

KRZYSZTOF JAŹDŻEWSKI i JACEK SICIŃSKI

Zakład Biologii Polarnej i Oceanobiologii

Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii

Uniwersytetu Łódzkiego

S. Banacha 12/16, 90-237 Łódź

e-mail: kryjaz@biol.uni.lodz.pl

ZOOBENTOS ANTARKTYCZNY

WSTĘP

Ocean Południowy stanowi od dawna obiekt żywego zainteresowania podróżników i uczonych. Odkrycie biologicznej różnorodności i bogactwa tej części Wszechoceanu w drugiej dekadzie XIX wieku zaowocowało od razu rabunkową eksploatacją żywych zasobów Antarktyki. Były nimi najpierw rzezie uchatki, fok i wielorybów, a współcześnie połowy ryb, kalmarów czy kryla. Utylitarny i destruktywny aspekt ludzkiej aktywności w Antarktyce nie był oczywiście jedynym i najważniejszym. Cele poznawcze i czysto naukowe stawiały sobie już najwcześniejsze ekspedycje.

Biologowie rozpoczęli swą naukową działalność w Antarktyce bardzo wcześnie. Wkrótce po odkryciu i wstępnym rozpoznaniu tej części oceanu, jeszcze w pierwszej połowie ubiegłego stulecia, pojawiły się takie naukowe opracowania, jak na przykład praca GAUDICHAUDA (1826) dotycząca morskich glonów, „Flora Antarctica” HOOKERA (1847), czy dzieło RICHARDSONA i GRAYA (1844) dotyczące taksonomii ryb antarktycznych. W tym samym czasie powstała także pierwsza praca traktująca o antarktycznym zoobentosie (EIGHTS 1833). Badania fauny dennej Oceanu Południowego zazwyczaj ustępowały swym rozmachem badaniom zespołów pelagialu. W ostatnich latach obserwuje się jednak wzmożoną aktywność badaczy zespołów dna morskiego.

Zoobentos, czyli fauna denna, to ogół organizmów zwierzęcych zasiedlających dno zbiorników wodnych. Zwierzęta, w przeciwieństwie do zależnych od światła roślin, zamieszkują dno oceanów aż do ich największych głębin. Zwierzęta żyjące na dnie mogą pełzać lub chodzić po

jego powierzchni (organizmy wagilne, np. liczne wieloszczety czy kraby), mogą się też przyczepiać do dna na trwałe (organizmy sesylne, np. koralowce czy żachwy). Te zwierzęta związane z powierzchnią określamy jako epibentos. Wiele zwierząt ryje też w osadach dennych często do głębokości kilkunastu, a nawet kilkudziesięciu centymetrów i te stanowią eubentos, zwany też endobentosem. Niektóre organizmy zwierzęce, przede wszystkim pewne gatunki ryb, pływają ponad dnem często na nim „odpoczywając”; tę grupę zwierząt nazywamy nektobentosem.

Wielkość zwierząt stanowiących zoobentos jest bardzo różna, od mikroskopijnych, mierzących kilkadziesiąt mikrometrów brzuchorzęsków, do potężnych, ważących wiele kilogramów homarów, ośmiornic czy małży. Dlatego też rozróżniamy mikrobentos (poniżej 0,1 mm), meiobentos (0,1–1,0 mm) i makrobentos (powyżej 1,0 mm) (PARSONS i współaut. 1988); gdy mamy do czynienia z przynajmniej kilkunastocentymetrowymi zwierzętami mówi się niekiedy o megabentosie.

Z przeglądu najnowszych osiągnięć dotyczących zależności troficznych i przepływu energii w antarktycznym ekosystemie wynika, że istnieje wciąż niedostatek informacji o miejscu i roli zoobentosu w tym układzie (CLARKE 1985, BERKMAN 1992, SCHALK i współaut. 1993, ARNTZ i GALLARDO 1994, ARNTZ i współaut. 1994, DAYTON i współaut. 1994, JARRE-TEICHMANN i współaut. 1997). Nic więc dziwnego, że rekomendowane przez Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR) studia nad zjawiskami zachodzącymi w strefie przybrzeżnej, w tym zwłaszcza na styku lądu i morza, każą

zintensyfikować prace nad zoobentosem tej części szelfu. Jako zespół stosunkowo stabilny, mało podatny na krótkotrwałe zmiany zachodzące w strefie pelagicznej, zoobentos może stanowić bardzo dogodny obiekt tej dziedziny badań, w tym także dobry wskaźnik długoterminowych zmian globalnych.

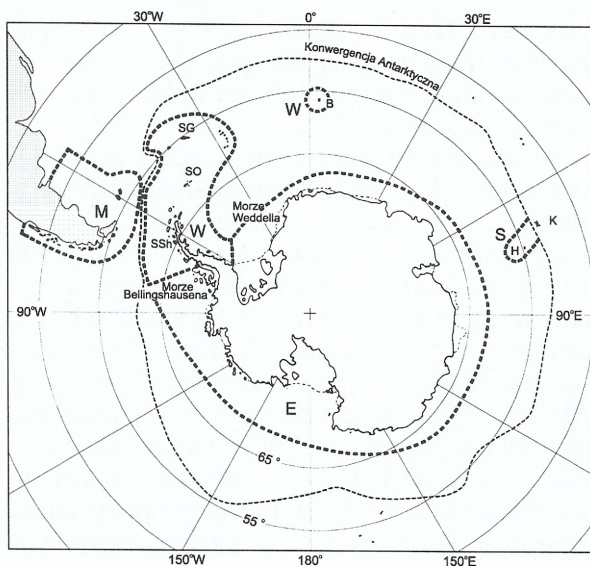
Rozwój badań nad biologią i ekologią zespołów organizmów, a zoobentosu w szczególności, zależy od postępu studiów taksonomicznych nad poszczególnymi grupami zwierząt bezkręgowych. Także w tej najdłużej uprawianej dziedzinie badań związanej z antarktycznym zoobentosem notuje się ostatnio ożywienie (HARTMANN-SCHRÖDER i ROSENFELDT 1990, 1991, HAIN 1990, DE BROYER i JAŻDŻEWSKI 1993, SAIZ-SALINAS 1996).

MORSKIE ŚRODOWISKO ANTARKTYKI

Wyjątkowe, niespotykane gdzie indziej cechy środowiska morskiego i geologicznej historii czynią Ocean Południowy wraz z jego unikatowymi biocenozami w najwyższym stopniu interesującym obiektem badań. Taką szczególną właściwością jest skuteczna izolacja wód powierzchniowych Oceanu Południowego od przylegających doń mas wodnych na północy, przez strefę Antarktycznej Konwergencji (Frontu Polarnego) (Ryc. 1) i wokółantarktyczny prąd oceaniczny (Dryf Wiatrów Zachodnich), nieporównywalny w swym ogromie z innymi tego typu zjawiskami. Ten cyrkumpolarny, gigantyczny prąd-rzeka o szerokości kilkuset kilometrów, niezakłócony w swym przebiegu obecnością lądów, jest odczuwalny aż do głębokości 2000 m (FOSTER 1984, BERKMAN 1992). Od innych rejonów Ziemi izolują też Antarktykę rozległe głębie oceaniczne oddzielające szelf antarktyczny od szelfów pozostałych kontynentów półkuli południowej. Inną cechą hydrologiczną, niezwykle doniosłą z punktu widzenia funkcjonowania ekosystemu antarktycznego, są intensywne przykontynentalne „upwellingi”, wywołane z jednej strony termohalinową cyrkulacją mas wodnych, z drugiej zaś cyrkulacją mas powietrza. Podnoszone w ten sposób z dna duże ilości soli biogennych stanowią jedną z istotnych przyczyn wysokiej produktywności powierzchniowych wód antarktycznych. Warto w tym miejscu podkreślić, że natężenie produkcji pierwotnej w morskim systemie Antarktyki ma wybitnie sezonowy charakter, osiągający maksimum w miesiącach letnich (grudzień, styczeń) (m.in. HEYWOOD i WHITAKER 1984, CLARKE 1988, KNOX 1994).

Dorobek naukowy dotyczący biologii i ekologii antarktycznych zespołów dna morskiego znalazł swoje odbicie w pojawiających się ostatnio syntezach zagadnienia (WHITE 1984, PICKEN 1985, GALLARDO 1987a, b, CLARKE i CRAME 1989, DAYTON 1990, ARNTZ i współaut. 1994, ARNTZ i GALLARDO 1994, DAYTON i współaut. 1994, KNOX 1994). Uznana pozycję w dziedzinie znajomości zoobentosu Antarktyki mają także rezultaty polskich prac nad fauną denną Oceanu Południowego (JAŻDŻEWSKI i współaut. 1986, PRESLER 1986, SICIŃSKI 1986, 1991). Warto w tym miejscu zwrócić uwagę, że wciąż istnieje bardzo mało opracowań typologii i klasyfikacji zespołów dna morskiego w Antarktyce.

Niezwykłe silnym piętnem odciskają się na funkcjonowaniu ekosystemu antarktycznego zjawiska lodowe. W znaczącym stopniu dotyczy to zgrupowań zoobentosu. Osady denne w Antarktyce są w większości pochodzenia lodowcowego. Wytapiany z gór lodowych materiał klastyczny tworzy na szelfie antarktycznym od 75% do 98% osadów dennych (GALLARDO 1987 b). Wędrujące góry lodowe, tak charakterysty-



Ryc. 1. Mapa Antarktyki, położenie strefy Antarktycznej Konwergencji (= Frontu Polarnego) i podział zoogeograficzny Antarktyki, (według DE BROYERA i JAŻDŻEWSKIEGO 1993).

W — Antarktyka Zachodnia (= Antarktyka Morska), E — Antarktyka Wschodnia, S — Wyspy subantarktyczne, M — Region magellański, SSH — Szelandy Południowe, SO — Orkady Południowe, SG — Georgia Południowa, B — Wyspa Bouweta, K — Wyspa Kerguelena, H — Wyspa Heard.

czny element morskiego krajobrazu Antarktyki, wywierają niekiedy niszczący wpływ na zgrupowania zoobentosu płytszego sublitoralu, oraz dno nawet na głębokości do 150 m (KNOX 1994). W sublitoralu najpłytszym znaczący wpływ na zespoły zoo- i fitobentosu ma tworzenie się na dnie lodu kotwicowego (PICKEN 1985, DAYTON 1990).

Obok tych niezwykle dynamicznych i zmiennych czynników środowiska istnieje grupa czynników bardzo stabilnych. Jest nią przede wszystkim skrajnie niska, w przeważającej części obszaru bliska punktu zamarzania i wahająca się w bardzo wąskim przedziale temperatura wody (CLARKE 1988). Na przykład temperatura wody przy dnie na głębokości 10 m w rejonie wyspy Signy (Orkady Płd.) waha się w ciągu roku tylko od -1.8°C do $+0.4^{\circ}\text{C}$ (PICKEN 1985). Organizmy zasiedlające ten obszar oceanu należą w konsekwencji do grupy skrajnie zimnolubnych stenotermów. Stałe i wysokie jest nasycenie wód tlenem.

Szelf antarktyczny, w przeciwieństwie do szelfu innych kontynentów jest bardzo głęboki (sięga 500–600 m), bowiem jest on pogrążony wskutek zakłócenia izostazji kontynentu pokrytego olbrzymią masą lodu (około 30 mln km^3), stanowiącego 90% wszystkich zasobów wody słodkiej na Ziemi (JANIA 1988).

Ten opisany pokrótce stan środowiska morskiego Antarktyki jest efektem wyjątkowych w skali globu wydarzeń geologicznych, które w ciągu ostatnich kilkudziesięciu milionów lat zmieniły jej klimat z subtropikalnego w skrajnie zimny, polarny. Jedną z najważniejszych przyczyn takiego stanu rzeczy było otwarcie się cieśniny między Ameryką Południową a Półwyspem Antarktycznym (obecnie Cieśnina Drake'a) przed około 25–30 mln lat. Brzemieniem w skutki efektem tych wydarzeń było powstanie niezakłóconego w swym przebiegu Dryfu Wiatrów Zachodnich, izolującego Ocean Południowy od wpływu ciepłych wód z północy (KENNET 1977, BARKER i BURRELL 1977, ELLIOT 1985, CLARKE i CRAME 1989, BERKMAN 1992).

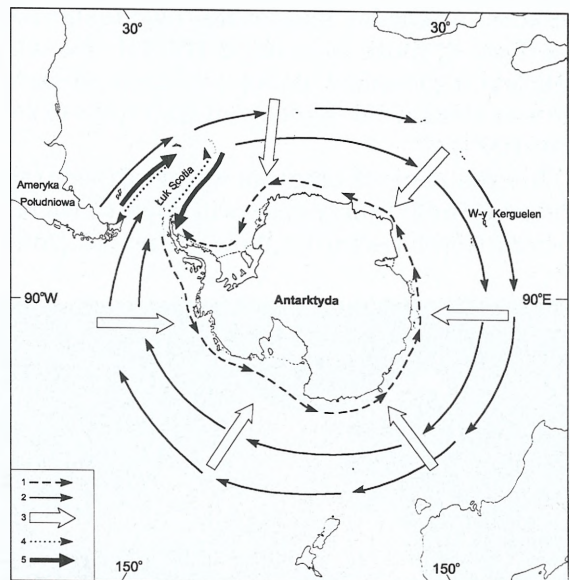
WŁAŚCIWOŚCI SZCZEGÓLNE ZOOBENTOSU ANTARKTYCZNEGO

Szczególny charakter środowiska antarktycznego kształtuje strukturę i funkcjonowanie biocenoz tej części oceanu. Dotyczy to zarówno zespołów lodu morskiego, kolumny wody, jak i zespołów bentosowych, w tym bogatych zgrupowań dennych zwierząt bezkręgowych. Zwraca się zwykle uwagę na takie szczególne właściwości biocenoz dna, jak bogactwo gatunkowe i wysoka różnorodność biologiczna zgrupowań fauny dennej, duże wartości zagęszczenia i biomasy zwierząt czy wysoki odsetek gatunków endemicznych w większości grup zwierzęcych.

Jednorodność warunków fizycznych, panujących w wodach otaczających Antarktydę oraz łatwość dyspersji wraz z cyrkumpolarnym prądem powoduje, że fauna bentosowa zdominowana jest przez gatunki cyrkumantarktyczne (Ryc. 2).

Innym charakterystycznym rysem rozmieszczenia wielu gatunków jest ich eurybatyczność. Zdaniem DELLA (1972) wiele gatunków bezkręgowców ekosystemu antarktycznego występuje w bardzo dużym zakresie głębokości, zwykle przekraczającym 1000 m. BREY i współaut. (1996) zwrócili jednak ostatnio uwagę, że taki sposób rozmieszczenia dotyczy niektórych tylko rodzin małżów, ślimaków, obunogów i dziesięcionogów. Nie stwierdzili natomiast różnic w pionowym rozmieszczeniu europejskich i antarktycznych wieloszczetów, rozgwiazd i węzowideł. DAYTON i współaut. (1974) zwrócili

uwagę na podobieństwa płytkowodnych zgrupowań antarktycznego zoobentosu do zgrupowań fauny głębokowodnej, upatrując przyczyn tego zjawiska w paleoklimacie Antarktyki. Spadek temperatury wód przybrzeżnych, będący skutkiem oziębiania się klimatu spowodował migrację zimnolubnych, głębokowodnych ga-



Ryc. 2. Pochodzenie morskiej fauny antarktycznej, drogi dyspersji (według KNOXA i LOWRYEGO 1977).

1 — dyspersja z Dryfem Wiatrów Wschodnich, 2 — dyspersja wywołana Dryfem Wiatrów Zachodnich, 3 — migracja z wód głębokich, 4 i 5 — migracja *via* Łuk Scotia.

tunków na obszary sublitoralu (CLARKE i CRAME 1989, BERKMAN 1992). BREY i współaut. (1996) są zdania, że w czasie maksymalnych zlodowaceń plejstocенских fauna szelfowa została zniszczona w zupełności. Ustąpienie lodowców szelfowych umożliwiło następnie kolonizację szelfu przez zimnolubną faunę głębokowodną (Ryc. 2).

GIGANTYZM

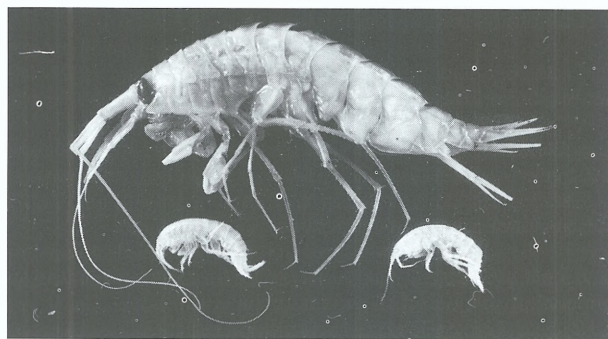
Jeszcze inne swoistości dotyczą biologii zwierząt. Zwracano na przykład uwagę na gigantyzm tych grup bezkręgowców, których wzrost nie jest hamowany trudnościami w odkładaniu soli wapniowych (ARNAUD 1974, 1977, DE BROYER 1977). Istotnie, antarktyczne ślimaki, małże i ramienionogi mają najczęściej delikatne muszle i są na ogół organizmami drobnymi lub średniej wielkości. Przeciwnie, bezmuszlowe ślimaki nagoskrzelne (Nudibranchia) prezentują się okazale, a w takich grupach jak gąbki (Porifera), wstężniaki (Nemertini), skorupiaki (Crustacea) czy żachwy (Ascidiacea) mamy do czynienia z prawdziwymi olbrzymami. Jako przyczyny osiągania dużych rozmiarów ciała wymienia się zwykle powolne tempo rozwoju i wzrostu w powiązaniu z długowiecznością (WHITE 1984, PICKEN 1985, DAYTON 1990, ARNTZ i GALLARDO 1994, ARNTZ i współaut. 1994), spowodowane sezonową i krótką dostępnością pokarmu (CLARKE i CRAME 1989) lub, w przypadku niektórych gatunków, małą presją drapieżników. PEARSE (1969) obliczył, że stosunkowo niewielka rozgwiazda *Odonaster validus* (Ryc. 3) może żyć ponad 100 lat, zaś wiek niektórych gatunków gąbek z rodziny Rossellidae należy liczyć w stuleciach (DAYTON i ROBIL-LARD 1971).

