEY i ZINGMARK 1993). Na niszczenie okrzemek dennych litoralu wpływa głównie aktywność fal i wyjadanie przez mięczaki (KREBS 1983). W strefie pływów występują dogodniejsze warunki do rozwoju autotrofów niż w płytkim sublitoralu, ponieważ mniej jest w niej lodu niszczącego mechanicznie dno, występuje mniejsza ilość roślinożerców i stałe naświetlenie (KREBS 1983).

Trudniejsze warunki do rozwoju, w porównaniu z okrzemkami epilitycznymi, mają okrzemki epipsammonu. Fale i pływy powodują wzajemne przemieszczanie ziaren piasku i żwiru, co mechanicznie utrudnia ich zasiedlanie. Analiza mikroskopowa i analiza barwników wykazały, że okrzemki i zielenice porastają ziarna piasku (KLEIN i RIAUX-GOBIN 1991, LIGOWSKI 1993b). Okrzemki żyjące w tej strefie mają morfologiczne przystosowania do przyczepiania się do podłoża. Najczęściej dominują gatunki okrzemek z rodzajów Achnanthes, Cocconeis (Ryc. 6), Fragilaria i Licmophora.

### Sublitoral

W sublitoralu glony bentosowe występują w mało zmieniających się warunkach (KNOX 1970). Temperatura, zasolenie i natlenienie wody dennej w różnych porach roku zmienia się nieznacznie w porównaniu z górnymi warstwami wody (KREBS 1983, TOKARCZYK 1986, LIPSKI 1987). Zawartość podstawowych biogenów – fosforanów, azotanów, azotynów i krzemionki — waha się podobnie, jak w całej kolumnie wody (LIPSKI 1987).

Największe różnice występują w warunkach świetlnych. Sezonowe wahania dopływu światła do dna sublitoralu zależą od zmian nasłonecznienia i ilości zawiesin w wodzie, ale głównie od pokrywy morskiego lodu stałego występującej w Antarktyce od 11 miesięcy na wysokich szerokościach (PICKEN 1985) do 2 miesięcy przy północnej granicy Oceanu Antarktycznego (CLARKE i współaut. 1988).

Dryfujące w ciągu całego roku inne rodzaje lodu, jak kry, gruz lodowy, góry lodowe i ich odłamki, mogą niszczyć biocenozy denne przez ich mechaniczne ścieranie. Ten czynnik wywiera największy wpływ na bentos do głębokości 33 metrów (PICKEN 1985). Jednak często spotykane góry lodowe o wysokości nadwodnej około 30 metrów stanowiącej od 1/5 do 1/7 ich całkowitej wysokości (ZAKRZEWSKI 1982) mogą niszczyć dno do głębokości 150–200 metrów. Żywe okrzemki występują w sublitoralu do głębokości 100–150 metrów (LIGOWSKI 1993b), zatem cała ich populacja pozostaje pod wpływem działania dryfującego lodu.

Mikrofitobentos zasiedlający sublitoral jest ważnym źródłem produkcji pierwotnej w przybrzeżnym ekosystemie Antarktyki (DAYTON i współaut. 1986). Mikrofitobentos wykazuje sezonową fluktuację biomasy, ale zwykle występuje w ilościach większych niż fitoplankton. W okresie zimy, od kwietnia do listopada, zawartość chlorofilu *a* na dnie przy Wyspie Signy ( $60^{0}43$ 'S) wynosiła średnio 60 mg/m<sup>2</sup>, ale w innym roku, od sierpnia do października, osiąg-

nęła średnią wartość 533 mg/m<sup>2</sup> (GILBERT 1991b). W Zatoce McMurdo ilość chlorofilu a w okresie zimy wahała się od około 50 mg/m<sup>2</sup> na mulistym dnie do 250 mg/m<sup>2</sup> w gabkach (DAY-TON i współaut. 1986). W Zatoce Admiralicji (62°10'S) w okresie zimy 1982r., w kolumnie wody do 200 metrów, zintegrowana wartość chlorofilu a wynosiła około 67 mg m<sup>-2</sup> (TOKAR-CZYK 1986), a w 1979r. w kolumnie wody do 400 metrów — około 48 mg m<sup>-2</sup> (LIPSKI 1987). Zatem w okresie zimy na dnie występują co najmniej takie same ilości chlorofilu a, jak w kolumnie wody. W okresie lata zawartość chlorofilu w mikrofitobentosie była wyższa niż w fitoplanktonie. Przy Wyspie Signy zawartość chlorofilu  $\alpha$  na 1m<sup>2</sup> dna osiągała ponad 500 mg (GILBERT 1991b), a w Zatoce McMurdo, 450 mg na mule i żwirze, 300 mg na mule i 900 mg na gąbkach (DAYTON i współaut. 1986). Natomiast w fitoplanktonie integrowana wartość chlorofilu a w okresie lata w Zatoce Admiralicji pod  $1m^2$ wynosiła znacznie mniej, bo maksymalnie 250 mg (Tokarczyk 1986) i 180 mg (Lipski 1987). Podobne dane pochodzą z wód strefy umiarkowanej, gdzie biomasa mikroflory bentosowej występującej do 200 metrów jest równa lub większa od biomasy fitoplanktonu (CAHOON i współaut. 1990, CAHOON i współaut. 1993, CAHOON i LAWS 1994). Najczęściej dominują tu okrzemki żyjące na mulistym dnie, na przykład Paralia sol, Odontella weissflogii, jak i mające zdolność przyczepiania się do porastanego substratu.

Powierzchnia szelfu oceanicznego wynosi około 8% powierzchni Wszechoceanu. Zatem w bilansie producentów do wartości fitoplanktonu powinno się dodawać około 10% udziału mikrofitobentosu.

### Epifity

Okrzemki epifityczne porastające makroglony żyją w warunkach temperatury, zasolenia, natlenienia, oświetlenia i dostępu makro- i mikronutrientów zbliżonych do tych, które wpływają na okrzemki występujące na dnie. Różnice w warunkach życia okrzemek epifitycznych w porównaniu z innymi organizmami bentosowymi polegają na ewentualnym wpływie na epifity produktów przemiany materii makroglonów i ograniczeniu dostępu światła przez plechy makroglonów. Rozkładające się makroglony wydzielają też substancje sprzyjające rozwojowi okrzemek (UCHIDA i KAWAMURA 1995).

Epifityczne okrzemki zasiedlają makroglony bardzo nierównomiernie. Są gatunki makroglonów, na których epifity praktycznie nie występują, a są też gatunki porastane przez okrzemki bardzo intensywnie. Zagęszczenia, w jakich występują okrzemki zależą od rodzaju substratu stwarzanego przez poszczególne gatunki (Klöser niepubl.) i od części makroglonu, na której występują (Ligowski niepubl.). Okrzemki epifityczne osiągają zagęszczenie 200000 komórek na cm<sup>2</sup> (THOMAS i JIANG 1986), a nawet 2000000 komórek na cm<sup>2</sup> makroglonu (Ligowski niepubl.). Najcześciej dominowały i osiągały największe zagęszczenia okrzemki z rodzaju Cocconeis (Ryc. 7a, b) oraz Pseudogomphonema kamtschaticum (Ryc. 8a, b), Rhoicosphenia sp. i Arachnodiscus spp. W Zatoce Ellis położo-



Ryc. 7. a. Plecha brunatnicy porośnięta przez epifityczne okrzemki, pow.  $40\times$ , b. *Coconeis litigiosa* okrzemka epifityczna dominująca na brunatnicach. SEM, pow. 760×.

b

nej na 78° szerokości południowej (THOMAS i JIANG 1986) i w Zatoce Admiralicji leżącej na 62°10'S (LIGOWSKI 1993a) okrzemki epifityczne występowały na makrofitach w ciągu całego roku. Makroglony występują do głębokości 90-100 metrów i około 30% dna Zatoki Admiralicji jest pokryte makroglonami (ZIELIŃSKI 1990). Tworzą one substrat o wielkiej powierzchni, zasiedlony w ciągu całego roku przez okrzemki epifityczne. Ogólna ilość okrzemek epifitycznych nie została oznaczona. W badaniach różnych siedlisk wód Morza Bałtyckiego i Oceanu Spokojnego produkcja okrzemek wynosiła od 10 do 50% produkcji porastanych przez nie delikatnych makrofitów, natomiast poniżej 10% w przypadku porastania roślin grubszych (BOOTH 1987). W wodach umiarkowanych roczna produkcja epifitów wynosiła 8% łącznej produkcji epifitów oraz porastanego makrofitu wykazując znaczne wahania, od 63% w okresie wiosennego maksimum do 1–5% w pozostałym okresie (BORUM i współaut. 1984).

## Epizoity

Badania epizoitów porastających zwierzęta bezkręgowe są w początkowym stadium. W pelagialu na lorikach pierwotniaków z grupy Tintinnina występują skorupki okrzemek, ale są



Ryc. 8. a. Plecha krasnorostu porośnięta przez epifityczne okrzemki, pow. 40×, b. *Pseudogomphonema kamtschaticum* — okrzemka epifityczna dominująca na krasnorostach. SEM, pow. 3400×.

one przyczepiane bez protoplastu (Gowing i Garrison 1992, Wasik i współaut. 1996) dlatego nie mają one swojego udziału w produkcji.

Ze zwierząt bentosowych badaniami tego typu objęto głównie gąbki i ukwiały. Różnorodność i zagęszczenie epizoitów występujących na gąbkach jest znaczna, zbliżona do ilości epifitów. Ich duże zagęszczenie jest spowodowane prawdopodobnie przez skomplikowaną strukturę powierzchni gąbek (Ligowski niepubl.). Biomasa gąbek zasiedlających dno Zatoki Admiralicji na głębokości 70 metrów osiągała 38 g na 1 m<sup>2</sup> (JAżDźEWSKI i współaut. 1986), zatem należy sądzić, że epizoity występujące na gąbkach tworzą znaczącą część produkcji. Zagęszczenie komórek okrzemek występujących na powierzchni ukwiałów jest znacznie mniejsze, rzędu  $10^3$ komórek okrzemek na cm<sup>2</sup> (Ligowski niepubl.).

Na osiadłych mszywiołach (Bryozoa) występowały w znacznym zagęszczeniu okrzemki z rodzaju *Entopyla* spp. (Ryc. 9a, b).

# SEZONOWOŚĆ WYSTĘPOWANIA OKRZEMEK

Wspólnym czynnikiem abiotycznym wpływającym na rozwój okrzemek w różnych siedliskach jest dostęp światła. W wysokich szerokościach geograficznych zachodzą szczególnie duże wahania oświetlenia. Już na 61°S w okresie zimy do powierzchni oceanu dochodzi 5% maksymalnego letniego oświetlenia (WALTON 1977, cyt. za PRIDDLE i współaut. 1986), zaś na 70°S w okresie zimy PAR (światło fotosyntetycznie czynne) wynosi 0, podczas gdy w lecie 89,28 klux (DHAULAKHANDI i współaut. 1993).

Maksymalna aktywność fotosyntetyczna fitoplanktonu w Oceanie Antarktycznym zachodzi przy intensywności światła między 100 a  $500 \ \mu E \ m^{-2} \ s^{-1}$ , co odpowiada od 10 do 50% intensywności światła padającego na powierzchnię (BODUNGEN i współaut. 1986). Stwierdzono różne wartości wysycenia światłem okrzemek planktonowych w Antarktyce, 13-46 µE  $m^{-2} s^{-1}$  (Jacques 1983), 60--75 µE  $m^{-2} s^{-1}$  (Mor-TAIN-BERTRAND 1989), 44–95  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Tilzer i współaut. 1986), 10–180 (wyjątkowo do 570  $\mu E~m^{-2}~s^{-1}$  ) (Sakshaug i Holm-Hansen 1986). Fitoplankton w Oceanie Antarktycznym może fotosyntetyzować do głębokości, do której dochodzi tylko 0,01% ilości światła padającego na powierzchnię (HOLM-HANSEN i współaut. 1977). To przystosowanie do wykorzystania przez fitoplankton niewielkiej ilości światła sprawia, że w Antarktyce od 5 do 25% fotosyn-



Ryc. 9. a. Mszywioł porośnięty przez epizoiczne okrzemki, pow. 40×, b. *Entopyla* sp. — okrzemka epizoiczna dominująca na mszywiołach. SEM, pow. 1250×.

tezy zachodzi poniżej klasycznej strefy eufotycznej określanej głębokością, do której dochodzi 1% światła padającego na powierzchnię (EL-SAYED i JITTS 1973, EL-SAYED i TAKUCHI 1981, EL-SAYED i WEBER 1982).

