



S. 502

ZYG MUNT KOŹMIŃSKI

O GOSPODARCE TLENOWEJ JEZIOR.

Jednym z częściej wysuwanych zarzutów pod adresem limnologów współczesnych jest fakt, że, będąc z przygotowania swego najczęściej zoologami lub w każdym razie biologami, zajmują się oni niejednokrotnie sprawami fizyko-chemicznymi lub hydrograficznymi, które powinny być przedmiotem badań odpowiednich specjalistów. Nie ulega wątpliwości, że zarzut ten płynie z braku zrozumienia istotnego charakteru limnologii dzisiejszej, która jest przede wszystkim nauką o zbiornikach wodnych jako środowiskach życia, o zespołach organizmów żywych (i martwych), zamieszkujących to środowisko, i wreszcie o stosunku wzajemnym środowisk wodnych i zasiedlających je biocenoz. Byłoby rzeczą niewłaściwą wymagać od fizyków, chemików, czy hydrografów, by przeprowadzali oni badania wód z tego punktu widzenia, gdyż powyższe ujęcie zagadnienia ma charakter wyraźnie biologiczny, ściślej mówiąc ekologiczny. Badania nad biotopem zajmują w limnologii niemniej poczesne miejsce, niż badania nad biocenozą, i jedynie utrzymanie pewnej równowagi między temi dwoma kierunkami badań warunkuje mniej lub więcej zupełne nadanie charakteru przyczynowego zdobyczom tej nauki.

Zadaniem artykułu niniejszego jest wprowadzenie czytelnika we współczesne zagadnienia limnologiczne, związane z przemianami i rolą wolnego tlenu, rozpuszczonego w wodzie jezior. Obok zjawisk cieplnych i świetlnych oraz obok zasobów wód w rozpuszczone sole mineralne zajmuje gospodarka tlenowa jezior naczelną rolę w ba-

daniach nad biotopem wodnym. Jej rola w życiu jeziora jest tak potężna, stopień jej powiązania z innymi zjawiskami limnologicznymi jest tak ścisły, że niepodobna sobie dziś wyobrazić jakichkolwiek szerszej zakrojonych badań nad środowiskiem wodnym, któreby nie uwzględniały tego podstawowego czynnika.

Niezawodnym i najpoważniejszym źródłem, z którego jeziora czerpią wolny tlen, jest atmosfera. Jak wiadomo, tlen stanowi jeden z t. zw. stałych składników powietrza, które zawiera około 21% tego gazu, przyczem liczba ta nie ulega większym wahanom ani w zależności od położenia geograficznego, ani od wzniesienia nad poziom morza. Tlen atmosferyczny wnika do wody jeziora, przede wszystkim do jego warstewki powierzchniowej, stykającej się bezpośrednio z powietrzem. Ilość tlenu, zdolnego do rozpuszczenia się w wodzie, zależy—obok innych mniej ważnych czynników—od ciśnienia parcjalnego tego gazu w danym miejscu oraz od temperatury rozpuszczalnika, t. j. wody. Tak np. przy ciśnieniu powietrza (suchego), odpowiadającym 760 mm słupa rtęci, i temperaturze wody 0° C roztwór nasycony tlenu (=natleniony) zawiera 14.7 mg/l tego gazu; przy ciśnieniu tem samem i temperaturze wody 10° C już tylko 11.5 mg/l, przy 20° C — 9.4 mg/l i t. d. W zależności więc od warunków powyższych i od ilości tlenu, już rozpuszczonego w wodzie, odbywa się na powierzchni jeziora wędrówka cząsteczek O₂ albo z powietrza do wody, gdy ta jest niedotleniona (np. po każdym spadku temperatury lub



wzroście ciśnienia), albo w kierunku odwrotnym, gdy woda jest przetleniona. W praktyce odgrywa oczywiście większą rolę temperatura wody, jako bardziej zmiennej, niż ciśnienie, ulegające w danym jeziorze stosunkowo mniejszym wahanom.

Dzięki bezpośredniemu kontaktowi z atmosferą zostaje więc rozpuszczona w powierzchniowej warstewce wody jeziora pewna ilość tlenu. Gaz ten przenika, rzecz naturalna, i dalej w głąb jeziora m. in. w drodze dyfuzji, przyczem ilość jego, zdolna wnikać do tych głębszych warstw, jest w dalszym ciągu zależna od ich temperatury oraz od ciśnienia parcjalnego O_2 na powierzchni już natlenionej. Szybkość, z jaką przebiega dyfuzja tlenu w wodzie, jest jednak niezmiernie mała; według obliczeń Grotego (1934) np. trzeba by ni mniej ni więcej tylko 638 lat czasu na to, żeby ilość tlenu wzrosła na głębokości 10 m z $7.2 \text{ cm}^3/\text{l}$ na $7.7 \text{ cm}^3/\text{l}$ dzięki dyfuzji tego gazu z warstwy powierzchniowej, zawierającej $9.2 \text{ cm}^3/\text{l}$. Jasną jest rzeczą, że wobec takiej powolności procesów dyfuzji O_2 w wodzie, nie one warunkują natlenienie masy wodnej jeziora; rola ich, zresztą bardzo doniosła, jest ograniczona głównie do cienkiej warstewki wody, stykającej się bezpośrednio z jednej strony z atmosferą, z drugiej—jak zobaczymy dalej—z dnem jeziora.

