

INSTYTUT BOTANIKI
im. W. Szafera
POLSKIEJ AKADEMII NAUK
W KRAKOWIE

PRACA DOKTORSKA

58

20.08.2001

Instytut Botaniki im W. Szafera
Polska Akademia Nauk

Jerzy Smykla

**Zmiany składu gatunkowego i strategii życiowych roślin
w gradiencie oddziaływania kolonii pingwinów
(Wyspa Króla Jerzego, Antarktyka Morska)**

Rozprawa doktorska

Promotor doc. dr hab. Jerzy Wołek

Kraków 2001



94951

*Żonie Renacie,
bez której zrozumienia i wsparcia
podjęcie, a później zakończenie tej pracy
nie byłoby możliwe.*

Składam również serdeczne podziękowania

- * promotorowi doc. dr hab. Jerzemu Wołkowi, któremu jestem szczególnie wdzięczny za ogromną przychylność i wyrozumiałość, a przede wszystkim za kreatywne dyskusje merytoryczne oraz liczne i bezcenne uwagi krytyczne, które wywarły znaczący wpływ na końcowy kształt tej pracy;*
- * prof. Ryszardowi Ochryze oraz prof. Dag Olav Øvstedal za konsultacje taksonomiczne;*
- * dr Lucynie Śliwie za liczne dyskusje i cenne wskazówki, które ułatwiły mi zgłębienie tajników lichenologii;*
- * dr Markowi Kosińskiemu, dr Pawłowi Olejniczakowi i dr Adamowi Walanusowi za dyskusje merytoryczne i konsultacje statystyczne;*
- * mgr Rafałowi Pudełko za udostępnienie niepublikowanej mapy terenu badań;*
- * wszystkim uczestnikom XX Wyprawy Antarktycznej do Stacji Arctowskiego za wspólną pracę i dzielenie trudów życia polarnika, a w szczególności kierownikowi Wyprawy prof. Adamowi Barcikowskiemu oraz dr Pawłowi Loro i prof. Marii Olech za dyskusje merytoryczne oraz współpracę i wskazówki przy realizacji prac terenowych;*
- * Kierownikom Zakładu Ekologii IB PAN prof. Kazimierzowi Zarzyckiemu i prof. Krystynie Grodzińskiej za przychylność i stworzenie liberalnej, stymulującej do pracy atmosfery;*
- * oraz wszystkim, którzy w najmniejszy choćby sposób pomogli mi w realizacji tej pracy. Jednocześnie pragnę zaznaczyć, że za wszelkie usterki i niedociągnięcia ponoszę wyłączną odpowiedzialność.*

Badania terenowe zostały sfinansowane przez Zakład Biologii Antarktyki PAN w Warszawie. Opracowanie materiałów było możliwe dzięki finansowemu wsparciu przez Środowiskowe Studium Doktoranckie przy Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego oraz Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN w Krakowie. Praca ta została również dofinansowana z grantu Komitetu Badań Naukowych nr 6 PO4F 019 20 na rok 2001.

Abstrakt

Smykla Jerzy, 2001: *Zmiany składu gatunkowego i strategii życiowych roślin w gradiencie oddziaływania kolonii pingwinów (Wyspa Króla Jerzego, Antarktyka Morska) [Changes in the species composition of plant communities and plant life strategies related to the penguin rookery impact gradient (King George Island, Maritime Antarctic)]*. – Rozprawa doktorska, Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, Kraków: 90 ss. + 9 Tab. + 12 Ryc.

Przedmiotem badań były zbiorowiska roślinne tundry antarktycznej, budowane przez kryptogamy z udziałem dwóch gatunków roślin naczyniowych. Celem badań było poznanie czynników kształtujących skład gatunkowy oraz przestrzenne zróżnicowanie tych zbiorowisk. Rezultaty przedyskutowano w kontekście teorii formowania się i funkcjonowania zbiorowisk roślinnych oraz teorii strategii życiowych.

Prace terenowe prowadzono w okolicy Polskiej Stacji Antarktycznej im. H. Arctowskiego (62°10' S, 058°30' W) – Wyspa Króla Jerzego, Antarktyka Morska – w okresie od grudnia 1995 do grudnia 1996 roku, podczas XX Wyprawy Antarktycznej PAN. Na transekcie przeprowadzonym przez kolonie pingwinów wyznaczono powierzchnie badawcze reprezentujące różne typy zbiorowisk roślinnych. Na każdej powierzchni określono skład gatunkowy, pokrycie oraz biomasę każdego gatunku. Klasyfikację zbiorowisk przeprowadzono w sposób subiektywny, w oparciu o kryterium fizjonomiczne (formy wzrostu), dominację i skład florystyczny oraz metodami numerycznymi. W celu ustalenia głównych gradientów środowiskowych przeprowadzono analizę porządkowania za pomocą metody DCA.

Uwarunkowania historyczne, izolacja geograficzna i surowe warunki klimatyczne (niskie temperatury) to podstawowe czynniki determinujące pulę gatunków potencjalnie dostępnych w Antarktyce. Wyniki analizy gradientowej sugerują, że w warunkach tundry antarktycznej, głównym czynnikiem kształtującym skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych, jest stężenie i dostępność biogenów. Czynnikiem ten warunkowany jest obecnością i działalnością życiową zwierząt (głównie pingwinów), inne czynniki środowiskowe odgrywają mniejszą rolę.

Wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów roślinność tworzy specyficzną zonację. Na terenie aktywnej kolonii pingwinów nadmiar biogenów i wydeptywanie przez pingwiny całkowicie niszczy roślinność. W bezpośrednim sąsiedztwie kolonii występuje jedynie nitrofilny glon *Prasiola crispa*, lokalnie również sinice z rodzaju *Phormidium*. Następną strefę tworzą prawie jednolite murawy *Deschampsia antarctica*. Wraz z dalszym spadkiem oddziaływania kolonii wzrasta udział mszaków, a strefa o najniższej dostępności nutrientów zdominowana jest przez porosty. W miarę jak zmniejsza się intensywność oddziaływania kolonii następuje wzrost bogactwa i różnorodności gatunkowej zbiorowisk. W warunkach umiarkowanego oddziaływania kolonii pingwinów, czynnikami kształtującymi skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych są również dostępność wody i zaburzenia. U podstaw zaobserwowanych zmian florystycznych leżą procesy fizjologiczne i biochemiczne, warunkujące specyficzne strategie alokacji energii pomiędzy różne funkcje życiowe.

Zbiorowiska roślinne tundry antarktycznej kształtują się w sposób zgodny z przewidywaniami Gleasona, tzn. nie tworzą zintegrowanych układów, lecz – rozpatrywane wzdłuż gradientu środowiskowego – tworzą kontinuum. Poszczególne zbiorowiska roślinne są jedynie przypadkowym zestawem populacji różnych gatunków o zbliżonych wymaganiach środowiskowych i tolerancji fizjologicznej, a ich skład gatunkowy zależy od puli potencjalnie dostępnych gatunków oraz lokalnych czynników środowiskowych. Dla celów praktycznych, kryterium najlepiej różnicującym poszczególne zbiorowiska roślinne są gatunki dominujące i zróżnicowanie fizjonomiczne. Stwierdzono, że za pomocą podejścia subiektywnego, uzyskuje się wiarygodny opis i klasyfikację zbiorowisk roślinnych tundry antarktycznej.

Słowa kluczowe: zbiorowisko roślinne, klasyfikacja fitosocjologiczna, gradient środowiskowy, zonacja, strategie życiowe, Antarktyka Morska.

Spis treści

1. Problematyka i cel pracy	5
2. Opis terenu badań	11
2.1. Podział biogeograficzny Antarktyki	11
2.2. Wyspa Króla Jerzego	13
2.2.1. Położenie i topografia	13
2.2.2. Klimat	14
2.2.3. Szata roślinna	16
3. Metody badań	18
3.1. Zbiór materiału	19
3.2. Pomiar pokrycia i biomasy	21
3.3. Pomiar wielkości aparatu fotosyntetycznego	24
3.4. Analiza florystyczna	25
3.5. Analiza fitosocjologiczna	26
3.5.1. Subiektywna klasyfikacja zbiorowisk roślinnych	26
3.5.2. Klasyfikacja numeryczna	27
3.6. Analiza gradientowa	29
3.7. Różnorodność zbiorowisk roślinnych	30
3.8. Metody analizy statystycznej	31
4. Rezultaty	32
4.1. Charakterystyka florystyczna	32
4.2. Klasyfikacja zbiorowisk roślinnych	33
4.2.1. Klasyfikacja subiektywna	33
4.2.2. Klasyfikacja numeryczna	34
4.3. Analiza gradientowa	35
4.4. Zonacja roślinności wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów	40
4.5. Różnorodność zbiorowisk	44
4.6. Alokacja biomasy i zróżnicowanie wielkości aparatu fotosyntetycznego wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów	45
4.6.1. Zmiany na poziomie zbiorowiska roślinnego	45
4.6.2. Zmiany na poziomie populacji	46
5. Dyskusja	48
5.1. Czynniki kształtujące florę tundry antarktycznej	48
5.1.1. Uwarunkowania historyczne	48
5.1.2. Izolacja geograficzna	49
5.1.3. Warunki klimatyczne	51
5.2. Czynniki kształtujące wzorce przestrzennego zróżnicowania roślinności	53
5.3. Organizacja zbiorowisk roślinnych	59
5.4. Klasyfikacja zbiorowisk roślinnych	63
5.5. Strategie życiowe wzdłuż gradientu środowiskowego	67
5.6. Optymalizacja strategii reprodukcji	74
6. Piśmiennictwo	79
Tabele i ryciny	

1. Problematyka i cel pracy

Dyskusja na temat, jak zorganizowane są zbiorowiska roślinne, czy stanowią specyficzne, zintegrowane układy (koncepcja *community unit*; por. Whittaker 1956, 1962), czy też – rozpatrywane wzdłuż gradientu środowiskowego – tworzą kontinuum (koncepcja indywidualistyczna, Gleason 1926, 1939), trwa prawie od początku stulecia i do dnia dzisiejszego nie została rozstrzygnięta. Zainteresowanie tym zagadnieniem nadal jest bardzo duże i wciąż ukazują się liczne publikacje poświęcone roli różnych czynników w formowaniu się zbiorowisk roślinnych (Austin i Smith 1989; Austin 1990; Austin i Gaywood 1994; Collins i in. 1993; McIntosh 1995; Hoagland i Collins 1997; Wołek 1997).

Badania terenowe, dotyczące przestrzennych i czasowych wzorców zróżnicowania roślinności, prowadzone są głównie na półkuli północnej, w strefie umiarkowanej, w środowiskach kształtowanych przez wiele różnych czynników. Wyróżnienie, w skomplikowanej, wielowymiarowej przestrzeni, czynników mających największy wpływ na zróżnicowanie roślinności, mimo stosowania zaawansowanych technik statystyki wielowymiarowej, jest często znacznie utrudnione. Stwarza to również wiele problemów przy interpretacji uzyskiwanych wyników. Dlatego analiza składu gatunkowego, przemian energetycznych oraz relacji pomiędzy składnikami zbiorowisk roślinnych występujących w środowiskach ekstremalnych – charakteryzujących się dominacją niewielu czynników siedliskowych – wydaje się szczególnie cenna. Można wówczas, z dużym prawdopodobieństwem, wytypować czynniki determinujące strukturę i organizację tych zbiorowisk. Z tego powodu relatywnie proste ekosystemy antarktyczne wydają się być

idealnym obiektem badań nad formowaniem się i funkcjonowaniem fitocenozy. Uzyskane rezultaty mogą ułatwić poznanie i zrozumienie procesów kształtujących funkcjonowanie znacznie bardziej skomplikowanych ekosystemów w innych rejonach geograficznych.

Antarktyda oraz otaczające ją wyspy są rejonem Ziemi najpóźniej odkrytym przez człowieka. Eksploracja Antarktyki rozpoczęła się dopiero 200 lat temu, a pierwszy człowiek na kontynencie Antarktydy wylądował niewiele ponad 100 lat temu. Przez długi czas obszar ten określany był jako *Terra australis incognita*. Jeszcze na początku lat 50-tych XX wieku większość obszarów Antarktyki w ogóle nie była poznana. Dopiero badania prowadzone w ramach Międzynarodowego Roku Geofizycznego (1957–58), zakładanie stałych stacji naukowych oraz powołanie Komitetu Naukowego Badań Antarktyki SCAR (*Scientific Committee on Antarctic Research*), zaowocowało podjęciem zakrojonych na szeroką skalę międzynarodowych badań naukowych. Działania te umożliwiły prowadzenie regularnych badań naukowych. Jednak ze względu na szczególnie trudne warunki pracy, pomimo wysiłków wielu zespołów badawczych, zbadanie Antarktyki jest wciąż niewielkie. Dlatego też, prace podejmowane w tym rejonie, nadal mają szczególne znaczenie poznawcze.

Kierując się powyższymi przesłankami, postanowiono zbadać kształtowanie się roślinności w warunkach antarktycznego ekosystemu lądowego. Ponieważ jednym z czynników determinującym skład gatunkowy zbiorowiska roślinnego są zwierzęta, zasadnicze pytanie, jakie sobie postawiono, brzmiało: w jaki sposób obecność i działalność życiowa zwierząt oddziałuje na roślinność tundry antarktycznej?

Najbardziej uderzającą cechą antarktycznych ekosystemów lądowych jest ubóstwo fauny i flory. Cecha ta wyróżnia Antarktykę nawet w porównaniu ze strefą polarną na półkuli północnej (Bliss 1979; Block 1984). Flora zdominowana jest przez kryptogamy

(głównie porosty, mszaki i glony) z udziałem jedynie dwóch gatunków roślin naczyniowych: *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis* (Lewis-Smith 1984). Natomiast spośród zwierząt na lądzie występują jedynie morskie ptaki (głównie pingwiny) i ssaki (płetwonogie), a także niewielka liczba mikroskopijnych bezkręgowców, jak: 2 gatunki bezskrzydłych muchówek, roztocza, skoczogonki, nicienie i niesporczaki (Block 1984). Ten specyficzny charakter antarktycznych ekosystemów lądowych zawdzięczają przede wszystkim ostrym warunkom klimatycznym, trwającemu od ponad 30 mln lat zlodowaceniowi oraz izolacji geograficznej (Lewis-Smith 1984; Walton 1990; Kennedy 1999).

W Antarktyce, ponad 98% stałego lądu, znajduje się pod powierzchnią grubej pokrywy lodowej (Block 1994; Birkenmajer 1998). Pozostała część lądu, wolnego od lodu, w znacznej mierze jest jałową pustynią – odwrotnie niż w wodzie morskiej, która zawiera bardzo dużo biogenów. W tej sytuacji funkcjonowanie ekosystemów lądowych jest uwarunkowane produkcją ekosystemów morskich oraz transportem materii organicznej z morza na ląd (Allen i in. 1967; Laws 1985; Lewis-Smith 1985; Redón 1985; Tatur 1989; Myrcha i Tatur 1991; Rakusa-Suszczewski 1993, 1999).

Można wyróżnić kilka odmiennych dróg transportu materii organicznej z morza na ląd (Allen i in. 1967). Fale morskie wyrzucają na brzeg duże ilości makroglonów morskich, czasem również duże ilości kryla i salp. Szczątki tych organizmów ulegają dekompozycji w strefie przybrzeżnej, jak też roznoszone są dalej przez huraganowe wiatry. Często wiatry te roznoszą drobiny wody morskiej i zawarte w niej biogeny na znaczne odległości (Meurk i in. 1994; Kejna 1999). Innym źródłem biogenów są zwierzęta (ptaki i płetwonogie), dla których środowisko morskie jest miejscem zdobywania pokarmu, natomiast miejsca

rozrodu, czy też schronienia w okresie pierzenia lub linienia, znajdują się na lądzie (Tatur 1989; Tatur i Myrcha 1991; Rakusa-Suszczewski 1993).

W transporcie materii organicznej na ląd największą rolę odgrywają ptaki, szczególnie dominujące ilościowo pingwiny (Allen i in. 1967; Lewis-Smith 1985; Myrcha i in. 1985; Tatur 1989; Myrcha i Tatur 1991). Według szacunków dokonanych w Zatoce Admiralicji na Wyspie Króla Jerzego, w okresie antarktycznego lata, przebywające w tym rejonie ptaki wnoszą na ląd ponad 6.5 tony suchej masy materii organicznej dziennie. Z tego, 6.35 tony przypada na pingwiny, a 0.15 tony na pozostałe ptaki latające (Rakusa-Suszczewski 1993). Ważną rolę w rozprzestrzenianiu biogenów spełniają również płatwonogi. Jednak ilość materii organicznej wynoszonej na ląd przez te zwierzęta, w porównaniu z ilością guana pozostawianego przez pingwiny, jest znacząco mniejsza (Tatur 1989; Myrcha i Tatur 1991).

Jak wynika z dotychczasowych badań (por. Lewis-Smith i Gimmingham 1976; Lewis-Smith 1984; Scott 1990; Leishman i Wild 2001), przestrzenne zróżnicowanie roślinności w Antarktyce jest wynikiem głównie takich czynników abiotycznych jak: ekspozycja, długość zalegania pokrywy śnieżnej oraz wilgotność, stabilność, skład chemiczny i żyzność podłoża. Wpływ interakcji międzygatunkowych wydaje się mieć relatywnie niewielkie znaczenie. Uważa się, że dominujący wpływ czynników abiotycznych, oraz niewielki udział interakcji międzygatunkowych (konkurencja, allelopatia), w kształtowaniu przestrzennego zróżnicowania roślinności wynika z surowości warunków (Lewis-Smith 1984; Walton 1990; Kennedy 1999).

Dane empiryczne sugerują, że w Antarktyce największy wpływ na zróżnicowanie roślinności ma żyzność podłoża. Czynnikiem ten uwarunkowany jest przede wszystkim obecnością kolonii ptaków morskich, głównie pingwinów (Smith 1977, 1978; Scott 1990;

Zarzycki 1992, 1993; Tatur i in. 1997). Pingwiny są ptakami rozradzającymi się w koloniach. Intensywne nawożenie guanem pingwinów ma charakter lokalny i zasadniczo obejmuje rejon kolonii pingwinów. Według szacunków, na terenie kolonii pingwinów, na każdym metrze kwadratowym pozostawiane jest ponad 10 kg suchej masy guana rocznie (Tatur i Myrcha 1984). Odchody, rozmywane przez wody opadowe, pokrywają cienką warstwę powierzchni gruntu wokół kolonii tych ptaków. Jak wspomniano, woda i wiatr transportują biogeny również na dalsze odległości, jednak subwencja transportowanych biogenów silnie maleje wraz ze wzrostem odległości od kolonii pingwinów (Wodehouse i Parker 1981; Tatur 1989; Tatur i Myrcha 1991; Greenfield 1992). W rezultacie, stężenia biogenów w ornitogennych glebach obecnych kolonii, a także w bezpośrednim ich sąsiedztwie, są średnio o trzy rzędy wielkości większe niż w glebach mineralnych znajdujących się poza bezpośrednim oddziaływaniem kolonii. W uwalnianiu biogenów do ekosystemu lądowego ważną rolę odgrywają również reliktywne gleby ornitogenne z kolonii opuszczonych nawet kilka tysięcy lat temu (Tatur i Myrcha 1983, 1984; Tatur 1989; Myrcha i Tatur 1991; Kuhn 1997; Tatur i in. 1997; Juchnowicz-Bierbasz 1999; Juchnowicz-Bierbasz i Rakusa-Suszczewski 2000). Na skutek intensywnego nawożenia w aktywnych koloniach, oraz uwalniania biogenów z reliktywnych gleb ornitogennych wokół kolonii tworzy się wyraźny gradient biogenów – od stężeń toksycznych, po jałową pustynię polarną – na którym można zaobserwować specyficzną zonację roślinności (Zarzycki 1992, 1993).

W niniejszej pracy postanowiono zbadać kształtowanie się roślinności w warunkach antarktycznego ekosystemu lądowego oraz podjęto próbę odpowiedzi na pytanie jakie czynniki i w jakim stopniu determinują skład gatunkowy oraz przestrzenne zróżnicowanie antarktycznych zbiorowisk roślinnych. Na podstawie dotychczasowych badań, można

oczekiwać, że głównym czynnikiem siedliskowym, kształtującym zróżnicowanie roślinności, jest dostępność biogenów. Jak wcześniej wspomniano, czynnik ten warunkowany jest obecnością i działalnością życiową zwierząt, głównie pingwinów.

Zgodnie z koncepcją Barcikowskiego (1994), zmiany roślinności mają charakter adaptacyjny, polegający na optymalizacji przepływu energii. W wyniku reakcji adaptacyjnej układu, na przykład zbiorowiska roślinnego, zachodzą zmiany w elementach składowych na różnych poziomach organizacyjnych. Zmiany te niejednokrotnie prowadzą do wymiany elementów tego układu. O tym, czy reakcja roślin uwidacznia się tylko na poziomie molekularnym czy też fitocenotycznym decyduje natężenie i czas trwania zmian środowiska. Z tego powodu podjęto próbę odpowiedzi na następujące pytania:

1. jakie czynniki determinują skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych i jego zmiany wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów w warunkach Antarktyki;
2. czy i jak zmieniają się strategie życiowe roślin, rozpatrywane w kategoriach alokacji materii w biomasę fotosyntetyzującą i nefotosyntetyzującą oraz w reprodukcję wzdłuż tego gradientu.

2. Opis terenu badań

2.1. Podział biogeograficzny Antarktyki

Antarktyka stanowi obszar obejmujący morza i lądy rozpościerające się wokół bieguna południowego. Północną granicę Antarktyki wyznacza w przybliżeniu linia konwergencji antarktycznej. Umownie przyjmuje się, że obszar Antarktyki obejmuje tereny na południe od równoleżnika 60° szerokości geograficznej południowej, łącznie z leżącymi w pobliżu 55°S Archipelagiem Sandwich Południowy oraz Wyspą Bouveta. Z kolei obszar rozciągający się na północ od Antarktyki to Subantarktyka (*cool-Antarctic* sensu Longton 1988), w skład której wchodzi osiem małych i izolowanych grup wysp i archipelagów: Południowa Georgia, Wyspa Marion i Księcia Edwarda, Crozet, Kergulena, Heard, McDonald oraz Macquarie (Ryc. 1).

Podział biogeograficzny Antarktyki był przedmiotem wielu dyskusji (Godley 1960; Skottsberg 1960; Wace 1960; Greene 1964; Holdgate 1964, 1970; Weyant 1966; Bliss 1979; Longton 1979, 1988; Aleksandrova 1980; Lewis-Smith 1984; Pickard i Seppelt 1984; Ochyra 1983, 1998). Obecnie, najczęściej przyjmuje się podział zaproponowany przez Greene'a (1964), z późniejszymi modyfikacjami Holdgate'a (1964) i Lewis-Smitha (1984). Podział ten oparty został na kryteriach klimatycznych i fitogeograficznych. Zgodnie z jego założeniami, w Antarktyce wyróżnia się dwa odrębne regiony – Antarktykę Kontynentalną i Antarktykę Morską – które w znacznej mierze odpowiadają strefom klimatycznym.

Antarktyka Kontynentalna (*frigid-Antarctic* sensu Longton 1988) obejmuje kontynent Antarktydy oraz wschodnie wybrzeża Półwyspu Antarktycznego. Średnia miesięczna temperatura powietrza zawsze utrzymuje się tu poniżej 0°C, a zimą często spada

poniżej -20°C . Opady są niewielkie, najczęściej mają postać śniegu, ich roczna suma z reguły nie przekracza 100–150 mm. Flora tego regionu jest bardzo uboga. Całkowicie brak tu roślin naczyniowych, a kryptogamy (głównie porosty) występują rzadko i są nieliczne. W obrębie Antarktyki Kontynentalnej Weynat (1966) wyróżnił następujące prowincje geobotaniczne: Wybrzeże Antarktyczne (*Coastal Antarctic*), Stok Kontynentalny (*Antarctic slopes*) i Lodowy Płaskowyż Antarktyczny (*Antarctic ice plateau*).

Antarktyka Morska (*cold-Antarctic* sensu Longton 1988) dzieli się na dwie prowincje: południową, obejmującą zachodnie wybrzeża Półwyspu Antarktycznego i przyległe wyspy; oraz północną, w skład której wchodzi Archipelagi Szetlandy Południowe, Orkady Południowe i Sandwich Południowy oraz Wyspa Bouveta. Antarktykę Morską cechuje klimat typowo oceaniczny. W okresie lata przynajmniej jeden miesiąc ma średnią temperaturę powietrza powyżej 0°C , a w zimie średnia miesięczna temperatura powietrza z reguły utrzymuje się powyżej -10°C . Opady często mają postać deszczu, a roczna suma opadów przekracza 500 mm. Flora tego regionu wyróżnia się obecnością dwóch gatunków roślin naczyniowych, a także stosunkowo dużym bogactwem gatunkowym mszaków i porostów.

2.2. Wyspa Króla Jerzego

2.2.1. Położenie i topografia

Wyspa Króla Jerzego (*King George Island*), nazywana również Waterloo (*Ostrow Waterloo*) lub Wyspa 25 Maja (*Isla 25 de Mayo*), zlokalizowana jest w Antarktyce Morskiej w Archipelagu Szetlandów Południowych (*South Shetland Islands*). Archipelag ten składa się z 15 większych wysp oraz licznych (około 100) małych wysepek i wynurzonych skał pochodzenia wulkanicznego. Wyspy te są częścią Grzbietu Scotia (*Scotia Ridge*) – podmorskiego grzbietu łączącego Półwysep Antarktyczny z Ameryką Południową. Wyspa Króla Jerzego jest największą wyspą archipelagu. Położona jest ona pomiędzy $61^{\circ}50'$ – $62^{\circ}15'S$ i $057^{\circ}30'$ – $059^{\circ}01'W$. Znajduje się w odległości około 770 km na południowy wschód od Ameryki Południowej, od której oddzielają ją wody Cieśniny Drake'a (*Drake Passage*), oraz około 160 km na północ od Półwyspu Antarktycznego, od którego oddziela ją Cieśnina Bransfielda (*Bransfield Strait*) (Ryc. 2).

Całkowita powierzchnia wyspy wynosi około 1310 km^2 , przy długości około 65 km i szerokości około 40 km. Ze względu na wcinające się głęboko w ląd zatoki, szerokość wyspy jest bardzo zmienna a jej linia brzegowa jest silnie urozmaicona. Północne wybrzeże (od strony Cieśniny Drake'a) stanowią wysokie, niedostępne klify skalne lub lodowe. W południowej części (od strony Cieśniny Bransfielda) zlokalizowane są cztery duże, głęboko wcinające się zatoki: Maxwella (*Maxwell Bay*), Admiralicji (*Admiralty Bay*), Króla Jerzego (*King George Bay*) i Sherratta (*Sherratt Bay*). Znaczącą część wybrzeży tych zatok stanowią płaskie, kamieniste plaże. Zatoka Admiralicji, na brzegu której położona jest Polska Stacja Antarktyczna im. Henryka Arctowskiego, jest największą zatoką Wyspy

Króla Jerzego oraz całego archipelagu. Ma ona charakter rozgałęzionego fiordu. Jej powierzchnia wynosi około 122 km², a długość linii brzegowej około 85 km.

Pod względem wysokościowym, Wyspa Króla Jerzego nie jest zbyt urozmaicona. Najwyższy punkt, osiągający 686 m n.p.m., znajduje się na kopule Lodowca Arctowskiego (*Arctowski Icefield*). Natomiast najwyższy nunatak (*Rolnicki Buttress*) osiąga wysokość jedynie 549 m n.p.m. W porównaniu z innymi wyspami archipelagu, wysokości te nie są duże. Na pobliskiej Wyspie Livingstona (*Livingston Island*), szczyty gór sięgają 1760 m n.p.m., a najwyższy szczyt archipelagu – góra Foster na Wyspie Smitha (*Smith Island*) – osiąga 2105 m n.p.m. (Rakusa-Suszczewski 1993, 1999; Ochyra 1998).

2.2.2. Klimat

Rejon Wyspy Króla Jerzego leży w strefie klimatu subpolarnego o silnych wpływach morskich, z cechami typowymi dla Antarktyki Morskiej – krótkie lato, niska temperatura powietrza, relatywnie wysokie opady i wilgotność, wysoki stopień zachmurzenia oraz silne, często huraganowe wiatry. W rejonie tym dominuje strefowa cyrkulacja atmosferyczna związana z przemieszczającymi się na wschód cyklonami w obrębie antarktycznej bruzdy niskiego ciśnienia. Warunki pogodowe zależą od rodzaju napływających mas powietrza. Adwekcja ze wschodu i południa przynosi mroźne powietrze pochodzące z rejonów Morza Weddella. Z kolei masy powietrza napływające z zachodu i północy są relatywnie cieplejsze (Kejna 1999; Marsz i Styszyńska 2000).

Średnia roczna temperatura powietrza utrzymuje się poniżej 0°C, dla Stacji Arctowskiego wynosi -1.7°C. Średnia temperatura najcieplejszych miesięcy (styczeń i luty) wynosi +2.4°C a miesiąca najchłodniejszego (lipiec) -6.8°C. Najwyższą temperaturę, +16.7°C, zanotowano w styczniu 1979 roku; najniższą, -32.3°C, w lipcu 1986 roku. Średnia

miesięczna powyżej 0°C utrzymuje się przez 4 miesiące – od grudnia do marca (Kejna 1999; Marsz i Styszyńska 2000). Na miesiące te przypada antarktyczne lato. Pozostałe miesiące, dla uproszczenia, można przyjąć za okres zimy.

Rozmarzanie gruntu w miesiącach letnich sięga nawet poniżej głębokości 1 m (Kejna i Láska 1999). Jednakże spadki temperatury poniżej 0°C zdarzają się również w najcieplejszych miesiącach letnich, w miesiącach zimowych występują natomiast ocieplenia powodujące odwilże. Tak więc, zarówno latem jak i zimą, występuje cykliczne zamarzanie i odmarzanie wierzchniej warstwy, wywołujące ruchy mrozowe gruntu. Ponieważ opady znacznie przekraczają parowanie, a wieczna zmarzlina utrudnia odpływ wody, wierzchnia warstwa gruntu jest silnie wysycona wodą.

Opady w tym rejonie Antarktyki są relatywnie duże. Roczna suma opadów, głównie w postaci śniegu, zazwyczaj przekracza 500 mm. Latem przeważają opady deszczu, chociaż zdarzają się także opady śniegu (Marsz i Styszyńska 2000).

