

KRYSTYNA WIKTOR
Morski Instytut Rybacki
Świnoujście

Produkcja planktonu w Oceanie Atlantyckim

W ostatnich latach problemy produkcji biologicznej mórz i oceanów znalazły się w centrum zainteresowania opinii światowej. Jest to związane z koniecznością zapewnienia bazy pokarmowej na najbliższą przyszłość dla wzrastającej w szybkim tempie ludności, jak i z dążeniami do usunięcia występującego obecnie w niektórych częściach świata tak zwanego „głodu białkowego”.

Oceany i morza, zajmujące ponad 70% powierzchni całej kuli ziemskiej, były dotychczas jeszcze eksploatowane w zbyt małym stopniu, udział produktów wydobywanych z morza w zaspokajaniu potrzeb odżywczych całej ludności świata był — i mimo obserwowanego w ostatnim dziesięcioleciu silnego wzrostu — jest jeszcze dotychczas bardzo mały w stosunku do udziału lądowej produkcji pokarmu. W obecnej chwili w przybliżeniu zaledwie 20% ogólnego zapotrzebowania na białka jest pokrywane z produkcji mórz i oceanów. Żeby jednak zdać sobie sprawę z tego, w jakim zakresie i w jakiej mierze możemy liczyć na zaspokajanie naszych potrzeb pokarmowych w oparciu o płony mórz i oceanów, musimy mieć jak najdokładniejsze rozeznanie w bazie surowcowej, jaką możemy dysponować oraz w możliwościach jej uzupełnienia. Stąd też wyłoniła się w ostatnich latach konieczność dokładniejszego poznania nie tylko zasobów rybnych, będących głównym przedmiotem zainteresowania, ale i pośrednich ogniw produkcji. Konieczne stało się prześledzenie całego procesu produkcyjnego, jaki ma miejsce w oceanach, począwszy od organizmów zdolnych do wiązania związków nieorganicznych w żywą substancję organiczną w procesie fotosyntezy poprzez ogniwa pośrednie aż do produktu, w chwili obecnej najbardziej interesującego z punktu widzenia bezpośredniego zużytkowania przez człowieka ryb jako pokarmu.

Pociąga to za sobą konieczność wzmożenia badań, które obejmą całe przestrzenie oceanów i zmierzać będą do oszacowania zapasów żywej substancji organicznej, tempa uzupełniania tych zapasów, lokalizacji rejonów najbardziej produktywnych itp., celem wprowadzenia możliwie najracjonalniejszej ich eksploatacji.

Pierwszym ogniwem leżącym u podstaw wszystkich dalszych procesów przetwórczych, jakie zachodzą w morzach i oceanach, jest działalność planktonu roślinnego polegająca na wiązaniu substancji nieorganicznych w żywą materię organiczną w procesie fotosyntezy. Drugim bardzo istotnym ogniwem jest bezpośredni, chociaż nie wyłączny, odbiorca fitoplanktonu — zooplankton. Ogromne znaczenie zespołu plank-

tonu w życiu oraz w przemianach energetycznych w oceanach można w pełni docenić, o ile weźmie się pod uwagę, że w otwartych oceanach życie koncentruje się przede wszystkim w toni wodnej. Nie jest również bez znaczenia fakt, że w ostatnich latach przy szybko wzrastającym ogólnym wyłowieniu ryb, udział ryb planktonożernych, głównie ryb śledziowatych, stale wzrasta (Tab. I). W związku z tym zagadnienia związane z produkcją planktonu nabierają coraz to większej wagi.

Tabela I

Udział ryb planktonożernych* w ogólnej masie połowów światowych w latach 1957—1962 (wg danych FAO, Yearbook of fishery statistics 1962)

Participation of plankton-eating fish* in the total mass of world fish catches during the period from 1957—1962 (after FAO data — Yearbook of fishery statistics 1962)

Połowy ryb Fish catches	Lata — Years					
	1957	1958	1959	1960	1961	1962
Ogółem (w milionach ton) Total (in millions of tons)	27,6	28,2	31,4	34,5	37,8	40,4
Planktonożernych* (w milionach ton) Plankton-eating* (in millions of tons)	7,33	7,50	9,10	10,31	12,61	14,66
Udział ryb planktonożer- nych w połowach (procent) Participation of plankton- -eating fish in catches (per cent)	26,5	26,6	29,0	29,8	33,3	36,2

* Jako ryby typowo planktonożerne przyjęto jedynie śledziowate. Dlatego udział ryb planktonożernych w połowach jest bezwzględnie nieco większy, niż to wykazują powyższe dane. Nie uwzględniono połowów np. makreli, ostroboków i innych ryb niewyodrębnionych w statystykach FAO.

* Only *Clupeidae* were taken as typically plankton-eating fish, and therefore the participation of plankton-eating fish in catches is undoubtedly slightly greater than that shown by the above data. Catches of for instance mackerel, horse mackerel and others not distinguished separately in FAO statistics were not taken into consideration.

W niniejszym artykule zajmę się zagadnieniami związanymi w pierwszym rzędzie z rozmieszczeniem planktonu oraz czynnikami warunkującymi jego produkcję w różnych rejonach, najlepiej w chwili obecnej pod tym względem poznanego, Oceanu Atlantyckiego.

Przez długie lata utrzymywał się pogląd, że największe bogactwo życia skupia się w morzach szelfowych lub w strefach przybrzeżnych oceanów, w pobliżu płyt kontynentalnych. Otwarte przestrzenie oceanów miało cechować raczej ubóstwo życia. W miarę jednak obejmowania systematycznymi badaniami coraz to szerszych rejonów oceanów, pogląd ten ulegał powoli zmianom. Okazało się, że również i w otwartych wodach oceanów można wyróżnić rejony, które swym bogactwem nie ustępują morzom szelfowym, a z drugiej strony okazało się rów-

niez, że całe partie niektórych wód przybrzeżnych należy zaliczyć do wód nader ubogich.

