

Mikrobiocenozy regionów polarnych w dobie globalnego ocieplenia.

Jakub Grzesiak, Marek K. Zdanowski

Zakład Biologii Antarktyki, Instytut Biochemii i Biofizyki, Polska Akademia Nauk

Streszczenie

Ekosystemy regionów polarnych obejmują wiele lądowych i morskich habitatów zasiedlonych przez interesujące i złożone zespoły mikroorganizmów. W artykule omówione zostały trzy środowiska lądowe: lodowcowe, polodowcowe i przybrzeżne. W obrębie lodowca można wyróżnić trzy siedliska życia drobnoustrojów: powierzchnia lodowca, jego wnętrze i strefa podlodowcowa. Na powierzchni lodowca występuje zespół zarówno fotoautotroficznych producentów materii organicznej jak i heterotroficznych mikroorganizmów współpracujących ze sobą w konsorcjach. W warstwie podlodowcowej mikroorganizmy korzystają zarówno z puli materii organicznej tam występującej jak i spływającej szczelinami a wytwarzanej na jego powierzchni.

Wskutek ocieplenia klimatu lodowce cofają się, stopniowo odsłaniając tereny pod nimi. Odsłonięte wskutek kurczenia się lodowców grunty są początkowo zasiedlone jedynie przez mikroorganizmy, które przeżyły topnienie lodowca. Podlegają one intensywnym i złożonym procesom sukcesji. Porosty, mchy i trawy zaczynają zajmować obszary, nie będące pod silnym wpływem procesów krioturbacji (cyklicznego zamarzania i rozmarzania). Wraz z nimi pojawiają się bakterie symbiotyczne, pomagające w zasiedlaniu jałowych terenów postglacialnych. Tam, gdzie grunt podlega procesom erozyjnym i brak jest szaty roślinnej wykształcają się zespoły mikroorganizmów bardzo odporne na czynniki środowiskowe. Ich rezerwuarem są żyzne tereny przybrzeżne, gdzie zalegają ogromne ilości materii pochodzenia morskiego, głównie pod postacią guana ptasiego oraz plech makroglonów. Bakteryjny rozkład tego materiału zachodzi w kilku etapach, zaczynając od wchłaniania najprostszych związków, kończąc na enzymatycznym rozkładzie złożonych polimerów takich jak chityna czy celuloza. Składniki odżywcze powstające w wyniku biodegradacji wspomagają rozwój ekosystemów tundrowych w obszarach przybrzeżnych i na polodowcowych morenach.

Abstract

Polar microbiocenoses in an age of global warming

Polar ecosystems host diverse terrestrial and marine microbial communities. Three terrestrial microbial habitats explored here are glacier, glacier foreland and marine coast. Three sites within the bounds of the glacier were distinguished, specifically supraglacial (glacier surface), englacial (in the glacier), and subglacial (glacier bed). Microbial cells in the supraglacial environment thrive through photosynthesis, and cooperate with each other to

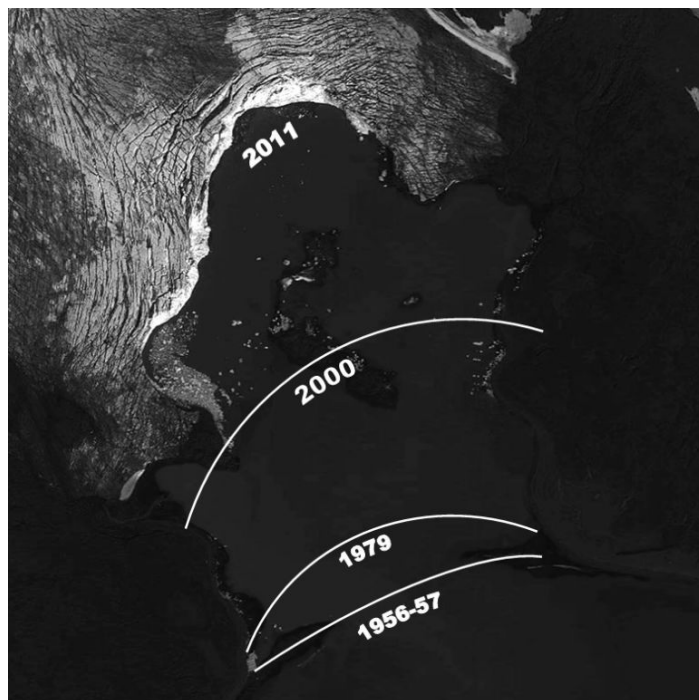
create microbial consortia. In subglacial sites, microorganisms use organic matter incorporated earlier into the glacier bed or derived more recently from the surface through crevasses and sink holes. As glaciers recede in response to a warming climate, the ground below them is gradually exposed. This ground, initially inhabited by microbes that survive the melting, undergoes a succession process. Lichens, mosses and grasses begin to occupy stable areas unaffected by cryoturbation (freeze-thaw), with bacteria aiding colonization of the arid post-glacial soil. In places subject to erosion and where plant coverage is lacking, bacterial communities resistant to the harsh abiotic conditions develop. A source of such microorganisms is the fertile coast, where significant amounts of marine-derived material in the form of guano and macroalgae debris accumulate. Bacterial decomposition of this matter proceeds through several stages, initially by direct absorption of simple compounds, and subsequently by enzymatic breakdown of complex biopolymers such as chitin or cellulose. Such nutrients aid tundra ecosystem development not only in the vicinity of the coast, but also on postglacial moraines

