

KRZYSZTOF PABIS

*Zakład Biologii Polarnej i Oceanobiologii
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: cataclysta@wp.pl*

WPŁYW LODOWCÓW I LODU NA ZOOBENTOS OBSZARÓW POLARNYCH

WSTĘP

Morza i oceany stanowią 71% powierzchni Ziemi. Ich dno można więc traktować jako największy ekosystem naszej planety. Morski zoobentos jest na poziomie typów najbardziej różnorodnym zgrupowaniem na Ziemi. Bardzo wysokie jest również jego bogactwo gatunkowe. Szacowana liczba gatunków makrofauny samego tylko miękkiego dna waha się między 500 000 a 10 000 000 (SNELGROVE 1998).

W porównaniu do ekosystemów słodkowodnych i lądowych, morskie siedliska bentosowe mogą wydawać się bardzo stabilne i dużo mniej narażone na różnego rodzaju wpływy zewnętrzne, co jest związane głównie z ich stosunkowo dużą izolacją. Wpływają jednak na nie różnego rodzaju czynniki związane z działalnością człowieka, takie jak np. trałowanie dna przy połowach przemysłowych (THRUSH i DAYTON 2002), hodowle ryb oraz farmy omułków lub ostryg (SIMENSTAD i FRESH 1995), kotwiczenie statków i łodzi (HERBERT i współaut. 2009), odprowadzanie ścieków lub wycieki ropy (DANOVARO 2000, CALABRETTA i OVIATT 2008). Pomimo że zaburzenia antropogeniczne należą do czynników bardzo silnie wpływających na bentos, to jednak nie są one najważniejsze w kształtowaniu charakteru fauny dennej. W środowisku morskim, w tym zwłaszcza w płytkowodnych obszarach szelfu, spotykane są różnorodne zaburzenia o charakterze naturalnym, które w istotny sposób wpływają na rozmieszczenie, skład gatunkowy oraz bogactwo i różnorodność organizmów żyjących na dnie. Często działają one na większą skalę

i mają silniejszy wpływ niż te, spowodowane działalnością człowieka. Należą do nich między innymi: falowanie i sztormy (VAN LANGEVELDE i PRINS 2007), prądy przydenne (ALLER 1989), toksyczne zakwity planktonowe (KRÖGER i współaut. 2006), erupcje wulkaniczne (BARNES i współaut. 2008), a także sposoby żerowania niektórych waleni (OLIVER i SLATTERY 1985) oraz innych morskich ssaków, takich jak morsy (OLIVER i współaut. 1983), które podczas żerowania mogą niszczyć strukturę dna.

W rejonach polarnych naturalne zaburzenia przybierają specyficzną formę i są związane głównie z wpływem lodowców. Objawia się on bezpośrednio w postaci dopływu zawiesiny mineralnej i wysładzania, spowodowanego aktywnością subglacjalnych strumieni, a także związanych z tym wahań temperatury i zasolenia. Pośrednio, wpływ lodowców związany jest z szorowaniem dna przez góry lodowe oraz mniejsze kawałki lodu oderwane od lodowca. Dodatkowo, na bentos może też wpływać lód morski (BARNES 1999, GUTT 2001).

Człowiek może pośrednio wpływać na intensyfikację tych procesów. Związane jest to z postępującym ociepleniem klimatu. Jest ono szczególnie odczuwalne w rejonach polarnych, w tym zwłaszcza w Arktyce oraz w rejonie Półwyspu Antarktycznego, i może istotnie wpływać na intensywność procesów i zjawisk lodowych (WŁODARSKA-KOWALCZUK i WĘŚLAWSKI 2001, COOK i współaut. 2005, SMALE i BARNES 2008, KAUFMAN i współaut. 2009, TURNER i OVERLAND 2009, WALSH 2009,

WĘSŁAWSKI i współaut. 2011). Pomimo tego, że rejony polarne nadal należą do najmniej poddanych presji człowieka obszarów na Ziemi (CLARKE i HARRIS 2003), to jednocześnie są jednymi z najbardziej wrażliwych na wszelkie zmiany zachodzące w środowisku. Wiąże się to między innymi z silnym przystosowaniem zasiedlających je organizmów do życia w zimnych i stosunkowo stabilnych warunkach (PECK 2005, WALLER i współaut. 2006, ARONSON i współaut. 2007, PÖRTNER i współaut. 2007, BARNES i PECK 2008). Dlatego bardzo ważne jest poszerzenie zakresu badań mających na celu monitoring siedlisk bentosowych w rejonach polarnych. Długo-

okresowe opracowania, oparte o w miarę regularnie zbierane serie danych, są wciąż rzadkie (RENAUD i współaut 2007, BEUCHEL i GULLIKSEN 2008, KĘDRA i współaut. 2010). Wiedza na temat zaburzeń powodowanych przez lodowce i góry lodowe w kontekście zmian klimatycznych oraz na temat przebiegu i tempa procesów rekolonizacji jest nadal niewystarczająca. Zrozumienie tych mechanizmów może pomóc w przewidywaniu dalszych, długofalowych zmian, a w konsekwencji pozwoli na podjęcie prób wdrażania działań mających na celu ochronę ekosystemów polarnych.

TOPNIENIE LODOWCÓW A BENTOS – DŁUGOTRWALE, CIĄGŁE ODDZIAŁYWANIA

Ważnym czynnikiem zaburzającym strukturę polarnego bentosu jest dopływ słodkiej wody wypływającej spod lodowca, która niesie ze sobą duże ilości zawiesiny mineralnej. Jest to związane z obecnością lodowców stykających się bezpośrednio z wybrzeżem (Ryc. 1). W Antarktyce są one rozrzucone w wielu miejscach i zajmują zaledwie 13% całej linii brzegowej. W Arktyce znajdują się one zwłaszcza na Ziemi Franciszka Józefa, Ziemi Północnej, Nowej Ziemi a także w archipelagu Svalbard, na Grenlandii, oraz w Archipelagu Arktycznym (GUTT 2001). Ilość zawiesiny transportowanej do wody jest często bardzo duża. Przykładowo, w antarktycznym fiordzie, Zatoce Admiralicji, a więc stosunkowo niewielkim akwenie o powierzchni 122 km², w okresie letnim, każdego dnia do zatoki dostaje się nawet 2000 ton zawiesiny mineralnej (PEČHERZEWSKI 1980).

Zawiesina osadza się ze szczególną intensywnością na dnie, w przylodowcowych zatokach. W miejscach tych ten rodzaj zaburzeń ma postać długotrwałą i powoduje stałe zmiany w środowisku. Dopływ zawiesiny opadającej na dno powoduje zmniejszenie stabilności osadów, zmniejszenie przejrzystości wody, redukuje produkcję pierwotną fitoplanktonu i ilość dostępnej materii organicznej. Dopływ wody słodkiej prowadzi do wahań zasolenia i temperatury (SLATTERY i BOCKUS 1997, WŁODARSKA-KOWALCZUK i WĘSŁAWSKI 2001, VOGT i BRAUN 2004, WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 2005). Dodatkowo mogą pojawiać się też epizodyczne sytuacje, gdy niestabilne osady osuwają się po stromych stokach dna, podobnie jak to się

dziaje na lądzie (SLATTERY i BOCKUS 1997). Miejscowe zaburzenia zwłaszcza na niewielkich głębokościach mogą być wywoływane przez kamienie wytapiane z gór lodowych (ang. dropstones), choć z drugiej strony stają się one jednocześnie dobrym substratem dla osiadłych organizmów (BARNES 1999, SMALE i BARNES 2008, SCHULZ i współaut. 2010). Źródłem zawiesiny może być także lód morski, który w niektórych rejonach kumuluje drobiny mineralne nawiewane z lądu, nanoszone przez rzeki lub spływy powierzchniowe ze stromych stoków. W okresie topnienia lodu drobinę te zaczynają opadać na dno. Jeden metr sześcienny lodu może przynieść od 100 do 300 kg takiego materiału (OGORODOV 2003).

W obszarach zaburzonych zgrupowania fauny najczęściej są rozmieszczone w gradientcie odległości od lodowca. Wpływ niekorzystnych czynników zmniejsza się wraz z odległością od źródła zaburzeń, a także, wraz ze zwiększającą się głębokością, choć może być widoczny nawet na stosunkowo dużych głębokościach (Ryc. 2, 3) (SICIŃSKI 2004, WŁODARSKA-KOWALCZUK i PEARSON 2004, PABIS i SICIŃSKI 2010a, PABIS i współaut. 2011).

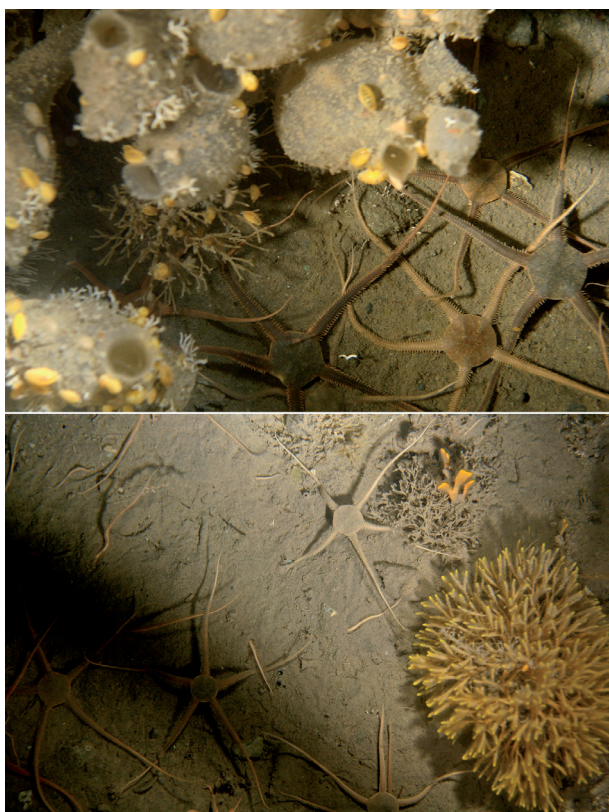
Efektom aktywności lodowców jest też spadek wartości biomasy zoobentosu, głównie na skutek braku możliwości kolonizacji dna przez duże, osiadłe bezkręgowce oraz w przypadku niektórych gatunków także zmniejszenie rozmiarów osobników żyjących w strefie jej największego wpływu (BREY i GERDES 1997, PABIS i współaut. 2011). Wpływ zawiesiny objawia się szczególnie silnie w płytkich zatokach przylodowcowych. Miejsca



Ryc. 1. Lodowce schodzące do morza w antarktycznym fiordzie (fot. K. Pabis)



Ryc. 2. Dno antarktycznego sublitoralu na głębokości 100m, w strefie pozostającej pod wpływem lodowców (archiwum Zakładu Biologii Polarnej i Oceanobiologii, UŁ)



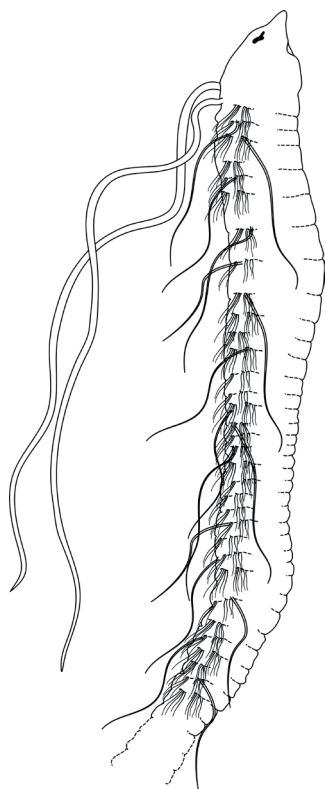
Ryc. 3. Dno antarktycznego sublitoralu na głębokości 100m, w strefie położonej daleko od lodowców – widoczne kolonie Bryozoa i Ascidacea (archiwum Zakładu Biologii Polarnej i Oceanobiologii, UŁ)



Ryc. 6. Góra lodowa (fot. A. Jażdżewska)



Ryc. 7. Growlery w strefie przybrzeżnej antarktycznego fiordu (fot. K. Bącela)



Ryc. 4. Wieloszczet z rodziny Cirratulidae typowy dla zaburzonych obszarów dna (rys. P. Józwiak)

takie często charakteryzują się dużą dynamiką zgrupowań fauny. Również bogactwo gatunkowe i różnorodność zoobentosu są tam dużo niższe. Często obserwuje się również znaczne uproszczenie struktury troficznej tych zgrupowań. Zostają one zdominowane głównie przez duże, mobilne, powierzchniowe lub ryjące w osadzie detrytusofagi, które w miejscach zaburzonych mogą osiągać bardzo wysokie wartości zagęszczenia. Głównym elementem fauny są tam wieloszczety z rodziny Cirratulidae (*Chaetozone* spp., *Tharyx* spp.) (Ryc. 4) oraz niektórzy przedstawiciele rodzin Spionidae i Cossuridae, a także małże z rodzin: Yoldidae, Thyasiridae i Nuculanidae (RICHARDSON i HEDGPETH 1977; SICIŃSKI i współaut. 1996; WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 1998, 1999, 2005; SICIŃSKI 2004; WŁODARSKA-KOWALCZUK i WĘŚLAWSKI 2008). Organizmy te mogą żyć w niestabilnych osadach oraz w miejscach z silnym dopływem zawiesiny. Są one w dużym stopniu odporne na te niekorzystne wpływy. Ponadto; aktywność tych mobilnych detrytusożerców dodatkowo wpływa na zmniejszenie stabilności osadów (WŁODARSKA-KOWALCZUK i PEARSON 2004). W przypadku epibentosu, do bezkrę-

gowców najczęściej spotykanych w tych obszarach dna należą mobilne drapieżniki unikające do pewnego stopnia wpływu zawiesiny, takie jak np. niektórzy przedstawiciele wieloszczetów z rodzin Polynoidae lub Nephthyidae (WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 1998, PABIS i SICIŃSKI 2010a).

