

Lech StempniewiczKatedra Ekologii
i Zoologii Kręgowców
Uniwersytetu Gdańskiego
Al. Piłsudskiego 46
81-378 Gdynia**Ptaki morskie
w ekosystemie arktycznym****Seabirds
in Arctic ecosystem****1. Wstęp**

Czynniki środowiskowe wywierają w Arktyce znacznie silniejszy wpływ na organizmy żywe niż w innych strefach klimatycznych. Z ekologicznego punktu widzenia najistotniejsze są natężenie (często ekstremalne) oraz nieprzewidywalność (co do czasu i siły działania) czynników fizyczno-chemicznych. To właśnie jest przyczyną bardzo ubogiej gatunkowo flory i fauny arktycznej (z jednocześnie wysoką liczebnością populacji) i sprzyja u zwierząt strategii życiowej typu *r*.

Niskie, stabilne temperatury i specyficzny cykl oświetlenia są podstawowymi cechami charakterystycznymi rejonów polarnych. Wszystkie inne, takie jak pokrywa śnieżna, zlodzenie czy wieczna zmarzlina są ich pochodną. Także ostro wyrażona sezonowość klimatu stoi w związku z cyklem oświetlenia, a obie te cechy mają swe źródło w prawidłowościach astronomicznych (R e m m e r t 1980, S t o n e h o u s e 1989).

Życie na lądzie jest w znacznym stopniu ograniczone w czasie i przestrzeni. Okres umożliwiający wegetację roślin zamyka się w przedziale 2,5-3 miesięcy letnich, kiedy to temperatura podnosi się powyżej 0°C, znika pokrywa śnieżna, a ponadto trwa 24-godzinny dzień polarny. Warunki panujące w tym czasie korzystne są także dla zwierząt. Sytuacja taka ma miejsce jedynie w strefie przybrzeżnej, gdzie najsilniej zaznacza się łagodzący wpływ klimatu morskiego. Wnętrze wysp arktycznych to na ogół monotonna pustynia śnieżno-lodowcowa, pozbawiona niemal zupełnie życia (S t e m p n i e w i c z 1979, R e m m e r t 1980, R a y i M c C o r m i c k - R a y 1981).

Taki układ czynników środowiskowych pociąga za sobą określone konsekwencje ekologiczne. Krótkotrwała wegetacja roślinności tundry, ograniczonej przestrzennie i zdominowanej przez wolno rosnące, prymitywne taksony (mchy, porosty), daje w rezultacie niewielką roczną produkcję pierwotną. Oznacza to skromną bazę pokarmową dla roślinożerców. Pokarm roślinny, generalnie

trudno przyswajalny, w niskich temperaturach staje się niemal zupełnie niedostępny dla zwierząt zmiennocieplnych. Energetyczne koszty zdobywania, obróbki i trawienia pokarmu przewyższają bowiem zyski osiągnięte w wyniku konsumpcji. Innymi słowy, w Arktyce Wysokiej załamuje się budżet energetyczny roślinożerców ektotermicznych. Zatem poziom konsumentów I rzędu mogą tam zajmować jedynie zwierzęta stałocieplne (R e m m e r t 1980, K l e k o w s k i i O p a l i ń s k i 1984, C h e r n o v 1985).

Wspomniana wyżej szczupła baza pokarmowa tundry ogranicza liczebność dużych ssaków roślinożernych (wół piżmowy *Ovibos moschatus*, renifer *Rangifer tarandus*) w ekosystemie wysokoarktycznym. Składa się na to bardzo duże zapotrzebowanie pokarmowe tych zwierząt związane z ich dużą biomasą, kosztami termoregulacji i niską wartością energetyczną pokarmu. Jedynie małe i średnie endotermy osiągają w tych warunkach wysokie zagęszczenia populacji. Należą do nich lemingi *Lemmus* sp., *Dicrostonyx* sp., zające *Lepus* sp., pardwy *Lagopus* sp. i gęsi arktyczne *Anser* sp., *Branta* sp., *Chen* sp. (S a g e 1986, S t o n e h o u s e 1989, S t e m p n i e w i c z 1990a).

Związana z niskimi temperaturami słaba aktywność mikroorganizmów przyczynia się do bardzo powolnego tempa rozkładu i mineralizacji martwej materii organicznej. Obumarłe części roślin oraz padlina zalegają na tundrze przez bardzo długi okres. Sprzyja to zwiększeniu i rozciągnięciu w czasie dostępności pokarmu dla saprofagów (nekrofagów i detrytofagów). Te grupy ekologiczne dominują wśród bezkręgowców (*Nematoda*, *Oligochaeta*, *Tardigrada*, *Acarina*, *Apterygota*, *Diptera*). Także wśród kręgowców fakultatywne padlinożerstwo jest zjawiskiem powszechnym (mewa z rodzaju *Larus*, mewa modrozioba *Pagophila eburnea*, piesiec *Alopex lagopus*, niedźwiedź polarny *Ursus maritimus*). Równie częste wśród zwierząt arktycznych jest drapieżnictwo (R e m m e r t 1980, K l e k o w s k i i O p a l i ń s k i 1984, S t e m p n i e w i c z 1990a).