Okrzemki sympagiczne zasiedlające dno lodu morskiego są cieniolubne i fotosyntetyzują przy oświetleniu od 0,3 do 25  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (PAL-MISANO i SULLIVAN 1983, PALMISANO i współaut. 1985a, RIVKIN i PUTT 1987, BUNT 1963). Wartości te należą do najmniejszych podawanych z naturalnego środowiska (PALMISANO i GARRISON 1993). Fotoinhibicja cieniolubnych okrzemek sympagicznych zachodzi już przy 25 µE m<sup>-2</sup> (PALMISANO i współaut. 1985b) lub  $80\,\mu\mathrm{E~m}^{-2}\,\mathrm{s}^{-1}$ (RIVKIN, PUTT 1987). W środkowej i górnej warstwie lodu morskiego żyją okrzemki światłolubne, których optymalny rozwój występował przy  $400 \,\mu\text{E m}^{-2} \,\text{s}^{-1}$  (Burkholder i Mandelli 1965). Nasycenie światłem okrzemek paku lodowego następowało już przy 100–150  $\mu E m^{-2} s^{-1}$  (Li-ZOTTE 1989), a nawet oświetlenie 1500  $\mu E m^{-2}$  $s^{-1}$  nie powodowało zahamowania fotosyntezy glonów sympagicznych w lodzie morskim w Arktyce (ALEXANDER i CHAPMAN 1981).

Również okrzemki bentosowe potrzebują bardzo mało światła do rozwoju. Fotosynteza dominującej w bentosie okrzemki, *Trachyneis aspera*, zachodzi już przy 0,6  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> i jest maksymalna przy 6–11  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (PALMISANO i współaut. 1985c, RIVKIN i PUTT 1987). Zahamowanie fotosyntezy okrzemek bentosowych zachodzi przy oświetleniu 10–30  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (RIV-KIN i PUTT 1987), jakkolwiek w badaniach PAL-MISANO i współaut. (1985c) nie obserwowano tego zjawiska nawet przy 300  $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

Okres rozwoju okrzemek w poszczególnych siedliskach Antarktyki (KREBS 1983, LIGOWSKI 1993b) jest podobny do występującego w Arktyce (HORNER i SCHRADER 1982). W czasie zimy fitoplankton jest bardzo ubogi, jego intensywny rozwój następuje w okresie wiosenno-letnim wraz ze zwiększeniem intensywności światła. Sezon rozwoju fitoplanktonu jest ograniczony do 120-150 dni (EL-SAYED i FRYXELL 1993). Okres rozwoju okrzemek w lodzie morskim jest bardziej rozciągnięty w czasie i uzależniony od szerokości geograficznej. W północnej części Oceanu Antarktycznego rozwój ten zachodzi nawet w zimie przy bardzo małym dopływie światła. W okresie wiosennym intensywny rozwój okrzemek zachodzi najpierw w siedliskach bardziej wyeksponowanych na światło. Przed wiosenno-letnim rozwojem fitoplanktonu w powierzchniowej warstwie kolumny wody otwartego oceanu rozwija się zbiorowisko krawędzi lodu morskiego, a w rejonach przybrzeżnych zachodzi wczesnowiosenny rozwój okrzemek bentosowych. Okrzemki epifityczne występują

w ciągu całego roku. Uwzględnienie wszystkich siedlisk producentów pierwotnych, w których dominują okrzemki, wyjaśnia bilans przepływu energii i materii w Oceanie Antarktycznym.

# OKRZEMKI JAKO POKARM ROŚLINOŻERCÓW

Zooplankton roślinożerny w Oceanie Antarktycznym składa się z pierwotniaków, larwalnych i młodocianych stadiów skorupiaków pelagicznych, głównie widłonogów oraz eufauzji i sprzągli (KNOX 1994).

Głównymi roślinożercami w Antarktyce są skorupiaki: kryl — Euphausia superba (art. K. OPALIŃSKIEGO w tym numerze KOSMOSU) i widłonogi (Copepoda). Według wielu autorów Euphausia superba stanowi połowę biomasy całego zooplanktonu antarktycznego (HOLDGATE 1967, GULLAND 1970, BRINTON i ANTEZANA 1984) i jest głównym pokarmem konsumentów wyższego rzędu (HEMPEL 1987), natomiast VORONINA (1984, 1989) uważa, że główną biomasę zooplanktonu stanowią małej wielkości widłonogi (Crustacea, Copepoda).

#### ŹRÓDŁA POKARMU KRYLA

Wszystkie morskie kręgowce w Antarktyce są bezpośrednio lub pośrednio uzależnione pokarmowo od kryla. Wieloryby, foki, pingwiny, głowonogi i ryby są głównymi konsumentami kryla (LAWS 1985, ROSS i QUETIN 1986). Kryl jest stosunkowo dużym, bo sięgającym 5 cm długości skorupiakiem. Tworzy wielkie skupienia i ławice. Stąd wyjątkowe zainteresowanie jego biologią i produkcją. Badania pokarmu kryla dotyczyły głównie jego źródeł, wybiórczości i możliwości pokarmowych kryla.

Aparat filtracyjny Euphausia superba składa się z 6 par pereiopoda (odnóży tułowiowych), które budują "koszyczek filtracyjny". Na pereiopoda występują szczecinki pierwszego rzędu (setae), a na nich szczecinki drugiego rzędu (setulae). Odległości między szczecinkami I rzędu wynoszą od 15 do 95 µm, a między szczecinkami drugiego rzędu od 4 do 18 µm. Szczecinki drugiego rzędu pokryte są jeszcze szczecinkami trzeciego rzędu (microsetulae) o 1-2 µm odstępach między nimi (MCCLATCHIE i BOYD 1983, KILS 1983). Odległość ta w przypadku larw jest mniejsza i wynosi około 1 µm (MARSCHALL 1988). System ten tworzy sito, na którym odfiltrowywany jest pokarm. Wielkość przydatków gębowych kryla wskazuje, że cząstki > 60 µm mogą być pozyskiwane ze 100% wydajnością, która obniża się do 30-40% przy cząstkach o

wielkości od 6 µm do 20 µm; dla mniejszych cząstek ta efektywność znacznie spada (MCCLATCHIE i BOYD 1983). Wykorzystywanie tego systemu udowodniono w pracach laboratoryjnych. MEYER i EL-SAYED (1983) wykazali, ze kryl filtruje bardziej efektywnie większe okrzemki planktonowe (powyżej 20µm) niż małe komórki. Podobnie BOYD i współaut. (1984) udowodnili, że cząstki większe niż 12 µm są pochłanianie z maksymalną efektywnością i dopiero komórki o średnicy 6 µm są zatrzymywane z wydajnością o połowę mniejszą. Sito filtracyjne Euphausia superba umożliwia zatrzymywanie cząstek o minimalnej wielkości 5-7 µm (BAR-KLEY 1940, DZIK i JAŻDŻEWSKI 1978). Użycie elektronowego mikroskopu skaningowego pozwoliło na stwierdzenie, że wielkość aparatu filtracyjnego ogranicza wielkość cząstek filtrowanych przez Euphausia superba do 2-3 µm, a jest to wartość wyraźnie mniejsza, niż u pozostałych gatunków rodzaju Euphausia występujących w Oceanie Antarktycznym (SUH i NEMOTO 1987). Mniej precyzyjne jest określenie wielkości największych cząstek pochłanianych przez kryla. Morris (1984) uważał, że wielkość wykorzystywanych przez kryla cząstek pokarmu jest ograniczona do 30 µm, a większe cząstki są odrzucane. SUH i NEMOTO (1987) określili maksymalne wielkości na około 100 µm. W peletach fekalnych kryla hodowanego z zielenicami nitkowatymi obserwowano fragmenty zielenic o wymiarach do  $1500 \times 50 \ \mu m$  (LIGOWSKI 1985). Kryl może więc wykorzystywać w celach pokarmowych cząstki pokarmowe o wielkości od 2 µm do 1500(?) µm. Różna efektywność pochłaniania cząstek o różnej wielkości prowadzi do pewnej selektywności pokarmowej kryla (QUETIN i Ross 1985).

Powierzchnia aparatu filtracyjnego kryla została określona na 276,8 mm<sup>2</sup> (SuH i NEMOTO 1987). Większość fitofagów wykazuje filtracje bierną, w czasie której woda jest "przeczesywana" przez aparat filtracyjny (OPALIŃSKI 1991). Woda uwięziona wewnątrz koszyczka kryla ma zbyt dużą lepkość, by mogła przepłynąć przez aparat filtracyjny przy normalnym ciśnieniu (QUETIN i Ross 1985). Sposób filtrowania niezależny od płynięcia zwierzęcia i ruchów pleopodów, a zależny od zmiany objętości koszyczka i przepompowywania przez aparat filtracyjny kolejnych porcji wody w tempie 2–3 cykle/sekundę opisali ANTEZANA i współaut. (1982) oraz BOYD i współaut. (1984). HAMNER i współaut. (1983) wyznaczyli liczbę cykli od 1 do 5 w czasie sekundy. W czasie jednego cyklu w koszyczku pokarmowym mieści się 0,2 cm<sup>3</sup> filtrowanej wody (BOYD i współaut. 1984). Teoretycznie tempo filtracji dorosłego kryla może wynosić wiec od 720 cm<sup>3</sup> od do 3600 cm<sup>3</sup> w ciągu godziny. Zadziwiająca jest rozbieżność wartości wyznaczonego eksperymentalnie tempa filtracji kryla. Wartości te wynosiły w różnych warunkach od 18,8 do 66816 cm<sup>3</sup> w ciągu godziny (ANTEZANA i współaut. 1982, KATO i współaut. 1982, QUETIN i ROSS 1985, BOYD i współaut. 1984, MORRIS 1984, PRICE i współaut. 1988).

Morfologiczne i biologiczne możliwości kryla do pochłaniania pokarmu umożliwiają mu korzystanie z wielu źródeł pokarmu istniejącego w Ocenie Antarktycznym.

1. W pelagialu jest znaczna ilość rozpuszczonej materii organicznej (DOM); może ona przekraczać ilość materii cząsteczkowej (SOM-MER 1994). Sposób przyswajania pokarmu przez skorupiaki raczej uniemożliwia wchłanianie bezpośrednio powierzchnią ciała tego źródła energii przez przedstawicieli Euphausidae (HOLM-HANSEN i HUNTLEY 1984). DOM może być natomiast pośrednio źródłem pokarmu kryla przez włączenie go w łańcuch troficzny Choanoflagellatae i bakterii (TANOUE i HARA 1986).

2. Ważnym dla kryla pokarmem może być detrytus, ale jego proporcja w pokarmie jest nieznana (HOLM-HANSEN i HUNTLEY 1984). Pokarm ten może być wykorzystywany szczególnie intensywnie w okresie zimy (KAWAGUCHI i współaut. 1986).

3. Biomasa bakterii w Antarktyce może osiągać 2–15% ogólnej biomasy mikroorganizmów w wodach otwartych i do 30% w wodach przybrzeżnych (FIALA i DELILLE 1992). Jakkolwiek wolno żyjące bakterie są zbyt małe, aby kryl mógł je bezpośrednio konsumować, (MORRIS 1984) to możliwy jest następujący łańcuch troficzny: DOM-bakterie-Choanoflagellatae-krylkręgowce (TANOUE i HARA 1986, SUH 1988). Bakterie sesylne osiadłe na większych cząstkach są łatwiej dostępne jako pokarm, ale stanowią one tylko do 10% biomasy bakteryjnej (AZAM i HODSON 1977). Bakterie występujące w żołądku kryla mogą być źródłem enzymów pomagających trawić inny pokarm (RAKUSA-SUSZ-CZEWSKI 1988b). Liczba bakterii znajdowanych w żołądku kryla jest większa, niż wynikałoby to z możliwości ich zagęszczenia w czasie odżywiania kryla bakteriami; muszą one żyć w żołądku kryla i mogą odgrywać istotną rolę jako pokarm,

szczególnie w okresie ubogiej w pożywienie zimy (Rakusa-Suszczewski i Zdanowski 1989).

