

I. STRESZCZENIE.

Do ostatnich dziesięcioleci uważano, że zasoby Antarktyki nie należą do nikogo – dlatego były eksploatowane bez ograniczeń. Były w nadmiarze, co ostatecznie doprowadziło do prawie całkowitego wyłowienia cennych gospodarczo zwierząt antarktycznych. Proces rozpoczął się od największych gatunków wielorybów, następnie przyszła kolej na fok, mniejsze gatunki wielorybów, morświny, pingwiny, duże gatunki ryb białokrwistych, a w końcu na kryl (57). Obecnie dalsza eksploatacja jest planowana i zarządzana (2) zgodnie z zasadami zrównoważonego rybołówstwa (5; 13; 2), uwzględniającego ocenę zasobów rybnych, w której oszacowanie wszystkich grup wiekowych to podstawowe dane. Łowienie w przeszłości tylko dużych okazów ryb (57) nie dostarczyło ichtologom wystarczających informacji na temat wielkości i rozmieszczenia młodszych, mniejszych ryb antarktycznych i nie zapewniło danych istotnych do oszacowania wieku i wzrostu, dla którego u ryb białokrwistych jedynie otolity (37; 23) wskazują wszystkie grupy wiekowe ryb (37; 23), co jest jednak trudne do otrzymania i weryfikacji (75; 43; 71; 23). Mucha w swojej publikacji na temat zasobów ryby białokrwistej *Pseudochaenichthys georgianus* podkreślił, że użyte przez niego dane dotyczące wieku zawierały nieuniknione błędy (48). Wreszcie ustalenie grup wiekowych ryb antarktycznych na podstawie opisów ich występowania było i nadal jest trudne, ponieważ znaczna część ich siedlisk jest niedostępna dla badaczy podczas antarktycznej zimy, a niektóre głębokowodne wśród ostrych skał, gdzie gubi się sieci nawet całorocznie.

Niniejsza praca doktorska miała na celu zbadanie mikrostruktury otolitów (64) i umożliwienie określenia z niej grup wiekowych i historii życia. Do zagadnienia autor podszedł szeroko i wieloaspektowo, dokonując analizy prawidłowości elementarnego wzrostu mikrostruktury otolitów (62; 64) w odniesieniu do wzrostu ryb oraz zmian kształtu otolitów podczas ontogenezy (62). Uzyskane wyniki posłużyły do oceny struktury wiekowej ryb (63), ich liczebności, zmian biomasy i występowania lokalnego (63)), ułatwiając w ten sposób zrozumienie powiązań międzygatunkowych (61; 24) i ich związku z optymalnym siedliskiem (63; 61; 24). Odnotowano różnice w grupach wiekowych różnych gatunków ryb białokrwistych (62; 64), związane z cyklicznymi zmianami sezonowymi (63; 61) i konkurencją pokarmową. Jest to nowe podejście do zrozumienia problemów powstałych w wyniku komercyjnej eksploatacji antarktycznych ryb białokrwistych. Aby to zrobić, autor dysertacji musiał wziąć pod uwagę cały zakres długości ryb (w tym najmniejsze 7-centymetrowe osobniki z grupy wiekowej 0, które również pojawiają się w rybołówstwie komercyjnym) do oszacowania limitów połowowych i rzeczywistych parametrów wzrostu. Konieczne stało się określenie długości i wieku wszystkich osobników, które mają takie same lub bardzo podobne kształty ciała dorosłego osobnika i dzielą to samo środowisko. Ustalone przez autora zależności dały obraz silnych korelacji między biologią rozwoju (63) i ekologią (61) a okresowością sezonową (63) i zmianą klimatu (61).

Szczegółowa znajomość mikrostruktury otolitów staje się podstawą do precyzyjnego szacowania wieku ryb białokrwistych (64). Ryby te nie mają innych struktur przydatnych do oceny wieku (23), ponieważ nie posiadają łusek, a inne elementy kostne są u nich zredukowane lub wręcz pozbawione niektórych fragmentów (75), a zatem nie nadają się do oceny wieku (71). Jednak od zawsze interpretacja mikrostruktury otolitów ryb białokrwistych w odniesieniu do przyrostów rocznych była trudna i nie dała zadowalających wyników (23; 43; 71). Ponadto otolity *Pseudochaenichthys georgianus* (w skrócie *Ps. georgianus*) są bardzo kruche, lekkie i łatwo pękają, co utrudnia analizę ich

przyrostów czasowych (62; 43; 59). Analiza otolitów innych ryb białokrwistych *Chaenocephalus aceratus* (w skrócie *Chaen. aceratus*) była także trudna, gdyż były one lżejsze niż *Ps. georgianus* (62), a ponadto zawierały więcej białek tworzących makrostrukturę, przez co wymagały usunięcia aragonitu z obu stron wycinka otolitu, natomiast dla *Ps. georgianus* wystarczyło uczynić to z jednej strony, aby zobaczyć w strukturze kolagenu jej ułożenie w dzienne przyrosty. Otolity *Champscephalus gunnari* (w skrócie *Champ. gunnari*) były jeszcze lżejsze i mniejsze niż otolity *Chaen. aceratus* i *Ps. georgianus*. Wiek *Champ. gunnari* (57) szacowano na podstawie wyodrębniania grup długościowych jednowiekowych we frekwencji liczby osobników w klasach długości ryb w długich szeregach czasowych, uwzględniając ocenę wieku z otolitów i tempo wzrostu (konsultacje osobiste z prof. Józefem Sosińskim). Grupę wiekową dla *Chaen. aceratus* (2) szacowano na podstawie liczby wzniesień na grzbietowym skraju otolitu (konsultacje osobiste z prof. Andrzejem Kompowskim). W otolitach ryb białokrwistych stwierdzono lecz nie opublikowano obecność sezonowych przyrostów (51), co 2-4-krotnie zawyżało ocenę wieku przy braku ich rozróżnienia od przyrostów rocznych, oraz w maju, 2 cm wylęg larw *Ps. georgianus* (51).

Mucha zauważył, że grupy wiekowe *Ps. georgianus* odczytywane z mikrostruktury otolitów zawierały nieuniknione błędy (48) i dlatego powstrzymał się od dalszego użycia tych danych i od oszacowań grup wiekowych. Interpretacja przyrostów rocznych otolitów dokonana przez specjalistów z całego świata dostarczyła bardzo różnych szacunków grup wiekowych dla tego samego otolitu. Naukowcy nie byli jednomyślni co do oceny wieku tej ryby – pojawiły się rozbieżności w zakresie od 0 do 93 lat (18; 11). Dlatego autor dysertacji przeprowadził szczegółowe badania mikrostruktury otolitów *Ps. georgianus*, *Chaen. aceratus* i *C. gunnari* a następnie porównał wyniki badań aby określić, jak i dlaczego się tworzą, oraz powiązać poszczególne wzory przyrostów i skład mikrostruktury ze wzrostem, grupami wiekowymi i historią życia *Ps. georgianus*.

