KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 64 2015
Numer 2 (307)
Strony 353–364

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

PAWEŁ WĄSOWICZ

Islandzki Instytut Historii Naturalnej – Náttúrufræðistofnun Íslands
Borgum við Norðurslóð
Pósthólf 180, 602 Akureyri, Islandia
E-mail: pawel@ni.is

KOLONIZACJA SURTSEY – MŁODEJ, WULKANICZNEJ WYSPY NA PÓŁNOCNYM ATLANTYKU

WSTĘP

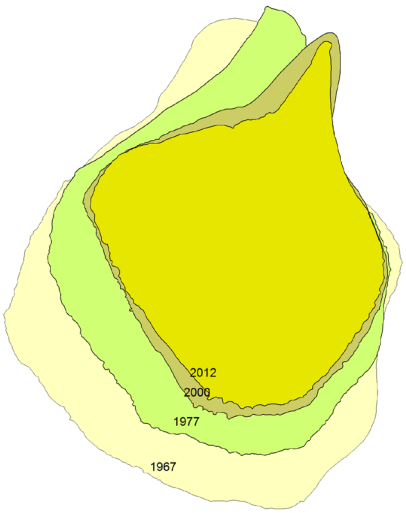
15 listopada 1963 r. u południowych wybrzeży Islandii wyłoniła się z morza Surtsey, niewielka wyspa o wielkim znaczeniu dla nauki. Jej powstanie pozwoliło naukowcom na zbadanie rozwoju podmorskiego wulkanu od jego powstania na dnie oceanu, do momentu narodzin wyspy. W kolejnych etapach Surtsey stała się doskonałym laboratorium terenowym do prowadzenia badań nad kolonizacją nowopowstałego lądu przez organizmy żywe oraz rozwoju ekosystemu. Proces ten, zwany sukcesją pierwotną, rozpoczyna się od przybycia pierwszych organizmów na dziewiczy dotąd teren: nagie skały, lawa itp., a kończy powstaniem w pełni ukształtowanego ekosystemu, zdolnego do stabilnego trwania w danych warunkach środowiska. Sukcesja pierwotna jest bardzo rzadko spotykanym procesem ekologicznym, ponieważ wymaga obecności terenu dotąd nieskolonizowanego przez organizmy żywe. Erupcja wulkaniczna jest natomiast jednym z niewielu naturalnych procesów zdolnych stworzyć środowisko, w którym sukcesja pierwotna może zachodzić. W odróżnieniu od innych terenów, na których badana była sukcesja pierwotna, Surtsey od samego początku objęta została ścisłą ochroną, a ze względu na znaczną izolację, wpływ człowieka na procesy zachodzące na wyspie został ograniczony do zupełnego minimum. Niezwykły charakter tego miejsca oraz jego znaczenie dla światowej nauki zaowocowało wpisaniem go w 2008 r. na listę światowego dziedzictwa UNESCO.

W literaturze szeroko dostępnej polskiemu czytelnikowi znajdziemy tylko niewiele informacji na temat badań prowadzonych na Surtsey (KORNAŚ 1985, KORNAŚ i MEDWECKA-KORNAŚ 2002, SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2011). Artykuł ten ma na celu choć częściowe wypełnienie tej luki i dostarczenie czytelnikom pełniejszej i bardziej aktualnej wiedzy na temat przebiegu procesu kolonizacji wyspy.

TOPOGRAFIA, BUDOWA GEOLOGICZNA I KLIMAT

Surtsey jest częścią wulkanicznego archipelagu Vestmannaeyar składającego się z 18 wysp. Największa z nich, Heimaey, ma powierzchnię niemal 14 km^2 i jest jedyną zamieszkałą wyspą całego archipelagu. System wulkaniczny archipelagu jest stosunkowo młody i powstał prawdopodobnie około 100 000 lat temu (JAKOBSSON i współaut. 2007).

Wulkan Surtsey ukształtował się podczas serii erupcji mających miejsce od 1963 do 1967. Ocenia się, że podczas tych erupcji na powierzchnię ziemi wydostało się około 1,1 km^3 lawy i materiałów piroklastycznych. Po ustaniu aktywności wulkanu, w 1967 r. wyspa osiągnęła maksymalną powierzchnię 2,65 km^2 (Ryc. 1). Ze względu na silne procesy

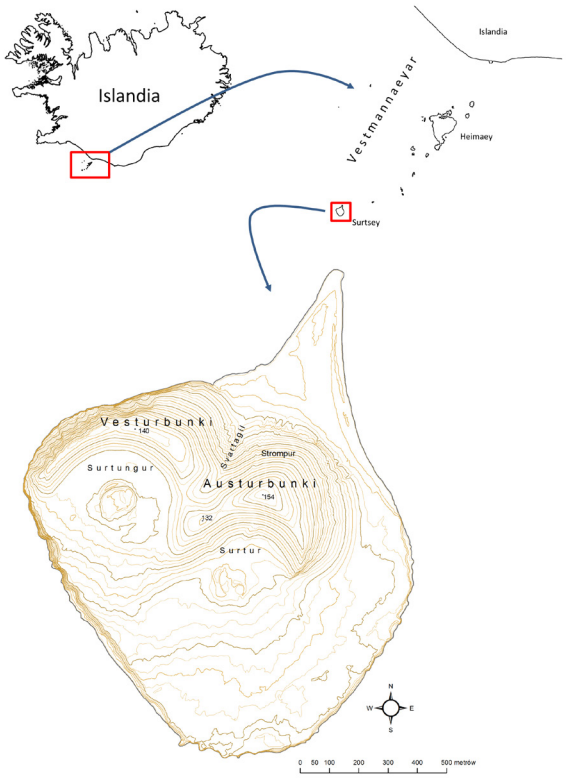


Ryc. 1. Zmiany linii brzegowej Surtsey w latach 1967–2012 spowodowane erozją morską. Dane wykorzystane do stworzenia mapy zostały udostępnione przez Islandzki Instytut Historii Naturalnej.

erozji powierzchnia wyspy systematycznie się zmniejsza i obecnie jest już niemal o połowę (1,4 km^2) mniejsza niż tuż po wyłonieniu się z oceanu (Ryc. 1) (JAKOBSSON i współaut. 2007). Główną cechą topografii Surtsey są dwa stożki wulkaniczne (Ryc. 2): zachodni, Vesturbunki, oraz wschodni, Austurbunki, zbudowane z popiołu wulkanicznego (tefry) oraz palagonitu (patrz niżej). Wschodni stożek wnosi się na wysokość 155 m n.p.m., zachodni zaś sięga 141 m n.p.m. Wewnątrz obu stożków znajdują się dwa kratery, odpowiednio: Surtungur i Surtur, które od południa, południowego zachodu oraz zachodu otoczone są przez pola lawowe. Materiał osadowy typowy dla brzegów morskich odkłada się głównie w północnej części wsypy, tworząc szeroki cypel (Ryc. 2) (JAKOBSSON i współaut. 2007).

Na Surtsey można obecnie wyróżnić cztery typy podłoża, które jest kolonizowane przez organizmy żywe: tefrę, lawę, palagonit oraz osady morskie i eoliczne.