Zróżnicowanie wód Oceanu Atlantyckiego pod względem wielkości biomasy zooplanktonu przedstawia mapa (Fig. 1). Mapa ta została sporządzona w oparciu o dane opracowane przez FAO (Laevastu 1961), wyniki ostatnich wypraw radzieckich na te wody (Sorokin i Kljaštorin 1961, Kanaeva 1962) oraz o mapę Friedricha (Friedrich 1950) sporządzoną przez niego wprawdzie na podstawie dużo starszych i niekompletnych danych, jednak, co podkreślają niejed-

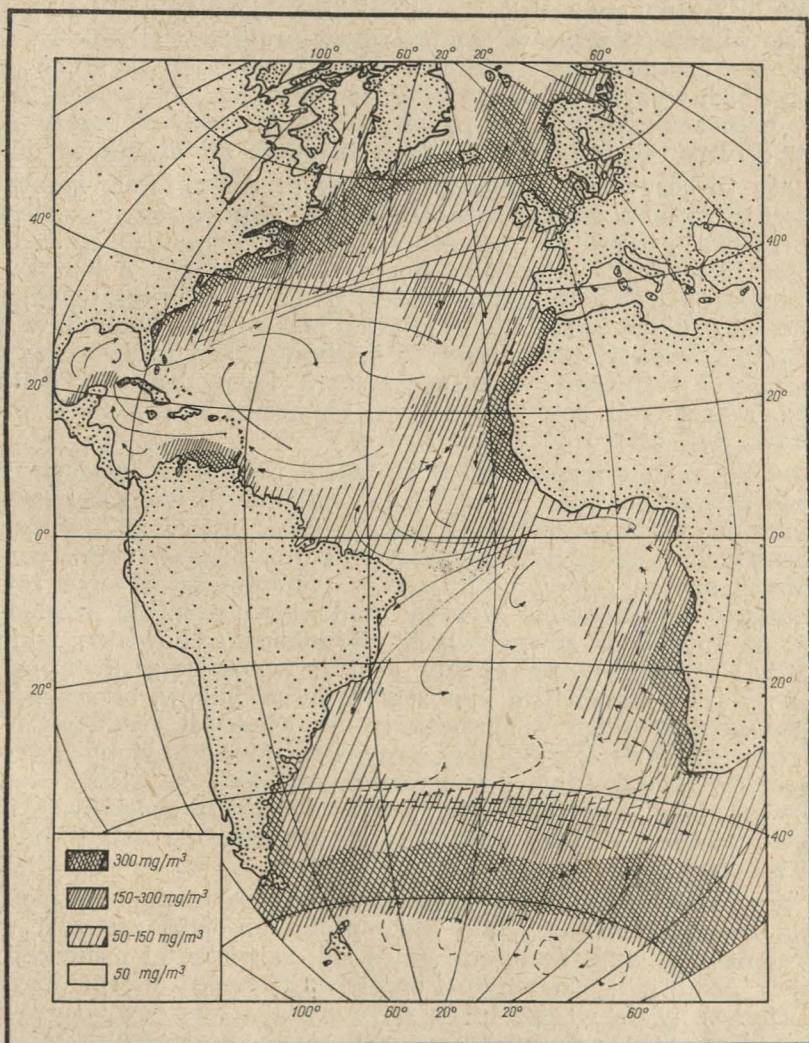


Fig. 1. Biomasa zooplanktonu w powierzchniowej (300 m) warstwie wód Oceanu Atlantyckiego (wg Friedrich 1950, Laevastu 1961, Kanaeva 1962)

Biomass of zooplankton in the surface (300 m) layer of water of the Atlantic Ocean (after Friedrich 1950, Laevastu 1961, Kanaeva 1962)

nokrotnie różni badacze (Furnestin 1956, Sorokin i Kljaštirin 1961, Kanaeva 1962), potwierdzoną w głównych zarysach przez późniejsze badania.

Jak wynika z przedstawionej mapy (fig. 1), wody Atlantyku są pod względem wielkości biomasy zooplanktonu bardzo zróżnicowane. Można tu wyróżnić rejony, w których biomasa w powierzchniowej, 300-metrowej warstwie wody przekracza 300 mg/m^3 oraz rejony bardzo ubogie obejmujące ogromne powierzchnie oceanu, gdzie biomasa zooplanktonu nie przekracza 50 mg/m^3 , a niejednokrotnie wynosi jedynie kilkanaście miligramów w 1 m^3 .

Ogólnie można stwierdzić, że największą biomasa zooplanktonu cechują się rejony położone w pobliżu równoleżników 60° (tak N, jak S), jak również niektóre wody szelfowe czy przybrzeżne, jak np. u północno-zachodnich wybrzeży Ameryki Północnej, zachodnich wybrzeży Europy czy północno-zachodnich i południowo-zachodnich wybrzeży Afryki. Pasy w okolicy równoleżnika 20° (S i N) należą do wyjątkowo ubogich.

Należy tu oczywiście zaznaczyć, że tak przedstawia się sprawa rozmieszczenia zooplanktonu jedynie w bardzo uproszczonym, orientacyjnym schemacie. Układ poszczególnych pasów obrazujących określone wielkości biomasy zooplanktonu ma w południowym Atlantyku bardziej regularny, równoleżnikowy przebieg niż w Atlantyku północnym. Ponadto cały układ przesunięty jest na półkuli południowej w stronę mniejszych szerokości niż na półkuli północnej. Jest to związane w dużej mierze z różnicami w rozmieszczeniu lądów na obu półkulach, a także, związanymi poniekąd z tym, różnicami w przebiegu prądów. Do sprawy tej jeszcze później powrócę.

Poznanie rozmieszczenia biomasy zooplanktonu w wodach Atlantyku nie zawsze pozwala na wysnucie wniosków o wielkości produkcji zooplanktonu w danym rejonie. Samo jednak ustalenie i wydzielenie stref bogatych i ubogich w plankton ma już dużą wartość, ponieważ przekonano się, że rejony obfitujące w plankton są na ogół rejonami odznaczającymi się ogólnie wysoką produktywnością. Ze względu natomiast na różnice w zewnętrznych warunkach środowiska, jakie występują w różnych rejonach oceanu, a które wpływają zarówno na skład gatunkowy jak i metabolizm poszczególnych osobników, biomasa nie daje często bezpośrednich wskazówek co do wielkości produkcji i natężenia procesów produkcyjnych w danym rejonie, co byłoby dla poznania procesów produkcyjnych w oceanach wartością najistotniejszą. Niestety, w chwili obecnej brak jest jeszcze dostatecznie pewnych, a przy tym prostych metod pozwalających na bezpośrednie szacowanie produkcji zooplanktonu.

