

Háskóli Íslands
Líffræðiskor

09.54.10-896
Námskeið til meistaraþrófs

Björgvin R. Leifsson:

Dýralíf í fljótandi þangi

Leiðbeinandi: Dr. Agnar Ingólfsson, prófessor

Efnisyfirlit

Samantekt	3
Inngangur	3
Helstu dýrahópar í fljótandi þangi	4
Líklegar ástæður sóknar í fljótandi þang	8
Afleiðingar þess að vera í fljótandi þangi	10
Þanghafið	13
Dreifingaraðferðir sjávarhryggleysingja um heimshöfin	19
Lokaorð	26
English summary	27
Þakkarorð	27
Tilvitnanir	27

Samantekt

Fjallað er um helstu rannsóknir á dýralífi í fljótandi þangi, svo sem tegundasamsetningu og uppruna dýranna, sem þar finnast. Þanghafinu eru gerð sérstök skil þar sem það er m.a. borið saman við önnur fljótandi *Sargassum* samfélög. Möguleikar dýra til dreifingar með fljótandi þangi eru ræddir og þáttur fljótandi þangs í dreifingu sjávarhryggleysingja með beina þroskun er skoðaður. Helstu dýrahópum, sem finnast í og við fljótandi þang eru gerð stutt skil, bæði þeim, sem fylgja þanginu úr fjörum og þeim, er sækja í það á hafi úti. Fjallað er um ástæður þess að sjávardýr sækja í fljótandi þang. Mismunandi dreifingarmátar dýra um heimshöfin eru bornir saman með aðaláherslum á fljótandi þang og sviflirfur og er þetta sérstaklega skoðað m.t.t. hitastigs mismunandi sjávarsvæða og fjarlægða milli staða í höfunum.

Inngangur

Öldur sjávarins, sem skella á klettum þangfjöru, slíta oft upp brúska af þeim þörungum, sem í fjörinni finnast og enn fremur geta þeir rifnað vegna ísmyndunar. Stundum berast brúskarnir ofar í fjöruna, sitja þar eftir og verða rotnun að bráð, en oft ber útsogið þá til sjávar og geta þeir þá losnað úr viðjum fjörunnar og flotið á haf út og borist langar leiðir með hafstraumum.

Þegar brúskarnir slitna upp fylgja þeim margar þær dýrategundir, sem á þeim eru í fjörinni (Kingsford og Choat, 1985). Misjafnt er hversu auðvelt þessar tegundir eiga með að halda sér í þangið úti á rúmsjó og fækkar því fjörutegundum á þanginu eftir því sem lengra dregur frá vaxtarstað þess (Kingsford og Choat, 1985). Hins vegar mynda þessir brúskar iðulega ný samfélög á hafi úti, þar sem ýmsar uppsjávartegundir bæði fiska og hryggleysingja sækja í brúskana af ýmsum ástæðum. Enn fremur getur ungvíði sumra botnhryggleysingja tengst fljótandi þangi, sérstaklega þeirra tegunda, sem ekki hafa eiginlegar sviflirfur (Highsmith, 1985). Því eru dýrasamfélög fljótandi þangs frábrugðin bæði dýrasamfélagi þangfjörunnar og sjávarins í kringum brúskana.

Miklar rannsóknir hafa farið fram á dýralífi í fljótandi þangi víðs vegar í heiminum, t.d. hafa Fine (1970), Dooley (1972) og Stoner og Greening (1984) sérstaklega rannsakað þanghafið m.t.t. tegundasamsetningar fiska og hryggleysingja á og við þangið. Rannsóknir á dýralífi í fljótandi þangi við Ísland hófust fyrir nokkrum árum (Agnar Ingólfsson, 1995) en þeim er ekki að fullu lokið. Þá hafa Dooley (1972), Safran og Omori (1990) og Kingsford (1992) sérstaklega athugað samfélög fiska, sem myndast í og við þangbrúskana. Athygli manna hefur einkum beinst að því hvers vegna sjávardýr sækja í fljótandi þang (Dooley, 1972), gildi fljótandi þangs fyrir fjörudýr og önnur sjávardýr (Mitchell og

Hunter, 1970; Kingsford, 1992), tegundasamsetningu dýra í fljótandi þangi á ýmsum stöðum (Fine, 1970; Stoner og Greening, 1984; Kingsford og Choat, 1985; Davenport og Rees, 1993), samskiptum dýrategundanna, sem þar finnast (Mitchell og Hunter, 1970) og hugsanlegum þætti fljótandi þangs í dreifingu hryggleysingja um heimshöfin (Yeatman, 1962; Kingsford og Choat, 1985; Locke og Corey, 1989). Hér verða ofangreindir þættir ræddir með það í huga að lesandinn fái heildarmynd af dýralífi í fljótandi þangi.

Helstu dýrahópar í fljótandi þangi.

Tegundasamsetning dýra á fljótandi þangi hefur talsvert verið rannsökuð, m.a. með samanburði við fast þang í nærliggjandi fjörum (Kingsford og Choat, 1985). Nokkrir hafa lagt aðaláherslu á fiska tengda fljótandi þangi eða fljótandi þara (Mitchell og Hunter, 1970; Dooley, 1972; Safran og Omori, 1990; Kingsford, 1992). Þá hefur Sargassum samfélag Þanghafnsins talsvert verið rannsakað m.t.t. tegundasamsetningar (Fine, 1970; Dooley, 1972; Stoner og Greening, 1984), en rétt er að benda á að þessir aðilar unnu á mismunandi stöðum og tímum í Þanghafinu. Við Íslandsstrendur virðist hægt að skipta dýrategundum í fljótandi þangi í fjóra meginhópa eftir uppruna þeirra, þ.e. tvo hópa fjörudýra, botndýr og uppsjávardýr (Agnar Ingólfsson, 1995) og er ekki ólíklegt að sú skipting eigi við í meginráttum víðar í heimshöfunum.

Mikill munur er á tegundasamsetningu fasts þangs í fjöru og fljótandi þangs úti á sjó (Kingsford og Choat, 1985). Meginmunurinn er að í fjöru virðast hryggleysingjar ráðandi en mun minna er um fiska en í fljótandi þangi snýst þetta nokkuð við, a.m.k. við stendur Nýja-Sjálands. Þar eru fiskar einna stærsti hópurinn í fljótandi þanginu ásamt nokkrum hryggleysingjahópum, sem ekki eru af fjöruuppruna, þ.e. fjörudýr hverfa að mestu úr þanginu en önnur koma í staðinn. Ekki rannsökuðu Kingsford og Choat sérstaklega mun á tegundafjölbreytni en skv. mynd 5 í grein þeirra virðist fjölbreytnin vera meiri á fasta þanginu. Johnson og Scheibling (1987) rannsökuðu dýralíf á föstu þangi í fjöru við Nova Scotia. E.t.v. er hæpið að bera niðurstöður þeirra saman við greinar um dýrahópa í fljótandi þangi en mér virðist tegundafjölbreytnin meiri í fjörunni og enn fremur virðast reglubundnar árstíðasveiflur í þéttleika tegunda vera meiri meðal hryggleysingja á föstu þangi en fljótandi. Hér verður þó að hafa í huga að sá mikli munur, sem er á umhverfi dýra í þangfjöru annars vegar og í eða við fljótandi þangbrúska hins vegar gerir allan samanburð af þessu tagi erfiðan. Þá hefur stundum fundist jákvætt samband milli þyngdar eða stærðar fljótandi þangbrúska og fjölda tegunda og einstaklinga á þeim (Fine, 1970; Stoner

og Greening, 1984; Agnar Ingólfsson, 1995), en slíkt samband er algengt á föstu þangi í fjörum (Johnson og Scheibling, 1987).

Þá er og talsverður munur á tegundasamsetningu dýra í yfirborði sjávar annars vegar og fljótandi þangi hins vegar. Samkvæmt niðurstöðum Davenport og Rees (1993) virðist fjölbreytni yfirborðsdýra meiri en í nálægu fljótandi þangi í sjónum milli Norður-Wales og eyjarinnar Mön í Írlandshafi og allar tegundirnar, sem fundust í fljótandi þanginu komu einnig fyrir meðal yfirborðsdýranna. Reyndar telja þeir krækling (*Mytilus edulis*), sem fannst í einu þangsýnanna, óvænta tegund í fljótandi þangi en ég sé ekkert því til fyrirstöðu að kræklingur, sem hefur fest sig við þang í fjöru geti fylgt því á haf út ef það slitnar upp. Niðurstöður Holdway og Maddock (1983) sýna meiri fjölbreytni meðal yfirborðsdýra en almennt gerist í fljótandi þangi skv. þeim greinum, sem ég hef lesið, en þeir rannsökuðu tegundafjölbreytni yfirborðsdýra frá Fiji eyjum til Biscayaflóa. Þessum samiburði ber þó að taka með fyrirvara um landfræðilega legu rannsókna og þann mun, sem er á umhverfi yfirborðsdýra annars vegar og fljótandi þangs hins vegar. Þá greina þeir frá miklum dægursveiflum (lóðréttar dægurferðir sumra tegunda) meðal yfirborðsdýra, sem mér er ekki kunnugt um að hafi orðið vart hjá dýrum í fljótandi þangi, enda þótt sumir þessara hópa finnast einnig þar.