Elementami mikrostruktury otolitu, które formują najmniejszy okres wzrostu otolitu, są tropokolageny, białka włókienkowe o długości 280–300 nm (72; 25), agregowane każdego dnia o tej samej porze na powierzchni otolitu w sieć włókien o oku romboidalnym, oraz warstwa wzmacniająca, wypełniająca; wewnątrz tych oczek krystalizują igły aragonitowe (52; 64; 72). Nie może to nastąpić w odwrotnej kolejności (72). W okresach niskiej aktywności ruchowej dochodzi do maksymalnej syntezy białek przez komórki neurosekrecyjne *pars intercerebralis* (17). Dobowe osady skryształizowanych igieł aragonitu (52) tworzą w otolitach na przekrojach wąskie pierścienie pojedynczych włókien tropokolagenowych z boków oczek romboidalnych sieci włókien i szersze pierścienie z pojedynczych romboidalnych oczek sieci wypełnianymi radialnie zorientowanymi igłami aragonitu, rosnącymi koncentrycznie pomiędzy wąskimi pierścieniami od środka otolitu do krawędzi (30; 64; 53). Ponieważ wąskie pierścienie konstytuują grubość włókna kolagenowego, mają one szerokość stałą i pozostają w ogólności niezmiennie. W przeciwieństwie do nich pierścienie szerokie zmieniają szerokość przyrostu poprzez zmianę ułożenia oczek, ich rozciąganie i ścieśnianie, ponieważ konstytuują je romboedrowe oczka sieci kolagenowej.

Otolity odgrywają ważną rolę w percepcji równowagi ciała (62; 64), w reagowaniu na zmiany pozycji ciała i ciśnienie hydrostatyczne oraz w wykrywaniu fal dźwiękowych. Funkcje te znajdują odzwierciedlenie w ich mikrostrukturze (74; 47) i względnych ilościach aragonitu i białek (kolagen, konchiolina i spongina), gdyż zjawiska mierzone układają tę mikrostrukturę. Otolity kongregują ze składników tropokolagenów rozpuszczonych w endolimfie, w której układają je fale akustycznych zagęszczeń i rozrzedzeń endolimfy (46) odpowiednio do ich dipolowego ułożenia przestrzennego.

W związku z tym szerokości przyrostów dobowych otolitów (62) różnią się w zależności od wieku i aktywności. Dzienny przyrost powierzchni otolitu larwalnego wynosił 0,0009 mm (62; 64). Na grzbietowej osi wzrostu otolitu *Ps. georgianus* grubość warstwy przyrostu dobowego wynosiła średnio 0,0019 mm, po pierwszych 45 przyrostach larwalnych (64). W badaniach porównawczych otolitów młodych *Chaen. aceratus*, *Champ. gunnari* i *Ps. georgianus* średnie grubości przyrostów dobowych wyniosły odpowiednio 0,0016 mm, 0,0024 mm i 0,0028 mm (64). U najwolniej pływających w przybrzeżnych spokojnych zatokach larw *Ps. georgianus* przyrosty wynosiły zaledwie 0,0009 mm, ale dla szybciej pływającego młodego narybku w głębszych wolnych nurtach miały już grubość 0,0028 mm; najszersze przyrosty, wynoszące 0,0034 mm, były obserwowane u najszybszych dorosłych pływaków (64), żyjących w silnych prądach powierzchniowych i pionowych wirach (64). Te różne szerokości przyrostów wynikają ze zmian ciśnienia na rosnącej powierzchni otolitu, spowodowanych wzrostem wielkości i szybkością rozwijających się ryb (72; 64). Ryby białokrwiste w starszym stadium rozwojowym pływają szybciej (8). Larwy tych ryb pozostające w silnych prądach powierzchniowych ulegały w nich dyspersji na otwarty ocean, poza siedlisko szelfowe. Natomiast ryby będące w starszym stadium rozwoju badanego gatunku dokonywały w tych prądach migracji pokarmowych na sąsiednią wyspę (61). Dobowe przyrosty ułożone z tropokolagenów o tej samej długości (260 nm) powinny być podobne. Zmiany między stadiami rozwojowymi i międzygatunkowe zmiany szerokości przyrostów oraz kształtu otolitów wynikają z różnych strategii pływania w różnych warunkach siedliskowych, zmieniających się wraz z etapem rozwoju (62; 64). Młode *Ps. georgianus* przeprowadzają szeroką pionową migrację na głębokie wody (51), aby żerować na larwach kryla; powoduje to zwiększenie szerokości przyrostów wzdłuż grzbietowej osi wzrostu i tworzy dodatkowe centrum wzrostu dla grzbietowej części otolitu (62). To sprawia, że otolity stają się wyższe niż dłuższe (64). Z drugiej strony dojrzałe osobniki, które szybciej pływają i żywią się większym krylem w powierzchniowych silnych prądach i wirach, prowadzą migracje poziome; ich otolity tworzą dodatkowe centra wzrostu w przednich i tylnych częściach otolitu i wydłużają się (62). Takie zmiany kształtu otolitów odzwierciedlają wzrost prędkości pływania i zmiany w strategii żywienia, gdyż zwiększają ich dokładność kierunkową (64), co istotnie wpływa na percepcję znoszenia i odporność na silne prądy oraz pozwala z sukcesem pozyskiwać kryla i inne zwierzęta.

W pracy autor wykorzystał materiały i dane pochodzące z pomiarów ichtiologicznych i oceanograficznych, zebrane podczas międzynarodowych ekspedycji naukowych kontrolowanych przez międzynarodowy komitet naukowy Komisji Naukowej ds. Ochrony Żywych Zasobów Morskich Antarktyki (CCAMLR) w latach 1975–2007 (63; 61). Ponad 350 otolitów *Ps. georgianus* z ryb o długości od 6 do 56 cm, złowionych w okresach lata na Antarktydzie w latach 1986–1990, zostało zmierzonych, zważonych i przetestowanych pod kątem analizy mikrostruktury. Zbadano zewnętrzną morfologię 1712 otolitów i powiązano ją ze zmianami morfologicznymi ciała w rozwoju osobniczym (62; 64).

Ps. georgianus to ryba żerująca nocą, w ciągu dnia pozostająca w ciemnym środowisku na głębokości 470 m. W nocy, gdy roznoszą się odgłosy kryla migrującego z powierzchni pionowo w dół (33), ryby te migrują do góry na głębokość 200 m. Obecne na szelfach wiry akumulują kryla i stają się pionowymi kanałami dźwiękowymi (19), które niosą akustyczną informację o aktywności zgromadzonego w nich kryla – na nich właśnie skupiają żerowanie *Ps. georgianus* (64). Strategia dobowych migracji pionowych znajduje odzwierciedlenie w kształcie otolitu *Ps. georgianus*, który ma większą wysokość i dzięki temu lepiej wskazuje odchylenia pionowe (64). Jednak ten kształt ulega dalszej modyfikacji i wydłuża się wraz z wiekiem u najstarszych ryb migrujących poziomo, złowionych

daleko od brzegów na krawędzi zbieżności kontynentalnego, ale odbywających tarło przybrzeżne wzdłuż wybrzeża (64).

Champ. gunnari zachowuje okrągły kształt otolitu larwalnego podczas rozwoju do pelagicznego trybu życia, dla którego okrągłe otolity są lepsze jako detektory równowagi z szybszym pływaniem pelagicznym w różnych kierunkach, ma odmienne adaptacje potrzebne do życia pelagicznego. Ciało tego gatunku jest bardziej wydłużone (mniejszy opór ciała daje zwiększenie szybkości pływania), mniejsze (daje zwiększenie powierzchni ciała w stosunku do objętości – więc wzrost wymiany ciepła – chłodzenia organizmu) i nie wykazuje redukcji mięśni osiowych (64). Przydenny *Chaen. aceratus* ma duże, bardziej wydłużone otolity podobne do grenadiera *Macrourus carinatus*, które szybciej kontrolują odchylenie poziome podczas pływania przy dnie i żerowania na dużych zwierzętach bentosowych (64).