Jedną z cech wyróżniających ekosystemy arktyczne jest bardzo duży udział kręgowców w przepływie energii. Szczególną rolę pełnią tu ptaki morskie (patrz rozdz. 5 i 6). W Arktyce Wysokiej reprezentowane są one jedynie przez 4 rodziny (*Procellariidae*, *Stercorariidae*, *Laridae* i *Alcidae*) należące do 2 rzędów (*Procellariiformes* i *Charadriiformes*).

W wielu rejonach Arktyki Wysokiej ok. 95% ogółu ptaków morskich należy do 4 gatunków (fulmar *Fulmarus glacialis*, mewa trójpalczasta *Rissa tridactyla*, nurzyk polarny *Uria lomvia* i traczyk lodowy *Alle alle*). One to zazwyczaj tworzą olbrzymie kolonie lęgowe (mieszane lub jednogatunkowe) liczące często kilkaset tysięcy, a nawet powyżej miliona osobników. Jest to efekt ogromnych, łatwo dostępnych latem, morskich zasobów pokarmowych, ich plamistego rozmieszczenia i ograniczonej liczby miejsc rozrodu (B e l o p o l s k i j i Š u n t o v 1980, S a g e 1986, F u r n e s s i M o n a g h a n 1987).

Ptaki morskie, w porównaniu z lądowymi, wykazują tendencję do większych rozmiarów ciała i mniejszej różnorodności ubarwienia szaty. Są przeważnie

czarne, czasem brązowe lub szare z wierzchu i białe od spodu, z bardzo słabo zaznaczonym dymorfizmem płciowym (Nelson 1980, Furness i Monaghan 1987).

Najliczniejszym ptakiem morskim Palearktyki jest planktonożerny traczyk lodowy, spełniający adekwatną do swej liczebności rolę ekologiczną. Temu gatunkowi poświęcona jest większość badań prowadzonych na Spitsbergenie przez Katedrę Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Gdańskiego. Celem niniejszego artykułu jest naszkicowanie roli ptaków morskich w ekosystemie wysokoarktycznym, w oparciu zarówno o badania własne jak i literaturę przedmiotu.

2. Sezonowość życia w Arktyce

Zimą, podczas nocy polarnej, przy niskich temperaturach, pokrywie śnieżnej i zlodzeniu wód, warunki życia w Arktyce są skrajnie niekorzystne. Latem natomiast, dodatnie temperatury, obfitość pokarmu pochodzenia morskiego i 24-godzinny dzień polarny stwarzają dla zwierząt polarnych doskonałe warunki żerowania i rozrodu. Zatem pojemność ekosystemów arktycznych ulega drastycznym zmianom sezonowym, co skłania większość gatunków ptaków do migracji. Spośród 144 gatunków ptaków arktycznych, jedynie 6 (4,2%) spędza zimę w Arktyce. Na Spitsbergenie zimują zaledwie 2 gatunki (mewa modrodzioba i pardwa górską *Lagopus mutus*) spośród 31 gatunków lęgowych (tj. 6,4%) (Stempniewicz 1979, Sage 1986).

Krótkotrwałość arktycznego lata oraz gwałtowne, ale zmienne i nieprzewidywalne w czasie nadchodzenie wiosny i jesieni stawia ptaki migrujące (ok. 95% awifauny) przed poważnymi problemami z dopasowaniem się do tego cyklu pór roku. Aby zdążyć z wyprowadzeniem lęgów muszą one pojawić się w Arktyce tak wcześnie jak to jest tylko możliwe, tj. wraz z topnieniem śniegu i pękaniem lodu na morzu, umożliwiającym żerowanie. Dlatego tak ważne dla ptaków morskich są polynie i obszary, gdzie daleko na północ wdzierają się odnogi ciepłych prądów zapobiegające zamarzaniu morza. Te rejony służą ptakom morskim jako „poczekalnie” przed nadejściem wiosny na terenach lęgowych. Wszystkie największe kolonie lęgowe zlokalizowane są w pobliżu takich nie zamarzających obszarów morza (Brown i Nettleship 1981).

Spóźniona wiosna powoduje częściowe lub całkowite nieprzystępowanie ptaków do rozrodu (ang. non-breeding year) bądź ogromne straty w zniesieniach. Szczególnie dotyczy to ptaków gniazdujących na tundrze płaskiej, wysepkach śródjeziornych i przybrzeżnych. Przyczyny są różne, od braku miejsc na założenie gniazd począwszy, poprzez niedostępność pokarmu skrytego pod śniegiem i lodem, aż po nieograniczoną działalność drapieżniczą pieśców, bez przeszkód docierających po lodzie do kolonii (Marshall 1952, Larsson 1960, Stempniewicz 1979).