Wstęp

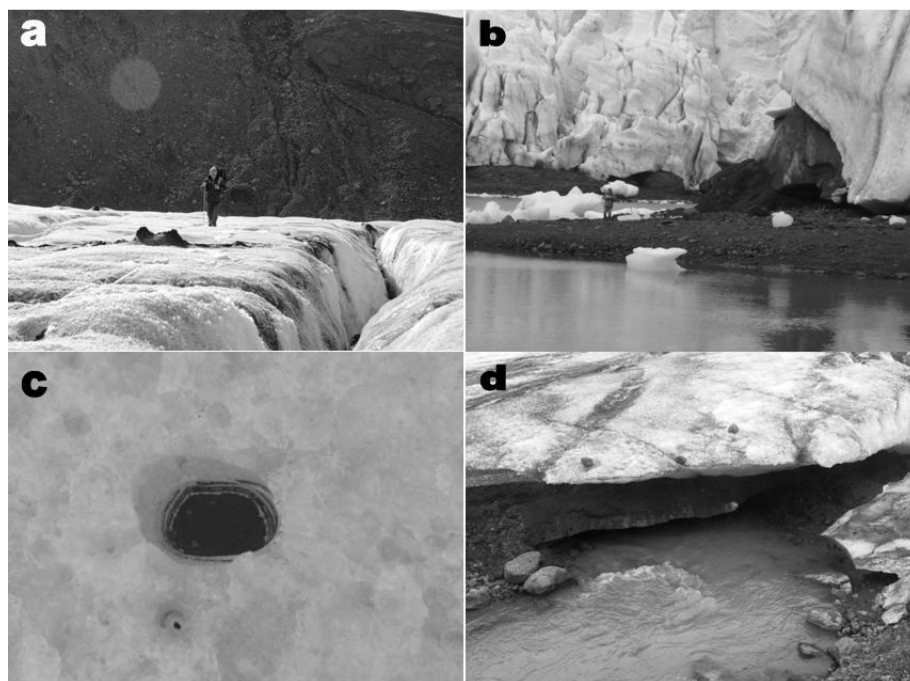
Od czasu, gdy MORITA i HAIGHT (1964) oraz SIEBURTH (1964) napisali o występowaniu psychrofilnych bakterii w morskich środowiskach, wiadomo, że w uważanych za nieprzyjazne warunkach niskich temperatur, w morzu i na lądzie, rozwijają się bogate i złożone mikrobiocenozy.

Środowisko życia mikroorganizmów ulega zmianom w wyniku globalnego ocieplenia. Prowadzone od 50 lat w zachodniej Antarktyce szczegółowe badania nad tym zjawiskiem pozwoliły na określenie tempa wzrostu temperatury, dochodzącego w niektórych miejscach do $+0.53^{\circ}\text{C}$ na dekadę (TURNER i współaut. 2009). Takie ocieplenie może wydawać się nieznaczające, ale powoduje topnienie lodowców, ich dezintegrację, zmniejszanie ich zasięgu i co się z tym wiąże, odsłanianie rozległych terenów wolnych od lodu oraz uwalnianie ogromnych mas wody słodkiej do oceanu. Zmiany te nie pozostają bez wpływu na skład gatunkowy, liczebność i funkcjonowanie mikrobiocenoz.

Przykładem lodowca, którego tempo topnienia było rejestrowane od ponad 50 lat, jest Lodowiec Ekologii usytuowany na zachodnim brzegu Zatoki Admiralicji na wyspie King George w Południowych Szetlandach, w pobliżu zbudowanej w 1977 roku Polskiej Stacji Antarktycznej im. Henryka Arctowskiego. W pierwszych latach istnienia stacji czoło lodowca kończyło się na styku z wodami Zatoki Admiralicji. W ciągu 35 lat lodowiec „cofnął się” o ponad 400 m, a przed jego czołem powstała rozległa laguna o powierzchni około 16 ha (ŚWIĄTECKI i współaut. 2010). Tempo cofania się lodowca wzrastało od 4.5 m/rok między 1956 a 1989 rokiem do 30 m/rok w latach 1989 - 1999 (BIRKENMAJER 2002). W rejonie Zatoki Admiralicji obserwuje się dalsze przyspieszenie procesu deglacjacji (Fot. 1). Zmienił się obraz powierzchni lodowca obfitującej obecnie w bardzo liczne szczeliny i kanały (Fot. 2). Lodowiec Ekologii, ze strefami: akumulacji i oddzieloną od niej strefą równowagi strefa ablacji oraz otaczające lodowiec tereny polodowcowe zostały wytypowane do badań struktury i funkcji zasiedlających je mikrobiocenoz.



Fot. 1. Zasięg Lodowca Ekologii w 2011 roku z zaznaczonymi granicami (białe łuki) jego zasięgu w latach poprzednich (Google Maps, modyfikacja własna).



Fot. 2. Lodowiec Ekologii na wyspie King George (a - powierzchnia lodowca z odkrytymi szczelinami, fot. M. Nieckarz; b – czoło lodowca, fot. J. Grzesiak; c – otwór kriokonitowy na powierzchni lodowca, fot. J. Grzesiak; d – „brama” wypływu wód podlodowcowych, fot. B. Luks).

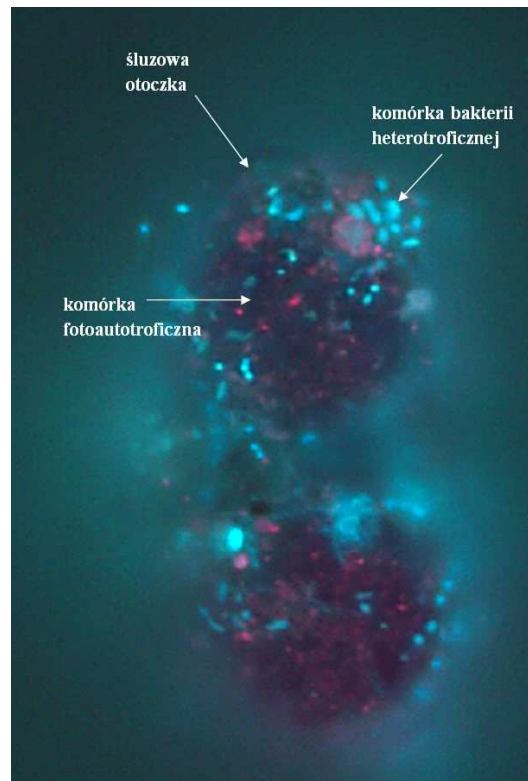
Ekosystemy lodowców

Współczesne badania (HODSON i współaut. 2008), skłaniają by przyznać lodowcom miano samodzielnego ekosystemu. Na podstawie fizycznych, biogeochemicznych i mikrobiologicznych wartości wyodrębniono w obrębie lodowca trzy odrębne siedliska. Są to przede wszystkim powierzchnia lodowca oraz jego spód. Trzecie to siedlisko litego lodu (HODSON i współaut. 2008).