Podobnym siedliskiem, zajmowanym przez zbliżone zgrupowania fauny, są estuaria niewielkich glacialnych rzek, transportujących wodę z lodowców znajdujących się kilkanaście kilometrów w głąb lądu. Ponadto, w takich miejscach obserwuje się spływy osadów, w wyniku których ich powierzchniowa warstwa wraz zasiedlającą ją fauną może być całkowicie usuwana (WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 2007).

W przypadku gatunków osiadłych zawiesina może też wpływać na ich osadzanie się na dnie, rozwój larw, a także może zatykać ich aparaty filtracyjne (np. u niektórych wieloszczetów) (RHOADS 1974, MOORE 1977). Zawiesina mineralna może mieć większy wpływ na niektóre bentosowe organizmy niż bezpośredni wpływ szorowania dna przez lód. Potwierdzono to np. dla koralowca *Alcyonium paessleri* w rejonie Wyspy Rossa (SLATTERY i BOCKUS 1997). Zwracano też uwagę, że procesy sedymentacyjne mogą być szczególnie dotkliwe dla osobników juvenilnych i że kształtowanie się zgrupowań bentosowych w tych zaburzonych obszarach odbywa się w dużym stopniu właśnie na tym etapie ich rozwoju. Może to być związane np. z koniecznością wydatkowania większej ilości energii dla organizmów o rozmiarach poniżej jednego milimetra, żyjących w warunkach sedymentacji przekraczającej kilka milimetrów dziennie. Również wrażliwość osobników młodocianych na zmiany zasolenia i temperatury jest większa (FETZER i współaut. 2002).

Prognozy związane z możliwymi zmianami w nateżeniu tych procesów w związku z ociepleniem klimatu są różne dla obu obszarów polarnych. To co je łączy, to perspektywa ich intensyfikacji w stosunkowo krótkim czasie (SYVITSKI i ANDREWS 1994, WŁODARSKA-KOWALCZUK i WĘŚLAWSKI 2001, SMALE i BARNES 2008, WĘŚLAWSKI i współaut. 2011). Zwracano jednak uwagę, że w Arktyce jest to typowy mechanizm, podczas gdy jak dotąd w Antarktyce dopływ zawiesiny był mniej ważnym czynnikiem zaburzającym dno. Dlatego zwiększenie intensywności tego procesu może powodować większe zmiany w Oceanie Południowym, w zgrupowaniach ben-

tosu, które nie ewoluowały pod silną presją tego czynnika i są zdominowane przez duże, osiadłe organizmy, do niego nieprzystosowane (SMALE i BARNES 2008). Ponadto Arktyka, jako ocean otoczony przez kontynenty, odbiera stały dopływ słodkiej wody z licznych, dużych rzek. Zaobserwowano jednak, że w ostatnich latach 70. XX w. roczny dopływ słodkiej wody do Oceanu Arktycznego, ze strony sześciu największych rzek w Eurazji, zwiększył się aż o 7%. Zmiany te mogą mieć

dalsze konsekwencje w postaci zaburzeń cyrkulacji wód oceanicznych oraz klimatu (PETERSON i współaut. 2002).

Bezpośredni wpływ lodowców ma charakter długotrwały i ciągły, ale jednocześnie ograniczony obszarowo. Z drugiej strony, zaburzenia spowodowane wpływem lodu, w tym zwłaszcza gór lodowych, są epizodyczne, ale występują na stosunkowo dużych obszarach szelfu, również w miejscach znacznie oddalonych od lodowców.

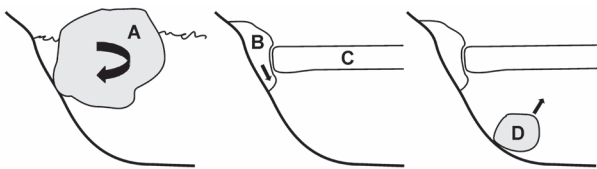
BEZPOŚREDNIE ODDZIAŁYWANIE LODU

W przeciwieństwie do długotrwałego wpływu jaki powoduje dopływ zawiesiny mineralnej, polarne siedliska bentosowe mogą być zaburzone w sposób krótkotrwały, ale przybierający niekiedy wymiary katastroficzne. Są to najczęściej epizodyczne, pojawiające się nieregularnie zaburzenia związane z szorowaniem dna przez góry lodowe. Lokalnie, takie zaburzenia mogą należeć do najważniejszych czynników kształtujących faunę denną. Natomiast na niektórych obszarach ich wpływ jest prawie niezauważalny (GUTT 2001)

Na bentos mogą wpływać różne rodzaje lodu, a bezpośredni efekt ich działania może się różnić (Ryc. 5). Pierwszym typem lodu, który może powodować zaburzenia w charakterze fauny dennej jest lód morski (ang. sea ice), w tym zwłaszcza jego fragmenty przymarzniete do wybrzeża (ang. fast ice). Występuje on przede wszystkim w okresie zimowym, ale na bardzo wysokich szerokościach geograficznych może utrzymywać się przez cały rok. Zmniejsza on działanie niekorzystnych czynników, takich jak falowanie czy wpływ gór lodowych lub dopływ

zawiesiny, jednak z drugiej strony, gdy utrzymuje się przez dłuższy czas może wywierać niekorzystny wpływ między innymi poprzez redukcję liczebności fitoplanktonu. Największe szkody mechaniczne mogą powstawać w okresie jego powstawania oraz rozpadu. Wpływ tego lodu jest widoczny przede wszystkim w Arktyce, gdzie może zaburzać dno nawet na ponad 140000 km wybrzeża, podczas gdy w Antarktyce jego wpływ na bentos ograniczony jest przede wszystkim do części wybrzeża pozbawionej pokrywy lodowej, a więc zaledwie 5-8% linii brzegowej. Największy wpływ ma on na płyciznach, do głębokości kilkunastu metrów, a więc w miejscach, gdzie znajduje się jego krawędź i tylko sporadycznie może wywierać wpływ na obszary dna poniżej 40 m głębokości (BARNES 1999, GUTT 2001).

Drugim typem są wąskie pasy lodu ciągnące się wzdłuż wybrzeża, a które nie zostają zmywane przez falowanie w strefie pływów i pozostają na miejscu po wycofaniu się lodu morskiego (ang. ice foot). Tworzy się on w głównie zimą, zwłaszcza gdy amplituda pływów jest większa niż maksymalna grubość lodu morskiego. W płytkich wodach może on czasem chronić dno przed wpływem falowania, a więc w pewnym sensie powodować efekt przeciwny. Jednak gdy zaczyna się on rozpadać różnej wielkości kawałki lodu mogą uderzać o dno i wpływać na bentos (GUTT 2001, SMALE i współaut. 2007a). Jest to szczególnie widoczne w strefie pływów i głównie na twardym dnie. Dlatego siedliska poddane regularnej presji tego czynnika są kolonizowane tylko wiosną i latem, a typowe dla nich gatunki, to albo szybko rosnące, oportunistyczne formy osiadłe lub gatunki o dużej mobilności. Niekiedy lód ten może też pozostawiać na okres letni uniemożliwiając kolonizację obszarów dna



Ryc. 5. Wybrane typy lodu mogącego wpływać na bentos.

A – growler, B – pas lodu przymarzniete do brzegu (*ice foot*), C – lód morski przylegający do brzegu (*fast ice*), D – lód kotwicowy (*anchored ice*) (rys. K. Pabis)

poddanych jego wpływowi (BARNES 1999). Interesujące jest również, że np. w rejonie subarktycznej Nowej Szkocji obecność tego typu lodu zmniejszała wahania temperatury w strefie pływów, utrzymując ją jednocześnie na poziomie wyższym niż w miejscach, gdzie lód nie występował. Wpływało to korzystnie na populacje żyjących w tej strefie organizmów (SCROSATI i ECKERSLEY 2007). Szkodliwe dla bentosu mogą być także spiętrzenia lodu, które tworzą bryły wmarzniete w dryfujące fragmenty lodu morskiego (ang. hummocks). Bryły te mogą szorować dno, podobnie jak góry lodowe. Gdy się zakotwiczają mogą też tworzyć bariery lodowe chroniące przed falowaniem, płytsze i znajdujące się bliżej brzegu fragmenty dna. Podobne lodowe formacje obserwowano np. w Morzu Czukockim (OGORODOV 2003).

Kolejnym typem lodu zaburzającym siedliska dna morskiego jest tzw. lód kotwiczny (ang. anchor ice). Jest to zanurzony lód, zakotwiczony w dnie poniżej strefy pływów. W Antarktyce często tworzy się w rejonie Morza Rossa, natomiast w Arktyce jest spotykany w wielu różnych miejscach (GUTT 2001). Powstaje, gdy zimne wody z dużych głębokości przesuwają się na szelf i tworzy się wokół różnych zanurzonych obiektów. Narasta wokół nich, a następnie, gdy osiągnie odpowiedni rozmiar, siła wyporu wyrwa z dna obiekt wraz z lodem. Występuje w okresie zimowym. Może on działać dla niektórych gatunków korzystnie, ułatwiając dyspersję larw podniesionych nad dno organizmów (BARNES 1999). Zaburzenia dna, mające podobny efekt jak te spowodowane przez uderzenie lodu, mogą też powstawać w inny sposób. W czasie wiosennego topienia się śniegu woda z rzek arktycznych wpływa z dużą prędkością w szczeliny w lodzie i wymywa w dnie krater (ang. strudel scours). Te obserwowane w Morzu Beauforta procesy powodują powstania zagłębień nawet do 6 m i średnicy 25 m. Na 1 km² lodu może powstawać do 2–3 podobnych zagłębień i mogą się one znajdować nawet do 30 km od brzegu. Podobne zagłębienia mogą też powstawać wokół zakotwiczonych w dnie brył lodowych i związane są ze zwiększoną prędkością prądów wokół brył. Mają one średnicę powyżej 50 m i głębokość do 3 m (REIMINTZ i współaut. 1974, REIMNITZ i KEMPEN 1983, OGORODOV 2003).

Jednak do najważniejszych rodzajów lodu zaburzających bentos należą jego kawałki i bryły, które odrywają się od lodowców.

Góry lodowe są dużymi fragmentami lodu (Ryc. 6). Definiuje się je jako bryły wystające na co najmniej 5 m powyżej poziomu wody (średnie wymiary >300 m²). Mniejsze odłamki, wystające ponad powierzchnię wody na nie więcej niż 5 m i mające powierzchnię około 100–300 m², to tak zwane bergy bits. Najmniejsze fragmenty wystające ponad powierzchnię wody na mniej niż 1 m, o powierzchni nieprzekraczającej 20 m² to growlery (ang. growlers) (Ryc. 7). Te niewielkie kawałki zaburzają dno na płycznach (BARNES 1999, GUTT 2001). Największa, zarejestrowana góra lodowa oderwała się od lodowca szelfowego Rossa w Antarktyce w 2000 r. Miała ona powierzchnię ponad 10 000 km², długość prawie 300 km i szerokość niemal 40 km. Jej wpływ objawił się między innymi mniejszym dostępem światła związanym z wysoką koncentracją lodu morskiego, a co za tym idzie, skróceniem okresu rozwoju fitoplanktonu i ponad 40% redukcją produkcji pierwotnej. Wpłynęła ona także na organizmy znajdujące się na wyższych poziomach w sieci troficznej, w tym również na pingwiny cesarskie i pingwiny Adeli (ARRIGO i współaut. 2002). Zmiany w charakterze zgrupowań fitoplanktonu obserwowano także w przypadku normalnych rozmiarów gór lodowych (SCHWARZ i SCHODLOK 2009).

Góry lodowe w rejonie Antarktyki są większe i występują w większej liczbie. Jest to związane z tym, że antarktyczna pokrywa lodowa jest znacznie większa od arktycznej. W Arktyce głównym ich źródłem są lodowce Grenlandii, gdzie powstaje nawet do 40 000 gór lodowych rocznie (GUTT 2001). Przeciętna góra lodowa, od momentu oderwania do momentu dezintegracji, może trwać kilka lat, a każdego dnia może przesuwać się nawet do około 2 km (GUTT 2001, GUTT i STARMANS 2001). Góry lodowe spotykane są pomiędzy 75 a 26 stopniem szerokości geograficznej na półkuli południowej i pomiędzy 80 a 44 stopniem szerokości geograficznej na półkuli północnej (SMALE i BARNES 2008).

Tylko 1/10 część góry lodowej znajduje się ponad powierzchnią wody. Wpływ gór lodowych na bentos może sięgać 600 m głębokości, ale oczywiście największy jest w wodach płytszych. Należy też pamiętać, że duże głębokości mogą być zaburzane głównie w Antarktyce, gdzie liczba i wielkość gór lodowych jest dużo większa (GUTT 2001). Najgłębsze, stwierdzone w Arktyce, jeszcze plejstocenyjskie ślady po górach lodowych sięgały 850 m (DOWDESWELL i BAMBER 2007). Większa

intensywność i częstotliwość zaburzeń w wodach płytkich wiąże się również z tym, że liczba mniejszych gór lodowych jest znacznie większa, a także z faktem, że generalnie są to obszary bardziej narażone na wpływ lodu, w tym także lodu morskiego (SMALE i współaut. 2007a).