Jeśli chodzi o *Ps. georgianus*, rybę żyjącą w pobliżu Archipelagu Palmera, gdzie zimowa pokrywa lodowa jest rozległa i gdzie występują larwy kryla oraz mały kryl, to osobniki były mniejsze (16 do 34 cm), podczas gdy na szelfie południowych Orkadów, gdzie występuje starszy, duży kryl (wyróżniony w czasie migracji z Archipelagu Palmera), znaleziono tylko większe ryby, od 33 cm do 60 cm (63; 64). Na obszarze całego szelfu Georgii Południowej, niemającego morskiej pokrywy lodowej, zarejestrowano wymiary *Ps. georgianus* z całego zakresu długości, tj. od 7 do 60 cm. Przy czym od strony południowo-zachodniej, tam, gdzie występowały młode, małe *Ps. georgianus*, 20- i 33-centymetrowe, z 1 i 2 grupy wiekowej, skupiał się w zimnych dennych prądach niewielki kryl i larwy kryla wniesionego z Półwyspu Antarktycznego Antarktycznym Prądem Okołopólnym (ACC). Jednak starsze, większe *Ps. georgianus* były skoncentrowane na stronie przeciwnej, północno-wschodniej, i migrowały pionowo w obszarach wirowych, które skupiały duży kryl z Orkadów Południowych, obecnego tam wskutek oddziaływania chłodnego wiru Morza Weddella (64). Największe ryby białokrwiste koncentrowały się na brzegach szelfu, na krawędzi stoku kontynentalnego (64). Oprócz odnotowanych migracji pionowych (51; 64) migracje poziome wskazał Mucha (63; 61; 48), co sugeruje jedną populację genetyczną o takim samym tempie wzrostu i odrębnych rozkładach grup wiekowych. Można przyjąć, że wyspy Półwyspu Antarktycznego są jednym siedliskiem kilku rozproszonych wysp, połączonych prądami morskimi oraz podwodnymi górami i skałami morskimi, które odpowiada siedlisku Georgii Południowej utrzymywanemu przez otaczający ocean (63; 61). Różnice w długościach ryb i masie otolitów, występujące między strefami klimatycznymi, wynikały ze zmian etapów rozwoju połączonych ze zmianą klimatu – w strefie Antarktyki tarło i wylęg *Ps. georgianus* następuje 2-3 miesiące później niż na szelfie Georgii Południowej, wraz z późniejszym nadejściem lata.

Biorąc pod uwagę unikalną biologię ryb białokrwistych, należy podkreślić, że wszystkie uzyskują 90% potrzebnego tlenu dzięki dyfuzji cząstek tlenu z toni morskiej do krwi poprzez skórę i transportują je w osoczu w stanie rozpuszczonym, gdyż żadna z nich nie ma aktywnie transportujących czerwonych krwinek. Transport tlenu w stanie rozpuszczonym zapewnia tylko 10% transportu aktywnego w stanie związanym przez hemoglobinę. Ryby białokrwiste dzięki różnym adaptacjom wynikających z różnicy siedlisk zwiększają dyfuzję cząstek tlenu z wody do krwi. W związku z tym brak łusek w skórze ryb białokrwistych powszechnie tłumaczy się jako jedną z ogólnych adaptacji zwiększających dyfuzję tlenu przez skórę do wnętrza ciała (15) aby bardziej zaopatrzyć pracę serca, (37). Zdaniem Jakubowskiego jest to rozpowszechniony błąd. Badacz wskazał, że sieć kapilar podnaskórkowych jest nad łuskami, więc łuski nie oddzielają procesu osmozy od tlenu rozpuszczonego w oceanie. Powstaje zatem pytanie, dlaczego ryby białokrwiste utraciły łuski. Brak łusek zwiększa

percepcję i wykorzystanie przepływu wody na bardziej gładkiej powierzchni ciała podczas pływania w prądach morskich pod różnym kątem, wspomagając funkcję otolitów. Ważność takiej funkcji skóry potwierdza: rozwój aż 3 linii nabocznych u *Ps. georgianus* – gatunku pływającego i odżywiającego się w silnych prądach Prądu Antarktycznego, jego najbardziej wysokie ciało (64; 26) pozwalające na wykorzystanie energii hydrodynamicznej prądów morskich, jak i fakt, że wszystkie gatunki ryb białokrwistych mają 2 lub 3 linie naboczne. Ponadto większe wygładzenie przepływów w zmianie w kierunku zwiększa prędkości przepływu wody i tlenu w odniesieniu do bardziej gładkiej opływowej powierzchni skóry, co zwiększa gradient ciśnienia tlenu w poprzek ścian kapilar i odpowiednio jego dyfuzję. Brakuje jakiegokolwiek wytłumaczenia dla zaniku łusek, gdyż nie dysponujemy odpowiednimi wynikami badań na rybach i nie mamy możliwości oceny tego zjawiska z przeszłości.

Ryby białokrwiste rozdzielają zasiedlane różne siedliska pomiędzy różne gatunki a także różne stadia rozwoju i zapewniają tym samym najlepsze wykorzystanie małych zasobów limitujących życie w surowych warunkach środowiska, dla larw ryb (51) młodego narybku, dorosłych (63) i dla wielu pokoleń (61). Taka strategia konieczna do przetrwania życia determinowała przystosowanie się gatunków ryb białokrwistych a także czerwono krwistych (67) do oddzielnych sąsiadujących czasowo i przestrzennie siedlisk, wyrażone różnymi cechami i adaptacjami specyficznymi dla poszczególnego gatunku, stadium rozwoju, grupy wiekowej i odpowiednio do danego siedliska (62) pelagicznego i dennego, przybrzeżnego i otwartego morza. U wszystkich gatunków dyfuzja przebiega poprzez cienkie, zbudowane z jednej warstwy komórek ściany kapilar podnaskórkowych skóry ciała, płetw, gardła i skrzel (37). Dodatkowo odkryto adaptacje, peptydy regulatorowe zaangażowane w homeostazę jonową płynów ciała i osmozę w skrzelach *Champ. gunnari* (67).

Lodowate wody Antarktydy są bogate w tlen, jego duże stężenie w oceanie zwiększa gradient jego ciśnienia na ścianach kapilar, które tym samym zwiększa dyfuzję tlenu z dużego w oceanie do niskiego jego stężenia w osoczu sieci kapilarnej transportowanego (po rozpuszczeniu) do tkanek wewnątrz organizmu, i zużywanego w procesach metabolicznych (dla każdego gatunku inaczej - odpowiednio do jego mniej lub bardziej zimnego siedliska). Głębokie wody i wiry oziębiane prądami Morza Weddella skupiają w dużej liczebności *Ps. georgianus* (61) i w związku z tym jego krew przed zamrożeniem zabezpiecza odpowiednio najwyższą aktywność białek antyzamrozeniowych (8), najmniejszą aktywność tych białek jest u pelagicznej *Champ. gunnari* (występującej w wodach ciepłych daleko na północy, na szelfie wysp Kerguleny). Dyfuzję tlenu z wody do wnętrza poprzez skórę zwiększa bardzo duża jej powierzchnia (54) na dużej części głowowej, na dużych płetwach, tak samo w różnym stopniu. Najbardziej zaznacza się u zimnolubnych, semipelagicznych *Ps. georgianus* u których część głowowa stanowi 44% długości standardowej ciała SL, wysokość ciała 23% SL, mniej u dennych, tolerujących wody cieplejsze *Chaen. aceratus*, u którego część głowowa stanowi aż 40% SL, wysokość ciała 20% SL) a najmniej u pelagicznych *Champ. gunnari* u których część głowowa stanowi 31% SL a wysokość ciała 17 % SL (26). Ryby białokrwiste do zwiększenia transportu rozpuszczonego tlenu mają więcej naczyń i kapilar o większych przekrojach i większe zatoki krwionośne, dzięki czemu zawarta w nich 2-4 krotnie większa objętość krwi, około 9% masy ciała (37), też ma więcej tlenu z oceanu (37). Transport przez większe przekroje naczyń zapewnia zmniejszenie oporu i przyśpieszenie przepływu większej masy osocza i dostarczenie do tkanek rozpuszczonego tlenu. Zwiększenie transportu rozpuszczonego tlenu przez większy przepływ w tym transporcie, dużej ilości krwi przez obszerne kapilary blaszek skrzelowych i skóry zwiększa dyfuzję tlenu z wody morskiej, ale też zwiększa zużycie energii na ten transport dokonywany przez serce. Podczas gdy u czerwono krwistych 5% wystarcza na pracę serca, ryby białokrwiste zużywają na ten cel 22%. Realizacja tego zużycia do zwiększenia