4. Fitoplankton (okrzemki)-kryl-wieloryby to jeden z najprostszych łańcuchów pokarmowych opisany w wyniku analiz materiału uzyskanego już w czasie ekspedycji na R.R.S. "Discovery" (HART 1934, 1942). Fitoplankton jest głównym zasobem pokarmowym dla kryla, choćby ze względu na wielkość jego produkcji. Różne są natomiast opinie, która frakcja wielkościowa fitoplanktonu jest wykorzystywana przez kryla. HART (1934) zidentyfikował w pokarmie kryla kilka gatunków okrzemek. Autor ten (1942) podkreślał, że najpospolitsze taksony okrzemek identyfikowanych w pokarmie kryla miały małe komórki i stosunkowo gruba skorupkę krzemionkową; taksony te zachowały się też w osadach dennych. Przypuszczał, ponadto że gatunki o słabiej skrzemieniałych ścianach komórkowych są ważnym składnikiem pokarmu, ale są zbyt dokładnie rozdrobnione, aby mogły być rozpoznane. BARKLEY (1940) znajdował nieliczne, duże okrzemki w pokarmie kryla, mimo że w planktonie występowały one w znacznych ilościach. Jednak Hu-STEDT (1958) w tym samym materiale wykazał obecność w pokarmie wielu dużych gatunków okrzemek. PAVLOV (1971) wykazał, że kryl może żywić się wszystkimi gatunkami wchodzącymi w skład fitoplanktonu. Stopień zachodzącego już w koszyczku rozdrobnienia dużych, delikatnych skorupek okrzemek zależy od ilości pokarmu. Przy zakwitach okrzemkowych nie można było znaleźć w przewodzie pokarmowym kryla całych komórek, a przy ubóstwie filtrowanego pokarmu występowały tam nienaruszone nawet największe komórki fitoplanktonowych okrzemek z rodzaju Corethron (PAVLOV 1969). KAWAMURA (1981) sądził, że jakkolwiek kryl preferuje małe formy okrzemek i ilościowo one przeważają, to duże formy okrzemek, z powodu większej biomasy, stanowią równoważną wartość pokarmową. Wykorzystanie prawidłowej metody preparowania okrzemek umożliwiło stwierdzenie, że w pokarmie kryla są obecne drobne fragmenty dużych okrzemek planktonowych, a w przewodach pokarmowych kryla w rejonie Szetlandów Południowych występowały komórki lub ich fragmenty wszystkich taksonów okrzemek obecnych w planktonie (LIGO-WSKI 1982). Podobnych obserwacji dokonał Zhu GENHAI (1989) w pokarmie kryla w różnych rejonach Oceanu Antarktycznego. Kryl żywi się wydajnie najliczniej występującymi gatunkami fitoplanktonu bez względu na ich wielkość i kształt (Schnack 1985). Holm-Hansen i Hunt-LEY (1984) wykazali preferencje kryla do zjadania większego fitoplanktonu. Wyliczenie ilości

wegla organicznego w pokarmie kryla wskazuje. że zarówno w rejonach przybrzeżnych jak i otwartego oceanu, w pokarmie kryla najwięcej węgla organicznego pochodziło z komórek okrzemek o dużych wymiarach (LIGOWSKI 1993b). Stwierdzenia niektórych autorów, że Euphausia superba preferuje wody lub pokarm o przewadze małych okrzemek (BARKLEY 1940, KAWAMURA 1981, MACIEJEWSKA 1996) wynikały z przyjętej niewłaściwej metodyki preparowania okrzemek do badań, która uniemożliwiała zauważenie rozdrobnionych komórek gatunków planktonowych o delikatnych krzemionkowych skorupkach. Tylko jedna praca (FERRARIO i FER-REYRA 1987) informująca o przewadze małych komórek okrzemek w pokarmie kryla wykonana została zgodnie z prawidłową metodyką, ale dane te sa ograniczone do pojedynczej stacji. Oprócz okrzemek, wśród składników roślinnego pokarmu kryla, wykazywano również dinofity i wiciowce krzemionkowe (ZHU GENHAI 1989, MACIEJEWSKA 1996).

Zawartość tłuszczów u kryla udowadnia jego odżywianie się fitoplanktonem w okresie wiosny (CRIPS i HILL 1998), a analiza zawartości <sup>210</sup>Pb wskazuje, że gatunkami Euphausiidae odfiltrującymi głównie roślinne cząstki zawieszone w wodzie są Euphausia superba i E. triacantha w okresie lata oraz E. frigida i E. vallentini. Natomiast E. superba w okresie jesieni i zimy oraz pozostałe gatunki Euphausidae, E. crystallorophias i Thysanoessa macrura są wszystkożerne (MIQUEL i współaut. 1993).

5. Informacje o okrzemkach sympagicznych w pokarmie kryla w okresie zimy pochodziły początkowo z badań przybrzeżnych (GUZMAN 1983, SPIRIDONOV i współaut. 1985, KAWAGUCHI i współaut. 1986, O'BREIN 1987, DALY i MACAU-LAY 1988, STRECH i współaut. 1988). BOYD i współaut. (1984) opisali obserwacje Kpt. P. Lenie, dowódcy r/v "Hero", który często widział w okresie zimy kryla pływającego na dolnej stronie dryfującego lodu morskiego porośniętego przez okrzemki. Wprowadzenie do badań statków naukowych o klasie lodołamaczy umożliwiło bezpośrednie obserwacje kryla pobierającego pokarm z lodu morskiego również w otwartym oceanie (MARSCHALL 1988, SMETACEK i współaut. 1990). Lód dostarcza pokarmu i schronienia zarówno larwom (DALY i MACAULAY 1988, HAMNER i współaut. 1989), jak i dorosłemu krylowi (SMETACEK i współaut. 1990). Obserwacje (FRAZER i współaut. 1997), jak i analiza zawartości izotopów węgla i azotu w larwach kryla w okresie wczesnej wiosny (FRAZER 1996) potwierdza to przypuszczenie. Po zimach o niskiej temperaturze i dużym zalodzeniu stwierdzano występowanie większych skupisk kryla (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1988a, SMETACEK i współaut. 1990). Lód morski zapewnia lepszy dostęp do pokarmu w czasie zimy i w okresie wiosennego topienia się lodu, zapewnia również zapewnia mniejszą śmiertelność i bezpieczniejsze miejsce do wylęgania młodego kryla oraz daje ochronę przed drapieżnikami (DALY i MA-CAULAY 1988, SMETACEK i współaut. 1990). Budowa przydatków gębowych umożliwia krylowi również zdrapywanie pokarmu z powierzchni substratu, jakim jest lód morski (MARSCHALL 1988).

6. Kryl zdrapuje również okrzemki rosnące na innych substratach. Szczególnie w pokarmie kryla występującego w wodach przybrzeżnych są obecne znaczne ilości okrzemek bentosowych i epifitycznych (LIGOWSKI 1993a), a eksperyment potwierdził możliwość wykorzystywania tego pokarmu (LIGOWSKI 1993b).

7. Grupą zwierząt występującą obficie w planktonie i, z tego powodu, mogącą być alternatywnym pokarmem dla kryla, są widłonogi (Copepoda). Ta hipoteza (BOYD i współaut. 1984) została potwierdzona doświadczalnie (PRICE i współaut. 1988). Udowodniono również, że kryl może wykorzystywać larwy skorupiaków jako pokarm (IKEDA i DIXON 1984). Pierwotniaki, które są filtrowane efektywnie przez kryla, mogą być ogniwem łączącym kryla z pikoi nanoplanktonem (HEWES i współaut. 1985). Jako składnik pokarmu kryla były wykazywane, otwornice, promienice, pierwotniaki (Tintinnina), jaja i larwalne stadia widłonogów, szczecinki i fragmenty ciała skorupiaków (ZHU GENHAI 1989, MACIEJEWSKA 1996). Pokarm pochodzenia zwierzęcego był znajdowany w przewodzie pokarmowym kryla głównie w okresie zimy (NISHINO i KAWAMURA 1994), natomiast wydaje się, że w okresie lata tylko młodsze formy kryla wykazują wszystkożerność, a w pokarmie form dorosłych dominuje pokarm roślinny (NIS-HINO i KAWAMURA 1996). Kryl żywiący się wyłącznie zooplanktonem potrzebuje na wytworzenie własnego białka zużyć niemal pięciokrotnie więcej białka zawartego w zooplanktonie. Dlatego zooplankton stanowiący biomasę równą biomasie kryla nie może być jego głównym pokarmem (Ikeda i Dixon 1982).

8. Pelety fekalne mogą być pochłaniane przez kryla, gdy przebywa w skupieniach (ANTE-ZANA i RAY 1984). Ten rodzaj przepływu energii może mieć znaczenie, bowiem mające szerokość 150–400 μm pelety fekalne Euphausiidae (CADÉE i współaut. 1992) zawierają chlorofil (NEMOTO 1968), tłuszcze (TANOUE 1985a) i substancje białkowe (TANOUE 1985b).

9. Kanibalizm u kryla obserwowany był zarówno u larw (IKEDA 1984), jak i dorosłych osobników (KILS 1983). MILLER (1982) w hodowli obserwował dorosłe osobniki o długości około 45 mm zjadające formy młodociane o długości około 20 mm. Dojrzałe *Euphausia superba* mogą też zjadać larwy własnego gatunku (BOYD i współaut. 1984, NISHINO i KAWAMURA 1994). Świadczy to o możliwościach pokarmowych kryla, natomiast żywienie się własnym gatunkiem nie może mieć znaczenia dla przeżywania całej populacji.

Jak przedstawiono wyżej, kryl może czerpać pokarm z różnych źródeł. Wskazuje na to również skład enzymów pokarmowych *Euphausia superba* (TURKIEWICZ 1995). Korzystanie z różnych pokarmów może być równoległe lub wymienne w zależności od sezonu i od potrzeb energetycznych kryla.

Najwięcej energii (=pokarmu) kryl zużywa do reprodukcji (Ross i QUETIN 1986). Przyjmując, że tylko fitoplankton jest jego pokarmem przy tempie filtracji wynoszącym 3600 cm<sup>3</sup> h<sup>-1</sup>, kryl do rozmnażania potrzebowałby 1–5 µg dm $^3$ zawartości chlorofilu a w planktonie (Ross i QUETIN 1986). Tak wysoka zawartość chlorofilu a występuje w planktonie Antarktyki rzadko. Dlatego składanie jaj przez kryla jest ograniczone zwykle do okresu intensywnego rozwoju fitoplanktonu, który występuje od połowy grudnia do końca lutego (Ross i QUETIN 1983). W okresie stycznia obserwowano w jajnikach samic kryla od 2300 do 13500 komórek jajowych stanowiących od 30 do 50% wagi i objętości samic (JAŻDŻEWSKI i współaut. 1978). Jednak zarówno dodatni wzrost kryla (STĘPNIK 1982), jak i rozwój jajników kryla (MAUCHLINE i FISHER 1969) obserwowane były również w sierpniu i wrześniu, czyli przed zakwitem fitoplanktonu. Hipoteza, że wzrost Euphausia superba jest limitowany przez zawartość pokarmu była testowana przez MCCLATCHIE (1988), który wykorzystał dane uzyskane na Polskiej Stacji Antarktycznej, analizę populacji kryla (STĘPNIK 1982) i zawartość chlorofilu a w wodzie Zatoki Admiralicji (LIPSKI 1987). Dane te wskazują, że w okresie zimy w ekosystemie przybrzeżnym Zatoki Admiralicji kryl wykazywał powolny wzrost. Potrzebna do rozwoju energia może pochodzić ze zgromadzonych zapasów, fitoplanktonu lub innego, niż fitoplankton, pokarmu. Materiały zapasowe kryla są za małe nawet do przeżycia zimy (IKEDA, DIXON 1982). Jakie możliwości pokarmowe poza fitoplanktonem ma zatem kryl? Odpowiedź na to pytanie ma przede wszystkim znaczenie do wytłumaczenia wciąż niejasnej biologii kryla w okresie zimy (SUH 1988). Wtedy to trudności ma zarówno kryl jak i badacz, który chce poznać co kryl je w tym okresie (BOYD i współaut. 1984). W czasie zimy okrzemki są

niemal wyłącznym składnikiem pokarmu roślinożerców, jakkolwiek Euphausia superba z otwartego oceanu ma wyraźnie mniejsze napełnienie żołądka, niż w okresie jesieni; sugeruje to spadek aktywności pokarmowej tego zwierzęcia w okresie zimy (LANCRAFT i współaut. 1991). Zimą znaleziono pokarm pochodzący z fitoplanktonu w około połowie badanych osobników kryla (MORRIS i PRIDDLE 1984). HUNTLEY i współaut. (1994) uważają, że w czasie zimy kryl zapewnia sobie wzrost przez pokarm zwierzecy do momentu, kiedy rozwiną się glony sympagiczne w okresie późnej zimy lub wczesnej wiosny. W siedlisku przybrzeżnym Zatoki Admiralicji w okresie lata ilość pokarmu jest znaczna i dominuje w nim fitoplankton; poza tym okresem ilość pokarmu w przewodzie pokarmowym kryla jest wyraźnie mniejsza przy zwiększeniu udziału pokarmu pochodzącego z bentosu (Li-GOWSKI 1993a). Kryl, jak wykazano, może korzystać z różnych rodzajów pokarmu, ale ponieważ Euphausia superba dominuje w zooplanktonie Antarktyki, głównym pokarmem kryla mogą być tylko równie obficie występujący producenci. W okresie lata jest to intensywnie rozwijający się fitoplankton, przede wszystkim okrzemki. W okresie zimy głównym składnikiem stają się okrzemki sympagiczne w rejonach pokrytych lodem morskim oraz okrzemki bentosowe w siedliskach przybrzeżnych. Pokarm okrzemkowy występujący w różnych siedliskach jest dostępny niemal przez cały rok (LIGOWSKI 1993a). W przypadku braku pokarmu roślinnego, kryl może zmieniać swoją dietę wykorzystując dostępny w zimie detrytus lub zooplankton, a w przypadku braku pokarmu, nawet wykorzystywać własne tkanki (MORRIS i PRIDDLE 1984).