Ýmsar fiskategundir virðast sækja í fljótandi þang (Mitchell og Hunter, 1970; Dooley, 1972; Safran og Omori, 1990; Kingsford, 1992; Agnar Ingólfsson, 1995) á ýmsum þroskastigum lífsferilsins. Sókn fiska í hreinsaða þangbrúska, sem settir eru á flot er hröð og oft virðist samband milli stærðar eða þyngdar brúskanna og fjölda fiska í þeim (Kingsford, 1992).

Þanghafið í Atlantshafinu er frábrugðið flestum öðrum sjávarsvæðum jarðar. Það inniheldur ekki þang af fjöruuppruna nema að mjög litlu leyti (Fine, 1970). Brúnþörungaættkvíslin *Sargassum* af Fucales ættbálkinum inniheldur m.a. tegundirnar *S. natans* og *S. fluitans*. Þessar tegundir eru sérstakar að því leyti að þær fjölga sér eingöngu með kynlausri æxlun (rifna í sundur). Hringstraumar í Atlantshafinu valda því að hið pelagíska *Sargassum*, sem hefur mikla flothæfni, safnast fyrir í Þanghafinu (Sargasso Sea) og verður þar til alveg sérstakt dýrasamfélag, þar sem þang í Þanghafinu endurnýjast ekki frá fjörum nema að litlu leyti. Verður Þanghafinu lýst sérstaklega síðar.

Tafla 1 sýnir helstu dýrahópa, sem fundist hafa í fljótandi þangi samkvæmt þeim heimildum, sem hér er byggt á. Reynt er að gera greinarmun á fjöruættuðum dýrum, uppsjávardýrum og dýrum af sjávarbotni, en ekki er tekið tillit til mismunandi fundarstaða þangsins þrátt fyrir að rannsóknirnar eru frá ýmsum heimshlutum. Í töflunni eru einnig teknir með þeir dýrahópar, sem Highsmith (1985) fann í rannsóknum sínum á fljótandi

grænþörungum (*Ulva* spp. og *Monostroma* spp.) á leiru í Mitchell Bay við austurströnd Bandaríkjanna.

Dýrahópar í fljótandi þangi	Dýr af fjöruþruna	Uppsjár- og yfirborðsdýr	Botn- dýr
Coelenterata			
Hydrozoa	x	x	
Scyphozoa		x	
Anthozoa			x
Nemertinea		x	
Nematoda	x	x	
Annelida			
Polychaeta	x	x	
Oligochaeta	x		
Mollusca			
Gastropoda	x	x	
Bivalvia	x		
Tardigrada			x
Acarina	x		
Pychnogonidae		x	
Crustacea			
Ostracoda	x		
Copepoda	x	x	
Cirripedia		x	
Leptostraca			x
Natantia		x	
Brachyura			x
Tanaidacea			x
Isopoda	x	x	
Amphipoda	x	x	
Insecta	x		
Bryozoa	x		x
Echinodermata			
Ophiuroidea			x
Holothuroidea			x
Chaetognatha		x	
Tunicata		x	
Pisces		x	

Tafla 1. Helstu dýrahópar, sem fundist hafa í fljótandi þangi og líklegur uppruni þeirra.

Líklegar ástæður sóknar í fljótandi þang

Áður en vikið er að meginefni þessa kafla verður að benda á að með sókn dýra í fljótandi þang er átt við önnur sjávardýr en fjörudýr. Fjörudýrin, sem kunna að fylgja þangi frá fjöru á haf út, eru í flestum tilfellum háð þanginu til festingar og fæðuöflunar, en sækja ekki í það á hafi úti.

Allar rannsóknir benda til að tegundafjölbreytni dýra í og við fljótandi þang sé meiri en í sjónum umhverfis og því hlýtur fljótandi þang að bjóða upp á umhverfi, sem dýrin sækja í og taka fram yfir sjóinn í kring. Umhverfi fljótandi þangsins er því þessum dýrahópum hagstæðara en umhverfi sjávar án fljótandi þangs. Rétt er að benda á að í sumum tilvikum stafar hin aukna tegundafjölbreytni að hluta til af tilvist fjörudýra í fljótandi þanginu, sem hafa fylgt því á haf út.

Ýmsir hafa sett fram tilgátur um ástæður þessarar sóknar í fljótandi þang. Kingsford (1992) bendir á nokkra hugsanlega þætti fyrir litla fiska með tilvitnunum í aðra höfunda, t.d. skjól fyrir afræningjum og meiri fjölbreytni í fæðuvali og telur þessa tvo þætti vera ráðandi fyrir nýliðun fiska í fljótandi þangbrúskum. Mitchell og Hunter (1970) rannsökuðu fiska tengda fljótandi þara úti fyrir strönd Suður-Kaliforníu og könnuðu sérstaklega með vinnustofutilraunum hvort tilvist þarans hefði áhrif á afrán, þ.e. hvort þarinn veitti raunverulegt skjól gegn afráni. Í stuttu máli var bráðin elt oftár, lengur í senn og náð oftár þegar þara vantaði heldur en þegar hann var til staðar (Mitchell og Hunter, 1970). Að því er virðist er þetta eina raunverulega prófunin á tilgátunni um varnargildi fljótandi þangs gagnvart afráni og styður hún tilgátuna, enda hafa ýmsir orðið til að vitna í ofangreinda höfunda, t.d. Dooley (1972).

Kingsford (1992) telur að sókn fiska í fljótandi þang sé aðallega vegna þess skjóls sem það veitir gegn afræningjum og vegna aukins fæðuframboðs í þangbrúskunum. Með tilvitnunum í aðra höfunda bendir hann á að litlir fiskar éti t.d. hryggleysingja á þanginu og dýrasvif, sem er þéttara í brúskunum en í sjónum umhverfis þá. Í tilraun þar sem hann kannaði sókn fiska í fljótandi þang hreinsaði hann þangið fyrst af hryggleysingjum, sem kann að hafa valdið því að sóknin hafi orðið minni fyrir bragðið þar sem fiskarnir fundu enga fæðu (Kingsford, 1992). Fleiri, þ.á.m. Kingsford og Choat (1985) hafa gert tilraunir með sókn í fljótandi þang, en einnig þeir hreinsuðu þangið fyrst. Áhugavert væri að bera saman sókn í hreinsað og óhreinsað þang en vandséð er hvernig því yrði við komið.

Dooley (1972) telur einnig að fæðuframboð í fljótandi þangi skipti máli fyrir þéttni fiska í og við brúskana. Hugsanlega sjá fiskarnir dýrasvif betur vegna þess samspils ljóss og skugga, sem er í þanginu og magasýni benda til að fiskarnir lifi talsvert á hryggleysingjum tengdum þangbrúskunum, bæði ásætum og hreyfanlegum dýrum (Dooley, 1972).

Ekki hafa þó allir fundið tengsl milli fæðuvals fiska og ásæta á þanginu. Safran og Omori (1990) fundu engin slík tengsl en hugsanlega hafa áhrif fljótandi þangs á dreifingu svifs (þ.e. aukin þéttni svifs umhverfis og í þangbrúskum) áhrif á hreyfingar lítilla fiska, sérstaklega ungvíðis. Fiskarnir færi sig þannig til eftir því hvar mest er um fæðu og hópist í brúskana, sem verði þannig uppeldisstöðvar þeirra (Safran og Omori, 1990).

Önnur atriði en skjól fyrir afræningjum og aukið fæðuframboð hafa verið nefnd sem hugsanlegar ástæður sóknar fiska í fljótandi þang. Þangið getur m.a. virkað sem undirlag, skjól fyrir egg og lirlfur og mekanísk vörn gegn bylgjuhreyfingum sjávar (Dooley, 1972).

Minna hefur verið rætt um ástæður þess að hryggleysingar tengjast fljótandi þangi en líklegt er að þær séu svipaðar, þ.e. skjól gegn afræningjum og aukið fæðuframboð, a.m.k. fyrir þær tegundir, sem lifa á þanginu. Hins vegar eru menn yfirleitt á einu máli um að fljótandi þang eykur mjög hæfni hryggleysingja til að halda sér á floti og þar með dreifast langar leiðir frá fyrri heimkynnum og kann þetta að skipta miklu máli fyrir t.d. botnhryggleysingja, sem ekki hafa sviflirlfur (sbr. t.d. Highsmith, 1985). Í fjöru er þang náttúrlegt umhverfi, undirlag og fæða margra hryggleysingja, sem hafa mikla hæfni til að halda sér föstum á því, jafnvel þótt það slitni upp og eru því þessar tegundir vel fallnar til dreifingar með fljótandi þangi (Highsmith, 1985). Verður nánar vikið að þessu í næsta kafla.