Interesujące są ostatnie wyniki CHAPELLE'A i PECKA (1998), którzy zestawili spektra wielkości bentosowych skorupiaków obunogich (Amp-

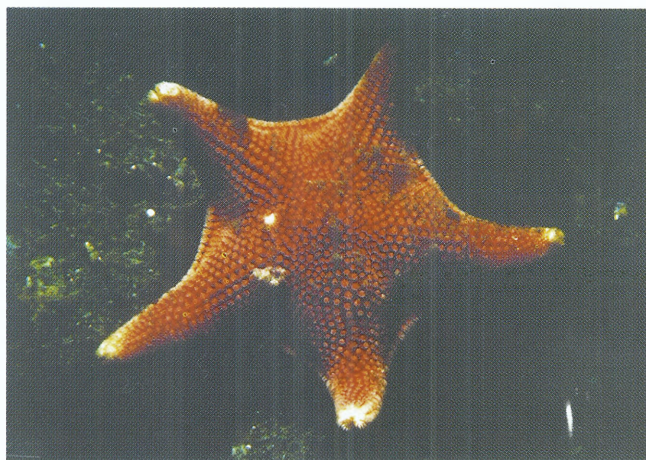
hipoda, Gammaridea) dla różnych szerokości geograficznych. Okazało się, że w miarę obniżania się temperatury wzrasta wielkość największych gatunków, lecz wielkość najmniejszych pozostaje taka sama. Obok takich gatunków, jak 7–10 centymetrowe *Eusirus perdentatus* (Ryc. 4) czy *E. propeperdentatus* również w Antarktyce wiele jest zupełnie drobnych, 2–3 mm wielkości, obunogów z rodziny Stenothoidae.

ROZWÓJ

Wielu autorów piszących o antarktycznym bentosie (m.in. DELL 1972, ARNAUD 1974, WHITE 1984) utrzymywało, że warunki życia w zimnych i burzliwych wodach Oceanu Południowego, a przede wszystkim wydłużony okres dojrzewania związany bądź z niską temperaturą, bądź z niedostatkami pokarmu w okresie długiej nocy polarnej powodują, iż w Antarktyce dominują takie bentosowe zwierzęta, których rozwój jest prosty, to znaczy przebiega bez fazy larwalnej; rozwój zarodków zwierząt dennych przebiega w komorze lęgowej lub, co najwyżej, w rozwoju występuje tak zwana larwa demersalna, nie pelagiczna. Ilustracją takich poglą-



Ryc. 4. Gigantyczny skorupiak obunogi *Eusirus perdentatus* (dł. 9 cm); dla porównania dwa osobniki największego kielża bałtyckiego — *Gammarus oceanicus* (fot. J. Marczak).



Ryc. 3. Pospolita antarktyczna rozgwiazda *Odonaster validus* (fot. J. H. Zamorano).

dów byłby bujny rozwój w Oceanie Południowym skorupiaków inkubujących zarodki w komorach lęgowych takich, jak Amphipoda czy Isopoda, przy jednoczesnym skrajnym ubóstwie Decapoda i braku Stomatopoda, skorupiaków typowo rozwijających się poprzez pelagiczne larwy. Ten rozpowszechniony pogląd został zakwestionowany przez PEARSE'A i współaut. (1991). Autorzy ci wykazali, że bardzo wiele gatunków antarktycznego zoobentosu przechodzi rozwój złożony, z larwą pelagiczną, która może być planktotroficzna (tzn. odżywiać się mikroplanktonem) lub lecytotroficzna; taka larwa nie pobiera pokarmu z zewnątrz, lecz korzysta z zapasów substancji odżywczych, w jakie wyposażone są polilecytalne zarodki. Co ciekawe, bardzo pospolite antarktyczne makrobezkręgowce, jak rozgwiazdy z rodzaju *Odontaster* (Ryc. 3), jeżowiec *Sterechinus neumayeri* czy wstęźniak *Parborlasia corrugatus*, mają pelagiczne larwy planktotroficzne; warto tu dodać, że wymienione rozgwiazdy i jeżowiec należą do zdecydowanych dominantów w wielu sublitoralnych habitatach Antarktyki. W zestawieniu PEARSE'A i współaut. (1991), wśród kilkudziesięciu pospolitych antarktycznych bezkręgowców, w rozrodzie ponad połowy zbadanych gatunków występowała faza pelagiczna jako larwa planktotroficzna lub larwa lecytotroficzna, albo też nie larwalny ale pelagiczny, rozwijający się w osłonach jajowych zarodek; taki rozwój ma na przykład bardzo pospolity i niekiedy masowo występujący w płytkim sublitoralu Antarktyki, duży małż *Laternula elliptica*.

Odpowiedzią antarktycznych organizmów bentosowych na stale niskie temperatury otoczenia jest bardzo spowolniona gametogeneza, rozwój i wzrost (PEARSE 1969, BREGAZZI 1972, RICHARDSON 1979, PICKEN 1985). Pomimo fizycznie trudnych warunków panujących w epipelagialu (zjawiska lodowe, silne falowanie) wiele gatunków bentosu antarktycznego ma jednak larwę pelagiczną. Silna oligotrofia środowiska, szczególnie w wodach otaczających wschodnią Antarktydę, faworyzuje larwy lecytotroficzne, wiele jest jednak gatunków o larwie planktotroficznej, których obecność w planktonie niekoniecznie jest skorelowana w czasie z letnim nasileniem produkcji pierwotnej (PEARSE i współaut. 1991).

Konieczne są dalsze badania, pozwalające wyjaśnić, jakim pokarmem odżywiają się larwy planktoniczne w okresie znacznej oligotrofii.

Płytki sublitoral Antarktyki, środowisko niestabilne ze względu na takie zjawiska lodowe, jak lód kotwiczny czy rycie dna przez góry lodowe i „growlersy”, zasiedlony jest w większości przez zwierzęta wagiłne, szybko kolonizujące

ponownie zniszczone habitaty. Wśród tej grupy wiele jest gatunków z łatwo rozprzestrzeniającą się larwą pelagiczną lub demersalną.

Natomiast w głębszym sublitoralu, poniżej 30 m głębokości, bentos jest zdominowany przez organizmy sesylne, których rozwój można określić jako lecytotroficzny; w jego wyniku produkowane są stosunkowo duże formy młodociane.

STRUKTURA TROFICZNA

Swoistości zespołów fauny dennej Antarktyki dotyczą także ich struktury troficznej. Grupami o szczególnie dużym zróżnicowaniu gatunkowym są tu przede wszystkim sestonofagi, a zatem gąbki, stułbiopławy, mszywioly, osiadłe wieloszczety, i żachwy oraz strzykwy i wagiłne liliowce (BELYAYEV i UŠAKOV 1957, ARNAUD 1977, KNOX 1994). Korzystają one z obfitego deszczu żywych i martwych organizmów planktonowych i ich odchodów, zwłaszcza z okrzemek, podstawowej grupy producentów w morskim ekosystemie Antarktyki. Bardzo znamiennej cechą antarktycznego ekosystemu jest wybitnie sezonowa podaż pokarmu związana z letnimi masowymi zakwitami okrzemek. Ostatnio zwraca się coraz częściej uwagę na znaczenie glonów lodu morskiego jako ważnego źródła pokarmu bentosowych sestonofagów w miesiącach zimowych (DAYTON 1990, ARNTZ i GALLARDO 1994). Zdaniem SPINDLERA i DIECKMANNA (1991) glony lodu morskiego mogą stanowić aż 30% całkowitej biomasy produkcji pierwotnej Oceanu Południowego (ARNTZ i współaut. 1994).

W zoobentosie antarktycznym bogato reprezentowane są również zwierzęta, których pospolitym sposobem odżywiania się jest detrytusozerność albo też nekrofagia fakultatywna lub obligatoryjna (ARNAUD 1970, PRESLER 1986). Zdaniem ARNAUDA (1977) nekrofagia oraz wielolub wszystkożerność są wśród zwierząt dna morskiego Antarktyki ważnymi i powszechnymi adaptacjami. Traktować je należy jako bardzo ekonomiczny sposób odżywiania się, pozwalający organizmom zredukować do minimum energię zużywaną na zdobywanie pokarmu. Bardzo typowymi i pospolitymi nekrofagami wód antarktycznych są między innymi wstęźniak *Parborlasia corrugatus*, ślimak przodokrzelny *Neobuccinum eatoni*, równonóg *Glyptonotus antarcticus* (Ryc. 5), obunogi *Cheirimedon femoratus*, *Hippomedon kergueleni*, *Abyssorchomene plebs*, *A. rossi*, *Orchomenella rotundifrons*, *O. pinguides* i *Waldeckia obesa* (Ryc. 6), liczne gatunki rozgwiazd (*Cuenotaster involutus* i *Diplasterias brucei*) oraz węzowidło *Ophionotus victoriae*. Niektóre inne gatunki, na przykład



Ryc. 5. Wielki nekrofagiczny skorupiak równonogi *Glyptonotus antarcticus* (fot. J. Marczak).

pospolita rozgwiezda *Odontaster validus* (Ryc. 3), jeżowiec *Sterechinus neumayeri* i niektóre kikutnice przejawiają nekrofagiczne zwyczaje zwłaszcza w okresie zimy antarktycznej (nekrofagia fakultatywna).

Uderzającą cechą zgrupowań antarktycznego zoobentosu jest skrajne ubóstwo dziesięcionogów (Decapoda), grupy skorupiaków znajdujących się w ewolucyjnym rozkwicie i niezwykle bogato reprezentowanej w rozmaitych biocenozach oceanicznych nawet tak wyjątkowych, jak hydrotermalne źródła. Zdaniem ARNAUDA (1977) bogactwo form nekrofagicznych w zespołach bentosu antarktycznego, reprezentujących najrozmaitsze grupy świata bezkręgowców, jest spowodowane między innymi brakiem gdzie indziej pospolitych, typowych nekrofagów z grupy skorupiaków dziesięcionogich takich, jak kraby

(Brachyura), pustelnikowce (Anomura) czy langustowce (Palinura).

BOGACTWO GATUNKOWE

Już najwcześniejsze naukowe ekspedycje antarktyczne na statkach „Belgica” (1897–1899), „Southern Cross” (1898–1900), „Antarctic” (1901–1903), „Gauss” (1901–1903), „Discovery” (1901–1904), „Scotia” (1902–1904), „Français” (1903–1905) zgromadziły kolekcje fauny dennej, wskazujące na nieoczekiwanie wysokie bogactwo gatunkowe zoobentosu Oceanu Południowego. W ostatnim trzydziestolecu pojawiło się kilka prac o synekologicznym charakterze, uwzględniających w mniejszym lub większym stopniu tę istotną właściwość fauny dennej Antarktyki (HARDY 1972, ARNAUD 1974, LOWRY 1975, RICHARDSON i HEDGPETH 1977, PLATT 1979, ZAMORANO 1983, ARNAUD i współaut. 1986, WÄGELE i BRITO 1990, SICIŃSKI i współaut. 1996). Zebrane informacje o liczbie gatunków w poszczególnych grupach bezkręgowców znaleźć można w pracach DELLA (1972), JAŻDŻEWSKIEGO (1983), SIEGA i WÄGELEGO (1990), BRANDT (1991), DE BROYERA i JAŻDŻEWSKIEGO (1993) oraz ARNTZA i współaut. (1994) (Tabela 1). Przedstawione wartości są, jak się wydaje, dość dalekie od faktycznej liczby gatunków, żyjących na dnie Oceanu Południowego. Na przykład KNOX i LOWRY (1977) ocenili liczbę wszystkich gatunków antarktycznych wieloszczetów (Polychaeta) na około 800. Najnowsze rezultaty taksonomicznych studiów nad wieloszczetami niektórych rejonów Zachodniej Antarktyki (HARTMANN-SCHRÖDER i ROSENFELDT 1988, 1989, 1990, 1991, 1992) zawierają opisy kilkudziesięciu nowych dla nauki gatunków. Zdaje się to wskazywać, iż rzeczywista liczba gatunków antarktycznych Polychaeta może być dużo większa od zakładanej przez KNOXA i LOW-



Ryc. 6. Pospolity nekrofagiczny skorupiak obunogi *Waldeckia obesa* (fot. G. Chapelle).

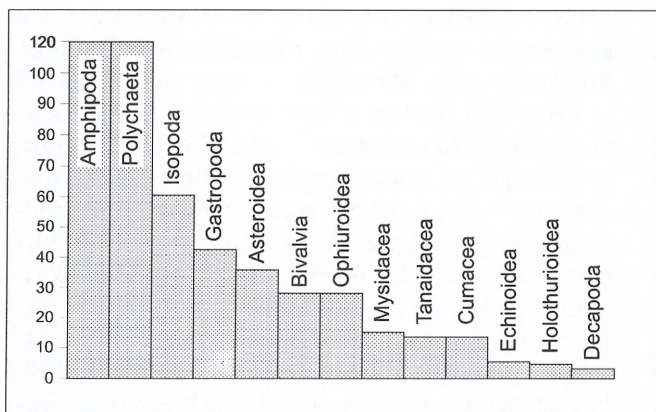
RYEGO (1977). Wieloszczety, mięczaki i skorupiaki wiodą w Antarktyce prym pod względem liczby gatunków. Kilka przykładów może być dobrą ilustracją omawianego zagadnienia. HARTMANN-SCHRÖDER i ROSENFELDT (1990, 1991) stwierdziły na szelfie Wyspy Elephant 126 gatunków wieloszczetów. W samym tylko płytkim sublitoralu Zatoki Admiralicji (Wyspa King George) na głębokości do 150 m SICIŃSKI (w druku) wykazał obecność 98 gatunków Polychaeta. W pełnym zakresie głębokości tego akwenu stwierdzono 120 gatunków obunogów i tyle samo gatunków wieloszczetów (JAŹDŻEWSKI i współaut. 1995, SICIŃSKI, w druku) (Ryc. 7). Dodatkową miarą bogactwa gatunkowego może być liczba gatunków przypadająca na jednostkę powierzchni dna. W centralnej części Zatoki Admiralicji obecność 20–30 gatunków samych

tylko wieloszczetów na 0.1 m² powierzchni dna nie jest odosobnionym przypadkiem. Podobne stosunki obserwowano w innych obszarach szelfu Zachodniej Antarktyki (HARTMANN-SCHRÖDER i ROSENFELDT 1990, 1991). Bogatymi w gatunki są także niektóre inne grupy antarktycznych bezkręgowców. I tak na przykład równonogi są reprezentowane w Oceanie Południowym przez około 350 gatunków, małżoraczki i gąbki przez ponad 300 gatunków każda z tych grup, mszywioly przez około 350 gatunków, a otwornice 200. CLARKE i CRAME (1989) przestrzegają jednak przed zbyt uogólnianiem zagadnienia, zwracając uwagę na taksony reprezentowane w Antarktyce przez niewspółmiernie małą liczbę gatunków. Należą tu dziesięcionogi, chitony i ośmiornice oraz koralie mądreporowe. Powszechnie w zespołach morskich

Tabela 1. Bogactwo gatunkowe i endemizm w ważniejszych grupach bentosowych zwierząt bezkręgowych Oceanu Południowego

	Liczba* wszystkich znanych morskich gatunków	Liczba** gatunków znanych z Oceanu Połudn.	Odsetek** gatunków endemicznych
Otwornice (Foraminifera)	4000	200	
Gąbki (Porifera)	5000	300	50
Korale (Scleractinia)	1180	10	60
Ukwiały (Actiniaria)	720	31	74
Sikwiaki (Sipuncula)	898	15	
Szczetnice (Echiura)	137	3	
Chitony (Polyplacophora)	795	7	
Ślimaki (Gastropoda)****	25000	570	73
Małże (Pelecypoda)	5824	300***	
Walconogi (Scaphopoda)	350	10	
Wieloszczety (Polychaeta)	7365	700	57
Kikutnice (Pycnogonida)	940	150	90
Małżoraczki (Ostracoda)****	3150	300	
Wąsonogi (Cirripedia)	991	37	76
Dziesięcionogi (Decapoda)****	8227	17	
Lasonogi (Mysidacea)****	709	26	
Obunogi (Amphipoda)****	5000	808	76
Pośródkci (Cumacea)	800	35***	
Kleszczugi (Tanaidacea)	372	50	
Równonogi (Isopoda)	4200	356	87
Liliowce (Crinoidea)	618	16	75
Rozgwiazdy (Asteroidea)	1300	90	69
Wężowidła (Ophiuroidea)	2230	150***	76
Jeżowce (Echinoidea)	903	44	77
Strzykwki (Holothurioidea)	1147	90	58
Mszywioly (Bryozoa)	4900	350	58
Ramienionogi (Brachiopoda)	339	16	69
Żachwy (Ascidacea)	1200	130	56

* z UNESCO REGISTER OF MARINE ORGANISMS (1994); ** na podstawie różnych źródeł; *** Antarktyka + Subantarktyka; **** łącznie z pelagicznymi.



Ryc. 7. Bogactwo gatunkowe wybranych grup bezkręgowców bentosowych w Zatoce Admiralicji (Wyspa King George, Szetlandy Południowe).