Transport tlenu w jeziorze odbywa się niemal wyłącznie dzięki ruchom wody, dzięki wszelkiego rodzaju prądom jeziornym, których najważniejsze rodzaje i nadzwyczaj ważna rola w życiu zbiorników śródlądowych były przedstawione przy okazji omawiania termiki jeziornej (por. K o ź m i ń s k i, „O termice jeziornej”, *Wszechświat*, Nr. 6, 1933). Jakkolwiek znajomość prądów jeziornych jest jeszcze bardzo niedostateczna, możemy już dziś twierdzić stanowczo, że spośród wyróżnionych ich rodzajów najpoważniejszą pod każdym względem rolę odgrywają wzbudzone przez wiatr t. zw. prądy wirowe, opisane poraz pierwszy przez znakomitego limnologa amerykańskiego, Birge'a (1910). Prądy te, zdolne niekiedy pokonać nawet dość poważny opór, stawiany przez lepkość i róż-

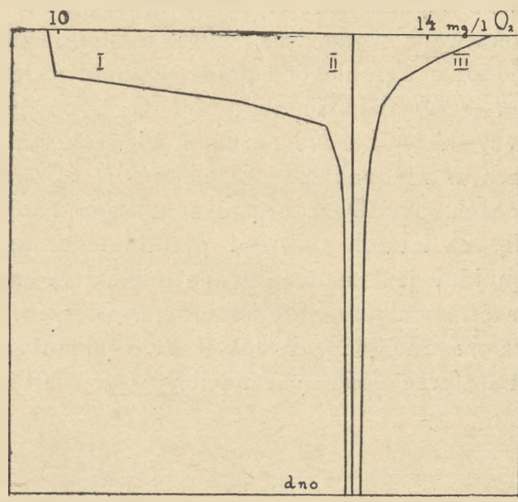
nice gęstości wody, wpychają w głąb jeziora natlenioną wodę z powierzchni, wprowadzając równocześnie w kontakt z atmosferą coraz to nowe porcje wody z głębin. W dążeniu do ujednostajnienia zawartości tlenu w różnych częściach jeziora współdziałają z prądami wirowymi w miarę swych bardziej ograniczonych możliwości i inne ruchy wody, a więc przede wszystkim prądy konwekcyjne.

Opisane powyżej ogólnikowo warunki fizyczne dostawania się tlenu do wody jeziora, rola dyfuzji oraz czynniki, zdolne do transportu i dążące do ujednostajnienia stopnia natlenienia całej masy wodnej, umożliwią nam skolei przedstawienie uwarstwienia tlenowego w jeziorach. Tworzy się ono przede wszystkim pod wpływem stratyfikacji cieplnej i związanymi z nią różnicami w ciężarze właściwym wody, działającymi antagonistycznie w stosunku do prądów. Celem uproszczenia zadania, wyeliminujemy narazie wszystkie czynniki biologiczne, wpływające modyfikująco na pierwotną zawartość O_2 w różnych warstwach, i rozpatrzmy przebieg przemian tlenowych w ciągu roku w takim idealnym jeziorze, należącym pod względem termicznym do typu umiarkowanego i dostatecznie głębokim, które byłoby całkowicie pozbawione życia organicznego i którego dno byłoby chemicznie idealnie bierne.

Jak wiadomo, jezioro typu umiarkowanego przebywa w ciągu roku cztery zasadnicze fazy termiczne, a mianowicie dwa okresy cyrkulacji (wiosenny i jesienny) oraz dwa okresy t. zw. stagnacji (letni i zimowy). O ile oba okresy cyrkulacyjne nie różnią się od siebie zasadniczo, cechując się całkowitą homotermją na poziomie $3-6^\circ \text{C}$ i powolnością całej masy wodnej w stosunku do prądów wirowych, o tyle budowa termiczna jeziora w zimie i w lecie wykazuje głęboko sięgające różnice. W lecie mamy do czynienia z silnie wyrażonym uwarstwieniem prostym, zezwalającym na wyróżnienie trzech zasadniczych, nie mieszających się z sobą warstw: epi-, meta- i hypolimnionu; prądy wirowe, najintensywniejsze w epilimnionie, wzbudzają sko-