Oprócz głębokości, do czynników determinujących intensywność wpływu lodu należy również pora roku, co wiąże się z obecnością lodu morskiego w okresie zimowym. Największa częstość zaburzeń miała miejsce w okresie antarktycznego lata i jesieni (listopad-kwiecień) i zdecydowanie spadała w okresie zimy i wiosny (maj-październik), a niekiedy wpływ lodu w tym czasie zupełnie ustawał. Lód morski może więc znacznie zmniejszać zaburzenia poprzez unieruchamianie gór lodowych. Wpływ ma też lokalizacja stanowiska, ponieważ na liczbę i częstość pojawiania się gór lodowych mają wpływ wiatry oraz prądy morskie (SMALE i współaut. 2007a, 2008). Ocieplanie klimatu i związane z nim zmniejszenie zasięgu lodu morskiego i czasu jego występowania, jakie obserwuje się np. w rejonie Półwyspu Antarktycznego, może dodatkowo wpłynąć na zwiększenie intensywności zaburzeń (SMALE i BARNES 2008).

Zaburzenia związane z szorowaniem dna przez lód mogą być obecne na około 15% powierzchni całego szelfu Ziemi (GUTT 2001). Częstość zaburzania dna przez góry lodowe była szacowana na raz na 230 lat w Antarktyce i raz na 53 lata w Arktyce (GUTT i współaut. 1996). Oceniono, że każdy metr kwadratowy powierzchni dna w Antarktyce poniżej 400 m jest zaburzany przez góry lodowe raz na 340 lata (GUTT 2001). Jednorazowo, góra lodowa może szorować dno na długości większej niż 1km i zaburzać strukturę osadów do głębokości ponad 10m (CONLAN i współaut. 1998). Może też na kilka dni zatrzymywać się w jednym miejscu, co w mniejszej skali powoduje jeszcze silniejszy

efekt (PECK i współaut. 1999). W głębszych wodach Antarktyki zdarzają się wyżłobienia szerokie na 350m i do 15km długości (SMALE i BARNES 2008), choć również w Arktyce mogą być one duże i sięgać 100km długości i prawie 8km szerokości (BARNES 1999). Czas trwania takiej interakcji pomiędzy dnem a górą lodową może być bardzo zróżnicowany i wynosi od zaledwie kilku minut do nawet kilku miesięcy (WOODWORTH-LYNAS i współaut. 1991). Niekorzystny efekt zaburzenia struktury dna przez lód może się też przedłużyć. W wyżłobieniach mogą powstawać bowiem miejsca wypełnione wodą o silnym zasoleniu i z warunkami beztlenowymi (KVITEK i współaut. 1998). Podobny efekt jak w przypadku gór lodowych, mogą też wywierać oderwane fragmenty tarczy lodowych powstających ze zmarzniętego, wieloletniego paku lodowego (ang. ice islands). Powstają one w Arktyce. Obserwowane był w Archipelagu Arktycznym (Wyspa Ellesmere'a) i w rejonie Grenlandii. Mają one dużą powierzchnię, ale stosunkowo małą grubość (do 60m) (BRESLAU i współaut. 1970, MUELLER i współaut. 2003).

Ciekawe, że niektóre polarne siedliska mogą być do pewnego stopnia chronione przed niekorzystnym wpływem lodu. Taką naturalną ochronę mogą zapewniać plechy i aparaty czepne dużych brunatnic i innych glonów. Ich rola w obu obszarach polarnych nadal pozostaje słabo zbadana, a badania fauny z nimi związanej są nadal nieliczne. Stanowią one złożony habitat zapewniający kryjówki dla bogatych zgrupowań bezkręgowców (WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 2009, PABIS i SICIŃSKI 2010b). Jednocześnie, aparaty czepne niektórych glonów, takich jak np. endemiczny dla Antarktyki *Himantothallus grandifolius*, mogą do pewnego stopnia chronić zasiedlającą je faunę, nawet przed bezpośrednim wpływem lodu (KLÖSER i współaut. 1994).

PROCESY REKOLONIZACYJNE

Kombinacja stosunkowo długotrwałych procesów kolonizacyjnych, przy jednocześnie częstych zaburzeniach może oznaczać, że większość płytkowodnych zgrupowań polarnego zoobentosu jest w stanie ciągłych, dynamicznych zmian i procesów rekolonizacji (BARNES 1999). Jednocześnie sugerowano, że antarktyczny, płytkowodny bentos nigdy nie osiąga stanu w pełni dojrzałego. Z

kolei, biorąc pod uwagę intensywność i częstotliwość wpływu gór lodowych i stosunkowo wolny wzrost antarktycznych dużych gąbek Hexactinellida, czas trwania pełnej odbudowy zgrupowań szacowany jest na 250-500 lat (GUTT i STARMANS 2001). Autorzy ci zwracają uwagę, że żadne inne znane zaburzenia naturalne nie mają tak silnego wpływu jak góry lodowe, a ich destrukcyj-

ność przewyższa nawet pożary lasów i huragany.

Przykładowo, w rejonie antarktycznej Signy Island badania makro- i mejofauny miękkiego dna pokazały odpowiednio ponad 99% i ponad 90% zmniejszenie zagęszczenia w rejonie uderzenia góry lodowej na niewielkiej głębokości 9 m (PECK i współaut. 1999). W rejonie Adelaide Island w zgrupowaniach zoobentosu zaburzonych przez góry lodowe zaobserwowano 95% spadek zagęszczenia i prawie 80% zmniejszenie bogactwa gatunkowego, w stosunku do sąsiadujących, niezaburzonych obszarów dna (SMALE i współaut. 2007b). Co ciekawe, nie stwierdzono tam spadku biomasy zoobentosu, głównie ze względu na szybką rekolonizację tych obszarów przez dużego jeżowca *Sterechinus neumayeri* (SMALE i współaut. 2007b). Podobną redukcję w zagęszczeniu, sięgającą 95%, zaobserwowano w przypadku zgrupowań mejofauny na szelfie Signy Island (LEE i współaut. 2001a).

Powszechnie przyjmuje się, że odbudowa polarnych zgrupowań bentosowych po epizodach zaburzeń przez góry lodowe jest dużo wolniejsza niż w obszarach tropikalnych lub strefy umiarkowanej po epizodach zaburzeń o porównywalnej sile działania (GERDES i współaut. 2008). W pełni dojrzałe zgrupowania antarktycznego bentosu mają prawdopodobnie średnio nawet 300 lat, a ich biomasa może sięgać nawet 100 kg/m² (GUTT i STARMANS 2001, GERDES i współaut. 2003). Ostrożniejsze szacunki mówią o ponad 100 latach potrzebnych na odbudowę dojrzałych zgrupowań bentosowych. Nadal jednak nie wiemy, jak długi jest okres rekolonizacji i jak dokładnie przebiegają stadia sukcesji. Ważne w tym kontekście jest również badanie tempa wzrostu takich organizmów jak gąbki, osłonice czy mszywioly, a więc dużych filtratorów tworzących strukturę dojrzałych zgrupowań bentosowych (GERDES i współaut. 2003).

Zwracano uwagę, że tempo kolonizacji oraz jej przebieg przejawia dużą zmienność i z tego powodu jest trudne do przewidzenia (GUTT i PIEPENBURG 2003). Jak dotychczas istnieją jednak nieliczne przykłady eksperymentów terenowych, mających na celu badanie procesów sukcesji w siedliskach bentosowych rejonów polarnych i skupiają się one na zasiedlaniu twardego dna w płytkich obszarach (STANWELL-SMITH i BARNES 1997, BARNES i KUKLIŃSKI 2005, BOWDEN 2005, BOWDEN i współaut. 2006). Ciekawe wyni-

ki przyniósł eksperyment przeprowadzony w rejonie Adelaide Island z wykorzystaniem paneli akrylowych, które opuszczono na dno na głębokości 8 i 20m, na okres trzech lat. Obrazuje on procesy kolonizacyjne osiadłej epifauny na twardym podłożu. Stwierdzono tam trzykrotnie niższe tempo kolonizacji niż w strefie umiarkowanej. Ponadto, wzrost organizmów był powolny, ale z wyraźnymi tendencjami sezonowymi, związanymi z dostępem pokarmu w czasie antarktycznego lata. Bardzo niskie tempo wzrostu (nawet 5 do 10 razy mniejsze niż w morzach strefy umiarkowanej) sugeruje przy tym, że jest ono związane przede wszystkim z ograniczeniami fizjologicznymi w warunkach niskiej temperatury, a niekoniecznie z dostępnością pokarmu. Sugerowano, że przebieg sukcesji w takich antarktycznych siedliskach może być z tych powodów bardziej schematyczny, a co za tym idzie łatwiejszy do przewidzenia, niż w rejonach umiarkowanych lub tropikalnych (BOWDEN i współaut. 2006). Zaobserwowano też, że silna i skuteczna kolonizacja ma miejsce nie tylko latem, gdy dostępność pokarmu jest największa, ale także w okresie zimowym. W obu sezonach stwierdzono też charakterystyczne tylko dla nich zestawy gatunków (BOWDEN 2005). Przeprowadzone ostatnio badania niektórych antarktycznych Bryozoa pokazują, że ich tempo wzrostu może się zwiększać w kierunku coraz wyższych szerokości geograficznych, co może mieć związek z mniejszą konkurencją (BARNES i ARNOLD 2001). Mogą też pobierać pokarm w okresie zimowym i korzystać nawet z bardzo niewielkich jego ilości (BARNES i CLARKE 1995).

Interesujący eksperyment, mający na celu zbadanie przebiegu kolonizacji mejofauny na miękkim dnie, przeprowadzono w arktycznym fiordzie Kongsfjorden. Wykorzystano tu kontenery z osadem umieszczone na głębokości 20m. Eksperyment ten pokazał, że odbudowa zgrupowań mejofauny, do stanu przypominającego ten z otaczających osadów, trwała stosunkowo długo, bo nawet 3 lata (VEIT-KÖHLER i współaut. 2008).

Dokładniejsze informacje przyniosą być może wyniki uzyskane w ramach pierwszego, wykonanego w Morzu Weddella eksperymentu, mającego na celu zbadanie wpływu gór lodowych na bentos miękkiego dna oraz zbadanie procesów rekolonizacyjnych z tym związanych. Jako czynnik zaburzający wykorzystano tu specjalnie zmodyfikowany włókenny, a badane stacje były zlokalizowane

na dużych, sięgających 300m głębokościach (GERDES i współaut. 2008).

Często w zaburzanych obszarach dna morskiego mogą występować zgrupowania zoobentosu utrzymujące się ciągle na wcześniejszych etapach sukcesji i zdominowane przez gatunki pionierskie (SMALE i BARNES 2008). Tak jest prawdopodobnie w większości płytkich obszarów szelfu w regionach polarnych (BARNES i KUKLIŃSKI 2005). Zwracano uwagę, że w Antarktyce na niewielkich, sięgających kilku metrów głębokościach fauna osiadła jest właściwie nieobecna. Ma to związek z nieustannym wpływem zaburzeń lodowych, który skutkuje powstaniem dynamicznie zmieniających się zgrupowań mobilnych bezkręgowców (SMALE 2008a). Zwraca się też uwagę, że często są to organizmy z wyższych poziomów troficznych. Zwykle padlinożercy i drapieżniki, raczej niewielkich rozmiarów (małe organizmy mają prawdopodobnie większe szanse na przetrwanie po uderzeniu lodu). Ponadto często mają one wysoki potencjał dyspersyjny również na etapie rozwoju larwalnego (larwa pelagiczna) (SMALE 2008b). Zaburzenia prowadzą też do zmniejszenia biomasy zoobentosu w płytkich obszarach antarktycznego szelfu (BREY i GERDES 1997). Skala zjawiska jakim są zaburzenia lodowe sprawia, że działają one jako ważny czynnik selekcyjny i mogły funkcjonować jako czynnik sprzyjający specjacji. Dla antarktycznych ryb z rodzaju *Trematomus* potwierdzono separację nisz ekologicznych związaną z zaburzonymi i niezaburzonymi obszarami dna (BRENNER i współaut. 2001). Zaburzenia tego typu mogą mieć bardzo istotny wpływ na inne elementy biologii takie jak np. tempo metabolizmu, co stwierdzono dla antarktycznych małży *Laternula elliptica* (PHILIPP i współaut. 2011), lub wpływać na cykl życiowy, jak w przypadku trawy morskiej *Zoster marina* w prowincji Nowa Szkocja w Kanadzie (ROBERTSON i MANN 1984).

Omawiając zaburzenia spowodowane bezpośrednim wpływem lodu wymienia się trzy drogi rekolonizacji: przemieszczanie się po dnie organizmów wagilnych (zwłaszcza skorupiaków z rzędów Amphipoda i Isopoda), pionowe przenoszenie fauny związane z wpływem sztormów (np. małże) oraz rekolonizację poprzez osadzanie się form larwalnych (PECK i współaut. 1999, GUTT 2001). W przypadku dużych, kolonijnych sestonofagów ważne może też być odłączanie się fragmentów kolonii z obszarów sąsiadujących z zaburzonym fragmentem dna, a także od frag-

mentów kolonii, które pozostały w rejonie zaburzenia (BROWN i współaut. 2004, TEIXIDO i współaut. 2007).