W przypadku natomiast planktonu roślinnego istnieje możliwość szacowania nie tylko biomasy, ale także produkcji, jaka zachodzi w różnych rejonach oceanu. Dane odnoszące się do wielkości produkcji pierwotnej w Atlantyku północnym i środkowym przedstawione zostały na mapie (fig. 2), gdzie wzdłuż kilku wybranych przekrojów, poprowadzonych na różnych szerokościach geograficznych przez Atlantyck, została zaznaczona wielkość produkcji fitoplanktonu wyrażona w gramach $\text{C/m}^2/\text{dzień}$. Zamieszczone dane odnoszą się, w miarę możliwości, do okresów maksymalnej w danym rejonie produkcji fitoplanktonu. Do sporządzenia tej mapy posłużyłam się danymi opublikowanymi przez Steemanna Nielsena (1953), Sorokina i Kljaštiri-

na (1961), Kljaštorina (1964), oraz danymi z rejsów badawczych „Discovery II” i „Crawford” z lat 1957—1959, wg sprawozdań IGY World Data Center — Oceanography (1961).

Najniższe wartości produkcji fitoplanktonu obserwuje się w Morzu Sargassowym (0,05—0,08 g C/m²/dzień); stosunkowo małą produkcją, chociaż wyższą niż w Morzu Sargassowym, cechuje się rejon wód między równikiem a równoleżnikiem około 30° N (0,1—0,3 g C/m²/dzień).

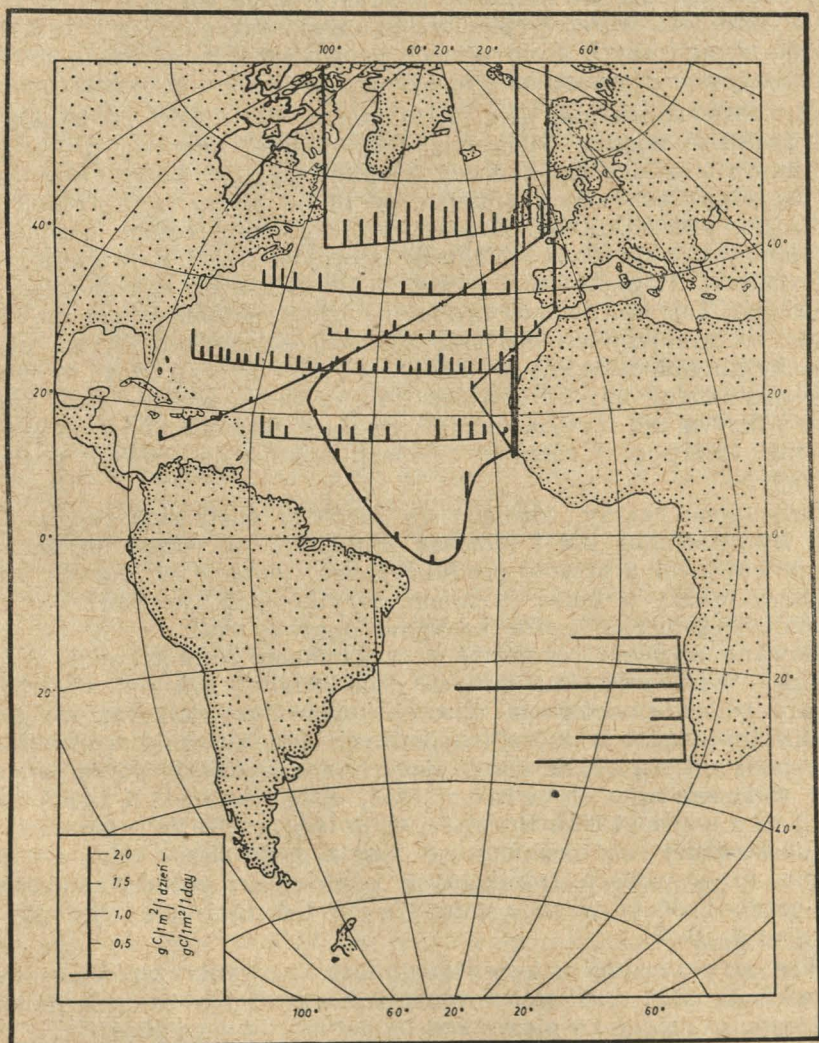


Fig. 2. Produkcja fitoplanktonu w wodach Oceanu Atlantyckiego (wg Steemann Nielsen 1953, Sorokin, Kljaštorin 1961 oraz danych IGY 1961)

Phytoplankton production in the Atlantic Ocean (after Steemann Nielsen 1953, Sorokin, Kljaštorin 1961 and IGY 1961 data)

Natomiast wody położone między równoleżnikami 40° N a 60° N odznaczają się wysoką produkcją dobową, podobnie jak wody u północno-zachodnich i południowo-zachodnich wybrzeży Afryki, gdzie produkcja fitoplanktonu przekracza nawet 3 g C/m²/dzień. Ostatnio wymienione rejony, zwłaszcza wody w rejonie Zatoki Wielorybiej, uważane są za najbardziej produktywne ze wszystkich wód oceanicznych. Brak dotychczas jeszcze dostatecznej ilości badań nie pozwala na przeprowadzenie porównań wielkości produkcji pierwotnej w wodach Atlantyku południowego. Jednak szereg danych, jak np. dane Kljaštorina (1964) odnoszące się do wielkości produkcji fitoplanktonu w tych rejonach w 1 m³ wód warstwy powierzchniowej, wskazuje, że i tutaj wody położone w mniejszych szerokościach geograficznych są stosunkowo mało produktywne z wyjątkiem niektórych akwenów przybrzeżnych.