Zróznicowanie topo- i mikroklimatyczne zależy od ekspozycji względem napływających mas powietrza i nasłonecznienia, a także od wysokości, wilgotności gruntu oraz innych lokalnych czynników (Kejna 1999). W słoneczne dni, ciemne skały mogą nagrzewać się do temperatury nawet powyżej 30°C, a płytkie zbiorniki i ciekły wodne do 17°C (Rakusa-Suszczewski 1999).

Istotnym elementem pogodowym są również bardzo silne, często huraganowe wiatry – w porywach przekraczające prędkość 70 m/s (250 km/h). Silne wiatry, nawet przy stosunkowo wysokiej temperaturze, powodują bardzo duże ochłodzenia. Przenosząc zmarznięty śnieg, drobne kryształki lodu, ziarna piasku czy nawet mniejsze kamienie powodują także mechaniczne uszkodzenia roślin.

W ciągu kilku ostatnich dziesięcioleci w Antarktyce Morskiej obserwuje się wyraźny wzrost temperatury powietrza (King 1994). W rejonie Wyspy Króla Jerzego średnia roczna temperatura powietrza, w okresie 1944–1996, wzrosła o 1.5°C (Kejna 1999). Konsekwencją ocieplenia jest postępująca regresja lodowców. Przyczyn tego zjawiska często upatruje się w wywołanym działalnością człowieka efekcie cieplarnianym i w globalnym ociepleniu. Jednak ostatnie badania wskazują, że obserwowana deglacjacja nie ma związku z działalnością człowieka. Proces deglacjacji Antarktyki trwa od przeszło 14 000 lat (Ingólfsson i in. 1998), a obecne tempo wycofywania się lodowców w Antarktyce Zachodniej utrzymuje się co najmniej od 7500 lat (Conway i in. 1999).

2.2.3. Szata roślinna

Wyspa Króla Jerzego w około 95% przykryta jest przez lodowce. Wolne od lodu przybrzeżne oazy oraz nunataki zajmują łącznie jedynie około 5% powierzchni wyspy. Znaczne obszary lądu wolnego od lodu pokryte są niestabilną zwietrzeliną skalną lub młodymi osadami polodowcowymi. To ubogie w biogeny podłoże, o charakterze gleb szkieletowych i mineralnych, uniemożliwia rozwój roślinności. Na wyższych wysokościach krajobraz przypomina pozbawioną roślinności pustynię. Jedynie na stabilnych powierzchniach skalnych występują nieliczne porosty, a w osłoniętych od wysuszającego wiatru szczelinach skalnych i u podnóża głazów również mszaki. Relatywnie bogata roślinność występuje wyłącznie w strefach przybrzeżnych, na glebach wzbogaconych w biogeny dzięki materii organicznej wynoszonej z morza, głównie przez zwierzęta (Zarzycki 1992, 1992; Ochyra 1998).

Roślinność wyspy jest typowa dla północnego obszaru Morskiej Antarktyki (Lewis-Smith 1984; Ochyra 1998). Tundra tego regionu jest bardzo uboga. Dominują tu

kryptogamy, głównie porosty i mszaki. Łącznie, na całej wyspie, odnotowano występowanie niewiele ponad 170 gatunków porostów (Jakobsen i Kappen 1988; Olech 1989, 1993), 61 gatunków mchów (Ochyra 1998) i 10 watrobowców (Ochyra i Vana 1989). Z roślin naczyniowych występują tu tylko 2 rodzime gatunki – *Deschampsia antarctica* oraz *Colobanthus quitensis*. Na terenie Stacji Arctowskiego, pojawiła się również *Poa annua* L., gatunek zawleczony w okresie funkcjonowania stacji (Zarzycki 1992, 1993; Olech 1996).

W większości wolny od lodu, zachodni brzeg Zatoki Admiralicji wyróżnia się szczególnie bogatą szatą roślinną (Ochyra 1998). Znajdują się tu również duże kolonie pingwinów, a także miejsca rozrodu lub wypoczynku innych gatunków ptaków i płetwonogich (Myrcha i in. 1991; Sierakowski 1991; Lesiński 1993).

Obszar Zatoki Admiralicji od dawna podlega intensywnej penetracji człowieka. Na wybrzeżu znajdują się liczne, pochodzące z początku XX wieku, pozostałości po wielorybnikach (Kitel 2000). Obecnie, zlokalizowane są tu dwie całoroczne stacje badawcze – w tym Stacja Arctowskiego – oraz trzy stacje letnie. Zatoka ta jest także licznie odwiedzana przez turystów (Ciaputa i Salwicka 1997).

Biorąc pod uwagę szczególne walory tego rejonu Antarktyki, jego znaczenie naukowe i historyczne, zachodni brzeg Zatoki Admiralicji objęto ochroną w ramach antarktycznego systemu Rejonów Specjalnych Zainteresowań Naukowych. W celu ograniczenia negatywnych oddziaływań człowieka, utworzono tu tzw. SSSI nr 8 (*Site of Special Scientific Interest no. 8*) (Bonner i Lewis-Smith 1985; Rakusa-Suszczewski 1999).

3. Metody badań

Badania terenowe prowadzono w okresie od grudnia 1995 do grudnia 1996 roku w czasie pobytu w Polskiej Stacji Antarktycznej im. Henryka Arctowskiego (62°10' S, 058°30' W), w trakcie XX Wyprawy Antarktycznej Polskiej Akademii Nauk. Stacja Arctowskiego położona jest w Antarktyce Morskiej, w Archipelagu Szetlandów Południowych na Wyspie Króla Jerzego (*King George Island*), na Przylądku Thomasa (*Thomas Point*) – zachodni brzeg Zatoki Admiralicji.

Podczas wyprawy realizowano program „Zmienność antarktycznych ekosystemów strefy przybrzeżnej”, będący częścią opracowanego przez SCAR (*Scientific Committee on Antarctic Research*) międzynarodowego projektu badań: „Ekologia antarktycznej strefy przybrzeżnej i szelfowej” CS-EASIZ (*Coastal and Shelf Ecology of the Antarctic Sea-Ice Zone*) (Barcikowski 1998). Badania realizowane przez autora stanowią integralną część tych programów. Jednocześnie są one kontynuacją i rozwinięciem zespołowych badań nad funkcjonowaniem antarktycznych ekosystemów lądowych, realizowanych pod kierunkiem Prof. Kazimierza Zarzyckiego w latach 1987–90 podczas XII i XIII Wyprawy Antarktycznej do Stacji H. Arctowskiego (Zarzycki 1992, 1993; Zarzycki i Barcikowski 1993; Barcikowski i Gutowska 1999; Barcikowski i Zarzycki 1999; Barcikowski i in. 1999).

Podczas pobytu w Stacji Arctowskiego wykonano pomiary pokrycia i zebrano próbki biomasy. Całość zebranego materiału roślinnego – po wysuszeniu i zabezpieczeniu – została przewieziona do Polski, gdzie przeprowadzono dalsze, szczegółowe analizy.

3.1. Zbiór materiału

Obserwacje składu gatunkowego zbiorowisk roślinnych oraz strategii życiowych roślin, prowadzono na transekcie przebiegającym przez kolonię pingwinów białobrewych (*Pygoscelis papua*), wyznaczonym podczas XII Wyprawy Antarktycznej przez zespół kierowany przez prof. Kazimierza Zarzyckiego. Transekt ten zlokalizowany jest w pobliżu Stacji Arctowskiego, na współczesnych morenach polodowcowych znajdujących się na północ od Lodowca Ekologii, w obrębie obszaru chronionego SSSI nr 8 (Ryc. 3).

Ponieważ teren badań zlokalizowany jest w obrębie obszaru chronionego, dlatego maksymalnie ograniczono liczbę zbieranych próbek. Niewielka ilość pobranego materiału roślinnego podyktowana była wymogami ochrony zasobów Antarktyki, wynikającymi z zatwierdzonego przez Układ Antarktyczny i ratyfikowanego przez Polskę „Protokołu o Ochronie Środowiska Antarktycznego do Układu Antarktycznego” (*Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty*). Aneks II „Ochrona antarktycznej fauny i flory” (*Conservation of Antarctic Fauna and Flora*), Artykuł 3 „Ochrona rodzimej fauny i flory” (*Protection of Native Fauna and Flora*) zakazuje zbierania rodzimej flory (w tym grzybów i porostów) oraz ich propagul w ilościach mogących wpłynąć na ich rozmieszczenie i liczebność (Anonim 1993, za Bednarek-Ochyra i in. 2000).

Długość całego transektu, od podnóża moreny z kolonią pingwinów do wycofującego się Lodowca Ekologii, w grudniu 1996 roku, wynosiła 493 m. Na transekcie tym – poczynając od miejsca gniazdowania pingwinów, a kończąc na ubogiej tundrze na przedpolu Lodowca Ekologii – wyznaczono 22 powierzchnie badawcze (= płyty roślinności), reprezentujące różne typy zbiorowisk roślinnych (Ryc. 3). Wytypowanie płyt roślinności i ich granic nie sprawiało kłopotów, gdyż w badanym terenie ugrupowania roślin tworzą wyraźne, łatwe do wizualnego odróżnienia zbiorowiska roślinne.

Ze względu na duże urozmaicenie morfologiczne terenu, granice płatów roślinności zazwyczaj pokrywały się z formami terenu, takimi jak: podnóża czy grzbiety moren, urwiste osuwające się zbocza, potoki. Przy wyznaczaniu płatów roślinności kierowano się również, prowadzonymi na tym samym transekcie, rezultatami wcześniejszych badań (np. Zarzycki i Barcikowski dane niepubl.; Olech 1998).

Wielkość powierzchni badawczych była bardzo zróżnicowana – zależnie od morfologii terenu wahała się od około 10 do ponad 100 m². Dokładnej wielkości poszczególnych powierzchni nie określano, ponieważ założono, że nie istnieje zależność pomiędzy powierzchnią badanego płatu roślinności a liczbą występujących gatunków. Przyjmując takie założenie kierowano się tym, że rośliny rozważanych gatunków odznaczają się małymi rozmiarami. W Antarktyce tworzą one zbiorowiska roślinne na niewielkich, kilkumetrowych lub nawet mniejszych powierzchniach. Z tego względu uznano, że wielkość wszystkich wytypowanych powierzchni badawczych jest wystarczająco duża, by zagwarantować rozwój roślin wszystkich gatunków, które – potencjalnie – mogłyby wystąpić w danych warunkach środowiskowych.

3.2. Pomiar pokrycia i biomasy

Na każdej powierzchni badawczej określono skład gatunkowy i średnie procentowe pokrycie każdego gatunku, rezultaty zestawiono w Tab. 1. Oszacowano też biomasę poszczególnych gatunków oraz zbiorowisk roślinnych.

Pokrycie mierzono jako procentowy udział poziomego rzutu części nadziemnych roślin danego gatunku, w stosunku do całkowitej powierzchni próbnika – to jest metodą projektywnego pokrycia. Pokrycie określano wizualnie, porównując wielkość powierzchni pokrytej – w obrębie próbnika – przez rośliny danego gatunku z wcześniej przygotowanym wzorcem. Wzorec ten (kształtem i wielkością odpowiadający stosowanemu próbnikowi) był skonstruowany w ten sposób, że porównując powierzchnię – pokrytą przez rośliny – z odpowiednią powierzchnią wzorca, można było od razu odczytać procent pokrycia. Podczas każdego pomiaru, pokrycie oceniano z dokładnością: 5% dla gatunków o pokryciu 10–90%, 1% dla gatunków o pokryciu 1–10% i z dokładnością 0.1% dla gatunków o pokryciu poniżej 1%. Średnie pokrycie określano na podstawie 50 losowych pomiarów. Tylko w przypadku powierzchni nr 22, ze względu na małe pokrycie, wykonano 200 pomiarów. Wszystkie pomiary wykonano przy użyciu metalowego próbnika o powierzchni 400 cm^2 ($1/25\text{ m}^2$). W przypadku zbiorowisk roślinnych tundry antarktycznej, ze względu na małe rozmiary roślin, próbnik o takiej powierzchni jest wystarczająco duży do tego typu pomiarów (Gimingham i Lewis-Smith 1970; Lewis-Smith 1988).

Następnie na każdej powierzchni badawczej zebrano materiał roślinny do określenia biomasy. Materiał roślinny pobierano przy użyciu metalowych próbników o powierzchni 400 cm^2 ($1/25\text{ m}^2$), 28.26 cm^2 , 7.84 cm^2 lub 4.52 cm^2 , w zależności od wielkości jednogatunkowych płatów. Tam, gdzie było to możliwe, materiał roślinny zebrano z jednogatunkowych płatów o pokryciu 100%, stosując próbki o powierzchni 28.26 cm^2

i 7.84 cm² (*Deschampsia antarctica* oraz niektóre mchy) oraz 4.52 cm² (skorupiaste porosty epilityczne). Tam, gdzie zebranie materiału z jednogatunkowych płatów nie było możliwe, określano procentowe pokrycie gatunków w obrębie próbnika, a następnie zbierano całość materiału w jego obrębie. Ponadto, w przypadku *Colobanthus quitensis*, mierzono średnicę zbieranych kęp z dokładnością do 1 mm.

Zebrany materiał roślinny posortowano na gatunki i różne frakcje biomasy.

W przypadku roślin naczyniowych oraz mchów wydzielono biomasę zieloną (= fotosyntetyzującą) i niezieloną (= nefotosyntetyzującą). W przypadku roślin naczyniowych wyróżniono dodatkowo biomasę generatywną. Dla *Deschampsia antarctica*, za biomasę generatywną przyjęto, całą biomasę wiech łącznie z nasionami; dla *Colobanthus quitensis* całe owocostany z nasionami. Natomiast w przypadku porostów oraz glonów i sinic oznaczono biomasę całkowitą z podziałem na gatunki. Przy czym przyjęto, że w przypadku glonów i sinic biomasa zielona równa jest biomacie całkowitej. Natomiast w przypadku porostów biomasa fotosyntetyczna wynosi 20% ich całkowitej biomasy – sposób oszacowania tej wartości przedstawiono w rozdz. 3.3.

Materiał roślinny suszono w temperaturze 85°C przez okres 48 godzin do stałej wagi, a następnie ważono z dokładnością do 0.0001 g. Uzyskane wartości suchej masy (w oparciu o dane procentowego pokrycia) posłużyły do określenia, dla każdej powierzchni badawczej, średniej biomasy roślinności, z podziałem na wyróżnione frakcje.

Biomasę zbiorowisk roślinnych obliczono w oparciu o zmodyfikowaną metodę Traczyka (1967). Metoda ta pozwoliła na określenie biomasy roślinności przy wykorzystaniu niewielkiej ilości zebranego materiału. Podobna metoda oceny biomasy była również stosowana w innych badaniach antarktycznych zbiorowisk roślinnych i oceniona była jako efektywna (np. Davis 1981).

W celu przeanalizowania różnych aspektów stanu biomasy, dla danej powierzchni obliczono średnią biomasę każdego gatunku (tj. całkowitą biomasę nadziemną, biomasę zieloną i niezieloną), na jednostkę powierzchni (1 m^2) przy pokryciu 100%. Następnie uzyskaną wartość przeliczono na dwa różne sposoby, mnożąc przez:

- (1) średnie pokrycie danego gatunku na całej badanej powierzchni – poprzez zsumowanie tych wartości uzyskano biomasę zbiorowiska roślinnego na danej powierzchni badawczej;
- (2) średnie pokrycie danego gatunku w zwartych płatach zbiorowiska roślinnego o pokryciu 100% – pozwoliło to na wyeliminowanie z analizy wszystkich, niezajętych przez rośliny przestrzeni i tym samym uzyskanie biomasy zwartych płatów zbiorowiska roślinnego.

Poprzez zsumowanie wartości biomasy oszacowanych dla poszczególnych gatunków, odpowiednio metodą (1) i (2), otrzymywano całkowitą biomasę nadziemną oraz odpowiednią frakcję biomasy (zieloną lub niezieloną) dla zbiorowiska roślinnego na danej powierzchni badawczej.

3.3. Pomiar wielkości aparatu fotosyntetycznego

Pod pojęciem aparatu fotosyntetycznego (AF) rozumie się tę część rośliny, która asymiluje dwutlenek węgla w procesie fotosyntezy. W praktyce badawczej, wielkość AF określa się mierząc wielkość tkanki zielonej (fotosyntetyzującej), wyrażoną w kategoriach: biomasy zielonej, powierzchni asymilacyjnej lub zawartości chlorofilu (Barcikowski 1994). W tej pracy, wielkość aparatu fotosyntetycznego szacowano na podstawie pomiaru biomasy zielonej.

W celu określenia wielkości biomasy fotosyntetyzującej porostów wykonano pomiary chlorofilu dla 5 najliczniej występujących gatunków porostów, to jest *Acaraspora macrocyclos*, *Amandinea coniopsis*, *Buellia falclandica*, *Caloplaca sublobulata* oraz *Usnea antarctica* (Smykla, dane niepubl.). Pomiary te wykonano zgodnie z metodą przyjętą przez Barcikowskiego i Loro (1997, 1999). Zawartość chlorofilu w biomase całkowitej porostów była w przybliżeniu pięciokrotnie niższa niż w przypadku przeciętnej wartości dla biomasy zielonej *Deschampsia antarctica*, mchów i glonu *Prasiola crispa* (Tab. 2). Dlatego za biomasę fotosyntetyczną porostów (w przypadku wszystkich gatunków) przyjęto 20% ich całkowitej biomasy. Generalnie, w porostach proporcja biomasy grzybów do biomasy glonów jest bardzo zróżnicowana, w zależności od taksonu i warunków środowiskowych. Jednak, w większości przypadków, ilość glonów jest od 3 do 10 razy mniejsza niż grzybów (Richardson 1973). Jak widać, przyjęta w tej pracy wielkość biomasy fotosyntetycznej w porostach jest zgodna z tymi mieści się w granicach przeciętnych proporcji poszczególnych komponentów plech porostów.

3.4. Analiza florystyczna

Mchy oznaczano według klucza Ochyry (1998). Przy oznaczaniu porostów korzystano z kilku różnych źródeł (np. Redón 1985; Stenroos 1993; Øvstedal i Lewis-Smith 2001).

Oznaczenia taksonów dodatkowo zweryfikowano korzystając z kolekcji porostów antarktycznych znajdującej się w zielniku lichenologicznym Instytutu Botaniki UJ (KRA-L).

Głony, tworzące na powierzchni gruntu „maty”, zostały zidentyfikowane kierując się informacją ustną prof. J. Komárka i prof. M. Olech (por. też Olech 1998). Oznaczenie roślin naczyniowych, występujących na badanych powierzchniach, nie sprawiło kłopotu, ponieważ (jak wcześniej wspomniano) w Antarktyce występują tylko dwa rodzime gatunki – *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis* (Greene i Greene 1963).

Zebrany materiał roślinny został zdeponowany w zielniku Instytutu Botaniki PAN im. W. Szafera w Krakowie (KRAM, KRAM-B i KRAM-L).

3.5. Analiza fitosocjologiczna

3.5.1. Subiektywna klasyfikacja zbiorowisk roślinnych

Na wstępie przeprowadzono subiektywną klasyfikację zbiorowisk w oparciu o kryteria zaproponowane przez Gimingham i Lewis-Smith (1970), z uwzględnieniem późniejszych zmian Longtona (1979). Głównymi kryteriami, stosowanymi w tej klasyfikacji, są: formy wzrostu, skład florystyczny i dominacja gatunków.

Niższe jednostki – socjacje – wyróżniane są na podstawie dominacji jednego lub kilku gatunków, natomiast wyższe – formacje – wyróżniane są na podstawie kryteriów fizjonomicznych. W systemie tym, na podstawie dominującej formy wzrostu, asocjacje łączone są w subformacje. Te z kolei, w zależności od tego, która grupa roślin (kryptogamy czy rośliny naczyniowe) stanowi zasadniczy zręb zbiorowiska, grupuje się w dwie formacje – formację roślin zarodnikowych i formację roślin naczyniowych (Gimingham i Lewis-Smith 1970; Longton 1979; Ochyra 1984, 1998). Chociaż oparte na formach wzrostu, formacje i subformacje charakteryzują pewne określone typy siedlisk. Jak wykazały badania (Gimingham i Birse 1957; Gimingham i Lewis-Smith 1971), w przypadku mchów istnieje korelacja pomiędzy formą wzrostu a warunkami środowiska. Również w przypadku porostów przyjmuje się, że formy wzrostu są adaptacją do warunków środowiskowych (Jahns 1988).

Aktualnie, system klasyfikacji Giminghama i Lewis-Smitha (1970) jest powszechnie stosowany do opisu zbiorowisk roślinnych w Antarktyce (np. Lewis-Smith i Gimingham 1976; Longton 1973, 1979, 1988; Lewis-Smith 1988; Ochyra 1998; Winkler 2000). Dlatego, również w tym opracowaniu, klasyfikację zbiorowisk przeprowadzono w oparciu o ten system.

3.5.2. Klasyfikacja numeryczna

W celu obiektywnego wyróżnienia typów zbiorowisk roślinnych przeprowadzono hierarchiczną klasyfikację numeryczną. W oparciu o analizę skupień (CLA – *Cluster Analysis*) wykonano klasyfikację aglomeracyjną $n = 20$ powierzchni badawczych. Ze względu na ubóstwo florystyczne zbiorowisk antarktycznych i ekstremalne warunki, wiele gatunków ma szeroką amplitudę ekologiczną i stanowi składnik szeregu odmiennych zbiorowisk. Z tego powodu dane jakościowe słabo różnicują zbiorowiska roślinne. Dlatego grupowanie przeprowadzono wyłącznie w oparciu o dane ilościowe, to jest średnie pokrycie.

Wyniki klasyfikacji numerycznej mogą być bardzo odmienne, w zależności od zastosowanej metody aglomeracji czy też miary podobieństwa (Anderson i Clements 2000). Dlatego klasyfikację przeprowadzono w oparciu o dwie różne, powszechnie stosowane, metody: (1) metodę „najmniejszej wariancji” przy zastosowaniu jako miary podobieństwa kwadratu odległości euklidesowej oraz (2) metodę „nieważonej średniej odległości między parami z grup” (UPGMA) przy zastosowaniu jako miary podobieństwa kwadratu odległości cięciwowej. Obie metody uważane są za bardzo efektywne (por. Jongman i in. 1995).

Metoda „najmniejszej wariancji” (*minimum variance*) – nazywana również metodą Warda od nazwiska jej twórcy (Ward 1963) lub metodą „grupowania na podstawie sumy kwadratów” (*sum-of-squares cluster*; Orłóci 1967, 1978) – zmierza do minimalizacji sumy kwadratów w obrębie tworzonych skupień. Jej ograniczeniem jest to, że zmierza do tworzenia skupień o małej wielkości (StatSoft 1997: 3166). Jednak w przypadku analizowanych danych, ze względu na małą liczebność próby, ograniczenie to jest nieistotne.

Miarą podobieństwa w metodzie Warda jest kwadrat odległości euklidesowej. Ludwig i Reynolds (1988) zwracają uwagę na ograniczenia tej powszechnie stosowanej miary podobieństwa i zalecają stosowanie relatywnych miar podobieństwa lub transformację

danych. Dlatego przed analizą dane poddano transformacji pierwiastka kwadratowego. W ten sposób, większa waga nadawana jest relatywnym proporcjom gatunków, a w konsekwencji mniejsza absolutnym danym ilościowym. W przypadku analizowanych danych wydaje się to właściwe, gdyż bezwzględna wartość pokrycia poszczególnych gatunków w znacznej mierze warunkowana jest całkowitym pokryciem na powierzchni badawczej, którego wartość waha się w bardzo szerokim zakresie: od 2.38% do 106.8%.

W metodzie „nieważonej średniej odległości między parami z grup” (UPGMA, *average-linkage*; Sneath i Sokal 1973; Jongman i in. 1995), podobieństwa pomiędzy grupami równe są średniemu podobieństwu między wszystkimi obiektami należącymi do dwóch porównywanych grup, dzięki czemu każdy element grupy (= powierzchnia badawcza) ma jednakowy wpływ na wielkość podobieństwa międzygrupowego. Kierując się sugestiami Ludwiga i Reynoldsa (1988) oraz Jongmana i in. (1995), przy klasyfikacji zastosowano relatywną miarę podobieństwa – kwadrat odległości cięciwowej (*squared chord distance*).

3.6. Analiza gradientowa

W celu ustalenia głównych gradientów środowiskowych przeprowadzono analizę porządkowania, wykorzystując metodę nietendancyjnej analizy korespondencji (DCA – *Detrended Correspondence Analysis*; Hill i Gauch 1980). Metoda ta, jako bardzo efektywna, powszechnie zalecana jest do pośredniej analizy gradientów środowiskowych, kształtujących zróżnicowanie zbiorowisk roślinnych (Hill i Gauch 1980; Gauch 1986; Digby i Kempton 1991; van Groenewoud 1992; Jongman i in. 1995; Ejrneas 2000).

Analizę DCA przeprowadzono w oparciu o macierz *gatunki × powierzchnie badawcze*, dla próby liczącej 20 powierzchni badawczych ($n = 20$). Przy analizie pominięto, całkowicie pozbawione roślinności, dwie powierzchnie badawcze zlokalizowane na terenie kolonii pingwinów (powierzchnie 3 i 11). Ze względu na niewielką liczbę analizowanych powierzchni badawczych oraz ich ubóstwo florystyczne nie pominięto w analizie gatunków rzadkich, jak to jest zwykle postulowane (Gauch 1986) lecz uwzględniono wszystkie gatunki stwierdzone na powierzchniach badawczych, niezależnie od ich frekwencji i udziału w pokryciu.

Przeprowadzono cztery odrębne analizy DCA, biorąc pod uwagę, kolejno, cechę jakościową (dane typu obecny–nieobecny) oraz następujące cechy ilościowe: (1) średnie procentowe pokrycie roślinności, (2) biomasę nadziemną i (3) biomasę zieloną.

3.7. Różnorodność zbiorowisk roślinnych

W celu sprawdzenia, w jaki sposób gradienty środowiskowe kształtują bogactwo i różnorodność gatunkową zbiorowisk, określono wskaźniki różnorodności i równomierności poszczególnych powierzchni badawczych. Różnorodność gatunkową zbiorowisk, zgodnie z zaleceniem Ludwiga i Reynoldsa (1988), określono w oparciu o serię wskaźników różnorodności Hilla – N_0 , N_1 i N_2 (*diversity numbers*; Hill 1973), oraz w oparciu o wskaźnik równomierności (E_5), znany jako zmodyfikowany wskaźnik Hilla (*modified Hill's ratio*; Ludwig i Reynolds 1988). Wskaźniki różnorodności Hilla (N_0 , N_1 i N_2) oznaczają: całkowitą liczbę gatunków (N_0) oraz liczbę gatunków obfitych (N_1 ; *abundant species*) i bardzo obfitych (N_2 ; *very abundant species*). Dla celów niniejszej pracy, obfitość gatunków wyrażono w kategoriach procentowego pokrycia.

Wskaźniki różnorodności (N_1 i N_2) oraz wskaźnik równomierności (E_5) obliczono według następujących wzorów:

$$N_1 = e^{H'}$$

$$N_2 = \frac{1}{\lambda}$$

$$E_5 = \frac{N_2 - 1}{N_1 - 1}$$

gdzie H' to indeks Shanona, natomiast λ to indeks Simpsona (por. Ludwig i Reynolds 1988).

3.8. Metody analizy statystycznej

Analizę gradientową (DCA) i analizę skupień (CLA) wykonano przy użyciu pakietu programów MVSP 3.1 (*Multi-Variate Statistical Package*; Kovach 1998).

Istotność różnicy pomiędzy miarami tendencji centralnej dwu prób badano za pomocą nieparametrycznego testu U Manna-Whitneya. Siłę związku między dwoma cechami badano wykorzystując współczynnik korelacji Pearsona r , istotność r testowano za pomocą testu t Studenta. Hipotezy zerowe falsyfikowano na poziomie istotności $\alpha = 0.05$. Te analizy statystyczne wykonano przy użyciu programu STATISTICA 5.1 (StatSoft 1997).

4. Rezultaty

4.1. Charakterystyka florystyczna

W wyniku przeprowadzonych badań, na analizowanym transekcie stwierdzono występowanie 34 gatunków, w tym: 2 gatunków roślin kwiatowych, 11 gatunków mchów, 18 gatunków porostów (grzybów zlichenizowanych), 1 gatunku glonu oraz 2 gatunków sinic (Tab. 3). W przypadku glonów uwzględniono jedynie te gatunki, których plechy tworzą na powierzchni gruntu wyraźne, duże „maty”. Zgodnie z tradycyjnym ujęciem, porosty, jako organizmy autotroficzne, zaliczono w dalszych rozważaniach do roślin. Podobnie, glony i sinice traktowano łącznie jako jednorodną grupę.

Spośród stwierdzonych porostów, cztery gatunki – *Buellia falclandica* Darb, *Cladonia galindezii* Øvstedal, *Lecanora flotowiana* Spreng. i *Rinodina olivaceobrunnea* Dodge & Baker – nie były dotychczas podawane z rejonu Zatoki Admiralicji (Jacobsen i Kappen 1988; Olech 1989). Dwa spośród tych gatunków zebrane jednak były w tym rejonie w trakcie wcześniejszych badań (*Cladonia galindezii*: Ochyra 4913/79, *Rinodina olivaceobrunnea*: Ochyra 2164/80 i 2204/80; por. Øvstedal i Lewis-Smith 2001).

4.2. Klasyfikacja zbiorowisk roślinnych

4.2.1. Klasyfikacja subiektywna

W klasyfikacji subiektywnej wykorzystano płaty roślinności, występujące na 20 powierzchniach badawczych. Dwie powierzchnie (nr 3 i 11), zlokalizowane na terenie aktywnych kolonii pingwinów, były pozbawione roślinności, dlatego nie zostały uwzględnione w tej klasyfikacji.

Na badanym transekcie wyróżniono 2 formacje, 5 subformacji oraz 8 socjacji należących do 6 asocjacji (Tab. 4). Z punktu widzenia kryteriów zastosowanej klasyfikacji, prawie we wszystkich przypadkach, płaty roślinności występujące na badanych powierzchniach były jednorodne. Tylko na powierzchni nr 7 stwierdzono występowanie fragmentów roślinności należących do dwóch różnych socjacji, które zaliczone zostały do dwóch różnych asocjacji.

4.2.2. Klasyfikacja numeryczna

Tę klasyfikację oparto na 20 powierzchniach badawczych. Rezultaty uzyskane przy zastosowaniu metody Warda (Ryc. 4.A), jak i metody UPGMA (Ryc. 4.B) okazały się bardzo podobne: w badanym materiale dało się wyróżnić 5 grup powierzchni, reprezentujących odmienne typy zbiorowisk.