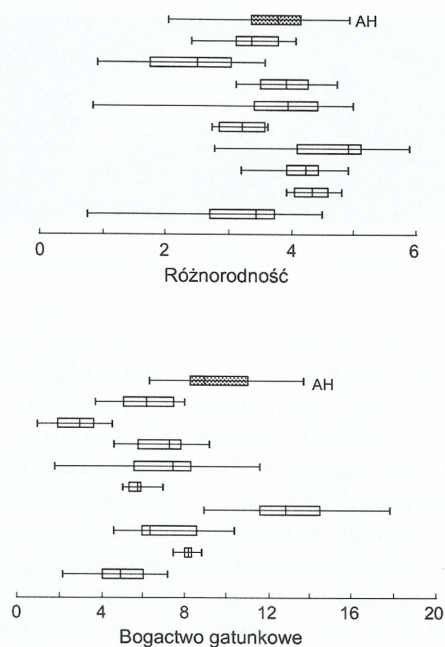
wielogatunkowe taksoceny rakowców, langustowców, pustelnikowców i krabów są w wodach antarktycznych nieobecne. Dziesięcionogi są tu reprezentowane przez kilkanaście zaledwie gatunków krewet i krewetek, z których jedynie 4 prowadzą przydenny tryb życia (KIRKWOOD 1984, SIEG i WÄGELE 1990). Warto nadmienić, że światowa lista morskich Decapoda obejmuje ponad 8000 gatunków. Liczby antarktycznych gatunków chitonów, ośmiornic czy dziesięcionogów stanowią jedynie ułamek procenta wszystkich znanych gatunków wymienionych grup. Na przeciwległym biegunie układają się takie taksony jak obunogi, kikutnice, kleszczugi i żachwy, których antarktyczni przedstawiciele stanowią odpowiednio około 17%, 16%, 14% i 11% wszystkich znanych nauce morskich gatunków, a także równonogi, małżoraczki, wieloszczety, strzykwki i mszywioly z udziałem wynoszącym 7–10% znanych morskich gatunków w poszczególnych grupach (Tabela 1). ARNTZ i GALLARDO (1994) do grup, które odniosły w Antarktyce spektakularny sukces, zaliczają takie sestonofagiczne bezkręgowce, jak gąbki i mszywioly oraz takie zróżnicowane pod względem behawioru pokarmowego grupy jak obunogi i wieloszczety. Wydaje się, że do tej listy należałoby dołączyć kikutnice, równonogi i żachwy.

Próby porównania bogactwa gatunkowego fauny dennej Morza Arktycznego i Oceanu Południowego wypadają na korzyść Antarktyki. PROPP (1970), WHITE (1984) oraz GRABMEIER i BARRY (1992) zwrócili uwagę, że zespoły dna w Antarktyce są 2–3 razy bogatsze w gatunki od zespołów bentosowych w Arktyce. JAŻDŻEWSKI i współaut. (1995) porównali bogactwo gatunkowe skorupiaków obunogich w dwu fiordach: arktycznym (Hornsund, Spitsbergen) i antarktycznym (Zatoka Admiralicji, Wyspa King George). Okazało się, że bogactwo gatunkowe tej grupy zwierząt było 2 razy większe we fiordzie antarktycznym. Z drugiej strony ci sami autorzy, posługując się najnowszą literaturą przedmiotu wykazali, że listy gatunków skoru-

piaków obunogich Arktyki i Antarktyki prawie nie różnią się pod względem liczby zarejestrowanych gatunków. Oczywiście trzeba wziąć pod uwagę trudności związane z delimitacją obszaru Arktyki, rejonu o znacznej asymetrii hydrologicznej, wywołanej Prądem Zatokowym, a także gorsze rozpoznanie faunistyczne Antarktyki, jednakże poglądu, iż Antarktyka jest ponad 2-krotnie bogatsza w gatunki obunogów od Arktyki nie da się utrzymać, przynajmniej przy obecnym stanie wiedzy.

RÓŻNORODNOŚĆ GATUNKOWA

Różnorodność gatunkowa poszczególnych zespołów dna Oceanu Południowego, będąca do pewnego stopnia pochodną omówionego wyżej bogactwa gatunkowego, osiąga w Antarktyce wysokie wartości. Dotyczy to w równym stopniu zgrupowań epibentonicznych jak i fauny ryjacej w osadach (ARNTZ i GALLARDO 1994). Wykazała to już klasyczna praca RICHARDSONA i HEDGPETHA (1977). Z obserwacji LOWRY'EGO (1975) wynika ponadto, że różnorodność gatunkowa, w przypadku badanych przez tego autora zespołów miękkiego dna Arthur Harbor (wyspa Anvers, Archipelag Palmera) była bliska jej teoretycznemu maksimum. Z drugiej strony wciąż niewystarczająca ilość danych nie pozwala na zbyt daleko idące uogólnienia. Potwierdzenia lub obalenia tezy o wysokich wartościach różnorodności gatunkowej antarktycznego zoobentosu szukać trzeba w jego porównaniu z fauną denną innych obszarów oceanu światowego. Pierwsze takie dane zawarte są w pracy RICHARDSONA (1976). Gatunkowa różnorodność makrozoobentosu miękkiego dna Arthur Harbor jest na ogół podobna do różnorodności zgrupowań takiego dna mórz ciepłych i umiarkowanych (Ryc. 8). BREY i współaut. (1994) przedstawili dane, z których wynika, że różnorodność gatunkowa zespołów dna morskiego w Antarktyce osiąga niejednokrotnie wartości stwierdzone na dnie mórz tropikalnych, będąc jedno-



Ryc. 8. Różnorodność mierzona wskaźnikiem Shannona-Weavera (H') i bogactwo gatunkowe mierzone wskaźnikiem Margalefa morskich zgrupowań zoobentosu miękkiego dna Arthur Harbor (Wyspa Anvers, Archipelag Palmera) na tle wybranych zgrupowań wód umiarkowanych i ciepłych. Pokazano średnią, błąd standardowy i całkowity zakres wartości. (według CLARKE'a i CRAME'a 1989). AH —Arthur Harbor.

cześniej o wiele wyższą niż różnorodność bentosowych zespołów polarnych półkuli północnej. ARNTZ i GALLARDO (1994) zwracają uwagę na zróżnicowanie zgrupowań zoobentosu pod względem gatunkowej różnorodności. Fauna głębokiego sublitoralu z bogatymi taksocenami sestonofagów, z powodu złożoności strukturalnej habitatu, jest bardziej różnorodna aniżeli na przykład zoobentos sublitoralu najpłytszego.

ENDEMIZM

Wysoki poziom endemizmu wielu grup zwierząt i roślin zasiedlających Ocean Południowy jest od dawna znanym i podkreślanym rysem charakterystycznym tego rejonu biogeograficznego (DELL 1972, KNOX i LOWRY 1977, HEYWOOD i WHITAKER 1984). Według zgodnych opinii endemizm gatunkowy, oceniany jako wysoki lub bardzo wysoki, waha się w zależności od grupy zwierząt od około 50% do ponad 90% (Tabela 1) (DELL 1972, KNOX i LOWRY 1977, WHITE 1984, PICKEN 1985, DAYTON 1990, BRANDT 1991, DE BROYER i JAŻDŻEWSKI 1993). Warto przypomnieć, że porównywalnie wysoki odsetek, ponad 90%, endemizmu można spotkać wśród ryb antarktycznych (ANDRIASHEV 1987, DAYTON i współaut. 1994). Stanowi to wyraźny dowód na długotrwałą izolację i wynikające zeń swoistości ekosystemu antarktycznego.

SKŁAD, STRUKTURA, ZAGĘSZCZENIE I BIOMASA ZOOBENTOSU ANTARKTYKI

Minęło niedawno 100 lat od czasu gdy PETERSEN (1913) zainicjował w 1896 roku ilościowe i synekologiczne podejście w badaniach morskiego bentosu. Pierwsze tego typu badania w Antarktyce zostały podjęte dopiero około 50 lat później (BELYAYEV i UŠAKOV 1957) w związku z Międzynarodowym Rokiem Geofizycznym. Mimo to jeszcze 30 lat później GALLARDO (1987 a, b) pisał, że faza badań nad antarktycznym zoobentosem, których celem winno być wyjaśnianie struktury i organizacji biocenoz dna, dopiero się rozpoczyna. Podobne sugestie, wyraził również WHITE (1984), zwracając uwagę na szczupłość danych ilościowych, dotyczących zespołów szelfowych w Antarktyce. Wydaje się jednak, że analizie zagęszczenia i biomasy fauny dennej Antarktyki poświęcono dość dużo uwagi. Choć większa ich część odnosi się do zgrupowań zoobentosu miękkiego dna (GALLARDO i CASTILLO 1969, HARDY 1972, LOWRY 1975, RICHARDSON i HEDGPETH 1977, GALLARDO i współaut. 1977, DAYTON i OLIVER 1977, PLATT

1979, ZAMORANO 1983, JAŻDŻEWSKI i współaut. 1986, MÜHLENHARDT-SIEGEL 1988, 1989, GALERON i współaut. 1992, GERDES i współaut. 1992, JAŻDŻEWSKI i współaut. 1991, JAŻDŻEWSKI i SICIŃSKI 1993 i SICIŃSKI i współaut. 1996) to zainteresowaniem cieszyły się także płytkowodne zgrupowania epibentoniczne (DAYTON i współaut. 1970, GRUZOV i PUŠKIN 1970, PROPP 1970, WHITE i ROBINS 1972, GRUZOV 1977, NAKAJIMA i współaut. 1982, CASTILLA i ROZBACZYŁO 1985, NUMANAMI i współaut. 1986, GAMBI i współaut. 1994). Efektem tych studiów stały się w ostatnim piętnastoleciu pierwsze, wstępne syntezы zagadnienia (WHITE 1984, PICKEN 1985, GALLARDO 1987a, b, CLARKE i CRAME 1989, DAYTON 1990, ARNTZ i współaut. 1994, ARNTZ i GALLARDO 1994, KNOX 1994).

STREFA PŁYWÓW — LITORAL

Najtrudniej o ilościowe oceny zagęszczenia i biomasy fauny strefy litoralnej, dobrze repre-

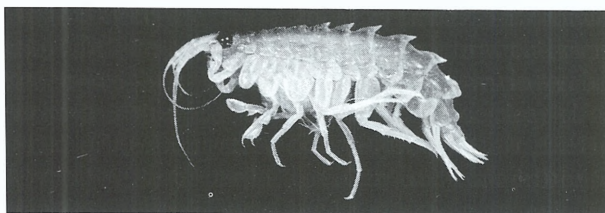
zentowanej zwłaszcza w Antarktyce Zachodniej, obszarze z dużym odsefkciem brzegów skalistych, wolnych od lodowców (PICKEN 1985). Krótkiego podsumowania informacji o biologii antarktycznego litoralu dokonał ostatnio KNOX (1994). Fauna denna tego habitatu odznacza się gatunkowym ubóstwem i niskimi wartościami różnorodności biologicznej. Zgrupowania są zdominowane przez nieliczne, masowo występujące (stałe lub tylko czasowo) gatunki. Takim stałym dominantem jest duży ślimak *Nacella concinna*, którego zagęszczenie sięga w niektórych miejscach około 200 os./1m² (CASTILLA i ROZBACZYŁO 1985), a nawet około 450 os./1m² (FILCEK 1992). Z danych tego autora wynika, że w litoralu Zatoki Admiralicji mokra masa omawianego gatunku wynosi od około 40 do 290 g/1m². Zwierzęta osiadłe, ze względu na trudne warunki środowiskowe, są w litoralu reprezentowane bardzo słabo. Do nielicznych przedstawicieli zaliczyć można drobne małże *Kidderia subquadratum* tworzące gęste agregacje, przyczepione do plech brunatnic. Omawiane siedlisko obfituje w obunogi z rodzajów *Eurymera*, *Bovallia* i *Gondogeneia*, gromadzące się niekiedy masowo w kałużach odpływowych. W szczelinach i załomach skalnych spotkać można także chitony, wstężniaki, drobne ślimaki i równonogi.

Ze wstępnych badań autorów artykułu wynika, że na pograniczu litoralu i najpłytszego sublitoralu Zatoki Admiralicji, gdzie dno zbudowane jest ze żwiru i otoczków, zagęszczenie skorupiaków obunogich sięgać może 10000 osobników na 1 m²; zbiorowisko to zdominowane jest przez *Paramoera edouardi* i *Gondogeneia antarctica*.

Typowym mieszkańcem litoralu Antarktydy Wschodniej (okolice stacji Mołodiożnaja, Ziemia Enderby) jest obunóg *Paramoera walkeri* (Ryc. 9), znany skądinąd składnik fauny podlodowej (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1972, JAŻDŻEWSKI 1974).

EPIBENTOS PŁYTKIEGO SUBLITORALU

Zoobentos płytkiego sublitoralu jest zgrupowaniem wystawionym, jak żadne inne, na sezonowe zmiany warunków środowiska. Są nimi stosunkowo duże, roczne wahania temperatury i zasolenia, nade wszystko zaś sięgająca dna pokrywa lodowa, częste rycie dna przez góry lodowe i „growlersy” oraz obecność dennego lodu kotwiczowego, tworzącego się na dnie w miesiącach zimowych. Wymienione zjawiska czynią najpłytszy sublitoral jednym z najtrudniejszych habitatów morskiego systemu Antarktyki. Przydenny lód kotwiczowy, tworzący litą warstwę w miejscach najpłytszych lub formują-



Ryc. 9. Skorupiak obunogi *Paramoera walkeri* (fot. J. Siciński).

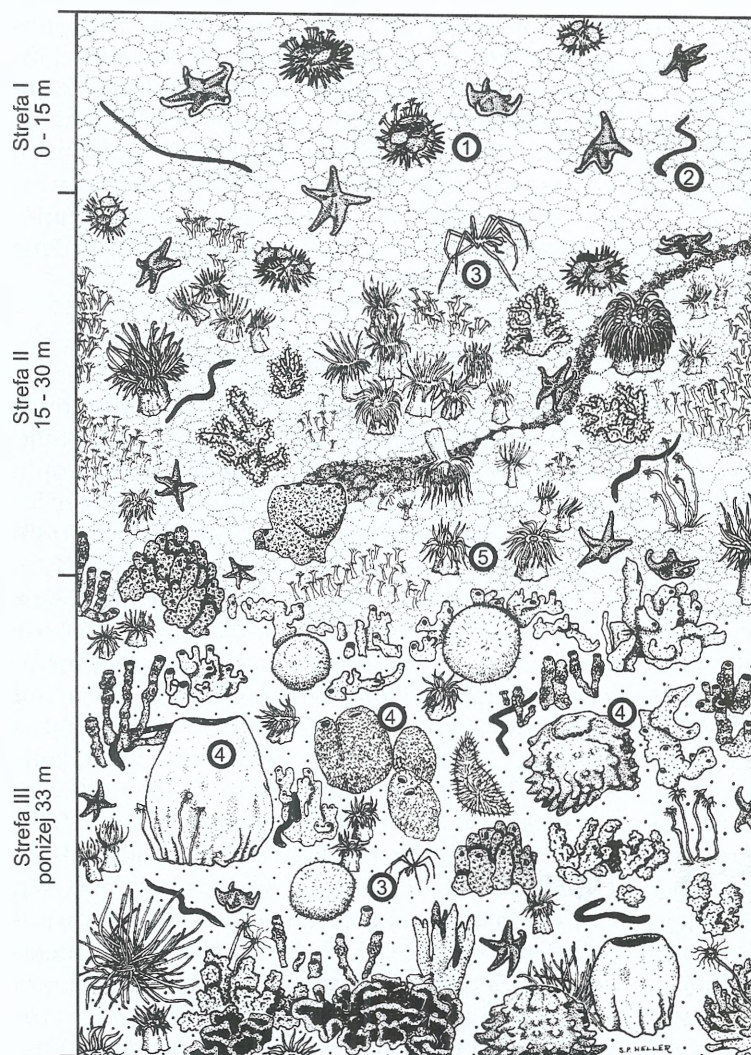
cy się głębiej w postaci sieci kryształów lodowych występuje we wschodniej Antarktyce do głębokości 5–7 m (GRUZOV i współaut. 1967, RAUSCHERT 1984). DAYTON i współaut. (1970) obserwowali obecność lodu kotwiczowego w Zatoce McMurdo jeszcze na głębokości 15 m, a pojedyncze jego skupienia spotykano na głębokości 33 m. Agregacje kryształów lodu kotwiczowego mogą tworzyć na dnie pokrywę o grubości nawet 0.5 m. W oderwanych od dna porcjach lodu znajdowano wielokrotnie rozmaite zwierzęta bentosowe (jeżowce, rozgwiazdy, wstężnice, skorupiaki, kikutnice, a nawet ryby). Wmarzanie w przestrzenie sieci lodu przydennego w większości przypadków nie czyni zwierzętom żadnej szkody.