możliwości serca jest różna pomiędzy gatunkami: większe pompowanie u *Chaen. aceratus* umożliwia specjalna gąbczasta struktura mięśnia serca 3-krotnie zwiększająca jego rozmiary w porównaniu do tej samej 320 g masy serca pstrąga absorbująca jednocześnie więcej tlenu bezpośrednio z krwi (38). U *Ps. georgianus* więcej tlenu dla pracy serca, zapewnia zawartość w nim mioglobiny magazynującej tlen w mięśniach serca (1), która ogólnie zwiększa dyfuzję o 600% (18; 37); natomiast większe zaopatrzenie mięśni serca w tlen u *Champ. gunnari* dostarcza zwiększona objętość krwi, dużą objętość wyrzutową i pojemność minutowa serca (iloczyn częstości akcji serca = liczba uderzeń na min (HR) i objętości wyrzutowej (SV) krwi podczas skurczu komory [litr na minutę]), duże średnice naczyń włosowatych mięśni oraz wysoki gradient tlenu między naczyniami krwionośnymi i narządami, co umożliwia utrzymanie prawidłowych funkcji metabolicznych (8); występujące w sercu peptydy regulatorowe zaangażowane w homeostazę serca (67); unikalny wygląd osierdzia przyściennego wskazują na istotne adaptacje funkcji krążenia tego zwierzęcia. Gatunek ten występuje w ciepłych wodach pelagicznych co umożliwia mu wyższą tolerancję ocieplenia wody (8) także odmienny skład błon serca determinujący mniejszą wrażliwość na zmiany temperatury w porównaniu do *Chaen. aceratus* - zdolność do utrzymania czynności serca w podwyższonych temperaturach (22).

Brak mioglobiny w mięśniach szkieletowych u ryb białokrwistych ogranicza aktywność lokomocji mięśni z braku tlenu, determinuje realizację typu pływania energooszczędnego: strategię pływania na płetwach piersiowych (69; 65). Najbardziej zaznacza się u *Chaen. aceratus* : redukcja muskulatury osiowej ciała, słabe jej unaczynienie. Spadek muskulatury ciała musi pociągać spadek masy ciała, gdyż *Channichthyidae* nie mają pęcherza pławnego. *Channichthyidae* zmniejszają masę kośćca zastępując ją chrząstką. *Chaen. aceratus*, szybkość pływania zwiększa poprzez opływowy kształt ciała zbliżony do grenadierów i większe rozmiary ciała umożliwiające dostarczanie więcej energii przez bardziej energetyczny pokarm: duże ryby i duże zwierzęta przydenne. U *Ps. georgianus* szybkość pływania zwiększa wysoka budowa ciała, która w pływaniu w prądach morskich korzysta z ich energii realizując migracje stadiów rozwoju, odżywianie się w wirach i migrację pokarmową pod prąd na sąsiednią wyspę (61). Większą aktywność mięśni ciała u *Champ. gunnarii*, gatunku pływającego także w cieplejszych wodach powierzchniowych zapewnia brak redukcji mięśni osiowych, ich budowa zbliżona do mięśni szybko pływających łososiwatych i zawarte w nich większej gęstości i średnicy kapilary (37) oraz duże przestrzenie zaopatrujące kapilary w krew (69) - ma zwiększony transport tlenu w mięśniach, którego nie ma *Chaen. aceratus* (3; 37). Gęste unaczynienie w mięśniach zmniejsza dystans dyfundowania tlenu, zwiększa transport tlenu.

Oszczędzanie energii zachodzi także dzięki zwiększeniu rozmiarów ciała czy średnicy komórek mięśni. Największe są *Chaen. aceratus* - większymi rozmiarami zmniejszają straty energii przez mniejszą powierzchnię ciała w stosunku do objętości. Podobnie przy niskim stosunku powierzchni do objętości włókien mniej energii zużywa się na zachowanie gradientu elektrochemicznego błon komórkowych o mniejszej liczbie grubych włókien niż o większej liczbie cienkich włókien, gdy masa mięśniowa pozostaje taka sama (58). Przy zwiększaniu rozmiarów ciała do obniżenia zużycia energii na poruszanie większą masą szkieletu i ciała w aktywności pływania obserwujemy redukcję masy ciała: mięśni osiowych, szkieletu kostnego, zahamowanie kostnienia (najbardziej zaznaczone u dennych *Chaen. aceratus*, najmniej u pelagicznych *Champ. gunnari*, które są mniejsze (26) i mają liczne mniejszej średnicy mięśnie (58). Redukcja masy ciała odzwierciedla się zmniejszeniem masy otolitów odpowiednio do pełnienia funkcji percepcji ruchu ciała o mniejszej masie, która najbardziej zaznacza się u *Chaen. aceratus*, ma znacznie lżejsze otolity, gdyż tworzą makrostrukturę która jest mniej wysycona kryształami aragonitu. Pomimo tych adaptacji aktywność i metabolizm oddechowy ryb

wyraźnie dennych *Chaen. aceratus* jest najniższa, prawie o połowę niższa niż u semipelagicznego *Ps. georgianus* (37) okresowo występującego przy dnie dalej od brzegów. I jest także niższa niż u pelagicznych *Champ. gunnari* - znaczna smukłość ciała ryb tego gatunku charakteryzuje je jako ryby szybko pływające, a co za tym idzie, oznacza dla nich dużą aktywność metaboliczną. Końcowa konkluzja biologii ryb biało krwistych jest taka że tak jak nie można je razem traktować jako gatunki podobne, gdyż przy różnych poziomach metabolizmu nie ma podobieństw ani w histologicznych cechach komórek mięśniowych ani w kształcie ciała (58; 26) ani w rozmieszczeniu na szelfie i strategii życia (64; 61) ani w innych charakterystykach biologicznych, które zaznaczają się mikrostrukturze i kształcie otolitów, ale należy je porównywać aby bardziej zrozumieć ich biologię.

Ryby białokrwiste spełniają swoją rolę ekologiczną w warunkach znacznych czasowych i przestrzennych wahań temperatury (61). W latach i okresach zimnych najliczebniejszy jest bardziej zimnolubny gatunek *Ps. georgianus*, (61) żerujący na zimnolubnym dużym krylu *Euphausia superba*, zagregowanym w zimnych wirach Zlewiska Weddella-Scotia, natomiast w cieplejszych latach i okresach braku dużego kryla dominuje *Chaenocephalus aceratus*, ponieważ jest mniej zależny od niskich temperatur i kryla, tworząc inter- gatunkowy bufor biologiczny (61).