Pierwsza grupa zawiera powierzchnie, na których występowały płaty zaliczone do socjacji *Prasiola crispa*. Grupa druga – powierzchnie z socjacją *Deschampsia antarctica*. Z kolei grupa trzecia, zawiera zaliczoną do subformacji mszarów dywanowych, asocjację *Sanionia uncinata* oraz, wchodzącą w skład subformacji drobnych mchów darniowych i poduszkowych, asocjację *Ceratodon–Brium*. Grupa czwarta obejmuje powierzchnie z subformacją makrolichenes (asocjacja *Usnea*), natomiast grupę piątą stanowią powierzchnie z socjacją *Deschampsia antarctica–Colobanthus quitensis*.

Rezultaty, uzyskane za pomocą klasyfikacji numerycznej są zbieżne z rezultatami klasyfikacji subiektywnej (por. Tab. 4; Ryc. 4.A & B i 5). W sumie wyróżniono w ten sposób 6 grup powierzchni badawczych, łącznie z pozbawionymi roślinności powierzchniami 3 i 11 zlokalizowanymi na terenie aktywnych kolonii pingwinów (Tab. 1). Grupy te – jak można z dużym prawdopodobieństwem sądzić na podstawie wyników analizy fitosocjologicznej – charakteryzują się odmiennymi warunkami środowiskowymi.

4.3. Analiza gradientowa

Pośrednia analiza gradientowa DCA, dla różnych cech ilościowych (średnie pokrycie, biomasa nadziemna i biomasa zielona), dała bardzo zbliżone rezultaty. Dla I osi DCA, wartości własne (*eigenvalue*) i długości gradientów były niemal identyczne, podczas gdy dla kolejnych osi, wartości te były bardziej zróżnicowane. Natomiast dla cechy jakościowej (= obecność gatunków) uzyskano wynik odmienny – wartość własna i długość gradientu dla I osi DCA były dwukrotnie niższe niż w przypadku cech ilościowych (Tab. 5).

Korelacja pomiędzy wartościami dla I osi DCA (*DCA scores*) – dla wszystkich cech ilościowych i cechy jakościowej – była bardzo wysoka i istotna statystycznie. W przypadku II osi DCA, dla cech ilościowych, korelacje te były niższe, ale również istotne statystycznie. Natomiast wartości dla II osi DCA, uzyskane w oparciu o cechę jakościową nie były skorelowane z wartościami uzyskanymi dla cech ilościowych (Tab. 6). Wynik ten wskazuje, że uporządkowanie powierzchni badawczych, zarówno dla cech ilościowych, jak i cechy jakościowej, w stosunku do I osi DCA, było niemal identyczne.

Oszacowanie pokrycia oparte jest na relatywnie dużej liczbie pomiarów, dlatego można założyć, że wykonane pomiary mają stosunkowo mały błąd losowy. W związku z tym, średnia wartość pokrycia stanowi przypuszczalnie dobre przybliżenie nieznanego parametru populacji statystycznej. Natomiast w przypadku biomasy mamy do czynienia z inną sytuacją. Szacunki wartości tej cechy oparte są na nielicznych próbach, dlatego trzeba liczyć się z tym, że będą narażone na błędy losowe. W efekcie, cechować je będzie mały stopień dokładności.

Biorąc pod uwagę, że oceny pokrycia cechuje większa dokładność niż oceny biomasy oraz fakt, że rezultaty ordynacji z wykorzystaniem obu tych cech były bardzo

podobne, dalszą (przedstawioną poniżej) analizę wzorców roślinności wzdłuż gradientów środowiskowych oparto wyłącznie na rezultatach uzyskanych dla średniego pokrycia.

Jak już wspomniano, w przypadku I osi DCA, wartość własna jest relatywnie duża, natomiast dla kolejnych osi, wartości własne są znacząco mniejsze (Tab. 5). Wynik ten sugeruje, że rozmieszczenie roślinności na badanym transekcie determinowane jest przez jeden główny gradient środowiskowy (Ryc. 5). Natomiast pozostałe gradienty środowiskowe mają dużo mniejsze znaczenie w kształtowaniu składu gatunkowego zbiorowisk roślinnych na powierzchniach badawczych.

Zmiany składu florystycznego wzdłuż I osi DCA wskazują, że zbiorowiska roślinne rozpatrywane wzdłuż wyznaczonego gradientu – tworzą kontinuum, a podstawowym kryterium wyróżniającym poszczególne zbiorowiska są gatunki dominujące (Tab. 1; Ryc. 6). Wzdłuż gradientu wyznaczonego przez I oś DCA, z jednej strony, skrajne pozycje zajmują powierzchnie badawcze zdominowane przez nitrofilny glon *Prasiola crispa*, zlokalizowane tuż przy koloni pingwinów. Na przeciwległym końcu I osi DCA, zlokalizowane są powierzchnie badawcze oddalone od koloni, zdominowane przez porosty. Pozycje pośrednie zajmują odpowiednio: zbiorowiska muraw *Deschampsia antarctica*, zbiorowiska mszarów dywanowych oraz zbiorowiska drobnych mchów darniowych i poduszkowych (Tab. 1).

Na kolejnych powierzchniach badawczych, uszeregowanych wzdłuż gradientu wyznaczonego przez I oś DCA, udział procentowy *Prasiola crispa* w pokryciu maleje od wartości 99.6% do 0%. Natomiast w przypadku porostów (łącznie wszystkie gatunki) udział procentowy w pokryciu rośnie od wartości 0% do 72.6% (Ryc. 5). Korelacja pomiędzy wartościami I osi DCA i relatywnym pokryciem *P. crispa* z jednej strony, a relatywnym

pokryciem porostów z drugiej strony, jest bardzo duża (odpowiednio, $r = -0.82$ i $r = 0.82$; w obu przypadkach $p < 0.001$, $n = 20$).

Takie uporządkowanie powierzchni badawczych – i skorelowane z nim zmiany florystyczne wzdłuż I osi DCA – sugerują, że na badanym transekcie głównym czynnikiem determinującym skład gatunkowy roślinności jest stężenie i dostępność biogenów. Czynniki ten powiązany jest bezpośrednio z obecnością kolonii pingwinów oraz działalnością życiową tych ptaków.

Do grupy podlegającej najsilniejszym oddziaływaniom kolonii pingwinów (grupa 1; Tab. 1, Ryc. 5), zaliczono powierzchnie badawcze zlokalizowane w bezpośrednim sąsiedztwie kolonii tych ptaków (powierzchnie 2, 4, 10 i 12; grupa A) oraz powierzchnie zlokalizowane w zagłębieniach terenu gdzie spływa guano i zawarte w nim biogeny, to jest – u podnóża moren z koloniami pingwinów (powierzchnie 8 i 14; grupa B). Średnie pokrycie *Prasiola crisper* na powierzchniach grupy A było istotnie niższe niż na powierzchniach grupy B (odpowiednio, 47.4% i 67.7%; $z = -7.3$, $p < 0.001$; jednostronny test *U* Manna-Whitneya dla dużych prób). Powstaje zatem pytanie, czy mniejsze pokrycie *Prasiola crisper* na powierzchniach, zlokalizowanych bezpośrednio przy kolonii pingwinów (grupa A), jest rezultatem toksycznego działania nadmiaru biogenów, czy też istnieje jakaś inna przyczyna. Na powierzchniach grupy A, obserwowano stałą obecność pingwinów, lub ich świeże tropy, natomiast na powierzchniach grupy B nie obserwowano stałej obecności pingwinów. Wydaje się też, że – ze względu na morfologię terenu – powierzchnie grupy B mogły odznaczać się większą wilgotnością podłoża. Po opadach, oraz podczas topnienia śniegu, na powierzchniach tych tworzyły się zastoiska wody. Te obserwacje sugerują, że w skali lokalnej – oprócz stężenia i dostępności biogenów – czynnikiem kształtującym

roślinność może być również mechaniczne niszczenie roślin przez pingwiny (w wyniku wydeptywania) lub wilgotność podłoża.

Przypuszczalnie, wilgotność podłoża jest również czynnikiem kształtującym skład gatunkowy roślinności w warunkach umiarkowanego oddziaływania kolonii pingwinów (grupa 4 i 5; Tab. 1, Ryc. 5). Czynnikiem ten wydaje się korelować z I osią DCA. Świadczą o tym zmiany w pokryciu udziału różnych form wzrostu mchów. W grupach 4 i 5, na kolejnych powierzchniach badawczych uszeregowanych wzdłuż I osi DCA, maleje udział mchów dywanowych (*Sanionia uncinata*), związanych z wilgotnym podłożem.

Równocześnie rośnie udział mchów darniowych i poduszkowych (*Brium*, *Ceratodon*, *Polytrichastrum*, *Polytrichum*, *Syntrychia*), a także porostów. Takie zmiany form wzrostu mchów, a także równoczesny wzrost udziału porostów sugerują korelację z malejącą wilgotnością podłoża.

W porównaniu z I osią DCA, oś II oraz kolejne osie, wyjaśniają niewielki procent zmienności. Dlatego nie można jednoznacznie wskazać, jakie czynniki środowiskowe odpowiadają wyznaczonym przez nie gradientom, chociaż uporządkowanie powierzchni badawczych względem II osi sugeruje, że oś ta może korelować z intensywnością zaburzeń (*sensu* Grime 1979: 39). Za taką interpretacją przemawia uporządkowanie powierzchni badawczych podlegających najmniejszym oddziaływaniom koloni pingwinów (grupa 5; Ryc. 5). Skrajne pozycje zajmują z jednej strony powierzchnie badawcze zlokalizowane na niestabilnych, osuwających się zboczach moren (grupa 5b, powierzchnie 18 i 21) lub w miejscu które jeszcze kilkanaście lat wcześniej pokryte było przez lodowiec (grupa 5b, powierzchnia 22). Z kolei, na przeciwległym krańcu, znajdują się powierzchnie o podłożu ustabilizowanym (grupa 5a, powierzchnie 15, 19 i 20). O stabilnym charakterze podłoża na

tych powierzchniach świadczy duży udział w pokryciu porostów (Tab. 1; Ryc. 7.A), które – ze względu na wolny wzrost – mogą się rozwijać jedynie na takim podłożu.

Zarówno wyniki klasyfikacji numerycznej, jak i rezultaty ordynacji DCA, wskazują na odrębność florystyczną powierzchni ukształtowanych w warunkach oddziaływania zaburzeń (grupa 5b; Ryc. 4.A & B i 5). Na powierzchniach badawczych podlegających silnym zaburzeniom, spowodowanym niestabilnością podłoża, oraz na przedpolu wycofującego się lodowca, pokrycie roślinności nie przekracza kilkunastu procent (grupa 5b; Tab. 1). Również liczba gatunków na powierzchniach grupy 5b jest mniejsza niż na pobliskich powierzchniach grupy 5a (Tab. 1; Ryc. 7.B). Na powierzchniach grupy 5b, gatunkami dominującymi są rośliny naczyniowe – *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis*. Gatunki te wydają się tolerować relatywnie duże zaburzenia. Oba występują nawet na stromych, ustawicznie osuwających się, zboczach oraz tuż przed czołem cofającego się lodowca. Natomiast całkowicie brak tu makrolichenes, a porosty reprezentowane są jedynie przez rosnące na większych, względnie stabilnych, kamieniach gatunki epilityczne.

Na podstawie arbitralnej oceny stopnia stabilności podłoża, powierzchnie badawcze uszeregowano w kolejności wzrastającej intensywności zaburzeń – w następujący sposób: powierzchnie grupy 5a (bez zaburzeń) < 22 < 21 < 18. Powierzchnie 18, 21 i 22, to powierzchnie, na których zaburzenia występują z różnym nasileniem. Analiza florystyczna na tak wyznaczonym gradiencie zaburzeń sugeruje, że liczba gatunków oraz ich udział w pokryciu zależy od intensywności zaburzeń. Wraz ze wzrostem stabilności podłoża (= spadkiem intensywności zaburzeń) rośnie udział w pokryciu – oraz liczba gatunków – mchów i porostów (Tab. 1; Ryc. 7.A & B).

4.4. Zonacja roślinności wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów

Porównanie rezultatów subiektywnej i numerycznej klasyfikacji oraz ordynacji (Tab. 4; Ryc. 4.A & B, 5 i 6) pozwoliło na wyróżnienie wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów 6 stref. Kolejne strefy (0–5) tworzą sekwencję zbiorowisk (Ryc. 8), które – jak można z dużym prawdopodobieństwem sądzić – ukształtowały się w warunkach malejącego oddziaływania kolonii pingwinów.

W okresie lęgowym, teren aktywnych kolonii pingwinów (strefa 0) pozbawiony jest jakiegokolwiek roślinności. Grunt pokryty jest warstwą świeżego guana, które jest ustawicznie rozdeptywane przez stale przebywające tu pingwiny. Dopiero po zakończeniu sezonu lęgowego i opuszczeniu przez pingwiny kolonii jej teren zasiedlany jest przez nitrofilny glon *Prasiola crista*. Na tej podstawie można wnioskować, że czynnikiem ograniczającym rozwój *P. crista* na terenie aktywnych kolonii nie jest wysokie stężenie biogenów lecz jego mechaniczne niszczenie w wyniku wydeptywania przez pingwiny. Natomiast w przypadku innych gatunków, czynnikiem limitującym, jest przypuszczalnie również toksyczne działanie guana.

Obszar zlokalizowany w bezpośrednim sąsiedztwie kolonii pingwinów (strefa 1) pokryty jest spływającym z kolonii guanem. Wydeptywanie gruntu przez pingwiny nie jest tu już tak intensywne jak w obrębie kolonii, co umożliwia rozwój nitrofilnego glonu *Prasiola crista*. W tej strefie, plechy *P. crista* tworzą na powierzchni gruntu jednolite „maty”, a jego udział w pokryciu sięga tu 99%. Wydaje się przy tym, że lokalnie obfitość tego glonu kształtowana jest przez mechaniczne niszczenie, w wyniku wydeptywania przez pingwiny, oraz przez wilgotność podłoża. Na powierzchniach zlokalizowanych w obrębie tej strefy stwierdzono również występowanie pojedynczych, niewielkich kepek *Deschampsia antarctica*, a na kamieniach – 3 gatunki ornitokoprofilnych porostów (*Acarospora*

macrocyclus, *Buellia falclandica* i *Caloplaca sublobulata*). Jednak porosty, a także *Deschampsia antarctica*, występują tu w bardzo małej ilości – ich łączny udział w pokryciu nie przekracza 1%.

Socjacja *Prasiola crispa* (strefa 1) zazwyczaj graniczy bezpośrednio z murawami *Deschampsia antarctica*, które stanowią kolejną strefę roślinności (strefa 2). Granice pomiędzy tymi strefami są bardzo wyraźne, zmiana zbiorowiska często zachodzi zaledwie na odległości kilku, kilkunastu centymetrów. Tylko na powierzchni badawczej nr 7, stwierdzono mozaikę zbiorowisk *Prasiola crispa* i muraw *Deschampsia antarctica*. Gatunkiem dominującym na tej powierzchni była *D. antarctica*, kępy tego gatunku zajmowały niewiele ponad 50% powierzchni. Natomiast w zagłębieniach pomiędzy kępami, a częściowo również na kępach *D. antarctica*, znajdowały się synuzje glonu *Prasiola crispa* oraz sinic z rodzaju *Phormidium*. „Maty” tych glonów i sinic łącznie pokrywały również ponad 50% powierzchni. Na powierzchni tej stwierdziłem także występowanie 5 gatunków mchów oraz 3 gatunki porostów ornitokoprofilnych (te same gatunki, które występowały również w strefie 1). Jednak udział mchów i porostów w pokryciu był niewielki i łącznie nie przekraczał 1%. Przenikające się zbiorowiska *Prasiola crispa* i *Deschampsia antarctica* stanowią swego rodzaju strefę przejściową, która przypuszczalnie wykształciła się przy specyficznej kombinacji lokalnych warunków. Dlatego tę powierzchnię wydzielono jako strefę 2.

Następną strefę (strefa 3) tworzą zwarte, prawie jednolite murawy *Deschampsia antarctica*, której pokrycie w tej strefie przekracza 90%. Pokrycie *Prasiola crispa* sięga zaledwie 10%. W strefie muraw *Deschampsia antarctica* stwierdzono również występowanie 8 gatunków mchów i 5 gatunków porostów (w tym 4 gatunki epilitycznych porostów ornitokoprofilnych, oraz porostu epibriofitycznego – *Ochlorella frigida*), jednak udział mchów i porostów w pokryciu jest tu niewielki i łącznie nie przekracza 1%.

Kolejną strefę (strefa 4) cechuje duży udział mchów, których udział w pokryciu wynosi około 50%. Duży udział w pokryciu ma również *Deschampsia antarctica* (31%). Udział *Colobanthus quitensis* w pokryciu sięga 7%, a porostów 10%. Z kolei udział nitrofilnego glonu *Prasiola crispa* oraz sinic *Phormidium* spp. jest niewielki i sięga zaledwie 3%. W strefie tej łącznie stwierdziłem występowanie 9 gatunków mchów oraz 10 gatunków porostów. Z mchów najliczniejszym gatunkiem był *Sanionia uncinata*, miejscami duże pokrycie osiągały również *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Ceratodon purpureus* i *Syntrichia princeps*. Wydaje się, że głównym czynnikiem determinującym rozmieszczenie poszczególnych gatunków mchów w tej strefie jest wilgotność podłoża. Wśród porostów dominującą grupę stanowiły porosty epibrioityczne (6 gatunków). Największe pokrycie osiąga *Ochrolechia frigida*, miejscami również *Megaspora verrucosa*, *Psoroma hypnorum* i *Rinodina olivaceobrunnea*. Natomiast w przypadku ornitokoprofilnych porostów epilitycznych zanotowano jedynie pojedyncze plechy.

Strefa poddana najmniejszej presji koloni pingwinów (strefa 5) zdominowana jest przez porosty i mchy – ich udział w pokryciu stanowił, odpowiednio: 60% i 30%. Na badanym transekcie, w obrębie tej strefy, stwierdzono 18 gatunków porostów oraz 10 gatunków mchów. Dominującymi gatunkami mchów są tu *Syntrichia saxicola*, *S. princeps*, *Polytrichastrum alpinum* i *Polytrichum piliferum*. Z porostów, znaczny udział osiąga *Usnea antarctica*, *Caloplaca sublobulata*, a także porost epibrioityczny *Ochlorechia frigida*. Stwierdzono tu także występowanie nitrofobowego *Leptogium puberulum*. Gatunek ten nie występował w strefach poddanych większej intensywności oddziaływania kolonii pingwinów. Pokrycie *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis* jest relatywnie niewielkie, łącznie nie przekracza 10%. Nitrofilny glon *Prasiola crispa* występował tu tylko sporadycznie. Powierzchnia jego plech nigdy nie przekraczała kilku centymetrów.

kwadratowych, a ich łączny udział w pokryciu stanowił zaledwie ułamek procenta.

Prawdopodobnie, lokalne występowanie *P. crista* wiąże się z większą ilością biogenów w miejscach, gdzie ptaki lub płetwonogi pozostawiły niewielkie ilości odchodów. Ponadto, jak sugerują rezultaty analizy gradientowej, czynnikiem determinującym rozmieszczenie gatunków w obrębie tej strefy są zaburzenia, a także – podobnie jak we wcześniejszej strefie – wilgotność podłoża.

Klasyfikacja numeryczna wskazuje, że podobieństwo stref 1, 2 i 3 (= grup powierzchni badawczych) – podlegających największej intensywności oddziaływania kolonii pingwinów – w stosunku do pozostałych stref (strefa 4 i 5) jest bardzo małe. Również niewielkie jest podobieństwo między strefą 1 a strefami 2 i 3 łącznie, natomiast podobieństwo między strefą 2 i 3 jest relatywnie duże. Z kolei, podobieństwo wewnątrzstrefowe (= wewnątrzgrupowe) – to jest podobieństwo pomiędzy poszczególnymi powierzchniami wchodzącymi w skład strefy (= grupy) – jest bardzo duże (Ryc. 4.A & B). Wynik ten sugeruje dużą odrębność florystyczną stref podlegających największej intensywności oddziaływania kolonii pingwinów, przy jednoczesnej dużej jednorodności powierzchni (= zbiorowisk) zlokalizowanych w obrębie tej samej strefy.

Z kolei, podobieństwo pomiędzy strefami 4 i 5 jest relatywnie duże, podczas gdy podobieństwo wewnątrzstrefowe jest względnie małe (Ryc. 4.A & B). Wynik ten sugeruje, że w warunkach umiarkowanego oddziaływania kolonii pingwinów różnice florystyczne pomiędzy różnymi strefami są niewielkie. Równocześnie, poszczególne powierzchnie (= zbiorowiska) cechuje stosunkowo małe podobieństwo, co przypuszczalnie warunkowane jest lokalnymi różnicami w wilgotności podłoża, intensywności zaburzeń i nasileniu innych czynników środowiskowych.

4.5. Różnorodność zbiorowisk

W celu sprawdzenia, w jaki sposób główny gradient środowiskowy – stężenie i dostępność biogenów warunkowana obecnością i działalnością życiową pingwinów – kształtuje bogactwo i różnorodność gatunkową, zbadano korelację pomiędzy całkowitą liczbą gatunków (N_0), liczbą gatunków obfitych (N_1), liczbą gatunków bardzo obfitych (N_2) i wskaźnikiem równomierności (E_5) a wartościami I osi DCA. Wartości wskaźników N_0 , N_1 i N_2 oraz E_5 dla poszczególnych powierzchni badawczych podano w Tab. 1. Wyniki testu t wskazują na istotne statystycznie korelacje pomiędzy badanymi zmiennymi (odpowiednio $r_{N_0} = 0.81$; $r_{N_1} = 0.85$; $r_{N_2} = 0.80$; $r_{E_5} = 0.87$; we wszystkich przypadkach $p < 0.001$; $n = 20$). Korelacje te sugerują, że w miarę jak zmniejszania się intensywność oddziaływania kolonii pingwinów następuje wzrost bogactwa i różnorodności gatunkowej zbiorowisk przy równoczesnym spadku dominacji pojedynczych gatunków.

Obserwacje wskazują, że – w granicach analizowanego gradientu oddziaływania kolonii pingwinów – nie zachodzi wymiana gatunków. Zaobserwowane zmiany w strukturze zbiorowisk roślinnych polegają na tym, że – w miarę spadku intensywności oddziaływania kolonii pingwinów – z jednej strony, maleje udział w projektywnym pokryciu gatunków nitrofilnych; z drugiej, natomiast – pojawiają się nowe gatunki (Tab. 1). W rezultacie całkowita liczba gatunków, stwierdzonych w kolejnych strefach systematycznie rośnie – od 6 gatunków w strefie 1 (socjacja *Prasiola crispa*), najbardziej wystawionej na oddziaływanie kolonii pingwinów, do 32 gatunków w strefie 5 (socjacje subformacji makrolichenes oraz subformacji drobnych mchów darniowych i poduszkowych), podlegającej najmniejszym oddziaływaniom kolonii (Tab. 7). Wzrost całkowitej liczby gatunków, stwierdzonych w kolejnych strefach, jest rezultatem równoczesnego wzrostu liczby gatunków mchów oraz porostów. Natomiast liczba gatunków roślin naczyniowych oraz glonów, zaobserwowanych w poszczególnych strefach jest względnie stała.

4.6. Alokacja biomasy i zróżnicowanie wielkości aparatu fotosyntetycznego wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów

4.6.1. Zmiany na poziomie zbiorowiska roślinnego

Zmienność różnych frakcji biomasy zbiorowisk roślinnych, wyróżnionych w kategoriach biomasy oszacowanej w stosunku do średniego pokrycia, była dość duża. Całkowita biomasa nadziemna wahała się od 186.7 do 703.6 g/m², biomasa zielona od 120.2 do 371.9 g/m² a biomasa niezielona od 3.5 do 420.6 g/m².

Porównanie rozkładu biomasy zielonej i niezielonej wskazuje, że mają one odmienny kształt: rozkład biomasy zielonej jest lekko prawostronnie asymetryczny z najwyższą wartością przypadającą na strefę 2, podczas gdy rozkład biomasy niezielonej jest lekko lewostronnie asymetryczny, a najwyższa wartość tego rozkładu przypada na strefę 4 (Ryc. 9.A & B). Jeżeli rozpatrywać biomasę zieloną i niezieloną razem, to różnice między rozkładami tych frakcji biomasy znoszą się. Prawdopodobnie fakt ten sprawia, że rozkład biomasy nadziemnej (biomasa zielona + niezielona) jest ± symetryczny a najwyższa wartość biomasy nadziemnej przypada na strefę 3 i 4 (Ryc. 9.C). Na podstawie rozkładu biomasy zielonej i niezielonej można sądzić, że warunki prowadzące do maksymalizacji tych dwóch rodzajów biomasy znajdują się, odpowiednio w strefach 2–3 oraz 3–4.

Odmienne kształtują się te relacje, gdy wielkość biomasy rozpatruje się w kategoriach biomasy oszacowanej w zwartych płatach zbiorowisk roślinnych (pokrycie 100%), to jest po wyeliminowaniu z rozważań wszystkich, niezajętych przez rośliny przestrzeni. Porównanie rozkładu biomasy zielonej i niezielonej wskazuje, że również i w tym przypadku mają one odmienny kształt. Biomasa zielona utrzymuje się na relatywnie stałym poziomie, wahać się w zakresie od 272.9 do 349.4 g/m² (Ryc. 10.A). Natomiast

biomasa niezielona, systematycznie rośnie od wartości 5.8 g/m^2 w strefie 1, do wartości 687.8 g/m^2 w strefie 5 (Ryc. 10.B). W konsekwencji biomasa nadziemna również systematycznie rośnie i w praktyce jest odzwierciedleniem wzorca rozkładu biomasy niezielonej (Ryc. 10.C). Najniższa wartość biomasy nadziemnej wynosiła 338.4 g/m^2 (w strefie 1), a najwyższa 960.6 g/m^2 (w strefie 5).

Względna wielkość AF (= biomasa zielona wyrażona jako % biomasy nadziemnej) systematycznie maleje w kolejnych strefach wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów. Relatywny spadek AF spowodowany jest wzrostem biomasy niezielonej, przy względnie stałej wielkości biomasy zielonej. Najwyższą wartość, bliską 100%, względna wielkość AF osiąga w strefie 1 (zbiorowiska zdominowane przez glon *Prasiola crispa*), podlegającej największej presji oddziaływania kolonii pingwinów. W strefie tej, biomasa nadziemna składa się prawie wyłącznie z biomasy zielonej. Najniższe wartości względna wielkość AF osiąga w strefie 5 (z dominacją porostów i mchów), podlegającej najmniejszym oddziaływaniom kolonii pingwinów (Tab. 8). W strefie tej biomasa nadziemna w znacznej części składa się z biomasy niezielonej.

4.6.2. Zmiany na poziomie populacji

Na analizowanym transekcie, znaczący udział w pokryciu, a tym samym w biomacie roślinności, większość gatunków osiąga tylko w jednej strefie – w pozostałych badanych strefach tworzą one grupę gatunków rzadkich, osiągając niewielki udział w pokryciu.

Dlatego wpływ kolonii pingwinów na biomasę danego gatunku prześledzono na przykładzie trzech najliczniejszych gatunków – *Sanionia uncinata*, *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis*.

Biomasa zielona oraz biomasa nadziemna *Sanionia uncinata* na powierzchniach zlokalizowanych bliżej kolonii pingwinów (= żyzniejszych) były istotnie wyższe niż na

powierzchniach położonych dalej. W przypadku biomasy niezielonej zaobserwowano podobne zjawisko – jednak różnica w biomacie pomiędzy powierzchniami położonymi bliżej i dalej od kolonii była nieistotna statystycznie (Tab. 9).

Jeżeli chodzi o *Deschampsia antarctica*, na powierzchniach zlokalizowanych bliżej kolonii pingwinów, jedynie biomasa zielona była istotnie wyższa w porównaniu z biomasa zaobserwowaną na powierzchniach oddalonych od kolonii. Podobne różnice stwierdzono również w przypadku biomasy nadziemnej i biomasy niezielonej, jednak nie były one istotne statystycznie (Tab. 9).

Biomasa wiech *Deschampsia antarctica*, na powierzchniach zlokalizowanych bliżej kolonii pingwinów była istotnie niższa w porównaniu z biomasa tych organów, zaobserwowaną na powierzchniach oddalonych (Tab. 9). W celu sprawdzenia, czy istnieje statystyczna zależność między alokacją materii w reprodukcję generatywną a zwarcie populacji (wyrażonym w kategoriach pokrycia), obliczono procentowy udział biomasy wiech w biomacie zielonej i biomacie wiech łącznie. Przyjęto takie podejście ponieważ, można założyć, że biomasa zielona i biomasa wiech (łącznie) stanowi tę część biomasy, która została wyprodukowana w trakcie jednego sezonu. Następnie obliczono korelację pomiędzy udziałem procentowym biomasy wiech a pokryciem *Deschampsia antarctica*, która wyniosła $r = -0.83$. Wynik testu t wskazuje, że ujemna korelacja między badanymi cechami jest istotna statystycznie ($p = 0.002$, $n = 11$; Ryc. 11). Wynika z tego, że – w przypadku tego gatunku – ilość energii, lokowana w reprodukcję generatywną, maleje wraz ze wzrostem zwarcia populacji.

W przypadku *Colobanthus quitensis* nie stwierdzono istotnych różnic w biomacie nadziemnej i zielonej oraz w biomacie i liczbie owocostanów, na powierzchniach zlokalizowanych bliżej (strefa 4) i dalej (strefa 5) od kolonii pingwinów. Stwierdzono jedynie, że w strefie 5, biomasa niezielona była dwukrotnie wyższa niż w strefie 4 (Tab. 9).

5. Dyskusja

5.1. Czynniki kształtujące florę tundry antarktycznej

5.1.1. Uwarunkowania historyczne

Dane paleontologiczne wskazują, że współczesna flora Antarktyki w niczym nie przypomina bogatej flory minionych epok. Jeszcze w trzeciorzędzie w Antarktyce panowały warunki siedliskowe sprzyjające rozwojowi różnorodnych zbiorowisk roślin naczyniowych a obecne tereny ubogiej tundry pokrywała bujna i różnorodna roślinność. Fakt ten potwierdzają liczne znaleziska odcisków liści, pędów, ziaren pyłku i spor, a także nasion, owoców oraz kopalnych drzew znajduwane na obszarze całej Antarktyki (Zastawniak 1998).