Prezentowane niżej uwagi dotyczą zgrupowań zoobentosu twardego dna. Obfite kożuchy okrzemek o grubości sięgającej nawet kilku centymetrów (PROPP 1970, LIGOWSKI 1993) i mokrej masy wynoszącej niekiedy kilkaset g/1m² (GRUZOV 1977) stanowi charakterystyczny rys płytkiego antarktycznego sublitoralu. Średnią zawartość chlorofilu „a” latem w litoralu i najpłytszym sublitoralu Zatoki Admiralicji (Wyspa King George, Szetlandy Południowe, Antarktyka Zachodnia) LIGOWSKI (1993) ocenił na 200 mg/m² przy zagęszczeniu komórek okrzemek wynoszącym kilkaset tysięcy w 1 cm³ takiego okrzemkowego nalotu. Nieliczne dane, dotyczące charakteru tych zgrupowań pokazują, że biomasa epizoobentosu waha się na ogół od kilkudziesięciu do kilkuset g/m², a jej wielkość jest w dużym stopniu związana z głębokością, to jest przede wszystkim ze wzrastającą stabilnością czynników fizyko-chemicznych. I tak na przykład na głębokościach od 2 m do 10 m, w rejonie wyspy Haswell mokra masa zoobentosu twardego dna wynosiła 20–25 g/m², głębiej w zakresie głębokości 6–25 m miała wartość 450 g/m², zaś w strefie 25–30 m przekraczała nieco wartość 1 kg/m² (GRUZOV i współaut. 1967, PROPP 1970). Autorzy ci obserwowali jednocześnie wzrastające bogactwo gatunkowe, od 20–30 gatunków makrozoobentosu w obszarze najpłytszym do ponad 80 gatunków w trzecim z wymienionych obszarów dna. Bardzo podobne wartości mokrej masy

epibentosu twardego podłoża płytkiego sublitoralu wyspy Signy (Orkady Południowe, Antarktyka Zachodnia), wynoszące 168 g/m^2 w zakresie głębokości 2–10 m oraz 700 g/m^2 na głębokościach 25–30 m podali WHITE i ROBINS (1972). Strefowość rozmieszczenia epibentonicznych płytkowodnych zgrupowań i ich wzrastający wraz z głębokością stopień komplikacji wykazali także DAYTON i współaut. (1970) w Zatoce Mc Murdo (Ryc. 10). Jak wynika z analizy fotografii dna w Cieśninie Kita-no-seto (rejon stacji Syowa) mokra masa samego tylko megabentosu na dnie twardym w zakresie głębokości 6–25 m wynosiła około 800 g/m^2 (NUMANAMI i współaut. 1986).

Struktura zgrupowań epibentonicznych antarktycznego sublitoralu jest bardzo złożona; warto tu jednak wymienić choćby dominujące i najpospolitsze taksony megazoobentosu, nadające swoiste piętno tej części szelfu. Takimi charakterystycznymi, często dominującymi gatunkami są szkarłupnie: cyrkumpolarne i pospolite, wszytkożerne rozgwiazdy *Odontaster validus* (Ryc. 3) i detrytusożerne jeżowce *Stere-*

chinus neumayeri. Szczególnie ten ostatni osiąga w wielu miejscach wysokie wartości biomasy. I tak np. na głębokości od kilku do kilkunastu metrów w Morzu Dajsa mokra masa tego gatunku wynosiła 414 g/m^2 przy całkowitej biomasy zgrupowania zwierząt bezkręgowych wynoszącej 455 g/m^2 . Udział tego gatunku w całkowitej biomasy zgrupowania z płytkiego sublitoralu Wyspy East Ongul (okolice stacji Syowa) wynosił około 57% (NAKAJIMA i współaut. 1982). Prócz wyżej wymienionych spotkać tu można jednego z najpospolitszych wstężniaków *Parborlasia corrugatus*, licznie reprezentowane obunogi, obecne zresztą często w najtrudniejszych nawet przybrzeżnych habitatach, wspomnianego już wcześniej ślimaka *Nacella concinna*, olbrzymiego równonoga *Glyptonotus antarcticus* (Ryc. 5), czy rozmaite niewielkie kikutnice. Ze względu na destruktywną rolę lodu kotwicowego w miesiącach zimowych bardzo niewielki jest w takich zgrupowaniach udział zwierząt osiadłych. Z częściej spotykanych wymienić można bardzo nieliczne kolonijne stułbiopławy, koralowce z grupy *Alcyonaria*,

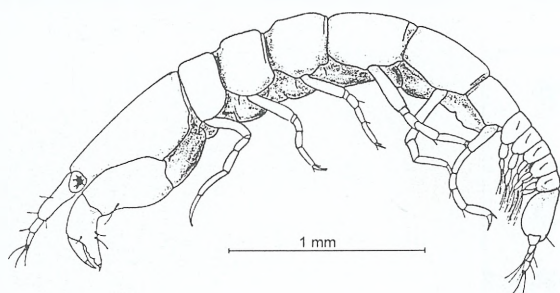


Ryc. 10. Strefowość zgrupowań fauny dennej w Zatoce McMurdo (Morze Rossa). Do strefy najpłytszej, pozbawionej zwierząt osiadłych, wkraczają tylko nieliczne gatunki wagiczne. Niemal jedynymi osiadłymi zwierzętami w strefie drugiej są parzydełkowce, zaś w strefie trzeciej przede wszystkim gąbki, (według DAYTONA i współaut. 1970).

1 — jeżowiec, 2 — wstężniak, 3 — kikutnica, 4 — gąbka, 5 — ukwiał.

ukwiały, niewiele gąbek i zachw oraz osiadłych wieloszczetów.

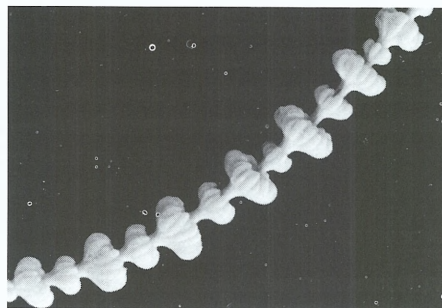
Dno twarde jest siedliskiem bardzo trudnym dla badań ilościowych, toteż oceny biomasy są nieliczne (WHITE i ROBINS 1972, GAMBI i współaut. 1994). Ci ostatni autorzy dostarczyli ostatnio szczegółowych danych o składzie i strukturze zgrupowania twardego dna najpłytszego sublitoralu Zatoki Terra Nova (Morze Rossa) na głębokościach od 0.5 do 16 m. Całe zgrupowanie składało się z około 40 gatunków. Grupę dominantów, tworzących tam ponad 90% wszystkich stwierdzonych osobników, stanowiły pospolite i stale obecne w tego typu habitatach *Sterechinus neumayeri* i *Odontaster validus*. Wśród dominantów GAMBI i współpr. (1994) wymieniają także jeden gatunek wieloszczeta *Harmothoe spinosa*, ślimaki: *Laevilittorina antarctica*, *Powellisetia deserta*, *Onoba gelida* i *Onoba turqueti* oraz skorupiaki: kleszczugę *Nototanaeis dimorphus* (pokrewny gatunek zilustrowano na Ryc. 11), równonoga *Munna antarctica* i obunoga *Paramoera walkeri* (Ryc. 9).



Ryc. 11. Kleszczuga *Nototanaeis antarcticus* (według SHIINO 1970).

Epibentoniczna fauna dna twardego w tak zwanej Morskiej Antarktyce (Antarktyka Zachodnia) jest bogatsza jakościowo i ilościowo niż opisane wyżej zgrupowania naskalne Antarktyki Wschodniej. Kilku autorów zajmowało się tym zagadnieniem (GRUZOV i PUŠKIN 1970, WHITE i ROBINS 1972, ZAMORANO 1983, RAUSCHERT 1984, 1991, PICKEN 1985). Informacja WHITE'a i ROBINS'a (1972) o bardzo wysokiej mokrej masie fauny dennej nawisu skalnego na głębokości 5 m (wyspa Sigay), wynoszącej aż 4200 g/m^2 , jest jedną z nielicznych. Warto zwrócić uwagę na bogactwo, różnorodność i wielobarwność takich naskalnych zgrupowań oraz na fakt, że bardzo przypominają zgrupowania sesyjnych filtratorów większych głębokości (WHITE i ROBINS 1972, WÄGELE i BRITO 1990). Podłoże skaliste jest obficie porośnięte brunatnicami, a także gęstymi „zaroślami” osiadłych sestonofagów, takich przede wszystkim jak gąbki, zachwy i mszywoły. Obecne są też ramienionogi, stuł-

biopławy, koralowce z grupy *Alcyonaria* oraz gorgonie z rodzajów *Primnoella* i *Thouarella* (Ryc. 12) i ukwiały (*Urticinopsis antarctica*).



Ryc. 12. Fragment gałązki koralowca ośmiopromiennego z Zatoki Admiralicji (fot. J. Siciński).

Tworzą one strukturalnie złożony habitat, w którym faunę wagilną reprezentują liczne obunogi i równonogi, kikutnice oraz rozgwiazdy, jeżowce, węzowidła i strzykwy, a także wieloszczety i wstęźniaki. Nie brak tu także najrozmaitszych mięczaków, ze wspomnianym już wcześniej dużym ślimakiem *Nacella concinna*. Jako podstawowe czynniki umożliwiające rozwój tak bogatych i urozmaiconych zespołów naskalnych wymienić trzeba znacznie mniej intensywne niż w kontynentalnej Antarktyce niszące działanie lodu: gór lodowych, lodu morskiego i lodu kotwiczowego. Na tle opisanych wcześniej niedogodności i zmienności warunków w najpłytszym sublitoralu mamy w omawianych tu habitatach do czynienia z wyraźnie większą stabilnością warunków.

ZOOBENTOS MIĘKKIEGO DNA

Dno Oceanu Południowego, od kontynentu aż po obszar wyznaczony północną granicą paku lodowego, pokrywają osady pochodzenia terygenicznego wytapiane z dryfujących gór lodowych (HOUGH 1956, DELL 1972, PICKEN 1985, KNOX 1994). Taki sposób depozycji osadów czyni je wyjątkowymi w skali wszechoceanu (KNOX i LOWRY 1977, ANDERSON 1990). Sprawia przede wszystkim, że osady są bardzo słabo wysortowane, stanowiąc mieszaninę o bardzo szerokim spektrum: od drobnoziarnistego mułu, przez wszystkie frakcje piasku i żwiru do najrozmaitszej wielkości kamieni o średnicy nawet 0,5 m i większych (tzw. „drop-stones”) (KNOX 1970, DELL 1972, KNOX i LOWRY 1977, PICKEN 1985, GALLARDO 1987 b). Ocenia się, że około 500 mln ton materiału terygenicznego jest co roku wnoszone na dno Oceanu Południowego z topniejących gór lodowych. Wynosi to około 135 ton na 1 km^2 dna na rok (PICKEN 1985). Brak tu oczywiście osadów bogatych w substancje organiczne

ne i sole biogenne wnoszonych przez rzeki. Depozyty wnoszone do morza z wodami roztopowymi mają w Antarktyce znaczenie niewielkie (ARNTZ i współaut. 1994). Wyjątek stanowią niektóre sublitoralne obszary przybrzeżne, gdzie taki sposób sedymentacji wyraźnie kształtuje charakter zgrupowań fauny dennej (SICIŃSKI i JANOWSKA 1993, SICIŃSKI, w druku).

Szczególny charakter pokrycia dna Oceanu Południowego znajduje swoje odzwierciedlenie w strukturze zgrupowań zoobentosu. Liczne, większych rozmiarów elementy klastyczne, w tym spadające z topiących się gór lodowych „drop-stones”, rozrzucone na miękkim, mulistym na ogół dnie, obecne w ilościach od 10 do 100 kg w 1 m³ osadów powierzchniowych (ARNAUD 1977), stanowią dogodny podłoże dla wielu osiadłych, epibentonicznych bezkręgowców.

Takie „mieszane” dno, w zasadzie muliste, na którym jednak nawet z dala od brzegów leżą przypadkowo rozrzucone większe i mniejsze okruchy skalne dające oparcie dla pojedynczych lub gromadnie występujących sesylnych sestonofagów (gąbek, mszywiolów, ramienionogów, żachw), silnie kontrastuje z miękkimi, bardzo jednorodnymi osadami dna basenu arktycznego. W Arktyce znaczącą przewagę nad sedymentacją lodowcową ma sedymentacja fluwialna; materiał terygeniczny jest wnoszony nie przez góry lodowe, a przez rzeki praktycznie nieobecne w Antarktyce. Na tę odmienność czynników edaficznych w Arktyce i Antarktyce, i na konsekwencje tej odmienności dla zoobentosu zwracają uwagę m.in. JAŻDŻEWSKI i współaut. (1995). Zgrupowania antarktycznego, sublitoralnego zoobentosu mają bardzo szczególny charakter dzięki takiej „mieszanej” strukturze osadów. GALLARDO (1987 b) nazywa je „epi-in-fauną” zwracając uwagę, że składają się zarówno z form eubentonicznych, związanych z powierzchnią lub wnętrzem osadu oraz z występujących mozaikowato agregacji form epibentonicznych. Wydaje się, że dobrą ilustracją opisanych wyżej zależności mogą być zgrupowania fauny dennej Zatoki Admiralicji opisane przez JAŻDŻEWSKIEGO i współaut. (1986), JAŻDŻEWSKIEGO i SICIŃSKIEGO (1993), sublitoralu Wyspy Livingston (SAIZ-SALINAS i współaut. 1998) oraz obszaru Szetlandów Południowych i Półwyspu Antarktycznego (ARNAUD i współaut. 1998). Składają się one z typowo eubentonicznych komponentów, takich przede wszystkim, jak ryjące wieloszczety z rodziny Maldanidae, zwłaszcza *Maldane sarsi antarctica* i *Asychis amphiglypta* czy Terebellidae oraz z epibentosu, miejscami bardzo obfitego, związanego z występującymi tu okruchami skalnymi („drop-stones”), a reprezentowanego przez takie osiadłe

sestonofagi, jak gąbki, mszywioly, żachwy czy niektóre wieloszczety, zwłaszcza z rodziny Sabellidae. „Zarośla” mszywiolów i żachw stwarzają jednocześnie dogodne siedlisko dla rozmaitych gatunków małżów, wieloszczetów, skorupiaków i węzowideł. Opisywane tu zgrupowania z głębokości od kilkudziesięciu do ponad 200 m odznaczają się bardzo dużym bogactwem gatunkowym (Ryc. 13, 14), wysoką różnorodnością i zwykle wysokimi wartościami stanu biomasy, średnio około 1,5 kg/m², a maksymalnie nawet około 7 kg/m² (JAŻDŻEWSKI i SICIŃSKI 1993) (Ryc. 13, 14). Analogiczne zgrupowanie makrozoobentosu z 85% dominacją biomasy dużych sestonofagów, zwłaszcza Ascidiacea, stwierdzono i opisano ostatnio na szelfie Wyspy Livingston (SAIZ-SALINAS i współaut. 1997). Zgrupowanie sestonofagów głębokiego sublitoralu na niewysortowanych osadach obfitujących w „drop-stones” zdominowane przez gąbki i mszywioly zostało także stwierdzone w Morzu Weddella (Voss 1988). Niewątpliwie szczególny charakter osadów dennych w Antarktyce stanowi jeden z ważniejszych czynników, decydujących o dużej różnorodności biologicznej zespołów dna antarktycznego szelfu.



Ryc. 13. Zoobentos Zatoki Admiralicji na głębokości 300 m (fot. P. Presler).

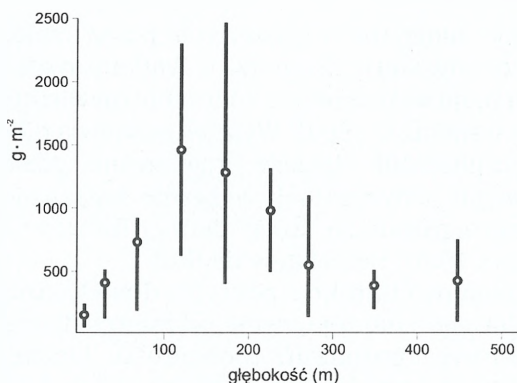


Ryc. 14. Zwierzęta bentosowe złowione w Zatoce Admiralicji (fot. J. Siciński).

Opisane wyżej zgrupowania fauny dennej występują zazwyczaj w głębszych (50–200 m) obszarach sublitoralu z względnie stabilną sytuacją środowiskową.

Zwracano już uwagę na nierównomierność rozmieszczenia biomasy zoobentosu w zgrupowaniach epi-infauny. Ilustracją tego zjawiska mogą być dane JAŻDŻEWSKIEGO i SICIŃSKIEGO (1993) z szelfu Zatoki Admiralicji (Ryc. 15). Warto zwrócić uwagę na wysokie wartości biomasy w zakresie głębokości od około 100 m do około 200 m, a więc w strefie najobfitszego występowania żachw i kolonii mszywiolów (Ryc. 16).