Także wczesne nadejście jesieni (złodzenie wód śródlądowych i przybrzeżnych) czasem zaskakuje ptaki, powodując wysoką śmiertelność głównie wśród nielotnych jeszcze, młodych osobników (np. nury *Gavia* sp.). Anomalie pogodowe mogą także prowadzić do znacznych strat w lęgach spowodowanych rozminięciem się w czasie szczytu dostępności pokarmu w morzu i etapu lęgowego ptaków, z którym związane jest maksymalne zapotrzebowanie na pokarm (karmienie piskląt, samodzielne żerowanie młodych, niedoświadczonych osobników) (S a g e 1986).

3. Rytm aktywności

Zdecydowana większość gatunków zwierząt wykazuje okołodobowy rytm aktywności, przejawiający się w procesach biochemicznych, fizjologicznych i behawioralnych, skorelowany z ruchem obrotowym Ziemi. Najpowszechniejszym tzw. dawcą czasu (niem. Zeitgeber), umożliwiającym synchronizację zegara biologicznego, jest dobowy cykl światła i ciemności, spełniający tę funkcję wszędzie, poza strefą polarną. Tutaj bowiem, podczas kilku miesięcy nocy, a następnie dnia polarnego, tej roli spełniać nie może (A s c h o f f 1965, C y m b o r o w s k i 1984).

Mające długą historię badania nad rytmem aktywności zwierząt (głównie ptaków wróblowatych *Passeriformes*) w Arktyce (P a l m g r e n 1935) wykazały, że rytm taki istnieje, a potencjalnym dawcą czasu może być dobowy rytm zmian składu spektralnego światła słonecznego oraz zmiany pozycji słońca w stosunku do elementów topografii terenu. Zmiany te postrzegane są przez ptaki (K r u l l 1976). Funkcję dawcy czasu dla niektórych ptaków wróblowatych może spełniać także pośrednio dobowy rytm dostępności pokarmu, np. owadów dopasowujących swą aktywność do niewielkich, ale istotnych dla drobnych ektotermów, dobowych zmian temperatury (S a g e 1986).

Długookresowe badania przeprowadzone na traczyku lodowym ujawniły złożoność zagadnienia, wielość czynników mogących powodować, zmieniać jak i zakłócać rytm aktywności ptaków. Potwierdziły one znaczenie zmian pozycji słońca, w odniesieniu do topografii terenu, jako synchronizatora rytmu aktywności ptaków. Opuszczanie kolonii lęgowej przez młode osobniki, podczas którego często atakowane są przez mewy, odbywa się w ściśle określonych godzinach, kiedy słońce zachodzi za zbocze z kolonią lęgową. W tym czasie cała trasa przelotu z kolonii na morze znajduje się w cieniu, co z jednej strony utrudnia mewom spostrzeżenie ciemno ubarwionych młodych traczyków, z drugiej zaś ułatwia potencjalnym ofiarom wczesne dostrzeżenie bardzo jasno ubarwionych drapieżników (S t e m p n i e w i c z 1986 oraz w przygotowaniu).

Stwierdzono także zgodność dobowego rytmu żerowania traczyków lodowych z rytmem dostępności pokarmu (zooplankton) w powierzchniowych wodach morskich. Silny wpływ na rytm aktywności miał budżet czasu ptaków

niełęgowych i gniazdujących, zmieniający się wraz z kolejnymi etapami sezonu rozrodczego. Wreszcie poważne zakłócenia rytmu aktywności ptaków mogą powodować warunki pogodowe (silny wiatr, opady, mgła) oraz presja drapieżnicza mew. 24-godzinny dzień polarny umożliwia ptakom dużą plastyczność w rytmie aktywności. Jak się wydaje, na danym etapie sezonu lęgowego, rytm aktywności jest wypadkową szeregu czynników środowiskowych, wewnątrzpopulacyjnych i biocenotycznych (S t e m p n i e w i c z 1986, S t e m p n i e w i c z i J e z i e r s k i 1987).

4. Czynniki wpływające na lokalizację kolonii lęgowych

4.1. Wprowadzenie

Wszystkie gatunki ptaków morskich uzależnione są od lądu w okresie rozrodczym. Lokalizacja kolonii lęgowych jest nieprzypadkowa i wpływa na nią wiele czynników rozmaitej natury.

4.2. Zasoby pokarmowe

Dostępne w zasięgu kolonii zasoby pokarmowe mają najistotniejsze znaczenie. Wszystkie duże skupiska rozrodcze ptaków morskich znajdują się w rejonach ścierania się odmiennych hydrologicznie mas wodnych, obfitujących w pokarm (zooplankton, zoobentos, ryby ławicowe). Nieprzypadkowo są to, od wieków eksploatowane przez człowieka, bogate łowiska ryb, skorupiaków i wielorybów (F u r n e s s i M o n a g h a n 1987).