Adaptacja współistnienia gatunków z „rodziny ryb białokrwistych” zaczyna się od wylęgania się ich larw w gatunkowo czasowych, nienakładających się sekwencjach, nie rywalizując w ten sposób o małe zasoby pokarmowe larw (51). Larwy *Ps. georgianus* o najwcześniejszym wylęgu (tj. w zimie w przybrzeżnych zatoczkach) szybko się rozwijają i już wczesną wiosną migrują do zimniejszej, głębszej wody poniżej 350 m(64) w celu szybkiego wzrostu – w bezpiecznej odległości od nagrzewających się wód powierzchniowych z powodu Globalnego Ocieplenia (70). Jednak po 3 latach wzrostu i rozwoju gonad w zimnej i głębokiej wodzie powracają do siedliska przybrzeżnego w celu rozmnażania(9), co skutkuje w przyszłości albo dużym wzrostem biomasy w liczebnym roczniku (wylęglym w zimnych latach), albo małym wzrostem biomasy w mało liczebnym roczniku wylęglym w ciepłych latach (63). Biomasa semipelagicznych *Ps. georgianus* oscyluje – podobnie jak kryl – z 4-letnią okresowością stadiów życia (63): występowania silnie liczebnej kohorty poprzez szybki i duży przyrost masy ciała u tego gatunku w 4 latach życia (63) w opozycji do cyklu temperatury ciepłe – zimne lata (61) i współistniejącej ryby dennej *Chaenocephalus aceratus*: uzyskującej większą biomasę w ciepłych latach cyklu. Larwy *Chaen. aceratus* wylęgające się później, tj. pod koniec zimy i wczesną wiosną, rozwijają się dłużej w wodach powierzchniowych, pelagicznych w okresie pierwszego lata, ale powoli migrują na stałe do zimnych wód dennych i zmieniają pożywienie z pelagicznego kryla na zwierzęta przydenne (8). Duży *Chaen. aceratus* może żywić się głównie zwierzętami przydennymi (8), więc nie opiera się na krylu, którego brakuje w ciepłych latach, a zatem nie konkuruje z *Ps. georgianus* o kryla i uzyskuje większą biomasę w latach ciepłych. W konsekwencji ich połączone biomasy w niewielkim stopniu oscylują ze zmianami termicznymi (61). Larwy trzeciego gatunku ryb białokrwistych w regionie, tj. pelagicznego *Champscephalus gunnari*, wylęgają się najpóźniej, bo wiosną i wczesnym latem (51), a następnie rozwijają się w powierzchniowym pelagialu przez wszystkie lata, aż do osiągnięcia dojrzałości, żywieniowo niemal w 100% polegając na krylu (42). Biomasa *Champscephalus gunnari* również podlega wahaniom, ale gatunek toleruje cieplejszą wodę, mając mniejszą aktywność białek przeciw zamarzaniu (36) i wykazując adaptację do życia pelagicznego. Spędzając dłuższy czas w górnych wodach pelagicznych, gatunek unika rywalizacji z semipelagicznymi i dennymi okazami pozostałych dwóch gatunków. Biomasa tego gatunku wzrasta (61), ale jego osobnicze rozmiary ulegają silnemu zmniejszeniu (13), żerując na małym pelagicznym krylu (42). Odmienne stopień adaptacji prowadzi do rozmieszczenia trzech gatunków w różnych siedliskach (61) i przetrwania w koegzystencji pomimo

zmian temperatury wód powierzchniowych (70; 61). W rezultacie biomasa wszystkich trzech gatunków rozpatrywanych razem jest względnie stabilna (61).

Ze względu na adaptację ryb białokrwistych do zmian i oscylacji temperatury wydaje się, że przyczyną zmniejszenia zasobów ryb białokrwistych w Antarktyce (63) jest głównie zmniejszona dostępność kryla (61; 42), co zmienia strategię ryb kryłożernych i większych drapieżników kryla (61; 64; 42), ale która jest napędzana pośrednio przez zmianę klimatu (70) i zmniejszenie pokrywy lodowej (8). Ponadto masa i wielkość osobnicza kryla zmniejsza się w obecnych cieplejszych wodach, ponieważ jest to gatunek związany z pokrywą lodową, rosnący optymalnie w niskich temperaturach i żerujący na algach lodowych pod krą, która zanika – wraz z pokarmem – z powodu globalnego ocieplenia (70). Wskutek tego Ocean Południowy staje się ogromną lodową pustynią wodną, pozbawioną pokrywy lodowej z powodu globalnego ocieplenia, a tym samym pozbawioną glonów alg lodowych, które są pożywieniem kryla żerującego pod lodem. W związku z tym mniej liczny kryl żeruje na pelagicznym planktonie małych rozmiarów (55; 49; 70). Taki kryl, występujący w mniejszej liczebności w ciepłych wodach i mający w tych wodnych pustyniach mniejsze rozmiary, stanowi niewystarczającą zdobycz dla dużych *Ps. georgianus* i innych kryłożerców, co generuje silną konkurencję pokarmową i zwiększa presję dużych drapieżników kryla na ryby (24).

Wraz ze wzrostem połowów ryb białokrwistych zmniejszyły się zasoby *Ps. georgianus* (61; 64). Mimo zakazów ich poławiania gatunek nie odrodził się, a wręcz wykazywał tendencję spadkową (63). Ocena zasobów *Ps. georgianus* wykazała spadek biomasy o około 75% w porównaniu z zasobami dziewięciami (63; 61). W latach 1976/1977 poziom zasobów *Ps. georgianus* wynosił $36 \cdot 10^3$ ton, zaś w latach 2004/2005 spadł on do $3 \cdot 10^3$ t (63). W bieżącym roku (tj. 2021) przyłów wyniósł poniżej 1 tony $\cdot y^{-1}$ (13). Analiza udziału gatunków w biomacie wszystkich ryb (63; 61) wykazuje duże wahania, od $2 \cdot 10^3$ do $10 \cdot 10^3$ ton, które wskazują na spadek.

Podobną redukcję z dużą oscylacją wykazuje również gatunek docelowy *Champscephalus gunnari*. W 2014 r. biomasa *Champ. gunnari* wynosiła około $106 \cdot 10^3$ ton (56), natomiast w 2021 r. spadła ona do $10 \cdot 10^3$ ton (56). Oba gatunki wykazują brak dużych ryb. Dla *Ps. georgianus* średnia długość ciała zmniejszyła się z 50 cm do 38 cm (63; 61). Zmniejszenie dominacji *Champ. gunnari* spadło z piku na 36 cm do 10–20 cm długości całkowitej (56). Nie zaobserwowano ani jednej ryby *Champ. gunnari* o długości od 46 cm do 50 cm TL, a w sezonach 1975–1977 występowały one często (56). Nie ma ostatecznej odpowiedzi na pytanie, dlaczego nie udało się odzyskać dużej biomasy ryb białokrwistych pomimo kilkudziesięciu lat zabezpieczania i ograniczania ich połowów (57). Liczebność *Ps. georgianus* jest ściśle związana z zagęszczeniem i rozmieszczeniem kryla, który jest podstawowym pokarmem zarówno młodych, jak i dorosłych ryb (33; 8). Występowanie *Ps. georgianus* silnie modyfikuje połów kryla. Wraz ze wzrostem wydajności kryla zasoby *Ps. georgianus* skurczyły się (61; 64). Zasoby te wykazują tendencję spadkową (63), ponieważ wysokie połowy kryla są utrzymywane codziennie przez cały rok (13) ze względu na zysk ekonomiczny, największy dla dużych ławic dużego kryla. Również brak pokrywy lodowej zwiększa połów kryla, który wcześniej żerował pod lodem, zatem nie był dostępny dla połowów.