Podstawą życia w każdym ekosystemie jest woda. W siedliskach lodowcowych płynna woda powstaje w wyniku topnienia lodu ogrzanego na skutek wiatru o temperaturze powyżej 0°C oraz czynników solarnych (MIGAŁA 2006) lub na skutek wysokiego ciśnienia u podstawy lodowca (PATERSON 1994). Na powierzchni woda krąży w postaci mniejszych lub większych żył wodnych, drobnych kanalików wewnątrz ażurowej struktury lodu oraz zbiera się w postaci studzienek kriokonitowych. Wodzie tej często towarzyszy zawiesina, głównie mineralna, transportowana wiatrem z pobliskich moren i plaż, czyniąc ją szaro-niebieską mozaiką pyłu i lodu. Kombinacja chropowatego lodu, pyłu i płynnej wody umożliwia powstanie złożonej mikrobiocenozy, składającej się głównie z heterotroficznych bakterii, sinic, okrzemek, grzybów i pierwotniaków (PORAZINSKA i współaut. 2002).

Najwyższą produktywnością i różnorodnością gatunkową odznaczają się otwory kriokonitowe, powstałe wskutek wtapiania się w lód ciemnego pyłu ogrzanego promieniami słonecznymi (TAKEUCHI i współaut. 2000, CHRISTNER i współaut. 2003) (Fot. 2). Są one jednymi z niewielu rezerwarów płynnej wody na lodowcu, które nocą, w okresie letnim nie zamarzają całkowicie, a jedynie na powierzchni. Żyjącym tam mikroorganizmom zapewnia to zachowanie stałej, wysokiej aktywności. Liczebność drobnoustrojów związanych z osadami zalegającymi na dnie otworów, badana przez obu autorów, osiągała nawet 10^9 komórek na gram suchej masy sedymentu, podczas gdy w otaczającym go lodzie rzadko przekraczała 10^4 w 1ml. Liczebność bakterii wysiewanych z lodu, tworzących kolonie na pożywce agarowej i liczonych metodą płytkową stanowiła od 3 do 16 % ogólnej liczby komórek liczonych bezpośrednio w materiale metodą mikroskopową. W przypadku tak ubogiego środowiska, jakim jest lód lodowcowy, udział bakterii rosnących na pożywkach należy uznać za stosunkowo wysoki. Fotosynteza mikrobialna jest czynnikiem napędzającym cały ekosystem powierzchni lodowca (PORAZINSKA i współaut. 2002). Aby fotoautotrofy mogły skutecznie spełniać swoje funkcje życiowe, potrzebują rozpuszczalnych związków mineralnych, o które trudno w wodach roztopowych lodowca. Dlatego wchodzi one w ścisłą współpracę z heterotroficznymi mikroorganizmami, potrafiącymi wymywać pierwiastki biogenne z drobin skał zalegających na lodowcu (KANZLER i współaut. 2005; FREY i współaut. 2010). Właściwości takie posiadają m.in. drobnoustroje zdolne do wydzielania kwasów organicznych w efekcie procesów niepełnego utleniania. Uwolnione w ten sposób jony mineralne są pobierane przez fotoautotrofy, produkujące substancje organiczne i związki azotu. Część tych substancji „ucieka” z ich komórek i staje się dostępną dla ich heterotroficznych partnerów. W skład takich zespołów wchodzi m.in. bakterie z rodzaju *Polaromonas*, które zasiedlają lodowce polarne i wysokogórskie na całym świecie (DARCY i współaut. 2011). Na przykłady takich koegzystencji, gdzie śluz spajający agregaty komórek fotosyntetyzujących mikroorganizmów był skolonizowany przez heterotroficzne komórki prokariotyczne, napotykalismy badając mikrobiocenozy lodowcowe (Fot. 3). Badania przeprowadzone przez MIECZANA i współaut. (2012) w otworach wytopiskowych Lodowca

Ekologii wykazały także obecność bogatego zespołu orzęsków, stanowiących ostatnie ogniwo łańcucha pokarmowego. Wśród osiemnastu zidentyfikowanych taksonów Ciliata najczęściej spotykane były bakterio- i wszystkożerne gatunki.



Fot. 3. Duże komórki fotoautotrofów i drobne komórki bakterii heterotroficznych zamknięte w śluzowej otoczce, pochodzące z powierzchniowej warstwy lodu Lodowca Ekologii. (obraz obserwowany w promieniach UV z zastosowaniem filtra 330-380 nm, fot. M. K. Zdanowski).

Wewnątrz litego lodu lodowcowego również znaleźć można żywe organizmy. W tzw. ciepłym Lodowcu Ekologii obserwowaliśmy liczne komórki mikroorganizmów (średnio $3 \times 10^5/\text{ml}$) w odwiertach z głębokości 3 m. Miejscem ich bytowania jest nie tylko lód, ale także szczeliny, głębokie kanały i pionowe studnie zasilające dno lodowca w wodę, w gazy atmosferyczne i przede wszystkim w składniki odżywcze i organizmy żywe. Wysokie ciśnienie, niska temperatura, brak światła, silne zakwaszenie oraz słaba przepuszczalność zwartego lodu sprawiają, że jest to jedno z najsurowszych siedlisk, jakie można spotkać w obrębie lodowca (PRICE 2007). Aktywność bytujących tam mikroorganizmów jest wciąż mało poznana. Ich liczebność jest największa w mikroskopijnych kanalikach wypełnionych wodą i w pęcherzykach uwiecznionego w lodzie powietrza. Kanaliki te powstają wskutek spontanicznego oczyszczania się lodu podczas jego krystalizacji. Usunięte zanieczyszczenia (związki mineralne i organiczne) krążą między kryształami lodu, sprawiając, że woda, w której są rozpuszczone ma niższą temperaturę zamarzania i utrzymuje stan płynny. Mikroorganizmy dzielą los zanieczyszczeń i są gromadzone w tych międzylodowych przestrzeniach (MADER i współaut. 2006). Mimo to, panujące tam warunki, zwłaszcza w lodowcach typu zimnego, wciąż są skrajnie trudne dla organizmów. Ocenia się, że zamieszkujące tam mikroorganizmy mają bardzo wolny metabolizm, korzystając z ubogich

źródeł nutrietów i energii jedynie w celu naprawy uszkodzeń na poziomie cząsteczkowym. Ta strategia zapewniła im przeżycie nawet milionów lat. Opisane tu mikroorganizmy odgrywają znikomą rolę w biogeochemicznych cyklach lodowcowych, zwłaszcza w porównaniu z bardzo aktywnymi biologicznie zespołami na- i podlodowcowymi (PRICE 2007).