W początkowej fazie rekolonizacji najważniejsze mogą być duże drapieżniki i organizmy odżywiające się padliną, na co zwrócono uwagę w Antarktyce (RICHARDSON i HEDGPETH 1977, BARNES i CONLAN 2006). Padlinożerne Amphipoda (głównie Lysianassidae) i Gastropoda (Buccinidae) były też jednymi z pierwszych kolonizatorów w zaburzonych przez góry lodowe obszarach Archipelagu Arktycznego i szybko zaczynały żerować na szczątkach zniszczonych przez lód organizmów (głównie małży) (CONLAN i współaut. 1998). Ci sami autorzy zaobserwowali także duży udział w zaburzonych fragmentach dna detrytusożernych wieloszczetów takich jak *Capitella* sp., *Pygospio elegans* i *Prionospio steenstrupi*, a więc podobnych do tych, stwierdzonych w przylodowcowych zatokach (WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 1998, 2005). Wielu przedstawicieli Capitellidae i Spionidae, to wieloszczety odporne na różnego rodzaju zaburzenia (CONLAN i współaut. 1998). Również w Antarktyce, w rejonie Morza Weddella, do pionierskich gatunków należeli przedstawiciele rodziny Spionidae (GERDES i współaut. 2003). Na miękkim dnie w McMurdo Sound były to wieloszczety takie jak: *Capitella* sp., *Leitoscoloplos kerguelensis*, *Ophryotrocha claperedii* i *Tharyx* sp. (LENIHAN i OLIVER 1995).

W zaburzonych przez góry lodowe obszarach zaobserwowano znaczny spadek różnorodności i bogactwa gatunkowego oraz silną dominację kilku zaledwie gatunków. W obszarach tych brakowało dużych sestonofagów, natomiast dominantami były mobilne wieloszczety, szkarłupnie i skorupiaki (GERDES i współaut. 2003).

GUTT i współaut. (1996), jako pierwszych kolonizatorów należących do makro- i megafauny wymieniali ryby, szkarłupnie i małże. Pierwszymi organizmami osiadłymi były stułbiopławy, wieloszczety z rodziny Sabellidae oraz niektóre Ascidiacea i Bryozoa. Do ryb występujących w obszarach świeżo zaburzonych w Antarktyce należą przedstawiciele Nototheniidae: *Tematomus nicolai* i *T. pennellii* (BARNES i CONLAN 2006).

Na twardym dnie do gatunków pionierskich w Antarktyce należy mszywiol *Fenestrulina rugula* oraz wieloszczety z rodziny Serpulidae (SMALE i BARNES 2008). Również w Arktyce były to mszywioly i Serpulidae (BARNES i KUKLIŃSKI 2005).

Jednymi z pierwszych kolonizatorów, spośród osiadłych organizmów w Morzu Weddella, były: żachwa *Molgula pendunculata* i wieloszczet z rodziny Sabellidae – *Perkinsiana littoralis* (TEIXIDO i współaut. 2007). Ten ostatni, to eurytopowy gatunek, pospolity w całej Antarktyce, często spotykany również w miejscach zaburzonych (PABIS i SICIŃSKI 2010a) i mający duże zdolności dyspersyjne (GAMBI i współaut. 2000).

W rejonie Signy Island pierwszymi organizmami kolonizującymi dno (po redukcji o ponad 90%), w zaledwie 10 dni po uderzeniu góry lodowej, były Amphipoda i Ispoda (głównie *Serolis polita*). Inni przedstawiciele makrofauny zaczęli kolonizować dno dopiero po około 100 dniach. Między 20 a 30 dniem zaczęła powracać mejofauna, w tym głównie Nematoda. Między 150 a 200 dniem powracały małże, choć ze względu na długi okres wzrostu dominującego w tym rejonie małża *Yoldia eightsi* czas pełnej odbudowy zgrupowań oszacowano na 65 lat (PECK i współaut. 1999). Wśród mejofauny pierwszymi kolonizatorami w zaburzonych przez góry lodowe obszarach antarktycznego szelfu były Copepoda i Ostracoda, a także Nematoda, z dominującym *Microtaenium* sp. (LEE i współaut. 2001a). Zwracano też uwagę, że szybciej (kilka tygodni) odbudowują się zgrupowania mejofauny obszarów płytkich. Tłumaczono to lepszym przystosowaniem tworzących je gatunków do wpływu tego i innych niekorzystnych czynników. Na większych głębokościach proces ten jest znacznie dłuższy i może trwać kilka lat (LEE i współaut. 2001b).

Arktyczne zgrupowania makrofauny, monitorowane w miejscach zaburzonych uderzeniem gór lodowych w dwóch wybranych obszarach określono w pierwszym z nich, po 8 latach, jako odbudowane w 84%, a w drugim, po 9 latach, na odbudowane w 64% (CONLAN i KVITEK 2005). W tym kontekście ważne jest jednak, aby zdefiniować w pełni zregenerowane zgrupowanie bentosu, co wbrew pozorom nie zawsze jest oczywiste. Poza tym niewiele jest rzeczywistych, długoletnich obserwacji, a większość podawanych okresów regeneracji opiera się jedynie na szacunkach. Przykładowo, sugerowano, że zgrupowania bentosowe określane jako odbudowane to takie, które są zdolne do samodzielnego utrzymania się i są w co najmniej 80% zregenerowane pod względem różnorodności i biomasy (BARNES i CONLAN 2006). W zależności od definicji, można jednak mówić o czasie pełnej odbudowy trwającym od

kilku tygodni lub miesięcy do kilku, kilkadziesiąt lub nawet kilkuset lat. Inaczej te procesy będą przebiegały na miękkim dnie, a inaczej na twardym podłożu. Mogą się one również różnić, gdy będziemy rozpatrywać zgrupowania stosunkowo szybko rosnącej mejofauny, w stosunku do makro- lub megafauny. Ważna w tym kontekście może być też głębokość (PECK i współaut. 1999, GUTT i STARMANS 2001, LEE i współaut. 2001b, CONLAN i KVITEK 2005, BARNES i CONLAN 2006, VEIT-KÖHLER i współaut. 2008). Można też traktować te różne sytuacje jako kolejne etapy sukcesji, których okres trwania jest różny. Na pierwszym etapie przebiega on bardzo szybko, z udziałem mobilnych grup takich jak skorupiaki, ryby i szkarłupnie a bez taksonów osiadłych. W drugim etapie pojawiają się osiadłe gatunki pionierskie, a na ostatnim, dochodzi do rozwoju zgrupowań dużych gąbek i jest to najdłużej trwające stadium sukcesji (JOHST i współaut. 2006). Tempo odbudowy może być też różne dla Arktyki i dla Antarktyki. W Antarktyce jest ono prawdopodobnie wolniejsze ze względu na to, że znaczącym elementem zgrupowań są duże filtry o powolnym wzroście, w tym zwłaszcza gąbki, a stan klimaksowy to taki, gdzie w pełni ukształtowały się zgrupowania tych zwierząt. Innym powodem może być też większy zakres głębokości na jakim występują zaburzenia w Antarktyce (CONLAN i KVITEK 2005).

Pełna rekonstrukcja zespołów fauny dennej zależy więc również od tego, jakie jest tempo wzrostu najwolniej rosnącego organizmu w danym zgrupowaniu (CONLAN i KVITEK 2005, BARNES i CONLAN 2006). Warto też zwrócić uwagę, że niektóre gatunki pionierskie mogą być bardzo liczne w świeżo zaburzonych obszarach, a prawie zupełnie nieobecne w dojrzałych zgrupowaniach, jak w przypadku wieloszczeta *Ophryotrocha spatula*. W tym sensie miejsca zaburzone mogą być refugiami dla specyficznej fauny silnie przystosowanej do takich warunków środowiskowych (CONLAN i KVITEK 2005). Również to, który z gatunków pionierskich zdominuje zgrupowanie na wczesnym etapie sukcesji może zależeć od przypadku, gdyż kolonizatorzy mogą mieć w pewnym sensie równe szanse. Kolejność ich pojawienia się może być przypadkowa i prowadzić do rozwoju mozaiki bardzo różnych zgrupowań fauny (GUTT i PIEPENBURG 2003). Na charakter sukcesji może wpływać wiele czynników takich jak: możliwości dyspersyjne różnych gatunków (zarówno postaci dorosłych jak i

form larwalnych), tempo wzrostu, konkurencja, presja drapieżników oraz czas osiągnięcia dojrzałości i sposób rozwoju (TEIXIDO i współaut. 2007). Należy też pamiętać, że niektóre gatunki mogą zajmować różne nisze, w zależności od tego czy mamy do czynienia z osobnikami młodocianymi czy dorosłymi (GUTT 2006).

Wydaje się też, że to, jakie gatunki kolonizują dany obszar, może w dużym stopniu zależeć od charakteru i składu fauny w przyległych do rejonu zaburzeń obszarach dna (LENIHAN i OLIVER 1995). W niektórych miejscach obserwowano w rejonie zaburzeń masowe pojawy kilku zaledwie gatunków. Może to wynikać ze zmniejszonej konkurencji o przestrzeń i pokarm (GUTT i współaut. 1996). Jednak obraz zgrupowań na świeżo zaburzonych obszarach dna może być inny i niekoniecznie nakierowany na dominację konkretnej grupy troficznej (np. padlinożercy) lub taksonomicznej, ale być zubożoną pod względem bogactwa gatunkowego i zagęszczenia wersją sąsiadujących z nimi niezaburzonych obszarów miękkiego dna (SMALE i współaut. 2007b).

Biologia i cykle życiowe większości gatunków pionierskich są nadal słabo lub bardzo słabo poznane. Utrudnia to dodatkowo odpowiedź na pytanie o charakter rekolonizacji, zwłaszcza w przypadku tych gatunków, które powracają na zaburzone obszary dna na etapie larwalnym. Wydawać by się mogło, że gatunek pionierski ma możliwość dyspersji w fazie larwalnej na duże odległości. Jednak na podstawie badań antarktycznego bentosu stwierdzono, że faza dyspersji larw niektórych gatunków pionierskich, jak *Molgula pendunculata*, trwa krótko, od 1,5 do 4 godzin. Dla zwierząt żyjących w warunkach częstych zaburzeń i charakteryzujących się jednocześnie stosunkowo długim okresem życia jest to jednak okres wystarczający, aby przebyć dystans odpowiedni do znalezienia dogodnego miejsca (POTTHOFF i współaut. 2006). Poznanie szczegółów biologii i cykli życiowych innych przedstawicieli polarnej makrofauny może w znacznym stopniu pomóc w odpowiedzi na pytania związane z przebiegiem i tempem sukcesji.

Zwiększenie częstotliwości, intensywności i zasięgu zaburzeń spowodowane ociepleniem klimatu, przy wolnych i długotrwałych procesach rekolonizacyjnych może powodować znaczne obniżenie różnorodności, a także poważne zmiany w strukturze oraz funkcjonowaniu całego ekosystemu. Może to również powodować długotrwałe utrzymywanie się zgrupowań bentosu na wczesnych etapach sukcesji, już nie tylko w płytkich obszarach szelfu (TEIXIDO i współaut. 2007, SMALE i współaut. 2007a). Nadal otwarte pozostaje pytanie, na ile odporne są te zgrupowania i w jaki stopniu są w stanie kształtować się w warunkach rosnącej presji zaburzeń. Dlatego dalsze badania sukcesji mogą być przydatne do oceny ryzyka i możliwej ochrony tych zbiorowisk.

Z kolei przystosowanie polarnych zgrupowań bentosu do bardziej regularnych epizodów zaburzeń może sprawiać, że są one też bardziej odporne na zaburzenia spowodowane bezpośrednią działalnością człowieka. W sąsiedztwie amerykańskiej stacji McMurdo (największej stacji badawczej w Antarktyce działającej od lat 70. XX w.) badano wpływ na bentos zanieczyszczeń spowodowanych aktywnością człowieka. Dokonano przy okazji porównania ich wpływu, z wpływem zaburzeń lodowych. W rejonie silnie zanieczyszczonym dominowały mające szeroki zakres tolerancji ekologiczne wieloszczety: *Capitella* sp., *Ophryotrocha claparedei* i *Glyptis* sp. W obszarze pośrednim dominował *Tharyx* sp. oraz *Leitoscoloplos kerguelensis*, a więc przedstawiciele rodzin, a nawet rodzajów typowych dla zaburzonych ekosystemów na całym świecie. W rejonie niezanieczyszczonym wyraźnie wzrastało bogactwo gatunkowe i różnorodność. Taki sam gradient zmian fauny, jak w przypadku odległości od źródła zanieczyszczeń, zaobserwowano w rejonach poddanych wpływowi zaburzeń lodowych na różnych etapach odbudowy (LENIHAN i OLIVER 1995). Pokazuje to, jak silne są wpływy naturalnych zaburzeń lodowych, choć z drugiej strony zaobserwowano też, że czas odnawiania się zgrupowań na miękkim dnie jest znacznie dłuższy w przypadku wpływu zanieczyszczeń, gdyż ich efekt utrzymuje się przez znacznie dłuższy czas.