4.3. Lód morski

Nie zamarzające zimą obszary morza (połynie, odnogi ciepłych prądów) w pobliżu terenów lęgowych są niezmiernie ważne podczas wiosennej migracji na północ. Ptaki mogą tam odpoczywać (intensywnie żerując) i oczekiwać na ustąpienie lodów w pobliżu kolonii.

Lód pakowy, szczególnie obrzeża pól lodowych, to zasobne żerowisko dla ptaków wodnych, z bogatą kriofauną skorupiaków (*Copepoda*, *Amphipoda*, *Schizopoda*) i ryb (dorsz polarny *Boreogadus saida*) (B r a d s t r e e t i C r o s s 1982, S a g e 1986). Największe skupiska lęgowe traczyka lodowego znajdują się w rejonie letniego skraju zasięgu lodu pakowego. Obszary mórz pokryte latem zwartym lodem pakowym są unikane przez ptaki morskie, szczególnie przez te gatunki, które podejmują powolną migrację jesienną drogą wodną. Pola lodowe są nie do przebycia dla nielotnych jeszcze, młodych osobników (*Uria* sp., *Alca* sp.) oraz dorosłych, tracących na kilka tygodni zdolność lotu na skutek gwałtownego, jednoczesnego pierzenia lotek (niemal wszystkie *Alcidae*) (N e t t l e s h i p i B i r k h e a d 1985, S a g e 1986).

4.4. Topografia terenu i mikroklimat

Najpospolitszym siedliskiem lęgowym ptaków morskich są strome klify skalne w bezpośrednim sąsiedztwie morza. Zapewniają one bezpieczeństwo lęgów (przed drapieżnikami lądowymi), wczesną dostępność (istotne w warunkach wysokoarktycznych) oraz łatwość ich opuszczania przez pisklęta (skok wprost do morza – *Alca* sp., *Uria* sp.), młode, a także dorosłe ptaki (większość ma problemy z poderwaniem się do lotu z płaskiej powierzchni). Ściana klifu skalnego powinna mieć odpowiednią rzeźbę, umożliwiającą gniazdowanie, oraz ekspozycję mniej więcej południową, zapewniającą wczesne topnienie śniegu i lodu. Podobny efekt daje położenie w sąsiedztwie otwartego morza, łagodzącego mikroklimat.

Te i inne jeszcze warunki sprawiają, że liczba odpowiednich do gniazdowania klifów skalnych w Arktyce jest ograniczona. Fakt ten, w połączeniu z wysoką, letnią produktywnością mórz polarnych, bogatą bazą pokarmową i stąd bardzo dużą liczebnością ptaków morskich sprawia, że w dogodnych miejscach powstają ogromne kolonie lęgowe (zazwyczaj wielogatunkowe) z silną konkurencją między- i wewnątrzgatunkową (Stempniowicz 1979, Uspenski 1984, Nettleship i Birkhead 1985, Sage 1986).

Duże skupiska rozrodzce ptaków spotykane są także na wysepkach przybrzeżnych i śródjeziornych. Atrakcyjnością tego siedliska jest zabezpieczenie jaj i piskląt przed drapieżnikami lądowymi. Zadanie to spełniają również przybrzeżne skały szerowe. Ptaki gniazdujące na tundrze płaskiej z reguły nie tworzą kolonii, a zamaskowane gniazda zakładane są w rozproszeniu. Jest to strategia antydrapieżnicza, podobnie jak kryptyczne ubarwienie jaj, piskląt i wysiadujących rodziców, sposoby obrony i odwodzenia napastnika od lęgu itp. (Stempniowicz 1979, Uspenski 1984).

Najbardziej pojemnym siedliskiem lęgowym w Arktyce Wysokiej są łagodne zbocza gór pokryte gruzem skalnym i eksponowane na morze. Pokrywa śnieżna znika tam wcześniej niż z tundry płaskiej (co umożliwia wcześniejsze gniazdowanie), ukryte głęboko w gruzie gniazda są bezpieczne przed drapieżnikami, a nachylenie zbocza ułatwia start do lotu. Siedlisko to niemal wyłącznie zajmowane jest przez traczyka lodowego (w atlantyckim sektorze Arktyki) (Stempniowicz 1981, Nettleship i Birkhead 1985).

Zmiana siedliska gniazdowego pociąga za sobą rozległe konsekwencje ekologiczne. Pierwotnym siedliskiem lęgowym wszystkich alek (w tym i traczyka lodowego, o czym świadczą ślady pigmentacji skorupy jaj) były odkryte półki na przybrzeżnych klifach skalnych (Kozlova 1957).

Obecność dwóch plam lęgowych u traczyka lodowego sugeruje, że składał on w przeszłości dwa jaja w zniesieniu. Większy lęg oznaczał wydłużenie cyklu rozwojowego piskląt. Przyczyniały się do tego mniejsze rozmiary jaj i piskląt po wykluciu oraz niższe tempo karmienia i rozwoju piskląt. Dłuższy okres

lęgowy silniej uzależniał ptaki od czynników klimatycznych, co w Arktyce Wysokiej oznaczać mogło jedynie wzrost śmiertelności.