Afleiðingar þess að vera í fljótandi þangi

Í þessum kafla verður í stuttu máli fjallað um síðkominn gróða lífvera, sem sækja í fljótandi þang og fjörudýra, sem fylgja þangi, sem rifnar upp og flýtur á brott frá fjörum. Hér er fyrst og fremst átt við þátt fljótandi þangs í dreifingu hryggleysingja, sem ekki hafa sviflirlfur, um heimshöfin. Þannig er ekki gert ráð fyrir að þessi dýr saki í þangið eða fylgi því úr fjörum beinlínis til að "fá far" með því, þ.e. dreifing með fljótandi þangi er ekki ástæða sóknar í það, heldur eru ástæðurnar einhverjar þeirra, sem rætt var um í síðasta kafla og eru þá vörn gegn afráni og aukið fæðuframboð líklegastar. Locke og Corey (1989) telja að hæfni ýmissa botn- og fjöruhryggleysingja til að nýta sér umhverfi yfirborðs sjávar tengist að öllum líkindum því að flotgróður má nýta sem t.d. tengingu og fæðu og að möguleikinn á dreifingu með þanginu sé síðan aukageta.

Segja má að fljótandi þang geti bæði haft áhrif á staðbundna dreifingu t.d. fiska (Kingsford, 1992) og dreifingu ýmissa dýrahópa um heimshöfin. Þar sem t.d. fiskseiði eða ókynþroska fiskar leita í fljótandi þang af ýmsum ástæðum, hljóta árstíðasveiflur í þéttleika og dreifingu þangsins að hafa áhrif á staðbundna dreifingu fiskanna (Kingsford,

1992). Í Bay of Fundy við Kanada finnast marflær og þanglýs varla á vorin en ná hins vegar miklum þéttleika í yfirborðinu á sumrin og haustin (Locke og Corey, 1989). Þar sem þrjár af þeim fjórum tegundum, sem voru í mestu magni fundust fyrst og fremst innan um flotgróður, aðallega þang af fjöruuppruna, bendir þetta til þess að tegundirnar hverfi úr yfirborðinu yfir veturinn en endurnýist á vorin frá t.d. nálægum þangfjörum. Hugsanlega berst *Idotea metallica* í flóann að sunnan með þangi á vorin en ungvíði *I. baltica*, sem sýnir mikla ljósleitni, syndir upp í yfirborð, berst þannig út í flóann og tengist þar flotgróðri (Locke og Corey, 1989). Þessar tvær þanglúsategundir finnast reyndar mjög mikið í fljótandi þangi og hafa mikla dreifingu í yfirborði í Norður-Atlantshafi, sem tengist að öllum líkindum sækni þeirra í fljótandi þang (Naylor, 1955). Naylor (1957) telur reyndar að *I. metallica*, sem berst stundum til Bretlands, hljóti að berast þangað með flotefnum ýmiss konar, sérstaklega fljótandi þangi. Í sömu grein nefnir hann að tegundin hafi fundist m.a. undan ströndum Íslands og Grænlands (mynd 1).



Mynd 1. Stefna Golfstraumsins yfir Atlantshafið og fundarstaðir *I. metallica* við Bretlandsstrendur. Punktarnir sýna staðfesta fundi tegundarinnar, eins eða fára einstaklinga. Myndin sýnir einnig hvernig grein Irmingerstraumsins sveigir að suðvesturströnd Íslands en hluti hans sveigir svo til austurs meðfram Norðurlandi. Myndin er tekin úr Naylor (1957).

Fleiri hafa bent á hugsanlegan þátt fljótandi þangs í að auka útbreiðslu ýmissa botn- og fjöruhryggleysingja. Tully og Céidigh (1986) rannsökuðu lífsferla nokkurra tegunda *Idotea* og *Gammarus locusta* í fljótandi þangi í Galway Bay við vesturströnd Írlands. Fjöldi einstaklinga var í réttu hlutfalli við magn fljótandi þangs, sem myndaði eingöngu tímabundið og óstöðugt umhverfi fyrir þær tegundir, sem því tengdust en getur hins vegar átt þátt í að auka útbreiðslu tegundanna (Tully og Céidigh, 1986). Kingsford og Choat (1985) fundu þangbrúska nálægt fjörum, sem ýmist voru með eða án fiska og

hryggleysingja. Hugsanlega hafa tómu brúskarnir ýmist verið nýreknir frá fjörunni og fjöruhryggleysingjar að mestu horfnir úr þeim en enn fremur kunna brúskarnir að hafa rekið að fjörunni frá hafinu og dýr, sem kunna að hafa verið á þeim hafi yfirgefið þá til að nema land í nýjum heimkynnum (Kingsford og Choat, 1985). Þá virðist fljótandi þang mikilvægt fyrir fiskseiði og til dreifingar *Idotea* tegunda og *G. locusta* (Davenport og Rees, 1993).

Beinar rannsóknir á flutningi dýra með fljótandi þangi yfir langar vegalengdir eru ekki til þótt ýmsir hafi orðið til að benda á þennan möguleika til að skýra útbreiðslu eða dreifingu hryggleysingja um heimshöfin. Áður hefur verið minnst á skýringar Naylor (1955 og 1957) á dreifingu *I. metallica* til Bretlandseyja og Agnar Ingólfsson (1992) telur fljótandi þang hugsanlega hafa átt þátt í dreifingu fjöruhryggleysingja frá Norður-Evrópu til Íslands og austurstrandar Norður-Ameríku eftir síðustu ísöld. Enn fremur telur Dooley (1972) *Sargassum* í Þanghafinu mikilvægt fyrir dreifingu bæði fiska og hryggleysingja yfir Atlantshafið. Fljótandi þangi (aðallega *Sargassum*) var safnað á 6 stöðvum í Golfstraumnum milli Norður-Ameríku og Evrópu og athugað hvaða tegundir fjöru- og grunnsæviskrabbaflóa (Harpacticoidea og Cyclopoidea) fundust á þanginu í því skyni að athuga hvort þessar tegundir geti borist milli þessara tveggja heimsálfa með fljótandi þangi yfir Atlantshafið (Yeatman, 1962). Í stuttu máli fundust ein tegund Cyclopoidea og sex tegundir Harpacticoidea á þanginu. Af þeim hafði Cyclopoid tegundin og ein hinna eingöngu fundist í Þanghafinu áður, fjórar tegundir hafa víða dreifingu í fjörum við strendur Evrópu og Miðjarðarhafs, tvær tegundanna hafa fundist við strendur Norður-Ameríku, fjórar tegundir við Bermúdaeyjar og ein tegundanna hafði eingöngu fundist áður við strönd Egyptalands. Þar sem þessar tegundir geta ekki haldið sér á floti allan þann tíma, sem þarf til að þær berist yfir hafið með straumum sem svif en festast vel við þang og geta lifað þar eins og í sínum náttúrlegu heimkynnum, t.d. fjölgað sér, hljóta þær að berast yfir Atlantshaf með *Sargassum*, sem festist í Golfstraumnum (Yeatman, 1962). Tegundirnar eru líklega upprunnar í fjörum Karabíska hafsins og hafi borist þaðan á *Sargassum* til Bermúda og þaðan með *Sargassum* til Evrópu með hafstraumum. Yfirborðsstraumar í Miðjarðarhafi geta síðan borið tegundirnar áfram alla leið til Egyptalands og jafnvel inn í Súesskurðinn (Yeatman, 1962).