Tefra jest to popiół wulkaniczny powstały w eksplozywnej fazie erupcji trwającej od listopada 1963 do kwietnia 1964 r. Powstała ona wskutek szybkiego ochładzania gorącej magmy przez zimne wody oceanu. Tefra była początkowo podstawowym budulcem obu stożków, które wytworzyły się na powierzchni Surtsey i składa się głównie z niewielkich fragmentów szkliwa wulkanicznego (o średnicy mniejszej niż 2 mm), kryształów



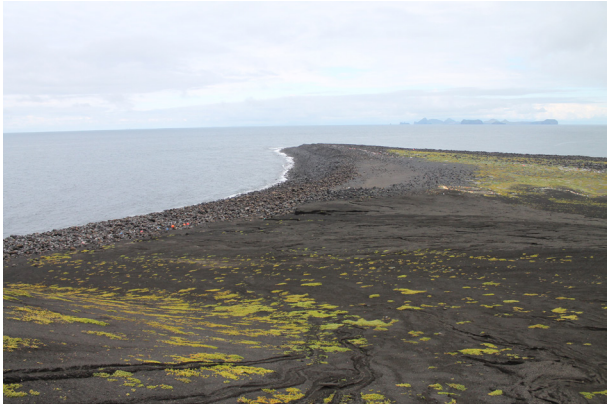
Ryc. 2. Położenie i topografia Surtsey. Dane wykorzystane do stworzenia mapy zostały udostępnione przez Islandzki Instytut Historii Naturalnej.

różnych minerałów oraz małych odłamków skalnych. Podłoże to ma ciemny kolor, stąd szybko się nagrzewa (Ryc. 3). Zdolność tefry do retencji wody jest bardzo mała (JAKOBSSON i współaut. 2007).

Lawa zaczęła gromadzić się na Surtsey po przejściu erupcji z fazy eksplozywnej do fazy efuzywnej, co miało miejsce w kwiet-

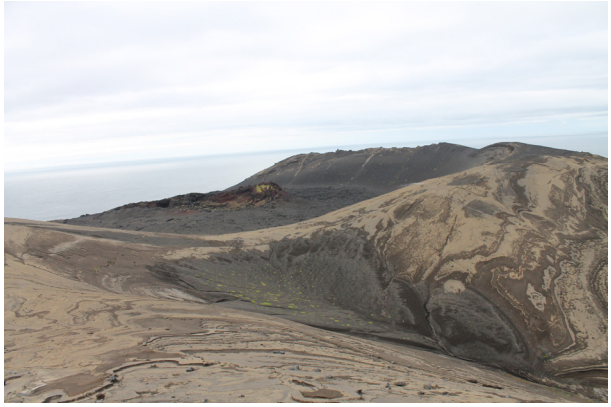
Ryc. 3. Czarna warstwa tefry kolonizowana przez honkenię piaskową (*Honckenya peploides*) (fot. Paweł Wąsowicz).

Ryc. 4. Powierzchnia pola lawowego. Niewielkie nisze wypełnione tefrą są często kolonizowane przez zbiorowisko mannicy i karmnika (objaśnienie w tekście) (fot. Paweł Wąsowicz).



Ryc. 6. Północny cypel zbudowany z materiału erozyjnego naniesionego przez morze (fot. Paweł Wąsowicz).

niu 1964 r. Wyspa była wówczas już na tyle duża, że odizolowała zupełnie miejsce ujścia magmy od napływających wód oceanicznych. Lawa na Surtsey gromadziła się w dwóch fazach. Pierwsza faza, trwająca w latach 1964-1965, doprowadziła do powstania platformy lawowej sięgającej 100 m n.p.m., o objętości około 0,3 km^3. Druga faza (1966–1967) ukształtowała kolejną platformę lawową sięgającą wysokości 70 m n.p.m. i objętości ok. 0,1 km^3 (Thordarson 2000). Obie platformy tworzą obecnie pola lawowe (Ryc. 4), łagodnie opadające od kraterów w kierunku oceanu w południowej i wschodniej części wyspy. Energia fal morskich, prowadząca do szybkiej erozji pól lawowych, ukształtowała wysokie na ponad 80 m klify wzdłuż południowo-zachodniej części linii brzegowej wyspy (Jakobsson i współaut. 2007).

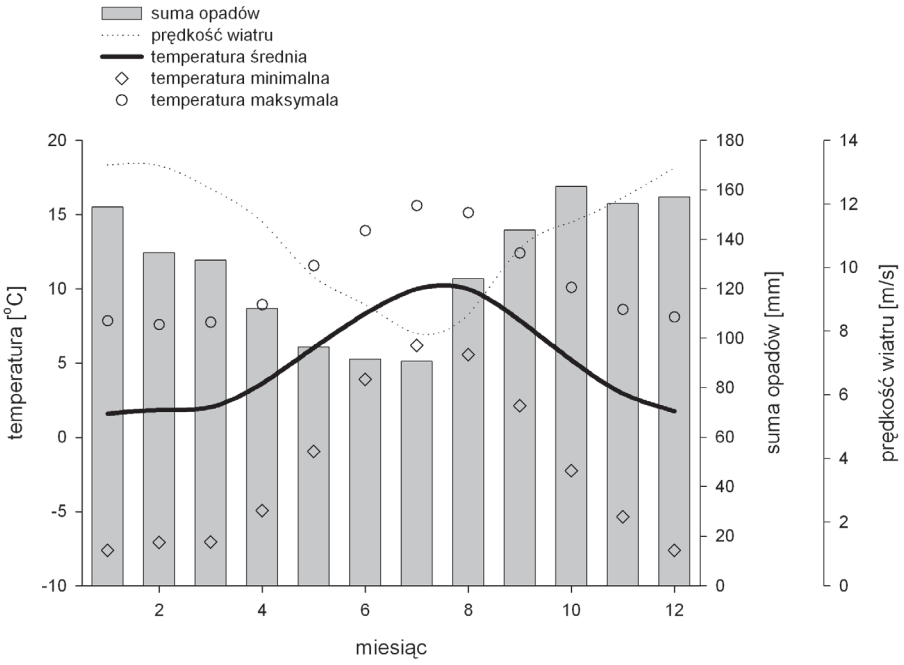


Ryc. 5. Jasne, palagonitowe stożki: Vesturbunki i Austurbunki, stanowią charakterystyczny akcent w topografii wyspy. Na drugim planie widoczny krater Surtungur (fot. Paweł Wąsowicz).

Bazaltowa tefra niemal od samego początku zaczęła zmieniać się w tuf palagonitowy pod wpływem wysokiej temperatury i obecności pary wodnej. Para ta pochodziła z wód oceanicznych, które po zetknięciu z gorącymi skałami w głębi wulkanu parowały i przenikały przez silnie porowate stożki tefry. Obecnie, zasadnicza część obu stożków otaczających dwa główne kratery zbudowana jest właśnie z twardego, zwartego palagonitu (Ryc. 5). Podłoże to okazało się być znacznie bardziej odporne na niszczące działanie fal morskich i ulega erozji znacznie wolniej niż pokłady tefry czy nawet lawy. Wydaje się więc, że po zupełnym zniszczeniu pól lawowych i pokładów tefry przez procesy erozji, co nastąpi w ciągu nadchodzących 100-200 lat, palagonitowe stożki pozostaną jedynymi siedliskami dostępnymi do kolonizacji przez organizmy żywe (Jakobsson i współaut. 2007).

Erozja morska okazała się niesłychanie silna oraz postępowała szybciej niż przewidywano. Z tego powodu w północnej części wyspy szybko zaczął kształtować się szeroki cypel (Ryc. 6), zbudowany głównie z głazów o średnicy dochodzącej do 2 metrów, a będących produktem erodowania pól lawowych w południowej i wschodniej części Surtsey (Norrman 1980, Calles i współaut. 1982).