Przy porównaniu map (fig. 1, 2) można stwierdzić, że istnieje wyraźna zgodność między wielkością maksymalnej dobowej produkcji fitoplanktonu a wielkością biomasy zooplanktonu w danym rejonie. Należy tu jednak od razu nadmienić, że mimo wyraźnej korelacji zgodność ta nie jest absolutna. Zaznaczają się pewne różnice umiejscowienia rejonów o największej biomasy zooplanktonu i największej dobowej produkcji fitoplanktonu, zwłaszcza w większych szerokościach geograficznych. Tak np. dobową produkcję fitoplanktonu osiąga największe wartości w mniejszych nieco szerokościach geograficznych niż biomasa zooplanktonu (odpowiednio w okolicy 50° N i 60° N). Może to być spowodowane między innymi również tym, że rejon maksymalnej produkcji nie pokrywa się z rejonem maksymalnej akumulacji lub akumulacja może mieć miejsce w różnych rejonach oceanu na różnych poziomach troficznych.

Wymienione rejony, różniące się zarówno wielkością produkcji dobowej fitoplanktonu jak i biomasą zooplanktonu, różnią się także samym przebiegiem procesów produkcyjnych, tempem produkcji, jej rozkładem w czasie, a także stopniem zużytkowania wytworzonej żywej substancji organicznej przez następne ogniwa troficzne. Może to być spowodowane zarówno różnicami w warunkach zewnętrznych środowiska, jak i właściwościami samych organizmów. Tak np. stwierdzono, że tempo podziału wiciowców (*Coccolithophoridae*) stanowiących główny składnik fitoplanktonu mórz tropikalnych jest znacznie wolniejsze niż tempo podziału okrzemek dominujących w planktonie strefy umiarkowanej (Steemann, Nielsen 1953, Sorokin i Kljaštorin 1961, Teixeira 1963). Prowadzi to do tego, że o ile w wodach strefy umiarkowanej ilość organicznego węgla może się w ciągu 24 godzin podwoić, to w wodach tropikalnych północno- i południowo-równikowego prądu ilość ta wzrasta zaledwie od 1/6 do 1/3, a więc 15—30% (Bernard 1957).

Jakie są przyczyny tak wielkiego zróżnicowania zarówno biomasy zooplanktonu jak i wielkości produkcji pierwotnej w wodach Atlantyku oraz idących tak daleko nieraz korelacji tych dwu wielkości?

Czynnikami rządzącymi produkcją fitoplanktonu są w pierwszym rzędzie: a) temperatura wody, b) światło, c) ilość soli biogenicznych. Natomiast czynnikami rządzącymi produkcją zooplanktonu są z kolei: a) temperatura wody, b) dostatek pokarmu, a więc dla zooplanktonu roślinożernego — dostatek fitoplanktonu. Prócz wymienionych na obydwie zespoły działają jeszcze inne czynniki biologiczne, w pierwszym

rzędzie zerowanie zwierząt planktonowych, względnie mało jeszcze poznane oddziaływanie jednych populacji na inne, m. in. za pośrednictwem wytwarzanych metabolitów i inne.

Wody mórz i oceanów stanowią pod względem wymienionych czynników fizyko-chemicznych środowisko bardzo zróżnicowane. Zróżnicowanie to ma miejsce zarówno w kierunku pionowym od powierzchni do dna jak i w kierunku poziomym — od równika ku biegunom (Demel 1951, Zenkovič 1956). Właściwości fizyczne wody takie jak temperatura w strefie eufotycznej, czy głębokość przenikania energii świetlnej, natężenie światła i jego skład na różnych głębokościach w danym rejonie oceanu jest związane w znacznej mierze, chociaż nie wyłącznie, z szerokością geograficzną.

Zakres temperatur notowanych w powierzchniowych wodach oceanów jest bardzo szeroki: od -2° do $+30^{\circ}\text{C}$. Tak wielkie różnice w warunkach termicznych muszą wpływać na przebieg procesów produkcyjnych zachodzących w różnych rejonach oceanu. Temperatura wody wpływa bowiem w bardzo szerokim zakresie na metabolizm organizmów wodnych, reguluje tempo wzrostu, rozwoju i długość życia. Zwierzęce organizmy planktonowe należące nieraz do blisko spokrewnionych jednostek systematycznych, mimo istnienia pewnych genetycznych adaptacji termicznych (Kinne 1963), w wodach o wyższej średniej temperaturze rocznej, osiągają na ogół mniejsze wymiary, szybciej dojrzewają i wcześniej zaczynają się rozmnażać niż organizmy wód chłodnych strefy borealnej czy arktycznej. Żyją one jednak krócej i odznaczają się mniejszą płodnością. W związku z tym w morzach chłodnych może utrzymywać się stosunkowo duża biomasa przy niższej produkcji dobowej niż w morzach gorących; stosunek produkcji do biomasy może być i jest w różnych rejonach oceanu różny.

Temperatura wody wpływa w dużej mierze regulująco nie tylko na przebieg procesów życiowych roślin czy zwierząt; wpływa ona również na przebieg procesów czysto fizycznych i chemicznych, jakie zachodzą w samym środowisku wodnym, takich jak rozpuszczalność gazów oraz soli mineralnych, szybkość wiązania i transformacji związków chemicznych ważnych dla procesów życiowych organizmów wodnych.

Również intensywność doprowadzania energii słonecznej (cieplnej i świetlnej) na powierzchnię oceanów nie jest w różnych szerokościach geograficznych jednakowa. Wiąże się z tym również głębokość warstwy naświetlonej, a więc eufotycznej, która decyduje o przestrzeni, w jakiej zachodzą procesy produkcyjne. Głębokości warstwy eufotycznej nie można jednak wiązać wyłącznie z położeniem geograficznym.