Warto zwrócić uwagę na ważność pokarmu okrzemkowego dla kryla. W eksperymentach pokarmowych (Ross i współaut. 1988) wykazano, że karmienie młodocianych form kryla okrzemkami skutkowało ich normalnym rozwojem, natomiast podawanie pokarmu złożonego z wiciowców dawało taki sam efekt, jak brak pokarmu, to znaczy obumieranie przed metamorfozą w stadium calyptopis 2. W innym eksperymencie, przeprowadzonym na polskim statku badawczym r/v "Profesor Siedlecki", udowodniono, że celulozowe ściany nitkowatych zielenic po przejściu przez przewód pokarmowy kryla, były niemal nienaruszone (LIGO-WSKI 1985). Obserwacje zawartości fekaliów kryla w SEM wykazały, że tylko organizmy posiadające krzemionkową ścianę (okrzemki i cysty krzemionkowe) są pozbawiane organicznej zawartości w przewodzie pokarmowym kryla (MARCHANT i NASH 1986). Ci sami autorzy

stwierdzili, że po działaniu enzymów trawiennych, mało skrzemieniałe części okrzemek są zerodowane, co wskazuje nawet na możliwość rozpuszczania krzemionki przez kryla.

### ŹRÓDŁA POKARMU WIDŁONOGÓW

W pokarmie masowo występujących w Antarktyce gatunków widłonogów Calanus propinquus, Rhincalanus gigas i Metridia gerlachei największą rolę odgrywa pokarm roślinny, szczególnie okrzemki o wielkościach od 5 do 300 µm, a z pokarmu zwierzęcego występowały nieliczne pierwotniaki i promienice (VORONINA i SUKHANOVA 1976). Widłonogi moga wykorzystywać pokarm różnej wielkości (od 7 do 1200 µm) i w większości są to okrzemki (ATKINSON 1994). Eksperymenty pokarmowe wykonane na różnej wielkości naturalnym fitoplanktonie pokazały, że dominujące gatunki widłonogów żywią się wydajnie, podobnie jak kryl, najliczniej występującymi gatunkami fitoplanktonu bez względu na ich wielkość (SCHNACK 1985). Widłonogi mogą odżywiać się pokarmem zarówno roślinnym jak i zwierzęcym, a gatunki widłonogów o większych rozmiarach (Calanus propinguus, Rhincalanus gigas i Calanoides acutus) odżywiają się większymi komórkami niż małe gatunki widłonogów (Metridia gerlachei i Oithona spp.) (ATKINSON 1995). Analiza składu tłuszczów wskazała na roślinożerność Calanoides acutus i na wszystkożerność Metridia gerlachei, natomiast Rhincalanus gigas miał skład tłuszczów wskazujący na pośredni skład pokarmu (GRAE-VE i współaut. 1994). W przypadku braku pokarmu roślinnego widłonogi żerują głównie na pierwotniakach (ATKINSON 1996). Dominujące widłonogi mogą się odżywiać wybiórczo również innymi widłonogami (METZ i SCHNACK–SIEGEL 1995). Analizy zawartości <sup>210</sup>Pb i składu tłuszczów potwierdzają, że większość gatunków widłonogów jest roślinożerna, chociaż występują w tej grupie gatunki wszystkożerne i drapieżne (MIQUEL i współaut. 1993, CRIPS i HILL 1998).

## OKRZEMKI W POKARMIE INNYCH BEZKREGOWCÓW

Heterotroficzne dinofity wykorzystywały w czasie eksperymentu 25% dziennej produkcji pierwotnej; jakkolwiek w warunkach naturalnych ta wartość jest zapewne mniejsza, grupa ta odgrywa istotną rolę jako biotyczny czynnik regulujący produkcję fitoplanktonu (ARCHER i współaut. 1996).

Orzęski (Ciliata) są fakultatywnymi roślinożercami; żywią się bakteriami, innymi pierwotniakami oraz różnej wielkości autotrofami, piko i nanoplanktonem, okrzemkami i bruzdnicami (PIERCE i TURNER 1992). Nanoplankton jest głównym składnikiem diety większości Tintinnina, duże znaczenie ma też pikoplankton (EL-SAYED i FRYXELL 1993, BERNARD i RASSOULZADE-GAN 1993). Duża część dziennej produkcji fitoi bakterioplanktonu w Antarktyce może być wyjadana przez protozooplankton (GARRISON i BUCK 1989a).

Pokarm wszystkożernych małżoraczków (Ostracoda) *Conchoecia belgicae* i *C. isocheira* zawiera również fitoplankton (Knox 1994), jakkolwiek analiza wskaźnikowego <sup>210</sup>Pb wskazuje na ich drapieżnictwo (MIQUEL i współaut. 1993).

W pokarmie planktonowego skrzydłonogiego ślimaka *Limacina helicina* niekiedy masowo występującego w antarktycznym pelagialu stwierdzono wyłącznie fitoplanktoń (KNOX 1994). Cała grupa pelagicznych ślimaków z grupy skrzydłonogów (Pteropoda) została uznana za roślinożerców (MIQUEL i współaut. 1993).

Wyłącznym pokarmem gatunku *Pelagobia longicirrata* (Polychaeta) jest fitoplankton (KNOX 1994).

Większość antarktycznych gatunków bentosowych obunogów (Amphipoda, Crustacea) jest wszystkożerna lub padlinożerna (ARNAUD 1977). Zarówno w pokarmie obunogów należących do Hyperiidea, jak i do Gammaridea spotkać można fitoplankton (KNOX 1994). Obunóg Gondogeneia antarctica jest wszystkożerny; w jego pokarmie występują mikroglony, głównie okrzemki, rozwijające się w lodzie morskim. Powoduje to zwiększenie możliwości przeżycia tych zwierząt w okresie zimy (RICHARDSON i WHITAKER 1979). W różnorodnym pokarmie Paramoera walkeri znajdowano pozostałości okrzemek, jak i nitkowatych glonów (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1972). W przewodach pokarmowych bentosowych skorupiaków należących do Cumacea i Tanaidacea (Malacostraca) stwierdzono obecność wielu gatunków okrzemek (Błażewicz i Ligowski 1998).

W pokarmie wężowidła *Ophionotus victoriae* znajdowały się zwierzęta reprezentujące aż 13 różnych typów, ale znaleziono również przyczepione do ziaren osadu okrzemki (FRATT i DEAR-BORN 1984). W pokarmie osobników tego gatunku złowionych na głębokości od 50 do 80 metrów występowały 52 gatunki współczesnych okrzemek (KELLOG i współaut. 1983).

Również należące do strunowców, a dominujących niekiedy w planktonie sprzągle (Salpae) są filtratorami, głównie fitoplanktonu (MIgUEL i współaut. 1993). Analizując skład pokarmu sprzągli z południowego Atlantyku HUSTEDT (1958) zidentyfikował 80 taksonów okrzemek.

Różne gatunki okrzemek dominują w poszczególnych siedliskach. Są one podstawowym pokarmem dla wielu grup zwierząt, w tym wszystkich dominujących. Tylko okrzemki można dokładnie zidentyfikować w pokarmie kryla i innych bezkręgowców. Pozwala to na stwierdzenie siedliska, z którego został pobrany pokarm. Inne, poza okrzemkami, elementy biocenozy występujące w poszczególnych siedliskach też moga

być pokarmem roślinożerców, ale nie można ich w przewodzie pokarmowym zidentyfikować. Okrzemki są zatem wyjątkowo dobrym indykatorem źródeł pokarmu zwierząt roślinożernych i umożliwiają poznanie tego podstawowego związku troficznego w Oceanie Antarktycznym.

# DIATOMS IN THE ANTARCTIC MARINE ECOSYSTEM

## Summary

Diatoms (Bacillariophyta) occur in various Antarctic marine habitats (in water column, sea ice, on the sea bottom, macrophytes and sessile animals). Thermohaline circulation causes that Antarctic water in euphotic layer is rich in macronutrients. During spring-summer bloom diatoms prevailed in phytoplankton. The main factors influencing the phytoplankton growth are, light, temperature, micronutrients, water column stability, ice cover and grazing by herbivores. Sea ice biota are generally dominated by diatoms. Sympagic (sea ice) diatoms are incorporated into sea ice during its formation. Principal growth of sympagic diatoms occurs in sea ice, in some regions already in the mid winter. Several different sea ice assemblages develop in fast-, pack- and brash-ice being connected with their surface, interior and bottom layers. Abiotic factors in bottom habitats differ considerably. Benthic diatoms create high amounts of the biomass of primary producers in nearshore ecosystem. Diatoms on macrophytes and sea bottom most probably grow also during the winter. Food consumed by the main planktonic herbivore i. e. — krill (*Euphausia superba*) includes, detritus, bacterioplankton, zooplankton, faecal pellets, krill (cannibalism), but consists mainly of diatoms from phytoplankton, sea ice, sea bottom and from the surface of macrophytes. Diatoms are also a component of food of many invertebrates. Diatoms are of indicative value because they are the only taxonomic group of primary producers in Antarctic that is known well enough to make comparisons between various habitats.

### LITERATURA

- ACKLEY S. F., 1982. Ice scavenging and nucleation, two mechanisms for incorporation of algae into newlyformed sea ice. EOS. 63, 54.
- ACKLEY S. F., BUCK K. R., TAGUCHI S., 1979. Standing crop of algae in the sea ice of the Weddell Sea region. Deep-Sea Res. 26A, 269–281.
- ACKLEY S. F., DIECKMANN G. S., SHEN H., 1987. Algal and foram incorporation into new sea ice. EOS. 68, 1736.
- ALEXANDER V., CHAPMAN T., 1981. The role of epontic algal communities in Bering Sea. [W:] The Eastern Bering Sea shelf, oceanography and resources, Hood D. W., CALDER J. A. (red.), 2, Washington Univ. Press., Seattle, 773.
- ANDERSON L. W. J., SWEENEY B. M., 1978. Role of inorganic ions in controlling jest sedimentation rate of a marine centric diatom Ditylium brightwellii. J. Phycol. 14, 204– 214.
- ANDREOLI C., SCARABEL L. R., TOLOMIO C., 1993. Distribution du picoplancton photoautotrophe dans la baie de Terra Nova (Mer de Ross, Antarctique) pendant lété austral 1989–1990. Algol. Stud. 68, 123–132.
- ANTEZANA Y., RAY K., 1984. Feeding of Euphausia superba in a swarm north of Elephant Island. J. Crust. Biol., 4 (spec. No. 1), 142–155.
- ANTEZANA T., RAY K., MELO C., 1982. Trophic behaviour of Euphausia superba Dana in laboratory conditions. Polar Biol. 1, 77–82.
- ARCHER S. D., LEAKEY R. J. G., BURKILL P. H., SLEIGH M. A., 1996. Microbial dynamics in coastal waters of East Antarctica, herbivory by heterotrophic dinoflagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 139, 239–255.
- ARNAUD P. M., 1977. Adaptations within the Antarctic marine benthic ecosystem. [W:] Adaptations within the Antarctic ecosystems. LLANO G. A. (red.), Proc. 3rd SCAR Symp. Antarct. Biol., Houston. 135–158.
- ARRIGO K. R., WORTHEN D. L., LIZOTTE M. P., DIXON P., DIECKMANN G., 1997. Primary production in Antarctic sea ice. Science. 276, 394–397.

- ATKINSON A., 1994. Diets and feeding selectivity among the epipelagic copepod community near South Georgia in summer. Polar Biol. 14, 551–560.
- ATKINSON A. 1995. Omnivory and feeding selectivity in five copepod species during spring in the Bellingshausen Sea, Antarctica. ICES J. mar. Sci. 52, 385–396.
- ATKINSON A. 1996. Subantarctic copepods in an oceanic, low chlorophyll environment, ciliate predation, food selectivity and impact on prey populations. Mar. Ecol. Progr. Ser. 130, 85–96.
- AZAM F., HODSON R. E., 1977. Size distribution and activity of marine microheterotrophs. Limnol. Oceanogr. 22, 492–501.
- BARASHKOV G. K., 1972. Sravnitelnaja biokhimija vodoroslej. Izd. Pishchevaja Promyshlennost, Moskva. 1–335.
- BARKLEY E., 1940. Nahrung und Filterapparat des Walkrebschens Euphausia superba Dana. Z. Fisch. 1, 65–156.
- BARTSCH A., 1989. Die Eisalgenflora des Weddellmeeres (Antarktis), Artenzusammensetzung und Biomasse sowie Ökophysiologie ausgewählter Arten. Ber. Polarforsch. 63, 1–110.
- BERNARD C., RASSOULZADEGAN F., 1993. The role of picoplankton (cyanobacteria and plastidic picoflagellates) in the diet of tintinnids. J. Plankton Res. 15, 361–373.
- BŁAŻEWICZ M., LIGOWSKI R., 1998. Diversity of feeding mechanisms of cumaceans and tanaids of Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands). Proc. Abstr. 4th Int. Crustacean Congress, Amsterdam. 144–145.
- BODUNGEN B. VON, SMETACEK V. S., TILZER M. M., ZEITZSCHEL B. 1986. Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. Deep-Sea Res. 33, 117–194.
- BOOTH W. E., 1987. Contribution by diatoms to marine algal host–epiphyte photosynthesis. Bot. Mar. 30, 129–140.
- BORUM J., KAAS H., WIUM-ANDERSEN S., 1984. Biomass variation and autotrophic production of an epiphyte-macrophyte community in a coastal Danish area: II. Epiphyte species composition, biomass and production. Ophelia. 23,165–179.