lei słabsze ruchy wody tego samego typu w meta- i hypolimnionie. W okresie zimowym jezioro, pokryte z reguły lodem i tem samem wolne od prądów wirowych, ujawnia słabe stosunkowo uwarstwienie odwrotne (por. Wszechświat, Nr. 6, 1933).— Rys. 1 przedstawia schematycznie, jak wyglądałoby uwarstwienie tlenowe w czterech zasadniczych fazach rocznych w jeziorze, pozbawionem życia organicznego. W okresach cyrkulacyjnych, gdy cała masa wodna ulega jednolitym prądom wirowym, wynoszącym wodę z głębin na powierzchnię, panuje rzecz prosta wyrównanie tlenowe, t. zw. homooksygenja, w całym jeziorze nasyconem tlenem do 100% (rys. 1, II). Zawartość tlenu w głębinach, gdzie temperatura waha się w ciągu całego roku stosunkowo nieznacznie dokoła 4°C, ulegałaby też w okresach stagnacyjnych tylko nieznacznym odchyleniom od stanu jesienno i wiosennego, starając się dostosować — z pewnem opóźnieniem — do zmian cieplnych wody. Warstwy powierzchniowe jeziora natomiast są widownią intensywniejszych przemian tlenowych. W miarę podnoszenia się temperatury z początkiem lata, woda na powierzchni staje się przetleniona i oddaje nadmiar O₂ atmosferze; prądy wirowe, dążące do ujednostajnienia termicznego i chemicznego wody epilimnionu, dają w ostatecznym swym efekcie obraz przedstawiony na rys. 1, I: mamy tu na poziomie metalimnionu stopniowy wzrost absolutnej zawartości O₂ aż do tej wysokości, która utrzymała się w hypolimnionie. Odwrotny proces odbywa się na jesieni, po cyrkulacji całkowitej; chłodzone w dalszym ciągu warstwy powierzchniowe wzbogacają się w tlen atmosferyczny aż do chwili zamrznięcia. Brak ostrzejszych skoków termicznych wywołuje też brak ostro wyrażonej stratyfikacji tlenowej, która ujawnia stosunkowo nieznaczny spadek zawartości tego gazu w głąb (rys. 1, III). Jak wynika z powyższego, jedynie absolutna zawartość O₂ ulegałaby pewnym wahaniom w takim „azoicznym” jeziorze, wykazując naogół uwarstwienie o charakterze odwrotnym, niż stratyfikacja cieplna; natomiast stopień

nasycenia utrzymywałby się przez cały rok we wszystkich warstwach jeziora na poziomie, zbliżonym do 100% w stosunku do



Rys. 1. Schemat rocznych przemian tlenowych w jeziorze, pozbawionem życia. I okres stagnacji letniej, II okres cyrkulacji (jesiennej lub wiosennej), III okres stagnacji zimowej.

ciśnienia parcjalnego O₂ na powierzchni i do temperatury wody w danej warstwie.

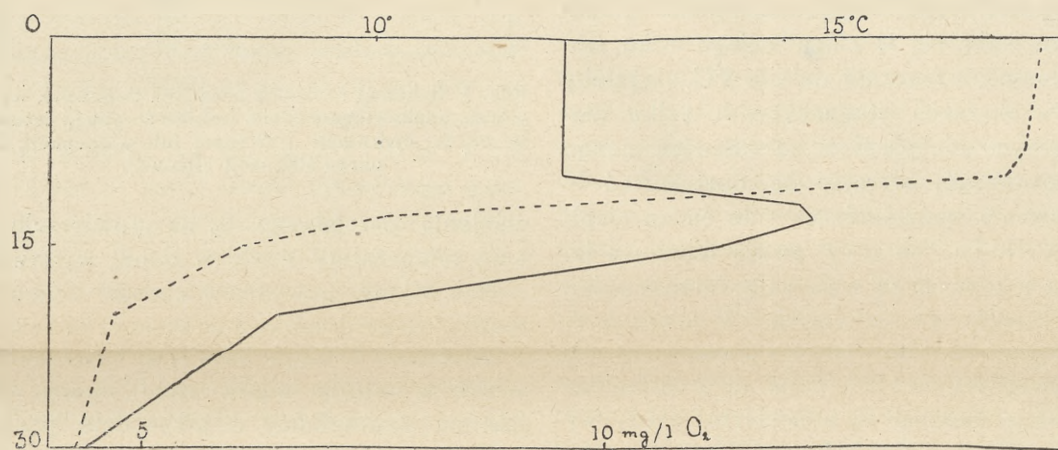
Nakreślony powyżej w sposób schematyczny obraz przebiegu przemian tlenowych w jeziorach w ciągu roku nie bywa oczywiście w naturze nigdy zrealizowany, tak jak nie napotykamy w przyrodzie jezior, całkowicie pozbawionych życia organicznego. Idealny ten obraz dopomoże nam jednak w zrozumieniu wzajemnego wpływu zjawisk biologicznych i gospodarki tlenowej jezior.

Świat organiczny, zamieszkujący zbiorniki słodkowodne, składa się z dwóch elementów, ważnych z naszego punktu widzenia: z producentów i konsumentów tlenu. W naturze bowiem zjawisk biologicznych leży, jak wiadomo, fakt, że niema takich istot żywych, dla których tlen byłby gazem obojętnym.