W wodzie czystej pozbawionej zawiesin zasięg promieni świetlnych zależy od ich kąta padania. W związku z tym grubość warstwy eufotycznej jest na ogół większa w małych szerokościach geograficznych niż w dużych szerokościach, gdzie promienie świetlne padają ukośnie pod mniejszym kątem na powierzchnię wody; duża ich część zostaje odbita do atmosfery, a promienie przenikające do wody zachowują kierunek zgodny z prawami optyki. Wskutek tego, pomimo że promień świetlny może przebywać tą samą drogą w różnych szerokościach geograficznych, wnika na mniejszą głębokość przy biegunach niż przy równiku. Głębokość ta, teoretyczna, może być jeszcze zmniejszona ilością zawiesin czy to pochodzenia organicznego (żywy lub martwy plankton), czy nieorganicznego (muł, piasek). Stąd w tych samych szeroko-

ściach geograficznych grubość warstwy eufotycznej w różnych punktach mórz i oceanów może być różna, przy tym ilość planktonu w powierzchniowych warstwach wody jest odwrotnie proporcjonalna do głębokości przenikania światła (Steemann Nielsen 1953). Grubość warstwy eufotycznej, tj. warstwy, w której natężenie światła wynosi przynajmniej 1% natężenia notowanego na powierzchni wody, waha się w morzach i oceanach w szerokości granicach: od około 8—9 m w Morzu Białym do 60—70 m w Morzu Sargassowym. Wprawdzie światło słoneczne przenika znacznie dalej w głąb oceanów, pewne ilości promieniowania świetlnego wykazują klisze fotograficzne nawet na głębokościach 1000 i 1500 m, jednak natężenie jego jest zbyt małe, by procesy fotosyntezy mogły na tych głębokościach zachodzić lub w ogóle zostać wzbudzone.

Tak więc grubość warstwy eufotycznej w dużych szerokościach geograficznych może być — i na ogół jest — kilkakrotnie mniejsza niż w małych szerokościach geograficznych, w wodach tropikalnych. W związku z tym w wodach strefy umiarkowanej i obszarów przybiegunowych procesy produkcyjne są ograniczone do niewielkiej jedynie przestrzeni, podczas gdy w wodach tropikalnych produkcja jest bardziej rozproszona, co nie pozostaje oczywiście bez dalszych konsekwencji.

Wraz ze zmianą położenia geograficznego zmienia się nie tylko grubość warstwy eufotycznej, fotosyntetyzującej; w miarę przesuwania się od równika ku biegunom zmieniać się może również — w otwartych wodach oceanów — położenie warstwy, w której procesy fotosyntezy przebiegają najintensywniej. Warstwa ta, podobnie jak zasięg promieni świetlnych, przesuwa się na coraz to mniejsze głębokości. Intensywność bowiem fotosyntezy, pomijając samą zawartość chlorofilu i stosunek poszczególnych barwników w komórkach roślinnych, zależy w dużej mierze od intensywności światła, przy czym hamująco na procesy fotosyntezy działa zarówno zbyt mała jak i zbyt duża intensywność światła. W większych szerokościach geograficznych warstwa najintensywniejszej fotosyntezy znajduje się na ogół na głębokości 5—6 m, podczas gdy w wodach okolic przyrównikowych Atlantyku przesuwa się ona na głębokości 20—30 m, licząc od powierzchni (Sorokin i Kljaštirin 1961).

Wraz z szerokością geograficzną i zmieniającym się kątem padania promieni świetlnych zmienia się nie tylko zasięg w głąb oceanu, ale także barwa i skład światła. Fakt ten nie jest obojętny dla procesów życiowych, biorąc pod uwagę, że nie tylko ilości, ale i jakość światła odgrywa w procesach fotosyntezy zasadniczą rolę (Strickland 1958).

Tak więc z wymienionych poprzednio czynników zewnętrznych środowiska wpływających na przebieg procesów życiowych dwa — temperatura wody i głębokość przenikania światła zależą w dużej mierze, chociaż jak to podkreślałem nie wyłącznie, od szerokości geograficznej, położenia danego rejonu oceanu na kuli ziemskiej. Poza różnicami w bezwzględnych wartościach tych czynników inna jeszcze ich cecha — zakres wahań w cyklu rocznym — powoduje znaczne różnice w przebiegu procesów produkcyjnych w różnych szerokościach geograficznych oceanów.

Zakres wahań temperatury wody i ilości energii słonecznej doprowadzanej na powierzchnię wód Oceanu Atlantyckiego w cyklu rocznym przedstawiony został na figurze 3A. Na figurze 3B naniesiony został

zakres wahań w cyklu rocznym zagęszczenia planktonu w różnych szerokościach geograficznych wzdłuż południka 30°. (Południk ten przebiega niemal przez środek Atlantyku, tak że można się spodziewać, iż wody ciągnące się wzdłuż niego obrazują stosunkowo najlepiej zjawiska zachodzące w otwartych wodach oceanu, bez perturbacji wywołanych ewentualnym wpływem bliskości płyt kontynentalnych). Jak