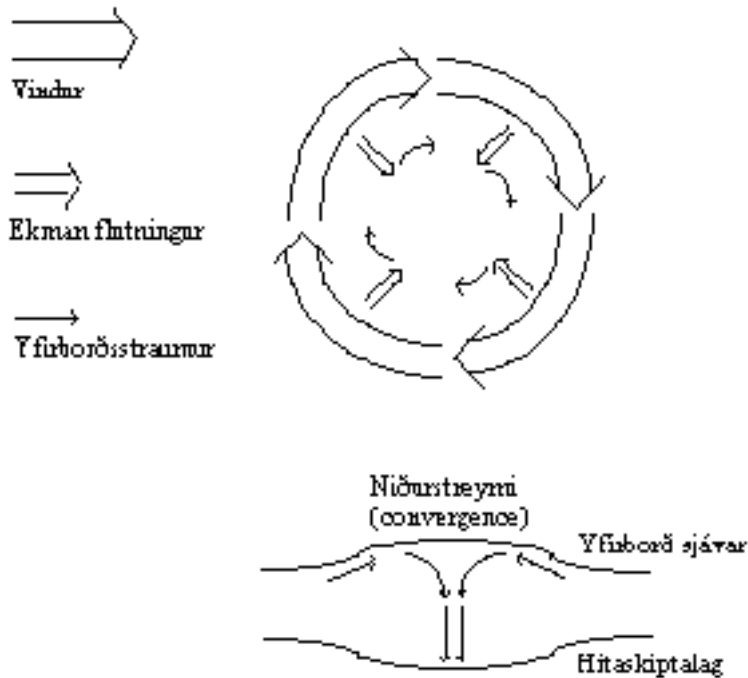
Athugun Yeatmans (1962) er ein af fáum, þar sem könnuð er dreifing með fljótandi þangi yfir langar vegalengdir. Eins og áður hefur verið getið hafa ýmsir orðið til að stinga upp á fljótandi þangi sem dreifingarmáta fyrir botn- og fjöruhryggleysingja, sem ekki hafa sviflirfur, þó að óyggjandi niðurstöður um slíkt liggi tæpast fyrir. Hafa verður í huga að erfitt er að rannsaka þetta við náttúrlegar aðstæður og niðurstöður byggðar á innitilraunum um t.d. tíma, sem tegundir geta haldið sér á floti (Highsmith, 1985) eða tilraunir með

nýliðun eða brotthvarf tegunda í eða úr fljótandi þangi (t.d. Kingsford og Choat, 1985) segja okkur lítið um flutning dýra með fljótandi þangi í langan tíma yfir miklar vegalengdir. Athugun Yeatmans (1962) er góðra gjalda verð og vissulega benda niðurstöðurnar til þess að tilgáta hans um dreifingu krabbaflóa yfir Atlantshafið með fljótandi þangi sé rétt í meginatriðum. Hins vegar verður að hafa í huga að tegundunum er ekki fylgt eftir yfir hafið, sem vissulega væri æskilegast en vandséð er hvernig því yrði við komið.

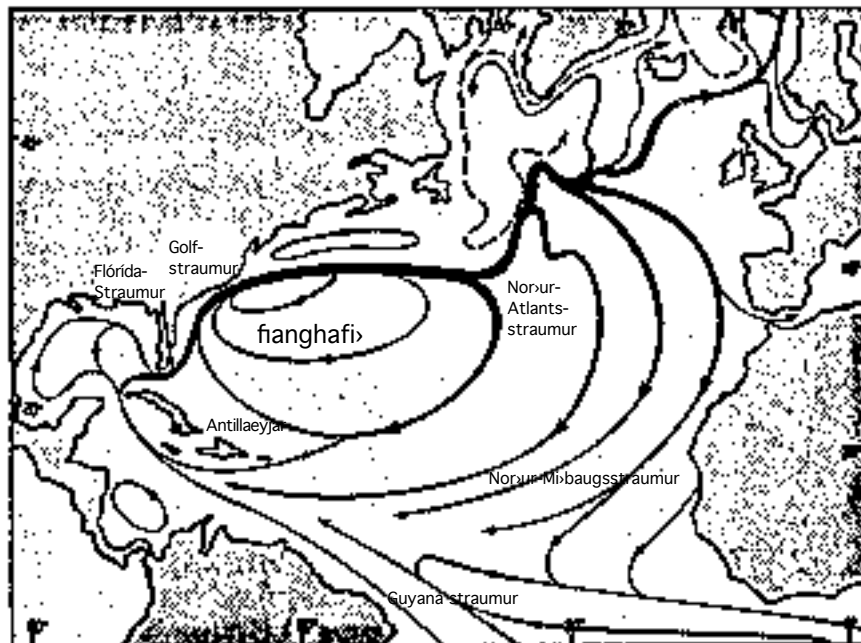
Þótt rannsóknir séu af skornum skammti eru menn almennt sammála um gildi fljótandi þangs til dreifingar ýmissa dýrahópa um heimshöfin, bæði staðbundið og yfir lengri vegalengdir. Highsmith (1985) gengur jafnvel svo langt að varpa fram þeirri tilgátu að landfræðileg útbreiðsla tegunda án sviflirfa sé tengd möguleikum á dreifingu með fljótandi þangi. Johannesson (1988) telur að dreifing með fljótandi þangi sé mun algengari til að komast yfir miklar vegalengdir en dreifing með sviflirfum, þar sem þær síðarnefndu geti ekki seinkað myndbreytingu nema í ákveðinn tíma. Scheltema (1965; 1968; 1986a; 1986b) telur hins vegar næg gögn fyrir dreifingu ýmissa tegunda með sviflirfum um heimshöfin, t.d. yfir Atlantshafið. Áður en við skoðum þessa umræðu nánar, þ.e. dreifing með sviflirfum samanborið við dreifingu með fljótandi þangi, er rétt að taka inn í myndina stærsta samfélag fljótandi þangs í heiminum, Þanghafið.

Þanghafið

Sjógerðir Þanghafsins (Sargasso Sea) myndast í Norður-Atlantshafi vegna samspils vinda og strauma. Í staðvindabeltinu blæs vindur réttsælis kringum hæð, sem myndast við 30° n.br. og veldur Ekman flutningi á vatni í yfirborði sjávarins til hægri við vindstefnuna vegna Coriolis kraftsins, þ.e. í átt að miðjunni (Brown et al., 1991).



Mynd 2. Áhrif réttisælis vinds umhverfis hæðir á norðurhveli jarðar á yfirborðssjó, lögun yfirborðs sjávar og þar með lóðrétt streymi sjávar í hæðarmiðju. Eftir Brown et al. (1991).



Mynd 3. Norður-Atlantshafs hringstraumurinn og Þanghafið. Myndin er tekin úr Brown et al. (1991).

Vatn þetta sekkur undir yfirborðið (niðurstreymi, mynd 2), þannig að næringarefni tapast úr efsta laginu og er því lítið um svifþörunga á þessum slóðum. Þar sem Coriolis kraftur og láréttur þrýstingskraftur eru í jafnvægi, þ.e. hafa gagnstæða stefnu, viðheldur kerfið sér

sjálft að mestu leyti. Þó er rétt að benda á áhrif strauma, sem umlykja þetta hafsvæði og aðgreina það því frá öðrum hafsvæðum (mynd 3). Straumar við miðbaug stefna að mestu til vesturs yfir Atlantshafið og valda því að yfirborð sjávar er hærra þeim megin en austan megin. Sérstaklega gætir þessa í Karabíska hafinu og veldur því að mikill geóstrófískur straumur, Golfstraumurinn, flæðir út um Flórídasund og út á Norður-Atlantshafið. Þessi straumur sveigir smám saman til hægri, þ.e. austurs, vegna Coriolis kraftsins m.a. og greinist í nokkra strauma út á miðju Norður-Atlantshafi, þ.á.m. Irmingerstraumurinn, sem m.a. sveigir til Íslands, en stærstu greinarnar sveigja þó til suðurs meðfram ströndum Suður-Evrópu og Norður-Afríku og þaðan aftur til vesturs út á Atlantshafið og tengjast áður nefndum straumum við miðbaug (Brown et al., 1991).

Þanghafið (Sargasso Sea) dregur nafn sitt af brúnþörungaaættkvíslinni *Sargassum*, sem er af Fucales ættbálkinum. Tegundirnar *S. natans* og *S. fluitans* eru meira en 99% fljótandi þangs í Þanghafinu (Fine, 1970) en Dooley (1972) telur *S. natans* vera um 80%, *S. fluitans* um 10% og *S. filapendula* önnur 10%*). Tvær þær fyrrnefndu eru ófrjóar og án botnlægra stiga og fjölga sér eingöngu kynlaust við það að rifna í sundur (Dooley, 1972), en *S. filapendula* er hins vegar upprifnuð, botnföst tegund frá ströndum N-Ameríku. *S. natans* og *S. fluitans* innihalda margar, gasfylltar blöðrur, sem gefa þeim mikla flothæfni og sökkva ekki nema þær drepist í of köldum sjó (undir 18°C), lendi í miklum öldugangi eða þyngist um of vegna of mikils magns ásætna (Dooley, 1972). Þær finnast varla undir yfirborði sjávar og eru þarna í sínu náttúrlega umhverfi en afkast frá ströndum skiptir hins vegar engu fyrir Þanghafsflóruna (Fine, 1970).

Þrátt fyrir að hið eiginlega Þanghaf sé afmarkað eins og að ofan greinir finnast þessar *Sargassum* flottegundir annars staðar, m.a. við Japansstrendur og í Rauðahafi (Fine, 1970) og Dooley (1972) telur Sargassumsamfélagið hafa hnattútbreiðslu í hitabeltinu. Hægt er að tala um sérstök *Sargassum* samfélög dýra (Fine, 1970; Dooley, 1972; Stoner og Greening, 1984) en gera má þó greinarmun á slíkum samfélögum úr Þanghafinu annars vegar og úr Golfstraumnum hins vegar (Stoner og Greening, 1984).