Łatwa dostępność dla mew wszystkich stadiów rozwojowych traczyka lodowego pociągała za sobą silną presję drapieżniczą, wzrost śmiertelności, a w konsekwencji tendencję do przedwczesnego opuszczania kolonii przez nieopierzone jeszcze pisklęta, w szacie mezoptilnej. Ostra konkurencja o miejsca rozrodu ze strony większych gatunków ptaków (inne alki, mewy, fulmary) prowadziła do wypierania traczyków w miejsca gorszej jakości, również przyczyniając się do ograniczenia ich liczebności.

Tworzenie się rumoszu skalnego na zboczach gór oraz stożków nasypowych u podnóża klifów skalnych na skutek procesów erozyjnych i obniżenia się poziomu morza przyczyniło się do powstania nowego, bardzo rozległego siedliska lęgowego. Objęcie tego siedliska przez traczyka (małe rozmiary ciała) uwalniało ten gatunek od silnej konkurencji o miejsca rozrodu, a także spod presji drapieżniczej mew.

Ukryte, bezpieczne gniazda umożliwiały opóźnienie wylotu młodych z kolonii, w stadium bardziej zaawansowanym. Redukcja zniesienia do jednego jaja oznaczała wzrost rozmiarów jaja i pisklęcia po wykluciu oraz wzrost tempa karmienia i tempa rozwoju pisklęcia. Skrócenie cyklu rozwojowego w większym stopniu uniezależniało ten gatunek od czynników klimatycznych. Wszystko to prowadziło do obniżenia śmiertelności i wzrostu liczebności populacji. Doszedł do tego jeszcze jeden czynnik antropogeniczny, a mianowicie eksterminacja wala grenlandzkiego *Balaena mysticetus*, jedyne go poważnego konkurenta pokarmowego traczyków (Stempniewicz w przygotowaniu).

W rezultacie traczyk lodowy jest obecnie najliczniejszym gatunkiem spośród ptaków morskich, a jego populacja szacowana jest na ok. 24 mln (Nettleship i Birkhead 1985), a nawet 80 mln osobników (Salomonson 1950).

4.5. Inne czynniki

Niektóre gatunki ptaków morskich wymagają miękkiego podłoża, umożliwiającego kopanie rozległych nor, w których gniazdują (np. maskonur *Fratercula arctica*, burzyki *Puffinus* sp.). Czynniki istotnymi przy wyborze miejsca rozrodu mogą być także: dostępność materiału na gniazdo, ektopasożyty, obecność i liczebność osobników własnego i innych gatunków oraz działalność człowieka (Burger i in. 1980).

5. Powiązania pokarmowe

Produkcja pierwotna ograniczana jest w Arktyce krótkim okresem wegetacji. Niskie temperatury zdecydowanie utrudniają przyswajanie materiału roślinnego (poza fitoplanktonem) przez roślinożerców ektotermicznych. Stąd też znaczące ilości wielokomórkowego materiału roślinnego (np. makroglony

odrywane przez sztormy i rozdrabniane przez lód przybrzeżny) nie są konsumowane i trafiają do poziomu saprofagów.

Do poziomu roślinożerców w morzu należą *Copepoda*, *Euphausiacea* i część *Amphipoda*, grupy masowo występujące i stanowiące bardzo ważny składnik diety ptaków morskich. Do drapieżców I rzędu (żerujących na roślinożercach) należą drobne gatunki ryb (np. dorszyk polarny), alki planktonożerne (np. traczyk lodowy) i niektóre mewy (np. mewa trójpalczasta). Drapieżcy wyższego rzędu to sokoły *Falco* sp., sowa śnieżna *Nyctea scandiaca*, duże gatunki mew *Larus* sp., wydrzyki *Stercorarius* sp. oraz piesiec i niedźwiedź polarny (A i n - l e y i S a n g e r 1979, S t e m p n i e w i c z 1990a).

Charakterystyczna dla Arktyki prostota powiązań pokarmowych przejawia się w krótkich, często 3-ogniowych łańcuchach pokarmowych i kluczowej (w sensie ilościowym) roli pojedynczych, masowych gatunków na poszczególnych poziomach. Klasycznym przykładem może być najważniejszy, jeśli chodzi o ilość przepływającej przezeń energii, łańcuch w sieci pokarmowej fiordu Hornsund, składający się z fitoplanktonu, widłonoga *Calanus finmarchicus* i traczyka lodowego.

Zasoby martwej materii organicznej w morzu (poza wspomnianymi obumarłymi makroglonami) zasilane są w dużym stopniu przez zooplankton, masowo obumierający w rejonie kontaktu mas wodnych o odmiennej termice i zasoleniu. Takich obszarów w Arktyce jest dużo (wspominano o nich wcześniej) i stąd zasoby martwej materii organicznej (seston, detrytus, padlina) często przewyższają dostępną (żywą) produkcję pierwotną, stając się podstawą piramidy troficznej ekosystemu. Potwierdza to wysoki udział saprofagów we wszystkich grupach systematycznych zwierząt arktycznych (H a r t l e y i F i s h e r 1936, G o l i k o v i A v e r i n c e v 1977, H u n t i n. 1981, B r a d s t r e e t i C r o s s 1982, S k a r l a t o i M a t i s o v 1989, S t e m p n i e w i c z i W ę s ł a w s k i w druku).