- BORY de SAINT VINCENT J. B. M., 1822. Dictionnaire classique dHistoire Naturelle. 1. Paris.
- BOYD C. M., HEYRAUD M., BOYD C. N., 1984. Feeding of the Antarctic krill Euphausia superba. J. Crust. Biol. 4, (spec. No. 1), 123–141.
- BRINTON E., ANTEZANA T., 1984. Structures of swarming and dispersed populations of krill (Euphausia superba) in Scotia Sea and South Shetland waters during January-March 1981, determined by bongo nets. J. Crust. Biol. 4 (spec. No. 1, 45–66.
- BRÖCKEL K. von., 1981. The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. Kieler Meeresforschungen. 5, 61–67.
- BUJNICKIJ V. H., 1968. Vlijanie mikroskopicheskih vodoroslej na stroenie i prochnost antarkticheskih ldov. Okeanologija. 8,6, 971–979.
- BUJNICKIJ V. H., 1974. Organicheskaja zhizn v morskom ldu. Vest. Leningradskogo Univ. 18, 76–81.
- BUNT J. S., 1963. Diatoms of Antarctic sea-ice as agents of primary production. Nature. 199, 1255–1257.
- BURKHOLDER P. R., MANDELLI E. F., 1965. Productivity of microalgae in Antarctic sea ice. Science. 149, 872–874.
- Cadée G. C., Gonzales H., SCHNACK-SCHIEL S. B., 1992. Krill diet affects faecal string settling. Polar Biol. 12, 75–80.
- CAHOON L. B., LAWS R. A., 1994. Benthic diatoms from the North Carolina continental shelf:inner and mid shelf. J. Phycol. 29, 257–263.
- CAHOON L. B., REDMAN R. S., TRONZO C. R., 1990. Benthic microalgal biomass in sediments of Onslow Bay, North Carolina. Estuar. Coast. Shelf Sci. 31, 805–816.
- CAHOON L. B., BERETICH G. R. Jr., THOMAS C. J., MCDONALD A. M., 1993. Benthic microalgal production at Stellwagen Bank, Massachusetts Bay, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 102, 179–185.
- CARMACK E. C., 1990. Large-scale physical oceanography of Polar Oceans. [W:] Polar Oceanography. SMITH W. O. (red.), Academic Press. 171–222
- CASTRACANE A. F. A., 1886. Report of the Diatomaceae collected by HMS Challenger during the years 1873–76. Rep. Sci. Res., Bot. 2, 1–178.
- CEJTLIN V. B., 1983. Produkcja i biomassa fitoplanktona v Mirovom Okeane. Dokl. AN SSSR. 269, 247–250.
- CHAPMAN V. J., CHAPMAN D. J., 1975. The algae. The Macmillan Press Ltd, London. 1–497.
- CLARKE A., ACKLEY S. F., 1984. Sea ice structure and biological activity in the Antarctic marginal ice zone. J. Geophys. Res. 89,C2, 2087–2095.
- CLARKE A., LEAKEY R. J. G., 1996. The seasonal cycle of phytoplankton, macronutrients, and the microbial community in a nearshore Antarctic marine ecosystem. Limnol. Oceanogr. 41, 1281–1294.
- CLARKE A., HOLMES L. J., WHITE M. G., 1988. The annual cycle of temperature, chlorophyll and major nutrients at Signy Island, South Orkney Islands, 1969–82. Br. Antarct. Surv. Bull. 80, 65–86.
- COMISO J. C., ZWALLY H. J., 1984. Concentration gradients and growth and decay characteristics of the seasonal sea ice cover. J. Geophys. Res. 89, C5, 8081–8103.
- CONLEY D. J., KILHAM S. S., THERIOT E., 1989. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. Limnol. Oceanogr. 34, 205–213.
- CONLEY D. J., ZIMBA P. V., THERIOT E., 1990. Silica content of freshwater and marine benthic diatoms. Proc. 11th Diatom Symp., Mem Cal. Academy of Sci. 17, 95–101
- CRIPS G. C., HILL H. J., 1998. Changes in lipid composition of copepods and Euphausia superba associated with diet and environmental conditions in the marginal ice zone, Bellingshausen Sea, Antarctica. Deep Sea Res. I. 45, 1357–1381.
- DALY K. L., MACAULAY M. C., 1988. Abundance and ditribution of krill in the ice edge zone of the Weddell Sea, austral spring 1983. Deep-Sea Res. 35, 21–41.

- DAYTON P. K., WATSON D., PALMISANO A., BARRY J. P., OLIVER J. S., RIVERA D. 1986. Distribution patterns of benthic microalgal standing stock at McMurdo Sound, Antarctica. Polar Biol. 6, 207–213.
- DHAULAKHANDI A. B., JOSHI R. P., JOSHI M. C., 1993. Availability of photosynthetically active radiation in Antarctica. Curr. Sci. 65, 703–705.
- Diatomovye Vodorosli SSSR (Iskopaemye i Sovremennye) T. 1., 1974. Izd. Nauka, Leningrad. 1–400.
- DZIK J., JADŻEWSKI K., 1978. The euphausiid species of the Antarctic region. Pol. Arch. Hydrobiol. 25, 589–605.
- EL-SAYED S. Z., 1985. Plankton of the Antarctic Seas. [W:] Key Environments, Antarctica. BONNER W. N., WALTON D. W. H. (red.), Pergamon Press, Oxford. 135–153.
- EL-SAYED S. Z., 1988. Productivity of the Southern Ocean, a closer look. Comp. Biochem. Physiol. 90B, 489–498.
- EL-SAYED S. Z., JITTS H. R., 1973. Phytoplankton production in the southeastern Indian Ocean. [W,] The biology of the Indian Ocean, vol. 3. ZEITSCHEL B. (red.), Springer-Verlag, New York. 101–119.
- EL-SAYED S. Z., FRYXELL G. A., 1993. Phytoplankton. [W,] Antarctic microbiology. FRIEDMANN E. I. (red.), THISTLE A. B. (red assist.), Wiley-Liss, Inc. 65–122.
- EL-SAYED S. Z., TAGUCHI S., 1981. Primary production and standing crop of phytoplankton along the ice–edge in the Weddell Sea. Deep–Sea Res. 28A, 1017–1032.
- EL-SAYED S. Z., WEBER L. H., 1982. Spatial and temporal variations in phytoplankton biomass and primary productivity in the southwest Atlantic and the Scotia Sea. Polar. Biol., 1, 83–90.
- FALKOWSKI P., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. Photosynth. Res. 39, 235–258.
- FALKOWSKI P., 1995. Ironing out what controls primary production in the nutrient rich waters of the open ocean. Global Change Biol. 1, 161–163.
- FERRARIO M. E., FERREYRA G. A., 1987. Diatoms of the South Orkney Islands. Biomass, Sci Series. 7, 39–52.
- FIALA M., ORIOL L., 1990. Light-temperature interactions on the growth of Antarctic diatoms. Polar Biol. 10, 629–636
- FIALA M., DELILLE D., 1992. Variability and interactions of phytoplankton and bacterioplankton in the Antarctic neritic area. Mar. Ecol. Prog. Ser. 89, 135–146.
- FISHER A. E., HARRISON P. J., 1996. Does carbohydrate content affect the sinking rates of marine diatoms? J. Phycol. 32, 360–365.
- FOSTER T. D., 1984. The marine environment. [W:] Antarctic ecology. Laws R. M. (red.), Acad. Press, London. 345– 371.
- Fort B., 1971. Algenkunde. Gustav Fischer Verlag, Jena. 1–581
- FRATT D. B., DEARBORN J. H., 1984. Feeding biology of the Antarctic brittle star Ophionotus victoriae (Echinodermata, Ophiuroidea). Polar Biol. 3, 127–139.
- FRAZER T. K., 1996. Stable isotope composition  $(\delta^{13}C)$  and  $\delta^{15}N$  of larval krill, Euphausia superba, and two of its potential food sources in winter. J. Plankton Res. 18, 1413–1426.
- FRAZER T. K., QUETIN L. B., ROSS R. M., 1997. Abundance and distribution of larval krill, Euphausia superba, associated with annual sea ice in winter. [W:] Antarctic communities, species, structure and survival. BATTAGLIA B., VALENCIA J. R., WALTON D. W. H. (red.), Cambridge University Press, Cambridge. 107–111.
- FRYXELL G. A., KENDRICK G. A. 1988. Austral spring microalgae across the Weddell Sea ice edge: spatial relationships found along a northward transect during Americz 83. Deep Sea Res. 35, 1–20.
- FUKUCHI M., 1980. Phytoplankton chlorophyll stocks in the Antarctic Ocean. J. Oceanogr. Soc. Japan. 18, 85–94.

- FUKUSHIMA H., MEGURO H., 1966. The plankton ice as a basic factor of the primary productivity of the Antarctic ocean. Antarctic Rec. 27, 99–109.
- GARRISON D. L., 1991. Antarctic sea ice biota. Amer. Zool. 31, 17–33.
- GARRISON D. L., BUCK K. R., 1985. Sea-ice algal communities in the Weddell Sea: Species composition in ice and plankton assemblages. [W:] Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms. GARY J. S., CHRISTIANSEN M. E. (red.), J. WILEY, New York. 103–122.
- GARRISON D. L., BUCK K. R., 1989a. Protozooplankton in the Weddell Sea, Antarctica, abundance and distribution in the ice-edge zone. Polar. Biol. 9, 341–351.
- GARRISON D. L., BUCK K. R., 1989b. The biota of Antarctic pack ice in the Weddell Sea and Antarctic Peninsula Regions. Polar Biol. 10, 211–219.
- GARRISON D. L., ACKLEY S. F., BUCK K. R., 1983. A physical mechanism for establishing algal populations in frazil ice. Nature. 306, 363–365.
- GARRISON D. L., SULLIVAN C. W., ACKLEY S. F., 1986. Sea ice microbial communities in Antarctica. BioScience. 36, 243–250.
- GARRISON D. L., CLOSE A. R., REIMNITZ E., 1989. Algae concentrated by frazil ice, evidence from laboratory experiments and field measurements. Antarctic Sci. 1, 313–316.
- GERSONDE R., WEFER G., 1987. Sedimentation of biogenic siliceous particles in Antarctic waters from the Atlantic sector. Mar. Micropaleontol. 11, 311–332.
- GERSONDE R., HARWOOD D., 1990. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 site 693 (Weddell Sea). Part 1, vegetative cells. [W:] Proceedings of the Drilling Program, Scientific Results. BAKER P. F., KENNETT J. P. i inni (red.), vol. 113, 365–402. College Station, TX (Ocean Drilling Program).
- GILBERT N. S., 1991a. Primary production by benthic microalgae in nearshore marine sediments of Signy Island, Antarctica. Polar Biol. 11, 339–346.
- GILBERT N. S., 1991b. Microphytobenthic seasonality in near-shore marine sediments at Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. Est. Coast. Shelf Sci. 33, 89–104.
- GLEITZ M., RUTGERS V. d LOEFF M., THOMAS D. N., DIECKMANN G. S., MILLERO F. J., 1995. Comparison of summer and winter inorganic carbon, oxygen and nutrient concentrations in Antarctic sea ice brine. Mar. Chem. 51, 81–91.
- GODLEWSKA M., RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1988. Variability of krill, Euphausia superba Dana 1852 (Crustacea, Euphausiacea), distribution and biomass in the Western Antarctic (Bransfield Strait, Drake Passage, Elephant Island) in 1976–1987. Invest. Pesq. 52, 575–586.
- GOWING M. M., GARRISON D. L., 1992. Abundance and feeding ecology of larger protozooplankton in the ice zone of the Weddell and Scotia Seas during the austral winter. Deep-Sea Res. 39, 893–919.
- GRAEVE M., HAGEN W., KATTNER G., 1994. Herbivorous or omnivorous? On the significance of lipid composition as trophic markers in Antarctic copepods. Deep-Sea Res. I. 41, 914–924.
- GROSSI S. M., KOTTMEIER S. T., MOE R. L., TAYLOR G. T., SULLIVAN C. W., 1987. Sea ice microbial communities. VI. Growth and primary production in bottom ice under graded snow cover. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35, 153–164.
- GROSSMANN S., DIECKMANN G. S., 1994. Bacterial standing stock, activity, and carbon production during formation and growth of sea ice in the Weddell Sea, Antarctica. Appl. Environ. Microbiol. 60, 2746–2753.
- GULLAND J. A., 1970. The development of the resources of the Antarctic seas. [W:] Antarctic Ecology, Vol. 1, HOLGATE M. W. (red.), Academic Press, London, New York. 217– 223.