Seria zlodowaceń, które swoim zasięgiem objęły cały kontynent Antarktydy oraz wyspy zlokalizowane wokół tego kontynentu (Sugden i Clapperton 1977; Clapperton 1990; Birkenmajer 1998), doprowadziła do całkowitego zniszczenia niegdyś bogatej szty roślinnej tego obszaru (Walton 1990; Zastawniak 1998). Przepuszczalnie jedynie niewielka liczba gatunków mogła przetrwać katastrofę ekologiczną, jaką były te zlodowacenia, na wolnych od lodu nunatakach (Kappen i Starka 1988; Walton 1990). Postępująca od kilku tysięcy lat deglacjacja, nazywana interglacją holoceniową (Birkenmajer 1998), doprowadziła do uwolnienia od lodu fragmentów lądu, który współcześnie podlega rekolonizacji (Walton 1990).

5.1.2. Izolacja geograficzna

Proces rekolonizacji warunkowany jest izolacją geograficzną tego regionu. Od czasu rozpadu kontynentu Gondwany, przeszło 30 milionów lat temu, Antarktyda oraz otaczającą ją wyspy nie mają lądowego połączenia z innymi kontynentami (Lawver i in. 1992; Golonka 2000). Dodatkowo oddzielone są od nich znacznymi odległościami. Współcześnie, najbliższym położonym kontynentem jest Ameryka Południowa. Jej odległość od Antarktydy oraz od większości otaczających Antarktydę wysp, przekracza 1000 km. Natomiast południowe krańce Afryki, Australia i Nowa Zelandia oddalone są o ponad 4000 km. Znaczne oddalenie od innych kontynentów oraz przemieszczający się wokół Antarktyki system prądów morskich (tzw. konwergencja antarktyczna) i wiatrów utworzyły barierę, której pokonanie dla wielu organizmów nie jest możliwe (Walton 1990; Kennedy 1999).

We współczesnej rodzimej florze Antarktyki i Subantarktyki brak jest gatunków, które nie posiadają cech umożliwiających daleki transport powietrzny lub przenoszenie przez ptaki. Relatywnie bogata jest flora kryptogamów, których lekkie spory z łatwością przenoszone są przez wiatr nawet na bardzo duże odległości. Natomiast nasiona występujących na subantarktycznych wyspach gatunków roślin naczyniowych w wielu przypadkach posiadają struktury morfologiczne ułatwiające przenoszenie przez wiatr lub umożliwiające przyczepianie się do ptasich piór (Lewis-Smith 1984; Walton 1990).

Skala izolacji geograficznej determinowana jest nie tylko odległością od najbliższego kontynentu, ale także poprzez cyrkulację powietrza. Wokół Antarktydy masy powietrza przemieszczają się stale z zachodu na wschód (Kennedy 1999). Według Lewis-Smitha (1984), tak też układa się gradient podobieństwa florystycznego. Południowa Georgia, gdzie napływają masy powietrza znad Ameryki Południowej, pomimo że położona jest aż 2000 km od południowych krańców tego kontynentu, cechuje się relatywnie dużym

bogactwem gatunkowym. Aż 65% roślin naczyniowych tej wyspy występuje również na Ziemi Ognistej, co wskazuje na dużą wymianę gatunków. Z kolei Wyspa Macquarie, gdzie masy powietrza napływają głównie znowad Nowej Zelandii i Australii, wykazuje duże podobieństwo florystyczne z tym rejonem. Natomiast wyspy zlokalizowane w strefie gdzie napływają głównie masy powietrza pochodzenia oceanicznego – jak Wyspa Signy w Subantarktyce, czy wyspy Antarktyki Morskiej – mają florę bardzo ubogą. Występują tu głównie kryptogamy posiadające bardzo małe i lekkie propagule, które z łatwością mogą być przenoszone przez wiatr nawet na bardzo duże odległości. Z kolei, najbardziej oddalone od innych kontynentów, wolne od lodu fragmenty wybrzeży Antarktydy oraz nunataki znajdują się pod wpływem wiatrów stokowych wiejących z głębi pokrytego lodowcem kontynentu. Wiatry te – w połączeniu z odległością – tworzą barierę, możliwą do pokonania jedynie przez nieliczne organizmy. Dlatego wybrzeża Antarktydy, w porównaniu z innymi rejonami Antarktyki, odznaczają się małą bioróżnorodnością i dużym udziałem gatunków endemicznych (Lewis-Smith 1984; Kennedy 1999).

Jednak, jak wykazano w wielu badaniach, możliwości dalekiego transportu transoceanicznego, zwłaszcza bardzo lekkich spor, są bardzo duże (Zanten 1976, 1978; Saxena 1982; Walton 1990; Harmata i Olech 1991; Olech i Smykła dane niepubl.). Silne huraganowe wiatry transportują propagule roślin nawet na znaczne odległości, wskutek czego w Antarktyce notuje się opady propagul gatunków występujących daleko poza granicami Antarktyki (Kappen i Starka 1988; Walton 1990; Lewis-Smith 1991; Marshall 1996a). Zatem dla wielu gatunków izolacja geograficzna Antarktyki nie jest czynnikiem ograniczającym, lecz inne czynniki uniemożliwiają ich rozwój i przeżycie.

5.1.3. Warunki klimatyczne

Biorąc pod uwagę surowe warunki klimatyczne – niskie temperatury, częste huraganowe wiatry, krótki i chłodny sezon wegetacyjny, małe średnioroczne nasłonecznienie oraz długie okresy całkowitego braku oświetlenia – ekosystemy antarktyczne należą do najbardziej ekstremalnych środowisk na Ziemi. Jak sugerują wyniki badań ekofizjologicznych, tylko niewiele gatunków jest w stanie funkcjonować w ekstremalnych warunkach środowiska antarktycznego (Kennedy 1999).

Warunki klimatyczne cechuje wyraźny gradient geograficzny – od relatywnie łagodnych w Subantarktyce po ekstremalnie surowe na kontynencie Antarktydy (Weyant 1966). Tak też układa się gradient bogactwa i różnorodności gatunkowej flory, a także fauny (Lewis-Smith 1984; Kennedy 1999). Wraz ze wzrostem surowości klimatu liczba gatunków, które są w stanie egzystować w takich warunkach jest coraz mniejsza. Według hipotezy Longtona i Holdgate'a (1967, 1979), surowe warunki klimatyczne, w szczególności niskie temperatury, są ważniejszym czynnikiem ograniczającym niż izolacja geograficzna. Wniosek ten nasunęły spostrzeżenia, że w wielu rejonach roślinność ograniczona jest głównie do zboczy lub zagłębień terenu, które są dobrze nasłonecznione i osłonięte od wychładzającego działania silnych wiatrów. Podstawą tej hipotezy były również nieudane introdukcje obcych gatunków roślin naczyniowych. Na jej korzyść świadczy także flora siedlisk będących pod wpływem warunków geotermalnych, w rejonach czynnych wulkanów. Na wyspach archipelagów Sandwich Południowy i Południowe Shetlandy, wokół fumaroli – na podgrzonym gruncie osiągającym temperaturę 30–50°C – rosną „ciepłolubne” gatunki mszaków, których najbliższe stanowiska znajdują się daleko poza Antarktyką (Longton i Holdgate 1967, 1979; Grolle 1972; Bednarek-Ochyra i in. 2000; Convey i in. 2000).

Z drugiej strony, późniejsze udane eksperymentalne introdukcje oraz przypadkowe zawleczenia roślin i zwierząt – które miały miejsce zarówno w Antarktyce, jak i w Subantarktyce – sugerują, że liczba gatunków, które potencjalnie mogą egzystować w ekstremalnych warunkach tundry antarktycznej, jest znacznie większa niż obecna pula gatunków uważanych za rodzime. Pośrednio sugeruje to również znacznie bogatsza flora i fauna tundry arktycznej występująca w podobnie ekstremalnych warunkach klimatycznych (Walton 1990).

Ostatecznie ugruntowało się przekonanie, że czynnikami warunkującymi współczesną florę Antarktyki jest zarówno jej izolacja geograficzna, jak i surowe warunki klimatyczne. Od czynników tych zależy obecność lub brak określonych gatunków we florze antarktycznej. Z tego powodu, rozpatrywane mogą być one jako ograniczenia – filtry środowiskowe (Keddy 1992), eliminujące z puli gatunków potencjalnie dostępnych te, które nie posiadają cech umożliwiających im egzystencję w danych warunkach. Składnikami flory tundry antarktycznej mogą więc być jedynie te gatunki, które posiadają cechy umożliwiające (1) pokonanie bariery izolacji oraz (2) rozwój i przeżycie w ekstremalnych warunkach środowiska antarktycznego (Kennedy 1999).

5.2. Czynniki kształtujące wzorce przestrzennego zróżnicowania roślinności

Jak już wspomniano, uwarunkowania historyczne oraz izolacja geograficzna i niska temperatura to podstawowe czynniki determinujące pulę gatunków tundry antarktycznej, z których może utworzyć się w danym miejscu zbiorowisko roślinne (Walton 1990; Kennedy 1999).

Przyjmuje się (np. Wołek 1997 i cytowana tam literatura), że w ramach dostępnej puli gatunków, skład gatunkowy poszczególnych zbiorowisk roślinnych, a tym samym wzorzec przestrzennego zróżnicowania roślinności, determinowany jest poprzez:

(1) zdolność do dyspersji, (2) abiotyczne czynniki środowiskowe oraz (3) interakcje międzygatunkowe (np. konkurencja i allelopatia).

Huraganowe wiatry, które w Antarktyce są bardzo częstym zjawiskiem, z łatwością transportują na znaczne odległości nie tylko małe propagule, ale nawet duże fragmenty roślin (Lewis-Smith 1984; Walton 1990; Marshall 1996a, 1996b). Z tego powodu można założyć, że w skali lokalnej, zdolność do dyspersji nie jest czynnikiem, w istotny sposób determinującym rozmieszczenie gatunków. Dlatego wpływ tego czynnika na przestrzenne zróżnicowanie roślinności został pominięty w dalszych rozważaniach.

Wielu autorów twierdzi, że głównym czynnikiem kształtującym strukturę i skład gatunkowy zbiorowisk są interakcje międzygatunkowe, w szczególności konkurencja (np. Grime 1979; Connell 1983; Schoener 1983; Lawton 1987; Tilman 1982, 1988; Wilson i Whittaker 1995; Wilson i Gitay 1995). Jednak w środowiskach ekstremalnych konkurencja międzygatunkowa ma przypuszczalnie niewielkie znaczenie (Menge i Sutherland 1987). Dlatego przyjmuje się, że struktura i skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych tundry antarktycznej determinowane są głównie poprzez czynniki fizyczne

a konkurencja międzygatunkowa nie ma tu istotnego znaczenia (Lewis-Smith i Gimingham 1976; Lewis-Smith 1984; Kennedy 1993, 1999).

Liczne, dotychczasowe badania wykazały, że rozwój określonego typu zbiorowiska roślinnego jest wypadkową działania szeregu różnych – często podlegających wzajemnym interakcjom – czynników środowiskowych. Specyficzna kombinacja warunków środowiskowych determinuje, które gatunki w danym miejscu uformują zbiorowisko roślinne – zwracał już na to uwagę Gleason (1926, 1939), patrz też Wołek (1997) i cytowana tam literatura. Jednak odpowiedź na pytanie, w jakim stopniu poszczególne czynniki mają wpływ na kształtowanie wzorca zróżnicowania roślinności jest często bardzo trudna. W przypadku Antarktyki, w grę mogą wchodzić takie czynniki jak: warunki mikro- i topoklimatyczne, dostępność wody, stopień akumulacji i długość zalegania śniegu, ekspozycja, warunki edaficzne a także interakcje biotyczne (Longton 1973, 1979; Lewis-Smith 1984; Ochyra 1984; Scott 1990; Kennedy 1999).

Wielokrotnie zwracano uwagę, że najważniejszym z czynników, determinujących skład gatunkowy antarktycznych zbiorowisk roślinnych, jest dostępność wody (Llano 1965; Gimingham i Lewis-Smith 1970, 1971; Longton 1973, 1979; Collins 1976; Lewis-Smith 1984; Ochyra 1984, 1998; Kennedy 1993; Winkler 2000; Leishman i Wild 2001).

Twierdzenie to może wzbudzać wątpliwości, gdyż w Antarktyce ilość słodkiej wody jest ogromna – zgromadzone jest tu około 90% wszystkich jej ziemskich zasobów. Jednak trzeba pamiętać, że te olbrzymie zasoby wody są prawie wyłącznie w postaci niedostępnego dla żywych organizmów lodu. Woda w stanie ciekłym występuje jedynie w krótkich okresach czasu, jednak i wówczas jej dostępność jest ograniczona ze względu na duże zasolenie gleby a także silne kataboliczne wiatry, które powodują spadek wilgotności i wysuszenie gleby i roślin. W rezultacie wiele rejonów Antarktyki, szczególnie na

kontynencie Antarktydy, należy do środowisk o najmniejszej dostępności wody na Ziemi i określanych jest mianem polarnej pustyni (Kennedy 1993).

Dla organizmów poikilohydrycznych dostępność wody jest bardzo ważnym czynnikiem warunkującym procesy życiowe (Lösch i in. 1997). Dlatego można oczekiwać, że w zdominowanej przez kryptogamy tundrze antarktycznej czynnik ten powinien być szczególnie ważny. Wielu autorów podkreślało, że niskie temperatury – powszechnie uważane za jeden z głównych czynników ograniczających – limitują wzrost roślin jedynie pośrednio, właśnie poprzez ograniczenie dostępności wody (np. Kennedy 1993 i cytowana tam literatura). Z tego powodu, wiele gatunków występujących w tundrze antarktycznej wykazuje cechy morfologiczne o charakterze „kserotermicznym”. Wiele mchów posiada woskowatą kutikulę, dwuwarstwowe listki, długie „włoski”, falistą lub brodawkowatą ścianę komórkową, czy gęsty system ryzoidów (Lewis-Smith 1984).

Liczne badania sugerują, że główne typy zbiorowisk mchów i porostów związane są z dostępnością wody. Suche i eksponowane siedliska zajmowane są głównie przez zbiorowiska porostów i drobnych mchów poduszkowych, wysokie mchy darniowe zajmują miejsca nawadniane przynajmniej okresowo, natomiast mchy dywanowe zajmują jedynie siedliska stale mokre (Gimingham i Lewis-Smith 1970, 1971; Lewis-Smith i Gimingham 1976; Collins 1976; Ochyra 1984, 1998; Winkler 2000; Leishman i Wild 2001). Jednakże w wielu miejscach, gdzie woda z pewnością nie jest czynnikiem ograniczającym (np. nad potokami czy niewielkimi zbiornikami wodnymi), roślinność jest bardzo uboga lub rozwijają się jedynie maty nitrofobowych sinic z rodzaju *Nostoc* (Longton 1973; Lewis-Smith 1984). Z tego powodu można wnioskować, że w tundrze antarktycznej rozmieszczenie roślinności determinowane jest przez inne czynniki niż dostępność wody (Schofield i Ahmadjian 1972; Longton 1973).

Od dawna zwracano uwagę, że najbujniejsza i najbardziej różnorodna roślinność rozwija się w pobliżu kolonii pingwinów a także w miejscach gniazdowania innych ptaków oraz kolonii płetwonogich. Natomiast rejony oddalone od kolonii i nie podlegające bezpośredniemu nawożeniu przez zwierzęta cechuje bardzo uboga roślinność (Moseley 1879; Wace 1961; Greene 1964; Allen i in 1967; Schofield i Ahmadjian 1972). W oparciu o te spostrzeżenia Schofield i Ahmadjian (1972) wysunęli hipotezę, że głównym czynnikiem determinującym wzorce zróżnicowania roślinności w Antarktyce jest dostępność biogenów. Słuszność tej hipotezy potwierdziły również liczne późniejsze obserwacje (Longton 1973; Smith 1977, 1978; Lewis-Smith 1984, 1988; Scott 1990; Zarzycki 1992, 1993; Tatur i in. 1997; Leishman i Wild 2001).

Rezultaty badań zaprezentowanych w tej pracy także potwierdzają powyższą hipotezę. Uzyskane wyniki wykazały, że na badanym terenie utrzymuje się przestrzenny, ekoklinowy wzorzec roślinności – *sensu* Whittaker (1975) – związany z obecnością kolonii pingwinów. Wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii tych ptaków formuje się wyraźna zonacja roślinności, od nitrofilnych glonów (w bezpośrednim sąsiedztwie kolonii), poprzez murawy *Deschampsia antarctica*, następnie zbiorowiska zdominowane przez mchy dywanowe, aż po zbiorowiska zdominowane przez drobne mchy darniowe i kępkowe oraz porosty (Ryc. 6 i 8). Wzdłuż tego gradientu stopniowo maleje udział gatunków nitrofilnych, charakteryzujących się szybkim tempem wzrostu i produkcji, przy równoczesnym zwiększaniu się udziału gatunków charakteryzujących się coraz wolniejszym tempem wzrostu.

Dane z literatury sugerują, że głównym czynnikiem warunkującym taki gradient florystyczny jest dostępność biogenów. *Prasiola crispa* jest gatunkiem typowym dla siedlisk o bardzo wysokim stężeniu biogenów (Gimingham i Lewis-Smith 1970; Longton

1979; Lewis-Smith 1984; Tatur i in. 1997; Komárek i Komárek 1999). Sinice *Phormidium attenuatum* i *Ph. scottii* również są typowe dla tego typu siedlisk (Komárek i Komárek 1999). Kolejny dominant – *Deschampsia antarctica* – występuje w siedliskach o bardzo szerokim zakresie żyzności, w granicach 0.29–3.16% N ogólnego (Lewis-Smith 1996). Jednak gatunek ten unika zarówno bardzo wysokich stężeń biogenów, jak i stanowisk z bardzo małą ich ilością. Najbardziej rozpowszechniony jest na stanowiskach z umiarkowanym dopływem biogenów oraz na reliktowych glebach ornitogennych co wskazuje, że takie warunki są optymalne dla jego wzrostu (Tatur i in. 1997). Mchy zajmują siedliska z mniejszą ilością biogenów, z tym że siedliska zajmowane przez mchy dywanowe z reguły odznaczają się większym ich stężeniem niż siedliska zbiorowisk drobnych mchów darniowych i kępkowych (Davis 1981). Natomiast porosty zajmują siedliska, w których dostępność biogenów z reguły jest bardzo mała i nieprzewidywalna (Kappen 1993, 2000).

Wiele wcześniejszych prac wskazuje, że podobny wzorzec przestrzennego zróżnicowania roślinności, powiązany z obecnością kolonii ptaków lub płetwonogich, rozpowszechniony jest zarówno w wielu rejonach Antarktyki jak i Subantarktyki (Moseley 1879; Wace 1960, 1961; Gillham 1961; Greene 1964; Huntley 1971; Lewis-Smith i Walton 1975; Smith 1977, 1978; Lewis-Smith 1984, 1988; Scott 1990; Zarzycki 1992, 1993). Również badania sukcesji roślinności na terenie opuszczonych kolonii wskazują, że istnieje podobny wzorzec zmian w czasie (Huntley 1971; Tatur i in. 1997).

Opisany w tej pracy wzorzec przestrzennego zróżnicowania roślinności wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów jest przypuszczalnie typowy dla Antarktyki Morskiej. W Subantarktyce, za strefą nitrofilnych glonów, kolejną strefę stanowią również murawy, jednak *Deschampsia antarctica* zastąpiona tutaj jest przez inne gatunki traw (Smith 1978; Lewis-Smith 1984). Z kolei w Antarktyce Kontynentalnej, gdzie brak jest

roślin naczyniowych, strefa nitrofilnych glonów sąsiaduje bezpośrednio ze zbiorowiskami mszaków i nitrofilnych porostów (Lewis-Smith 1984; 1988). Natomiast na podłożu skalnym, gdzie brak gleby powoduje szybki spływ biogenów i nawet w miejscach intensywnego nawożenia ich dostępność jest znacznie ograniczona, rozwijają się jedynie zbiorowiska porostów. Zbiorowiska te także w znacznym stopniu kształtowane są dostępnością biogenów (Kappen 1993; Gremmen i in. 1995) i – jak sugerują obserwacje – również tworzą one specyficzną zonację związaną z gradientem dostępności biogenów (Redón 1985).

5.3. Organizacja zbiorowisk roślinnych

Spór dotyczący kwestii jak zorganizowane są zbiorowiska roślinne, czy stanowią specyficzne, zintegrowane układy (koncepcja *community unit*; por. Whittaker 1956, 1962), czy też – rozpatrywane wzdłuż gradientu środowiskowego – tworzą kontinuum (koncepcja indywidualistyczna, Gleason 1926, 1939), ma bardzo długą historię (patrz rozdział 1). Do tej pory nie osiągnięto porozumienia, który z tych dwóch modeli lepiej wyjaśnia strukturę i organizację zbiorowisk roślinnych. W kontekście tych przeciwstawnych modeli, zonację roślinności zaobserwowaną wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów można rozpatrywać jako rezultat dwóch odmiennych wzorców rozmieszczenia poszczególnych gatunków wzdłuż tego gradientu.

Zgodnie z pierwszym modelem, w poszczególnych strefach roślinności występują zgrupowania gatunków, których amplitudy ekologiczne pokrywają się i mieszczą się w obrębie danej strefy. W tej sytuacji, poszczególne strefy tworzone są poprzez różne, pod względem składu gatunkowego, zgrupowania roślinne. Przyjmuje się, że taki wzorec rozmieszczenia gatunków wzdłuż gradientu środowiskowego jest rezultatem międzygatunkowych interakcji (negatywnych i pozytywnych), co w efekcie prowadzi do integracji zgrupowania gatunków i powstania specyficznego zbiorowiska roślinnego.

Drugi model przewiduje, że gatunki wzdłuż gradientu środowiskowego rozmieszczone są niezależnie, w sposób ciągły. W tej sytuacji zbiorowisko roślinne jest jedynie zbiorem przypadkowych gatunków o podobnych wymaganiach środowiskowych i tolerancji fizjologicznej.

Rezultaty dotyczące rozmieszczenia zbiorowisk roślinnych wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów wskazują, że roślinność kształtuje się zgodnie z przewidywaniami drugiego z opisanych modeli. Wzdłuż tego gradientu, poszczególne

gatunki rozmieszczone są zgodnie z ich indywidualnymi wymaganiami środowiskowymi i tolerancją fizjologiczną, a poszczególne strefy obejmują jedynie zgrupowania gatunków zdolnych do egzystencji w danych warunkach środowiskowych.

Obserwowana wzdłuż gradientu zonacja roślinności może być wynikiem dwóch różnych sytuacji. Po pierwsze, wyraźne granice pomiędzy poszczególnymi zbiorowiskami roślinnymi są prawdopodobnie rezultatem wyraźnych nieciągłości warunków środowiskowych, gdyż badany teren jest silnie zróżnicowany pod względem morfologicznym. Z drugiej strony, wyróżniające się (np. wielkością) gatunki roślin stwarzają pozory występowania nieciągłości. W ten sposób obserwowana zonacja jest rezultatem fizjonomicznego zróżnicowania roślinności, a nie efektem interakcji międzygatunkowych, jak w modelu pierwszym. Obie te sytuacje nie wykluczają się, lecz mogą występować równocześnie. Opisany wzorzec rozmieszczenia roślinności zgodny jest z obserwacjami Wittakera (1956), który wykazał że granice zbiorowisk mogą być wyznaczone przez dominujące w terenie gatunki roślin, przy ogólnej zgodności z modelem kontinuum.

Taką interpretację zaobserwowanej zonacji roślinności potwierdzają również wcześniejsze badania Zarzyckiego (1992, 1993). Wzdłuż gradientu odległości od kolonii pingwinów, opisał on sekwencję zbiorowisk niemal identyczną do opisanej przez autora niniejszej pracy wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów (wyznaczonego w oparciu o rezultaty pośredniej analizy gradientowej). Jednocześnie Zarzycki (1992, 1993) wykazał, że poszczególne zbiorowiska roślinne nie są od siebie ostro oddzielone, a ich skład gatunkowy zmienia się w sposób ciągły. Przeanalizowany przez niego transekt, przebiegał przez teren słabo zróżnicowany pod względem morfologicznym. Z tego powodu – inaczej niż w badaniach autora – zmiany warunków środowiskowych zachodziły tam stopniowo,

bez ostrych nieciągłości, co znalazło swoje odbicie w stopniowych, nieostrych zmianach składu gatunkowego opisanych zbiorowisk roślinnych.

Również w wielu innych rejonach Antarktyki wykazano, że wyraźne nieciągłości zbiorowisk roślinnych są determinowane nieciągłością warunków środowiskowych, a skład gatunkowy poszczególnych zbiorowisk odzwierciedla lokalne warunki środowiskowe i historyczne (Gimingham i Lewis-Smith 1970; Lewis-Smith i Gimingham 1976; Lewis-Smith 1984). Z kolei, w warunkach małego zróżnicowania środowiska, zbiorowiska roślinne tworzą przestrzenne kontinuum (Lewis-Smith 1988).

Obserwacje te, a także rezultaty niniejszej pracy, wskazują na słuszność koncepcji Austina i Smitha (1989), zgodnie z którą fitocenoza jest funkcją krajobrazu (przestrzeni geograficznej), natomiast kontinuum jest funkcją abstrakcyjnej przestrzeni gradientów środowiskowych, niekoniecznie związanych z jakimkolwiek gradientem przestrzeni geograficznej. Według tych autorów, spór dotyczący tego, jak zorganizowane są zbiorowiska roślinne – czy stanowią kontinuum (koncepcja indywidualistyczna), czy też specyficzne, zintegrowane układy (koncepcja *community-unit*) – jest iluzoryczny. Wbrew temu co sugeruje wieloletnia burzliwa dyskusja, koncepcje te nie wykluczają się lecz są komplementarne. Obie koncepcje są równie realistyczne i prawdziwe, gdyż obie trafnie wyjaśniają wzorce zróżnicowania roślinności, w różnych przestrzeniach – geograficznej lub środowiskowej (Austin i Smith 1989; Hoekstera i in. 1991; Allen i Hoekstera 1992; Collins i in 1993). Dowody wskazujące na słuszność jednej lub drugiej koncepcji zależą od analizowanej przestrzeni (Scott 1974; Allen i in. 1993).

Ponadto, jak podkreślał już McIntosh (1967), oba główne modele nie są jedynymi możliwymi wzorcami zróżnicowania roślinności wzdłuż gradientu zmian środowiskowych. Badania ukierunkowane na testowanie hipotez wynikających z obu modeli wykazały, że

kilka równoległych rozwiązań jest możliwych (Shiplay i Keddy 1987; Hoagland i Collins 1997). Rzeczywisty wzorzec rozmieszczenia gatunków wzdłuż gradientu środowiskowego wyraźnie oscyluje pomiędzy diskontinuum a kontinuum, stanowiąc pewnego rodzaju kontinuum wzorców (Webb 1954). W zależności od specyfiki warunków, oba ekstrema, lub każdy pośredni wzorzec jest możliwy. Tym samym, każde zbiorowisko może cechować specyficzny skład gatunkowy, determinowany przez lokalne warunki środowiskowe. Ponadto, jak wykazały badania empiryczne, rola poszczególnych czynników środowiskowych może ulegać zmianie w zależności od współdziałania innych czynników, jak również z upływem czasu. Z tego powodu poszukiwanie jednego uniwersalnego wzorca organizacji zbiorowisk roślinnych skazane jest na niepowodzenie, a dalsza dyskusja – który z modeli jest poprawny – jest bezzasadna gdyż nie jest możliwe, aby kiedykolwiek mogła zostać rozstrzygnięta (Shiplay i Keddy 1987; Allen i Hoekstra 1992; Collins i in 1993; Hoagland i Collins 1997; Wołek 1997).

W kontekście powyższych rozważań można stwierdzić, że w ekstremalnych warunkach środowiska tundry antarktycznej zgrupowania roślinności formują się w sposób zgodny z indywidualistycznym modelem Gleasona (1926, 1939). W ten sposób ukształtowane zbiorowiska, bez znacznego udziału interakcji międzygatunkowych i o minimalnym stopniu integracji, cechuje najmniejszy stopień organizacji (Wołek 1997). W takich warunkach, w skład zbiorowiska roślinnego może wejść każdy gatunek, który jest w stanie dotrzeć na dane stanowisko i który może żyć w danych warunkach środowiskowych. W przypadku zbiorowisk tundry antarktycznej oznacza to pokonanie bariery izolacji geograficznej i zaistnienie odpowiednich adaptacji fizjologicznych umożliwiających egzystencję danego gatunku w panujących tu ekstremalnych warunkach środowiskowych.

5.4. Klasyfikacja zbiorowisk roślinnych

Gdy zbiorowiska roślinne nie stanowią zintegrowanych układów, lecz tworzą kontinuum – tak jak w przypadku badanych zbiorowisk tundry antarktycznej – to klasyfikacja takich zbiorowisk zawsze będzie zabiegiem sztucznym. Jeżeli, pomimo to, przeprowadza się taką klasyfikację, to należy pamiętać, że jest ona jedynie użytecznym, arbitralnym narzędziem porozumiewania się, a nie opisem realnie istniejących bytów (Webb 1954; Austin i Smith 1989). Uwaga ta dotyczy również klasyfikacji zbiorowisk roślinnych zaprezentowanej w tej pracy, przy czym – w warunkach tundry antarktycznej – termin „zbiorowisko roślinne” powinien być rozumiany w sensie Palmera i White’a (1994), to jest jako zgrupowanie roślin żyjących równocześnie w tej samej, mniej lub bardziej arbitralnie określonej przestrzeni.

W badaniach roślinności tundry antarktycznej wielokrotnie zwracano uwagę na problem klasyfikacji zbiorowisk roślinnych. Klasyfikacja w oparciu o metodę Braun-Blanqueta (1921, 1932), która powszechnie stosowana jest w wielu krajach europejskich, nie znalazła zastosowania w warunkach Antarktyki, gdzie metodę tą próbowano stosować tylko sporadycznie (Follmann 1965, 1967; Redón 1969; Korotevich 1972; Gremmen 1982; Furmańczyk i Ochyra 1982; Kappen 1985; Olech 1990). Początkowo główną przeszkodą wydawała się jedynie słaba znajomość taksonomii mszaków i porostów, co uniemożliwiało poprawne wykonanie zdjęć fitosocjologicznych i ich analizy ilościowe. Obecnie, gdy zakończono już podstawowe opracowania taksonomiczne mszaków (Ochyra 1998; Bednarek-Ochyra i in. 2000) a także porostów (Øvstedal i Lewis-Smith 2001), problemy identyfikacyjne nie powinny stanowić już przeszkody w badaniach fitosocjologicznych.