Zastanowimy się przedewszystkiem nad warunkami i rolą produkcji biogenicznej tlenu w jeziorach. Jest ona, oczywiście, dziełem organizmów wyłącznie roślinnych, które budując swą tkankę z soli mineralnych, dwutlenku węgla i wody przy udziale energii słonecznej, wydzielają tlen. Intensywność procesu fotosyntezy w wodach zależy, mó-

wiąć ogólnie, od stopnia ich żyzności, warunkującej liczbę organizmów roślinnych, zamieszkujących dany zbiornik. Proces ten może się odbywać tylko w naświetlonych warstwach wody, ma więc występowanie pionowo ograniczone przez warunki świetlne. — Wydajność tego źródła tlenu jest oczywiście bardzo różna w różnych jeziorach, w różnych ich częściach i w różnych porach roku. Dość często spotykane w miesiącach letnich zjawisko przetlenia epilimnionu jest spowodowane niemal zawsze przez asymilację fitoplanktonu; powierzchnia jeziora oddaje wówczas w dzień słoneczne atmosfery dość znaczną ilość O_2 . Tej sa-

wołując powstanie t. zw. maksimum tlenowego. Zjawiska takie były obserwowane wśród gęstych zarośli makroflory przybrzeżnej, gdzie przetlenie osiąga niekiedy fantastyczne rozmiary¹⁾. Poza tem przypisuje się naogół również działalności fotosyntetycznej fitoplanktonu powstawanie maksimum tlenowych w metalimnionie, opisywanych z wielu jezior; przykład takiego maksimum metalimnetycznego przedstawia rys. 2. Ponieważ stosunkowo wąska warstwa wody metalimnionu nie miesza się z sąsiednimi warstwami, a dyfuzja nie odgrywa praktycznie żadnej roli, wystarczy, aby w warstwie tej produkcja tlenu choćby



Rys. 2. Maksimum tlenowe w metalimnionie. Uwarstwowanie cieplne (— · — · —) i tlenowe (—) w jez. Białem Wigierskim, 7.IX.1935.

mej przyczynie należy również niewątpliwie przypisać niekiedy bardzo znaczne przetlenie wody położonej tuż pod lodem. Optymalne warunki życia wielu gatunków fitoplanktonu znajdują się nieraz bynajmniej nie w powierzchniowych warstwach wody, lecz na pewnych poziomach głębszych; jeśli warunki świetlne są tam dostateczne, w warstwach tych bywa produkowany tlen w ilości poważnej. Losy jego zależą wówczas od wydajności pracy prądów: jeśli woda z warstwy tej ulega wymieszaniu z warstwami sąsiednimi, tlen zostaje rozpuszczony w dużej masie wody; jeśli jednak warstwa ta z jakichkolwiek powodów stagnuje, wówczas wobec znikomej roli dyfuzji tlen nagromadza się tam w znacznych ilościach, wy-

nieznacznie przeważała nad konsumpcją, a już istnieją warunki do powstania zjawiska maksimum. Nie jest więc nawet konieczne, jak dawniej przypuszczano, szczególne nagromadzenie fitoplanktonu w tym miejscu; może go być tam mniej, niż w warstwach

¹⁾ Jest to właściwie przetlenie raczej pozorne, gdyż ciśnienie parcjale tlenu w drobnych jego pęcherzykach, tworzących się często w takich miejscach jest wielokrotnie większe, niż na powierzchni wody, a ono wszak tylko decyduje w tym przypadku o rozpuszczalności O_2 w wodzie. Na ciśnienie parcjale tlenu w tych pęcherzykach składa się bowiem prócz ciśnienia powietrza na powierzchni jeziora jeszcze ciśnienie słupa wody, stojącego nad takim pęcherzykiem, i napięcie jego błonki powierzchniowej.

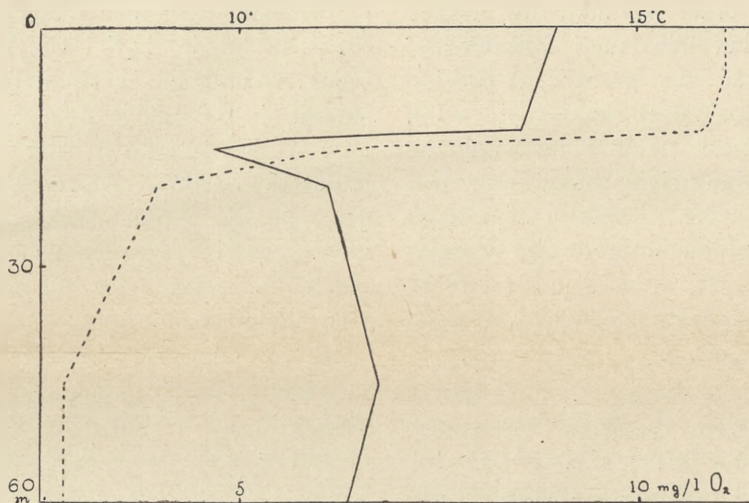
wyższych, byle tylko istniał wspomniany pozytywny stosunek produkcji do konsumpcji tlenu.

Jak widzimy, produkcja biogeniczna tlenu, jakkolwiek przestrzennie ograniczona, daje niekiedy wyniki widoczne. W wielu przypadkach jednak rola jej w życiu jeziora jest bardzo nikła, tembardziej, że dotyczy przede wszystkim górnych warstw wody i tak naogół dostatecznie zaopatrywanych w tlen atmosferyczny.