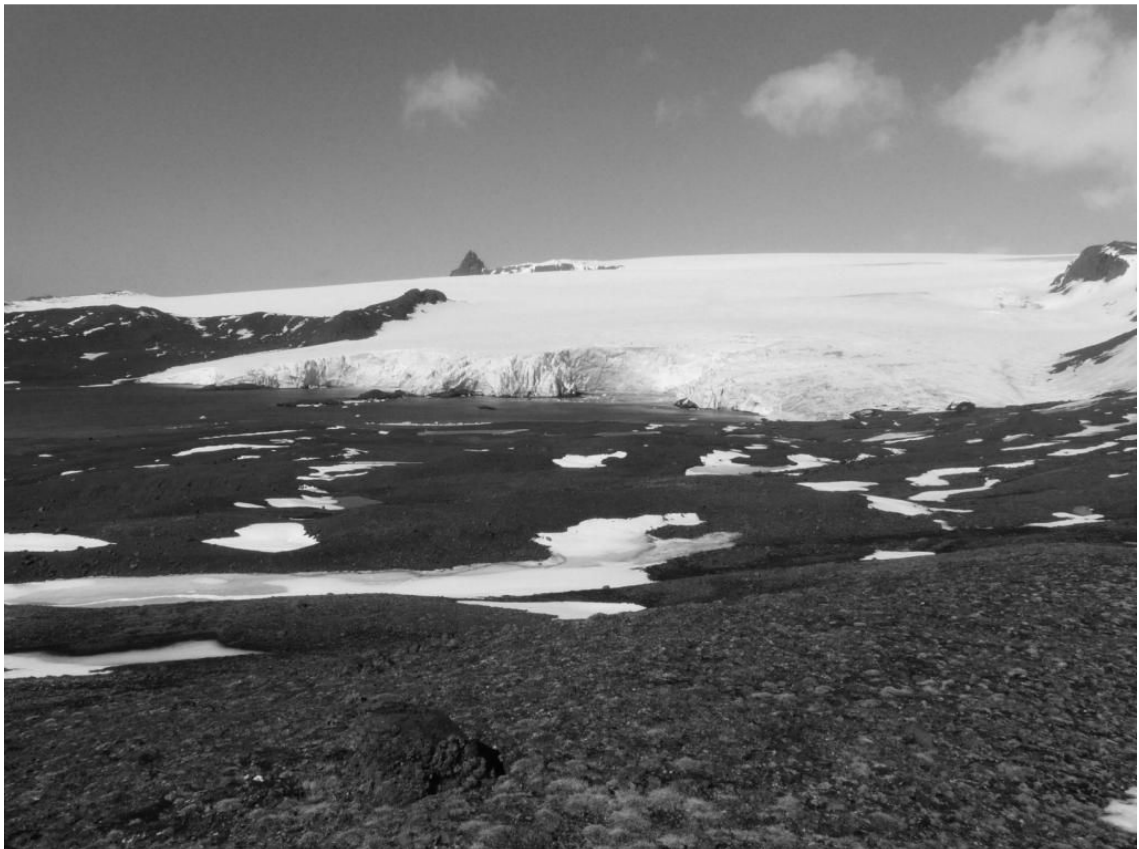
Środowisko podlodowcowe składa się z lodu podstawy lodowca (lód podstawny), skały, na który napiera i warstwy wody wypełniającej przestrzeń między lodem a podłożem. Lód taki zawiera znaczące ilości szczątków organicznych i mineralnych. Wraz z bogatym zespołem mikroorganizmów tworzy ekosystem, zasilany z powierzchni lodowca systemem kanałów w gazy atmosferyczne, substancje odżywcze oraz allochtoniczne drobnoustroje (HUBBARD i współaut. 2009). Tlen jest szybko konsumowany, zarówno w procesach oddechowych jak i w procesach wietrzenia chemicznego. Dlatego środowisko to jest na ogół uważane, za beztlenowe (SHARP i współaut. 1999). Gruba warstwa lodu (dochodząca do kilkudziesięciu, a czasem kilkuset metrów) nie pozwala, by docierało tam światło i czyni niemożliwym zajście procesu fotosyntezy.

Liczebność mikroorganizmów w podlodowcowym sedymencie może dochodzić nawet do 10^{11} komórek na gram jego suchej masy (TUNG i współaut. 2006). Zgrupowanie bytujących tam bakterii metabolicznie odznacza się znaczącą taksonomiczną i biologiczną różnorodnością. W omawianym siedlisku wykryto m.in. drobnoustroje tlenowe, mikroaerofilne oraz zdolne do fermentacji beztlenowce, redukujące azotany, siarczany, żelazo oraz dwutlenek węgla (konsorcja metanogenne) (YDE i PAASCHE 2010). Sprawiają one, że stężenie metanu pod lodowcem jest 1000 razy wyższe niż w atmosferze (PRICE i SOWERS 2004). Mimo braku światła i aktywnej fotosyntezy, sedymenty podlodowcowe są dość bogate w węgiel organiczny. Rosnący lodowiec przykrył bowiem tereny tundry pokryte roślinnością oraz jeziora wypełnione osadami. Nawet po kilkuset tysiącach lat związki organiczne są wciąż wykrywalne w miejscach z których wycofał się lodowiec. Obecność tych związków przyspiesza metabolizm mikroorganizmów, nasilając biogeochemiczne procesy wietrzenia i produkcji gazów cieplarnianych takich jak dwutlenek węgla czy metan. Pośrednio świadczą o tym wypływy podlodowcowe, często o rdzawym kolorze, spowodowanym wietrzeniem skał bogatych w żelazo (Fot. 2). Jednak nie tylko drobnoustroje utleniające związki organiczne zasiedlają to środowisko. Były tam również znajdowane chemolitoautotroficzne mikroorganizmy, takie jak np. utleniająca żelazo przedstawiciele rodzaju *Gallionella* (YDE i PAASCHE 2010).