- GUZMAN O., 1983. Distribution and abundance of Antarctic krill (Euphausia superba) in the Bransfield Strait. Ber. Polarforsch. 4, 169–190.
- HAECKEL E., 1890. Plankton-Studien, Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der Pelagischen Fauna und Flora. G. Fisher, Jena. 1–105.
- HALLEGRAEFF G. M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. Phycologia. 32, 79–99.
- HAMNER W. M., HAMNER P. P., STRAND S. W., GILMERR R. W., 1983. Behavior of Antarctic krill, Euphausia superba, Chemoreception, feeding, schooling, and moulting. Science. 220, 433–435.
- HAMNER W. M., HAMNER P. P., OBST B. S., CARLETON J. H., 1989. Field observation on the ontogeny of schooling of Euphausia superba furciliae and its relationship to ice in Antarctic waters. Limnol. Oceanogr. 34, 451–456.
- HARDY A. C., GUNTHER E. R., 1935. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters 1926– 1927. Discovery Rep. 11, 1–456.
- HART T. J., 1934. On the phytoplankton of the south-west Atlantic and the Bellingshausen Sea. Discovery Rep. 8, 1–286.
- HART T. J., 1942. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters. Discovery Rep. 21, 261–356.
- HASLE G. R., SYVERTSEN E. E. 1996. Marine diatoms. [W:] Identifying marine phytoplankton, THOMAS C. R. (red.), Academic Press Inc., San Diego. 1–385.
- HEMPEL G., 1987. The krill-dominated pelagic system of the Southern Ocean. Environment Internat. 13, 33–36.
- HEWES C. D., HOLM-HANSEN O., SAKSHAUG E., 1985. Alternate carbon pathways at lower trophic levels in the Antarctic food web. [W:] Antarctic nutrient cycles and food webs. SIEGFRIED W. R., CONDY, P. R., LAWS R. M. (red.), Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, 277–283.
- HOECK C, van den, MANN D. G., JAHNS H. M., 1995. Algae, an introduction to phycology. Cambridge University Press. 1–627.
- HOEPFFNER N., 1984. Strategies dadaptation photosynthetique chez des diatomees de l'Ocean Antarctique, variations du nombre et de la taille des unites photosynthetiques. J. Plankton Res. 6,5, 881–895.
- HOLDGATE M., 1967. *The Antarctic ecosystem*. Philosoph. Transactions of the Royal Soc. of London (B). 252, 363–383.
- HOLM-HANSEN O., HUNTLEY M., 1984. Feeding requirements of krill in relation to food sources. J. Crust. Biol. 4 (spec. No. 1), 156–173.
- HOLM-HANSEN O., EL-SAYED S. Z., FRANCESCHINI G. A., CUHEL R. L., 1977. Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Southern Ocean. [W:] Adaptations within Antarctic ecosystems. LLANO G. A. (red.), Gulf Publ., Houston. 11–50.
- HOLM-HANSEN O., AMOS A. F., SILVA N. S., VILLAFAE V., HEBLING E. W., 1994. In situ evidence for a nutrient limitation of phytoplankton growth in pelagic Antarctic waters. Antarctic Sci. 6, 315–324.
- HORNER R., 1985a. Taxonomy of sea ice microalgae. [W:] The ice biota. HORNER R. A. (red.), CRC Press, Inc., Boca Raton, 147–157.
- HORNER R., 1985b. Appendix. Algal species reported from sea-ice. [W:] The ice biota. HORNER R. A. (red.), CRC Press, Inc., Boca Raton. 191–203.
- HORNER R. A., ACKLEY S. F., DIECKMANN G. S., GULLIKSEN B., HOSHIAI T., LEGENDRE L., MELNIKOV I. A., REEBURGH W. S., SPINDLER M., SULLIVAN C. W., 1992. Ecology of sea ice biota. 1. Habitat, terminology, and methodology. Polar Biol. 12, 417–427.
- HORNER R., SCHRADER G. C., 1982. Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to

primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. Arctic. 35, 485–503.

- HORNER R. A., SYVERTSEN E. E., THOMAS D. P., LANGE C., 1988. Proposed terminology and reporting units for sea ice algal assemblages. Polar Biol. 8, 249–253.
- HOSHIAI T., 1977. Seasonal change of ice communities in the sea ice near Syowa Station Antarctica. [W:] Polar Oceans, M. J. DUNBAR (red.), Arct. Inst. North Am., Calgary 307–317.
- HOSHIAI T., 1981. Profileration of ice algae in Syowa Station area, Antarctica. Mem. Natl Inst. Polar Res. 35, 1–12.
- HOSHIAI T., 1991. Distribution and development processes of sea-ice algal communities. Korean J. Polar Res., 2,1, (Spec. Issue). 3–8.
- HOSHIAI T., TANIMURA A., WATANABE K., 1987. Ice algae as food of an Antarctic ice-associated copepod, Paralobidocera antarctica (I. C. Thompson). Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1, 105–111.
- HUNTLEY M. E., NORDHAUSEN W., LOPEZ M. D. G., 1994. Elemental composition, metabolic activity and growth of Antarctic krill Euphausia superba during winter. Mar. Ecol. Prog. Ser. 107, 23–40.
- HUSTEDT F., 1958. Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsche Antarktische Expedition 1938/ 39. 2, 103–191.
- IKEDA T., 1984. Development of the Antarctic krill (Euphausia superba Dana) observed in the laboratory. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 75, 107–117.
- IKEDA T., DIXON P., 1982. Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the Antarctic krill, Euphausia superba Dana. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 62, 143–151.
- IKEDA T., DIXON P., 1984. The influence of feeding on metabolic activity of Antarctic krill (Euphausia superba Dana). Polar Biol. 3, 1–9.
- ITURIAGA R., MITCHELL B. G., 1986. Chroococcoid cyanobacteria; A significant component in the food web dynamics of the open ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser., 28, 291–297.
- JACQUES G., 1983. Some ecophysiological aspects of the Antarctic phytoplankton. Polar Biol., 2, 27–33.
- JACQUES G., 1989. Primary production in the open Antarctic Ocean during the austral summer. A review. Vie Milieu. 39, 1–17.
- JACQUES G., HOEPFFNER N., 1984. Vitesse de sedimentation du phytoplancton neritique subantarctique. Comptes rendus hebdomadaires des Seances de lAcademies des Sciences, Ser. 3, 299, 581–584.
- JAŻDŻEWSKI K., DZIK J., PORĘBSKI J., RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., WITEK Z., WOLNOMIEJSKI N., 1978. Biological and populational studies on krill near South Shetland Islands, Scotia Sea and South Georgia in the summer 1976. Pol. Arch. Hydrobiol. 25, 607–631.
- JAŻDŻEWSKI K., JURASZ W., KITTEL W., PRESLER E., PRESLER P., SICIŃSKI J., 1986. Abundance and biomass estimates of the benthic fauna in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands. Polar Biol. 6, 5–16.
- JOHNSON T. O., SMITH W. O., 1986. Sinking rates of natural phytoplankton population of the western Weddell Sea. Antarct J. US. 20, 139–140.
- JOSEPH L., VILLAREAL T. A., LIPSCHULTZ F., 1997. A high sensitive nitrate reductase assay and its application to vertically migrating Rhizosolenia mats. Aquat. Microb. Ecol. 12, 95–104.
- KANG S. H., FRYXELL G. A., 1991. 34. Most abundant diatom species in water column assemblages from five Leg 119 drill sites in Prydz Bay, Antarctica, distributional patterns. [W:] Proc. ODP. Sci. Results, 119, College Station, TX (Ocean Drilling Program). BARRON J., LARSEN B. i współaut (red.), 645–666.
- KATO M., SEGAWA S., TANOUE E., MURANO M., 1982. Filtering and ingestion rates of the Antarctic krill, Eupha Isia superba Dana. Trans. Tokyo Univ. Fish. 5, 167–175.

- KAWAGUCHI K., ISHIKAWA S., MATSUDA O., 1986. The overwintering strategy of Antarctic krill (Euphausia superba Dana) under the coastal fast ice off the Ongul Islands in Lützow-HOLM Bay, Antarctica. Natl Inst. Polar Res., Spec. Issue. 44, 67–85.
- KAWAMURA A., 1981. Food habits of Euphausia superba and the diatom community. [W:] Selected contributions to the Wood Hole Conference on Living Resources of the Southern Ocean 1976. SCAR/SCOR. EL-SAYED S. Z. (red.), BIOMASS,2, Cambridge. 65–68.
- KELLOG D. E., KELLOG T. B., DEARBORN J. H., EDWARDS K. C., FRATT D. B., 1983. Diatoms from brittle star stomach contents, implications for sediment reworking. Antarctic J. US, 17(5). 167–169.
- KILS U., 1983. Swimming and feeding of Antarctic krill, Euphausia superba — some outstanding energetics and dynamics, some unique morphological details. Ber. Polarforsch. Sonderh. 4, 130–155.
- KIRST G. O., WIENCKE C., 1995. Ecophysiology of polar algae. J. Phycol. 31, 181–199.
- KLEIN B., RIAUX-GOBIN C., 1991. Algal pigment diversity in coastal sediments from Kerguelen (sub-Antarctic Islands) reflecting local dominance of green algae, euglenoids and diatoms. Polar Biol. 11, 439–448.
- KLÖSER H., 1990. Verteilung von Mikroplankton–Organismen nordwestlich der Antarktischen Halbinsel unter dem Einfluss sich ändernder Umweltbedingungen im Herbst. Ber. Polarforsch. 77, 1–255.
- KNOX G. A., 1970. Antarctic marine ecosystems. [W:] Antarctic ecology. HOLDGATE M. W. (red.), Acad. Press, London, New York. 69–96.
- KNOX G. A., 1994. The biology of the Southern Ocean. Cambridge University Press, Cambridge. 1–444.
- 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., 1993. Net phytoplankton annual cycle (February 1990–January 1991) in Admiralty Bay, King George Island, West Antarctic. Pol. Polar Res. 14, 383– 392.
- KOPCZYŃSKA E. E., LIGOWSKI R., 1982. Phytoplankton abundance and distribution in the southern Drake Passage and the Bransfield Strait in February–March 1981 (BIO-MASS–FIBEX). Pol. Polar Res. 3, 193–202.
- KOPCZYŃSKA E. E., LIGOWSKI R., 1985. Phytoplankton composition and biomass distribution in the southern Drake Passage, the Bransfield Strait and the adjacent waters of the Weddell Sea in December 1983–January 1984 (BIOMASS–SIBEX). Pol. Polar Res. 6, 65–77.
- KREBS W. N., 1983. Ecology of neritic marine diatoms, Arthur Harbor, Antarctica. Micropaleontology. 29, 267–297.
- KÜTZING F. T., 1844. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Norhausen. 1–152.
- LANCRAFT T. M., HOPKINS T. L., TORRES J. J., DONNELLY J., 1991. Oceanic micronektonic/makrozooplanktonic community structure and feeding in ice covered Antarctic waters during the winter (AMERIEZ 1988). Polar Biol. 11, 157–167.
- LANGE M. A., ACKLEY S. F., WADHAMS P., DIECKMANN G. S., EICKEN H., 1989. Development of sea ice in the Weddell Sea, Antarctica. Ann. Glaciol. 12, 92–96.
- Laws R. M., 1985. The ecology of the Southern Ocean. Amer. Sci. 73, 26–40.
- LEGENDRE L., ACKLEY S. F., DIECKMANN G. S., GULLIKSEN B., HORNER R., HOSHIAI T., MELNIKOV I. A., REEBURGH W. S., SPINDLER M., SULLIVAN C. W., 1992. Ecology of sea ice biota. 2. Global significance. Polar Biol. 12, 429–444.
- LIGOWSKI R., 1982. Phytogenic food of Euphausia superba Dana caught in the southern Drake Passage and the Bransfield Strait, February–March 1981 (BIOMASS– SIBEX). Pol. Polar Res. 3, 281–288.