Klimat oceaniczny panujący na Surtsey charakteryzuje się stosunkowo łagodnym okresem zimowym oraz chłodnym okresem letnim. Średnia temperatura powierzchni oceanu jest wyższa niż średnia temperatura powietrza, a różnice te zaostrzają się podczas miesięcy zimowych i dochodzą nawet do 4°C. W pewne dni, zwłaszcza w lecie,



Ryc. 7. Diagram klimatyczny dla Surtsey na podstawie danych uzyskanych z pomiarów meteorologicznych w stacji Stórhöfði (archipelag Vestmannaeyar) odległej od Surtsey o ok. 20 km. Na wykresie przedstawiono wartości średnie z okresu 1949–2013. Dane klimatyczne pobrano ze strony Veðurstofa Íslands (www.vedur.is).

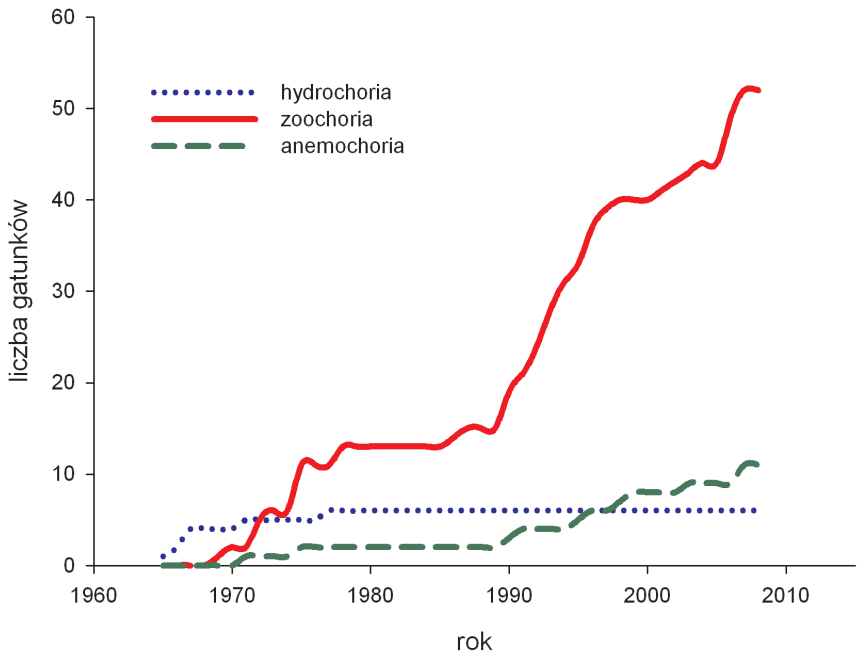
temperatura powietrza może być wyższa niż temperatura powierzchni wody, co skutkuje pojawieniem się mgły lub bardzo niskich chmur. Zimą temperatura nie przekracza zwykle 2°C. Latem średnie temperatury nie przekraczają natomiast 10°C. Dni z temperaturami powietrza przekraczającymi 20°C i niższymi niż –15°C są niezwykle rzadkie. Podczas trwających od ponad 90 lat obserwacji meteorologicznych w pobliskiej stacji Stórhöfði zanotowano tylko 2 dni z temperaturą przekraczającą +20°C. Miesiące zimowe charakteryzują się wysoką sumą opadów (głównie deszczu) oraz silnymi wiatrami. W miesiącach letnich opady oraz siła wiatru są najniższe (Ryc. 7).

DROGI MIGRACJI ROŚLIN

Jak już wspomniano, Surtsey jest całkowicie izolowana przez ocean, a od Islandii oddziela ją 32 km otwartego morza. Od samego początku objęta została także całkowitą ochroną oraz zakazem wstępu, poza wąskim gronem badaczy. Te warunki sprawiły, że kolonizacja wyspy oraz późniejszy rozwój ekosystemu przebiegał zupełnie bez interwencji człowieka. Prowadzone badania ujawniły 3 główne sposoby, jakimi nowe gatunki przedostawały się na Surtsey.

HYDROCHORIA

Pierwsze objawy kolonizacji zaobserwowano już w 1964 r., a więc w czasie, kiedy wyspa nie była nawet w pełni ukształtowana i trwała wciąż efuzywna faza eksplozji wulkanu, prowadząca do powstawania pól lawowych w południowej i południowowschodniej części Surtsey. Przeszukiwanie świeżo ukształtowanej linii brzegowej zaowocowało znalezieniem fragmentów roślin z 17 gatunków. Były to zwykle większe lub mniejsze części roślin wyrzucone przez morze na brzeg. Niektóre z nich zawierały także nasiona lub całe owocostany (FRIÐRIKSSON 1966a, b). Przeprowadzone badania wykazały również, że nasiona niemal wszystkich wyrzucanych przez morze gatunków były zdolne do kiełkowania nawet po 32 tygodniowym przebywaniu w słonej, oceanicznej wodzie (FRIÐRIKSSON 1966a).



Ryc. 8. Ilościowe ujęcie trzech sposobów rozprzestrzeniania się roślin (hydrochorii, anemochorii i zoochorii) mających podstawowe znaczenie w kolonizacji Surtsey (wg MAGNÚSSON i współaut. 2009, zmieniona).

Te pierwsze obserwacje wyraźnie sugerowały, że diaspory (nasiona, owocki, elementy wegetatywne) przyniesione przez morze mogą dać początek pierwszym roślinom wyższym kolonizującym wyspę. Już wiosną 1965 r. przypuszczenia te okazały się trafne, gdyż w tefrze, blisko brzegu morza, odnaleziono pierwszą roślinę wyższą, która wyrosła na Surtsey (FRIÐRIKSSON 1966b). Była nią jednoroczna rukwiel nadmorska (*Caklie maritima*). Wkrótce potem pojawiły się także inne rośliny nadbrzeżne (FRIÐRIKSSON 1967), takie jak: honkenia piaskowa (*Honckenya peploides*), wydmuchrzyca piaskowa (*Leymus arenarius*) oraz mertensja nadmorska (*Mertensia maritima*). Nasiona lub owocki tych nadmorskich, pionierskich gatunków są stosunkowo duże, łatwo unoszą się na powierzchni wody oraz zdolne są do przetrwania długiego zanurzenia w słonej wodzie. Cechy te są wyraźnym przystosowaniem do rozprzestrzeniania się drogą morską, będącą jedną z głównych dróg długodystansowych migracji roślin. Nasiona roślin znajdowano na Surtsey także przyczepione do różnorodnych przedmiotów wyrzuconych przez morze, fragmentów drewna, darni oraz korzeni (FRIÐRIKSSON i JOHNSEN 1968). Co ciekawe, odnajdowano również na brzegach Surtsey jaja płaszczek z przyczepionymi do nich licznymi nasionami roślin (FRIÐRIKSSON 1975).

Hydrochoria odgrywała znaczącą rolę w procesie kolonizacji wyspy, lecz tylko na jej początkowym etapie (MAGNÚSSON i współaut. 2009). W późniejszych latach jej znaczenie było bardzo małe (Ryc. 8).

ANEMOCHORIA

Rozprzestrzenianie się diaspor przez wiatr, zwane anemochorią, było zapewne jedną z dróg, jaką na Surtsey dotarło co najmniej kilka gatunków roślin. Tak stało się najprawdopodobniej w przypadku trzech gatunków wierzb: zielnej (*Salix herbacea*), wełnistej (*Salix lanata*) oraz dwubarwnej (*Salix phylicifolia*), mniszka (*Taraxacum sp.*) oraz brodawnika jesiennego (*Leontodon autumnalis*) (MAGNÚSSON i współaut. 2009). Wszystkie te gatunki posiadają puch nasienny lub kielichowy będący przystosowaniem do efektywnego rozprzestrzeniania się z wiatrem. Także nasiona innych gatunków roślin wyższych, takich jak wełnianki (*Eriophorum sp.*) czy też starca zwyczajnego (*Senecio vulgaris*) znajdowane były na wyspie, zwłaszcza późnym latem, kiedy wiatry często wieją z północy, a więc od Islandii w kierunku Surtsey. Przykładem efektywnej anemochorii są także niemal wszystkie gatunki mszaków,

porostów, grzybów i paprotników obecne na Surtsey.