Okazało się jednak, że słaba znajomość taksonomii kryptogamów nie stanowi najważniejszego utrudnienia w badaniach syntaksonomicznych. Liczne badania wskazują, że zbudowanie hierarchicznego systemu syntaksonomicznego, opartego na gatunkach

charakterystycznych, zgodnie z założeniami Braun-Blanqueta (1921, 1932), nie jest możliwe w warunkach tundry antarktycznej (Ochyra 1998 i cytowana tam literatura). Główną przeszkodę stanowi fakt, że antarktyczne zbiorowiska roślinne tworzą kontinuum wzdłuż gradientu środowiskowego. Wiele spośród obecnych tam taksonów ma szerokie amplitudy ekologiczne i występuje w wielu różnych typach siedlisk. Zbiorowiska, wyraźnie różniące się pod względem fizjonomicznym, często wykazują niewielkie zróżnicowanie składu gatunkowego. W tej sytuacji, jak pokazały dotychczasowe badania (por. Gimingham i Lewis-Smith 1970; Longton 1973, 1979; Ochyra 1998), kryterium najlepiej różnicującym zbiorowiska roślinne, jest dominacja gatunków i struktura fizjonomiczna. Z tego powodu Gimingham i Lewis-Smith (1970) zaproponowali, by klasyfikację zbiorowisk roślinnych w Antarktyce oprzeć na formie wzrostu i dominacji gatunków. System ten okazał się znacznie bardziej efektywny i praktyczny niż system Braun-Blanqueta (1921, 1932) oparty na kryterium florystycznym. Potwierdziły to również badania autora niniejszej pracy.

Obecnie przyjmuje się, że powyższy system klasyfikacji ma uniwersalne zastosowanie w całej Antarktyce, dlatego powszechnie stosowany jest do opisu roślinności antarktycznej (np. Holdgate 1964; Longton 1967, 1973, 1979, 1988; Gimingham i Lewis-Smith 1970; Lindsay 1971; Lewis-Smith 1972, 1988; Allison i Lewis-Smith 1973; Lewis-Smith i Gimingham 1976; Ochyra 1998; Winkler 2000). Chociaż oparty jest na kryteriach fizjonomii i dominacji, wyróżnione na jego podstawie formacje i subformacje odzwierciedlają określone typy siedlisk, gdyż – jak wykazano – formy wzrostu zarówno w przypadku mszaków (Gimingham i Birse 1957; Gimingham i Lewis-Smith 1971), a także porostów (Jahns 1988) są adaptacją do warunków środowiskowych.

Opisane w niniejszej pracy typy zbiorowisk rozpowszechnione są również w innych rejonach Antarktyki (Gimingham i Lewis-Smith 1970; Longton 1979; Ochyra 1984, 1998).

Były także opisane na Wyspie Króla Jerzego (Ochyra 1998). Jedynie zbiorowisko nitrofilnych glonów *Prasiola crispa-Phormidium*, wyróżnione w niniejszej pracy jako socjacja wchodząca w skład asocjacji *Prasiola crispa*, nie było podane w klasyfikacji zaprezentowanej przez wspomnianych wyżej autorów. Nie umieścił go również w klasyfikacji zbiorowisk roślinnych (opisanych na Ziemi Wilkesa w Antarktyce Kontynentalnej) Lewis-Smith (1988), chociaż wyróżnił on strefę zdominowaną przez *Prasiola crispa* i sinice z rodzaju *Phormidium*. Strefa ta zlokalizowana była wokół małego zbiornika, gdzie regularnie przebywała duża liczba wydrzyków *Catharacta antarctica* i *C. maccormicki*. W Zatoce Admiralicji, maty *Prasiola crispa* i *Phormidium attenuatum* rozpowszechnione są w pobliżu kolonii ptaków oraz na reliktowych glebach ornitogennych (Komárek i Komárek 1999).

W wielu pracach wskazywano na związek zielenicy *Prasiola crispa* z miejscami wzbogaconymi w biogeny przez ptaki lub płetwonogi (np. Gimingham i Lewis-Smith 1970; Longton 1973, 1979; Lewis-Smith 1984; Tatur i in. 1997; Komárek i Komárek 1999). Rezultaty badań własnych – a także obserwacje Lewis-Smitha (1988) oraz Komárka i Komárka (1999) – wskazują, że obecność sinic *Phormidium attenuatum* oraz *Ph. scottii* związana jest z miejscami o dużej zawartości biogenów i dużej wilgotności podłoża. W miejscach tych, wspomniane sinice występują razem z glonem *Prasiola crispa*. Przypuszczalnie, zbiorowiska o podobnym składzie gatunkowym, mogą formować się w odpowiednich środowiskach w całej Antarktyce, chociaż – jak wynika z obserwacji autora – mogą być ograniczone do bardzo małych powierzchni.

Pewne wątpliwości może wzbudzać subiektywny charakter tego systemu klasyfikacji. Niestety, problemy taksonomiczne dotychczas nie pozwalały na szerokie zastosowanie metod numerycznych, które umożliwiają wyeliminowanie elementu

subiektywnej oceny w procesie klasyfikowania zbiorowisk roślinnych. Z tego powodu, analizy numeryczne w badaniach zbiorowisk roślinnych Antarktyki zastosowane były dotychczas jedynie przez kilku autorów (Gimingham 1967; Lewis-Smith i Gimingham 1976; Pizarro i Saiz 1977; Lewis-Smith 1988; Winkler 2000). Pomimo to, rezultaty tych analiz okazały się zgodne z wynikami klasyfikacji subiektywnej, można więc uznać, że klasyfikacja ta jest wystarczająco wiarygodna.

Również wyniki zaprezentowane w tej pracy wskazują, że pomimo subiektywnego charakteru, za pomocą systemu Giminghama i Lewis-Smitha (1970) uzyskuje się wiarygodny opis i klasyfikację antarktycznych zbiorowisk roślinnych. Zastosowane metody statystyki wielowymiarowej pozwoliły wyodrębnić grupy płatów (= zbiorowisk roślinnych) zgodne z wcześniej przeprowadzoną klasyfikacją subiektywną (Ryc. 4.A & B i 5).

5.5. Strategie życiowe wzdłuż gradientu środowiskowego

Proces wymiany gatunków wzdłuż gradientu środowiskowego jest rezultatem adaptacji do ściśle określonego zakresu czynników środowiskowych. Przystosowania te powodują, że w różnych warunkach środowiskowych dominują populacje gatunków składające się z osobników o różnych, genetycznie uwarunkowanych cechach, a więc różnych strategiach życiowych (Tilman 1988; Grime 1979).

Spośród wielu cech, mających wpływ na przeżycie, duże zainteresowanie wzbudza problem podziału zasobów na podstawowe funkcje życiowe. Tę strategię można rozpatrywać w kategoriach podziału energii pomiędzy koszty utrzymania, wzrost i reprodukcję. Koszty utrzymania mają bezwzględny priorytet, gdyż ich niezaspokojenie musi doprowadzić do śmierci osobnika. Dopiero pozostała nadwyżka energetyczna może być przeznaczana na wzrost lub reprodukcję. Jeżeli przyjąć, że głównym czynnikiem odpowiedzialnym za ewolucję organizmów jest dobór naturalny, to należy się spodziewać, że alokacja tej nadwyżki energii przebiegać będzie w pewien optymalny sposób, który w danych warunkach prowadzi do maksymalizacji dostosowania – to jest do maksymalizacji całościowego sukcesu reprodukcyjnego (Kozłowski 1986, 1992; Stearns 1992). Optymalizacja rozdziału energii jest rezultatem kompromisów. Oznacza to, że w przypadku roślin energia musi być dzielona pomiędzy części podziemne i nadziemne (Tilman 1988), aparat asymilacyjny i reprodukcyjny (Grime 1979) lub pomiędzy funkcje wegetatywne i generatywne (Olejniczak 1997 i cytowana tam literatura).

Według Tilmana (1988), optymalna strategia życiowa roślin kształtowana jest względną dostępnością dwóch zasobów – światła i nutrientów. W zbiorowiskach lądowych, dostępność tych zasobów skorelowana jest zazwyczaj ujemnie, ponieważ w środowiskach ubogich w biogeny zwarcie zbiorowiska jest niewielkie i dostępność światła nie jest

limitowana. Natomiast w środowiskach żyznych, z powodu dużego zwarcia roślin, dostęp do światła jest ograniczony.

Rośliny przeznaczają produkty asymilacji na rozbudowę organów służących do pobierania tego zasobu, który w danych warunkach jest limitowany. Ponieważ każdy organizm ma do dyspozycji określoną ilość zasobów energetycznych, więc energia przeznaczona na rozbudowę jednego organu, czy usprawnienie jednej funkcji, powoduje zmniejszenie wkładu energii w rozwój innych organów, czy usprawnienie innych funkcji życiowych – zasada kompromisów ewolucyjnych (ang. *trade-offs*) pomiędzy cechami historii życiowych (Stearns 1992). Z tego powodu, roślina mająca ograniczony dostęp do światła, w celu zdobycia większej ilości tego zasobu, zwiększa nakład energii w rozbudowę aparatu fotosyntetycznego, kosztem rozbudowy organów służących do pobierania biogenów. Może zaistnieć również sytuacja odwrotna.

Ze względu na prostą strukturę pionową zbiorowisk i małe pokrycie gruntu można przyjąć, że w zbiorowiskach tundry światło jest dostępne w mniej więcej jednakowym stopniu dla wszystkich gatunków roślin, więc czynnik ten nie powinien powodować istotnych zmian strategii życiowych tych roślin. Z kolei, istnienie silnego gradientu stężenia biogenów sugeruje, że adaptacje związane z dostępnością tego zasobu determinują skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych.

Jak już wcześniej wspomniano, według Tilmana (1988), w środowisku bogatym w biogeny, rośliny przeznaczają niewiele produktów asymilacji na budowę organów służących do pobierania nutrientów, a energia przeznaczana jest głównie na produkcję organów fotosyntetyzujących. Zgodnie z tym przewidywaniem, w warunkach dużej żyzności, optymalną strategią będzie przeznaczanie całej nadwyżki energii na budowę aparatu fotosyntetycznego – jak zauważył Tilman (1988), taka strategia cechuje glony.

Wraz ze spadkiem dostępności biogenów, wielkość inwestycji w aparat fotosyntetyczny maleje w związku z koniecznością rozbudowy organów służących do pobierania biogenów. W rezultacie należy oczekiwać, że wraz ze spadkiem dostępności biogenów, zmniejszać się będzie równocześnie względna wielkość aparatu fotosyntetycznego – to jest proporcji tkanki fotosyntetycznej w stosunku do nefotosyntetycznej.

Zaprezentowane w niniejszej pracy wzorce zróżnicowania roślinności oraz zmian wielkości aparatu fotosyntetycznego, obserwowane wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów (= gradiencie dostępności biogenów), zgodne są z tymi przewidywaniami. Bezpośrednio w sąsiedztwie kolonii pingwinów występują głównie glony, natomiast wraz ze spadkiem żyzności – w kolejnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów – ilość tkanki fotosyntetycznej do nefotosyntetycznej maleje, osiągając najniższe wartości w strefie o najmniejszej dostępności biogenów (Tab. 8).

W modelu Tilmana (1988), mechanizmem warunkującym taki wzorec jest konkurencja. Jeżeli przyjęlibyśmy takie wyjaśnienie, to musielibyśmy uznać, że w kolejnych strefach wokół kolonii pingwinów, w zależności od ilości dostępnych biogenów, dominować będą kolejno gatunki o najwyższych zdolnościach konkurencyjnych – odpowiednio: *Prasiola crista* przy maksymalnych stężeniach biogenów, a porosty w strefie o ich najmniejszej dostępności.

Podejście to całkowicie pomija problem tolerancji roślin na wysoką koncentrację biogenów, co w tym przypadku ma przypuszczalnie kluczowe znaczenie. *Prasiola crista* całkowicie zdominowała strefę pokrytą przez guano, gdyż jako jedyny (z dostępnych na tym terenie gatunków), toleruje stężenia biogenów i zasolenie, toksyczne dla innych roślin (Longton 1973, 1979). W tej sytuacji trudno zgodzić się z poglądem, że jest ona najlepszym konkurentem, skoro brak jakichkolwiek innych gatunków, które potencjalnie mogłyby z nią

w tych warunkach konkurować. Podobnie porosty – ich dominacja w strefie o najniższej dostępności biogenów jest rezultatem adaptacji fizjologicznych, pozwalających na rozwój i egzystencję nawet na podłożu całkowicie pozbawionym dostępnych nutrientów, gdyż niezbędne do życia biogeny czerpią z powietrza (Kappen 1993, 2000).

Z tego powodu, zgodność wzorców opisanych w niniejszej pracy z przewidywaniami modelu Tilmana (1988) nie może być interpretowana jako potwierdzenie jego koncepcji, gdyż jest to zgodność pozorna. Na badanym terenie, konkurencja przypuszczalnie nie ma istotnego wpływu na współwystępowanie gatunków, a zmiany ich dominacji wzdłuż badanego gradientu są jedynie przejawem tolerancji fizjologicznej na różną koncentrację biogenów. Pogląd ten zgodny jest z powszechnie przyjętą opinią, że w środowiskach ekstremalnych oddziaływania międzygatunkowe mają relatywnie małe znaczenie w kształtowaniu biocenozy (Menge i Sutherland 1987).

Odmienną koncepcję procesu wymiany gatunków zaproponował Grime (1979), według którego deficyt zasobów może być rozpatrywany w kategoriach stresu środowiskowego. Według tego autora, odpowiedź na stres nie zależy od tego, jaki zasób jest limitowany, optymalna strategia warunkowana jest poziomem stresu a nie jego rodzajem. W warunkach silnego stresu, to jest w warunkach ograniczonej i nieprzewidywalnej dostępności biogenów, podstawową adaptacją, umożliwiającą roślinom przeżycie, jest zdolność magazynowania energii i oszczędna gospodarka jej zasobami. Z kolei, w warunkach gdy zasoby nie są limitowane, korzystną adaptacją jest wysokie potencjalne tempo wzrostu, gdyż cecha ta umożliwia szybkie reagowanie na lokalną podaż zasobów oraz maksymalizację tempa ich zdobywania i wykorzystywania (Grime 1979; Chapin 1980; Berendse i Elberse 1990).

Energia zmagazynowana w tkankach roślin nie może, w tym samym czasie, zostać wykorzystana na inne funkcje, dlatego tworzenie jej zapasów może odbywać się tylko kosztem innych funkcji życiowych. Konieczność wytwarzania odpowiednich struktur i organów, służących do magazynowania zapasów materii, a także struktur morfologicznych i związków chemicznych, które zabezpieczają trwałość tkanek, dodatkowo zmniejsza ilość energii, która mogłaby zostać wykorzystana na rozbudowę aparatu fotosyntetycznego i dalszy wzrost produkcji. Dlatego cechy zwiększające tolerancję na niedobór zasobów mają równocześnie negatywny wpływ na tempo wzrostu, w rezultacie tolerancja na niedobór nutrientów wykazuje ujemną korelację z potencjalnym tempem wzrostu (Grime 1979; Berendse i Elberse 1990).

Z tego powodu, środowiska różniące się poziomem stresu zdominowane są przez gatunki, lub populacje tego samego gatunku, charakteryzujące się różnym poziomem potencjalnego tempa wzrostu. Te interspecyficzne różnice potencjalnego tempa wzrostu, odzwierciedlają różne, optymalne w danych warunkach, wzorce alokacji energii pomiędzy różne organy oraz struktury anatomiczne i morfologiczne, a tym samym – wzorce rozdziału energii pomiędzy różne funkcje życiowe (Berendse i Elberse 1990).

W kontekście powyższych rozważań można oczekiwać, że wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów, wraz ze spadkiem dostępności biogenów (= wzrostem stresu *sensu* Grime 1979), dominować będą gatunki charakteryzujące się coraz mniejszym potencjalnym tempem wzrostu. Podczas tych badań nie mierzono tego parametru, jednak dane literaturowe (np. Davis 1981; Lewis-Smith 1984; Kappen 1993; Barcikowski i in. 1999) sugerują, że opisany gradient florystyczny tworzy sekwencja gatunków o coraz wolniejszym tempie wzrostu – odpowiednio: glon *Prasiola crispa*, trawa *Deschampsia antarctica*, mszaki dywanowe, drobne mchy darniowe i poduszkowe oraz porosty. Wysokie

tempo wzrostu sprzyja rozbudowie aparatu fotosyntetycznego. Natomiast wzrastająca trwałość tkanek sprzyja akumulacji biomasy niezielonej. Jednak wielkość aparatu fotosyntetycznego dla zwartych płatów roślinności o pokryciu 100% utrzymuje się na relatywnie stałym poziomie.

Mechanizmem kształtującym proces zmian florystycznych, opisanych wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów, jest więc potencjalne tempo wzrostu (specyficzne dla danego gatunku), wynikające z fizjologicznych ograniczeń i strategii rozdziału energii pomiędzy różne funkcje życiowe. Jeżeli wniosek ten jest słuszny, to różnice tempa wzrostu powinny również tłumaczyć zmiany florystyczne zachodzące w wyniku działania zaburzeń, które – według Grime'a (1979) – są drugim czynnikiem limitującym wzrost roślin. Przy czym zaburzenie definiowane jest tu jako czynniki ograniczające wzrost roślin poprzez częściowe albo całkowite ich niszczenie.

Możliwość egzystencji roślin w warunkach zaburzeń uzależniona jest od ich zdolności do regeneracji, która z kolei zależy od potencjalnego tempa wzrostu i produkcji. Rośliny, charakteryzujące się wysokim potencjalnym tempem wzrostu, są relatywnie bardziej odporne na działanie zaburzeń w porównaniu z roślinami o niskim potencjalnym tempie wzrostu. Z tego powodu, w warunkach niskiego stresu (= niewielki deficyt zasobów) nawet intensywne zaburzenia mają relatywnie niewielki wpływ na roślinność. Natomiast w warunkach silnego stresu (= duży deficyt zasobów) nawet małe zaburzenia powodują duże zmiany składu gatunkowego, a intensywne zaburzenia całkowicie uniemożliwiają rozwój roślin (Grime 1979).

Obserwacje autora zgodne są z przewidywaniami modelu Grime (1979).

W środowisku bogatym w biogeny (= niewielki stres), nawet stosunkowo intensywne wydeptywanie przez pingwiny powoduje jedynie spadek obfitości występujących tu

nitrofilnych glonów, gdyż ich szybkie tempo wzrostu umożliwia szybką regenerację plechy lub rekolonizację niszczonej przez pingwiny płatów. Natomiast w środowiskach ubogich w biogeny (= silny stres), zaburzenia (np. niestabilność gruntu) powodują nie tylko redukcję obfitości gatunków, ale przede wszystkim wywołują duże zmiany składu gatunkowego.

W miarę zwiększania intensywności zaburzeń, w pierwszej kolejności maleje liczba gatunków porostów – grupy najbardziej tolerancyjnej na stres. W środowiskach podlegających relatywnie silnym zaburzeniom, porosty nie występują, gdyż wolne tempo wzrostu uniemożliwia ich egzystencję w takich warunkach. U podstaw zmian florystycznych leżą więc procesy fizjologiczne i biochemiczne warunkujące strategie alokacji energii pomiędzy różne funkcje życiowe. Wniosek ten jest zgodny z przewidywaniami koncepcji Barcikowskiego (1994).

Dotychczasowe teorie próbowały wyjaśnić proces wymiany gatunków głównie na poziomie fitocenotycznym i populacyjnym. W niewielkim stopniu zwracano uwagę na zmiany fizjologiczne i biochemiczne, chociaż już Bazzaz (1979) wskazywał na fizjologiczne i biochemiczne uwarunkowania zmian florystycznych w sukcesji. Jednak dopiero Barcikowski (1994) przedstawił bardziej ogólną teorię adaptacyjną, w której proces wymiany gatunków rozpatrywany jest jako jeden z aspektów procesu adaptacji do zmieniających się warunków środowiska. Proces ten może zachodzić na różnych poziomach organizacji roślinności, jednak główny nacisk położony jest na poziom biochemiczny.

5.6. Optymalizacja strategii reprodukcji

Przewidywania co do sposobu, jak rośliny powinny dzielić zasoby pomiędzy funkcje wegetatywne i reprodukcję generatywną były dotychczas przedmiotem wielu rozważań i modeli teoretycznych, a także badań empirycznych. Głównym czynnikiem, zależnym od zmian warunków środowiskowych, na którym koncentrują się analizy, jest zagęszczenie populacji. Dotychczas uzyskane rezultaty nie dostarczają jednoznacznych odpowiedzi.

W zależności od przyjętych założeń oraz technik zastosowanych do uzyskania rozwiązania, modele teoretyczne dają odmienne przewidywania. Również wyniki badań empirycznych są sprzeczne, ponieważ stwierdzono, że mogą występować różne strategie alokacji energii.

Wraz ze spadkiem zagęszczenia populacji zaobserwowano zarówno wzrost nakładów na reprodukcję generatywną kosztem funkcji wegetatywnych, jak i sytuację odwrotną (Olejniczak 1997 i cytowana tam literatura). Badania autora niniejszej pracy wskazują, że w przypadku *Deschampsia antarctica* mamy do czynienia z sytuacją, w której wraz ze spadkiem zagęszczenia populacji, następuje wzrost nakładów na reprodukcję generatywną (Ryc. 11).

Problem odmienności przewidywań różnych modeli teoretycznych oraz niezgodność wyników badań empirycznych został dobrze omówiony przez Olejniczaka (1997).

Opracował on model optymalizacyjny, w którym wykazał, że tę niezgodność można wytłumaczyć w oparciu o procesy związane z dynamiką populacji i optymalizacją rozdziału energii pomiędzy reprodukcję generatywną i wegetatywną. Zgodnie z tym modelem, gdy populacja jest w stanie równowagi, jej zagęszczenie utrzymuje się na pewnym optymalnym poziomie, określanym jako zagęszczenie progowe. Gdy zagęszczenie populacji badanego gatunku jest wyższe od zagęszczenia progowego, to względna inwestycja energii w produkcję nasion powinna wzrastać. Natomiast przy zagęszczeniu populacji niższym od

zagęszczenia progowego, wzrastać będzie względna inwestycja w reprodukcję wegetatywną.

Zagęszczenie progowe może nie być jednakowe dla różnych populacji a nawet płatów tej samej populacji. Jego poziom determinowany jest przez lokalne warunki środowiskowe, np. przez zasobność gleby. W efekcie wartość zagęszczenia progowego będzie się zmieniać w gradiencie środowiskowym. Z przewidywań modelu wynika, że przy wyższym zagęszczeniu progowym produkcja nasion powinna być mniejsza niż przy niższym zagęszczeniu progowym, natomiast energia inwestowana na reprodukcję generatywną będzie inwestowana w odwrotnej proporcji. .

Zmiany alokacji biomasy generatywnej *Deschampsia antarctica*, zaobserwowane wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów, zgodne są z tym przewidywaniem – inwestycja w produkcję wiech i nasion korelowała ujemnie ze zwarciem populacji (Ryc. 11). Zgodnie z przewidywaniem modelu optymalizacyjnego Olejniczaka (1997), w tej sytuacji, względna inwestycja w reprodukcję wegetatywną powinna wykazywać trend odwrotny. W chwili obecnej, sprawdzenie tej hipotezy nie jest możliwe. Jej weryfikacja wymaga badań, które pozwolą na ocenę nie tylko zmian alokacji energii w reprodukcję generatywną, ale również ocenę inwestycji w reprodukcję wegetatywną.

Zgodnie z teorią ewolucji historii życiowych, optymalny rozdział energii pomiędzy wzrost i reprodukcję zależy od prawdopodobieństwa śmierci i przewidywanej długości życia (Kozłowski 1986, 1992; Stearns 1992). Olejniczak (1997) w swoim modelu nie analizował potencjalnego wpływu zróżnicowania śmiertelności na optymalizację strategii alokacji energii, zakładając że zmiana warunków środowiskowych nie wpływa na prawdopodobieństwo śmierci i przewidywaną długość życia. Założenie takie może być niewłaściwe, gdyż – jak od dawna wiadomo – pogarszające się warunki bytowania mogą prowadzić do wzrostu śmiertelności. W przypadku roślin, modele matematyczne

przewidują, że wzrost prawdopodobieństwa śmierci i spadek przewidywanej długości życia powinien sprzyjać zwiększeniu nakładów energii na produkcję nasion, niż w procesy wegetatywne (Kozłowski 1986, 1992; Pugliese i Kozłowski 1990).

W środowisku sezonowym, prawdopodobieństwo przeżycia okresu niekorzystnych warunków (np. zimy) może być uzależnione od ilości zgromadzonych zapasów energii. Z tego powodu, rośliny rosnące w skrajnych środowiskach, np. ubogich w biogeny, mogą mieć mniejsze prawdopodobieństwo przeżycia niekorzystnego sezonu, niż te ze środowisk żyzniejszych. Jest oczywiste, że w przypadku zagrożenia śmiercią, istnieje duże prawdopodobieństwo, że energia inwestowana w procesy inne niż wytworzenie propagul, może zostać zmarnowana. Dlatego taka sytuacja powinna sprzyjać alokacji energii w produkcję nasion a nie w procesy wegetatywne.

Jeżeli przyjąć powyższe założenia, to stwierdzony w przypadku *Deschampsia antarctica* wzrost nakładów w produkcję nasion, przy równoczesnym spadku zwarcia populacji tego gatunku, można interpretować jako rezultat pogarszających się warunków życia prowadzących do zwiększonej śmiertelności. Na taką strategię, w przypadku tego gatunku, wskazują również obserwacje Greene'a i Holtoma (1971) oraz Conveya (1996). Greene i Holtom (1971) zaobserwowali, że osobniki *Deschampsia antarctica* rosnące na suchym, niestabilnym i ubogim w biogeny podłożu, na eksponowanych stanowiskach, produkują więcej kwiatostanów niż osobniki rosnące w bardziej sprzyjających warunkach środowiskowych. Z kolei Convey (1996) wykazał, że produkcja nasion u tego gatunku wzrasta także wraz z surowością warunków klimatycznych. Badane przez niego populacje ze stanowisk w Antarktyce Morskiej wykazywały istotnie większy udział biomasy generatywnej niż populacje ze stanowisk w Subantarktyce.

Według Conveya (1996), jego obserwacje są niezgodne z przewidywaniami modelu strategii życiowych Grime'a (1979), który stwierdza zależność odwrotną – w warunkach

silnego stresu środowiskowego, wraz ze wzrostem kosztów przeżycia (= utrzymania), nakłady energii na funkcje reprodukcyjne będą się zmniejszać. Jednak Convey (1996), jak i autor niniejszej pracy, oceniali jedynie alokację energii w reprodukcję generatywną. Dane te nie pozwalają na ocenę inwestycji energii w reprodukcję wegetatywną za pomocą kłączy, która – według Edwardsa (1972, 1974) – w przypadku *Deschampsia antarctica* jest częstą formą reprodukcji. Tym samym, na podstawie tych danych, nie można dokonać oceny całości energii przeznaczonej na reprodukcję. Nie można więc wykluczyć sytuacji, w której – pomimo obserwowanego wzrostu nakładów energii na reprodukcję generatywną – całkowita ilość energii lokowana w reprodukcję (generatywną i wegetatywną łącznie) maleje. Przewidywany w modelu Grime'a (1979) spadek wydatków na reprodukcję może uwidaczniać się poprzez ograniczenie nakładów energii na reprodukcję wegetatywną. Taką hipotetyczną zależność ilustruje Rycina 12.

Wydaje się, że częściowe wyjaśnienie powyższego zagadnienia można uzyskać poprzez analizę zmian wzorca alokacji energii zaobserwowanych u *Colobanthus quitensis*. Co prawda, gatunek ten wykazuje nieco odmienne preferencje środowiskowe (unika stanowisk silnie wzbogaconych w biogeny w bezpośrednim sąsiedztwie kolonii zwierząt), lecz ma zbliżone rozmieszczenie geograficzne i wystawiony jest na działanie tych samych ograniczeń środowiskowych co *Deschampsia antarctica* (Komárková i in. 1985, 1990; Convey 1996). *Colobanthus quitensis* rozmnaża się generatywnie, a reprodukcja wegetatywna zachodzi sporadycznie i polega jedynie na rozpadzie dużych osobników (Edwards 1975; Fowbert i Lewis-Smith 1994). Wydaje się, że tego typu „reprodukcja wegetatywna” nie może być rozpatrywana w kategoriach podziału energii na różne funkcje życiowe, ponieważ nie zachodzi tu inwestycja energii w wytworzenie nowego osobnika. Można więc oczekiwać, że w warunkach wzrostu kosztów przeżycia, zmniejszenie

wydatków energii na reprodukcję będzie polegać wyłącznie na zmniejszeniu nakładów na produkcję nasion.

Rezultaty badań własnych nie wykazały zróżnicowania w nakładach energii na produkcję nasion u *Colobanthus quitensis*, pomiędzy stanowiskami zlokalizowanymi w różnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów (Tab. 9). Analizowany materiał pochodził ze stanowisk o umiarkowanym oddziaływaniu kolonii (strefa 4 i 5). Z tego powodu, pod względem żyzności (= intensywności stresu), obie strefy prawdopodobnie niewiele się różniły i to właśnie mogło być powodem, że zaobserwowane w tych strefach nakłady na produkcję nasion u *C. quitensis* prawie się nie różniły.

Natomiast Convey (1996) wykazał, że wraz ze wzrostem surowości klimatu (= intensywność stresu), produkcja nasion u *Colobanthus quitensis* istotnie malała, zgodnie z przewidywaniami modelu Grime'a (1979). Odwrotną zależność, stwierdzoną w przypadku *Deschampsia antarctica*, autor ten zinterpretował jako przypuszczalny rezultat odmiennej strategii życiowej w odpowiedzi na stres. Jak już wspomniano, analizując ten gatunek, Convey (1996) nie uwzględnił kosztów poniesionych na reprodukcję wegetatywną. Być może, uwzględnienie tych kosztów w ogólnym rachunku wydatków energetycznych (tak jak przedstawiono to na Ryc. 12) wykaże, że u *D. antarctica* tak samo występuje zmniejszenie nakładów energii na reprodukcję (wraz ze wzrostem intensywności stresu), jak w przypadku *Colobanthus quitensis*. Jednak różnice w sposobie rozmnażania powodują, że zmniejszenie nakładów na reprodukcję w przypadku *C. quitensis* uwidacznia się spadkiem produkcji nasion, natomiast w przypadku *Deschampsia antarctica* spadek ten może uwidaczniać się poprzez zmniejszenie nakładów na reprodukcję wegetatywną, przy jednoczesnym wzroście produkcji nasion. Potwierdzenie tej hipotezy wymaga jednak badań pozwalających na ocenę całości kosztów reprodukcji, to jest na równoczesną ocenę zarówno alokacji zasobów w reprodukcję generatywną jak i wegetatywną.