- LIGOWSKI R., 1985. Rozpoznanie pokarmu roślinnego kryla z Zatoki Admiralicji (Wyspa Króla Jerzego). XII Sympozjum Polarne. Materiały. 101–105.
- LIGOWSKI R., 1986. Net phytoplankton of the Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands) in 1983. Pol. Polar Res. 7, 127–154.
- LIGOWSKI R. 1987. Sea ice microalgae community of the floating ice in the Admiralty Bay (South Shetland Islands). Pol. Polar Res. 8, 367–380.
- LIGOWSKI R., 1988. Distribution of net phytoplankton in the Scotia Front west of Elephant Island (BIOMASS III, October-November 1986). Pol. Polar Res. 9, 243–264.
- LIGOWSKI R., 1991. Sea ice microalgae at the northern boundary of the pack ice between Elephant Island and South Orkney Islands (December 1988–January 1989). Pol. Polar Res. 12, 547–564.
- LIGOWSKI R., 1993a. Morskie okrzemki (Bacillariophyceae) w ekosystemie Antarktyki i ich znaczenie jako wskaźnika źródła pokarmu kryla (Euphausia superba Dana). Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź. 1–242.
- LIGOWSKI R., 1993b. Microphytobenthos. [W:] The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay. RAKUSA-SUSZCZEWSKI S. (red.), Department of Antarctic Biology, Polish Academy of Sciences, Warsaw. 53–56.
- LIGOWSKI R., KOPCZYŃSKA E. E., 1991 Distribution of net phytoplankton at ice edge between Elephant Island and South Orkney Islands (December 1988–January 1989). Pol. Polar Res. 12, 529–546.
- LIGOWSKI R., LIPSKI M., ZIELIŃSKI K., 1988. Algae of drifting sea ice north of Elephant Island (BIOMASS III, October 1986). Pol. Polar Res. 9, 217–229.
- LIGOWSKI R., GODLEWSKI M., ŁUKOWSKI A., 1992. Sea ice diatoms and ice edge planktonic diatoms at the northern limit of the Weddell Sea pack ice. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 5, 9–20.
- LIPSKI 1985. Chlorophyll a in the Bransfield Strait and the southern part of the Drake Passage during BIOMASS– SIBEX (December 1983–January 1984). Pol Polar. Res. 6, 21–30.
- LIPSKI M., 1987. Variations of physical conditions, nutrients and chlorophyll a contents in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, 1979). Pol. Polar Biol. 8, 307–332.
- LITTLEPAGE J. L., 1965. Oceanographic investigations in McMurdo Sound, Antarctic. [W:] Biology of the Antarctic Seas II. Antarctic Research Series 5, LLANO G. A. (red.), America Geophysical Union, Washington DC. 1–37.
- LONGHURST A., SATHYENDRANATH S., PLATT T., CAVERHILL C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. J. Plankton Res. 17, 1245–1271.
- MACIEJEWSKA K., 1996. Odżywianie się kryla antarktycznego Euphausia superba Dana. Oficyna Wydawnicza Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny. 1–109.
- MAJEWSKI A., 1992. Oceany i morza. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 1–243.
- MARCHANT H. J., DAVIDSON A. T., WIRIGHT S. W., 1987. The distribution and abundance of chroococcoid cyanobacteria in the Southern Ocean. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1, 1–9.
- MARCHANT H. J., NASH G. V., 1986. Electron microscopy of gut contents and faeces of Euphausia superba Dana. Mem. Natl Inst. Polar Res., Spec. Issue. 40, 167–177.
- MARRA J., BOARMAN D. C., 1984. Late winter chlorophyll a distributions in the Weddell Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 19, 197–205.
- MARSCHALL H. -P., 1988. The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack ice of the Weddell Sea. Polar Biol. 9, 129–139.
- MARTIN J. H., FITZWATER S. E., 1988. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. Nature. 331, 341–343.

- MARTIN J. H., FITZWATER S. E., GORDON R. M., 1990. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. Global Biogeoochem. Cycles. 4, 5–12.
- MARTIN J. H. i współaut., 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific ocean. Nature. 371, 123–129.
- MAUCHLINE J., FISHER L. R., 1969. *The biology of Euphausiids*. Adv. Mar. Biol. 7, 1–454.
- MAYKUT G. A., 1985. The ice environment. [W:] The ice biota, HORNER R. A. (red.), CRC Press, Inc., Boca Raton. 21–82.
- McCLATCHIE S., 1988. Food-imited growth of Euphausia superba in Admiralty Bay, South Shetland Islands, Antarctica. Cont. Shelf Res. 8, 329–345.
- McCLATCHIE S., BOYD C. M., 1983. Morphological study of sieve efficiencies and mandibular surfaces in the Antarctic krill, Euphausia superba. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40, 955–967.
- McCONVILLE M. J., WETHERBEE R., 1983. The bottom-ice microalgal community from annual ice in the inshore waters of east Antarctica. J. Phycol. 19, 431–439.
- McCONVILLE M. J., MITCHELL C., WETHERBEE R., 1985. Patterns of carbon assimilation in a microbial community from annual sea ice, East Antarctica. Polar Biol. 4, 135–141.
- MEDLIN L. K., WILLIAMS D. M., SIMS P. A., 1993. The evolution of the diatoms (Bacillariophyta). I. Origin of the group and assessment of the monophyly of its major divisions. Eur. J. Phycol. 28, 261–275.
- MEGURO H., 1962. Plankton ice in the Antarctic Ocean. Antarctic Record. 14, 72–79.
- METZ C., SCHNACK–SIEGEL S. B., 1995. Observations on carnivorous feeding in Antarctic calanoid copepods. Mar. Ecol. Prog. Ser. 129, 71–75.
- MEYER M. A., EL-SAYED S. Z. 1983. Grazing of Euphausia superba on natural phytoplankton populations. Polar Biol. 1, 193–197.
- MIQUEL J. C., HEYRAUD M., CHERRY R. D., 1993. <sup>210</sup>Pb as a dietary indicator in the Antarctic pelagic community. Mar. Biol. 115, 161–171.
- MILLER D. G. M., 1982. Cannibalism in Euphausia superba Dana. S. Afr. T. Antarkt. Nav., Deel. 12, 50.
- MOORE J. K., VILLAREAL T. A., 1996a. Size–ascent rate relationships in positively buoyant marine diatoms. Limnol. Oceanogr. 41, 1514–1520.
- MOORE J. K., VILLAREAL T. A., 1996b. Buoyancy and growth characteristics of three positively buoyant marine diatoms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 132, 203–213.
- MORRIS D. J., 1984. Filtration rates of Euphausia superba Dana, under- or overestimates? J. Crust. Biol., 4 (spec. No. 1). 185–197.
- MORRIS D. J., PRIDDLE J., 1984. Observations on the feeding and moulting of the Antarctic krill, Euphausia superba Dana, in winter. Br. Antarct. Surv. Bull. 65, 57–63.
- MORTAIN-BERTRAND A., 1989. Effects of light fluctuations on growth and productivity of Antarctic diatoms in culture. Polar Biol. 9, 245–252.
- NAST F., GIESKES W., 1986. Phytoplankton observations relative to krill abundance around Elephant Island in November 1983. Arch. Fischereiwiss. 37(Beih. 1), 95– 106.
- NAUMOV A. G., 1985. Sistemnyj analiz struktury soobshchestva Antarkticheskikh vod. [W:] Biologicheskie osnovy promyslovogo osvoenija otkrytykh rajonov okeana. VINOGRADOV M. E., FLINT M. V. (red.), Nauka, Moskva. 580.
- NELSON D. M., SMITH W. O. Jr., GORDON L. I., HUBER B. A., 1987. Spring distribution of density, nutrients and phytoplankton biomass in the ice-edge zone of the Weddell/Scotia Sea. J. Geophys. Res. 92, 7181–7190.
- NEMOTO T., 1968. Chlorophyll pigments in the stomachs of euphausiids. J. Oceanogr. Soc. Jap. 24, 253–260.

- NEORI A., HOLM-HANSEN O., 1982. Effect of temperature on rate of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. Polar Biol. 1, 33–38.
- NIKOLAEV V. A., 1980. Diatomovye vodorosli litorali poluostrova Failds ostrova King-Dzhordzh, Juznye Shetlandskie ostrova (Antarktika). Bot. ZHUR. 65, 1107–112.
- NISHINO Y., KAWAMURA A., 1994. Winter gut contents of Antarctic krill (Euphausia superba Dana) collected in the South Georgia area. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 7, 82–90.
- NISHINO Y., KAWAMURA A., 1996. Food habits of the Antarctic krill Euphausia superba Dana in South Shetland waters. Bull. Plankton Soc. Japan. 43, 9–19.
- O'BREIN D. P., 1987. Direct observations of the behavior of Euphausia superba and Euphausia crystallorophias (Crustaceae,Euphausiaceae) under pack ice during the Antarctic spring of 1985. J. Crust. Biol. 7(3), 437–448.
- OPALIŃSKI K., 1991. Metabolizm oddechowy i adaptacje metaboliczne antarktycznego kryla, Euphausia superba. IE PAN. 1–122 (maszynopis).
- PALMISANO A. C., GARRISON D. L., 1993. Microorganisms in Antarctic sea ice. [W:] Antarctic microbiology. FRIEDMANN E. I. (red.), THISTLE A. B. (red. assist.), Wiley-Liss, Inc. 167–218.
- PALMISANO A. C., KOTTMEIER S. T., MOE R. M., SULLIVAN C. W., 1985a. Sea ice microbial communities (SIMCO). IV. The effect of light perturbation on microalgae at the ice-seawater interface in McMurdo Sund, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 21, 37–45.
- PALMISANO A. C., SOOHOO J. B., SULLIVAN C. W., 1985b. Photosynthesis-irradiance relationships in sea ice microalgae from McMurdo Sound, Antarctica. J. Phycol., 21, 341–346.
- PALMISANO A. C., SOOHOO J. B., WHITE D. C., SMITH G. A., STANTON G. R., BURCKLE L. H., 1985c. Shade-adapted benthic diatoms beneath Antarctic sea-ice. J. Phycol. 21, 644–667.
- PALMISANO A. C., SULLIVAN C. W., 1983. Sea ice microbial communities (SIMCO). 1. Distribution, abundance, and primary production of ice microalgae in McMurdo Sound, Antarctica in 1980. Polar Biol. 2, 171–177.
- PASCHER A., 1914. Über Flagellaten und Algen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 32, 136–160.
- PATTERSON S. L., SIEVERS H. A., 1980. The Weddell-Scotia Confluence. J. Phys. Oceanogr. 10, 1584–1610.
- PAVLOV Y. YA., 1969. Pitanie kril i nekotorye osobennosti ego poveden. Tr. VNIRO. 66, 207–222.
- PAVLOV V. YA., 1971. O kachestvennym sostave pishchi Euphausia superba Dana. Tr. VNIRO. 86, 42–54.
- PETERS E., 1996. Prolonged darkness and diatom mortality, II. Marine temperate species. J Exp. Mar. Biol. Ecol. 207, 43–58
- PETERS E., THOMAS N., 1996. Prolonged darkness and diatom mortality I. Marine antarctic species. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 207, 25–41
- PICKEN G. B., 1985. Marine habitats benthos. [W:] Key environments Antarctica. BONNER W. N., WALTON D. W. H. (red.), Pergamon Press, Oxford, 154–172.
- PIERCE R. W., TURNER J. T., 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. Aquatic Sciences. 6, 139– 181.
- PINCKNEY J. L., ZINGMARK R. G., 1993. Modelling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystems. J. Phycol. 29, 396–407.
- POULIN M., WILLIAMS D. M., 1998. Conservation of diatom biodiversity, a perspective. 15th International Diatom Symposium, Abstracts, Western Australia, Perth. 69.
- PRICE H. J., BOYD K. R., BOYD C. M., 1988. Omnivorous feeding behavior of the Antarctic krill Euphausia superba. Mar. Biol. 97, 67–77.