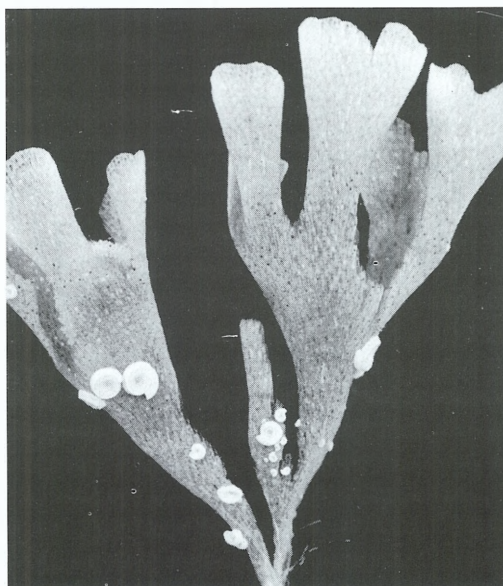
W sublitoralu płytszym przeciwnie, obserwuje się znaczące różnice w charakterze zgrupowań związane przede wszystkim z przestrzennym zróżnicowaniem charakteru osadów, wynikającym z kolei z różnorodności warunków sedymentacji (SICIŃSKI i JANOWSKA 1993, SICIŃSKI w druku). Obserwuje się to najwyraźniej we fiordach, niewielkich zatokach i lagunach. Szybka i intensywna sedymentacja mineralnej zawiesiny w strefie przybrzeżnej, blisko sąsiadującej z lodowcami daje w efekcie drobnoziarniste osady o znacznej miąższości, składające się głównie z pyłów i po części z ilów. Stwierdzano tam już niejednokrotnie charakterystyczne zgrupowania „infauny” (Ryc. 17), odznaczające się nierzadko bardzo dużymi gęstościami zasiedlenia, zdominowane przez małże (przede wszystkim *Laternula elliptica*, Ryc. 18), *Yoldia eightsi* i niektóre gatunki z rodzaju *Mysella*), bogate taksoceny wieloszczetów między innymi z pospolitym *Aglaophamus ornatus* (Ryc. 19), pośródki (Cumacea), przede wszy-



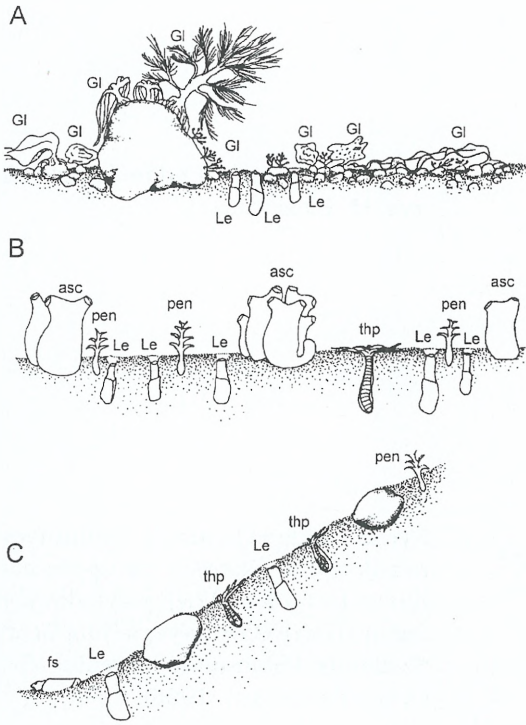
Ryc. 15. Związek między biomasa zoobentosu a głębokością (Zatoka Admiralicji, Wyspa King George, Szetlandy Południowe); podano średnią i jej 95% przedział ufności (według JAŻDŻEWSKIEGO i SICIŃSKIEGO 1993).

stkim z rodzaju *Eudorella* (Ryc. 20), kleszczugi (Tanaidacea) z pospolitym *Nototanaeis antarcticus* (Ryc. 11) i niektóre gatunki obunogów (Amphipoda) takie przede wszystkim, jak *Ampelisca bowieri* czy *Heterophoxus videns* (LOWRY 1975, RICHARDSON i HEDGPETH 1977, GALLARDO i współaut. 1977, JAŻDŻEWSKI i współaut. 1986, WÄGELE i BRITO 1990, JAŻDŻEWSKI i SICIŃSKI 1993, BŁĄŻEWICZ i JAŻDŻEWSKI 1996, 1997, SICIŃSKI i współaut. 1996, SICIŃSKI, w druku) (Ryc. 21).

Znakomita większość informacji o zgrupowaniach fauny dna piaszczystego dotyczy płytkiego sublitoralu Zatoki Admiralicji badanego przez belgijskich, brazylijskich, niemieckich i polskich biologów (JAŻDŻEWSKI i współaut. 1986, SICIŃSKI 1986, WÄGELE i BRITO 1990, JAŻDŻEWSKI i współaut. 1991, JAŻDŻEWSKI i SICIŃSKI 1993, SICIŃSKI i JANOWSKA 1993, 1995,



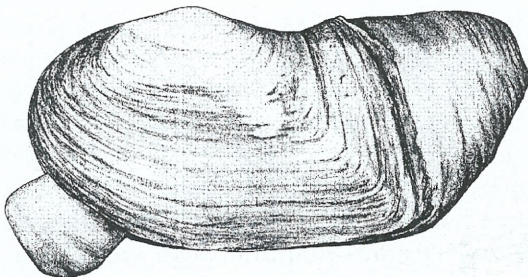
Ryc. 16. Kolonia mszywiolów z domkami wieloszczetów z rodziny Spirorbidae (fot. J. Siciński).



Ryc. 17. Uproszczony obraz zgrupowań bentosu w Potter Cove (Wyspa King George, Szetlandy Południowe); nie uwzględniono zwierząt wagilnych, (według KLÓSERA i współaut. 1994).

A — niejednorodne zgrupowanie dużych glonów, krasnorostów i brunatnic, oraz zwierząt miękkiego dna na niewysortowanych osadach morenowych (głęb. 3–6 m), B — zgrupowanie fauny osiadłej miękkiego podłoża (głęb. 25–35 m), C — zgrupowanie fauny osiadłej miękkiego dna z domieszką okruchów skalnych („drop-stones”); Gl — duże brunatnice i krasnorosty, Le — małż *Laternula elliptica*, asc — żachwy, pen — koralowce z grupy Pennatulacea, thp — wieloszczety z rodziny Terebellidae, fa — ryba demersalna ukryta pod muszlą *L. elliptica*.

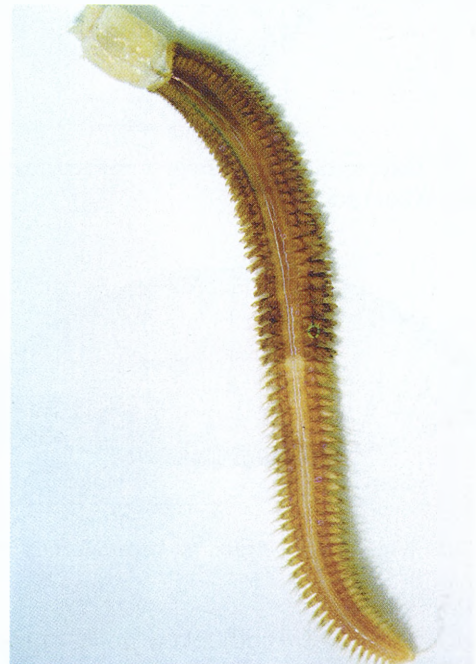
NONATO i współaut. w druku). Niewielkie stosunkowo obszary najpłytszego sublitoralu, o całkiem odmiennych od opisanych wyżej warunkach sedymentacji, tworzą siedlisko z charakterystyczną, różnorodną fauną skorupiaków, zwłaszcza z masowo występującymi obunogami, stanowiącymi nierzadko połowę li-



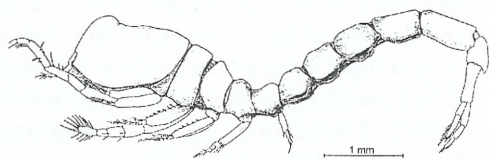
Ryc. 18. Małż *Laternula elliptica* (rys. E. Matusiak).

czby osobników i jedną trzecią biomasy całego zgrupowania. Najliczniejszymi i najpospolitszymi są wśród nich *Hippomedon kergueleni*, *Prostebbingia brevicornis*, *Prostebbingia gracilis* i *Cheirimedon femoratus* (JAŹDŻEWSKI i współaut. 1991). Równonogi są tu reprezentowane przez liczne Serolidae (Ryc. 22). Do charakterystycznych gatunków wieloszczetów, tak w Antarktyce Zachodniej (SICIŃSKI 1986, JAŹDŻEWSKI i współaut. 1991, SICIŃSKI i JANOWSKA 1993), jak i w subantarktyce (Zatoka Morbihan, Wyspy Kerguelena; CHARDY i współaut. 1976) należą tu ryjące *Scoloplos marginatus*, *Travisia kerguelensis* (Ryc. 23) i *Microspio moorei*. Bardzo duży udział w biomase zgrupowań dna piaszczystego mają zazwyczaj jeżowce z rodzaju *Abatus*, *Sterechinus neumayeri*, a także *Ctenocidaris* spp., których wielkie, rzadkie kolce są zwykle zasiedlone przez organizmy epizoiczne (Ryc. 24) (GRUZOV i współaut. 1967, JAŹDŻEWSKI i współaut. 1991, JAŹDŻEWSKI i SICIŃSKI 1993).

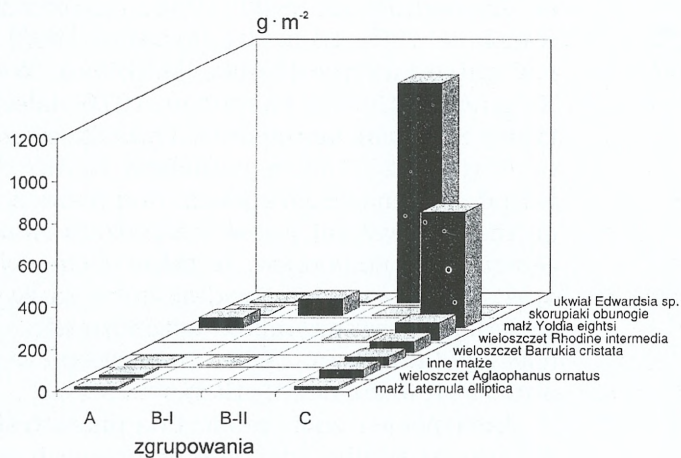
Informacje o zoobentosie dna piaszczystego Antarktyki Wschodniej, zdominowanego przez pospolite *Sterechinus neumayeri*, *Odontaster validus*, *Parborlasia corrugatus* i małża *Adamussium colbecki*, przedstawili NAKAJIMA i współaut. 1982. Wynika z nich, że mokra masa epizoobentosu dna piaszczystego najpłytszego sublitoralu w rejonie stacji Syowa podobnie, wahała się od 46 g/m² w miejscach najpłytszych, do 438 g/m² na głębokości 10 m. Jednak w niektórych obszarach dna obserwowano niezwykle obfite występowanie wspomnianego



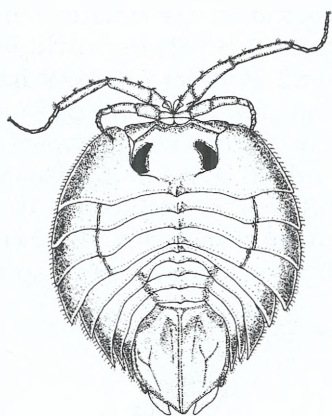
Ryc. 19. Wieloszczet *Aglaophamus ornatus* (fot. J. Siciński).



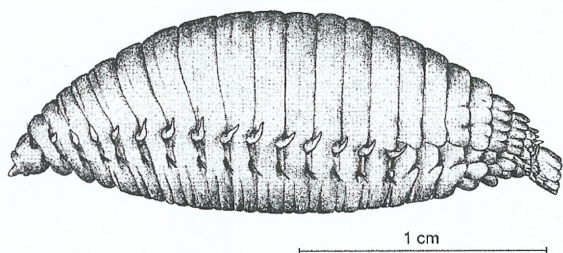
Ryc. 20. Pośródek *Eudorella splendida* (rys. M. Błażewicz).



Ryc. 21. Skład i biomasa dominujących taksonów w czterech zgrupowaniach zoobentosu niewielkiej, przyłodowcowej laguny Herve Cove (Wyspa King George, Szetlandy Południowe), (według SICIŃSKIEGO i współaut. 1996).



Ryc. 22. Skorupiak równonogi z rodziny Serolidae (według WĄGELEGO 1994).



Ryc. 23. Wieloszczet *Travisia kerguelensis* (rys. J. Siciński).

małża *Adamussium colbecki* w ilości ponad 110 osobników na 1 m² dna, co stanowi około 2 kg mokrej masy na 1 m².

Pomimo tego, że wokółantarktyczne prądy ułatwiają kontakt fauny dookoła całego konty-



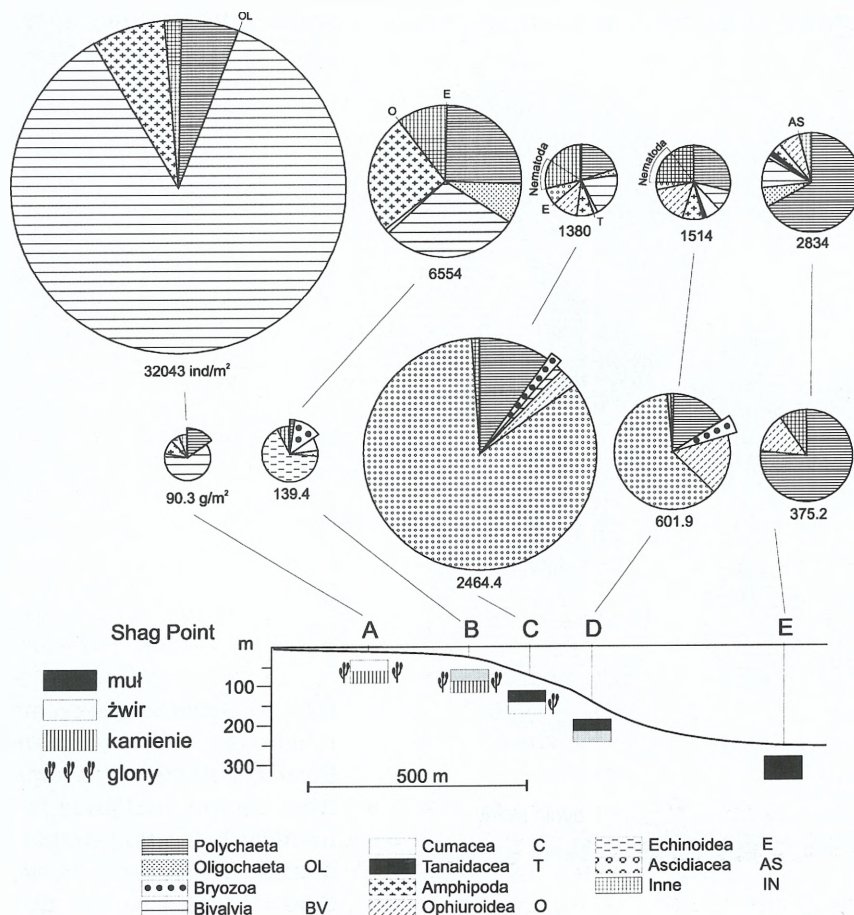
Ryc. 24. Jeżowiec z rodzaju *Ctenocidaris* z przyczepionymi do kolców strzykwami i małżami (fot. J. Siciński).

nentu Antarktydy, co sprawia, że większość gatunków zwierząt i roślin Oceanu Południowego ma rozmieszczenie cyrkumantarktyczne, to jednak można również zaobserwować wyraźne różnice faunistyczne pomiędzy zoobentosem Antarktyki Wschodniej i Zachodniej, uzasadniające powszechnie uznawany podział zoogeograficzny Oceanu Południowego na te dwa regiony (Ryc. 1). Dobrą ilustracją tych różnic może być na przykład zasiedlenie wód przybrzeżnych okolic stacji rosyjskiej Mołodiożnaja

(Ziemia Enderby, Antarktyka Wschodnia) i okolic polskiej stacji im. H. Arctowskiego (Wyspa King George, Antarktyka Zachodnia). Przy brzegach Ziemi Enderby kamienisty litoral zasiedlał jedynie obunóg *Paramoera walkeri*, nieobecny w ogóle w Zatoce Admiralicji wyspy King George; tu z kolei w kamienistym litoralu zgrupowanie obunogów było wielogatunkowe, z dominującym *Paramoera edouardi* i *Gondogeneia antarctica*. W płytkim, piaszczysto-mulistym sublitoralu okolic stacji Mołodiożnaja licznie występującym, zdecydowanym dominantem wśród równonogów był *Cymodocella tubicauda*, który jest rzadki i nieliczny w Zatoce Admiralicji; tutaj w podobnym siedlisku wśród równonogów panują gatunki z rodziny Serolidae. Wreszcie w pułapki z mięsną przynętą stawiane na głębokości 5–10 m u brzegów Ziemi Enderby łowił się masowo tylko obunóg *Orchomenella pinguides*, który nie występował w ogóle w Zatoce Admiralicji, gdzie na tej samej głębokości łowiono w ten sam sposób przede wszystkim obunogi *Cheirimedon femoratus* i *Hippomedon kergueleni* (JAŻDŻEWSKI 1974, ARNAUD i współaut. 1986, PRESLER 1986, JAŻDŻEWSKI i współaut. 1992).

Informacje o ilości antarktycznego zoobentosu, zarówno pod względem zagęszczenia, jak

i biomasy, zostały zebrane przez JAŻDŻEWSKIEGO i współaut. (1986) (Ryc. 25), MÜHLENHARDT-SIEGEL (1988) oraz VOSSA (1988). Średnie wartości zagęszczenia antarktycznego zoobentosu miękkiego dna są zwykle szacowane na kilka do kilkunastu, rzadziej kilkudziesięciu tysięcy osobników na 1 m² powierzchni dna. Do wartości wyjątkowych, świadczących jednak o dużych potencjalnych możliwościach ekosystemu antarktycznego, zaliczyć trzeba zagęszczenie zoobentosu z płytkiego sublitoralu Zatoki McMurdo (Morze Rossa). Na głębokości 20–40 m znaleziono tam od około 120000 do ponad 155000 zwierząt na 1 m² (DAYTON i OLIVER 1977). Porównanie ilości zoobentosu szelfu antarktycznego z jednej oraz szelfów innych stref klimatycznych z drugiej strony nie doczekało się jeszcze przekonującej syntezy. Z danych zestawionych przez DAYTONA (1990) wynika, że zagęszczenie zoobentosu w Arktyce może być o rząd wielkości mniejsze niż gęstość zasiedlenia fauny antarktycznej. Sugestie takie znaleźć można także u ARNTZA i współaut. (1994). Na wysokie wartości biomasy antarktycznego zoobentosu, przekraczające nierzadko o rząd wielkości biomasę fauny dennej Arktyki zwrócili uwagę KNOX i LOWRY (1977). Zdaniem BREYA i



Ryc. 25. Skład, zagęszczenie i biomasa zoobentosu w centralnej części Zatoki Admiralicji (Wyspa King George, Szetlandy Południowe), według JAŻDŻEWSKIEGO i współaut. 1986).