W przeciwieństwie do objawów produkcji biogenicznej O_2 , stanowi konsumpcja tego gazu ogromnie ważną pozycję w budżecie tlenowym jezior. Tlen pobierany jest przez żywych mieszkańców jeziora przede-

stoi tu otworem obszerna dziedzina badań, które będą miały nie tylko ściśle fizjologiczne, ale i limnologiczne znaczenie. W każdym razie stwierdzić można, że procesy oddechowe żywych organizmów — zapewne poza szczególnymi przypadkami wyjątkowego nagromadzenia zwierząt na niewielkiej przestrzeni — nie odgrywają bardzo wielkiej roli, t. j., że zasoby tlenowe jeziora są naogół tak duże, że samo oddychanie żywych istot nie czyni w nich z reguły znacznego uszczerbku.

O wiele poważniejsze ilości tlenu pochłania rozkład martwej substancji organicznej. Aby zrozumieć, jak wielkie ilości tego gazu muszą być w tym celu zużyte, należy



Rys. 3. Minimum tlenowe w metalimnionie. Uwarstwienie cieplne (.....) i tlenowe (—) w jez. Wigry, 11.IX.1935

wszystkiem w procesie oddychania. Niestety dzisiejszy stan naszych wiadomości o potrzebach tlenowych poszczególnych składników biocenozy jeziornej jest niedostateczny. Wiemy tylko, że istnieje pod tym względem ogromna różnorodność, że obok form niezmiernie wymagających, istnieje wiele gatunków mało wrażliwych na wahania w zawartości wolnego O_2 w wodzie oraz wiele takich, które zadawalają się znikomymi ilościami tego gazu lub nawet mogą żyć dzięki specjalnym zabiegom fizjologicznym w środowiskach beztlenowych. Ilościowa ocena roli procesów oddechowych w dziele zużywania zasobów tlenowych jeziora nie jest dziś jeszcze możliwa,

uprzytomnić sobie, że roczna produkcja samego planktonu sięga w niektórych żyznych jeziorach setek, a nawet tysięcy kilogramów suchej wagi na rok i hektar powierzchni. W sprzyjających warunkach, t. j. przede wszystkim przy dostatecznej ilości głównych soli odżywczych i przy odpowiedniej temperaturze zostaje mianowicie w naświetlonej, t. zw. trofogenicznej warstwie jeziora, odpowiadającej zwykle mniej więcej epilimnionowi, wyprodukowana przez rośliny pewna ilość substancji organicznej, ściśle proporcjonalna do stopnia dogodności wspomnianych warunków. Znaczna część tej pierwotnej substancji organicznej pada ofiarą organizmów zwierzęcych, które sko-

lei (częściowo) stają się pastwą większych od siebie drapieżników i t. d. Dzięki czynnemu i biernemu przenoszeniu się istot żywych zostaje zaopatrzona w pokarm głębsza strefa jeziora, gdzie wskutek złych warunków świetlnych substancja organiczna może być tylko konsumowana: jest to t. zw. warstwa trofalityczna. W rezultacie przeszedłszy przez szereg ogniw pośrednich lub bezpośrednich substancja organiczna po obumarciu jej nosiciela opada ku dnu jeziora; część drobniejszych i delikatniejszych zwłaszcza organizmów ulega w czasie tej wędrówki ku dnu całkowitemu lub częściowemu rozkładowi przy udziale bakteryj i przy zużyciu pewnej ilości tlenu. Jeśli istnieją po temu warunki, ów deszcz opadającej zwolna substancji organicznej może zatrzymywać się przez czas pewien na określonych poziomach, wywołując w ten sposób silny ubytek tlenu w tej warstwie; w ten sposób mianowicie tłumaczone jest powstawanie w lecie charakterystycznego dla wielu jezior minimum tlenowego w metalimnionie (p. rys. 3). Opadające z epilimnionu martwe organizmy zostają zatrzymane w warstwie skoku termicznego ze względu na większą lepkość wody metalimnionu i tu ulegają całkowitemu lub częściowemu rozkładowi. Za taką interpretacją zjawiska minimum metalimnetycznego przemawiają inne stwierdzone cechy chemiczne i biologiczne tej warstwy wody.

Nie ulega jednak wątpliwości, że gros martwej substancji organicznej dosięga wreszcie tego wielkiego cementarzyska, jakim jest dno jeziora; tworzy się tu w ten sposób ów charakterystyczny muł jeziorny, pochodzenia głównie planktonowego¹⁾. Proces oksydacji mułu tworzy w budżecie tlenowym jeziora najpoważniejszą pozycję wydatków.

Mechanizm przeróbki martwej substancji organicznej na dnie jezior, jeszcze nie we wszystkich szczegółach wyjaśniony, jest

¹⁾ Aby nie komplikować obrazu pomijam zbiorniki wodne, stojące pod znakiem wpływów obcych, allochtonicznych, a więc przede wszystkim wody dystroficzne.