Þegar tegundasamsetning dýra, sem tengjast *Sargassum* er skoðuð, m.a. með samanburði milli sýna úr Þanghafinu, Golfstraumnum og strandsjó við Ameríkustrendur, virðist fjölbreytni dýrasamfélaga á *Sargassum* vera minni en á botnföstu þangi á sömu breiddargráðum enda þótt hún sé engu að síður töluverð miðað við hversu umhverfið er einsleitt (Fine, 1970). Þetta kann að stafa af miklum stöðugleika umhverfisins (hitastig, selta, uppleyst súrefni í yfirborði) en enn fremur kann mjög lág frumframleiðni

*) Hér er rétt að benda á að báðir höfundar virðast hafa upplýsingar sínar frá sama höfundi (Parr 1939) og er því merkilegt hversu mikið þeim ber á milli. Því miður hef ég ekki aðgang að þessari grein og get því ekki dæmt um hvor er nær hinu rétta.

Þanghafsins að auka fjölbreytnina, þar sem einungis tiltölulega fáar tegundir geta nýtt sér svæði, þar sem framleiðsla svifþörungna er mikil, þ.e. tegundafjölbreytni er í öfugu hlutfalli við framleiðni (Fine, 1970).

Tegundasamsetning dýra á *Sargassum* virðist breytileg eftir árstíðum og svæðum (Fine, 1970). Fleiri dýr voru í vor- en haustsýnum og sýni tekin á sniði frá Golfstraumi inn í Þanghafið innihéldu svipaða tegundasamsetningu. Þó að tegundafjölbreytni breyttist ekki eftir stærð þangbrúska, þá var einstaklingafjöldi meiri á stærri brúskum og yfirleitt fleiri dýr á brúskunum snemma vors en síðsumars. Ekki er þó hægt að ráða í út frá þessum niðurstöðum hvort árstíðabreytingarnar séu vegna raunverulegra sveiflna í dýrasamfélögunum eða hvort þær séu vegna breytileika í hringstraumi Þanghafsins, þ.e. hægt er að rugla landfræðilegum breytileika innan hringstraumsins saman við árstíðabreytingar þar sem safnað var á sama stað á mismunandi árstímum. Til að koma í veg fyrir þetta þyrfti að safna stöðugt af mörgum svæðum í Þanghafinu og Golfstraumnum og enn fremur að taka sýni í nokkur ár á ákveðnum stöðvum (Fine 1970).

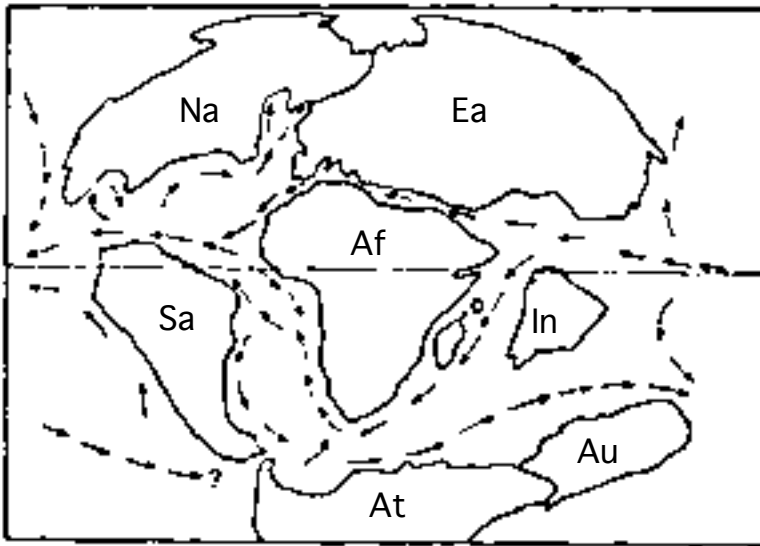
Stoner og Greening (1984) gagnrýna nokkuð fyrri rannsóknir á Þanghafinu, þ.m.t. Fine (1970) og Dooley (1972) vegna skorts á stöðugri söfnun sýna af mismunandi svæðum og vegna of fárra sýna. Þeir telja sig hins vegar styðjast við nægilegan fjölda sýna til að sýna fram á mikinn mun á *Sargassum* samfélögum úr Golfstraumnum annars vegar og Þanghafinu hins vegar. Söfnunarstöðvar Stoner og Greening (1984) hefðu þó mátt vera fleiri en þær voru aðeins 6, 2 í Golfstraumnum og 4 í Þanghafinu, og má benda á að söfnunarstöðvar Fine (1970) voru samtals 15, 3 í Þanghafinu og 12 í Golfstraumnum enda þótt sýnin hafi verið of fá.

Báðar stöðvarnar í Golfstraumnum höfðu svipaða tegunda-samsetningu en talsverður munur var milli stöðva innan Þanghafsins annars vegar og milli Þanghafsins og Golfstraumsins hins vegar (Stoner og Greening, 1984). Rækjutegundin *Latreutes fucorum* var ríkjandi tegund í Golfstraumnum en í Þanghafinu var engin ein tegund ríkjandi. Þar voru sex tegundir ráðandi en af þeim fundust aðeins þrjár í Golfstraumnum í litlu magni. Í báðum hafsvæðunum var mikið um alætur og stórir afræningjar (aðallega fiskar) fundust frekar í Golfstraumnum en Þanghafinu. Bæði í Golfstraumnum og Þanghafinu jókst fjöldi einstaklinga og fjöldi tegunda eftir þyngd þangbrúska og var tegundafjöldi á brúskum úr Þanghafinu að jafnaði meiri en úr Golfstraumnum. Í Golfstraumnum jókst tegundafjöldi með brúskastærð (brúskum var skipt í þrjá stærðarflokka eftir þyngd) en ekki í Þanghafinu en stærð brúska hafði lítil áhrif á tegundasamsetningu á hvorugu svæðinu. Áhrif aldurs (þrjár aldursflokkar eftir fjölda ásætna og lit brúskanna) þangbrúskanna voru meiri en áhrif stærðar þeirra. Eftir því sem brúskarnir voru eldri jókst þéttleiki *L. fucorum* á þeim í Golfstraumnum en minnkaði í Þanghafinu, aftur á móti jókst þéttleiki

snigilstegundarinnar *Litiopa melanostoma* í Þanghafinu eftir aldri brúskanna. Almennur urðu umskipti frá smáum til stórra alætna eftir því sem brúskar voru eldri (Stoner og Greening, 1984).

Skýringar Stoner og Greening (1984) á þeim landfræðilega mun, sem fram kom á milli Golfstraumsins og Þanghafsins, eru að vegna þess hvernig hringrás strauma í Norður-Atlantshafi er uppbyggð, þá eru lítil samskipti milli sjávar í Golfstraumnum og Þanghafinu. Þang, sem kemur í Golfstrauminn frá Mexíkóflóa heldur þanning áfram til norðurs en rekur ekki inni í Þanghafið. Tegundir, sem finnast frekar í Golfstraumnum, eru sjaldnast einlendar í fljótandi *Sargassum* en hins vegar er mikið um einlendar tegundir í Þanghafinu. Enda þótt tegundir í Þanghafinu séu hugsanlega af fjöru- eða botnlægum uppruna, t.d. frá Vestur-Indíum, þá hafa þær þróast þarna lengi við einangraðar aðstæður og er mjög lítið um að tegundir frá öðrum hafsvæðum blandist þeim sem fyrir eru. Þannig virðist lítið genaflæði vera inn í Þanghafið frá Golfstraumnum enda þótt menn séu ekki á einu máli um hversu mikilvæg sú hindrun er (Stoner og Greening, 1984).