- PRIDDLE J., 1990. The Antarctic planktonic ecosystem. [W:] Polar marine diatoms. MEDLIN L. K., PRIDDLE J. (red.) British Antarctic Survey, Cambridge. 25–34.
- PRIDDLE J., HEYWOOD R. B., THERIOT E., 1986. Some environmental factors influencing phytoplankton in the Southern Ocean around South Georgia. Polar Biol. 5, 65–79.
- QUETIN L. B., Ross R. M., 1985. Feeding by Antarctic krill, Euphausia superba, does size matter? [W:] Antarctic nutrient cycles and food webs. SIEGFRIED W. R., LAWS R. M. (red.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 372– 377.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1972. The biology of Paramoera walkeri Stebbing (Amphipoda) and the Antarctic subfast ice community. Pol. Arch. Hydrobiol. 19, 11–36.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1988a. Differences in the hydrology, biomass, and species distribution of plankton, fishes, and birds in the Bransfield Strait and the Drake Passage during FIBEX 1981 and SIBEX 1983/84. [W:] Antarctic ocean and resources variability. SAHRHAGE D. (red.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 214–218.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1988b. Bacteria on the body surface and in the stomach of krill (Euphausia superba Dana) (BIOMASS III). Pol. Polar Res. 9, 409–412.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., ZDANOWSKI M. K., 1989. Bacteria in krill (Euphausia superba Dana) stomach. Acta Protozoologica. 28, 87–90.
- RICHARDSON T. L., CULLEN J. J., 1995. Changes in buoyancy and chemical composition during growth of a coastal marine diatom, ecological and biogeochemical consequences. Mar. Ecol. Prog. Ser. 128, 77–90.
- RICHARDSON M. G., WHITAKER T. M., 1979. An Antarctic fastice food chain, observations on the interaction of the amphipod Pontogeneia antarctica Chevreux with ice-associated micro-algae. Br. Antarct. Surv. Bull. 47, 107– 115.
- REIMANN B. E. F., LEWIN J. C., VOLCANI B. E., 1966. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. II. The structure of the cell wall of Navicula pelliculosa (Breb.) Hilse. J. Phycol. 2, 74–84.
- RILEY G. A., 1944. The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the Earth as a whole. Am. Sci. 32
- RIVKIN R. B., DELACA T. E., 1990. Trophic dynamics in antarctic benthic communities. I. In situ ingestion of microalgae by Foraminifera and metazoan meiofauna. Mar. Ecol. Prog. Ser. 64, 129–136.
- RIVKIN R. B., PUTT M., 1987. Photosynthesis and cell division by Antarctic microalgae. comparison of benthic, planktonic and ice algae. J. Phycol. 23, 223–229.
- Ross R. M., QUETIN L. B., 1983. Spawning frequency and fecundity of the Antarctic krill Euphausia superba. Mar. Biol. 77, 201–205.
- Ross R. M., QUETIN L. B., 1986. *How productive are Antarctic krill*? BioScience, 36, 264–269.
- ROSS R. M., QUETIN L. B., KIRSCH E., 1988. Effect of temperature on development times and survival of early stages of Euphausia superba Dana. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 121, 55–71.
- ROUND F. E. 1971. Benthic marine diatoms. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 9, 83–139.
- ROUND F. E., CRAWFORD R. M., 1990. Phylum Bacillariophyta.
  [W:] Handbook of Protoctista. MARGULIS L., CORLISS J.
  O., MELKONIAN M., CHAPMAN D. J. (red.), Jones and Bartett, Boston. 574–596.
- ROUND F. E., CRAWFORD R. M., MANN D. G., 1990. The diatoms, biology & morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge. 1–747.
- SAKSHAUG E., HOLM-HANSEN O., 1986. Photoadaptation in Antarctic phytoplankton, Variations in growth rate, chemical composition and P vs I curves. J. Plankton Res. 8, 459–473.
- SAVIDGE G., PRIDDLE J., GILPIN L. C., BATHMANN U., MURPHY E. J., OWENS N. J. P., POLLARD R. T., TURNER D. R., VETH C.,

BOYD P. 1996. An assessment of the role of the marginal ice zone in the carbon cycle of the Southern Ocean. Antarctic Sci. 8, 349–358.

- SCHNACK S. B., 1985. Feeding by Euphausia superba and copepod species in response to varying concentrations of phytoplankton. [W:] Antarctic nutrient cycles and food webs. SIEGFRIED W. R., CONDY P. R., LAWS R. M. (red.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 311–323.
- SCHOPF T. J. M., 1987. Paleoceanografia. PWN, Warszawa. 1–270.
- SHEN H., ACKERMANN N. I., 1988. Wave induced sediment enrichment in ice cover. EOS. 69, 1262.
- SMAYDA T. J., 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 8, 353–414.
- SMETACEK V., SCHAREK R., NÖTHIG E. M., 1990. Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill [W:] Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. KERRY K. R., HEM-PEL G. (red.), Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 103– 114.
- SMITH W. O., NELSON D. M., 1985. Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: Spatial coherence with the density field. Science. 227, 163–166.
- SMITH W. O., NELSON D. M., 1986. Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean. Bio-Science. 36, 251–257.
- SOMMER U., 1994. *Planktonologie*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. 1–274.
- SOURNIA A., CHRÉTIENNOT-DINET M.-J., RICARD M., 1991. Marine phytoplankton, how many species in the world ocean? J. Plankton Res. 13, 1093–1099.
- SPIRIDONOV V. A., GRUZOV E. N., PUSHKIN A. F., 1985. Isledovanija staj Antarkticheskoj Euphausia superba (Crustacea, Euphausiacea) podo ldom. Zool. Zh.64,11, 1655–1660.
- SQUIRE V. A., 1990. Sea ice, its formation, distribution and properties. [W:] Polar marine diatoms. MEDLIN L. K., PRIDDLE J. (red.), British Antarctic Survey, Cambridge 3–8.
- STEEMAN-NIELSEN E., JENSEN E. A., 1957. The autotrophic production of organic matter in the oceans. Galathea Rep. 1, 49–124.
- STEPNIK R., 1982. All-year populational studies of the Euphausiacea (Crustacea) in the Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, Antarctic). Pol. Polar Res. 3, 49–68.
- STEVENS J. E., 1995. The Antarctic pack-ice ecosystem. BioScience. 45, 128–132.
- STRECH J. J., HAMNER P. P., HAMNER W. M., MICHEL W. C., COOK J., SULLIVAN C. W., 1988. Foraging behavior of antarctic krill Euphausia superba on sea ice microalgae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 44, 131–139.
- SUH H. L., 1988. Review on the reproduction, feeding and longevity of the Antarctic Krill, Euphausia superba. Bull. Korean Fish. Soc. 21, 303–310.
- SUH H. L., NEMOTO T., 1987. Comparative morphology of filtering structure of five species of Euphausia (Euphausiacea, Crustacea) from the Antarctic Ocean. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1, 72–83.
- SULLIVAN C. W., ARRIGO K. R., MCCLAIN C. R., COMISO J. C., FIRESTONE J., 1993. Distributions of phytoplankton blooms in the Southern Ocean. Science 262, 1832–1837
- SULLIVAN C. W., MCCLAIN C. R., COMISO J. C., SMITH W. O. Jr. 1988., Phytoplankton standing crops within an Antarctic ice edge assessed by satellite remote sensing. J. Geophys. Res. 93,C10, 12487–12498.
- TALBOT M. M. B., BATE G. C., CAMPBELL E. E., 1990. A review of the ecology of surf-zone diatoms, with special reference to Anaulus australis. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 28, 155–175.

- TANADA T., 1951. The photosynthetic efficiency of carotenoid pigments in Navicula minima. Americ. J. Bot. 38,
- TANOUE E., 1985a. Organic chemical composition of fecal pellet of the krill Euphausia superba Dana. I. Lipid composition. Trans. Tokyo Univ. Fish. 6, 125–134.
- TANOUE E., 1985b. Organic chemical composition of fecal pellet of the krill Euphausia superba Dana. II. Amino acid composition. Trans. Tokyo Univ. Fish. 6, 135–138.
- TANOUE E., HARA S., 1986. Ecological implication of fecal pellets produced by the Antarctic krill Euphausia superba in the Antarctic Ocean. Mar. Biol. 91, 359–369.
- TETT P., BARTON E. D., 1995. Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea? J. Plankton Res. 17, 1693–1704.
- THOMAS D. P., JIANG J., 1986. Epiphytic diatoms of the inshore marine area near Davis Station. Hydrobiol. 140, 193– 198.
- THURMAN V., 1982. Zarys oceanologii. Wyd. Morskie, Gdańsk, 1–553.
- TILZER M. M., ELBRÄCHTER M., GIESKES W. W., BEESE B., 1986. Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. Polar Biol. 5, 105– 111.
- Toggweiler J. R., 1994. The oceans overturning circulation. Physics Today. 11, 45–50.
- TOKARCZYK R., 1986. Annual cycle of chlorophyll a in Admiralty Bay 1981–1982 (King George, South Shetlands). Pol. Arch. Hydrobiol. 33, 177–188.
- TRANTER D. J., 1982. Interlinking of physical and biological processes in the Antarctic Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. 20, 11–35.
- TRÉGUER P., NELSON D. M., VAN BENNEKOM A. J., DEMASTER D. J., LEYNAERT A., QUÉGUINER B., 1995. The silica balance in the World Ocean, a reestimate. Science. 268, 375– 379.
- TURKIEWICZ M., 1995. Characterisation of some digestive enzymes from Euphausia superba Dana. [W:] Microbiology of Antarctic marine environments and krill intestine, its decomposition and digestive enzymes. RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., DONACHIE S. P. (red.), Department of Antarctic Biology PAS, Warsaw, 197–254.
- UCHIDA M., KAWAMURA T., 1995. Production of growth-promoting materials for marine benthic diatoms, Cylindrotheca closterium and Nitzschia ramossima, during microbial decomposition of Laminaria thallus. J. Mar. Biotechnol. 2, 73–77.
- URIBE E., 1982. Influence of the phytoplankton and primary production of the Antarctic waters in relationship with the distribution and behaviour of krill. INACH Sci. Ser. 28, 147–163.
- VORONINA N. M., 1984. Ekosistemy pelagiali Juzhnogo Okeana. Nauka, Moskva. 1–206.
- VORONINA N. M., 1989. Productivity of the Antarctic pelagic zone. Proceedings of the 21 EMBS, Gdańsk. 14–19 September 1986, 485–489.
- VORONINA N. M., SUKHANOVA I. N., 1976. Sostav pishchi u massovyh vidov rastitelnojadnyh kopepod Antarktiki. Okeanologija. 16(6), 1082–1086.
- WALSBY A. E., REYNOLDS C. S., 1980. Sinking and floating.
  [W:] The physiological ecology of phytoplankton. MORRIS I. (red.), Blackwells, Oxford. 371–412.
- WASIK A., MIKOŁAJCZYK E., LIGOWSKI R., 1996. Agglutinated loricae of some Baltic and Antarctic Tintinnina species (Ciliophora). J. Plankton Res. 18, 1931–1940.
- WATANABE K., 1988. Sub-ice microalgal strands in the Antarctic coastal fast ice area near Syowa Station. Jpn. J. Phycol. (Sôrui). 36, 221–229.
- WATANABE K., SATOH H., 1987. Seasonal variations of ice algal standing crop near Syowa Station, East Antarctica, in 1983/84. Bull. Plankton Soc., Japan. 34, 143–164.
- WEBER L. H., EL-SAYED S. Z., 1987. Contributions of net, nanoand picoplankton to the phytoplankton standing crop

and primary productivity in the Southern Ocean. J. Plankton Res. 9, 973–994.

- WEEKS W. F., ACKLEY S. F., 1982. The growth, structure, and properties of sea ice. CRREL Monograph 82–1, US Army Cold Regions Res. and Eng. Lab., Hanover, N. H. 1– 130.
- WEISSENBERGER J., 1992. Die Lebensbedingungen in den Solekanälchen des antarktischen Meereises. Ber. Polarforsch. 111, 1–159.
- Wells M. L., 1994. Pumping iron in the Pacific. Nature. 368, 295–296.
- WHITAKER T. M., 1977. Sea ice habitats of Signy Island (South Orkneys) and their primary productivity. [W:] Adaptations within Antarctic ecosystems. LLANO G. A. (red.), Gulf Publ., Houston. 75–82.
- WHITAKER T. M., 1982. Primary production of phytoplankton off Signy Island, South Orkneys, the Antarctic. Proc. Royal Soc., London. B, 214, 169–189.
- WILSON D. L., SMITH W. O. Jr., NELSON D. M., 1986. Phytoplankton bloom dynamics of the western Ross Sea ice edge. 1. Primary productivity and species-specific production. Deep-Sea Res. 33, 1375–1387.

- WITEK Z., PASTUSZAK M., GRELOWSKI A., 1980. The phenomena of local phytoplankton decline during vegetative period in western Antarctic. ICES c. m. 1980/L. 1–14.
- WITEK Z., PASTUSZAK M., GRELOWSKI A., 1982. Net-phytoplankton abundance in western Antarctic and its relation to environmental conditions. Meeresforsch. 29, 166–180.
- WOOD A., 1985. Adaptation of photosynthetic apparatus of marine ultraphytoplankton adapted to natural light fields. Nature. 316, 253–255.
- ZAKRZEWSKI W. 1982. Lody na morzach. Wydawnictwo Morskie, Gdańsk. 1–313.
- ZHU GENHAI, 1989. Diet analysis of Antarctic krill Euphausia superba Dana. Acta Oceanologica Sinica. 8, 457-462.
- ZIELINSKI U., GERSONDE R., 1997. Diatom distribution in Southern Ocean surface sediments (Atlantic sector), Implications for paleoenvironmental reconstructions. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 67, 3–17.
- ZIELINSKI K., 1990. Bottom macroalgae of the Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands, Antarctica). Pol. Polar Res. 11, 95–131.
- ZWALLY H. J., PARKINSON C. L., COMISO J. C., 1983. Variability of Antarctic sea ice and changes in carbon dioxide. Science 220, 1005–1012.