niezmiernie skomplikowany i stanowi przedmiot szczególnego zainteresowania limnologji współczesnej. Nie mam tu możliwości przedstawiać szczegółowo tych rzeczy, gdyż przekroczyłyby to znacznie ramy artykułu niniejszego; chciałbym jednak zwrócić uwagę czytelnika na niezmiernie ciekawe i swoiste środowisko ekologiczne, znajdujące się na dnie jezior głębokich. Cechuje się ono niską i stałą temperaturą, nieprzeniknionym mrokiem, brakiem wydatniejszych ruchów wody i znacznym naogół bogactwem pokarmu; czynnikiem ograniczającym życie nie jest tu, jak w wielu innych biotopach, brak pokarmu lub niewłaściwa temperatura, lecz najczęściej trudne i zmienne warunki oddechu oraz obecność trujących produktów rozkładu (m. in. H_2S i CH_4). Świat zwierzęcy, wchodzący w skład biocenozy dna, składa się głównie z nekroforów, koproforów i drapieżników; rola jego w dziele przeróbki osadów jeziornych jest pomocnicza i polega przede wszystkim na rozdrobnieniu resztek organicznych oraz spulchnianiu mułu. Zasadnicze znaczenie ma natomiast działalność flory bakteryjnej, która osiąga tu niezwykłą, ogromną ilość. Flora ta składa się z dwóch elementów biologicznych: 1) z form anaerobowych, pracujących w warunkach beztlenowych (t. zw. grupa reduktorów) i dających w efekcie pierwszy stopień rozkładu substancji organicznej (zespół związków chemicznych, zwany w limnologji akceptorem); oraz 2) z form aerobowych (t. zw. grupa induktorów), zasiedlających powierzchnię warstewki mułu i wywołujących przez swą działalność życiową utlenienie akceptorów, płynących z głębi mułu, przy pomocy dyfundującego z wody tlenu (zwanego w tym przypadku aktorem). Jedynie owe aerobowe bakterie zdolne są w obecności O_2 doprowadzić do całkowitej mineralizacji związków organicznych i oddać je jezioru w postaci rozpuszczalnych w wodzie soli nieorganicznych; działalność ich nie byłaby jednak dość wydajna, gdyby nie pierwszy stopień rozkładu substancji organicznej, dokonany przy udziale reduktorów. Widzimy tu nadzwyczaj celowy podział pracy, wykonywanej w wa-

runkach nieraz dramatycznych: jak zobaczymy niżej, działalność bakterij aerobowych prowadzi często do zupełnego zużycia tlenu, stojącego do ich dyspozycji, bywa to więc działalność samobójcza.

Nakreślony powyżej w ogromnym skrócie zarys zjawisk, dokonywających się na dnie jeziora, wskazuje na jeden szczególnie doniosły z naszego punktu widzenia fakt: o ile powierzchnia jeziora, stykająca się z atmosferą, jest dzięki dyfuzji O_2 stale natleniona, o tyle dno jeziora, powierzchnia wody, stykająca się z mułem, jest widownią stałej ucieczki tlenu, dyfundującego w głąb mułu. Proste doświadczenie Alsterberga (1922) wykazało, jakie kolosalne zdolności redukcyjne posiada muł przeciętnie żyznych jezior; okazało się mianowicie, że muł taki już na głębokości kilku milimetrów jest zupełnie pozbawiony tlenu i to przy całkowitem natlenieniu stykającej się z nim wody. Oczywiście w warunkach naturalnych, gdy woda ta zawiera mniejszą ilość O_2 , różnica koncentracji między wodą i mułem staje się mniejsza i wówczas natleniona warstewka mułu może posiadać miąższość minimalną np. rzędu pojedynczych mikronów; wreszcie w jeziorach bardzo żyznych, zwłaszcza ku końcowi okresu wegetacyjnego, ilość tlenu w wodzie z głębin spada do zera. Muł przybiera wówczas barwę czarną, otrzymuje zapach gnilny i staje się siedliskiem organizmów wyłącznie anaerobowych; bakterje aerobowe i zwierzęta denne, wymagające choćby minimalnych ilości tlenu, giną, ratują się ucieczką do płytszych stref jeziora lub przechodzą w stadja spoczynkowe.

Absorpcja tlenu przez osady jeziorne jest czynnikiem, powodującym powstanie pierwotnej stratyfikacji tlenowej, t. zw. mikrostratyfikacji. Cechuje się ona przebiegiem izooksygen nie poziomym, lecz odpowiadającym konfiguracji dna. W jeziorach, w których z jakichkolwiek powodów prądy nie odgrywają roli, „mikrostratyfikacja” osiąga pewne znaczenie i trwałość, z reguły jednak zostaje ona ograniczona do cienkiej (nie przekraczającej zwykle 1 m) nadmułowej warstwy wody, szczególnie ubogiej

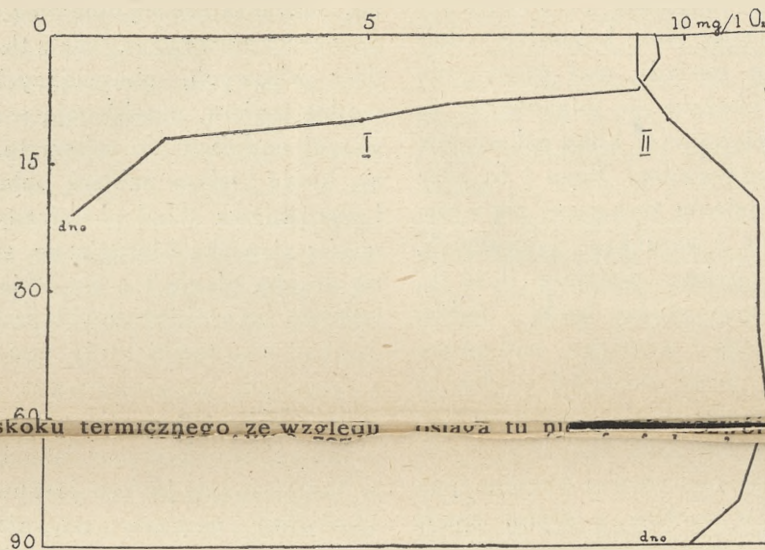
w tlen, podczas gdy wyżej ustala się poziome uwarstwienie, wytworzone głównie przez prądy wirowe. Prądy te biorą też na siebie pracę doprowadzenia tlenu do owej naddennej warstwy wody, warunkując przez to udział większych mas wody, a właściwie tlenu w niej zawartego, w dziele mineralizacji osadów jeziornych.