DŁUGOTRWAŁA STABILNOŚĆ, POŚREDNIA SIŁA ZABURZEŃ I DYNAMICZNA RÓWNOWAGA

Przy rozważaniach nad zaburzeniami spowodowanymi wpływem lodu oraz dopływem

zawiesiny mineralnej wykorzystywano trzy, bardziej ogólne teorie ekologiczne. Zapropro-

nowane wiele lat temu znalazły zastosowanie w licznych badaniach zaburzeń w środowisku, zarówno w ekosystemach lądowych, słodkowodnych, jak i morskich (JORGENSEN i PADISAK 1996, MCCABE i GOTELLI 2000, AUSTEN i WIDDICOMBE 2006, HASSALL i współaut. 2006, HADDAD i współaut. 2008). Z drugiej strony, były też często krytykowane i wciąż są obiektem bardzo ożywionej dyskusji (SHIN i THOMPSON 1982, THISTLE 1983, HUGHES i współaut. 2007, HUGHES 2010). Niemniej jednak warto jest przyjrzeć się ekosystemom polarnym widzianym w świetle tych hipotez. Są nimi: teoria długotrwałej stabilności (ang. stability-time hypothesis) (SANDERS 1968, 1969), hipoteza pośrednich zaburzeń (ang. intermediate disturbance hypothesis, IDH) (CONNELL 1978) oraz model równowagi dynamicznej (ang. dynamic equilibrium model) (HUSTON 1979, 1994).

Teoria długotrwałej stabilności przewiduje większą różnorodność w obszarach, w których nie ma wpływu zaburzeń lub jest on tylko minimalny. Hipoteza ta zakłada, że gatunki mogą zajmować wąskie, niezachodzące na siebie nisze ekologiczne w warunkach długotrwałej stabilności (SANDERS 1968, 1969). Była ona wykorzystywana zwłaszcza w przypadku zgrupowań głębokowodnych. Dość szybko zaczęła być krytykowana, co doprowadziło do powstania bardziej złożonych hipotez, uwzględniających konkurencję, tempo wzrostu populacji oraz stopień natężenia i częstotliwość zaburzeń. W konsekwencji powstały: teoria pośrednich zaburzeń oraz model równowagi dynamicznej.

Hipoteza pośrednich zaburzeń przewiduje większą różnorodność w obszarach o pośrednim poziomie natężenia zaburzeń. Takie zaburzenia miałyby zapobiegać eliminacji konkurencyjnej gatunków w dojrzałych zgrupowaniach. Z tego powodu hipoteza ta sprawdza się bardziej w przypadku zgrupowań, w których występuje silna konkurencja, mogąca prowadzić do wykluczenia niektórych gatunków. Przy częstych lub intensywnych zaburzeniach tylko kilka gatunków pozostanie i utrzyma się w zaburzonych rejonach (np. te, które są zdolne szybko osiągnąć dojrzałość płciową). Natomiast, gdy zaburzenia występują rzadko, wzrasta konkurencja o możliwie jak najbardziej wydajne wykorzystanie ograniczonych zasobów oraz nasilają się międzygatunkowe relacje, prowadzące do konkurencyjnego wykluczenia. W konsekwencji powoduje to utrzymanie się tylko najsilniejszych konkurentów, a

więc zmniejszenie różnorodności. IDH zakłada zmniejszanie się różnorodności wraz ze wzrastającą liczbą relacji konkurencyjnych w późnej fazie sukcesji (CONNELL 1978, MCCABE i GOTELLI 2000).

Zbliżony do IDH jest model równowagi dynamicznej, aczkolwiek wachlarz możliwych scenariuszy jest tu szerszy. W zasadzie IDH staje się częścią tego modelu. W zależności od siły wypierania konkurencyjnego i tempa przyrostu populacji, różnorodność może wzrastać przy niskim, pośrednim lub wysokim poziomie zaburzeń. Model ten zakłada, że wykluczenie pojawia się bardziej gwałtownie, gdy populacje mają wysokie tempo wzrostu. Przy niskim tempie wzrostu maksymalna różnorodność jest przewidywana przy minimalnej częstotliwości lub intensywności zaburzeń. Przy pośrednim tempie wzrostu, maksimum jest obserwowane przy pośredniej sile zaburzeń, a więc tak jak przy IDH. Natomiast przy wysokim tempie wzrostu populacji najwyższa różnorodność pojawia się przy maksymalnej sile lub intensywności zaburzeń. Model ten zakłada, że zaburzenia redukują wielkość populacji i że wykluczenie konkurencyjne jest bardziej prawdopodobne, gdy populacje są duże. Gdy przerwa w zaburzeniach jest natomiast krótsza niż czas niezbędny do wykluczenia, warunki niezbędne do osiągnięcia równowagi nigdy nie będą osiągnięte. Wtedy wykluczenie się nie pojawia, a różnorodność pozostaje wysoka. Najważniejsza różnica między IDH a modelem sprowadza się do tego, iż model zakłada, że pojawienie się wzrostu różnorodności, powiązanego z częstotliwością zaburzeń, zależy od tempa wzrostu populacji (HUSTON 1979, 1994; MCCABE i GOTELLI 2000).

Wszystkie trzy wyżej wymienione teorie były wykorzystywane jako narzędzie pomocne przy interpretacji zjawisk zachodzących w siedliskach bentosowych obszarów polarnych. Niewątpliwie stabilność morskich ekosystemów polarnych, w kontekście różnego rodzaju zaburzeń, zwiększa się wraz z głębokością. Na większych głębokościach częstotliwość i/lub siła zaburzeń jest mniejsza oraz pozwala na dłuższe trwanie procesów sukcesji niż w płytki sublitoralu (PECK i współaut. 1999, GUTT 2000). Z drugiej strony należy pamiętać, że w antarktycznym i arktycznym sublitoralu rzadko możemy mówić o długotrwałej stabilności, co związane jest z dużą intensywnością zaburzeń lodowych w całym obszarze szelfu. Obserwacje będące w zgodzie z teorią długotrwałej stabilności

poczyniono w Morzu Weddella na zgrupowaniach megabentosu, zdominowanych przez duże gąbki z gromady Hexactinellida. Zespoły takie mogą się wytworzyć przede wszystkim w warunkach stabilnych, w miejscach, gdzie wpływ gór lodowych jest niewielki. W przypadku tych zgrupowań nie zaobserwowano wpływu konkurencji na bogactwo gatunkowe i różnorodność w późnych etapach sukcesji. Tłumaczono to bardzo długim okresem wzrostu tych zwierząt. Lokalnie, w stabilnych, niezaburzonych obszarach różnorodność megabentosu była większa niż na pośrednich etapach sukcesji (GUTT 2000, GUTT i PIEPENBURG 2003). Niezgodność tych obserwacji z IDH tłumaczono tym, że zgrupowania te nadal nie osiągnęły stanu w pełni dojrzałego i dlatego nie pojawiło się związane z nim konkurencyjne wykluczanie. Być może, w nieco dłuższej perspektywie czasowej pojawi się mechanizm konkurencyjnego wykluczania, prowadzący do zmniejszonej różnorodności. Może być też tak, że konkurencja o przestrzeń istnieje, ale jej efekty są maskowane przez stabilność habitatu (GUTT i PIEPENBURG 2003, GUTT 2006). Należy też pamiętać, że coraz bardziej rozbudowane zgrupowania megabentosu w postaci agregacji kolonii gąbek, żachw i mszywiolów same stają się bardzo złożonym habitatem. Natomiast złożoność habitatów wpływa na zwiększenie różnorodności w skutek wprowadzania większej liczby kryjówek, zwiększonej dostępności nisz i mniejszej presji drapieżników. Dlatego różnorodność jest nadal wysoka, nawet na końcowych etapach sukcesji (GUTT i STARMANS 1998). Z kolei konkurencja o przestrzeń w miejscach niezaburzonych przez góry lodowe może być również kontrolowana przez drapieżniki zjadające zwłaszcza szybko rosnące gatunki, co prowadzi w konsekwencji do lokalnie wysokiej różnorodności (GUTT 2000, GUTT i PIEPENBURG 2003). To właśnie może być powodem, że IDH może tłumaczyć procesy zachodzące na dnie antarktycznego szelfu tylko częściowo (GUTT 2006).

Ciekawe jest jednak, że o ile na niewielką skalę przestrzenną niezaburzone zgrupowania były bogatsze niż te poddane presji zaburzeń, to jednak na większą skalę zwiększenie różnorodności habitatów spowodowało wzrost bogactwa gatunkowego. Tworzyła się mozaika obszarów dna na różnych etapach sukcesji, często z różnymi gatunkami dominującymi na poszczególnych jej etapach, a co za tym idzie, mozaika mikrohabitatów, która wyraźnie zwiększała różnorodność (GUTT i

współaut. 1996; GUTT 2000, 2001; GUTT i PIEPENBURG 2003). Wydaje się to dobrym argumentem przemawiającym za IDH (GUTT 2000, JOHST i współaut. 2006). Pośrednie nasilenie zaburzeń może promować wzrost bioróżnorodności poprzez zapobieganie monopolizacji przestrzeni przez dominujące gatunki, zwiększając jednocześnie niejednorodność habitatów (SMALE i współaut. 2007a). Zbliżone prawidłowości, które były w zgodzie z przewidywaniami IDH, obserwowano też dla zgrupowań megaepibentosu w rejonie Ziemi Adeli (GUTT i współaut. 2007) oraz w obszarach zaburzonych przez góry lodowe w rejonie Archipelagu Arktycznego (CONLAN i KVI TEK 2005).

Podobne zależności obserwowano w zgrupowaniach z obszarów poddanych ciągłym i długotrwałym zaburzeniom, związanym z dopływem zawiesiny mineralnej. W takich siedliskach mamy do czynienia z dużą intensywnością zaburzeń i jednocześnie z bardzo niską produkcją pierwotną. W efekcie powoduje to wyraźny spadek różnorodności bentosu. Z kolei w obszarach o pośredniej sile zaburzeń, położonych nieco dalej od lodowca, obserwowano wzrost różnorodności zgodnie z IDH. Obserwowano tam współwystępowanie wieloszczetów osiadłych, budujących rurki mieszkalne (gatunków typowych dla mniej zaburzonych obszarów) z wagilnymi, detrytusożernymi gatunkami, które są typowe dla rejonów o największej intensywności zaburzeń. Organizmy te mogą występować razem w warunkach pośredniej siły zaburzeń. Natomiast w warunkach bardziej stabilnych, silnie ze sobą konkurują (WŁODARSKA-KOWALCZUK i współaut. 2005).

W badaniach sukcesji makro- i megaepibentosu, po epizodach zaburzeń związanych z górami lodowymi, w Morzu Weddella, stwierdzono, że jej przebieg wykazuje zgodność z modelem równowagi dynamicznej. Przewiduje on najwyższą różnorodność, gdy zaburzenia i tempo wzrostu populacji znajdują się w stanie optymalnej równowagi. Gdy zaburzenia są silniejsze lub częstsze populacje wolnorosnących organizmów nie odbudują się. Natomiast szybko rosnące gatunki, takie jak organizmy pionierskie lub takie, u których występuje strategia *r* (małe rozmiary ciała, szybki rozród, stosunkowo krótki okres życia, liczne potomstwo) zdominują dane zgrupowanie. Przykładem może tu być *Molgula pedunculata* - szybko rosnąca żachwa typowa dla wczesnych etapów sukcesji, a także przedstawiciele gąbek z rodzaju

Homaxinella. Przy małych zaburzeniach wygrywać będą gatunki wolno rosnące o strategii K (duże rozmiary ciała, wolny wzrost, długowieczność, mniej liczne potomstwo) takie jak gąbki *Cinachyra barbata*, *Rosella nuda* i *R. vanhoeffeni*, typowe dla późnych stadiów sukcesji i niezaburzonych obszarów dna. Będą one dominowały w tych miejscach i z czasem wyprą inne gatunki (TEIXIDO i współaut. 2004, TEIXIDO i współaut. 2007).

Wydaje się, że procesy zachodzące na dnie polarnych mórz są na tyle skomplikowa-

ne i złożone, że w tłumaczeniu prawidłowości dotyczących bentofauny należy uwzględnić jednocześnie kilka hipotez. Nie można ich wytłumaczyć samą tylko stabilnością habitatów lub samą siłą zaburzeń, ale należy uwzględniać także inne zagadnienia, takie jak zwiększenie różnorodności habitatów, wpływ złożoności różnych biogenicznych struktur na różnorodność i bogactwo gatunkowe oraz presję drapieżników (GUTT 2000). Można tu raczej mówić o kilku procesach działających w różnych skalach czasowych i przestrzennych.

OCIEPLANIE KLIMATU A DŁUGOFALOWE KONSEKWENCJE DLA ZGRUPOWAŃ POLARNEGO BENTOSU

W obu rejonach polarnych Ziemi obserwuje się w ciągu ostatnich 50-60 lat wyraźne ocieplenie (WALSH 2009). Powoduje ono cofanie się lodowców (87% lodowców na wybrzeżu Półwyspu Antarktycznego wycofało się począwszy od 1940 r.) (COOK i współaut. 2005) oraz rosnącą intensywność zaburzeń związanych z wpływem sedymentacji i lodu. Zwracano uwagę, że np. w rejonie Półwyspu Antarktycznego podniosły się temperatury wód powierzchniowych i, że wpływ ocieplenia może być odczuwalny nawet do 300m głębokości. Może to mieć wpływ na stenotermiczne gatunki polarne poprzez zaburzenie ich fizjologii lub reprodukcji. Procesy te mogą przebiegać bardzo różnie u poszczególnych gatunków (SMALE i BARNES 2008) i przy nadal słabo poznanej biologii wielu przedstawicieli polarnej fauny dennej ewentualne zmiany będą trudne do przewidzenia i monitorowania (POTTHOFF i współaut. 2006). Sugeruje się też, że zmiany te mogą nastąpić w bardzo krótkim czasie, nawet w ciągu najbliższych kilkudziesięciu lat (SMALE i BARNES 2008). Postępujące topnienie lodowców i zmiany zasolenia wód powierzchniowych mogą w dłuższej perspektywie wpływać na globalną cyrkulację oceanów, a co za tym idzie wpływać na dalsze zmiany klimatu i powodować poważne zmiany nie tylko w ekosystemach morskich (SEIDOV i współaut. 2001).

