

Streszczenie

Celem badań było zweryfikowanie hipotezy, że w warunkach niskich temperatur megafauna zmiennocieplna odgrywa istotną rolę w funkcjonowaniu ekosystemów morskich. W środowiskach ciepłych krótkie cykle życiowe i szybka rotacja biomasy sprzyjają dominacji drobnych form o ograniczonym zasięgu oddziaływania. W ekosystemach arktycznych większego znaczenia nabierają natomiast procesy zachodzące na styku pelagialu i bentosu. Z tego względu szczególną uwagę poświęcono mechanizmom sprzężenia pelagiczno-dennego (benthic-pelagic coupling), gdyż klasyczne rozgraniczenie organizmów planktonowych i bentosowych nie oddaje rzeczywistej funkcjonalnej roli wielu taksonów w tych środowiskach. Wody przybrzeżne Svalbardu, obejmujące fiordy, zatoki oraz przyległe obszary szelfowe, pozostające pod bezpośrednim wpływem lądu, należą do najbardziej dynamicznych środowisk morskich europejskiej Arktyki. Intensywny dopływ wód atlantyckich, cofanie się lodowców uchodzących bezpośrednio do morza, sezonowe zmiany zasolenia oraz wysoka zmienność dopływu zawiesiny mineralnej powodują, że ekosystemy te funkcjonują w warunkach silnych zaburzeń środowiskowych. W takich systemach klasyczne ujęcie bentosu, oparte głównie na ilościowych próbkach osadu pobieranych czerpakami dna lub sondami rdzeniowymi, dostarcza szczegółowej wiedzy o drobnej faunie dennej, lecz jedynie w ograniczonym stopniu pozwala uchwycić znaczenie dużych, mobilnych organizmów oraz procesów zachodzących w skali przestrzennej większej niż pojedyncze stanowisko. Megabentos Arktyki był przedmiotem badań od ponad stu lat, a jego klasyczne ujęcie zoogeograficzne zostało sformułowane m.in. w pracach Roberta Blackera, który na podstawie materiału z połowów dennych zaproponował podział północnego Atlantyku i Arktyki na strefy występowania gatunków wskaźnikowych. Późniejsze badania, prowadzone od końca XX wieku z wykorzystaniem rejestracji fotograficznej i wideo (m.in. systemów takich jak OFOS i podobnych platform obserwacyjnych), znacząco poszerzyły wiedzę o megafaunie głębokich basenów oceanicznych i otwartego szelfu, jednak obejmowały strefy przybrzeżne oraz fiordy arktyczne jedynie w ograniczonym stopniu. Równolegle rozwijane były wielkoskalowe programy kartowania dna, takie jak norweski program MAREANO, w których obserwacje wizualne stały się podstawowym narzędziem identyfikacji siedlisk, oceny rozmieszczenia megafauny oraz interpretacji procesów zachodzących na powierzchni osadu. Programy te dostarczyły cennych danych dotyczących obszarów szelfowych i

otwartych, jednak ich zasięg w wewnętrznych częściach fiordów arktycznych pozostawał i nadal pozostaje ograniczony. W konsekwencji fiordy, charakteryzujące się silną zmiennością środowiskową, wysoką sedymentacją mineralną oraz dynamicznym sprzężeniem procesów pelagicznych i dennych, są relatywnie słabo rozpoznane pod względem procesów zachodzących na powierzchni osadu oraz pod względem roli mobilnej megafauny. Zebrane w niniejszej rozprawie obserwacje i analizy danych *in situ* stanowią pierwszy tak obszerny zestaw długoterminowych rejestracji wideo z fiordów Svalbardu ukierunkowany na analizę procesową i koncentrujący się na środowiskach fiordowych dotychczas słabo reprezentowanych w wielkoskalowych programach kartowania dna i siedlisk przydennych.

Szczególny nacisk położono na ocenę roli dużych, mobilnych organizmów – zarówno dennych, jak i formalnie pelagicznych – w redystrybucji materii organicznej oraz w modyfikacji powierzchni osadu w strefie naddennej. Takie ujęcie pozwala traktować organizmy tradycyjnie klasyfikowane jako plankton, w tym kryla, a także epizodycznie opadające porzucone domki ogonic (Appendicularia), jako istotne elementy funkcjonowania ekosystemów bentosowych poprzez ich udział w transporcie materii i energii do dna, szczególnie w okresach zwiększonej produkcji pierwotnej.