Ekosystemy polodowcowe

Wskutek topnienia lodu spowodowanego globalnym ociepleniem, lodowce cofają się niekiedy w szybkim tempie. Odsłaniany w ten sposób postglacjalny krajobraz składa się zwykle z równin, powstałych wskutek odpływu wód lodowcowych, z systemu moren, martwego lodu, odkrytych skał oraz z polodowcowych rzek i jezior (Fot. 4). Stopniowo odsłaniane spod lodu grunty są unikalnym terenem badań nad sukcesją. (MATTHEWS 1992). Na wiek gleby wskazuje odległość badanego miejsca od lodowca. Piaszczyste pokłady zalegające u czoła lodowca są pozbawione szaty roślinnej. Dalej tworzą się gleby inicjalne stopniowo coraz bardziej zróżnicowane, zasiedlane roślinnością tundrową, przekształcając się w próchnicę w okolicy mszarników oraz gleby ornitogenne na dawnych miejscach lęgowych ptaków morskich (TATUR 2007). Jednak nie każdy skrawek nowo odsłoniętego terenu zostaje

skolonizowany przez organizmy roślinne. Moreny wielu lodowców w regionach polarnych są pod wpływem procesów krioturbacji i soliflukcji. Zjawiska te, polegające na cyklicznym zamarzaniu i rozmarzaniu wody zawartej w gruncie, występują głównie latem, gdy nie ma pokrywy śniegowej. Intensywna erozja sprawia, że gleba uzyskuje ilasto-gliniasty charakter i może się osunąć w dół moreny (soliflukcja). Takie podłoże jest trudne do zasiedlenia przez rośliny i porosty, a co za tym idzie nie może być przez nie ustabilizowane. Tam, gdzie krioturbacja ma znikomy wpływ na podłoże mchy, trawy i porosty mogą tworzyć bogate niekiedy formacje, występujące często obok całkowicie nagich fragmentów terenu (BLUME i współaut. 2002).



Fot. 4. System moren na przedpolu Lodowca Ekologii (fot. M. K. Zdanowski).

Świeżo odkryte grunty postglacjalne są, jako środowisko życia mikroorganizmów, nową jakością, powstałą z połączenia trzech wyżej opisanych ekosystemów lodowcowych.

Szacuje się, że na całym świecie, rocznie od 10^{17} do 10^{21} żywych komórek różnego rodzaju drobnoustrojów jest uwalnianych w wyniku topnienia lodowców (CASTELLO i ROGERS 2005). Drastyczna zmiana warunków sprawia, że przeżywają tylko te mikroorganizmy, które są najbardziej odporne na związane z tym stres. Takimi okazują się być bakterie podlodowcowe, np. wyizolowane przez autorów bakterie z rodzaju *Leifsonia*, wolno rosnące, ale odporne na szereg czynników fizycznych i chemicznych. Jednak i one nie rozwijają się poza wąskim pasem świeżo odsłoniętych przez lodowiec gruntów (ZDANOWSKI i współaut. 2012).

Nowo odsłonięte, podlegające sukcesji obszary są zasiedlane przez allochtoniczne mikroorganizmy, konkurujące z wyżej wspomnianymi drobnoustrojami podlodowcowymi, korzystającymi z substancji biogenych zmagazynowanych pod lodem. Zasoby te wyczerpują się jednak dość szybko, a zespół, aby się rozwijać, musi być zaopatrywany w użyteczne biologicznie formy węgla i azotu. Dzieje się tak za sprawą sinic (Cyanobacteria), które wiążąc azot atmosferyczny i dwutlenek węgla, użyźniają jałowe grunty i pozwalają osiedlić się tam innym organizmom (YDE i współaut. 2011). Ciekawym zjawiskiem, obserwowanym na przedpolu lodowca jest zmiana składu konsorcjum mikroorganizmów z metanogenego (wytwarzającego metan w warunkach beztlenowych) do metanotroficznego (konsumującego metan w warunkach tlenowych) w miarę oddalania się od czoła lodowca (BÁRCENA i współaut. 2010, 2011). Los gleb odsłanianych wskutek deglacjacji obszarów może być dwojaki: pokryje się roślinnością lub pozostanie nagi, co ma kluczowe znaczenie dla sposobu rozwoju mikrobiocenoz. Klasycznym, dość dobrze poznanym przykładem jest mikrobialna sukcesja na terenach, gdzie osiedliły się rośliny. Różnorodność i liczebność mikroorganizmów wzrastają, osiągając swoje maksima w dobrze ukształtowanych glebach bogatych w humus. Można tu spotkać znane ze swoich zdolności symbiotycznych bakterie i grzyby, które wchodzi w skład mikroflory korzeniowej. Mogą one spełniać wiele korzystnych dla roślin funkcji, jak wiązanie azotu cząsteczkowego czy rozkład szczątków roślinnych i przywracanie substancji biogenych do ekologicznego obiegu. Rodzajem bakterii, zdolnym do asymilacji azotu atmosferycznego jest *Sphingomonas*. Badania ZDANOWSKIEGO i współautorów (2012) ujawniają, iż bakteria ta pojawia się w skąpo porośniętej glebie, na obszarach odsłoniętych w ciągu ostatnich 10 lat, czyli tam, gdzie jest pilne zapotrzebowanie na przyswajalne związki azotu. Bakterie i grzyby odpowiedzialne za rozkład materiału pochodzenia roślinnego występują natomiast w poziomie próchnicznym gleb bardzo starych moren. Grzyby oraz tworzące przetrwalniki rodzaje bakterii *Sporosarcina* i *Bacillus* odpowiedzialne są tam za rozkład celulozy. Rośliny zapewniają tym samym stały dopływ związków organicznych. Zwarty dywan mchów i traw dodatkowo chroni mikroorganizmy przed zgubnymi zmianami temperatury i wysychaniem (ZDANOWSKI i współaut. 2012).