Það sem upp úr stendur er að Þanghafið er mjög gamalt samfélag, sem hefur þróast tiltölulega einangrað frá öðrum fljótandi *Sargassum* samfélögum. Tegundasamsetning er fjölbreyttari en annars staðar og stöðugleikinn mikill. Önnur *Sargassum* samfélög, a.m.k. í Norður-Atlantshafi, virðast vera bæði fábreyttari og óstöðugri miðað við niðurstöður Fine (1970) og Stoner og Greening (1984). Vert er þó að benda á að fljótandi *Sargassum* samfélög virðast almennt vera mjög gömul og hafa meira eða minna hnattútbreiðslu í hitabeltinu. Dooley (1972) telur fljótandi *Sargassum* í Norður-Atlantshafi skipta miklu máli fyrir dreifingu sjávardýra frá Ameríku til Evrópu og jafnvel inn í Miðjarðarhafið, sbr. Yeatman (1962). Fine (1970) bendir á að 10 tegundir hafi fundist á fljótandi *S. vulgare* í Rauðahafinu, sem einnig hafa fundist á *Sargassum* tegundum í Norður-Atlantshafi og telur þetta renna stöðum undir kenningar um aldur þessara fljótandi dýrasamfélaga, sem hugsanlega eru jafngömul Tethys sjónum, sem skildi á milli Evrasíu Afríku fyrir milljónum ára. Hins vegar er ekki hægt að ráða af orðum hans hvort hann telur uppruna þessara tegunda að leita Rauðahafs- eða Þanghafsmegin. Samkvæmt mynd 4 hafa yfirborðsstraumar í Tethys fyrst og fremst legið frá austri til vesturs milli gömlu meginlandanna og þaðan áfram til vesturs milli amerísku meginlandanna en á þessum tíma var Atlantshafið ekki fullmyndað. Nú er mér ekki kunnugt um hvort einhver þessara 10 tegunda hafi fundist Kyrrahafsmegin Ameríku en líklegt verður að teljast að tegundirnar séu upprunnar í austurhluta Tethys og hafi borist þaðan með straumum til vesturs áður en Súez eiðið lokaði milli Miðjarðarhafsins og Rauðahafsins. Þá er og líklegt að hnattútbreiðslu *Sargassum* megi rekja aftur til tíma Tethys.



Mynd 4. Örvarnar sýna ætlaða stefnu yfirborðsstrauma í heimshöfunum á seinni hluta Krítar og fyrri hluta Paleocene. Na = Norður-Ameríka, Ea = Evrasía, Sa = Suður-Ameríka, Af = Afríka, In = Indland, At = Antarktika, Au = Ástralía. Myndin er tekin úr Scheltema (1986).

Dreifingaraðferðir sjávarhryggleysingja um heimshöfin.

Í yfirlitgrein um sviflirfur botnhryggleysingja í sjó og dreifingu þeirra telur Scheltema (1986b) þrjá aðra dreifingarmáta en dreifingu með sviflirfum koma til greina, nefnilega (1) far fullorðinna einstaklinga, (2) flutning með fljótandi hlutum á sjónum, t.d. þangi, og (3) flutning af manna völdum. Þar sem dreifing með sviflirfum og fljótandi þangi verða sérstaklega bornar saman verður hinum tveimur þáttunum gerð lítils háttar skil áður en kemur að meginefni þessa kafla.

Scheltema (1986b) telur tilflutning eða far fullorðinna einstaklinga eingöngu geta verið dreifingarmáta hjá mjög virkum og hreyfanlegum tegundum, sem lifa á sjávarbotninum en ekki í honum og nefnir hann tvö dæmi um sniglahópa, sem mögulega hafa dreifst á þennan hátt. Þá telur hann flutning af manna völdum vera ýmist óvart eða viljandi, t.d. ásætur á botni skipa, dýr í kjölvatni og dýr, sem lifa í eða á öðrum dýrum, t.d. ostrum. Þá bendir hann einnig á að enda þótt það virðist skrítið við fyrstu sýn að margar tegundir botnfastra hryggleysingja með stutt sviflirfustig eða jafnvel án sviflirfustigs skuli hafa að því er virðist mjög mikla, landfræðilega útbreiðslu, þá er hér oft um tegundir að ræða, sem hafa mjög þrönga útbreiðslu kringum stærstu hafnarborgir heimsins. Er hér því greinilega um dreifingu af manna völdum að ræða.

Liður númer (2) hér að ofan er það sem kallað er "rafting" á enskri tungu. Að þýða það sem dreifingu með fljótandi þangi er óþjálmt og ef við miðum við skilgreiningu Scheltema (1986b) er það heldur ekki alls kostar rétt, þar sem hann lætur "rafting" ná yfir nokkuð víðara svið, t.d. dreifingu með öðrum fljótandi hlutum en þangi, svo sem rekavið, en enn fremur rek með byssuspráðum hjá samlokulirfum og jafnvel flot vegna tímabundinnar festingar í yfirborði sjávar (Scheltema, 1986b). Highsmith (1985) telur flot koma til greina sem dreifingarmáta sumra smárra botnhryggleysingja og enn fremur telur hann flotið auka möguleika á tengingu við fljótandi þang og dreifingu með því. Samkvæmt þessu er kannski hægt að þýða "rafting" sem rek en ef orðið nær yfir alla þá þætti, sem hér hafa verið taldir hlýtur sú spurning að vakna hvort telja skuli ferðir t.d. neuston lífvera eins og hveldýra, sem berast að mestu með yfirborðsstraumum, til reks í þeim skilningi, sem hér hefur verið lýst. Ekki treysti ég mér til að draga mörkin að svo stöddu en ef við leyfum okkur að nota orðið rek sem þýðingu á enska orðinu "rafting" í sama skilningi og Scheltema leggur í það er líklegt að rek með fljótandi hlutum á sjónum og þá aðallega þangi sé stærsti þátturinn í þessum dreifingarmáta. Því er sennilega betra að miða við það að sitja á eða tengjast fljótandi hlutum í sjónum, svo sem fljótandi þangi og rekavið.

Þar sem dreifingu með fljótandi þangi hefur þegar verið gerð skil fyrir í þessari ritgerð skulum við aðeins skoða dreifingu með sviflirfum svo hægt sé að bera þessa tvo dreifingarmáta saman.

Scheltema (1986b) skiptir sviflirfum í tvennt, annars vegar skammlífar lirfur, sem nærast ekki á sviflirfustiginu (lecithotrófiskar eða eggnerðar) og hins vegar langlífar lirfur, sem taka til sín fæðu á sviflirfustiginu (planktotrófiskar eða svifnærðar). Þær fyrrnefndu komast augljóslega ekki langt frá foreldrestofninum, þar sem þær verða að finna sér hæfilega botngerð innan nokkurra klukkutíma frá losun. Dæmi um þetta eru lirfur kalkpípuormsins *Spirorbis borealis*, sem m.a. finnst á þangi í fjörum við strendur Íslands. Hins vegar er hugsanlegt að fullorðnir einstaklingar sumra þessara tegunda geti dreifst til fjarlægari staða með t.d. festingu við fljótandi þang.

Lirfur af hinni gerðinni geta aftur á móti verið á sviflirfustiginu frá nokkrum dögum upp í nokkra mánuði og jafnvel lengur, þótt algengast sé að þær setjist eftir fáeinar vikur (Scheltema, 1986b). Dæmi um þetta eru lirfur margra snigla- og samlokutegunda, t.d. *Mytilus edulis*, hrúðurkarla, svo sem *Balanus balanoides* og skrápdýra. Scheltema hefur talsvert rannsakað dreifingu slíkra lirfa um lengri vegalengdir, t.d. milli Kyrrahafseyja (Scheltema, 1986a) og yfir Atlantshafið (Scheltema, 1966). Í Kyrrahafinu er mikið af smáeyjum og eyjaklösum í kringum miðbaug. Til að sviflirfur komist á milli eyjanna þarf að uppfylla eftirfarandi skilyrði (Scheltema, 1986a):

- a) Foreldrastofn þarf að framleiða nægilegan fjölda svo að nógu margar lirfur sleppi frá upprunalegu eyjunni.
- b) Dauðsföll á leiðinni milli eyjanna mega ekki vera of mörg, þannig að lirfur, sem komast á milli geti myndað stöðugan stofn.
- c) Fjarlægð milli eyja má ekki vera of mikil og afstaða þeirra til hafstrauma þarf að vera lirfunum hagstæð.

Mjög lítið er um einlendar tegundir fjörudýra á Kyrrahafseyjum og bendir það til hæfileika til að komast milli eyja og mynda stöðuga stofna (Scheltema, 1986a).

Aðstæður í Atlantshafi eru að því leyttinu frábrugðnar Kyrrahafinu að lítið er um eyjar, þannig að sviflirfur hafa ekki þessa "stökkpalla" til að komast á milli fjarlæggra staða. Þrátt fyrir þetta virðast lirfur snigla af ættkvíslinni *Cymatium* ekki eiga í neinum vandræðum með að komast yfir Atlantshafið með hafstraumum (Scheltema, 1966) og sama virðist raunar eiga við um lirfur margra annarra sjávarhryggleysingja (Scheltema, 1968). Í fyrrnefndu greininni lýsir Scheltema söfnun sviflirfa, sem hann telur að séu af tegundinni *Cymatium parthenopeum*, úr Golfstraumnum og framhaldi hans út á Atlantshafið alla leið að Azoreyjum. Safnað var á 55 stöðvum og fundust lirfurnar á þeim öllum í mismiklu magni og telur Scheltema þetta sýna fram á þær eigi auðvelt með að komast þarna á milli og tiltekur að lirfum hafi verið haldið á sviflæga stiginu á tilraunastofu í lengri tíma en það tæki þær að komast yfir Atlantshafið. Síðarnefnda greinin fjallar almennt um áhrif hafstrauma á dreifingu sviflirfa um Atlantshafið, sérstaklega trópískra tegunda með þröngt hitapólsvið við miðbaug. Lýsir hann þar straumakerfi Atlantshafsins og bendir á að enda þótt sviflirfur kuldapólnari tegunda komist yfir Atlantshafið frá vestri til austurs með Golfstraumnum og framhaldi hans á norðurhveli og til baka með Miðbaugsstraumnum (North Equatorial Current en eins konar spegilmynd af þessu kerfi er svo í S-Atlantshafi), þá er þessari leið ekki til að dreifa fyrir lirfur trópískra tegunda, þar sem straumar stefna allir frá austri til vesturs við miðbaug. Hins vegar liggur neðansjárstraumur frá vestri til austurs nokkurn veginn undir miðbaug og bendir Scheltema á dæmi um sviflirfur, sem hafa bæði fundist í yfirborðsstraumnum á vesturleið, en einnig í undirstraumnum á austurleið (Scheltema, 1968).