Podstawą analiz były zintegrowane obserwacje *in situ* prowadzone z wykorzystaniem różnych metod badawczych, obejmujących zarówno klasyczne próbkowanie dennych zespołów faunistycznych, jak i obrazowanie dna przy użyciu systemów kamer podwodnych, w tym kamery opuszczanej (drop camera) oraz, w wybranych przypadkach, systemów rejestracji poklatkowej. Takie podejście umożliwiło uchwycenie procesów i zachowań organizmów w ich rzeczywistym układzie przestrzennym, który pozostaje niedostępny dla klasycznych metod próbkowania opartych wyłącznie na punktowych poborach osadu. Badania realizowano głównie z pokładu statku badawczego *r/v Oceania* w zakresie głębokości od około 15-394 m, na różnych typach dna morskiego w fiordach oraz na szelfie archipelagu Svalbard. W latach 2015–2021 zarejestrowano 253 sekwencje wideo, odpowiadające około 170 godzinom materiału filmowego zarejestrowanego bezpośrednio nad dnem morskim. Dodatkowo w wybranych analizach wykorzystywano nagrania z fazy opuszczania podwodnej kamery, obejmujące całą kolumnę wody od powierzchni do dna, co umożliwiło ocenę występowania organizmów pelagicznych w profilu pionowym. Skala zgromadzonego materiału stanowi jeden z największych zestawów obserwacji *in situ* megafauny w arktycznych fiordach. Wszystkie nagrania były

opatrzone metadanymi przestrzennymi i czasowymi oraz archiwizowane w bazie danych Instytutu Oceanologii Polskiej Akademii Nauk. Identyfikacja organizmów była prowadzona poprzez porównanie zarejestrowanych obrazów z okazami pozyskanymi z tych samych rejonów przy użyciu narzędzi połowowych, w oparciu o dane literaturowe oraz konsultacje ze specjalistami zajmującymi się poszczególnymi grupami taksonomicznymi; w części przypadków możliwa była jedynie identyfikacja do poziomu rodzaju ze względu na ograniczenia w rozdzielczości obrazu oraz warunki widzialności. Szczegółowe wyniki dotyczące rozmieszczenia, struktury gatunkowej i charakterystyki ekologicznej szkarłupni przedstawiono w pierwszej publikacji wchodzącej w skład niniejszej rozprawy („Recent distribution of Echinodermata species in Spitsbergen coastal waters”, *Polish Polar Research*, 2016). W ramach tej publikacji przeprowadzono analizę rozmieszczenia megafauny dennej na podstawie obszernego materiału obejmującego ponad 460 stanowisk próbkowania z lat 1996–2014, co wykazało wyraźne zatarcie klasycznych wzorców zoogeograficznych w wodach przybrzeżnych Svalbardu. Gatunki uznawane w przeszłości za wskaźniki odrębnych stref występowania obecnie współwystępują w tych samych rejonach fiordów i obszarów przybrzeżnych, a granice ich zasięgów są słabo zaznaczone lub całkowicie nieczytelne. W szczególności dotyczy to szkarłupni, które nie tworzą wyraźnych zespołów gatunkowych ani wzdłuż gradientu głębokości, ani w odniesieniu do odległości od źródeł sedymentacji glacialnej czy typu podłoża. Analizy wielowymiarowe wykazały brak jednoznacznych grup faunistycznych, a rozmieszczenie gatunków miało charakter ciągły, odpowiadający raczej płynnym gradientom środowiskowym niż dyskretnym strefom ekologicznym. Skład megafauny dennej w wodach przybrzeżnych Svalbardu okazał się w dużej mierze podzbiorem fauny północnej Norwegii i wschodniego Atlantyku, bez obecności form endemicznych. Zdecydowaną większość stanowią gatunki o szerokim zasięgu borealno-arktycznym, przy czym udział form ściśle arktycznych jest ograniczony. Wskazuje to na silne faunistyczne powiązanie wód przybrzeżnych Svalbardu z obszarem atlantyckim oraz na postępujący proces borealizacji europejskiej Arktyki. Jednocześnie wyniki te sugerują wysoki stopień plastyczności ekologiczną dominujących gatunków megafauny, zdolnych do funkcjonowania w warunkach znacznej zmienności temperatury, zasolenia oraz intensywnej sedymentacji mineralnej. Brak wyraźnych, stabilnych zespołów faunistycznych oraz rozmycie granic zoogeograficznych wskazują, że w dynamicznych środowiskach fiordowych kluczowego znaczenia nabierają procesy funkcjonalne, względem samej obecności określonych gatunków. W tym kontekście pierwsza praca