Anemochoria zaczęła odgrywać bardziej znaczącą rolę dopiero w późniejszych etapach kolonizacji wyspy. Ten sposób rozprzestrzeniania się nie odegrał jednak decydującej roli w kształtowaniu flory Surstey (Ryc. 8) (MAGNÚSSON i współaut. 2009).

ZOOCHORIA

Dotychczas ptaki były jedynymi zwierzętami zdolnymi do efektywnego wspierania imigracji roślin na Surtsey. Istnieje co najmniej kilka sposobów, jakimi ptaki mogą przyczyniać się do rozprzestrzeniania się roślin. Diaspory mogą być transportowane w układzie pokarmowym ptaków, które żywiły się nasionami, owocami lub drobnymi zwierzętami, a następnie wydalane. Lepkie nasiona wielu gatunków mogą przyczepiać się do różnych części ciała ptaków i odpadać w różnych miejscach wyspy, przyczyniając się do rozsiewania roślin. Podobny mechanizm jest zapewne także jednym ze sposobów rozprzestrzeniania się porostów. Propagule roślinne mogą być także transportowane jako materiał służący do budowania gniazda lub wraz z tym materiałem.

Istnieją liczne dowody na znaczący udział zoochorii w przedostawaniu się roślin na Surtsey. Już w początkach jej istnienia, co najmniej kilka gatunków ptaków wykorzystywało Surtsey jako miejsce odpoczynku podczas wędrówek przez północny Atlantyk. Badania prowadzone na wyspie w latach 60. XX w. (FRIÐRIKSSON i SIGURÐSSON 1969) ujawniły liczne, zdolne do kiełkowania nasiona w przewodzie pokarmowym osobników śnieguły zwyczajnej (*Plectrophenax nivalis*), często odpoczywającej na wyspie. Jeden z wczesnych kolonizatorów Surtsey, warzucha lekarska (*Cochlearia officinalis*), pojawił się dokładnie w tych miejscach, gdzie często odpoczywały mewy. Co najmniej kilka gatunków porostów zostało także znalezionych po raz pierwszy na wyspie w miejscach odwiedzanych przez ptaki. Były to gatunki często znajdowane na islandzkich klifach będących miejscem gniazdowania licznych ptaków morskich: złotorost postrzępiony (*Xantoria candelaria*), jaskrawiec (*Caloplaca verrulifera*), misecznicza (*Lecania subfuscula*) oraz misecznica (*Lecanora poliophaea*). W późniejszym okresie liczne rośliny przybywały na Surtsey wraz z ptakami, które zaczęły się tutaj gnieździć. Wtedy też na wyspie pojawiły się: bażyna czarna (*Empetrum nigrum*), jaskier (*Ranunculus subborealis*), wiechlina łąkowa (*Poa pratensis*), śmiałek (*Deschampsia beringensis*) i szczaw domowy (*Rumex longifolius*).

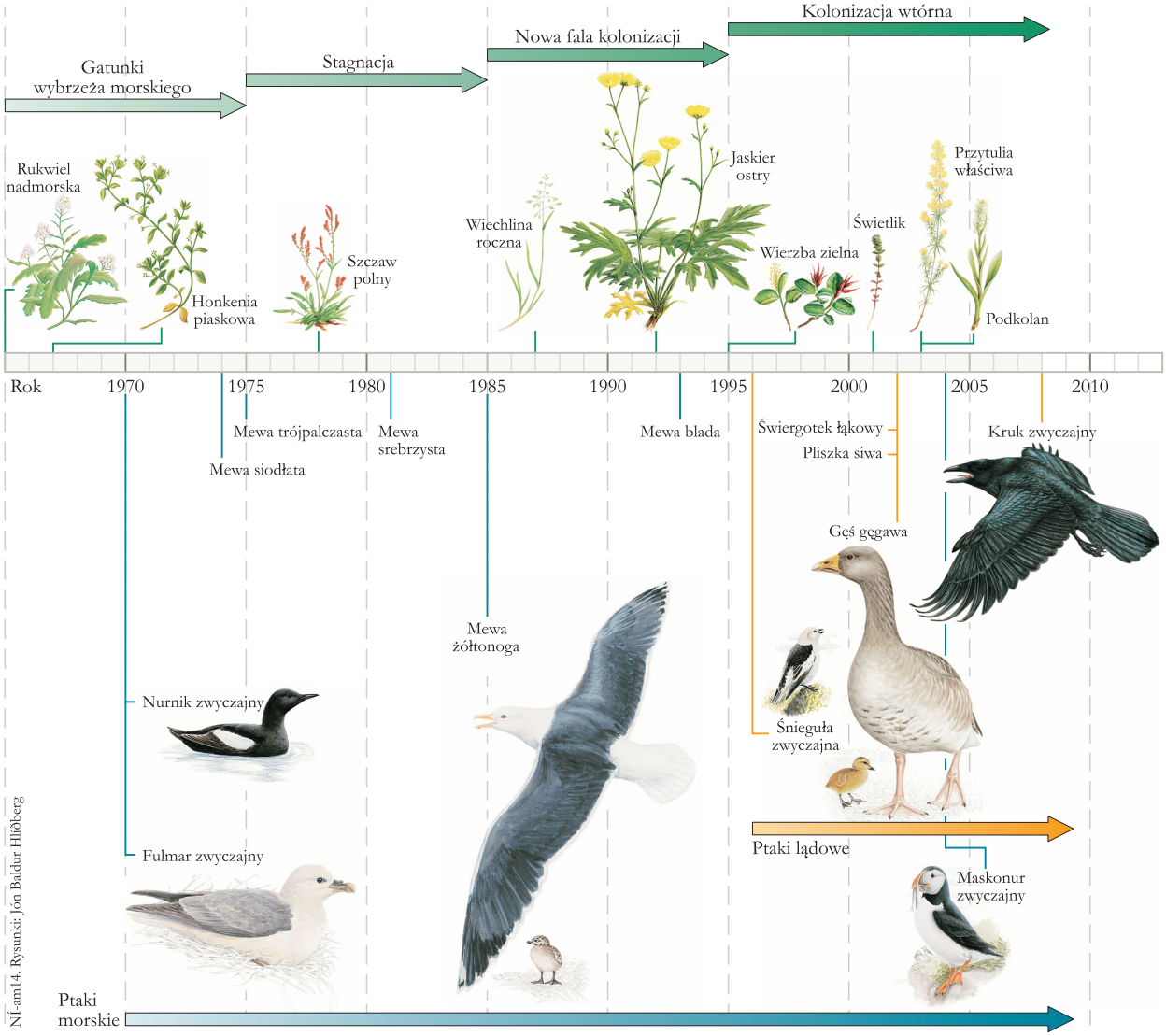
Zoochoria pozostaje najważniejszą drogą rozprzestrzeniania się gatunków na Surtsey. W pierwszych dekadach kolonizacji miała ona marginalne znaczenie, lecz wraz ze zwiększającą się liczbą ptaków odwiedzających wyspę i tutaj gniazdujących liczba gatunków, które przybyły wraz z nimi, zaczęła gwałtowanie rosnąć. Ocenia się, że ponad 75% gatunków we florze Surtsey przybyło na wyspę za sprawą zoochorii (Ryc. 8) (MAGNÚSSON i współaut. 2009).