Zwracano też uwagę, że na długofalowe zmiany w częstotliwości zaburzeń lodowych spowodowane zmianami klimatycznymi bardziej narażona może być ewoluująca w warunkach długotrwałej izolacji fauna antarktyczna (SMALE i BARNES 2008), w przeciwieństwie do „młodej”, nieizolowanej fauny

arktycznej (DUNTON 1992). Z drugiej strony, bardzo trudno jest rozdzielić efekty trwającej tysiące lat naturalnej deglacjacji, od topnienia lodowców, związanego z obserwowanym w ostatnich kilkudziesięciu latach ociepleniem klimatu. Problem stanowi też to, że fauna denna obszarów polarnych nadal pozostaje nie w pełni zbadana. W niektórych obszarach, np. w Morzu Amundsena, nie prowadzono prawie żadnych badań. Podobnie jest z obszarami głębin oceanicznych, które są słabo poznane, a jednocześnie stanowią większość powierzchni dna oceanu światowego. Już teraz sugeruje się, że ocieplenie klimatu może ograniczać cyrkulację mas wody, zmniejszając wymianę między wodami powierzchniowymi i głębinami oceanicznymi. Dlatego trudno jest mówić o obserwowaniu zmian czy ich przewidywaniu, a także kierunku ich dalszego rozwoju, kiedy nadal stosunkowo niewiele wiemy o obecnej różnorodności tego obszaru (BARNES i KAISER 2007).

Prognozuje się, że zmniejszenie okresu występowania lodu morskiego i jednocześnie wzrost intensywności cienienia się lodowców wpłynie na zwiększenie intensywności zaburzeń spowodowanych przez góry lodowe. Natomiast w dłuższej, sięgającej stuleci perspektywie czasowej przewidywane jest drastyczne jej zmniejszenie, związane z wycofaniem się lodowców (SMALE i współaut. 2008). Zmniejszenie to może okazać się niekorzystne dla bentosu, a zdaniem niektórych może być nawet bardziej szkodliwe, gdyż brak zaburzających dno gór lodowych spowoduje zmniejszenie się różnorodności habitatów na dnie (JOHST i współaut. 2006). Z drugiej strony, w najpłytszych wodach zmniejszyć się

może niekorzystny wpływ szorowania dna przez lód przymarznięty do wybrzeża, poprzez zmniejszenie okresu trwania lodu morskiego. W konsekwencji może to zwiększyć różnorodność w tych najpłytszych obszarach, o ile będą w miejscach stosunkowo dobrze izolowanych od wpływu innych zaburzeń lodowych (SMALE i BARNES 2008).

Nawet jeśli brać pod uwagę IDH i fakt wzrostu bioróżnorodności w strefach pośredniego zaburzenia łatwo wyobrazić sobie sytuację, w której w Antarktyce (rejonie o większym wpływie gór lodowych niż Arktyka), przy wzrastającej częstości zaburzeń, obszary poddane średnim zaburzeniom szybko przejdą do stanu tych, poddanych zaburzeniom intensywnym. Niszczeniu będą podlegały zwłaszcza zgrupowania dużych, epibentonicznych, osiadłych organizmów, stanowiących złożony habitat dla innych bezkręgowców. Wpływa to dodatkowo na obniżenie różnorodności. Zwiększenie częstotliwości zaburzeń spowodowane ociepleniem doprowadzi do obniżenia biomasy, zmian w produkcji pierwotnej, w transferze energii do strefy dennej, a więc spowoduje również zmianę relacji troficznych całego układu. W wyniku tego dojdzie też do zmian zasięgów pionowych, bogactwa gatunkowego i składu zgrupowań. Prawdopodobnie nastąpi przesunięcie się charakteru typowych zgrupowań w kierunku zdominowanych przez mobilne organizmy pionierskie. Konkurencję zaczną wygrywać szybko rosnące taksony, co dodatkowo może wypierać typowe dla Antarktyki, charakteryzujące się powolnym wzrostem, duże organizmy tworzące struktury będące miejscem bytowania wielu innych bezkręgowców (SMALE i BARNES 2008). Już teraz obserwuje się w Antarktyce zmiany w dynamice fitoplanktonu, które mają też wpływ na zmiany w populacji kryla oraz pingwinów (MONTES-HUGO i współaut. 2009). Podobne zmiany, zarówno w strefie pelagialu jak i na dnie, widoczne są też w Arktyce (Morze Beringa) i prowadzą do poważnych zaburzeń w całej strukturze troficznej płytkich obszarów dna (GREBMEIER i współaut. 2006). Duży udział w tych niekorzystnych procesach w obu rejonach polarnych mają zmiany dynamiki lodu morskiego, które mogą prowadzić do poważnych przekształceń całej struktury troficznej (MOLINE i współaut. 2008). Większa intensywność odrywania się gór lodowych może wpływać też na skład chemiczny wód. Sugerowano, że może to mieć miejsce w ubogich w żelazo wodach Oceanu Połu-

dniowego, dla których góry lodowe są jego ważnym źródłem (LIN i współaut. 2011).

Inne, możliwe zmiany związane z ociepleniem, to zmiana struktury populacji wielu gatunków, migracje gatunków, wyginięcie niektórych, zwłaszcza stenotopowych lub endemicznych, a z drugiej strony, radiacja gatunków związana np. z tworzeniem się nowych siedlisk oraz migracje gatunków obcych i/lub wypieranie przez nie gatunków rodzimych (BARNES i KAISER 2007). Ocieplenie może też powodować schodzenie fauny płytkowodnej w rejonry głębsze. Mówi się też o możliwych, bardzo drastycznych zmianach zasięgów wielu gatunków. Może to zmniejszyć wysoki stopień endemizmu, typowy dla antarktycznej fauny bentosowej, zbliżając jej charakter bardziej do obrazu znanego z niższych szerokości geograficznych. Jako główny obszar, przez który mogą dopływać do Oceanu Południowego nowe gatunki, wskazuje się południowy kraniec Ameryki Południowej (ARONSON i współaut. 2009, BARNES i współaut. 2009). Ciekawe jest, że dla zachowania bogactwa gatunkowego istotna może okazać się np. eurybatyczność wielu gatunków antarktycznego bentosu. W płytkich wodach zaburzenia będą się bowiem nasilać, a zasięgi pionowe niektórych gatunków będą stopniowo ograniczane do strefy większych głębokości (SMALE i BARNES 2008).

Zaburzone obszary dna mogą stać się dobrym miejscem rozwoju nie tylko dla rodzimych gatunków eurytopowych, ale także dla oportunistycznych gatunków inwazyjnych, które w dalszej kolejności mogą wypierać gatunki rodzime i zmieniać strukturę troficzną zespołów fauny dennej. Zmienione i osłabione przez zwiększające się zaburzenia zgrupowania bentosu stają się bardziej podatne na inwazję obcych gatunków, które mogą kolonizować siedliska typowe dla rodzimej fauny. Również wpływ działalności człowieka, zwiększona turystyka czy połowy w obszarach polarnych, a także zwiększenie zanieczyszczenia, mimo że wciąż dużo mniejsze niż w innych rejonach świata, może być źródłem zagrożeń ze strony gatunków obcych. Mogą one być transportowane z wodami balastowymi statków i na wiele innych sposobów. Nawet 40% gatunków przenoszonych na kadłubach statków pływających po Oceanie Południowym, to potencjalne gatunki inwazyjne (LEWIS i współaut. 2004). W Antarktyce stwierdzono niedawno silnie inwazyjne małże z rodzaju *Mytilus*, przeniesione na statku badawczym. W rejon Decep-

tion Island już przeniesiono kilka gatunków glonów (SMALE i BARNES 2008). Podobnie jest w Arktyce, gdzie przeniesiony w celach hodowlanych do Morza Barentsa pacyficzny krabon *Paralithodes camtschaticus* bardzo szybko zaczął się rozprzestrzeniać. Natomiast na wybrzeżu Spitzbergenu stwierdzono omółka *Mytilus edulis*. Postępujące ocieplenie i zmniejszanie się pokrywy lodu morskiego w Arktyce może powodować łatwiejsze i szersze rozpowszechnianie się tych i innych gatunków obcych (BARNES i KAISER 2007, WĘSŁAWSKI i współaut. 2011).

Pierwsze, dokładniejsze scenariusze związane z inwazją gatunków obcych w wyniku ocieplenia zaproponowano dla antarktycznego szelfu. Żyjąca w warunkach długotrwałej izolacji fauna Oceanu Południowego charakteryzuje się brakiem obecności zwierząt takich jak kraby, homary czy rekiny. W środowisku bentosowym, drapieżnikami najwyższego rzędu są tu poruszające się wolno organizmy, np. rozgwiazdy i wstężnice. Prawdopodobnie, brak dziesięcionogów i rekinów jest związany z ich bardzo ograniczoną tolerancją na niską temperaturę i związanymi z tym ograniczeniami fizjologicznymi. Wzrost temperatury może umożliwić inwazję gatunków z tych grup, a co za tym idzie, swoistą rewolucję w sieci troficznej zgrupowań bentosowych. Potwierdzono, że prąd wokółantarktyczny nie jest barierą wystarczająco silną, aby powstrzymać ich ewentualną ekspansję. Pierwszym sygnałem możliwych zmian jest stwierdzenie w Antarktyce gatunków zdolnych do życia w chłodniejszych warunkach takich jak przeniesiony na statkach, znany z północnego Atlantyku i Arktyki, krab *Hyas araneus*, czy odkryte niedawno na stożku kontynentalnym w Antarktyce krabony z rodziny Lithodidae, ale również jednorazowo odnotowany w rejonie Półwyspu Antarktycznego południowoamerykański krab *Rochinia gracilipes* i larwy kilku innych gatunków krabów znanych z Ameryki Południowej (TAVARES i DEMELO 2004, ARONSON i współaut. 2007, CLARKE i współaut. 2009). Podnoszenie się temperatury płytszych rejonów antarktycznego szelfu i topnienie antarktycznej

pokrywy lodowej może nie tylko zwiększyć produkcję pierwotną, ale też wydłużyć okresy rozwoju dla larw krabów i krabonów, pozwalając skorupiakom takim jak Lithodidae na przechodzenie w coraz płytsze rejony szelfu. Związane z tym zwiększenie presji drapieżników może wyeliminować liczne i typowe dla tego obszaru populacje węzowideł i liliowców. Taki scenariusz miałby początkowo objąć rejon Półwyspu Antarktycznego, a potem rozprzestrzenić się w całą Antarktykę (ARONSON i współaut. 2009).

Podobne przewidywania pojawiają się także dla arktycznych zgrupowań bentosowych, a wskazywane drogi migracji nowych gatunków to z jednej strony Północny Atlantyk (Prąd Zachodniospitsbergeński), a z drugiej Cieśnina Beringa. Przewidywana jest też postępująca homogenizacja habitatów, związana z ze zwiększającym się dopływem wody słodkiej i zawiesiny, a także napływ gatunków borealnych, które mogą wypierać i zastępować gatunki arktyczne. Z kolei w wyniku ocieplenia klimatu, typowa zimnolubna fauna arktyczna może pozostać w refugiach przy dnie, znajdujących się w wewnętrznych fragmentach fiordów, w miejscach, gdzie wymiana wody jest ograniczona (WĘSŁAWSKI i współaut. 2010, 2011).

Wydaje się, że zmiany w strukturze polarnych zgrupowań bentosowych są nieuniknione. W tym kontekście programy monitoringu muszą być prowadzone przy wykorzystaniu szczególnie dobrze wystandaryzowanych metod. Wydaje się także, że stacje monitoringowe powinny być porównywane w obrębie tych samych typów habitatów. Ważne jest też, aby spróbować dobrać odpowiednie regiony, które są potencjalnie narażone na zmiany i tam zacząć obserwacje, w tym zwłaszcza populacje wybranych gatunków modelowych, które mogą być na te zmiany szczególnie wrażliwe. Rozpoczęto już nawet pierwsze próby typowania takich obszarów i gatunków (BARNES i współaut. 2009). Nadal jednak nasza wiedza i możliwości poznania i przewidzenia możliwych scenariuszy pozostają ograniczone.

WPŁYW LODOWCÓW I LODU NA ZOOBENTOS OBSZARÓW POLARNYCH

Streszczenie

Zaprezentowano przegląd informacji dotyczących problematyki zaburzeń siedlisk bentosowych spowodowanych aktywnością lodowców (dopływ

wody słodkiej i zawiesiny mineralnej) oraz bezpośrednim wpływem lodu. Scharakteryzowane zostały zgrupowania fauny związane z zaburzonymi siedli-

skami w tym między innymi ich skład gatunkowy, bogactwo gatunkowe i różnorodność oraz biomasa. Zaprezentowano też informacje o tempie oraz stadiach odbudowy zgrupowań po epizodach zaburzeń. W tym kontekście zwrócono uwagę na kwestie gatunków pionierskich, sposoby zasiedlania oraz konkurencję. Ponadto przedyskutowano problematykę

związaną z potencjalnymi, długofalowymi zmianami w zgrupowaniach polarnego zoobentosu, które spowodowane są wzrastającą częstotliwością zaburzeń związaną z ociepleniem klimatu. Poruszono kwestie zmian zasięgów, zaburzeń w sieciach troficznych, a także zagrożeń związanych z wpływem gatunków inwazyjnych.