stanowi punkt wyjścia dla dalszych analiz przedstawionych w rozprawie, koncentrujących się na roli dużych i mobilnych organizmów – zarówno dennych, jak i pelagicznych – oraz na procesach sprzężenia pelagialu i bentosu, takich jak naddenne koncentracje kryla czy epizodyczne opady porzuconych domków ogonic. Podejście to pozwala przejść od klasycznego, zoogeograficznego opisu fauny do interpretacji funkcjonowania ekosystemu dennego w ujęciu procesowym.

Istotnym elementem rozprawy była analiza funkcjonalnej roli megazooplanktonu w wykorzystaniu zasobów materii organicznej dostępnych w strefie przydennej fiordów Spitsbergenu. Zjawisko to zostało szczegółowo opisane w drugiej pracy wchodzącej w skład niniejszej rozprawy („Plankton or benthos: where krill belongs in Spitsbergen fjords? (Svalbard Archipelago, Arctic)”, *Polar Biology*, 2019), opartej na analizie materiału wideo z 107 stacji oraz równoległych połowów planktonowych prowadzonych w fiordach zachodniego Spitsbergenu. Uwzględniając fakt, że znaczna część produkcji pierwotnej w tym regionie nie jest konsumowana w toni wodnej i opada na dno, w pracy tej podjęto próbę określenia, czy zasadnicza część biomasy kryla jest funkcjonalnie związana z pelagiałem, czy ze strefą naddenną oraz w jakim stopniu organizmy te uczestniczą w wtórnym wykorzystaniu materii organicznej zdeponowanej na dnie. W szczególności skoncentrowano się na krylu, tradycyjnie traktowanym jako komponent pelagialu, lecz potencjalnie odgrywającym istotną rolę na styku osad–woda. Analiza materiału wideo zarejestrowanego przy użyciu systemów kamer przydennych ujawniła liczne koncentracje kryla w bezpośrednim sąsiedztwie dna, gdzie osobniki wykazywały zachowania związane z żerowaniem w górnej warstwie osadu. Udokumentowane zachowania obejmowały płytkie zanurzenia w powierzchni osadu („nose diving”) oraz naruszanie jego wierzchniej warstwy, co mogło umożliwiać pobór materii organicznej opadłej z toni wodnej podczas żerowania w strefie naddennej. Porównanie obserwacji przydennych z równoczesnymi połowami prowadzonymi w toni wodnej wykazało, że zagęszczenia kryla przy dnie były o rząd wielkości wyższe niż w pelagialu. W sezonie letnim koncentracje kryla w warstwie przydennej osiągały wartości przekraczające 700 osobników na m^{-3} , podczas gdy zagęszczenia rejestrowane w toni wodnej były o rząd wielkości niższe. Porównania te dotyczyły tych samych lokalizacji i okresów badawczych, co ogranicza możliwość interpretacji różnic jako efektu zmienności przestrzennej lub sezonowej. Analizy ilościowe wskazują ponadto, że latem znaczna część populacji – co najmniej połowa osobników – przebywa w bezpośrednim