Zespoły mikroorganizmów zasiedlające tereny, które z powodu krioturbacji nie są pokryte szatą roślinną, przystosowały się do szeregu niekorzystnych czynników. Należą do nich: wysokie amplitudy temperatur, susza oraz zmienne i ubogie zasoby substancji biogenych. Przykładów dostarczyły nasze badania przeprowadzone w ramach międzynarodowego projektu ClicOpen podczas Międzynarodowego Roku Polarnego 2007 - 2008. Zespoły bakterii w transekcie pozbawionym roślinności z powodu występujących zjawisk krioturbacji wykazywały znacznie szerszą aktywność przy asymilacji węglowodanów, jako jedyne źródła węgla niż te pochodzące ze stabilnego transektu porośniętego roślinnością (ZDANOWSKI i współaut. 2012). Takie zespoły bakterii odznaczają się zazwyczaj niską różnorodnością taksonomiczną, ale dysponują szerokim wachlarzem enzymów litycznych, by móc wykorzystać każde dostępne w tym środowisku źródło węgla. Najczęściej izolowanym drobnoustrojem był tu pionierski jak się wydaje rodzaj *Arthrobacter* (ZDANOWSKI i współaut. 2012). Jego rezerwuarem jest zapewne opisane niżej pingwinisko, będące miejscem intensywnego rozkładu guana ptasiego.

Lądowe siedliska przybrzeżne

Tereny styku lądu i morza należą do najżyźniejszych środowisk w regionach polarnych. Zasilane są materią organiczną w postaci odchodów ptaków i ssaków przebywających na lądzie w okresie letnim oraz plech makroskopowych glonów i szczątków zwierząt wyrzucanych na brzeg morza. Przeważającą część tej materii stanowi guano ptaków morskich, odkładane w rejonach ich kolonii lęgowych. W regionach morskiej Antarktyki największy udział w deponowaniu guana mają pingwiny, odżywiające się głównie krylem. Niestrawione resztki tego skorupiaka, którego istotną część stanowi chityna, są wydalane na teren pingwiniska (Fot. 5). Szacuje się, że podczas okresu lęgowego na powierzchni metra kwadratowego lęgowiska odkładanych jest około 10 kg suchej masy guana (TATUR i MYRCHA 1984).



Fot. 5. Młode i dorosłe pingwiny Adeli na warstwie guana (fot. M. K. Zdanowski).

Innym, pochodzącym z morza, ważnym elementem użyźniającym przybrzeżne obszary lądu są duże glony. Ich transport na ląd poprzez możliwy jest dzięki pływom, sztormom i pakowi lodowemu. Wyrwane i wyniesione na plaże plechy niesione są w głąb lądu przez huraganowe wiatry. Ilość glonów wyrzucanych na zachodni brzeg zatoki Admiralicji, oszacowano na 280 ton rocznie na powierzchni 0,3 km² wybrzeża (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1995).

Wyniesiona w ten sposób na ląd materia organiczna podlega rozkładowi przez mikroorganizmy. Guano pingwinie jest bogate w różnorodne składniki odżywcze i pierwiastki biogenne. Większość tych substancji ma postać złożonych związków i polimerów, takich jak np. chityna. W dekompozycję guana zaangażowane są głównie bakterie. Proces rozkładu zapoczątkowany jest już w jelicie ptaków przez ich enzymy trawienne jak i mikroflorę jelitową. Rozkład tych związków jest przez pewien czas kontynuowany nawet po opuszczeniu ciała zwierzęcia. Wtedy też odczyn guana jest najniższy, a zawartość takich związków jak białka i tłuszcze najwyższa. W miarę ekspozycji guana na warunki atmosferyczne zasiedlane jest ono przez drobnoustroje glebowe. Wtedy też odczyn guana wzrasta i stabilizuje się na poziomie neutralnym lub lekko zasadowym. Związki organiczne guana są wówczas intensywnie hydrolizowane przez pozakomórkowe enzymy licznych proteo-, lipo- i chitynolitycznych mikroorganizmów. Wielkocząsteczkowe związki są przez nie „cięte” na monomery, wchłaniane przez błonę komórkową i wykorzystywane jako źródło energii oraz materiał budulcowy. Liczebność mikroorganizmów szybko wzrasta, gdy dostępna jest bogata baza pokarmowa (świeże guano). Wraz ze wzrostem liczby komórek rośnie również zapotrzebowanie na tlen. Dostępność tlenu staje się czynnikiem ograniczającym dla zespołów drobnoustrojów, które wskutek ciągłego gromadzenia i nakładania się warstw odchodów mogą zostać odcięte od dopływu powietrza. W obrębie takiego zespołu dochodzi do wyselekcjonowania grup drobnoustrojów, mogących funkcjonować w warunkach zmniejszonego stężenia tlenu (mikroorganizmy mikroaerofilne), zwiększonego stężenia dwutlenku węgla (mikroorganizmy kapnofilne) bądź też braku tlenu (mikroorganizmy beztlenowe) (ZDANOWSKI i współaut. 2005, ŻMUDA-BARANOWSKA 2010). Proces mikrobialnego rozkładu guana ptasiego prowadzi do powstania gleby ornitogennej (TATUR i MYRCHA 1984, ZDANOWSKI i WĘGLEŃSKI 2001).

Plechy morskich makroglonów wyrzuconych na ląd i zalegających w postaci gnijących zwałów (Fot. 6) to ważne źródło związków mineralnych i organicznych dla ekosystemów przybrzeżnych. Dekompozycja takiego materiału jest procesem złożonym. Szereg czynników sprawia, że szybki rozkład jest niemożliwy. Glony, jako materiał roślinny, cechuje niekorzystny dla mikroorganizmów wysoki stosunek ilości węgla względem azotu i fosforu. Węgiel jest dodatkowo związany w postaci dość trudno rozkładalnych polimerów takich jak celuloza, laminarany i fukoidany. Morskie glony wydzielają także substancje antybakteryjne, mające na celu uniemożliwienie kolonizacji ich powierzchni przez bakterie. Związki te działają także na lądzie, także po obumarciu wyrzuconych na brzeg glonów. Zarówno glony jak i słonolubna mikroflora morska je zasiedlająca, ulegają wpływowi czynników lądowych takich jak susza czy słodka woda opadowa. W takich, odmiennych niż morskie, warunkach komórki glonów ulegają dezintegracji, ułatwiając tym samym ich rozkład przez mikro i makroorganizmy lądowe. Rozpuszczalne związki mineralne i organiczne zasilają podłoże, a materiał trudniej rozkładalny podlega dalszym etapom dekompozycji. Końcowym produktem tego procesu jest bogaty w humus detrytus, rozwiewany po okolicy i będący zaczątkiem bardziej rozwiniętych gleb (ŻMUDA-BARANOWSKA 2010).