Powrócimy teraz skolei do przedstawionego na początku przebiegu przemian tlenowych w ciągu roku w idealnym jeziorze, pozbawionem życia (p. rys. 1), i zobaczymy, jaki efekt dają omówione powyżej zjawiska biologiczne. Oba okresy cyrkulacyjne, odznaczające się dominującym wpływem powierzchniowego regime'u tlenowego i prądów wirowych, obejmujących całą masę wodną jeziora, przebiegają w naturze mniej więcej podobnie do schematu. Są to okresy, kiedy jezioro nabiera pełnego oddechu i wyrównywa skład chemiczny w całej swej masie; zjawiska biologiczne stoją wówczas na drugim planie i z wyjątkiem jezior wyjątkowo zszaprobizowanych oraz z wyjątkiem cienkiej warstewki wody naddennej są one z łatwością kompensowane i pokrywane przez ubytek dopływu tlenu atmosfery.

Inaczej zupełnie przedstawiają się sprawy w okresach, gdy jezioro jest uwarstwione. Omówimy najpierw najważniejszy okres w życiu jeziora, okres pełnej wegetacji — lato. Z chwilą, gdy sformuje się charakterystyczna stratyfikacja cieplna, głębiny jeziora, hypolimnion, zostają odcięte całkowicie od dopływu tlenu z zewnątrz; ponieważ asymilacja roślin w tej strefie nie odgrywa z reguły większej roli, ilość tlenu, nagromadzona w czasie cyrkulacji wiosennej, musi starczyć na całe lato. Postępująca nieuchronnie konsumpcja tego gazu przez czynniki omówione wywołuje ubytek tlenu; w ten sposób powstaje t. zw. deficyt tlenowy, mierzony różnicą między pełnym natlenieniem wody przy danej temperaturze i ciśnieniu, panującym na powierzchni, i stopniem natlenienia aktualnego (t. zw. deficyt aktualny) lub też różnicą między zawartością tlenu w danej warstwie w okresie cyrkulacji i w momencie pobrania próbek (t. zw. deficyt absolutny). W jeziorach

ubogich w życie organiczne, t. zw. oligotroficznych lub jałowych, deficyt ten jest niewielki i przebieg krzywej tlenowej (p. rys. 4, II) nie odbiega zbyt od schematu, przedstawionego wyżej dla jezior, pozbawionych życia. W miarę, jak przechodzimy do jezior o bogatszym życiu organicznym, deficyt wzrasta, by wreszcie w wodach wybitnie żyznych, skrajnie eutroficznych, osiągnąć 100%; w wodach takich panuje więc poniżej termokliny całkowity brak tlenu. Ponieważ epilimnion jest we wszystkich jeziorach stale natleniony (lub nawet niekiedy lekko przetleniony), tworzy

lodowej (t. zw. zaducha). W jeziorach umiarkowanie eutroficznych było opisywane ciekawe uwarstwienie tlenowe w zimie: izooksygeny przebiegają tu mianowicie nie poziomo, co byłoby zrozumiałe wobec braku prądów wirowych, i nie równoległe do konfiguracji dna, jakby tego wymagały czynniki, wywołujące mikrostratyfikację (p. wyżej),—lecz tworzą jakgdyby odbicie w zwierciadle konfiguracji misy jeziornej. Nie mam tu niestety miejsca na to, by przedstawić próby interpretacji tego zjawiska; wspomnę tylko, że proponowane przez Alsterberga tłumaczenie tego przy pomocy dział



Rys. 4. Uwarstwienie tlenowe w jeziorze eutroficznym (I jez. Czarne pod Bryzglem. 2.IX.1935) i oligotroficznym (II jez. Hańcza, 18.VIII.1931)

się w jeziorach eutroficznych na poziomie skoku termicznego niemniej gwałtowny skok tlenowy, t. zw. oksykлина (p. rys. 4, I), o kierunku odwrotnym, niż przedstawiony na rys. 1, I. Wielkość deficytu tlenowego w hypolimnionie jest niezmiernie czułym wskaźnikiem ilości wyprodukowanej substancji organicznej, a więc pośrednio — stopnia żyzności jeziora.