sąsiedztwie dna. Wykazano, że trzy gatunki kryła (*Thysanoessa inermis*, *T. raschii* oraz *T. longicaudata*), mimo pelagicznego trybu życia, regularnie tworzą koncentracje w strefie naddennej i uczestniczą w procesach zachodzących na powierzchni osadu. Ponieważ naddenne koncentracje kryła obserwowano w wielu fiordach oraz w więcej niż jednym sezonie badawczym, zjawisko to nie wydaje się mieć charakteru wyłącznie incydentalnego. Wyniki wskazują, że krył funkcjonalnie uczestniczy w obiegu materii i energii na styku pelagialu i bentosu, przyczyniając się do redystrybucji materii organicznej oraz do modyfikacji właściwości powierzchni osadu. W ujęciu funkcjonalnym krył stanowi istotny element biocenozy bentosowych fiordów Svalbardu. Podobne zachowania kryła opisywano wcześniej w głębokich obszarach oceanicznych Antarktyki oraz północnego Atlantyku, a także lokalnie w arktycznych fiordach. Wyniki niniejszej pracy rozszerzają te obserwacje, dokumentując skalę, częstotliwość oraz funkcjonalne znaczenie naddennych koncentracji kryła w przybrzeżnych fiordach Spitsbergenu i podkreślają komplementarność metod obrazowych *in situ* względem klasycznych metod próbkowania planktonu.

Kolejnym elementem rozprawy poszerzającym wiedzę o funkcjonowaniu megafauny w fiordach Spitsbergenu były obserwacje rozmieszczenia i zachowań liliowców z rzędu Comatulida (*Heliometra glacialis*) w wewnętrznych częściach fiordów, silnie obciążonych dopływem zawiesiny mineralnej. Podstawą tej części badań była długotrwała rejestracja poklatkowa *in situ* procesu dekompozycji przynęty mięsnej z dorsza atlantyckiego (*Gadus morhua*), o czasie ekspozycji wynoszącym 16 godzin i 45 minut. W trakcie tej sekwencji, obok licznych organizmów padlinożernych i oportunistycznych (głównie obunogów), zarejestrowano obecność trzech osobników *Heliometra glacialis* – mobilnych liliowców filtrujących – z których dwa obserwowano jako osobniki przyczepione do karapaksu krabów z rodzaju *Hyas* w trakcie żerowania krabów na przynęcie. Uzupełnieniem tych obserwacji była analiza materiału wideo z 202 lokalizacji zarejestrowanych przy użyciu kamery opuszczanej (drop camera) w latach 2015–2020, która potwierdziła obecność *Heliometra glacialis* w wewnętrznych rejonach fiordów, jednak bez rejestracji analogicznych interakcji z krabami. Wyniki te wskazują, że występowanie liliowców w środowiskach o wysokiej dynamice osadu nie ma charakteru incydentalnego. Epizod obecności osobników przyczepionych do krabów należy interpretować jako rzadkie, lecz potencjalnie adaptacyjne zachowanie, umożliwiające czasowe funkcjonowanie filtratorów ponad powierzchnią miękkiego,

niestabilnego dna w warunkach intensywnej sedymentacji mineralnej. Biorąc pod uwagę bardzo ograniczoną liczbę obserwacji in situ dotyczących rzędu Comatulida w arktycznych fiordach, wyniki te istotnie poszerzają wiedzę o plastyczności siedliskowej i behawioralnej tej grupy w wysokich szerokościach geograficznych. Szczegółowy opis tych obserwacji oraz ich interpretację przedstawiono w trzeciej publikacji wchodzącej w skład niniejszej rozprawy („New strategies for the new environment in Spitsbergen fjords (Arctic). Scattering of the feather star *Heliometra glacialis* (Echinodermata, unstalked crinoid) clinging to a crab”, *Polar Biology*, 2023).