Fot. 6. Wyrzucone na plażę Zatoki Admiralicji, rozkładające się szczątki dużych glonów (fot. M. J. Żmuda-Baranowska).

Liczebność mikroorganizmów zaangażowanych w dekompozycję zarówno guana jak i glonów może dochodzić do 10^{11} komórek na gram suchej masy tych materiałów. W rozkładzie obydwu biorą udział bakterie z rodzaju *Arthrobacter*. Jest to powszechnie występujący rodzaj bakterii glebowych, metabolicznie bardzo różnorodny i odporny na szereg niekorzystnych czynników abiotycznych takich jak: wysuszenie, zamrażanie, obecność toksycznych związków lub promieniowanie. Czuje się on dobrze w warunkach obniżonej zawartości tlenu, dlatego też wygrywa w takich okolicznościach z innymi mikroskopijnymi destrucentami w konkurencji o substraty pokarmowe. Wiele izolatów tego rodzaju pochodzących z guana jest blisko ze sobą spokrewnionych, różnią się jednak znacznie pod względem fizjologicznym. Może to sugerować możliwość poziomego transferu genów między komórkami, szczególnie efektywnego przy dużym ich zagęszczeniu i bogatej bazie pokarmowej. Kolejną grupą uczestniczącą w rozkładzie materii pochodzenia morskiego były bakterie z rodzaju *Psychrobacter*. Bakterie te są charakterystycznym przedstawicielem mikroflory regionów polarnych. Cechuje je szereg przystosowań do biodegradacji materiału pochodzenia morskiego. Preferują one środowiska o stosunkowo wysokim zasoleniu, wydzielają lipazy i utylizują kwas moczowy, będący produktem procesów trawiennych ptaków. Bakterie z rodzaju *Psychrobacter* nie hydrolizują polisacharydów i innych polimerów organicznych. W guanie rolę tę spełniają bakterie z rodziny *Flavobacteriaceae*, zdolne do syntetyzowania enzymów chitynolitycznych. W zalegających na plażach zwałach rozkładających się glonów za dekompozycję tego typu związków mogą odpowiadać gatunki z rodzajów *Sporosarcina* i *Bacillus*, wydzielające enzymy amylo- i celulolityczne (ŻMUDA-BARANOWSKA 2010, ZDANOWSKI i współaut. 2004, 2005).

Zakończenie

Mikrobiocenozy lądowych środowisk polarnych, dzięki swojej aktywności metabolicznej tworzą fundament zarówno prostych jak i tych bardzo złożonych zależności troficznych. Mikroorganizmy siedlisk lodowcowych uwalniają sole mineralne z nierozpuszczalnych skał w procesie wietrzenia biologicznego (bioługowania), natomiast drobnoustroje środowisk przybrzeżnych przyczyniają się do wytworzenia żyznych gleb na jałowych morenach postglacjalnych, rozkładając materiał pochodzenia morskiego (guano, makroglony, szczątki zwierząt). Ta działalność umożliwia powstanie tundry, złożonej z porostów, mchów i roślin naczyniowych. W dobie globalnego ocieplenia, cofających się lodowców i zmniejszenia ilości odkładanego guana (RAKUSA-SUSZCZEWSKI 2012) dalsze losy i wpływ mikrobiocenoz na ekosystemy regionów polarnych pozostają nieznane.

Literatura

- BÁRCENA T. G., YDE J. C., FINSTER, K. W., 2010. *Methane flux and high-affinity methanotrophic diversity along the chronosequence of a receding glacier in Greenland*. Ann. Glaciol. 51, 23-31.
- BÁRCENA T. G., FINSTER K. W., YDE J. C., 2011. *Spatial patterns of soil development, methane oxidation and methanotrophic diversity along a receding glacier forefield, Southeast Greenland*. Arct. Antarct. Alp. Res. 43, 178-188.
- BIRKENMAJER K., 2002. *Retreat of Ecology Glacier, Admiralty Bay, King George Island (South Shetland Island, West Antarctica) 1956-2001*. B. Pol. Acad. Sci-Earth. 50, 5-19.
- BLUME H. P., BEYER L., KALK E., KUHN D., 2002. *Weathering and Soil Formation*. [W:] *Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies. BEYER L., BÖLTER M. (red.). Springer Verlag, Berlin, 115-137.
- CASTELLO J. D., ROGERS S. O., 2005. *Life in ancient ice*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 227-239.
- CHRISTNER B. C., KVIKTO B. H., REEVE J. N., 2003. *Molecular identification of bacteria and eukarya inhabiting an Antarctic cryoconite hole*. Extremophiles 7, 177-183.
- DARCY J. L., LYNCH R. C., KING A. J., ROBESON M. S., SCHMIDT S. K., 2011. *Global Distribution of Polaromonas Phylotypes - Evidence for a Highly Successful Dispersal Capacity*. PLoS ONE 6(8): e23742.
- FREY B., RIEDER S. R., BRUNNER I., PLOTZE M., KOETZSCH S., LAPANJE A., BRANDL H., FURRER G., 2010. *Weathering-associated bacteria from the Damma Glacier forefield: Physiological capabilities and impact on granite dissolution*. Appl. Environ. Microb. 76, 4788-4796.
- HODSON A., ANESIO A. M., TRANTER M., FOUNTAIN A., OSBORN M., PRISCU J., LAYBOURN-PARRY J., SATTLER B., 2008. *Glacial Ecosystems*. Ecol. Monogr. 78, 41-67.
- HUBBARD B. P., COOK S. J., COULSON H., 2009. *Basal ice facies: a review and unifying approach*. Quat. Sci. Rev. 28, 1956-1969.
- KANZLER B. E. M., PFANNES K. R., VOGL K., OVERMANN J., 2005. *Molecular Characterization of the Nonphotosynthetic Partner Bacterium in the Consortium "Chlorochromatium aggregatum"*. Appl. Environ. Microbiol. 71, 7434-7441.
- MADER H., PETTITT M. E., WADHAM J. L., WOLFF E., PARKES R. J., 2006. *Subsurface ice as a microbial habitat*. Geology 34, 169-172.