THE INFLUENCE OF GLACIERS AND ICE ON POLAR ZOOBENTHOS

Summary

The information about the disturbance processes associated with the activity of glaciers (melt water influence and inorganic suspension matter inflow) as well as ice scour disturbance with focus on ice-berg disturbance is given. Characteristics of the faunal communities associated with the disturbed sites are presented, including information on the species composition, species richness and diversity, as well as biomass. Information about the rate and stages of community recovery are presented. Detailed data on

recolonization processes are given including information about pioneer species, migration processes and interspecific competition. The discussion upon possible scenarios of changes in the polar benthic communities, associated with increasing frequency of disturbance after climate changes are also presented including such processes as range and bathymetrical changes, distortions in the trophic webs and threats from the invasive species.

LITERATURA

- ALLER J. Y., 1989. *Quantifying sediment disturbance by bottom currents and its effect on benthic communities in a deep-sea wester boundary zone*. Deep Sea Res. A. 36, 901-934.
- ARONSON R. B., THATJE S., CLARKE A., PECK L. S., BLAKE D. B., WILGA C. D., SEIBEL B. A., 2007. *Climate change and invisibility of the Antarctic benthos*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 129-154.
- ARONSON R. B., MOODY R. M., IVANY L. C., BLAKE D. B., WERNER J. E., GLASS A., 2009. *Climate change and trophic response of the Antarctic bottom fauna*. PLoS One 4, e4385.
- ARRIGO K. R., VAN DIJKEN G. L., AINLEY D. G., FAHNSTOCK M. A., MARKUS T., 2002. *Ecological impact of a large Antarctic iceberg*. Geophys. Res. Lett. 29, 1-4.
- AUSTEN M. C., WIDDICOMBE S., 2006. *Comparison of the response of meio- and macrobenthos to disturbance and organic enrichment*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 330, 96-104.
- BARNES D. K. A., 1999. *The influence of ice on polar nearshore benthos*. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 79, 401-407.
- BARNES D. K. A., CLARKE A., 1995. *Seasonality of feeding activity in Antarctic suspension feeders*. Polar Biol. 15, 335-340.
- BARNES D. K. A., ARNOLD R., 2001. *A growth cline in encrusting benthos along a latitudinal gradient within Antarctic waters*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 210, 85-91.
- BARNES D. K. A., KUKLIŃSKI P., 2005. *Low colonization on artificial substrata in Arctic Spitsbergen*. Polar Biol. 29, 65-69.
- BARNES D. K. A., CONLAN K. E., 2006. *Disturbance, colonization and development of Antarctic benthic communities*. Phil. Trans. R. Soc. B. 362, 11-38.
- BARNES D. K. A., KAISER S., 2007. *Melting of polar ice-caps: Impact on marine biodiversity*. [W:] *Fisheries and Aquaculture*. SAFRAN P. (red.). Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford.
- BARNES D. K. A., PECK L. S., 2008. *Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming*. Clim. Res. 37, 149-163.
- BARNES D. K. A., LINSE K., ENDERLAEIN P., SMALE D., FRASER, K. P. P., BROWN, M., 2008. *Marine richness and gradients at Deception Island, Antarctica*. Antarct. Sci. 20, 271-279.
- BARNES D. K. A., GRIFFITHS H. J., KAISER S., 2009. *Geographic range shift responses to climate change by Antarctic benthos: where we should look*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 393, 13-26.
- BEUCHEL F., GULLIKSEN B., 2008. *Temporal patterns of benthic community development in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard): results of a 24-year manipulation study*. Polar Biol. 31, 913-924.
- BOWDEN D. A., 2005. *Seasonality of recruitment in Antarctic sessile marine benthos*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 297, 101-118.
- BOWDEN D. A., CLARKE A., PECK L. S., BARNES D. K. A., 2006. *Antarctic sessile marine benthos: colonization and growth on artificial substrata over three years*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 316, 1-16.
- BRENNER M., BUCK B. H., CORDES S., DIETRICH L., JACOB U., MINTENBECK K., SCHRÖDER A., BREY T., KNUST R., ARNTS W., 2001. *The role of iceberg scours in niche separation within the Antarctic fish genus Trematomus*. Polar Biol. 24, 502-507.
- BRESLAU L.R., JAMES J.E., TRAMMEL M.D. 1970. *The underwater shape of ground ice island off Prudhoe Bay, Alaska*. Offshore Technology Conference, Houston.
- BREY T., GERDES D., 1997. *Is Antarctic benthic biomass really higher than elsewhere?* Antarct. Sci. 9, 266-267.
- BROWN K. M., FRASER K. P. P., BARNES D. K. A., PECK L. S., 2004. *Links between the structure of an Antarctic shallow-water community and ice-scour frequency*. Oecologia 141, 121-129.
- CALABRETTA C. J., OVIATT C. A., 2008. *The response of benthic macrofauna to anthropogenic stress in Narragansett Bay, Rhode Island: A review of human stressors and assessment of community conditions*. Mar. Poll. Bull. 56, 1680-1695.

- CLARKE A., HARRIS C.M., 2003. *Polar marine ecosystems: major threats and future change*. Environ. Cons. 30, 1–25.
- CLARKE A., GRIFFITHS H. J., BARNES D. K. A., MEREDITH M. P., GRANT S. M., 2009. *Spatial variation in seabed temperatures in the Southern Ocean: Implications for benthic ecology and biogeography*. J. Geophys. Res. 114, G03003.
- CONLAN K. E., KVITEK R. G., 2005. *Recolonization of soft-sediment ice scours on an exposed Arctic coast*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 286, 21–42.
- CONLAN K. E., LENIHAN H. S., KVITEK R. G., OLIVER J. S., 1998. *Ice scour disturbance to benthic communities in the Canadian High Arctic*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 166, 1–16.
- CONNELL J. H., 1978. *Diversity in tropical rain forests and coral reefs*. Science. 199, 1302–1309.
- COOK A. J., FOX A. J., VAUGHAN D. G., FERRIGO J. G., 2005. *Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half-century*. Science. 308, 541–544.
- DANOVARO R., 2000. *Benthic microbial loop and meiofaunal response to oil-induced disturbance in coastal sediments: a review*. Int. J. Environ. Poll. 13, 380–391.
- DOWDESWELL J. A., BAMBER J. L., 2007. *Keel depths of modern Antarctic icebergs and implications for sea floor scouring in the geological record*. Mar. Geol. 243, 120–131.
- DUNTON K., 1992. *Arctic biogeography: the paradox of the marine benthic fauna and flora*. Trends. Eco. Evol. 7, 183–189.
- FETZER I., LONNE O. J., PEARSON T., 2002. *The distribution of juvenile benthic invertebrates in an arctic glacial fjord*. Polar Biol. 25, 303–315.
- GAMBI M. C., GIANGRANDE A., PATTI F. P., 2000. *Comparative observations on reproductive biology of four species of Perkinsiana (Polychaeta, Sabellidae)*. Bull. Mar. Sci. 67, 299–309.
- GERDES D., HILBIG B., MONTIEL A., 2003. *Impact of iceberg scouring on macrobenthic communities in the high-Antarctic Weddel Sea*. Polar Biol. 26, 295–301.
- GERDES D., ISLA E., KNUST R., MINTENBECK K., ROSSI S., 2008. *Response of Antarctic benthic communities to disturbance: first results from the artificial Benthic Disturbance Experiment on the eastern Weddel Sea Shelf, Antarctica*. Polar Biol. 31, 1469–1480.
- GREBMEIER J. M., OVERLAND J. E., MOORE S. E., FARLEY E. W., CARMACK E. C., COOPER L. W., FREY K. E., HELLE J. H., MCLAUGHLIN F. A., MCNUTT S. L., 2006. *A major ecosystem shift in the Northern Bering Sea*. Science 311, 1461–1464.
- GUTT J., 2000. *Some “driving forces” structuring communities of the the sublittoral Antarctic benthos*. Antarct. Sci. 12, 297–313.
- GUTT J., 2001. *On the direct impact of ice on marine benthic communities, review*. Polar Biol. 24, 553–564.
- GUTT J., 2006. *Coexistence of macro-zoobenthic species on the Antarctic shelf: an attempt to link ecological theory and results*. Deep. Sea. Res. II 53, 1009–1028.
- GUTT J., STARMANS A., 1998. *Structure and biodiversity of megabenthos in the Weddel and Lazarew Seas (Antarctica): ecological role of physical parameters and biological interactions*. Polar Biol. 20, 229–247.
- GUTT J., STARMANS A., 2001. *Quantification of iceberg impact and benthic recolonisations patterns in the Weddel Sea (Antarctica)*. Polar Biol. 24, 615–619.
- GUTT J., PIEPENBURG D., 2003. *Scale-dependent impact on diversity of Antarctic benthos caused by grounding of icebergs*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 253, 77–83.
- GUTT J., STARMANS A., DIECKMANN G., 1996. *Impact of iceberg scouring on polar benthic habitats*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 137, 311–316.
- GUTT J., KOUUBI P., ELEAUME M., 2007. *Mega-epibenthic diversity of Terre Adelie (Antarctica) in relation to disturbance*. Polar Biol. 30, 1323–1329.
- HADDAD N. M., HOLYOAK M., MATA T. M., DAVIES K. F., MELBOURNE B. A., PRESTON K., 2008. *Species traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity*. Ecol. Lett. 11, 348–356.
- HASSALL M., JONES D. T., TAITI S., LATIPI Z., SUTTON S. L., MOHAMMED M., 2006. *Biodiversity and abundance of terrestrial isopods along a gradient of disturbance in Sabath, East Malaysia*. Eur. J. Soil. Biol. 42, 197–207.
- HERBERT R. J. H., CROWE T. P., BRAY S., SHEADER M., 2009. *Disturbance in intertidal soft sediment assemblages caused by swinging boat moorings*. Hydrobiologia 625, 105–116.
- HUGHES R., 2010. *Disturbance and diversity: an ecological chicken and egg problem*. Nat. Edu. Knowl. 1, 26.
- HUGHES A. R., BYRNES J. E., KIMBRO D. L., STACHOWICZ J. J., 2007. *Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance*. Ecol. Lett. 10, 849–864.
- HUSTON M. A., 1979. *A general hypothesis of species diversity*. Am. Nat. 113, 81–101.
- HUSTON M. A., 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- JOHST K., GUTT J., WISSEL C., GRIMM V., 2006. *Diversity and disturbances in the Antarctic megabenthos: feasible versus theoretical disturbance ranges*. Ecosystems. 9, 1145–1155.
- JORGENSEN S. E., PADISAK J., 1996. *Does the intermediate disturbance hypothesis comply with thermodynamics?* Hydrobiologia 323, 9–21.
- KAUFMAN D. S., SCHNEIDER D. P., MCKAY N. P., AMMANN C. M., BRADLEY R. S., BRIFFA K. R., MILLER G. H., OTTO-BLIESNER B. L., OVERPECK J. T., VINSTER B. M., 2009. *Recent warming reverses long-term Arctic cooling*. Science 325, 1236–1239.
- KEDRA M., WŁODARSKA-KOWALCZUK M., WĘSŁAWSKI J. M., 2010. *Decadal change in macrobenthic soft-bottom community structure in a high Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard)*. Polar Biol. 33, 1–11.
- KLÖSER H., MERCURI G., LATURNUS F., QUARTINO M. L., WIENCKE C., 1994. *On the competitive balance of macroalgae at Potter Cove (King George Island, South Shetlands)*. Polar Biol. 14, 11–16.
- KRÖGER K., GARDNER J. P. A., ROWDEN A. A., WEAR R. G., 2006. *Long-term effects of a toxic algal bloom on subtidal soft-sediment macroinvertebrate communities in Wellington Harbour, New Zealand*. Est. Coast. Shelf Sci. 67, 589–604.
- KVITEK R. G., CONLAN K. E., IAMIETRO P. J., 1998. *Black pools of death: hypoxic, brine-filled ice gouge depressions become lethal traps for benthic organisms in a shallow Arctic embayment*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 162, 1–10.
- LEE H. J., VANHOVE S., PECK L. S., VINCX M., 2001a. *Recolonisation of meiofauna after catastrophic iceberg scouring in shallow Antarctic sediments*. Polar Biol. 24, 918–925.
- LEE H. J., GERDES D., VANHOVE S., VINCX M., 2001b. *Meiofaunal response to iceberg disturbance on the Antarctic continental shelf at Kapp Norvegia (Weddell Sea)*. Polar Biol. 24, 926–933.
- LENIHAN H. S., OLIVER J. S., 1995. *Antropogenic and natural disturbances to marine benthic communities in Antarctica*. Ecol. App. 5, 311–326.