PROCES KOLONIZACJI WYSPY PRZEZ ROŚLINY

Surtsey była przedmiotem obserwacji naukowych od samego początku jej istnienia. Liczne prace koncentrowały się na procesie przenikania nowych gatunków na wyspę, ich zadomawianiu się i powiększaniu zasięgu w obrębie Surtsey (EINARSSON 1967a, b, 1973, 1978, 1982, 1992; FRIÐRIKSSON i JOHNSEN 1968). Badano także florę i faunę najbliższych wulkanicznych wysp z archipelagu Vestmannaeyar, słusznie sądząc, że mogą one dawać wyobrażenie o tym, w jakim kierunku rozwinie się powstający na Surtsey ekosystem (FRIÐRIKSSON i JOHNSEN 1967, FRIÐRIKSSON i współaut. 1972a, b). Wraz z dynamicznym rozwojem ekosystemu w ostatnich dziesięcioleciach, wprowadzono na Surtsey sieć stałych poletek badawczych, na których monitoruje się rozwój pokrywy roślinnej (MAGNÚSSON i MAGNÚSSON 2000), różnorodność fauny bezkręgowej (ÓLAFSSON i INGIMARSDOTTIR 2009), a nawet parametry funkcjonowania ekosystemu (SIGURÐSSON i MAGNUSSON 2010). Dzięki tym badaniom wyłonił się całkiem czytelny obraz przebiegu procesu kolonizacji Surtsey przez rośliny wyższe. Proces te podzielić można na kilka zasadniczych etapów (Ryc. 9).

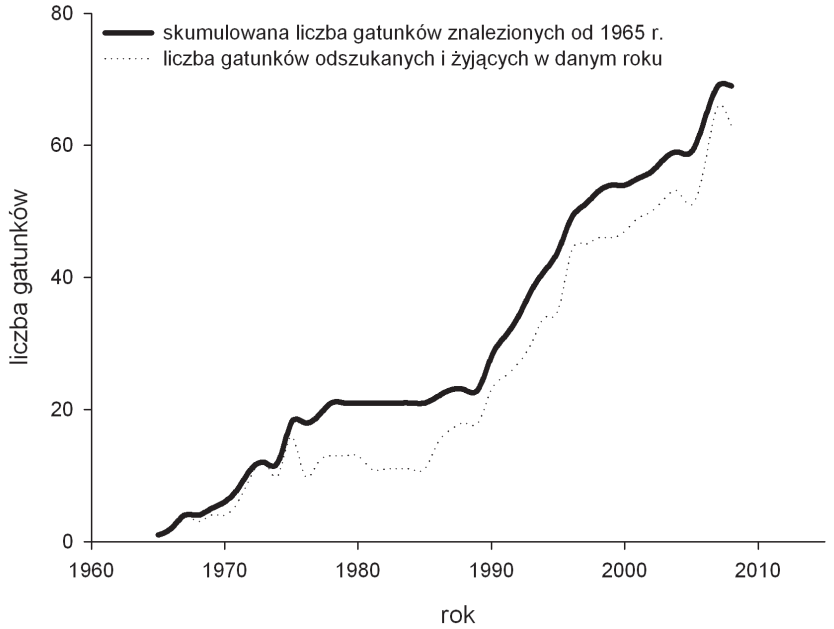
KOLONIZACJA PRZEZ GATUNKI WYBRZEŻA MORSKIEGO (1964–1974)

W pierwszej dekadzie swego istnienia Surtsey była środowiskiem trudnym do skolonizowania przez rośliny. Przypomnijmy, że efuzywna faza erupcji wulkanicznej zakończyła



Ryc. 9. Główne etapy kolonizacji Surtsey oraz rozwoju ekosystemu. Rozwój kolonii mew po 1985 r. doprowadził do znaczącego wzrostu ilości substancji odżywczych dostępnych dla roślin i szybkiego postępu procesów kolonizacji i sukcesji. Ilustracja przygotowana przez Anette Theresia Meier, rysunki: Jón Baldur Hlíðberg.

się dopiero w 1967 r. i wtedy też ostatecznie ukształtowały się obszary pól lawowych w południowej części wyspy. W tym czasie na Surtsey nie było też gleby, a jedynie tefra. Podłoże to, poza bardzo niską zdolnością do retencji wody i dużą podatnością na erozję wietrzną, cechowało się także ekstremalnie niską zawartością azotu. Mimo tych niesprzyjających warunków, rośliny pojawiły się na Surtsey już w 1965 r., a więc podczas trwającej ciągle erupcji wulkanicznej. Pierwszym gatunkiem, któremu udało się zasiedlić wyspę była, jak już wspomniano, rukwiel nadmorska (*Cakile maritima*) (Friðriksson 1966b). Pierwszemu osobnikowi nie tylko udało się przetrwać cały sezon wegetacyjny, ale nawet wydać nasiona. W kolejnym roku, obok rukwieli, pojawiła się wydmuchrzyca piaskowa (*Leymus arenarius*), a w 1967 r. na wyspie obecne były także mertensja nadmorska (*Mertensia maritima*) oraz honkenia piaskowa (*Honckenya peploides*) (Friðriksson 1970). Sukces kolonizacyjny tych gatunków związany był głównie z ich zdolnością do przetrwania w zmiennym środowisku i zdolnością do wzrostu na podłożu bardzo ubogim w azot. Poza tymi gatunkami, w ciągu pierwszej dekady istnienia wyspy, pojawiły się na niej m.in. nadmorski gatunek turzycy (*Carex maritima*) oraz paprotnica krucha (*Cystopteris fragilis*). W 1974 r., a więc po 10 latach od powstania Surtsey, zanotowano na niej 12 gatunków roślin, z czego 10 udało się na trwałe zadomowić



Ryc. 10. Skumulowana liczba gatunków stwierdzonych na Surtsey w latach 1965-2008 oraz liczba gatunków odnalezionych w każdym roku badań florystycznych (wg MAGNÚSSON i współaut. 2009, zmieniona).

(FRIÐRIKSSON 1978). Pierwszy etap kolonizacji cechował się więc wysokim, bo wynoszącym ponad 80%, udziałem gatunków, którym udało osiedlić się na Surtsey (Ryc. 10).

OKRES STAGNACJI (1975–1984)

W drugim dziesięcioleciu istnienia Surtsey proces kolonizacji wyspy przez rośliny niemal zupełnie wyhamował. W ciągu tego okresu odnaleziono zaledwie kilka nowych gatunków, jednak tylko 2 z nich: rogownica źródlana (*Cerastium fontanum*) oraz szczaw polny (*Rumex acetosella*), zdołały założyć stałe populacje (Ryc. 9). Wśród nowych gatunków, którym kolonizacja Surtsey nie powiodła się, wymienić należy: skrzyp polny (*Equisetum arvense*), lepnicę nadmorską (*Silene uniflora*), rzodkiewnik skalny (*Arabidopsis petraea*), wiechlinę łąkową (*Poa pranetsis*) oraz karmnik skalny (*Sagina saginoides*) (FRIÐRIKSSON 1978). Okres stagnacji dotyczył również mchów i porostów kolonizujących do tej pory niemal wyłącznie pola lawowe i klify. Szybka kolonizacja wyspy przez takie porosty, jak chruścik (*Stereocaulon*) czy tarczyk (*Placopsis*), oraz gatunki mchów z rodzaju skalniczek (*Racomitrium*), została w tym okresie niemal zupełnie zatrzymana, a gatunki już zadomowione zaczęły tracić swoje stanowiska, ze względu na silne procesy erozji niszczące miejsca ich występowania.