- MATTHEWS J. A., 1992. *The ecology of recently-deglaciated terrain: a geoecological approach to glacier forelands and primary succession*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 136-144.
- MIECZAN T., GÓRNIAK D., ŚWIĄTECKI A., ZDANOWSKI M. K., TARKOWSKA-KUKURYK M., 2012. *The distribution of ciliates on Ecology Glacier (King George Island, Antarctica): relationships between species assemblages and environmental parameters*. Polar Biol. DOI: 10.1007/s00300-012-1256-6
- MIGAŁA K., PIWOWAR B. A., PUCZKO D., 2006. *A meteorological study of the ablation process on Hans Glacier, SW Spitsbergen*, Pol. Polar Res., 27, 243 – 258.
- MORITA R. Y., HAIGHT R. D. 1964. *Temperature effects on the growth of an obligate psychrophilic marine bacterium*. Limnol. Oceanogr. 9, 102-106.
- PATERSON W. S. B., 1994. *The physics of glaciers*. Third edition. Pergamon, Oxford, UK.
- PORAZINSKA D. L., FOUNTAIN A. G., NYLEN T. H., TRANTER M., 2002. *The biodiversity and biogeochemistry of cryoconite holes from McMurdo Dry Valley Glaciers, Antarctica*. Arct. Antarct. Alp. Res. 54, 495–505.
- PRICE P. B., 2007. *Microbial life in glacial ice and implications for a cold origin of life*. FEMS Microbiol. Ecol. 59, 217–231.
- PRICE P. B., SOWERS T., 2004. *Temperature dependence of metabolic rates for microbial growth, maintenance, and survival*. Proc. Nat. Acad. Scie. 101, 4631-4636.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 2012. *Zmiany w morskich i lądowych ekosystemach (zachodnia Antarktyka, Szetlandy Południowe, Zatoka Admiralicji)*. Nauka 1, 161-172.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1995. *Flow of matter in the Admiralty Bay area, King George Island, Maritime Antarctic*. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 8, 101-113.
- SHARP M., PARKES J., CRAGG B., FAIRCHILD I. J., LAMB H. TRANTER M., 1999. *Widespread bacterial populations at glacier beds and their relationship to rock weathering and carbon cycling*. Geology 27, 107-110.
- SIEBURTH J. McN., 1964. *Polymorphism of a marine bacterium Arthrobacter as a function of multiple temperature optima and nutrition*. [W:] Proc. Symp. Exp. Mar. Ecol. Occas. Publ., No. 2, Grad. Sch. Oceanogr., Univ. R. I., Kingston, R. I., 11-16.
- ŚWIĄTECKI A., GÓRNIAK D., JANKOWSKA K., ZDANOWSKI M., BORSUK P., ŻMUDA-BARANOWSKA M., GRZESIAK J. 2010. *Effects of global warming on microbial community structure and function in the glacier lagoon (Ecology Lagoon, King George Island, Antarctica)*. Global Change IGBP 17, 7-15.
- TAKEUCHI N., KOHSHIMA S., YOSHIMURA Y., SEKO K., FUJITA K., 2000. *Characteristics of cryoconite holes on a Himalayan glacier, Yala Glacier Central Nepal*. Bull. Glaciol. Res. 17, 51–59.
- TATUR A., 2007. *Zmiany ekosystemów morskich i lądowych Antarktyki pod wpływem fluktuacji klimatycznych*. [W:] *Zmiany klimatyczne w Arktyce i Antarktyce w ostatnim pięćdziesięcioleciu XX wieku i ich implikacje środowiskowe*. STYSZYŃSKA A., MARSZ A. A. (red.). Wydawnictwo Uczelniane Akademii Morskiej, Gdynia. 77-91.
- TATUR A., MYRCHA A., 1984. *Ornithogenic soils on King George Island (Maritime Antarctic)*. Pol. Polar Res. 5, 31-60.
- TUNG H. C., PRICE P. B., BRAMALL N. E., VRDOLJAK G., 2006. *Microorganisms metabolizing on clay grains in 3-km-deep Greenland basal ice*. Astrobiology 6, 69-86.

- TURNER J., BINDSCHLADLER R., CONVEY P., PRISCO G. di, FAHRBACH E., GUTT J., HODSON D., MAYEWSKI P., SUMMERHAYES C., 2009. *Executive summary* [W:] *Antarctic Climate Change and Environment*. Victoire Press, Cambridge. 1-9.
- YDE J. C., BÁRCENA T. G., FINSTER K. W., 2011. *Subglacial and Proglacial Ecosystem Responses to Climate Change*. [W:] *Climate Change – Geophysical Foundations and Ecological Effects*. BLANCO J., KHERADMAND H. (red.). InTech, Rijeka, Croatia, 459-478.
- YDE J. C., PAASCHE Ø., 2010. *Reconstructing climate change: Not all glaciers suitable*. EOS 91, 189-190.
- ZDANOWSKI M. K., WĘGLEŃSKI P., 2001. *Ecophysiology of soil bacteria in the vicinity of Henryk Arctowski Station, King George Island, Antarctica*. Soil Biol. Biochem. 33, 819-829.
- ZDANOWSKI M. K., WĘGLEŃSKI P., GOLIK P., SASIN J. M., BORSUK P., ŻMUDA M. J., STANKOVIC A., 2004. *Bacterial diversity in Adelie penguin, Pygoscelis adeliae guano: Molecular and morphological approaches*. FEMS Microbiol. Ecol. 50, 163-173.
- ZDANOWSKI M. K., ŻMUDA M. J., ZWOLSKA I., 2005. *Bacterial role in the decomposition of marine-derived material (penguin guano) in the terrestrial maritime Antarctic*. Soil Biol. Biochem. 37, 581-595.
- ZDANOWSKI M.K., ŻMUDA-BARANOWSKA M. J., BORSUK P., ŚWIĄTECKI A., GÓRNIAK D., WOLICKA D., JANKOWSKA K. M., GRZESIAK J., 2012. *Culturable bacteria community development in postglacial soils of Ecology Glacier, King George Island, Antarctica*. Polar Biol. DOI: 10.1007/s00300-012-1278-0
- ŻMUDA-BARANOWSKA M. J., 2010. *Bioróżnorodność bakterii biorących udział w degradacji materii organicznej pochodzenia morskiego w przybrzeżnych środowiskach lądowych Antarktyki i Arktyki*. Rozprawa Doktorska, Zakład Biologii Antarktyki, Polska Akademia Nauk, Warszawa. 1-132.