6. Transport materii i energii z morza na ląd

Na bazę pokarmową saprofagów i drapieżców lądowych (główne grupy ekologiczne w Arktyce) tylko w niewielkim stopniu składa się autochtoniczna materia organiczna. Stoi to w związku z niską produkcją pierwotną tundry wysokoarktycznej i ograniczoną przyswajalnością pokarmu roślinnego przez ektotermy. Zdecydowana większość tych zasobów to allochtoniczna materia organiczna pochodzenia morskiego.

Szelfowe morza arktyczne ze swą wysoką produktywnością stanowią główne zaplecze pokarmowe dla części lądowej ekosystemu wysokoarktycznego. Aby to zaplecze mogło być wykorzystane musi funkcjonować grupa ekologiczna zwierząt stanowiąca pomost pomiędzy obiema częściami ekosystemu (morzem i lądem). Tą grupą są ptaki morskie, żerujące w morzu a rozradzające się na lądzie, gdzie transportują większość materii organicznej

znajdującej się w obiegu lądowej biocenozy przybrzeżnej. Znaczenie kręgowców endotermicznych (głównie ptaków morskich) w przepływie energii i obiegu materii w ekosystemie polarnym jest nieporównywalne z jakimkolwiek ekosystemem w niższych szerokościach geograficznych (Belopolski 1957, Stempniewicz 1979, Remmert 1980, Klekowski i Opaliński 1984, Sage 1986, Stonehouse 1989, Stempniewicz 1990b, Stempniewicz i Węśłowski w druku).

Znaczna część materii organicznej pochodzenia morskiego, wynoszonej na ląd, pozostaje tam w postaci martwej materii organicznej i guana. Na tę pierwszą składają się wszystkie padłe ptaki i ssaki morskie oraz ich wytwory (jaja, pisklęta, młode osobniki, okresowo zrzucone pióra, sierść itd.). Wskutek bardzo wolnego tempa dekompozycji i mineralizacji martwej materii organicznej, związanego z niskimi temperaturami, padlina zalega bardzo długo w postaci nierozłożonej. Najczęściej jednak odnajdywana jest i zjadana przez padlinożerców.

W organizmie zwierzęcia stałocieplnego (w temperaturze ok. 40°C) bardzo szybko i efektywnie przebiegają procesy dekompozycji skonsumowanej materii organicznej. Części nieprzyswajalne przez organizm zwierzęcia wydalone są zeń w postaci odchodów, zawierających łatwo przyswajalne przez rośliny związki (NH_3 , NO_2 , NO_3 , SiO_2) (Bedard in. 1980). Istotna ilościowo produkcja guana ma miejsce w rejonie dużych kolonii lęgowych ptaków morskich. I tak, dla przykładu, na 1 km² kolonii traczyków lodowych w Hornsundzie trafia w ciągu roku, a właściwie ok. 3 miesiące pobytu ptaków, ok. 50 ton suchej masy guana (Stempniewicz 1990b).

W przypadku kolonii usytuowanych z dala od brzegu (jak właśnie kolonie traczyków) znacznie większy procent pierwiastków biofilnych tam trafiających w postaci guana jest później wychwytywany przez rośliny, podczas powolnego i długotrwałego spływu do morza. Odchody ptaków gniazdujących na przybrzeżnych klifach skalnych bardzo szybko splukiwane są do morza.

Fracja organiczna odchodów ptasich wykorzystywana jest jako pokarm przez koprofagiczne bezkręgowce (np. bardzo liczne w rejonie kolonii lęgowych owady bezskrzydłe). Przyswajalna frakcja mineralna natomiast umożliwia bujną wegetację roślinności tundry stanowiącej pokarm dla roślinożerców i stwarzającej dogodne miejsca bytowania dla wielu innych gatunków zwierząt. To z kolei ściąga w te rejony drapieżców (Eurla i Hakala 1977, Stempniewicz 1978, Klekowski i Opaliński 1984).

Sole mineralne zawarte w guanie trafiają też w dużych ilościach do wód przybrzeżnych sąsiadujących z dużymi koloniami ptaków. Odbywa się to bądź bezpośrednio (defekacja wprost do morza), bądź też niesione są w postaci rozpuszczonej ciekami wodnymi. Lokalne użyźnianie tą drogą wód morskich przyczynia się do wzrostu ich produktywności, a tym samym i zasobów pokarmowych eksploatowanych przez ptaki morskie (Golovkin i Garkava 1975). Duże kolonie lęgowe ptaków morskich są więc ośrodkami koncentracji życia w Arktyce.