CLARKE'A (1993) zoobentos antarktyczny jest pod tym względem wyraźnie obfitszy także od subtropikalnych zgrupowań fauny dennej. Jednocześnie jednak zwraca się uwagę na bardzo niskie wartości produkcji zespołów dna Oceanu Południowego na tle zespołów innych stref klimatycznych (ARNTZ i GALLARDO 1994). Jedynie na płycznach narażonych na działanie lodu fauna denna Antarktyki jest uboższa lub jej brak.

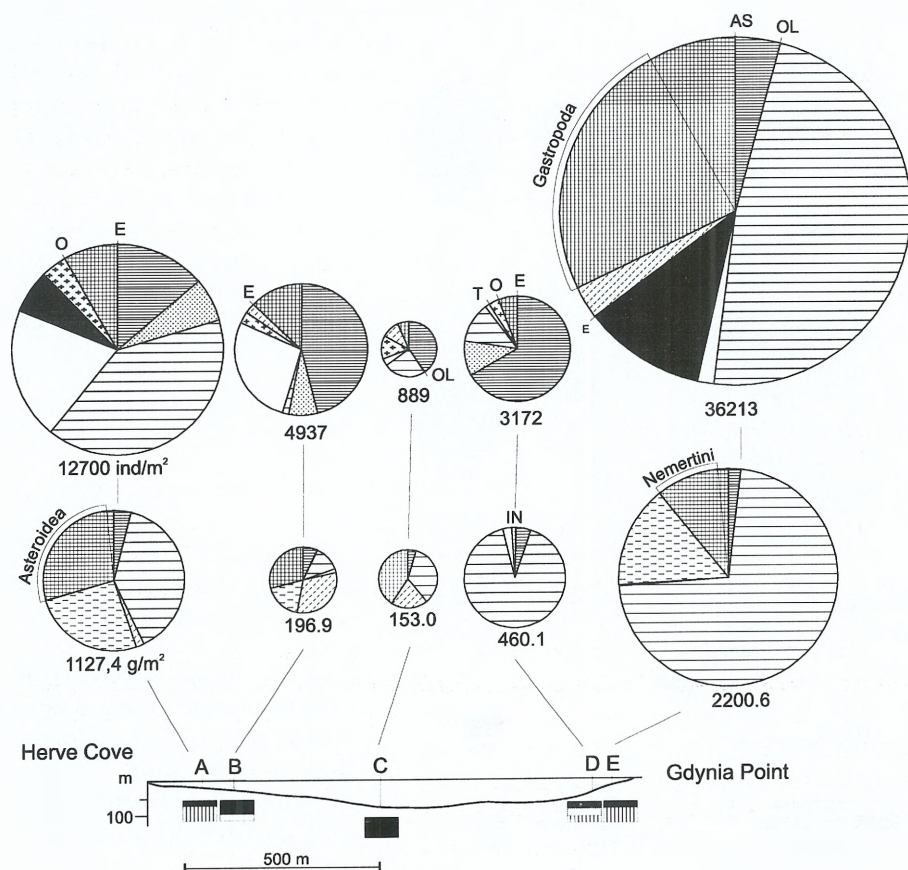
Na głębokościach poniżej 1000 m wartości biomasy zoobentosu antarktycznego i innych regionów oceanu nie różnią się (ARNTZ i współaut. 1994).

Jednym z najważniejszych czynników decydujących o charakterze zgrupowań zoobentosu miękkiego dna jest rodzaj osadów (THORSON 1957, GRAY 1974). RHOADS (1974) podkreśla, że relacje osad-fauna stanowią centralny punkt w wyjaśnianiu ekologii populacji i zespołów, zasiedlających dno oceanów.

Dość skąpe jak do tej pory informacje o rozmieszczeniu i strukturze zgrupowań antarktycznego zoobentosu miękkiego dna analizowanych na tle charakteru osadów pochodzą od HARDYEGO (1972), RICHARDSONA i HEDGPETHA (1977) oraz PLATTA (1979). Charakterystykę zgrupowań Polychaeta z dna piaszczystego i mulistego płytkiego sublitoralu Zatoki Morbihan (Wyspy Kerguelena) przedstawił DUCHÈNE

(1984). MÜHLENHARDT-SIEGEL (1989) na szelfie Cieśniny Bransfielda wyróżniła natomiast trzy zgrupowania małżów i dwa zgrupowania małżoraczków związane niewątpliwie z różnym charakterem osadów dennych. Na zróżnicowanie charakteru osadów dennych Zatoki Admiralicji w powiązaniu z różnorodnością zgrupowań Polychaeta zwrócono uwagę podczas wstępnych prac nad rozmieszczeniem zoobentosu tego akwenu (SICIŃSKI 1986). Próby podsumowania charakterystyki zgrupowań antarktycznych Polychaeta kształtowanych rodzajem podłoża dokonali ostatnio SICIŃSKI i JANOWSKA (1993).

Z danych SICIŃSKIEGO (w druku) wynika, że zgrupowania Polychaeta osadów słabo wysortowanych są bogatsze i bardziej różnorodne niezależnie nawet od obecności „drop-stones”, stwarzających możliwości kształtowania się bogatych zespołów „epi-infauny” w rozumieniu GALLARDO (1987 b). Biocenotyczne zróżnicowanie zgrupowań fauny dennej w strefie przybrzeżnej, odzwierciedlające mozaikowość osadów dennych, jest w stopniu znaczącym pochodną zjawisk, zachodzących na styku lądu i wody. Do najważniejszych zaliczyć można odległość od lodowców, charakter i intensywność spływu zawiesiny mineralnej z lądu, obecność gór lodowych oraz sposób i intensywność sedymentacji, konfigurację dna, stopień izolacji akwenu oraz charakter prądów. Wydaje się, że na



Ryc. 26. Skład, zagęszczenie i biomasa zoobentosu we Fiordzie Ezcurra (Wyspa King George, Sztetlandy Południowe), (według JAŻDŻEWSKIEGO i współaut. 1986). Oznaczenia jak na Ryc. 25.

tak zarysowanym tle można podjąć próbę wyróżnienia kilku swoistych typów zgrupowań, biorąc pod uwagę dane i informacje pochodzące z cytowanych w tym rozdziale prac.

Jednym z takich zgrupowań może być fauna obszarów sąsiadujących z lodowcami o konfiguracji dna sprzyjającej intensywnej akumulacji stosunkowo dobrze wysortowanych, bardzo drobnoziarnistych osadów. Zupełnie odmienny charakter mają zgrupowania równie dobrze wysortowanych, ale piaszczystych osadów w rejonach położonych z dala od lodowców. Jeszcze inne spotkać można na obszarach dna pokrytych osadami o złożonym, mieszanym pochodzeniu. Takimi są np. zgrupowania stwierdzone we Fiordzie Ezcurra przez JAŻDŻEWSKIEGO i współaut. (1986) (Ryc. 26) oraz SICIŃSKIEGO (1986) i SICIŃSKIEGO (w druku). Opisane przez nich zgrupowania stwierdzono na dnie pokrytym bardzo słabo wysortowanymi osadami, pochodzącymi ze zwietrzliny stożków osypiskowych poddanych jednocześnie intensywnemu dopływowi bardzo drobnej zawiesiny mineralnej z otaczających lodowców. Wydaje się, że podobne lub zbliżone warunki kształtują strukturę niektórych zgrupowań zoobentosu opisanych przez RICHARDSONA i HEDGPETHA (1977) z Arthur Harbor.

FAUNA ZWIĄZANA Z PLECHAMI BRUNATNIC

Około 700 gatunków bentosowych glonów makroskopowych znanych z Oceanu Południowego (HEYWOOD i WHITAKER 1984) tworzy na znacznych obszarach litoralu i sublitoralu strefę *phytalu*, bujnie rozwiniętą zwłaszcza w Antarktyce Zachodniej, w rejonie Półwyspu Antarktycznego i wysp Łuku Scotia (RICHARDSON 1979, ZIELIŃSKI 1981, 1990, PICKEN 1985, DAYTON 1990, KLÖSER i współaut. 1993, KNOX 1994). Krasnorosty, w szczególności zaś imponujące swymi rozmiarami olbrzymie brunatnice takie, jak *Cystosphaera jacquinoti*, kilka gatunków z rodzaju *Desmarestia*, *Himantothallus grandifolius* i wiele innych tworzą przy dnie gęstą pokrywę zarośli na głębokości do około 30–40 m (Ryc. 17), a spotykane są mniej licznie nawet na głębokościach 90–100 m (BELLISIO i współaut. 1972, ZIELIŃSKI 1981, 1990).

Gładkie plechy brunatnic stanowią podłoże dla wielu epibentonicznych gatunków takich, jak stułbiopławy, wieloszczety z rodziny Spirorbidae, otwornice, mszywioly, ślimaki, strzykwy itp. (ARNAUD 1974, Siciński, dane niepubl.). Mocno rozgałęzione plechy brunatnic z rodzaju *Desmarestia* tworzą siedlisko wielogatunkowych taksocenów obunogów zdominowane przez *Prostebbingia gracilis*, *P. brevicornis*, *Djer-*

boa furcipes i *Schraderia gracilis* (Jażdżewski i Siciński 1993, dane niepubl.). Jednak najbardziej swoistym siedliskiem związanym ze strefą *phytalu* są aparaty czepne niektórych brunatnic takich zwłaszcza, jak *Himantothallus grandifolius*. Ich skomplikowana sieć przestworów, jam i kanałów stwarza szczególnie dogodne miejsce dla żerowania i rozrodu wielu gatunków zwierząt, tworzących tam wysoce różnorodne i złożone zgrupowania epibentonicznych bezkręgowców. Te zgrupowania, poznane w stopniu dalece niedostatecznym, obfitują w niezwykle bogate taksoceny wieloszczetów, ślimaków i skorupiaków liczące dziesiątki gatunków każdy (ARNAUD 1974). Obunogi, równonogi i wieloszczety aparatów czepnych *Himantothallus grandifolius* z Zatoki Admiralicji (Wyspa King George, Sztetlandy Południowe) tworzą w takim zgrupowaniu odpowiednio 36%, 16% i 25% fauny, jeśli brać pod uwagę liczbę osobników. Znaczącym pod względem liczebności składnikiem tych zgrupowań są także wstężniaki, nicienie, skąposzczety i małżoraczki (Siciński, dane niepubl.). Do dominujących w omawianym siedlisku gatunków wieloszczetów, tak w Zatoce Admiralicji (Antarktyka Zachodnia) (SICIŃSKI, dane niepubl.), jak i w rejonie Ziemi Adeli (Antarktyka Wschodnia) (ARNAUD 1974) należą *Brania rhopalophora* i *Harmothoe spinosa*. Struktura siedliska nie pozwala na precyzyjne oszacowanie ilości zwierząt. Na podstawie nielicznych analiz można jednak stwierdzić, że aparat czepny plechy *H. grandifolius* o objętości 1,0–1,5 l kryje w swych przestworach zwykle nie mniej niż 1000 osobników niekolonijnych zwierząt (SICIŃSKI, dane niepubl.). Oderwane od dna plechy brunatnic wraz z zasiedlającą je fauną wędrują wraz z prądem wokół kontynentu. ARNAUD (1974) podkreśla znaczenie tego zjawiska jako jednej z przyczyn cyrkumpolarnego sposobu rozmieszczenia wielu gatunków antarktycznej fauny dna morskiego.

MEIOFAUNA

Zgrupowania antarktycznej mikro- i meiofauny są, w przeciwieństwie do makrozoobentosu, rozpoznane stosunkowo słabo (VINCENT 1988, HERMAN i DAHMS 1992), odwrotnie proporcjonalnie do ich ilościowego znaczenia w zespołach dna Oceanu Południowego (VANHOVE i współaut. 1997). Zgrupowania meiozoobentosu są zdominowane przez nicienie (Nematoda), tworzące zwykle ponad 90% liczby wszystkich osobników. Dość licznymi i stałymi elementami zgrupowań są także widłonogi z rzędu Harpacticoida, szcztokoryjce (Kinorhyncha) i drobne wieloszczety. W skład meiofauny wchodzi także

niesporczaki (Tardigrada), małżoraczki (Ostracoda), morskie roztocze (Halacarida) oraz formy larwalne i młodociane różnych przedstawicieli makrozoobentosu (HERMAN i DAHMS 1992, DAHMS 1993).

Ostatnio zwrócono uwagę na zróżnicowanie zgrupowań meiofauny Morza Weddella związane z głębokością, przede wszystkim zaś z typem osadów (HERMAN i DAHMS 1992). Wysoką różnorodnością i zagęszczeniem meiofauny odznaczało się zgrupowanie szelfowe z osadów o dużej zawartości frakcji pylastej i o stosunkowo dużej porowatości. Uboższymi były natomiast dwa zgrupowania większych głębokości (od 500 do około 2000 m) związane z bardziej gruboziarnistymi osadami.

HERMAN i DAHMS (1992) stwierdzają, że meiobentos zasiedla aż 10-centymetrowej grubości warstwę osadów, jakkolwiek zagęszczenie zwierząt rozkłada się w pionowym profilu osadów

bardzo nierównomiernie. Średnio niemal 80% fauny jest skupione w górnej, dobrze natlenionej, dwucentymetrowej warstwie osadu. W niektórych miejscach aż 70% wszystkich zwierząt skupia się w warstwie jednocentymetrowej.

Średnie zagęszczenie meiofauny w Morzu Weddella na głębokości od około 340 m do około 2000 m wynosi 170 osobników na 1 cm², maksymalnie 380 os./cm² (co oznacza 38000000 osobników na m²) (DAHMS 1993). O znaczeniu tego słabo jeszcze zbadanego komponentu zoobentosu mogą świadczyć dane VANHOVE'A i współaut. (1997). Ich zdaniem w badanych osadach Morza Weddella od 13 do 42% całkowitej średniej zawartości węgla organicznego przypada na meiofaunę. Udział meiobentosu w rocznej produkcji zoobentosu wynosił 22%, a wielkość produkcji bywa niekiedy wyższa od produkcji meiobentosu mórz strefy tropikalnej czy umiarkowanej.

POCHODZENIE I EWOLUCJA MORSKIEJ FAUNY ANTARKTYCZNEJ

Wyjaśnienia biologicznych swoistości morskiego systemu Antarktyki, przedstawionych tu na przykładzie zgrupowań zoobentosu, szukać trzeba w geologicznej przeszłości tego obszaru Ziemi. Dyskusja o pochodzeniu i ewolucji antarktycznej fauny morskiej ma swoją długą historię. Zgadnienie obfituje w wiele niejasności i sprzecznych opinii, które trudno w chwili obecnej ująć w jedną, spójną teorię. Pierwszego podsumowania problemu, uzupełnionego obszerną dyskusją dokonał DELL (1972). Ostatnio uczynili to CLARKE i CRAME (1989), DAYTON (1990) oraz ARNTZ i GALLARDO (1994). Oceny pochodzenia i ewolucji fauny dokonać trzeba na tle zmieniających się warunków środowiska, wyjątkowych w skali całego globu. Do pierwszoplanowych należy stopniowe oziębianie klimatu, będące konsekwencją rozpadu pralądu Gondwany i wędrówki kontynentu Antarktydy ku biegunowi. Temperatura wód Oceanu Południowego od późnej kredy po czasy współczesne spadała stopniowo od około +15°C do około 0°C, nie licząc kilku epizodów nieco bardziej gwałtownego w skali geologicznej spadku temperatury (CLARKE i CRAME 1989). Drugim ważnym elementem, określającym w sposób zasadniczy ewolucję fauny morskiej Antarktyki w trzeciorzędzie, była postępująca izolacja kontynentu i otaczających go wód od północy, spowodowana powstaniem strefy Antarktycznej Konwergencji, izolacja trwająca nie mniej niż około 30 mln lat i nieporównywalna w swej skali z żadnym innym ekosystemem morskim na Ziemi (DAYTON 1990).

Fauna płytkich obszarów przybrzeżnych w kredzie była zupełnie inna niż współczesna. Dotyczy to zwłaszcza bogato wtedy reprezentowanych dziesięcionogów i ryb (CLARKE i CRAME 1989). Także kredowe fauny wąsonogów, mięczaków i szkarłupni różnią się najwyraźniej od swoich współczesnych następców (DELL 1972, DAYTON 1990).

Taksonomiczna analiza różnych grup antarktycznego zoobentosu wskazuje na różne sposoby ewolucji i źródła pochodzenia antarktycznej fauny morskiej. Wysoki odsetek gatunków endemicznych, zwłaszcza zaś wysoki stopień endemizmu na poziomie rodzajów w takich grupach jak ślimaki, równonogi, kikutnice, jeżowce, zachwy i obunogi, ale także ryby, wskazuje na ewolucję i bogatą radiację tych grup przy skutecznej i długotrwałej izolacji obszaru (ewolucja *in situ*) (DELL 1972, KNOX i LOWRY 1977, PICKEN 1985, DAYTON i współaut. 1994, ARNTZ i współaut. 1994). Omawiane taksony stanowią stary element autochtoniczny fauny Antarktyki. Przeszły one intensywną radiację w izolacji i względnie stabilnym środowisku (DAYTON i współaut. 1994), co współcześnie przejawia się wysokim bogactwem i różnorodnością biologiczną fauny morskiej Antarktyki.