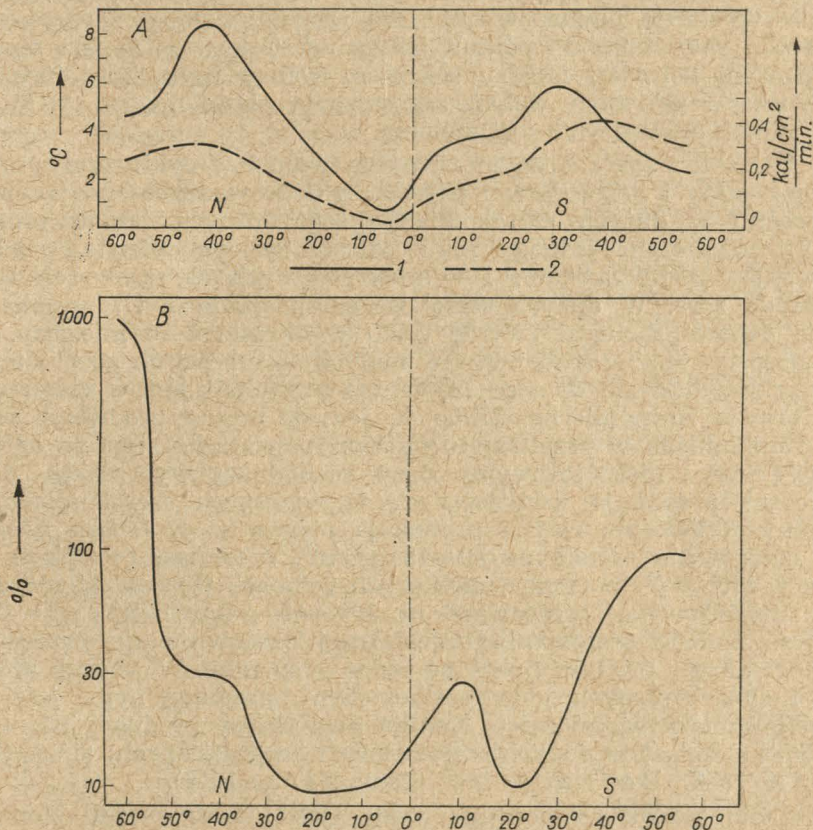


Fig. 3. Roczny, względny zakres wahań w Oceanie Atlantyckim

A — temperatury wody w warstwie powierzchniowej i ilości energii słonecznej doprowadzanej na powierzchnię wód (wg Sverdrup, Johnson, Fleming 1942), B — biomasy planktonu (wg Friedrich 1950), 1 — temperatura wody, 2 — energia słoneczna

Annual relative range of fluctuations in the Atlantic Ocean

A — water temperature in the surface layer and amount of solar energy conducted to the surface of the water (after Sverdrup, Johnson, Fleming 1942), B — biomass of plankton (after Friedrich 1950), 1 — water temperature, 2 — solar energy

wynika z przedstawionych wykresów w niskich szerokościach geograficznych zakres wahań zarówno temperatury wody jak i ilości energii słonecznej, doprowadzanej na powierzchnię oceanu w cyklu rocznym, jest bardzo mały. Największe różnice tych czynników w cyklu rocznym występują w Oceanie Atlantyckim w wodach położonych między równo-
leżnikami 40°N i 50°N oraz 30°S i 40°S. Podobnie jak zakres wahań

temperatury wody i ilości doprowadzanej na powierzchnię oceanu energii słonecznej tak i zakres wahań zagęszczenia planktonu w cyklu rocznym jest w małych szerokościach geograficznych najmniejszy, przy czym analogicznie jak w przypadku omawianych powyżej czynników (temperatury wody i ilości energii słonecznej), cały układ symetrii jest na wykresie (fig. 3B) przesunięty w stosunku do równika na północ. Największe natomiast wahania w zagęszczeniu planktonu w cyklu rocznym zachodzą nie w strefie umiarkowanej, lecz w pobliżu biegunów, co odnosi się przede wszystkim do półkuli północnej. Tak więc można doszukać się znacznej korelacji między zakresem wahań czynników fizycznych środowiska a zakresem wahań zagęszczenia planktonu w cyklu rocznym, jednak analogia nie jest zupełna.

W związku z tak znacznym zakresem wahań w cyklu rocznym temperatury wody i ilości energii słonecznej doprowadzanej na powierzchnię oceanu w dużych szerokościach geograficznych tempo produkcji jest na przestrzeni jednego roku bardzo nierównomierne, produkcja odbywa się jakby skokami i w niekorzystnych okresach roku spada niemal do zera. W dużych szerokościach geograficznych wysoka produkcja dobowa zachodzi zwykle tylko w okresie 4—6 miesięcy. Mała zmienność warunków środowiska w małych szerokościach geograficznych może przyczyniać się do tego, że tempo produkcji jest w ciągu całego roku prawie równomierne. Mimo to jednak roczna produkcja w wodach tropikalnych w przeliczeniu na 1 m^2 powierzchni jest na ogół niższa (wyjąwszy niektóre rejony przy zachodnich wybrzeżach Afryki) niż roczna produkcja wód leżących w większych szerokościach geograficznych. Tak np. roczna produkcja pierwotna w Morzu Sargassowym oszacowana została na $50\text{—}75\text{ g C/m}^2$, natomiast produkcję pierwotną w Morzu Północnym i niektórych rejonach Oceanu Atlantyckiego strefy umiarkowanej oszacowano na $100\text{—}150\text{ g C/m}^2$ (Steele 1964). Wraz ze zmianą szerokości geograficznej obserwuje się przesuwanie głównego okresu produkcyjnego na różne pory roku. W wodach arktycznych i subarktycznych głównym okresem produkcyjnym jest lato, w strefie umiarkowanej często bywają dwa okresy produkcyjne: wiosna i jesień, natomiast w małych szerokościach geograficznych: zima (Furnestin 1956, Bernard 1957, Cushing 1959).

Zarówno jednak temperatura wody, jak i ilość energii słonecznej doprowadzanej na powierzchnię oceanu nie są same w sobie czynnikami decydującymi wyłącznie o wielkości produkcji w poszczególnych częściach oceanu, chociaż znaczenie ich jest ogromne. Czynniki te, jak to zaznaczałam, rozkładają się na ogół strefowo, natomiast rejony odznaczające się wysoką produkcją pierwotną i dużą biomasą zooplanktonu można znaleźć w różnych szerokościach geograficznych; niejednokrotnie w tych samych szerokościach geograficznych można znaleźć rejony zarówno bardzo produktywne jak i bardzo ubogie (fig. 1 i 2). Przebieg linii łączących rejony o podobnej biomase planktonu czy zbliżonej wielkości produkcji pierwotnej nie pokrywa się ani z przebiegiem pasów klimatycznych, ani z przebiegiem jakichkolwiek innych linii, czy podziałów geograficznych.

Z wymienionych poprzednio fizyko-chemicznych czynników środowiska wpływających na produkcję fitoplanktonu (temperatura wody, światło i ilość soli biogenicznych) na pierwszy plan wysuwa się właśnie rola soli biogenicznych. Chodzi tu głównie o fosforany, azotany i krze-

miany, a ściślej mówiąc — o ilości i tempie uzupełniania tych soli w eufotycznej warstwie oceanów. Plankton roślinny, rozwijając się w środowisku wodnym, czerpie z tego środowiska rozpuszczone w wodzie sole mineralne. W miarę wyczerpywania się soli pokarmowych zapasy ich muszą być uzupełniane, w przeciwnym bowiem razie produkcja staje się wolniejsza, a następnie w skrajnym przypadku niemal całkowicie ustaje.