Ciąglej obecności kryla na szelfach wysp Scotia Arc i pomiędzy nimi, odnotowanej w latach 70. i 80. XX wieku (55), towarzyszyło jednorodne występowanie gatunku szelfowego *Champ. gunnari* (żerującego prawie wyłącznie, bo w około 99% na krylu) w rejonie Georgii Płd z większą liczebnością na zachodzie, ale bez zauważalnej dużej gęstości ławic (13). W późniejszych latach z powodu wzrostu

temperatury północna granica pokrycia morza krą lodową, sięgająca wcześniej Georgii Półd, przesunęła się na południe – do szelfów wysp Szetlandów Półd. Kra morską antarktyczną zawiera pod lodem wysoką biomasę alg lodowych, na której żeruje kryl aż do 13 km na południe, z wysokim zagęszczeniem, około 30 000 osobników na metr sześcienny (55). Latem, kiedy rozkwit glonów alg lodowych wynosi 10^6 komórek na metr sześcienny, biomasa żywiącego się nimi kryla (pod warunkiem pokrycia Morza Scotia krą lodową sięgającą Georgii Południowej) osiągała wartość od 13 milionów do kilku miliardów ton rocznie (55). Brak takiej corocznej pokrywy krą lodową morza z powodu ocieplenia unicestwiło obecnie ogromne źródło pożywienia dla kryla, nie ma też optymalnych dla rozwoju i wzrostu kryla niskich temperatur – tym samym obserwuje się ogromny spadek zagęszczenia kryla o dużych rozmiarach. Stadia larwalne kryla migrujące z głębi oceanu do wód powierzchniowych (mających z powodu ocieplenia wyższą temperaturę) wzrastają i rozwijają się do małego rozmiaru kryla, który wskutek braku kry lodowej i – co się z tym wiąże – braku alg lodowych zmienia sposób odżywiania się; zamiast żywić się algami podlodowymi zaczyna żerować na pelagicznych ławicach planktonu (55; 61), tworząc odpowiadający pokarmowi (także) ławicowy poziom organizacji występowania (55). Ławice małego kryla na przemian z pustyniami wodnymi, czyli brakiem kryla, determinują odpowiednią zmianę w poziomie organizacyjnym występowania pelagicznych *Champ. gunnari* na wcześniej nierejestrowane ławice pelagiczne małych osobników o dużej gęstości (1), które mają większą szansę napotkania ławic kryla na pustyni wodnej pelagicznej, a tym samym rośnie prawdopodobieństwo udanego żerowania (55). Wodne pustynie pomiędzy ławicami kryla zmniejszają jego stałą dostępność i tym samym często eliminują powodzenie pionowej nocnej migracji *Ps. georgianus* podejmowanej w celu pozyskania kryla na głębokości nocnego jego występowania, tj. na około 200 m (64). Dlatego semipelagiczne *Ps. georgianus* również zmieniają swoją strategię odżywiania się i agregują na północno-wschodnim szelfie Georgii Południowej (55) w rejonach zimnych wirów Zlewiska Weddella-Scotia, które akumulowały starszego kryla, większego dzięki obniżającemu temperaturę wirowi Weddella (61). *Chaen. aceratus* najbardziej zmienił swoją strategię życiową, przechodząc na stałe do życia w zimnych wodach przy dnie, zwiększając rozmiary ciała, aktywność białek antyzamrozeniowych, prędkość pływania (8) i zmieniając dietę z kryla na zwierzęta przydenne (8), a tym samym uniezależniając się od zasobów kryla pelagicznego. Codzienne połowy kryla pogłębiają spadek dostępności dużego kryla spowodowany ociepleniem klimatu (brakiem pokrycia lodowego) i już od lat 80. XX wieku przyczyniają się do utraty dużych ryb, co najbardziej jest widoczne u *Champ. gunnari*, w mniejszym stopniu u *Ps. georgianus* i jeszcze mniejszym u *Chaen. aceratus*, którego duże osobniki, żyjąc przy dnie, żerują na zwierzętach przydennych (13). Negatywny wpływ ocieplenia jest dodatkowo pogłębiany przez połowy kryla, co zmniejsza też liczebność innych zwierząt krylożernych, takich jak wieloryby, pingwiny, na rzecz wzrostu liczebności ryb, które nie jedzą kryla, takich jak *Gobionotothen gibberifrons* i *Macrourus carinatus* (13; 61). Brak kryla zmienia skład planktonu (55; 49; 70). Kryl stanowi również sprzyjające środowisko dla larw i młodych ryb (33), zapewniając schronienie i pokarm dla larw, dobrze natlenione środowisko przyjazne dla larw i tym samym zwiększając sukces rozmnażania się ryb białokrwistych (33).

Przedstawiając skutki zanieczyszczeń obecnych w Antarktyce (73) u ryb białokrwistych trzeba wziąć pod uwagę ich unikalną biologię. Fakt, że żadna z nich nie ma czerwonych krwinek i wszystkie uzyskują 90% potrzebnego tlenu z dyfuzji jego cząsteczek przez skórę, ma konsekwencje takie, że szczególnie takie zanieczyszczenia jak dioksyny całkowicie bez przeszkód wnikają przez skórę do ich wnętrza jako molekuly tlenu i wpływają na ich biologię. Adaptacje do wzrostu dyfuzji tlenu zwiększają dyfuzję dioksyn, związków trujących, które organizmy żywe rozpoznają jako molekuly tlenu. W wodach Antarktyki dioksyny pochodzące z nieoczyszczonych odpadów 4000 osób przebywających na stacjach