WATLING i THURSTON (1989) przedyskutowali szczegółowo stopień endemizmu i radiację w Antarktyce oraz możliwe drogi dyspersji w inne rejony Wszechocanu wybitnie chłodnolubnej rodziny Iphimediidae (Amphipoda, Gammari-dea). Prymitywne rodzaje Iphimediidae występują w różnych miejscach globu, zatem rodzina

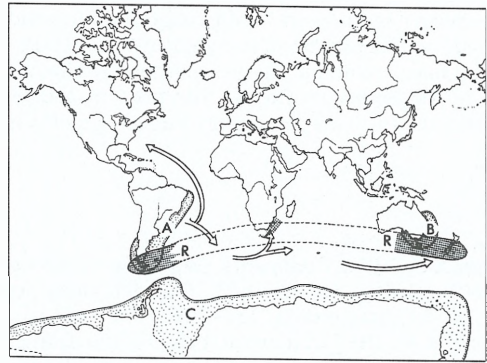
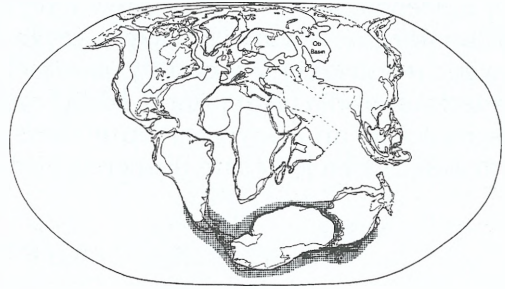
ta prawdopodobnie była już szeroko rozprzestrzeniona, zapewne w głębinach, przed izolacją Antarktyki. Jednakże intensywna radiacja tej grupy rozpoczęła się po pełnym oderwaniu się Antarktydy od ładu Gondwany. Wskazuje na to fakt, że obecnie niemal połowa znanych gatunków Iphimediidae to endemity Oceanu Południowego, a poziom endemizmu szczybla rodzajowego jest zaskakująco wysoki, wynosi bowiem aż 60%. Antarktyka byłaby zatem zarówno „przechowalnią”, jak i inkubatorem dla tej oligo-stenotermicznej rodziny skorupiaków obunogich.

Bardzo interesujące są rozważania zoogeograficzne BRANDT (1991) na temat antarktycznych skorupiaków równonogich (Isopoda). Podsumowanie tej autorki wykazuje, że 87% gatunków tej grupy w Antarktyce to endemity Południowego Oceanu (Tabela 1), 34 gatunki były wspólne dla Antarktyki i Ameryki Południowej (9,8%), 11 gatunków wspólnych dla Antarktyki i Australii (3,1%) i tylko 10 gatunków wspólnych dla Antarktyki i Afryki Południowej (2,8%). Dane te dobrze ilustrują silną radiację równonogów, szczególnie rodzin Serolidae i Arcturidae, w antarktycznej części pralądu Gondwany po jej izolacji przed około 30 mln lat, wskazując jednocześnie na oczywisty, łatwiejszy kontakt regionu magellańskiego z Antarktyką.

Według WÄGELEGO (1994) radiacja równonogów z rodziny Serolidae rozpoczęła się jeszcze w górnej kredzie (80–90 mln lat temu), przed pełnym rozpadem ładu Gondwany, a następnie odbywała się w 3 głównych centrach: południowo-amerykańskim, australijsko-nowozelandzkim i antarktycznym. Radiacja Serolidae w Antarktyce odbywała się w izolacji, podczas gdy równonogi z tej rodziny rozprzestrzeniają się z centrum południowo-amerykańskiego w głębokich wodach na północ w Atlantyku i na wschód w Oceanie Indyjskim (Ryc. 27).

Obecność grup o stosunkowo słabo zaznaczonym endemizmie, zwłaszcza rodzajowym, tłumaczy się imigracją fauny południowych obszarów Ameryki Południowej (region magellański) poprzez łańcuch wysp Łuku Scotia. Na szczególne znaczenie tej drogi dyspersji zwracał uwagę DELL (1972). DAYTON (1990) podkreśla, że nawet grupy typowo antarktyczne, to jest te, których ewolucja przebiegała na miejscu, mają zawsze domieszkę elementów pochodzących z omawianego źródła.

Próby wyjaśnienia eurybatycznego sposobu rozmieszczenia wielu antarktycznych bezkręgowców bentosowych doprowadziły do powstania hipotezy o częściowym przynajmniej pochodzeniu płytkowodnej, szelfowej fauny z wód głębokich. Zakłada się przy tym, że fauna szelfu



Ryc. 27. Radiacja równonogów z rodziny Serolidae w Oceanie Południowym, (według WÄGELEGO 1994, nieco zmienione).

U góry — przypuszczalne rozmieszczenie Serolidae przed ostatecznym rozpadem Gondwany (90–80 mln lat temu), u dołu — A, B, C — centra radiacji Serolidae, strzałki wskazują drogi dyspersji w głębinach oceanu; R — reliktowy region gondwański.

została w znacznym stopniu zniszczona lodowcami szelfowymi w plejstocenie (DELL 1972) lub wskutek wcześniejszych tego typu epizodów (SIEG 1988) po czym płytkie wody zostały skolonizowane przez faunę głębokowodną (DELL 1972). Sprzyjać temu miały niska temperatura wód przybrzeżnych i okresy ciemności, zatem warunki podobne do tych jakie panują na głębinach (ARNTZ i współaut. 1994). Także BRANDT (1991) omówiła szczegółowo zjawisko emergencji polarnej, czyli „wynurzania się” zasadniczo abysalnych organizmów do wód szelfowych mórz polarnych ze względu na pewne podobieństwa środowiskowe. Kilka rodzin równonogów z podrzędu Asellota (Munnopsidae, Nannoniscidae, Desmosomatidae i Ischnomesidae) wykazują taką emergencję.

Interesujące wydają się też sugestie SIEGA (1988) wysnute z analizy fauny antarktycznych Tanaidacea. Całkowita eliminacja tej fauny nastąpiła, zdaniem tego autora, podczas oziębiecia w eocenie. Jej miejsce zajęła następnie stenotermiczna, zimnolubna fauna Tanaidacea, rekrutująca się spośród imigrantów z wód głębokich. Dalsza radiacja zaowocowała powstaniem swoistej fauny antarktycznej zmodyfikowanej

wanej następnie inwazją imigrantów z regionu magellańskiego. Warto zauważyć, że proponowana teoria łączy w sobie trzy powszechnie dyskutowane źródła pochodzenia i drogi ewolucji współczesnej antarktycznej fauny morskiej: długotrwałą ewolucję *in situ*, dyspersję elemen-

tów magellańskich *via* Łuk Scotia oraz imigrację gatunków głębokowodnych na szelf (Ryc. 2). Wysoki stopień endemizmu fauny dennej Antarktyki świadczy jednak, że znakomita większość gatunków to stare elementy autochtoniczne o gondwańskim pochodzeniu (DAYTON 1990).

ANTARCTIC ZOOBENTHOS

Summary

Long lasting separation of the Antarctic continent from the Gondwana land mass, stable oligothermic conditions and glacial sedimentation of the terrigenous materials in the shelf area have created a very peculiar environment on the bottom of the Southern Ocean. The present article is an ample review of the contemporary knowledge of Antarctic

bottom fauna. Its main features: species richness, diversity of biocenoses, high level of endemism and gigantism in many animal groups as well as high abundances and biomass of bottom fauna communities are discussed. Considerable contribution of Polish zoologists to the knowledge of Antarctic zoobenthos is presented.

LITERATURA

- ANDERSON J. B., 1990. *Sediments*. [W:] *Antarctic sector of the Pacific*. GLASBY G. P. (red.), Elsevier Oceanography Series, 51, Amsterdam, 187–206.
- ANDRIASEV A. P., 1987. *A general review of the Antarctic fish fauna*. [W:] *Proc. Fifth Congr. Europ. Ichtyol. Stockholm 1985*, KULLANDER O., FERNHOLM B. (red.), Swed. Mus. Nat. Hist. Stockholm, 357–372.
- ARNAUD P. M., 1970. *Frequency and ecological significance of necrophagy among the benthic species of Antarctic coastal waters*. [W:] *Antarctic Ecology*. HOLDGATE M. W. (red.) Academic Press, London, New York, 259–266.
- ARNAUD P. M., 1974. *Contribution a la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques*. Téthys 6, 3, 465–656.
- ARNAUD P. M., 1977. *Adaptations within the Antarctic marine benthic ecosystem*. [W:] *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. LLANO G. A. (red.), Proc. Third SCAR. Symposium on Antarctic Biology, Smithsonian Institution, Washington D. C., 135–157.
- ARNAUD P. M., JAŻDŻEWSKI K., PRESLER P., SICIŃSKI J., 1986. *Preliminary survey of benthic invertebrates collected by Polish Antarctic Expeditions in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica)*. Pol. Polar Res. 7, 7–24.
- ARNAUD P. M., LOPEZ C. M., OLASO I., RAMIL F., RAMOS-ESPLA A. A., RAMOS A., 1998. *Semi-quantitative studies of macrobenthic fauna in the region of the South Shetland Islands and the Antarctic Peninsula*. Polar Biol. 19, 160–166.
- ARNTZ W. E., GALLARDO V. A., 1994. *Antarctic Benthos: Present Position and Future Prospects*. [W:] *Antarctic Science, Global Concerns*. HEMPEL G. (red.), Springer Verlag, 243–277.
- ARNTZ W. E., BREY T., GALLARDO V. A., 1994. *Antarctic zoobenthos*. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 32, 241–304.
- BARKER P. F., BURRELL J., 1977. *The opening of Drake Passage*. Marine Geology, 25, 15–34.
- BELLISIO N. B., LOPEZ R. B., TOMO A. P., 1972. *Distribución vertical de la fauna bentónica en tres localidades Antártidas: Bahía Esperanza, Isla Petermann y Archipelago Melchior*. Contrib. Inst. Antárt. Argent. 142, 1–87.
- BELYAYEV G. M., USAKOV P. V., 1957. *Nekotorye zakonomernosti količestvennogo raspredelenija donnoj fauny v vodach Antarktiki*. Dokl. Akad. Nauk SSSR 112, 137–140.
- BERKMAN P. A., 1992. *The Antarctic Marine Ecosystem and Humankind*. Rev. Aqu. Sci. 6, 295–333.
- BŁAŻEWICZ M., JAŻDŻEWSKI K., 1996 (1995). *Cumacea (Crustacea, Malacostraca) of Admiralty Bay, King George Island: a preliminary note*. Pol. Polar Res. 16, 71–86.
- BŁAŻEWICZ M., JAŻDŻEWSKI K., 1997 (1996). *A contribution to the knowledge of Tanaidacea (Crustacea, Malacostraca) of Admiralty Bay, King George Island, Antarctic*. Pol. Polar Res. 17, 213–220.
- BRANDT A., 1991. *Zur Besiedlungsgeschichte des antarktischen Schelfes am Beispiel der Isopoda (Crustacea: Malacostraca)*. Ber. Polarforsch. 98, 1–240.
- BREGAZZI P. K., 1972. *Life cycles and seasonal movements of Cheirimonon femoratus (Pfeffer) and Tryphosella kergueleni (Miers) (Crustacea: Amphipoda)*. Br. Antarct. Surv. Bull. 30, 1–34.
- BREY T., CLARKE A., 1993. *Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations?* Antarctic Science 5, 253–266.
- BREY T., KLAGES M., DAHM C., GORNY M., GUTT J., HAIN S., STILLER M., ARNTZ W. E., 1994. *Antarctic benthic diversity*. Nature 368, p. 297.
- BREY T., DAHM C., GORNY M., KLAGES M., STILLER M. i ARNTZ W. E., 1996. *Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy?* Antarctic Science, 8, 3–6.
- CASTILLA J. C., ROZBACZYLO N., 1985. *Rocky intertidal assemblages and predation on the gastropod Nacella (Patinigera) concinna at Robert Island, South Shetland, Antarctica (I)*. Ser. Cient. INACH 32, 65–73.
- CHAPPELLE G., PECK L., 1998. *Low temperature gigantism: size limits set by oxygen supply*. N. Z. Nat. Sci. suppl. 23, s. 28.
- CHARDY P., DESBRUYERES D., LAUREC A., 1976. *Analyse multivariable des taxocénoses annéliennes du Golfe du Morbihan*. CNFRA 39, 97–105.
- CLARKE A., 1985. *Energy Flow in the Southern Ocean Food Web*. [W:] *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. [W:] SIEGFRED R., CONDY P. R., LAWS R. M. (red.), Springer-Verlag, 573–580.
- CLARKE A., 1988. *Seasonality in the Antarctic marine environment*. Comp. Bioch. Physiol. 90B, 461–473.
- CLARKE A., CRAME J. A., 1989. *The origin of the Southern Ocean marine fauna*. [W:] *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. CRAME J. A. (red.), Geological Society Special Publication 47, 253–268.
- DAHMS H. U., 1993. *Meiofaunauntersuchungen in der Hochantarktis*. Nat. Mus. 123, 1–13.
- DAYTON P. K., 1990. *Polar Benthos*. [W:] *Polar Oceanogr., Part B*. SMITH W. O., Jr. (red.), Chemistry, Biology and Geology, Academic Press, 631–685.

- DAYTON P. K., GORDON A., ROBILIARD A., PAINE R. T., 1970. *Benthic faunal zonation as a result of anchor ice at McMurdo Sound, Antarctica*. [W:] *Antarctic Ecology*, vol. 1. HOLDGATE M. W. (red.), Academic Press, 244–258.
- DAYTON P. K., MORDIDA B. J., BACON F., 1994. *Polar Marine Communities*. Amer. Zool. 34, 90–99.
- DAYTON P. K., OLIVER J. S., 1977. *Antarctic soft-bottom benthos in oligotrophic and eutrophic environments*. Science 197, 55–58.
- DAYTON P. K., ROBILIARD G. A., 1971. *The benthic community near Mc Murdo Station*. Antarctic J. U. S., 6, 54.
- DAYTON P. K., ROBILIARD G. A., PAINE R. T. DAYTON L. B., 1974. *Biological accomodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica*. Ecol. Monogr. 44, 105–128.
- DE BROYER C., 1977. *Analysis of gigantism and dwarfness of Antarctic and Sub-Antarctic Gammaridean Amphipoda*. [W:] *Adaptations Within Antarctic Ecosystems*. LLANO G. A. (red.), Proc. Third SCAR. Symp. Antarct. Biol., Smithsonian Institution, Washington D. C., 327–334.
- DE BROYER C., JAŻDŹEWSKI K. 1993. *Contribution to the marine biodiversity inventory. A checklist of the Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean*. Doc. Trav. Inst. roy. Sci. nat. Belgique 73, 1–154.
- DELL R. K., 1972. *Antarctic Benthos*. Adv. Mar. Biol. 10, 1–216.
- DUCHENE J. C., 1984. *Données descriptives sur le macrobenthos annelidién dans le Golfe du Morbihan, Kerguelen*. CNFRA 55, 75–94.
- EIGHTS J., 1833. *Description of a new crustaceous animal found on the shores of the South Shetland Islands, with remarks on their natural history*. Trans. Albany Inst. II, 1, 53–69.
- ELLIOT D. H., 1985. *Physical Geography – Geological Evolution*. [W:] *Key Environments, Antarctica*, BONNER W. N., WALTON D. W. H. (red.), Pergamon Press, Oxford, 39–61.
- FILCEK K., 1992. *Zoobentos, Patellidae*. [W:] *Zatoka Admiralicji, Ekosystem strefy przybrzeżnej morskiej Antarktyki*. RAKUSA-SUSZCZEWSKI S. (red.), Oficyna Wydawnicza IE PAN, Dziekanów Leśny, 155–158.
- FOSTER T. D., 1984. *The marine environment*. [W:] LAWS R. M. (red.), *Antarctic Ecology Vol. 2*, Academic Press, 345–371.
- GALERON J., HERMAN R. L., ARNAUD P. M., ARNTZ W. E., HAIN S., KLAGES M., 1992. *Macrofaunal communities on the continental shelf and slope of the southeastern Weddell Sea, Antarctica*. Polar Biol. 12, 283–290.
- GALLARDO V. A., 1987a. *Benthic macroinfauna of Antarctic sub-littoral soft bottoms*. [W:] *Proceedings of the Regional Symposium on Recent Advances in Antarctic Aquatic Biology with Special Reference to the Antarctic Peninsula Region*. EL-SAYED S. Z. (red.), SCAR and Scott Polar Research Institute, Cambridge, 73–86.
- GALLARDO V. A. 1987b. *The sublittoral macrofaunal benthos of the Antarctic shelf*. Envir. Internat. 13, 71–81.
- GALLARDO V. A., CASTILLO J. C., 1969. *Quantitative benthic survey of the infauna of Chile Bay (Greenwich I., South Shetland Is.)*. Gayana, Zool. 16, 1–18.
- GALLARDO V. A., CASTILLO J. G., RETAMAL M. A., YÁNEZ A., MOYANO H. L., HERMOSILLA J. G., 1977. *Quantitative studies on the soft-bottom macrobenthic animal communities of shallow Antarctic bays*. [W:] *Adaptations within Antarctic escosystems*. LLANO G. A. (red.), Proc. Third SCAR Symp. Ant. Biol., The Smithsonian Institution, Washington D. C., 361–387.
- GAMBI M. C., LORENTI M., RUSSO G. F., SCIPIONE M. B., 1994. *Benthic associations of the shallow hard bottoms off Terra Nova Bay, Ross Sea: zonation, biomass and population structure*. Antarctic Science 6, 449–462.
- GAUDICHAUD C., 1826. *Botanique*. [W:] *Voyage autour de la monde sur l'Uranie et la Physicienne, pendant 1817 – 1820*. FREYCINET L. (red.), Paris.
- GERDES D., KLAGES M., ARNTZ W. E., HERMAN R. L., GALERON J., HAIN S., 1992. *Quantitative investigations on macrobenthos communities of the southeastern Weddell Sea shelf based on multibox corer samples*. Polar Biol. 12, 291–301.
- GRAY J. S., 1974. *Animal – sediment relationships*. [W:] *Oceanography and Marine Biology*. BARNES H. (red.), Ann. Rev. 12, 223–261.
- GREBMEIER J. M., BARRY J. P., 1992. *The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: a benthic perspective*. J. Mar. Syst. 2, 498–518.
- GRUZOV E. N., 1977. *Seasonal alterations in coastal communities in the Davis Sea*. [W:] *Proceedings of the Regional Symposium on Recent Advances in Antarctic Aquatic Biology with Special Reference to the Antarctic Peninsula Region*, SCAR and Scott Polar Research Institute. EL-SAYED S. Z. (red.), Cambridge, 263–278.
- GRUZOV E. N., PROPP M. V., PUŠKIN A. F. 1967. *Biologičeskije soobščestva pribrežnych rajonov moria Dejvsa (po rezultatam vodolaznych nabludenyj)*. Inform. Bull. Sov. Antark. Eksp. 65, 124–141.
- GRUZOV E., PUŠKIN A. F., 1970. *Bottom communities of the upper sublittoral of Enderby Land and the South Shetland Islands*. [W:] *Antarctic Ecology*, vol. 1. HOLDGATE M. W. (red.), Academic Press, 235–238.
- HAIN S., 1990. *Die beschalten benthischen Mollusken (Gastropoda und Bivalvia) des Weddellmeeres, Antarktis*. Ber. Polarforsch. 70, 1–181.
- HARDY P., 1972. *Biomass estimates for some shallow-water infaunal communities at Signy Island, South Orkney Islands*. Br. Antarct. Surv. Bull., 31, 93–106.
- HARTMAN O., 1964. *Polychaeta Errantia of Antarctica*. Antarctic Research Series, vol. 3, 1–131.
- HARTMANN-SCHRÖDER G., ROSENFELDT P., 1988. *Die Polychaeten der „Polarstern“-Reise ANT III/2 in die Antarktis 1984. Teil 2: Cirratulidae bis Serpulidae*. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 86, 65–106.
- HARTMANN-SCHRÖDER G., ROSENFELDT P., 1989. *Die Polychaeten der „Polarstern“-Reise ANT III/2 in die Antarktis 1984. Teil 1: Euphrosinidae bis Chaetopteridae*. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 85, 25–72.
- HARTMANN-SCHRÖDER G., ROSENFELDT P., 1990. *Die Polychaeten der „Walter Herwig“-Reise 68/1 nach Elephant Island (Antarktis) 1985, Teil 1: Aphroditidae bis Cirratulidae*. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 87, 89–122.
- HARTMANN-SCHRÖDER G., ROSENFELDT P., 1991. *Die Polychaeten der „Walter Herwig“-Reise 68/1 nach Elephant Island (Antarktis) 1985, Teil 2: Acrociridae bis Sabelliidae*. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 87, 89–122.
- HARTMANN-SCHRÖDER G., ROSENFELDT P., 1992. *Die Polychaeten der „Polarstern“-Reise ANT V/1 in die Antarktis 1986, Teil 1: Euphrosinidae bis Iphitimidae*. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 89, 85–124.
- HERMAN R. L., DAHMS H. U., 1992. *Meiofauna communities along a depth transect off Halley Bay (Weddell Sea – Antarctica)*. Polar Biol. 12, 313–320.
- HEYWOOD R. B., WHITAKER T. M., 1984. *The Antarctic marine flora*. [W:] *Antarctic Ecology*, vol. 2. LAWS R. M. (red.), Academic Press, London, 373–419.
- HOOKE J. D., 1847. *The botany of the Antarctic voyage of H. M. Discovery ships Erebus and Terror in the years 1839–1843*. I. Flora Antarctica. Reeve Brothers, London.
- HOUGH J. L., 1956. *Sediment distribution in the Southern Ocean around Antarctica*. J. Sediment. Petrol. 26, 301–306.
- JANIA J., 1988. *Zrozumieć lodowce*. Wydawnictwo „Śląsk”, 1–240.