Af rannsóknum Scheltema er ljóst að sviflirfur virðast ekki eiga í neinum erfiðleikum með að komast langar vegalengdir, bæði í Kyrrahafi og Atlantshafi. Því virðist grein Johannesson (1988), "The paradox of Rockall: why is a brooding gastropod (*Littorina saxatilis*) more widespread than one having a planktonic larval dispersal stage (*L. littorea*)?", skjóta nokkuð skökku við í fyrstu en lokaorð hennar eru: "To me, in fact, it seems a greater problem to understand how benthic species with a planktonic development may have established populations in remote habitats like Ascension (7°57'S;

14°22'W) ..., than to understand why direct developers are found on these sites, as well as the fact that Rockall (57°40'N; 13°30'W) is populated by direct developing invertebrates only". Bæði fyrirsögn greinarinnar, "Þversögnin Rockall...", og lokaorð Johannesson virðast benda til að hún telji mjög hæpið að sviflirfur komist á milli fjarlæggra staða og myndi stöðuga stofna í nýju heimkynnum. Ef betur er að gáð virðist hún hins vegar fyrst og fremst vera að tala um mun kaldari sjávarsvæði en þau, sem Scheltema hefur einkum fengist við en tegundum með sviflirfur fækkar í átt frá miðbaug að pólunum (Thorson's regla), svo sem kunnugt er og því eru mun færri tegundir með sviflirfur á breiddargráðum Rockall en t.d. við Kyrrahafseyjar. Rétt er þó að benda á að þó að Johannesson vitni í greinar Scheltema frá 1986, sem áður hafa verið nefndar, lætur hún vera að lesa greinar hans frá 1966 og 1968 (enda þótt vitnað sé í hina síðarnefndu í báðum greinunum frá 1986), þar sem hann færir rök fyrir möguleikum sviflirfa til dreifingar yfir Atlantshafið við miðbaug, svo sem áður hefur verið lýst. Þversögn Johannesson (1988) er ekki augljós. Eins og hún bendir sjálf á er einfaldlega of lítið um tegundir með sviflirfur á breiddargráðum Rockall og kletturinn of lítill og einangraður til að nægilegt magn berist þangað og geti myndað nýjan stofn. Aftur á móti er tiltölulega einfalt fyrir dýr, sem fæða unga eða hafa beina fósturþroskun úr eggjum að ná þar fótfestu ef þau á annað borð berast þangað, t.d. með fljótandi þangi, vegna þess að litlar líkur eru á að ungvíðið berist að mestu leyti burt með straumum eins og hætta er á fyrir sviflirfur. Af þessum sökum er hæpið að nota aðstæður við Rockall sem rök gegn dreifingu yfir langar vegalengdir með sviflirfum. Samkvæmt Scheltema er aftur á móti nægilegt magn tegunda með sviflirfur á suðlægari breiddargráðum til að geta lagt undir sig fjarlæg búsvæði og ílenst þar, auk þess sem mun minna er þar af dýrum með beina fósturþroskun. Þessi regla er kennd við Thorson, sem setti hana fram 1950 og hefur verið talin stafa af því að lágur meðalárshiti og stuttur vaxtartími svifþörunga á háum breiddargráðum setti tímgun með sviflirfum skorður, þar sem lirfurnar hafa ekki nema örfáar vikur til að ljúka myndbreytingum í mjög köldum sjó (Thorson, 1950), en væri aftur hagstæðari tegundum með beina fósturþroskun, þar sem tiltölulega fá og stór afkvæmi þroskast á skömmum tíma. Highsmith (1985), sem Johannesson vitnar reyndar í, stingur upp á tveimur öðrum skýringum á Thorson's reglu, í fyrsta lagi að landfræðileg útbreiðsla tegunda með beina fósturþroskun sé tengd möguleikum á reki og í annan stað að við aðstæður, þar sem mikið er um uppsjávarafræningja á sviflirfum, svo sem á háum breiddargráðum, er náttúruvalið hagstæðara einstaklingum með beina þroskun, en aftur á móti er náttúruvalið hagstæðara einstaklingum með sviflirfur á lágum breiddargráðum, þar sem mikið er um afrán meðal botndýra.

Efnaskipti og þar með fæðuþörf sviflirfa eykst á lægri breiddargráðum þar sem hitastigið er hærra en aftur er meðalársframléiðsla svifþörunga tiltölulega lág þar, þótt hún sé nokkuð stöðug yfir árið (Highsmith, 1985). Auk þess getur magn sviflirfa verið mjög mikið á ákveðnum svæðum á háum breiddargráðum og með því að snúa spurningunni við, þ.e. hvers vegna er svo lítið um botnlæga þroskun á lægri breiddargráðum, í stað þess að spyrja hvers vegna er svo mikið um hana á hærri breiddargráðum, setur Highsmith fram ofangreindar tilgátur. Mjög fáar tegundir með beina þroskun finnast við Kyrrahafseyjar og e.t.v. má skýra það með vöntun á fljótandi þangi til dreifingar (Scheltema, 1986a). Mjög mikið magn sviflirfa fannst í hafinu milli eyjanna og sumar þessara tegunda hafa mjög víða útbreiðslu eða allt til Afríkustranda og Rauðahafsins (Scheltema, 1986a). Holdway og Maddock (1983) fundu sviflirfur í talsverðu magni á öllum stöðvum sínum frá Fiji eyjum að Rauðahafi og er líklegt að einhverjar þeirra tilheyri sömu tegundum og Scheltema talar um.

Nú eru eins og áður sagði til svæði á háum breiddargráðum með miklu magni sviflirfa og Johannesson (1988) bendir á að til eru svæði á lágum breiddargráðum þar sem mikið er um tegundir með beina þroskun, þannig að Thorson's regla er e.t.v. ekki alveg einhlít og rennir þetta stöðum undir þá skoðun að e.t.v. sé gamla skýringin á reglunni um tengsl milli vaxtartíma þörunga og aðferða hryggleysingja við þroskun ungvíðis ekki alls kostar rétt. Þá virðist vera, a.m.k. á lægri breiddargráðum, að minna sé um einlendar tegundir eftir því sem sviflirfur eru algengari (Scheltema, 1986a; Johannesson, 1988), enda er dreifingarhraðinn væntanlega meiri þar sem sviflirfur eru í miklu magni en þar sem mikið er um beina fósturþroskun, auk þess sem minni möguleikar eru á reki í hitabeltinu en norðar eða sunnar. En hvernig stendur þá á því að til eru í hitabeltinu eyjar og jafnvel stendur meginlanda, þar sem hlutfall tegunda með beina þroskun er hærra en almennt gerist á þeim breiddargráðum (Johannesson, 1988)? Svo virðist sem helstu skýringar Johannesson (1988) á þessu séu þær að eftir því sem lengra er á milli staðanna aukist hlutfall tegunda með beina fósturþroskun, þar sem magn sviflirfa, sem kemst milli staða er ekki nægilegt, þannig að nýr stofn getur ekki myndast á nýja staðnum. Hér vantar hins vegar einhvers konar mælikvarða á hvað telst "hæfileg" fjarlægð milli eyja, þannig að tegundir með sviflirfur geti náð þangað og komið upp nægjanlega stórum stofni. Sýnt hefur verið fram á að sviflirfur geta dreifst yfir Atlantshafið og finnast í talsverðu magni í straumakerfinu við miðbaug (Scheltema, 1966 og 1968). Azoreyjar eru t.d. ekki nægilega einangraðar til að tegundir með sviflirfur geti ekki náð þar fótfestu (Scheltema, 1966) og eru þær þó talsvert norðan við miðbaug. Enn fremur er talsvert styttra frá Rockall að Íslandi og Bretlandseyjum en frá Azoreyjum að næstu landsvæðum. Svo virðist sem magn sviflirfa "í umferð" ef svo má að orði komast skipti e.t.v. meira máli en einangrun eyja, a.m.k. í

sumum tilfellum, en magnið er mun meira á breiddargráðum Azoreyja en Rockall. Þá er og líklegt að stærð eyja eða eyjaklasa skipti máli, þar sem líkur á að lirfurnar berist burtu hljóta að minnka eftir því sem eyjan er stærri, sbr. Ísland. Gaman hefði verið að sjá skýringar Johannesson á niðurstöðum Scheltema frá 1966 og 1968 þó að þær svari í sjálfu sér ekki spurningunni hér að ofan um aukið hlutfall tegunda með beina þroskun á ákveðnum stöðum í hitabeltinu.