- LEWIS P. N., RIDDLE M. J., HEWITT C. L., 2004. *Management of exogenous threats to Antarctica and the sub-Antarctic Islands: balancing risks from TBT and non-indigenous marine organisms*. Mar. Poll. Bull. 49, 999–1005.
- LIN H., RAUSCHENBERG S., HEXEL C. R., SHAW T. J., TWINING B. S., 2011. *Free-drifting icebergs as sources of iron to the Weddel Sea*. Deep. Sea. Res. II. DOI: 10.1016/j.dsr2.2010.11.020
- MCCABE D. J., GOTELLI N. J., 2000. *Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates*. Oecologia 124, 270–279.
- MOLINE M. A., KARNOVSKY N. J., BROWN Z., DIVOKY G. J., FRAZER T. K., JACOBY C. J., TORRES J. J., FRASER W. R., 2008. *High latitude changes in ice dynamics and their impact on polar marine ecosystems*. Ann. NY Acad. Sci. 1134, 267–319.
- MONTES-HUGO M., DONEY S. C., DUCKLOW H. W., FRASER W., MARTINSON D., STAMMERJOHN S. E., SCHOFIELD O., 2009. *Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula*. Science 323, 1470–1473.
- MOORE P. G., 1977. *Inorganic particulate suspensions in the sea and their effects on marine animals*. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 15, 225–363.
- MUELLER D. R., VINCENT W. F., JEFFRIES M. O. 2003. *Break-up of the largest Arctic ice shelf and associated loss of an epishelf lake*. Geophys. Res. Lett. 30, 1–4.
- OGORODOV S. A., 2003. *The role of sea ice in the coastal zone dynamics of the Arctic seas*. Water Resources 30, 509–518.
- OLIVER J. S., SLATTERY P. N., 1985. *Destruction and opportunity on the sea floor: effects of gray whale feeding*. Ecology 66, 1965–1975.
- OLIVER J. S., SLATTERY P. N., O'CONNOR E. F., LOWRY L. F. 1983. *Walrus, Odobenus rosmarus feeding in the Bering Sea: a benthic perspective*. Fish. Bull. 81, 501–511.
- PABIS K., SICIŃSKI J., 2010a. *Distribution and diversity of polychaetes collected by trawling in Admiralty Bay – and Antarctic glacial fiord*. Polar Biol. 33, 141–151.
- PABIS K., SICIŃSKI J., 2010b. *Polychaete fauna associated with holdfasts of the large brown alga Himantothallus grandifolius in Admiralty Bay, King George Island, Antarctica*. Polar Biol. 33, 1277–1288.
- PABIS K., SICIŃSKI J., KRYMARYS M., 2011. *Distribution patterns in the biomass of macrozoobenthic communities in Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands, Antarctic)*. Polar Biol. 34, 489–500.
- PECK L. S., 2005. *Prospects for survival in the Southern Ocean: vulnerability of benthic species to temperature change*. Antarct. Sci. 17, 497–507.
- PECK L. S., BROCKINGTON S., VANHOVE S., BEGHYN M., 1999. *Community recovery following catastrophic iceberg impacts in a soft-sediment shallow-water site at Signy Island, Antarctica*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 186, 1–8.
- PETERSON B. J., HOLMES R. M., MCCLELLAND J. W., VÖRÖSMARTY C. J., LAMMERS R. B., SHIKLOMANOV A. I., SHIKLOMANOV I. A., RAHMSTORF S., 2002. *Increasing river discharge to the Arctic Ocean*. Science 298, 2171–2173.
- PEŁCZERZEWSKI K., 1980. *Distribution and quantity of suspended matter in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands*. Pol. Polar Res. 1, 75–82.
- PHILIPP E. E. R., HUSMANN G., ABELE D., 2011. *The impact of sediment deposition and iceberg scour on the Antarctic soft shell clam Laternula elliptica at King George Island, Antarctica*. Antarct. Sci. DOI: 10.1017/S0954102010000970
- PÖRTNER H. O., PECK L., SOMERO G., 2007. *Thermal limits and adaptations in marine Antarctic ectotherms: an integrative view*. Phil. Trans. R. Soc. B. 362, 2233–2258.
- POTTHOFF M., JOHNST K., GUTT J., 2006. *How to survive as a pioneer species in the Antarctic benthos: minimum dispersal distance as a function of lifetime and disturbance*. Polar Biol. 29, 543–551.
- REIMNITZ E., KEMPEMA E. W., 1983. *High rates of bed-load transport measured from infilling rate of large strudel-scour craters in the Beaufort Sea, Alaska*. Cont. Shelf. Res. 1, 237–251.
- REIMNITZ E., RODEICK C.A., WOLF S.C. 1974. *Strudel scour; a unique Arctic marine geologic phenomenon*. J. Sedim. Res. 44, 409–420.
- RENAUD P. E., WŁODARSKA-KOWALCZUK M., TRANNUM H., HOLTE B., WĘSŁAWSKI J. M., COCHRANE S., DAHLE S., GULLIKSEN B., 2007. *Multidecadal stability of benthic community structure in a high-Arctic glacial fiord (van Mijenfjord, Spitsbergen)*. Polar Biol. 30, 295–305.
- RHOADS D. C., 1974. *Organism-sediment relations on the muddy sea floor*. Oceanogr. Mar. 12, 263–300.
- 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. LLANO G. A. (red.). Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology, 181–198.
- ROBERTSON A. I., MANN K. H., 1984. *Disturbance by ice and life-history adaptations of the sea grass Zostera marina*. Mar. Biol. 80, 131–141.
- SANDERS H. L., 1968. *Marine benthic diversity: a comparative study*. Am. Nat. 102, 243–282.
- SANDERS H. L., 1969. *Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis*. Brookhaven Symp. Biol. 22, 71–80.
- SCHWARZ J. N., SCHODLOK M. P., 2009. *Impact of drifting icebergs on surface phytoplankton biomass in the Southern ocean: Ocean colour remote sensing and In situ iceberg cracking*. Deep. Sea. Res. I 56, 1727–1741.
- SCROSATI R., ECKERSLEY L. K., 2007. *Thermal insulation of the intertidal zone by the ice foot*. J. Sea Res. 58, 331–334.
- SEIDOV D., BARRON E., HAUPT B.J., 2001. *Meltwater and the global ocean conveyor: northern versus southern connections*. Global. Planet. Change. 30, 257–270.
- SHIN P. K. S., THOMPSON G. B., 1982. *Spatial distribution of the infaunal benthos of Hong Kong*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10, 37–47.
- SCHULZ M., BERGMANN M., JUTERZENKA K., SOLTWEDEL T., 2010. *Colonisation of hard substrata along a channel system in the deep Greenland Sea*. Polar Biol. 33, 1359–1369.
- SICIŃSKI J., 2004. *Polychaetes of Antarctic sublittoral in the proglacial zone (King George Island, South Shetland Islands)*. Pol. Polar Res. 25, 67–96.
- 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.
- SIMENSTAD C.A., FRESH K.L., 1995. *Influence of intertidal aquaculture on benthic communities in Pacific Northwest Estuaries: scales of disturbance*. Estuaries 18, 43–70.
- SLATTERY M., BOCKUS D., 1997. *Sedimentation in McMurdo Sound, Antarctica: a disturbance mecha-*

- nism for benthic invertebrates. *Polar Biol.* 18, 172–179.
- SMALE D. A., 2008a. Continuous benthic community change along a depth gradient in Antarctic shallows: evidence of patchiness but not zonation. *Polar Biol.* 31, 189–198.
- SMALE D. A., 2008b. Ecological traits of benthic assemblages in shallow Antarctic waters: does ice scour disturbance select for small, mobile, secondary consumers with high dispersal potential? *Polar Biol.* 31, 1225–1231.
- SMALE D. A., BARNES D. K. A., 2008. Likely response of the Antarctic benthos to climate-related changes in physical disturbance during the 21st century, based primarily on evidence from the West Antarctic Peninsula region. *Ecography* 31, 289–305.
- SMALE D. A., BARNES D. K. A., FRASER K. P. P., 2007a. The influence of depth, site exposure and season on the intensity of iceberg scouring in nearshore Antarctic waters. *Polar Biol.* 30, 769–779.
- SMALE D. A., BARNES D. K. A., FRASER K. P. P., 2007b. The influence of ice scour on benthic communities at three contrasting sites at Adelaide Island, Antarctica. *Austral. Ecol.* 32, 878–888.
- SMALE D. A., BROW K. M., FRASER K. P. P., CLARKE A., 2008. Ice scour disturbance in Antarctic waters. *Science* 321, 371.
- SNELGROVE P. V. R., 1998. The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. *Biodiv. Cons.* 7, 1123–1132.
- STANWELL-SMITH D., BARNES D. K. A., 1997. Benthic community development in Antarctica: recruitment and growth on settlement panels at Signy Island. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212, 61–79.
- SYVITSKI J. P. M., ANDREWS J. T., 1994. Climate change: numerical modeling of sedimentation and coastal processes, Eastern Canadian Arctic. *Arct. Alp. Res.* 26, 199–212.
- TAVARES M., DEMELO G. A. S., 2004. Discovery of the first known benthic invasive species in the Southern Ocean: the North Atlantic spider crab *Hyas araneus* found in the Antarctic Peninsula. *Antarct. Sci.* 16, 129–131.
- TEIXIDO N., GARRABOU J., GUTT J., ARNTZ W. E., 2004. Recovery in Antarctic benthos after iceberg disturbance: trends in benthic composition, abundance and growth forms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278, 1–16.
- TEIXIDO N., GARRABOU J., GUTT J., ARNTZ W. E., 2007. Iceberg disturbance and successional spatial patterns: the case of the shelf Antarctic benthic communities. *Ecosystems* 10, 142–157.
- THISTLE D., 1983. The stability-time hypothesis as a predictor of diversity in deep-sea soft-bottom communities: a test. *Deep Sea Res. A.* 30, 267–277.
- THRUSH S. F., DAYTON P. K., 2002. Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: implications for marine biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 449–473.
- TURNER J., OVERLAND J., 2009. Contrasting climate change in the two polar regions. *Polar Res.* 28, 146–164.
- VAN LANGEVELDE F., PRINS H., 2007. Resilience and restoration of soft-bottom near-shore ecosystems. *Hydrobiologia* 591, 1–4.
- VEIT-KÖHLER G., LAUDIEN J., KNOTT J., VELEZ J., SAHADE R., 2008. Meiobenthic colonization of soft sediments in arctic glacial Kongsfjorden (Svalbard). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 363, 58–65.
- VOGT S., BRAUN M., 2004. Influence of glaciers and snow cover on terrestrial and marine ecosystems as revealed by remotely-sensed data. *Pesquisa Antartica Brasileira* 4, 105–118.
- WALLER C. L., WORLAND M. R., CONVEY P., BARNES D. K. A., 2006. Ecophysiological strategies of Antarctic intertidal invertebrates faced with freezing stress. *Polar Biol.* 29, 1077–1083.
- WALSH J. E., 2009. A comparison of Arctic and Antarctic climate change, present and future. *Antarct. Sci.* 21, 179–188.
- WĘSLAWSKI J. M., WIKTOR J., KOTWICKI L., 2010. Increase in biodiversity in the arctic rocky littoral, Sorkapland, Svalbard, after 20 years of climate warming. *Mar. Biodiv.* 40, 123–130.
- WĘSLAWSKI J. M., KENDALL M. A., WŁODARSKA-KOWALCZUK M., IKEN K., KĘDRA M., LEGEŻYŃSKA J., SEJR M. K., 2011. Climate change effects on Arctic fjord and coastal macrobenthic diversity – observations and predictions. *Mar. Biodiv.* DOI: 10.1007/s12526-010-0073-9
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., WĘSLAWSKI J. M., 2001. Impact of climate warming on Arctic benthic biodiversity: a case study of two Arctic glacial bays. *Clim. Res.* 18, 127–132.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., PEARSON T. H., 2004. Soft-bottom macrobenthic faunal associations and factors affecting species distribution in an Arctic glacial fjord (Kongsfjord, Spitsbergen). *Polar Biol.* 27, 155–167.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., WĘSLAWSKI J. M., 2008. Mesoscale spatial structures of soft-bottom macrozoobenthos communities: effects of physical control and impoverishment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 356, 215–224.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., WĘSLAWSKI J. M., KOTWICKI L., 1998. Spitsbergen glacial bays macrobenthos – a comparative study. *Polar Biol.* 20, 66–73.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., SZYMELFENIG M., KOTWICKI L., 1999. Macro- and meiobenthic fauna of the Yoldiabukta glacial Bay (Isfjorden, Spitsbergen). *Pol. Polar Res.* 20, 367–386.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., PEARSON T. H., KENDALL M. A., 2005. Benthic response to chronic natural physical disturbance by glacial sedimentation in an Arctic fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 303, 31–41.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., SZYMELFENIG M., ZAJĄCZKOWSKI M., 2007. Dynamic sedimentary environments of an Arctic Glacier-fed River estuary (Adventfjorden, Svalbard). II. Meio- and macrobenthic fauna. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 74, 274–284.
- WŁODARSKA-KOWALCZUK M., KUKLINSKI P., RONOWICZ M., LEGEŻYŃSKA J., GROMISZ S., 2009. Assessing species richness of macrofauna associated with macroalgae in Arctic kelp forests (Hornsund, Svalbard). *Polar Biol.* 32, 897–905.
- WOODWORTH-LYNAS C. M. T., JOSEPHANS H. W., BARRIE J. V., LEWIS C. F. M., PARROT D. M., 1991. The physical processes of seabed disturbance during iceberg grounding and scouring. *Cont. Shelf. Res.* 11, 939–961.