- JARRE-TEICHMANN A., BREY T., BATHMANN U. V., DAHM C., DIECKMANN G. S., GORNY M., KLAGES M., PAGES F., PLÖTZ J., SCHNACK-SCHIEL S. B., STILLER M., ARNTZ W. E., 1997. *Trophic flows in the benthic shelf community of the eastern Weddell Sea, Antarctica*. [W:] *Antarctic communities, species, structure and survival*. BATTAGLIA B., VALENCIA J., WALTON D. W. H. (red.), Cambridge University Press, 118–134.
- JAŻDŻEWSKI K., 1974. *Trzecia Antarktyczna Wyprawa Polskich Żeglarskich 1973/1974*. Kosmos A, 23, 563–568.
- JAŻDŻEWSKI K., 1983. *Fauna denna Antarktyki i udział Polaków w jej poznawaniu*. Kosmos 2, 231–250.
- JAŻDŻEWSKI K., JURASZ W., KITTEL W., PRESLER E., PRESLER P., SICIŃSKI J., 1986. *Abundance and biomass estimates of the benthic fauna in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands*. Polar Biol. 6, 5–16.
- JAŻDŻEWSKI K., SICIŃSKI J., 1993. *Zoobenthos. General remarks*. [W:] *The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay*. RAKUSA-SUSZCZEWSKI S. (red.), Polish Academy of Sciences, Warszawa, 83–95.
- JAŻDŻEWSKI K., TEODORCZYK W., SICIŃSKI J., KONTEK B., 1991. *Amphipod crustaceans as an important component of zoobenthos of the shallow Antarctic sublittoral*. Hydrobiologia 223, 105–117.
- JAŻDŻEWSKI K., WESLAWSKI J. M., DE BROYER C., 1995. *A comparison of the amphipod faunal diversity in two polar fjords: Admiralty Bay, King George Island (Antarctic) and Hornsund, Spitsbergen (Arctic)*. Pol. Arch. Hydrobiol. 42, 367–384.
- KENNET J. P., 1977. *Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circum-Antarctic Ocean and their impact on global palaeoceanography*. J. Geophys. Res. 82, 3843–3860.
- KIRKWOOD J. M., 1984. *A guide to the Decapoda of the Southern Ocean*. Australian National Antarctic Research Expeditions, Research Notes 11, 1–47.
- KLÖSER H., FERREYRA G., SCHLOSS I., MERCURI G., LATURNUS F., CURTOSI A., 1993. *Seasonal variation of algal growth conditions in sheltered Antarctic bays: the example of Potter Cove (King George Island, South Shetlands)*. J. Mar. Syst. 4, 289–301.
- KLÖSER H., MERCURI G., LATURNUS F., QUARTINI M. L., WIENCKE C., 1994. *On the competitive balance of macroalgae at Potter Cove (King George Island, South Shetlands)*. Polar Biol. 14, 11–16.
- KNOX G. A., 1970. *Antarctic Marine Ecosystems*. [W:] *Antarctic Ecology*, Vol. 1. HOLDGATE M. W. (red.), Academic Press, London, 69–96.
- KNOX G. A., 1994. *The Biology of the Southern Ocean*. Cambridge University Press, 444 pp.
- KNOX G. A., LOWRY J. K., 1977. *A comparison between the benthos of the Southern Ocean and the North Polar Ocean with special reference to the Amphipoda and the Polychaeta*. [W:] *Polar Oceans, Proceedings of the Polar Oceans Conference*. DUNBAR M. J. (red.), McGill University, Montreal, 423–462.
- LIGOWSKI R., 1993. *Morskie okrzemki (Bacillariophyceae) w ekosystemie Antarktyki i ich znaczenie jako wskaźnika źródła pokarmu kryla (Euphausia superba Dana)*. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź, 242 str.
- LOWRY J. K., 1975. *Soft bottom macrobenthic community of Arthur Harbor, Antarctica*. Ant. Res. Ser. 23, 1–19.
- MÜHLENHARDT-SIEGEL U., 1988. *Some results on quantitative investigations of macrozoobenthos in the Scotia Arc (Antarctica)*. Polar Biol. 8, 241–248.
- MÜHLENHARDT-SIEGEL U., 1989. *Quantitative investigations of Antarctic zoobenthos communities in winter (May/June) 1986 with special reference to the sediment structure*. Arch. Fischwiss. 39, 123–141.
- NAKAJIMA Y., WATANABE K., WATANABE Y., 1982. *Diving observations of the marine benthos at Syowa Station, Antarctica*. [W:] *V-th Symp. HOSHIAI T. I., WATANABE Y. (red.),* Antarct. National Institute of Polar Research, Tokyo 1982, 44–54.
- NONATO E. F., BRITO T. A., DE PAIVA P. C., PETTI M. A. V., (w druku). *Benthic megafauna of the near-shore zone of Admiralty Bay (South Shetlands, Antarctica): underwater observations*.
- NUMANAMI H., HANADA E., WATANABE Y., TANIGUCHI A., 1986. *A biomass estimation of epifaunal megabenthos by stereophotography around Syowa Station, Antarctica*. Mem. Natl. Inst. Polar Res., Spec. Issue, 44, 145–150.
- PARSONS T. R., TAKAHASHI M., HARGRAVE B., 1988. *Biological Oceanographic Processes*. Pergamon Press, Oxford, 322 str.
- PEARSE J. S., 1969. *Antarctic Seastar*. Austr. Nat. History, 16, 234–238.
- PEARSE J. S., MC CLINTOCK J. B., BOSH J., 1991. *Reproduction of Antarctic Benthic Marine Invertebrates: Tempos, Modes, and Timing*. Amer. Zool. 31, 65–80.
- PETERSEN C. G. J., 1913. *Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography*. Rep. Danish Biol. Stat., 21, 1–44.
- PICKEN G. B., 1985. *Marine Habitats — Benthos*. [W:] *Key Environments Antarctica*. W. N. BONNER, D. W. H. WALTON (red.), Pergamon Press, 154–172.
- PLATT H. M., 1979. *Ecology of King Edward Cove, South Georgia: macro-benthos and the benthic environment*. Br. Antarct. Surv. Bull., 49, 231–238.
- PRESLER P., 1986. *Necrophagous invertebrates of the Admiralty Bay of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica)*. Pol. Polar Res., 7, 25–61.
- PROPP M. V., 1970. *The study of bottom fauna at Haswell Island by SCUBA diving*. [W:] *Antarctic Ecology*, vol. 1. HOLDGATE M. W. (red.), Academic Press, 239–241.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1972. *The biology of Paramoera walkeri Stebbing (Amphipoda) and the Antarctic sub-fast ice community*. Pol. Arch. Hydrobiol. 19, 11–36.
- RAUSCHERT M., 1984. *Fortsetzung der biologischen Untersuchungen im Gebiet der sowjetischen Antarktisstation „Bellingshausen“*. Geod. Geoph. Veröff. I, 11, 63 str.
- RAUSCHERT M., 1991. *Ergebnisse der faunistischen Arbeiten im Benthos von King George Island (Südshetlandinseln, Antarktis)*. Ber. Polarforsch. 76, 75 str.
- RHOADS D. C., 1974. *Organism — sediment relations on the muddy sea floor*. Oceanography and Marine Biology. BARNES H. (red.), Ann. Rev. 12, 263–300.
- RICHARDSON J., GRAY J. E., 1844. *The zoology of the voyage of H. M. S. Erebus and Terror under the command of Capt. Sir James Clark Ross, 1839, 1840, 1841, 1842 and 1843*. Longmans, London.
- RICHARDSON M. D., 1976. *The classification and structure of marine macrobenthic assemblages at Arthur Harbor, Anvers Island, Antarctica*. PhD thesis, Oregon State University.
- RICHARDSON M. D., 1979. *The distribution of Antarctic marine macroalgae related to depth and substrate*. Br. Antarct. Surv. Bull. 49, 1–12.
- RICHARDSON M. D., HEDGPETH J. W., 1977. *Antarctic soft-bottom macrobenthic community adaptations to a cold, stable, highly productive, glacially affected environment*. [W:] *Adaptations within Antarctic ecosystems. Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology*. LLANO G. A. (red.), The Smithsonian Institution, Washington D. C., 181–196.
- SÁIZ-SALINAZ J. I., 1996. *Echiura from South Shetland Islands together with a review of its geographic distribution in the Antarctic Ocean*. Polar Biol. 16, 363–370.
- SÁIZ-SALINAS J. I., RAMOS A., GARCIA F. J., TRONCOSO J. S., SAN MARTIN G., SANZ C., PALACIN C., 1997. *Quantitative analysis of macrobenthic soft-bottom assemblages in South Shetland waters*. Polar Biol. 17, 393–400.

- SAIZ-SALINAS J. I., RAMOS A., MUNILLA T., RAUSCHERT M., 1998. *Changes in the biomass and dominant feeding mode of benthic assemblages with depth off Livingston Island (Antarctica)*. Polar Biol. 19, 424–428.
- SCHALK P. H., BREY T., BATHMANN U., ARNTZ W., GERDES D., DIECKMANN G., EKAU W., GRADINGER R., PLÖTZ J., NÖTHIGDE, SCHNACK-SCHIEL S. B., SIEGEL V., SMETACEK V. S., VAN FRANEKER J. A., 1993. *Towards a Conceptual Model of the Weddell Sea Ecosystem, Antarctica*. [W:] *Trophic models of the Weddell Sea ecosystem*. CHRISTENSEN V., PAULY D. (red.), ICLARM Conf. Proc. 26, 323–337.
- SHIINO S. M., 1970. *Paratanaidae collected in Chile Bay, Greenwich Island by the XXII Chilean Antarctic Expedition, with an Apseudes from Porvenir Point, Tierra del Fuego Island*. INACH. Ser. Cient. 1, 77–122.
- SICIŃSKI J., 1986. *Benthic assemblages of Polychaeta in chosen regions of the Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands)*. Pol. Polar Res. 7, 63–78.
- SICIŃSKI J., (w druku). *Wieloszczety (Annelida, Polychaeta) antarktycznego sublitoralu w strefie proglacjalnej*. Acta Universitatis Lodziensis.
- SICIŃSKI J., JANOWSKA E., 1993. *Polychaetes of the shallow sublittoral of Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands*. Antarctic Science 5, 161–167.
- SICIŃSKI J., RÓŻYCKI O., KITTEL W., 1996. *Zoobenthos and zooplankton of Herve Cove, King George Island, South Shetland Islands, Antarctic*. Pol. Polar Res. 17, 221–238.
- SIEG J., 1988. *Das phylogenetische System der Tanaidacea und die Frage nach Alter und Herkunft der Crustaceenfauna des antarktischen Festlandssockels*. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 26, 363–379.
- SIEG J., WAGELE J. W., 1990. *Fauna der Antarktis*. Verlag Paul Parey, Berlin, 1–197.
- SPINDLER M., DIECKMANN G. S., 1991. *Das Meereis als Lebensraum*. Spektrum Wiss. 2/1991, 48–57.
- THORSON G., 1957. *Bottom communities (sublittoral or shallow shelf)*. [W:] *Treatise of marine ecology and palaeoecology*. Geological Society of America. HEDGPETH J. W. (red.), Memoir 67, 1, 461–534.
- Unesco Register of Marine Organisms, a common base for biodiversity inventories*. VAN DER LAND J. (red.), Leiden, 1994.
- VANHOVE S., WITTOECK J., BEGHYN M., VAN GANSBEKE D., VAN KENHOVE A., COOMANS A., VINCX M., 1997. *Role of the meiobenthos in Antarctic ecosystems*. [W:] *Marine Biogeochemistry and Ecodynamics*. CASCHETTO S. (red.), Belgian Research Programme on the Antarctic Scientific Results of Phase III (1992–1996), Vol I. Federal Office for Scientific, Technical and Cultural Affairs (OSTC), Brussels, 59 str.
- VINCENT W. F., 1988. *Microbial ecosystems of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge, 304 str.
- VOSS J., 1988. *Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des weddellmeeres (Antarktis)*. Ber. Polarforsch. 45, 1–145.
- WAGELE J. W., 1994. *Notes on Antarctic and South American Serolidae (Crustacea, Isopoda) with Remarks on the Phylogenetic Biogeography and a Description of new Genera*. Zool. Jb. Syst. 121, 3–69.
- WAGELE J. W., BRITO T. A. S., 1990. *Die sublitorale Fauna der maritimen Antarktis. Erste Unterwasser-beobachtungen in der Admiralitätsbucht*. Natur und Museum 120, 269–282.
- WALTON D. W. H., BONNER W. N., 1985. *History and exploitation in Antarctic Biology*. [W:] *Key Environments, Antarctica*. BONNER W. N., WALTON D. W. H. (red.), Pergamon Press, Oxford, 1–20.
- WHITE M. G., 1984. *Marine benthos*. [W:] *Antarctic Ecology*, LAWS R. M. (red.), Academic Press, 421 – 461.
- WHITE M. G., ROBINS M. W., 1972. *Biomass estimates from Borge Bay, Signy Island, South Orkney Islands*. Br. Antarct. Bull. 31, 45–50.
- WHITE D. C., SMITH G. A., GUCKERT J. B., NICHOLS P. D., 1993. *Nearshore benthic marine sediments*. [W:] *Antarctic microbiology*. FRIEDMAN E. I. (red.), Wiley-Liss Inc., New York, 219–240.
- WATLING L., THURSTON M., 1989. *Antarctica as an evolutionary incubator: evidence from the cladistic biogeography of the amphipod family Iphimediidae*. [W:] *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. CRAME J. A. (red.), Geol. Soc. Sci. Publ. 47, 297–313.
- ZAMORANO J. H., 1983. *Zonación y biomasa de la macrofauna bentónica en Bahía South, Archipiélago de Palmer, Antártica*. INACH Ser. Cient. 30, 27–38.
- ZIELIŃSKI K., 1981. *Benthic macroalgae of Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands) and circulation of algal matter between the water and the shore*. Pol. Polar Res. 2, 71–94.
- ZIELIŃSKI K., 1990. *Bottom macroalgae of the Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica)*. Pol. Polar Res. 11, 95–131.