Okres stagnacji w procesie kolonizacji nie był jednak czasem zatrzymania rozwoju pokrywy roślinnej. Gatunki wybrzeża morskiego, które skolonizowały Surtsey na samym początku, kontynuowały bowiem rozprzestrzenianie się na wyspie. Wyraźne poszerzanie się ich lokalnego zasięgu było możliwe głównie dzięki niskim wymaganiom dotyczącym zawartości azotu w glebie. Postępy rozprzestrzeniania się gatunków nadmorskich doprowadziły do ukształtowania się na Surtsey pierwszego, kilkugatunkowego zbiorowiska roślinnego, składającego się z wydmuchrzycy piaskowej oraz kęp mertensji nadmorskiej i honkenii. Zbiorowisko to wykształciło się na pokrytym tefrą polu lawowym we wschodniej części wyspy i od razu przyciągnęło mewy, które zaczęły zakładać tam pojedyncze gniazda, korzystając z zacisznych miejsc pomiędzy tworzącymi się wydmami. Rośliny mogły dzięki temu odnosić korzyść z substancji odżywczych wprowadzanych do ekosystemu Surtsey przez gniazdujące mewy. Jednak to nie obszary wydm miały odegrać kluczową rolę w procesie dalszej kolonizacji wyspy.

Do 1984 r. zaobserwowano na Surtsey pojawienie się w sumie 21 gatunków roślin, lecz tylko 11 z nich udało się zadomowić na stałe (FRIÐRIKSSON 1992). Kolonizacja Surtsey miała więc już za sobą dwa całkowicie różne etapy: pierwszy — szybkiej i efektywnej kolonizacji, z dużym udziałem gatunków zdolnych do zadomowienia się na wyspie, oraz drugi, charakteryzujący się znaczącym zmniejszeniem się dynamiki procesu kolonizacji (Ryc. 10).

NOWA FALA KOLONIZACJI (1985–1994)

Pojedyncze mewy, gniazdujące na wydmach we wschodniej części wyspy lub na klifach nie były w stanie dostarczyć znaczących ilości substancji odżywczych, które mogłyby przyspieszć proces kolonizacji Surtey. W 1986 r. pojawiły się jednak pierwsze ślady gniazdowania mew na zupełnie nagiej lawie w południowej części wyspy. Początkowo stwierdzo-

Ryc. 11. Widok na tereny kolonii mew (zielony obszar) ze szczytu Austurbunki. Widoczny także krater Surtur (fot. Paweł Wąsowicz).

no zaledwie 10 gniazd założonych przez mewę żółtonogą (*Larus fuscus*) oraz mewę srebrzystą (*Larus argentatus*). W kolejnych latach liczba gniazd zaczęła gwałtownie rosnąć, osiągając liczbę 190 już po czterech latach. W tym czasie na Surtsey zaczęła też gniazdować mewa siodłata (*Larus marinus*).

Wraz z demograficzną eksplozją populacji mew, rozpoczęła się nowa fala kolonizacji wyspy i znaczące przyspieszenie procesów sukcesji. Na Surtsey pojawiały się coraz częściej nowe, nienotowane dotąd gatunki roślin. Powracały także liczne gatunki, którym wcześniej nie udało się trwale zadomowić. Miejscem nasilenia obu procesów, kolonizacji i sukcesji stała, się kolonia mew (Ryc. 11) (MAGNÚSSON i MAGNÚSSON 2000). Kolejną, ważną zmianą było znaczące zwiększenie się udziału roślin zadomawiających się. Wszystkie te zmiany: szybka kolonizacja, energiczny postęp sukcesji oraz zwiększony procent zadomawiających się gatunków były w sposób oczywisty spowodowane przez mewy. To one szybko i wydajnie wzbogacały duże połacie wyspy w niezbędne do wzrostu roślin substancje odżywcze poprzez wydalanie znaczących ilości odchodów, pozostawianie wokół gniazd resztek pokarmu oraz rozkład ciał martwych piskląt i osobników dorosłych (MAGNÚSSON i ÓLAFSSON 2003). Zapewniając ciągły przepływ dużej liczby osobników pomiędzy Surtsey, innymi wyspami archipelagu Vestmannaeyar oraz Islandią, mewy spowodowały, że zoochoria wysunęła się na pierwsze miejsce w rankingu czynników kształtujących proces kolonizacji wyspy (MAGNÚSSON i współaut. 2009).

W okresie nowej fali kolonizacji wiele gatunków roślin, takich jak maruna nadmorska (*Tripleurospermum maritimum*), warzucha lekarska (*Cochlearia officinalis*), kostrzewa Richardsona (*Festuca richardsonii*) czy mannica odstająca (*Puccinellia distans*), które poprzednio egzystowały na Surtsey na granicy przetrwania, znacząco poszerzyło swój lokalny zasięg na wyspie. Pojawiło się także wiele nowych gatunków, szybko kolonizujących, zadomawiających się i rozprzestrzeniających na Surtsey. Były wśród nich: wiechlina roczna (*Poa annua*), mietlica pospolita (*Agrostis capillaris*) oraz gwiazdnica pospolita (*Stellaria media*). Dzięki tym gatunkom obszar kolonii mew w ciągu kilku lat z gołej lawy przeistoczył się w murawę bogatą w dwuliścienne rośliny zielne (MAGNÚSSON i współaut. 2009).

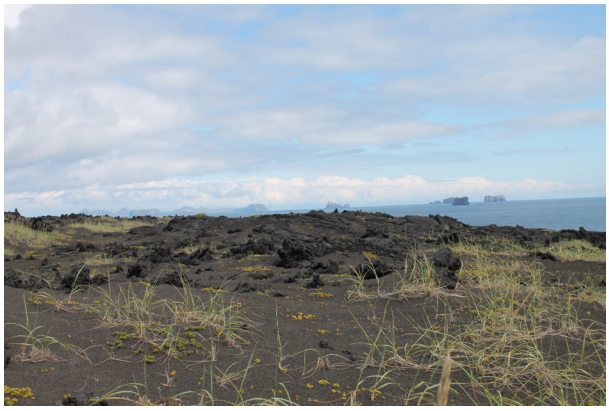
Procesom związanym z nową falą kolonizacji i przybyciem mew nie oparły się porosty. Powstanie gleby na terenie kolonii mew przyczyniło się do otwarcia drogi dla kolonizacji Surstey przez porosty epigeiczne (występujące bezpośrednio na glebie), głównie chrobotków (*Cladonia*). Bogactwo substancji odżywczych przyniesionych przez ptaki doprowadziło również do rozwoju całych zbiorowisk porostów epilitycznych na lawie wewnątrz i wokół kolonii mew. W skład tego zbiorowiska wchodziły głównie: misecznicza (*Lecania subfuscula*), misecznica (*Lecanora poliophaea*), a także jaskrawiec (*Caloplaca verruculifera*) oraz złotorost ścienny (*Xantoria parietina*).

Badania prowadzone na Surtsey w 1994 r. wykazały, że liczba gatunków roślin wyższych na wyspie podwoiła się (z 21 do 41), a liczba gatunków zadomowionych potroiła się (z 11 do 34) w ciągu zaledwie dziesięciu lat (FRIÐRIKSSON 2000). Liczby te dobitnie pokazują, jak ogromne znaczenie miało powstanie kolonii mew dla procesu kolonizacji i zadomawiania się roślin na Surtsey (Ryc. 10).

KOLONIZACJA WTÓRNA (OD 1995 R.)