6. Piśmiennictwo

- Aleksandrova V.D. 1980: *The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas*. – Cambridge University Press, Cambridge: xii + 247 ss.
- Allen S.E., Grimshaw H.M. i Holdgate M.W. 1967: Factors affecting the availability of plant nutrients on an Antarctic island. – *Journal of Ecology* 55(2): 381–396.
- Allen T.F.H. i Hoekstra T.W. 1992: *Toward a unified ecology*. – Columbia University Press, New York: xiv + 383 ss.
- Allen T.F.H., King A.W., Milne B.T., Johnson A. i Turner S. 1993: The problem of scaling in ecology. – *Evolutionary Trends in Plants* 7(1): 3–8.
- Allison J.S. i Lewis-Smith R.I. 1973: The vegetation of Elephant Island, South Shetland Islands. – *British Antarctic Survey Bulletin* 33/34: 185–212.
- Anderson M.J. i Clements A.M. 2000: Resolving environmental disputes: a statistical method for choosing among competing cluster models. – *Ecological Applications* 10(5): 1341–1355.
- Anonim 1993: *Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty*. – Her Majesty's Stationery Office, London: 38 ss.
- Austin M.P. 1990: Continuum theory and competition in vegetation. – *W*: Grace J.B. i Tilman D. (red.), *Perspectives on plant competition*. – Academic Press, San Diego, CA, ss: 215–238.
- Austin M.P. i Gaywood M.J. 1994: Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. – *Journal of Vegetation Science* 5(4): 473–482.
- Austin M.P. i Smith T. 1989: A new model for the continuum. – *Vegetatio* 83(1–2): 35–47.
- Barcikowski A. 1994: *Teoria sukcesji roślinności jako teoria adaptacyjna*. – Rozprawy Uniwersytetu M. Kopernika, Toruń: 98 ss.
- Barcikowski A. 1998: XX Wyprawa Antarktyczna do Stacji im. H. Arctowskiego. – *Biuletyn polarny* 6: 27–32.
- Barcikowski A. i Loro P. 1997: Seasonal dynamics of chlorophyll content in selected plants on King George Island (Maritime Antarctic, South Shetland Islands). – *Polish Polar Studies, 24th Polar Symposium, Warszawa 1997*, ss: 243–250.
- Barcikowski A. i Loro P. 1999: Changes in chlorophyll content throughout the year in selected species of mosses on King George Island, South Shetlands Islands, maritime Antarctic. – *Polish Polar Research* 20(3): 291–300.
- Barcikowski A. i Gutowska J. 1999: Studies on the biomass of selected species of Antarctic mosses on King George Island, South Shetland Islands, maritime Antarctic. – *Polish Polar Research* 20(3): 283–290.
- Barcikowski A. i Zarzycki K. 1999: Preface. – *Polish Polar Research* 20(3): 181–182.

- Barcikowski A., Łyżwińska R. i Zarzycki K. 1999: Growth rate and biomass production of *Deschampsia antarctica* Desv. in the Admiralty Bay region, South Shetland Islands, Antarctica. – *Polish Polar Research* 20(3): 301–311.
- Bazzaz F.A. 1979: The physiological ecology of plant succession. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351–371.
- Bednarek-Ochyra H., Váňa J., Ochyra R. i Lewis-Smith R.I. 2000: *The liverwort flora of Antarctica*. – Polish Academy of Sciences, W. Szafer Institute of Botany, Cracow: xvi + 238 ss.
- Berendse F. i Elberse W.T. 1990: Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. – W: Grace J.B. i Tilman D. (red.), *Perspectives on plant competition*. – Academic Press, San Diego, CA, ss: 93–116.
- Birkenmajer K. 1998: Zlodowacenie Arktyki w kenozoiku. – *Kosmos* 47(4): 397–408.
- Bliss L.C. 1979: Vascular plant vegetation of the southern circumpolar region in relation to antarctic, alpine, and arctic vegetation. – *Canadian Journal of Botany* 57(20): 2167–2178.
- Block W. 1984: Terrestrial microbiology, invertebrates and ecosystems. – W: Laws R.M. (red.), *Antarctic ecology*. Vol. 1. – Academic Press, London, ss: 163–236.
- Block W. 1994: Terrestrial ecosystems. Antarctica. – *Polar Biology* 14: 293–300.
- Bonner W.N. i Lewis-Smith R.I. (red.), 1985: *Conservation areas in the Antarctic*. – Scientific Committee on Antarctic Research, International Council of Scientific Unions: viii + 299 ss.
- Braun M., Simões J.C., Vogt S., Bremer U.F., Blindow N., Pfender M., Saurer H., Aquino F.E. i Ferron F.A. 2001: An improved topographic database for King George Island: compilation, application and outlook. – *Antarctic Science* 13(1): 41–52.
- Braun-Blanquet J. 1921: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. – *des Jahrbuches der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 57(2): 305–351.
- Braun-Blanquet J. 1932: *Plant sociology. The study of plant communities*. – McGraw-Hill, New York – London: xviii + 439 ss.
- Ciaputa P. i Salwicka K. 1997: Tourism at Arctowski Station 1991–1997: policies for better management. – *Polish Polar Research* 18(3–4): 227–239.
- Chapin F.S.III. 1980: The mineral nutrition of wild plants. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233–260.
- Clapperton C.M. 1990: Quaternary glaciations in the Southern Ocean and Antarctic Peninsula area. – *Quaternary Science Reviews* 9: 229–252.
- Collins N.J. 1976: The development of moss-peat banks in relation to changing climate and ice cover on Signy Island in the Maritime Antarctic. – *British Antarctic Survey Bulletin* 43: 85–102.
- Collins S.L., Glenn S.M. i Roberts D.W. 1993: The hierarchical continuum concept. – *Journal of Vegetation Science* 4(2): 149–156.

- Connell J.H. 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. – *American Naturalist* 122(5): 661–696.
- Convey P. 1996: Reproduction of Antarctic flowering plants. – *Antarctic Science* 8(2): 127–134.
- Convey P., Lewis-Smith R.I., Hodgson D. i Peat H.J. 2000: The flora of the South Sandwich Islands, with particular reference to the influence of geothermal heating. – *Journal of Biogeography* 27(6): 1279–1295.
- Conway H., Hall B.L., Denton G.H., Gades A.M. i Waddington E.D. 1999: Past and future grounding-line retreat of the West Antarctic Ice Sheet. – *Science* 286(5438): 280–283.
- Davis R.C. 1981: Structure and function of two Antarctic terrestrial moss communities. – *Ecological Monographs* 51(2): 125–143.
- Digby P.G.N. i Kempton R.A. 1991: *Multivariate analysis of ecological communities*. – Chapman Hall, London – Madras: viii + 206 ss.
- Edwards J.A. 1972: Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartyl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: V. Distribution ecology and vegetative performance on Signy Island. – *British Antarctic Survey Bulletin* 28: 11–28.
- Edwards J.A. 1974: Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartyl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VI. Reproductive performance Signy Island. – *British Antarctic Survey Bulletin* 39: 67–86.
- Edwards J.A. 1975: Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartyl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VII. Cyclic changes related to age in *Colobanthus quitensis*. – *British Antarctic Survey Bulletin* 40: 1–6.
- Ejrnæs R. 2000: Can we trust gradients extracted by Detrended Correspondence Analysis? – *Journal of Vegetation Science* 11(4): 565–572.
- Follmann G. 1965: Una asociación nitrófila de líquenes epipétricos de la Antártica Occidental con *Ramalina terebrata* Tayl. et Hook. como especie caracterizante. – *Instituto Antartico Chileno* No. 4: 1–18.
- Follmann G. 1967: Vegetationsanalytische Untersuchungen an Flechtengesellschaften zwischen Atacamawüste und Grahamland. – *Bericht der deutschen botanischen Gesellschaft* 60: 199–205.
- Fowbert J.A. i Lewis-Smith R.I. 1994: Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Island, Antarctic Peninsula. – *Arctic and Alpine Research* 26(3): 290–296.
- Furmańczyk K i Ochyra R. 1982: Plant communities of the Admiralty Bay region (King George Island, South Shetland Islands, Antarctic). I. Jasnorzewski Gardens. – *Polish Polar Research* 3(1–2): 25–39.
- Gauch H.G. 1986: *Multivariate analysis in community ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge: x + 298 ss.
- Gillham M.E. 1961: Modification of Subantarctic flora on Macquarie Island by seabirds and sea elephants. – *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 74(1): 1–12.

- Gimingham C.H. 1967: Quantitative community analysis and bryophyte ecology on Signy Island. – *W*: Smith J.E. (red.), A discussion on the Antarctic Terrestrial Ecosystem. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 252: 251–259.
- Gimingham C.H. i Birse E.M. 1957: Ecological studies on growth-form in bryophytes. – *Journal of Ecology* 45(2): 533–545.
- Gimingham C.H. i Lewis-Smith R.I. 1970: Bryophyte and Lichen Communities in the Maritime Antarctic. – *W*: Holdgate M.W. (red.), *Antarctic ecology. Vol. 2.* – Academic Press, London, ss: 752–785.
- Gimingham C.H. i Lewis-Smith R.I. 1971: Growth form and water relations of mosses in the maritime Antarctic. – *British Antarctic Survey Bulletin* 25: 1–21.
- Gleason H.A. 1926: The individualistic concept of the plant association. – *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26.
- Gleason H.A. 1939: The individualistic concept of the plant association. – *American Midland Naturalist* 21: 92–110.
- Godley E.J. 1960: The botany of southern Chile in relation to New Zealand and the Subantarctic. – *W*: Pantin C.F.A. (red.), *A discussion on the biology of the southern cold temperate zone.* – *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 152: 457–475.
- Golonka J. 2000: *Cambrian-neogene plate tectonic maps.* – Rozprawy habilitacyjne nr 350, Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków: 125 ss. + 38 pls.
- Greene S.W. 1964: Plants of the land. – *W*: Priestley R., Adie R.J. i Robin G. de Q. (red.), *Antarctic Research. A review of British scientific achievements in Antarctica.* – Butterworth, London, ss: 239–253.
- Greene S.W. i Greene D.M. 1963: Check list of the sub-Antarctic and Antarctic vascular flora. – *Polar Record* 11: 411–418.
- Greene D.M. i Holtom A. 1971: Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartyl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: III. Distribution, habitats and performance in the Antarctic botanical zone. – *British Antarctic Survey Bulletin* 26: 1–29.
- Greenfield L.G. 1992: Precipitation nitrogen at maritime Signy Island and Cape Bird, Antarctica. – *Polar Biology* 11: 649–653.
- Gremmen N.J.M. 1982: The vegetation of the Subantarctic islands Marion and Prince Edward. – *W*: *Geobotany* Vol. 3., Dr W. Junk Publishers, The Hague: x + 149 ss.
- Gremmen N.J.M., Huiskes A.H.L. i Francke J.W. 1995: Standing crop of the coastal macrolichen *Mastodia tessellata*, and its relationship to nutrient concentrations, on Petermann Island, Antarctica. – *The Lichenologist* 27(5): 387–394.
- Grime J.P. 1979: *Plant strategies and vegetation processes.* – John Wiley & Sons, Chichester, UK: xi + 222 ss. +35 pls.
- van Groenewoud H. 1992: The robustness of Correspondence, Detrended Correspondence, and TWINSpan Analysis. – *Journal of Vegetation Science* 3(2): 239–246.
- Grolle R. 1972: The hepatics of the South Sandwich Islands and South Georgia. – *British Antarctic Survey Bulletin* 28: 83–95.

- Harmata K. i Olech M. 1991: Transect for aerobiological studies from Antarctica to Poland. – *Grana* 30(2): 458–463.
- Hill M.O. 1973: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. – *Ecology* 54(2): 427–432.
- Hill M.O. i Gauch H.G. 1980: Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio* 42(1–3): 47–58.
- Hoagland B.W. i Collins S.L. 1997: Gradient models, gradient analysis, and hierarchical structure in plant communities. – *Oikos* 78(1): 23–30.
- Hoekstra T.W., Allen T.F.H. i Flather C.H. 1991: Implicit scaling in ecological research. – *BioScience* 41(3): 148–154.
- Holdgate M.W. 1964: Terrestrial ecology in the maritime Antarctic. – *W*: Carrick R., Holdgate M.W. i Prévost J. (red.), *Biologie antarctique*. – Hermann, Paris, ss: 181–194.
- Holdgate M.W. 1970: Vegetation. – *W*: Holdgate M.W. (red.), *Antarctic ecology. Vol. 2*. – Academic Press, London, ss: 729–732.
- Huntley B.J. 1971: Vegetation. – *W*: van Zinderen Bakker Sr., Winterbottom J.M. i Dyer R.A. (red.), *Marion and Prince Edward Islands*. – Balkema, Cape Town, ss: 98–160.
- Ingólfsson Ó., Hjort C., Berkman P.A., Björck S., Colhoun E., Goodwin J.D., Hall B., Hirakawa K., Melles M., Möller P. i Prentice M.L. 1998: Antarctic glacial history since Last Glacial Maximum: an overview of the record on land. – *Antarctic Science* 10(3): 326–344.
- Jacobsen P. i Kappen L. 1988: Lichens from the Admiralty Bay region, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). – *Nova Hedwigia* 46(3–4): 503–510.
- Jahns H.M. 1988: The lichen thallus. – *W*: Galun M. (red.), *Handbook of lichenology. Vol. 1*. – CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, ss: 95–146.
- Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F. i van Tongeren O.F.R. 1995: *Data analysis in community and landscape ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge: xxi + 299 ss.
- Juchnowicz-Bierbasz M. 1999: Year-round changes of nutrients in fresh water bodies near Arctowski Station (South Shetland Islands, Antarctica). – *Polish Polar Research* 20(3): 243–258.
- Juchnowicz-Bierbasz M. i Rakusa-Suszczewski S. 2000: Nutrient's contents in the interstitial waters in soils near H. Arctowski Station (King George Island, Antarctic). – *Polish Polar Studies, 27th Polar Symposium, Toruń 2000*, ss: 49–58.
- Kappen L. 1985: Vegetation and ecology of ice-free areas of northern Victoria Land, Antarctica. I. The lichen vegetation of Birthday Ridge and an Islan Mountain. – *Polar Biology* 4: 213–225.
- Kappen L. 1993: Lichens in the Antarctic region. – *W*: Friedmann E.I. (red.), *Antarctic Microbiology*. – Wiley-Liss, New York, ss: 433–490.
- Kappen L. 2000: Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. – *Antarctic Science* 12(3): 314–324.

- Kappen L. i Starka H. 1988: Pollen and spores transport into the Antarctic. – *Polar Biology* 8: 173–180.
- Keddy P.A. 1992: Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. – *Journal of Vegetation Science* 3(2): 157–164.
- Kejna M. 1999: Air temperature on King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. – *Polish Polar Research* 20(3): 183–201.
- Kejna M. i Láska K. 1999: Spatial differentiation of ground temperature in the region of Arctowski Station, King George Island, Antarctica in 1996. – *Polish Polar Research* 20(3): 221–241.
- Kennedy A.D. 1993: Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: a biogeographical synthesis. – *Arctic and Alpine Research* 25(4): 308–315.
- Kennedy A.D. 1999: Modelling the determinants of species distribution in Antarctica. – *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 31(3): 230–241.
- King J.C. 1994: Recent climate variability in the vicinity of the Antarctic Peninsula. – *International Journal of Climatology* 14(4): 357–369.
- Kitel P. 2000: The necessity of Polish research on whaling in the South Shetlands region. – *Polish Polar Studies 27th Polar Symposium, Toruń 2000*, ss: 65–75.
- Komárek O. i Komárek J. 1999: Diversity of freshwater and terrestrial habitats and their oxyphototroph microflora in the Arctowski Station region, South Shetland Islands. – *Polish Polar Research* 20(3): 259–282.
- Komárková V., Poncet S. i Poncet J. 1985: Two native Antarctic vascular plants, *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*: a new southernmost locality and other localities in the Antarctic Peninsula area. – *Arctic and Alpine Research* 17(4): 401–416.
- Komárková V., Poncet S. i Poncet J. 1990: Additional and revised localities of vascular plants *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. in the Antarctic Peninsula area. – *Arctic and Alpine Research* 22(1): 108–113.
- Korotkevich Ye.S. 1972: Polyarnyye Pustyni. [*Polar Deserts*]. – Hydrometeorological Publishing House, Leningrad: 420 ss. (po rosyjsku).
- Kovach W.L. 1998: *MVSP – A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver.3.0.* – Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K: iv + 127 ss.
- Kozłowski J. 1986: *Optymalizacja wieku dojrzewania i rozmiarów ciała zwierząt i roślin.* – Rozprawy habilitacyjne nr 115, Uniwersytet Jagielloński, Kraków: 130 ss.
- Kozłowski J. 1992: Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. – *TREE* 7(1): 15–19.
- Kuhn D. 1997: *Genese, Ökologie und Soziologie einer Bodengesellschaft in einem Periglazialgebiet der King-George-Insel (West-Antarktis).* – Schriftenreihe, Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde Universität Kiel, Nr 40: viii + 174 ss. + 16 pls.
- Laws R.M. 1985: The ecology of the Southern Ocean. – *American Scientist* 73(1): 26–40.

- Lawton J.H. 1987: Are there assembly rules for succesional communities? – *W*: Gray A.J., Crawley M.J. i Edwards P.J. (red.), *Colonization, succession and stability*. – Blackwell, Oxford, ss: 225–244.
- Lawver L.A., Gahagan L.M. i Coffin M.F. 1992: The development of paleoseaways around Antarctica. – *W*: Kennett J.P. i Baron J. (red.), *The Antarctic Paleoenvironment: a perspective on global change*. – American Geophysical Union, *Antarctic Research Series* 56: 7–30.
- Leishman M.R. i Wild C. 2001: Vegetation abundance and diversity in relation to soil nutrients and soil water content in Vestfold Hills, East Antarctica. – *Antarctic Science* 13(2): 126–134.
- Lesiński G. 1993: Monitoring of birds and pinnipeds on King George Island (South Shetland Islands) in 1989/1990. – *Polish Polar Research* 14(1): 75–89.
- Lewis-Smith R.I. 1972: Vegetation of the South Orkney Islands with particular references to Signy Island. – *British Antarctic Survey Scientific Reports* 68: 1–124.
- Lewis-Smith R.I. 1984: Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. – *W*: Laws R.M. (red.), *Antarctic ecology. Vol. 1*. – Academic Press, London, ss: 61–162.
- Lewis-Smith R.I. 1985: Nutrient cycling in relation to biological productivity in Antarctic and Sub-Antarctic terrestrial and freshwater ecosystems. – *W*: Siegfried W.R., Condy P.R. i Laws R.M. (red.), *Antarctic nutrient cycles and food webs*. – Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg, ss: 138–155.
- Lewis-Smith R.I. 1988: Classification and ordination of cryptogamic communities in Wilkes Land, Continental Antarctica. – *Vegetatio* 76(3): 155–166.
- Lewis-Smith R.I. 1991: Exotic sporomorphs as indicators of potential immigrant colonists in Antarctica. – *Grana* 30(2): 313–324.
- Lewis-Smith R.I. 1996: Terrestrial and freshwater biotic components of the western Antarctica Peninsula. – *W*: Ross R.M., Hofmann E.E. i Quetin L.B. (red.), *Foundation for ecological research west of the Antarctic Peninsula*. – *Antarctic Research Series* 70: 15–59.
- Lewis-Smith R.I. i Walton D.W.H. 1975: South Georgia, Subantarctic. – *W*: Rosswall T. i Heal O.W. (red.), Structure and function of tundra ecosystems. – *Ecological Bulletins (Stockholm)* 20: 399–423.
- Lewis-Smith R.I. i Gimingham C.H. 1976: Classification of cryptogamic communities in the maritime Antarctic. – *British Antarctic Survey Bulletin* 43: 25–47.
- Lindsay D.C. 1971: The vegetation of the South Shetland Islands. – *British Antarctic Survey Bulletin* 25: 59–83.
- Llano G.A. 1965: The flora of Antarctica. – *W*: Hatherton T. (red.), *Antarctica*. – New Zealand Antarctic Society Survey, Meuthen, London, ss: 331–350.
- Longton R.E. 1967: Vegetation in the Maritime Antarctic. – *W*: Smith J.E. (red.), A discussion of the Antarctic terrestrial ecosystem. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 252: 213–235.
- Longton R.E. 1973: A classification of terrestrial vegetation near McMurdo Sound continental Antarctica. – *Canadian Journal of Botany* 51(12): 2339–2346.

- Longton R.E. 1979: Vegetation ecology and classification in the Antarctic Zone. – *Canadian Journal of Botany* 57(20): 2264–2278.
- Longton R.E. 1988: *The biology of polar bryophytes and lichens*. – Cambridge University Press. Cambridge – Sydney: viii + 391 ss.
- Longton R.E. i Holdgate M.W. 1967: Temperature relationships of Antarctic vegetation. – *W*: Smith J.E. (red.), A discussion on the terrestrial Antarctic ecosystem. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, No. 777, 279: 237–250.
- Longton R.E. i Holdgate M.W. 1979: The South Sandwich Islands: IV. Botany. – *British Antarctic Survey Scientific Reports* 94: 1–53.
- Lösch R., Pause R. i Mies B. 1997: Poikilohydrie und räumlich-zeitliche Existenzische von Flechten und Moosen. – *Bibliotheca Lichenologica* 67: 145–162.
- Ludwig J.A. i Reynolds J.F. 1988: *Statistical ecology. A primer on methods and computing*. – John Wiley & Sons, New York, NY: xviii + 337 ss.
- Marshall W.A. 1996a: Biological particles over Antarctica. – *Nature* 383(6602): 680.
- Marshall W.A. 1996b: Aerial dispersal of lichen soredia in the maritime Antarctic. – *New Phytologist* 134(3): 523–530.
- Marsz A.A. i Styszyńska A. (red.), 2000: *Główne cechy klimatu rejonu Polskiej Stacji Antarktycznej im. H. Arctowskiego (Antarktyka Zachodnia, Szetlandy Południowe, Wyspa Króla Jerzego)*. – Wydawnictwo Uczelniane Wyższej Szkoły Morskiej w Gdyni, Gdynia: 264 ss.
- McIntosh R.P. 1967: The continuum concept of vegetation. – *Botanical Review* 33(2): 130–187.
- McIntosh R.P. 1995: Gleason's „individualistic concept” and theory of animal communities: a continuing controversy. – *Biological Reviews* 70: 317–357.
- Menge B.A. i Sutherland J.P. 1987: Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. – *American Naturalist* 130(5): 730–757.
- Meurk C.D., Foggo M.N., Thomson B.M., Bathurst E.T.J. i Crompton M.B. 1994: Ion-rich precipitation and vegetation pattern on Subantarctic Cambell Island. – *Arctic and Alpine Research* 26(3): 281–289.
- Moseley H.N. 1879: *Notes by a naturalist on H.M.S. Challenger*. 1st ed. – Macmillan, London: xvi + 620 ss.
- Myrcha A. i Tatur A. 1991: Ecological role of current abandoned penguin rookeries in the land environment of the maritime Antarctic. – *Polish Polar Research* 12(1): 3–24.
- Myrcha A., Pietr S.J. i Tatur A. 1985: The role of Pygoscelid penguin rookeries in nutrient cycles at Admiralty Bay, King George Island. – *W*: Siegfried W.R., Condy P.R. i Laws R.M. (red.), *Antarctic nutrient cycle and food webs*. – Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg, ss: 156–162.

- Myrcha A., Ochyra R. i Tatur A. 1991: Site of Special Scientific Interest No. 8. – Westerns shores of Admiralty Bay, King George Island, South Shetlands Islands. – *W:* Klekowski R.Z. i Opaliński K.W. (red.), *The first Polish-Soviet Antarctic Symposium „Arctowski '85”*. – Polish Academy of Sciences, Institute of Ecology, Warsaw, ss: 157–168.
- Øvstedal D.O. i Lewis-Smith R.I. 2001: *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge: xii + 411 ss. + 104 pls.
- Ochyra R. 1983: Świat roślinny Antarktyki. – *Kosmos* 32(2): 276–292.
- Ochyra R. 1984: Zbiorowiska roślinne Antarktyki. – *Kosmos* 33(1): 43–56.
- Ochyra R. 1998: *The moss flora of King George Island, Antarctica*. – Polish Academy of Sciences, W. Szafer Inst. of Botany, Cracow: xxiv + 279 ss.
- Ochyra R. i Vána J. 1989: The hepatics of King George Island, with particular reference to the Admiralty Bay region (South Shetland Islands, Antarctica). – *Polish Polar Research* 10(2): 183–210.
- Olech M. 1989: Lichens from the Admiralty Bay region, King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 58(3): 493–512.
- Olech M. 1990: Preliminary studies on ornithocoprophilous lichens of the Arctic and Antarctic regions. – *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology* 3: 218–223.
- Olech M. 1993: Lower plants – *W:* Rakusa-Suszczewski S. (red.), *The Maritime Antarctic Coastal Ecosystems of Admiralty Bay*. – Department of Antarctic Biology, Polish Academy of Sciences, Warszawa, ss: 172–179.
- Olech M. 1996: Human impact on terrestrial ecosystems in West Antarctica. – *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology* 9: 299–306.
- Olech M. 1998: Ekosystemy tundrowe Antarktyki. – *Kosmos* 47(4): 569–578.
- Olejniczak P. 1997: *Optymalny podział zasobów pomiędzy produkcję nasion a rozmnażanie wegetatywne u roślin*. – Rozprawa doktorska. Instytut Biologii Środowiskowej, Uniwersytet Jagielloński, Kraków: 78 ss.
- Orlóci L. 1967: An agglomerative method for the classification of plant communities. – *Journal of Ecology* 55(1): 193–206.
- Orlóci L. 1978: *Multivariate analysis in vegetation research*. – Dr W. Junk Publishers. The Hague – Boston: ix + 451 ss.
- Palmer M.W. i White P.S. 1994: On the existence of ecological communities. – *Journal of Vegetation Science* 5(2): 279–282.
- Pickard J. i Seppelt R.D. 1984: Phytogeography of Antarctica. – *Journal of Biogeography* 11(2): 83–102.
- Pizarro C. i Saiz F. 1977: Estudio de la taxocenosis muscinal de la península Fildes (Isla Rey Jorge, Shetland del Sur). – Instituto Antartico Chileno, Ser. *Ciencias* 5, No. 1: 81–96.

- Pugliese A. i Kozłowski J. 1990: Optimal patterns of growth and reproduction for perennial plants with persisting or not persisting vegetative parts. – *Evolutionary Ecology* 4(1): 75–89.
- Rakusa-Suszczewski S. (red.), 1993: *The Maritime Antarctic Coastal Ecosystem of Admiralty Bay*. – Department of Antarctic Biology, Polish Academy of Sciences, Warszawa: 216 ss.
- Rakusa-Suszczewski S. 1999: *Ekosystemy morskiej Antarktyki. Zmiany i zmienność*. – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa: 137 ss. + 21 fot. + 3 mapy.
- Redón J.F. 1969: Nueva asociación de líquenes muscícolas de la Antártica Occidental, con *Sphaerophorus tener* Laur. [= *globosus* (Huds.) Vain.], como especie caracterizante. – *Bulletin of the Instituto Antartico Chileno* 4: 5–11.
- Redón J.F. 1985: *Líquenes Antárticos*. – Instituto Antartico Chileno, Santiago, Chile: 121 ss + 21 pls.
- Richardson D.H.S. 1973: Photosynthesis and Carbohydrate Movement. – W: Ahmadjian V. i Hale M.E. (red.), *The Lichens*. – Academic Press, New York – London, ss: 249–307.
- Saxena V.K. 1982: Biogenic nuclei involvement in clouds over the Ross Ice Shelf. – *Antarctic Journal of the United States* 17: 212–214.
- Schoener T.W. 1983: Field experiments on interspecific competition. – *American Naturalist* 122(2): 240–285.
- Schofield E. i Ahmadjian V. 1972: Field observations and laboratory studies of some Antarctic cold desert cryptogams. – W: Liano G.A. (red.), *Terrestrial Research in the Antarctic – Antarctic Research Series* 20: 97–141.
- Scott J.T. 1974: Correlation of vegetation with environment: a test of the continuum and community-type hypothesis. – W: Strain B.R. i Billings W.D. (red.), *Vegetation and environment*. – *Handbook of Vegetation Science* 6, W. Junk, The Hague, ss: 89–109.
- Scott J.J. 1990: Changes in Vegetation on Heard Island 1947–1987. – W: Kerry K.R. i Hempel G. (red.), *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. – Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg, ss: 61–76.
- Scottsberg C. 1960: Remarks on the plant geography of the southern cold temperate zone. – W: Pantin C.F.A. (red.), *A discussion on the biology of the southern cold temperate zone*. – *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 152: 447–457.
- Shiple B. i Keddy P.A. 1987: The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypothesis. – *Vegetatio* 69(1–3): 47–55.
- Sierakowski K. 1991: Birds and mammals in the region of SSSI No. 8 in the season 1988/89 (South Shetland Islands, King George, Admiralty Bay). – *Polish Polar Research* 12(1): 25–54.
- Smith V.R. 1977: A qualitative description of energy flow and nutrient cycling in the Marion Island terrestrial ecosystem. – *Polar Record* 18(115): 361–370.
- Smith V.R. 1978: Animal-plant-soil nutrient relationships on Marion Island (Subantarctic). – *Oecologia (Berlin)*. 32: 239–253.