Pierwszym źródłem uzupełniania soli pokarmowych w oceanach jest dopływ soli biogenicznych z ładu za pośrednictwem rzek. Znaczenie tego źródła uzupełniania jest niewielkie. Może mieć ono lokalne znaczenie, w pobliżu ujść większych rzek takich jak Amazonka, Kongo czy Niger. Zasadniczym źródłem uzupełniania soli pokarmowych w szerokich przestworzach oceanów jest ich regeneracja z obumarłych organizmów i produktów przemiany materii organizmów żywych. O ile produkcja fitoplanktonu zachodzi głównie w przypowierzchniowych warstwach oceanu, o tyle regeneracja soli pokarmowych następuje w przeważającej mierze w strefie głębokowodnej. Odnosi się to szczególnie do wód położonych w większych szerokościach geograficznych. Warunkiem więc uzupełniania zapasów soli pokarmowych w warstwie produkcyjnej jest wynoszenie wód głębinowych zasobnych w te sole w strefę eufotyczną. Dzieje się to przede wszystkim dzięki pionowym ruchom wody.

Jeśli wrócimy do mapy, na której zostało zobrazowane rozmieszczenie biomasy zooplanktonu w zewnętrznej, 300-metrowej warstwie wód Atlantyku (fig. 1), przekonamy się, że rejony o największej biomasy planktonu to właśnie rejony, w których istnieją najbardziej sprzyjające warunki stałego lub okresowego wzbogacenia wód w sole biogeniczne przez wynoszenie głębokich, bogatych w te sole wód do strefy eufotycznej. Zjawiska te zachodzą w okolicach „frontu polarnego”, gdzie następuje pogrążenie się cieplejszych, powierzchniowych wód w głąb i odwrotnie — wypychanie wód warstw głębszych na powierzchnię (Wüst 1950). Zjawiskom tym towarzyszy wysoka biomasa zooplanktonu w pobliżu równoleżników 50° — 60° S i 60° — 70° N. Występują one również na styku prądów powierzchniowych ciepłych z zimnymi, między innymi u północno-zachodnich wybrzeży Ameryki Północnej na styku zimnego prądu Labradorskiego i ciepłego prądu Północno-Atlantyckiego.

W rejonach przybrzeżnych, w morzach szelfowych strefy umiarkowanej rolę tę spełniają występujące okresowo prądy konwencyjne, ruchy wód związane z różnicami gęstości poszczególnych warstw wody (curkulacja jesienna i wiosenna).

Wynoszenie wód głębinowych może być również następstwem działania stałych lub okresowych wiatrów. Zjawisko to obserwuje się wzdłuż północno-zachodnich wybrzeży Afryki, a szczególnie silnie występuje w rejonie od Agadiru po Freetown. Tu wynoszenie wód głębinowych związane jest z działaniem północno-wschodniego passatu zmieniającego okresowo kierunek działania (zjawiska „upwellingu”). Zimą i późną wiosną zależnie od szerokości geograficznej wiatry te powodują odpychanie, odganianie powierzchniowych wód od brzegów w kierunku otwartego oceanu, a na ich miejsce napływają wody głębinowe. W lecie oś działania passatu przesuwają się w kierunku północnym i zjawisko

odgania wód powierzchniowych od brzegów i wynoszenia wód głębinowych na powierzchnię ustaje.

Wzrost produkcji planktonu u brzegów południowo-zachodnich Afryki wiąże się również z okresowemu wynoszeniem wód głębinowych wskutek współdziałania tzw. mussonu gwinejskiego z okresowymi zmianami kierunku prądu bengalskiego.

W związku z faktem, że u wybrzeży północno-zachodniej i południowo-zachodniej Afryki wzbogacanie wód strefy eufotycznej w sole biogeniczne zachodzi nie stale, lecz okresowo, w rejonach tych obserwuje się również cykliczne zmiany w wielkości produkcji planktonu, podobnie jak w dużych szerokościach geograficznych, chociaż wywołane jest innymi czynnikami.

Zwiększenie produktywności wód obserwuje się na ogół w rejonach konwergencji oraz w rejonach centrum ruchu cyklonicznego. Jak to nieco poetycznie, niemniej bardzo trafnie i ładnie ujął Friedrich (1950) — zwiększenie produkcji następuje wszędzie w miejscach „niepokoju oceanicznego”.

Duże przestrzenie oceanów, położone na północ i na południe od 10°N i 10°S stanowią na ogół środowisko ubogie, mało produktywne. Zwłaszcza wyjątkowo niską produkcją odznaczają się zachodnie części omawianych rejonów. Wyjaśnienie i zrozumienie przyczyn tego zjawiska znaleźć można, rozpatrując przebieg i układ zasadniczych, stałych prądów powierzchniowych przebiegających oceany. Prądy te w odniesieniu do Oceanu Atlantyckiego zostały naniesione na mapę (fig. 1).

Układ stałych powierzchniowych prądów oceanicznych stanowi wypadkową działania stałych wiatrów oraz ruchu obrotowego ziemi. W strefach przylegających do równikowego pasa ciszy panują passaty. W wyniku ich działania wody powierzchniowe oceanów zostają wprawione w ruch i w ten sposób po obu stronach równika powstają prądy zdążające od wschodu na zachód: prądy południowo- i północno-równikowy. Po dojściu do brzegów kontynentów prądy te rozdzielają się: część wód daje przeciuprąd równikowy, część, i to większa, kieruje się wzdłuż wybrzeży, odchylając się w kierunku zachodnim. Tworzą się dwa wielkie wiry wodne, w których wody powierzchniowe krążą na półkuli północnej w kierunku zgodnym z ruchem wskazówek zegara, na półkuli południowej — w przeciwnym do kierunku ruchu wskazówek zegara. Wody północnego i południowego prądu równikowego, których miąższość w kierunku zachodnim stale wzrasta, nie mieszają się w swym przebiegu z wodami głębinowymi, stopniowo ubożając w sole biogeniczne zużywane przez rozwijający się plankton roślinny. Obserwuje się tu zjawisko tzw. „starzenia się wód”, przy czym „wiek” wód decyduje o ich zasobności w sole biogeniczne i o ich żywności (Wüst 1950, Steemann Nielsen 1953).