badawczych z 40 krajów nagromadziły się w osadach dennych na tak wysokim poziomie, jaki odnotowano dla Bałtyku (7; 48). Stanowią one główny rodzaj zanieczyszczeń ze względu na długi okres braku kontroli, różne awarie, brak oczyszczalni (48) oraz mniejsze możliwości dezaktywacji ze względu na niskie temperatury. Stacje antarktyczne funkcjonują dziesiątki lat, zwłaszcza te przebudowane z osad wielorybnych. W ich pobliżu w osadach dennych odpady ściekowe z tych lat z tych stacji stale w każdym roku trują zwierzęta wodne zwłaszcza ryby białokrwiste. Od 1790 roku, czyli od początku eksploracji wielorybniczej, szkodliwe związki gromadzą się na dnie morskim i są akumulowane w bocie, zwłaszcza w pobliżu antarktycznych stacji badawczych (45; 12; 31; 73). Dzieje się tak wskutek zakłóceń powodowanych przez liczne statki rybackie (6) i – coraz częściej – również w związku z turystyką, a także z powodu wnoszenia z wiatrami i prądami morskimi z odległych źródeł (44) adsorbowanych dioksyn na nośnikach wszechobecnie zagrażającego mikroplastyku. Wszystko to mogło przyczynić się do spadku liczebności dużych ryb białokrwistych w zakresach ich długości a także ograniczenie zasięgu gatunku. Mikroplastyk sam, jako do 5 mm drobiny wszędybolskich polimerów imitujące pokarm zjadany przez zwierzęta pelagiczne i denne powoduje ich śmierć i jako dalekosiężny nośnik zaadsorbowanych dioksyn zatruwa nimi odległe środowiska Oceanu Południowego. Lipofilowe właściwości i niska prężność pary nasyconej skutkuje sorpcją dioksyn na apolarnych powierzchniach drobnych cząsteczek nieorganicznych, na popiołach lotnych, jak i na organicznych zawieszonych w powietrzu i wraz z nimi rozprzestrzenianiem się duże odległości (5). Niektóre dioksyny także same charakteryzują się dużą zdolnością do przemieszczania się wraz z wiatrem, deszczem i prądami oceanicznymi na duże odległości, wykryto je w pobliżu biegunów, gdzie nie były stosowane (44). W związku z transportem dioksyn do biegunów ich zanieczyszczenie można przyjąć od początku ich tworzenia przez człowieka. Od 1953 w okresie rewolucji przemysłowej wydarzyło się wiele wypadków wydostania się dioksyn na zewnątrz zamkniętych obiegów technologicznych w różnych zakładach chemicznych na całym świecie (40). Z powodu kumulacji z lat poprzednich rozprzestrzenianie się dioksyn przez erozję atmosferyczną i wodną może być większe, mimo, że obecne jego nimi zanieczyszczenie mogłoby być na niskim poziomie. Wykazano emisję z osadów dioksyn stosowanych przed 20 laty w wysokich stężeniach (66). A więc trwały w osadach 20 lat. Dioksyny w wodach absorbują się na powierzchni cząstek substancji zawieszonych w wodzie i opadają z nimi na dno, gdzie z powodu słabej biodegradacji kumulują się w osadach dennych i ściekowych. Dioksyny są bardzo trwałe i stabilne termodynamicznie. Substancje te są odporne na przemiany biochemiczne i hydrolizę – nie ulegają biodegradacji. Słaba rozpuszczalność w wodzie utrudnia ich degradację przez mikroorganizmy. Są odporne na temperaturę. Dioksyny są szybko wchłaniane przez okrzemki, które są zjadane przez kryla, a następnie przez ryby białokrwiste i inne zwierzęta krylożerne, co powoduje ich bioakumulację (16) w tkankach tłuszczowych tych zwierząt. Po spożyciu dioksyny nie są metabolizowane, pozostają w organizmie, kumulując się w nim z każdym pożywieniem zawierającym dioksyny. Dioksyny są również w kale kryla, jak i w odpadach pochodzące z przetwórstwa krylowego, które opadają na dno morza w pobliżu stanowisk i stacji badawczych zajmowanych przez ludzi. Rejestrowano tam wysoki poziom dioksynów w osadach dennych (7; 16). Ryby i zwierzęta żyjące blisko kontynentu Antarktydy, a zatem w pobliżu stacji zamieszkałych przez ludzi, wykazują większą bioakumulację dioksyn w ciele dla gatunków żyjących przy dnie niż dla gatunków pelagicznych (68). Gatunki zwierząt dennych, mając wysoki poziom dioksyn, wskazują także na duże zanieczyszczenie osadów dennych przy stacjach antarktycznych (7; 16).

Dioksyny są małymi molekułami będącymi dwoma pierścieniami benzenowymi, połączonymi dwoma lub jednym atomem tlenu, tworzącymi centralny pierścień dioksynu lub furanu, mającymi

zastąpienia od jeden do wszystkich atomów wodoru na wysokiej aktywności chemicznej i elektroujemności fluorowce: chlor, brom, jod, fluor w niemieszanych lub mieszanych proporcjach: polichlorowane (-bromowane, jodowane, fluorowane) dibenzo-para-dioksyny/furany (PCDD/F, PBDD/F, PJDD/F, PFDD/F, ..., itd); molekuly dioksynopodobne (polichlorowane bifenyle, PCB, etery difenyłowe, PCDE, naftaleny, PCN); molekuly wielopierścieniowych związków aromatycznych a także molekuly zawierające w swej strukturze zamiast tlenu – siarkę, czyli polichlorowane tiantreny i dibenzotiofeny. Rozpuszczalne w tłuszczach, małe płaskie, niepolarne molekuly dioksynów wszędzie mogą się wcisnąć i zastępować substraty; gromadzą się w lipidach skóry (10). Łatwo przechodzą przez błony komórek ściany kapilar, ponieważ rozpuszczają się w hydrofobowej, niepolarnej części lipidowej błony komórkowej. Wówczas niektóre molekuly dioksyn opuszczają błonę lipidową w kierunku ich niższego stężenia do wnętrza komórki. W wyniku tego molekuly przechodzą z oceanu przez błonę/y komórek ściany kapilarnej do osocza, jak cząsteczki tlenu. Ryby białokrwiste mogą więc wchłaniać dioksyny przez skórę, jak i inne ryby bioakumulować poprzez dietę (21; 20). W ocenie w jakim stopniu dioksyny wpływają na ryby białokrwiste warto mieć na uwadze jaki charakter siedliska zajmuje poszczególne gatunki rodziny w kontekście tego że dioksyny w przeciwieństwie do tlenu akumulują w osadach dennych, a więc gatunki denne będą mieć największe efekty destruktywne w biologii i występowaniu a gatunki semipelagiczne i pelagiczne mogą mieć mniejsze. Potwierdzają to wyniki badań. Większe zagrożenie dioksynami występuje u ryb białokrwistych zwłaszcza dennych. W organizmach pelagicznych ryb białokrwistych, takich jak *Champ. gunnari*, obserwuje się 40 razy większe stężenie zanieczyszczeń niż w organizmach również pelagicznych ryb czerwonoekrwistych *Gymnoscopelus nicholsi* (9). Ryby czerwonoekrwiste *G. nicholsi* i *Electrona carlsbergi* nie wykazują efektów destruktywnych, w badaniach nie znajdowano nieprawidłowych otolitów, w przeciwieństwie do częstych nieprawidłowości obserwowanych w otolitach ryb białokrwistych: *Ps. georgianus*, *Chaen. aceratus*, *C. hamatus*, *C. wilsoni* (64). Kształt, skład i mikrostruktura otolitów jest cechą charakteryzującą gatunek.

Dioksyny działając w podwójnym, wzmocnionym stopniu, tak jak działają na ryby białokrwiste dającym im jak cząsteczkom tlenu swobodny dostęp do wnętrza poprzez powierzchnię całego ciała powodują zmiany mutagenne, wpływają na strukturę kodu genetycznego w sposób prowadzący do zwyrodnienia w następnych pokoleniach. Działanie dioksyn jest powolne, objawiające się niekiedy dopiero po kilkunastu – kilkudziesięciu i więcej lat. Długofalowe skutki działania nawet niskich dawek dioksyn mogą być bardziej groźne niż ich toksyczność ostra (10). Działając teratogennie i embriotoksycznie, prowadzą do uszkodzenia materiałów rozrodczych. Są kancerogenem pierwszej klasy (36). Z działania dioksyny użytego w 10 letniej wojnie wietnamskiej zginęło 400000 Wietnamczyków i 500000 wietnamskich dzieci urodziło się upośledzonych i z niedorozwojem (Geoffrey, 2008). Ponadto odkryto że w rejonach Wietnamu poddanych działaniu dioksyny liczba gatunków ptaków spadła siedmiokrotnie, a ssaków 10-krotnie (14). Podobnie wystąpiło z liczebnością ryb białokrwistych w strefie Antarktycznej. W trakcie ekspedycji naukowej na rv „Profesor Siedlecki” w rejonie Orkadów Płd, nie złowiono ani jednego osobnika dorosłego *Ps. georgianus* i ani jednej larwy z tego gatunku w sezonie 1989 r, podczas gdy w tym rejonie w latach istnienia zasobów dziewiczych poławiano je w wysokiej liczebności. Także w połowach larw ryb w tamtych latach występował gatunek *Ps. georgianus*. Dioksyny wiążąc się z lipidami i lipoproteinami osocza transportowane są krwioobiegiem do tkanek i narządów całego organizmu (10). Dioksyny generują zmiany genetyczne, osłabiają różne procesy (66). W procesach biologicznych samoorganizacji przestrzennego ułożenia

substratów względem grup hydrofobowych i lipofilowych zmieniają struktury (10), czyli zakłócają procesy samoorganizacji, a takim procesem jest tworzenie otolitów.