Kolejnym istotnym wątkiem badań było rozpoznanie znaczenia masowego pojawienia się galaretowatych organizmów pelagicznych jako epizodycznego, lecz potencjalnie istotnego źródła materii organicznej docierającej do dna morskiego w fiordach Spitsbergenu. Zjawisko to zostało szczegółowo opisane w czwartej pracy wchodzącej w skład niniejszej rozprawy („Observation of discarded appendicularian houses in the benthic and pelagic zones of Spitsbergen fjords using drop-camera imagery”, *Marine Ecology Progress Series*, 2025), opartej na analizie 253 stacji wideo zarejestrowanych w fiordach zachodniego Spitsbergenu. Wpisuje się w szerszą koncepcję pulsacyjnej dynamiki planktonu, zgodnie z którą krótkotrwałe i nieregularne pojawy organizmów pelagicznych, w szczególności form galaretowatych, mogą odgrywać kluczową rolę w funkcjonowaniu ekosystemów morskich, mimo że są rzadko rejestrowane przez klasyczne metody badawcze (Boero et al. 2008). Analiza materiału wideo zarejestrowanego przy użyciu kamery opuszczanej ujawniła występowanie rozległych obszarów dna pokrytych galaretowatymi strukturami, które w toku badań zostały zidentyfikowane jako porzucone domki ogonic (Appendicularia) z rodzaju *Oikopleura*. W trakcie tych obserwacji stwierdzono, że zagęszczenie porzuconych domków ogonic na powierzchni dna wahało się od pojedynczych struktur do ponad 900 obiektów m⁻², przy czym w skrajnych przypadkach domki te niemal całkowicie pokrywały obserwowaną powierzchnię osadu. Równoległe rejestracje prowadzone w toni wodnej wskazywały na masowe występowanie organizmów w kolumnie wody w tych samych rejonach, co sugeruje bezpośredni związek pomiędzy intensywnym rozwojem populacji pelagicznych a obserwowanymi „wyeksploatowanymi strukturami” na powierzchni dna morskiego. Taki mechanizm odpowiada opisaney w literaturze roli galaretowatych filtratorów jako organizmów zdolnych do szybkiego przechwytywania energii z niskich poziomów sieci troficznej i jej bezpośredniego transferu do bentosu, z pominięciem części klasycznych

ogniów pośrednich („short-circuiting” sieci troficznych; Boero et al. 2008). Na podstawie danych literaturowych dotyczących zawartości węgla organicznego w pojedynczych domkach *Oikopleura vanhoeffeni* możliwe było oszacowanie potencjalnego dopływu węgla organicznego do osadu w trakcie takich epizodów, który mieścił się w zakresie od około 1-60 mg C m⁻². Szacunki te mają charakter przybliżony i nie obejmują bezpośrednich pomiarów zawartości węgla w materiale zdeponowanym w trakcie obserwowanych epizodów. Zaobserwowane zdarzenia miały charakter wyraźnie epizodyczny i zostały zarejestrowane jedynie w jednym sezonie badawczym, co wskazuje na pulsacyjny, a nie stały charakter tego mechanizmu transferu materii. Doniesienia literaturowe potwierdzają jednak występowanie podobnych zjawisk w przeszłości oraz sugerują, że proces ten może stanowić istotny, choć trudny do uchwycenia, element funkcjonowania ekosystemów fiordowych. Jak wskazuje literatura (Boero et al. 2008), krótkotrwałe epizody tego typu stanowią integralny element dynamiki ekosystemów morskich, mimo że często pozostają niedoszacowane w badaniach opartych na klasycznych metodach obserwacyjnych. W przeciwieństwie do wolno opadających frakcji detrytusu, porzucone domki *Oikopleura* dzięki obecności balastu mineralnego pochodzącego z zawiesiny glacialnej opadają stosunkowo szybko, co sprzyja efektywnemu transferowi materii organicznej z toni wodnej do strefy dennej. Obserwacje te dostarczają bezpośrednich dowodów na istnienie silnego, choć epizodycznego sprzężenia pelagiczno-dennego, w którym makroskopowe organizmy pelagiczne – tradycyjnie nieuwzględniane w badaniach bentosu – uczestniczą zarówno w modyfikacji powierzchni osadu, jak i w dopływie łatwo dostępnej materii organicznej do dna. Zjawisko to wpisuje się w szerszy kontekst badań nad szybkim transportem węgla w oceanach (m.in. „jelly falls”, „blue carbon”) i podkreśla znaczenie metod obrazowych *in situ* w dokumentowaniu procesów ekologicznych, które pozostają w dużej mierze niewidoczne dla klasycznych technik próbkowania.