7. Podsumowanie

Do podstawowych cech ekosystemu wysokoarktycznego należy silne ograniczenie czasu i przestrzeni, jakie mają do swej dyspozycji organizmy żywe. Atrakcyjne warunki panują tu latem (ok. 3 miesiące) w wąskiej strefie tundry przybrzeżnej. Jest to pochodna ogólnie surowego klimatu, podlegającego ponadto drastycznym zmianom sezonowym. Pociąga to za sobą równie silnie wyrażone zmiany pojemności ekologicznej środowiska.

Zimą, podczas nocy polarnej, przy niskich temperaturach i bardzo małej dostępności pokarmu (niska produktywność wód, zlodzenie, pokrywa śnieżna), aktywność i liczebność zwierząt ulegają skrajnemu ograniczeniu. Latem natomiast, 24-godzinny dzień polarny umożliwia efektywne żerowanie na obfitym pokarmie pochodzenia morskiego.

Ptaki morskie są grupą zwierząt doskonale przystosowaną do takich warunków ekologicznych. Ich mobilność uniezależnia je w dużym stopniu od czynników klimatycznych (spędzają w Arktyce jedynie sprzyjający im okres). Gniazdowanie kolonijne ogranicza do minimum ich wymagania przestrzenne na lądzie. Przy bardzo niewielkiej liczbie gatunków, arktyczne ptaki morskie osiągają zwykle bardzo wysoką i, w związku z migracjami, stabilną liczebność populacji. Odgrywają zatem adekwatną do swej liczebności rolę w przepływie energii przez ekosystem. W uproszczonej, krótkołańcuchowej sieci troficznej biocenoz arktycznych ptaki morskie stanowią często kluczowe ogniwa.

Dwuśrodowiskowość tej grupy ptaków, tzn. żerowanie w morzu a gniazdowanie na lądzie, przyczynia się do masowego transportu materii organicznej z morza na ląd i tym samym znaczącego wzbogacania części lądowej ekosystemu. W rezultacie te rejony w Arktyce Wysokiej, które sąsiadują z dużymi koloniami ptaków morskich, charakteryzują się uderzającym bogactwem flory i fauny.

Piśmiennictwo

- A i n l e y D. G., S a n g e r G. A. 1979 — Trophic relations of seabirds in the northwestern Pacific Ocean and Bering Sea (W: Conservation of marine birds of northern North America. Red. J. C. Bartonek, D. N. Nettleship) — US Dept. Int. Wildl. Res. Rep. 11: 95—112.
- A s c h o f f J. 1965 — Circadian clocks — North-Holland Publ. Co., New York.
- B e d a r d J., T h e r r i a u l t J. C., B e r u b e J. 1980 — Assessment of the importance of nutrient recycling by seabirds in the St. Lawrence Estuary — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 583—588.
- B e l o p o l s k i j L. O. 1957 — Ekologija morskich kolonjalnych ptic Barenceva Morja — Nauka, Moskva, Leningrad.
- B e l o p o l s k i j L. O., Š u n t o v V. P. 1980 — Pticy morej i okeanov — Nauka, Moskva.
- B r a d s t r e e t M. S. W., C r o s s W. E. 1982 — Trophic relationships at high arctic ice edges — Arctic, 35: 1—12.
- B r o w n R. G. B., N e t t l e s h i p D. N. 1981 — The biological significance of polynyas to arctic colonial seabirds (W: Polynyas in the Canadian Arctic. Red. I. Stirling, H. Cleator) — Can. Wildl. Serv. Occ. Paper 45, Ottawa, 59—65.