Od niedawna obserwuje się anormalne otolity zmniejszające ich masę i kształt (ubytki brzegów, wymiana aragonitu na lżejszy waderyt). W kolekcji otolitów ryb białokrwistych, publikowanej w roku 1987, nie ma żadnych wzmianek o anormalnych otolitach, natomiast obecnie opisuje się anormalne otolity w licznych publikacjach. Występują braki bieżących warstw przyrostów całych krawędzi otolitów, będącymi odpadnięciami, lub ich rozpuszczeniami obserwowane u *Ps. georgianus* albo też kontynuowane braki przyrostów rozpoczęte w przeszłości u *C. hamatus* i *Ps. georgianus* (64), wcześniej nie zaobserwowane. Występują także zastąpienia aragonitu na waderyt u ryb białokrwistych w strefie Antarktycznej czego wcześniej nie obserwowano. Zmiany te mogą indykować obserwowane zmiany redukcji kostnienia tworzące chrząstkę aż do braków kości które mogą skutkować zmniejszoną percepcją akustyczną przez brak/zmianę przewodzenia kostnego eliminującego echo (46). Braki kości powodują nawet asymetrię dwuboczną symetrii ciała u *C. wilsoni* występującej w strefie Antarktycznej, gdzie jest najwięcej stacji. Dwuboczna symetria ciała to najważniejsze osiągnięcie ewolucji zapewniające sukces każdego gatunku na wyższym poziomie ewolucji. Dlatego braki i defekty rozwoju kości powodujące wady percepcji akustycznej oraz asymetrię odpowiadają raczej efektom i charakterowi działania dioksyn. Trudno zaakceptować tu cel procesu ewolucyjnego, niwelujący brak pęcherza pławnego (75), wobec potencjału tworzącego szerokie zróżnicowanie biologii ryb białokrwistych. Także braki przyrostów brzegu otolitu mogą być efektem wpływu dioksyn tym bardziej że nie występują u ryb młodych lecz pokazują się u ryb starszych (64), które migrują w celu rozrodu i złożenia ikry na dnie do strefy przybrzeżnej w której deponują się dioksyny. Może to być także adaptacją do zmian masy ciała i środka ciężkości zachodzących corocznie u ryb dużych w czasie składania dużej masy ikry (64). Natomiast redukcja masy otolitu poprzez formowanie makrostruktury kolagenowej otolitów u *Chaen. aceratus* (64; 4), może odpowiadać redukcja kostnienia u tego gatunku tłumaczona adaptacją do niskich temperatur przez zmniejszenie zużycia energii na zredukowaną masę ciała u gatunków dennych ryb białokrwistych (37). Aktywność i metabolizm oddechowy ryby wyraźnie dennej *Chaen. aceratus* mają ją najniższą, pomimo adaptacji zwiększenia dyfuzji i transportu tlenu.

Monitoring stężenia dioksyn jest trudny i kosztowny. Ustalona metodyka oznaczania stężenia dioksyn w osadach dennych wymaga zabezpieczenia przed działaniem trującym związków w stanie lotnym, ciekłym i stałym w czasie poboru prób na morzu i wyznaczania dioksyn w laboratorium, który musi posiadać certyfikaty akredytacji (50). Dioksyny są składnikiem submikrośladowym osadów dennych, stężenia wynoszą <1 ppt (<10⁻⁸%), oznacza się metodą chromatografii kolumnowej. Zatem tańsze, bezpieczniejsze metody analizy znaków naturalnych otolitów wynikających z wpływu dioksyn na biologię i występowanie ryb białokrwistych są potrzebne do zmniejszenia zagrożenia destrukcją kości czaszki i szkieletu.

Zmienione otolity objawiają się zaburzeniami koncentrycznego wzorca wzrostu mikrostruktury otolitów (64) i prowadzą do zmniejszonej percepcji akustycznej otoczenia (39). Takie zmienione otolity stają się nieodpowiednie do szacowania wieku ryb (64).

Określanie grup wiekowych ryb białokrwistych powinno opierać się odczycie dobowego przyrostu otolitu w koncentrycznych pierścieniach w mikrostrukturze otolitów, ponieważ taki układ pierścieni jest stale rejestrowany i taki sam w częściach larwalnych (53; 62; 64) i dorosłych (62; 64) otolitu. Ponadto można je wyznaczyć i zweryfikować testami dla najmniejszej stałej okresowości (64;

32) oraz zastąpić stałym przyrostem masy otolitów (64). Zatem nie jest konieczne poznanie różnych zmian sezonowych lub rocznych znaków w otolitach, aby oszacować grupy wiekowe na podstawie dziennych przyrostów mikrostruktury otolitów (23; 43; 71; 11; 48; 64).

Specyficzny gatunkowo kształt otolitu (34) wskazuje na zależność tego kształtu od strategii życiowych. Podkreśla to znaczenie dobowej zmienności w aktywności fizycznej (17). Co więcej, informacje pochodzące z odczytów wieku otolitów nie tylko ujawniają, jakie są ich grupy wiekowe, ale także pokazują ich relacje ze środowiskiem (63; 61). Określenie grup wiekowych ryb białokrwistych daje rozpoznanie przyczyn utrzymującego się 75-procentowego spadku zasobów *Ps. georgianus* (13).

Badania przeprowadzone przez autora dostarczyły porównawczej analizy zmian mikrostruktury, kształtu i masy otolitu *Ps. georgianus*. Zmiany te porównano ze zmianami *Champ. gunnari* i *Chaen. aceratus*, czyli gatunków prowadzących odmienny tryb życia i kolonizujących odmienne środowiska w trakcie swojego rozwoju, tym samym wyjaśniając zmiany otolitów w odniesieniu do rozwoju ontogenetycznego i filogenetycznego (64).

W swoich badaniach autor wykorzystał również wybrane materiały z CCAMLR, co podnosi wartość naukową i znaczenie międzynarodowej pracy i współpracy. W celu lepszego zrozumienia ekologicznych skutków zmian klimatu zalecane są badania biologiczne uzupełniające monitorowanie klimatu i zanieczyszczeń (27; 28). Takie badania ułatwią przewidywanie i łagodzenie niekorzystnych zmian, włączając w to zmniejszenie o 90% biomasy gatunków różnych zwierząt, takich jak wieloryby, foki, ptaki, ryby białokrwiste i kryl (13); zmniejszenie rozmiarów ciała organizmów antarktycznych (13; 61) i zmniejszoną zmienność genetyczną. Zasięg i kierunek zmian biologii ryb białokrwistych związanych z globalnym ociepleniem można przybliżyć, śledząc różnice między zimnymi wodami Antarktydy a cieplejszymi wodami szelfowymi Georgii Południowej (63). Ponadto rozmieszczenie antarktycznych stacji badawczych tworzy wzór występowania zanieczyszczeń biotycznych i abiotycznych w siedliskach szelfowych (12). Niemniej jednak niedawne zmiany w strategiach życiowych ryb białokrwistych wskazują na ich zdolność adaptacji do zmian środowiskowych, a nawet do skutków zanieczyszczenia, czego przykładem jest redukcja kości spowodowana dioksynami (75). Daje nam to pewną nadzieję na zmniejszenie negatywnego, a zwiększenie dobrego wpływu człowieka, jak np. wprowadzenie zakazu całkowitej produkcji dioksyn (57).