Þó að Johannesson hafi fyrst og fremst verið að skoða tiltölulega norðlæg svæði þar sem lítið er um sviflirfur en Scheltema haldi sig meira á suðlægari sviflirfuslóðum fer samt ekki hjá því að svæði þeirra skarast. Johannesson virðist einblína um of á fjarlægðarþáttinn sem skýringu á vöntun tegunda með sviflirfur en niðurstöður Scheltema (1966, 1968) virðast mæla gegn þeirri skýringu. Skýringar á frávikum frá Thorson's reglu eru sennilega flóknari og ráðast a.m.k. af fjórum þáttum, a) magni sviflirfa, b) fjarlægð milli staða, c) straumakerfi hafsvæðisins og d) stærð hæfilegs búsvæðis í nýjum heimkynnum svo hægt sé að mynda stöðugan stofn. Þá er og hugsanlegt að vöntun eða tilvist rekefnis, t.d. fljótandi þangs, fyrir tegundir með beina þroskun eigi sinn þátt í að breyta hlutfallinu milli þessara tegunda og þeirra, sem hafa sviflirfur. Að lokum má ekki gleyma seinni skýringu Highsmith (1985) á Thorson's reglu því verið getur að undantekningar frá þeirri meginreglu að afrán í uppsjó sé fyrst og fremst á norðlægum slóðum en botnlægt aðallega á suðlægum hafi áhrif á samsetningu hryggleysingjafánunnar á afmörkuðum svæðum.

Rek með fljótandi þangi virðist skv. ofansögðu vera stór þáttur í dreifingu tegunda með beina þroskun. Þó að sviflirfur virðist, a.m.k. við fyrstu sýn, vera óháðar fljótandi þangi er ekki loku fyrir það skotið að fullorðnir einstaklingar tegunda með skammlífar sviflirfur geti dreifst með því yfir lengri vegalengdir. Þá hafa sviflirfur og tegundir, sem tímgast með sviflirfum fundist innan um fljótandi þang (sbr. t.d. Fine, 1970) og e.t.v. er nægjanlegt þang á leiðinni yfir Atlantshafið svo að krabbaflær geti tímgast án þess að eiga það á hættu að ungvíðið týnist meðan á flutningnum yfir hafið stendur (Yeatman, 1962). Því má vel hugsa sér að ef magn þangs er nægilegt geti tegundir með skammlífar sviflirfur e.t.v. fjölgað sér í fljótandi þangi án þess að eiga það á hættu að missa ungvíðið í burtu og jafnvel kann fljótandi þang að skipta máli sem eins konar "stökkpallur" fyrir tegundir með langlífar sviflirfur, svo þær komist milli fjarlæggra staða, svo framarlega sem þangmagnnið er nægjanlegt.

Lokaorð

Fljótandi þang virðist skipta miklu máli fyrir ýmsar tegundir bæði fiska og hryggleysingja í sjó. Það getur haft áhrif á staðbundna dreifingu ungra fiska (Kingsford, 1992) og er tegundasamsetning dýra í og við það iðulega önnur en í sjónum umhverfis. Það veitir vörn gegn afræningjum og mörg dýr, sérstaklega smáfiskar, sækja í það í fæðuleit. Þá virðist mikilvægi þess fyrir dreifingu margra hryggleysingja, sérstaklega botnlægra tegunda með beina .þroskun, vera ótvírætt.

English Summary

This paper describes floating algae as potential means of rafting for many fishes and invertebrate species. The fauna on floating algae is briefly discussed and the reasons why the animals are attracted to it are described. The Sargasso Sea is discussed to some details, both its oceanography, and as a habitat. Lastly, dispersal by rafting and by planktonic larvae is compared to each other.

Þakkarorð

Ég vil þakka dr. Steingrími Jónssyni, haffræðingi, fyrir góðar ábendingar varðandi kaflann um Þanghafið, þar sem sagt er frá haffræði þess og Gunnari Baldurssyni, jarðfræðingi, fyrir upplýsingar um Tethys sjóinn.

Heimildir

AGNAR INGÓLFSSON 1992. The origin of the rocky shore fauna of Iceland and the Canadian Maritimes. *Journal of Biogeography* 19: 705-712.

AGNAR INGÓLFSSON 1995. Floating clumps of seaweed around Iceland: natural microcosms and a means of dispersal for shore fauna. *Marine Biology* 122: 13-21.

BROWN, J., COLLING, A., PARK, D., PHILLIPS, J., ROTHERY, D. & WRIGHT, J. 1991. Ocean circulation, 59 & 97, The Open University, Milton Keynes & Pergamon Press, Oxford.

DAVENPORT, J. & REES, E.I.S. 1993. Observations on neuston and floating weed patches in the Irish Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 36: 395-411.

DOOLEY, J.K. 1972. Fishes associated with the pelagic *Sargassum* complex with a discussion of the *Sargassum* community. *Contributions in Marine Science* 16: 2-32.

FINE, M.L. 1970. Faunal variation on pelagic *Sargassum*. *Marine Biology* 7: 112-122.

HIGHSMITH, R.C. 1985. Floating and algal rafting as potential dispersal mechanisms in brooding invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 169-179.

HOLDWAY, P. & MADDOCK, L. 1983. A comparative survey of neuston: geographical and temporal distribution patterns. *Marine Biology* 76: 263-270.

JOHANNESSEN, K. 1988. The paradox of Rockall: why is a brooding gastropod (*Littorina saxatilis*) more widespread than one having a planktonic larval dispersal stage (*L. littorea*)? *Marine Biology* 99: 507-513.

JOHNSON, S.C. & SCHEIBLING, R.E. 1987. Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 209-227.

- KINGSFORD, M.J. & CHOAT, J.H. 1985. The fauna associated with drift algae captured with a plankton-mesh purse seine net. *Limnol. Oceanogr.* 30(3): 618-630.
- KINGSFORD, M.J. 1992. Drift algae and small fish in coastal waters of northeastern New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 80: 41-55.
- LOCKE, A. & COREY, S. 1989. Amphipods, isopods and surface currents: a case for passive dispersal in the Bay of Fundy, Canada. *Journal of Plankton Research* 11(3): 419-430.
- MITCHELL, C.T. & HUNTER, J.R. 1970. Fishes associated with drifting kelp, *Macrocystis pyrifera*, off the coast of southern California and northern Baja California. *Calif. Fish and Game* 56(4): 288-297.
- NAYLOR, E. 1955. The ecological distribution of British species of *Idotea* (Isopoda). *J. Anim. Ecol.* 24(2): 255-269
- NAYLOR, E. 1957. The occurrence of *Idotea metallica* Bosc in British waters. *J. mar. biol. Ass.* 36: 599-602.
- SAFRAN, P. & OMORI, M. 1990. Some ecological observations on fishes associated with drifting seaweed off Tohoku coast, Japan. *Marine Biology* 105: 395-402.
- SCHELTEMA, R.S. 1966. Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. *Deep-Sea Research* 13: 83-95.
- SCHELTEMA, R.S. 1968. Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the Zoogeography of shoal-water tropical species. *Nature* 217: 1159-1162.
- SCHELTEMA, R.S. 1986a. Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among Central Pacific islands. *Bull. Mar. Sci.* 39(2): 241-256.
- SCHELTEMA, R.S. 1986b. On dispersal of planktonic larvae of benthic invertebrates: An eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.* 39(2): 290-322.
- STONER, A.W. & GREENING, H.S. 1984. Geographic variation in the macrofaunal associates of pelagic *Sargassum* and some biogeographic implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20: 185-192.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological reviews* 25: 1-45.
- TULLY, O. & CÉIDIGH, P.Ó. 1986. The ecology of *Idotea* species (Isopoda) and *Gammarus locusta* (Amphipoda) on surface driftweed in Galway Bay (west of Ireland). *J. mar. biol. Ass.* 66: 931-942.
- YEATMAN, H.C. 1962. The problem of dispersal of marine littoral copepods in the Atlantic ocean, including some redescriptions of species. *Crustaceana* 4: 253-272.

Björgvin R. Leifsson
220755-5339