- Sneath P.H.A. i Sokal R.R. 1973: *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.* – W.H. Freeman and Co., San Francisco: xv + 573 ss.
- StatSoft 1997: *Statistica PL dla Windows. Tom 1–5.* – StatSoft Inc., Tulsa OK, USA.
- Stearns S.C. 1992: *The evolution of life histories.* – Oxford University Press, Oxford: 248 ss.
- Stenroos S. 1993: Taxonomy and distribution of the lichen family *Cladoniaceae* in the Antarctic and peri-Antarctic regions. – *Cryptogamic Botany* 3(4): 310–344.
- Sugden D.E. i Clapperton C.M. 1977: The maximum ice extent on island groups in the Scotia Sea, Antarctica. – *Quaternary Research* 7: 268–282.
- Tatur A. 1989: Ornithogenic soils of the maritime Antarctic. – *Polish Polar Research* 10(4): 481–532.
- Tatur A. i Myrcha A. 1983: Changes in chemical composition of water running off from the penguin rookeries at Admiralty Bay region (King Georg Island, South Shetlands, Antarctica). – *Polish Polar Research* 4(1–4): 113–128.
- Tatur A. i Myrcha A. 1984: Ornithogenic soils on King George Island, South Shetland Islands (Maritime Antarctic Zone). – *Polish Polar Research* 5(1–4): 31–60.
- Tatur A., Myrcha A. i Niegodysz J. 1997: Formation of abandoned penguin rookery ecosystems in the maritime Antarctic. – *Polar Biology* 17(5): 405–417.
- Tilman D. 1982: *Resource competition and community structure.* – Princeton University Press, Princeton, NJ, USA: xi + 296 ss.
- Tilman D. 1988: *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* – Princeton University Press, Princeton, NJ, USA: xi + 360 ss.
- Traczyk T. 1967: Propozycja nowego sposobu oceny produkcji runa. – *Ekologia Polska Seria B* 13(3): 241–247.
- Wace N.M. 1960: The botany of the southern oceanic islands. – *W:* Pantin C.F.A. (red.), A discussion on the biology of the southern cold temperate zone. – *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 152: 475–490.
- Wace N.M. 1961: The vegetation of Gough Island. – *Ecological Monographs* 31(4): 337–367.
- Walton D.W.H. 1990: Colonization of terrestrial habitats – organisms, opportunities and occurrence. – *W:* Kerry K.R. i Hempel G. (red.), *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation.* – Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg, ss: 51–60.
- Ward J.H. 1963: Hierarchical grouping to optimize an objective function. – *Journal of the American Statistical Association* 58: 236–244.
- Weyant W.S. 1966: The Antarctic Climate. – *W:* Antarctic soils and soil forming processes. – *Antarctic Research Series* 8: 47–59.
- Webb D.A. 1954: Is the classification of plant communities either possible or desirable. – *Botanisk Tidsskrift* 51: 362–370.
- Whittaker R.H. 1956: Vegetation of the Great Smoky Mountains. – *Ecological Monographs* 26(1): 1–80.

- Whittaker R.H. 1962: Classification of natural communities. – *Botanical Review* 28: 1–239.
- Whittaker R.H. 1975: *Communities and ecosystems*. – Macmillan, New York: xviii + 385 ss. + 1 pls.
- Wilson J.B. i Gitay H. 1995: Community structure and assembly rules in a dune slack: variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relations. – *Vegetatio* 116(2): 93–106.
- Wilson J.B. i Whittaker R.J. 1995: Assembly rules demonstrated in a saltmarsh community. – *Journal of Ecology* 83(5):801–807.
- Winkler J.B. 2000: Die Rolle der Schneebedeckung für die Kryptogamen-Vegetation in der maritimen Antarktis (Potter-Halbinsel, King George Island). – *Berichte zur Polarforschung* 371: 1–151.
- Wodehouse E.B. i Parker B.C. 1981: Atmospheric ammonia nitrogen, a potential source of nitrogen eutrophication of freshwater Antarctic ecosystems. – *Antarctic Research Series* 30: 155–167.
- Wołek J. 1997: Species co-occurrence patterns in pleustonic plant communities (class *Lemnetaea*): are there assembly rules governing pleustonic community assembly? – *Fragmenta Floristica et Geobotanica. Supplementum* 5: 3–100.
- van Zanten B.O. 1976: Preliminary report on germination experiments designed to estimate the survival chances of moss spores during aerial transoceanic long-distance dispersal in the Southern Hemisphere with special reference to New Zealand. – *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 41: 133–140.
- van Zanten B.O. 1978: Experimental studies on transoceanic long-range dispersal on moss spores in the Southern Hemisphere. – *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 44: 455–482.
- Zarzycki K. 1992: Rośliny naczyniowe i lądowe biotopy. – W: Rakusa-Suszczewski S. (red.), *Zatoka Admiralicji. Ekosystemy strefy przybrzeżnej Morskiej Antarktyki*. – Oficyna Wydawnicza Instytutu Ekologii PAN, Dziekanów Leśny, ss: 247–256.
- Zarzycki K. 1993: Vascular plants and terrestrial biotopes. – W: Rakusa-Suszczewski S. (red.), *The Maritime Antarctic Coastal Ecosystems of Admiralty Bay*. – Department of Antarctic Biology PAS, Warszawa, ss: 181–187.
- Zarzycki K. i Barcikowski A. 1993: Roślinność lądowa regionu Zatoki Admiralicji i Zatoki Króla Jerzego (Wyspa Króla Jerzego, Szetlandy Południowe, Antarktyka) – problemy ekologii zbiorowisk i populacji roślin naczyniowych. – *Wiadomości Botaniczne* 37(3–4): 213–215.
- Zastawniak E. 1998: Szata roślinna późnej kredy i trzeciorzędu Antarktyki Zachodniej. – *Kosmos* 47(4): 409–416.

Tab. 1. Skład gatunkowy i średnie procentowe pokrycie gatunków na powierzchniach badawczych, uszeregowanych wzdłuż I osi DCA (strefa 0–5a), na końcu wydzielono powierzchnie podlegające silnym zaburzeniom (strefa 5b) uszeregowane zgodnie ze wzrostem intensywności zaburzeń ($22 < 21 < 18$). N_0 , N_1 , N_2 – wskaźniki różnorodności; E_5 – wskaźnik równomierności (Ludwig i Rynolds 1988). Plus (+) oznacza gatunek obecny, pokrycie nie mierzone; gwiazdka (*) oznacza powierzchnie położone na terenie aktywnych kolonii pingwinów (strefa 0), kolonizowane przez glon *Prasiola crispera* po opuszczeniu kolonii przez pingwiny. Numeracja powierzchni badawczych zgodnie z opisem w Tab. 4.

Powierzchnia nr	3*	11*	4	10	2	8	12	14	7	13	1	5	9	6	17	16	19	15	20	22	21	18
Strefa	0		1						2	3				4			5a			5b		
Liczba pomiarów pokrycia	0	0	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	200	50	50
Łączne średnie pokrycie	0	0	48,9	46,2	49,3	61,9	46,8	76,9	106,8	93,2	89,3	94,4	92,5	97,6	76,1	64,8	34,6	45,9	57,8	2,38	12,3	14,9
Glony																						
<i>Prasiola crispera</i>	+	+	48.7	46.0	48.7	61.2	46.0	74.2	33.1	17.7	10.3	5.2	3.24	2.49	1.17		0.38			0.06		0.01
<i>Phormidium</i> spp.									20.9					3.02								
Rośliny naczyniowe																						
<i>Deschampsia antarctica</i>			0.18	0.06	0.58	0.61	0.14	2.64	52.0	74.5	77.9	89.0	88.2	44.6	19.6	9.47	3.72	0.26	0.83	0.46	2.86	8.02
<i>Colobanthus quitensis</i>														0.29	12.6	2.67	4.69	0.22	1.53	0.43	7.22	6.48
Mchy																						
<i>Brachythecium austrosalebrosum</i>														0.02								0.02
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>									0.05				0.01	0.02	9.77	1.35		0.01		0.45	1.93	
<i>Ceratodon purpureus</i>									0.04				0.01	0.14	11.9	1.65		1.72		0.28	0.02	
<i>Hennediella antarctica</i>																				0.24		
<i>Pohlia nutans</i>											0.12			0.02	0.6	0.23					0.01	
<i>Polytrichastrum alpinum</i>									0.01	0.1	0.35	0.01	0.14	0.58	2.33	4.67		1.7	0.02			0.02
<i>Polytrichum pilliferum</i>											0.06		0.17	0.02	1.94	1.07		3.36			0.02	
<i>Sanionia uncinata</i>							0.06	0.01	0.3	0.18	0.21	0.01	43.9	11.9	20.5		0.01	0.02	0.04	0.02	0.17	
<i>Shistidium antarctici</i>																					0.14	
<i>Syntrichia princeps</i>								0.04	0.01	0.3		0.14	2.06	0.6	3.23		3.14	0.04	7.5	0.26	0.06	
<i>Syntrichia saxicola</i>									0.09					0.05			12.6	6.75	5.9			
Porosty																						
<i>Acaraspora macrocyclos</i>			0.03	0.06	0.02	0.03		0.05	0.05	0.07		0.4	0.15	1.0	1.2		1.6	2.53	2.5			0.09
<i>Amandinea conioipsis</i>								0.02	0.05	0.07		0.1	0.05	1.0	1.2		2.53	2.5				0.22
<i>Buellia falklandica</i>			0.05		0.08	0.5		0.7	0.04					0.05								0.01
<i>Caloplaca citrina</i>																		0.1	0.35	1.19		
<i>Caloplaca johnstonii</i>																	0.01		0.01			
<i>Caloplaca sublobulata</i>			0.1		0.03	0.1		0.35							0.65	2.35	5.38	20.5	8.46			0.09
<i>Cladonia galindezii</i>														0.02	0.05	0.2		0.16	0.3			
<i>Lecanora flotowiana</i>																	0.1	0.01	0.1			
<i>Leptogium puberulum</i>																			0.42			
<i>Megaspora verrucosa</i>														0.02	0.1	2.18		0.93	0.8			
<i>Ochrolechia frigida</i>												0.05	0.15	0.75	9.12		2.5	2.53	5.88		0.01	0.03
<i>Physcia dubia</i>																	0.1	0.01	0.03			
<i>Psoroma hypnorum</i>														0.01	0.05	1.52		0.3	0.35	0.8		
<i>Rhizoplaca aspidophora</i>																			0.35	0.5		
<i>Rinodina olivaceobrunnea</i>															0.05	2.18		0.35	0.8			
<i>Usnea antarctica</i>																	0.37	0.83	17.7			
<i>Xanthoria candelaria</i>														0.01					0.01			
<i>Xanthoria elegans</i>																			0.01			
Liczba gatunków na powierzchni (N_0) w tym:	1	1	2	5	3	5	5	3	11	10	9	4	11	21	18	17	14	23	23	12	8	7
Glony	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1
Rośliny naczyniowe	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Mchy	0	0	0	0	0	0	0	1	5	4	5	2	6	9	7	7	3	7	4	9	5	0
Porosty	0	0	0	3	1	3	3	0	3	4	2	0	3	8	8	8	9	13	17	0	1	4
N_1			1.03	1.04	1.08	1.08	1.11	1.17	2.95	1.75	1.56	1.26	1.26	3.01	7.81	9.55	6.43	7.30	8.94	7.74	2.87	2.29
N_2			1.01	1.01	1.03	1.02	1.03	1.07	2.70	1.48	1.29	1.12	1.10	2.42	6.18	6.38	4.95	4.17	6.31	6.85	2.36	2.09
E_5			0.30	0.26	0.35	0.32	0.32	0.43	0.87	0.64	0.52	0.47	0.34	0.71	0.76	0.63	0.73	0.50	0.67	0.87	0.73	0.85
Liczba gatunków w strefie	1		6						11	15				23			(27)	32	(18)			

Tab. 2. Średnia zawartość chlorofilu (Chl) w mg/g suchej masy (DW) obliczona dla 5 gatunków porostów i *Prasiola crispera* (Smykla, dane niepubl.) oraz w biomacie zielonej 4 gatunków mchów i *Deschampsia antarctica* z Wyspy Króla Jerzego (Barcikowski i Loro 1997, 1999). W nawiasach podano najmniejszą i największą wartość.

Badane taksony	porosty (5 gatunków)	<i>Prasiola crispera</i>	mchy (4 gatunki)	<i>Deschampsia antarctica</i>
Chl [mg/g DW]	0.69 (0.38–1.07)	4.53	4.12 (2.34–5.14)	2.62
proporcja	1	6.6	6.0	3.8

Tab. 3. Wykaz taksonów stwierdzonych na badanym transekcie. Gatunki podane dla rejonu Zatoki Admiralicji po raz pierwszy zaznaczono pogrubioną czcionką. W przypadku glonów i sinic uwzględniono jedynie gatunki tworzące na powierzchni gruntu wyraźne „maty”. Nazewnictwo przyjęto za opracowaniami: rośliny naczyniowe – Greene i Greene (1963), mchy – Ochyra (1998), porosty – Øvstedal i Lewis-Smith (2001), glony i sinice – Komárek i Komárek (1999).

Rośliny naczyniowe (2 gatunki):

Deschampsia antarctica Desv.

Colobanthus quitensis (Kunth) Bartl.

Mchy (11 gatunków):

Brachythecium austrosalebrosum (Müll. Hal.) Kindb.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) C.F.Gaertn., B.Mey. & Scherb.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.

Hennediella antarctica (Angstr.) Ochyra & Matteri

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L.Sm.

Polytrichum piliferum Hedw.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske.

Shistidium antarctici (Card.) L.I.Savicz & Smirnova.

Syntrichia princeps (De Not.) Mitt.

S. saxicola (Card.) Zand.

Porosty (18 gatunków):

Acaraspora macrocyclos Vain.

Amandinea coniopsis (Wahlenb.) M.Chiosy

Buellia falklandica Darb.

Caloplaca citrina (Hoffm.) Th. Fr.

C. johnstonii (C.W. Dodge) Søchting & Olech

C. sublobulata (Nyl.) Zahlbr.

Cladonia galindezii Øvstedal

Lecanora flotowiana Spreng.

Leptogium puberulum Hue

Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner & V. Wirth

Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge

Physcia dubia (Hoffm.) Lettau

Psoroma hypnorum (Vahl) Gray

Rhizoplaca aspidophora (Vain.) Redón

Rinodina olivaceobrunnea C.W. Dodge & G.E. Baker

Usnea antarctica Du Rietz

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.

X. elegans (Link) Th. Fr.

Glony i sinice (3 gatunki)

Prasiola crispa (Lightf.) Menegh.

Phormidium attenuatum (Fritsch) Anagn. & Kom.

Ph. scottii (Fritsch) Kom.

Tab. 4. Wykaz zbiorowisk roślinnych wyróżnionych przy użyciu kryterium fizjonomicznego i ujętych w system klasyfikacji antarktycznych zbiorowisk roślinnych zaproponowanego przez Gimingham i Lewis-Smith (1970) z uwzględnieniem późniejszych zmian Longtona (1979). Klasyfikację oparto na 20 powierzchniach badawczych. W nawiasach kwadratowych podano numer powierzchni badawczej.

A. Formacja antarktycznej tundry roślin zarodnikowych.

1. Subformacja makrolichenes

Asocjacja *Usnea*

Socjacja *Usnea antarctica*–*Caloplaca sublobulata*–*Syntrichia* [15, 20]

2. Subformacja drobnych mchów darniowych i poduszkowych.

Asocjacja *Syntrichia*

Socjacja *Syntrichia saxicola* [19]

Asocjacja *Ceratodon*–*Brium*

Socjacja *Ceratodon purpureus*–*Brium pseudotriquetrum*–*Sanionia uncinata* [16, 17]

3. Subformacja mszarów dywanowych.

Asocjacja *Sanionia uncinata*

Socjacja *Sanionia uncinata*–*Deschampsia antarctica* [6]

4. Subformacja glonów naziemnych.

Asocjacja *Prasiola crispa*

Socjacja *Prasiola crispa* [2, 4, 8, 10, 12, 14]

Socjacja *Prasiola crispa*–*Phormidium* spp. [7]

B. Formacja antarktycznej tundry zielnej.

5. Subformacja traw i poduszkowatych chamefitów.

Asocjacja *Deschampsia antarctica*–*Colobanthus quitensis*

Socjacja *Deschampsia antarctica* [1, 5, 9, 13, 7]

Socjacja *Deschampsia antarctica*–*Colobanthus quitensis* [18, 21, 22]

Tab. 5. Wartość własna λ i długość gradientu (w jednostkach odchylenia standardowego) dla cech ilościowych (średnie pokrycie, całkowita biomasa nadziemna i biomasa zielona) oraz dla cechy jakościowej (obecność gatunków) dla pierwszych czterech osi DCA.

Badana cecha	statystyka	Oś I	Oś II	Oś III	Oś IV
średnie pokrycie	wartość własna	0.842	0.180	0.101	0.013
	długość gradientu	4.573	1.957	1.486	0.911
biomasa całkowita	wartość własna	0.845	0.318	0.081	0.026
	długość gradientu	4.825	2.462	1.742	1.160
biomasa zielona	wartość własna	0.866	0.252	0.087	0.029
	długość gradientu	4.999	2.348	1.665	1.716
obecność gatunków	wartość własna	0.389	0.190	0.046	0.024
	długość gradientu	2.682	2.475	1.609	1.525

Tab. 6. Współczynnik korelacji Pearsona r dla I i II osi DCA, pomiędzy $n = 20$ wartościami osi DCA dla cech ilościowych (średnie pokrycie, całkowita biomasa nadziemna i biomasa zielona) oraz dla cechy jakościowej (obecność gatunków). NS = nieistotne statystycznie ($p > 0.05$); ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

Oś DCA	cecha	cecha		
		biomasa całkowita	biomasa zielona	obecność gatunków
I	średnie pokrycie	0.994 ^{***}	0.998 ^{***}	0.923 ^{***}
	biomasa całkowita		0.994 ^{***}	0.926 ^{***}
	biomasa zielona			0.925 ^{***}
II	średnie pokrycie	0.606 ^{**}	0.780 ^{***}	0.193 ^{NS}
	biomasa całkowita		0.941 ^{***}	0.160 ^{NS}
	biomasa zielona			0.109 ^{NS}

Tab. 7. Liczba gatunków stwierdzonych w poszczególnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów. * – powierzchnie położone w strefie 0, na terenie aktywnych kolonii, zasiedlane przez glon *Prasiola crista* po opuszczeniu kolonii przez pingwiny.

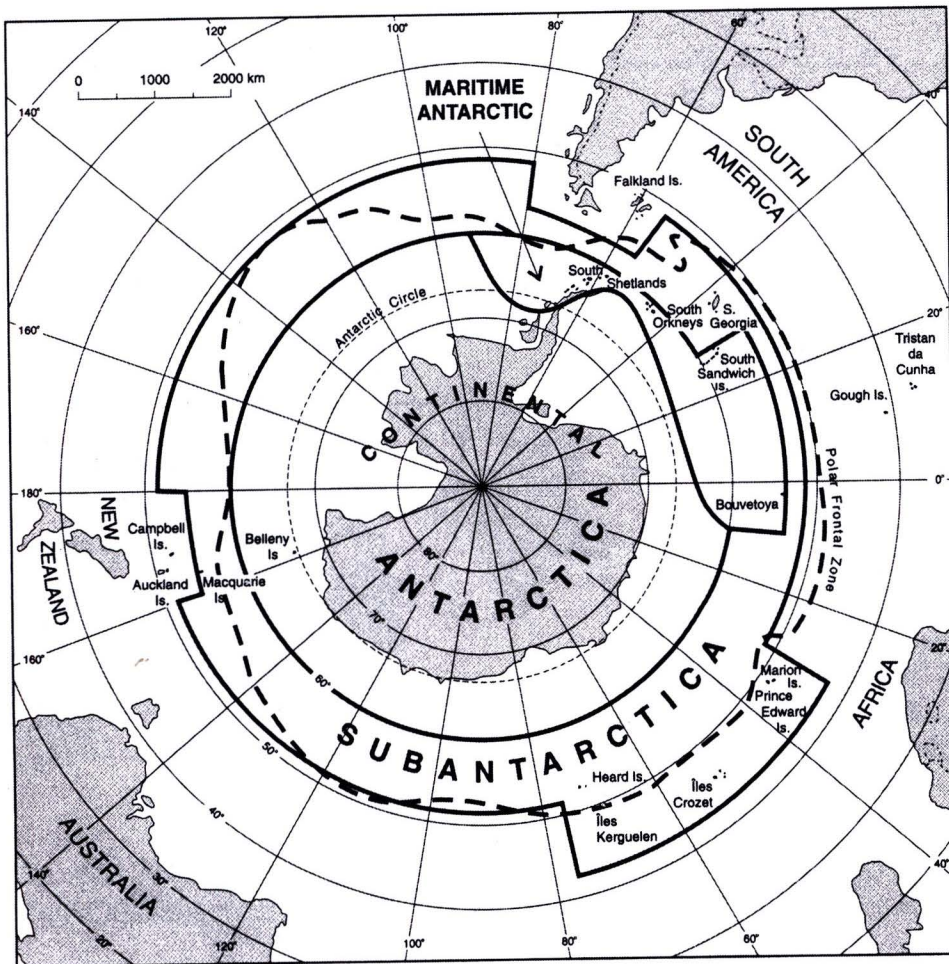
Grupy roślin	Strefa					
	0	1	2	3	4	5
Głony	1*	1	2	1	2	1
Rośliny naczyniowe	0	1	1	1	2	2
Mchy	0	1	5	8	9	11
Porosty	0	3	3	5	9	18
<i>w tym: ornitokopofilne</i>	0	3	3	4	4	5
<i>epibiotyczne</i>	0	0	0	1	4	4
Razem :	1*	6	11	15	22	32

Tab. 8. Względna wielkość aparatu fotosyntetycznego (AF) zbiorowisk roślinnych w kolejnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów (średnia $\pm 1SD$), n – wielkość próby. Wielkość AF oszacowano w kategoriach biomasy zielonej, wyrażonej jako procent całkowitej biomasy nadziemnej przy założeniu, że biomasa fotosyntetyczna porostów wynosi 20% ich całkowitej biomasy ($B_F = 20\%B_C$) oraz przy założeniu, że biomasa ta równa jest całkowitej biomasy porostów ($B_F = B_C$). W przypadku strefy 5 uwzględniono jedynie powierzchnie nr 15, 19 i 20, pomijając powierzchnie podlegające silnym zaburzeniom (nr 18, 21 i 22).

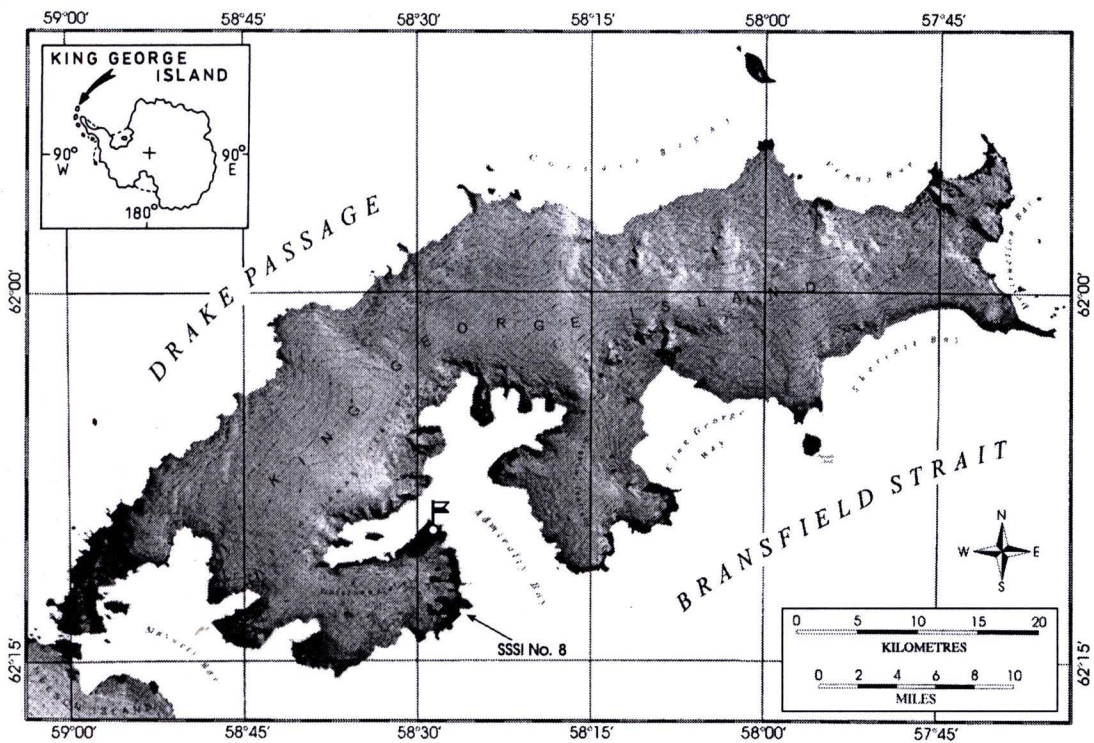
Strefa	AF		n
	$B_F = 20\%B_C$	$B_F = B_C$	
0	—	—	—
1	98.1 \pm 2.4	98.4 \pm 1.6	6
2	64.1	64.5	1
3	46.9 \pm 8.7	47.1 \pm 8.7	4
4	39.6 \pm 3.9	43.1 \pm 3.4	3
5	28.2 \pm 4.7	54.9 \pm 17.5	3

Tab. 9. Całkowita biomasa nadziemna, biomasa zielona, biomasa niezielona i biomasa organów rozmnażania generatywnego dla *Sanionia uncinata*, *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis* oraz liczba owocostanów *Colobanthus quitensis*, w różnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów. W tabeli przedstawiono średnie wartości biomasy w g/m² i średnią liczbę owocostanów na cm² oraz odchylenie standardowe SD (dla jednogatunkowych płatów o pokryciu 100%); wielkość próby *n* i prawdopodobieństwo *p* dla dwustronnego testu *U* Manna-Whitneya. * = różnica istotna na poziomie $\alpha \leq 0.05$.

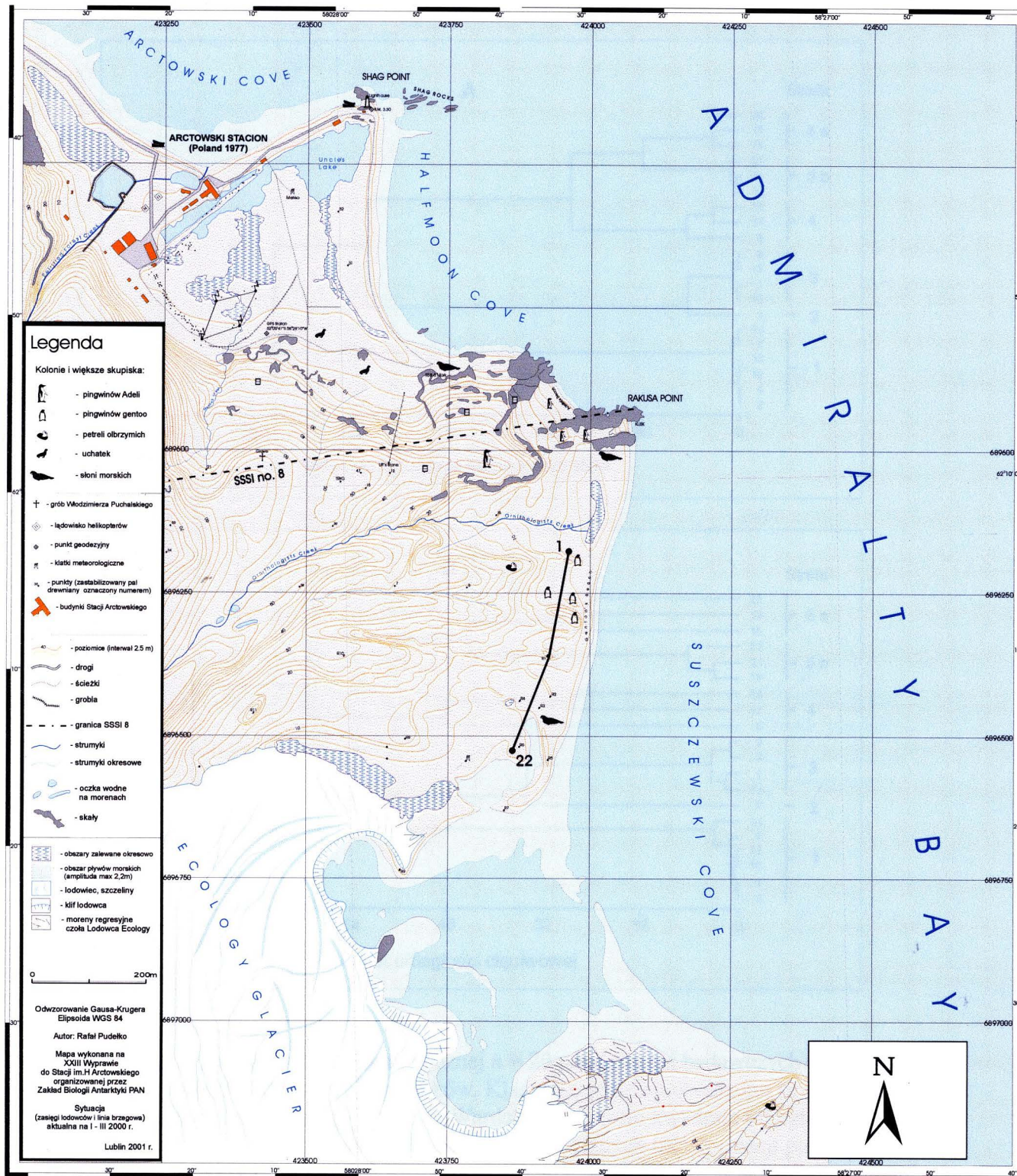
Gatunek	Badana cecha	Wartości badanej cechy $\pm 1SD$		<i>p</i>
		strefa 3 (<i>n</i> = 6)	strefa 4 (<i>n</i> = 11)	
<i>Sanionia uncinata</i>	biomasa całkowita	1139.6 \pm 100.2	958.8 \pm 128.4	0.016*
	biomasa zielona	445.2 \pm 38.7	369.5 \pm 56.2	0.016*
	biomasa niezielona	694.3 \pm 114.0	589.4 \pm 100.5	0.159
<i>Deschampsia antarctica</i>	biomasa całkowita	806.2 \pm 188.9	719.7 \pm 242.4	0.104
	biomasa zielona	341.0 \pm 105.9	232.1 \pm 136.7	0.0004*
	biomasa niezielona	436.4 \pm 179.0	424.8 \pm 137.2	0.846
	biomasa wiech	28.8 \pm 23.0	62.8 \pm 53.7	0.001*
<i>Colobanthus quitensis</i>	biomasa całkowita	720.4 \pm 222.0	838.5 \pm 258.6	0.571
	biomasa zielona	415.2 \pm 199.3	412.0 \pm 117.0	0.424
	biomasa niezielona	140.3 \pm 87.4	267.9 \pm 166.5	0.016*
	biomasa owocostanów	165.0 \pm 76.8	158.7 \pm 64.4	0.641
	liczba owocostanów	13.4 \pm 6.6	12.9 \pm 5.4	0.744

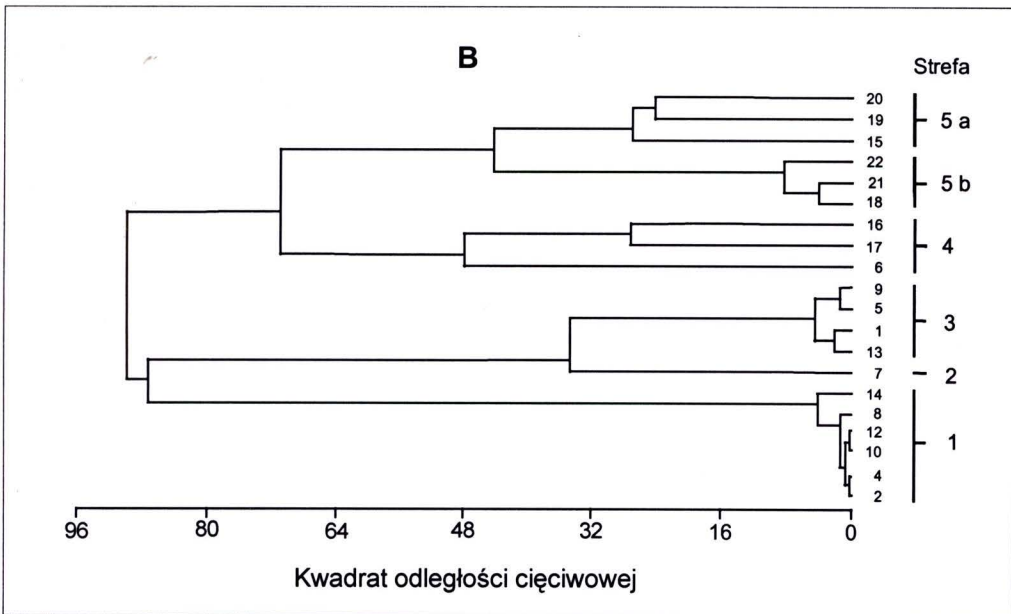
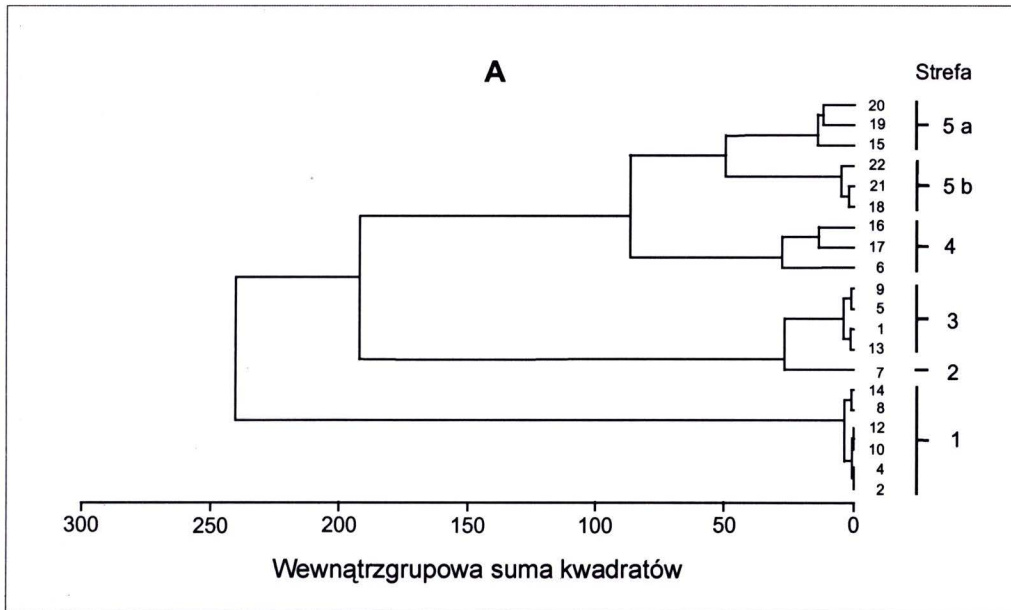


Ryc. 1. Antarktyka i Subantarktyka. Linią ciągłą zaznaczono podział biogeograficzny, linią przerywaną granicę Konwergencji Antarktycznej (za: Ochyra 1998).