Charakterystycznym i najlepiej poznanym przykładem rejonu o wyraźnie małej produktywności biologicznej, spowodowanej ubóstwem wód w sole biogeniczne i upośledzonym mieszaniem się wód, ich „starzeniem się”, może być Morze Sargassowe. Są to wody o największej przezroczystości, gdzie warstwa eufotyczna sięga niemal 70 m głębokości, o największej miąższości wód powierzchniowych (do 400 m), ubogich w sole pokarmowe zwłaszcza fosforany. Wody głębinowe zasobne w sole biogeniczne podnoszą się tu na głębokość najwyżej 300—400 m (licząc od powierzchni), a więc nie dochodzą do strefy eufotycznej, strefy

fotosyntezy. Produkcja fitoplanktonu osiąga najniższe wartości z notowanych dotychczas na Atlantyku, waha się w granicach od 0,048 do 0,08 g C/m²/dzień. Również biomasa zooplanktonu w okresie całego roku utrzymuje się tu na bardzo niskim poziomie. Natomiast w wodach tego typu mamy do czynienia z pełniejszym wykorzystaniem produkcji fitoplanktonu przez następne poziomy troficzne niż w wodach strefy umiarkowanej o okresowo znacznie wyższej produkcji pierwotnej. O ile w wodach strefy umiarkowanej zaledwie 25% produkcji fitoplanktonu zużywane jest przez zooplankton na pokrycie potrzeb jego metabolizmu, o tyle w wodach pasa przyrównikowego stosunek ten jest znacznie korzystniejszy, niemal cała produkcja fitoplanktonu jest stale wykorzystana przez zooplankton. (Menzel, Ryhter 1961). Tak więc wody te, można powiedzieć, gospodarują swymi zasobami znacznie oszczędniej. Sprzyjają temu zarówno zewnętrzne czynniki środowiska powodujące różnice w przebiegu procesów produkcyjnych, jak i większa różnorodność w składzie gatunkowym zooplanktonu, jego większa „specjalizacja”.

PIŚMIENNICTWO

- Bernard, F. 1957 — Données recentes sur la fertilité élémentaire en Méditerranée — ICES Symp. C. No. 7: 1—9.
- Cushing, D. H. 1959 — On the nature of production in the sea — Fish. Invest. s. II, 22: 1—40.
- Demel, K. 1951 — Życie morza — Gdańsk, 590 pp.
- Friedrich, H. 1950 — Versuch einer Darstellung der relativen Besiedlungsdichte in den Oberflächenschichten des Atlantischen Ozeans — Kieler Meeresforsch. 7: 108—121.
- Furnestin, M. L. 1956 — Chaetognathes et zooplancton du secteur Atlantiques Marocain — ICES, Ann. Biol. 13: 124—125.
- Kanaeva, I. G. 1962 — Pervye itogi sovetskich planktologičeskich issledovanii po programe MGG-MGS v Okeanie Atlantičeskom — Trudy WNIRO, 56: 201—214.
- Kinne, O. 1963 — The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature — Oceanogr. Mar. biol. Ann. Rev. 1: 301—340.
- Kljaštorin, L. P. 1964 — Pervičnaja produkcija i fosfati v Atlantičeskom Okeanie — Okeanol. 4: 311—312.
- Laevastu, T. 1961 — Natural bases of fisheries in the Atlantic Ocean: Flair past and present characteristics and possibilities for future expansion (Atlantic Ocean fisheries) — London, 18—40.
- Menzel, D. W., Ryhter, J. H. 1961 — Zooplankton in the Sargasso Sea of Bermuda and its relation to organic production — J. Cons. int. Explor. Mer, 26: 250—258.
- Sorokin, Ju. I., Kljaštorin, L. B. 1961 — Pervičnaja produkcija v Atlantičeskom Okeanie — Trudy vsesozuz. gidrobiol. Obšč. 11: 263—284.
- Steele, J. H. 1964 — Some problems in the study of marine resources — ICNAF Symp. Rome, S. No. 1240, C. No. C—4: 1—14.
- Steemann Nielsen, 1953 — On organic production in the Oceans — J. Cons. int. Explor. Mer, 19: 309—328.
- Strickland, J. D. H. 1958 — Solar radiation penetrating the Ocean. A review

- of requirement, data and methods of measurement with particular reference to photosynthetic productivity — *J. Fish. Res. Bd. Can.* 15: 453—493.
- Sverdrup, H. U., Johnson, M. W., Fleming, R. H. 1942 — *The Oceans: their physics, chemistry and biology* — New York.
- Teixeira, C. 1963 — Relative rates of photosynthesis and standing stock of the net phytoplankton and nannoplankton — *Bol. Inst. Ocean. Sao Paulo*, 13,2.
- Wüst, G. 1950 — Blockdiagramme der atlantischen Zirkulation auf Grund der „Meteor“-Ergebniss — *Kieler Meeresforsch.* 7: 24—35.
- Zenkevič, L. A. 1956 — *Morja SSSR ich fauna i flora* — Moskva.
- FAO, Yearbook of fishery statistics, 15, 1962, Rzym, I—XII.
- IGY World Data Center a Oceanography: „Productivity measurements in the World Ocean” I, II, IGY Rep. Nr. 4, IX, 1961, Woods Hole Massachusetts.

PLANKTON PRODUCTION IN THE ATLANTIC OCEAN

Summary

The paper deals with problems of plankton production in different regions of the Atlantic Ocean. A map is included which illustrates the differences in this vast body of water in respect of amount of zooplankton biomass (Fig. 1) and production of phytoplankton (Fig. 2). The influence of different habitat factors, such as water temperature in the surface layers of the ocean, penetration of light (depth of euphotic zone) and the range of their variations over the yearly cycle (Fig. 3), nutrients content in the euphotic layer of water and the rate of their replacement on the course of production processes and intensity of plankton production in different regions of the Atlantic is discussed.