W czasie trwającej nadal fazy kolonizacji wtórnej utrzymana została, jak dotychczas, stosunkowo wysoka liczba roślin przybywających i zadomawiających się na wyspie. Porównanie danych z lat 1995 i 2014 wskazuje na przyrost liczby kolonizatorów w średnim tempie około 1,5 gatunku na rok, a liczby gatunków zadomowionych na Surtsey w tempie około 1 gatunku rocznie. Liczby te pokazują, że oba procesy (imigracji i zadomawiania się gatunków), mimo zmniejszonej nieco dynamiki, ciągle przebiegają dość żywiołowo (MAGNÚSSON i współaut. 2009).

Od 1995 r. zaszło także co najmniej kilka ciekawych wydarzeń w historii flory na Surtsey. Jednym z nich było przybycie na wyspę



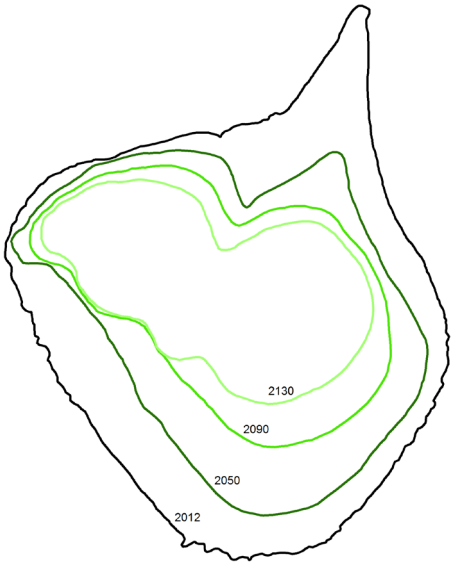
Ryc. 12. Zbiorowisko honkenii i wydmuchrzycy porastające pokłady tefry. W dali widoczne wyspy archipelagu Vestmannaeyar (fot. Paweł Wąsowicz).

Ryc. 13. Zbiorowisko wydmuchrzycy piaskowej i wiechliny łąkowej w obrębie kolonii mew (fot. Paweł Wąsowicz).

3 gatunków wierzb: wierzby zielnej (*Salix hebarcea*), wierzby dwubarwnej (*S. phylicifolia*) oraz wierzby wełnistej (*S. lanata*), co nastąpiło w latach 1995–1998 (FRIÐRIKSSON 2000). Wydaje się niemal pewne, że nasiona tych wierzb musiały przybywać na Surtsey już we wcześniejszych dziesięcioleciach, lecz warunki środowiska nie pozwoliły im na zadomowienie się. Znacząca poprawa warunków glebowych i lepsza dostępność substancji odżywczych były zapewne jednym z ważnych elementów sprzyjających przybyciu wierzb oraz innych gatunków, które pojawiły się wkrótce potem. Wśród nich były m.in.: półpasożytniczy świetlik (*Euphrasia frigida*), storczyk podkolan (*Platanthera hyperborea*) i przytulia właściwa (*Galium verum*) (Ryc. 9). Wszystkie te gatunki skolonizowały obszar zajmowany przez kolonię mew (MAGNÚSSON i współaut. 2009).

Ryc. 14. Zbiorowisko z dominacją kostrzewy Richardssona w obrębie kolonii mew (fot. Paweł Wąsowicz).

Badania prowadzone na Surtsey na stałych poletkach badawczych, ponad 40 lat po jej wyłonieniu się z oceanu, wykazały wytworzenie się czterech podstawowych typów zbiorowisk roślinnych (MAGNÚSSON i współaut. 2009). Na luźnych pokładach tefry, w suchym i niestabilnym środowisku, ukształtowało się pionierskie zbiorowisko zdominowane przez honkenię (*Honckenya peploides*) i wydmuchrzycę (*Leymus arenarius*) (Ryc. 12) Podobnie, pionierski charakter ma zbiorowisko z udziałem manni-



Ryc. 15. Przewidywania dotyczące dalszego przebiegu procesów erozji morskiej prowadzącej do ostatecznego zniszczenia pól lawowych i północnego cypla. Dane wykorzystane do stworzenia mapy zostały udostępnione przez Islandzki Instytut Historii Naturalnej.

cy odstającej (*Puccinellia distans*) i karmnika rozesłanego (*Sagina procumbens*) występujące na polach lawowych (Ryc. 4). Na terenach kolonii mew charakterystyczne są co najmniej dwa typy zbiorowisk trawiastych: kształtujące się na podłożu tefry zbiorowisko wydmuchrzycy piaskowej (*Leymus arenarius*) i wiechliny łąkowej (*Poa pratensis*) (Ryc. 13), oraz zbiorowisko zdominowane przez kostrzewę Richardsona (*Festuca richardsonii*) (Ryc. 14).

Wielki wzrost gatunkowej różnorodności roślin oraz rozwój zbiorowisk trawiastych przyczynił się także do znaczącego zwiększenia się liczby owadów obecnych na wyspie. Ten fakt z kolei zaowocował pojawieniem się w 1996 r. na Surtsey gniazdujących śnieguł zwyczajnych (*Plectrophenax nivalis*). Do tej pory śnieguły traktowały wyspę jedynie jako miejsce odpoczynku, a nie znajdując tutaj odpowiednio obfitej bazy pokarmowej, nie decydowały się na rozpoczęcie gniazdowania. Obecnie populacja gniazdujących na wyspie śnieguł cały czas powiększa się. W kolejnych latach na Surtsey gniazdować zaczęły także inne ptaki z rzędu wróblowych (*Passeriformes*): pliszka siwa (*Motacilla alba*) oraz świergotek łąkowy (*Anthus pratensis*). W 2002 r. pojawił się pierwszy roślinożerny kręgowiec, gęś gęgawa (*Anser anser*), który regularnie gniazduje na wyspie (Ryc. 9; MAGNÚSSON i ÓLAFSSON 2003).

PODSUMOWANIE

Jaka przyszłość czeka Surtsey? Jest bardzo prawdopodobne, że w ciągu kolejnych dziesięcioleci proces kolonizacji i zadomawiania się nowych gatunków na wyspie będzie toczył się nadal. Dynamika tego procesu będzie zapewne ulegać zmianom, zmniejszając się stopniowo. Można oczekiwać, że w dalszym ciągu postępować będzie ekspansja zbiorowisk o zwartej pokrywie roślinnej, w miarę zwiększania się zasięgu kolonii mew. Ekspansji tej towarzyszyć będzie rozwój gleby na coraz większej powierzchni wyspy oraz postępująca ekspansja fauny bezkręgowej i kręgowej. Można oczekiwać, że wkrótce głównym gatunkiem ptaków wpływającym na losy wyspy staną się maskonury zwyczajne (*Fratercula arctica*) licznie występujące na innych wyspach archipelagu Vestmannaeyar, a na Surtsey ciągle jeszcze niemal zupełnie nieobecne. Działalność maskonurów, jednego z głównych gatunków odpowiedzialnych za transport substancji odżywczych z morza na ląd, zapewne wprowadzi na Surtsey kolejną falę zmian. Dotychczas ptaki te są na Surtsey związane głównie z obszarami klifów, lecz od kilku lat obserwuje się wkraczanie maskonurów na tereny trawiaste, gdzie gnieżdżą się w długich norach wykopanych w głębokiej (miejscami) warstwie gleby.