Piąta publikacja wchodząca w skład rozprawy („Surface lebensspuren and their tracemakers in Arctic fjords of Spitsbergen: Patterns, diversity, and environmental controls”, *Polish Polar Research*, 2025) opiera się na materiale wideo zebranym na 206 stacjach, z których na 57% zarejestrowano jednoznaczne przykłady lebensspuren. W toku badań po raz pierwszy w fiordach Spitsbergenu wyróżniono łącznie 19 morfologicznych typów śladów, w tym osiem form nieopisanych wcześniej w literaturze. Dla 18 typów możliwe było wskazanie ich twórców, a dla dziesięciu – przypisanie do konkretnego

gatunku lub rodzaju, co stanowi rzadko osiągnięty poziom rozpoznania taksonomicznego w badaniach neoichnologicznych środowisk morskich. Kluczowym elementem tej pracy było bezpośrednie powiązanie śladów z organizmami je wytwarzającymi, możliwe dzięki długotrwałej, wysokorozdzielczej rejestracji wideo dokumentującej zarówno obecność śladu, jak i zachowanie organizmu w trakcie jego powstawania. Jak podkreśla literatura, identyfikacja wytwórcy śladu w środowisku morskim jest wyjątkowo trudna i zwykle wymaga analizy setek godzin nagrań, przy czym w większości dotychczasowych badań ślady i organizmy analizowane są rozdzielnie. Zastosowana w niniejszym cyklu prac metoda pozwoliła na jednoczesną analizę morfologii śladów, zachowania organizmów oraz kontekstu środowiskowego ich występowania, dostarczając obszernego zestawu danych dla środowisk arktycznych.

Analiza wykazała, że dominującą grupą wytwórców śladów były szkarłupnie, odpowiedzialne za ponad połowę wszystkich zarejestrowanych lebensspuren, przy szczególnie istotnej roli rozgwieżdżonej *Urasterias lincki*, której ślady lokomocyjne i spoczynkowe były najczęściej obserwowanym typami struktur biogenicznych. Istotny udział miały również skorupiaki dziesięcionogie (głównie kraby pustelniki), ślimaki oraz – w mniejszym stopniu – wieloszczety i ryby denne. Rozmieszczenie i różnorodność śladów wykazywały wyraźne związki z czynnikami środowiskowymi, w szczególności z odległością od czoła lodowców, poziomem zawiesiny przydennej oraz charakterem osadu.

Wyniki te jednoznacznie wskazują na znaczenie tzw. poziomej bioturbacji (horizontal bioturbation), rozumianej jako kumulatywny wpływ mobilnej megafauny na powierzchnię osadu w skali większej niż jej chwilowa obecność rejestrowana na pojedynczym obrazie wideo. Lebensspuren stanowią w tym ujęciu zintegrowany zapis funkcjonowania ekosystemu dennego, kumulujący efekty aktywności organizmów w czasie i umożliwiający ocenę ich wpływu na strukturę powierzchni osadu nawet w warunkach niskiej liczebności fauny.

Znaczenie tych wyników wykracza poza ekologię współczesnych ekosystemów arktycznych. Zidentyfikowane typy śladów, wraz z przypisanymi im wytwórcami i kontekstem środowiskowym, stanowią cenny materiał referencyjny dla interpretacji kopalnych zespołów śladów oraz rekonstrukcji dawnych środowisk sedymentacyjnych, w których organizmy rzadko zachowują się w zapisie kopalnym, a jedynym śladem ich

obecności są struktury biogeniczne. Tym samym badania te łączą podejście ekologiczne z neoichnologią i paleoichnologią, wpisując się w nowoczesne, interdyscyplinarne badania funkcjonowania dna morskiego.

Podsumowując, rozprawa wykazuje, że megabentos wód przybrzeżnych Svalbardu odgrywa istotną rolę w funkcjonowaniu ekosystemów dennych, zarówno jako element sprzęgający procesy pelagiczne i denne, jak i jako czynnik modyfikujący powierzchnię dna w skali „krajobrazu” bentosowego. Uzyskane wyniki wskazują ponadto, że w warunkach niskich temperatur i wydłużonych cykli życiowych duże, mobilne organizmy oddziałują na środowisko w sposób kumulatywny, łącząc redystrybucję materii organicznej z trwałą modyfikacją powierzchni osadu. Tym samym ich wpływ przekracza skalę chwilowej obecności obserwowanej w pojedynczym momencie. Powiązania z planktonem oraz niemal powszechna obecność megafauny na całym obszarze dna potwierdza wstępną hipotezę o znaczeniu tej grupy organizmów w polarnych fiordach. Wyniki te sugerują, iż tradycyjne ujęcie bentosu wymaga uzupełnienia o obserwacje *in situ* oraz analizy procesów zachodzących w skali czasowo-przestrzennej większej niż pojedyncze stanowisko.