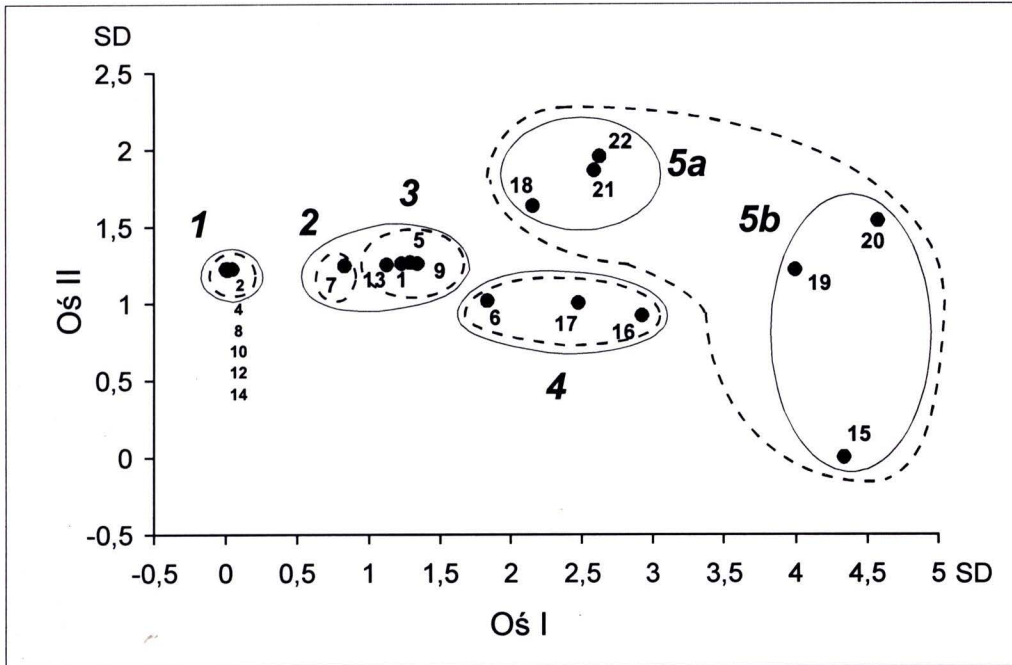


Ryc. 2. Wyspa Króla Jerzego z zaznaczoną lokalizacją Stacji Arctowskiego oraz Rejonu Specjalnych Zainteresowań Naukowych SSSI nr 8 (za: Brown i in. 2001, zmienione).

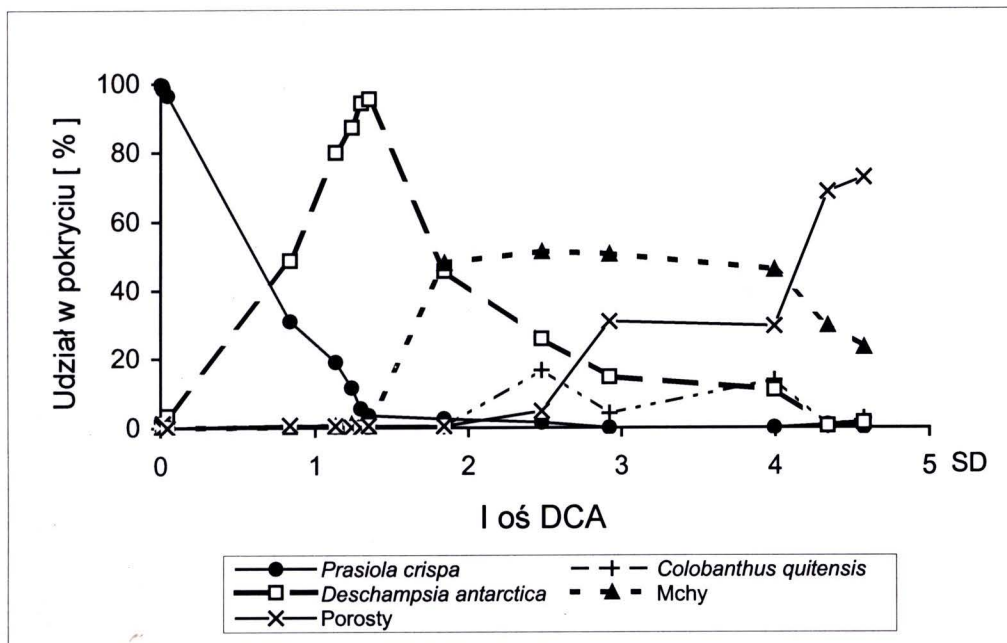




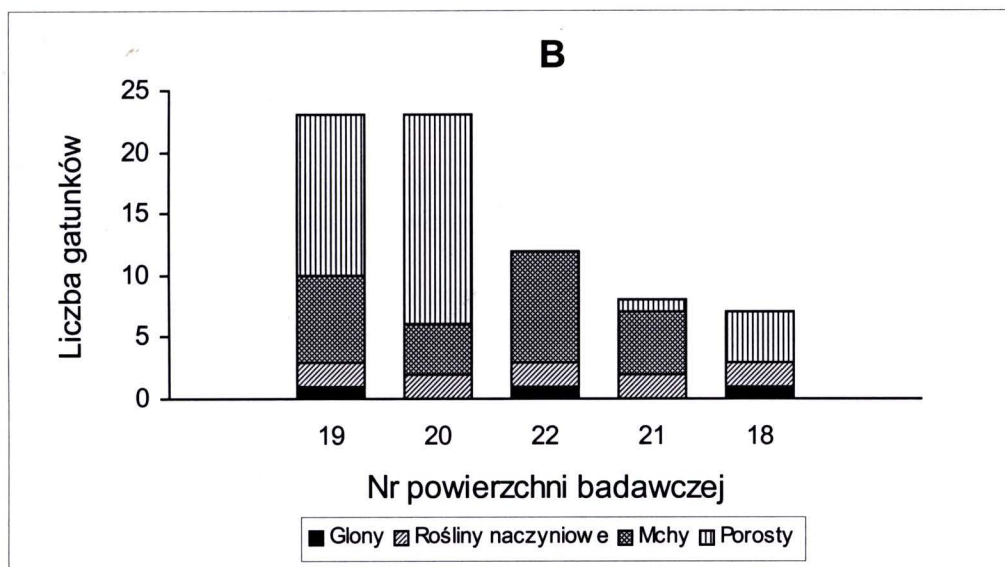
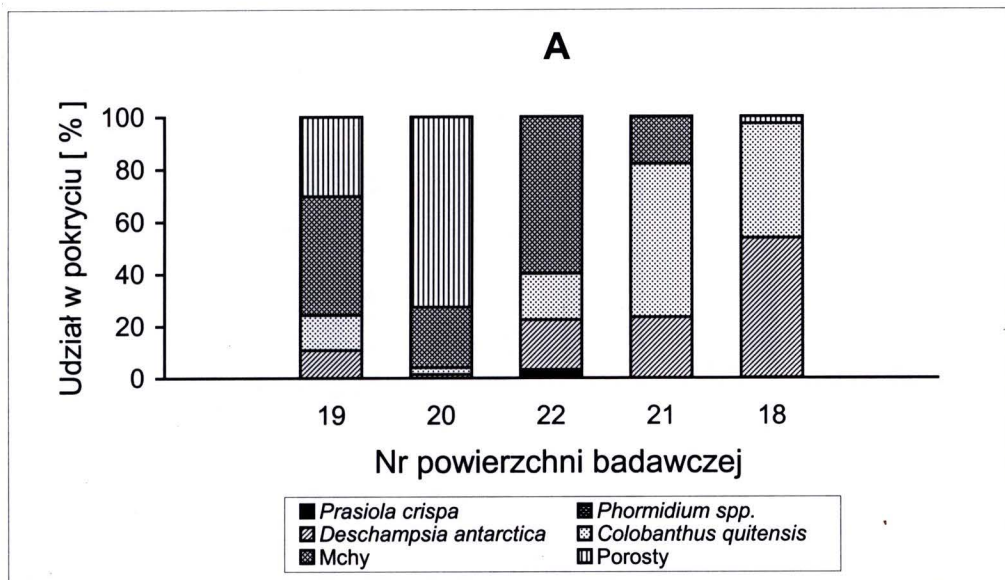
Ryc. 4. Dendrogram klasyfikacji numerycznej $n = 20$ powierzchni badawczych utworzony w oparciu o projektywne pokrycie gatunków. Klasyfikację przeprowadzono za pomocą metody „najmniejszej wariancji” (metoda Warda), przy użyciu kwadratu odległości euklidesowej jako miary podobieństwa, dla danych poddanych transformacji pierwiastka kwadratowego (A) oraz za pomocą metody „nieważonej średniej odległości między parami z grup” (UPGMA), przy użyciu jako miary podobieństwa kwadratu odległości cięciwowej (B). Obok dendrogramu zaznaczono grupy powierzchni tworzące odpowiednie strefy (1–5) wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów.



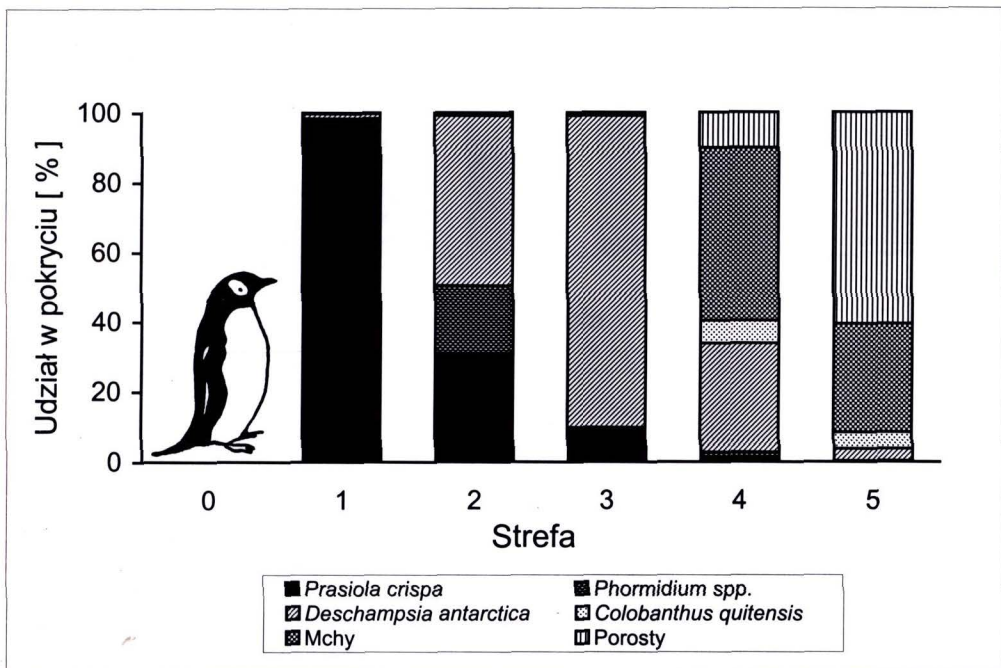
Ryc. 5. Uporządkowanie $n = 20$ powierzchni badawczych wzdłuż I ($\lambda_I = 0.842$) i II ($\lambda_{II} = 0.180$) osi DCA na podstawie procentowego pokrycia gatunków. Linia przerywaną obwiedziono grupy, wyróżnione w sposób subiektywny jako strefy (1–5) wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów; linią ciągłą – grupy wydzielone za pomocą klasyfikacji numerycznej. Skala na osi pionowej i poziomej wyrażona jest w jednostkach odchylenia standardowego (SD).



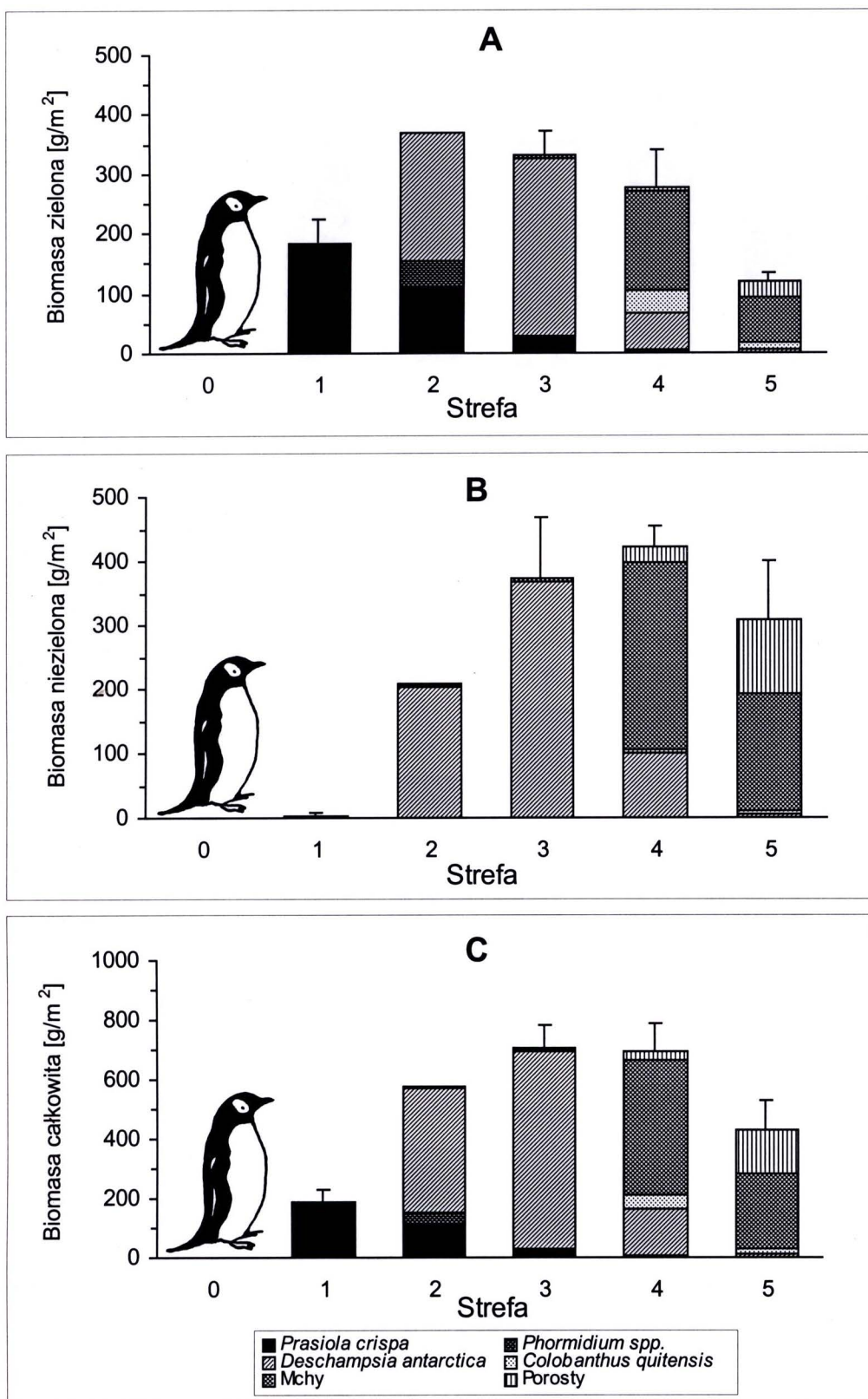
Ryc. 6. Udział *Prasiola crispa*, *Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis* oraz mchów i porostów w projektywnym pokryciu zbiorowisk wzdłuż I osi DCA. Na wykresie pominięto powierzchnie podlegające silnym zaburzeniom (nr 18, 21 i 22). Skala na osi poziomej wyrażona jest w jednostkach odchylenia standardowego (SD).



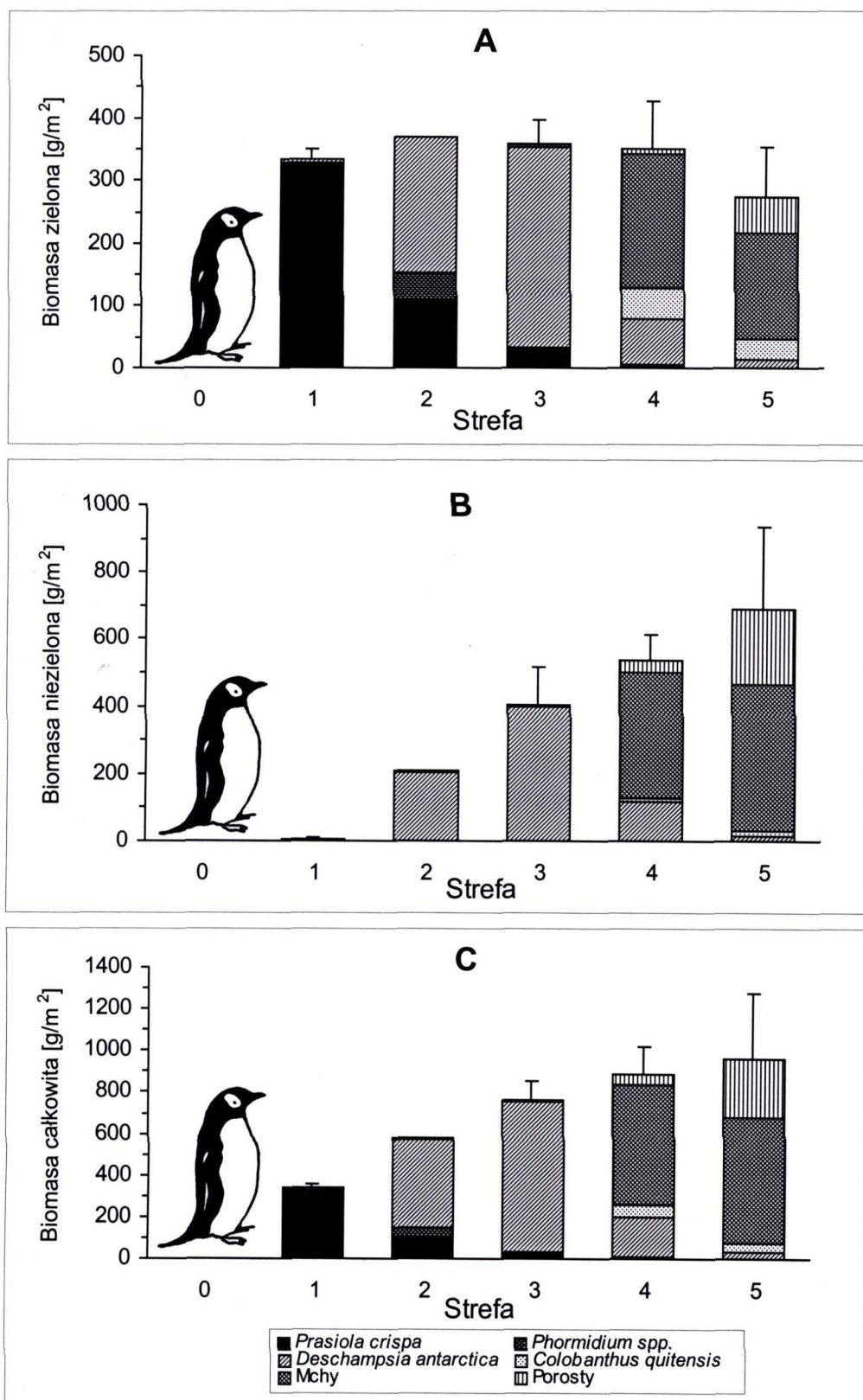
Ryc. 7. Udział poszczególnych grup roślin w projektywnym pokryciu powierzchni badawczych (A) oraz liczba gatunków poszczególnych grup roślin (B) na powierzchniach badawczych uszeregowanych zgodnie ze wzrostem intensywności zaburzeń – 19 i 20 to powierzchnie bez zaburzeń; 22, 21 i 18 to powierzchnie, na których zaburzenia występują z różnym nasileniem.



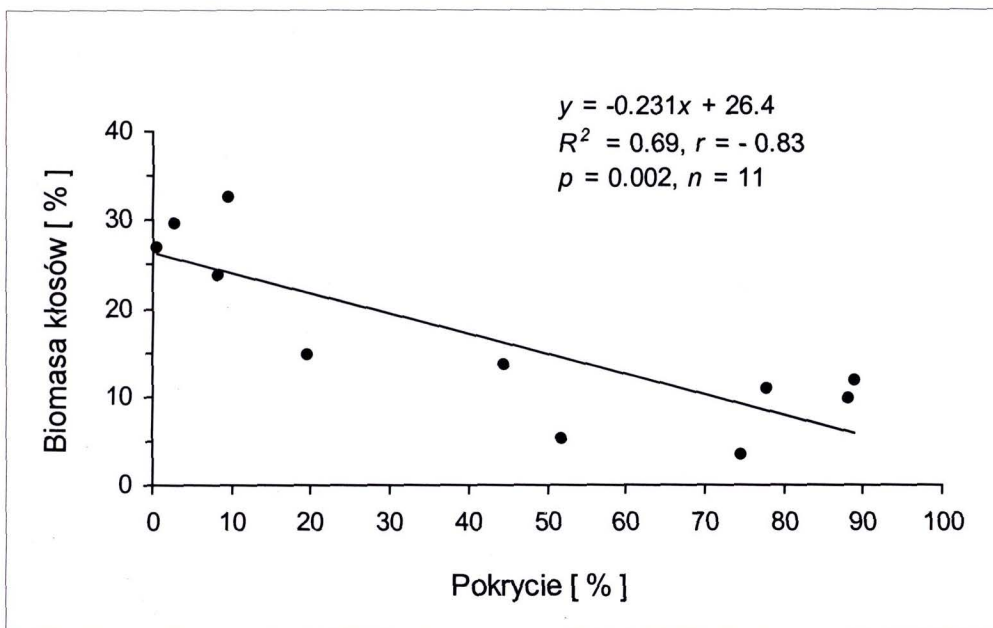
Ryc. 8. Udział poszczególnych grup roślin w projektywnym pokryciu kolejnych stref wzdłuż gradientu oddziaływania kolonii pingwinów. Na wykresie nie uwzględniono grup, których udział w pokryciu był mniejszy niż 1%. Wielkość próby – strefa 1: $n = 6$; strefa 2: $n = 1$; strefa 3 $n = 4$; strefa 4: $n = 3$; strefa 5: $n = 3$. W przypadku strefy 5 uwzględniono jedynie powierzchnie nr 15, 19 i 20, pomijając powierzchnie podlegające silnym zaburzeniom (nr 18, 21 i 22).



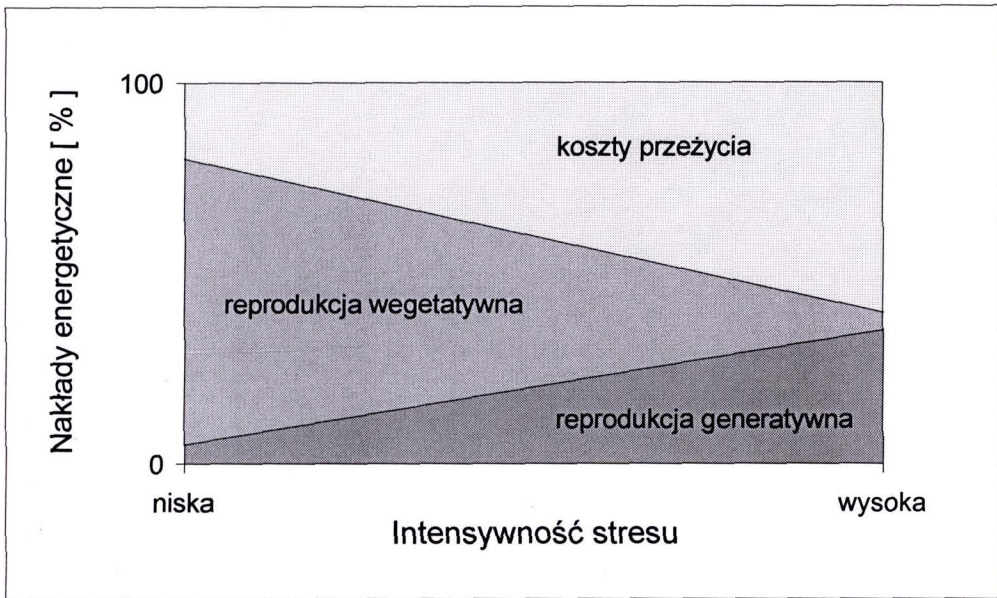
Ryc. 9. Biomasa zielona (A), biomasa niezielona (B) oraz całkowita biomasa nadziemna (C) zbiorowisk roślinnych (oszacowana w stosunku do średniego pokrycia), z podziałem na poszczególne grupy roślin, w kolejnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów. Na wykresie nie uwzględniono grup, których udział był mniejszy niż 1%. Wartości w g suchej masy/m² (średnia ±1SD); wielkość próby – strefa 1: n = 6; strefa 2: n = 1; strefa 3: n = 4; strefa 4: n = 3; strefa 5: n = 3. W przypadku strefy 5 uwzględniono jedynie powierzchnie nr 15, 19 i 20, pomijając powierzchnie podlegające silnym zaburzeniom (nr 18, 21 i 22).



Ryc. 10. Biomasa zielona (A), biomasa niezielona (B) oraz całkowita biomasa nadziemna (C); oszacowana dla zwartych płatów zbiorowisk roślinnych (pokrycie 100%), z podziałem na poszczególne grupy roślin, w kolejnych strefach oddziaływania kolonii pingwinów. Na wykresie nie uwzględniono grup, których udział był mniejszy niż 1%. Wartości w g suchej masy/m² (średnia ±1SD); wielkość próby – strefa 1: n = 6; strefa 2: n = 1; strefa 3: n = 4; strefa 4: n = 3; strefa 5: n = 3. W przypadku strefy 5 uwzględniono jedynie powierzchnie nr 15, 19 i 20, pomijając powierzchnie podlegające silnym zaburzeniom (nr 18, 21 i 22).



Ryc. 11. Korelacja między biomasa wiech *Deschampsia antarctica* (wyrażoną jako % biomasy zielonej i biomasy wiech łącznie) a pokryciem procentowym tego gatunku.



Ryc. 12. Hipotetyczna zależność pomiędzy podziałem energii u *Deschampsia antarctica* pomiędzy reprodukcją generatywną, reprodukcją wegetatywną i koszty przeżycia, w zależności od intensywności stresu.