W perspektywie stu lub dwustu lat decydujący wpływ na różnorodność gatunkową na wyspie będą miały jednak czynniki abiotyczne, związane z procesem erozji. Szczególnie szybko proces erozji morskiej postępuje w południowej i południowo zachodniej części wyspy, gdzie wysokie fale bardzo efektywnie niszczą potężne pola lawowe. Można spodziewać się, że erozja doprowadzi w końcu do zupełnego zniszczenia pól lawowych i obszarów pokrytych tefrą, pozostawiając nad powierzchnią morza jedynie odporne na działanie fal stożki palagonitu (Ryc. 15). W efekcie doprowadzi to do znaczącego spadku różnorodności gatunkowej i zaniku przynajmniej niektórych zbiorowisk roślinnych, a ekosystem Surtsey będzie się coraz bardziej upodabniał do układów ekologicznych znanych z innych, znacznie starszych wysp archipelagu Vestmannaeyar. Wraz z postępującą erozją brzegową, jako jedne z pierwszych znikną prawdopodobnie zbiorowiska związane z kamienistymi plażami na północy wyspy. Jeśli scenariusz ten stanie się rzeczywistością, to pionierskie gatunki, takie jak mertensja nadmorska czy rukwiel nadmorska, będące pierwszymi kolonizatorami wyspy, odejdą z niej również jako pierwsze.

Magister Lovísa Ásbjörnsdóttir udostępniła dane niezbędne do przygotowania map, dr Borgthor Magnússon wyniki badań niezbędne do sporządzenia wykresów. Anette Theresia Meier przygotowała rycinę przedstawiającą etapy kolonizacji Surtsey, a rysunki do niej udostępnił Jón Baldur Hlíðberg. Wszystkim tym osobom chciałbym bardzo serdecznie podziękować.

KOLONIZACJA SURTSEY – MŁODEJ, WULKANICZNEJ WYSPY NA PÓŁNOCNYM ATLANTYKU

Streszczenie

Badania na Surtsey wnoszą istotny wkład w poznanie procesu kolonizacji lądu przez organizmy żywe oraz przebiegu procesów sukcesji pierwotnej. W artykule omówiono te zagadnienia, poszerzając je także o podstawowe dane dotyczące topografii wyspy, jej historii, budowy geologicznej i klimatu. Przedstawiono przebieg procesów kolonizacji i sukcesji pierwotnej na Surtsey od roku 1967 oraz podsumowano wyniki większości prac badawczych poświęconych tej wyspie.

COLONIZATION OF YOUNG, VOLCANIC ISLAND SURTSEY IN THE NORTHERN ATLANTIC

Summary

Research carried out on Surtsey Island since 1967 contributed greatly to the knowledge on its colonization by living organisms and processes of primary succession. Both processes are described and supplemented with information on the origin, geology, topography and climate of Surtsey.

LITERATURA

CALLES B., LINDÉ K., NORRMAN J. O., 1982. *The geomorphology of Surtsey island in 1980.* Surtsey Res. Prog. Rep. 9, 117–132.

EINARSSON E., 1967a. *Comparative ecology of colonizing species of vascular plants*. Surtsey Res. Prog. Rep. 3, 13–16.

EINARSSON E., 1967b. *The colonization of Surtsey, the new volcanic island, by vascular plants.* Aquilo. Ser. Botanica 6, 172–182.

EINARSSON E., 1973. *Invasion of terrestrial plants on the new volcanic island Surtsey.* [W:] *Ecology and reclamation of devastated land.* HUTNIK R. J., DAVIS G. (red.). Gordon & Breach Publishing Group, Londyn, 253–270.

FRI RIKSSON S., 1966a. *The possible oceanic dispersal of seed and other plant parts to Surtsey.* Surtsey Res. Prog. Rep. 2, 59–62.

FRI RIKSSON S., 1966b. *The pioneer species of vascular plants in Surtsey, Cakile edentula.* Surtsey Res. Prog. Rep. 2, 63–65.

FRI RIKSSON S., 1967. *A second species of vascular plants discovered in Surtsey.* Surtsey Res. Prog. Rep. 3, 17–19.

FRIÐRIKSSON S., 1970. *The colonization of vascular plants on Surtsey in 1968.* Surtsey Res. Prog. Rep. 5, 10–14.

FRIÐRIKSSON S., 1975. *Surtsey. Evolution of life on a volcanic island.* Butterworths, London.

FRIÐRIKSSON S., 1978. *Vascular plants on Surtsey 1971-1976.* Surtsey Res. Prog. Rep. 8, 9–24.

FRIÐRIKSSON S., 1982. *Vascular plants on Surtsey 1977-1980.* Surtsey Res. Prog. Rep. 9, 46–58.

FRIÐRIKSSON S., 1992. *Vascular plants on Surtsey 1981-1990.* Surtsey Res. Prog. Rep. 10, 17–30.

FRIÐRIKSSON S., 2000. *Vascular plants on Surtsey, Iceland, 1991-1998.* Surtsey Res. Prog. Rep. 11, 21-–28.

FRIÐRIKSSON S., JOHNSEN B., 1967. *The vascular flora of the outer Westman Islands.* Societas Scientiarum Islandica — Greinar 4, 37–67.

FRIÐRIKSSON S., JOHNSEN B., 1968. *Records of drifted plant parts on Surtsey 1967.* Surtsey Res. Prog. Rep. 44, 39–41.

FRIÐRIKSSON S., SIGURÐSSON H., 1969. *Snjótittlingar hugsanlegir frædreifendur* Náttúrufræðingurinn 39, 32–40.

FRIÐRIKSSON S., BJARNASON A. H., SVEINBJÖRNSSON B., 1972a. *On the vegetation of Heimaey, Iceland. Preliminary report.* Surtsey Res. Prog. Rep. 6, 34–35.

FRIÐRIKSSON S., SVEINBJÖRNSSON B., MAGNÚSSON S., 1972b. *On the vegetation of Heimaey, Iceland, II.* Surtsey Res. Prog. Rep. 6, 36–53.

JAKOBSSON S. P., MAGNÚSSON B., ÓLAFSSON E., THORVARDARDÓTTIR G., GUNNARSSON K., BALDURSSON S., PETERSEN A. E., 2007. *Nomination of Surtsey for the UNESCO World Heritage List.* Icelandic Institute of Natural History, Reykjavík.

KORNAŚ J., 1985. *Nowe osiągnięcia w geografii roślin.* Wiadomości Botaniczne 29, 7–18.

KORNAŚ J., MEDWECKA-KORNAŚ A., 2002. *Geografia roślin.* Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

MAGNÚSSON B., MAGNÚSSON S. H., 2000. *Vegetation succession on Surtsey, Iceland, during 1990-1998, under the influence of breeding gulls.* Surtsey Res. 11, 9–20.

MAGNÚSSON B., MAGNÚSSON S. H., FRI RIKSSON S., 2009. *Development in plant colonization and successionon Surtsey during 1999–2008.* Surtsey Res. 12, 57–76.

MAGNÚSSON B., ÓLAFSSON E., 2003. *Fuglar og framvinda í Surtsey.* Fuglar. Ársrit Fuglaverndar 2003, 22–29.

NORRMAN J.O., 1980. *Coastal erosion and slope development in Surtsey island, Iceland.* Z. Geomorph. N. F. Suppl. 34, 20–38.

ÓLAFSSON E., INGIMARSDÓTTIR M., 2009. *The land-invertebrate fauna on Surtsey during 2002–2006.* Surtsey Res. 12, 113–128.

SIGURÐSSON B.D., MAGNÚSSON B., 2010. *Effects of sea gullson ecosystem respiration, soil nitrogen and vegetation cover on a pristine volcanic island, Surtsey, Iceland.* Biogeosciences 7, 883–891.

SUDNIK-WÓJCIKOWSKA B., 2011. *Aktywność wulkanów w Islandii a naturalna i antropogeniczna roślinność w strefie tundry.* Kosmos 60, 305–312.

THORDARSON TH., 2000. *Physical volcanology of Surtsey, Iceland: A preliminary report*. Surtsey Res. 11, 109–126.