Jakkolwiek zima jest naogół okresem mniej bujnego rozkwitu życia organicznego, jednak i pod lodem odbywają się mniej lub więcej intensywne procesy biologicznego zużycia tlenu, prowadzące w wodach skrajnie eutroficznych do zupełnego zużycia tego gazu, niekiedy aż do samej pokrywy

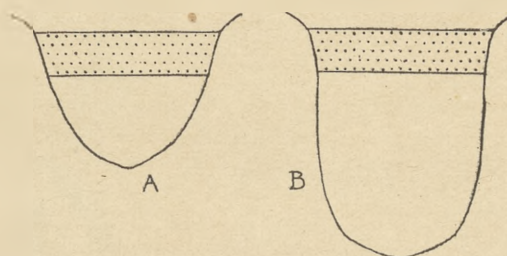
ności t. zw. prądów wyrównawczych ustępuje dziś naogół pogładowi, że odpowiedzialność za to ponosi szczególnie obfite wydobywanie się pęcherzyków siarkowodoru i metanu z największych zagłębień jeziornych (por. Wszechświat Nr. 3, str.90 z 1934 r.).

Powstawanie ostro wyrażonego deficytu tlenowego w jeziorach ma niezmiernie doniosłe znaczenie dla całego biegu ich życia. Wpływ ten wyraża się nietylko w wymarciu (lub przejściu w stadję spoczynkowe) form, wymagających pod względem tlenowym, ale wywołuje też pośrednio skutki bardzo głęboko sięgające. Brak tlenu w głębinach uniemożliwia mianowicie bakterjom

aerobowym ostateczne przerobienie produktów rozkładu substancji organicznej i oddanie ich w postaci związków mineralnych wodzie jeziora. Znaczna część niezbędnych do budowy tkanki żywej substancyj zostaje odłożona na dnie, zaledwie częściowo przerobiona przez bakterje anaerobowe, lecz następnje „przysypana” przez opadające wciąż resztki organiczne i w wyniku bezpowrotnie stracona dla procesu krążenia materji w jeziorze. Jeziora pozbawione tlenu w warstwach naddennych prowadzą, jak mówimy, gospodarkę deficytową, gdyż produkują więcej substancji organicznej, niż zdolne są odzyskać; ich bilans tlenowy jest ujemny, ponieważ źródła, dostarczające im O_2 , nie pokrywają zapotrzebowania. Proces przemiany materji, stanowiący w jeziorach oligotroficznyc z reguły całkowicie zamknięty cykl, warunkujący ich długowieczność i równowagę biologiczną, traci w jeziorach eutroficznyc charakter cyklu. Jeziora takie zabagniają się i wypływają stopniowo, starzeją się coraz szybciej i wreszcie zanikają, ustępując miejsca torfowiskom.

Na zakończenie chciałabym zwrócić uwagę na jedną jeszcze okoliczność, szczególnie doniosłą. Z rozważań powyższych wynika jasno, że do utrzymania pozytywnego bilansu tlenowego w jeziorze konieczne jest zachowanie pewnej proporcji między produkcją substancji organicznej a jej redukcją oraz oksydacją. Otóż proporcja ta może być zachowana tylko wówczas, gdy ilość absolutna tlenu w hypolimnionie, a co za tem idzie i pojemność tego ostatniego, będzie dostatecznie wielka. Aby zrozumieć to, wystarczy wyobrazić sobie dwa jeziora, położone w tych samych warunkach klimatycznych, jednakowo zasobne w sole pokarmowe i odznaczające się zupełnie jednakową powierzchnią, różniące się zaś tylko jedną cechą pierwotną: średnią głębokością (p. rys. 5). Miąższość warstwy trofogenicznej, zależna od warunków świetlnych, a tem

samem i ilość wyprodukowanej w jednostce czasu substancji organicznej będzie w obu jeziorach jednakowa. Podczas gdy jednak w jeziorze B rozkład jej odbędzie się przy



Rys. 5. Schemat ilustrujący stosunek warstwy trofogenicznej (zakropkowanej) do warstwy trofalitycznej w jeziorze płytkim (A) i głębokim (B).

współdziałale wielkich stosunkowo ilości tlenu, zawartego w stosunkowo pojemnej warstwie trofalitycznej, o tyle w jeziorze A warunki całkowitej mineralizacji będą o wiele gorsze. Według badań Thienemanna (1928), jednego z najznakomitszych limnologów współczesnych, charakter gospodarki tlenowej, a wraz z nim i stopień żyzności każdego jeziora jest w dużej mierze zgóry wyznaczony przez cechy morfometryczne jego misy: w naszych szerokościach geograficznych jeziora o średniej głębokości, przekraczającej 18 m mają być z reguły oligotroficzne, jeziora płytsze — eutroficzne¹⁾. Jakkolwiek śmiało to uogólnienie obudziło pewne zastrzeżenia, niemniej wskazuje ono słusznie na kolosalne znaczenie budowy misy na cały bieg życia jeziornego.

Badania tlenowe należą dziś w limnologii do najintensywniej uprawianyc dziedzin tej nauki. Śmiało można powiedzieć, że niema innej dziedziny badań, któraby się tak ściśle zazębiała o wszelkie przejawy życia jeziornego, któraby tak jasno uczyła o organicznej jedności zbiornika wodnego, jako biotopu i biocenozy razem wziętych.

¹⁾ Pominięto tu znów milczeniem jeziora dystroficzne.



5.502.