- Burger J., Olla B. L., Winn M. E. (Red.) 1980 — Behaviour of marine animals. Vol. 4. Marine birds — Plenum Press, New York.
- Chernov Y. I. 1985 — The living tundra — Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Cymborowski B. 1984 — Zegary biologiczne — PWN, Warszawa.
- Eurola S., Hakala A. V. K. 1977 — The bird cliff vegetation of Svalbard — Aquillo Ser. Bot. 15: 1—18.
- Furness R. W., Monaghan P. 1987 — Seabird ecology — Blackie, Glasgow.
- Golikov A. N., Averincev V. G. 1977 — Biocenozy selfa Zemli Frantza Iosifa i sopredelnych ekvatorej — Issl. Fauny Morej 14 (22).
- Golovkin A. N., Garkavaja G. P. 1975 — Fertilization of waters of the Murman coast by bird excreta near various types of colonies — Biol. Morja, 5: 49—57.
- Hartley C. H., Fisher J. 1936 — The marine foods of birds in an inland fiord region in west Spitsbergen. 2. Birds — J. Anim. Ecol. 5: 370—388.
- Hunt G. L., Burgeson B., Sanger G. A. 1981 — Feeding ecology of seabirds of the eastern Bering Sea (W: The eastern Bering Sea shelf, oceanography and resources. 2. Red. D. W. Hood, J. A. Calder) — Univ. Wash. Press, Seattle, 629—648.
- Klekowski R. Z., Opaliński K. W. 1984 — Przepływ materii i energii w tundrze Spitsbergenu — Wiad. Ekol. 30: 143—166.
- Kozlova E. V. 1957 — Fauna SSSR. Pticy. Čistikovye — Akad. Nauk SSSR, Moskva, Leningrad.
- Krull F. 1976 — Zeitgebers for animals in the continuous daylight of High Arctic summer — Oecologia, 24: 149—157.
- Larson S. 1960 — On the influence of the Arctic fox *Alopex lagopus* on the distribution of arctic birds — Oikos, 11: 276—305.
- Marshall A. J. 1952 — Non-breeding among Arctic birds — Ibis, 94: 310—333.
- Nelson B. 1980 — Seabirds, their biology and ecology — Hamlyn, London, Toronto.
- Nettleship D. N., Birkhead T. R. (Red.) 1985 — The Atlantic *Alcidae* — Academic Press, London, Toronto.
- Palmgren P. 1935 — Über den Tagesrhythmus der Vogel im arktischen Sommer — Orn. Fenn. 12: 107—121.
- Ray C. G., McCormick-Ray M. G. 1981 — Wildlife of the polar regions — Chanticleer Press, New York.
- Remmert H. 1980 — Arctic animal ecology — Spiringer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Sage B. 1986 — The Arctic and its wildlife — Facts On File Publ., New York, Oxford.
- Salomonsen F. 1950 — Gronland Fugle — Munksgaard, Copenhagen.
- Skarlato O. A., Matisov G. G. 1989 — Žizni sreda poljarnych morej — Nauka, Moskva.
- Stempniewicz L. 1978 — Rola traczyka lodowego, *Plautus alle* L. w wysokoarktycznym ekosystemie Spitsbergenu — V Symp. Polarne, Gdańsk—Gdynia, 2: 159—166.
- Stempniewicz L. 1979 — Niektóre konsekwencje życia ptaków w strefie wysokoarktycznej (na przykładzie Spitsbergenu) — Kosmos, 26: 159—164.
- Stempniewicz L. 1981 — Breeding biology of the Little Auk, *Plautus alle* in the Hornsund region, SW Spitsbergen — Acta Ornithol. 18: 141—165.
- Stempniewicz L. 1986 — Factors causing changes in the rhythm of attendance of the Little Auks at a colony during the breeding season in Svalbard — Ekol. Pol. 34: 247—263.
- Stempniewicz L. 1990a — The functioning of southern Spitsbergen coastal ecosystem (W: Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen. Vol. 1. Vertebrates. Red. R. Z. Klekowski, J. M. Węśławski) — Ossolineum, PAS, Wrocław, Łódź, 43—65.
- Stempniewicz L. 1990b — Biomass of the Dovekie excreta fertilizing the tundra in the vicinity of a breeding colony — Colon. Waterbirds, 13: 62—66.
- Stempniewicz L., Jezierski J. 1987 — Incubation shifts and chick feeding rate in the Little Auk *Alle alle* in Svalbard — Ornis Scand. 18: 152—155.

Stempniowicz L., Węśławski J. M. (w druku) — Outline of trophic relationships in Hornsund Fiord, SW Spitsbergen (with special consideration of seabirds) (W: Spitsbergen'84. Landscape, life, and men in High Arctic. Red. K. W. Opaliński, R. Z. Klekowski) — PAN, Warszawa.

Stonehouse B. 1989 — Polar ecology — Blackie, Glasgow, London.

Uspenski S. M. 1984 — Life in high latitudes — Amerind Publ., New Delhi.

Summary

High-Arctic organisms are strongly limited in the time and space they can use efficiently. Attractive ecological conditions exist only on the narrow coastal tundra during the summer period (about 3 months). It is a result of the severe climate with drastic seasonal changes. This involves sharp seasonal differences in the ecological capacity of the Arctic environment.

In the winter, during the polar night with low temperatures and very scarce food (low sea productivity, glaciation, snow cover) animal number and activity are extremely limited. In the summer, however, the 24 h polar day makes efficient feeding on abundant food of marine origin possible.

Seabirds are well adapted to such ecological conditions. Their mobility makes them relatively independent of the climatic factors (they spend only the period of time favourable to them in the Arctic). Breeding colonially they need only minimal space on land.

Arctic seabirds are characterized by a small number of species and very high population numbers, which are stable due to their migratory life style. The role that seabirds play in the energy flow through the Arctic ecosystem is very important. They are often the key links in the simplified, short-chained Arctic food web.

Seabirds are bienvironmental, i.e. they feed in the sea and breed on land. This involves mass transport of organic matter from sea to land, and consequently a significant enrichment of the terrestrial part of the ecosystem. As a result those regions in the High-Arctic adjacent to big seabird colonies are characterized by a striking wealth of flora and fauna.

(wpłynęło: 24 I 1991 r.)